Analyse mathématique d'un modèle de syntrophie de deux espèces avec termes de mortalité : Premiers résultats

Y. Daoud

UTM - ENIT (LAMSIN) & UM (I2S)

avec

T. Sari, N. Abdellatif & J. Harmand

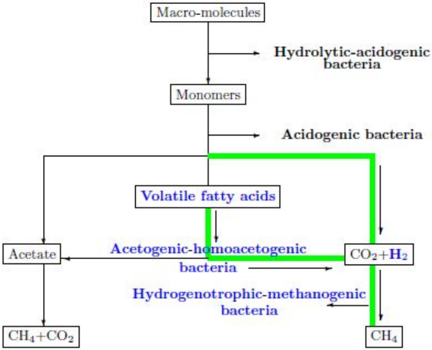
Séminaire TREASURE

12-16 Octobre 2015

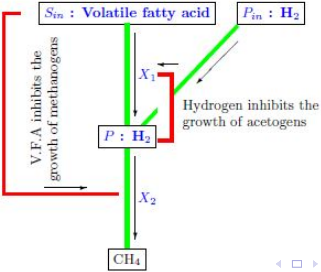
- Une relation syntrophique entre deux organismes est une situation où les espèces ont une relation de mutualisme (où les deux organismes profitent l'un de l'autre) mais où l'une des espèces peut se développer sans l'autre.
- Une telle situation peut être mathématiquement formulée comme suit : supposons qu'une première espèce X_1 croit sur un substrat S_1 formant un produit intermédiaire S_2. Ce produit intermédiaire est nécessaire pour la croissance d'une seconde espèce X_2.(En absence de la première espèce, la seconde espèce ne peut pas se développer)
- Un exemple d'une telle intéraction est la digestion anaérobie dans lequel les relations mutualistes permettent à certaines classes de bactéries de coexister.

- La digestion anaérobie" est un processus qui convertit la matière organique en un mélange gazeux composé essentiellement de méthane et de dioxyde de carbone (CH_4 et CO_2) par l'action d'un écosystème complexe bactérien.
- Ce processus est souvent utilisé pour le traitement des eaux usées concentrées ou à convertir l'excès de boues produites par les usines de traitement des eaux usées en des produits plus stables.
- Le méthane produit peut être utilisé avec profit comme source d'énergie.

- On considère le sous-système de la digestion anaérobie où les acides gras volatiles (VFA) sont transformés en H2, CH4 et CO2.
- Pendant les premières étapes du processus ("hydrolyse" et "acidogénèse"), de l'hydrogène est produit.



The reactional part considered in the present paper



Les réactions biologiques correspondantes peuvent être formalisées par :

- Un premier consortium bactérien X_0 (les acétogènes) transformant S_0 (VFA) en S_1 (l'hydrogène) et en acétate .
- Une deuxième espèce X_1 (les bactéries méthanogènes hydrogénotrophes) croit sur S_1.
- Les bactéries acétogènes sont inhibées par un excès d'hydrogène (l'espèce X_0 est inhibée par S_1)
- Les bactéries méthanogènes sont inhibées par un excès d'acides gras volatiles (X_1 est inhibée par S_0).

Le modèle

$$\begin{cases} \frac{dS_0}{dt} = D(S_{0in} - S_0) - \mu_0(S_0, S_1)X_0 \\ \frac{dX_0}{dt} = (\mu_0(S_0, S_1) - D - a_0)X_0 \\ \frac{dS_1}{dt} = D(S_{1in} - S_1) + \mu_0(S_0, S_1)X_0 - \mu_1(S_1, S_0)X_1 \\ \frac{dX_1}{dt} = (\mu_1(S_1, S_0) - D - a_1)X_1 \end{cases} \quad (1)$$

- S_0 est la concentration des AGV.
- S_1 est la concentration de l'hydrogène.
- X_0 est la concentration des bactéries acétogènes.
- X_1 est la concentration des bactéries méthanogènes.
- S_{0in} et S_{1in} sont les concentrations des AGV et de l'hydrogène à l'entrée du chemostat
- D est le taux de dilution
- a_0 et a_1 sont des termes de mortalité, $a_0 \geq 0$ et $a_1 \geq 0$.
- $\mu_0(\cdot, \cdot)$ et $\mu_1(\cdot, \cdot)$ les fonctions de croissance microbienne.

Hajji et al.(2010)

Pour $S_{1in} = 0$, $\mu_1 := \mu_1(S_1)$ et $a_0 = a_1 = 0$:

Sous des hypothèses générales de monotonie sur les fonctions de croissance, on peut avoir coexistence des bactéries acétogènes et méthanogènes.

M. El Hajji, F. Mazenc and J. Harmand. *A mathematical study of a syntrophic relationship of a model of anaerobic digestion process*. Math. Biosci. Eng., 7 (2010), 641-656.

Sari et al.(2012)

Pour $a_0 = a_1 = 0$:

Sous des hypothèses générales de monotonie sur les fonctions de croissance, on peut avoir coexistence des bactéries acétogènes et méthanogènes. Le comportement du système peut être différent (si $S_{1in} > 0$, l'espèce X_1 peut disparaître et X_2 survit). De plus, il y a de la bistabilité.

T. Sari, M. El Hajji, J. Harmand. *The mathematical analysis of a syntrophic relationship between two microbial species in a chemostat*. Math Biosci Eng. 9 (2012), 627-645.

Xu et al.(2011)

$$S_{1in} = 0,\ \mu_0(S_0, S_1) = \frac{S_0}{1+S_0} \cdot \frac{1}{1+S_1/K_I}\ \mu_1 := \mu_1(S_1) = \frac{\phi S_1}{1+S_1}$$

En utilisant une approche numérique avec les valeurs des paramètres de l'ADM1, le système peut être stable.

A. Xu, J. Dolfing, T.P. Curtis, G. Montague, E. Martin. *Maintenance affects the stability of a two-tiered microbial 'food chain'?* Journal of Theoretical Biology 276 (2011), 35-41.

Sari et al.(2014)

$S_{1in} = 0$, $\mu_1 := \mu_1(S_1)$:

En introduisant les termes de mortalité, le système reste stable, sous des hypothèses générales de monotonie sur les fonctions de croissance et sur les paramètres du modèle.

T. Sari, J. Harmand. *Maintenance does not the stability of a two-tiered microbial 'food chain'* ? ?

Analyse du modèle :

$$
\begin{cases}
\frac{dS_0}{dt} = D(S_{0in} - S_0) - \mu_0(S_0, S_1)X_0 \\
\\
\frac{dX_0}{dt} = (\mu_0(S_0, S_1) - D - a_0)X_0 \\
\\
\frac{dS_1}{dt} = D(S_{1in} - S_1) + \mu_0(S_0, S_1)X_0 - \mu_1(S_1)X_1 \\
\\
\frac{dX_1}{dt} = (\mu_1(S_1) - D - a_1)X_1
\end{cases}
\tag{2}
$$

On suppose que :

- (H1) Pour tout $S_0 > 0$ et $S_1 \geq 0$, $\mu_0(S_0, S_1) > 0$ et $\mu_0(0, S_1) = 0$.
- (H2) Pour tout $S_1 > 0$, $\mu_1(S_1) > 0$ et $\mu_1(0) = 0$.
- (H3) Pour tout $S_0 > 0$ et $S_1 > 0$, $\frac{\partial \mu_0}{\partial S_0}(S_0, S_1) > 0$ et $\frac{\partial \mu_0}{\partial S_1}(S_0, S_1) < 0$.
- (H4) Pour tout $S_1 > 0$, $\mu_1'(S_1) > 0$.

$$\begin{cases} D(S_{0in} - S_0^*) - \mu_0(S_0^*, S_1^*)X_0^* = 0 \\ (\mu_0(S_0^*, S_1^*) - D - A)X_0^* = 0 \\ D(S_{1in} - S_1^*) + \mu_0(S_0^*, S_1^*)X_0^* - \mu_1(S_1^*)X_1^* = 0 \\ (\mu_1(S_1^*) - D - a_1)X_1^* = 0 \end{cases} \tag{3}$$

1. Si $X_0^* = 0$, alors $S_0^* = S_{0in}$ et

$$\begin{cases} D(S_{1in} - S_1^*) - \mu_1(S_1^*)X_1^* = 0 \\ \\ (\mu_1(S_1^*) - D - a_1)X_1^* = 0 \end{cases} \tag{4}$$

- Si $X_1^* = 0$, $E_l = (S_{0in}, 0, S_{1in}, 0)$ qui existe toujours.
- Si $X_1^* > 0$, alors $\mu_1(S_1^*) = D + a_1$ et $X_1^* = \frac{D(S_{1in} - S_1^*)}{D + a_1}$.

$$\mu_1(S_1^*) = D + a_1 \Leftrightarrow S_1^* = M_1(D + a_1)$$

$E_1 = (S_{0in}, 0, M_1(D + a_1), \frac{D(S_{1in} - M_1(D + a_1))}{D + a_1})$ qui existe si $S_{1in} > M_1(D + a_1)$.

2. Si $X_0^* \neq 0$,

$$\begin{cases} \mu_0(S_0^*, S_1^*) = D + a_0 \\ D(S_{0in} - S_0^*) - (D + a_0)X_0^* = 0 \\ D(S_{1in} - S_1^*) + (D + a_0)X_0^* - \mu_1(S_1^*)X_1^* = 0 \\ (\mu_1(S_1^*) - D - a_1)X_1^* = 0 \end{cases} \tag{5}$$

- Si $X_1^* = 0$, alors

$$X_0^* = \frac{D(S_{0in} - S_0^*)}{D + a_0} \quad \text{et} \quad S_1^* = (S_{0in} + S_{1in}) - S_0^*.$$

Pour S_1^* est fixé,

$$y = \mu_0(S_0, S_1^*) \Leftrightarrow S_0 = M_0(y, S_1^*)$$

L'équilibre

$$E_2 = (M_0(D + a_0, \hat{S}_1), \frac{D(S_{0in} - M_0(D + a_0, \hat{S}_1)}{D + a_0}, \hat{S}_1, 0)$$

avec $\hat{S}_1$ est solution de l'équation

$$\hat{S}_1 = (S_{0in} + S_{1in}) - M_0(D + a_0, \hat{S}_1).$$

Cet équilibre existe ssi $S_{0in} > M_0(D + a_0, \hat{S}_1)$.

- Si $X_1^* \neq 0$:

$$\left\{\begin{array}{l}\mu_0(S_0^*, S_1^*) = D + a_0\\ \mu_1(S_1^*) = D + a_1\\ D(S_{0in} - S_0^*) - (D + a_0)X_0^* = 0\\ D(S_{1in} - S_1^*) + (D + a_0)X_0^* - (D + a_1)X_1^* = 0\end{array}\right. \quad (6)$$

On a alors

$$X_0^* = \frac{D(S_{0in} - S_0^*)}{D + a_0} \quad \text{et} \quad X_1^* = \frac{D((S_{0in} + S_{1in}) - S_0^* - S_1^*)}{D + a_1},$$

$$\mu_1(S_1^*) = D + a_1 \Leftrightarrow S_1^* = M_1(D + a_1)$$

et

$$\mu_0(S_0^*, S_1^*) = D + a_0 \Leftrightarrow S_0^* = M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))$$

L'équilibre positif :

$$E_3 = (S_{03}, X_{03}, S_{13}, X_{13})$$

avec

- $S_{03} = M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))$
- $X_{03} = \dfrac{D(S_{0in} - M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))}{D + a_0}$
- $S_{13} = M_1(D + a_1)$
- $X_{13} = \dfrac{D((S_{0in} + S_{1in}) - M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) - M_1(D + a_1))}{D + a_1}$

Cet équilibre existe ssi $M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) < S_{0in}$ et

$$M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) + M_1(D + a_1) < S_{0in} + S_{1in}.$$

Le système possède 4 points d'équilibre :

Equilibres	Conditions d'existence
$E_0 = (S_{0in}, 0, S_{1in}, 0)$	existe toujours
$E_1 = (S_{0in}, 0, S_1^*, X_1^*)$	$S_{1in} > M_1(D + a_1)$
$E_2 = (\hat{S}_0, \hat{X}_0, \hat{S}_1, 0)$	$S_{0in} > M_0(D + a_0, \hat{S}_1)$
$E_3 = (S_{03}, X_{03}, S_{13}, X_{13})$	$S_{0in} > M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))$ et $S_{0in} + S_{1in} >$ $M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) + M_1(D + a_1)$

Stabilité des équilibres

La matrice Jacobienne $\mathbf{J}$ est :

$$\begin{pmatrix} -D-EX_0 & -\mu_0(S_0,S_1) & FX_0 & 0 \\ EX_0 & \mu_0(S_0,S_1)-(D+a_0) & -FX_0 & 0 \\ EX_0 & \mu_0(S_0,S_1) & -D-FX_0-GX_1 & -\mu_1(S_1) \\ 0 & 0 & GX_1 & \mu_1(S_1)-(D+a_1) \end{pmatrix}$$

avec

$$E = \frac{\partial \mu_0(S_0,S_1)}{\partial S_0} > 0, \quad F = -\frac{\partial \mu_0(S_0,S_1)}{\partial S_1} > 0 \quad \text{et} \quad G = \mu_1'(S_1) > 0.$$

La matrice Jacobienne associée à l'équilibre E_0 est $\mathbf{J_0}$:

$$\begin{pmatrix} -D & -\mu_0(S_{0in}, S_{1in}) & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(S_{0in}, S_{1in}) - (D + a_0) & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(S_{0in}, S_{1in}) & -D & -\mu_1(S_{1in}) \\ 0 & 0 & 0 & \mu_1(S_{1in}) - (D + a_1) \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres :

$$\lambda_1 = \lambda_3 = -D, \lambda_2 = \mu_0(S_{0in}, S_{1in}) - (D + a_0) \quad \text{et} \quad \mu_1(S_{1in}) - (D + a_1).$$

E_0 est stable si

$$\mu_0(S_{0in}, S_{1in}) < (D + a_0) \quad \text{et} \quad \mu_1(S_{1in}) < (D + a_1),$$

ce qui est équivalent à

$$S_{0in} < M_0(D + a_0, S_{1in}) \quad \text{et} \quad S_{1in} < M_1(D + a_1).$$

La matrice Jacobienne associée à E_1 est $\mathbf{J_1}$:

$$\begin{pmatrix} -D & -\mu_0(S_{0in}, S_1^*) & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(S_{0in}, S_1^*) - (D + a_0) & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(S_{0in}, S_1^*) & -D - GX_1^* & -D - a_1 \\ 0 & 0 & GX_1^* & 0 \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres :

$$\lambda_1 = -D, \lambda_2 = \mu_0(S_{0in}, M_1(D + a_1)) - (D + a_0),$$

λ_3 et λ_4 sont les valeurs propres de la matrice

$$M = \begin{pmatrix} -D - GX_1^* & -D - a_1 \\ GX_1^* & 0 \end{pmatrix}$$

E_1 est stable si $\lambda_2 < 0$, $det(M) > 0$ et $tr(M) < 0$.

La matrice Jacobienne $\mathbf{J_2}$ en E_2 est :

$$\begin{pmatrix} -D-E\hat{X}_0 & -D-a_0 & F\hat{X}_0 & 0 \\ E\hat{X}_0 & 0 & -F\hat{X}_0 & 0 \\ E\hat{X}_0 & D+a_0 & -D-F\hat{X}_0 & -\mu_1(\hat{S}_1) \\ 0 & 0 & 0 & \mu_1(\hat{S}_1)-(D+a_1) \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres :

$$\lambda_1 = \mu_1(\hat{S}_1) - (D+a_1), \lambda_2 = -D,$$

λ_3 et λ_4 sont solutions de

$$\lambda^2 + \big(D + (E+F)\hat{X}_0\big)\lambda + \big((D+a_0)(E+F)\hat{X}_0\big)$$

E_2 est stable si $\mu_1(\hat{S}_1) < (D+a_1)$, puisque $\lambda_3\lambda_4 = (D+a_0)(E+F)\hat{X}_0 > 0$ et $\lambda_3+\lambda_4 = -D-(E+F)\hat{X}_0 < 0$. Ce qui s'écrit :

$$S_{0in} + S_{1in} < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) + M_1(D+a_1).$$

La matrice Jacobienne $\mathbf{J_3}$ associée à E_3 est :

$$\begin{pmatrix} -D - EX_{03} & -D - a_0 & F & 0 \\ EX_{03} & 0 & -FX_{03} & 0 \\ EX_{03} & D + a_0 & -D + FX_{03} - GX_{13} & -D - a_1 \\ 0 & 0 & GX_{13} & 0 \end{pmatrix}$$

Critère de Routh-Hurwitz :

$$P_{J_3} = \lambda^4 + c_1\lambda^3 + c_2\lambda^2 + c_3\lambda + c_4$$

Conditions :

- $c_i > 0$, pour $i = 1, \cdots, 4$,
- $c_1c_2 - c_3 > 0$,
- $c_1c_2c_3 - {c_1}^2c_4 - {c_3}^2$.

Eq.	Conditions d'existence	Conditions de Stabilité
E_0	existe toujours	$S_{1in} < M_1(D+a_1)$ et $S_{0in} < M_0(D+a_0, S_{1in})$
E_1	$S_{1in} > M_1(D+a_1)$	$S_{0in} < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1))$
E_2	$S_{0in} > M_0(D+a_0, S_{1in}) + M_1(D+a_1)$	$S_{0in} + S_{1in} < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1))$
E_3	$S_{0in} > M_0(D+a_0, M_1(D+a_1))$ et $S_{0in} + S_{1in} > M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) + M_1(D+a_1)$	dès qu'il existe

Ce qui reste à faire :

- Diagrammes opératoires.

- Analyse du modèle (1) (Inhibition de la seconde espèce).

- ...


Merci