



HAL
open science

Modèles mathématiques de digestion anaérobie: effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérôme Harmand

► To cite this version:

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérôme Harmand. Modèles mathématiques de digestion anaérobie: effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz. 2018. hal-01562353v2

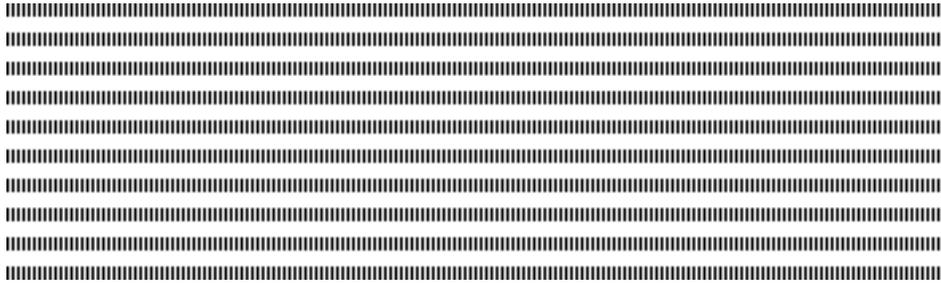
HAL Id: hal-01562353

<https://hal.science/hal-01562353v2>

Preprint submitted on 30 Mar 2018 (v2), last revised 30 Aug 2019 (v6)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



1

2

3

4

Modèles mathématiques de digestion anaérobie: effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz

5 Y. Daoud ^{a,b,*}, N. Abdellatif ^{a,c}, J. Harmand ^d

6 ^a Université de Tunis El Manar, ENIT, LAMSIN, BP 37, Le Belvédère, 1002 Tunis, Tunisie.

7 ^b UMR Mistea, Université Montpellier, INRA, 34060 Montpellier, France.

8 (E-mail: daoud_yessmine@yahoo.fr)

9 ^c Université de Manouba, ENSI, Campus Universitaire de Manouba, 2010 Manouba, Tunisie.

10 (E-mail: nahla.abdellatif@ensi-uma.tn)

11 ^d LBE, Université Montpellier, INRA, Narbonne, France. (E-mail: jerome.harmand@inra.fr)

12 * Corresponding author.



13 **ABSTRACT.** We investigate, in this work, the effects of hydrolysis on the behavior of the anaerobic digestion process and the production of biogas (namely, the methane and the hydrogen). Two modelisations of the hydrolysis process are involved. We consider, first, that the microbial enzymatic activity is constant, then we take into consideration an explicit hydrolytic microbial compartment for the substrate biodegradation. The considered models include the inhibition of acetoclastic and hydrogenotrophic methanogens. To examine the effects of these inhibitions in presence of a hydrolysis step, we first study an inhibition-free model. We determine the steady states and give sufficient and necessary conditions for their stability. The existence and stability of the steady states are illustrated by operating diagrams. We prove that modelling the hydrolysis phase by a constant enzymatic activity affects the production of methane and hydrogen. Furthermore, introducing the hydrolytic microbial compartment makes appear new steady states and affects the stability regions. We prove that the maximal rate production of methane and hydrogen is reached in one stable steady-state.

25

26 **RÉSUMÉ.** Nous analysons, dans ce travail, l'effet de l'hydrolyse sur le comportement du processus de digestion anaérobie et sur la production du biogaz (méthane et hydrogène). Nous considérons deux modélisations possibles de l'hydrolyse. Nous supposons, dans un premier temps, que l'hydrolyse se fait d'une manière purement enzymatique puis nous faisons intervenir un compartiment microbien hydrolytique dans le modèle. Les modèles considérés font intervenir l'inhibition de la croissance des bactéries acétogènes (respectivement méthanogènes hydrogénotrophes) par l'hydrogène (respectivement, par l'acétate). Pour analyser l'effet de ces inhibitions, en présence de l'étape d'hydrolyse, nous faisons, dans un premier temps, l'étude d'un modèle sans inhibition. Nous déterminons les équilibres des modèles étudiés et nous donnons des conditions nécessaires et suffisantes pour leur stabilité. Les régions d'existence et de stabilité des équilibres sont illustrées par des diagrammes opératoires. Nous montrons que la modélisation de la phase d'hydrolyse par une activité enzymatique constante affecte la production du méthane et de l'hydrogène. En outre, l'introduction du compartiment microbien hydrolytique fait apparaître de nouveaux équilibres et affecte les régions de stabilité. Nous prouvons que le taux maximal de méthane et d'hydrogène produit est atteint en un équilibre stable.

41 **KEYWORDS :** Anaerobic digestion, chemostat, stability, operating diagrams, biogas production.

42 **MOTS-CLÉS :** Digestion anaérobie, chemostat, stabilité, diagrammes opératoires, production biogaz.

43

1. Introduction

La digestion anaérobie (D.A.) est un processus naturel au cours duquel la matière organique se transforme en biogaz dans un milieu sans oxygène. Elle est utilisée pour le traitement des eaux usées et des déchets organiques solides pour la production de méthane ou d'hydrogène. La digestion anaérobie peut-être décrite synthétiquement comme un processus comprenant quatre grandes étapes: l'hydrolyse, l'acidogénèse, l'acétogénèse, et la méthanogénèse hydrogénéotrophe et acétoclastique. Au cours de la première étape, les molécules organiques complexes (X_0) sont décomposées en substrat simple (S). Pendant l'acidogénèse, les bactéries acidogènes (X_S) convertissent le substrat (S) en acide acétique (A), acide gras volatile (V) et alcool, hydrogène (H) et dioxyde de carbone. Ensuite, l'acide gras volatile et les alcools sont consommés par les bactéries acétogènes (X_V) et ils sont convertis en acide acétique (A) ainsi qu'en dioxyde de carbone et hydrogène (H). Dans la phase finale, les bactéries méthanogènes acétoclastes (X_A) convertissent l'acide acétique (A) en méthane et en dioxyde de carbone, tandis que les bactéries méthanogènes hydrogénéotrophes (X_H) convertissent l'hydrogène (H) et le dioxyde de carbone en méthane, voir Figure 1.

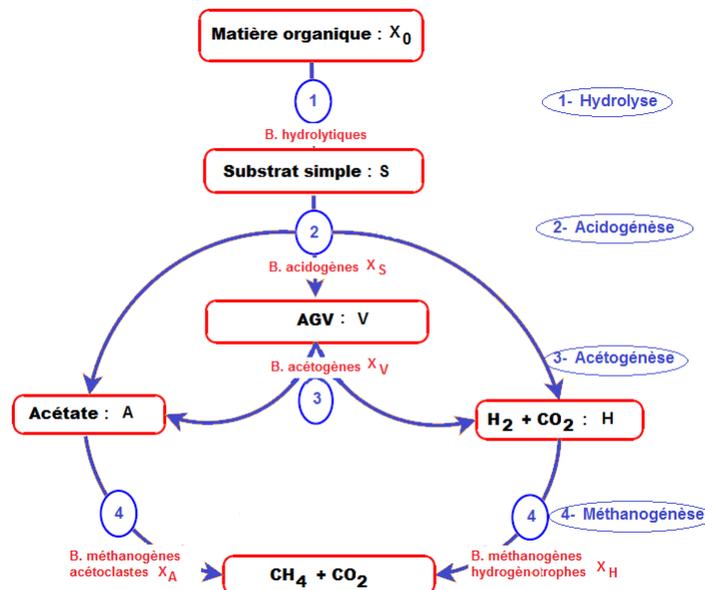


Figure 1. Les étapes de la digestion anaérobie

La majorité des études faites sur les modèles de digestion anaérobie s'intéressent aux trois principales phases: l'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse. Néanmoins, il a été prouvé que l'activité des bactéries hydrolytiques, durant l'étape d'hydrolyse, peut affecter l'ensemble du système, voir [5], [8]. Cette étape permet la dégradation des substrats sous forme solide (matière organique) en substrats sous forme soluble (substrat

66 simple). Ce processus d'hydrolyse peut-être modélisé de manières différentes:

67 – on peut considérer que l'hydrolyse se fait d'une manière purement enzymatique.

68 – ou on tient compte des bactéries qui dégradent la matière organique pour produire
69 du substrat simple, le modèle est alors dit avec compartiment microbien hydrolytique.

70 L'étude d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes incluant une phase d'hydrolyse
71 a été faite dans [1]. Il a été démontré que le système peut avoir des comportements quali-
72 tatifs très différents, selon la modélisation de l'hydrolyse considérée et qu'il peut présen-
73 ter, selon les conditions initiales, de la bistabilité ou de la quadri-stabilité.

74

75 Nous nous intéressons aux modèles décrits dans [9] où trois des quatre étapes prin-
76 cipales de digestion anaérobie, l'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse, sont
77 décrites par un système d'équations différentielles, modélisant l'interaction des popula-
78 tions microbiennes dans un chemostat. Les micro-organismes consomment et/ou pro-
79 duisent des substrats simples, des alcools et des acides gras, de l'acide acétique et de
80 l'hydrogène. Les bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes interagissent
81 par une relation de syntrophie. Le modèle comprend également l'inhibition des bac-
82 téries méthanogènes acétoclastes et hydrogénotrophes. La première étape de digestion
83 anaérobie qui est l'étape d'hydrolyse n'est pas modélisée dans [9]. Nous nous proposons
84 d'ajouter cette étape d'hydrolyse et d'étudier les systèmes résultants. Nous déterminons
85 les équilibres et nous étudions leur stabilité. Nous nous intéressons également au taux de
86 biogas produit. Les modèles que nous nous proposons d'étudier s'écrivent sous la forme:

87

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dX_0}{dt} = D(X_{0in} - X_0) - r_0 \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S) X_S + k_0 r_0 \\ \frac{dX_S}{dt} = (g_S(S) - D) X_S \\ \frac{dV}{dt} = -DV + \gamma_{sv} g_S(S) X_S - \frac{1}{c_v} g_V(V, H) X_V \\ \frac{dX_V}{dt} = (g_V(V, H) - D) X_V \\ \frac{dA}{dt} = -DA + \gamma_{sa} g_S(S) X_S + \gamma_{va} g_V(V, H) X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A) X_A \\ \frac{dX_A}{dt} = (g_A(A) - D) X_A \\ \frac{dH}{dt} = -DH + \gamma_{sh} g_S(S) X_S + \gamma_{vh} g_V(V, H) X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H, A) X_H \\ \frac{dX_H}{dt} = (g_H(H, A) - D) X_H. \end{array} \right. \quad (1)$$

88 X_{0in} est la concentration du substrat solide (lentement biodégradable) à l'entrée du
89 chémostat. r_0 est la vitesse de réaction de l'hydrolyse qui dépend des variables d'état
90 selon la modélisation considérée. S_{in} est la concentration du substrat soluble (rapidement
91 biodégradable) à l'entrée du chémostat et D est le taux de dilution. c_s, c_v, c_a, c_h sont les
92 coefficients de rendement des bactéries et $\gamma_{sv}, \gamma_{sa}, \gamma_{sh}, \gamma_{va}, \gamma_{vh}$ sont des rapports entre
93 le rendement du produit et le rendement de la biomasse. $g_S(\cdot), g_A(\cdot), g_V(\cdot, \cdot)$ et $g_H(\cdot, \cdot)$

94 sont les taux de croissance spécifiques. Nous supposons dans toute la suite qu'elles sont
95 de classe C^1 .

96 Plusieurs facteurs sont susceptibles d'inhiber cette croissance. Dans le modèle (1), les
97 inhibitions suivantes seront intégrées :

- 98 – l'inhibition des bactéries acétogènes par un excès d'hydrogène dans le système.
- 99 – l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes par des concentrations
100 élevées de l'acide acétique A
- 101 – la croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes n'a lieu que pour certaines
102 concentrations de l'acide acétique A .

103 L'objectif de ce travail est d'étudier, dans un premier temps, l'effet de l'hydrolyse sur
104 les propriétés d'un modèle sans inhibition, puis d'un modèle tenant compte des inhibi-
105 tions. L'hydrolyse est modélisée des deux manières décrites précédemment. Hormis la
106 détermination des équilibres et l'analyse de la stabilité, nous nous proposons de déter-
107 miner laquelle des voies métaboliques du processus de la digestion anaérobie permet de
108 maximiser les taux de biogas (méthane et hydrogène) produits, dans des modèles inclu-
109 ant l'étape d'hydrolyse. L'étude combine et étend les résultats obtenus dans [1] pour un
110 modèle à deux étapes et ceux de [9], qui ne tient pas compte de l'étape de l'hydrolyse.

111 Cet article est organisé comme suit. Dans la section 2, nous analysons le modèle (1)
112 où l'hydrolyse est considérée comme une phase purement enzymatique. La vitesse de
113 la réaction est donnée par $r_0(t) = k_{hyd}X_0(t)$, où k_{hyd} est une constante et X_0 est la
114 concentration du substrat lentement biodégradable. Pour étudier l'effet de l'inhibition
115 en présence de la phase d'hydrolyse, nous considérons, dans la section 2.1, le modèle (1)
116 sans tenir compte des inhibitions décrites précédemment. Nous déterminons les équilibres
117 du système et nous étudions leur stabilité globale. Ces résultats sont illustrés par des dia-
118 grammes opératoires qui décrivent les régions d'existence et de stabilité des équilibres, en
119 fonction des paramètres de contrôle D , S_{in} et X_{0in} . Nous nous intéressons également aux
120 taux maximaux du méthane et de l'hydrogène produits. **Ce taux est exprimé en fonction**
121 **de la dilution D , pour des valeurs des concentrations X_{0in} et S_{in} fixés dans un inter-**
122 **valle de valeurs donné.** Dans la section 2.2, les inhibitions sont intégrées dans le modèle.
123 L'analyse des équilibres est effectuée. Les régions de stabilité des équilibres sont illus-
124 trées par des diagrammes opératoires et les taux de méthane et d'hydrogène produits sont
125 déterminés. Dans la section 3, nous étudions le modèle (1) en considérant un comparti-
126 ment microbien hydrolytique pour modéliser la phase d'hydrolyse. La vitesse de réaction
127 est alors $r_0(t) = g_0(X_0(t))X_S(t)$, avec $g_0(\cdot)$ est le taux de croissance microbienne spé-
128 cifique de X_S sur X_0 . L'étude du sous-modèle composé des trois premières équations du
129 modèle (1) montre l'existence d'au maximum trois équilibres, ce qui donne naissance au
130 maximum dix-sept équilibres du système complet (1). Vu la complexité de l'étude dans
131 ce cas, nous nous limitons au cas sans inhibition. L'existence et la stabilité des équilibres
132 **sont discutées** et les résultats obtenus sont illustrés par des diagrammes opératoires dans le
133 plan (D, S_{in}) . Nous montrons que la production maximale du méthane et de l'hydrogène
134 varie suivant les concentrations des substrats lentement et rapidement biodégradable à
135 l'entrée.

136 2. L'analyse du modèle avec hydrolyse enzymatique

137 On considère, ici, le modèle (1) avec $r_0 = k_{hyd}X_0$. Nous commençons par étudier
138 le modèle sans effet d'inhibition. Cela veut dire que la fonction de croissance g_V ne

139 dépend donc pas de H , que g_H ne dépend pas de A et que g_A est une fonction croissante
 140 en A . Nous généralisons, ensuite, notre étude au cas de l'inhibition par l'acétate et par
 141 l'hydrogène.

142 2.1. Le modèle sans inhibition

143 Dans ce cas, on pose $g_V(V) = g_V(V, 0)$ et $g_H(H) = g_H(H, 0)$ et on suppose que:

144

145 **(H1)** $g_S(0) = 0$ et $g_S(\cdot)$ est croissante sur $]0, +\infty[$.

146 **(H2)** $g_V(0) = 0$ et $g_V(\cdot)$ est croissante sur $]0, +\infty[$.

147 **(H3)** $g_A(0) = 0$ et $g_A(\cdot)$ est croissante sur $]0, +\infty[$.

148 **(H4)** $g_H(0) = 0$ et $g_H(\cdot)$ est croissante sur $]0, +\infty[$.

Pour $l = S, V, A$ et H , on note λ_l la solution de l'équation $g_l(\lambda_l) = D$, si elle existe
 et $\lambda_l = +\infty$, sinon.

Notons que, d'après le principe de la conservation de la matière, on a

$$1 + \gamma_{sv} + \gamma_{sa} + \gamma_{sh} \leq \frac{1}{c_s}$$

149 C'est à dire que la quantité de S dégradée est supérieure ou égale à la quantité de X_S qui
 150 s'est développée et de V, A et H produite. De la même manière, on a $1 + \gamma_{va} + \gamma_{vh} \leq \frac{1}{c_v}$,

151 $1 \leq \frac{1}{c_a}$ et $1 \leq \frac{1}{c_h}$.

152 Nous commençons par montrer le résultat suivant:

153 **Proposition 2.1.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (1) restent*
 154 *positives et bornées, pour tout $t \geq 0$.*

155 **Preuve:** On peut montrer par des arguments standards la positivité des solutions de
 156 (1), voir par exemple [1]. Pour démontrer que toutes les solutions de (1) sont bornées, on
 157 pose

$$Z = k_0 X_0 + S + \frac{1}{c_s} X_S + V + \frac{1}{c_v} X_V - \gamma_{sv} X_S + A + \frac{1}{c_a} X_A - \gamma_{va} X_V - \gamma_{sa} X_S \\ + H + \frac{1}{c_h} X_H - \gamma_{vh} X_V - \gamma_{sh} X_S. \quad (2)$$

En dérivant Z , on montre que $Z' = D(S_{in}^+ - Z)$, avec $S_{in}^+ = k_0 X_{0in} + S_{in}$. On pose
 alors $V = Z - S_{in}^+$. En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient $V(t) = V(0)e^{-Dt}$,
 pour tout $t \geq 0$. Par conséquent,

$$Z(t) = S_{in}^+ + (Z(0) - S_{in}^+)e^{-Dt}, \quad \text{pour tout } t \geq 0$$

et on en déduit que

$$Z(t) \leq \max(Z(0), k_0 X_{0in} + S_{in}), \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

158 Comme $Z = k_0 X_0 + S + (\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh})X_S + V + (\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh})X_V + A +$
 159 $\frac{1}{c_a}X_A + H + \frac{1}{c_h}X_H$. D'après la remarque précédente, on a $\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh} > 0$
 160 et $\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh} > 0$. Par suite, on peut conclure que les solutions de (1) sont bornées,
 161 pour tout $t \geq 0$.

162 **2.1.1. Existence et stabilité des équilibres**

163 La première équation du modèle (1) peut être découplée du reste du système. En effet,
 164 l'évolution de la variable X_0 est indépendante de l'évolution des autres variables. L'étude
 165 de la première équation du modèle (1) montre qu'à l'équilibre, X_0 converge globalement
 166 vers $X_0^* = \frac{D}{D+k_{hyd}} X_{0in} > 0$.

167 De même, l'évolution du couple (S, X_S) est indépendante de l'évolution des vari-
 168 ables V, A et H . A l'équilibre de X_0 , la deuxième et la troisième équation de (1) peuvent
 169 être découplées des équations suivantes, elles se réduisent aux équations d'un chémostat
 170 simple. On peut en déduire que si $S_{in}^* = S_{in} + \frac{k_0 k_{hyd}}{D} X_0^* < \lambda_S$ alors $(S_{in}^*, 0)$ est le
 171 seul équilibre dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable. Si
 172 $S_{in}^* > \lambda_S$ alors l'équilibre (λ_S, X_S^*) existe dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement
 173 asymptotiquement stable et l'équilibre $(S_{in}^*, 0)$ est instable, voir [7].

174
 175 D'après ce qui précède, on peut déduire que le système (1) possède neuf équilibres
 176 donnés dans la Proposition 2.2.

177
 178 **Proposition 2.2.** *Sous les hypothèses (H1)-(H4), le système (1) possède neuf points*
 179 *d'équilibre décrits dans [tableau 1](#).*

Équilibre	X_0	S	X_S	V	X_V	A	X_A	H	X_H
E_l	X_0^*	S_{in}^*	0	0	0	0	0	0	0
E_0	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
E_H	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	λ_H	$c_h(H^{(0)})$ $-\lambda_H$
E_A	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$H^{(0)}$	0
E_{AH}	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(H^{(0)})$ $-\lambda_H$
E_V	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	X_V^*	\bar{A}	0	\bar{H}	0
E_{VH}	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	X_V^*	\bar{A}	0	λ_H	$c_h(\bar{H})$ $-\lambda_H$
E_{VA}	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	X_V^*	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	\bar{H}	0
E_*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	X_V^*	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(\bar{H})$ $-\lambda_H$

Table 1. *Les équilibres du modèle (1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$*

180

181 *avec*

182 • $X_0^* = (\frac{D}{D+k_{hyd}}) X_{0in}$, $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}}) X_{0in} + S_{in}$,

183 • $X_S^* = c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$, $X_V^* = c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$,

184 • $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$, $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$,

185 • $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} X_V^*$, $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} X_V^*$.

186 Notons qu'en ajoutant l'étape d'hydrolyse enzymatique dans le modèle étudié dans
 187 [9], une nouvelle composante X_0^* apparaît dans les composantes de chaque équilibre et
 188 le substrat à l'entrée S_{in} devient plus grand $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}}) X_{0in} + S_{in}$. Ainsi, la
 189 concentration des bactéries acidogènes X_S^* augmente quand S_{in} augmente. De même,
 190 pour les bactéries X_V, X_A et X_H et les concentrations de V, A et H . La condition de

191 persistance de X_S pour le modèle sans hydrolyse est $S_{in} > \lambda_S$ et pour le modèle avec
 192 hydrolyse est $S_{in}^* > \lambda_S$, avec $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D + k_{hyd}}) X_{0in} + S_{in} > S_{in}$. X_S se trouve donc
 193 favorisé par l'ajout du terme d'hydrolyse, puisque recevant davantage de substrat.
 194 En appliquant la même technique que [9, Lemme 3.1], on peut déduire un résultat de
 195 stabilité globale des équilibres du système (1). Les conditions d'existence et de stabilité
 196 globale des équilibres du système (1) sont résumées dans la proposition suivante:
 197 **Proposition 2.3.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4), les conditions d'existence et de sta-*
bilité des équilibres du système (1) sont données par:

L'équilibre	Conditions d'existence	Conditions de stabilité globale
E_l	toujours	$S_{in}^* < \lambda_S$
E_0	$S_{in}^* > \lambda_S$	$A^{(0)} < \lambda_A$, $H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
E_H	$H^{(0)} > \lambda_H$	$A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
E_A	$A^{(0)} > \lambda_A$	$H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
E_{AH}	$A^{(0)} > \lambda_A$ et $H^{(0)} > \lambda_H$	$V^{(0)} < \lambda_V$
E_V	$V^{(0)} > \lambda_V$	$\bar{A} < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$
E_{VH}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\bar{H} > \lambda_H$	$\bar{A} < \lambda_A$
E_{VA}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\bar{A} > \lambda_A$	$\bar{H} < \lambda_H$
E_*	$V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $\bar{H} > \lambda_H$	Lorsqu'il existe

Table 2. *Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (1) sans inhi-*
bition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$.

198

199 **La preuve de la proposition 2.3 et des propositions suivantes sont données dans l'annexe.**

200

201 2.1.2. Diagrammes opératoires

202 Les diagrammes opératoires décrivent, dans le plan, les régions de stabilité des équilibres
 203 selon les paramètres de contrôle D , S_{in} et X_{0in} . Dans un premier temps, X_{0in}
 204 est fixé et le comportement du système (1) est décrit dans le plan (D, S_{in}) . Ensuite, nous
 205 fixons la valeur de S_{in} et nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}) .
 206

207 2.1.2.1 Diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in})

Nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}) pour des valeurs dif-
 férentes de la concentration X_{0in} du substrat solide à l'entrée. Ces diagrammes sont
 obtenus en prenant des fonctions de croissance de type Monod:

$$g_l(l) = \frac{m_l l}{k_l + l}, \quad \text{avec } l = S, V, A, H.$$

208 Les valeurs des paramètres m_l et k_l , $l = S, V, A, H$, sont celles de Tableau A1 de [9]. Ces
 209 fonctions vérifient les hypothèses (H1) – (H4). Les régions R_1, \dots, R_5 sont définies
 210 dans la proposition 2.4 et correspondent, respectivement, aux régions d'existence et de
 211 stabilité des équilibres E_l, E_0, E_H, E_{AH} et E_* . La figure 2 représente les diagrammes
 212 opératoires dans le plan (D, S_{in}) pour $X_{0in} = 0$ et $X_{0in} = 1$. Pour $X_{0in} = 0$, on obtient
 213 le même diagramme opératoire de [9] (voir Figure 4 de [9]), puisque dans ce cas, $X_0^* = 0$
 214 et $S_{in}^* = S_{in} = S^{(0)}$.
 215

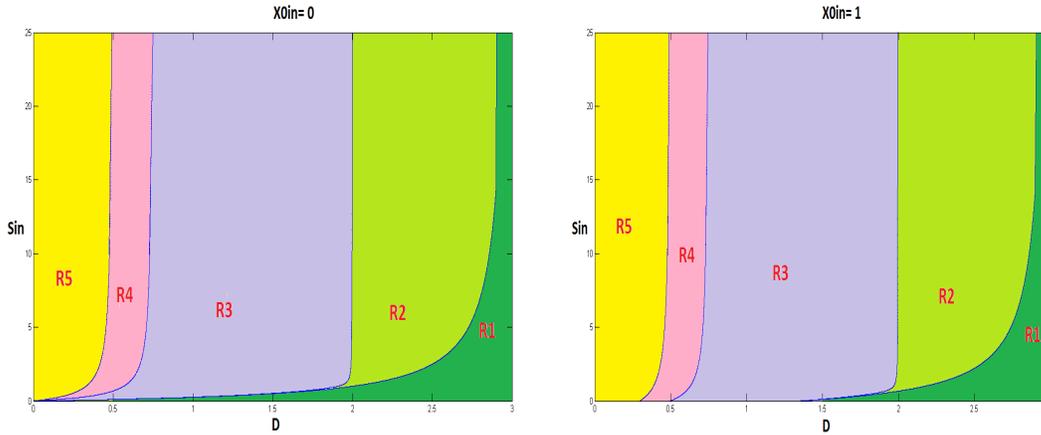


Figure 2. Diagramme opératoire, dans le plan (D, S_{in}) , à gauche pour $X_{0in} = 0$, à droite pour $X_{0in} = 1$.

Notons pour $l = S, V, A$ et H , les solutions respectives λ_l des équations $g_l(\lambda_l) = D$. Elles sont données par:

$$\lambda_S = \frac{Dk_s}{m_s - D}, \quad \lambda_V = \frac{Dk_v}{m_v - D}, \quad \lambda_A = \frac{Dk_a}{m_a - D}, \quad \text{et} \quad \lambda_H = \frac{Dk_h}{m_h - D}.$$

Elles sont définies pour $0 < D < \min(m_s, m_v, m_a, m_h)$. Définissons les fonctions F , K_H , K_A et K_V par:

$$F(D) = \lambda_S - \frac{k_0 k_{hyd}}{D + k_{hyd}} X_{0in}, \quad K_H(D) = \frac{\lambda_H}{\gamma_{sh} c_s}, \quad K_A(D) = \frac{\lambda_A}{\gamma_{sa} c_s} \text{ et } K_V(D) = \frac{\lambda_V}{\gamma_{sv} c_s}.$$

216 Nous nous plaçons dans le cas où:

$$g_V(V^{(0)}) < g_A(\bar{A}) < g_H(\bar{H}) < g_A(A^{(0)}) < g_H(H^{(0)}) < g_S(S_{in}^*). \quad (3)$$

217 Ces conditions sont vérifiées par le jeu de paramètres choisi dans [9], voir Tableau A1.

218 Sous l'hypothèse 3 et en utilisant la proposition 2.3, on peut montrer que:

Proposition 2.4. Le plan (D, S_{in}) est divisé en cinq régions décrites dans Tableau 3:

Condition	Région	E_I	E_0	E_H	E_A	E_{AH}	E_V	E_{VH}	E_{VA}	E_*
$S_{in} < F(D)$	R_1	S								
$S_{in} > F(D)$ et $S_{in} < K_H(D) + F(D)$	R_2	I	S							
$S_{in} > K_H(D) + F(D)$ et $S_{in} < K_A(D) + F(D)$	R_3	I	I	S						
$S_{in} > K_A(D) + F(D)$ et $S_{in} < K_V(D) + F(D)$	R_4	I	I	I	I	S				
$S_{in} > K_V(D) + F(D)$	R_5	I	I	I	I	I	I	I	I	S

Table 3. Existence et stabilité des équilibres du système (1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$, selon (D, S_{in})

219
 220 La lettre *S* (resp. *I*) signifie que l'équilibre correspondant est stable (resp. instable).
 221 L'absence de lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.

222 En augmentant la valeur du substrat solide X_{0in} , on peut remarquer que la taille
 223 des régions de stabilité s'agrandit. Par suite, en ajoutant l'étape d'hydrolyse, les régions
 224 de stabilité des équilibres dans le plan (D, S_{in}) augmentent de taille en fonction de la
 225 concentration X_{0in} du substrat solide à l'entrée. D'après la Figure 2 à droite, quand la
 226 concentration du substrat solide X_{0in} devient plus grande et que le taux de dilution D est
 227 faible (région R_5) alors pour n'importe quelle valeur de substrat soluble S_{in} , le système
 228 converge vers l'équilibre de coexistence E^* . Par contre, si le taux de dilution D est
 229 important (région R_1), le système converge vers l'équilibre de lessivage E_l .
 230 Les équilibres E_A, E_V, E_{VH} et E_{VA} sont instables, dans ce cas.

231

232 **2.1.2.2 Diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in})**

233 Nous traçons le diagramme opératoire dans le plan (D, X_{0in}) pour différentes valeurs
 234 de S_{in} . La Figure 3 présente les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}) pour
 235 $S_{in} = 0$ et $S_{in} = 1$. Les régions J_1, \dots, J_5 sont définies dans la proposition 2.5
 236 et correspondent, respectivement, aux régions d'existence et de stabilité des équilibres
 237 E_l, E_0, E_H, E_{AH} et E^* .
 238

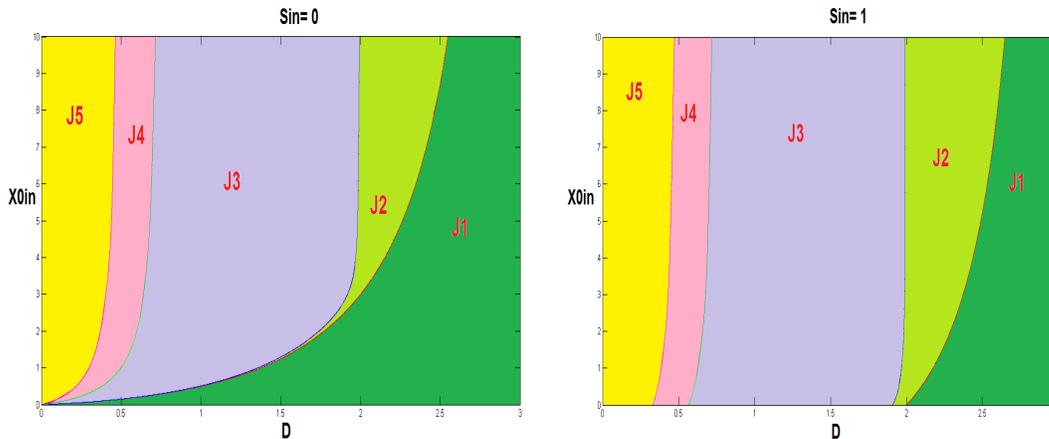


Figure 3. Diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}) , à gauche pour $S_{in} = 0$, à droite pour $S_{in} = 1$.

Là aussi, la taille des régions de stabilité des équilibres augmente avec la concentration S_{in} . Si S_{in} est élevée et D est faible (région J_5) alors le système converge vers l'équilibre de coexistence E^* . Si le taux de dilution D est important (région J_1), le système converge vers l'équilibre de lessivage E_l .

Nous définissons les fonctions:

$$G(D) = \frac{(\lambda_S - S_{in})(D + k_{hyd})}{k_0 k_{hyd}}, \quad L_H(D) = \frac{\lambda_H(D + k_{hyd})}{\gamma_{sh} c_s k_0 k_{hyd}},$$

$$L_A(D) = \frac{\lambda_A(D + k_{hyd})}{\gamma_{sa} c_s k_0 k_{hyd}} \quad \text{et} \quad L_V(D) = \frac{\lambda_V(D + k_{hyd})}{\gamma_{sv} c_s k_0 k_{hyd}}.$$

239 Sous l'hypothèse 3 et en utilisant la proposition 2.3, on peut montrer le résultat suivant:

Le plan (D, X_{0in}) est divisé en cinq régions décrites dans Tableau 4:

Condition	Région	E_l	E_0	E_H	E_A	E_{AH}	E_V	E_{VH}	E_{VA}	E_*
$X_{0in} < G(D)$	J_1	S								
$X_{0in} > G(D)$, et $X_{0in} < L_H(D) + G(D)$	J_2	I	S							
$X_{0in} > L_H(D) + G(D)$, et $X_{0in} < L_A(D) + G(D)$	J_3	I	I	S						
$X_{0in} > L_A(D) + G(D)$, et $X_{0in} < L_V(D) + G(D)$	J_4	I	I	I	I	S				
$X_{0in} > L_V(D) + G(D)$	J_5	I	I	I	I	I	I	I	I	S

Table 4. Existence et stabilité des équilibres du système (1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$, selon (D, X_{0in}) .

240

2.1.3. Taux de biogaz produit

A partir de l'analyse des équilibres du modèle, nous déterminons le taux du méthane et de l'hydrogène produits en chaque équilibre et nous identifions la voie qui donne une production maximale.

2.1.3.1 Taux de méthane produit

Le taux de méthane produit, en un équilibre E , est donné par la formule suivante:

$$Q_{CH_4} = \alpha_1 g_A(A|_{A=A^*})X_A|_{X_A=X_A^*} + \alpha_2 g_H(H|_{H=H^*})X_H|_{X_H=X_H^*}$$

246

avec $\alpha_1 = \frac{1-c_a}{c_a}$ et $\alpha_2 = \frac{1-c_h}{c_h}$.

Remarquons que d'après le schéma réactionnel de la Figure 1, le méthane CH_4 est produit par les bactéries acétogènes X_A ou par les bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H . Pour avoir un maximum de méthane produit, il faut choisir $X_A \neq 0$ et $X_H \neq 0$. Les équilibres où les concentrations des biomasses X_A et X_H sont non nulles sont E_* et E_{AH} . Donc, le taux de méthane produit peut être maximal soit à l'équilibre E_{AH} ou à l'équilibre positif E_* .

On peut vérifier ce résultat en calculant le taux de méthane produit, pour chaque équilibre, voir Tableau 5.

En effet, rappelons que $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$. Rappelons aussi que E_H existe si $H^{(0)} > \lambda_H$ et que E_A existe si $A^{(0)} > \lambda_A$. Sous ces deux conditions, E_{AH} existe et le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_{AH} est plus grand que celui à l'équilibre E_A et à l'équilibre E_H . De même, E_{VH} existe si $\bar{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$ et E_{VA} existe si $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$. On déduit que, si E_* existe alors le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_* est plus grand que celui à l'équilibre E_{VA} et à l'équilibre E_{VH} .

262

Équilibre	Q_{CH_4}
E_l, E_0 et E_V	0
E_H	$\alpha_2 c_h D (H^{(0)} - \lambda_H)$
E_A	$\alpha_1 c_a D (A^{(0)} - \lambda_A)$
E_{AH}	$\alpha_1 c_a D (A^{(0)} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D (H^{(0)} - \lambda_H)$
E_{VH}	$\alpha_2 c_h D (\bar{H} - \lambda_H)$
E_{VA}	$\alpha_1 c_a D (\bar{A} - \lambda_A)$
E_*	$\alpha_1 c_a D (\bar{A} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D (\bar{H} - \lambda_H)$

Table 5. Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hydr} X_0$.

263 En conclusion, on a:

264 – Si $V^{(0)} > \lambda_V$, alors $\bar{A} > A^{(0)}$ et $\bar{H} > H^{(0)}$. Dans ce cas, E_* existe et est stable et
 265 le taux de méthane produit est maximal à l'équilibre E_* .

266 – Si $V^{(0)} < \lambda_V$ alors $\bar{A} < A^{(0)}$ et $\bar{H} < H^{(0)}$. Dans ce cas, E_{AH} existe et est stable
 267 et le taux de méthane produit est maximal à l'équilibre E_{AH} .

268 On représente, dans la Figure 4, le taux maximal du méthane produit en fonction de
 269 la dilution D . On varie la valeur de la concentration du substrat sous forme particulière
 270 X_{0in} et la valeur de la concentration du substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière
 271 à maintenir la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante.

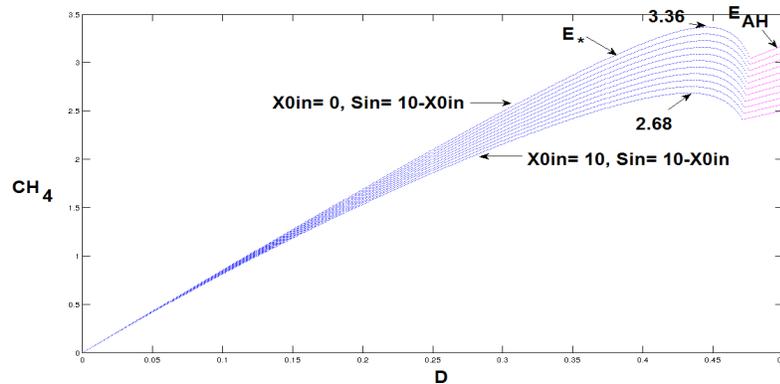


Figure 4. La variation des taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane à l'équilibre E_* et les courbes roses les taux de méthane à l'équilibre E_{AH} , selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in} .

272 Dans la mesure où il existe un rendement de conversion du substrat solide en substrat
 273 soluble, selon que la matière organique se trouve sous l'une ou l'autre forme, la produc-
 274 tion de méthane diffère, voir Figure 4. Pour une même valeur de $X_{0in} + S_{in}$, on produit
 275 plus de méthane en augmentant la concentration S_{in} du substrat sous forme soluble qu'en
 276 augmentant la concentration X_{0in} du substrat sous forme particulière.

277

278 **Remarque:** Si les valeurs des concentrations à l'entrée S_{in} et X_{0in} sont plus élevées
 279 ($X_{0in} + S_{in}$ est supérieure à la valeur 10), alors la courbe du taux maximal du méthane

280 produit, en fonction de D , garde la même concavité et le maximum s'approche de la
 281 droite d'équation $D = \min(m_s, m_v, m_a, m_h)$. Mais, si ces concentrations sont assez
 282 faibles alors le maximum est plus proche de l'axe des ordonnées $D = 0$.

283 2.1.3.2 Taux d'hydrogène produit

Le taux d'hydrogène produit est donné par la formule suivante:

$$Q_{H_2} = \alpha_3 g_S (S|_{S=S^*}) X_S|_{X_S=X_S^*} + \alpha_4 g_V (V|_{V=V^*}) X_V|_{X_V=X_V^*}$$

284 avec $\alpha_3 = \frac{1-c_s}{c_s}$ et $\alpha_4 = \frac{1-c_v}{c_v}$.

285 Le **tableau 6** donne le taux d'hydrogène produit en chaque équilibre.

Nous pouvons donc déduire que:

Équilibre	Q_{H_2}
E_l	0
E_0, E_H, E_A et E_{AH}	$\alpha_3 D X_S^*$
E_V, E_{VH}, E_{VA} et E_*	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$

Table 6. Taux d'hydrogène produit en chaque équilibre du modèle (1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hydr} X_0$.

286

287 1) Si $V^{(0)} > \lambda_V$ alors le taux d'hydrogène produit par le modèle sans inhibition
 288 est maximal à l'un des équilibres E_V, E_{VH}, E_{VA} ou E_* , dès qu'il existe et est stable.

289 - Si $\bar{A} < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_V .

290 - Si $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} < \lambda_A$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_{VH} .

291 - Si $\bar{A} > \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_{VA} .

292 - Si $\bar{A} > \lambda_A$ et $\bar{H} > \lambda_H$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_* .

293 2) Si $V^{(0)} < \lambda_V$ alors le taux maximal d'hydrogène produit est donné par $E_0, E_H,$
 294 E_A ou E_{AH} :

295 - Si $A^{(0)} < \lambda_A, H^{(0)} < \lambda_H$ et $S_{in}^* > \lambda_S$ alors le taux d'hydrogène est maximal en
 296 E_0 .

297 - Si $A^{(0)} < \lambda_A$ et $H^{(0)} > \lambda_H$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_H .

298 - Si $H^{(0)} < \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_A .

299 - Si $A^{(0)} > \lambda_A$ et $H^{(0)} > \lambda_H$ alors le taux d'hydrogène est maximal en E_{AH} .

300 Le taux maximal d'hydrogène produit est représenté, en fonction de D , dans la figure
 301 5. Ici aussi, la production de l'hydrogène diffère, selon que la matière organique se trouve
 302 sous forme soluble ou particulaire, voir Figure 5. En maintenant la somme $X_{0in} + S_{in}$
 303 constante, le taux d'hydrogène est d'autant plus élevé que la concentration S_{in} est plus
 304 grande.

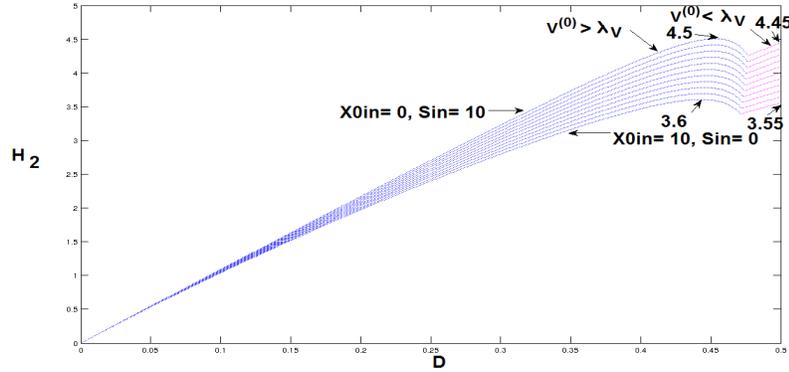


Figure 5. La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in} .

305 2.2. Le modèle avec inhibition

306 Dans ce modèle, on tient compte de l'inhibition de la croissance des bactéries acé-
 307 togènes par un excès d'hydrogène dans le système et de celle des bactéries méthanogènes
 308 hydrogénéotrophes et acétoclastes par l'acétate. On suppose alors que:

309 **(H5)** Pour tout $V \geq 0$ et $H \geq 0$, $g_V(0, H) = 0$, $g_V(V, 0) > 0$, $\frac{\partial g_V}{\partial V}(V, H) > 0$,
 310 $\frac{\partial g_V}{\partial H}(V, H) < 0$ et $\lim_{H \rightarrow +\infty} g_V(V, H) = 0$.

311 **(H6)** Pour tout $H \geq 0$ et $A \geq 0$, $g_H(0, A) = 0$, $g_H(H, 0) > 0$, $\frac{\partial g_H}{\partial H}(H, A) > 0$,
 312 $\frac{\partial g_H}{\partial A}(H, A) < 0$ et $\lim_{H \rightarrow +\infty} g_H(H, A) = 0$.

313 **(H7)** $g_A(0) = 0$, il existe $A_{max} > 0$ tel que $g'_A(A) > 0$, pour $0 < A < A_{max}$ et
 314 $g'_A(A) < 0$, pour $A > A_{max}$ et $\lim_{A \rightarrow +\infty} g_A(A) = 0$.

315 Soient $\lambda_V(H)$ et $\lambda_H(A)$ les solutions respectives des équations $g_V(\lambda_V(H), H) = D$ et
 316 $g_H(\lambda_H(A), A) = D$. On note aussi par λ_A^i , $i = 1, 2$ les solutions de l'équation $g_A(A) =$
 317 D , quand elles existent, avec $\lambda_A^1 < \lambda_A^2$.

318 2.2.1. Existence et stabilité des équilibres

319 Comme dans la section 2.1, les trois premières équations du modèle (1) peuvent être
 320 découplées du reste du système. A l'équilibre, si $X_S = 0$ alors $V = A = H = 0$. Par
 321 suite, $X_V = X_A = X_H = 0$, $S = S_{in}^* := \left(\frac{k_0 k_{hyd}}{D + k_{hyd}}\right) X_{0in} + S_{in}$ et $X_0 = X_0^* :=$
 322 $\left(\frac{D}{D + k_{hyd}}\right) X_{0in}$.
 323 Mais, si $X_S > 0$ alors $X_0 = X_0^*$, $S = S^* := \lambda_S$ et $X_S = X_S^* := c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$. En

324 remplaçant les variables X_0, S et X_S par leurs valeurs à l'équilibre dans les six dernières
 325 équations du système (1), on se ramène à l'étude du système (4):

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV}{dt} = D(V^{(0)} - V) - \frac{1}{c_v} g_V(V, H) X_V \\ \frac{dX_V}{dt} = (g_V(V, H) - D) X_V \\ \frac{dA}{dt} = D(A^{(0)} - A) + \gamma_{va} g_V(V, H) X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A) X_A \\ \frac{dX_A}{dt} = (g_A(A) - D) X_A \\ \frac{dH}{dt} = D(H^{(0)} - H) + \gamma_{vh} g_V(V, H) X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H, A) X_H \\ \frac{dX_H}{dt} = (g_H(H, A) - D) X_H. \end{array} \right. \quad (4)$$

326 où $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$ et $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$.

327 Le sous-modèle (4) n'est autre que le système (9) de [9]. Il admet donc douze points
 328 d'équilibre dont deux équilibres strictement positifs, notés E_{11} et E_{12} , voir Tableau 7,
 329 (où on a noté $E_1 = \varepsilon_0, E_2 = \varepsilon_H, E_3 = \varepsilon_A^1, E_4 = \varepsilon_A^2, E_5 = \varepsilon_{AH}^1, E_6 = \varepsilon_{AH}^2, E_7 = \varepsilon_V,$
 $E_8 = \varepsilon_{VH}, E_9 = \varepsilon_{V_A}^1, E_{10} = \varepsilon_{V_A}^2, E_{11} = \varepsilon_*^1$ et $E_{12} = \varepsilon_*^2$)

Équilibre	V	X_V	A	X_A	H	X_H
E_1	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
E_2	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	λ_H^0	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^0)$
E_3	$V^{(0)}$	0	λ_A^1	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	$H^{(0)}$	0
E_4	$V^{(0)}$	0	λ_A^2	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	$H^{(0)}$	0
E_5	$V^{(0)}$	0	λ_A^1	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	λ_H^1	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^1)$
E_6	$V^{(0)}$	0	λ_A^2	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	λ_H^2	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^2)$
E_7	\hat{V}	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}\hat{V}$	0	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
E_8	\check{V}	$c_v(V^{(0)} - \check{V})$	$A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}c_v\check{V}$	0	\check{H} $-\gamma_{vh}c_v\check{V}$	$c_h(H_V^{(0)} - \check{H})$
E_9	\hat{V}	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	λ_A^1	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^1)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
E_{10}	\hat{V}	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	λ_A^2	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^2)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
E_{11}	λ_V^1	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$	λ_A^1	$c_a(A^1 - \lambda_A^1)$	λ_H^1	$c_h(H^1 - \lambda_H^1)$
E_{12}	λ_V^2	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$	λ_A^2	$c_a(A^2 - \lambda_A^2)$	λ_H^2	$c_h(H^2 - \lambda_H^2)$

Table 7. Les équilibres du sous-modèle (4).

330

331 avec

332

- 333 • $\lambda_V^0 = \lambda_V(H^{(0)})$, $\lambda_H^0 = \lambda_H(A^{(0)})$,
- 334 • $\lambda_H^i = \lambda_H(\lambda_A^i)$, $\lambda_V^i = \lambda_V(\lambda_H^i)$ pour $i = 1, 2$,
- 335 • $A_V^{(0)} = A^{(0)} + \gamma_{va}c_vV^{(0)}$, $H_V^{(0)} = H^{(0)} + \gamma_{vh}c_vV^{(0)}$,
- 336 • $A^i = A_V^{(0)} - \gamma_{va}c_v\lambda_V^i$, $H^i = H_V^{(0)} - \gamma_{vh}c_v\lambda_V^i$ pour $i = 1, 2$,
- 337 • \hat{V} est solution de l'équation implicite $\hat{V} = \lambda_V(H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} - \hat{V}))$,

- 338 • $\hat{H} = H_V^{(0)} - \gamma_{vh}c_v\hat{V}$, $\hat{A} = A_V^{(0)} - \gamma_{va}c_v\hat{V}$,
 339 • $\check{H} = \lambda_H(A^{(0)} + \gamma_{va}c_v(V^{(0)} - \lambda_V(\check{H})))$, $\check{V} = \lambda_V(\check{H})$ et $\check{A} = A_V^{(0)} - \gamma_{va}c_v\check{V}$.

340
 341 Les conditions d'existence ainsi que les conditions de stabilité locale sont données, respectivement, dans **Tableaux 8** et **9**, voir [9, section 4.1], pour plus de détails.

L'équilibre	Conditions d'existence
E_1	toujours
E_2	$H^{(0)} > \lambda_H^0$
E_3	$A^{(0)} > \lambda_A^1$
E_4	$A^{(0)} > \lambda_A^2$
E_5	$A^{(0)} > \lambda_A^1$ et $H^{(0)} > \lambda_H^1$
E_6	$A^{(0)} > \lambda_A^2$ et $H^{(0)} > \lambda_H^2$
E_7	$V^{(0)} > \lambda_V^0$
E_8	$V^{(0)} > \lambda_V(\lambda_H^0)$ et $\check{H} < H_V^{(0)} - \gamma_{vh}c_v\check{V}$
E_9	$V^{(0)} > \lambda_V^0$ et $\hat{A} > \lambda_A^1$
E_{10}	$V^{(0)} > \lambda_V^0$ et $\hat{A} > \lambda_A^2$
E_{11}	$V^{(0)} > \lambda_V^1$, $A^1 > \lambda_A^1$ et $H^1 > \lambda_H^1$
E_{12}	$V^{(0)} > \lambda_V^2$, $A^2 > \lambda_A^2$ et $H^2 > \lambda_H^2$

Table 8. Conditions d'existence des équilibres du sous-modèle (4).

342

L'équilibre	Conditions de stabilité locale
E_1	$V^{(0)} < \lambda_V^0$, ($A^{(0)} < \lambda_A^1$ ou $A^{(0)} > \lambda_A^2$) et $H^{(0)} < \lambda_H^0$
E_2	$V^{(0)} < \lambda_V(\lambda_H^0)$, ($A^{(0)} < \lambda_A^1$ ou $A^{(0)} > \lambda_A^2$)
E_3	$V^{(0)} < \lambda_V^0$ et $H^{(0)} < \lambda_H^1$
E_4	toujours instable
E_5	$V^{(0)} < \lambda_V^1$
E_6	toujours instable
E_7	($\hat{A} < \lambda_A^1$ ou $\hat{A} > \lambda_A^2$) et $\hat{H} < \lambda_H(\hat{A})$
E_8	$\check{A} < \lambda_A^1$ ou $\check{A} > \lambda_A^2$
E_9	$\check{H} < \lambda_H^1$
E_{10}	toujours instable
E_{11}	stable lorsqu'il existe
E_{12}	toujours instable

Table 9. Conditions de stabilité locale des équilibres du sous-modèle (4).

343 2.2.2. Diagrammes opératoires

On suppose, dans cette section, que les fonctions de croissance avec inhibition $g_V(.,.)$ et $g_H(.,.)$ sont données par les fonctions de Bedington suivantes:

$$g_V(V, H) = \frac{m_v V}{k_v + V + \mu_h H} \quad \text{et} \quad g_H(H, A) = \frac{m_h H}{k_h + H + \mu_a A},$$

m_v, m_h et k_v, k_h sont, respectivement, les taux de croissance maximale et les constantes de demi-saturation, μ_h et μ_a sont des facteurs d'inhibition. Ces fonctions de croissance, utilisées par les biologistes, vérifient les hypothèses (H5) et (H6). La fonction de croissance g_A est choisie de type Haldane:

$$g_A(A) = \frac{m_a A}{k_a + A + \frac{A^2}{k_I}},$$

344 k_I est le coefficient d'inhibition de la croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes X_A par
345 l'acétate. Lorsque la valeur de k_I est très grande, la fonction de croissance microbienne $g_A(A)$ de
346 type Haldane se comporte comme une fonction de type Monod. Les valeurs des paramètres utilisés
347 sont celles de Tableau A1 de [9].

348

349 Les figures 6 et 7 présentent les diagrammes opératoires du système (1) avec inhibition. On ne
350 peut déterminer, dans ce cas, l'expression analytique des courbes délimitant les régions de stabilité
351 des équilibres puisque les seuils de rentabilité sont les zéros de fonctions implicites et ne peuvent
352 être déterminés explicitement. Les diagrammes sont donc obtenus par simulation du système pour
353 plusieurs conditions initiales et les régions de stabilité sont dessinées point par point.

354 Pour une concentration $X_{0in} = 0$, les diagrammes opératoires qu'on trouve sont ceux de [9],
355 voir Figures 5-8.

356 Dans la figure 6, on prend $X_{0in} = 10$ et on suppose que les facteurs d'inhibition μ_a et μ_h sont nuls
357 et que k_I prend une très grande valeur ($k_I = 100$). On voit alors que les régions de stabilité pour
358 de petites valeurs de S_{in} ont la même allure que celles trouvées pour le modèle sans inhibition.
359 L'inhibition dans ce cas n'a pas d'effet sur le système. Par contre, pour des valeurs de S_{in} entre
360 0 et 150, une nouvelle région de stabilité apparaît, celle de l'équilibre de l'extinction des bactéries
361 méthanogènes acétoclastes E_8 . Il y a aussi apparition de régions de bistabilité: une première région
362 où l'équilibre de E_8 et l'équilibre de coexistence E_{11} sont stables (la région en bleu-ciel) et une
363 seconde région où l'équilibre E_5 (extinction des bactéries acétogènes) et E_2 (extinction des bac-
364 téries méthanogènes acétoclastes et des bactéries acétogènes) sont stables, (la région en mauve),
365 voir Figure 6.

366 Dans la figure 7, le facteur k_I est petit et les facteurs d'inhibition sont non nuls ($\mu_a = \mu_h = 1$). Il
367 y a apparition d'une autre région de bistabilité, où E_{11} et E_2 sont stables (la région en gris).

368 En augmentant, la valeur de la matière organique sous forme particulière, X_{0in} , de 1 à 10 la région
369 de stabilité de l'équilibre E_5 (la région en rose) et la région de bistabilité de E_5 et de E_2 (la région
370 en mauve) disparaissent. Par contre, la région de stabilité de l'équilibre de coexistence E_{11} (la
371 région en noir) et la région de bistabilité de E_{11} et de E_2 (la région en gris) augmentent de taille,
372 voir Figure 7 à droite.

373 En augmentant la valeur de la concentration X_{0in} , on remarque que les régions de stabilité, dans
374 le plan (D, S_{in}) , traduisent vers le bas et que la taille de certaines régions augmentent tandis que
375 d'autres disparaissent. Chaque région correspond soit à un seul équilibre stable soit à un cas de
376 bistabilité.

377

378 Cette étude montre que l'inhibition a un impact sur la stabilité des équilibres et qu'en ajoutant
379 l'étape d'hydrolyse, les régions de stabilité changent de taille et il y a apparition de nouvelles régions
380 de stabilité et de bistabilité.

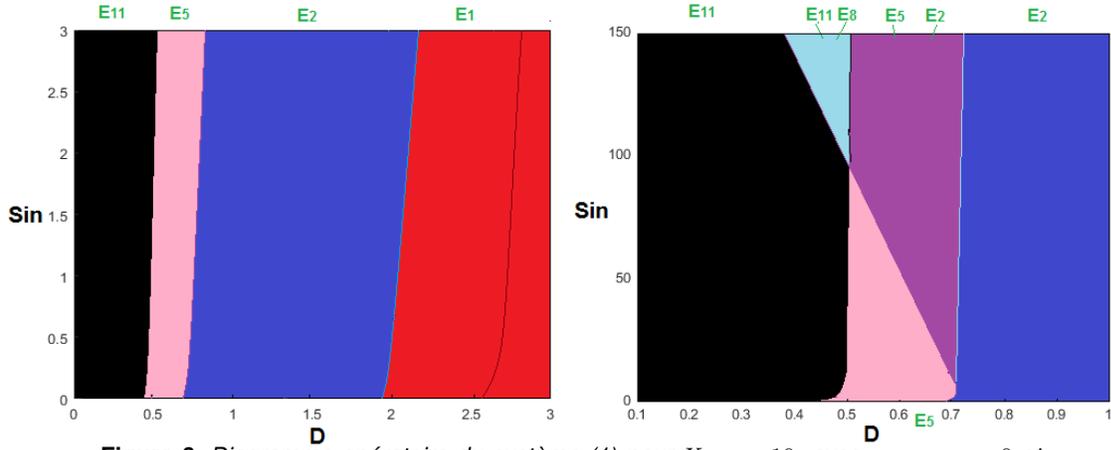


Figure 6. Diagramme opératoire du système (1) pour $X_{0in} = 10$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$, à droite pour $0 \leq S_{in} \leq 3$ et à gauche pour de grandes valeurs de S_{in} .

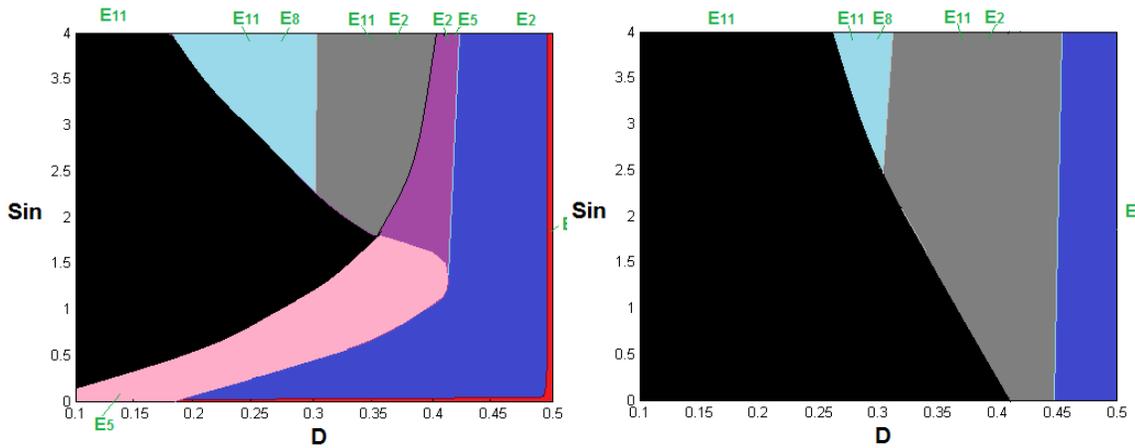


Figure 7. Diagramme opératoire du système (1) pour $X_{0in} = 1$ à gauche et $X_{0in} = 10$ à droite, avec $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

381 **2.2.3. Taux de biogaz produit pour le modèle avec inhibition**

382 Le taux de méthane (respectivement, de l'hydrogène) dépend des fonctions de croissance g_A et
 383 g_H (respectivement, de g_S et de g_V). Ils diffèrent donc du cas sans inhibition.

384 **2.2.3.1 Taux de méthane produit**

Le taux de méthane produit en un équilibre E est donné par la formule suivante:

$$Q_{CH_4}(E) = \alpha_1 g_A(A|_{A=A^*}) X_{A|X_A=X_A^*} + \alpha_2 g_H(H|_{H=H^*}, A|_{A=A^*}) X_{H|X_H=X_H^*}$$

385

386 Le tableau 10 donne le taux de méthane produit, pour chaque équilibre du modèle (1).

Équilibre	Q_{CH_4}
E_1 et E_7	0
E_2	$\alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H^0)$
E_3	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A^1)$
E_4	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A^2)$
E_5	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A^1) + \alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H^1)$
E_6	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A^2) + \alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H^2)$
E_8	$\alpha_2 D c_h (H_V^{(0)} - \check{H} - \gamma_{vh} c_v \check{V})$
E_9	$\alpha_1 D c_a (A_V^{(0)} - \lambda_A^1 - \gamma_{va} c_v \check{V})$
E_{10}	$\alpha_1 D c_a (A_V^{(0)} - \lambda_A^2 - \gamma_{va} c_v \check{V})$
E_{11}	$\alpha_1 D c_a (A^1 - \lambda_A^1) + \alpha_2 D c_h (H^1 - \lambda_H^1)$
E_{12}	$\alpha_1 D c_a (A^2 - \lambda_A^2) + \alpha_2 D c_h (H^2 - \lambda_H^2)$

Table 10. Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (1) avec hydrolyse enzymatique et inhibition

où les seuils de rentabilité λ_A^1, λ_A^2 sont définis, pour $D < \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}$ par:

$$\lambda_A^1 = \frac{(m_a - D) - \sqrt{(D - m_a)^2 - 4D^2 \frac{k_a}{k_I}}}{\frac{2D}{k_I}}, \quad \lambda_A^2 = \frac{(m_a - D) + \sqrt{(D - m_a)^2 - 4D^2 \frac{k_a}{k_I}}}{\frac{2D}{k_I}}.$$

$\lambda_H^1, \lambda_H^2, \lambda_V^1$ et λ_V^2 sont donnés par:

$$\lambda_H^1 = \frac{D(k_h + \mu_a \lambda_A^1)}{m_h - D}, \quad \lambda_H^2 = \frac{D(k_h + \mu_a \lambda_A^2)}{m_h - D}, \quad \text{pour } D < \min(m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}),$$

$$\lambda_V^1 = \frac{D(k_v + \mu_h \lambda_H^1)}{m_v - D}, \quad \lambda_V^2 = \frac{D(k_v + \mu_h \lambda_H^2)}{m_v - D}, \quad \text{pour } D < \min(m_v, m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}).$$

387 Notons que si $X_A = 0$ alors l'acétate A s'accumule dans le milieu. Par suite, la croissance des
388 bactéries méthanogènes hydrogénéotrophes X_H sera aussi inhibée, ce qui inhibe la production du
389 méthane. Maintenant, si $X_H = 0$ alors l'hydrogène H_2 s'accumule dans le milieu, ce qui inhibe la
390 croissance des bactéries acétogènes X_V . Par suite, la production de l'acétate A et de l'hydrogène
391 H diminue, ainsi que celle du méthane.

392 Le taux maximal de méthane est donc atteint aux équilibres où les biomasses $X_A \neq 0$ et $X_H \neq 0$,
393 c'est à dire aux équilibres E_5, E_6, E_{11} et E_{12} . Comme $Q_{CH_4}(E_5) > Q_{CH_4}(E_6)$ et $Q_{CH_4}(E_{11}) >$
394 $Q_{CH_4}(E_{12})$ alors le taux maximal du méthane produit peut être donné soit par l'équilibre E_5 , soit
395 par l'équilibre E_{11} .

396 D'après Tableau 10, Si $A^{(0)} > \max(\lambda_A^1, A^1)$ et $H^{(0)} > \max(\lambda_H^1, H^1)$, le taux maximal du
397 méthane produit est donné par l'équilibre E_5 .

398 Dans le cas où $A^1 > \max(\lambda_A^1, A^{(0)})$ et $H^1 > \max(\lambda_H^1, H^{(0)})$, le taux maximal du méthane pro-
399 duit est donné par l'équilibre E_{11} .

400 Notons que si $A^{(0)} > \lambda_A^1$ et $H^{(0)} < \lambda_H^1$ alors le taux maximal du méthane produit est donné par
401 l'équilibre E_3 , puisque dans ce cas E_5 est instable et E_{11} n'existe pas, voir Figures 8, 9 et 10.

402 Pour les simulations suivantes, on prend $\mu_h = \mu_a = 1, k_I = 100, k_0 = 1$ et $k_{hyd} = 2$. On
403 représente dans les figures 8, 9 et 10 le taux du méthane produit, pour $D < \min(m_s, m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}})$.

404 On fait varier X_{0in} entre 0 et 10 tout en maintenant la somme $X_{0in} + S_{in} = 10$.

405 En prenant d'autres valeurs de paramètres, $k_I = 10, \mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$, on trace le taux de
406 méthane produit pour $X_{0in} + S_{in} = 10$, voir Figure 9.

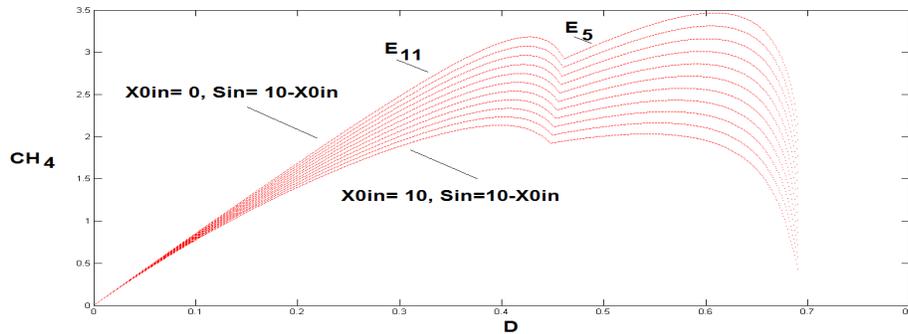


Figure 8. La variation du taux maximal de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leq D \leq 0.7$, $\mu_h = \mu_a = 1$ et $k_I = 100$

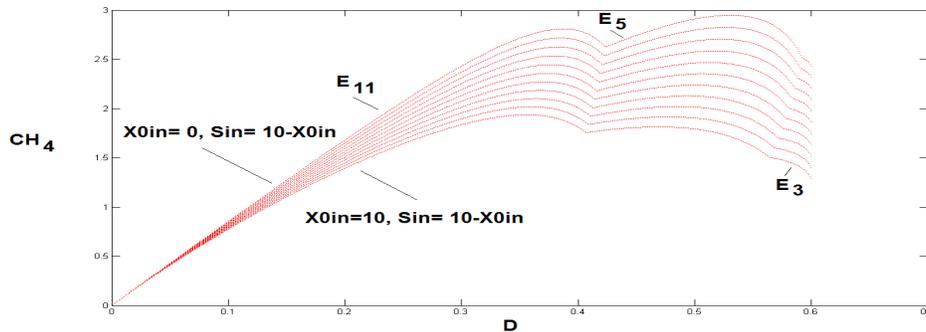


Figure 9. La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leq D \leq 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ et $k_I = 10$.

407 Avec ce nouveau jeu de paramètres, le taux maximal de biogaz est toujours donné par l'un des
 408 équilibres E_{11} ou E_5 . Lorsque, les paramètres μ_a et/ou μ_h augmentent et k_I diminue, l'inhibition
 409 augmente et on produit moins de méthane. En effet, dans la figure 9, on voit que le taux maximal
 410 de biogaz est inférieur à celui représenté dans la figure 8.

411 On diminue à présent la concentration des substrats à l'entrée et on représente le taux de méthane
 412 produit pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, sans changer les facteurs d'inhibition: $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$.

413 Pour $X_{0in} = 0$ et $S_{in} = 5$, voir Figure 10, le maximum global du taux de méthane est donné
 414 par l'équilibre E_5 . Ce résultat est analogue à celui trouvé dans [10], voir Figure 5 (c). Dans cette
 415 figure, on note que le taux de biogaz produit est légèrement inférieur à celui illustré dans la figure
 416 10, puisque nous ne tenons pas compte des termes de mortalité des biomasses.

417 En tenant compte de l'étape d'hydrolyse et en augmentant le substrat à l'entrée $X_{0in} + S_{in}$ de 5 à
 418 10, voir Figure 10 et Figure 9, on remarque que le taux de biogaz produit est plus important dans
 419 la figure 9 que dans la figure 10, (il peut atteindre le double). Le taux de méthane produit dépend
 420 donc de l'étape d'hydrolyse qu'on ne peut négliger dans le processus de digestion anaérobie.

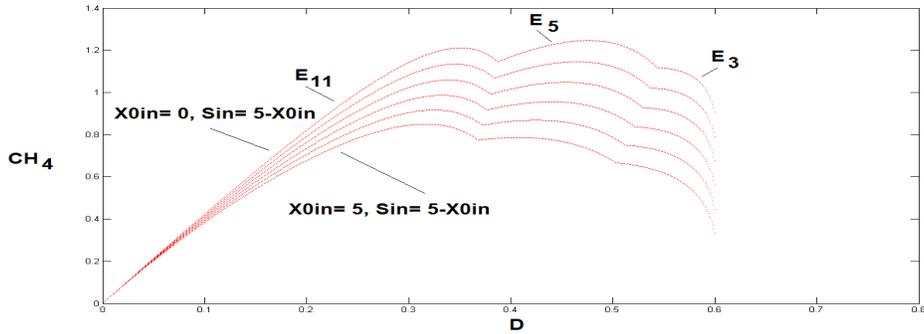


Figure 10. La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} = 5 - X_{0in}$, $0 \leq D \leq 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ et $k_I = 10$.

421 **2.2.3.2 Taux d'hydrogène produit**

Le taux d'hydrogène produit est donné par la formule suivante:

$$Q_{H_2} = \alpha_3 g_S(S_{|S=S^*})X_{S|X_S=X_S^*} + \alpha_4 g_V(V_{|V=V^*}, H_{|H=H^*})X_{V|X_V=X_V^*}$$

On calcule pour chaque équilibre, le taux d'hydrogène produit, voir tableau 11.

Équilibre	Q_{H_2}
E_1, E_2, E_3, E_4, E_5 et E_6	$\alpha_3 D X_S^*$
E_7, E_9 et E_{10}	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \hat{V})$
E_8	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \check{V})$
E_{11}	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V^1)$
E_{12}	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V^2)$

Table 11. Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle (1) avec hydrolyse enzymatique et inhibition.

422

423 Comme les équilibres E_4 et E_6 sont instables dès qu'ils existent, le taux maximal d'hydrogène
 424 produit est donné, dans le cas où $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, par l'un des équilibres E_1 ,
 425 E_2 , E_3 ou E_5 . Les équilibres E_7, \dots, E_{12} n'existent pas dans ce cas.

426 Dans le cas où $V^{(0)} > \hat{V}$, $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, l'équilibre E_{10} est instable et le taux maximal
 427 d'hydrogène produit est donné par E_7 ou E_9 .

428 Dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} > \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, le taux maximal d'hydrogène produit est donné
 429 par l'équilibre E_8 .

430 On représente, dans la figure 11, le taux d'hydrogène $Q_{H_2} = \alpha_3 D X_S^*$, pour $V^{(0)} < \hat{V}$,
 431 $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $X_{0in} + S_{in} = 10$. Dans ce cas, les taux d'hydrogène donnés par les
 432 équilibres E_1, E_2, E_3 ou E_5 sont égaux et correspondent au taux maximal.

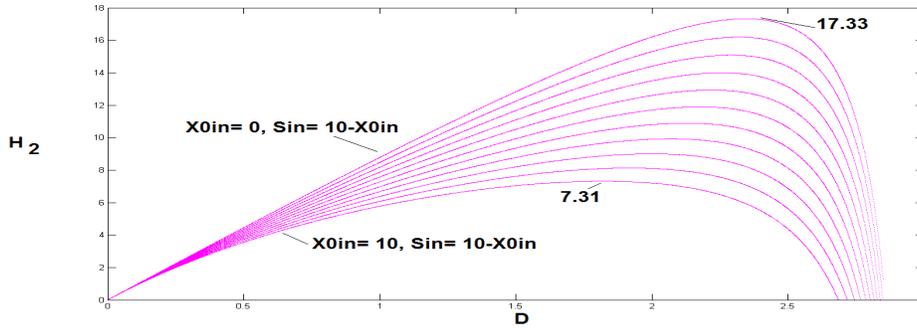


Figure 11. La variation du taux d'hydrogène pour $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $S_{in} + X_{0in} = 10$.

3. L'analyse d'un modèle avec compartiment microbien hydrolytique

On considère, dans un second temps, le modèle (1) en supposant que $r_0 = g_0(X_0)X_S$. Notons que les trois premières équations du modèle (1) peuvent se découpler des autres équations. On s'intéresse donc, dans un premier temps, au sous-modèle:

$$\begin{cases} \frac{dX_0}{dt} = D(X_{0in} - X_0) - g_0(X_0)X_S \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s}g_S(S)X_S + k_0g_0(X_0)X_S \\ \frac{dX_S}{dt} = (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \quad (5)$$

On suppose que:

(H8) $\forall 0 < X_0 < X_{0in}$, $g_0(0) = 0$, $g_0'(X_0) > 0$ et $g_0''(X_0) \leq 0$.

L'hypothèse (H8) est vérifiée pour les fonctions de croissance linéaires et celles de type Monod.

3.1. L'analyse du sous-modèle (5)

On peut vérifier facilement que les solutions du système (5) vérifient la propriété suivante:

Proposition 3.1. Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (5) restent positives et bornées, pour tout $t \geq 0$.

Le sous-modèle (5) correspond au modèle (3) de [1] où $k_1 = \frac{1}{c_s}$ et $\alpha = 1$. Nous rappelons ici les principales étapes de l'étude. L'équilibre de lessivage où $X_S = 0$ est donné par: $F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$. Cet équilibre existe toujours. Maintenant, si $X_S \neq 0$ alors $S = \lambda_S$, X_0 est l'intersection de la courbe de la fonction:

$$\zeta(X_0) = \frac{D(X_{0in} - X_0)}{g_0(X_0)}, \text{ pour } X_0 \in]0, X_{0in}[$$

et de la droite Δ d'équation: $\delta(X_0) = c_s[(S_{in} - \lambda_S) + k_0(X_{0in} - X_0)]$ et $X_S = \delta(X_0)$. La recherche des équilibres strictement positifs revient à trouver les zéros de la fonction

$$H(X_0) = \zeta(X_0) - \delta(X_0), \text{ pour } X_0 \in]0, X_{0in}[$$

Notons que $H'(X_0) = 0$ si et seulement si $\zeta'(X_0) = -c_s k_0$.

447 **Lemme 3.1.** Sous l'hypothèse (H8), ζ s'annule pour $X_0 = X_{0in}$, et est décroissante et convexe.

448 Le lemme 3.1 implique le résultat suivant:

449 **Lemme 3.2.** L'équation, $\zeta'(X_0) = -c_s k_0$ admet une unique solution $0 < \bar{X}_0 < X_{0in}$ si et
 450 seulement si $\zeta'(X_{0in}) > -c_s k_0$.

On note que:

$$\zeta'(X_{0in}) > -c_s k_0 \Leftrightarrow g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}.$$

451 Pour déterminer les équilibres strictement positifs du système (5), nous devons distinguer les deux
 452 cas: le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$ et le cas où $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

453 **3.1.1. Le cas** $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$

454 Dans ce cas, l'intersection entre Δ et le graphe de ζ est soit vide, soit un unique point (X_0^*, X_S^*)
 455 qui correspond à l'équilibre $F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$. En effet, H est décroissante sur $]0, X_{0in}[$,
 456 $H(X_{0in}) = -c_s(S_{in} - \lambda_S)$ et $\lim_{X_0 \rightarrow 0} H(X_0) = +\infty$. Nous pouvons donc déduire que:

457 **Proposition 3.2.** Sous les hypothèses (H1) et (H8), on a:

458 1) Si $S_{in} > \lambda_S$ alors il existe un unique équilibre strictement positif $F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$
 459 où X_0^* est la solution de $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$ et $X_S^* = \delta(X_0^*)$.

460 2) Si $S_{in} \leq \lambda_S$ alors il n'existe pas d'équilibre strictement positif.

461 On peut remarquer que, lorsque $S_{in} = \lambda_S$ alors F_1^* coïncide avec F_0 .

462 En calculant les valeurs propres de la matrice Jacobienne en F_0 et en utilisant le critère de
 463 Routh-Hurwitz pour l'équilibre F_1^* , on peut montrer le résultat suivant:

464 **Proposition 3.3.** Sous les hypothèses (H1) et (H8), les conditions d'existence et de stabilité des
 465 équilibres du système (5) sont données par:

L'équilibre	Conditions d'existence	Conditions de stabilité locale
$F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$	existe toujours	$S_{in} < \lambda_S$
$F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$	$S_{in} > \lambda_S$	lorsqu'il existe

Table 12. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (5), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

466

467 **3.1.2. Le cas** $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$

468 Dans ce cas, si l'intersection de Δ et du graphe de ζ n'est pas vide alors elle comporte un ou
 469 deux points. L'équation $\zeta'(X_0) = -c_s k_0$ représente le cas où Δ est tangente au graphe de ζ . Cette
 470 équation admet une unique solution notée \bar{X}_0 . Soit $\bar{X}_S = \zeta(\bar{X}_0)$ et $\bar{F}_1 = (\bar{X}_0, \lambda_S, \bar{X}_S)$ l'équilibre
 471 strictement positif correspondant. On note par \bar{S}_{in} la valeur de S_{in} pour laquelle $\bar{X}_S = \zeta(\bar{X}_0)$.
 472 D'où, $\bar{S}_{in} = (\frac{\bar{X}_S}{c_s} + k_0 \bar{X}_0 + \lambda_S) - k_0 X_{0in}$. On peut donc montrer le résultat suivant:

473 **Proposition 3.4.** On suppose que

474 1) Si $\lambda_S \leq S_{in}$ alors il existe un unique équilibre strictement positif F_1^* .

475 2) Si $\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$ alors il existe deux équilibres strictement positifs F_1^* et
 476 F_1^{**} .

477 3) Si $S_{in} = \bar{S}_{in}$ alors il existe un unique équilibre strictement positif \bar{F}_1 .

478 4) Si $S_{in} < \max(0, \bar{S}_{in})$ alors il n'existe pas d'équilibre strictement positif.

479 En calculant les valeurs propres de la matrice Jacobienne en F_0 et en utilisant le critère de
 480 Routh-Hurwitz pour l'équilibre F_1^* et F_1^{**} , on peut montrer le résultat suivant:

481 **Proposition 3.5.** *Sous les hypothèses (H1) et (H8), les conditions d'existence et de stabilité des
 équilibres du système (5) sont données par:*

L'équilibre	Conditions d'existence	Conditions de stabilité locale
$F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$	existe toujours	$S_{in} < \lambda_S$
$F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$	$S_{in} > \max(0, S_{in})$	$\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$
$F_1^{**} = (X_0^{**}, \lambda_S, X_S^{**})$	$\max(0, S_{in}) < S_{in} < \lambda_S$	instable

Table 13. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (5), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

482

483 3.2. L'analyse du modèle complet de la digestion anaérobie

484 On suppose, dans cette section, que $g_V(V) = g_V(V, 0)$, $g_H(H) = g_H(H, 0)$ et que g_A vérifie
 485 l'hypothèse (H3).

486 3.2.1. L'analyse des équilibres

487 A partir de l'étude du sous modèle (5) et en utilisant la méthode utilisée dans la section 3.1,
 488 nous pouvons déduire les équilibres du modèle complet sans inhibition (1), avec $r_0 = g_0(X_0)X_S$.

489 **Proposition 3.6.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les équilibres du système (1) sont donnés
 dans le [tableau 14](#)*

Équilibre	X_0	S	X_S	V	X_V	A	X_A	H	X_H
F_l	X_{0in}	S_{in}	0	0	0	0	0	0	0
F_0^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
F_H^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	λ_H	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
F_A^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$H^{(0)}$	0
F_{AH}^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	$V^{(0)}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
F_V^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	\bar{A}	0	\bar{H}	0
F_{VH}^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	\bar{A}	0	λ_H	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
F_{VA}^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	\bar{H}	0
F^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
F_0^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	$H^{(0)*}$	0
F_H^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	λ_H	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
F_A^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	$V^{(0)*}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	$H^{(0)*}$	0
F_{AH}^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	$V^{(0)*}$	0	λ_A	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
F_V^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	λ_V	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	\bar{A}^*	0	\bar{H}^*	0
F_{VH}^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	λ_V	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	\bar{A}^*	0	λ_H	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$
F_{VA}^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	λ_V	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	\bar{H}^*	0
F^{**}	X_0^{**}	λ_S	X_S^{**}	λ_V	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$

Table 14. Les équilibres du système (1) avec hydrolyse microbien où $r_0 = g_0(X_0)X_S$.

490

- où
- X_0^* et X_0^{**} sont les solutions de $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$, si elles existent. $X_S^* = \delta(X_0^*)$ et $X_S^{**} = \delta(X_0^{**})$.
 - $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$ et $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$.
 - $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$.
 - $V^{(0)*} = \gamma_{sv} X_S^{**}$, $A^{(0)*} = \gamma_{sa} X_S^{**}$ et $H^{(0)*} = \gamma_{sh} X_S^{**}$.
 - $\bar{A}^* = A^{(0)*} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V)$ et $\bar{H}^* = H^{(0)*} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V)$.

3.2.1.1 Le cas $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

On déduit les conditions d'existence des équilibres du modèle (1) à partir de la proposition 3.3 et de la proposition 2.3.

Proposition 3.7. *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les conditions d'existence des équilibres du système (1) sont données par:*

L'équilibre	Conditions d'existence
F_l	Existe toujours
F_0^*	$S_{in} > \lambda_S$
F_H^*	$S_{in} > \lambda_S$ et $H^{(0)} > \lambda_H$
F_A^*	$S_{in} > \lambda_S$ et $A^{(0)} > \lambda_A$
F_{AH}^*	$S_{in} > \lambda_S$, $A^{(0)} > \lambda_A$ et $H^{(0)} > \lambda_H$
F_V^*	$S_{in} > \lambda_S$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VH}^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\bar{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VA}^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\bar{H} > \lambda_H$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$

Table 15. Les conditions d'existence des équilibres de (1), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

502

On déduit les conditions de stabilité locale des équilibres du modèle (1) à partir de la proposition 3.3 et de la proposition 2.3.

Proposition 3.8. *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les conditions de stabilité des équilibres du système (1) sont données par:*

L'équilibre	Conditions de stabilité locale
F_l	$S_{in} < \lambda_S$
F_0^*	$A^{(0)} < \lambda_A$, $H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_H^*	$A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_A^*	$H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_{AH}^*	$V^{(0)} < \lambda_V$
F_V^*	$\bar{A} < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$
F_{VH}^*	$\bar{A} < \lambda_A$
F_{VA}^*	$\bar{H} < \lambda_H$
F^*	dès qu'il existe

Table 16. Les conditions de stabilité des équilibres de (1), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

506

507 **3.2.1.2 Le cas** $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$

508 On déduit les conditions d'existence et de stabilité locale des équilibres du modèle (1) à partir
509 de la proposition 3.5 et de la proposition 2.3.

510 **Proposition 3.9.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les conditions d'existence des équilibres
du système (1) sont données par:*

L'équilibre	Conditions d'existence
F_l	Existe toujours
F_0^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$
F_H^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$ et $H^{(0)} > \lambda_H$
F_A^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$ et $A^{(0)} > \lambda_A$
F_{AH}^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $A^{(0)} > \lambda_A$ et $H^{(0)} > \lambda_H$
F_V^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VH}^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\bar{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VA}^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\bar{H} > \lambda_H$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_0^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$
F_H^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$ et $H^{(0)*} > \lambda_H$
F_A^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$ et $A^{(0)*} > \lambda_A$
F_{AH}^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $A^{(0)*} > \lambda_A$ et $H^{(0)*} > \lambda_H$
F_V^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$
F_{VH}^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\bar{H}^* > \lambda_H$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$
F_{VA}^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\bar{A}^* > \lambda_A$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$
F^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\bar{H}^* > \lambda_H$, $\bar{A}^* > \lambda_A$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$

Table 17. Les conditions d'existence des équilibres de (1), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

511

512 **Proposition 3.10.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les conditions de stabilité des équilibres
du système (1) sont données par:*

L'équilibre	Conditions de stabilité locale
F_l	$S_{in} < \lambda_S$
F_0^*	$V^{(0)} < \lambda_V$, $A^{(0)} < \lambda_A$ et $H^{(0)} < \lambda_H$
F_H^*	$A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_A^*	$H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_{AH}^*	$V^{(0)} < \lambda_V$
F_V^*	$\bar{A} < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$
F_{VH}^*	$\bar{A} < \lambda_A$
F_{VA}^*	$\bar{H} < \lambda_H$
F^*	dès qu'il existe
$F_0^{**}, F_H^{**}, F_A^{**}, F_{AH}^{**},$ $F_V^{**}, F_{VH}^{**}, F_{VA}^{**}$ et F^{**}	Instables

Table 18. Les conditions de stabilité des équilibres de (1), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

514 **3.2.2. Diagrammes opératoires**

515 Nous étudions le comportement du système (1) dans le plan (D, S_{in}) pour X_{0in} fixé. Soit
516 $X_{0in} = 1$. Nous nous plaçons dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$. Cette condition est équivalente à
517 l'inégalité $D \geq c_s k_0 g_0(1)$. Notons $F_{01} = c_s k_0 g_0(1)$.

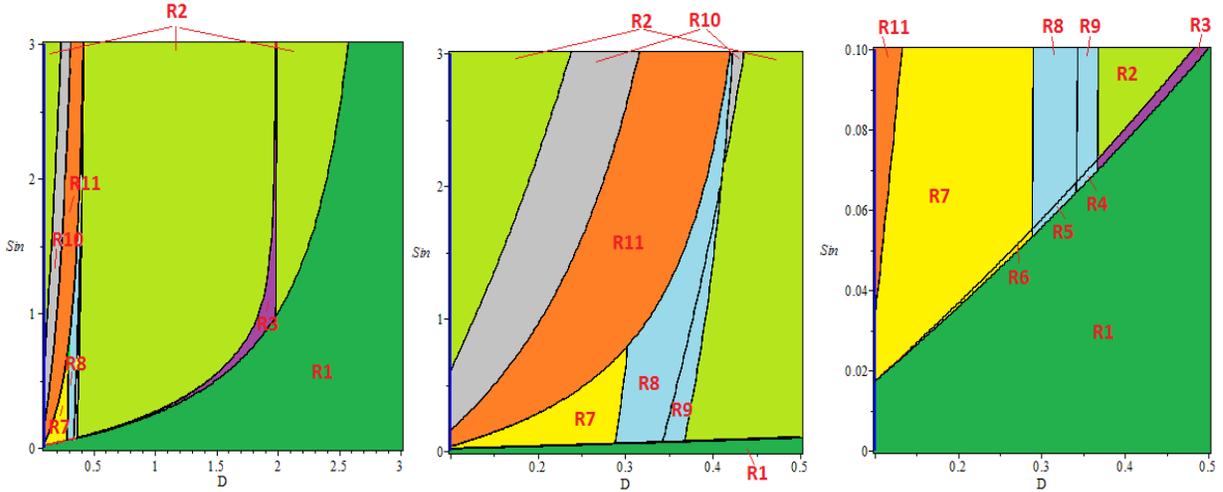


Figure 12. Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geq F_{01}$. (la figure au milieu est un agrandissement de la partie gauche de la figure à gauche et la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure au milieu)

518 Pour le jeu de paramètres choisi dans [9], (Tableau A1), on a $F_{01} = 0.1$. La figure 12 représente
 519 les diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}) , pour $X_{0in} = 1$. Pour $X_{0in} = 0$, on obtient les
 520 diagrammes opératoires du modèle avec hydrolyse enzymatique sans inhibition, voir Figure 2 à
 521 gauche.

Les régions R_{10} , $R_4 \cup R_5 \cup R_8 \cup R_9$ et R_{11} sont, respectivement, les régions de stabilité des équilibres F_A^* (extinction des bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénéotrophes), F_{VH}^* (extinction des bactéries méthanogènes acétoclastes) et F_{VA}^* (extinction des bactéries méthanogènes hydrogénéotrophes), alors que les équilibres E_A , E_{VH} et E_{VA} du modèle avec hydrolyse enzymatique sont instables. De même, l'équilibre F_{AH}^* de l'extinction des bactéries acétogènes existe et est instable dans $R_5 \cup R_6$, il correspond à l'équilibre E_{AH} qui peut être stable.

Pour $l = S, V, A$ et H , on prend les fonctions de croissance g_l de la section 2.1 et $g_0(X_0) = \frac{m_{00}X_0}{k_{00} + X_0}$, avec $m_{00} = 2.5$ et $K_{00} = 1.5$.

Soient les fonctions $F_{LS}, F_{V01}, F_{V02}, F_{H01}, F_{H02}, F_{A01}, F_{A02}, F_{H1}, F_{H2}, F_{A1}$ et F_{A2} définies par les inégalités suivantes:

$$\begin{aligned} S_{in} > \lambda_S &\Leftrightarrow S_{in} > F_{LS}(D), \\ V^{(0)} > \lambda_V &\Leftrightarrow F_{V02}(D) < S_{in} < F_{V01}(D), \\ H^{(0)} > \lambda_H &\Leftrightarrow F_{H02}(D) < S_{in} < F_{H01}(D), \\ A^{(0)} > \lambda_A &\Leftrightarrow F_{A02}(D) < S_{in} < F_{A01}(D), \\ \bar{H} > \lambda_H &\Leftrightarrow F_{H1}(D) < S_{in} < F_{H2}(D), \\ \bar{A} > \lambda_A &\Leftrightarrow F_{A1}(D) < S_{in} < F_{A2}(D), \end{aligned}$$

522 En utilisant la proposition 3.7 et la proposition 3.8, on a le résultat suivant:

523 **Proposition 3.11.** *Le plan (D, S_{in}) est divisé en onze régions décrites dans Tableau 19:*

Condition	Région	F_l	F_0^*	F_H^*	F_A^*	F_{AH}^*	F_V^*	F_{VH}^*	F_{VA}^*	F_*
$S_{in} < F_{LS}(D)$	R_1	S								
$(S_{in} > F_{LS}(D) \text{ et } S_{in} < F_{H02}(D))$ ou $(S_{in} > F_{H01}(D), S_{in} < F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{V02}(D))$ ou $(S_{in} > F_{A01}(D))$	R_2	I	S							
$S_{in} > F_{LS}(D), S_{in} < F_{V02}(D)$ et $F_{H02}(D) < S_{in} < F_{H01}(D)$	R_3	I	I	S						
$S_{in} > F_{LS}(D), S_{in} > F_{V02}(D),$ $S_{in} < F_{H01}(D)$ et $S_{in} < F_{A02}(D)$	R_4	I	I	I			I	S		
$S_{in} > F_{LS}(D), S_{in} < F_{H01}(D)$ $S_{in} > F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{A1}(D)$	R_5	I	I	I	I	I	I	S		
$S_{in} > F_{LS}(D),$ $S_{in} > F_{A1}(D)$ et $S_{in} < F_{H01}(D)$	R_6	I	I	I	I	I	I	I	I	S
$S_{in} > F_{H01}(D),$ $S_{in} > F_{A1}(D)$ et $S_{in} < F_{H2}(D)$	R_7	I	I		I		I	I	I	S
$S_{in} > F_{V02}(D), S_{in} > F_{A02}(D),$ $S_{in} > F_{H01}(D), S_{in} < F_{A1}(D)$ et $S_{in} < F_{H2}(D)$	R_8	I	I		I		I	S		
$S_{in} > F_{V02}(D),$ $F_{H01}(D) < S_{in}$ et $S_{in} < F_{A02}(D)$	R_9	I	I				I	S		
$(S_{in} > F_{A02}(D) \text{ et } S_{in} < F_{V02}(D))$ ou $(F_{V01}(D) < S_{in} \text{ et } S_{in} < F_{A01}(D))$	R_{10}	I	I		S					
$S_{in} > F_{H2}(D)$ et $S_{in} < F_{V01}(D)$	R_{11}	I	I		I		I		S	

Table 19. Existence et stabilité des équilibres du système (1) selon (D, S_{in}) , avec $D \geq F_{01}$

524

525 D'après ce qui précède, nous avons mis en évidence un comportement asymptotique des équilibres différent, selon la modélisation de l'hydrolyse enzymatique ou par un compartiment hydrolytique microbien. L'hydrolyse affecte la nature et les zones de stabilité des équilibres.

528 3.2.3. Taux de biogaz produit

529 3.2.3.1 Taux de méthane produit

Le taux de méthane produit est donné par la formule suivante:

$$Q_{CH_4} = \alpha_1 g_A (A|_{A=A^*}) X_A|_{X_A=X_A^*} + \alpha_2 g_H (H|_{H=H^*}) X_H|_{X_H=X_H^*}$$

530

531 avec $\alpha_1 = \frac{1-c_a}{c_a}$ et $\alpha_2 = \frac{1-c_h}{c_h}$.

532 En se plaçant dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$. Le taux de méthane produit, pour chaque équilibre, est donnée dans **Tableau 20**:

534

535 On rappelle que $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$, $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$, $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$, $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$, $X_S^* = \delta(X_0^*)$ et X_0^* est la solution de $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$.

537

Équilibre	Q_{CH_4}
F_l^*, F_0^* et F_V^*	0
F_H^*	$\alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H)$
F_A^*	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A)$
F_{AH}^*	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H)$
F_{VH}^*	$\alpha_2 c_h D(\bar{H} - \lambda_H)$
F_{VA}^*	$\alpha_1 c_a D(\bar{A} - \lambda_A)$
F^*	$\alpha_1 c_a D(\bar{A} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D(\bar{H} - \lambda_H)$

Table 20. Taux de méthane produit pour chaque équilibre du modèle avec hydrolyse microbien

538 1) Dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$: les équilibres F_{VH}^*, F_{VA}^* et F^* n'existent pas et on a
 539 $\bar{A} < A^{(0)}$ et $\bar{H} < H^{(0)}$. Par suite, le taux maximal de méthane est donné soit par l'équilibre F_{AH}^* ,
 540 soit par F_H^* , soit par F_A^* .
 541 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_{AH}^* . Notons que si
 542 ces conditions sont vérifiées alors F_{AH}^* est stable.
 543 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} < \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_H^* . Ces conditions
 544 sont vérifiées pour (D, S_{in}) dans la région R_3 .
 545 Si $H^{(0)} < \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_A^* . Ces conditions
 546 sont vérifiées pour (D, S_{in}) dans la région R_{10} .
 547

548 2) Dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$, on a $\bar{A} > A^{(0)}$ et $\bar{H} > H^{(0)}$. Le taux maximal de méthane
 549 est alors donné soit par l'équilibre F_{VH}^* , soit par F_{VA}^* , soit par F^* .
 550 Si $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F^* . Ces conditions sont
 551 vérifiées pour (D, S_{in}) dans les régions R_6 ou R_7 où F^* est stable.
 552 Si $V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{H} < \lambda_H$ et $\bar{A} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donnée par F_{VA}^* . Ces
 553 conditions sont vérifiées dans la région R_{11} .
 554 Si $V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donnée par F_{VH}^* . Ces
 555 conditions sont vérifiées dans les régions R_4, R_5, R_8 ou R_9 , où F_{VH}^* est stable.
 556

557 On représente, dans la figure 13, le taux maximal du méthane produit en fonction de la dilution
 558 D . On varie la valeur de la concentration du substrat sous forme particulaire X_{0in} et la valeur de la
 559 concentration du substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière à maintenir la somme constante.
 En maintenant la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante, le taux de méthane est plus élevé avec le substrat

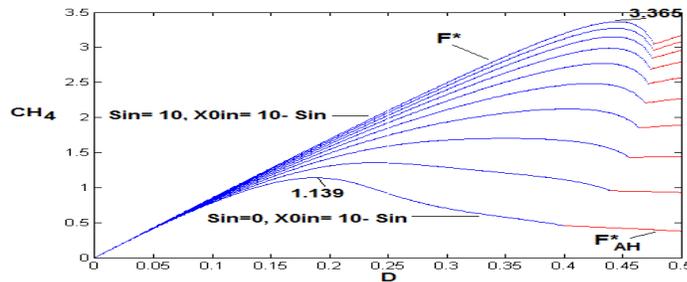


Figure 13. La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien

561 soluble qu'avec le substrat solide.

562

563 3.2.3.2 Taux d'hydrogène produit

Le taux d'hydrogène produit est donné par la formule suivante:

$$Q_{H_2} = \alpha_3 g_S(S_{|S=S^*})X_{S|X_S=X_S^*} + \alpha_4 g_V(V_{|V=V^*})X_{V|X_V=X_V^*}$$

564 avec $\alpha_3 = \frac{1-c_s}{c_s}$ et $\alpha_4 = \frac{1-c_v}{c_v}$. Nous nous plaçons dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$, **Tableau 21** donne le taux d'hydrogène produit en chaque équilibre.

Équilibre	Q_{H_2}
F_l	0
F_0^*, F_H^*, F_A^* et F_{AH}^*	$Q_{H_{21}} := \alpha_3 D X_S^*$
$F_V^*, F_{VH}^*, F_{VA}^*$ et F^*	$Q_{H_{22}} := \alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$

Table 21. Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle avec compartiment hydrolytique microbien

565

566 1) Dans le cas, $V^{(0)} < \lambda_V$, les équilibres $F_V^*, F_{VH}^*, F_{VA}^*$ et F^* n'existent pas et on a
567 $Q_{H_{21}} > Q_{H_{22}}$. Par suite, le taux maximal de l'hydrogène est donné soit par l'équilibre F_{AH}^* , soit
568 par F_H^* , soit par F_A^* , soit par F_0^* .

569 Si $S^{in} > \lambda_S$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_0^* . Cet équilibre est stable dans la
570 région R_2 .

571 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_H^* . Ces conditions sont vérifiées
572 dans la région R_3 où F_H^* est stable.

573 Si $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_A^* qui est stable dans la région
574 R_{10} .

575 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_{AH}^* . Notons que
576 si ces conditions sont vérifiées alors F_{AH}^* est stable.

577

578 2) Dans le cas, $V^{(0)} > \lambda_V$, $Q_{H_{22}} > Q_{H_{21}}$. Par suite, le taux maximal d'hydrogène est
579 donné soit par l'équilibre F_{VH}^* , soit par F_{VA}^* , soit par F_V^* , soit par F^* .

580 Si $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} > \lambda_A$ alors F^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre.
581 F^* est stable dans les régions R_6 ou R_7 .

582 Si $\bar{A} > \lambda_A$ alors F_{VA}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre. Cet
583 équilibre est stable dans la région R_{11} c'est à dire pour $\bar{H} < \lambda_H$.

584 Si $\bar{H} > \lambda_H$ alors F_{VH}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre. Cet
585 équilibre est stable dans la région R_4, R_5, R_8 ou R_9 c'est à dire pour $\bar{A} < \lambda_A$.

586 Si $\bar{H} < \lambda_H$ et $\bar{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donnée par F_V^* . Notons que si ces
587 conditions sont vérifiées alors F_V^* est stable.

588 Le taux maximal d'hydrogène produit est représenté dans la figure 14. Le taux d'hydrogène est plus
589 élevé avec le substrat soluble qu'avec le substrat solide, $X_{0in} + S_{in}$ étant maintenue constante.

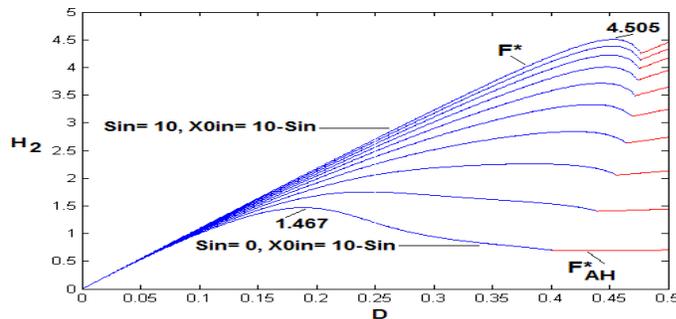


Figure 14. La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien.

590

591 Discussion

592 Nous avons étudié des modèles de digestion anaérobie à quatre étapes, avec dégradation du
 593 substrat sous forme particulière. Nous avons analysé deux modèles tenant compte de l'étape
 594 d'hydrolyse. Cette phase est considérée dans le premier modèle comme une simple hydrolyse
 595 enzymatique, ce qui ajoute au système une variable, la concentration X_0 du substrat lentement
 596 biodégradable, dont la dynamique n'est pas couplée aux autres variables. Nous avons étudié en-
 597 suite le cas plus complexe d'un compartiment hydrolytique microbien où la dynamique de X_0 est
 598 couplée cette fois aux deux variables du sous-modèle (5), la concentration du substrat simple et
 599 celle des bactéries acidogènes. Nous avons mis en évidence, dans le modèle avec hydrolyse enzy-
 600 matique, le rôle des inhibitions dans le système en étudiant dans un premier temps ce modèle sans
 601 inhibition puis en tenant compte des inhibitions dans les fonctions de croissance. Le modèle avec
 602 compartiment microbien hydrolytique a été analysé dans le cas sans inhibition.

603 Nous avons établi les conditions d'existence et le comportement asymptotique local ou global des
 604 points d'équilibre pour les modèles avec et sans inhibition. De plus, nous avons déterminé le taux
 605 de biogaz **pour** chaque équilibre pour les deux modèles et nous avons calculé le taux maximal de
 606 biogaz produit pour différentes valeurs des substrats à l'entrée.

607 Nous avons montré que prendre **en** compte de l'inhibition dans le modèle influe sur la stabilité
 608 des équilibres. Des zones de bistabilité apparaissent. Grâce aux diagrammes opératoires qui illus-
 609 trent les zones d'existence, de stabilité et de bistabilité, nous avons montré comment les régions
 610 de stabilité peuvent s'élargir en fonction des paramètres opératoires, la dilution D et les substrats
 611 en entrée S_{in} et X_{0in} . On pourra alors faire varier le taux de dilution pour éviter les régions de
 612 bistabilité. D'autre part, nous avons montré que la valeur des paramètres influe sur le taux de biogaz
 613 produit. L'augmentation des concentrations des deux substrats à l'entrée pour un modèle avec hy-
 614 drolyse enzymatique des biomasses favorise bien l'augmentation du biogaz produit. Le modèle
 615 avec hydrolyse enzymatique sans inhibition produit plus de biogaz que le modèle avec inhibition.
 616 **Pour des valeurs fixées des concentrations des substrats à l'entrée**, il existe un taux de dilution qui
 617 maximise le taux de méthane. Pour ce taux, la concentration des bactéries méthanogènes acéto-
 618 clastes augmente et celle de l'acétate devient assez faible, ce qui affaiblit l'inhibition des bactéries
 619 méthanogènes hydrogénéotrophes qui sont les producteurs de méthane. Pour l'hydrogène produit, il
 620 existe un taux de dilution qui maximise le taux d'hydrogène, pour des concentrations des bactéries
 621 méthanogènes hydrogénéotrophes très faibles.

622 En passant du modèle avec hydrolyse enzymatique **au** modèle avec compartiment hydrolytique mi-
 623 crobien, l'équilibre de l'extinction des acétogènes qui était stable devient instable et les équilib-
 624 res correspondant à l'extinction des acétogènes et des méthanogènes hydrogénéotrophes, ou à
 625 l'extinction des méthanogènes acétoclastes, ou à l'extinction des méthanogènes hydrogénéotrophes

qui étaient instables deviennent stables. Nous avons montré que le comportement du système dépend de la modélisation de l'étape d'hydrolyse choisie. Selon les conditions d'existence et de stabilité, nous avons montré que le taux maximal de méthane et d'hydrogène produit est atteint en un équilibre stable. Ces taux sont explicitement déterminés, selon les paramètres des modèles considérés.

631

632

633 Conclusion

L'objectif principal, dans ce travail, est l'étude de modèles de la digestion anaérobie à quatre étapes pour l'optimisation de la production de méthane et d'hydrogène. Ce processus biologique de conversion de la matière organique en mélange gazeux, est important à la fois pour le traitement des eaux usées et pour la production du biogaz. L'étude des équilibres de ces modèles et de leur stabilité en fonction des paramètres à l'entrée du processus permet de déterminer les produits en sortie, ainsi que les quantités de gaz pouvant être produites. Cette étude a montré que les valeurs des paramètres ainsi que la présence de l'inhibition de certaines espèces microbiennes dans le système influent sur le taux de biogaz. La production du biogaz diffère suivant le choix de la modélisation de l'hydrolyse. Les résultats obtenus permettront potentiellement de proposer de nouvelles options aux biologistes pour déterminer des conditions opératoires optimisant la production de biogaz. En perspective, on pourra étudier le taux de biogaz produit pour le modèle avec hydrolyse microbienne en prenant en compte l'inhibition des fonctions de croissance.

646 Annexe

647 Preuve de la Proposition 2.3

648 En appliquant la même technique que [9, Lemme 3.1], on peut déduire un résultat de stabilité globale des équilibres du système (1). L'énoncé du Lemme 3.1 de [9] est le suivant:

650 Lemme A.1:

651 On suppose que $F : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ est de classe \mathcal{C}^1 et que l'équation $\frac{dY}{dt} = F(Y)$ possède un équilibre globalement asymptotiquement stable Y^* . On suppose que $g : [0, +\infty[\rightarrow [0, +\infty[$ est de classe \mathcal{C}^1 , qu'elle est croissante et que $g(0) = 0$. Pour des valeurs fixées de $D > 0$ et $c > 0$, soit λ la solution de l'équation $g(S) = D$ et soit $f : \mathbb{R}^m \rightarrow [0, +\infty[$ de classe \mathcal{C}^1 .

655 On considère le système:

656

657

$$\begin{cases} \frac{dY}{dt} = F(Y), \\ \frac{dS}{dt} = -DS + f(Y) - \frac{1}{c_s}g(S)X, \\ \frac{dX}{dt} = -DX + g(S)X \end{cases}$$

658

659 avec $S(0) > 0$ et $X(0) > 0$. On a,

660

661 1) Si $\lambda > \frac{f(Y^*)}{D}$, alors toutes les solutions convergent vers $(Y^*, \frac{f(Y^*)}{D}, 0)$.

662 2) Si $0 < \lambda < \frac{f(Y^*)}{D}$, alors toutes les solutions convergent vers (Y^*, λ, X^*) , avec $X^* =$

663 $c(\frac{f(Y^*)}{D} - \lambda)$.

664

□

665 Nous utilisons le Lemme A.1 pour démontrer la proposition 2.3. En effet, le système (1) possède
666 une structure en cascade donc on pourra étudier dans un premier temps le sous-système suivant:

667

$$\begin{cases} \frac{dX_0}{dt} = D(X_{0in} - X_0) - k_{hyd}X_0 \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s}g_S(S)X_S + f(X_0) \\ \frac{dX_S}{dt} = (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \quad (6)$$

668

669 avec $f(X_0) = k_0 k_{hyd} X_0$.

670 La première équation de ce sous-système s'écrit $\frac{dX_0}{dt} = F(X_0)$, avec F une fonction de classe
 671 \mathcal{C}^1 . Elle possède un équilibre globalement stable $X_0^* = \frac{D}{D+k_{hyd}} X_{0in}$. De plus, $g_S : [0, +\in[\rightarrow$
 672 $[0, +\in[$ est de classe \mathcal{C}^1 , croissante et $g(0) = 0$, d'après **(H1)**. λ_S est la solution de l'équation
 673 $g_S(S) = D$. La fonction f de $[0, +\in[\rightarrow [0, +\in[$ est de classe \mathcal{C}^1 et on a $S(0) > 0$ et $X_S(0) >$
 674 0 . En appliquant le Lemme A.1, on déduit que:

675 – Si $\lambda_S > S_{in}^*$ avec $S_{in}^* = (\frac{f(X_0^*)}{D} + S_{in})$, alors toutes les solutions convergent vers
 676 $(X_0^*, S_{in}^*, 0)$

677 – Si $0 < \lambda_S < S_{in}^*$, alors toutes les solutions convergent vers $(X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$ avec $X_S^* =$
 678 $cs(S_{in}^* - \lambda_S)$.

679 On applique le Lemme A.1, en utilisant le résultat précédent sur les deux équations suivantes du
 680 système (1) et en éliminant les cas où $\lambda_i, i = A, V, H$, sont négatifs. De la même manière, on déter-
 681 mine les conditions de stabilité globale des équilibres du système (1). Les conditions d'existence
 682 et de stabilité globale des équilibres du système (1) se résument dans Tableau 2 de la proposition 2.3.

683

684

□

685 Preuve de la Proposition 2.4

686 On déduit le Tableau 3 de la Proposition 2.4 en utilisant la Proposition 2.3, l'inégalité (3) et les
 687 inégalités suivantes:

688 – $S_{in} < F(D)$ est équivalent à $S_{in}^* < \lambda_S$.

689 – $S_{in} < F(D) + K_H(D)$ est équivalent à $H^{(0)} < \lambda_H$. Or $H^{(0)} < \lambda_H$ est équivalent à
 690 $g_H(H^{(0)}) < D$. D'après (3), on obtient $g_V(V^{(0)}) < g_A(A^{(0)}) < D$, ce qui donne $A^{(0)} < \lambda_A$ et
 691 $V^{(0)} < \lambda_V$.

692 – $S_{in} < F(D) + K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} < \lambda_A$. Or $A^{(0)} < \lambda_A$ est équivalent à
 693 $g_A(A^{(0)}) < D$. D'après (3), on obtient $g_V(V^{(0)}) < D$, ce qui donne $V^{(0)} < \lambda_V$.

694 – $S_{in} > F(D) + K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} > \lambda_A$. Or $A^{(0)} > \lambda_A$ est équivalent à
 695 $g_A(A^{(0)}) > D$. D'après (3), on obtient $g_H(H^{(0)}) > D$, ce qui donne $H^{(0)} > \lambda_H$.

696 – $S_{in} < F(D) + K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} < \lambda_V$.

697 – $S_{in} > F(D) + K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} > \lambda_V$. Or $V^{(0)} > \lambda_V$ est équivalent à
 698 $g_V(V^{(0)}) > D$. D'après (3), on obtient $D < g_A(\bar{A}) < g_H(\bar{H})$. Or $D < g_A(\bar{A})$ est équivalent à
 699 $\lambda_A < \bar{A}$ et $D < g_H(\bar{H})$ est équivalent à $\lambda_H < \bar{H}$.

700

□

701 Preuve de la Proposition 2.5

702 On déduit le Tableau 4 de la Proposition 2.5 de la même manière que dans la preuve de la Proposi-
 703 tion 2.4, en utilisant la Proposition 2.3, l'inégalité (3) et les inégalités suivantes

704 – $X_{0in} < G(D)$ est équivalent à $S_{in}^* < \lambda_S$.

705 – $X_{0in} < L_H(D) + G(D)$ est équivalent à $H^{(0)} < \lambda_H$.

706 – $X_{0in} < L_A(D) + G(D)$ est équivalent à $A^{(0)} < \lambda_A$.

707 – $X_{0in} < L_V(D) + G(D)$ est équivalent à $V^{(0)} < \lambda_V$.

708

□

709 La preuve des résultats des Tableaux 7, 8 et 9 est une simple adaptation de ceux de [9], voir
 710 section 4.1 de [9]. Pour l'étude de la stabilité locale du sous-modèle avec inhibition, on utilise la
 711 matrice Jacobienne de la page 73 de [9].

712

713 Les preuves de la Proposition 3.1, du Lemme 3.1, du Lemme 3.2, de la Proposition 3.2 et de la
 714 Proposition 3.4 sont données dans [1], voir preuve de la Proposition V.2, du Lemme V.1, du Lemme
 715 V.2, de la Proposition V.3 et de la Proposition V.4, de [1].

716

Preuve de la Proposition 3.3

Les conditions d'existence des équilibres sont données dans la Proposition 3.2. Pour étudier la
 stabilité locale de chaque équilibre, on détermine le signe de la partie réelle des valeurs propres de
 la matrice Jacobienne J .

La matrice Jacobienne associée à l'équilibre F_0 est

$$J_{F_0} = \begin{bmatrix} -D & 0 & -g_0(X_{0in}) \\ 0 & -D & k_0 g_0(X_{0in}) - \frac{1}{c_s} g_S(S_{in}) \\ 0 & 0 & g_S(S_{in}) - D \end{bmatrix}$$

717

718 Les valeurs propres de J_{F_0} sont: $-D$, $-D$ et $g_S(S_{in}) - D$. Par suite, F_0 est LES si et seulement
 719 si $g_S(S_{in}) < D$, ce qui est équivalent à $S_{in} < \lambda_S$.

720

La matrice Jacobienne associée à l'équilibre F_1^* est:

$$J_{F_1^*} = \begin{bmatrix} -m_{11} & 0 & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & \theta \\ 0 & m_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

721

722 avec $m_{11} = D + \frac{dg_0}{dX_0}(X_0^*)X_S^*$, $m_{13} = g_0(X_0^*)$, $m_{21} = k_0 \frac{dg_0}{dX_0}(X_0^*)X_S^*$,

723 $m_{22} = D + \frac{1}{c_s} \frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$, $m_{32} = \frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$ et $\theta = \frac{-D}{c_s} + k_0 g_0(X_0^*)$.

724

Le polynôme caractéristique de $J_{F_1^*}$ est:

$$P_{J_{F_1^*}} = -\lambda^3 - (m_{11} + m_{22})\lambda^2 - (m_{11}m_{22} - \theta m_{32})\lambda - m_{32}(-m_{11}\theta + m_{21}m_{13}).$$

725

726 On pose $c_0 = -1$, $c_1 = -(m_{11} + m_{22})$, $c_2 = -(m_{11}m_{22} - \theta m_{32})$ et

727 $c_3 = m_{32}(-m_{11}\theta + m_{21}m_{13})$.

728

729 On a $c_0 < 0$ et $c_1 < 0$. c_2 et c_3 sont négatifs si $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$. un simple calcul donne
 730 $c_1 c_2 - c_0 c_3 > 0$. Par suite, le critère de Routh-Hurwitz est satisfait si la condition $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$
 731 est vérifiée. On conclut que l'équilibre F_1^* est localement stable dès qu'il existe.

732

□

Preuve de la Proposition 3.5

734 Comme pour la Proposition 3.3, la stabilité locale de F_0 est donnée par le signe de la partie réelle des
 735 valeurs propres de la matrice Jacobienne J_{F_0} . Pour les deux autres équilibres, on utilise le critère
 736 de Routh-Hurwitz. Le critère de Routh-Hurwitz est satisfait si la condition $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$ est
 737 vérifiée, F_1^* est donc LES. Or l'équilibre F_1^{**} vérifie $\zeta'(X_0^{**}) > -c_s k_0$ alors le critère de Routh-
 738 Hurwitz n'est pas satisfait. Par suite, F_1^{**} est instable.

739

□

740 La preuve de la Proposition 3.6 est une simple adaptation de [9] et de la Proposition 2.2.
 741 Les preuves des Propositions 3.7 et 3.8 sont des conséquences de la Proposition 3.3 et de la Propo-
 742 sition 2.3.

743 De même, les preuves des Propositions 3.9 et 3.10 sont des conséquences de la Proposition 3.5 et
 744 de la Proposition 2.3.

745

Preuve de la Proposition 3.11

On rappelle que les fonctions $F_{LS}, F_{V01}, F_{V02}, F_{H01}, F_{H02}, F_{A01}, F_{A02}, F_{H1}, F_{H2}, F_{A1}$ et F_{A2} sont définies par:

$$\begin{aligned} S_{in} > \lambda_S &\Leftrightarrow S_{in} > F_{LS}(D), \\ V^{(0)} > \lambda_V &\Leftrightarrow F_{V02}(D) < S_{in} < F_{V01}(D), \\ H^{(0)} > \lambda_H &\Leftrightarrow F_{H02}(D) < S_{in} < F_{H01}(D), \\ A^{(0)} > \lambda_A &\Leftrightarrow F_{A02}(D) < S_{in} < F_{A01}(D), \\ \bar{H} > \lambda_H &\Leftrightarrow F_{H1}(D) < S_{in} < F_{H2}(D), \\ \bar{A} > \lambda_A &\Leftrightarrow F_{A1}(D) < S_{in} < F_{A2}(D). \end{aligned}$$

746

747

748 Pour le jeu de paramètres utilisés dans [9], voir Table A1, ces fonctions vérifient les propriétés
 749 suivantes:

750 – $F_{LS}(D) < F_{H01}(D) < F_{H2}(D) < F_{V01}(D) < F_{A01}(D) < F_{A2}(D)$.

751 – $F_{H02}(D) < F_{H01}(D)$.

752 – $F_{V01}(D) > F_{V02}(D) > F_{H02}(D)$.

753 – $F_{H2}(D) > F_{H1}(D)$.

754 – $F_{A1}(D) > F_{A02}(D), F_{A1}(D) > F_{V02}(D)$ et $F_{H2}(D) > F_{V02}(D)$.

755 – $F_{A2}(D) > F_{A1}(D)$.

756 – $F_{V02}(D) < F_{A01}(D)$ et $F_{A02}(D) < F_{A01}(D)$.

757 De plus, les fonctions $F_{H01}(D)$ et $F_{V02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_1 > F_{01}$ et vérifient
 758 $F_{H01}(D) < F_{V02}(D)$ pour $D > D_1$, voir figure 15.

759 De même, $F_{H01}(D)$ et $F_{A02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_2 > F_{01}$ et vérifient $F_{H01}(D) <$
 760 $F_{A02}(D)$ pour $D > D_2$, $F_{H01}(D)$ et $F_{A1}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_3 > F_{01}$ et vérifient

761 $F_{H01}(D) < F_{A1}(D)$ pour $D > D_3$, $F_{A1}(D)$ et $F_{H2}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_4 > F_{01}$
 762 et vérifient $F_{A1}(D) < F_{H2}(D)$ pour $D > D_4$, $F_{V02}(D)$ et $F_{A02}(D)$ s'intersectent en une valeur

763 $D_5 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{A02}(D)$ pour $D > D_5$, $F_{V02}(D)$ et $F_{LS}(D)$ s'intersectent
 764 en une valeur $D_6 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{LS}(D)$ pour $D > D_6$.

765 Ce qui définit, les régions R_1, \dots, R_{11} , voir figure 12.

766

□

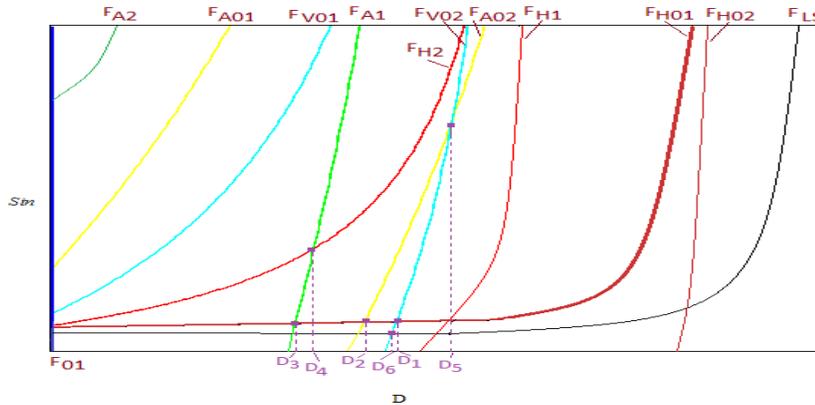


Figure 15. Positions relatives des courbes pour les paramètres utilisés dans [9], Table A1.

767 **Remerciements**

768 Les auteurs remercient Tewfik Sari (IRSTEA) pour les discussions fructueuses que nous avons
 769 eu à propos de ce travail.

770 **4. References**

771 [1] R. FEKIH-SALEM, N. ABDELLATIF, T. SARI, J. HARMAND, “Analyse mathématique d’un
 772 modèle de digestion anaérobie à trois étapes”, *ARIMA Journal*, vol. 17, 53-71,1991.

773 [2] M. HAJJI, F. MAZENC, J. HARMAND, “A mathematical study of syntrophic relationship of a
 774 model of anaerobic digestion process”, *Math Biosci Eng.*, vol. 7, 641-656, 2010.

775 [3] T. SARI, M. EL HAJJI, J. HARMAND, “The mathematical analysis of a syntrophic relationship
 776 between two microbial species in a chemostat”, *Math Biosci Eng.*, vol. 9, 627-645, 2012.

777 [4] T. SARI, J. HARMAND, “A model of a syntrophic relationship between two microbial species
 778 in a chemostat including maintenance”, *Math Biosci Eng.*, vol. 275,1-9, 2016.

779 [5] I. SIMEONOV, S. STOYANOV, “Modelling and dynamic compensator control of the anaerobic
 780 digestion of organic wastes”, *Chem. Biochem. Eng. Q*, vol. 17(4), 285–292, 2003.

781 [6] M. SBARCIOG, A. VANDE WOUWER, “Bifurcation analysis of an anaerobic digestion system”,
 782 *ICSTCC*, 20th International conference on IEEE, 330-335, 2016.

783 [7] H.L. SMITH, P. WALTMAN, “The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competi-
 784 tion”, *Cambridge University Press*, 1995.

785 [8] V.A. VAVILIN, B. FERNANDEZ, J. PALATSI, X. FLOTATS, “Hydrolysis kinetics in anaerobic
 786 degradation of particulate organic material: An overview”, *Waste Management* vol. 28, 939-
 787 951, 2008.

788 [9] M. WEEDERMANN, G. SEO , G.S.K.WOLKOWICZ, “Mathematical model of anaerobic di-
 789 gestion in a chemostat: effects of syntrophy and inhibition”, *Journal of Biological Dynamics*
 790 vol. 7(1), 59-85, 2013.

791 [10] M. WEEDERMANN, G.S.K.WOLKOWICZ, “Optimal biogas production in a model for anaer-
 792 obic digestion”, *Nonlinear Dyn.* vol. 81, 1097-1112, 2015.