



**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 <sup>a,b,\*</sup>, N. Abdellatif <sup>a,c</sup>, J. Harmand <sup>d</sup>

6 <sup>a</sup> Université de Tunis El Manar, ENIT, LAMSIN, BP 37, Le Belvédère, 1002 Tunis, Tunisie.

7 <sup>b</sup> UMR Mistea, Université Montpellier, INRA, 34060 Montpellier, France.

8 (E-mail: daoud\_yessmine@yahoo.fr)

9 <sup>c</sup> Université de Manouba, ENSI, Campus Universitaire de Manouba, 2010 Manouba, Tunisie.

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

11 <sup>d</sup> 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.

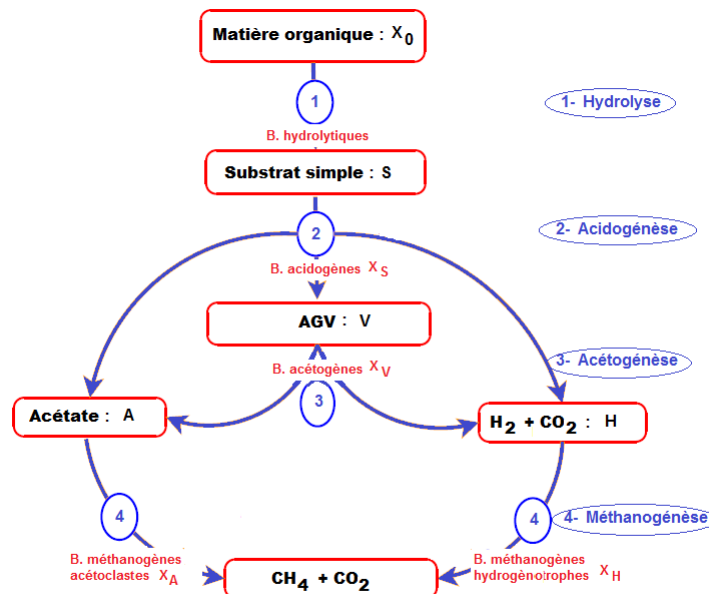


Figure 1. Les étapes de la digestion anaérobie

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  $\lambda_l$  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,

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

et on en déduit que

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

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  $(\lambda_S, X_S^*)$  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
$E_0$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
$E_H$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)})$ $-\lambda_H$
$E_A$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$H^{(0)}$	0
$E_{AH}$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)})$ $-\lambda_H$
$E_V$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$X_V^*$	$\bar{A}$	0	$\bar{H}$	0
$E_{VH}$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$X_V^*$	$\bar{A}$	0	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H})$ $-\lambda_H$
$E_{VA}$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$X_V^*$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\bar{H}$	0
$E_*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$X_V^*$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H})$ $-\lambda_H$

**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

187 Notons qu'en ajoutant l'étape d'hydrolyse enzymatique dans le modèle étudié dans  
 188 [9], une nouvelle composante  $X_0^*$  apparaît dans les composantes de chaque équilibre et  
 189 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  
 190 concentration des bactéries acidogènes  $X_S^*$  augmente quand  $S_{in}$  augmente. De même,  
 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 stabilité 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 inhibition, 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

203 Les diagrammes opératoires décrivent, dans le plan, les régions de stabilité des équilibres 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

206

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

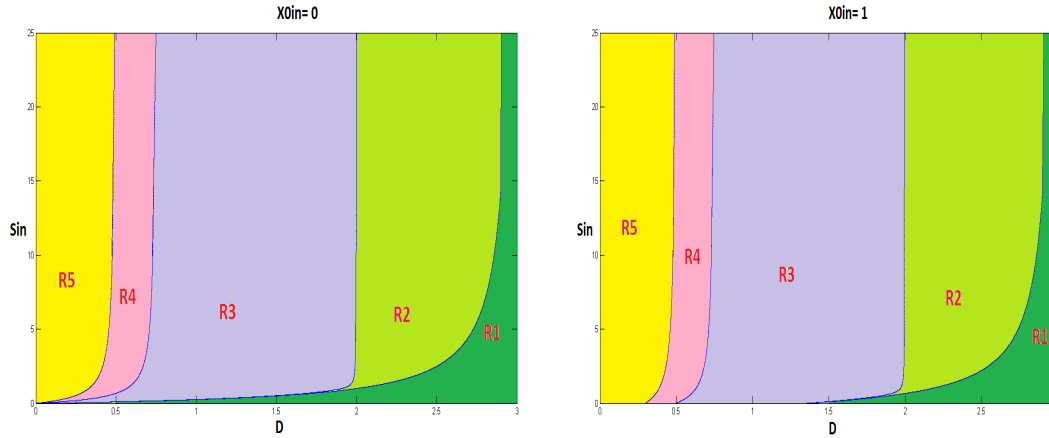
Nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan  $(D, S_{in})$  pour des valeurs différentes de la concentration  $X_{0in}$  du substrat solide à l'entrée. Ces diagrammes sont obtenus en prenant des fonctions de croissance de type Monod:

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

208

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

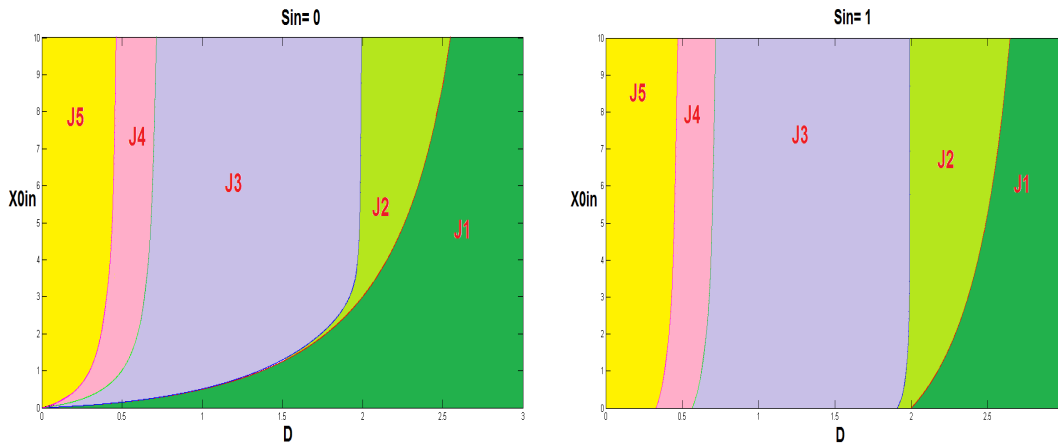


Figure 3. Diagrammes opératoires dans le plan  $(D, X_{0in})$ , à gauche pour  $S_{in} = 0$ , à droite pour  $S_{in} = 1$ .

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
$E_H$	$\alpha_2 c_h D (H^{(0)} - \lambda_H)$
$E_A$	$\alpha_1 c_a D (A^{(0)} - \lambda_A)$
$E_{AH}$	$\alpha_1 c_a D (A^{(0)} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D (H^{(0)} - \lambda_H)$
$E_{VH}$	$\alpha_2 c_h D (\bar{H} - \lambda_H)$
$E_{VA}$	$\alpha_1 c_a D (\bar{A} - \lambda_A)$
$E_*$	$\alpha_1 c_a D (\bar{A} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D (\bar{H} - \lambda_H)$

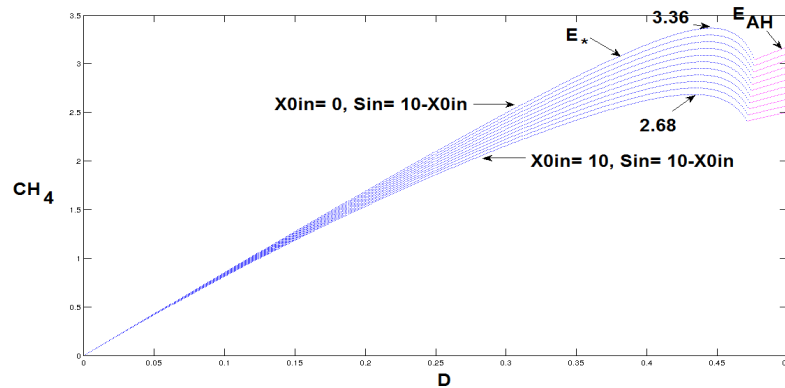
**Table 5.** Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (1) sans inhibition, dans le cas où  $r_0 = k_{hydr} X_0$ .

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  $E_{AH}$ :

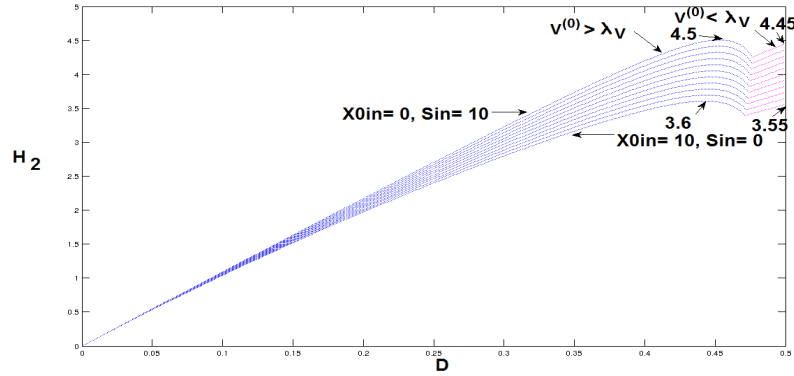
295 - Si  $A^{(0)} < \lambda_A, H^{(0)} < \lambda_H$  et  $S_{in}^* > \lambda_S$  alors le taux d'hydrogène est maximal en  
 296  $E_0$ .

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  $\lambda_A^i$ ,  $i = 1, 2$  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	$\lambda_H^0$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^0)$
$E_3$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^1$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	$H^{(0)}$	0
$E_4$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^2$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	$H^{(0)}$	0
$E_5$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^1$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	$\lambda_H^1$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^1)$
$E_6$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^2$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	$\lambda_H^2$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^2)$
$E_7$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}\hat{V}$	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	$\check{H}$ $-\gamma_{vh}c_v\check{V}$	$c_h(H_V^{(0)} - \check{H})$
$E_9$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$\lambda_A^1$	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^1)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
$E_{10}$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$\lambda_A^2$	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^2)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
$E_{11}$	$\lambda_V^1$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$	$\lambda_A^1$	$c_a(A^1 - \lambda_A^1)$	$\lambda_H^1$	$c_h(H^1 - \lambda_H^1)$
$E_{12}$	$\lambda_V^2$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$	$\lambda_A^2$	$c_a(A^2 - \lambda_A^2)$	$\lambda_H^2$	$c_h(H^2 - \lambda_H^2)$

**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,  $\mu_h$  et  $\mu_a$  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  $\mu_a$  et  $\mu_h$  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.

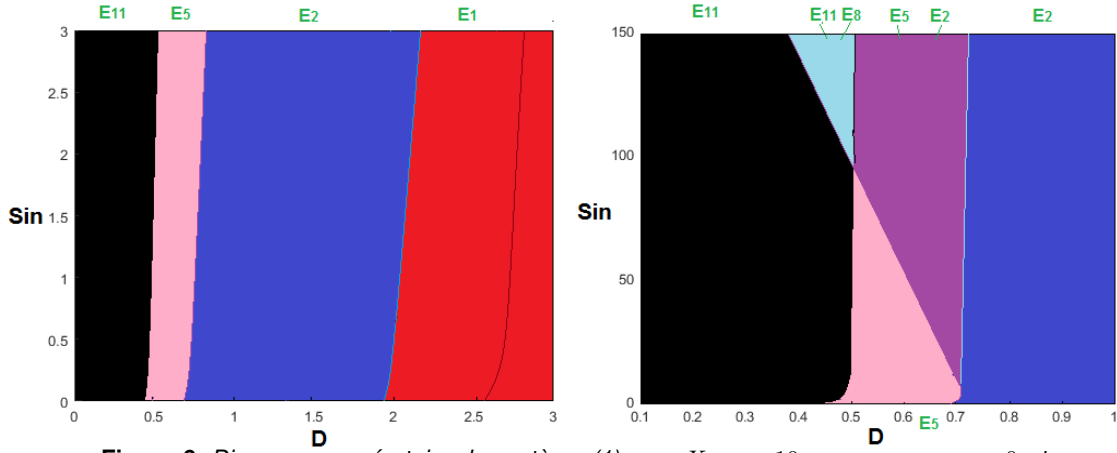


Figure 6. Diagramme opératoire du système (1) pour  $X_{0in} = 10$ , avec  $\mu_a = \mu_h = 0$  et  $k_I = 100$ , à droite pour  $0 \leq S_{in} \leq 3$  et à gauche pour de grandes valeurs de  $S_{in}$ .

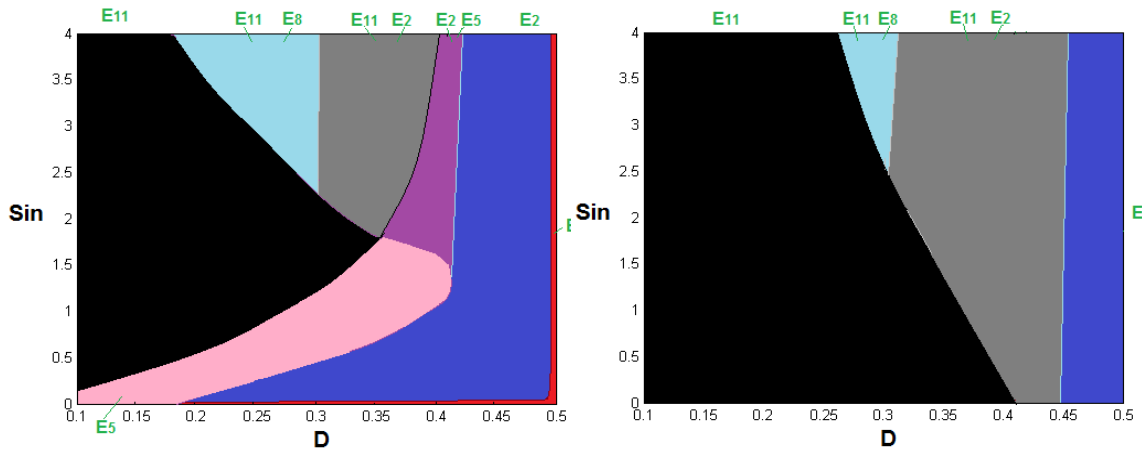


Figure 7. Diagramme opératoire du système (1) pour  $X_{0in} = 1$  à gauche et  $X_{0in} = 10$  à droite, avec  $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

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  $\lambda_A^1, \lambda_A^2$  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  $\lambda_V^2$  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 hydrogénotrophes  $X_H$  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  $E_5$ .

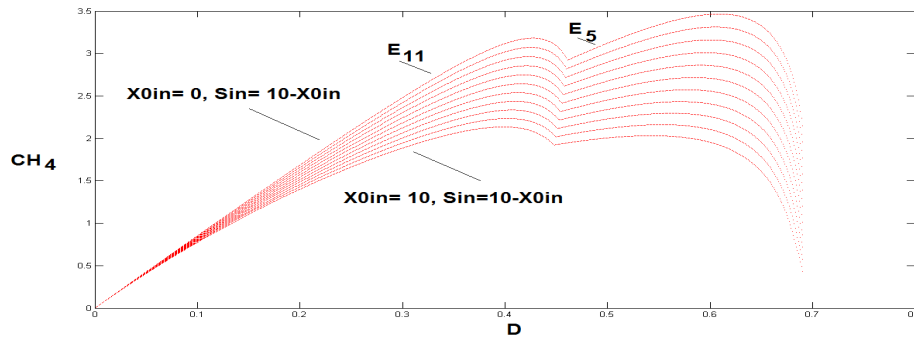
398 Dans le cas où  $A^1 > \max(\lambda_A^1, A^{(0)})$  et  $H^1 > \max(\lambda_H^1, H^{(0)})$ , le taux maximal du méthane pro-  
 399 duit est donné par l'équilibre  $E_{11}$ .

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.

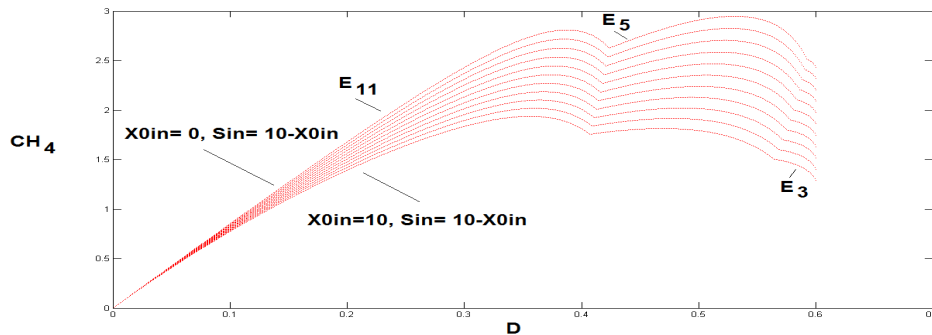
402 Pour les simulations suivantes, on prend  $\mu_h = \mu_a = 1, k_I = 100, k_0 = 1$  et  $k_{hyd} = 2$ . On  
 403 représente dans les figures 8, 9 et 10 le taux du méthane produit, pour  $D < \min(m_s, m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}})$ .

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  $k_I = 100$



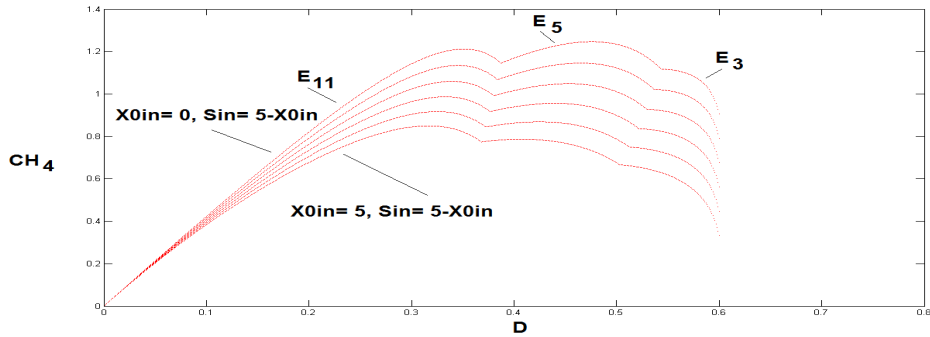
**Figure 9.** La variation du taux maximal du méthane pour  $S_{in} + X_{0in} = 10$ ,  $0 \leq D \leq 0.6$ ,  $\mu_h = 1$ ,  $\mu_a = 5$  et  $k_I = 10$ .

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  $\mu_a$  et/ou  $\mu_h$  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 $E_6$	$\alpha_3 DX_S^*$
$E_7, E_9$ et $E_{10}$	$\alpha_3 DX_S^* + \alpha_4 Dc_v(V^{(0)} - \hat{V})$
$E_8$	$\alpha_3 DX_S^* + \alpha_4 Dc_v(V^{(0)} - \check{V})$
$E_{11}$	$\alpha_3 DX_S^* + \alpha_4 Dc_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$
$E_{12}$	$\alpha_3 DX_S^* + \alpha_4 Dc_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$

**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  $Q_{H_2} = \alpha_3 DX_S^*$ , 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.

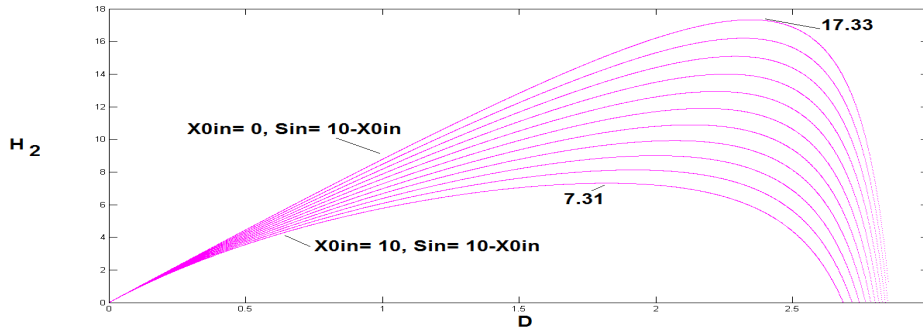


Figure 11. La variation du taux d'hydrogène pour  $V^{(0)} < \hat{V}$ ,  $V^{(0)} < \check{V}$  et  $V^{(0)} < \lambda_V^1$  et  $S_{in} + X_{0in} = 10$ .

### 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  $\Delta$  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),  $\zeta$  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  $\Delta$  et le graphe de  $\zeta$  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  $\Delta$  et du graphe de  $\zeta$  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  $\Delta$  est tangente au graphe de  $\zeta$ . 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
$F_0^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
$F_H^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_A^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$H^{(0)}$	0
$F_{AH}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_V^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\bar{A}$	0	$\bar{H}$	0
$F_{VH}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\bar{A}$	0	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
$F_{VA}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\bar{H}$	0
$F^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
$F_0^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	$H^{(0)*}$	0
$F_H^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
$F_A^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	$H^{(0)*}$	0
$F_{AH}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
$F_V^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\bar{A}^*$	0	$\bar{H}^*$	0
$F_{VH}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\bar{A}^*$	0	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$
$F_{VA}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	$\bar{H}^*$	0
$F^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$

**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

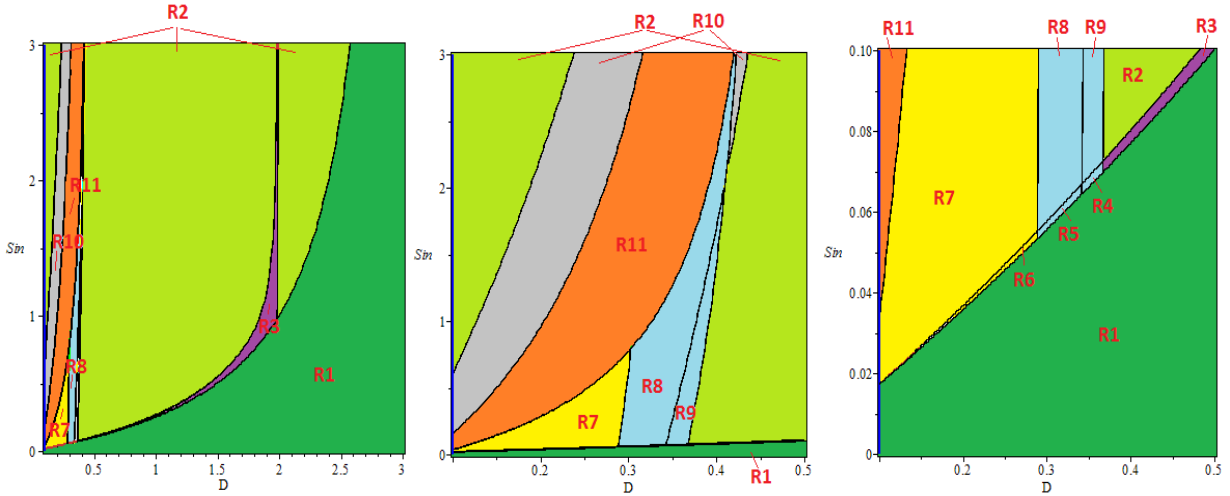
512 **Proposition 3.10.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4) et (H8), les conditions de stabilité des équilibres  
du système (1) sont données par:*

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 hydrogénotrophes),  $F_{VH}^*$  (extinction des bactéries méthanogènes acétoclastes) et  $F_{VA}^*$  (extinction des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes), 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

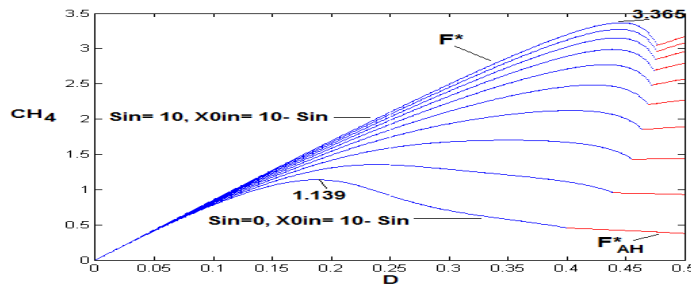
Équilibre	$Q_{CH_4}$
$F_l^*, F_0^*$ et $F_V^*$	0
$F_H^*$	$\alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_A^*$	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A)$
$F_{AH}^*$	$\alpha_1 c_a D(A^{(0)} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_{VH}^*$	$\alpha_2 c_h D(\bar{H} - \lambda_H)$
$F_{VA}^*$	$\alpha_1 c_a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

**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  $F^*$ .

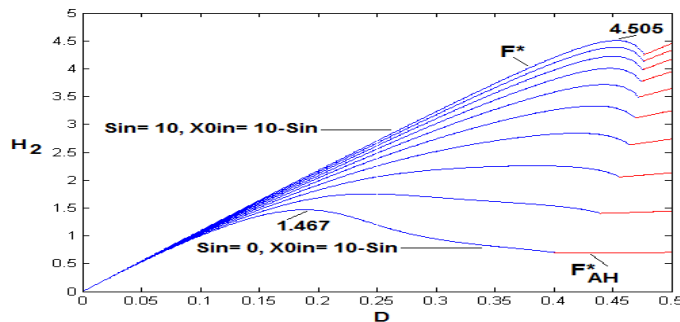
580 Si  $\bar{H} > \lambda_H$  et  $\bar{A} > \lambda_A$  alors  $F^*$  existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre.  
581  $F^*$  est stable dans les régions  $R_6$  ou  $R_7$ .

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  $\lambda$  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  $(Y^*, \lambda, X^*)$ , 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)**.  $\lambda_S$  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

□

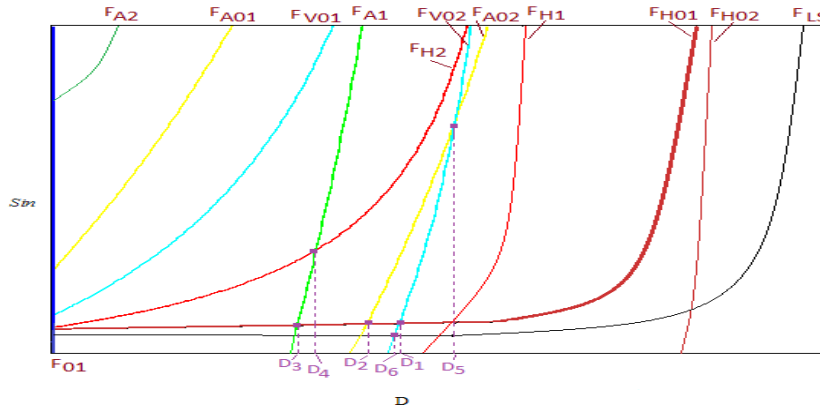


Figure 15. Positions relatives des courbes pour les paramètres utilisés dans [9], Table A1.

## Remerciements

767

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

## 4. References

770

- 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.