HAL open science

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

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérome Harmand

To cite this version:

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérome 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.

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

Y. Daoud [a,b,*], N. Abdellatif [a,c], J. Harmand [d]

[a] Université de Tunis El Manar, ENIT, LAMSIN, BP 37, Le Belvédère, 1002 Tunis, Tunisie.
[b] UMR Mistea, Université Montpellier, INRA, 34060 Montpellier, France.
(E-mail: daoud_yessmine@yahoo.fr)
[c] Université de Manouba, ENSI, Campus Universitaire de Manouba, 2010 Manouba, Tunisie.
(E-mail: nahla.abdellatif@ensi-uma.tn)
[d] LBE, Université Montpellier, INRA, Narbonne, France. (E-mail: jerome.harmand@inra.fr)
[*] Corresponding author.

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 compartiment 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.

RÉSUMÉ. Nous analysons, dans ce travail, l'effet de l'hydrolyse sur le comportement du processus de digestion anaérobie et sur la production du biogas (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.

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

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

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'acidogenèse, l'acétogenèse, et la méthanogenèse hydrogénétrophe et acétoclastique. Au cours de la première étape, les molécules organiques complexes (X_0) sont décomposées en substrat simple (S). Pendant l'acidogenèse, 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 hydrogénotrophes (X_H) convertissent l'hydrogène (H) et le dioxyde de carbone en méthane, voir Figure 1.

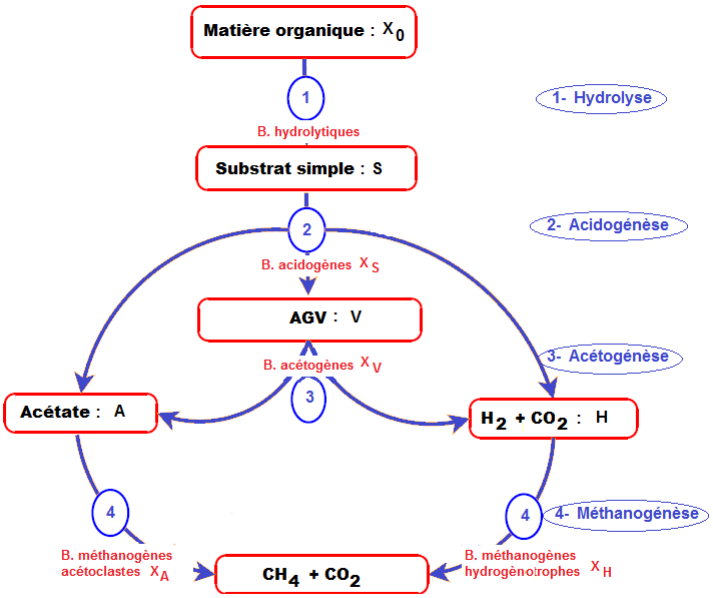

Figure 1. *Les étapes de la digestion anaérobie*

La majorité des études faites sur les modèles de digestion anérobie s'intéressent aux trois principales phases: l'acidogenèse, l'acétogenèse et la méthanogenèse. 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

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

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

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

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

Nous nous intéressons aux modèles décrits dans [9] où trois des quatre étapes principales de digestion anaérobie, l'acidogenèse, l'acétogenèse et la méthanogenèse, sont décrites par un système d'équations différentielles, modélisant l'interaction des populations microbiennes dans un chemostat. Les micro-organismes consomment et/ou produisent des substrats simples, des alcools et des acides gras, de l'acide acétique et de l'hydrogène. Les bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes interagissent par une relation de syntrophie. Le modèle comprend également l'inhibition des bactéries méthanogènes acétoclastes et hydrogénotrophes. La première étape de digestion anaérobie qui est l'étape d'hydrolyse n'est pas modélisée dans [9]. Nous nous proposons d'ajouter cette étape d'hydrolyse et d'étudier les systèmes résultants. Nous déterminons les équilibres et nous étudions leur stabilité. Nous nous intéressons également au taux de biogas produit. Les modèles que nous nous proposons d'étudier s'écrivent sous la forme:

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

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

sont les taux de croissance spécifiques. Nous supposons dans toute la suite qu'elles sont de classe $\mathcal{C}^1$.

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

– l'inhibition des bactéries acétogènes par un excès d'hydrogène dans le système.

– l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes par des concentrations élevées de l'acide acétique A

– la croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes n'a lieu que pour certaines concentrations de l'acide acétique A.

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

Cet article est organisé comme suit. Dans la section 2, nous analysons le modèle (1) où l'hydrolyse est considérée comme une phase purement enzymatique. La vitesse de la réaction est donnée par $r_0(t) = k_{hyd}X_0(t)$, où k_{hyd} est une constante et X_0 est la concentration du substrat lentement biodégradable. Pour étudier l'effet de l'inhibition en présence de la phase d'hydrolyse, nous considérons, dans la section 2.1, le modèle (1) sans tenir compte des inhibitions décrites précédemment. Nous déterminons les équilibres du système et nous étudions leur stabilité globale. Ces résultats sont illustrés par des diagrammes opératoires qui décrivent les régions d'existence et de stabilité des équilibres, en fonction des paramètres de contrôle D, S_{in} et X_{0in}. Nous nous intéressons également aux taux maximaux du méthane et de l'hydrogène produits. Ce taux est exprimé en fonction de la dilution D, pour des valeurs des concentrations X_{0in} et S_{in} fixés dans un intervalle de valeurs donné. Dans la section 2.2, les inhibitions sont intégrées dans le modèle. L'analyse des équilibres est effectuée. Les régions de stabilité des équilibres sont illustrées par des diagrammes opératoires et les taux de méthane et d'hydrogène produits sont déterminés. Dans la section 3, nous étudions le modèle (1) en considérant un compartiment microbien hydrolytique pour modéliser la phase d'hydrolyse. La vitesse de réaction est alors $r_0(t) = g_0(X_0(t))X_S(t)$, avec $g_0(.)$ est le taux de croissance microbienne spécifique de X_S sur X_0. L'étude du sous-modèle composé des trois premières équations du modèle (1) montre l'existence d'au maximum trois équilibres, ce qui donne naissance au maximum dix-sept équilibres du système complet (1). Vu la complexité de l'étude dans ce cas, nous nous limitons au cas sans inhibition. L'existence et la stabilité des équilibres sont discutées et les résultats obtenus sont illustrés par des diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}). Nous montrons que la production maximale du méthane et de l'hydrogène varie suivant les concentrations des substrats lentement et rapidement biodégradable à l'entrée.

2. L'analyse du modèle avec hydrolyse enzymatique

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

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

2.1. Le modèle sans inhibition

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

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

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

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

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

Pour $l = S, V, A$ et H, on note λ_l la solution de l'équation $g_l(\lambda_l) = D$, si elle existe et $\lambda_l = +\infty$, sinon.
Notons que, d'après le principe de la conservation de la matière, on a

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

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

Nous commençons par montrer le résultat suivant:

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

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

$$\begin{aligned} Z = \quad & k_0X_0 + S + \tfrac{1}{c_s}X_S + V + \tfrac{1}{c_v}X_V - \gamma_{sv}X_S + A + \tfrac{1}{c_a}X_A - \gamma_{va}X_V - \gamma_{sa}X_S \\ & + H + \tfrac{1}{c_h}X_H - \gamma_{vh}X_V - \gamma_{sh}X_S. \end{aligned} \tag{2}$$

En dérivant Z, on montre que $Z' = D(S_{in}^+ - Z)$, avec $S_{in}^+ = k_0X_{0in} + S_{in}$. On pose alors $V = Z - S_{in}^+$. En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient $V(t) = V(0)e^{-Dt}$, pour tout $t \geqslant 0$. Par conséquent,

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

et on en déduit que

$$Z(t) \leqslant \max(Z(0), k_0X_{0in} + S_{in}), \quad \textit{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Comme $Z = k_0X_0 + S + (\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh})X_S + V + (\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh})X_V + A + \frac{1}{c_a}X_A + H + \frac{1}{c_h}X_H$. D'après la remarque précédente, on a $\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh} > 0$ et $\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh} > 0$. Par suite, on peut conclure que les solutions de (1) sont bornées, pour tout $t \geqslant 0$.

2.1.1. Existence et stabilité des équilibres

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

De même, l'évolution du couple (S, X_S) est indépendante de l'évolution des variables V, A et H. A l'équilibre de X_0, la deuxième et la troisième équation de (1) peuvent être découplées des équations suivantes, elles se réduisent aux équations d'un chémostat 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 seul équilibre dans $[0, +\infty[\times[0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable. Si $S_{in}^* > \lambda_S$ alors l'équilibre (λ_S, X_S^*) existe dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable et l'équilibre $(S_{in}^*, 0)$ est instable, voir [7].

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

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

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

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

avec

- $X_0^* = (\frac{D}{D+k_{hyd}}) X_{0in}$, $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}}) X_{0in} + S_{in}$,
- $X_S^* = c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$, $X_V^* = c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$,
- $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$, $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$,
- $\overline{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} X_V^*$, $\overline{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} X_V^*$.

Notons qu'en ajoutant l'étape d'hydrolyse enzymatique dans le modèle étudié dans [9], une nouvelle composante X_0^* apparaît dans les composantes de chaque équilibre et 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 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

persistance de X_S pour le modèle sans hydrolyse est $S_{in} > \lambda_S$ et pour le modèle avec 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 favorisé par l'ajout du terme d'hydrolyse, puisque recevant davantage de substrat.
En appliquant la même technique que [9, Lemme 3.1], on peut déduire un résultat de stabilité globale des équilibres du système (1) . Les conditions d'existence et de stabilité globale des équilibres du système (1) sont résumées dans la proposition suivante:

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	$V^{(0)} > \lambda_V$	$\overline{A} < \lambda_A$ et $\overline{H} < \lambda_H$
E_{VH}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\overline{H} > \lambda_H$	$\overline{A} < \lambda_A$
E_{VA}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\overline{A} > \lambda_A$	$\overline{H} < \lambda_H$
E_*	$V^{(0)} > \lambda_V$, $\overline{A} > \lambda_A$ et $\overline{H} > \lambda_H$	Lorsqu'il existe

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

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

2.1.2. Diagrammes opératoires

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} est fixé et le comportement du système (1) est décrit dans le plan (D, S_{in}). Ensuite, nous fixons la valeur de S_{in} et nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}).

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:

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

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 $(\mathbf{H1}) - (\mathbf{H4})$. Les régions $R_1, \cdots, R_5$ 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 $S^*_{in} = S_{in} = S^{(0)}$.

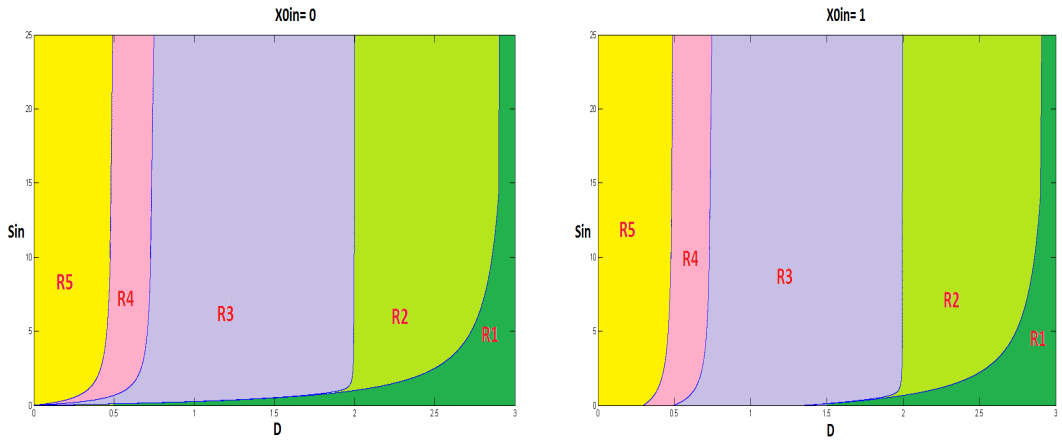

Figure 2. *Diagramme opératoire, dans le plan* (D, S_{in})*, à gauche pour* $X_{0in} = 0$*, à droite pour* $X_{0in} = 1$*.*

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

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

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

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

Nous nous plaçons dans le cas où:

$$g_V(V^{(0)}) < g_A(\overline{A}) < g_H(\overline{H}) < g_A(A^{(0)}) < g_H(H^{(0)}) < g_S(S^*_{in}). \tag{3}$$

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

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

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

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

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

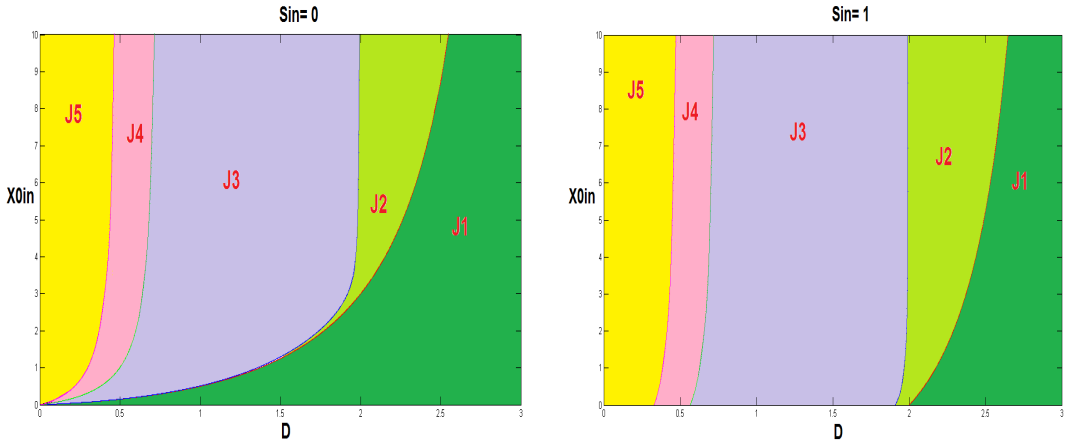

Figure 3. *Diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}), à gauche pour $S_{in} = 0$, à droite pour $S_{in} = 1$.*

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:

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

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

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}).

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:

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

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 $\overline{A} = A^{(0)} + \gamma_{va}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\overline{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$. 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 $\overline{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$ et E_{VA} existe si $\overline{A} > \lambda_A$ 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}.

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}	$\alpha_2 c_h D(\overline{H} - \lambda_H)$
E_{VA}	$\alpha_1 c_a D(\overline{A} - \lambda_A)$
E_*	$\alpha_1 c_a D(\overline{A} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D(\overline{H} - \lambda_H)$

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

En conclusion, on a:

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

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

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

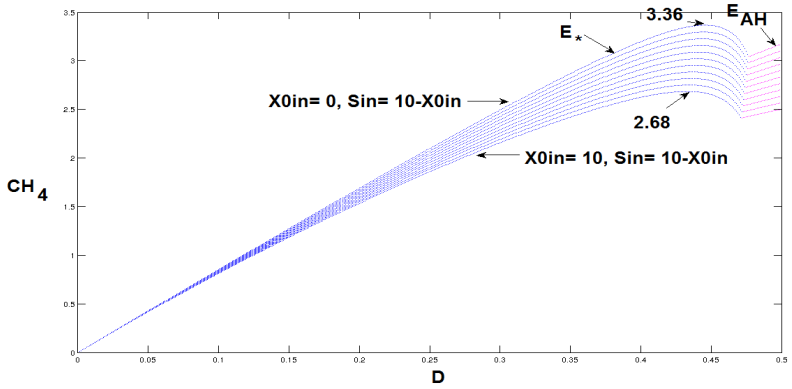

Figure 4. *La variation des taux de méthane pour* $S_{in} + X_{0in} = 10$*: Les courbes bleues représentent les taux de méthane à l'équilibre* $E*$ *et les courbes roses les taux de méthane à l'équilibre* E_{AH}*, selon les valeurs de* X_{0in} *et de* S_{in}.

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

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

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

2.1.3.2 Taux d'hydrogène produit

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

$$Q_{H2} = \alpha_3 g_S(S_{|_{S=S^*}})X_{S|_{X_S=X_S^*}} + \alpha_4 g_V(V_{|_{V=V^*}})X_{V|_{X_V=X_V^*}}$$

avec $\alpha_3 = \frac{1-c_s}{c_s}$ et $\alpha_4 = \frac{1-c_v}{c_v}$.
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* $r_0 = k_{hydr} X_0$.

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

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

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

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

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

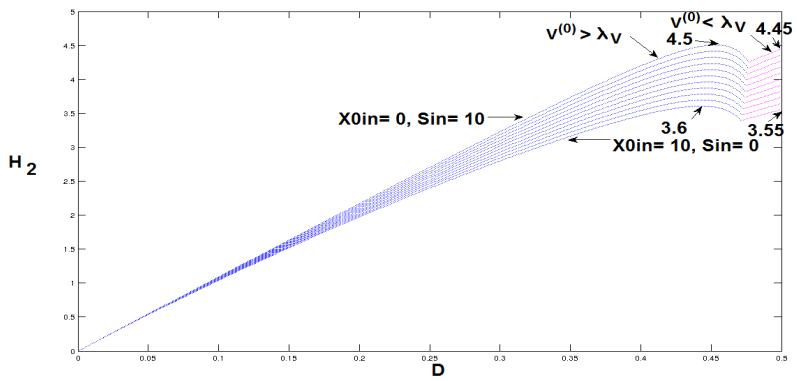

Figure 5. *La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in}.*

2.2. Le modèle avec inhibition

Dans ce modèle, on tient compte de l'inhibition de la croissance des bactéries acétogènes par un excès d'hydrogène dans le système et de celle des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes et acétoclastes par l'acétate. On suppose alors que:

(H5) Pour tout $V \geqslant 0$ et $H \geqslant 0$, $g_V(0,H) = 0$, $g_V(V,0) > 0$, $\frac{\partial g_V}{\partial V}(V,H) > 0$, $\frac{\partial g_V}{\partial H}(V,H) < 0$ et $\lim\limits_{H \longrightarrow +\infty} g_V(V,H) = 0$.

(H6) Pour tout $H \geqslant 0$ et $A \geqslant 0$, $g_H(0,A) = 0$, $g_H(H,0) > 0$, $\frac{\partial g_H}{\partial H}(H,A) > 0$, $\frac{\partial g_H}{\partial A}(H,A) < 0$ et $\lim\limits_{H \longrightarrow +\infty} g_H(H,A) = 0$.

(H7) $g_A(0) = 0$, il existe $A_{max} > 0$ tel que $g'_A(A) > 0$, pour $0 < A < A_{max}$ et $g'_A(A) < 0$, pour $A > A_{max}$ et $\lim\limits_{A \longrightarrow +\infty} g_A(A) = 0$.

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

2.2.1. Existence et stabilité des équilibres

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

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

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

où $V^{(0)}=\gamma_{sv}X_S^*$, $A^{(0)}=\gamma_{sa}X_S^*$ et $H^{(0)}=\gamma_{sh}X_S^*$.
Le sous-modèle (4) n'est autre que le système (9) de [9]. Il admet donc douze points d'équilibre dont deux équilibres strictement positifs, notés E_{11} et E_{12}, voir Tableau 7, (où on a noté $E_1=\varepsilon_0, E_2=\varepsilon_H, E_3=\varepsilon_A^1, E_4=\varepsilon_A^2, E_5=\varepsilon_{AH}^1, E_6=\varepsilon_{AH}^2$, $E_7=\varepsilon_V, E_8=\varepsilon_{VH}, E_9=\varepsilon_{VA}^1, E_{10}=\varepsilon_{VA}^2, E_{11}=\varepsilon_*^1$ et $E_{12}=\varepsilon_*^2$)

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

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

avec

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

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

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 $\breve{H} < H_V^{(0)} - \gamma_{vh} c_v \breve{V}$
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).*

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	$\breve{A} < \lambda_A^1$ ou $\breve{A} > \lambda_A^2$
E_9	$\hat{H} < \lambda_H^1$
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).*

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:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

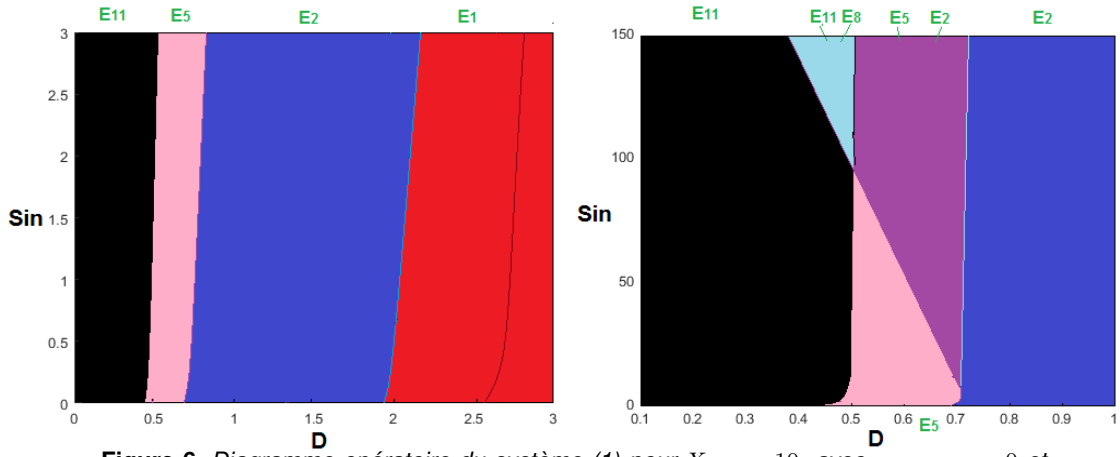

Figure 6. *Diagramme opératoire du système (1) pour* $X_{0in} = 10$*, avec* $\mu_a = \mu_h = 0$ *et* $k_I = 100$*, à droite pour* $0 \leq S_{in} \leq 3$ *et à gauche pour de grandes valeurs de* S_{in}*.*

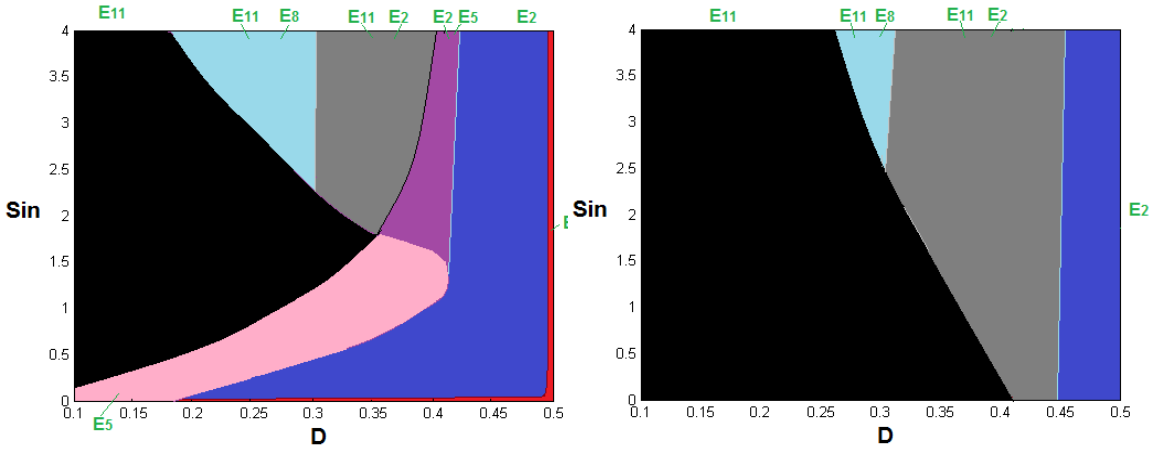

Figure 7. *Diagramme opératoire du système (1) pour* $X_{0in} = 1$ *à gauche et* $X_{0in} = 10$ *à droite, avec* $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

2.2.3. Taux de biogaz produit pour le modèle avec inhibition

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

2.2.3.1 Taux de méthane produit

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

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

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	$\alpha_2 D c_h (H_V^{(0)} - \breve{H} - \gamma_{vh} c_v \breve{V})$
E_9	$\alpha_1 D c_a (A_V^{(0)} - \lambda_A^1 - \gamma_{va} c_v \hat{V})$
E_{10}	$\alpha_1 D c_a (A_V^{(0)} - \lambda_A^2 - \gamma_{va} c_v \hat{V})$
E_{11}	$\alpha_1 D c_a (A^1 - \lambda_A^1) + \alpha_2 D c_h (H^1 - \lambda_H^1)$
E_{12}	$\alpha_1 D c_a (A^2 - \lambda_A^2) + \alpha_2 D c_h (H^2 - \lambda_H^2)$

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

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

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

λ_H^1, λ_H^2, λ_V^1 et λ_V^2 sont donnés par:

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

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

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

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

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 méthane produit est donné par l'équilibre E_5.

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 produit est donné par l'équilibre E_{11}.

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

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

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

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

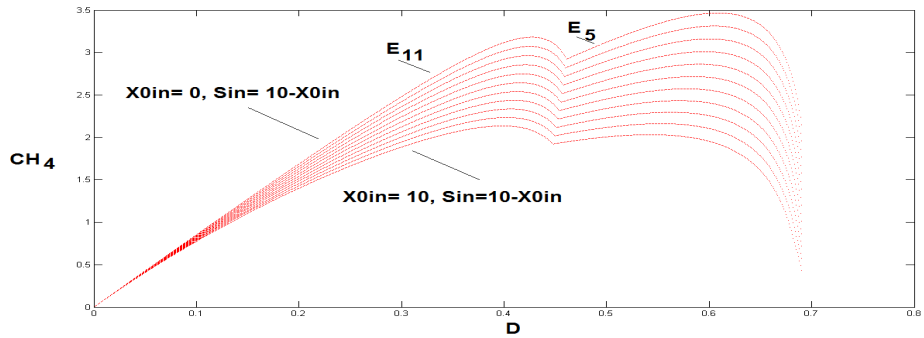

Figure 8. *La variation du taux maximal de méthane pour* $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant D \leqslant 0.7$, $\mu_h = \mu_a = 1$ *et* $k_I = 100$

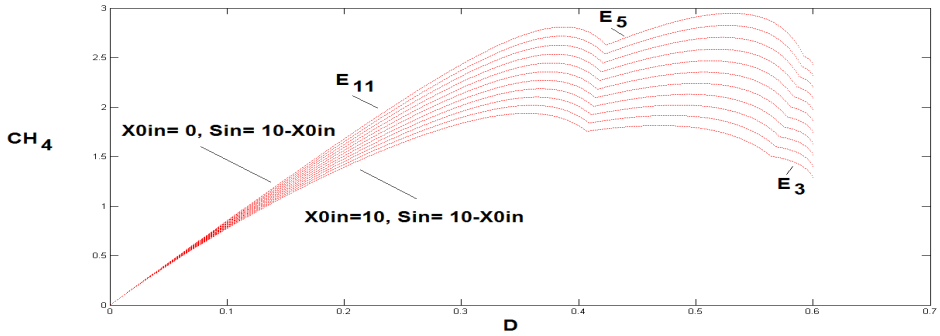

Figure 9. *La variation du taux maximal du méthane pour* $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ *et* $k_I = 10$.

Avec ce nouveau jeu de paramètres, le taux maximal de biogaz est toujours donné par l'un des équilibres E_{11} ou E_5. Lorsque, les paramètres μ_a et/ou μ_h augmentent et k_I diminue, l'inhibition augmente et on produit moins de méthane. En effet, dans la figure 9, on voit que le taux maximal de biogaz est inférieur à celui représenté dans la figure 8.
On diminue à présent la concentration des substrats à l'entrée et on représente le taux de méthane produit pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, sans changer les facteurs d'inhibition: $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$.

Pour $X_{0in} = 0$ et $S_{in} = 5$, voir Figure 10, le maximum global du taux de méthane est donné par l'équilibre E_5. Ce résultat est analogue à celui trouvé dans [10], voir Figure 5 (c). Dans cette figure, on note que le taux de biogaz produit est légèrement inférieur à celui illustré dans la figure 10, puisque nous ne tenons pas compte des termes de mortalité des biomasses.
En tenant compte de l'étape d'hydrolyse et en augmentant le substrat à l'entrée $X_{0in} + S_{in}$ de 5 à 10, voir Figure 10 et Figure 9, on remarque que le taux de biogaz produit est plus important dans la figure 9 que dans la figure 10, (il peut atteindre le double). Le taux de méthane produit dépend donc de l'étape d'hydrolyse qu'on ne peut négliger dans le processus de digestion anaérobie.

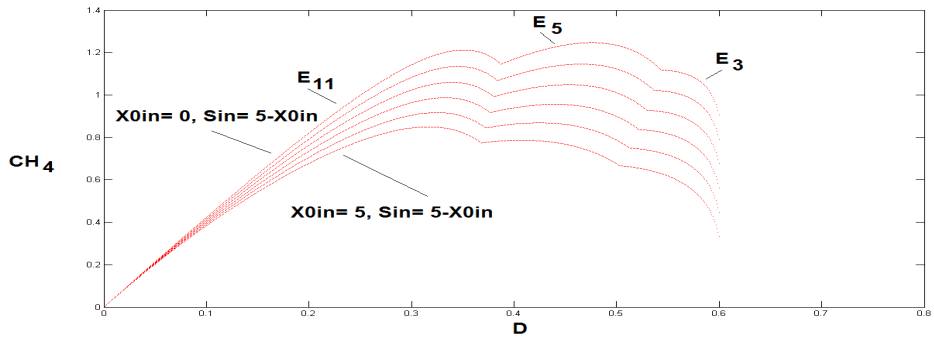

Figure 10. *La variation du taux maximal du méthane pour* $S_{in} = 5 - X_{0in}$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ *et* $k_I = 10$.

2.2.3.2 Taux d'hydrogène produit

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

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

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

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

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

Comme les équilibres E_4 et E_6 sont instables dès qu'ils existent, le taux maximal d'hydrogène 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, E_2, E_3 ou E_5. Les équilibres $E_7, \cdots, E_{12}$ n'existent pas dans ce cas.
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 d'hydrogène produit est donné par E_7 ou E_9.
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 par l'équilibre E_8.

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

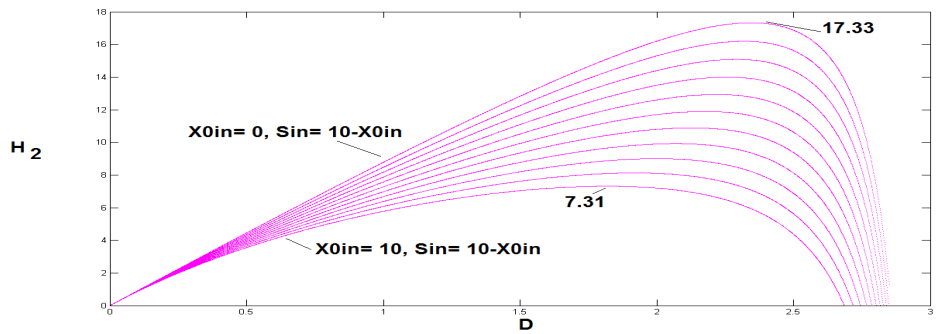

Figure 11. *La variation du taux d'hydrogène pour* $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \check{V}$ *et* $V^{(0)} < \lambda_V^1$ *et* $S_{in} + X_{0in} = 10$.

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:

$$\begin{cases} \dfrac{dX_0}{dt} &= D(X_{0in} - X_0) - g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S)X_S + k_0 g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \tag{5}$$

On suppose que:

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

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:

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

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

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

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

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

Le lemme 3.1 implique le résultat suivant:

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

On note que:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Proposition 3.3. *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	$S_{in} < \lambda_S$
$F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$	$S_{in} > \lambda_S$	lorsqu'il existe

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

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

Dans ce cas, si l'intersection de Δ et du graphe de ζ n'est pas vide alors elle comporte un ou deux points. L'équation $\zeta'(X_0) = -c_s k_0$ représente le cas où Δ est tangente au graphe de ζ. Cette 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 strictement positif correspondant. On note par $\bar{S}_{in}$ la valeur de S_{in} pour laquelle $\bar{X}_S = \zeta(\bar{X}_0)$. 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:

Proposition 3.4. *On suppose que*

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

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

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

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

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

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	$S_{in} < \lambda_S$
$F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$	$\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$
$F_1^{**} = (X_0^{**}, \lambda_S, X_S^{**})$	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$	instable

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

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

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 l'hypothèse (**H3**).

3.2.1. L'analyse des équilibres

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

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

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

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

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 $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$.

• $\overline{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\overline{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$.

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

• $\overline{A^*} = A^{(0)*} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V)$ et $\overline{H^*} = H^{(0)*} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V)$

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

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}^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VA}^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\overline{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F^*	$S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} > \lambda_H$, $\overline{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$

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

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^*	$\overline{A} < \lambda_A$ et $\overline{H} < \lambda_H$
F_{VH}^*	$\overline{A} < \lambda_A$
F_{VA}^*	$\overline{H} < \lambda_H$
F^*	dès qu'il existe

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

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

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

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}^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\overline{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F_{VA}^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\overline{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$
F^*	$S_{in} > \max(0, \bar{S}_{in})$, $\overline{H} > \lambda_H$, $\overline{A} > \lambda_A$ 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}^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\overline{H^*} > \lambda_H$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$
F_{VA}^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\overline{A^*} > \lambda_A$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$
F^{**}	$\max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$, $\overline{H^*} > \lambda_H$, $\overline{A^*} > \lambda_A$ et $V^{(0)*} > \lambda_V$

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

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^*	$\overline{A} < \lambda_A$ et $\overline{H} < \lambda_H$
F_{VH}^*	$\overline{A} < \lambda_A$
F_{VA}^*	$\overline{H} < \lambda_H$
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* $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

3.2.2. Diagrammes opératoires

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

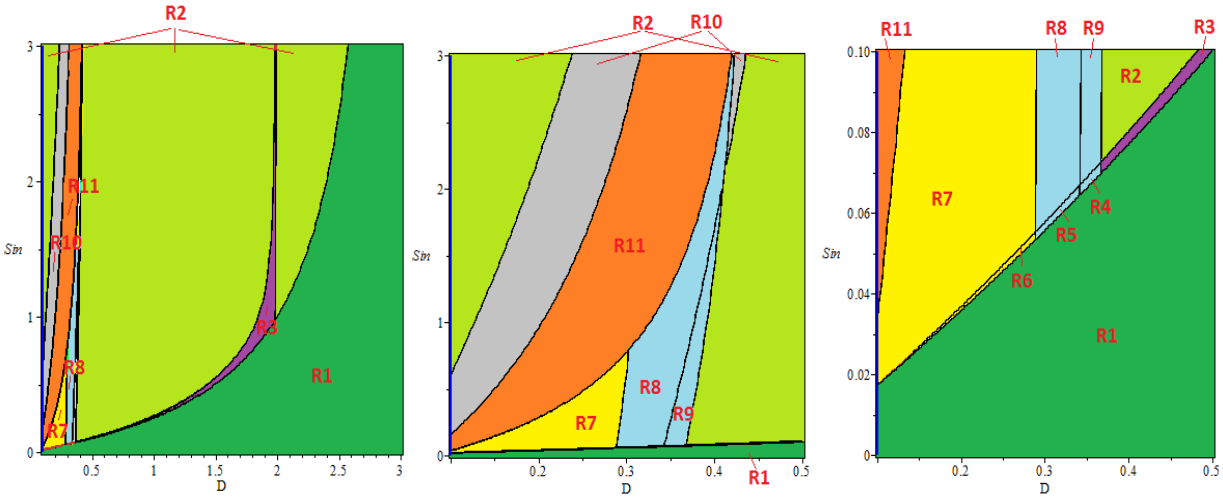

Figure 12. *Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$. (la figure au milieu est un agrandissement de la partie gauche de la figure à gauche et la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure au milieu)*

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

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

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

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								
$(S_{in} > F_{LS}(D)$ 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		
$(S_{in} > F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{V02}(D))$ ou($F_{V01}(D) < S_{in}$ 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 $D \geqslant F_{01}$*

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.

3.2.3. Taux de biogaz produit

3.2.3.1 Taux de méthane produit

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

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

avec $\alpha_1 = \frac{1-c_a}{c_a}$ et $\alpha_2 = \frac{1-c_h}{c_h}$.
En se plaçant dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$. Le taux de méthane produit, pour chaque équilibre, est donnée dans Tableau 20:

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

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}^*	$\alpha_2 c_h D(\overline{H} - \lambda_H)$
F_{VA}^*	$\alpha_1 c_a D(\overline{A} - \lambda_A)$
F^*	$\alpha_1 c_a D(\overline{A} - \lambda_A) + \alpha_2 c_h D(\overline{H} - \lambda_H)$

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

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

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

On représente, dans la figure 13, le taux maximal du méthane produit en fonction de la dilution D. On varie la valeur de la concentration du substrat sous forme particulaire X_{0in} et la valeur de la 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

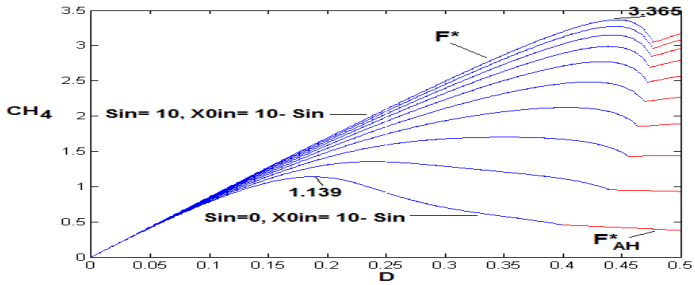

Figure 13. *La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien*

soluble qu'avec le substrat solide.

3.2.3.2 Taux d'hydrogène produit

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

$$Q_{H2} = \alpha_3 g_S(S_{|_{S=S^*}})X_{S|_{X_S=X_S^*}} + \alpha_4 g_V(V_{|_{V=V^*}})X_{V|_{X_V=X_V^*}}$$

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 $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$, 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*

1) Dans le cas, $V^{(0)} < \lambda_V$, les équilibres F_V^*, F_{VH}^*,F_{VA}^* et F^* n'existent pas et on a $Q_{H_{21}} > Q_{H_{22}}$. Par suite, le taux maximal de l'hydrogène est donné soit par l'équilibre F_{AH}^*, soit par F_H^*, soit par F_A^*, soit par F_0^*.
Si $S^{in} > \lambda_S$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_0^*. Cet équilibre est stable dans la région R_2.
Si $H^{(0)} > \lambda_H$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_H^*. Ces conditions sont vérifiées dans la région R_3 où F_H^* est stable.
Si $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_A^* qui est stable dans la région R_{10}.
Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_{AH}^*. Notons que si ces conditions sont vérifiées alors F_{AH}^* est stable.

2) Dans le cas, $V^{(0)} > \lambda_V$, $Q_{H_{22}} > Q_{H_{21}}$. Par suite, le taux maximal d'hydrogène est donné soit par l'équilibre F_{VH}^*, soit par F_{VA}^*, soit par F_V^*, soit par F^*.
Si $\overline{H} > \lambda_H$ et $\overline{A} > \lambda_A$ alors F^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre. F^* est stable dans les régions R_6 ou R_7.
Si $\overline{A} > \lambda_A$ alors F_{VA}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre. Cet équilibre est stable dans la région R_{11} c'est à dire pour $\overline{H} < \lambda_H$.
Si $\overline{H} > \lambda_H$ alors F_{VH}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donnée par cet équilibre. Cet équilibre est stable dans la région R_4, R_5, R_8 ou R_9 c'est à dire pour $\overline{A} < \lambda_A$.
Si $\overline{H} < \lambda_H$ et $\overline{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donnée par F_V^*. Notons que si ces conditions sont vérifiées alors F_V^* est stable.
Le taux maximal d'hydrogène produit est représenté dans la figure 14. Le taux d'hydrogène est plus élevé avec le substrat soluble qu'avec le substrat solide, $X_{0in} + S_{in}$ étant maintenue constante.

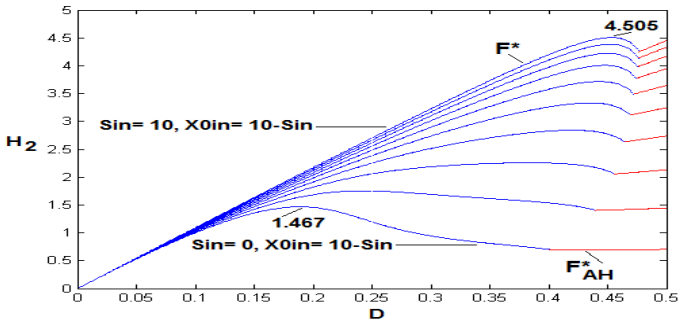

Figure 14. *La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien.*

Discussion

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

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

Nous avons montré que prendre en compte de l'inhibition dans le modèle influe sur la stabilité des équilibres. Des zones de bistabilité apparaissent. Grâce aux diagrammes opératoires qui illustrent les zones d'existence, de stabilité et de bistabilité, nous avons montré comment les régions de stabilité peuvent s'élargir en fonction des paramètres opératoires, la dilution D et les substrats en entrée S_{in} et X_{0in}. On pourra alors faire varier le taux de dilution pour éviter les régions de bistabilité. D'autre part, nous avons montré que la valeur des paramètres influe sur le taux de biogaz produit. L'augmentation des concentrations des deux substrats à l'entrée pour un modèle avec hydrolyse enzymatique des biomasses favorise bien l'augmentation du biogaz produit. Le modèle avec hydrolyse enzymatique sans inhibition produit plus de biogaz que le modèle avec inhibition. Pour des valeurs fixées des concentrations des substrats à l'entrée, il existe un taux de dilution qui maximise le taux de méthane. Pour ce taux, la concentration des bactéries méthanogènes acétoclastes augmente et celle de l'acétate devient assez faible, ce qui affaiblit l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes qui sont les producteurs de méthane. Pour l'hydrogène produit, il existe un taux de dilution qui maximise le taux d'hydrogène, pour des concentrations des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes très faibles.

En passant du modèle avec hydrolyse enzymatique au modèle avec compartiment hydrolytique microbien, l'équilibre de l'extinction des acétogènes qui était stable devient instable et les équilibres correspondant à l'extinction des acétogènes et des méthanogènes hydrogénotrophes, ou à l'extinction des méthanogènes acétoclastes, ou à l'extinction des méthanogènes hydrogénotrophes

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.

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.

Annexe

Preuve de la Proposition 2.3

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:

Lemme A.1:

On suppose que $F : \mathbb{R}^{\mathrm{m}} \longrightarrow \mathbb{R}^{\mathrm{m}}$ 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 $g : [0, +\infty[\longrightarrow [0, +\infty[$ est de classe $\mathcal{C}^1$, qu'elle est croissante et que $g(0) = 0$. Pour des valeurs fixées de $D > 0$ et $c > 0$, soit λ la solution de l'équation $g(S) = D$ et soit $f : \mathbb{R}^{\mathrm{m}} \longrightarrow [0, +\infty[$ de classe $\mathcal{C}^1$.

On considère le système:

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

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

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

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

□

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

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

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

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

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

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

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

□

Preuve de la Proposition 2.4

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

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

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

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

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

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

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

□

Preuve de la Proposition 2.5

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

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

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

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

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

□

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

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

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

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

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 si $g_S(S_{in}) < D$, ce qui est équivalent à $S_{in} < \lambda_S$.

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

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

avec $m_{11} = D + \frac{dg_0}{dX_0}(X_0^*)X_S^*$, $m_{13} = g_0(X_0^*)$, $m_{21} = k_0 \frac{dg_0}{dX_0}(X_0^*)X_S^*$, $m_{22} = D + \frac{1}{c_s}\frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$, $m_{32} = \frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$ et $\theta = \frac{-D}{c_s} + k_0 g_0(X_0^*)$.

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

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

On pose $c_0 = -1$, $c_1 = -(m_{11} + m_{22})$, $c_2 = -(m_{11}m_{22} - \theta m_{32})$ et $c_3 = m_{32}(-m_{11}\theta + m_{21}m_{13})$.

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 $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$. Par suite, le critère de Routh-Hurwitz est satisfait si la condition $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$ est vérifiée. On conclut que l'équilibre F_1^* est localement stable dès qu'il existe.

□

Preuve de la Proposition 3.5
Comme pour la Proposition 3.3, la stabilité locale de F_0 est donnée par le signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne J_{F_0}. Pour les deux autres équilibres, on utilise le critère de Routh-Hurwitz. Le critère de Routh-Hurwitz est satisfait si la condition $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$ est vérifiée, F_1^* est donc LES. Or l'équilibre F_1^{**} vérifie $\zeta'(X_0^{**}) > -c_s k_0$ alors le critère de Routh-Hurwitz n'est pas satisfait. Par suite, F_1^{**} est instable.

□

La preuve de la Proposition 3.6 est une simple adaptation de [9] et de la Proposition 2.2.
Les preuves des Propositions 3.7 et 3.8 sont des conséquences de la Proposition 3.3 et de la Proposition 2.3.
De même, les preuves des Propositions 3.9 et 3.10 sont des conséquences de la Proposition 3.5 et de la Proposition 2.3.

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:

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

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

– $F_{LS}(D) < F_{H01}(D) < F_{H2}(D) < F_{V01}(D) < F_{A01}(D) < F_{A2}(D)$.
– $F_{H02}(D) < F_{H01}(D)$.
– $F_{V01}(D) > F_{V02}(D) > F_{H02}(D)$.
– $F_{H2}(D) > F_{H1}(D)$.
– $F_{A1}(D) > F_{A02}(D)$, $F_{A1}(D) > F_{V02}(D)$ et $F_{H2}(D) > F_{V02}(D)$.
– $F_{A2}(D) > F_{A1}(D)$.
– $F_{V02}(D) < F_{A01}(D)$ et $F_{A02}(D) < F_{A01}(D)$.

De plus, les fonctions $F_{H01}(D)$ et $F_{V02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_1 > F_{01}$ et vérifient $F_{H01}(D) < F_{V02}(D)$ pour $D > D_1$, voir figure 15.
De même, $F_{H01}(D)$ et $F_{A02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_2 > F_{01}$ et vérifient $F_{H01}(D) < F_{A02}(D)$ pour $D > D_2$, $F_{H01}(D)$ et $F_{A1}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_3 > F_{01}$ et vérifient $F_{H01}(D) < F_{A1}(D)$ pour $D > D_3$, $F_{A1}(D)$ et $F_{H2}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_4 > F_{01}$ et vérifient $F_{A1}(D) < F_{H2}(D)$ pour $D > D_4$, $F_{V02}(D)$ et $F_{A02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_5 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{A02}(D)$ pour $D > D_5$, $F_{V02}(D)$ et $F_{LS}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_6 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{LS}(D)$ pour $D > D_6$.
Ce qui définit, les régions $R_1, \cdots, R_{11}$, voir figure 12.

□

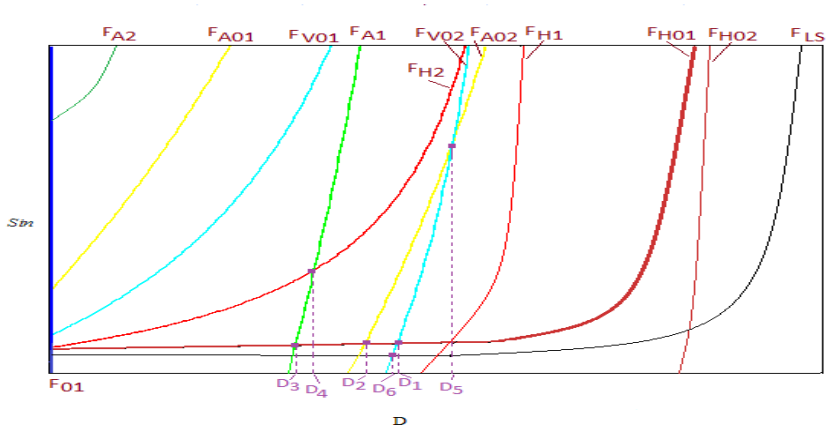

Figure 15. *Positions relatives des courbes pour les paramètres utilisés dans [9], Table A1.*

Remerciements

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

4. References

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

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

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

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

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

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

[7] H.L. SMITH, P. WALTMAN, "The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition", *Cambridge University Press*, 1995.

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

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

[10] M. WEEDERMANN, G.S.K.WOLKOWICZ, "Optimal biogas production in a model for anaerobic digestion", *Nonlinear Dyn.* vol. 81, 1097-1112, 2015.