



HAL
open science

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

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérôme Harmand

► To cite this version:

Yessmine Daoud, Nahla Abdellatif, Jérôme Harmand. Modèles mathématiques de digestion anaérobie: effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz. 2018. hal-01562353v3

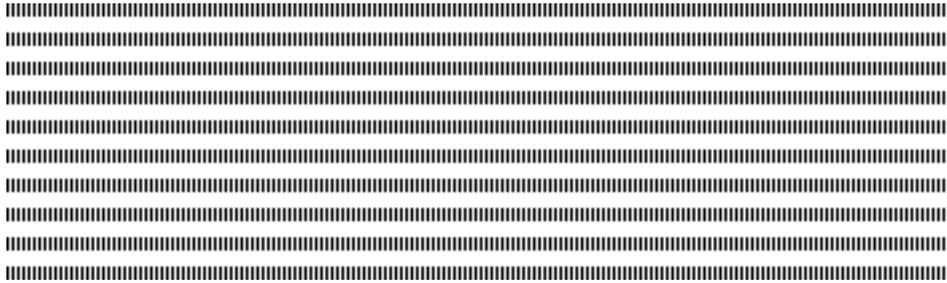
HAL Id: hal-01562353

<https://hal.science/hal-01562353v3>

Preprint submitted on 10 Nov 2018 (v3), last revised 30 Aug 2019 (v6)

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

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



1

2

3

4

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

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

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

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

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

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

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

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

12 * Corresponding author.



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

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

40

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

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



42

1. Introduction

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

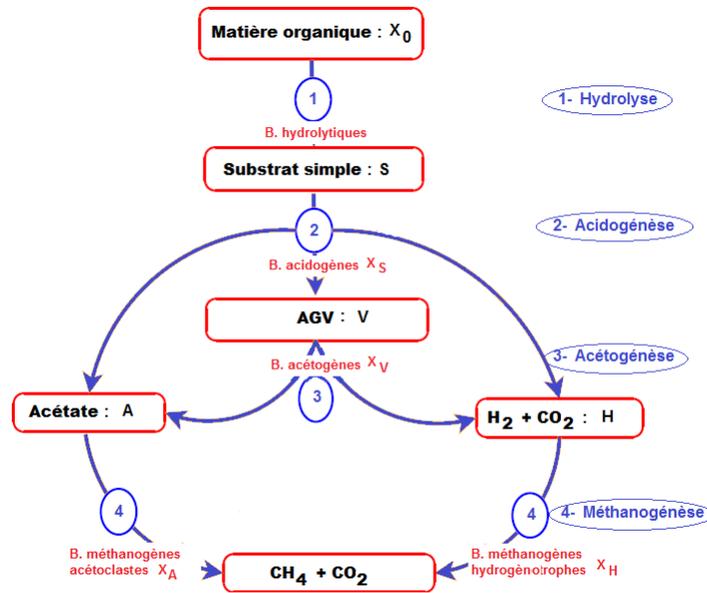


Figure 1. Les étapes de la digestion anaérobie

La majorité des études faites sur les modèles de digestion anaérobie s'intéressent aux trois principales phases : l'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse. Néanmoins, il a été prouvé que l'activité des bactéries hydrolytiques, durant l'étape d'hydrolyse, peut affecter l'ensemble du système, voir [6], [9]. Cette étape permet la dégradation des substrats sous forme solide (matière organique) en substrats sous forme soluble (substrat simple).

65 Ce processus d'hydrolyse peut-être modélisé de manières différentes :

- 66 – on peut considérer que l'hydrolyse se fait d'une manière purement enzymatique.
- 67 – ou on tient compte des bactéries qui dégradent la matière organique pour produire
- 68 du substrat simple, le modèle est alors dit avec compartiment microbien hydrolytique.
- 69 L'étude d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes incluant une phase d'hydro-
- 70 lyse a été faite dans [1]. Il a été démontré que le système peut avoir des comportements
- 71 qualitatifs très différents, selon la modélisation de l'hydrolyse considérée et qu'il peut
- 72 présenter, selon les conditions initiales, de la bistabilité ou de la quadri-stabilité.

73

74 Nous nous intéressons aux modèles décrits dans [10] où trois des quatre étapes princi-

75 pales de digestion anaérobie, l'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse, sont dé-

76 crites par un système d'équations différentielles, modélisant l'interaction des populations

77 microbiennes dans un chemostat. Les micro-organismes consomment et/ou produisent des

78 substrats simples, des alcools et des acides gras, de l'acide acétique et de l'hydrogène. Les

79 bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes interagissent par une relation de

80 syntrophie. Le modèle comprend également l'inhibition des bactéries méthanogènes acé-

81 toclastes et hydrogénotrophes. La première étape de digestion anaérobie qui est l'étape

82 d'hydrolyse n'est pas modélisée dans [10]. Nous nous proposons d'ajouter cette étape

83 d'hydrolyse et d'étudier les systèmes résultants. Nous déterminons les équilibres et nous

84 étudions leur stabilité. Nous nous intéressons également au taux de biogas produit. Les

85 modèles que nous nous proposons d'étudier s'écrivent sous la forme :

86

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

87 X_{0in} est la concentration du substrat solide (lentement biodégradable) à l'entrée du

88 chémostat. r_0 est la vitesse de réaction de l'hydrolyse qui dépend des variables d'état

89 selon la modélisation considérée. S_{in} est la concentration du substrat soluble (rapidement

90 biodégradable) à l'entrée du chémostat et D est le taux de dilution. c_s, c_v, c_a, c_h sont les

91 coefficients de rendement des bactéries et $\gamma_{sv}, \gamma_{sa}, \gamma_{sh}, \gamma_{va}, \gamma_{vh}$ sont des rapports entre

92 le rendement du produit et le rendement de la biomasse. $g_S(\cdot), g_A(\cdot), g_V(\cdot, \cdot)$ et $g_H(\cdot, \cdot)$

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

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

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

102 L'objectif de ce travail est d'étudier, dans un premier temps, l'effet de l'hydrolyse
103 sur les propriétés d'un modèle sans inhibition, puis d'un modèle tenant compte des in-
104 hibitions. L'hydrolyse est modélisée des deux manières décrites précédemment. Hormis
105 la détermination des équilibres et l'analyse de la stabilité, nous nous proposons de dé-
106 terminer laquelle des voies métaboliques du processus de la digestion anaérobie permet
107 de maximiser les taux de biogas (méthane et hydrogène) produits, dans des modèles in-
108 cluant l'étape d'hydrolyse. L'étude combine et étend les résultats obtenus dans [1] pour
109 un modèle à deux étapes et ceux de [10], qui ne tient pas compte de l'étape de l'hydrolyse.

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

135 2. L'analyse du modèle avec hydrolyse enzymatique

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

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

141 2.1. Le modèle sans inhibition

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

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

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

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

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

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

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

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

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

151 Nous commençons par montrer le résultat suivant :

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

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

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

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

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

et on en déduit que

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

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

161 **2.1.1. Existence et stabilité des équilibres**

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

166 De même, l'évolution du couple (S, X_S) est indépendante de l'évolution des variables
 167 V, A et H . A l'équilibre de X_0 , la deuxième et la troisième équation de (1) peuvent
 168 être découplées des équations suivantes, elles se réduisent aux équations d'un chémo-
 169 stat 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
 170 le seul équilibre dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable. Si
 171 $S_{in}^* > \lambda_S$ alors l'équilibre (λ_S, X_S^*) existe dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement
 172 asymptotiquement stable et l'équilibre $(S_{in}^*, 0)$ est instable, voir [8].

173
 174 D'après ce qui précède, on peut déduire que le système (1) possède neuf équilibres
 175 donnés dans la Proposition 2.2.

176
 177 **Proposition 2.2.** *Sous les hypothèses (H1)-(H4), le système (1) possède neuf points*
 178 *d'équilibre décrits dans le tableau 1.*

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

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

179

180 *avec*

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

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

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

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

185 Notons qu'en ajoutant l'étape d'hydrolyse enzymatique dans le modèle étudié dans
 186 [10], une nouvelle composante X_0^* apparaît dans les composantes de chaque équilibre
 187 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
 188 concentration des bactéries acidogènes X_S^* augmente quand S_{in} augmente. De même,
 189 pour les bactéries X_V, X_A et X_H et les concentrations de V, A et H . La condition de

190 persistance de X_S pour le modèle sans hydrolyse est $S_{in} > \lambda_S$ et pour le modèle avec
 191 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
 192 favorisé par l'ajout du terme d'hydrolyse, puisque recevant davantage de substrat.
 193 En appliquant la même technique que [10, Lemme 3.1], on peut déduire un résultat de
 194 stabilité globale des équilibres du système (1). Les conditions d'existence et de stabilité
 195 globale des équilibres du système (1) sont résumées dans la proposition suivante :

196 **Proposition 2.3.** *Sous les hypothèses (H1) - (H4), les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (1) sont données par :*

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

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

197

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

200

201 2.1.2. Diagrammes opératoires

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

206

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

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

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

208 Les valeurs des paramètres m_l et k_l , $l = S, V, A, H$, sont celles du tableau A1 de [10]. Ces
 209 fonctions vérifient les hypothèses (H1) – (H4). Les régions R_1, \dots, R_5 sont définies
 210 dans la proposition 2.4 et correspondent, respectivement, aux régions d'existence et de
 211 stabilité des équilibres E_l, E_0, E_H, E_{AH} et E_* .

212 La figure 2 représente les diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}) pour $X_{0in} =$
 213 0 et $X_{0in} = 1$. Pour $X_{0in} = 0$, on obtient le même diagramme opératoire de [10] (voir
 214 Figure 4 de [10]).

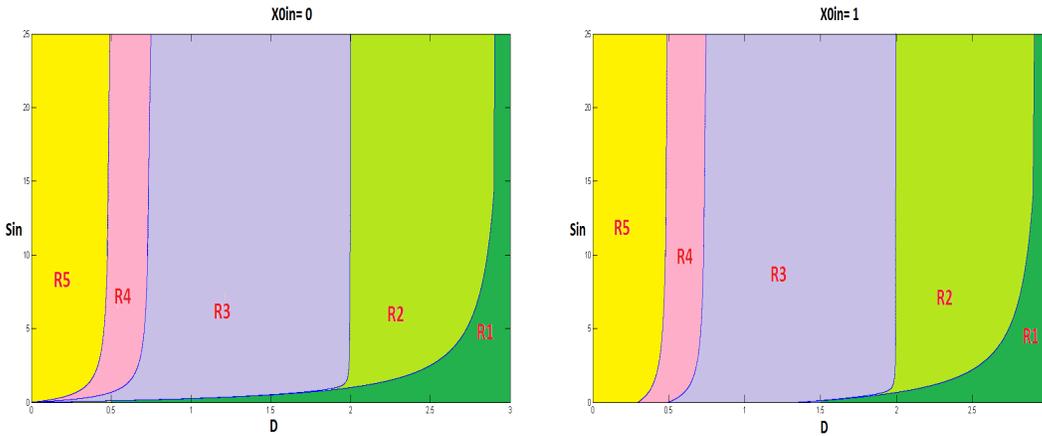


Figure 2. Diagramme opératoire, dans le plan (D, S_{in}) , à gauche pour $X_{0in} = 0$, à droite pour $X_{0in} = 1$.

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

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

215 Elles sont définies pour $0 < D < \min(m_s, m_v, m_a, m_h)$.

Définissons les fonctions F, K_H, K_A et K_V par :

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

216 Nous nous plaçons dans le cas où :

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

217 Ces conditions sont vérifiées par le jeu de paramètres choisi dans [10], voir tableau A1.

218 Si l'inégalité (3) est vérifiée, on peut montrer en utilisant la proposition 2.3 que :

219 **Proposition 2.4.** Le plan (D, S_{in}) est divisé en cinq régions décrites dans le 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 | GAS | | | | | | | | |
| $S_{in} > F(D)$ et $S_{in} < K_H(D) + F(D)$ | R_2 | I | GAS | | | | | | | |
| $S_{in} > K_H(D) + F(D)$ et $S_{in} < K_A(D) + F(D)$ | R_3 | I | I | GAS | | | | | | |
| $S_{in} > K_A(D) + F(D)$ et $S_{in} < K_V(D) + F(D)$ | R_4 | I | I | I | I | GAS | | | | |
| $S_{in} > K_V(D) + F(D)$ | R_5 | I | I | I | I | I | I | I | I | GAS |

Tableau 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})

220 L'abréviation GAS (resp. I) signifie que l'équilibre correspondant est globalement
 221 asymptotiquement stable (resp. instable). L'absence de lettres signifie que l'équilibre
 222 n'existe pas.

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

233 **2.1.2.2 Diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in})**

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

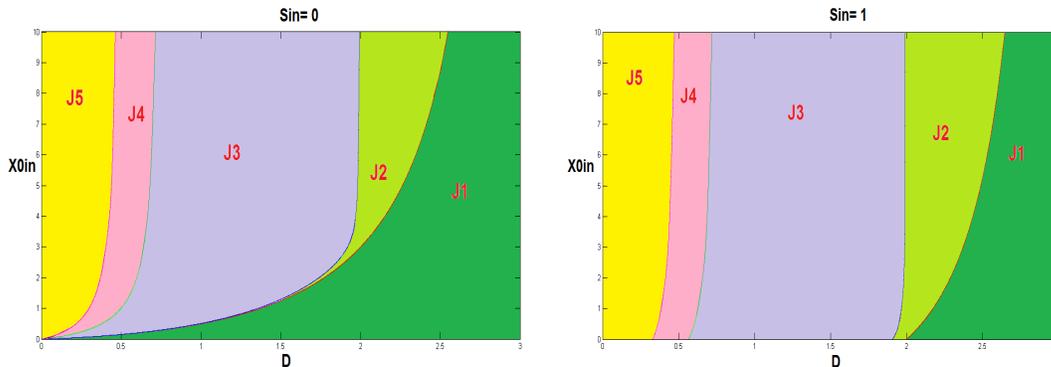


Figure 3. Diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}) , à gauche pour $S_{in} = 0$, à droite pour $S_{in} = 1$.

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 :

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

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

240

241 Si l'inégalité (3) est vérifiée, on peut montrer, en utilisant la proposition 2.3, le résultat
242 suivant :

243 **Proposition 2.5.** *Le plan (D, X_{0in}) est divisé en cinq régions décrites dans le 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 | GAS | | | | | | | | |
| $X_{0in} > G(D)$, et $X_{0in} < L_H(D) + G(D)$ | J_2 | I | GAS | | | | | | | |
| $X_{0in} > L_H(D) + G(D)$, et $X_{0in} < L_A(D) + G(D)$ | J_3 | I | I | GAS | | | | | | |
| $X_{0in} > L_A(D) + G(D)$, et $X_{0in} < L_V(D) + G(D)$ | J_4 | I | I | I | I | GAS | | | | |
| $X_{0in} > L_V(D) + G(D)$ | J_5 | I | I | I | I | I | I | I | I | GAS |

Tableau 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}) .

244 **2.1.3. Taux de biogaz produit**

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

248 **2.1.3.1 Taux de méthane produit**

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

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

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

250 Remarquons que d'après le schéma réactionnel de la Figure 1, le méthane CH_4 est
251 produit par les bactéries acétogènes X_A ou par les bactéries méthanogènes hydrogéné-
252 trophes X_H . Pour avoir un maximum de méthane produit, il faut choisir $X_A \neq 0$ et
253 $X_H \neq 0$. Les équilibres où les concentrations des biomasses X_A et X_H sont non nulles
254 sont E^* et E_{AH} . Donc, le taux de méthane produit peut être maximal soit à l'équilibre
255 E_{AH} ou à l'équilibre positif E^* .

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

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

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

258 En effet, rappelons que $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} -$
 259 $\lambda_V)$. Rappelons aussi que E_H existe si $H^{(0)} > \lambda_H$ et que E_A existe si $A^{(0)} > \lambda_A$. Sous
 260 ces deux conditions, E_{AH} existe et le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_{AH} est plus
 261 grand que celui à l'équilibre E_A et à l'équilibre E_H . De même, E_{VH} existe si $\bar{H} > \lambda_H$
 262 et $V^{(0)} > \lambda_V$ et E_{VA} existe si $\bar{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$. On déduit que, si E_* existe alors
 263 le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_* est plus grand que celui à l'équilibre E_{VA} et à
 264 l'équilibre E_{VH} . En conclusion, on a :

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

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

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

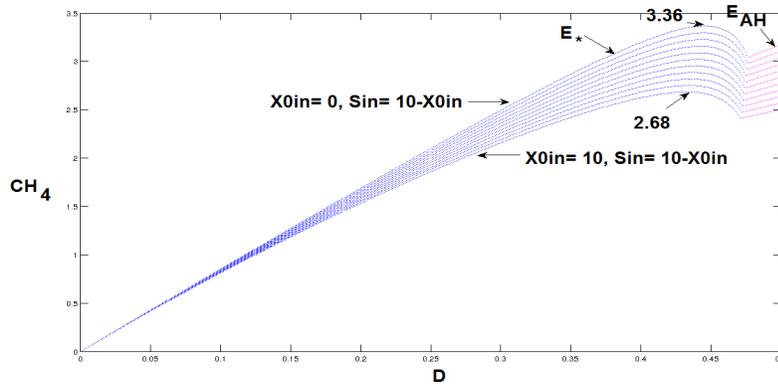


Figure 4. La variation des taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane à l'équilibre E_* et les courbes roses les taux de méthane à l'équilibre E_{AH} , selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in} .

273 Dans la mesure où il existe un rendement de conversion du substrat solide en substrat
 274 soluble, selon que la matière organique se trouve sous l'une ou l'autre forme, la produc-

tion 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 :

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

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_* | $\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$ |

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

287

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

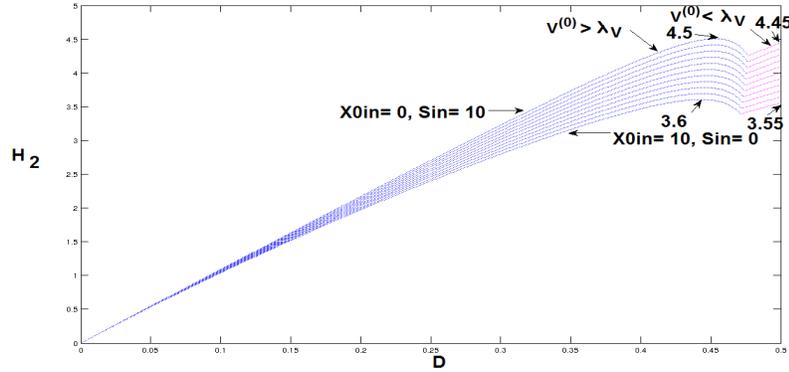


Figure 5. La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux d'hydrogène dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in} .

306 2.2. Le modèle avec inhibition

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

310 **(H5)** Pour tout $V \geq 0$ et $H \geq 0$, $g_V(0, H) = 0$, $g_V(V, 0) > 0$, $\frac{\partial g_V}{\partial V}(V, H) > 0$,
 311 $\frac{\partial g_V}{\partial H}(V, H) < 0$ et $\lim_{H \rightarrow +\infty} g_V(V, H) = 0$.

312 **(H6)** Pour tout $H \geq 0$ et $A \geq 0$, $g_H(0, A) = 0$, $g_H(H, 0) > 0$, $\frac{\partial g_H}{\partial H}(H, A) > 0$,
 313 $\frac{\partial g_H}{\partial A}(H, A) < 0$ et $\lim_{H \rightarrow +\infty} g_H(H, A) = 0$.

314 **(H7)** $g_A(0) = 0$, il existe $A_{max} > 0$ tel que $g'_A(A) > 0$, pour $0 < A < A_{max}$ et
 315 $g'_A(A) < 0$, pour $A > A_{max}$ et $\lim_{A \rightarrow +\infty} g_A(A) = 0$.

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

319 2.2.1. Existence et stabilité des équilibres

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

324 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

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

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

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

328 Le sous-modèle (4) n'est autre que le système (9) de [10]. Il admet donc douze points
 329 d'équilibre dont deux équilibres strictement positifs, notés E_{11} et E_{12} , voir le tableau
 330 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 | \check{V} | $c_v(V^{(0)} - \check{V})$ | $A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}c_v\check{V}$ | 0 | \check{H} $-\gamma_{vh}c_v\check{V}$ | $c_h(H_V^{(0)} - \check{H})$ |
| E_9 | \hat{V} | $c_v(V^{(0)} - \hat{V})$ | λ_A^1 | $c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^1)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$ | $H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$ | 0 |
| E_{10} | \hat{V} | $c_v(V^{(0)} - \hat{V})$ | λ_A^2 | $c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^2)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$ | $H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$ | 0 |
| E_{11} | λ_V^1 | $c_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$ | λ_A^1 | $c_a(A^1 - \lambda_A^1)$ | λ_H^1 | $c_h(H^1 - \lambda_H^1)$ |
| E_{12} | λ_V^2 | $c_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$ | λ_A^2 | $c_a(A^2 - \lambda_A^2)$ | λ_H^2 | $c_h(H^2 - \lambda_H^2)$ |

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

331

avec

332

333

334

335

336

337

338

- $\lambda_V^0 = \lambda_V(H^{(0)}), \lambda_H^0 = \lambda_H(A^{(0)}),$
- $\lambda_H^i = \lambda_H(\lambda_A^i), \lambda_V^i = \lambda_V(\lambda_H^i)$ 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 $\hat{V} = \lambda_V(H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} - \hat{V})),$

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

341
 342 Les conditions d'existence ainsi que les conditions de stabilité locale sont données, respectivement, dans les tableaux 8 et 9, voir [10, section 4.1], pour plus de détails.

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

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

343

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

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

344 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 Beddington suivantes, [3], voir aussi [10] et [11] :

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

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

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

345 k_I est le coefficient d'inhibition de la croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes X_A par
346 l'acétate. Lorsque la valeur de k_I est très grande, la fonction de croissance microbienne $g_A(A)$ de
347 type Haldane se comporte comme une fonction de type Monod. Les valeurs des paramètres utilisés
348 sont celles du tableau A1 de [10].

349

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

355 Pour une concentration $X_{0in} = 0$, les diagrammes opératoires qu'on trouve sont ceux de [10],
356 voir Figures 5-8.

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

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

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

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

378

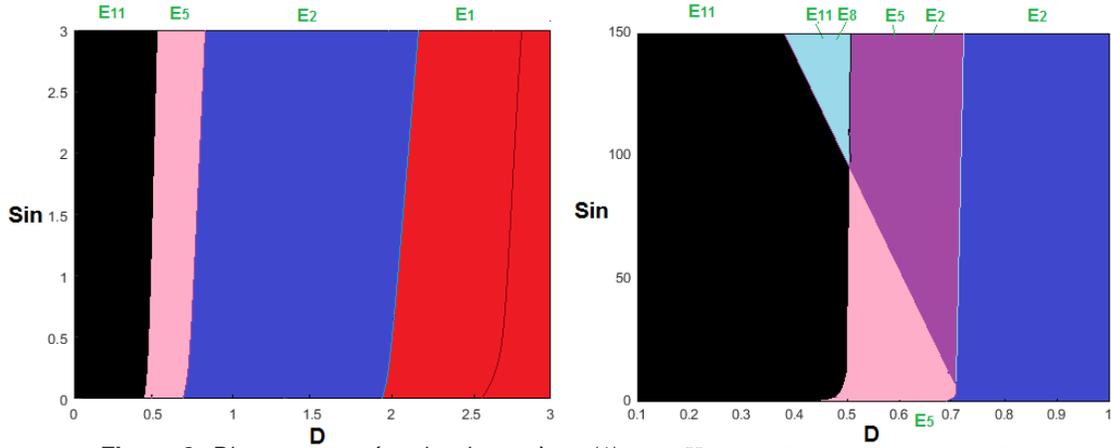


Figure 6. Diagramme opératoire du système (1) pour $X_{0in} = 10$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$, à droite pour $0 \leq S_{in} \leq 3$ et à gauche pour de grandes valeurs de S_{in} .

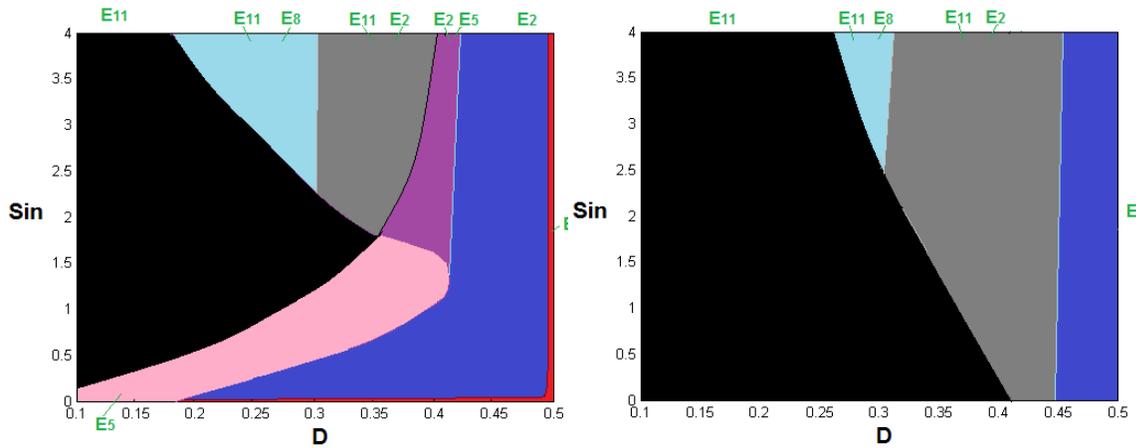


Figure 7. Diagramme opératoire du système (1) pour $X_{0in} = 1$ à gauche et $X_{0in} = 10$ à droite, avec $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

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

382 2.2.3. Taux de biogaz produit pour le modèle avec inhibition

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

385 2.2.3.1 Taux de méthane produit

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

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

386 Le tableau 10 donne le taux de méthane produit, pour chaque équilibre du modèle (1).
387

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

Tableau 10. Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (1) avec hydrolyse enzymatique et inhibition, voir (5), (6) et (7).

388 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 :

$$\lambda_A^1 = \frac{(m_a - D) - \sqrt{(D - m_a)^2 - 4D^2 \frac{k_a}{k_I}}}{\frac{2D}{k_I}}, \quad \lambda_A^2 = \frac{(m_a - D) + \sqrt{(D - m_a)^2 - 4D^2 \frac{k_a}{k_I}}}{\frac{2D}{k_I}}. \quad (5)$$

389 $\lambda_H^1, \lambda_H^2, \lambda_V^1$ et λ_V^2 sont définis par :

$$\lambda_H^1 = \frac{D(k_h + \mu_a \lambda_A^1)}{m_h - D}, \quad \lambda_H^2 = \frac{D(k_h + \mu_a \lambda_A^2)}{m_h - D}, \quad \text{pour } D < \min(m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}), \quad (6)$$

$$\lambda_V^1 = \frac{D(k_v + \mu_h \lambda_H^1)}{m_v - D}, \quad \lambda_V^2 = \frac{D(k_v + \mu_h \lambda_H^2)}{m_v - D}, \quad \text{pour } D < \min(m_v, m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}). \quad (7)$$

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

395 Le taux maximal de méthane est donc atteint aux équilibres où les biomasses $X_A \neq 0$ et $X_H \neq 0$,
396 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 $Q_{CH_4}(E_{11}) >$
397 $Q_{CH_4}(E_{12})$ alors le taux maximal du méthane produit peut être donné soit par l'équilibre E_5 , soit
398 par l'équilibre E_{11} .

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

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

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

405 Pour les simulations suivantes, on prend $\mu_h = \mu_a = 1$, $k_I = 100$, $k_0 = 1$ et $k_{hyd} = 2$. On repré-
 406 sente 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 $X_{0in} + S_{in} = 10$.

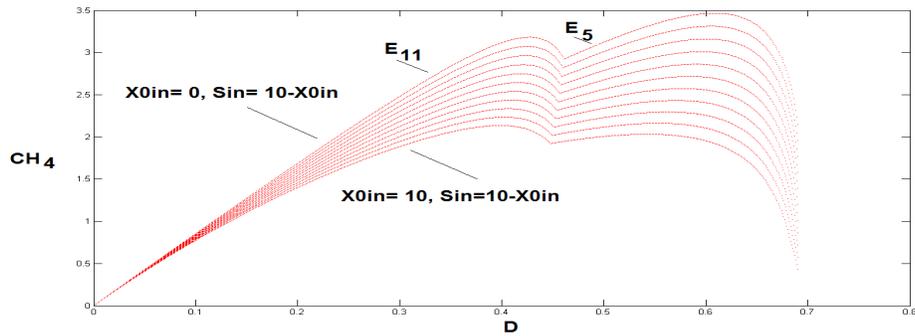


Figure 8. La variation du taux maximal de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leq D \leq 0.7$, $\mu_h = \mu_a = 1$ et $k_I = 100$

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

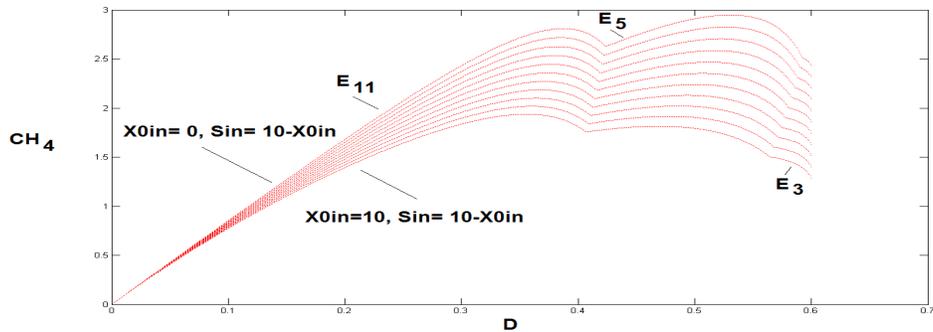


Figure 9. La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leq D \leq 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ et $k_I = 10$.

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

415 Pour $X_{0in} = 0$ et $S_{in} = 5$, voir Figure 10, le maximum global du taux de méthane est donné
 416 par l'équilibre E_5 . Ce résultat est analogue à celui trouvé dans [11], voir Figure 5 (c). Dans cette
 417 figure, on note que le taux de biogaz produit est légèrement inférieur à celui illustré dans la figure
 418 10, puisque nous ne tenons pas compte des termes de mortalité des biomasses.
 419

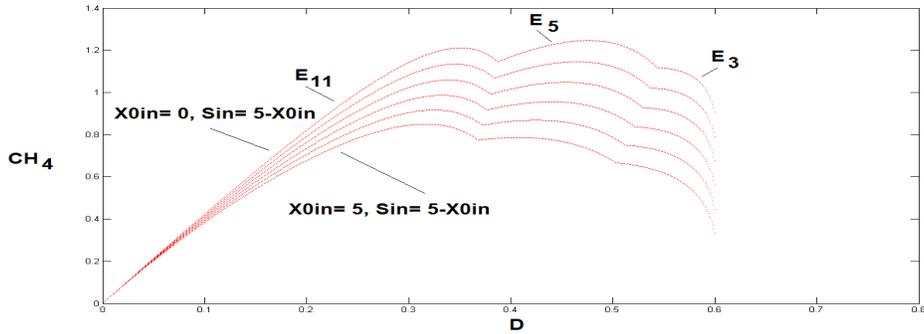


Figure 10. La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} = 5 - X_{0in}$, $0 \leq D \leq 0.6$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 5$ et $k_I = 10$.

420 En tenant compte de l'étape d'hydrolyse et en augmentant le substrat à l'entrée $X_{0in} + S_{in}$ de 5 à
 421 10, voir Figure 10 et Figure 9, on remarque que le taux de biogaz produit est plus important dans la
 422 figure 9 que dans la figure 10, (il peut atteindre le double). Le taux de méthane produit dépend donc
 423 de l'étape d'hydrolyse qu'on ne peut négliger dans le processus de digestion anaérobie.

424 **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} | $\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V^2)$ |

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

425 Comme les équilibres E_4 et E_6 sont instables dès qu'ils existent, le taux maximal d'hydrogène
 426 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 ,
 427 E_2 , E_3 ou E_5 . Les équilibres E_7, \dots, E_{12} n'existent pas dans ce cas.

428 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
 429 d'hydrogène produit est donné par E_7 ou E_9 .

430 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
 431 par l'équilibre E_8 .

432 On représente, dans la figure 11, le taux d'hydrogène $Q_{H_2} = \alpha_3 D X_S^*$, pour $V^{(0)} < \hat{V}$,
 433 $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $X_{0in} + S_{in} = 10$. Dans ce cas, les taux d'hydrogène donnés par les
 434 équilibres E_1, E_2, E_3 ou E_5 sont égaux et correspondent au taux maximal.
 435

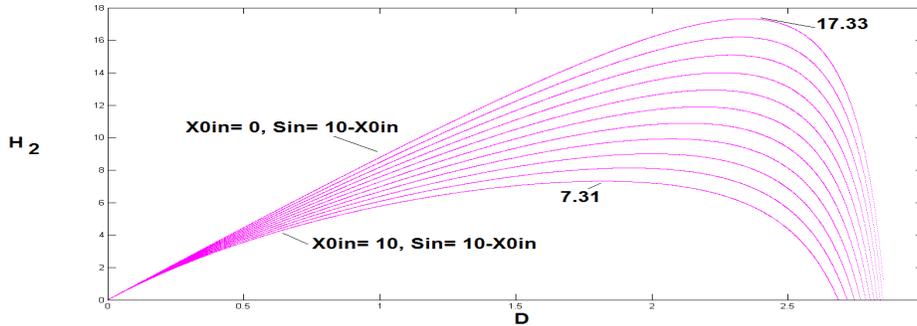


Figure 11. La variation du taux d'hydrogène pour $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \check{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $S_{in} + X_{0in} = 10$.

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

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

$$\begin{cases} \frac{dX_0}{dt} = D(X_{0in} - X_0) - g_0(X_0)X_S \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s}g_S(S)X_S + k_0g_0(X_0)X_S \\ \frac{dX_S}{dt} = (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \quad (8)$$

On suppose que :

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

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

3.1. L'analyse du sous-modèle (8)

On peut vérifier facilement que les solutions du système (8) vérifient la propriété suivante :

Proposition 3.1. Pour des conditions initiales positives, les solutions du système (8) restent positives et bornées, pour tout $t \geq 0$.

Le sous-modèle (8) correspond au modèle (3) de [1] où $k_1 = \frac{1}{c_s}$ et $\alpha = 1$. Nous rappellerons ici les principales étapes de l'étude. L'équilibre de lessivage où $X_S = 0$ est donné par : $F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$. Cet équilibre existe toujours. Maintenant, si $X_S \neq 0$ alors $S = \lambda_S$, X_0 est l'intersection de la courbe de la fonction :

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

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

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

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

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

451 Le lemme 3.1 implique le résultat suivant :

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

On note que :

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

454 Pour déterminer les équilibres strictement positifs du système (8), nous devons distinguer les deux
455 cas : le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$ et le cas où $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

456 **3.1.1. Le cas** $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$

457 Dans ce cas, l'intersection entre Δ et le graphe de ζ est soit vide, soit un unique point (X_0^*, X_S^*)
458 qui correspond à l'équilibre $F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$. En effet, H est décroissante sur $]0, X_{0in}[$,
459 $H(X_{0in}) = -c_s(S_{in} - \lambda_S)$ et $\lim_{X_0 \rightarrow 0} H(X_0) = +\infty$. Nous pouvons donc déduire que :

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

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

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

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

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

468 **Proposition 3.3.** Sous les hypothèses (H1) et (H8), les conditions d'existence et de stabilité des
équilibres du système (8) 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 |

Tableau 12. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (8), dans
le cas $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

469

470 **3.1.2. Le cas** $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$

471 Dans ce cas, si l'intersection de Δ et du graphe de ζ n'est pas vide alors elle comporte un ou
472 deux points. L'équation $\zeta'(X_0) = -c_s k_0$ représente le cas où Δ est tangente au graphe de ζ . Cette
473 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
474 strictement positif correspondant. On note par \bar{S}_{in} la valeur de S_{in} pour laquelle $\bar{X}_S = \zeta(\bar{X}_0)$.
475 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 :

476 **Proposition 3.4.** On suppose que

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

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

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

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

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

484 **Proposition 3.5.** *Sous les hypothèses (H1) et (H8), les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (8) 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 |

Tableau 13. Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (8), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

485

486 3.2. L'analyse du modèle complet de la digestion anaérobie

487 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
 488 l'hypothèse (H3).

489 3.2.1. L'analyse des équilibres

490 A partir de l'étude du sous modèle (8) et en utilisant la méthode utilisée dans la section 3.1,
 491 nous pouvons déduire les équilibres du modèle complet sans inhibition (1), avec $r_0 = g_0(X_0)X_S$.

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

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

Tableau 14. Les équilibres du système (1) avec hydrolyse microbien où $r_0 = g_0(X_0)X_S$, voir (9), (10), (11), (12) et (13).

493

494 X_0^* et X_0^{**} sont les solutions de l'équation $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$, quand elles existent et :

$$X_S^* = \delta(X_0^*) \text{ et } X_S^{**} = \delta(X_0^{**}). \quad (9)$$

$$495 \quad V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*, A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^* \text{ et } H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*. \quad (10)$$

$$496 \quad \bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V) \text{ et } \bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} - \lambda_V). \quad (11)$$

$$497 \quad V^{(0)*} = \gamma_{sv} X_S^{**}, A^{(0)*} = \gamma_{sa} X_S^{**} \text{ et } H^{(0)*} = \gamma_{sh} X_S^{**}. \quad (12)$$

$$498 \quad \bar{A}^* = A^{(0)*} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V) \text{ et } \bar{H}^* = H^{(0)*} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)*} - \lambda_V). \quad (13)$$

499 **3.2.1.1 Le cas** $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c_s k_0}$.

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

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

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

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

503

504 On déduit les conditions de stabilité locale des équilibres du modèle (1) à partir de la proposition
505 3.3 et de la proposition 2.3.

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

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

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

507

508 **3.2.1.2 Le cas** $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$

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

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

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

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

512

513 **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^* | $A < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$ |
| F_{VH}^* | $\bar{A} < \lambda_A$ |
| F_{VA}^* | $\bar{H} < \lambda_H$ |
| F^* | dès qu'il existe |
| $F_0^{**}, F_H^{**}, F_A^{**}, F_{AH}^{**}, F_V^{**}, F_{VH}^{**}, F_{VA}^{**}$ et F^{**} | Instables |

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

514

515 3.2.2. Diagrammes opératoires

516 Nous étudions le comportement du système (1) dans le plan (D, S_{in}) pour X_{0in} fixé. Soit
 517 $X_{0in} = 1$. Nous nous plaçons dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leq \frac{D}{c \cdot kn}$. Cette condition est équivalente à

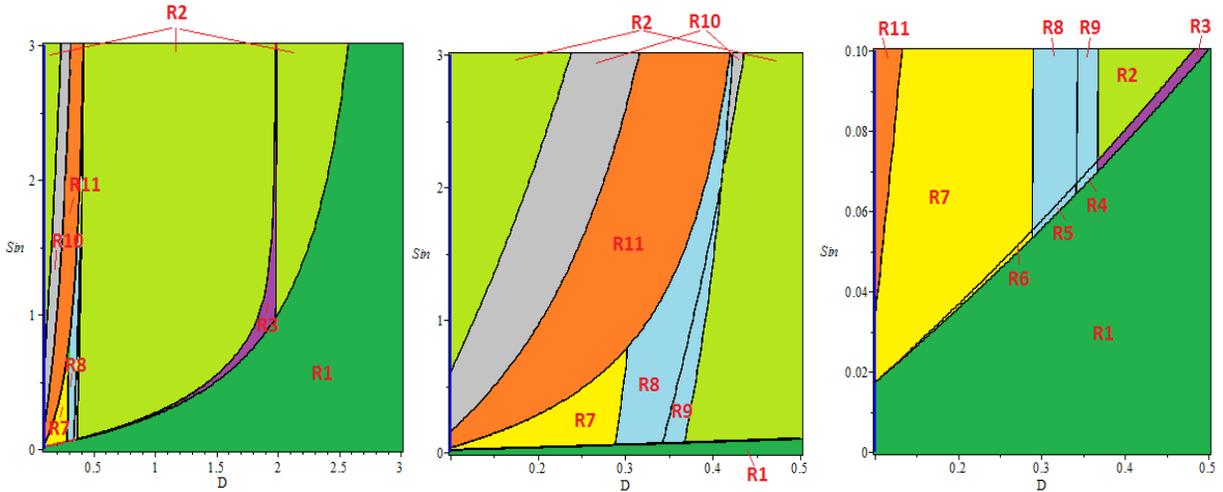


Figure 12. Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geq F_{01}$. (la figure au milieu est un agrandissement de la partie gauche de la figure à gauche et la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure au milieu)

519 Pour le jeu de paramètres choisi dans [10], (Tableau A1), on a $F_{01} = 0.1$. La figure 12 repré-
 520 sente les diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}) , pour $X_{0in} = 1$. Pour $X_{0in} = 0$, on obtient
 521 les diagrammes opératoires du modèle avec hydrolyse enzymatique sans inhibition, voir Figure 2 à
 522 gauche.

523 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
 524 équilibres F_A^* (extinction des bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes), F_{VH}^* (ex-
 525 tinction des bactéries méthanogènes acétoclastes) et F_{VA}^* (extinction des bactéries méthanogènes
 526 hydrogénotrophes), alors que les équilibres E_A , E_{VH} et E_{VA} du modèle avec hydrolyse enzyma-
 527 tique sont instables. De même, l'équilibre F_{AH}^* de l'extinction des bactéries acétogènes existe et
 528 est instable dans $R_5 \cup R_6$, il correspond à l'équilibre E_{AH} qui peut être stable.

529
 530 Pour $l = S, V, A$ et H , on prend les fonctions de croissance g_l de la section 2.1 et $g_0(X_0) = \frac{m_{00}X_0}{k_{00} + X_0}$,
 531 avec $m_{00} = 2.5$ et $K_{00} = 1.5$.

532
 533 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}
 534 définies par :

$$\begin{aligned}
 S_{in} = \lambda_S &\Leftrightarrow S_{in} = F_{LS}(D), \\
 V^{(0)} = \lambda_V &\Leftrightarrow S_{in} = F_{V02}(D) \text{ ou } S_{in} = F_{V01}(D), \\
 H^{(0)} = \lambda_H &\Leftrightarrow S_{in} = F_{H02}(D) \text{ ou } S_{in} = F_{H01}(D), \\
 A^{(0)} = \lambda_A &\Leftrightarrow S_{in} = F_{A02}(D) \text{ ou } S_{in} = F_{A01}(D), \\
 \bar{H} = \lambda_H &\Leftrightarrow S_{in} = F_{H1}(D) \text{ ou } S_{in} = F_{H2}(D), \\
 \bar{A} = \lambda_A &\Leftrightarrow S_{in} = F_{A1}(D) \text{ ou } S_{in} = F_{A2}(D),
 \end{aligned} \tag{14}$$

Ces fonctions vérifient alors les inégalités suivantes :

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

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

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

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

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

537

538 Ici, la lettre *S* (resp. *I*) signifie que l'équilibre correspondant est asymptotiquement stable (resp.
539 instable). L'absence de lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.

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

543 3.2.3. Taux de biogaz produit

544 3.2.3.1 Taux de méthane produit

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

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

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

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

548

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

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

549 On rappelle que $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$, $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh} c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$,
550 $V^{(0)} = \gamma_{sv} X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa} X_S^*$, $H^{(0)} = \gamma_{sh} X_S^*$, $X_S^* = \delta(X_0^*)$ et X_0^* est la solution de
551 $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$.

552

553 1) Dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$: les équilibres F_{VH}^* , F_{VA}^* et F^* n'existent pas et on a
554 $\bar{A} < A^{(0)}$ et $\bar{H} < H^{(0)}$. Par suite, le taux maximal de méthane est donné soit par l'équilibre F_{AH}^* ,
555 soit par F_H^* , soit par F_A^* .

556 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_{AH}^* . Notons que si
557 ces conditions sont vérifiées alors F_{AH}^* est stable.

558 Si $H^{(0)} > \lambda_H$ et $A^{(0)} < \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_H^* . Ces conditions
559 sont vérifiées pour (D, S_{in}) dans la région R_3 .

560 Si $H^{(0)} < \lambda_H$ et $A^{(0)} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F_A^* . Ces conditions
561 sont vérifiées pour (D, S_{in}) dans la région R_{10} .

562

563 2) Dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$, on a $\bar{A} > A^{(0)}$ et $\bar{H} > H^{(0)}$. Le taux maximal de méthane
564 est alors donné soit par l'équilibre F_{VH}^* , soit par F_{VA}^* , soit par F^* .

565 Si $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donné par F^* . Ces conditions sont
566 vérifiées pour (D, S_{in}) dans les régions R_6 ou R_7 où F^* est stable.

567 Si $V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{H} < \lambda_H$ et $\bar{A} > \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donnée par F_{VA}^* . Ces
568 conditions sont vérifiées dans la région R_{11} .

569 Si $V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{H} > \lambda_H$ et $\bar{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal de méthane est donnée par F_{VH}^* . Ces
570 conditions sont vérifiées dans les régions R_4 , R_5 , R_8 ou R_9 , où F_{VH}^* est stable.

571

572 On représente, dans la figure 13, le taux maximal du méthane produit en fonction de la dilution
573 D . On fait varier la valeur de la concentration du substrat sous forme particulière X_{0in} et la va-
574 leur de la concentration du substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière à maintenir la somme
575 constante.

576 En maintenant la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante, le taux de méthane est plus élevé avec le substrat
577 soluble qu'avec le substrat solide.

578

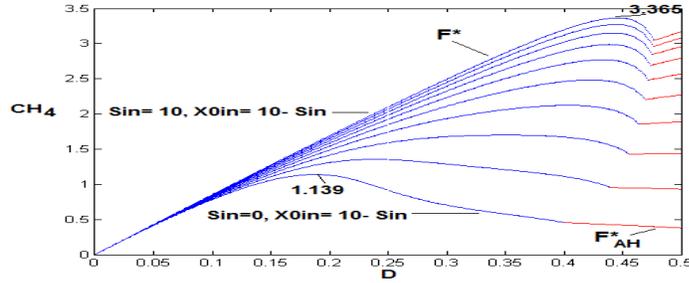


Figure 13. La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien

579 3.2.3.2 Taux d'hydrogène produit

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

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

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

| Équilibre | Q_{H2} |
|--------------------------------------|--|
| F_l | 0 |
| F_0^*, F_H^*, F_A^* et F_{AH}^* | $Q_{H21} := \alpha_3 D X_S^*$ |
| $F_V^*, F_{VH}^*, F_{VA}^*$ et F^* | $Q_{H22} := \alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v (V^{(0)} - \lambda_V)$ |

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

581

582 1) Dans le cas, $V^{(0)} < \lambda_V$, les équilibres $F_V^*, F_{VH}^*, F_{VA}^*$ et F^* n'existent pas et on a
583 $Q_{H21} > Q_{H22}$. Par suite, le taux maximal de l'hydrogène est donné soit par l'équilibre F_{AH}^* , soit
584 par F_H^* , soit par F_A^* , soit par F_0^* .

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

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

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

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

593

594 2) Dans le cas, $V^{(0)} > \lambda_V$, $Q_{H22} > Q_{H21}$. Par suite, le taux maximal d'hydrogène est
595 donné soit par l'équilibre F_{VH}^* , soit par F_{VA}^* , soit par F_V^* , soit par F^* .

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

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

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

602 Si $\bar{H} < \lambda_H$ et $\bar{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donnée par F_V^* . Notons que si ces
 603 conditions sont vérifiées alors F_V^* est stable.
 604 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.

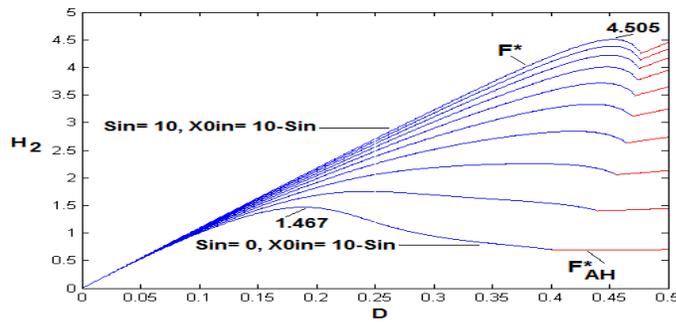


Figure 14. La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien.

605

606 Discussion

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

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

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

636 méthanogènes hydrogénéotrophes très faibles.
 637 En passant du modèle avec hydrolyse enzymatique au modèle avec compartiment hydrolytique
 638 microbien, l'équilibre de l'extinction des acétogènes qui était stable devient instable et les équi-
 639 libres correspondant à l'extinction des acétogènes et des méthanogènes hydrogénéotrophes, ou à
 640 l'extinction des méthanogènes acétoclastes, ou à l'extinction des méthanogènes hydrogénéotrophes
 641 qui étaient instables deviennent stables. Nous avons montré que le comportement du système dé-
 642 pend de la modélisation de l'étape d'hydrolyse choisie. Selon les conditions d'existence et de sta-
 643 bilité, nous avons montré que le taux maximal de méthane et d'hydrogène produit est atteint en un
 644 équilibre stable. Ces taux sont explicitement déterminés, selon les paramètres des modèles considé-
 645 rés.
 646

647 Conclusion

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

660 Annexe

661 Preuve de la Proposition 2.3

662 En appliquant la même technique que [10, Lemme 3.1], on peut déduire un résultat de stabilité glo-
 663 bale des équilibres du système (1). L'énoncé du Lemme 3.1 de [10] est le suivant :

664 Lemme A.1 :

665 On suppose que $F : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ est de classe \mathcal{C}^1 et que l'équation $\frac{dY}{dt} = F(Y)$ possède un
 666 équilibre globalement asymptotiquement stable Y^* . On suppose que $g : [0, +\infty[\rightarrow [0, +\infty[$ est
 667 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
 668 λ la solution de l'équation $g(S) = D$ et soit $f : \mathbb{R}^m \rightarrow [0, +\infty[$ de classe \mathcal{C}^1 .

669 On considère le système :

670

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

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

672

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

674 2) Si $0 < \lambda < \frac{f(Y^*)}{D}$, alors toutes les solutions convergent vers (Y^*, λ, X^*) , avec $X^* =$
 675 $c(\frac{f(Y^*)}{D} - \lambda)$.

676

□

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

$$\begin{cases} \frac{dX_0}{dt} = D(X_{0in} - X_0) - k_{hyd}X_0 \\ \frac{dS}{dt} = D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s}g_S(S)X_S + f(X_0) \\ \frac{dX_S}{dt} = (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \quad (15)$$

679

avec $f(X_0) = k_0k_{hyd}X_0$.

680 La première équation de ce sous-système s'écrit $\frac{dX_0}{dt} = F(X_0)$, avec F une fonction de classe
681 \mathcal{C}^1 . Elle possède un équilibre globalement stable $X_0^* = \frac{D}{D+k_{hyd}}X_{0in}$. De plus, $g_S : [0, +\in[\rightarrow$
682 $[0, +\in[$ est de classe \mathcal{C}^1 , croissante et $g(0) = 0$, d'après (H1). λ_S est la solution de l'équation
683 $g_S(S) = D$. La fonction f de $[0, +\in[\rightarrow [0, +\in[$ est de classe \mathcal{C}^1 et on a $S(0) > 0$ et $X_S(0) >$
684 0 . En appliquant le Lemme A.1, on déduit que :

685
686 – Si $\lambda_S > S_{in}^*$ avec $S_{in}^* = (\frac{f(X_0^*)}{D} + S_{in})$, alors toutes les solutions convergent vers
687 $(X_0^*, S_{in}^*, 0)$

688 – Si $0 < \lambda_S < S_{in}^*$, alors toutes les solutions convergent vers $(X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$ avec $X_S^* =$
689 $cs(S_{in}^* - \lambda_S)$.

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

694

695

□

696 Preuve de la Proposition 2.4

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

699 – $S_{in} < F(D)$ est équivalent à $S_{in}^* < \lambda_S$. Dans ce cas $(D, S_{in}) \in R_1$.

700 – $S_{in} < F(D) + K_H(D)$ est équivalent à $H^{(0)} < \lambda_H$. Or $H^{(0)} < \lambda_H$ est équivalent à
701 $g_H(H^{(0)}) < D$. D'après (3), on obtient $g_V(V^{(0)}) < g_A(A^{(0)}) < D$, ce qui donne $A^{(0)} < \lambda_A$ et
702 $V^{(0)} < \lambda_V$. Dans ce cas $(D, S_{in}) \in R_1 \cup R_2$.

703 – $S_{in} < F(D) + K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} < \lambda_A$. Or $A^{(0)} < \lambda_A$ est équivalent à
704 $g_A(A^{(0)}) < D$. D'après (3), on obtient $g_V(V^{(0)}) < D$, ce qui donne $V^{(0)} < \lambda_V$. Dans ce
705 cas $(D, S_{in}) \in R_1 \cup R_2 \cup R_3$.

706 – $S_{in} > F(D) + K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} > \lambda_A$. Or $A^{(0)} > \lambda_A$ est équivalent à
707 $g_A(A^{(0)}) > D$. D'après (3), on obtient $g_H(H^{(0)}) > D$, ce qui donne $H^{(0)} > \lambda_H$. Dans ce
708 cas $(D, S_{in}) \in R_4 \cup R_5$.

709 – $S_{in} < F(D) + K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} < \lambda_V$. Dans ce cas $(D, S_{in}) \in R_1 \cup R_2 \cup$
710 $R_3 \cup R_4$.

711 – $S_{in} > F(D) + K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} > \lambda_V$. Or $V^{(0)} > \lambda_V$ est équivalent à
712 $g_V(V^{(0)}) > D$. D'après (3), on obtient $D < g_A(\bar{A}) < g_H(\bar{H})$. Or $D < g_A(\bar{A})$ est équivalent à
713 $\lambda_A < \bar{A}$ et $D < g_H(\bar{H})$ est équivalent à $\lambda_H < \bar{H}$. Dans ce cas $(D, S_{in}) \in R_5$.

714

□

715 Preuve de la Proposition 2.5

716 On déduit le tableau 4 de la Proposition 2.5 de la même manière que dans la preuve de la Proposition
717 2.4, en utilisant la Proposition 2.3, l'inégalité (3) et les inégalités suivantes

- 718 – $X_{0in} < G(D)$ est équivalent à $S_{in}^* < \lambda_S$.
 719 – $X_{0in} < L_H(D) + G(D)$ est équivalent à $H^{(0)} < \lambda_H$.
 720 – $X_{0in} < L_A(D) + G(D)$ est équivalent à $A^{(0)} < \lambda_A$.
 721 – $X_{0in} < L_V(D) + G(D)$ est équivalent à $V^{(0)} < \lambda_V$.

722

□

723 La preuve des résultats des tableaux 7, 8 et 9 est une simple adaptation de ceux de [10], voir
 724 section 4.1 de [10]. Pour l'étude de la stabilité locale du sous-modèle avec inhibition, on utilise la
 725 matrice Jacobienne de la page 73 de [10].

726

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

730

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

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

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

733

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

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

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

735 $m_{22} = D + \frac{1}{c_s} \frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$, $m_{32} = \frac{dg_S}{dS}(\lambda_S)X_S^*$ et $\theta = \frac{-D}{c_s} + k_0 g_0(X_0^*)$.

736

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

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

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

738 $c_3 = m_{32}(-m_{11}\theta + m_{21}m_{13})$.

739

740 On a $c_0 < 0$ et $c_1 < 0$. De plus, c_2 et c_3 sont négatifs si $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$. En calculant
 741 $c_1 c_2 - c_0 c_3$, on voit que $c_1 c_2 - c_0 c_3 > 0$. Par suite, le critère de Routh-Hurwitz est satisfait si la
 742 condition $\zeta'(X_0^*) < -c_s k_0$ est vérifiée. On conclut que l'équilibre F_1^* est localement stable dès
 743 qu'il existe.

744

□

Preuve de la Proposition 3.5

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

750

751

□

752 La preuve de la Proposition 3.6 est une simple adaptation de [10] et de la Proposition 2.2. Les
 753 preuves des Propositions 3.7 et 3.8 sont des conséquences de la Proposition 3.3 et de la Proposition
 754 2.3. De même, les preuves des Propositions 3.9 et 3.10 sont des conséquences de la Proposition 3.5
 755 et de la Proposition 2.3.

756

757 **Preuve de la Proposition 3.11**

758 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}
 759 sont définies par (14).

760 Pour le jeu de paramètres utilisés dans [10], voir Table A1, ces fonctions vérifient les propriétés
 761 suivantes :

762 $- F_{LS}(D) < F_{H01}(D) < F_{H2}(D) < F_{V01}(D) < F_{A01}(D) < F_{A2}(D).$

763 $- F_{H02}(D) < F_{H01}(D).$

764 $- F_{V01}(D) > F_{V02}(D) > F_{H02}(D).$

765 $- F_{H2}(D) > F_{H1}(D).$

766 $- F_{A1}(D) > F_{A02}(D), F_{A1}(D) > F_{V02}(D)$ et $F_{H2}(D) > F_{V02}(D).$

767 $- F_{A2}(D) > F_{A1}(D).$

768 $- F_{V02}(D) < F_{A01}(D)$ et $F_{A02}(D) < F_{A01}(D).$

769 De plus, les fonctions $F_{H01}(D)$ et $F_{V02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_1 > F_{01}$ et vérifient
 770 $F_{H01}(D) < F_{V02}(D)$ pour $D > D_1$, voir figure 15.

771 De même, $F_{H01}(D)$ et $F_{A02}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_2 > F_{01}$ et vérifient $F_{H01}(D) <$
 772 $F_{A02}(D)$ pour $D > D_2$, $F_{H01}(D)$ et $F_{A1}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_3 > F_{01}$ et vérifient

773 $F_{H01}(D) < F_{A1}(D)$ pour $D > D_3$, $F_{A1}(D)$ et $F_{H2}(D)$ s'intersectent en une valeur $D_4 > F_{01}$

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

775 $D_5 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{A02}(D)$ pour $D > D_5$, $F_{V02}(D)$ et $F_{LS}(D)$ s'intersectent

776 en une valeur $D_6 > F_{01}$ et vérifient $F_{V02}(D) > F_{LS}(D)$ pour $D > D_6$.

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

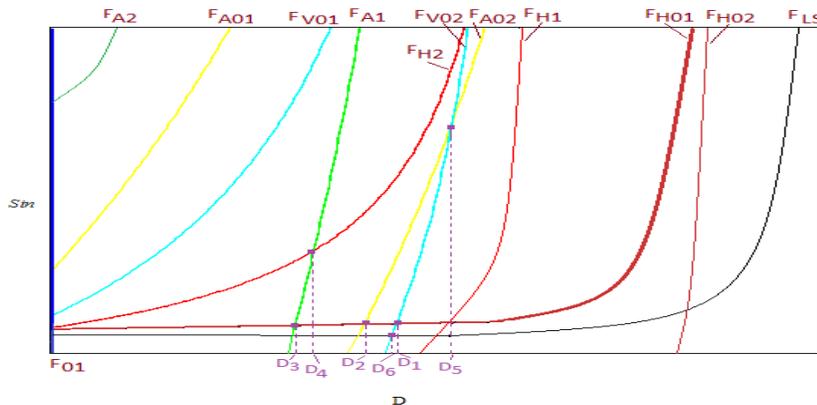


Figure 15. Positions relatives des courbes pour les paramètres utilisés dans [10], Table A1.

778

□

779 **Remerciements**

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

782 **4. Bibliographie**

- 783 [1] R. FEKIH-SALEM, N. ABDELLATIF, T. SARI, J. HARMAND, « Analyse mathématique d'un
784 modèle de digestion anaérobie à trois étapes », *ARIMA Journal*, vol. 17, 53-71, 2014.
- 785 [2] M. HAJJI, F. MAZENC, J. HARMAND, « A mathematical study of syntrophic relationship of a
786 model of anaerobic digestion process », *Math Biosci Eng.*, vol. 7, 641-656, 2010.
- 787 [3] C. JOST, « Predator-Prey Theory : Hidden Twins in Ecology and Microbiology », *Oikos*,
788 vol. 90(1), 202-208, 2000.
- 789 [4] T. SARI, M. EL HAJJI, J. HARMAND, « The mathematical analysis of a syntrophic relationship
790 between two microbial species in a chemostat », *Math Biosci Eng.*, vol. 9, 627-645, 2012.
- 791 [5] T. SARI, J. HARMAND, « A model of a syntrophic relationship between two microbial species
792 in a chemostat including maintenance », *Math Biosci Eng.*, vol. 275,1-9, 2016.
- 793 [6] I. SIMEONOV, S. STOYANOV, « Modelling and dynamic compensator control of the anaerobic
794 digestion of organic wastes », *Chem. Biochem. Eng. Q.*, vol. 17(4), 285-292, 2003.
- 795 [7] M. SBARCIOG, A. VANDE WOUWER, « Bifurcation analysis of an anaerobic digestion sys-
796 tem », *ICSTCC*, 20th International conference on IEEE, 330-335, 2016.
- 797 [8] H.L. SMITH, P. WALTMAN, « The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Compe-
798 tition », *Cambridge University Press*, 1995.
- 799 [9] V.A. VAVILIN, B. FERNANDEZ, J. PALATSI, X. FLOTATS, « Hydrolysis kinetics in anaerobic
800 degradation of particulate organic material : An overview », *Waste Management* vol. 28, 939-
801 951, 2008.
- 802 [10] M. WEEDERMANN, G. SEO, G.S.K. WOLKOWICZ, « Mathematical model of anaerobic di-
803 gestion in a chemostat : effects of syntrophy and inhibition », *Journal of Biological Dynamics*
804 vol. 7(1), 59-85, 2013.
- 805 [11] M. WEEDERMANN, G.S.K. WOLKOWICZ, « Optimal biogas production in a model for anaer-
806 oxic digestion », *Nonlinear Dyn.* vol. 81, 1097-1112, 2015.