



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

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

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

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

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

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

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

12 \* Corresponding author.



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

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

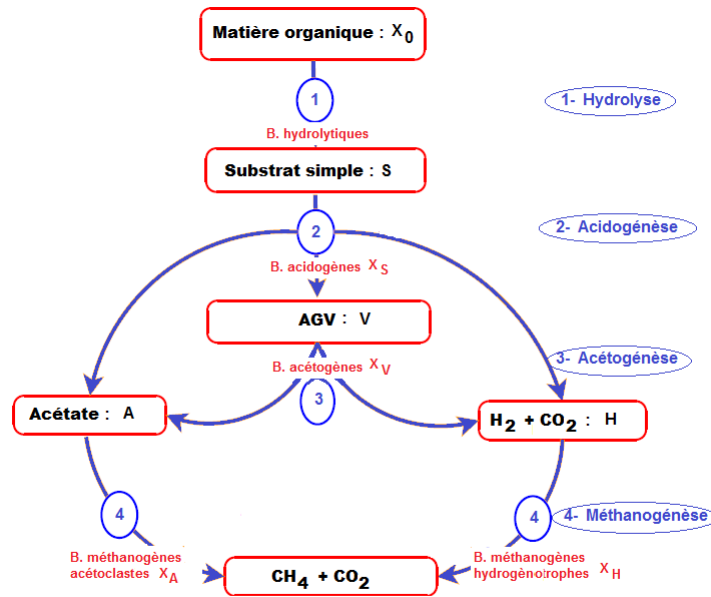


Figure 1. Les étapes de la digestion anaérobie

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 biogaz 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  $\lambda_l$  la solution de l'équation  $g_l(\lambda_l) = D$ , si elle existe  
 et  $\lambda_l = +\infty$ , sinon.

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

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

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

**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

207

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

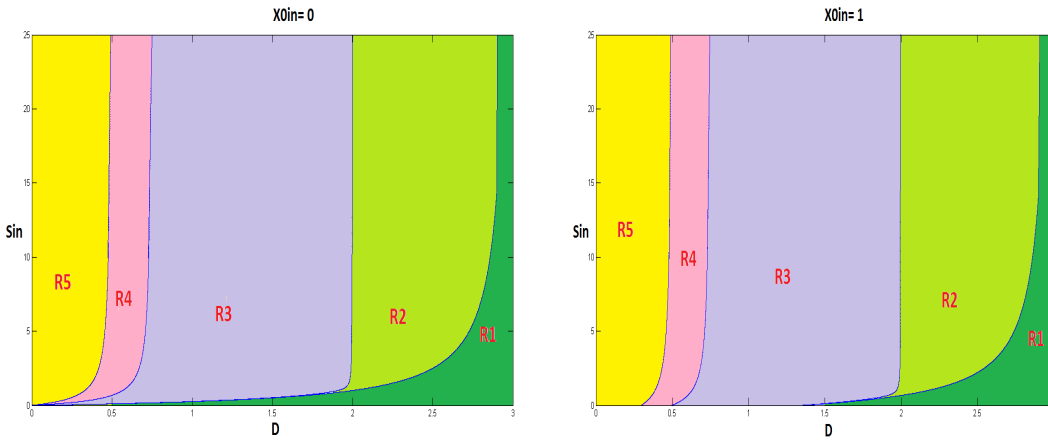
Nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan  $(D, S_{in})$  pour des valeurs différentes de la concentration  $X_{0in}$  du substrat solide à l'entrée. Ces diagrammes sont obtenus en prenant des fonctions de croissance de type Monod :

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

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  $\lambda_l$  des équations  $g_l(\lambda_l) = D$ . Elles sont données par :

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

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

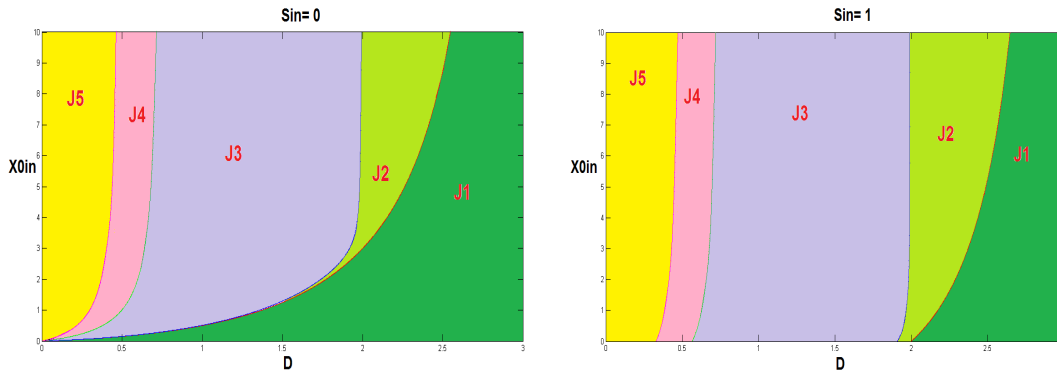
**Tableau 3.** Existence et stabilité des équilibres du système (1) sans inhibition, dans le cas où  $r_0 = k_{hyd}X_0$ , selon  $(D, S_{in})$

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

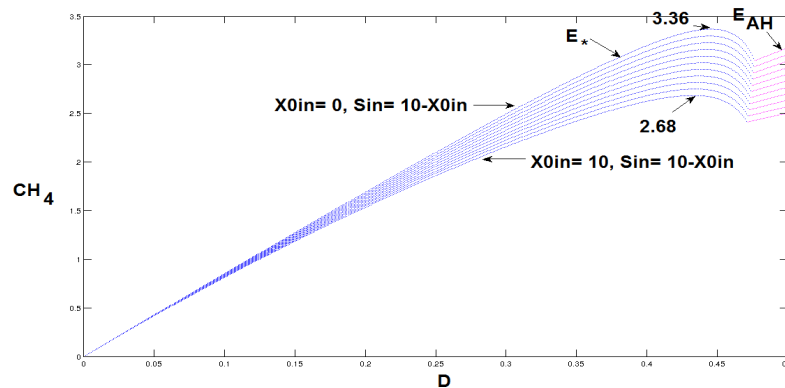
**Tableau 5.** Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (1) sans inhibition, dans le cas où  $r_0 = k_{hydr} X_0$ .

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  $r_0 = k_{hydr} X_0$ .

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

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

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

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

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

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

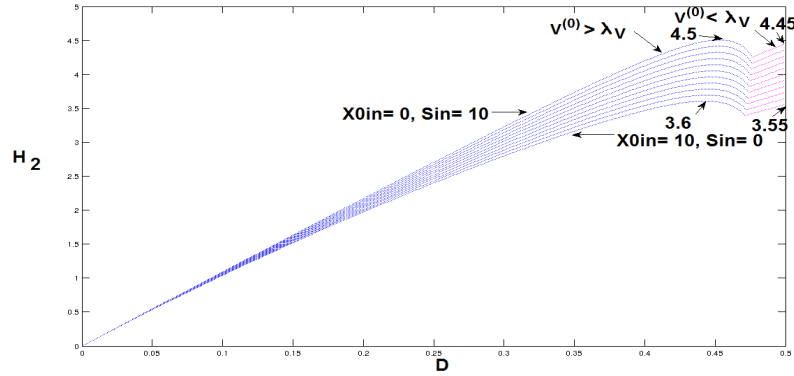
- Si  $A^{(0)} < \lambda_A, H^{(0)} < \lambda_H$  et  $S_{in}^* > \lambda_S$  alors le taux d'hydrogène est maximal en  $E_0$ .

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

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

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

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



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

## 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  $\lambda_A^i$ ,  $i = 1, 2$  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	$\lambda_H^0$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^0)$
$E_3$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^1$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	$H^{(0)}$	0
$E_4$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^2$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	$H^{(0)}$	0
$E_5$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^1$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^1)$	$\lambda_H^1$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^1)$
$E_6$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A^2$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A^2)$	$\lambda_H^2$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H^2)$
$E_7$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}\hat{V}$	0	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
$E_8$	$\check{V}$	$c_v(V^{(0)} - \check{V})$	$A_V^{(0)}$ $-\gamma_{va}c_v\check{V}$	0	$\check{H}$ $-\gamma_{vh}c_v\check{V}$	$c_h(H_V^{(0)} - \check{H})$
$E_9$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$\lambda_A^1$	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^1)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
$E_{10}$	$\hat{V}$	$c_v(V^{(0)} - \hat{V})$	$\lambda_A^2$	$c_a(A_V^{(0)} - \lambda_A^2)$ $-\gamma_{va}c_v\hat{V}$	$H_V^{(0)}$ $-\gamma_{vh}c_v\hat{V}$	0
$E_{11}$	$\lambda_V^1$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$	$\lambda_A^1$	$c_a(A^1 - \lambda_A^1)$	$\lambda_H^1$	$c_h(H^1 - \lambda_H^1)$
$E_{12}$	$\lambda_V^2$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$	$\lambda_A^2$	$c_a(A^2 - \lambda_A^2)$	$\lambda_H^2$	$c_h(H^2 - \lambda_H^2)$

**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,  $\mu_h$  et  $\mu_a$  sont des facteurs d'inhibition. Ces fonctions de croissance, utilisées par les biologistes, vérifient les hypothèses **(H5)** et **(H6)**. La fonction de croissance  $g_A$  est choisie de type Haldane :

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

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  $\mu_a$  et  $\mu_h$  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

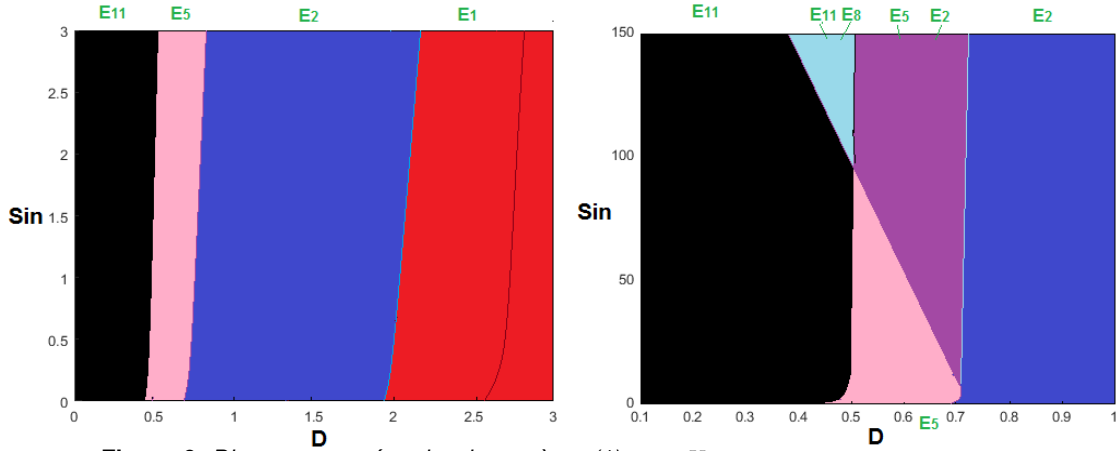


Figure 6. Diagramme opératoire du système (1) pour  $X_{0in} = 10$ , avec  $\mu_a = \mu_h = 0$  et  $k_I = 100$ , à droite pour  $0 \leq S_{in} \leq 3$  et à gauche pour de grandes valeurs de  $S_{in}$ .

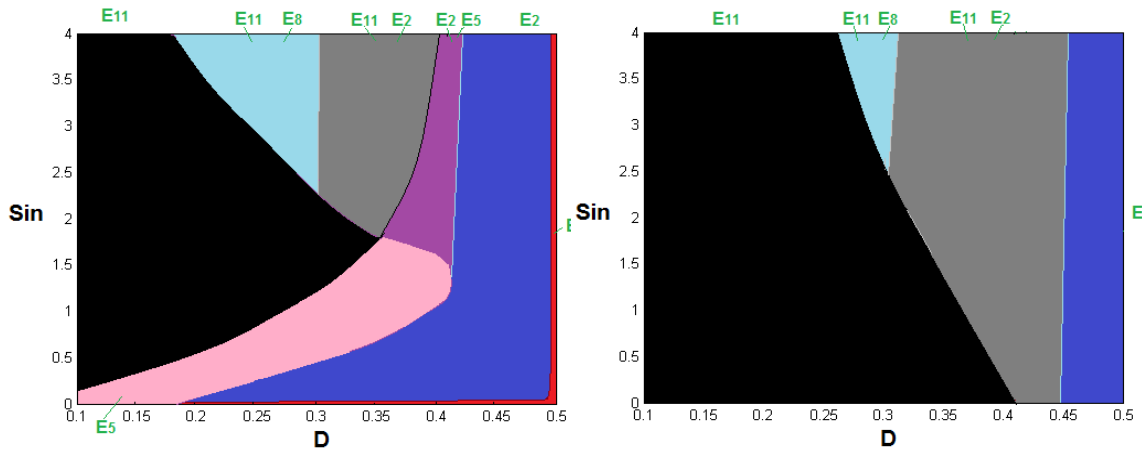


Figure 7. Diagramme opératoire du système (1) pour  $X_{0in} = 1$  à gauche et  $X_{0in} = 10$  à droite, avec  $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

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  $\lambda_A^1, \lambda_A^2$  sont définis, pour  $D < \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}}$  par :

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

389  $\lambda_H^1, \lambda_H^2, \lambda_V^1$  et  $\lambda_V^2$  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 hydrogénotrophes  $X_H$  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.

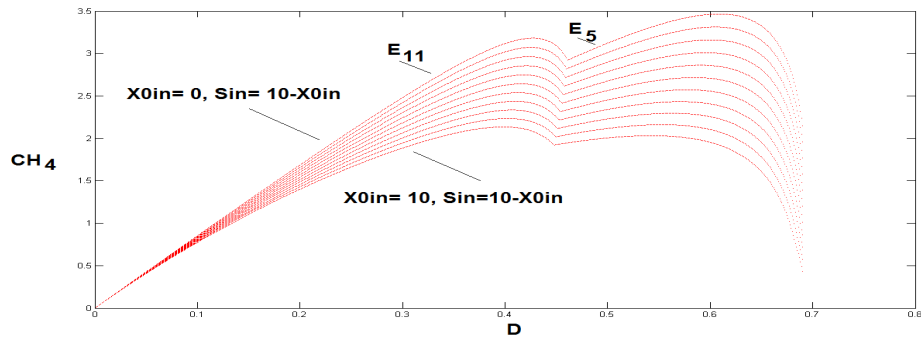
395 Le taux maximal de méthane est donc atteint aux équilibres où les biomasses  $X_A \neq 0$  et  $X_H \neq 0$ ,  
396 c'est à dire aux équilibres  $E_5, E_6, E_{11}$  et  $E_{12}$ . Comme  $Q_{CH_4}(E_5) > Q_{CH_4}(E_6)$  et  $Q_{CH_4}(E_{11}) >$   
397  $Q_{CH_4}(E_{12})$  alors le taux maximal du 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  $E_{11}$ .

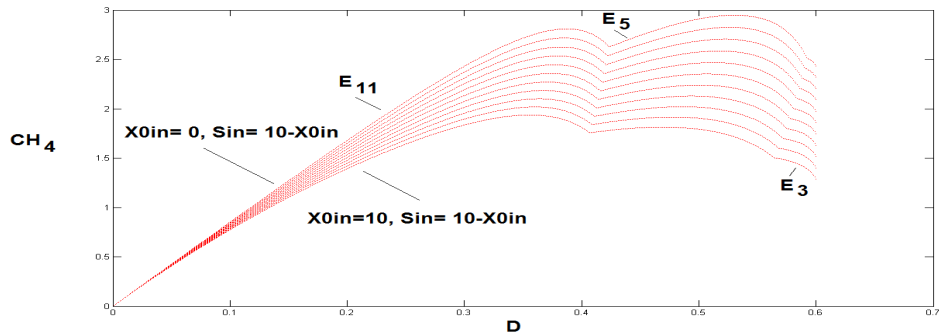
403 Notons que si  $A^{(0)} > \lambda_A^1$  et  $H^{(0)} < \lambda_H^1$  alors le taux maximal du méthane produit est donné par  
404 l'équilibre  $E_3$ , puisque dans ce cas  $E_5$  est instable et  $E_{11}$  n'existe pas, voir Figures 8, 9 et 10.

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  $k_I = 100$

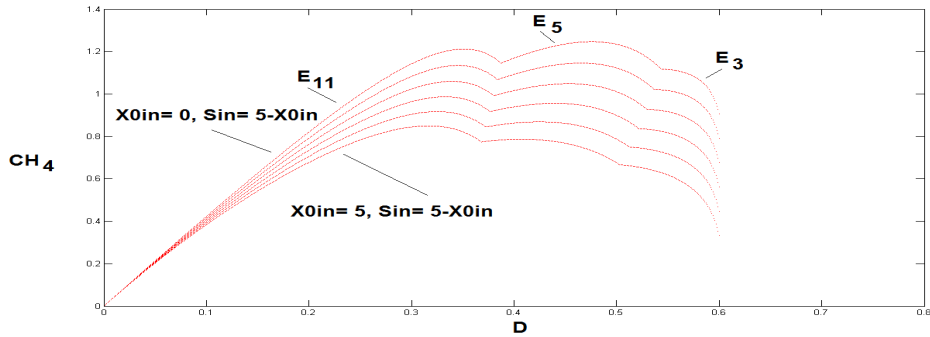
407 En prenant d'autres valeurs de paramètres,  $k_I = 10$ ,  $\mu_h = 1$  et  $\mu_a = 5$ , on trace le taux de  
 408 méthane produit pour  $X_{0in} + S_{in} = 10$ , voir Figure 9.



**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  $\mu_a$  et/ou  $\mu_h$  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

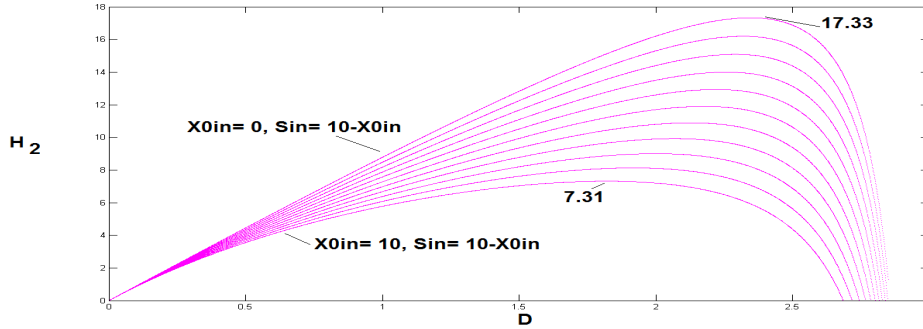


Figure 11. La variation du taux d'hydrogène pour  $V^{(0)} < \hat{V}$ ,  $V^{(0)} < \check{V}$  et  $V^{(0)} < \lambda_V^1$  et  $S_{in} + X_{0in} = 10$ .

### 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 rappelons ici les principales étapes de l'étude. L'équilibre de lessivage où  $X_S = 0$  est donné par :  $F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$ . Cet équilibre existe toujours. Maintenant, si  $X_S \neq 0$  alors  $S = \lambda_S$ ,  $X_0$  est l'intersection de la courbe de la fonction :

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

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

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

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

450 **Lemme 3.1.** Sous l'hypothèse (H8),  $\zeta$  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  $\Delta$  et le graphe de  $\zeta$  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  $\Delta$  et du graphe de  $\zeta$  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  $\Delta$  est tangente au graphe de  $\zeta$ . 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
$F_0^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$H^{(0)}$	0
$F_H^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$A^{(0)}$	0	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_A^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$H^{(0)}$	0
$F_{AH}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$V^{(0)}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)} - \lambda_H)$
$F_V^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\bar{A}$	0	$\bar{H}$	0
$F_{VH}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\bar{A}$	0	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
$F_{VA}^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\bar{H}$	0
$F^*$	$X_0^*$	$\lambda_S$	$X_S^*$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
$F_0^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	$H^{(0)*}$	0
$F_H^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$A^{(0)*}$	0	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
$F_A^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	$H^{(0)*}$	0
$F_{AH}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$V^{(0)*}$	0	$\lambda_A$	$c_a(A^{(0)*} - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(H^{(0)*} - \lambda_H)$
$F_V^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\bar{A}^*$	0	$\bar{H}^*$	0
$F_{VH}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\bar{A}^*$	0	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$
$F_{VA}^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	$\bar{H}^*$	0
$F^{**}$	$X_0^{**}$	$\lambda_S$	$X_S^{**}$	$\lambda_V$	$c_v(V^{(0)*} - \lambda_V)$	$\lambda_A$	$c_a(\bar{A}^* - \lambda_A)$	$\lambda_H$	$c_h(\bar{H}^* - \lambda_H)$

**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 :*

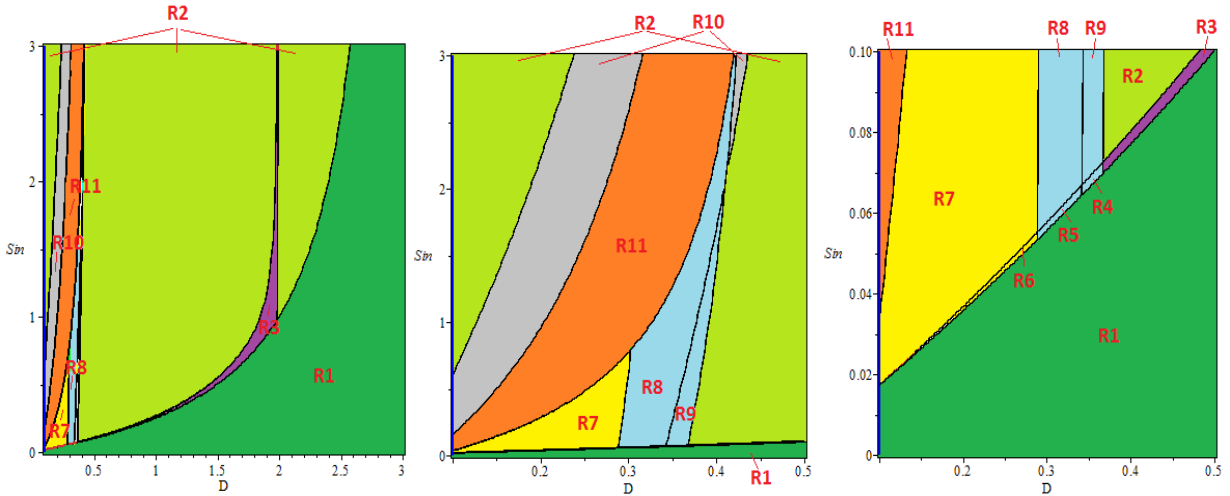
L'équilibre	Conditions de stabilité locale
$F_l$	$S_{in} < \lambda_S$
$F_0^*$	$V^{(0)} < \lambda_V$ , $A^{(0)} < \lambda_A$ et $H^{(0)} < \lambda_H$
$F_H^*$	$A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
$F_A^*$	$H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
$F_{AH}^*$	$V^{(0)} < \lambda_V$
$F_V^*$	$A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

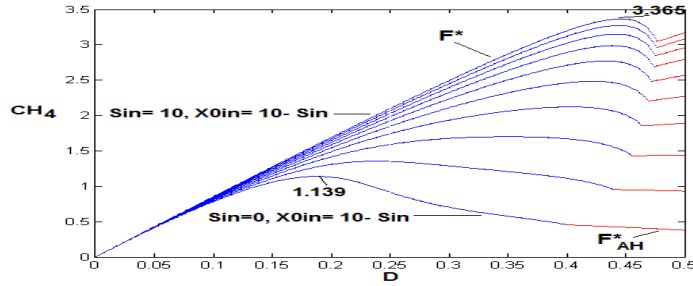


Figure 13. La variation du taux de méthane pour  $S_{in} + X_{0in} = 10$ , pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien

### 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.

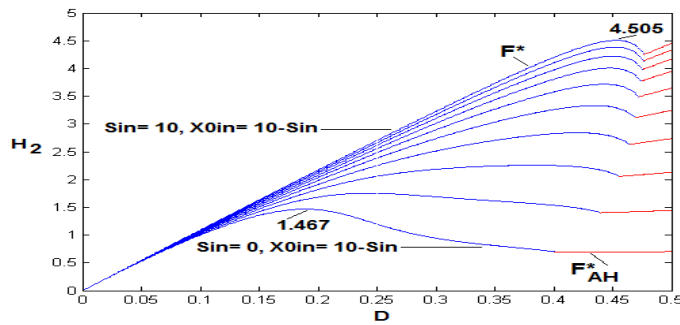


Figure 14. La variation du taux d'hydrogène pour  $S_{in} + X_{0in} = 10$ , pour le modèle avec compartiment hydrolytique microbien.

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  $\lambda$  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  $(Y^*, \lambda, X^*)$ , 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  $f(X_0) = k_0 k_{hyd} X_0$ .

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,  $g_S : [0, +\infty[ \rightarrow$   
682  $[0, +\infty[$  est de classe  $\mathcal{C}^1$ , croissante et  $g(0) = 0$ , d'après (H1).  $\lambda_S$  est la solution de l'équation  
683  $g_S(S) = D$ . La fonction  $f$  de  $[0, +\infty[ \rightarrow [0, +\infty[$  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.

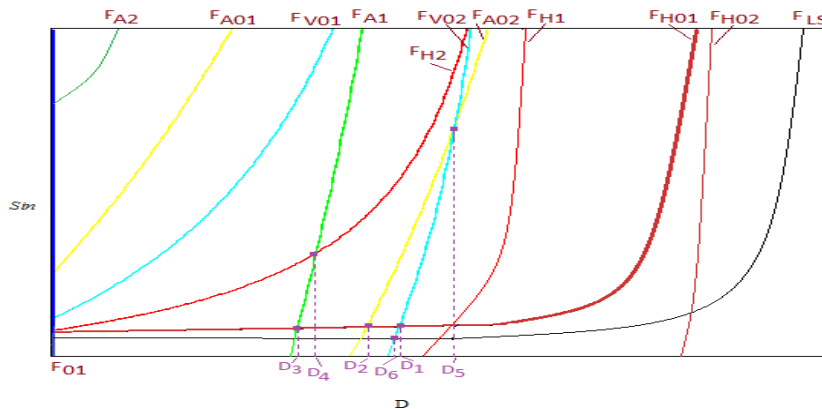


Figure 15. Positions relatives des courbes pour les paramètres utilisés dans [10], Table A1.

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.