HAL
open science

Analyse de modèles de la digestion anaérobie : applications à la modélisation et au contrôle des bioréacteurs

Yessmine Daoud

To cite this version:

Yessmine Daoud. Analyse de modèles de la digestion anaérobie : applications à la modélisation et au contrôle des bioréacteurs. Analyse classique [math.CA]. Université Montpellier; Université de Tunis El Manar, 2017. Français. NNT : 2017MONTS050 . tel-01933239v2

HAL Id: tel-01933239

https://theses.hal.science/tel-01933239v2

Submitted on 23 Nov 2018

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Mathématiques Appliquées

École doctorale Information Structures Systèmes

Unité de recherche UMR MISTEA

EN COTUTELLE AVEC L'UNIVERSITÉ DE TUNIS EL MANAR

ÉCOLE NATIONALE D'INGÉNIEURS DE TUNIS

LAMSIN

Analyse de modèles de la digestion anaérobie : Application à la modélisation et au contrôle des bioréacteurs

Présentée par Yessmine DAOUD
Le 28 Novembre 2017

En France sous la direction de M. SARI Tewfik
et M. HARMAND Jérôme
En Tunisie sous la direction de M. GMATI Nabil
et Mme ABDELLATIF Nahla

Devant le jury composé de

Isabelle QUEINNEC	Présidente	Directrice de Recherche CNRS
Nahla ABDELLATIF	Membre	Maître de conférences à l'Université de Manouba
Brahim CHERKI	Membre	Professeur à l'Université de Abou Bakr Belkaid
Jérôme HARMAND	Membre	Directeur de recherche à l'INRA
Nabil GMATI	Directeur de Thèse	Professeur à l'ENIT
Frédéric JEAN	Rapporteur	Professeur à l'ENSTA
Zoubida MGHAZLI	Rapporteur	Professeur à l'Université Ibn Tofail
Tewfik SARI	Directeur de Thèse	Professeur des Universités

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Remerciements

J'adresse mes chaleureux remerciements à mon directeur de thèse en France M. Tewfik SARI, professeur à l'Université de Haute Alsace et directeur de recherche à Irstea, dont les grandes qualités professionnelles et humaines, m'ont aidé à aller au bout de ce travail.

J'exprime ma gratitude à mon co-directeur de thèse en France M. Jérôme HARMAND, directeur de recherche au LBE, pour ses conseils avisés, son écoute et son aide, qui ont été prépondérants pour la réussite de cette thèse. J'ai pris un grand plaisir à travailler avec lui.

Un grand merci à M. Nabil GMATI mon directeur de thèse en Tunisie et professeur à l'école nationale d'ingénieurs de Tunis, pour m'avoir confié ce travail de recherche .

J'adresse mes vifs remerciements à ma co-encadrante en Tunisie Mme Nahla ABDELLATIF, Maitre de Conférences à l'Université de Manouba et chercheur à l'école nationale d'ingénieurs de Tunis, pour son aide, sa gentillesse et son soutien tout au long de ces années. Elle n'a jamais cessé de m'encourager, me conseiller, m'instruire et m'orienter afin d'arriver à mon but scientifique et moral.

Ma reconnaissance va également à M. Frédéric JEAN, professeur à l'ENSTA France, et Mme Zoubida MGHAZLI , professeur à l'Université IBn Tofail Kenitra , pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse.

J'associe à ces remerciements Mme. Isabelle QUEINNEC, directrice de recherche CNRS France et M. Brahim CHERKI, professeur à l'Université Abou Bakr Belkaid Tlemcen, pour avoir accepté d'examiner mon travail.

J'adresse mes sincères remerciements aux membres de l'UMR MISTEA de Montpellier , à M. Alain RAPAPORT ainsi qu'à M. Pascal Neveu, pour leur accueil chaleureux et pour leur aide et leur soutien. J'ai pu travailler dans un cadre particulièrement agréable, grâce à l'ensemble des membres du LAMSIN. Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide financière et la confiance du projet Euromed $3+3$ treasure et du projet PHC UTIQUE $N^{\circ}13G1120$.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à ma mère Monia, mon père Abdellaziz, mes frères Anis et Ghassen pour m'avoir toujours permis de travailler et de vivre dans les meilleurs conditions qui soient. Un immense merci à eux pour le soutien, l'encouragement et l'aide pendant mes études universitaires. Ils ont su me donner toutes les chances pour réussir. Je n'aurais rien fait de tout cela sans votre amour.

Merci à mon mari Sofien pour son aide, son écoute et surtout son amour et j'exprime mes sincères remerciements pour ma petite fille Lojain qui m'a donné le courage pour arriver à mon but.

Grâce à vous, j'ai pu réaliser mes travaux de doctorat ! Je vous remercie du fond du coeur.

Résumé

Cette thèse porte sur l'analyse mathématique de différents modèles de la digestion anaérobie. Dans la première partie, nous étudions un modèle à quatre étapes avec dégradation enzymatique du substrat (matière organique) qui peut être sous forme solide. Nous étudions l'effet de l'hydrolyse sur le comportement du processus de la digestion anaérobie et de la production du biogaz (méthane et hydrogène). Nous considèrons, dans un premier modèle, que l'hydrolyse se fait d'une manière enzymatique, alors que dans un second, nous supposons qu'elle est réalisée par un compartiment microbien. Les modèles considérés incluent l'inhibition de croissance des bactéries acétogènes, méthanogènes hydrogénétrophes et acétoclastes par plusieurs substrats. Pour étudier l'effet de ces inhibitions en présence de l'étape de l'hydrolyse, nous étudions dans un premier temps un modèle sans inhibition. Nous déterminons les équilibres et nous donnons des conditions nécessaires et suffisantes pour leur stabilité. L'existence et la stabilité des équilibres sont illustrées avec des diagrammes opératoires. Nous montrons que le modèle avec hydrolyse enzymatique change la production du méthane et d'hydrogène. En outre, l'introduction du compartiment hydrolytique microbien donne de nouveaux équilibres et affecte les régions de stabilité. Nous prouvons que la production de biogaz est maximale en un seul point d'équilibre selon les paramètres opératoires et nous déterminons le taux maximal de biogaz produit, dans chaque cas. Dans la deuxième partie, nous nous sommes intéressés à un modèle à deux étapes décrivant les phases de l'acétogénèse et de la méthanogénèse hydrogénotrophe. Le modèle représente une relation de syntrophie entre deux espèces microbiennes (les bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes), avec deux substrats à l'entrée (l'acide gras volatile et l'hydrogène), incluant les termes de mortalité et l'inhibition de croissance des bactéries acétogènes par un excès d'hydrogène dans le système. L'analyse de l'existence et de la stabilité des équilibres du modèle donne naissance à un nouvel équilibre qui peut être stable selon les paramètres opératoires du système. En utilisant les diagrammes opératoires, on remarque que, quelle que soit la région de l'espace considérée, il existe un seul équilibre localement exponentiellement stable. Cette étude est généralisée dans le cas où la croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes est inhibée. Ce modèle donne naissance à deux équilibres strictement positifs et une bistabilité. Nous illustrons, en utilisant les diagrammes opératoires l'effet de cette inhibition sur la réduction des régions de coexistence et l'émergence de régions de bistabilité.
Mots clés : Digestion Anaérobie, Chémostat, Biogaz, EDO, Équilibre, Comportement Asymptotique, Stabilité Locale, Globale, Bistabilité, Diagrammes Opératoires.

Abstract

This PhD thesis focuses on the mathematical analysis of different anaerobic digestion (AD) models. In a first part, we study a 4-step model with enzymatic degradation of the substrate (organic matter) that can partly be under a solid form. We investigate the effects of hydrolysis on the behavior of the AD process and the production of biogas (namely, the methane and the hydrogen). We consider, in a first model, that the microbial enzymatic activity is constant, then we take into consideration an explicit hydrolytic microbial compartment for the substrate biodegradation. The considered models include the inhibition of acetogens, hydrogenotrophic methanogens and acetoclastic methanogens growth bacteria. To examine the effects of these inhibitions in presence of a hydrolysis step, we first study an inhibition-free model. We determine the steady states and give sufficient and necessary conditions for their stability. The existence and stability of the steady states are illustrated by operating diagrams. We prove that modeling the hydrolysis phase by a constant enzymatic activity affects the production of methane and hydrogen. Furthermore, introducing the hydrolytic microbial compartment yields new steady states and affects the stability regions. We prove that the biogas production occurs at only one of the steady states according to the operating parameters and state variables and we determine the maximal rate of biogas produced, in each case. In the second part, we are interested in a reduced and simplified model of the AD process. We focus on the acetogenesis and hydrogenetrophic methanogenesis phases. The model describes a syntrophic relationship between two microbial species (the acetogenic bacteria and the hydrogenetrophic methanogenic bacteria) with two input substrates (the fatty acids and the hydrogen) including both decay terms and inhibition of the acetogenic bacteria growth by an excess of hydrogen in the system. The existence and stability analysis of the steady states of the model points out the existence of a new equilibrium point which can be stable according to the operating parameters of the system. By means of operating diagrams, we show that, whatever the region of space considered, there exists only one locally exponentially stable steady state. This study is generalized to the case where the growth of the hydrogenetrophic methanogens bacteria is inhibited. This model exhibits a rich behavior with the existence of two positive steady states and bistability. We illustrate by means of operating diagrams the effect of this inhibition on the reduction of the coexistence region and the emergence of a bistability region.

Keywords : Anaerobic digestion, Chemostat, Biogaz, ODE , Steady-state, Asymptotic behavior, Local and Global stability, Bi–stability, Operating diagrams.

Table des matières

Introduction **1**

1 Introduction à la digestion anaérobie dans un chémostat **3**
1.1 Le chémostat . . . 3
1.1.1 Modèle mathématique du chémostat simple . . . 3
1.1.2 Le cas Monod . . . 4
1.1.3 Le cas Haldane . . . 5
1.2 La digestion anaérobie . . . 6
1.2.1 Les étapes de la digestion anaérobie . . . 6
1.2.2 Un modèle à trois étapes . . . 8
1.2.3 Des modèles à deux étapes . . . 9
1.2.4 Un modèle de syntrophie à deux étapes . . . 13

2 Modèle de digestion anaérobie avec hydrolyse enzymatique **17**
2.1 L'analyse du modèle de la digestion anaérobie sans inhibition . . . 18
2.1.1 Analyse des équilibres . . . 21
2.1.2 Diagrammes opératoires . . . 24
2.2 L'analyse du modèle de la digestion anaérobie avec inhibition . . . 29
2.2.1 Analyse des équilibres . . . 30
2.2.2 Diagrammes opératoires . . . 33
2.3 Le taux de biogaz produit pour les modèles avec hydrolyse sans compartiment microbien hydrolytique . . . 37
2.3.1 Le taux de biogaz produit pour le modèle sans inhibition . . . 38
2.3.2 Le taux de biogaz produit pour le modèle avec inhibition . . . 45

3 Modèle de digestion anaérobie avec compartiment hydrolytique microbien **55**
3.1 L'analyse du sous-modèle . . . 56
3.1.1 Le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$ . . . 58
3.1.2 Le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$ . . . 60
3.2 L'analyse du modèle complet de la digestion anaérobie . . . 62
3.2.1 Analyse des équilibres . . . 62
3.2.2 Diagrammes opératoires . . . 66
3.2.3 Taux de biogaz produit . . . 69

4 Modèle de syntrophie avec croissance monotone des bactéries méthanogènes **75**
4.1 Le modèle de la digestion anaérobie à deux étapes 76
4.2 L'analyse du modèle 77
4.2.1 L'analyse des équilibres 77
4.2.2 L'analyse de la stabilité locale 81
4.3 Les diagrammes opératoires 87
4.3.1 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, D) et s_1^{in} fixé . . . 87
4.3.2 Le diagramme opératoire dans le plan (s_1^{in}, D) et s_0^{in} fixé . . . 90
4.3.3 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) et D fixé . . . 93
4.4 Simulations 96
4.4.1 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, D) et s_1^{in} fixé . . . 97
4.4.2 Le diagramme opératoire dans le plan (s_1^{in}, D) et s_0^{in} fixé . . . 99
4.4.3 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) et D fixé . . . 101

5 Modèle de syntrophie avec croissance non monotone des bactéries méthanogènes **103**
5.1 Le modèle de la digestion anaérobie à deux étapes 103
5.2 L'analyse du modèle 104
5.2.1 L'analyse des équilibres 104
5.2.2 L'analyse de la stabilité locale 106
5.3 Le diagramme opératoire dans le plan (D, s_0^{in}), s_1^{in} fixé 111
5.4 Simulations 114

Conclusion **117**

Bibliographie **121**

Table des figures

1.1 Le chémostat 4
1.2 Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Monod 5
1.3 Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Haldane 6
1.4 Les étapes de la digestion anaérobie 7
1.5 Deux étapes de la digestion anaérobie 14

2.1 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 26
2.2 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 26
2.3 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 26
2.4 Diagramme opératoire pour $S_{in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 28
2.5 Diagramme opératoire pour $S_{in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 28
2.6 Diagramme opératoire pour $S_{in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche) 28
2.7 La fonction de croissance avec inhibition $g_V(\cdot,\cdot)$, pour $\mu_h = 2.5$ à gauche, $\mu_h = 0.1$ au milieu et $\mu_h = 0$ à droite 34
2.8 La fonction de croissance avec inhibition $g_H(\cdot,\cdot)$, pour $\mu_a = 2.5$ à gauche, $\mu_a = 0.1$ au milieu et $\mu_a = 0$ à droite 34
2.9 La fonction de croissance g_S à gauche et la fonction de croissance avec inhibition g_A pour $k_I = 10000$ à droite 35
2.10 La fonction de croissance avec inhibition g_A, pour $k_I = 100$ à gauche et $k_I = 1$ à droite 35
2.11 Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 1$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$ 36
2.12 Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 10$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$ 37
2.13 Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 1$ à gauche et $X_{0in} = 10$ à droite, avec $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$ 37
2.14 Le flux de méthane dans le cas $V^{(0)} > \lambda_V$ 39
2.15 Le flux de méthane dans le cas $V^{(0)} < \lambda_V$ 39

2.16 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in}. 40
2.17 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in}. 40
2.18 La courbe du méthane CH_4 suivant les concentrations à l'entrée S_{in} et X_{0in}, la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche. 41
2.19 Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} > \lambda_V$ et $\overline{H} < \lambda_H$ 42
2.20 Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \lambda_V$ et $H^{(0)} < \lambda_H$ 43
2.21 La variation du taux d'hydrogène pour $X_{0in} + S_{in} = 20$ et $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ 43
2.22 La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$ et $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ 44
2.23 Le flux de méthane dans le cas $A^{(0)} > \lambda_A^1$ et $H^{(0)} < \lambda_H^1$ 47
2.24 La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.5$ 47
2.25 La variation du taux maximal de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.7$ 47
2.26 La variation du taux maximal du méthane aux équilibres E_3, E_5 et E_{11} 48
2.27 La variation du taux de méthane pour $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$. . . 48
2.28 La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$ 48
2.29 Le taux maximal de méthane pour $S_{in} = 5$, $X_{0in} = 0$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.6$ aux équilibres E_3, E_5 et E_{11}. 49
2.30 La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$. 49
2.31 La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.7$ 50
2.32 La variation du taux maximal du méthane aux équilibres E_3, E_5 et E_{11} pour $k_I = 100$. 50
2.33 Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ . . 51
2.34 Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} > \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ . . 52
2.35 La variation du taux d'hydrogène pour $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $S_{in} + X_{0in} = 10$. 52

3.1 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$ 68
3.2 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$, (agrandissement de la partie gauche de la Figure 3.1) 68
3.3 Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$, (agrandissement du bas de la Figure 3.2) 69
3.4 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2) 70

3.5 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2) 71
3.6 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2) 71
3.7 La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2) 71
3.8 La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2) 73
3.9 La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2) 73
3.10 La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2) 73
3.11 La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2) 74

4.1 Diagramme opératoire du modèle (4.1) 88
4.2 Positions relatives des courbes dans le plan (s_1^{in}, D) 92
4.3 Positions relatives des courbes dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) 95
4.4 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.005$ et $\overline{D} = 0.021$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche). 98
4.5 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.01$ et $\overline{D} = 0.06$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche). 98
4.6 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.03$ et $\overline{D} = 0.205$. 98
4.7 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.05$ et $\overline{D} = 0.33$. . 99
4.8 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.005$. 99
4.9 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.05$. 100
4.10 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.5$ (la figure à droite est un agrandissement du haut de la figure à gauche). 100
4.11 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 5$. 100
4.12 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.1$. 101
4.13 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.2$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche). 101
4.14 Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.23$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche). 102

5.1 Position relative des courbes γ_0, γ_{ij}, $i, j = 1, 2$ 113
5.2 Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = 0$. 116
5.3 Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = 0.5$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure du milieu et la figure du milieu est un agrandissement du bas de la figure à gauche). 116
5.4 Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = s_{1max} = \sqrt{2}$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche). . 116

Liste des tableaux

1.1 Régions de stabilité des équilibres du modèle (1.1) : cas Monod 5
1.2 Régions de stabilité des équilibres du modèle (1.1) : cas Haldane . . . 6

2.1 Les équilibres du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas $r_0 = k_{hyd}X_0$. 22
2.2 Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (2.1), dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$. 23
2.3 Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$, selon (D, S_{in}) 24
2.4 Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$, selon (D, X_{0in}). 27
2.5 Les équilibres du modèle (2.4) 31
2.6 Conditions d'existence des équilibres du modèle (2.4) 32
2.7 Conditions de stabilité locale des équilibres du modèle (2.4). 33
2.8 Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$. 38
2.9 Taux d'hydrogène produit en chaque équilibre du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$. 42
2.10 Taux de méthane produit pour chaque équilibre du modèle (2.4) avec hydrolyse enzymatique et inhibition. 45
2.11 Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle (2.4) avec hydrolyse enzymatique et inhibition. 51

3.1 Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$. 59
3.2 Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$ 61
3.3 Les équilibres du système (3.2). 63
3.4 Les conditions d'existence des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$ 64
3.5 Les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$ 64
3.6 Les conditions d'existence des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$. 65
3.7 Les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$. 65

3.8 Existence et stabilité des équilibres du système (3.2) selon (D, S_{in}), avec $D \geqslant F_{01}$ 66
3.9 Taux de méthane produit pour chaque équilibre du modèle (3.2) . . . 69
3.10 Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle (3.2) . . . 72

4.1 L'existence et la stabilité locale des équilibres. 87
4.2 Le cas $\mu_1(s_1^{in}) < a_1$ 89
4.3 Le cas $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ 89
4.4 Existence et stabilité locale des équilibres en fonction de s_1^{in} et de D. 91
4.5 Le cas $\bar{D}_1 < 0$, $\bar{D}_3 < 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$ 93
4.6 Le cas $\bar{D}_1 < 0$, $\bar{D}_3 > 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$ 93
4.7 Le cas $\bar{D}_1 > 0$, $\bar{D}_3 > 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$ 93
4.8 Existence et stabilité locale des équilibres en fonction de s_1^{in} et s_0^{in}. . . 94
4.9 Les régions d'existence et de stabilité des équilibres du modèle (4.1). . 96
4.10 Les valeurs nominales des paramètres pour le modèle (4.1) 96

5.1 L'existence et la stabilité locale des équilibres du modèle (5.1). 111
5.2 Le cas $s_1^{in} = 0$ 113
5.3 Le cas $0 < s_1^{in} < s_{1max}$ 113
5.4 Le cas $s_1^{in} = s_{1max}$ 114
5.5 Les valeurs nominales des paramètres pour le modèle (5.1) 114

Glossaire et notations

DA	Digestion Anaérobie
AGV	Acide Gras Volatile
H_2	Hydrogène ou H
CH_4	Méthane
CO_2	Dioxyde de Carbone
LES	Localement Exponentiellement Stable
S	Stable
I	Instable
DO	Diagramme Opératoire
X_0	Concentration des molécules organiques
S	Concentration du substrat simple dans le modèle (1.2)
X_S	Concentration des bactéries acidogènes dans le modèle (1.2)
V	Concentration des acides gras volatiles dans le modèle (1.2)
X_V	Concentration des bactéries acétogènes dans le modèle (1.2)
A	Concentration de l'acide acétique dans le modèle (1.2)
X_A	Concentration des bactéries méthanogènes acétoclastes dans le modèle (1.2)
H	Concentration d'hydrogène dans le modèle (1.2)
X_H	Concentration des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes dans le modèle (1.2)
X_{0in}	Concentration de la matière organique à l'entrée
S_{in}	Concentration du substrat soluble à l'entrée
s_0	Concentration des acides gras volatiles dans le modèle (1.3)
x_0	Concentration des bactéries acétogènes dans le modèle (1.3)
s_1	Concentration d'hydrogène dans le modèle (1.3)
x_1	Concentration des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes dans le modèle (1.3)
s_0^{in}	Concentration des acides gras volatiles à l'entrèe
s_1^{in}	Concentration d'hydrogène à l'entrée
s	Substrat dans le modèle (1.1)
x	Biomasse dans le modèle (1.1)
s^{in}	Concentration du substrat à l'entrée dans le modèle (1.1)
D	Taux de dilution
α	La portion de la biomasse qui quitte le réacteur
a_0	Terme de mortalité des bactéries acétogènes
a_1	Terme de mortalité des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes

g_S	Taux de croissance des bactéries acidogènes dans le modèle (1.2)
g_V	Taux de croissance des bactéries acétogènes dans le modèle (1.2)
g_A	Taux de croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes dans (1.2)
g_H	Taux de croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes dans (1.2)
f	Taux de croissance microbien dans le modèle (1.1)
f_0	Taux de croissance microbien de l'espèce x_0 dans le modèle (1.3)
f_1	Taux de croissance microbien de l'espèce x_1 dans le modèle (1.3)
μ_0	Taux de croissance des bactéries acétogènes dans (1.7)
μ_1	Taux de croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes dans (1.7)
r_0	Vitesse de la réaction
k_0	Coefficient de rendement
k_{hyd}	Constante d'hydrolyse
Q	Débit d'entrée
V	Volume du réacteur
c_s	Coefficient de rendement des bactéries acidogènes
c_v	Coefficient de rendement des bactéries acétogènes
c_a	Coefficient de rendement des bactéries méthanogènes acétoclastes
c_h	Coefficient de rendement des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes
γ_{sv}	Rapport entre le rendement du produit et le rendement de la biomasse
L_1	Constante d'inhibition du méthanol
L_0	Constante d'inhibition de la croissance de x_1 par s_0
K_I	Constante d'inhibition de la croissance de x_1 par s_1
K_i	Constante d'inhibition de la croissance de x_0 par s_1
m_0	Taux de croissance maximal des bactéries acétogènes dans (1.4)
K_0	Constante de demi-saturation des bactéries acétogènes dans (1.4)
m_1	Taux de croissance maximal des bactéries hydrogénotrophes dans (1.4)
K_1	Constante de demi-saturation des bactéries hydrogénotrophes dans (1.4)
m_{00}	Taux de croissance maximal des bactéries acidogènes dans le modèle (3.2)
k_{00}	Constante de demi-saturation des bactéries acidogènes dans le modèle (3.2)
m_s	Taux de croissance maximal des bactéries acidogènes dans le modèle (2.1)
k_s	Constante de demi-saturation des bactéries acidogènes dans le modèle (2.1)
m_a	Taux de croissance maximal des bactéries acétoclastes dans le modèle (2.1)
k_a	Constante de demi-saturation des bactéries acétoclastes dans le modèle (2.1)
m_v	Taux de croissance maximal des bactéries acétogènes dans le modèle (2.1)
k_v	Constante de demi-saturation des bactéries acétogènes dans le modèle (2.1)
m_h	Taux de croissance maximal des bactéries hydrogénotrophes dans le modèle (2.1)
k_h	Constante de demi-saturation des bactéries hydrogénotrophes dans le modèle (2.1)
μ_a	Constante d'inhibition de X_H par A
μ_h	Constante d'inhibition de X_V par H

Introduction générale

Les conséquences des polluants, sur la santé publique, nous obligent à régler et à contrôler la qualité des milieux naturels pour notre bien-être. L'eau est une ressource renouvelable, il est nécessaire de la protéger de l'impact des activités humaines. Pour maintenir et améliorer la qualité des ressources en eau, on peut utiliser des réacteurs biologiques qui permettent de diminuer la quantité de substances polluantes contenues dans les eaux usées pour que l'eau finalement rejetée dans le milieu naturel ne dégrade pas ce dernier. L'intéraction entre les différentes espèces microbiennes et les différentes matières nuisibles dans ces réacteurs donne naissance au biogaz (majoritairement composé de dioxide de carbone CO_2, de méthane CH_4 et d'hydrogène H_2). Ce phénomène est la digestion anaérobie.
Le chémostat est un réacteur biologique fermé utilisé pour le traitement des eaux usées et pour la production des énergies renouvelables. Les réactions biologiques qui se déroulent dans le chémostat sont modélisées par des systèmes d'équations différentielles ordinaires non linéaires. L'étude de la stabilité des équilibres du système et l'utilisation des diagrammes opératoires permet d'illustrer le comportement qualitatif du système afin de maximiser le taux de biogaz produit.

Le but de cette thèse est donc d'analyser des modèles de la digestion anaérobie dans un chémostat. La digestion anaérobie se réalise en quatre grandes étapes, des modèles décrivant l'ensemble de ces différentes étapes sont étudiés et des modèles réduits décrivant une partie du processus sont aussi analysés.

Cette thèse est structurée comme suit :

Dans le chapitre 1, nous introduisons le modèle basique du chémostat qui est un modèle en deux dimensions et qui décrit une seule réaction entre un substrat et une biomasse. Nous explicitons, de même, les différentes phases de la digestion anaérobie et le système différentiel qui permet de modéliser ces différentes étapes. Ensuite, nous introduisons quelque modèles à deux étapes décrivant les différentes intéractions biologiques entres les espèces microbiennes comme le mutualisme, le commensalisme et la syntrophie.

Dans le chapitre 2, nous étudions un modèle de digestion anaérobie avec une étape d'hydrolyse et de dégradation du substrat solide sous forme particulaire. Nous établissons les conditions d'existence et le comportement asymptotique global des points d'équilibre pour les modèles avec et sans inhibition. De plus, nous déterminons le taux de biogaz en chaque équilibre pour les deux modèles et nous illustrons le taux maximal de biogaz produit.

Dans le chapitre 3, nous passons à un modèle avec hydrolyse, faisant intervenir un compartiment hydrolytique microbien, sans inhibition. Nous déterminons les conditions d'existence des équilibres et leur comportement asymptotique local. De plus, le taux maximal de biogaz produit est déterminé en chaque équilibre et est illustré dans chaque cas.

Dans le chapitre 4, nous analysons un modèle de syntrophie à deux étapes en ajoutant un nouveau substrat à l'entrée. Le taux de croissance spécifique à la première espèce dépend des deux substrats et fait intervenir une inhibition par le second substrat alors que le taux de croissance spécifique à la seconde espèce dépend de façon monotone du second substrat. Nous précisons les conditions d'existence et le comportement asymptotique local des points d'équilibre et nous illustrons le comportement qualitatif du système par des diagrammes opératoires.

Dans le chapitre 5, nous analysons un modèle de syntrophie à deux étapes où nous supposons que le taux de croissance spécifique à la seconde espèce n'est pas monotone et fait intervenir une deuxième inhibition. Les conditions d'existence des points d'équilibre sont déterminées et le comportement asymptotique local est illustré par les diagrammes opératoires.

Enfin, nous donnons une conclusion générale sur les résultats obtenus et nous proposons des perspectives et des extensions possibles du travail effectué.

Chapitre 1

Introduction à la digestion anaérobie dans un chémostat

1.1 Le chémostat

Le chémostat est un appareil de laboratoire pour la culture et l'étude des espèces microbiennes. Il est également utilisé comme un modèle du processus de traitement des eaux usées. En fait, il peut être utilisé pour cultiver des micro-organismes sur des éléments nutritifs très toxiques dans le but de réduire leurs concentrations.

Il existe dans la littérature plusieurs travaux relatifs au chémostat dans des revues de mathématiques et de biologie. Monod [18] et Novick [20] ont introduit le chémostat depuis 1950. Les chémostats de laboratoire contiennent généralement de 0.5 à 10 litres de culture, en revanche les cultures du chémostat industriel peuvent impliquer des volumes allant jusqu' à $1300m^3$ pour la production continue de la biomasse microbienne. Dans un chémostat, les nutriments nécessaires à la croissance cellulaire alimentent en mode continu le récipient de culture par une pompe reliée au réservoir. Les micro-organismes à l'intérieur du chémostat se nourrissent sur ces nutriments. Les résidus et les micro-organismes sont retirés du chémostat à la même vitesse ce qui permet le maintien de la culture, dans le fermenteur, à un volume constant, voir Figure 1.1.

Les trois modes de fonctionnement possibles dans un bioréacteur sont : le mode continu (qui est les cas du chémostat) dont lequel le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée et dans ce cas le volume est constant dans le réservoir, le mode semi-continu (fed batch) dont lequel seulement la sortie est nulle et qui est le mode préféré pour le contrôle de la population et enfin le mode discontinu ou (batch) dont lequel l'entrée et la sortie sont nulles et dans ce cas les micro-organismes ont une croissance exponentielle.

1.1.1 Modèle mathématique du chémostat simple

Le modèle mathématique classique du chémostat qui est basé sur une seule réaction où un substrat s est dégradé par une bactérie (ou un consortium bactérien)

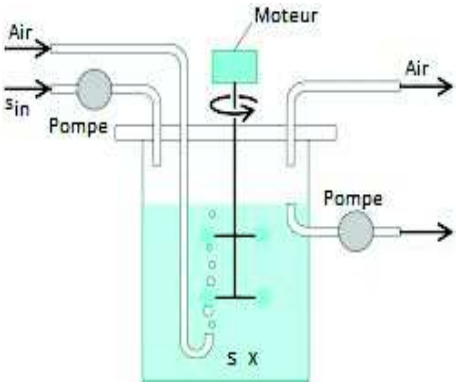

FIGURE 1.1 – Le chémostat

x est donné par le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{s}(t) &= D(s^{in} - s) - f(s)x \\ \dot{x}(t) &= (f(s) - \alpha D)x \end{cases} \tag{1.1}$$

où D est le taux de dilution, s_{in} est la concentration du substrat à l'entrée et α est un paramètre dans $[0, 1]$ qui permet de considérer un taux de dilution spécifique (y compris la mortalité dans le chémostat) pour l'espèce x. f est le taux de croissance spécifique à la bactérie. Deux types de fonctions de croissance les plus connues sont les fonctions de type Monod et de type Haldane. Une fonction de croissance f de type Monod satisfait l'hypothèse (H1), alors qu'une fonction de croissance de type Haldane satisfait l'hypothèse (H2).

— (H1) $f(0) = 0$, pour tout $s > 0$, $f'(s) > 0$ et $\exists m > 0/ \lim\limits_{+\infty} f(x) = m$.

— (H2) $f(0) = 0$, $\exists s_{max} > 0/ \ \ f'(s) > 0$, pour tout $0 \leqslant s < s_{max}$ et $f'(s) < 0$ pour tout $s > s_{max}$.

Le comportement du système (1.1) est bien connu (voir [28]et [13]). Nous donnons dans la suite quelques propriétés du système dans chacun des cas précédents.

1.1.2 Le cas Monod

On suppose que l'hypothèse (H1) est satisfaite. Soit $D < m$. On note $s^*(D) = f^{-1}(\alpha D)$ la solution de l'équation $f(s) = \alpha D$. Si $D \geqslant m$, cette équation n'admet pas de solution et on a $s^*(D) = +\infty$. La fonction $D \mapsto s^*(D)$ est croissante sur $[0, m[$.

Le système (1.1) possède deux équilibres :

— L'équilibre de lessivage $E_0 = (s_{in}, 0)$.

— L'équilibre positif $E_1 = (s^*(D), x^*)$, avec $x^* = \frac{1}{\alpha}(s_{in} - s^*(D))$.

Lorsque $s_{in} > s^*(D)$, l'équilibre positif E_1 est globalement asymptotiquement stable et l'équilibre de lessivage est instable.

On utilise les diagrammes opératoires pour illustrer le comportement asymptotique du système lorsqu'on varie les paramètres de contrôle s_{in} et D. La courbe $D = \frac{1}{\alpha} f(s_{in})$ sépare le domaine opératoire en deux régions nommées R_0 et R_1, voir Figure 1.2.

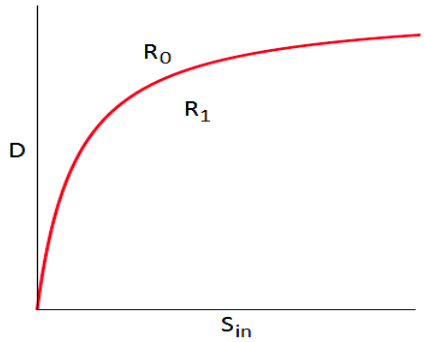

FIGURE 1.2 – Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Monod

Le comportement du système dépend de la région à laquelle appartient le point (s_{in}, D). Le tableau suivant résume les régions de stabilité des équilibres E_0 et E_1 dans le plan (s_{in}, D) :

Condition	Région	E_0	E_1
$s_{in} < s^*(D)$	$(s_{in}, D) \in R_0$	S	
$s_{in} > s^*(D)$	$(s_{in}, D) \in R_1$	I	S

TABLE 1.1 – Régions de stabilité des équilibres du modèle (1.1) : cas Monod

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

1.1.3 Le cas Haldane

On suppose que l'hypothèse (H2) est satisfaite. On note $f_{max} := f(s_{max})$ et soit $D < D_2 := f_{max}/\alpha$. On note $s^{1*}(D) < s^{2*}(D)$ les solutions de l'équation $f(s) = \alpha D$. Si $D = D_2$, cette équation admet une unique solution et on a $s^{1*}(D) = s^{2*}(D)$. Si $D > D_2$, cette équation n'admet pas de solution et on a $s^{1*}(D) = +\infty$. La fonction $D \mapsto s^{1*}(D)$ est croissante sur $[0, D_2]$ et $D \mapsto s^{2*}(D)$ est décroissante sur $]0, D_2]$.

Le système (1.1) possède trois équilibres :

— L'équilibre de lessivage $E_0 = (s_{in}, 0)$.

— Les deux équilibres positifs $E_i = (s^{i*}(D), x^{i*})$, $i = 1, 2$,
avec $x^{i*} = \frac{1}{\alpha}(s_{in} - s^{i*}(D))$.

Pour illustrer le comportement asymptotique du système, on utilise les diagrammes opératoires en faisant varier les paramètres de contrôle s_{in} et D. La courbe $D = \frac{1}{\alpha} f(s_{in})$ avec la droite $D = D_2$ et $s \geqslant s_{max}$ séparent le domaine opératoire en trois régions nommées J_0, J_1 et J_2 , voir Figure 1.3.

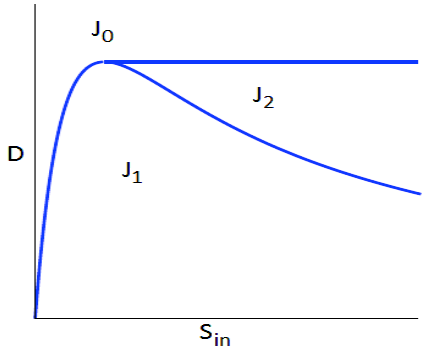

FIGURE 1.3 – Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Haldane

Le tableau suivant résume les régions de stabilité des équilibres E_0 et E_i dans le plan (s_{in}, D) :

Condition	Région	E_0	E_1	E_2
$s_{in} < s^{1*}(D)$ ou $D > D_2$	$(s_{in}, D) \in J_0$	S		
$s^{2*}(D) > s_{in} > s^{1*}(D)$	$(s_{in}, D) \in J_1$	I	S	
$s_{in} > s^{2*}(D)$	$(s_{in}, D) \in J_2$	S	S	I

TABLE 1.2 – Régions de stabilité des équilibres du modèle (1.1) : cas Haldane

1.2 La digestion anaérobie

La digestion anaérobie (DA) est un processus biologique qui convertit la matière organique en un mélange gazeux composé principalement de méthane et de dioxyde de carbone par l'action d'un écosystème bactérien. Elle est souvent utilisée pour le traitement des eaux usées concentrées ou pour convertir les boues excédentaires produites dans les stations de traitement des eaux usées en produits plus stables [21, 30]. L'un de ses avantages est que le méthane produit peut être utilisé de manière rentable comme source d'énergie.

1.2.1 Les étapes de la digestion anaérobie

De manière la plus générique possible, on peut décrire synthétiquement la DA comme un processus comprenant quatre grandes étapes. La digestion anaérobie est

un processus en quatre grandes étapes comprenant l'hydrolyse, l'acidogenèse, l'acétogenèse et la méthanogenèse hydrogénétrophe et acétoclastes, voir Figure 1.4. Au cours de la première étape, les molécules organiques complexes (X_0) sont décomposées en substrat simple (S). Pendant l'acidogenèse, les bactéries acidogènes (X_S) convertissent le substrat simple en acide acétique (A), acide gras volatiles ou AGV (V), alcools, hydrogène (H) et dioxyde de carbone. Ensuite, les AGV et les alcools sont utilisés par les bactéries acétogènes (X_V) et ils sont convertis en acide acétique ainsi qu'en dioxyde de carbone et en hydrogène. Dans la phase finale, les bactéries méthanogènes acétoclastes (X_A) convertissent l'acide acétique en méthane et en dioxyde de carbone, tandis que les bactéries méthanogènes hydrogénotrophes (X_H) convertissent l'hydrogène et le dioxyde de carbone en méthane. (Figure 1.4)

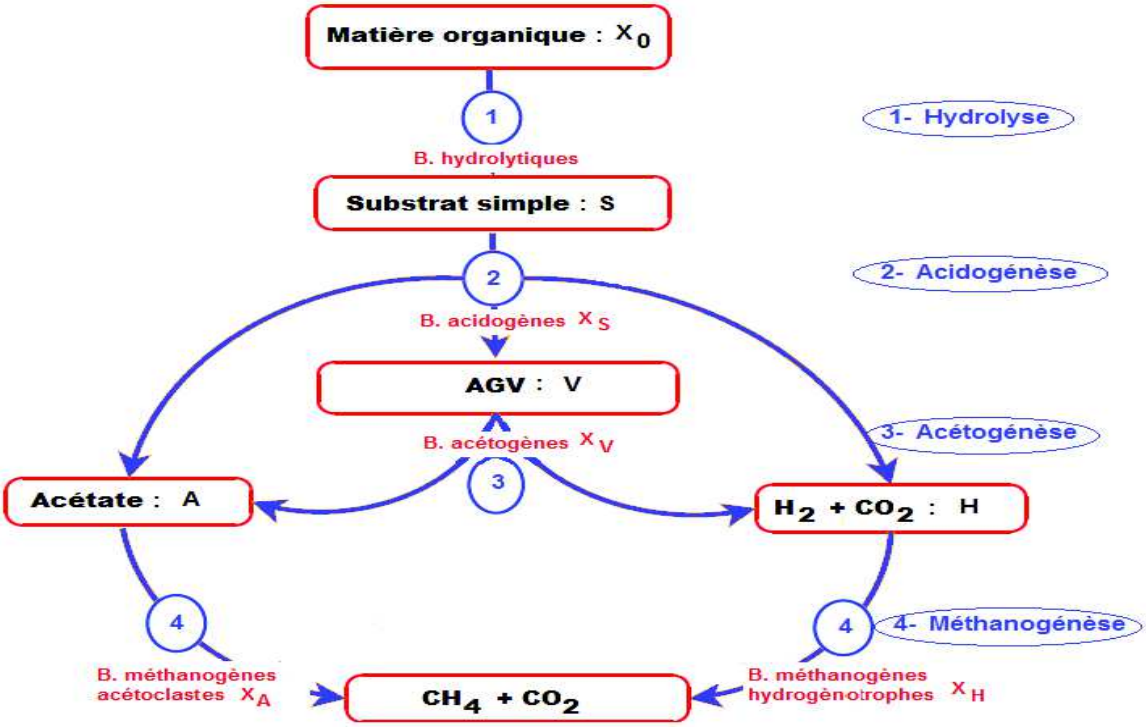

FIGURE 1.4 – Les étapes de la digestion anaérobie

Plusieurs modèles de la digestion anaérobie existent dans la littérature, voir par exemple [34, 35]. Généralement, un certain nombre de groupes métaboliques de microorganismes sont impliqués d'une manière séquentielle, dans plusieurs étapes de la DA, en série et en parallèle, pour produire finalement du méthane et du dioxyde de carbone. Le modèle de digestion anaérobie n°1 (ADM1) du groupe de travail de l'IWA pour la modélisation mathématique des procédés de digestion anaérobie [2, 15] est le modèle le plus complet. Cependant, il est trop complexe pour permettre une analyse mathématique de sa dynamique non linéaire et seules des recherches

numériques sont disponibles, [5].

1.2.2 Un modèle à trois étapes

Un modèle où trois des quatre étapes principales de la digestion anaérobie : l'acidogenèse, l'acétogenèse et la méthanogenèse sont décrites par un système d'équations différentielles, modélisant l'intéraction des populations microbiennes dans un chémostat, est celui décrit dans [34]. Les micro-organismes consomment et/ou produisent des substrats simples, des alcools et des acides gras, de l'acide acétique et de l'hydrogène. Les bactéries acétogènes et méthanogènes hydrogénotrophes interagissent par une relation de syntrophie. Le modèle comprend également l'inhibition des bactéries méthanogènes acétoclastiques et hydrogénotrophes. Ce modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S) X_S \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D) X_S \\ \dfrac{dV}{dt} &= -DV + \gamma_{sv} g_S(S) X_S - \frac{1}{c_v} g_V(V,H) X_V \\ \dfrac{dX_V}{dt} &= (g_V(V,H) - D) X_V \\ \dfrac{dA}{dt} &= -DA + \gamma_{sa} g_S(S) X_S + \gamma_{va} g_V(V,H) X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A) X_A \\ \dfrac{dX_A}{dt} &= (g_A(A) - D) X_A \\ \dfrac{dH}{dt} &= -DH + \gamma_{sh} g_S(S) X_S + \gamma_{vh} g_V(V,H) X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H,A) X_H \\ \dfrac{dX_H}{dt} &= (g_H(H,A) - D) X_H. \end{cases} \tag{1.2}$$

S_{in} est la concentration du substrat soluble à l'entrée du chémostat, D est le taux de dilution, c_s, c_v, c_a, c_h sont les coefficients de rendement des bactéries, γ_{sv}, γ_{sa}, γ_{sh}, γ_{va}, γ_{vh} sont des rapports entre le rendement du produit et le rendement de la biomasse. Par commodité, nous utilisons les notations de [34].
$g_S(.)$ est une fonction de croissance microbienne strictement croissante. $g_A(.)$, $g_V(.,.)$ et $g_H(.,.)$ sont aussi des fonctions de croissances microbienne qui prennent en compte les inhibitions.
La première étape de la digestion anaérobie qui est l'étape d'hydrolyse n'est pas modélisée dans [34]. Cette étape permet la dégradation des substrats sous forme solide (matière organique) en substrats sous forme soluble (substrat simple). Ce processus

d'hydrolyse est modélisé de deux manières différentes :
On peut considérer que l'hydrolyse se fait d'une manière enzymatique. Dans ce cas, les bactéries produisent des enzymes qui dégradent le substrat, ou on tient compte des bactéries qui dégradent la matière organique pour produire du substrat simple, le modèle est dit avec compartiment hydrolytique microbien. Dans ce cas, l'activité des enzymes dépend de la densité de la biomasse hydrolytique, voir [31].

Nous nous proposons d'étudier le modèle (1.2), en ajoutant l'étape d'hydrolyse. Le modèle avec hydrolyse enzymatique est étudié dans le chapitre 2. Ensuite, nous étudions le modèle avec compartiment hydrolytique microbien et un taux de croissance microbienne des bactéries hydrolytiques strictement croissante. C'est l'objet du chapitre 3.

1.2.3 Des modèles à deux étapes

Au cours du processus de la digestion anaérobie, un certain nombre de métabolites intermédiaires peuvent s'accumuler et conduisent à la déstabilisation des réactions biologiques. Pour mieux comprendre et contrôler ce processus, de nombreux modèles ont étés proposés dans la littérature, [6, 10, 16, 17, 23, 32, 36, 37]. Voir aussi [1, 25] où l'étude mathématique des modèles proposés est illustrée par des diagrammes opératoires qui permettent de décrire le comportement asymptotique du système en fonction des paramètres de contrôle.

Des modèles de la digestion anaérobie en deux étapes, qui représentent une partie du modèle plus complexe (1.2), sont couramment utilisés pour décrire des relations entre deux populations bactériennes. Ces modèles se présentent sous la forme d'une cascade de deux réactions biologiques. Dans ces réactions biologiques, un substrat s_0 est consommé par un micro-organisme x_0 pour produire un produit s_1. Ce substrat s_1 est consommé par un second micro-organisme x_1. Ceci est représenté par le schéma réactionnel suivant :

$$s_0 \xrightarrow{f_0} x_0 + s_1, \qquad s_1 \xrightarrow{f_1} x_1$$

avec f_0 et f_1 sont les fonctions de croissance microbienne qui peuvent dépendre de plusieurs substrats. Les substrats s_0 et s_1 sont introduits avec une concentration d'entrée s_0^{in} et s_1^{in} respectivement et un taux de dilution D.

$$\begin{cases} \dot{s_0}(t) &= D(s_0^{in} - s_0) - f_0(.)x_0 \\ \dot{x_0}(t) &= -\alpha D x_0 + f_0(.)x_0 - a_0 x_0 \\ \dot{s_1}(t) &= D(s_1^{in} - s_1) + f_0(.)x_0 - f_1(.)x_1 \\ \dot{x_1}(t) &= -\alpha D x_1 + f_1(.)x_1 - a_1 x_1 \end{cases} \tag{1.3}$$

α est un coefficient dans $[0, 1]$. La quantité $(1 - \alpha)$ représente la proportion de biomasse retenue dans le réacteur.

Le modèle (1.3) comprend les termes de maintenance (ou de mortalité) $a_0 x_0$ et $a_1 x_1$. La maintenance, dans son contexte le plus général, est la consommation d'énergie par tous les processus autres que la croissance : elle est modélisée soit en ajoutant

un terme négatif sur la dynamique du substrat sans l'associer à la croissance, soit en considérant un terme de désintégration sur la dynamique de la biomasse. Pour plus d'informations sur la modélisation de la maintenance, voir [19]. Si la fonction de croissance f_0 dépend uniquement du substrat s_0 et que la fonction de croissance f_1 dépend uniquement du substrat s_1, c'est-à-dire que $(f_0(.) = f_0(s_0), f_1(.) = f_1(s_1))$, le système, dans ce cas, est un système décrivant une relation de commensalisme : une espèce grandit sur le produit d'une autre, voir [22, 29]. Le système a une structure en cascade : on résoud la première et la deuxième équations pour s_0 et x_0, puis on utilise ce résultat pour les équations restantes pour trouver s_1 et x_1. Les équilibres du modèle et leur stabilité, en fonction des substrats d'entrée et des paramètres du modèle, ont été étudiés dans [3, 4, 26]. Si f_0 dépend des deux substrats s_0 et s_1 et f_1 dépend uniquement du substrat s_1, c'est-à-dire $(f_0(.) = f_0(s_0, s_1), f_1(.) = f_1(s_1))$, le système est un système décrivant une relation de syntrophie. Par exemple, si le premier micro-organisme x_0 est inhibé par de fortes concentrations du produit s_1, alors le substrat s_0 qui est dégradé par le micro-organisme x_0 dépend de l'efficacité de l'élimination du produit s_1 par la bactérie x_1. L'analyse mathématique du modèle de syntrophie est plus délicate que les modèles de commensalisme, voir par exemple [16, 17, 36] et les travaux plus récents [10, 14, 23, 32, 37]. Un modèle d'une chaîne alimentaire microbienne à deux niveaux avec une inhibition de rétro-action a récemment été proposé dans [37].

Dans ce qui suit, nous définissons les différents types d'intéractions biologiques entre les espèces vivants qui sont : le commensalisme, le mutualisme et la syntrophie.

Le commensalisme

Le commensalisme est un phénomène d'intéraction biologique naturelle entre deux êtres vivants dans lequel l'hôte fournit de manières diverses une partie de sa propre nourriture au commensal sans bénéfice réciproque. Si l'hôte fournit une partie de sa propre nourriture au commensal, il n'obtient en revanche aucune contrepartie de ce dernier. Donc, le commensalisme est une association non-destructrice pour l'hôte, ce dernier peut tout à fait continuer à vivre et à évoluer en présence du commensal. Les survies des deux organismes sont indépendantes.

D'après [29], la situation où deux populations bactériennes qui coexistent dans une culture mixte et qui interagissent de telle sorte qu'une population (la population commensale) dépend dans sa croissance de l'autre population et bénéficie ainsi de l'intéraction alors que l'autre population (l'hôte) n'est pas affectée par la croissance de la population commensale constitue un exemple de commensalisme.

Les analyses faites sur la classe de modèles (1.3), disponibles dans la littérature, diffèrent essentiellement de la manière dont les fonctions du taux de croissance sont caractérisées et si une entrée spécifique pour un substrat s_1 ou un coefficient α ou les termes de la mortalité a_0x_0 et a_1x_1 est considéré ou pas. Pour plus de détails et d'informations sur les différents modèles considérés dans la littérature existante, on peut consulter les tableaux 2 et 3 dans [33].

[22] est le premier papier dans lequel les auteurs ont proposé une étude mathématique d'un modèle de commensalisme de type (1.3) où $f_0(.) = f_0(s_0)$ et $f_1(.) = f_1(s_1)$,

avec $a_0 = a_1 = 0$ et $\alpha = 1$. Une contribution importante à la modélisation de la digestion anaérobie en tant que système de commensalisme est le modèle de [4]. Les auteurs ont considéré une fonction de croissance de type Monod pour f_0 et une fonction de croissance de type Haldane pour f_1. Dans [26], les auteurs ont étudié le modèle (1.3) pour $\alpha = 1$ alors que le cas intéressant, où $0 < \alpha < 1$ et les fonctions de croissance étaient caractérisées par des propriétés qualitatives, a été étudié dans [3].

Le mutualisme

Le mutualisme est un phénomène d'intéraction entre deux espèces, dans lequel les micro-organismes tirent tous les deux profit de cette relation. On parle alors d'une interaction à bénéfice réciproque. Toutefois, le mutualisme peut être défini comme une situation où deux organismes coopèrent pour produire mutuellement le substrat nécessaire à la croissance de l'autre espèce. On peut formaliser cette réaction comme suit : on suppose qu'une première espèce notée x_0 croît sur un substrat s_0 formant un produit s_1. Ce produit s_1 est nécessaire pour la croissance d'une seconde espèce x_1. L'espèce x_1 produit le substrat s_0 qui est nécessaire pour la croissance de l'espèce x_0. Donc, la deuxième bactérie x_1 ne peut pas se développer si la première bactérie x_0 n'est pas présente et la première bactérie x_0 ne peut pas se développer si la deuxième bactérie x_1 n'est pas présente, voir [9].

La syntrophie

La syntrophie est un phénomène biologique qui permet à deux bactéries de se multiplier dans un milieu où manquent les facteurs de croissance nécessaires à l'une des deux. Ces facteurs sont retrouvés dans le milieu, surtout en fin de culture, issus de la lyse d'une partie de la cellule des bactéries ou bien provenant des substances rejetées par l'autre bactérie. Une relation syntrophique est donc une relation entre deux bactéries qui ne peuvent pas se développer séparément. On peut formaliser cette réaction comme suit : on suppose qu'une première espèce notée x_0 croît sur un substrat s_0 formant un produit s_1. Ce produit s_1 est nécessaire pour la croissance d'une seconde espèce x_1. Donc, la deuxième bactérie x_1 ne peut pas se développer si la première bactérie x_0 n'est pas présente. Pour ce phénomène, la croissance de la deuxième bactérie peut influencer la croissance de la première.

Une relation syntrophique entre deux organismes se réfère à des fonctions de croissance de la forme $f_0(.) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(.) = f_1(s_1)$ où les espèces présentent un mutualisme mais où, contrairement à ce qui se passe dans une relation purement symbiotique, l'une des espèces peut croître sans l'autre.

Dans [36], les auteurs ont étudié les intéractions d'une population mixte de bactéries sur le méthane. Ils ont considéré le cas des fonctions de croissance de la forme

$$f_0(s_0, s_1) = \frac{m_0 s_0}{K_0 + s_0} \frac{1}{1 + s_1/L_1}, \quad f_1(s_1) = \frac{m_1 s_1}{K_1 + s_1} \tag{1.4}$$

où s_0 et s_1 sont les concentrations d'oxygène dissous et de méthanol, respectivement. Les paramètres m_i et K_i, $i = 1, 2$, sont les constantes classiques de Monod

(ou Michaelis-Menten) et L_1 est la constante d'inhibition du méthanol (voir [36], formules (1) et (2) et Table V). Les résultats importants de cette étude ont porté sur les conditions dans lesquelles un équilibre de coexistence stable pourrait se produire.

Les auteurs dans [16] considèrent le cas où f_1 est une fonction Monod et la fonction de croissance f_0 prend la forme

$$f_0(s_0, s_1) = \begin{cases} \frac{m_0(s_0 - s_1/L)}{K_0 + s_0 + K_1 s_1} & \text{si} \quad s_0 - s_1/L > 0 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \tag{1.5}$$

Dans ce cas, m_0 et K_0 sont les constantes Michaelis-Menten et K_1 agit comme une constante d'inhibition liée à l'influence négative du substrat s_1 sur sa propre production. En outre, le premier organisme est incapable de croître à moins que le quotient $\frac{s_1}{s_0}$ soit assez petit, par exemple $s_1 < Ls_0$, où L désigne une constante appropriée (voir [16], formules (6a) et (7)).

Dans [6], les auteurs ont étendu les résultats de [16, 36] pour une grande classe de fonctions de croissance plus génériques. Ils ont précisé les conditions sous lesquelles il y a persistance ou disparition.

Dans [10], les auteurs ont été motivés par l'analyse des principales étapes de la digestion anaérobie où les bactéries acétogènes producteurs de l'hydrogène sont inhibés par le H_2. Ils considèrent le cas général où les fonctions de croissance $f_0(.) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(.) = f_1(s_1)$ satisfont les propriétés suivantes :

$$\frac{\partial f_0}{\partial s_0} > 0, \quad \frac{\partial f_0}{\partial s_1} < 0, \quad \frac{df_1}{ds_1} > 0 \tag{1.6}$$

Une autre extension est étudiée dans [17], qui considère le cas où s_0 apparaît aussi dans f_1 :

$$f_1(s_0, s_1) = \frac{m_1 s_1}{K_1 + s_1} \frac{1}{1 + s_0/L_0}$$

Ici, m_1 et K_1 sont des constantes de type Michaelis-Menten et L_0 est une constante d'inhibition qui représente l'effet négatif de s_0 sur la croissance de x_1. L'analyse mathématique de ce modèle a montré l'apparition d'une bistabilité qui ne peut être observée lorsque $f_1(.)$ dépend uniquement de s_0.

Dans [23], les auteurs ont considéré la situation générale d'une fonction de croissance $f_1(.) = f_1(s_0, s_1)$, qui augmente en s_1 et diminue en fonction de s_0 et ont montré, contrairement au cas où $f_1(.)$ ne dépend que de s_1, qu'une multiplicité d'équilibres positifs peut se produire. Ce travail a été motivé par l'étude de l'influence de la présence d'un terme d'entrée dans la dynamique de s_1 et par la prise en compte de formes plus générales pour les taux de croissance afin d'étudier l'inhibition des acétogènes productifs de l'hydrogène et des bactéries utilisant l'hydrogène.

D'autres modèles pour lesquels $f_0(.) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(.) = f_1(s_0, s_1)$, présentent la multiplicité des équilibres positifs, se trouvent dans [32]. Toutes ces études ne tiennent pas compte des termes de maintenance. Cette courte revue de la littérature existante montre que sous les conditions (1.6) et sans termes de maintenance ($a_0 = a_1 = 0$), l'équilibre positif est unique et stable, s'il existe, [6, 10, 16, 36]. D'autre part, dès que $f_1(.)$ peut dépendre de s_0, ($f_1(.) = f_1(s_0, s_1)$), l'instabilité de l'équilibre

positif peut se produire [17, 23, 32]. Les auteurs dans [37] ont été les premiers à considérer les effets des termes de maintenance dans (1.3), en particulier dans le cas des fonctions de croissance :

$$f_0(s_0, s_1) = \frac{m_0 s_0}{K_0 + s_0} \frac{1}{1 + s_1/L_1}, \quad f_1(s_1) = \frac{m_1 s_1}{K_1 + s_1},$$

avec $s_1^{in} = 0$ et $\alpha = 1$. Ces auteurs n'ont pas pu montrer que l'équilibre positif est stable, s'il existe. Dans [24], les auteurs ont examiné le cas général de (1.3) où les fonctions de croissance sont de la forme ($f_0(.) = f_0(s_0, s_1)$, $f_1(.) = f_1(s_1)$) et satisfont (1.6) et avec les termes de maintenance ($a_0 > 0, a_1 > 0$), $s_1^{in} = 0$ et $\alpha = 1$. Ils ont prouvé que l'équilibre positif est stable dès qu'il existe. Ils ont généralisé le travail de [37] en prenant des classes de fonctions de croissance générales et ils ont généralisé [10] en prenant en compte les termes de maintenance. Une extension intéressante est effectuée dans [34], où on propose un modèle mathématique à huit dimensions, qui comprend la syntrophie et l'inhibition, avec les deux mécanismes considérés par [4, 10]. Les effets des termes de maintenance sont considérés dans [35].

1.2.4 Un modèle de syntrophie à deux étapes

Ce modèle, qui est une restriction du modèle (1.2) avec une entrée supplémentaire s_1^{in}, décrit la relation de syntrophie entre les consommateurs de l'acide AGV (qui produisent de l'hydrogène H_2) et les consommateurs d'hydrogène (qui produisent du méthane CH_4). En effet, la dégradation de l'hydrogène - qui inhibe le taux de croissance microbien des acétogènes - permet leur coexistence avec les consommateurs de l'acide : cet équilibre fragile a été étudié en profondeur ces dernières années. Dans [37], un modèle d'une telle relation de syntrophie a été étudié. Comme souligné dans ce travail, pour des raisons thermodynamiques, la dégradation du propionate est extrêmement sensible à l'accumulation d'hydrogène. Ainsi, dans des écosystèmes méthanogènes, la dégradation du propionate n'est possible qu'en présence des micro-organismes hydrogénotrophes. Pour étudier la syntrophie, les auteurs ont considéré un système impliquant précisément des dégradants du propionate et la méthanogénèse hydrogénotrophe. Les variables substrat / produit sont le propionate (AGV) et l'hydrogène (H_2) (voir Figure 1.5).

En utilisant des valeurs de paramètres réalistes pour ce modèle à deux étapes, Xu et al. (Voir [37]) ont montré que l'introduction des termes de maintenance (équivalents à des termes de mortalité) ne déstabilise pas l'équilibre positif du système. Ce résultat a été rendu générique par Sari et Harmand (voir [24]) dans le sens où ils ont montré que pour une grande classe de cinétiques et quelles que soient les valeurs des paramètres du modèle, la stabilité de l'équilibre est maintenue. Cependant, dans ces études, un seul substrat à l'entrée - la concentration du substrat d'entrée du propionate - a été considéré. En réalité, une certaine quantité d'hydrogène est produite par d'autres réactions se déroulant en parallèle des réactions principales considérées dans le modèle d'intérêt. Ainsi, nous nous proposons dans les chapitres 4 et 5, d'étudier les propriétés du modèle de syntrophie lorsqu'un second substrat à l'entrée - la concentration de l'hydrogène - est considéré. En ce qui concerne les

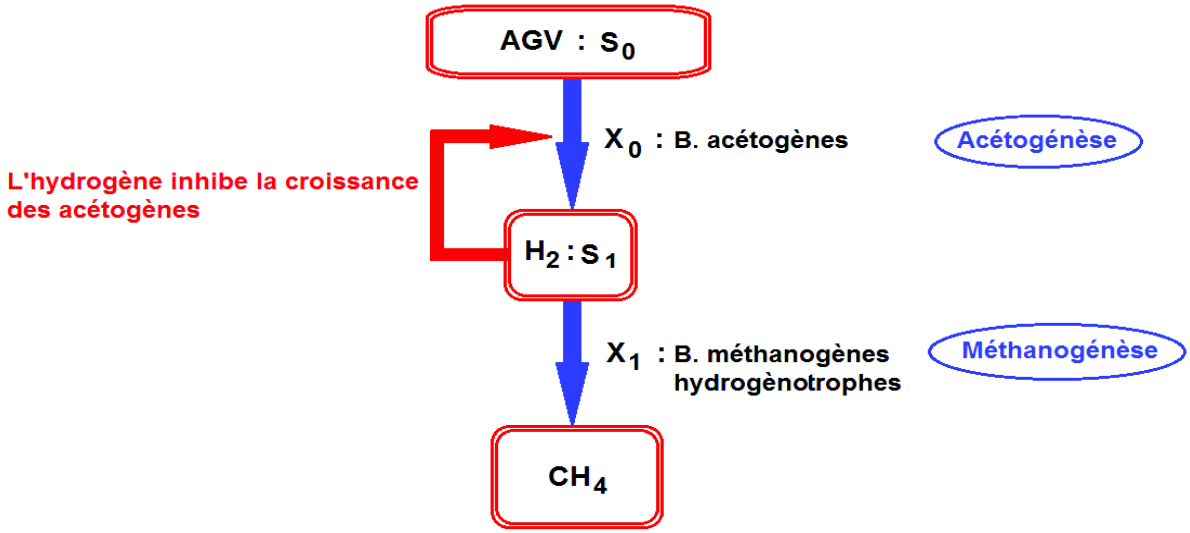

FIGURE 1.5 – Deux étapes de la digestion anaérobie

systèmes purement commensalistes décrits par [22], notre modèle est différent en raison de la dépendance du taux de croissance des micro-organismes de la première étape par le produit de la réaction.

Le modèle à deux étapes qu'on se propose d'étudier s'écrit :

$$\begin{cases} \dfrac{ds_0}{dt} &= D(s_0^{in} - s_0) - \mu_0(s_0, s_1)x_0 \\ \dfrac{dx_0}{dt} &= -Dx_0 + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - a_0x_0 \\ \dfrac{ds_1}{dt} &= D(s_1^{in} - s_1) + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - \mu_1(s_1)x_1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} &= -Dx_1 + \mu_1(s_1)x_1 - a_1x_1 \end{cases} \tag{1.7}$$

avec s_0 et s_1 sont les concentrations des substrats introduits dans le chémostat, avec des concentrations à l'entrée respectives, s_0^{in} et s_1^{in} et D est le taux de dilution. x_0 et x_1 sont les consommateurs des substrats s_0 et s_1, respectivement, appelés biomasses. Ce modèle contient les termes de maintenance (ou de mortalité) a_0x_0 et a_1x_1. $\mu_0(.,.)$ et $\mu_1(.)$ sont les fonctions de croissance des bactéries acétogènes et des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes, respectivement.
On s'intéresse, dans le chapitre 4, au système (1.7) en considérant que la croissance de l'espèce x_1 est limitée par s_1, ce qui se traduit par une fonction de croissance μ_1 croissante.
Le modèle (1.7) a été aussi étudié en tenant compte de l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes par une forte concentration de l'hydrogène, ce qui revient à considérer une fonction μ_1 non monotone (ayant les propriétés d'une fonc-

tion de type Haldane), dans le cas $s_1^{in} = 0$, voir [12, 38]. Nous généralisons cette étude, dans le chapitre 5, au cas où s_1^{in} est strictement positif.

Chapitre 2

Modèle de digestion anaérobie avec hydrolyse enzymatique

Les bioprocédés de dépollution par voie biologique offrent d'importants potentiels pour la production de bioénergie. La digestion anaérobie est très étudiée ces dernières années. Parmi les modèles qui ont été étudiés, on trouve le modèle proposé par Weedermann et coll., [34], qui présente une analyse mathématique partielle d'un modèle en trois étapes. Ce modèle permet notamment de prendre en compte la compétition entre plusieurs voies métaboliques d'intérêt dans un chémostat. Dans leur travail, les auteurs ont considéré un sous-modèle décrivant trois principales phases de la digestion anaérobie : l'acidogenèse, l'acétogenèse et la méthanogenèse, l'hydrolyse étant considérée comme une phase préliminaire au processus. Comme l'étape d'hydrolyse n'est pas modélisée dans [34], on se propose d'étudier le modèle en ajoutant la phase d'hydrolyse et d'étudier le comportement de ce nouveau système. On supposera dans un premier temps que les concentrations des inhibiteurs potentiels sont faibles, de sorte que l'on néglige les phénomènes d'inhibition et on analyse le modèle sans inhibition. On détermine le nombre et la nature des équilibres du modèle ainsi que leurs propriétés de stabilité et les régions de stabilité de chaque équilibre grâce à des diagrammes opératoires. Hormis l'étude des propriétés du modèle proposé, le but de ce travail est de déterminer laquelle des voies métaboliques permet de maximiser respectivement le taux de méthane et d'hydrogène, dans un modèle qui tient compte de l'hydrolyse.

On considère donc le modèle suivant :

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

X_{0in} est la concentration du substrat lentement dégradable ou matière organique à l'entrée du chémostat. r_0 est la vitesse de réaction de l'hydrolyse.

Nous supposons, dans ce chapitre, que $r_0(t) = k_{hyd} X_0(t)$ où X_0 est la concentration du substrat lentement biodégradable. Nous commençons par étudier, dans la section 2.1, le modèle sans effet d'inhibition. Nous généralisons, dans la section 2.2, notre étude au cas de l'inhibition par l'acétate et par l'hydrogène. Nous déterminons le taux maximal de biogaz produit pour les modèles avec et sans inhibition dans la section 2.3.

2.1 L'analyse du modèle de la digestion anaérobie sans inhibition

On suppose ici que la fonction de croissance g_V ne dépend pas de H, que g_H ne dépend pas de A et que g_A est une fonction croissante en A. On pose donc $g_V(V) = g_V(V,0)$ et $g_H(H) = g_H(H,0)$.
Le modèle avec hydrolyse enzymatique et sans inhibition qui considère toutes les étapes de la D.A. est le suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dX_0}{dt} &= D(X_{0in} - X_0) - r_0 \\ \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S) X_S + k_0 r_0 \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D) X_S \\ \dfrac{dV}{dt} &= -DV + \gamma_{sv} g_S(S) X_S - \frac{1}{c_v} g_V(V) X_V \\ \dfrac{dX_V}{dt} &= (g_V(V) - D) X_V \\ \dfrac{dA}{dt} &= -DA + \gamma_{sa} g_S(S) X_S + \gamma_{va} g_V(V) X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A) X_A \\ \dfrac{dX_A}{dt} &= (g_A(A) - D) X_A \\ \dfrac{dH}{dt} &= -DH + \gamma_{sh} g_S(S) X_S + \gamma_{vh} g_V(V) X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H) X_H \\ \dfrac{dX_H}{dt} &= (g_H(H) - D) X_H. \end{cases} \tag{2.1}$$

avec $r_0 = k_{hyd} X_0$. On suppose que les fonctions de croissance $g_S(.)$, $g_A(.)$, $g_H(.,.)$ et $g_V(.,.)$ sont de classe $\mathcal{C}^1$ et vérifient :

(H1) $\forall\ S > 0$, $g_S(0) = 0$ et $\dfrac{dg_S}{dS}(S) > 0$.

(H2) $\forall\ V > 0$, $g_V(0) = 0$ et $\dfrac{dg_V}{dV}(V) > 0$.

(H3) $\forall\ A > 0$, $g_A(0) = 0$ et $\dfrac{dg_A}{dA}(A) > 0$.

(H4) $\forall\ H > 0$, $g_H(0) = 0$ et $\dfrac{dg_H}{dH}(H) > 0$.

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

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

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

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

Les solutions du système (2.1) vérifient la proposition suivante :

Proposition 2.1.1. *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (2.1) restent positives et bornées, pour tout $t \geq 0$.*

Preuve :

Pour toute condition initiale $X_0(0) \geqslant 0$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $X_0(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dX_0}{dt}(t_0) = DX_0^{in} > 0$. Alors, $X_0(t) > 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $X_0(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, alors $X_0(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
D'autre part, pour toutes conditions initiales $X_i(t) \geqslant 0$ pour $i = S, V, A, H$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $X_i(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dX_i}{dt}(t_0) = 0$. Par suite, $X_i(t)$ est nul à partir de t_0, donc $X_i(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.

Pour toute condition initiale $S(0) \geqslant 0$, s'il existe $t_0 > 0$ tel que $S(t_0) = 0$, on a $\frac{dS}{dt}(t_0) = DS^{in} + k_0 k_{hyd} X_0(t_0) > 0$. Alors, $S(t) \geqslant 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $S_1(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, par suite $S(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
D'autre part, pour toute condition initiale $V(t) \geqslant 0$, s'il existe $t_0 > 0$ tel que $V(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dV}{dt}(t_0) = \gamma_{sv} g_S(S) X_S(t_0)$. Par suite, d'après (**H1**), $V(t) \geqslant 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $V(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $V(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
De même, pour toute condition initiale $A(t) \geqslant 0$, s'il existe $t_0 > 0$ tel que $A(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dA}{dt}(t_0) = \gamma_{sa} g_S(S) X_S(t_0) + \gamma_{va} g_V(V) X_V(t_0)$. Par suite, d'après (**H1**) et (**H2**), $A(t) \geqslant 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $A(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $A(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
Finalement, pour toute condition initiale $H(t) \geqslant 0$, s'il existe $t_0 > 0$ tel que $H(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dH}{dt}(t_0) = \gamma_{sh} g_S(S) X_S(t_0) + \gamma_{vh} g_V(V) X_V(t_0)$. Par suite, d'après (**H1**) et (**H2**), $H(t) \geqslant 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $H(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $H(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
Ceci prouve la positivité des solutions de (2.1).

Pour démontrer que toutes les solutions de (2.1) sont bornées, on pose

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

Donc,

$$\frac{dZ}{dt} = k_0 D(X_{0in} - X_0) + D(S_{in} - S) - \frac{D}{c_s} X_S - DV - \frac{D}{c_v} X_V + \gamma_{sv} D X_S - DA - \frac{D}{c_a} X_A$$

$$+\gamma_{v_a} DX_V + \gamma_{s_a} DX_S - DH - \frac{D}{c_h} X_H + \gamma_{v_h} DX_V + \gamma_{s_h} DX_S.$$

On déduit que, $\frac{dZ}{dt} = D(S_{in}^+ - Z)$, avec $S_{in}^+ = (k_0 X_{0in} + S_{in})$.
Maintenant, on pose

$$V = D(Z - S_{in}^+),$$

alors, $\frac{dV}{dt} = -DV$. En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient $V(t) = V(0)e^{-Dt}$, pour tout $t \geqslant 0$. Par conséquent,

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

On déduit que

$$Z(t) = k_0 X_{0in} + S_{in} + (Z(0) - (k_0 X_{0in} + S_{in}))e^{-Dt}, \ \ pour \ \ tout \ \ t \geqslant 0.$$

Finalement, on obtient :

$$Z(t) \leqslant max(Z(0), k_0 X_{0in} + S_{in}), \ \ pour \ \ tout \ \ t \geqslant 0.$$

Comme $Z = k_0 X_0 + S + (\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh})X_S + V + (\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh})X_V + A + \frac{1}{c_a} X_A + H + \frac{1}{c_h} X_H$. D'après la remarque précédente, on a $\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh} > 0$ et $\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh} > 0$. Par suite, on peut conclure que les solutions de (2.1) sont bornées, pour tout $t \geqslant 0$.

□

2.1.1 Analyse des équilibres

La première équation du modèle (2.1) peut être découplée du reste du système. En effet, l'évolution de la variable X_0 est indépendante de l'évolution des autres variables. L'étude de la première équation du modèle (2.1) montre qu'à l'équilibre, X_0 converge globalement vers $X_0^* = \frac{D}{D+k_{hyd}} X_{0in} > 0$.

De même, l'évolution du couple (S, X_S) est indépendante de l'évolution des variables V, A et H. A l'équilibre de X_0, la deuxième et la troisième équation de (2.1) peuvent être découplées des équations suivantes, elles se réduisent aux équations d'un chémostat simple. On peut en déduire que si $S_{in}^* = S_{in} + \frac{k_0 k_{hyd}}{D} X_0^* < \lambda_S$ alors $(S_{in}^*, 0)$ est le seul équilibre dans $[0, +\infty[\times[0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable. Si $S_{in}^* > \lambda_S$ alors l'équilibre (λ_S, X_S^*) existe dans $]0, +\infty[\times]0, +\infty[$. Il est globalement asymptotiquement stable et l'équilibre $(S_{in}^*, 0)$ est instable, voir ([28], Chap. 1, Sect. 4).

Le système (2.1) possède neuf équilibres donnés dans la Proposition 2.1.2.

Proposition 2.1.2. *Sous les hypothèses (**H1**) - (**H4**), le système (2.1) possède neuf points d'équilibre qui sont donnés par :*

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

TABLE 2.1 – Les équilibres du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas $r_0 = k_{hyd}X_0$.

avec

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

□

En ajoutant l'étape d'hydrolyse enzymatique dans le modèle étudié dans [34], une nouvelle composante X_0^* apparaît dans les composantes de chaque équilibre et le substrat à l'entrée S_{in} devient plus grand $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}})X_{0in} + S_{in}$. Ainsi, la concentration des bactéries acidogènes X_S^* augmente quand S_{in} augmente. De même, pour les bactéries X_V, X_A et X_H et les concentrations de V, A et H. La condition de persistance de X_S pour le modèle sans hydrolyse est $S_{in} > \lambda_S$ et pour le modèle avec hydrolyse est $S_{in}^* > \lambda_S$, avec $S_{in}^* = (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}})X_{0in} + S_{in} > S_{in}$. X_S se trouve donc favorisé par l'ajout du terme d'hydrolyse, puisque recevant davantage de substrat.

Pour déduire un résultat de stabilité globale des équilibres du système (2.1), on utilise la même technique que [34]. Ce résultat est basé sur le lemme suivant, voir Lemme 3.1 de [34] :

Lemme 2.1.1. *Soir $F : \mathbb{R}^m \longrightarrow \mathbb{R}^m$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$. On suppose que le système*

$$\frac{dY}{dt} = F(Y)$$

possède un équilibre globalement asymptotiquement stable Y^*. Soit $g : [0, +\infty[\longrightarrow [0, +\infty[$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$, croissante telle que $g(0) = 0$. Pour $D > 0$ et $c > 0$ fixées, soit λ la solution de l'équation $g(S) = D$ et soit $f : \mathbb{R}^m \longrightarrow [0, +\infty[$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$. On considère le système :

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

avec $S(0) > 0$ *et* $X(0) > 0$. *On a alors le résultat suivant :*

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

□

Pour les détails de la preuve du Lemme 2.1.1, voir preuve du Lemme 3.1 de [34]. On peut donc déduire un résultat de stabilité globale des équilibres du système (2.1). Les conditions d'existence et de stabilité globale des équilibres du système (2.1) sont résumées dans la proposition suivante :

Proposition 2.1.3. *Sous les hypothèses (***H1***) - (***H4***), les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (2.1) sont données par :*

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

TABLE 2.2 – Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (2.1), dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$.

□

2.1.2 Diagrammes opératoires

Les diagrammes opératoires décrivent, dans le plan, les régions de stabilité des équilibres selon les paramètres de contrôle D, S_{in} et X_{0in}. Dans un premier temps, X_{0in} est fixé et le comportement du système (2.1) est décrit dans le plan (D, S_{in}). Ensuite, nous fixons la valeur de S_{in} et nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}).

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

Pour illustrer nos résultats, nous définissons les fonctions F, K_H, K_A et K_V par :

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

et nous nous plaçons dans le cas où :

$$g_V(V^{(0)}) < g_A(\overline{A}) < g_H(\overline{H}) < g_A(A^{(0)}) < g_H(H^{(0)}) < g_S(S_{in}^*). \tag{2.2}$$

Ces conditions sont vérifiées par le jeu de paramètres choisi dans [34], voir le tableau A1. Dans ce cas et en utilisant la proposition 2.1.3, on a le résultat suivant :

Proposition 2.1.4. *Le plan (D, S_{in}) est divisé en cinq régions décrites dans le tableau 2.3 :*

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

TABLE 2.3 – Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$, selon (D, S_{in})

Preuve

On déduit le résultat en utilisant la Proposition 2.1.3, l'inégalité (2.2) et les inégalités suivantes

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

— $S_{in} < F(D)+K_H(D)$ est équivalent à $H^{(0)} < \lambda_H$. Or $H^{(0)} < \lambda_H$ est équivalent à $g_H(H^{(0)}) < D$. D'après (2.2), on obtient $g_V(V^{(0)}) < g_A(A^{(0)}) < D$, ce qui donne $A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$.
— $S_{in} < F(D)+K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} < \lambda_A$. Or $A^{(0)} < \lambda_A$ est équivalent à $g_A(A^{(0)}) < D$. D'après (2.2), on obtient $g_V(V^{(0)}) < D$, ce qui donne $V^{(0)} < \lambda_V$.
— $S_{in} > F(D)+K_A(D)$ est équivalent à $A^{(0)} > \lambda_A$. Or $A^{(0)} > \lambda_A$ est équivalent à $g_A(A^{(0)}) > D$. D'après (2.2), on obtient $g_H(H^{(0)}) > D$, ce qui donne $H^{(0)} > \lambda_H$.
— $S_{in} < F(D)+K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} < \lambda_V$.
— $S_{in} > F(D)+K_V(D)$ est équivalent à $V^{(0)} > \lambda_V$. Or $V^{(0)} < \lambda_V$ est équivalent à $g_V(V^{(0)}) > D$. D'après (2.2), on obtient $D < g_A(\bar{A}) < g_H(\bar{H})$. Or $D < g_A(\bar{A})$ est équivalent à $\lambda_A < \bar{A}$ et $D < g_H(\bar{H})$ est équivalent à $\lambda_H < \bar{H}$.

□

Dans ce qui suit, 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, en prenant des fonctions de croissance de type Monod :

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

Les valeurs des paramètres m_l et k_l, $l = S, V, A, H$, sont celles du tableau A1 de [34]. Ces fonctions vérifient les hypothèses (**H1**) − (**H4**). Pour $l = S, V, A$ et H, les solutions respectives λ_l des équations $g_l(\lambda_l) = D$ sont données par :

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

Elles sont définies pour $0 < D < min(m_s, m_v, m_a, m_h)$. Les Figures 2.1, 2.2 et 2.3 représente les diagrammes opératoires, dans le plan (D, S_{in}), pour $X_{0in} = 0$, $X_{0in} = 1$ et $X_{0in} = 10$, respectivement.
Pour $X_{0in} = 0$, on obtient le même diagramme opératoire de [34] (voir Figure 4 de [34]), puisque dans ce cas, $X_0^* = 0$ et $S_{in}^* = S_{in} = S^{(0)}$.

En augmentant la valeur du substrat solide X_{0in}, on peut remarquer que les régions de stabilité s'élargissent de plus en plus. Par suite, en ajoutant l'étape d'hydrolyse, les régions de stabilité des équilibres dans le plan $(D,\ S_{in})$ augmentent de taille en fonction de la concentration du substrat solide à l'entrée. D'après la Figure 2.3, quand la concentration du substrat solide X_{0in} devient importante et que le taux de dilution D est faible alors pour n'importe quelle valeur de substrat soluble S_{in}, le système converge vers l'équilibre de coexistence E^*. Par contre, si le taux de dilution D est important, le système converge vers l'équilibre de lessivage E_l.
Les équilibres E_A, E_V, E_{VH} et E_{VA} sont instables dans ce cas.
La région de stabilité R_5 de l'équilibre de coexistence E^* est la région la plus intéressante pour les biologistes. Le diagramme opératoire, pour un substrat solide X_{0in}

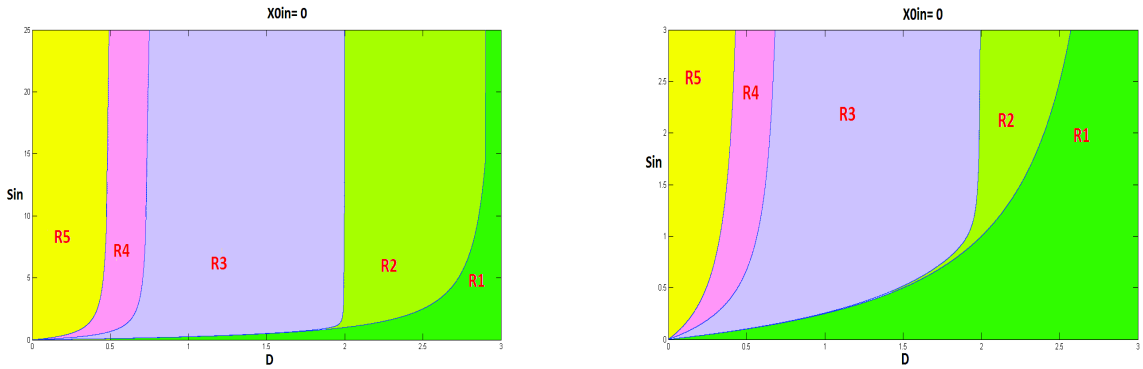

FIGURE 2.1 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

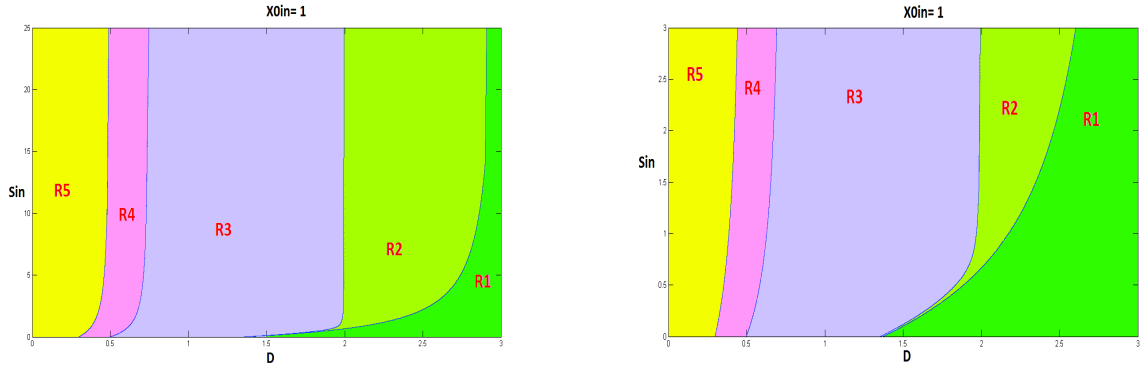

FIGURE 2.2 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

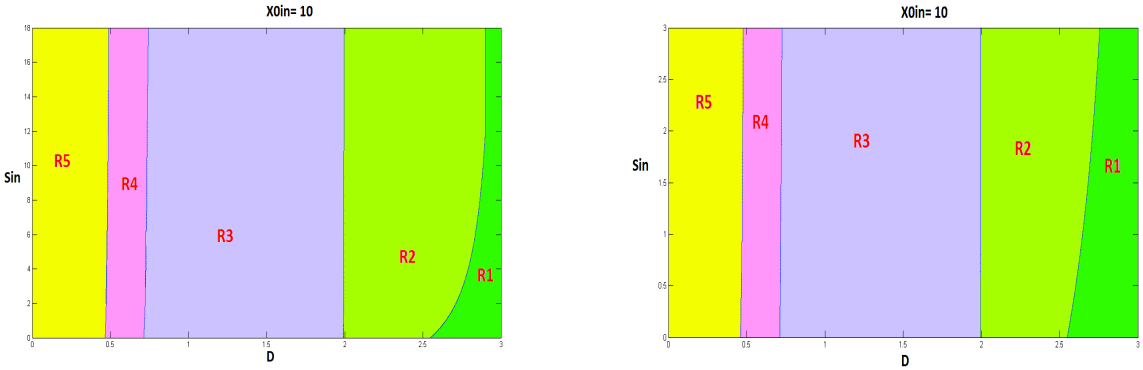

FIGURE 2.3 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

choisi, peut aider les biologistes à fixer le taux de dilution D et le substrat soluble à l'entrée S_{in} de telle manière que le réacteur, en régime stationnaire, converge vers la coexistence bactérienne, afin de faciliter l'optimisation du taux de biogaz produit.

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

Nous fixons, à présent, S_{in} et nous traçons les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}). Pour cela, nous définissons les fonctions :

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

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

Dans ce cas et en utilisant la proposition 2.1.3, on peut montrer le résultat suivant :

Proposition 2.1.5. *Le plan (D, X_{0in}) est divisé en cinq régions décrites dans le tableau 2.4 :*

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

TABLE 2.4 – Existence et stabilité des équilibres du système (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$, selon (D, X_{0in}).

Preuve

On déduit le résultat, en utilisant la Proposition 2.1.3, l'inégalité (2.2) et les inégalités suivantes

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

□

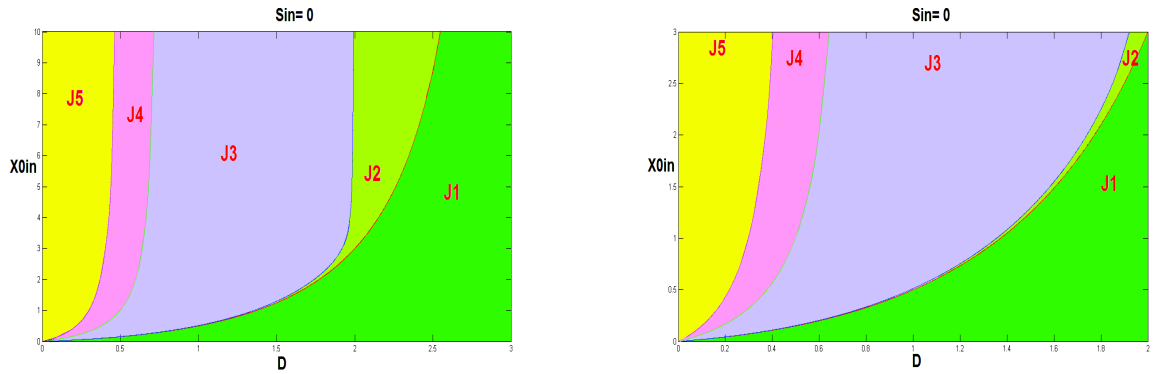

FIGURE 2.4 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

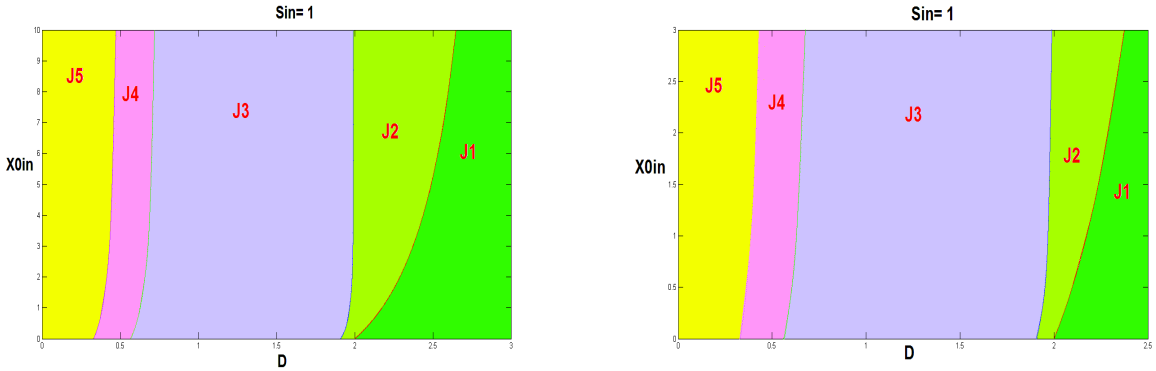

FIGURE 2.5 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

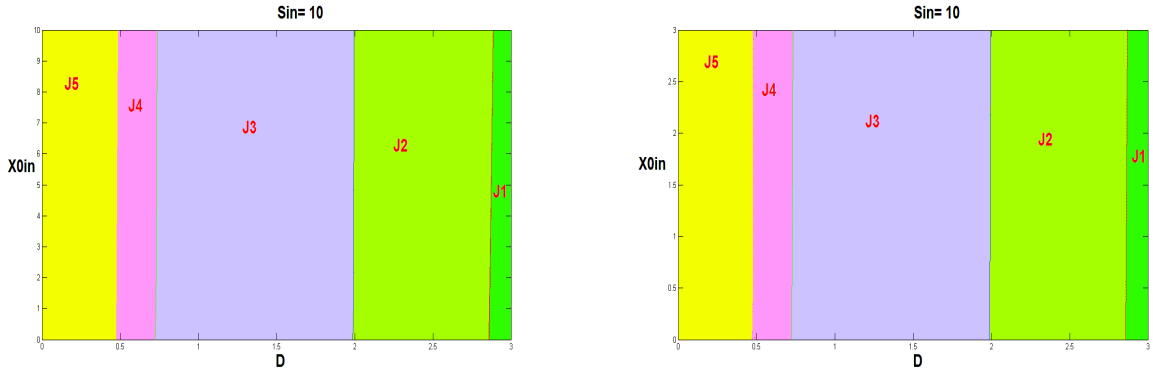

FIGURE 2.6 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

Dans la suite, nous traçons le diagramme opératoire dans le plan (D, X_{0in}) pour différentes valeurs de S_{in}. Les Figures 2.4, 2.5 et 2.6 présentent les diagrammes opératoires dans le plan (D, X_{0in}) pour $S_{in} = 0$, $S_{in} = 1$ et $S_{in} = 10$, respectivement.

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.

2.2 L'analyse du modèle de la digestion anaérobie avec inhibition

A présent, on tient compte de l'inhibition de la croissance des bactéries acétogènes par un excès d'hydrogène dans le système et de celle des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes et acétoclastes par l'acétate. Cela se traduit, respectivement, par les hypothèses (**H5**), (**H6**) et (**H7**). De plus, on suppose que les fonctions $g_V(.,.)$ et $g_H(.,.)$ sont de classe $\mathcal{C}^1$ sur $\mathbb{R}^2_+$.

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

(H6) $\forall\ A > 0$, $g_A(0) = 0$, $\lim\limits_{A \longrightarrow +\infty} g_A(A) = 0$, $\exists\ A_{max} > 0 \ / \ \dfrac{dg_A}{dA}(A) > 0$ pour $0 < A < A_{max}$ et $\dfrac{dg_A}{dA}(A) < 0$ pour $A > A_{max}$.

(H7) $\forall\ H \geqslant 0$ et $A \geqslant 0$, $g_H(0,A) = 0$, $g_H(H,0) > 0$, $\dfrac{\partial g_H}{\partial H}(H,A) > 0$, $\dfrac{\partial g_H}{\partial A}(H,A) < 0$, $\lim\limits_{H \longrightarrow +\infty} g_H(H,A) = 0$.

Le modèle avec inhibition et hydrolyse enzymatique s'écrit :

$$\begin{cases} \dfrac{dX_0}{dt} &= D(X_{0in} - X_0) - k_{hyd}X_0 \\ \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s}g_S(S)X_S + k_{hyd}X_0 \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D)X_S \\ \dfrac{dV}{dt} &= -DV + \gamma_{sv}g_S(S)X_S - \frac{1}{c_v}g_V(V,H)X_V \\ \dfrac{dX_V}{dt} &= (g_V(V,H) - D)X_V \\ \dfrac{dA}{dt} &= -DA + \gamma_{sa}g_S(S)X_S + \gamma_{va}g_V(V,H)X_V - \frac{1}{c_a}g_A(A)X_A \\ \dfrac{dX_A}{dt} &= (g_A(A) - D)X_A \\ \dfrac{dH}{dt} &= -DH + \gamma_{sh}g_S(S)X_S + \gamma_{vh}g_V(V,H)X_V - \frac{1}{c_h}g_H(H,A)X_H \\ \dfrac{dX_H}{dt} &= (g_H(H,A) - D)X_H. \end{cases} \tag{2.3}$$

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

2.2.1 Analyse des équilibres

Comme dans la section 2.1, les trois premières équations du modèle (2.3) peuvent être découplées du reste du système. A l'équilibre, si $X_S = 0$ alors $V = A = H = 0$. Par suite, $X_V = X_A = X_H = 0$, $S = S_{in}^* := (\frac{k_0 k_{hyd}}{D+k_{hyd}})X_{0in} + S_{in}$ et $X_0 = X_0^* := (\frac{D}{D+k_{hyd}})X_{0in}$.
Mais, si $X_S > 0$ alors $X_0 = X_0^*$, $S = S^* := \lambda_S$ et $X_S = X_S^* := c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$. En remplaçant les variables X_0, S et X_S par leurs valeurs à l'équilibre dans les six dernières équations du système (2.3), on se ramène à l'étude du système (2.4) :

$$\begin{cases} \dfrac{dV}{dt} &= D(V^{(0)} - V) - \frac{1}{c_v} g_V(V,H) X_V \\ \dfrac{dX_V}{dt} &= (g_V(V,H) - D) X_V \\ \dfrac{dA}{dt} &= D(A^{(0)} - A) + \gamma_{va} g_V(V,H) X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A) X_A \\ \dfrac{dX_A}{dt} &= (g_A(A) - D) X_A \\ \dfrac{dH}{dt} &= D(H^{(0)} - H) + \gamma_{vh} g_V(V,H) X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H,A) X_H \\ \dfrac{dX_H}{dt} &= (g_H(H,A) - D) X_H. \end{cases} \tag{2.4}$$

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

On montre facilement que pour toute condition initiale positive, les solutions du système (2.4) sont positivement bornées, pour tout t positif.

Le sous-modèle (2.4) n'est autre que le système (9) de [34]. Il admet donc douze points d'équilibre dont deux équilibres strictement positifs, notés E_{11} et E_{12}, voir Tableau 2.5. (où on a noté $E_1 = \varepsilon_0, E_2 = \varepsilon_H, E_3 = \varepsilon_A^1, E_4 = \varepsilon_A^2, E_5 = \varepsilon_{AH}^1, E_6 = \varepsilon_{AH}^2, E_7 = \varepsilon_V, E_8 = \varepsilon_{VH}, E_9 = \varepsilon_{VA}^1, E_{10} = \varepsilon_{VA}^2, E_{11} = \varepsilon_*^1$ et $E_{12} = \varepsilon_*^2$).

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

TABLE 2.5 – Les équilibres du modèle (2.4)

avec

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

Les conditions d'existence ainsi que les conditions de stabilité locale (qui sont obtenues par le signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne et le critère de Routh-Hurwitz, voir section 4.1 de [34],) sont données par le Tableau 2.6 et le Tableau 2.7 :

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

TABLE 2.6 – Conditions d'existence des équilibres du modèle (2.4)

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

TABLE 2.7 – Conditions de stabilité locale des équilibres du modèle (2.4).

2.2.2 Diagrammes opératoires

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

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

m_v, m_h et k_v, k_h sont, respectivement, les taux de croissance maximale et les constantes de demi-saturation, μ_h et μ_a sont des facteurs d'inhibition. Ces fonctions de croissance,utilisées par les biologistes, vérifient les hypothèses (**H5**) et (**H7**).

La fonction de croissance g_A est choisie de type Haldane :

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

k_I est le coefficient d'inhibition de la croissance des bactéries méthanogènes acétoclastes X_A par l'acétate. Lorsque la valeur de k_I est très grande, la fonction de croissance microbienne $g_A(.)$ de type Haldane se comporte comme une fonction de type Monod. Cette fonction de croissance biologique $g_A(.)$ vérifie l'hypothèse (**H6**). Pour le choix des fonctions de croissance et des valeurs des paramètres, on utilise le Tableau A1 de [34].

La fonction de croissance microbienne $g_V(\cdot, \cdot)$ est croissante en V et décroissante en H, voir Figure 2.7. La décroissance de la fonction de croissance microbienne $g_V(\cdot, \cdot)$ devient plus rapide en augmentant la valeur de μ_h, avec μ_h le facteur d'inhibition par l'hydrogène de la croissance des biomasses acétogènes X_V. De même, la fonction de croissance microbienne $g_H(\cdot, \cdot)$ est croissante en H et décroissante en A, voir Figure 2.8. La décroissance de la fonction de croissance microbienne $g_H(H, A)$ devient plus rapide en augmentant la valeur de μ_a, avec μ_a est le facteur d'inhibition par l'acétate A de la croissance des biomasses méthanogènes hydrogénotrophes X_H.

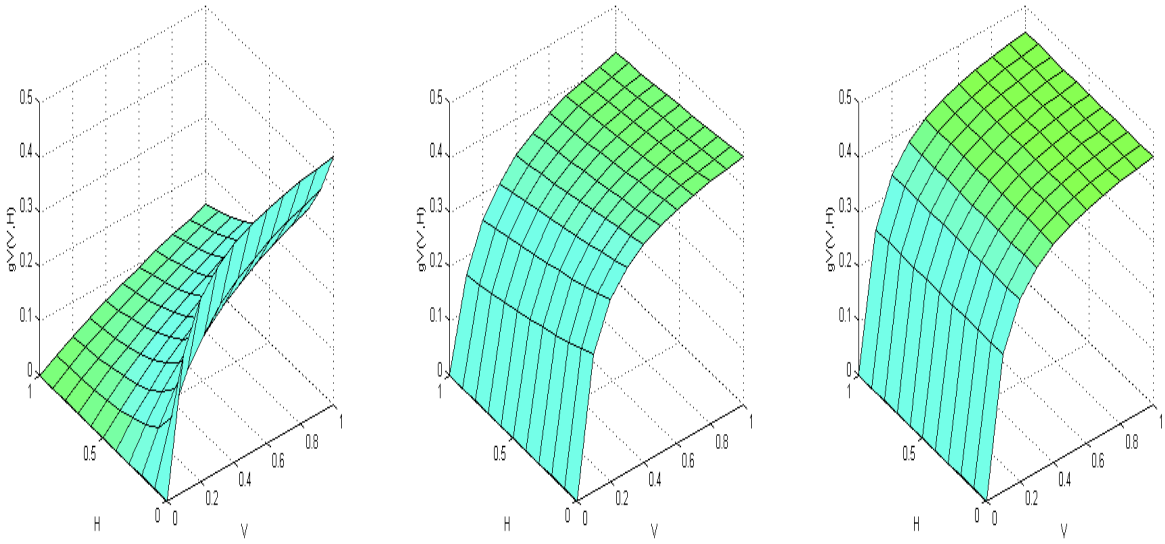

FIGURE 2.7 – La fonction de croissance avec inhibition $g_V(\cdot,\cdot)$, pour $\mu_h = 2.5$ à gauche, $\mu_h = 0.1$ au milieu et $\mu_h = 0$ à droite

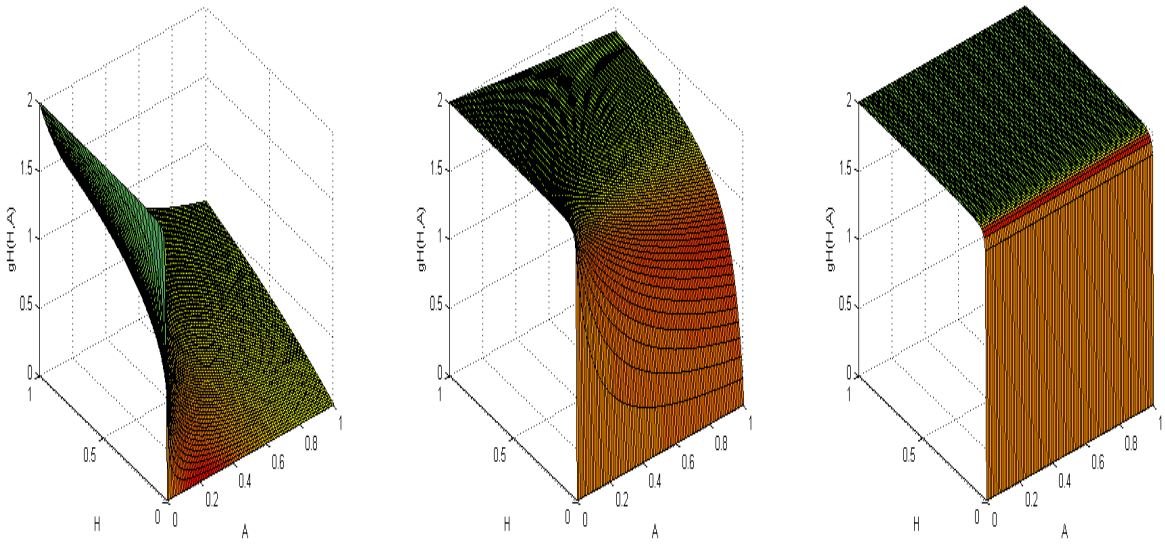

FIGURE 2.8 – La fonction de croissance avec inhibition $g_H(\cdot,\cdot)$, pour $\mu_a = 2.5$ à gauche, $\mu_a = 0.1$ au milieu et $\mu_a = 0$ à droite

La fonction de croissance g_S est choisie de type Monod et est donnée par :

$$g_S(S) = \frac{m_s S}{k_s + S},$$

voir Figure 2.9 à gauche. La fonction de croissance g_A est choisie de type Haldane et est donnée par :

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

voir Figures 2.9 à droite et 2.10. m_s, m_a et k_s, k_a sont, respectivement, les taux de croissance maximale et les constantes de demi-saturation.

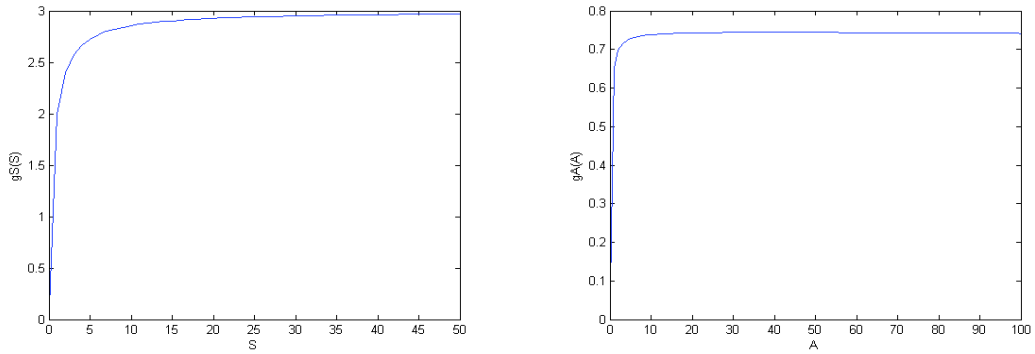

FIGURE 2.9 – La fonction de croissance g_S à gauche et la fonction de croissance avec inhibition g_A pour $k_I = 10000$ à droite

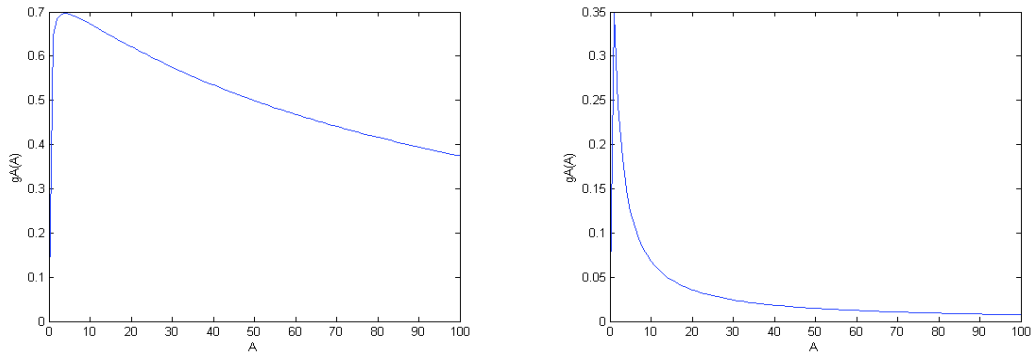

FIGURE 2.10 – La fonction de croissance avec inhibition g_A, pour $k_I = 100$ à gauche et $k_I = 1$ à droite

Les valeurs des paramètres biologiques utilisés sont celles du Tableau A1. de [34]. Les Figures 2.11, 2.12 et 2.13 présentent les diagrammes opératoires du système (2.3) avec inhibition, pour des valeurs de la matière organique à l'entrée $X_{0in} = 1$ et $X_{0in} = 10$.

Notons qu'on ne peut déterminer, dans ce cas, l'expression analytique des courbes délimitant les régions de stabilité des équilibres puisque les seuils de rentabilité sont les zéros de fonctions implicites et ne peuvent être déterminés explicitement. Les diagrammes sont donc obtenus par simulation du système pour plusieurs conditions initiales et les régions de stabilité sont dessinées point par point.

Pour les valeurs des paramètres de [34], les équilibres E_3, E_7 et E_9 sont instables.

Pour la valeur de la concentration de $X_{0in} = 0$, on retrouve les diagrammes opératoires de [34], voir Figures 5-8 de [34]. Dans la figure 2.12, on prend $X_{0in} = 10$ et on suppose que les facteurs d'inhibition μ_a et μ_h sont nuls et que k_I prend une très grande valeur ($k_I = 100$). On voit alors que les régions de stabilité pour de petites valeurs de S_{in} ont la même allure que celles trouvées pour le modèle sans inhibition. L'inhibition dans ce cas n'a pas d'effet sur le système. Par contre, pour des valeurs de S_{in} entre 0 et 150, une nouvelle région de stabilité apparaît, celle de l'équilibre de l'extinction des bactéries méthanogènes acétoclastes E_8. Il y a aussi apparition de régions de bistabilité : une première région où l'équilibre de E_8 et l'équilibre de coexistence E_{11} sont stables (la région en bleu-ciel) et une seconde région où l'équilibre E_5 (extinction des bactéries acétogènes) et E_2 (extinction des bactéries méthanogènes acétoclastes et des bactéries acétogènes) sont stables, (la région en mauve), voir Figure 2.11 et Figure 2.12 à droite.
Dans la figure 2.13, le facteur k_I est petit et les facteurs d'inhibition sont non nuls ($\mu_a = \mu_h = 1$). Il y a apparition d'une autre région de bistabilité, où E_{11} et E_2 sont stables (la région en gris).
En augmentant, la valeur de la matière organique sous forme particulaire, X_{0in}, de 1 à 10 la région de stabilité de l'équilibre E_5 (la région en rose) et la région de bistabilité de E_5 et de E_2 (la région en mauve) disparaissent. Par contre, la région de stabilité de l'équilibre de coexistence E_{11} (la région en noir) et la région de bistabilité de E_{11} et de E_2 (la région en gris) augmentent de taille, voir Figure 2.13 à droite.
En augmentant la valeur de la concentration X_{0in}, on remarque que les régions de stabilité, dans le plan (D, S_{in}), translatent vers le bas et que la taille de certaines régions augmentent tandis que d'autres disparaissent. Chaque région correspond soit à un seul équilibre stable soit à un cas de bistabilité.

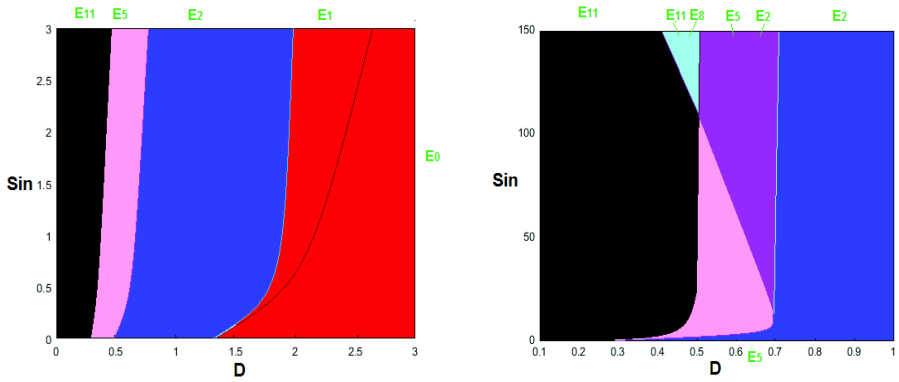

FIGURE 2.11 – Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 1$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$

Cette étude montre que l'inhibition a un impact sur la stabilité des équilibres et qu'en ajoutant l'étape d'hydrolyse, les régions de stabilité changent de taille avec apparition de nouvelles régions de stabilité et de bistabilité. Pour maintenir un réacteur en bon fonctionnement (pas de lessivage de biomasses), il faut choisir X_{0in}, S_{in} et D dans la région de stabilité de l'équilibre de coexistence E_{11} et non pas dans les régions de bistabilité.

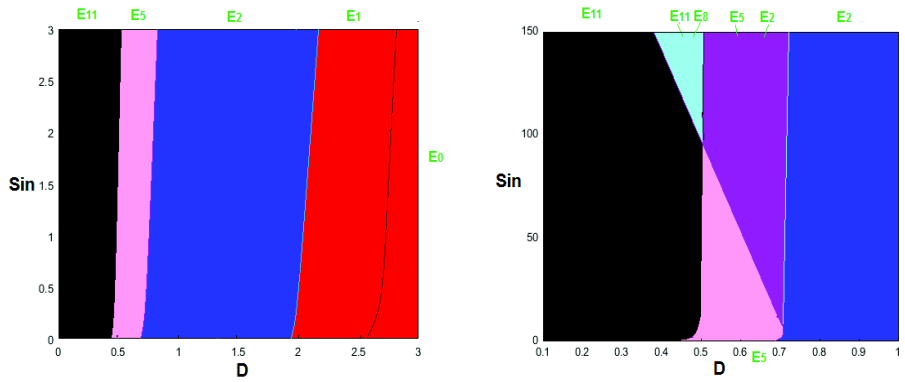

FIGURE 2.12 – Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 10$, avec $\mu_a = \mu_h = 0$ et $k_I = 100$

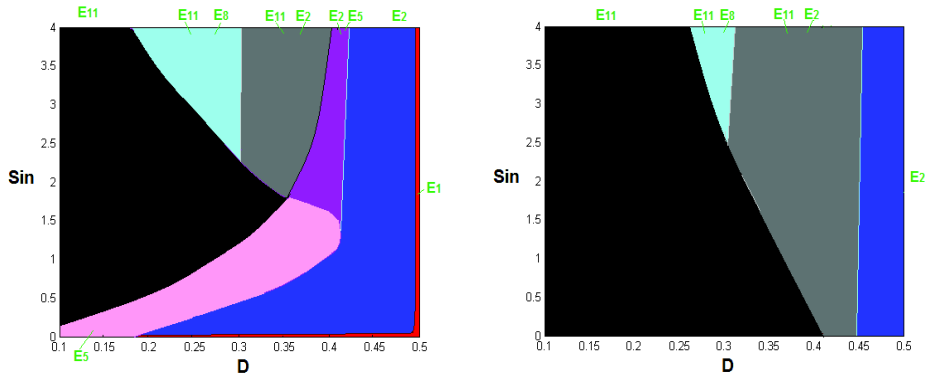

FIGURE 2.13 – Diagramme opératoire du système (2.3) pour $X_{0in} = 1$ à gauche et $X_{0in} = 10$ à droite, avec $\mu_a = \mu_h = k_I = 1$

2.3 Le taux de biogaz produit pour les modèles avec hydrolyse sans compartiment microbien hydrolytique

A partir de l'analyse des équilibres du modèle, nous déterminons le taux du méthane et de l'hydrogène produits en chaque équilibre et nous identifions la voie qui donne une production maximale. L'étude est faite, dans la section 2.3.1, pour le modèle sans inhibition. Nous déterminons le taux de biogaz du modèle avec inhibition dans la section 2.3.2.

2.3.1 Le taux de biogaz produit pour le modèle sans inhibition

2.3.1.1 Taux de méthane produit

Le schéma réactionnel du modèle complet de la digestion anaérobie (en ajoutant l'étape d'hydrolyse) montre que le méthane (CH_4) provient, d'une part, de l'acide acétique (A) provenant lui-même du substrat soluble (S) ou de l'AGV (V) et qu'il provient, d'autre part, de l'hydrogène (H) et du dioxyde de carbone (CO_2), provenant du substrat soluble ou de l'AGV. Le taux de méthane produit est donné par la formule suivante :

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

avec $\alpha_1 = \frac{1-c_a}{c_a}$ et $\alpha_2 = \frac{1-c_h}{c_h}$ et où les transferts gaz-liquide sont supposés être beaucoup plus rapides que les autres phénomènes.

Remarquons que d'après le schéma réactionnel de la Figure 1.4, le méthane CH_4 est produit par les bactéries acétogènes X_A ou par les bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H. Pour avoir un maximum de méthane produit, il faut choisir $X_A \neq 0$ et $X_H \neq 0$. Les équilibres où les concentrations des biomasses X_A et X_H sont non nulles sont E_* et E_{AH}. Donc, le taux de méthane produit peut être maximal soit à l'équilibre E_{AH} ou à l'équilibre positif E_*.
On peut vérifier ce résultat en calculant le taux de méthane produit, pour chaque équilibre, voir Tableau 2.8. On rappelle que $\overline{A} = A^{(0)} + \gamma_{va}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$ et $\overline{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} -$

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

TABLE 2.8 – Taux de méthane produit en chaque équilibre du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd}X_0$.

λ_V).

Rappelons aussi que E_H existe si $H^{(0)} > \lambda_H$ et que E_A existe si $A^{(0)} > \lambda_A$. Sous ces deux conditions, E_{AH} existe et le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_{AH} est plus grand que celui à l'équilibre E_A et à l'équilibre E_H.
De même, E_{VH} existe si $\overline{H} > \lambda_H$ et $V^{(0)} > \lambda_V$ et E_{VA} existe si $\overline{A} > \lambda_A$ et $V^{(0)} > \lambda_V$. On déduit que, si E_* existe alors le taux de méthane Q_{CH_4} à l'équilibre E_* est plus grand que celui à l'équilibre E_{VA} et à l'équilibre E_{VH}. Donc, le taux de méthane produit est maximal soit à l'équilibre E_{AH} ou à l'équilibre positif E_*.

Si $V^{(0)} > \lambda_V$, alors $\overline{A} > A^{(0)}$ et $\overline{H} > H^{(0)}$. Dans ce cas, E_* existe et est stable et le taux de méthane produit, pour le modèle sans inhibition (2.1), est maximal pour l'équilibre E_*. Dans ce cas, toutes les biomasses coexistent et le flux de méthane est donné dans la figure 2.14.

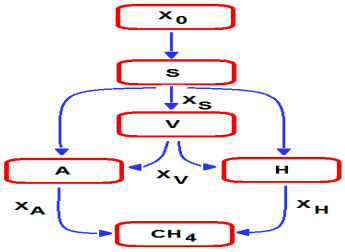

FIGURE 2.14 – Le flux de méthane dans le cas $V^{(0)} > \lambda_V$

Maintenant, si $V^{(0)} < \lambda_V$ alors $\overline{A} < A^{(0)}$ et $\overline{H} < H^{(0)}$. Dans ce cas, E_{AH} existe et est stable et le taux de méthane produit, pour le modèle sans inhibition (2.1), est maximal à l'équilibre E_{AH}. Dans ce cas, les biomasses X_S, X_A et X_H coexistent mais $X_V = 0$ et le flux de méthane est donné dans la figure 2.15.

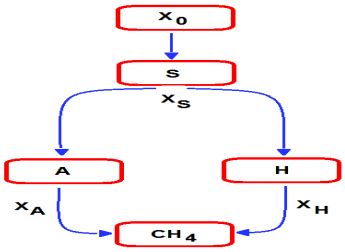

FIGURE 2.15 – Le flux de méthane dans le cas $V^{(0)} < \lambda_V$

On représente, dans les Figures 2.16 et 2.17, le taux maximal du méthane produit en fonction de la dilution D. On varie le substrat sous forme particulaire X_{0in} et le substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière à maintenir la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante. Les valeurs des paramètres sont celles du Tableau A1. de [34].
Pour $l = S, V, A$ et H, on prend les fonctions de croissance g_l sous la forme $g_l(l) = \frac{m_l l}{k_l + l}$, λ_l est donc la solution de l'équation $g_l(\lambda_l) = D$. On a donc :

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

avec $0 < D < min(m_s, m_v, m_a, m_h)$.

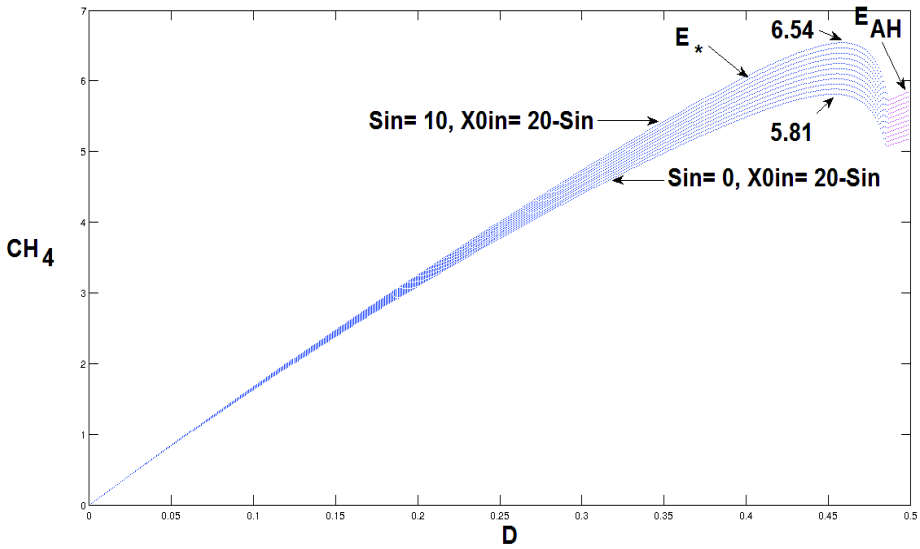

FIGURE 2.16 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in}.

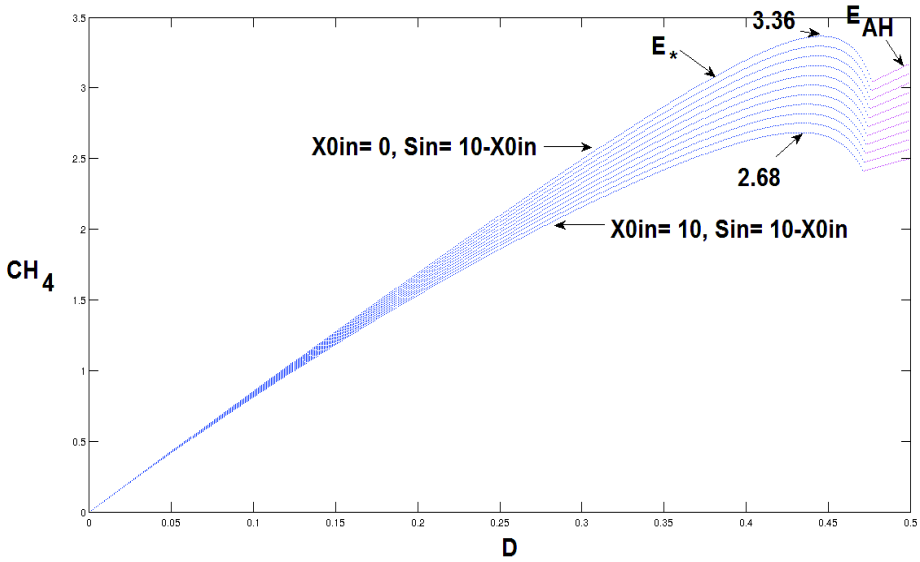

FIGURE 2.17 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$: Les courbes bleues représentent les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} > \lambda_V$ et les courbes roses les taux de méthane dans le cas où $V^{(0)} < \lambda_V$, selon les valeurs de X_{0in} et de S_{in}.

Dans la mesure où il existe un rendement de conversion du substrat solide en substrat soluble, selon que la matière organique se trouve sous l'une ou l'autre forme, la production de méthane diffère. Les Figures 2.16 et 2.17 montrent que pour une même valeur de $S_{in} + X_{0in}$, 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 à l'entrée.
Remarque : Si les valeurs des concentrations à l'entrée S_{in} et X_{0in} sont plus élevées alors la courbe du biogaz en fonction de D garde la même concavité et le maximum s'approche de $D = min(m_s, m_v, m_a, m_h)$. Mais, si ces concentrations sont assez faibles alors le maximum s'approche de $D = 0$. Voir Figure 2.18.

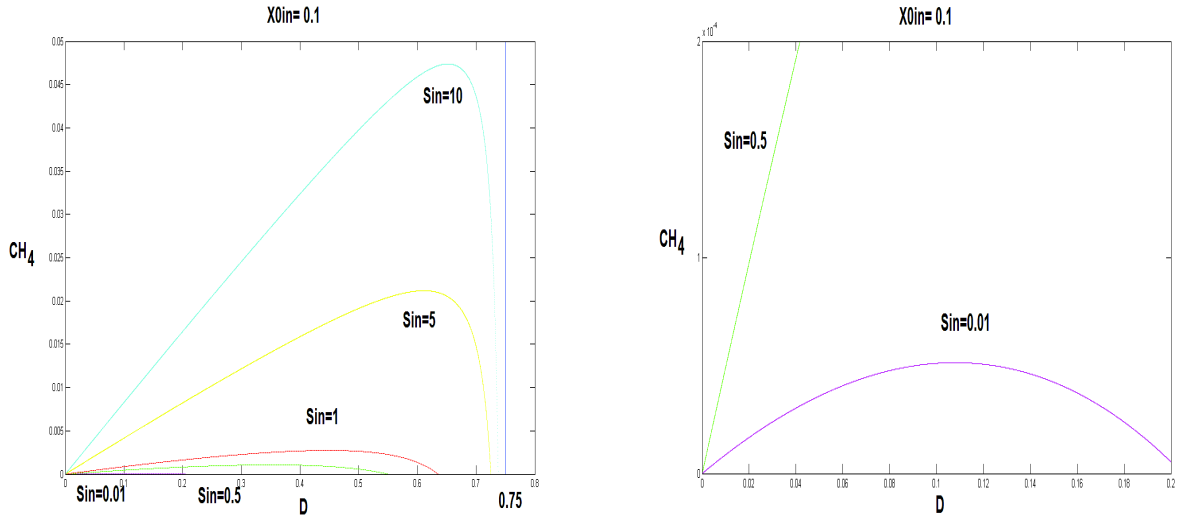

FIGURE 2.18 – La courbe du méthane CH_4 suivant les concentrations à l'entrée S_{in} et X_{0in}, la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche.

2.3.1.2 Taux d'hydrogène produit

Le schéma réactionnel du modèle complet de la digestion anaérobie (en ajoutant l'étape d'hydrolyse) montre que l'hydrogène (H) provient, d'une part, du substrat soluble (S) et d'autre part, des AGV (V).
Le taux d'hydrogène produit est donné par la formule suivante :

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

avec $\alpha_3 = \frac{1-c_s}{c_s}$ et $\alpha_4 = \frac{1-c_v}{c_v}$.
Le tableau 2.9 donne le taux d'hydrogène produit en chaque équilibre.

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

TABLE 2.9 – Taux d'hydrogène produit en chaque équilibre du modèle (2.1) sans inhibition, dans le cas où $r_0 = k_{hyd} X_0$.

On peut déduire donc que :

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

Notons que d'après le schéma réactionnel de la Figure 1.1, si $X_H = 0$ alors H s'accumule dans le milieu. Ceci est vérifié par les équilibres E_V et E_{VA}. Dans ce cas $V^{(0)} > \lambda_V$ et $\overline{H} < \lambda_H$, les biomasses X_S et X_V coexistent mais $X_H = 0$ et le flux d'hydrogène est donné dans la figure 2.19.

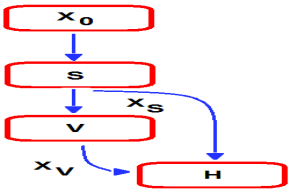

FIGURE 2.19 – Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} > \lambda_V$ et $\overline{H} < \lambda_H$

2) Si $V^{(0)} < \lambda_V$ alors le maximum de taux d'hydrogène 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}.

Dans le cas $V^{(0)} < \lambda_V$ et $H^{(0)} < \lambda_H$, les biomasses X_H et X_V sont nulles pour l'équilibre E_A et E_0 et le flux d'hydrogène est donné dans la figure 2.20.

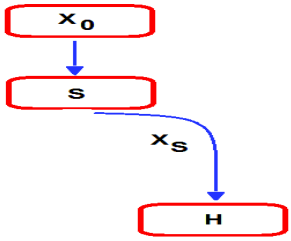

FIGURE 2.20 – Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \lambda_V$ et $H^{(0)} < \lambda_H$

Le taux maximal d'hydrogène produit est représenté dans les figures 2.21 et 2.22.

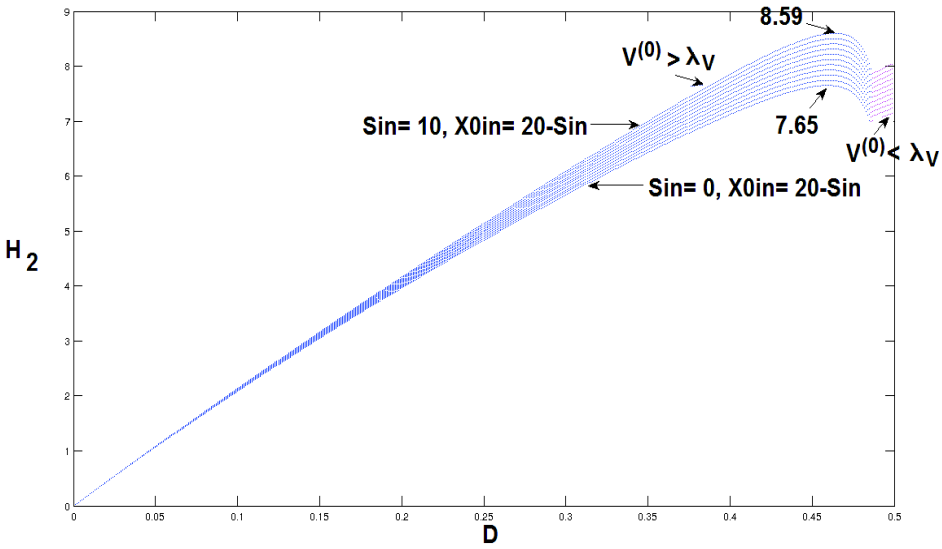

FIGURE 2.21 – La variation du taux d'hydrogène pour $X_{0in} + S_{in} = 20$ et $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$

Ici aussi, la production de l'hydrogène diffère, selon que la matière organique se trouve sous la forme soluble ou particulaire. On voit dans les Figures 2.21 et 2.22 qu'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.

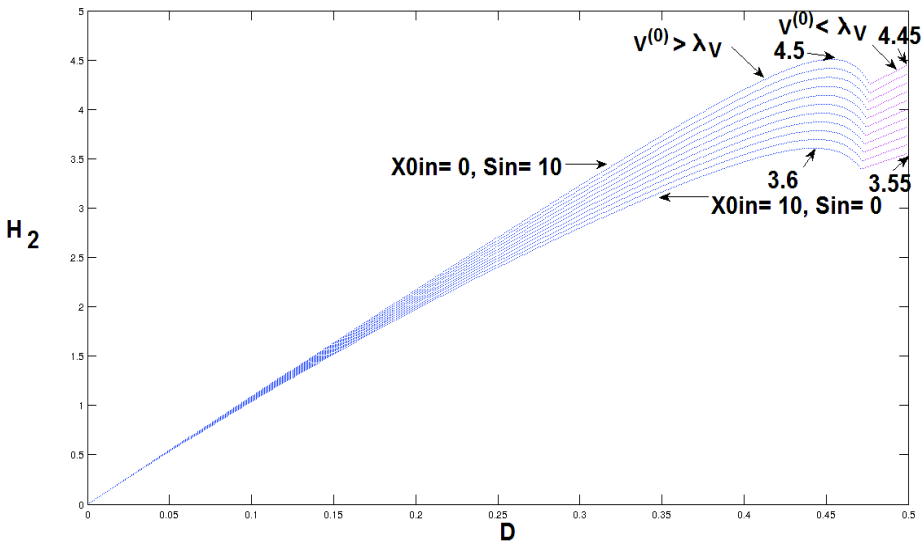

FIGURE 2.22 – La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in}+X_{0in} = 10$ et $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$

Remarque :
Pour les équilibres tels que $X_V* = 0$, le taux d'hydrogène est $Q_{H_2} = \alpha_3 D X_S^*$ avec $X_S^* = c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$ et $\lambda_S = \frac{Dk_s}{m_s - D}$. D'où

$$Q_{H_2} := Q_{H_2}(D) = \alpha_3 D c_s S_{in}^* - \frac{\alpha_3 D^2 c_s k_s}{m_s - D}.$$

En dérivant par rapport à D, on obtient

$$Q'_{H_2}(D) = \alpha_3 c_s S_{in}^* + \frac{\alpha_3 D^2 c_s k_s}{(m_s - D)^2} - \frac{2\alpha_3 D c_s k_s}{(m_s - D)^2}.$$

Par suite, $Q'_{H_2}(D) = 0$ est équivalent à

$$(S_{in}^* + k_s)\alpha_3 c_s D^2 - 2m_s \alpha_3 c_s (S_{in}^* + k_s) D + m_s^2 \alpha_3 c_s S_{in}^* = 0.$$

Donc, on peut déterminer le taux de dilution qui maximise le taux d'hydrogène produit en résolvant cette équation de second degré. Le discriminant $\Delta = 4m_s^2 \alpha_3^2 c_s^2 k_s (k_s + S_{in}^*) > 0$ et les racines sont :

$$D_1 = m_s(1 - \sqrt{\frac{k_s}{k_s + S_{in}^*}}) > 0 \quad \text{et} \quad D_2 = m_s(1 + \sqrt{\frac{k_s}{k_s + S_{in}^*}}) > 0.$$

On remarque que $D_1 < m_s$, $D_2 > m_s$ et $D = m_s$ est une asymptote verticale de Q_{H_2}. Donc, pour $D \in [0, m_s[$, le maximum d'hydrogène est donné pour $D = D_1$ et pour $D \in [0, D_1[$, Q_{H_2} est croissante, et pour $D \in]D_1, m_s[$, Q_{H_2} est décroissante. Le taux maximal d'hydrogène est atteint en une valeur entre entre 0 et m_s. On peut déduire la position du maximum, selon les cas suivants :

— Si S_{in}^* est proche de 0 alors $(\frac{k_s}{k_s+S_{in}^*})$ est proche de 1. Par suite, D_1 est proche de 0.
— Si S_{in}^* prend des valeurs importantes alors $(\frac{k_s}{k_s+S_{in}^*})$ est proche de 0. Par suite, D_1 est proche de m_s.
— Si $S_{in}^* = 3k_s$ alors $(\frac{k_s}{k_s+S_{in}^*})$ est égal à $\frac{1}{4}$. Par suite, $D_1 = \frac{m_s}{2}$.

Le taux maximal d'hydrogène, atteint en $D = D_1$ est

$$Q_{H_2}(D_1) = \alpha_3 D_1 c_s S_{in}^* - \frac{\alpha_3 D_1^2 c_s k_s}{m_s - D_1},$$

avec

$$D_1 = m_s(1 - \sqrt{\frac{k_s}{k_s + S_{in}^*}}).$$

2.3.2 Le taux de biogaz produit pour le modèle avec inhibition

2.3.2.1 Taux de méthane produit

Le schéma réactionnel du modèle complet de la digestion anaérobie prenant en compte l'étape d'hydrolyse montre que : d'une part, une forte concentration de l'acétate peut inhiber la croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H. D'autres part, une forte concentration d'hydrogène peut inhiber la croissance des bactéries acétogènes X_V.

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

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

On calcule pour chaque équilibre le taux de biogaz produit, voir Tableau 2.10.

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

TABLE 2.10 – Taux de méthane produit pour chaque équilibre du modèle (2.4) avec hydrolyse enzymatique et inhibition.

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

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

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

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

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

Notons que si $X_A = 0$ alors l'acétate A s'accumule dans le milieu. Par suite, la croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H sera aussi inhibée, ce qui inhibe la production du méthane. Maintenant, si $X_H = 0$ alors l'hydrogène s'accumule dans le milieu, ce qui inhibe la croissance des bactéries acétogènes X_V. Par suite, la production de l'acétate A et de l'hydrogène H diminue et aussi celle du méthane.
Les équilibres où les biomasses $X_A \neq 0$ et $X_H \neq 0$ sont E_5, E_6, E_{11} et E_{12}. Comme $Q_{CH_4}(E_5) > Q_{CH_4}(E_6)$ et $Q_{CH_4}(E_{11}) > Q_{CH_4}(E_{12})$ alors le taux maximal du méthane produit est donné soit par l'équilibre E_5 soit par l'équilibre E_{11}.
Dans le cas $A^{(0)} > max(\lambda_A^1, A^1)$ et $H^{(0)} > max(\lambda_H^1, H^1)$, le taux maximal du méthane produit est donné par l'équilibre E_5. Dans ce cas, les biomasses X_S, X_H et X_A coexistent et X_V est lessivée et le flux de méthane est donné dans la figure 2.15.

Dans le cas $A^1 > max(\lambda_A^1, A^{(0)})$ et $H^1 > max(\lambda_H^1, H^{(0)})$, le taux maximal du méthane produit est donné par l'équilibre E_{11}. Dans ce cas, toutes les biomasses coexistent et le flux de méthane est donné dans la figure 2.14.

Comme $\lambda_A^1 < \lambda_A^2$, le taux du méthane produit par l'équilibre E_3 est plus grand que le taux de méthane produit par l'équilibre E_4. Si $A^{(0)} > \lambda_A^1$, $H^{(0)} < \lambda_H^1$ et $V^{(0)} < \lambda_V^0$ alors le taux maximal du méthane produit est donné par l'équilibre E_3. Dans ce cas, les bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H et les bactéries acétogènes X_V sont lessivées et les bactéries méthanogènes acétoclastes X_A existent et le flux de méthane est donné dans la figure 2.23

Pour les simulations suivantes, on prend $\mu_h = \mu_a = 1$, $k_I = 100$, $k_0 = 1$ et $k_{hyd} = 2$. On représente donc le taux du méthane produit, pour $D < min(m_s, m_h, \frac{m_a}{1+2\sqrt{\frac{k_a}{k_I}}})$, voir Figures 2.24 , 2.25 et 2.26 . On fait varier X_{0in} entre 0 et 10 tout en maintenant la somme $X_{0in} + S_{in} = 10$. Le taux de méthane est plus élevé quand la concentration du substrat sous forme soluble S_{in} est plus importante.

Dans la figure 2.26 , on a toujours $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$, et $0 \leqslant D \leqslant 0.7$. En prenant d'autres valeurs de paramètres, par exemple celles de [35] : $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$, on trace le taux du méthane produit pour $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $S_{in} = 10 - X_{0in}$, voir Figure 2.27 et Figure 2.28 .

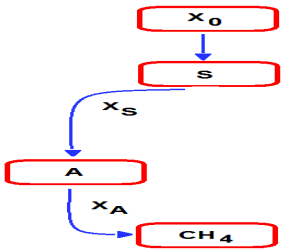

FIGURE 2.23 – Le flux de méthane dans le cas $A^{(0)} > \lambda_A^1$ et $H^{(0)} < \lambda_H^1$

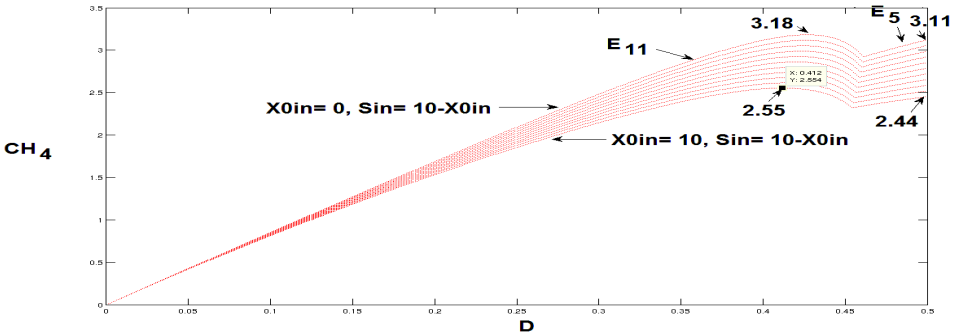

FIGURE 2.24 – La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.5$

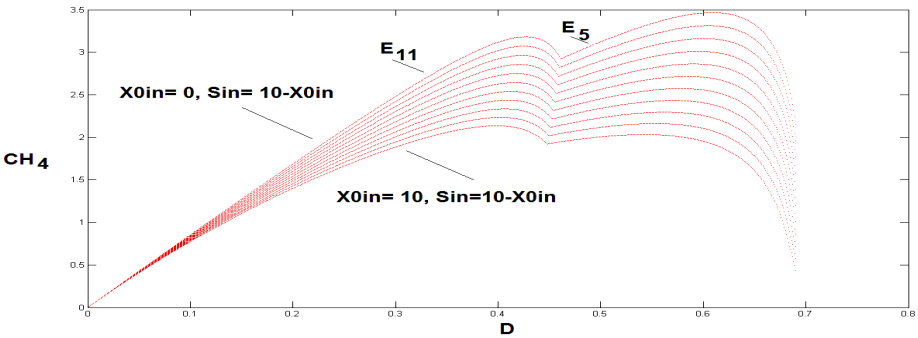

FIGURE 2.25 – La variation du taux maximal de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.7$

Dans les Figures 2.27 et 2.28 , le taux de méthane produit par l'équilibre E_{11} est un maximum global si $S_{in} < 4$, c'est un maximum local si $4 \leqslant S_{in}$. A l'équilibre E_5, c'est un maximum global si $4 \leqslant S_{in}$.

Avec ce nouveau jeu de paramètres, le taux maximal de biogaz est toujours donné par l'un des équilibres E_{11} ou E_5. Lorsque, les paramètres μ_a et/ou μ_h augmentent et k_I diminue, l'inhibition augmente et on produit moins de méthane, voir Figure 2.25 et 2.28. Dans

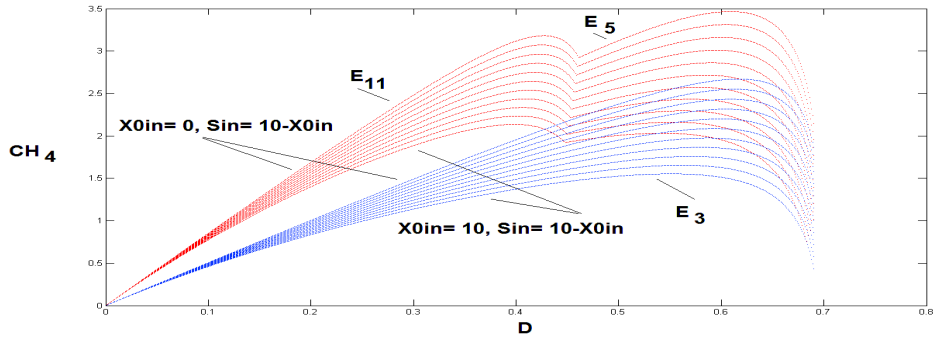

FIGURE 2.26 – La variation du taux maximal du méthane aux équilibres E_3, E_5 et E_{11}

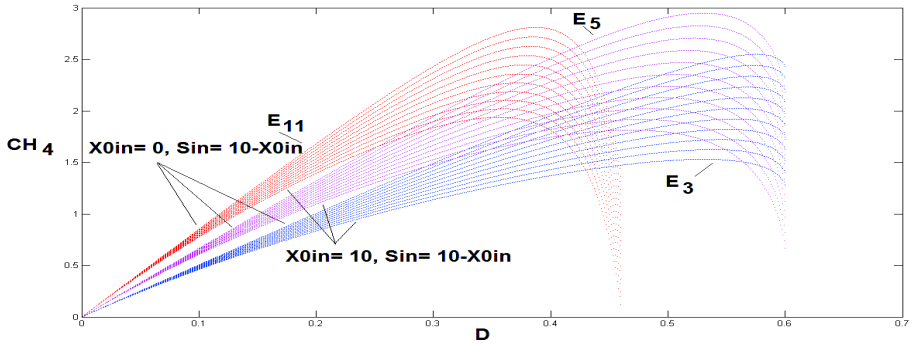

FIGURE 2.27 – La variation du taux de méthane pour $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$.

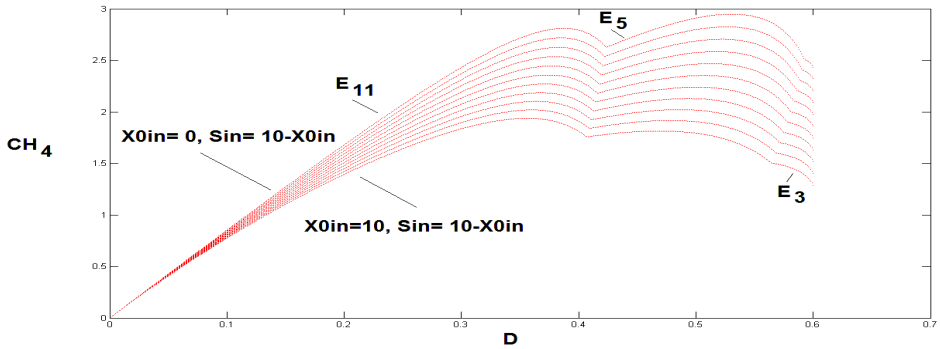

FIGURE 2.28 – La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$

la Figure 2.25, on peut voir que le taux maximal de biogaz est de 3.5 mais dans la Figure 2.28, ce taux ne dépasse pas 3.

Pour $k_I = 10$, $\mu_h = 1$ et $\mu_a = 5$, on trace le méthane produit pour $X_{0in} = 0$ et $S_{in} = 5$, voir Figure 2.29. La Figure 2.30 présente le taux de méthane produit pour $S_{in} + X_{0in} = 5$ et $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$.

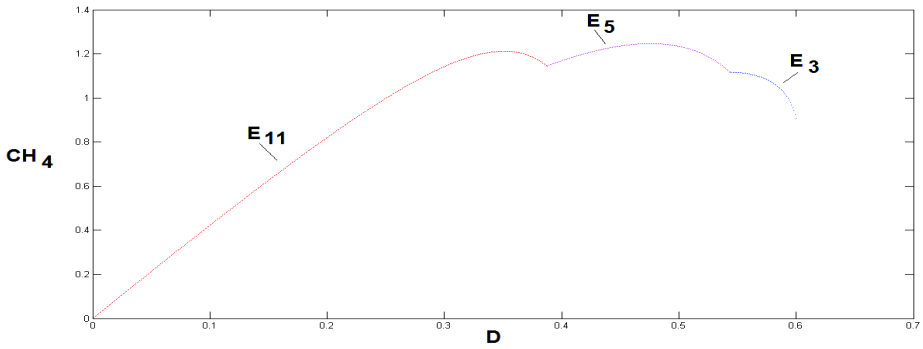

FIGURE 2.29 – Le taux maximal de méthane pour $S_{in} = 5$, $X_{0in} = 0$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.6$ aux équilibres E_3, E_5 et E_{11}.

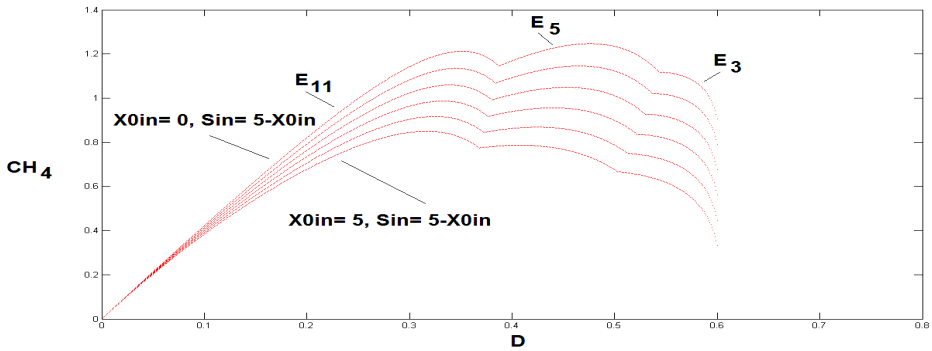

FIGURE 2.30 – La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$, $0 \leqslant D \leqslant 0.6$.

La Figure 2.29 montre que, pour $0 \leqslant D \leqslant 0.6$ le maximum global du taux de méthane est donné par l'équilibre E_5. Ce résultat est analogue à celui trouvé dans [35]. Mais, comme dans [35], voir Figure 5 (c), on tient compte des termes de mortalité des biomasses, le taux de biogaz produit est légèrement inférieur à celui illustré dans la Figure 2.29.

En tenant compte de l'étape d'hydrolyse de la matière particulaire pour $k_0 = 1$ et $k_{hyd} = 1$, et en augmentant la somme de $X_{0in} + S_{in}$ de 5 à 10, Voir Figure 2.30 et Figure 2.28, on remarque que le taux de biogaz produit est plus important que dans la Figure 2.28 (il peut atteindre le double). Donc, l'augmentation du substrat solide X_{0in} à l'entrée, pour la constante d'hydrolyse $k_{hyd} = 1$, favorise bien l'augmentation du taux de biogaz produit.

Maintenant, si on augmente le coefficient d'inhibition k_I, le taux de méthane produit est donnée par les Figures 2.31 et 2.32, où on prend $k_I = 100$, $\mu_h = 1$, $\mu_a = 1$, $S_{in} + X_{0in} = 5$

et $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$.

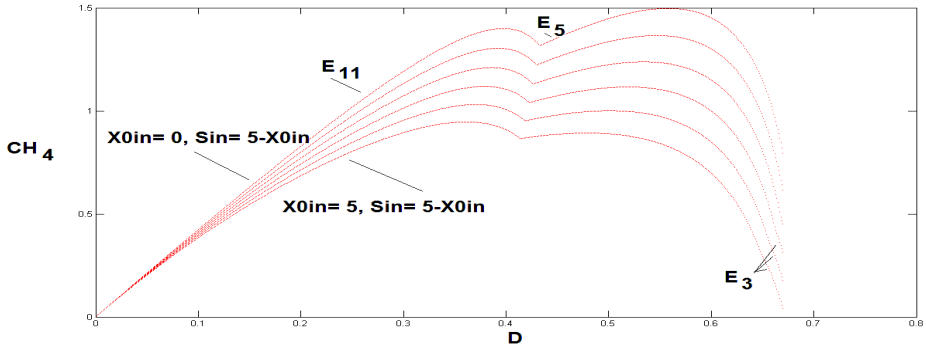

FIGURE 2.31 – La variation du taux maximal du méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 5$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 5$ et $0 \leqslant D \leqslant 0.7$

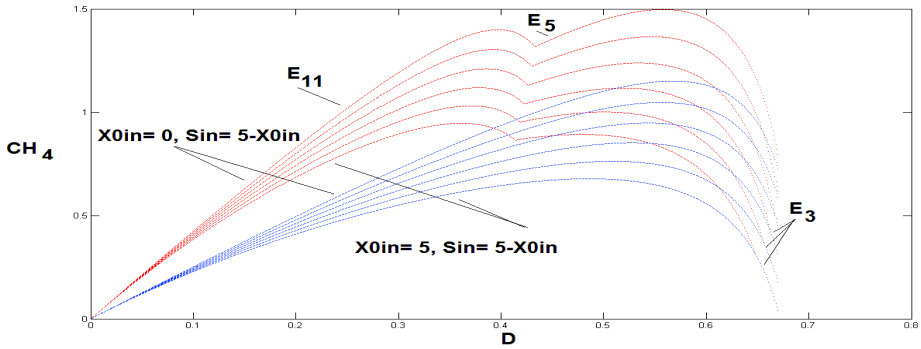

FIGURE 2.32 – La variation du taux maximal du méthane aux équilibres E_3, E_5 et E_{11} pour $k_I = 100$.

La Figure 2.31 montre aussi que le taux maximal de biogaz est atteint soit à l'équilibre E_{11} soit à l'équilibre E_5. En diminuant les valeurs de μ_a et de μ_h et en augmentant la valeur de k_I, l'inhibition devient plus faible, et le taux de biogaz augmente, (comparer le taux maximal de la Figure 2.31 et celui de la Figure 2.32).

2.3.2.2 Taux d'hydrogène produit

La figure 1.4 montre que l'hydrogène provient des acides gras volatiles (V) et du substrat simple (S). Une forte concentration de l'acétate peut inhiber la croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H.

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 :

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	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v(V^{(0)} - \breve{V})$
E_{11}	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v(V^{(0)} - \lambda_V^1)$
E_{12}	$\alpha_3 D X_S^* + \alpha_4 D c_v(V^{(0)} - \lambda_V^2)$

TABLE 2.11 – Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle (2.4) avec hydrolyse enzymatique et inhibition.

Si $X_A = 0$ alors l'acétate A s'accumule dans le milieu. Par suite, la croissance des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes X_H sera inhibée, ce qui augmentera la quantité de l'hydrogène H_2. Si $X_H = 0$ alors l'hydrogène H_2 s'accumule dans le milieu. Les équilibres où la biomasse $X_A = 0$ sont E_2 et E_8 et les équilibres où $X_H = 0$ sont E_1, E_3, E_4, et E_7, E_9, E_{10}.

Dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, le taux maximal d'hydrogène produit est donné par l'un des équilibres E_1, E_2, E_3, E_4, E_5 *et* E_6, lorsqu'ils existent. Dans ce cas, d'un côté, si X_H et X_V sont nulles alors le taux maximal d'hydrogène est donnée par E_1, E_3 ou E_4 et le flux de l'hydrogène est donné dans la figure 2.20. D'un autre côté, si $X_H \neq 0$ et $X_V = 0$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par E_2 et le flux de l'hydrogène est donné dans la figure 2.33.

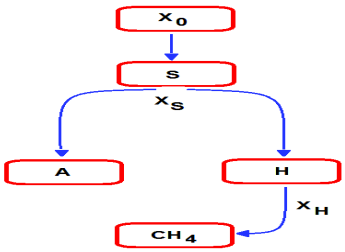

FIGURE 2.33 – Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$

Dans le cas $V^{(0)} > \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, le taux maximal d'hydrogène produit est donné par l'un des équilibres E_7, E_9 ou E_{10}, lorsqu'ils existent. Dans ce cas, lorsque $X_H = 0$ et $X_V \neq 0$ le flux d'hydrogène est donné dans la figure 2.19.

Dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} > \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, le taux maximal d'hydrogène produit est donné par l'équilibre E_8. Dans ce cas, lorsque $X_A = 0$, $X_H \neq 0$ et $X_V \neq 0$, le flux d'hydrogène est donné dans la figure 2.34.

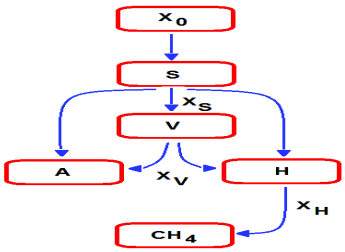

FIGURE 2.34 – Le flux d'hydrogène dans le cas $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} > \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$

Pour $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$, le taux d'hydrogène $Q_{H_2} = \alpha_3 D X_S^*$ est représenté dans la Figure 2.35. Ici aussi, on varie X_{0in} entre 0 et 10 avec $X_{0in} + S_{in} = 10$.

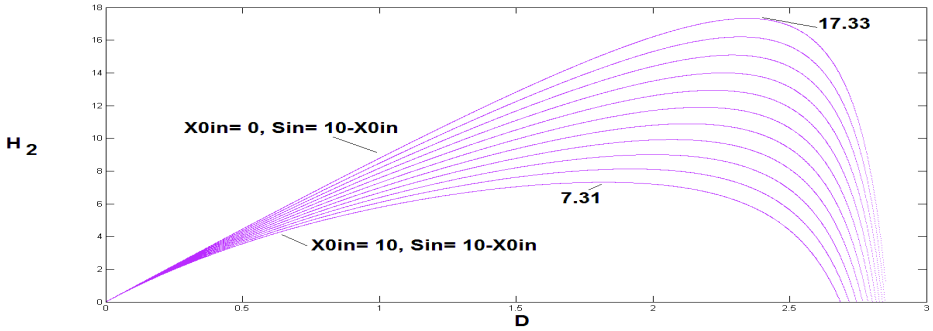

FIGURE 2.35 – La variation du taux d'hydrogène pour $V^{(0)} < \hat{V}$, $V^{(0)} < \breve{V}$ et $V^{(0)} < \lambda_V^1$ et $S_{in} + X_{0in} = 10$.

Comme pour le méthane, dans la mesure où il existe un rendement de conversion du substrat solide en substrat soluble, selon que la matière organique se trouve sous l'une ou l'autre forme, la production de l'hydrogène diffère. La quantité d'hydrogène est plus élevée quand l'hydrogène est produit du substrat sous forme soluble S_{in} que du substrat sous forme particulaire X_{0in}.

Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié un modèle de chémostat avec dégradation enzymatique du substrat sous forme particulaire. Nous avons étudié un modèle à quatre étapes et nous avons établi les conditions d'existence et le comportement asymptotique local et global des points d'équilibre pour les modèles avec et sans inhibition. Prendre en compte

l'inhibition dans le modèle influe sur la stabilité des équilibres. De plus, nous avons déterminé le taux de biogaz pour chaque équilibre pour les deux modèles et nous avons illustré le taux maximal de biogaz produit. Pour des concentrations des substrats particulaire et soluble à l'entrée fixée, selon les conditions initiales, on peut converger vers un équilibre où on a un taux maximum de biogaz ou un équilibre où ce taux s'annule. On peut varier les taux de dilution pour éviter les régions de bistabilité. D'autre part, on a montré que la valeur des paramètres influe sur le taux de biogaz produit. De même, l'augmentation des concentrations des deux substrats à l'entrée pour un modèle avec hydrolyse et sans mortalité des biomasses favorise bien l'augmentation du biogaz produit. Le modèle sans inhibition produit plus de biogaz que le modèle avec inhibition. Pour des concentrations à l'entrée fixées, il existe un taux de dilution qui maximise le taux de méthane. Pour ce taux, la concentration des bactéries méthanogènes acétoclastes augmente et celle de l'acétate deviennent assez faibles, ce qui affaiblit l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes qui sont les producteurs de méthane. Pour l'hydrogène produit, il existe un taux de dilution qui maximise le taux d'hydrogène, pour des concentrations des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes très faibles.

Chapitre 3

Modèle de digestion anaérobie avec compartiment hydrolytique microbien

On considère, dans ce chapitre, le modèle (2.1) en considérant un compartiment hydrolytique microbien pour modéliser la phase d'hydrolyse. La vitesse de réaction est alors $r_0(t) = g_0(X_0(t))X_S(t)$ avec $g_0(\cdot)$ est le taux de croissance microbienne spécifique de X_S sur X_0. Vu la complexité de l'étude dans ce cas, nous nous limitons au cas sans inhibition. Nous considérons que le chémostat fonctionne en mode continu, dont le débit d'entrée Q est égal au débit de sortie. On note par $D = \frac{Q}{V}$ le taux de dilution, avec V est le volume du réacteur. D'après le principe de conservation de la matière, on a :

$$\int_{t_1}^{t_2} k_0 r_0 V d\tau \leqslant \int_{t_1}^{t_2} r_0 V d\tau \Leftrightarrow k_0 \leqslant 1$$

Ce qui est équivalent à dire que pendant une unité de temps, la quantité de X_0 dégradée est supérieure ou égale à la quantité de S produite. De la même manière, on a

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

C'est à dire que la quantité de S dégradée est supérieure ou égale à la quantité de X_S qui s'est développée et de V, A et H produite.

$$1 + \gamma_{va} + \gamma_{vh} \leqslant \frac{1}{c_v}$$

Ce qui explique que la quantité de V dégradée est supérieure ou égale à la quantité de X_V qui s'est développée et de A et H produite.

$$1 \leqslant \frac{1}{c_a}$$

Ce qui veut dire que la quantité de A dégradée est supérieure ou égale à la quantité de X_A qui s'est développée.

$$1 \leqslant \frac{1}{c_h}$$

Ce qui est équivalent à dire que la quantité de H dégradée est supérieure ou égale à la quantité de X_H qui s'est développée.

Remarquons que l'évolution des trois premières variables X_0, S et X_S est indépendante de l'évolution des autres variables V, X_V, H, X_H, A et X_A. Par suite, les trois premières équations du système (2.1) peuvent être découplées des autres équations. Nous étudions, dans la section 3.1, le sous-modèle à trois équations puis le modèle complet (2.1), dans la section 3.2.

3.1 L'analyse du sous-modèle

On s'intéresse donc, dans un premier temps, au sous-modèle :

$$\begin{cases} \dfrac{dX_0}{dt} &= D(X_{0in} - X_0) - g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S)X_S + k_0 g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D)X_S \end{cases} \tag{3.1}$$

On suppose que :

(H8) $\forall\ 0 < X_0 < X_{0in},\ g_0(0) = 0,\ \dfrac{dg_0}{dX_0}(X_0) > 0$ et $\dfrac{d^2 g_0}{dX_0^2}(X_0) \leqslant 0$.

L'hypothèse (H8) est vérifiée pour les fonctions de croissance de type Monod. Les solutions du système (3.1) vérifient le résultat suivant :

Proposition 3.1.1. *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (3.1) restent positives et bornées, pour tout $t \geq 0$.*

Preuve : On suit le même raisonnement que dans la preuve de la proposition 2.1.1. Pour toute condition initiale $X_0(0) \geqslant 0$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $X_0(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dX_0}{dt}(t_0) = DX_{0in} > 0$. Donc, $X_0(t) > 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $X_0(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, alors $X_0(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
D'autre part, pour toute condition initiale $X_S(t) \geqslant 0$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $X_S(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dX_S}{dt}(t_0) = 0$. Par suite, $X_S(t)$ est nul à partir de t_0, donc $X_S(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$.
Pour toute condition initiale $S(0) \geqslant 0$, s'il existe $t_0 > 0$ tel que $S(t_0) = 0$, alors on a

$$\frac{dS}{dt}(t_0) = DS_{in} + k_0 g_0(X_0)X_S(t_0).$$

et donc $\frac{dS}{dt}(t_0) > 0$, d'après (**H8**). D'où , $S(t) \geqslant 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $S(t) \geqslant 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, par suite $S(t) \geqslant 0$, pour tout $t \geqslant 0$. Ceci prouve la positivité des solutions de (3.1).
Pour démontrer que toutes les solutions de (3.1) sont bornées, on suit la même démarche que dans la preuve de la proposition 2.1.1. On pose

$$Z = k_0 X_0 + S + \frac{1}{c_s} X_S.$$

Par suite,

$$\frac{dZ}{dt} = D(k_0X_{0in} + S_{in}) - D(k_0X_0 + S + \frac{1}{c_s}X_S).$$

On déduit que, $\dfrac{dZ}{dt} = D(S_{in}^{\dagger} - Z)$, avec $S_{in}^{\dagger} = k_0X_{0in} + S_{in}$.
Maintenant, on pose

$$V = D(Z - S_{in}^{\dagger}),$$

alors, $\frac{dV}{dt} = -DV$. En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient $V(t) = V(0)e^{-Dt}$, pour tout $t \geqslant 0$. Par conséquent,

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

On déduit que

$$Z(t) = k_0X_{0in} + S_{in} + (Z(0) - (k_0X_{0in} + S_{in}))e^{-Dt}, \ \ pour \ \ tout \ \ t \geqslant 0.$$

Finalement, on obtient :

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

Donc, les solutions de (3.1) sont bornées, pour tout $t \geqslant 0$.

□

Le sous-modèle (3.1) correspond au modèle (3) de [11] 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 donnée par $F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$. Cet équilibre existe toujours. Maintenant, si $X_S \neq 0$ alors $S = \lambda_S$ et X_0 est l'intersection de la courbe de la fonction :

$$\zeta(X_0) = \frac{D(X_{0in} - X_0)}{g_0(X_0)}$$

et de la droite Δ d'équation :

$$X_S = \delta(X_0) = c_s[(S_{in} - \lambda_S) + k_0(X_{0in} - X_0)].$$

La recherche des équilibres strictement positifs revient à trouver les zéros de la fonction H définie par :

$$H(X_0) = \zeta(X_0) - \delta(X_0), \quad X_0 \geq 0.$$

Notons que $\frac{dH(X_0)}{dX_0} = 0$ si et seulement si $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -c_sk_0$.

Lemme 3.1.1. *Sous l'hypothèse (**H8**), ζ s'annule pour $X_0 = X_{0in}$, et est décroissante et convexe.*

Preuve : Pour $0 < X_0 < X_{0in}$, on a

$$\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -\frac{D}{g_0(X_0)} - \frac{\zeta(X_0)}{g_0(X_0)}\frac{dg_0}{dX_0}(X_0) < 0.$$

et

$$\frac{d^2\zeta(X_0)}{dX_0^2} = -\frac{\zeta(X_0)}{g_0(X_0)}\frac{d^2g_0}{dX_0^2}(X_0) - 2\frac{\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0}}{g_0(X_0)}\frac{dg_0}{dX_0}(X_0) > 0.$$

D'où le résultat.

□

Lemme 3.1.2. *L'équation,* $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -c_s k_0$ *admet une unique solution* $0 < \bar{X_0} < X_{0in}$ *si et seulement si* $\frac{d\zeta(X_{0in})}{dX_0} > -c_s k_0$.

Preuve : Pour $0 < X_0 < X_{0in}$, $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0}$ est strictement croissante et $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} < 0$. Par suite, $\lim\limits_{X_0 \longrightarrow 0} \frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -\infty$. Alors, il existe une unique solution $0 < \bar{X_0} < X_{0in}$ de l'équation $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -c_s k_0$ si et seulement si $\frac{d\zeta(X_{0in})}{dX_0} > \frac{d\zeta(\bar{X_0})}{dX_0} = -c_s k_0$. D'où le résultat.

□

Notons que :

$$\frac{d\zeta(X_{0in})}{dX_0} > -c_s k_0 \Leftrightarrow g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}.$$

Pour déterminer les équilibres strictement positifs du système (3.1), deux cas se présentent : le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$ et le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

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

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

Proposition 3.1.2. *Sous les hypothèses (***H1***) et (***H8***), on a :*

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

Preuve :
D'après le Lemme 3.1.1, $\frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} < \frac{d\zeta(X_{0in})}{dX_0} \leqslant -c_s k_0$, donc $\frac{dH(X_0)}{dX_0} = \frac{d\zeta(X_0)}{dX_0} + c_s k_0 < 0$. Par suite, H est strictement décroissante sur $]0, X_{0in}[$. De plus, $\lim\limits_{X_0 \longrightarrow 0} H(X_0) = +\infty$, d'où,

1. Si $S_{in} > \lambda_S$ alors $H(X_{0in}) = -c_s(S_{in} - \lambda_S) < 0$. Donc il existe une unique solution $X_0^* \in]0, X_{0in}[$ de l'équation $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$, avec $X_S^* = \delta(X_0^*)$.
2. Si $S_{in} \leqslant \lambda_S$ alors $H(X_{0in}) = -c_s(S_{in} - \lambda_S) \geqslant 0$. Comme H est strictement décroissante sur $]0, X_{0in}[$ alors l'équation $\zeta(X_0) = \delta(X_0)$ n'admet pas de solution sur $]0, X_{0in}[$. Dans ce cas, l'équilibre strictement positif n'existe pas.

D'où le résultat.

□

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

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

Proposition 3.1.3. *Sous les hypothèses (**H1**) et (**H8**), les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1) sont données par :*

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

TABLE 3.1 – Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$.

Preuve

Pour déterminer la condition de stabilité locale de chaque équilibre, on détermine le signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne J.
La matrice Jacobienne associée à l'équilibre F_0 est

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

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

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

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

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

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

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

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

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

□

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

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

Proposition 3.1.4. *1. Si $\lambda_S \leqslant S_{in}$ alors il existe un unique équilibre strictement positif F_1^*.*

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

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

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

Preuve :
D'après le Lemme 3.1.1, H est convexe et $\lim\limits_{X_0 \longrightarrow 0} H(X_0) = +\infty$. Alors,

1. Si $S_{in} \geqslant \lambda_S$ alors $H(X_{0in}) \leqslant 0$. Par suite, il existe une unique solution $X_0^* \in]0, X_{0in}[$ de l'équation $H(X_0) = 0$.

2. Si $S_{in} > max(0, \bar{S}_{in})$ alors $0 = \min\limits_{X \in]0, X_{0in}[} \bar{H}(X) > \min\limits_{X \in]0, X_{0in}[} H(X)$. De plus, H est convexe et pour $S_{in} < \lambda_S$ on obtient $H(X_{0in}) > 0$. Alors, il existe deux solutions X_0^* et X_0^{**} dans $]0, X_{0in}[$ de l'équation $H(X_0) = 0$.

3. Si $S_{in} = \bar{S}_{in}$. On considère la fonction

$$\bar{H}(X_0) = \zeta(X_0) - c_s[(\bar{S}_{in} - \lambda_S) + k_0(X_{0in} - X_0)].$$

Comme $\dfrac{d\bar{H}}{dX_0}(X_0) = \dfrac{dH}{dX_0}(X_0)$ alors $\dfrac{d\bar{H}}{dX_0}(X_0) = 0$, ce qui est équivalent à : $\dfrac{d\zeta(X_0)}{dX_0} = -c_s k_0$. Cette équation admet une unique solution $\bar{X}_0 \in]0, X_{0in}[$ d'après le Lemme 1.4.2. De plus, $\bar{H}$ convexe et $\bar{H}(\bar{X}_0) = 0 = \min\limits_{X \in]0, X_{0in}[} \bar{H}(X)$. D'où, $\bar{H}(X_0) = 0$ admet une unique solution $\bar{X}_0 \in]0, X_{0in}[$.

4. Si $S_{in} < max(0, \bar{S}_{in})$ alors $H(X_0) > \bar{H}(X_0) \geqslant \min\limits_{X \in]0, X_{0in}[} \bar{H}(X)$. Par suite, l'équation $H(X_0) = 0$ n'admet pas de solution.

□

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

Proposition 3.1.5. *Sous les hypothèses (**H1**) et (**H8**), les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1) sont données par :*

L'équilibre	Conditions d'existence	Conditions de stabilité locale
$F_0 = (X_{0in}, S_{in}, 0)$	existe toujours	$S_{in} < \lambda_S$
$F_1^* = (X_0^*, \lambda_S, X_S^*)$	$S_{in} > max(0, \bar{S}_{in})$	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$
$F_1^{**} = (X_0^{**}, \lambda_S, X_S^{**})$	$max(0, \bar{S}_{in}) < S_{in} < \lambda_S$	instable

TABLE 3.2 – Les conditions d'existence et de stabilité des équilibres du système (3.1), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$

Preuve

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

□

3.2 L'analyse du modèle complet de la digestion anaérobie

On suppose, dans cette section, que $g_V(V) = g_V(V,0)$, $g_H(H) = g_H(H,0)$ et que g_A vérifie l'hypothèse (**H3**). Le système complet sans inhibition s'écrit :

$$\begin{cases} \dfrac{dX_0}{dt} &= D(X_{0in} - X_0) - g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dS}{dt} &= D(S_{in} - S) - \frac{1}{c_s} g_S(S)X_S + k_0 g_0(X_0)X_S \\ \dfrac{dX_S}{dt} &= (g_S(S) - D)X_S \\ \dfrac{dV}{dt} &= -DV + \gamma_{sv} g_S(S)X_S - \frac{1}{c_v} g_V(V)X_V \\ \dfrac{dX_V}{dt} &= (g_V(V) - D)X_V \\ \dfrac{dA}{dt} &= -DA + \gamma_{sa} g_S(S)X_S + \gamma_{va} g_V(V)X_V - \frac{1}{c_a} g_A(A)X_A \\ \dfrac{dX_A}{dt} &= (g_A(A) - D)X_A \\ \dfrac{dH}{dt} &= -DH + \gamma_{sh} g_S(S)X_S + \gamma_{vh} g_V(V)X_V - \frac{1}{c_h} g_H(H)X_H \\ \dfrac{dX_H}{dt} &= (g_H(H) - D)X_H. \end{cases} \tag{3.2}$$

3.2.1 Analyse des équilibres

A partir de l'étude du sous modèle (3.1) et en utilisant les résultats de la section 3.1, nous pouvons déduire les équilibres du modèle complet (3.2). À l'équilibre, si $X_S = 0$ alors $V = X_V = A = X_A = H = X_H = 0$, $X_0 = X_{0in}$ et $S = S_{in}$. L'équilibre de l'extinction de toutes les espèces et qui existe toujours est $F_l = (X_{0in}, S_{in}, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0)$. Les équilibres du modèle (3.2) sont donnés dans la proposition suivante :

Proposition 3.2.1. *Sous les hypothèses (**H1**) - (**H4**) et (**H8**), les équilibres du système (3.2) sont donnés par :*

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

TABLE 3.3 – Les équilibres du système (3.2).

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

□

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

On déduit les conditions d'existence des équilibres du modèle (3.2) à partir de la proposition 3.1.3 et la proposition 2.1.3.

Proposition 3.2.2. *Sous les hypothèses (**H1**) - (**H4**) et (**H8**), les conditions d'existence des équilibres du système (3.2) sont données par :*

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

TABLE 3.4 – Les conditions d'existence des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$

On déduit les conditions de stabilité locale des équilibres du modèle (3.2) à partir de la proposition 3.1.3 et la proposition 2.1.3.

Proposition 3.2.3. *Sous les hypothèses (**H1**) - (**H4**) et (**H8**), les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2) sont données par :*

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

TABLE 3.5 – Les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$

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

On déduit les conditions d'existence et de stabilité locale des équilibres du modèle (3.2) à partir de la proposition 3.1.5 et la proposition 2.1.3.

Proposition 3.2.4. *Sous les hypothèses (**H1**) - (**H4**) et (**H8**), les conditions d'existence des équilibres du système (3.2) sont données par :*

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

TABLE 3.6 – Les conditions d'existence des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

Proposition 3.2.5. *Sous les hypothèses* (**H1**) - (**H4**) *et* (**H8**), *les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2) sont données par :*

L'équilibre	Conditions de stabilité locale
F_l	$S_{in} < \lambda_S$
F_0^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, $V^{(0)} < \lambda_V$, $A^{(0)} < \lambda_A$ et $H^{(0)} < \lambda_H$
F_H^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, $A^{(0)} < \lambda_A$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_A^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, $H^{(0)} < \lambda_H$ et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_{AH}^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, et $V^{(0)} < \lambda_V$
F_V^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, $\overline{A} < \lambda_A$ et $\overline{H} < \lambda_H$
F_{VH}^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$, et $\overline{A} < \lambda_A$
F_{VA}^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$ et $\overline{H} < \lambda_H$
F^*	$\frac{d\zeta(X_0^*)}{dX_0} < -c_s k_0$
F_0^{**}, F_H^{**} , F_A^{**} , F_{AH}^{**} , F_V^{**} , F_{VH}^{**}, F_{VA}^{**} et F^{**}	Instable

TABLE 3.7 – Les conditions de stabilité des équilibres du système (3.2), dans le cas $g_0(X_{0in}) > \frac{D}{c_s k_0}$.

3.2.2 Diagrammes opératoires

Nous étudions le comportement du système complet dans le plan (D, S_{in}) pour X_{0in} fixé. Soit $X_{0in} = 1$. Nous nous plaçons dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$. Cette condition est équivalente à l'inégalité $D \geqslant c_s k_0 g_0(1)$. Notons $F_{01} = c_s k_0 g_0(1)$. Soient les fonctions F_{LS}, F_{V01}, F_{V02}, F_{H01}, F_{H02}, F_{A01}, F_{A02}, F_{H1}, F_{H2}, F_{A1} et F_{A2} définies par les inégalités suivantes :

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

Pour le jeu de paramètres choisi dans [34], (voir [34], Tableau A1), on a $F_{01} = 0.1$. En utilisant la proposition 3.2.2 et la proposition 3.2.3, on a le résultat suivant :

Proposition 3.2.6. *Le plan (D, S_{in}) est divisé en onze régions décrites dans le tableau 3.8 :*

Condition	Région	F_l	F_0^*	F_H^*	F_A^*	F_{AH}^*	F_V^*	F_{VH}^*	F_{VA}^*	F_*
$S_{in} < F_{LS}(D)$	R_1	S								
$(S_{in} > F_{LS}(D)$ et $S_{in} < F_{H02}(D))$ ou $(S_{in} > F_{H01}(D)$, $S_{in} < F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{V02}(D))$ ou $(S_{in} > F_{A01}(D))$	R_2	I	S							
$S_{in} > F_{LS}(D)$, $S_{in} < F_{V02}(D)$ et $F_{H02}(D) < S_{in} < F_{H01}(D)$	R_3	I	I	S						
$S_{in} > F_{LS}(D)$, $S_{in} > F_{V02}(D)$, $S_{in} < F_{H01}(D)$ et $S_{in} < F_{A02}(D)$	R_4	I	I	I			I	S		
$S_{in} > F_{LS}(D)$, $S_{in} < F_{H01}(D)$ $S_{in} > F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{Abar1}(D)$	R_5	I	I	I	I	I	I	S		
$S_{in} > F_{LS}(D)$, $S_{in} > F_{Abar1}(D)$ et $S_{in} < F_{H01}(D)$	R_6	I	I	I	I	I	I	I	I	S
$S_{in} > F_{H01}(D)$, $S_{in} > F_{Abar1}(D)$ et $S_{in} < F_{Hbar2}(D)$	R_7	I	I		I		I	I	I	S
$S_{in} > F_{V02}(D)$, $S_{in} > F_{A02}(D)$, $S_{in} > F_{H01}(D)$, $S_{in} < F_{Abar1}(D)$ et $S_{in} < F_{Hbar2}(D)$	R_8	I	I		I		I	S		
$S_{in} > F_{V02}(D)$, $F_{H01}(D) < S_{in}$ et $S_{in} < F_{A02}(D)$	R_9	I	I				I	S		
$(S_{in} > F_{A02}(D)$ et $S_{in} < F_{V02}(D))$ ou($F_{V01}(D) < S_{in}$ et $S_{in} < F_{A01}(D)$)	R_{10}	I	I		S					
$S_{in} > F_{Hbar2}(D)$ et $S_{in} < F_{V01}(D)$	R_{11}	I	I		I		I		S	

TABLE 3.8 – Existence et stabilité des équilibres du système (3.2) selon (D, S_{in}), avec $D \geqslant F_{01}$

Preuve

D'après les inégalités suivantes, on déduit le résultat de la proposition 3.2.6 : on a

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

De plus, en utilisant les valeurs des paramètres de [34], on peut déduire les inégalités suivantes :

— $F_{LS}(D) < F_{H01}(D) < F_{H2}(D) < F_{V01}(D) < F_{A01}(D) < F_{A2}(D)$.
— $F_{H02}(D) < F_{H01}(D)$.
— $F_{V01}(D) > F_{V02}(D) > F_{H02}(D)$.
— $F_{H2}(D) > F_{H1}(D)$.
— $F_{A1}(D) > F_{A02}(D)$, $F_{A1}(D) > F_{V02}(D)$ et $F_{H2}(D) > F_{V02}(D)$.
— $F_{A2}(D) > F_{A1}(D)$.
— $F_{V02}(D) < F_{A01}(D)$ et $F_{A02}(D) < F_{A01}(D)$.
— $F_{H01}(D) < F_{V02}(D)$ pour $D \in]D_{int1}, +\infty[$ avec $D_{int1} = \{D > 0.1 \mid F_{H01}(D) = F_{V02}(D)\}$.
— $F_{H01}(D) < F_{A02}(D)$ pour $D \in]D_{int2}, +\infty[$ avec $D_{int2} = \{D > 0.1 \mid F_{H01}(D) = F_{A02}(D)\}$.
— $F_{H01}(D) < F_{A1}(D)$ pour $D \in]D_{int3}, +\infty[$ avec $D_{int3} = \{D > 0.1 \mid F_{H01}(D) = F_{A1}(D)\}$.
— $F_{A1}(D) < F_{H2}(D)$ pour $D \in]0.1, D_{int4}[$ avec $D_{int4} = \{D > 0.1 \mid F_{A1}(D) = F_{H2}(D)\}$.
— $F_{V02}(D) < F_{A02}(D)$ pour $D \in]0.1, D_{int5}[$ avec $D_{int5} = \{D > 0.1 \mid F_{V02}(D) = F_{A02}(D)\}$.
— $F_{LS}(D) > F_{V02}(D)$ pour $D \in]0.1, D_{int6}[$ avec $D_{int6} = \{D > 0.1 \mid F_{V02}(D) = F_{LS}(D)\}$.

□

Pour les valeurs des paramètres choisies dans [34], les équilibres F^*_{AH} et F^*_V, s'ils existent, sont instables.

Pour $X_{0in} = 1$, on trace le diagramme opératoire dans le plan (D, S_{in}). Les Figures 3.1, 3.2 et 3.3 représentent des diagrammes opératoires dans le plan (D, S_{in}). La Figure 3.2 est un agrandissement de la partie gauche de la Figure 3.1 et la Figure 3.3 est un agrandissement du bas de la Figure 3.2.
Pour $l = S, V, A$ et H, on prend les fonctions de croissance g_l du Chapitre 2, section 2.1.2 et $g_0(X_0) = \dfrac{m_{00}X_0}{k_{00} + X_0}$, avec $m_{00} = 2.5$ et $K_{00} = 1.5$.

Les régions R_{10}, $R_4 \cup R_5 \cup R_8 \cup R_9$ et R_{11} sont les régions de stabilité des équilibres F^*_A, F^*_{VH} et F^*_{VA}, alors que les équilibres E_A, E_{VH} et E_{VA} du modèle avec hydrolyse enzymatique sont instables.
De même, l'équilibre F^*_{AH} existe et est instable dans $R_5 \cup R_6$, il correspond à l'équilibre E_{AH} qui peut être stable. Donc, selon la modélisation de l'hydrolyse, enzymatique par un compartiment hydrolytique microbien, nous avons mis en évidence un comportement asymptotique des équilibres différent. L'hydrolyse affecte la nature et les zones de stabilité des équilibres.

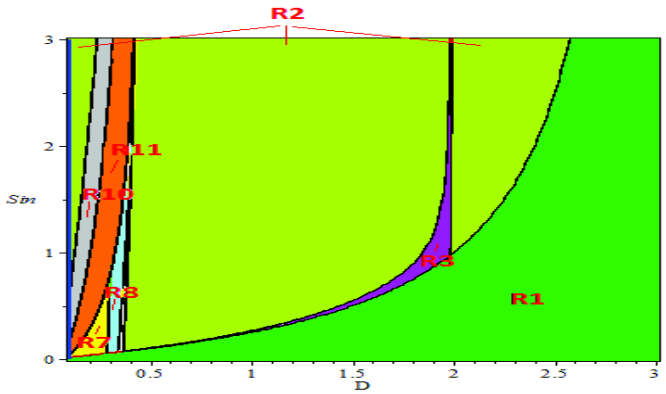

FIGURE 3.1 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$

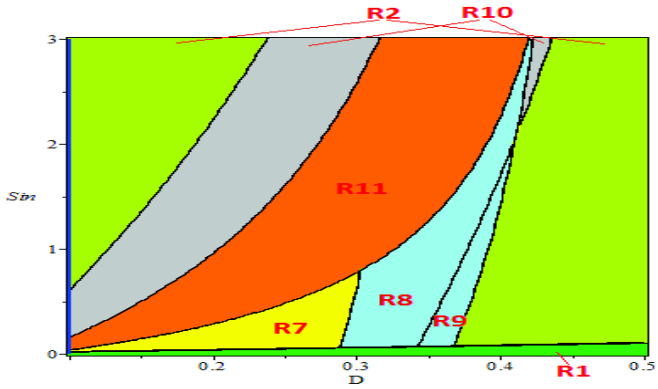

FIGURE 3.2 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$, (agrandissement de la partie gauche de la Figure 3.1)

Pour $X_{0in} = 0$, on obtient les diagrammes opératoires du modèle avec hydrolyse enzymatique sans inhibition, voir Figure 2.1.

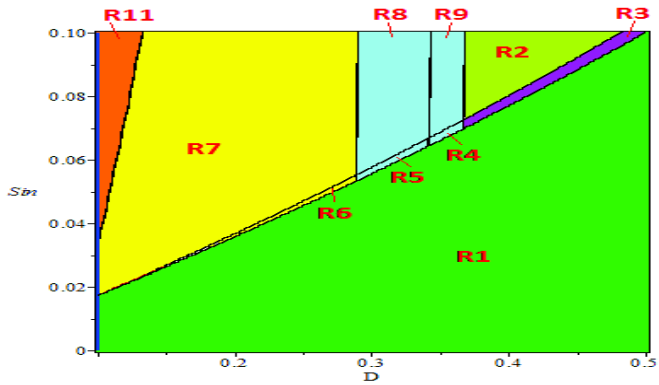

FIGURE 3.3 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$ et $D \geqslant F_{01}$, (agrandissement du bas de la Figure 3.2)

3.2.3 Taux de biogaz produit

3.2.3.1 Taux de méthane produit

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

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

avec $\alpha_1 = \frac{1-c_a}{c_a}$ et $\alpha_2 = \frac{1-c_h}{c_h}$.
En se plaçant dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$. Le taux de méthane produit, pour chaque équilibre, est donnée dans le Tableau 3.9 :

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

TABLE 3.9 – Taux de méthane produit pour chaque équilibre du modèle (3.2)

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

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

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

On représente, dans les Figures 3.4, 3.5, 3.6 et 3.7, le taux maximal du méthane produit en fonction de la dilution D. On varie le substrat sous forme particulaire X_{0in} et le substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière à maintenir la somme constante. Cette somme est égale à 10 pour les figures 3.4 et 3.6 et est égale à 20 pour les figures 3.5 et 3.7. On prend $k_0 = 1$ pour les figures 3.4 et 3.5 et $k_0 = 0.5$ pour les figures 3.6 et 3.7. Les valeurs des paramètres sont celles du Tableau A1. de [34].

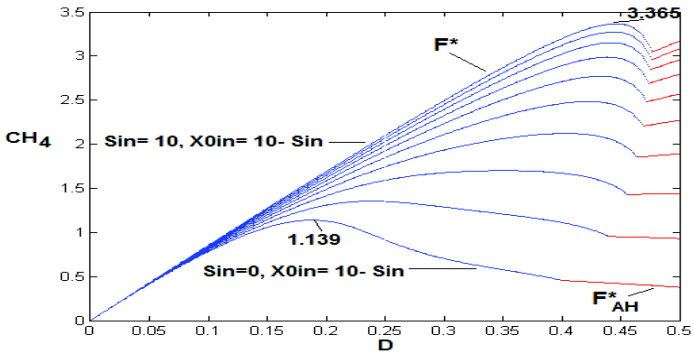

FIGURE 3.4 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2)

Le taux maximal du méthane est donnée soit par l'équilibre F^* ou soit par l'équilibre F^*_{AH}. En augmentant la somme des substrat soluble et solide de dix à vingt, le taux de méthane augmente. En diminuant la coefficient d'hydrolyse k_0 de 1 à 0.5, le taux du méthane diminue. Le taux du méthane est plus élevé avec le substrat soluble qu'avec le substrat solide, en maintenant la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante.

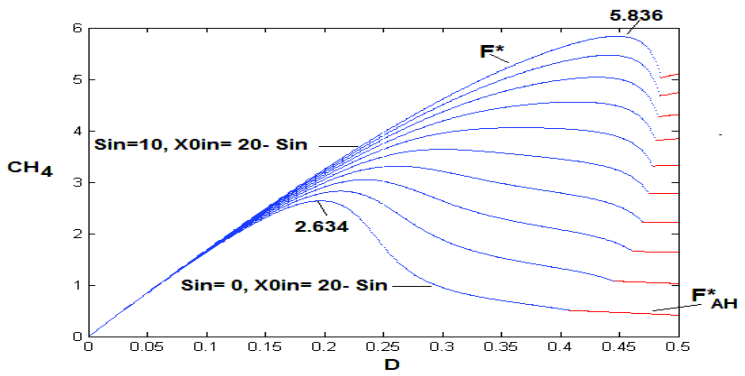

FIGURE 3.5 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2)

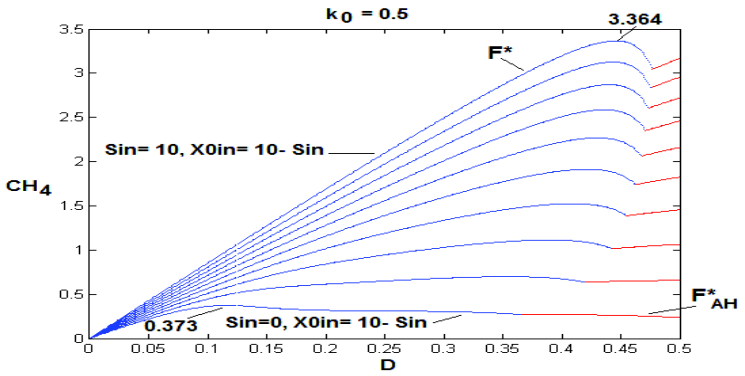

FIGURE 3.6 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2)

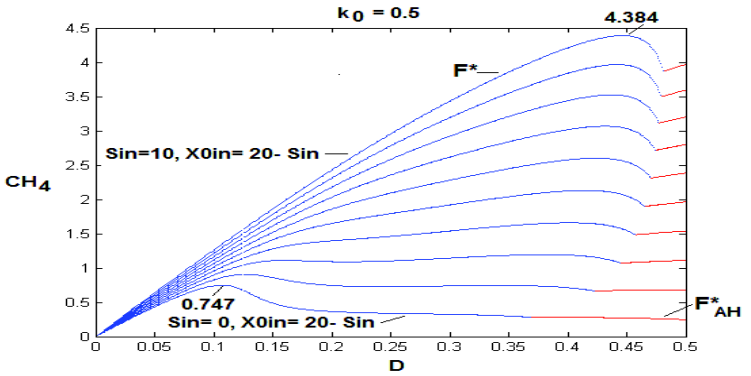

FIGURE 3.7 – La variation du taux de méthane pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2)

3.2.3.2 Taux d'hydrogène produit

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

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

avec $\alpha_3 = \frac{1-c_s}{c_s}$ et $\alpha_4 = \frac{1-c_v}{c_v}$.
En se plaçant dans le cas où $g_0(X_{0in}) \leqslant \frac{D}{c_s k_0}$. Le tableau 3.10 donne le taux d'hydrogène produit en chaque équilibre.

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

TABLE 3.10 – Taux d'hydrogène produit pour chaque équilibre du modèle (3.2)

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

2) Dans le cas, $V^{(0)} > \lambda_V$, $Q_{H_{22}} > Q_{H_{21}}$. Par suite, le taux maximal de l'hydrogène est donné soit par l'équilibre F_{VH}^*, soit par F_{VA}^*, soit par F_V^*, soit par F^*.
Si $S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} > \lambda_H$ et $\overline{A} > \lambda_A$ alors F^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donné par cet équilibre. F^* est stable dans les régions R_6 ou R_7.
Si $S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} < \lambda_H$ et $\overline{A} > \lambda_A$ alors F_{VA}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donné par cet équilibre. Cet équilibre est stable dans la région R_{11}.
Si $S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} > \lambda_H$ et $\overline{A} < \lambda_A$ alors F_{VH}^* existe et le taux maximal d'hydrogène est donné par cet équilibre. Cet équilibre est stable dans la région R_4, R_5, R_8 ou R_9.
Si $S_{in} > \lambda_S$, $\overline{H} < \lambda_H$ et $\overline{A} < \lambda_A$ alors le taux maximal d'hydrogène est donné par F_V^*. Notons que si ces conditions sont vérifiées alors F_V^* est stable.

On représente, dans les Figures 3.8, 3.9, 3.10 et 3.11, le taux maximal de l'hydrogène produit en fonction de la dilution D. On varie le substrat sous forme particulaire X_{0in} et le substrat sous forme soluble S_{in} de telle manière à maintenir la somme constante. Cette somme est égale à 10 pour les figures 3.8 et 3.10 et est égale à 20 pour les figures 3.9 et 3.11. On prend $k_0 = 1$ pour les figures 3.8 et 3.9 et $k_0 = 0.5$ pour les figures 3.10 et 3.11.

Le taux maximal d'hydrogène est donné soit par l'équilibre F^*, soit par l'équilibre F_{AH}^*. En augmentant la somme des substrat soluble et solide de 10 à 20, le taux d'hydrogène augmente. En diminuant le coefficient d'hydrolyse k_0 de 1 à 0.5, le taux d'hydrogène diminue. Le taux d'hydrogène est plus élevé avec le substrat soluble qu'avec le substrat solide, en maintenant la somme $X_{0in} + S_{in}$ constante.

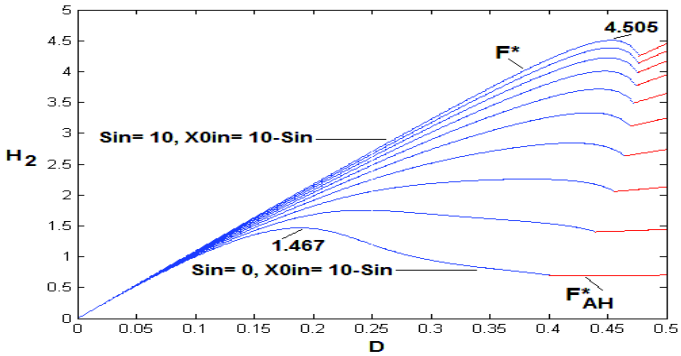

FIGURE 3.8 – La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in}+X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2)

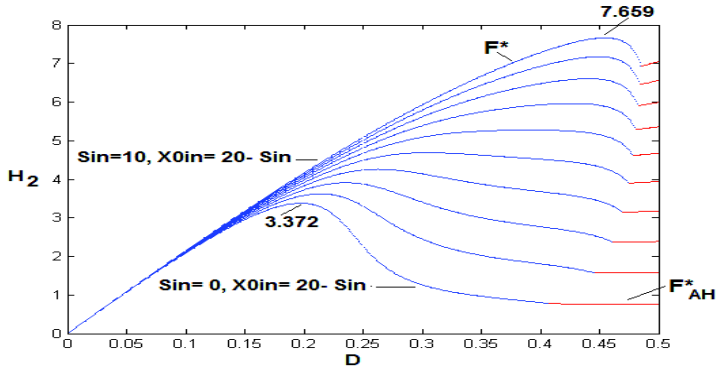

FIGURE 3.9 – La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 1$ pour le modèle (3.2)

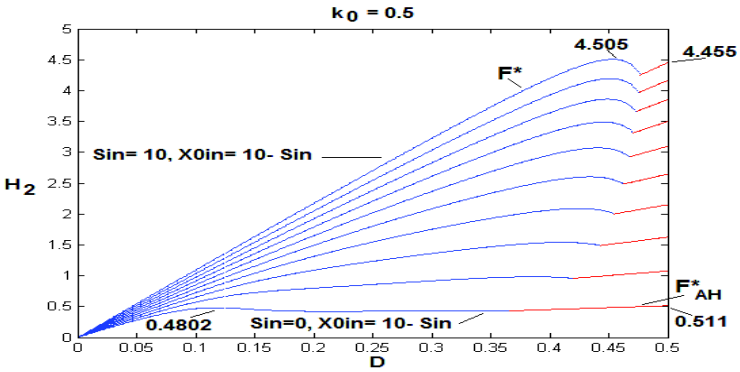

FIGURE 3.10 – La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in}+X_{0in} = 10$, $0 \leqslant X_{0in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2)

Conclusion

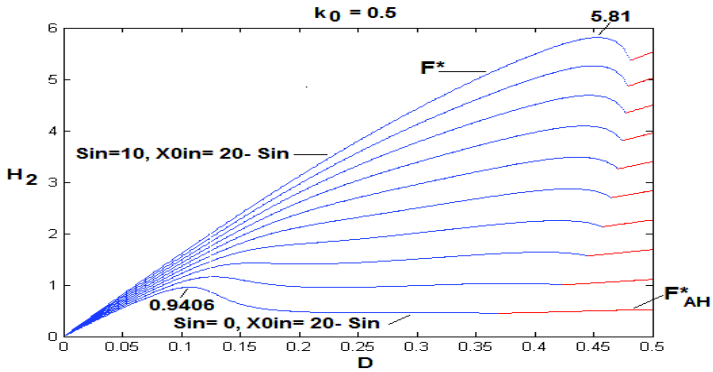

FIGURE 3.11 – La variation du taux d'hydrogène pour $S_{in} + X_{0in} = 20$, $0 \leqslant S_{in} \leqslant 10$ et $k_0 = 0.5$ pour le modèle (3.2)

Dans ce chapitre, nous avons considéré un compartiment hydrolytique microbien dans la modélisation de l'étape de l'hydrolyse. Nous avons déterminé les points d'équilibre du modèle (3.2) dans le cas sans inhibition et donné les conditions d'existence et le comportement asymptotique de ces équilibres. Nous avons montré que tenir compte du rôle des bactéries qui dégradent la matière organique pour produire du substrat simple influe sur la stabilité des équilibres. En effet, en passant du modèle avec hydrolyse enzymatique au le modèle avec compartiment hydrolytique microbien, sans inhibition, l'équilibre de l'extinction des acétogènes qui était stable devient instable et les équilibres correspondant à l'extinction des acétogènes et des méthanogènes hydrogénotrophes, ou à l'extinction des méthanogènes acétoclastes, ou à l'extinction des méthanogènes hydrogénotrophes qui étaient instables deviennent stables.
De plus, nous avons déterminé le taux de biogaz en chaque équilibre et nous avons illustré le taux maximal de biogaz produit. Pour des concentrations des substrats particulaire et soluble fixés à l'entrée, on peut converger vers un équilibre où on a un taux maximum de biogaz. D'autre part, on a montré que les valeurs des paramètres influent sur le taux de biogaz produit. De même, l'augmentation des concentrations des deux substrats à l'entrée favorise bien l'augmentation du biogaz produit. Les principaux résultats des chapitres 2 et 3 sont publiés, voir [7].

Chapitre 4

Modèle de syntrophie avec croissance monotone des bactéries méthanogènes

Dans ce chapitre, on étudie un modèle décrivant une relation de syntrophie de deux espèces microbiennes avec deux substrats à l'entrée, incluant les termes de mortalité et l'inhibition de la première espèce par un excès du deuxième substrat. Ce modèle peut être considéré comme une version réduite et simplifiée du processus de la digestion anaérobie. On détermine les conditions nécessaires et suffisantes sur les paramètres opératoires du système (le taux de dilution D et les concentrations des deux substrats à l'entrée s_0^{in} et s_1^{in}) pour l'existence et la stabilité des équilibres. En utilisant les diagrammes opératoires, on décrit le comportement asymptotique du modèle en fonction des paramètres de contrôle et on étudie l'effet d'un deuxième substrat à l'entrée.
Ce chapitre est organisé comme suit. Dans le paragraphe 4.1, on présente un modèle à deux étapes avec deux substrats à l'entrée où le taux de croissance spécifique à la seconde espèce est monotone et on donne un résultat préliminaire sur la positivité et la bornitude des solutions sous des hypothèses générales sur les fonctions de croissance. Dans le paragraphe 4.2, on décrit les équilibres du modèle et on discute leur stabilité. Ensuite, dans le paragraphe 4.3, on illustre l'effet de l'ajout du second substrat à l'entrée, en traçant les diagrammes opératoires en fonction des paramètres opératoires. Ces paramètres sont s_0^{in}, la concentration du premier substrat à l'entrée, s_1^{in}, la concentration du second substrat à l'entrée et D le taux de dilution. Dans un premier lieu, on fixe s_1^{in} et on décrit les diagrammes opératoires dans le plan défini par s_0^{in} et D. En second lieu, on fixe s_0^{in} et on décrit les diagrammes opératoires dans le plan défini par s_1^{in} et D. Finalement, on fixe D et on présente les résultats par des diagrammes opératoires dans le plan défini par s_0^{in} et s_1^{in}. Enfin, dans le paragraphe 4.4, des simulations numériques sont présentées pour illustrer les résultats dans les différents cas.

4.1 Le modèle de la digestion anaérobie à deux étapes

Le modèle à deux étapes qu'on se propose d'étudier est :

$$\begin{cases} \dfrac{ds_0}{dt} &= D(s_0^{in} - s_0) - \mu_0(s_0, s_1)x_0 \\ \dfrac{dx_0}{dt} &= -Dx_0 + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - a_0x_0 \\ \dfrac{ds_1}{dt} &= D(s_1^{in} - s_1) + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - \mu_1(s_1)x_1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} &= -Dx_1 + \mu_1(s_1)x_1 - a_1x_1 \end{cases} \tag{4.1}$$

Les fonctions $\mu_0(.,.)$ est $\mu_1(.)$ satisfont :

H1 $\forall\ s_0 > 0$ et $s_1 \geq 0$, $\mu_0\,(s_0, s_1) > 0$, $\mu_0\,(0, s_1) = 0$ et $\sup\limits_{s_0 \geqslant 0} \mu_0(s_0, s_1) < +\infty$.

H2 $\forall\ s_1 > 0$, $\mu_1\,(s_1) > 0$, $\mu_1(0) = 0$ et $m_1 := \sup\limits_{s_1 \geqslant 0} \mu_1(s_1) < +\infty$.

H3 $\forall\ s_0 > 0$ et $s_1 > 0$, $\dfrac{\partial \mu_0}{\partial s_0}\,(s_0, s_1) > 0$ et $\dfrac{\partial \mu_0}{\partial s_1}\,(s_0, s_1) < 0$.

Pour s_1 fixé, on note :

$$m_0(s_1) = \sup_{s_0 \geqslant 0} \mu_0(s_0, s_1).$$

On suppose que $m_0(.)$ est dérivable pour tout $s_1 \geqslant 0$. Notons que, l'hypothèse **H3** implique que $m_0'(s_1) \leqslant 0, \forall s_1 \geqslant 0$.

L'hypothèse **H1** signifie qu'il n'y a pas de croissance de l'espèce x_0 sans le substrat s_0. L'hypothèse **H2** signifie que la production de s_1 est nécessaire pour la croissance de l'espèce x_1. L'hypothèse **H3** signifie que le taux de croissance de l'espèce x_0 croît avec le substrat s_0 mais il est inhibé par la production de s_1.

Dans ce chapitre, on considère que la croissance de l'espèce x_1 croît avec la production de s_1 par x_0, ce qui se traduit par une fonction de croissance μ_1 croissante. On suppose donc que :

H4 $\forall\ s_1 > 0$, $\dfrac{d\mu_1}{ds_1}\,(s_1) > 0$.

Dans un premier temps, on peut montrer que :

Proposition 4.1.1. *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (4.1) restent positives et bornées, pour tout $t \geqslant 0$.*

Preuve Pour toute condition initiale positive $s_0(0) \geqslant 0$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $s_0(t_0) = 0$, alors on a $\frac{ds_0}{dt}(t_0) = Ds_0^{in} > 0$. Par suite $s_0(t) > 0$ pour tout $t > t_0$. Comme $s_0(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, alors $s_0(t) \geqslant 0$, $\forall\ t \geqslant 0$.
D'autres part, pour toutes conditions initiales $x_i(0) \geqslant 0$ pour $i = 1, 2$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $x_i(t_0) = 0$, alors on a $\frac{dx_i}{dt}(t_0) = 0$, donc $x_i(t)$ est nul à partir de ce temps t_0, par conséquent $x_i(t) \geqslant 0$, $\forall\ t \geqslant 0$.
Finalement, pour toute condition initiale $s_1(0) \geqslant 0$, s'il existe un premier temps $t_0 > 0$ tel que $s_1(t_0) = 0$, on obtient $\frac{ds_1}{dt}(t_0) = \mu_0(s_0, 0)x_0 + Ds_1^{in} > 0$, d'après **H1** . Par suite

$s_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t > t_0$. Comme $s_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, alors $s_1(t) \geqslant 0$, $\forall\ t \geqslant 0$. Ceci montre la positivité des solutions de (4.1).
Pour montrer que les solutions de (4.1) sont bornées, on pose $z = 2s_0 + x_0 + s_1 + x_1$ alors

$$\frac{dz}{dt} = D(2s_0^{in} + s_1^{in} - z) - a_0x_0 - a_1x_1.$$

En déduit que, $\frac{dz}{dt} \leqslant D(2s_0^{in} + s_1^{in} - z)$. on pose maintenant

$$v = z - 2s_0^{in} - s_1^{in},$$

alors, $\frac{dv}{dt} \leqslant -Dv$. En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient $v(t) \leqslant v(0)e^{-Dt}$ et par conséquent

$$z(t) \leqslant (2s_0^{in} + s_1^{in}) + (-2s_0^{in} - s_1^{in} + z(0))e^{-Dt}, \ \ pour\ \ tout\ \ t \geqslant 0.$$

On a : si $z(0) \geqslant 2s_0^{in} + s_1^{in}$ alors $z(t) \leqslant z(0)$ et si $z(0) \leqslant 2s_0^{in} + s_1^{in}$ alors $z(t) \leqslant 2s_0^{in} + s_1^{in}$. On déduit que

$$z(t) \leqslant max(z(0), 2s_0^{in} + s_1^{in}), \ \ pour\ \ tout\ \ t \geqslant 0.$$

Par conséquent, les solutions de (4.1) sont bornées, pour tout $t \geqslant 0$.

□

4.2 L'analyse du modèle

4.2.1 L'analyse des équilibres

Les équilibres du modèle (4.1) sont les solutions du système algébrique non linéaire obtenu en annulant les termes à droite des équations de (4.1) :

$$D(s_0^{in} - s_0) - \mu_0(s_0, s_1)x_0 = 0 \tag{4.2}$$

$$-Dx_0 + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - a_0x_0 = 0 \tag{4.3}$$

$$D(s_1^{in} - s_1) + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - \mu_1(s_1)x_1 = 0 \tag{4.4}$$

$$-Dx_1 + \mu_1(s_1)x_1 - a_1x_1 = 0 \tag{4.5}$$

Comme toutes les variables sont des concentrations, l'équilibre $E = (s_0, x_0, s_1, x_1)$ existe si et seulement si toutes ses composantes sont positives ou nulles. D'après l'équation (4.3), on déduit que :

$$x_0 = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_0(s_0, s_1) = D + a_0,$$

et d'après l'équation (4.5), on déduit que :

$$x_1 = 0 \quad \text{ou} \quad \mu_1(s_1) = D + a_1.$$

On a donc quatre équilibres définis par :
SS0 : $x_0 = 0$, $x_1 = 0$ où il y a lessivage des deux espèces.
SS1 : $x_0 > 0$, $x_1 = 0$ où l'espèce x_1 est lessivée tandis que l'espèce x_0 survit.
SS2 : $x_0 > 0$, $x_1 > 0$ où les deux espèces coexistent.

SS3 : $x_0 = 0$, $x_1 > 0$ où l'espèce x_0 est lessivée tandis que x_1 survit.

Pour la description des équilibres, on a besoin des notations suivantes :
Comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est croissante, elle possède une fonction inverse $y \mapsto M_1(y)$, donc, pour tout $s_1 \geq 0$ et $y \in [0, m_1[$

$$s_1 = M_1(y) \Longleftrightarrow y = \mu_1(s_1).$$

Soit s_1 fixé. Comme la fonction $s_0 \mapsto \mu_0(s_0, s_1)$ est croissante, elle possède une fonction inverse $y \mapsto M_0(y, s_1)$, donc, pour tout $s_0, s_1 \geq 0$, et $y \in [0, m_0(s_1)[$

$$s_0 = M_0(y, s_1) \Longleftrightarrow y = \mu_0(s_0, s_1).$$

Par suite, on a le résultat suivant :

Proposition 4.2.1. *Sous les hypothèses* **H3-H4**, *on a :*
- *Pour tout* $y \in [0, m_0(s_1)[$ *et* $s_1 \geqslant 0$, $\dfrac{\partial M_0}{\partial y}(y, s_1) > 0$ *et* $\dfrac{\partial M_0}{\partial s_1}(y, s_1) > 0$.
- *Pour tout* $y \in [0, m_1[$, $\dfrac{dM_1}{dy}(y) > 0$.

Preuve
D'après l'équivalence

$$s_0 = M_0(y, s_1) \Longleftrightarrow y = \mu_0(s_0, s_1),$$

on a, pour tout $y \in [0, m_0(s_1)[$ et $s_1 \geqslant 0$,

$$\mu_0(M_0(y, s_1), s_1) = y. \tag{4.6}$$

En dérivant l'équation (4.6) par rapport à y et en utilisant **H3**, on obtient :

$$\frac{\partial M_0}{\partial y}(y, s_1) = [\frac{\partial \mu_0}{\partial s_0}(M_0(y, s_1), s_1)]^{-1} > 0.$$

Maintenant, si on dérive l'équation (4.6) par rapport à s_1 et en utilisant **H3**, on obtient :

$$\frac{\partial M_0}{\partial s_1}(y, s_1) = -[\frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(M_0(y, s_1), s_1)][\frac{\partial \mu_0}{\partial s_0}(M_0(y, s_1), s_1)]^{-1} > 0.$$

Finalement, d'après l'équivalence $s_1 = M_1(y) \Longleftrightarrow y = \mu_1(s_1)$, on a pour tout $y \in [0, m_1[$, $\mu_1(M_1(y)) = y$. En dérivant cette équation par rapport à y et en utilisant **H4**, on obtient :

$$\frac{dM_1}{dy}(y) = [\frac{d\mu_1}{ds_1}(M_1(y))]^{-1} > 0.$$

□

La Proposition 4.2.1 est nécessaire pour avoir les résultats de la Proposition 4.2.2.

Proposition 4.2.2. *Sous les hypothèses* **H1**–**H4**, *(4.1) possède au maximum quatre équilibres :*

— $SS0 = \left(s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0\right)$. *Il existe toujours.*
— $SS1 = (s_{01}, x_{01}, s_{11}, 0)$, *avec* s_{01} *est la solution de l'équation :*

$$\mu_0(s_{01}, (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}) = D + a_0,$$

$x_{01} = \frac{D}{D+a_0}(s_0^{in} - s_{01})$ *et* $s_{11} = (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}$.
Il existe si et seulement si $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$.
— $SS2 = (s_{02}, x_{02}, s_{12}, x_{12})$, *avec* $s_{02} = M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$,

$$x_{02} = \frac{D}{D + a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}\right), s_{12} = M_1(D + a_1)$$

et $x_{12} = \frac{D}{D+a_1}\left((s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{02} - s_{12}\right)$.
Il existe si et seulement si $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$ *et*

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1).$$

— $SS3 = \left(s_0^{in}, 0, M_1(D + a_1), \frac{D}{D+a_1}\left(s_1^{in} - M_1(D + a_1)\right)\right)$. *Il existe si et seulement si* $s_1^{in} > M_1(D + a_1)$.

Preuve
Un équilibre (s_0, x_0, s_1, x_1) de (4.1) est solution des équations (4.2)-(4.5).
— Pour SS0, $x_0 = 0$, $x_1 = 0$. D'après (4.2) et (4.4), on déduit que $s_0 = s_0^{in}$ et $s_1 = s_1^{in}$. $SS0 = \left(s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0\right)$ existe toujours.
— Pour SS1, $x_0 \neq 0$, $x_1 = 0$. D'après (4.3), on déduit que $\mu_0(s_0, s_1) = D + a_0$. On a

$$D(s_0^{in} - s_0) = \mu_0(s_0, s_1)x_0 \quad \text{et} \quad D(s_1 - s_1^{in}) = \mu_0(s_0, s_1)x_0.$$

Donc, $x_0 = \frac{D}{D+a_0}\left(s_0^{in} - s_0\right)$ et $D(s_0^{in} - s_0) = D(s_1 - s_1^{in})$, par conséquent $s_0 + s_1 = s_0^{in} + s_1^{in}$. Par suite, s_0 est une solution de l'équation

$$\mu_0(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0) = D + a_0.$$

SS1 existe si et seulement si cette équation a une solution dans l'intervalle $]0, s_0^{in} + s_1^{in}[$. Définissons la fonction :

$$s_0 \mapsto \psi(s_0) = \mu_0(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0).$$

ψ est strictement croissante car sa dérivée

$$\frac{d\psi}{ds_0}(s_0) = \frac{\partial \mu_0}{\partial s_0}(s_0, s_1) - \frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(s_0, s_1)$$

est positive.
Comme $\psi(0) = 0$ et $\psi(s_0^{in} + s_1^{in}) = \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in}, 0)$, l'équation

$$\mu_0(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0) = D + a_0$$

possède une solution dans l'intervalle $]0, s_0^{in} + s_1^{in}[$ si et seulement si

$$\psi(s_0^{in} + s_1^{in}) = \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in}, 0) > D + a_0,$$

ce qui signifie que :

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, 0).$$

Maintenant, SS1 existe si et seulement si toutes ses composantes sont strictement positives. Pour cela, il suffit que $s_0 < s_0^{in}$ car $s_0^{in} < s_0^{in} + s_1^{in}$. En appliquant ψ qui est strictement croissante, on obtient : $D + a_0 < \mu_0(s_0^{in}, s_1^{in})$ ce qui est équivalent à :

$$s_0^{in} > M_0(D + a_0, s_1^{in})$$

De même, en utilisant les mêmes arguments, on obtient :

$$\mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) < \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in}, 0).$$

Donc, si

$$D + a_0 < \mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}),$$

alors, nécessairement

$$D + a_0 < \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in}, 0)$$

Par suite, SS1 existe si et seulement si

$$s_0^{in} > M_0(D + a_0, s_1^{in}).$$

Alors, $SS1 = (s_{01}, x_{01}, s_{11}, 0)$, avec s_{01} est la solution de cette équation : $\mu_0(s_{01}, (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}) = D + a_0$, $x_{01} = \frac{D}{D+a_0}(s_0^{in} - s_{01})$ et $s_{11} = (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}$. Il existe si et seulement si $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$.

— Pour SS2, $x_0 \neq 0$ et $x_1 \neq 0$. D'après (4.3) et (4.5), on déduit que s_0 et s_1 sont solutions des équations

$$\mu_0(s_0, s_1) = D + a_0, \qquad \mu_1(s_1) = D + a_1.$$

En appliquant M_1, on obtient $s_1 = M_1(D + a_1)$ et s_0 est la solution de l'équation

$$\mu_0\left(s_0, M_1(D + a_1)\right) = D + a_0.$$

En appliquant M_0, on obtient $s_0 = M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$. Maintenant, d'après (4.2) et (4.4)

$$x_0 = \frac{D}{D + a_0}\left(s_0^{in} - s_0\right), \qquad x_1 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_0^{in} + s_1^{in} - s_0 - s_1\right).$$

SS2 existe si et seulement si $s_0^{in} + s_1^{in} > s_0 + s_1$ et $s_0^{in} > s_0$. Ce qui est équivalent à :

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1)$$

et

$$s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right))$$

Alors, $SS2 = (s_{02}, x_{02}, s_{12}, x_{12})$, avec $s_{02} = M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$, $x_{02} = \frac{D}{D+a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}\right)$, $s_{12} = M_1(D + a_1)$ et $x_{12} = \frac{D}{D+a_1}\left((s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{02} - s_{12}\right)$. Il existe si et seulement si $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$ et

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1).$$

— Pour SS3, $x_0 = 0$ et $x_1 \neq 0$. D'après (4.2) et (4.5), on déduit que $s_0 = s_0^{in}$ et s_1 est la solution de l'équation

$$\mu_1(s_1) = D + a_1$$

En appliquant M_1, on obtient

$$s_1 = M_1(D + a_1)$$

D'après (4.4), on a :

$$x_1 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_1^{in} - M_1(D + a_1)\right).$$

Alors, $SS3 = \left(s_0^{in}, 0, M_1(D + a_1), \frac{D}{D+a_1}\left(s_1^{in} - M_1(D + a_1)\right)\right)$. Il existe si et seulement si $s_1^{in} > M_1(D + a_1)$.

□

Par rapport à [24], un nouveau équilibre SS3 existe. Notons que, si $s_1^{in} = 0$ la condition $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ n'est pas satisfaite donc SS3 n'existe pas. Dans la section suivante, on analyse la stabilité locale des équilibres.

4.2.2 L'analyse de la stabilité locale

La stabilité des équilibres est donnée par le signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne ou par le critère de Routh-Hurwitz (dans le cas $SS2$). Dans la suite, on utilise l'abréviation LES pour localement exponentiellement stable.

Proposition 4.2.3. *Sous les hypothèses* **H1**–**H4**. *La stabilité locale des équilibres de (4.1) est donnée par :*

— *$SS0$ est LES si et seulement si $s_1^{in} < M_1(D + a_1)$ et $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$.*

— *$SS1$ est LES si et seulement si*

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1).$$

— *$SS2$ est LES dès qu'il existe.*

— *$SS3$ est LES si et seulement si $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$.*

Preuve

La stabilité locale de chaque équilibre dépend du signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne correspondante. Pour chaque équilibre (s_0, x_0, s_1, x_1), La matrice Jacobienne est donnée par :

$$J = \begin{bmatrix} -D - Ex_0 & -\mu_0 & Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & \mu_0 - D - a_0 & -Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & \mu_0 & -D - Fx_0 - Gx_1 & -\mu_1 \\ 0 & 0 & Gx_1 & \mu_1 - D - a_1 \end{bmatrix} \tag{4.7}$$

avec

$$E = \frac{\partial \mu_0}{\partial s_0}(s_0, s_1) > 0, \quad F = -\frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(s_0, s_1) > 0, \quad G = \frac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) > 0.$$

Les valeurs propres de (4.7) sont les solutions de son polynôme caractéristique $\det(J-\lambda I)$. Notons qu'on a utilisé le signe opposé de la dérivée partielle

$$F = -\frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(s_0, s_1),$$

pour que toutes les constantes qui interviennent dans le calcul deviennent positives, ce qui simplifie l'analyse du polynôme caractéristique de (4.7).

— Pour $SS0 = \left(s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0\right)$, la matrice Jacobienne (4.7) s'écrit :

$$J_0 = \begin{bmatrix} -D & -\mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) - D - a_0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) & -D & -\mu_1(s_1^{in}) \\ 0 & 0 & 0 & \mu_1(s_1^{in}) - D - a_1 \end{bmatrix} \tag{4.8}$$

Les valeurs propres de J_0 sont $\lambda_1 = \mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) - D - a_0$, $\lambda_2 = \mu_1(s_1^{in}) - D - a_1$ et $\lambda_3 = \lambda_4 = -D$. Pour que SS0 soit stable, il faut et il suffit que $\lambda_1 < 0$ et $\lambda_2 < 0$. Par suite, SS0 est stable si et seulement si

$$\mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) < D + a_0$$

et

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1.$$

Pour s_1 fixé, comme la fonction $s_0 \mapsto \mu_0(s_0, s_1)$ est croissante, on obtient l'équivalence suivante :

$$\mu_0(s_0^{in}, s_1^{in}) < D + a_0 \Longleftrightarrow s_0^{in} < M_0(D + a_0, s_1^{in}).$$

La fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est croissante, alors on a :

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \Longleftrightarrow s_1^{in} < M_1(D + a_1).$$

Par suite, $SS0$ est LES si et seulement si $s_1^{in} < M_1(D+a_1)$ et $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$.

— Pour $SS1 = (s_{01}, x_{01}, s_{11}, 0)$, avec s_{01} est la solution de l'équation :
$\mu_0(s_{01}, (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}) = D + a_0$, $x_{01} = \frac{D}{D+a_0}(s_0^{in} - s_{01})$
et $s_{11} = (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}$, la matrice Jacobienne (4.7) devient :

$$J_1 = \begin{bmatrix} -D - Ex_0 & -D - a_0 & Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & 0 & -Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & D + a_0 & -D - Fx_0 & -\mu_1 \\ 0 & 0 & 0 & \mu_1 - D - a_1 \end{bmatrix} \tag{4.9}$$

Le polynôme caractéristique est :

$$\det(J_1 - \lambda I) = (\lambda - \mu_1 + D + a_1)(\lambda + D)\left(\lambda^2 + [D + (E+F)x_0]\,\lambda + (D + a_0)(E+F)x_0\right)$$

Les valeurs propres de J_1 sont $\lambda_1 = \mu_1 - D - a_1$, $\lambda_2 = -D$ et λ_3 et λ_4 sont les racines de l'équation quadratique suivante :

$$\lambda^2 + [D + (E+F)x_0]\,\lambda + (D + a_0)(E+F)x_0 = 0$$

Comme $\lambda_3\lambda_4 = (D + a_0)(E + F)x_0 > 0$ et $\lambda_3 + \lambda_4 = -[D + (E + F)x_0] < 0$, la partie réelle de λ_3 et de λ_4 est négative. Alors, pour que SS1 soit stable, il faut et il suffit que $\lambda_1 < 0$. Par suite, SS1 est stable si et seulement si

$$\mu_1(s_0^{in} + s_1^{in} - s_0) < D + a_1$$

avec s_0 est la solution de $\mu_0(s_0, (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_0) = D + a_0$. Comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est croissante, on a l'équivalence suivante :

$$\mu_1(s_0^{in} + s_1^{in} - s_0) < D + a_1 \Longleftrightarrow s_0 > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1(D + a_1).$$

Comme la fonction $s_0 \mapsto \psi(s_0) = \mu_0\left(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0\right)$ est croissante, on déduit que $\psi\left(s_0\right) > \psi\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1(D + a_1)\right)$. Comme

$$\psi\left(s_0\right) = \mu_0\left(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0\right) = D + a_0,$$

la condition de stabilité de SS1 est équivalente à :

$$D + a_0 > \mu_0\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1(D + a_1), M_1(D + a_1)\right)$$

et équivalente à

$$s_0^{in} + s_1^{in} - M_1(D + a_1) < M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$$

car la fonction $s_0 \mapsto \mu_0\left(s_0, M_1(D + a_1)\right)$ est croissante, ce qui s'écrit :

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_1(D + a_1) + M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right).$$

Par suite, $SS1$ est LES si et seulement si

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1).$$

— Pour $SS2 = (s_{02}, x_{02}, s_{12}, x_{12})$, avec $s_{02} = M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$, $x_{02} = \frac{D}{D+a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}\right)$, $s_{12} = M_1(D + a_1)$ et $x_{12} = \frac{D}{D+a_1}\left((s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{02} - s_{12}\right)$. Pour $SS2$, la matrice jacobienne est donnée par :

$$J_2 = \begin{bmatrix} -D - Ex_0 & -D - a_0 & Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & 0 & -Fx_0 & 0 \\ Ex_0 & D + a_0 & -D - Fx_0 - Gx_1 & -D - a_1 \\ 0 & 0 & Gx_1 & 0 \end{bmatrix} \tag{4.10}$$

Le polynôme caractéristique de J_2 est :

$$\det(J_2 - \lambda I) = \lambda^4 + f_1\lambda^3 + f_2\lambda^2 + f_3\lambda + f_4$$

avec

$$f_1 = Gx_1 + (E + F)x_0 + 2D$$

$$f_2 = EGx_0x_1 + (2D + a_0)(E + F)x_0 + (2D + a_1)Gx_1 + D^2$$

$$f_3 = (2D + a_0 + a_1)EGx_0x_1 + D(D + a_0)(E + F)x_0 + D(D + a_1)Gx_1$$

$$f_4 = (D + a_0)(D + a_1)EGx_0x_1.$$

On utilise le critère de Routh-Hurwitz pour la stabilité de $SS2$. En utilisant les mêmes arguments que dans ([24], Appendix D), on a :

$$f_i > 0 \text{ pour } i = 1 \cdots 4. \tag{4.11}$$

Puisque la quantité $E + F$ se intervient souvent dans les calculs, nous utilisons la notation $H = E + F$. On a
$f_1 f_2 - f_3 = 2D^3 + D^2[3Hx_0 + 3Gx_1 - Hx_0 - Hx_1] + D[4Hx_0Gx_1 + 2G^2x_1^2 + 2H^2x_0^2 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1] + EG^2x_0x_1^2 + Hx_0EGx_0x_1 + Gx_1(a_0 + a_1)(H - E)x_0 + a_1G^2x_1^2 + a_0H^2x_0^2$. D'où

$$f_1 f_2 - f_3 = 2D^3 + \alpha_2 D^2 + \alpha_1 D + \alpha_0$$

avec

$$\alpha_2 = 4(Hx_0 + Gx_1)$$

$$\alpha_1 = 2(Hx_0 + Gx_1)^2 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1$$

$$\alpha_0 = EG(Hx_0 + Gx_1)x_0x_1 + a_0H^2x_0^2 + (a_0 + a_1)FGx_0x_1 + a_1G^2x_1^2$$

Donc,

$$f_1 f_2 - f_3 > 0 \tag{4.12}$$

D'autre part, on a
$f_1 f_2 f_3 = 2(Hx_0 + Gx_1)D^5 + [5(Hx_0 + Gx_1)^2 + 2(2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1)]D^4 + [2(a_0 + a_1)EGx_0x_1 + 2(Hx_0 + Gx_1)^3 + 12EGx_0x_1(Hx_0 + Gx_1) + 7(Hx_0 + Gx_1)(a_0Hx_0 + a_1Gx_1)]D^3 + [10(a_0 + a_1)EGx_0x_1 + 2((Hx_0 + Gx_1)^2 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1 + EGx_0x_1)(2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1) + (Hx_0 + Gx_1)(EG(Hx_0 + Gx_1)x_0x_1 + a_0H^2x_0^2 + a_1G^2x_1^2 + (a_0 + a_1)Hx_0Gx_1)]D^2 + [4(a_0 + a_1)EGx_0x_1((Hx_0 + Gx_1)^2 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1 + EGx_0x_1) + (2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1)(EG(Hx_0 + Gx_1)x_0x_1 + a_0H^2x_0^2 + a_1G^2x_1^2 + (a_0 + a_1)Hx_0Gx_1)]D + 2(a_0 + a_1)EGx_0x_1[EG(Hx_0 + Gx_1)x_0x_1 + a_0H^2x_0^2 + a_1G^2x_1^2 + (a_0 + a_1)Hx_0Gx_1]$.

$f_1^2 f_4 = 4D^4EGx_0x_1 + D^3[4(a_0 + a_1)EGx_0x_1 + 4EGHx_0^2x_1] + D^2[EG^3x_0x_1^3 + 2EHG^2x_0^2x_1 + EGH^2x_0^3x_1 + 4(a_0 + a_1)EGHx_0^2x_1 + 4a_0a_1EGx_0x_1] + D[(a_0 + a_1)EG^3x_0x_1^3 + 2EHG^2x_0^2x_1^2 + EGH^2x_0^3x_1 + 4a_0a_1EGHx_0^2x_1] + a_0a_1[EG^3x_0x_1^3 + 2EHG^2x_0^2x_1^2 + EGH^2x_0^3x_1]$.

$f_3^2 = D^4(Hx_0 + Gx_1)^2 + D^3 2(Hx_0 + Gx_1)(2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1) + D^2[2EGx_0x_1(Hx_0 + Gx_1)(a_0 + a_1) + (2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1)^2] + D[2EGx_0x_1(a_0 + a_1)(2EGx_0x_1 + a_0Hx_0 + a_1Gx_1)] + (a_0 + a_1)^2E^2G^2x_0^2x_1^2$.
Donc

$$f_1 f_2 f_3 - f_1^2 f_4 - f_3^2 = \beta_5 D^5 + \beta_4 D^4 + \beta_3 D^3 + \beta_2 D^2 + \beta_1 D + \beta_0$$

avec

$$\beta_5 = 2(Hx_0 + Gx_1)$$

$$\beta_4 = 4(Hx_0 + Gx_1)^2 + 2a_0Hx_0 + 2a_1Gx_1$$

$$\beta_3 = 2(Hx_0 + Gx_1)^3 + 4EG(Hx_0 + Gx_1)x_0x_1 + 5a_0H^2x_0^2 + (a_0 + a_1)(3E + 5F)Gx_0x_1 + 5a_1G^2x_1^2$$

$$\beta_2 = 4EG(Hx_0 + Gx_1)^2 x_0 x_1 + 3a_0 H^3 x_0^3 + (a_0 E + 2a_1 E + 6a_0 H + 3a_1 F)GHx_0^2 x_1$$
$$+(2a_0 E + a_1 E + 3a_0 F + 6a_1 H)G^2 x_0 x_1^2 + 3a_1 G^3 x_1^3 + a_0^2 F(F+2E)x_0^2 + (a_0 E x_0 - a_1 G x_1)^2$$
$$+2a_0 a_1 GF x_0 x_1$$
$$\beta_1 = 2E^2 G^2 (Hx_0 + Gx_1)x_0^2 x_1^2 + (4a_0 + a_1)EGH^2 x_0^3 x_1 + (a_0 + a_1)(3E + 5F)EG^2 x_0^2 x_1^2$$
$$+(a_0 + 4a_1)EG^3 x_0 x_1^3 + a_0^2(3E^2 + 3EF + F^2)Fx_0^3 + a_0(2a_0 E + a_0 F + 2a_1 F)GFx_0^2 x_1$$
$$+(Ex_0 + Gx_1)(a_0 E x_0 - a_1 G x_1)^2 + (2a_0 a_1 + a_1^2)G^2 F x_0 x_1^2$$
$$\beta_0 = (a_0 + a_1)E^2 G^2 (Hx_0 + Gx_1)x_0^2 x_1^2 + a_0^2(2E + F)EFGx_0^3 x_1 + (a_0^2 + a_1^2)EFG^2 x_0^2 x_1^2$$
$$+(a_0 E x_0 - a_1 G x_1)^2 EGx_0 x_1.$$

Par suite,

$$f_1 f_2 f_3 - f_1^2 f_4 - f_3^2 > 0. \tag{4.13}$$

D'après (4.11), (4.12) and (4.13) le critère de Routh-Hurwitz est satisfait. Par suite, SS2 est stable si et seulement si $x_0 = x_{02} > 0$ et $x_1 = x_{12} > 0$. Ce qui est équivalent à $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right)$ et

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1(D + a_1)\right) + M_1(D + a_1).$$

Par conséquent, SS2 est stable dès qu'il existe.

— Pour $SS3 = \left(s_0^{in}, 0, M_1(D + a_1), \frac{D}{D+a_1}\left(s_1^{in} - M_1(D + a_1)\right)\right)$, la matrice Jacobienne (4.7) s'écrit :

$$J_3 = \begin{bmatrix} -D & -\mu_0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0 - D - a_0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_0 & -D - Gx_1 & -D - a_1 \\ 0 & 0 & Gx_1 & 0 \end{bmatrix} \tag{4.14}$$

Le polynôme caractéristique de J_3 est :

$$\det(J_3 - \lambda I) = (-D - \lambda)(\mu_0 - D - a_0 - \lambda)\left([D + Gx_1 + \lambda]\,\lambda + (D + a_1)Gx_1\right).$$

Les valeurs propres de J_3 sont $\lambda_1 = -D$, $\lambda_2 = \mu_0 - D - a_0$ et λ_3 et λ_4 sont les racines de l'équation quadratique suivante :

$$\lambda^2 + [D + Gx_1]\,\lambda + (D + a_1)Gx_1 = 0.$$

Comme $\lambda_3\lambda_4 = (D + a_1)Gx_1 > 0$ et $\lambda_3 + \lambda_4 = -(D + Gx_1) < 0$, la partie réelle de λ_3 et de λ_4 est négative. Par suite, SS3 est LES si et seulement si $\lambda_2 < 0$, ce qui est équivalent à :

$$\mu_0(s_0^{in}, M_1(D + a_1)) < D + a_0$$

et à

$$s_0^{in} < M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)).$$

□

Dans la suite, nous utilisons les notations suivantes :

$$\begin{array}{rcl} F_0(D) & = & M_0\left(D+a_0, s_1^{in}\right) \\ F_1(D) & = & M_1(D+a_1)+M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) \\ F_2(D) & = & M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) \end{array} \tag{4.15}$$

Les domaines de définition de F_0, F_1 et F_2 sont déterminés dans la Proposition 4.2.4.
Soit Φ_1 la fonction définie par :

$$\Phi_1(D) := m_0(M_1(D+a_1)) - D - a_0$$

Sans perte de généralité, on suppose que $m_1 > a_1$.

Proposition 4.2.4. *On a :*

1. *F_0 est définie dans $[0, D_0[$, avec $D_0 = m_0(s_1^{in}) - a_0$. Cet intervalle est non vide si et seulement si $a_0 < m_0(s_1^{in})$.*
2. *F_1 est définie sur $[0, D_2[$ avec $D_2 = m_1 - a_1$ si $m_0(M_1(m_1)) - a_0 > m_1 - a_1$ et D_2 est l'unique solution de l'équation $\Phi_1(D) = 0$ si $m_0(M_1(m_1)) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$ et $a_0 < m_0(M_1(a_1))$.*
3. *F_2 est définie sur $[0, D_2[$.*

Preuve

1. F_0 est définie si et seulement si $M_0\left(D+a_0, s_1^{in}\right)$ est définie. Ce qui est équivalent à dire que, $D + a_0 < m_0(s_1^{in})$ ou $D < m_0(s_1^{in}) - a_0 = D_0$.
2. F_1 est définie si et seulement si $M_1(D+a_1)$ et $M_0\left(D+a_0, M_1(D+a_1)\right)$ sont définies, ce qui est équivalent à $D + a_1 < m_1$ et $D + a_0 < m_0\left(M_1(D+a_1)\right)$. Par suite, F_1 est définie si et seulement si $D \in [0, m_1 - a_1[$ et $\Phi_1(D) > 0$. On a

   $$\Phi_1'(D) = m_0'(M_1(D+a_1))M_1'(D+a_1) - 1.$$

   Rappelons que, l'hypothèse **H3** implique que $m_0'(s_1) \leqslant 0, \forall s_1 \geqslant 0$.
   Donc, $\Phi_1'(D)$ est négative grâce à la proposition 4.2.1 et l'hypothèse **H3**. Par suite, Φ_1 est décroissante. Deux cas se présentent :
   — Si $\Phi_1(m_1 - a_1) > 0$, ce qui est équivalent à $m_0\left(M_1(m_1)\right) - a_0 > m_1 - a_1$, alors, $\Phi_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_1 - a_1[$. Par suite, si $m_0(M_1(m_1)) - a_0 > m_1 - a_1$ alors F_1 est définie sur $[0, m_1 - a_1[$.
   — Si $\Phi_1(m_1 - a_1) \leqslant 0$, ce qui est équivalent à $m_0\left(M_1(m_1)\right) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$, et si de plus, $\Phi_1(0) > 0$, ce qui est équivalent à dire que $a_0 < m_0(M_1(a_1))$, alors, $\Phi_1(D) = 0$ possède une unique solution D_2. On déduit que $\Phi_1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, D_2[$. Par suite, si $m_0\left(M_1(m_1)\right) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$, alors F_1 est définie sur $[0, D_2[$ si et seulement si $a_0 < m_0(M_1(a_1))$ avec D_2 est l'unique solution de l'équation $\Phi_1(D) = 0$.
3. On a $F_2(D) = F_1(D) - M_1(D+a_1)$. Donc, F_2 est définie si $F_1(D)$ et $M_1(D+a_1)$ sont définies. Par suite, F_2 est définie sur $[0, D_2[$.

□

Notons que :

$$s_1^{in} < M_1(D+a_1) \Longleftrightarrow D > \mu_1(s_1^{in}) - a_1.$$

En utilisant les notations (4.15), les résultats de la Proposition 4.2.2 et de la Proposition 4.2.3 se résument dans le Tableau 4.1.

Équilibre	Condition d'existence	Condition de stabilité
SS0	existe toujours	$s_0^{in} < F_0(D)$ et $D > \mu_1(s_1^{in}) - a_1$
SS1	$s_0^{in} > F_0(D)$	$s_0^{in} + s_1^{in} < F_1(D)$
SS2	$s_0^{in} + s_1^{in} > F_1(D)$ et $s_0^{in} > F_2(D)$	stable lorsqu'il existe
SS3	$\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ et $D < \mu_1(s_1^{in}) - a_1$	$s_0^{in} < F_2(D)$

TABLE 4.1 – L'existence et la stabilité locale des équilibres.

4.3 Les diagrammes opératoires

Les diagrammes opératoires montrent comment le système se comporte en variant les trois paramètres de contrôle s_0^{in}, s_1^{in} et D. Ces diagrammes sont spécialement utilisés par les opérateurs, en particulier pour estimer, pour un triplet donné s_0^{in}, s_1^{in} et D, la marge de stabilité qu'ils ont, par rapport à une région de l'espace où l'équilibre correspondant au lessivage d'au moins une biomasse est stable.

4.3.1 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, D) et s_1^{in} fixé

Dans un premier temps, on fixe s_1^{in} et on illustre les domaines d'existence et de stabilité des équilibres dans le plan (s_0^{in}, D). On définit la courbe γ_0 d'équation $s_0^{in} = F_0(D)$, la courbe γ_1 d'équation $s_0^{in} = F_1(D) - s_1^{in}$ et la courbe γ_2 d'équation $s_0^{in} = F_2(D)$. On note $\overline{D} = \mu_1(s_1^{in}) - a_1$, voir Tableau 4.1.

Ces courbes avec la droite $D = \overline{D}$ séparent le plan (s_0^{in}, D) en au maximum six régions, illustrées dans la Fig. 4.1 et notées $R^1, \cdots, R^6$.

Le théorème 4.3.1 montre l'existence et la stabilité locale des équilibres SS0, $\cdots$, SS3 dans les régions $R^1, \cdots, R^6$, pour un s_1^{in} donné, en conséquence de la Proposition 4.2.3. Les régions R^i, $i = 1, \cdots, 6$ des diagrammes opératoires sont colorées par quatre couleurs différentes. Chaque couleur correspond à un seul équilibre stable : dans la région R^4, R^5 et R^6, SS2 existe et est stable. Dans R^5, tous les autres équilibres existent mais sont instables. Dans la région R^4, (respectivement R^6), l'équilibre SS1 (respectivement SS3) n'existe pas et les autres équilibres existent. Donc, ces régions sont colorées par la même couleur (jaune). De même, la région R^2 (en vert) est la région de stabilité de l'équilibre de lessivage SS0, la région R^1 (en bleu) est la région de stabilité de SS1 et R^3 (en violet) est la région de stabilité de SS3.

A présent, il est utile de montrer les propriétés suivantes sur les fonctions F_i, $i = 0, 1, 2$.

Lemme 4.3.1. *On a*
- *Si* $\mu_1(s_1^{in}) < a_1$ *alors* $F_0(D) < F_1(D) - s_1^{in}$.
- *Si* $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ *et* $D > \mu_1(s_1^{in}) - a_1$ *alors* $F_0(D) < F_1(D) - s_1^{in}$.
- *Si* $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ *et* $D < \mu_1(s_1^{in}) - a_1$ *alors* $F_2(D) < F_0(D)$.

Preuve

— Si $\mu_1(s_1^{in}) < a_1 < D + a_1$ alors $s_1^{in} < M_1(D + a_1)$. M_0 est croissante par rapport à la seconde variable alors $M_0(D + a_0, s_1^{in}) < M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))$. Comme

$s_1^{in} < M_1(D + a_1)$, ce qui est équivalent à $M_1(D + a_1) - s_1^{in} > 0$, on obtient

$$M_0(D + a_0, s_1^{in}) < M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) + M_1(D + a_1) - s_1^{in}.$$

Par suite, $F_0(D) < F_1(D) - s_1^{in}$, pour tout $D > 0$.

— Si $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ et $D > \overline{D}$ alors $\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1$. Donc, $s_1^{in} < M_1(D + a_1)$ et $M_0(D + a_0, s_1^{in}) < M_0(D + a_0, M_1(D + a_1))$. Comme $M_1(D + a_1) > s_1^{in}$, on obtient

$$M_0(D + a_0, s_1^{in}) < M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) + M_1(D + a_1) - s_1^{in}.$$

Par suite, $F_0(D) < F_1(D) - s_1^{in}$, pour tout $D > 0$.

— Si $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$ et $D < \overline{D}$ alors $M_1(D + a_1) < s_1^{in}$. D'où, on a

$$M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) < M_0(D + a_0, s_1^{in}).$$

Par suite, $F_2(D) < F_0(D)$, pour tout $D > 0$.

□

La figure 4.1 montre les positions relatives des courbes γ_i, $i = 0, 1$ et 2, et de la droite $D = \overline{D}$.

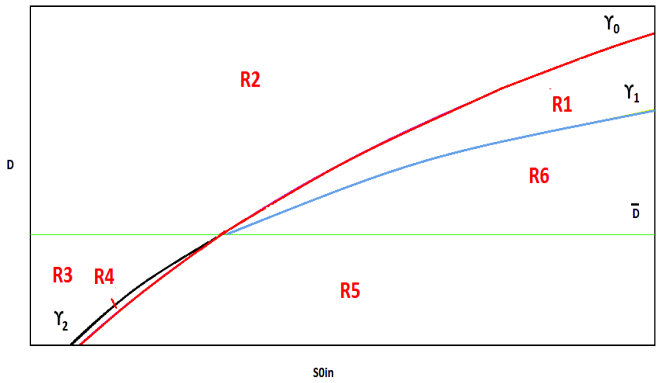

FIGURE 4.1 – Diagramme opératoire du modèle (4.1)

On peut maintenant montrer le résultat suivant :

Théorème 4.3.1. *Les propriétés d'existence et de stabilité du système (4.1), dans le plan* (s_0^{in}, D)*, se résument dans les tableaux suivants :*

Condition	Région	SS0	SS1	SS2
$F_0(D) < s_0^{in} < F_1(D) - s_1^{in}$	$(s_0^{in}, D) \in R^1$	I	S	
$s_0^{in} < F_0(D)$	$(s_0^{in}, D) \in R^2$	S		
$F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$	$(s_0^{in}, D) \in R^6$	I	I	S

TABLE 4.2 – Le cas $\mu_1(s_1^{in}) < a_1$

	Condition	Région	SS0	SS1	SS2	SS3
	$F_0(D) < s_0^{in} < F_1(D) - s_1^{in}$	$(s_0^{in}, D) \in R^1$	I	S		
$D > \overline{D}$	$s_0^{in} < F_0(D)$	$(s_0^{in}, D) \in R^2$	S			
	$F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$	$(s_0^{in}, D) \in R^6$	I	I	S	
	$s_0^{in} < F_2(D)$	$(s_0^{in}, D) \in R^3$	U			S
$D < \overline{D}$	$F_2(D) < s_0^{in} < F_0(D)$	$(s_0^{in}, D) \in R^4$	I		S	I
	$s_0^{in} > F_0(D)$	$(s_0^{in}, D) \in R^5$	I	I	S	I

TABLE 4.3 – Le cas $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$

Preuve

Le Théorème 4.3.1 se déduit du Lemme 4.3.1 et des inégalités suivantes :

— Si $\mu_1(s_1^{in}) < a_1$ et $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$ alors $F_2(D) < s_0^{in}$, pour tout $D > 0$.
En effet, si $\mu_1(s_1^{in}) < a_1$ alors $M_1(D + a_1) - s_1^{in} > 0$. Donc,

$$M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) + M_1(D+a_1) - s_1^{in} = F_1(D) - s_1^{in}.$$

Comme $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$ alors $F_2(D) < s_0^{in}$.

— Si $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$, $D > \overline{D}$ et $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$ alors $F_2(D) < s_0^{in}$, pour tout $D > 0$.
En effet,

$$D > \overline{D} \Leftrightarrow \mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \Leftrightarrow M_1(D + a_1) - s_1^{in} > 0$$

Donc,

$$M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) + M_1(D+a_1) - s_1^{in} = F_1(D) - s_1^{in}.$$

Finalement, $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$ implique que $F_2(D) < s_0^{in}$.

— Si $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$, $D < \overline{D}$ et $F_0(D) < s_0^{in}$ alors $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$, pour tout $D > 0$.
En effet,

$$D < \overline{D} = \mu_1(s_1^{in}) - a_1 \Leftrightarrow M_1(D + a_1) < s_1^{in}.$$

Comme $F_0(D) = M_0(D + a_0, s_1^{in}) < s_0^{in}$, alors

$$F_1(D) - s_1^{in} = M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) + M_1(D + a_1) - s_1^{in} < M_0(D + a_0, s_1^{in}),$$

ce qui implique que $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$.

— Si $\mu_1(s_1^{in}) > a_1$, $D < \overline{D}$ et $F_2(D) < s_0^{in}$ alors $F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}$, pour tout $D > 0$. En effet,
$$D < \overline{D} = \mu_1(s_1^{in}) - a_1 \Leftrightarrow M_1(D + a_1) < s_1^{in}.$$
Comme $F_2(D) = M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) < s_0^{in}$, alors
$$F_1(D) - s_1^{in} = M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) + M_1(D+a_1) - s_1^{in} < M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)).$$
Finalement, on obtient
$$F_1(D) - s_1^{in} < s_0^{in}.$$

□

Les résultats du Théorème 4.3.1 sont essentiellement les mêmes qui sont présentés dans le Tableau 4.1. Notons que le Tableau 4.2 est identique à le Tableau 2 de [24]. Il correspond au cas où la concentration s_1^{in} est petite ou égale à zéro. Le Tableau 4.3 émerge en raison de la présence de s_1^{in} : trois régions - dans lesquelles SS3 existe - apparaissent. De plus, dans les régions R^i, $i = 1, \cdots, 6$, on a un seul équilibre stable et les autres équilibres sont instables ou n'existent pas.

4.3.2 Le diagramme opératoire dans le plan (s_1^{in}, D) et s_0^{in} fixé

Dans ce paragraphe, la concentration s_0^{in} est fixée. Comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_0(s_0, s_1)$ est décroissante, elle admet une fonction inverse décroissante $z \mapsto M_2(s_0, z)$, définie, pour tout $s_0, s_1 \geq 0$, et $z \in [0, \sup \mu_0(s_0, \cdot)[$ par :
$$s_1 = M_2(s_0, z) \Longleftrightarrow z = \mu_0(s_0, s_1).$$
Pour la suite, on a besoin de définir la fonction :
$$F_3(D) = M_2\left(s_0^{in}, D + a_0\right) \tag{4.16}$$

On a le résultat suivant :

Proposition 4.3.1. *En utilisant* **H3**, *on a pour tout* $s_0 \geqslant 0$ *et* $z \in [0, m_0(s_1)[$,
$$\frac{\partial M_2}{\partial z}(s_0, z) < 0.$$

Preuve
D'après l'équivalence
$$s_1 = M_2(s_0, z) \Longleftrightarrow z = \mu_0(s_0, s_1),$$
on a :
$$\text{pour tout } \ z \in [0, m_0(s_1)[\text{ et } s_0 \geqslant 0, \qquad \mu_0(s_0, M_2(s_0, z)) = z. \tag{4.17}$$
En dérivant (4.17) par rapport à z et en utilisant **H3**, on obtient :
$$\frac{\partial M_2}{\partial z}(s_0, z) = [\frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(s_0, M_2(s_0, z))]^{-1} < 0.$$

□

Soit $\bar{D}_1$ la plus grande solution de $F_2(D) = s_0^{in}$, si elle existe, $\bar{D}_2 = min(m_1 - a_1, D_2)$ et $\bar{D}_3$ la solution de $F_3(D) = 0$, si elle existe. Comme F_3 est décroissante, alors $\bar{D}_3 < 0$ implique que $F_3(D) < 0$, pour $D > 0$.

Pour illustrer les régions d'existence et de stabilité des équilibres dans le plan (s_1^{in}, D), on exprime les conditions du Tableau 4.1 en fonction de s_1^{in} et de D, s_0^{in} étant supposé fixé, ce qui donne le tableau suivant :

Equilibre	Condition d'existence	Condition de stabilité
SS0	existe toujours	$s_1^{in} > F_3(D)$
		et $s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$
SS1	$\bar{D}_3 > 0$ et $s_1^{in} < F_3(D)$	$s_1^{in} < F_1(D) - s_0^{in}$
SS2	$s_1^{in} > F_1(D) - s_0^{in}$, $\bar{D}_1 > 0$	
	et $D < \bar{D}_1$	stable dès qu'il existe
SS3	$s_1^{in} > F_1(D) - F_2(D)$	$D > \bar{D}_1$

TABLE 4.4 – Existence et stabilité locale des équilibres en fonction de s_1^{in} et de D.

Il est utile, pour la suite, de montrer les propriétés suivantes sur les fonctions F_i, $i = 1, 2, 3$.

Lemme 4.3.2. *On suppose que $\bar{D}_2 > 0$. Alors, on a*
- *Si $D > \bar{D}_1$ alors $F_3(D) < F_1(D) - F_2(D) < F_1(D) - s_0^{in}$.*
- *Si $D < \bar{D}_1$ et $\bar{D}_1 > 0$ alors $F_1(D) - s_0^{in} < F_1(D) - F_2(D) < F_3(D)$.*

De plus, les trois courbes des fonctions $F_1 - F_2$, $F_1 - s_0^{in}$ et F_3 s'intersectent en $D = \bar{D}_1$ qui satisfait $\bar{D}_1 < \bar{D}_3$.

Preuve

— Si $D > \bar{D}_1$ alors $F_2(D) > F_2(\bar{D}_1) = s_0^{in}$ et on obtient

$$F_1(D) - s_0^{in} > F_1(D) - F_2(D).$$

D'autre part, on a $M_0(D+a_0, M_1(D+a_1)) > s_0^{in}$. Comme μ_0 est croissante par rapport à la première variable alors $D+a_0 > \mu_0(s_0^{in}, M_1(D+a_1))$. M_2 est décroissante par rapport à la seconde variable alors

$$M_2(s_0^{in}, D + a_0) < M_1(D + a_1).$$

Finalement, on obtient

$$F_1(D) - F_2(D) > F_3(D).$$

— Si $D < \bar{D}_1$ et $\bar{D}_1 > 0$, alors $F_2(D) < F_2(\bar{D}_1) = s_0^{in}$ et on obtient

$$F_1(D) - s_0^{in} < F_1(D) - F_2(D).$$

Maintenant, $M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) < s_0^{in}$ implique que

$$D + a_0 < \mu_0(s_0^{in}, M_1(D + a_1)).$$

M_2 est décroissante par rapport à la seconde variable, donc

$$M_2(s_0^{in}, D + a_0) > M_1(D + a_1).$$

Finalement , on obtient

$$F_1(D) - F_2(D) < F_3(D).$$

— On a $F_2(\bar{D}_1) = s_0^{in}$ alors $F_1(\bar{D}_1) - F_2(\bar{D}_1) = F_1(\bar{D}_1) - s_0^{in}$. Ceci implique que $F_1 - F_2$ et $F_1 - s_0^{in}$ s'intersectent en la valeur de $D = \bar{D}_1$. D'autre part, $F_2(\bar{D}_1) = s_0^{in}$ est équivalente à $M_0(\bar{D}_1 + a_0, M_1(\bar{D}_1 + a_1)) = s_0^{in}$. Donc, on a

$$\mu_0(s_0^{in}, M_1(\bar{D}_1 + a_1)) = \bar{D}_1 + a_0$$

. Maintenant, $F_3(\bar{D}_1) = M_2(s_0^{in}, \bar{D}_1 + a_0)$, ce qui est équivalent à $\mu_0(s_0^{in}, F_3(\bar{D}_1)) = \bar{D}_1 + a_0$. Les deux dernières égalités donnent $F_3(\bar{D}_1) = M_1(\bar{D}_1 + a_1)$. Ainsi, $F_3(\bar{D}_1) = F_1(\bar{D}_1) - F_2(\bar{D}_1) = F_1(\bar{D}_1) - s_0^{in}$. Par conséquent, F_3, $F_1 - F_2$ et $F_1 - s_0^{in}$ s'intersectent en $D = \bar{D}_1$. Comme F_3 est décroissante, alors $\bar{D}_3 = \sup_D F_3(D) > \bar{D}_1$.

□

Les régions R^i, $i = 1 \cdots 6$, sont délimitées dans le plan (s_1^{in}, D) par les courbes suivantes :
Γ_0 est la courbe de la fonction $s_1^{in} = F_1(D) - s_0^{in}$, Γ_1 est la courbe de la fonction $s_1^{in} = F_1(D) - F_2(D)$ et Γ_2 est la courbe de la fonction $s_1^{in} = F_3(D)$.
Ces courbes avec la droite d'équation $D = \bar{D}_1$ divisent le plan opératoire (s_1^{in}, D) en au plus six régions, voir Figure 4.2. Notons que la région R^1 est divisée en deux sous-régions : $R^1 = R_1^1 \cup R_2^1$. D'après le Lemme 4.3.2, les positions relatives des courbes Γ_i, $i = 0, 1$ et 2, et $\bar{D}_i$, $i = 1, 2$, sont illustrées dans la Figure 4.2.

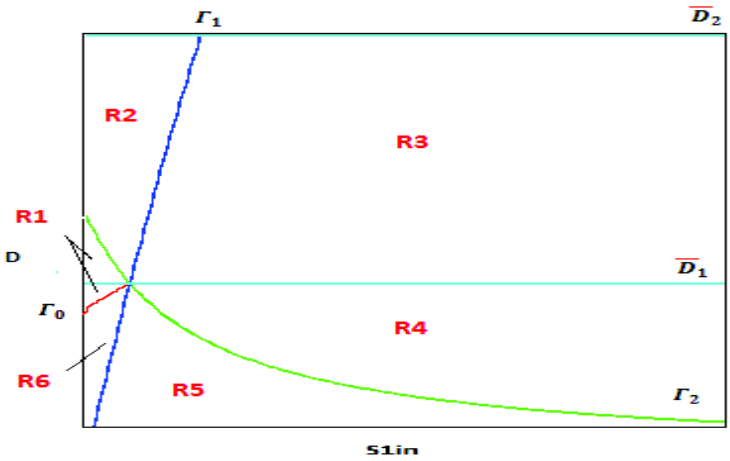

FIGURE 4.2 – Positions relatives des courbes dans le plan (s_1^{in}, D)

On peut maintenant montrer le résultat suivant :

Théorème 4.3.2. *Les propriétés d'existence et de stabilité du système (4.1), dans le plan* (s_1^{in}, D)*, sont données dans les tableaux suivants :*

Condition	Région	SS0	SS3
$s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R^2$	S	
$F_1(D) - F_2(D) < s_1^{in}$	$(s_1^{in}, D) \in R^3$	I	S

TABLE 4.5 – Le cas $\bar{D}_1 < 0$, $\bar{D}_3 < 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$

Condition	Région	SS0	SS1	SS3
$s_1^{in} < F_3(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R_1^1$	I	S	
$F_3(D) < s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R^2$	S		
$F_1(D) - F_2(D) < s_1^{in}$	$(s_1^{in}, D) \in R^3$	I		S

TABLE 4.6 – Le cas $\bar{D}_1 < 0$, $\bar{D}_3 > 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$

	Conditions	Région	SS0	SS1	SS2	SS3
	$s_1^{in} < F_3(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R_1^1$	I	S		
$\bar{D}_1 < D$	$F_3(D) < s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R^2$	S			
	$F_1(D) - F_2(D) < s_1^{in}$	$(s_1^{in}, D) \in R^3$	I			S
	$F_3(D) < s_1^{in}$	$(s_1^{in}, D) \in R^4$	I		S	I
$D < \bar{D}_1$	$F_1(D) - F_2(D) < s_1^{in} < F_3(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R^5$	I	I	S	I
	$F_1(D) - s_0^{in} < s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$	$(s_1^{in}, D) \in R^6$	I	I	S	
	$s_1^{in} < F_1(D) - s_0^{in}$	$(s_1^{in}, D) \in R_2^1$	I	S		

TABLE 4.7 – Le cas $\bar{D}_1 > 0$, $\bar{D}_3 > 0$ et $0 < D < \bar{D}_2$

Le Théorème 4.3.2 est une conséquence du Lemme 4.3.2. Notons que si $\bar{D}_3 < 0$ alors $F_3(D) < 0$ et comme $\bar{D}_1 < \bar{D}_3$, le cas $\bar{D}_1 > 0$ et $\bar{D}_3 < 0$ ne se produit jamais.

□

4.3.3 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) et D fixé

On fixe à présent le taux de dilution D et on définit la fonction suivante :

$$F_4(s_0^{in}) = M_2\left(s_0^{in}, D + a_0\right)$$

F_4 est croissante et est définie pour $s_0^{in} \geqslant M_0(D + a_0, 0)$ et $D \in [0, D_0[$ avec

$$D_0 = m_0(s_1^{in}) - a_0.$$

Si on dérive (4.17) par rapport à s_0 et on utilise **H3**, on a le résultat suivant :

Proposition 4.3.2. *En utilisant l'hypothèse* **H3**, *on a pour tout* $s_0 \geqslant 0$ *et* $z \in [0, m_0(s_1)[$,

$$\frac{\partial M_2}{\partial s_0}(s_0, z) > 0.$$

□

Soit $\bar{D}_4$ la droite d'équation $s_0^{in} = F_2(D)$, $\bar{D}_5$ la droite d'équation $s_1^{in} = F_1(D) - F_2(D)$, $\bar{D}_6$ la droite d'équation $s_1^{in} = F_1(D) - s_0^{in}$ et φ la courbe d'équation $s_1^{in} = F_4(s_0^{in})$.

Pour illustrer les régions d'existence et de stabilité des équilibres dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}), on exprime les conditions du Tableau 4.1 en fonction de s_1^{in} et s_0^{in}, ce qui donne le Tableau 4.8 : On a besoin pour la suite de montrer les propriétés suivantes sur les fonctions F_i,

Equilibre	Condition d'existence	Condition de stabilité
SS0	Existe toujours	$s_1^{in} > F_4(s_0^{in})$ et $s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$
SS1	$s_1^{in} < F_4(s_0^{in})$ et $s_0^{in} > M_0(D + a_0, 0)$	$s_1^{in} < F_1(D) - s_0^{in}$ et $s_0^{in} < F_1(D)$
SS2	$s_1^{in} > F_1(D) - s_0^{in}$ et $s_0^{in} > F_2(D)$	stable dès qu'il existe
SS3	$s_1^{in} > F_1(D) - F_2(D)$	$s_0^{in} < F_2(D)$

TABLE 4.8 – Existence et stabilité locale des équilibres en fonction de s_1^{in} et s_0^{in}.

$i = 1, 2, 4$.

Lemme 4.3.3. *On a*
- *Si* $s_0^{in} > F_2(D)$ *alors* $F_1(D) - s_0^{in} < F_1(D) - F_2(D) < F_4(s_0^{in})$.
- *Si* $s_0^{in} < F_2(D)$ *alors* $F_4(s_0^{in}) < F_1(D) - F_2(D) < F_1(D) - s_0^{in}$.

D'autre part, les trois droites $\bar{D}_4, \bar{D}_5, \bar{D}_6$ *et la courbe* φ *s'intersectent en* $s_0^{in} = F_2(D)$.

Preuve

— Si $s_0^{in} > F_2(D)$ alors $F_1(D) - s_0^{in} < F_1(D) - F_2(D)$. D'autre part, on a

$$M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) < s_0^{in}.$$

Comme μ_0 est croissante par rapport à la première variable, alors $D + a_0 < \mu_0(s_0^{in}, M_1(D + a_1))$. M_2 est décroissante par rapport à la seconde variable, donc

$$M_2(s_0^{in}, D + a_0) > M_1(D + a_1).$$

Finalement, on obtient

$$F_1(D) - F_2(D) < F_4(s_0^{in}).$$

— Si $s_0^{in} < F_2(D)$ alors $F_1(D) - s_0^{in} > F_1(D) - F_2(D)$. D'autre part, on a

$$M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) > s_0^{in}.$$

Comme μ_0 est croissante par rapport à la première variable, alors $D + a_0 > \mu_0(s_0^{in}, M_1(D + a_1))$. M_2 est décroissante par rapport à la seconde variable, donc

$$M_2(s_0^{in}, D + a_0) < M_1(D + a_1).$$

Finalement, on obtient

$$F_1(D) - F_2(D) > F_4(s_0^{in}).$$

— Comme $F_2(D) = s_0^{in}$, alors

$$M_0(D + a_0, M_1(D + a_1)) = s_0^{in} \Longleftrightarrow D + a_0 = \mu_0(s_0^{in}, M_1(D + a_1)),$$

ce qui est équivalent à $M_2(s_0^{in}, D + a_0) = M_1(D + a_1)$. Finalement, comme $s_0^{in} = F_2(D)$, on a

$$F_4(s_0^{in}) = F_1(D) - F_2(D) = F_1(D) - s_0^{in}.$$

□

La courbe φ et les droites $\bar{D}_4$, $\bar{D}_5$ et $\bar{D}_6$ séparent le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) en six régions qui sont représentées dans la Figure 4.3.

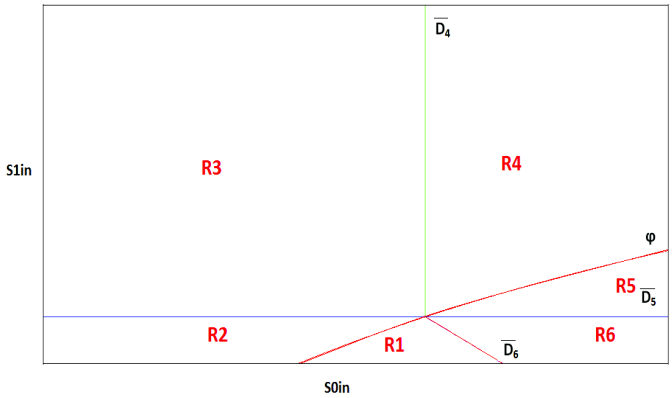

FIGURE 4.3 – Positions relatives des courbes dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in})

Notons $\bar{D}_0 = m_0(0) - a_0$. On peut alors énoncer le résultat suivant :

Théorème 4.3.3. *Les propriétés d'existence et de la stabilité du système (4.1), dans le plan* (s_0^{in}, s_1^{in}) *avec* $D \in [0, min(\bar{D}_0, D_1)[$*, se résument dans le tableau suivant :*

	Condition	Région	SS0	SS1	SS2	SS3
$s_1^{in} > F_1(D) - F_2(D)$	$s_0^{in} < F_2(D)$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^3$	I			S
	$F_2(D) < s_0^{in}$ et $s_1^{in} > F_4(s_0^{in})$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^4$	I		S	I
	$F_2(D) < s_0^{in}$ et $s_1^{in} < F_4(s_0^{in})$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^5$	I	I	S	I
$s_1^{in} < F_1(D) - F_2(D)$	$s_1^{in} > F_1(D) - s_0^{in}$ et $F_2(D) < s_0^{in}$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^6$	I	I	S	
	$s_1^{in} < F_1(D) - s_0^{in}$ et $s_1^{in} < F_4(s_0^{in})$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^1$	I	S		
	$s_1^{in} > F_4(s_0^{in})$	$(s_0^{in}, s_1^{in}) \in R^2$	S			

TABLE 4.9 – Les régions d'existence et de stabilité des équilibres du modèle (4.1).

Preuve
Le Théorème 4.3.3 est une conséquence du Lemme 4.3.3. F_2 est définie pour $D \in [0, D_2[$. F_1 est définie pour $D \in [0, D_1[$ avec $D_1 = min(m_1 - a_1, D_2)$. $M_0(D + a_0, 0)$ est définie pour $D \in [0, \bar{D}_0[$. Par conséquent, $M_0(D + a_0, 0)$, F_1 et F_2 sont définies pour $D \in [0, min(\bar{D}_0, D_1)[$.

□

4.4 Simulations

Pour les simulations, on utilise les fonctions de croissance suivantes :

$$\mu_0(s_0, s_1) = \frac{m_0 s_0}{K_0 + s_0} \frac{1}{1 + s_1/K_i}, \quad \mu_1(s_1) = \frac{m_1 s_1}{K_1 + s_1}$$

et les paramètres du Tableau 4.10, qui sont utilisés dans [24], Tableau 3 et dans [37], Tableau 1.

Paramètres	Unités	Valeurs nominales
m_0	d^{-1}	0.52
K_0	$kg\,COD/m^3$	0.124
m_1	d^{-1}	2.10
K_1	$kg\,COD/m^3$	0.25
K_i	$kg\,COD/m^3$	0.035
a_0	d^{-1}	0.02
a_1	d^{-1}	0.02

TABLE 4.10 – Les valeurs nominales des paramètres pour le modèle (4.1)

Les fonctions inverses $M_1(.)$ et $M_0(., s_1)$ des fonctions $\mu_1(.)$ et $\mu_0(., s_1)$ peuvent êtres calculées explicitement. On a

$$\forall y \in [0, m_1[, M_1(y) = \frac{K_1 y}{m_1 - y},$$

$$\forall y \in \left[0, \frac{m_0}{1+s_1/K_i}\right[, M_0(y,s_1) = \frac{K_0 y}{\frac{m_0}{1+s_1/K_i} - y}$$

Les fonctions $F_0(D)$, $F_1(D)$ et $F_2(D)$ sont données explicitement par

$$\begin{aligned} F_0(D) &= \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})}{m_0-(D+a_0)(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})} \\ F_1(D) &= \frac{K_1(D+a_1)}{m_1-(D+a_1)} + \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1(D+a_1)}{K_i})}{m_0-(D+a_0)(1+\frac{M_1(D+a_1)}{K_i})} \\ F_2(D) &= \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1(D+a_1)}{K_i})}{m_0-(D+a_0)(1+\frac{M_1(D+a_1)}{K_i})} \end{aligned} \tag{4.18}$$

F_0 est définie pour $D < \dfrac{m_0 - a_0(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})}{1+\frac{s_1^{in}}{K_i}}$ et $\dfrac{(m_0-a_0)K_i}{a_0} \geq s_1^{in}$

F_1 et F_2 sont définie pour $D \in [0, D_2[$ avec $D_2 = \bar{D}_2$ est la solution positive de l'équation :

$$(K_i-K_1)D^2+((K_i-K_1)(a_0+a_1)-K_i(m_1+m_0))D+((m_0-a_0)K_i(m_1-a_1)-a_0a_1K_1) = 0.$$

4.4.1 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, D) et s_1^{in} fixé

Les Figures 4.4, 4.5, 4.6 et 4.7 représentent les diagrammes opératoires pour des valeurs de s_1^{in} croissantes. Lorsque s_1^{in} est suffisamment petit, par exemple $s_1^{in} = 0.005$, les régions les plus grandes sont les régions R^i, $i = 1, 2, 6$, (voir Fig. 4.4). Ces régions correspondent à celles obtenues dans le cas $s_1^{in} = 0$, voir (Figure 1.1 de [24]). En augmentant la valeur de s_1^{in}, il y a apparition des régions, R^i, $i = 3, 4, 5$, d'existence de l'équilibre SS3 et réduction de la région R^1 et R^6, (voir Figure 4.5 et 4.6). Ainsi, l'ajout d'un deuxième substrat à l'entrée conduit à l'apparition de nouvelles régions reliées au nouveau équilibre SS3 et au changement de taille des régions d'existence et de stabilité des autres équilibres.

Le substrat s_1^{in} est mesuré en $KgCODm^{-3}$ et le taux de dilution en d^{-1}.

L'inclusion de s_1^{in} dans le modèle change peu le diagramme opératoire de [24]. D'un côté, lorsque s_1^{in} croît, $\bar{D}$ croît (on peut vérifier que $\dfrac{d\bar{D}}{ds_1^{in}} > 0$). La région de stabilité de SS2 sous la courbe γ_2 reste la même (car γ_2 ne dépend pas de s_1^{in}). D'un autre côté, la région de stabilité R^3 de SS3, qui correspond à l'extinction de la première espèce, augmente de taille. Quand la valeur du taux de dilution D est petite et celle de S_{0in} est élevée, l'équilibre de coexistence est stable. Si D est grand et S_{0in} est faible, alors l'équilibre de lessivage est stable.

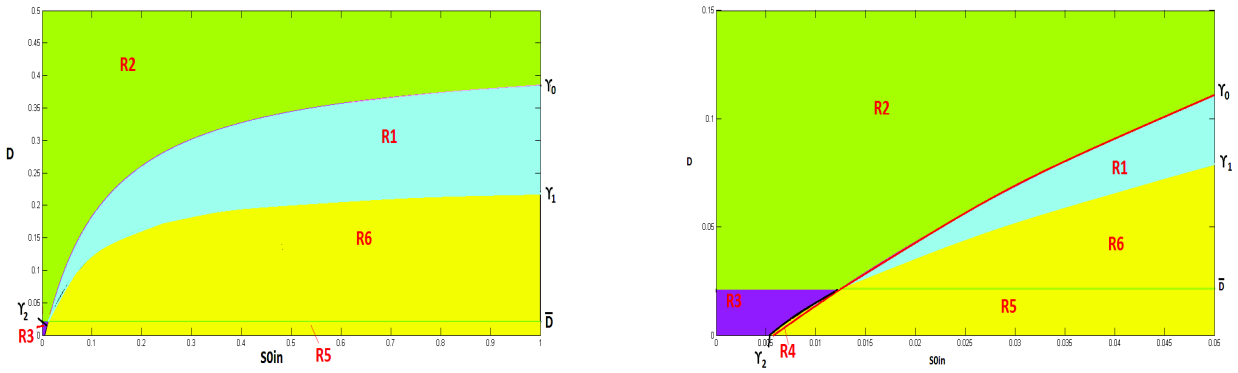

FIGURE 4.4 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.005$ et $\overline{D} = 0.021$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

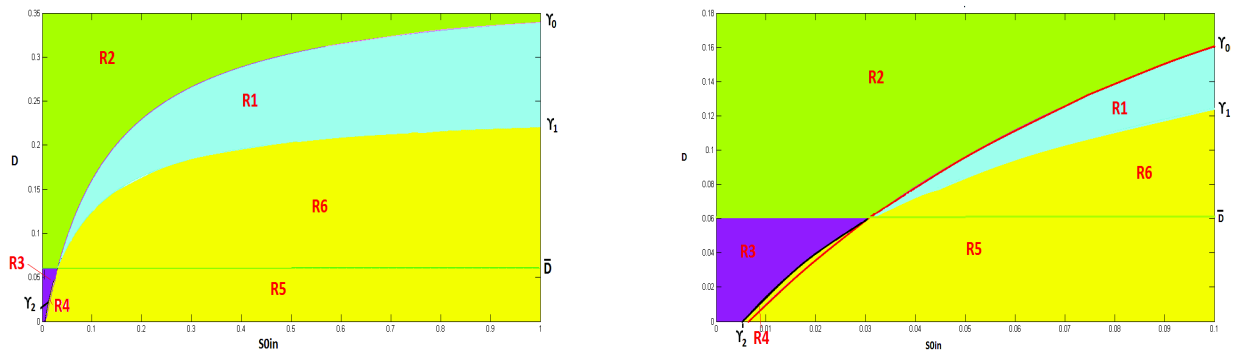

FIGURE 4.5 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.01$ et $\overline{D} = 0.06$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

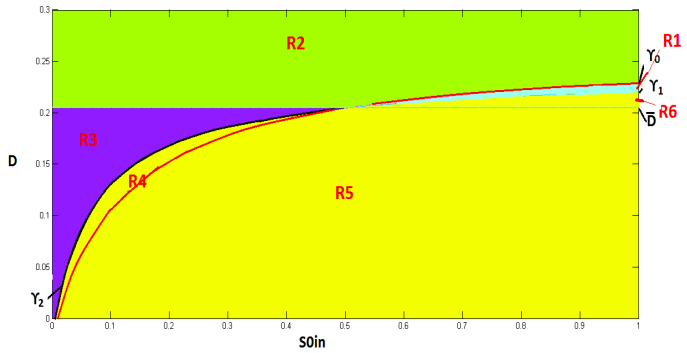

FIGURE 4.6 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.03$ et $\overline{D} = 0.205$.

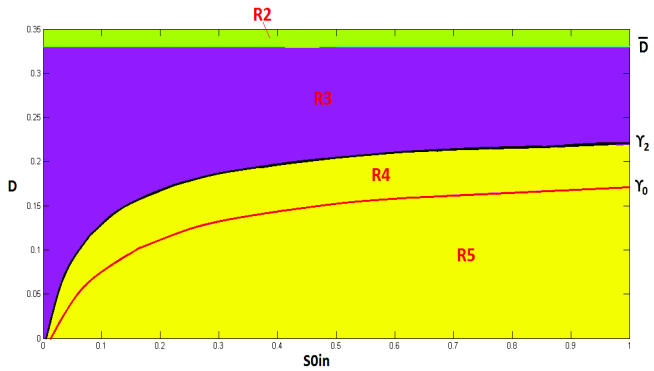

FIGURE 4.7 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_1^{in} = 0.05$ et $\overline{D} = 0.33$.

4.4.2 Le diagramme opératoire dans le plan (s_1^{in}, D) et s_0^{in} fixé

Les régions de stabilité des équilibres, dans le plan (s_1^{in}, D), sont données par les diagrammes opératoires des Figures 4.8, $\cdots$, 4.11, pour différentes valeurs de s_0^{in}. La fonction F_3 est donnée par :

$$F_3(D) = \frac{m_0 K_i s_0^{in}}{(D + a_0)(K_0 + s_0^{in})} - K_i.$$

F_3 est positive si

$$\frac{m_0 K_i s_0^{in} - a_0 K_i (K_0 + s_0^{in})}{K_i (K_0 + s_0^{in})} \geq D \quad \text{et} \quad s_0^{in} \geq \frac{a_0 K_0}{m_0 - a_0}.$$

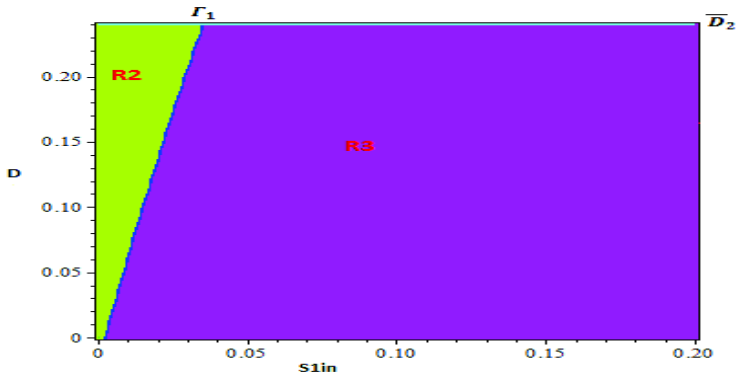

FIGURE 4.8 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.005$.

Lorsque s_0^{in} croît, $\bar{D}_1$ croît et de nouvelles régions $R^4, \cdots, R^6$ apparaissent sous la droite d'équation $D = \bar{D}_1$ et Γ_0. Ces régions correspondent aux régions de stabilité de l'équilibre de coexistence $SS2$. Ici, la valeur de $\bar{D}_2$ est de 0.24 d^{-1}, elle ne dépend pas des valeurs de s_0^{in}. Quand $\bar{D}_1$ augmente les régions R^1, R^2 et R^3 deviennent très petites, voir Fig. 4.11.

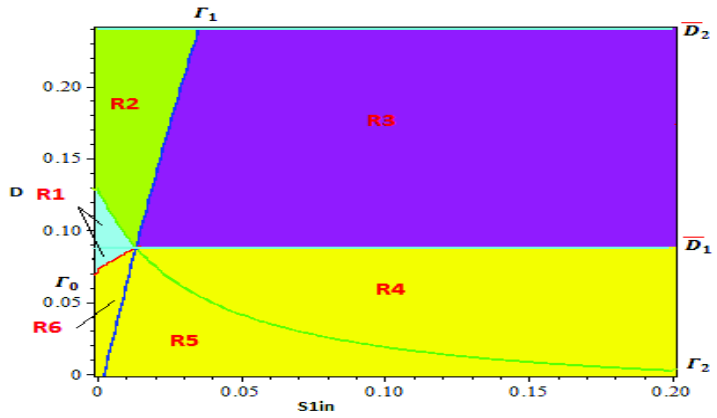

FIGURE 4.9 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.05$.

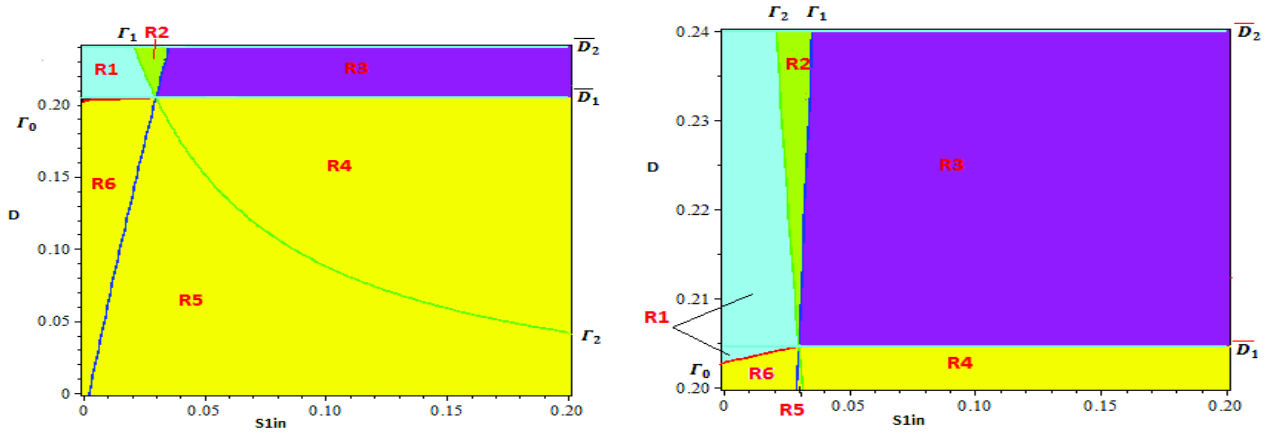

FIGURE 4.10 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 0.5$ (la figure à droite est un agrandissement du haut de la figure à gauche).

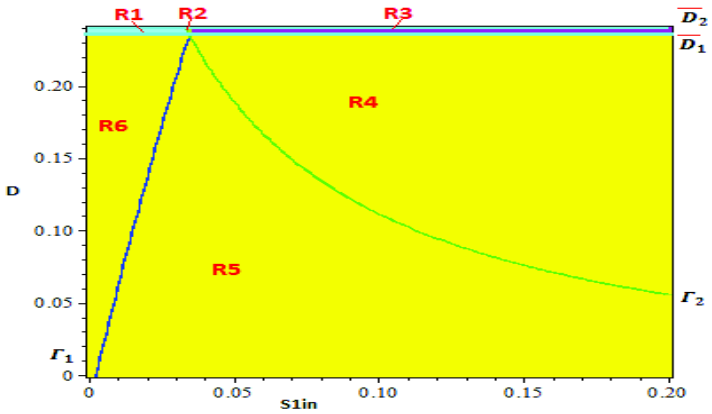

FIGURE 4.11 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $s_0^{in} = 5$.

4.4.3 Le diagramme opératoire dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) et D fixé

Les régions de stabilité des équilibres, dans le plan (s_0^{in}, s_1^{in}), sont données par les diagrammes opératoires des Figures 4.12, $\cdots$, 4.14, pour différentes valeurs de D. La fonction F_4 est donnée par :

$$F_4(s_0^{in}) = \frac{m_0 K_i s_0^{in}}{(D+a_0)(K_0+s_0^{in})} - K_i.$$

F_4 est positive si $s_0^{in} \geq \frac{K_0(D+a_0)}{m_0-(D+a_0)}$ et $D < m_0 - a_0$.

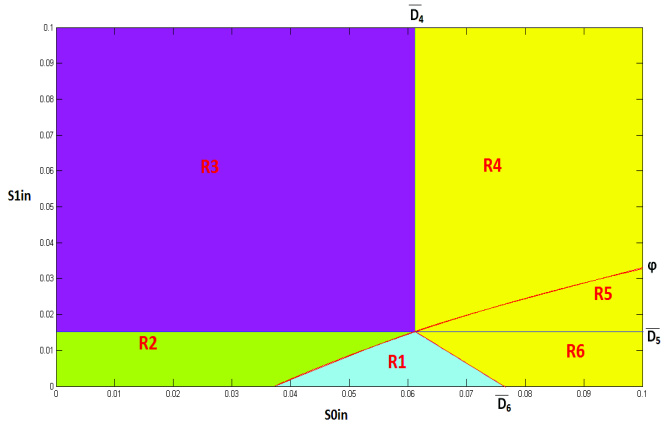

FIGURE 4.12 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.1$.

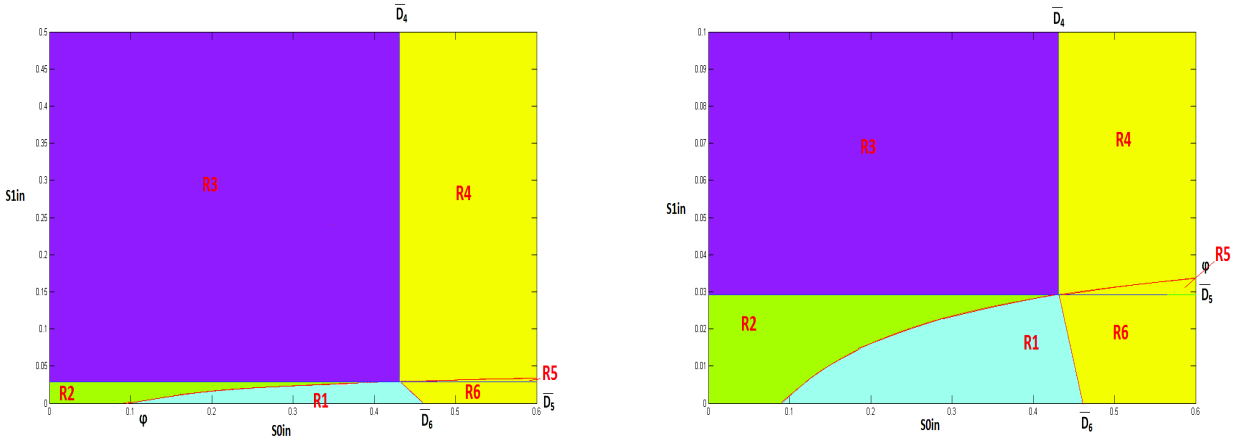

FIGURE 4.13 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.2$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

Lorsque D croît de 0 à $min(\bar{D}_0, D_1)$, les droites $\bar{D}_4$, $\bar{D}_5$ et $\bar{D}_6$ s'éloignent de l'axe horizontal dans le sens positif. L'intersection entre $\bar{D}_4$, $\bar{D}_5$, $\bar{D}_6$ et φ reste sur la droite

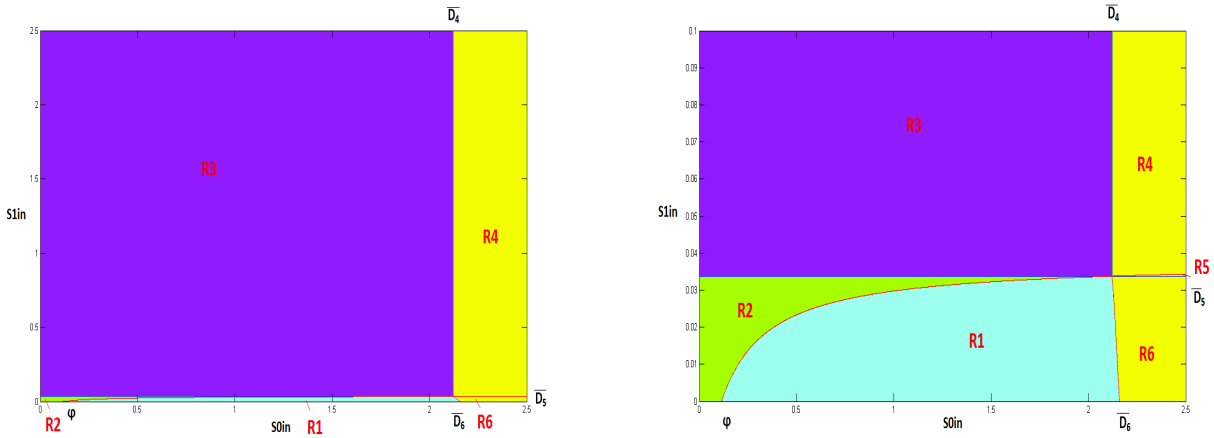

FIGURE 4.14 – Diagramme opératoire du modèle (4.1) pour $D = 0.23$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

d'équation : $s_0^{in} + s_1^{in} = F_1(D)$. Dans ce cas, le plan (s_0^{in}, s_1^{in}) est subdivisé en six régions $R^1, \cdots, R^6$. La région R^3 représente la région de stabilité du nouveau équilibre SS3 et les régions R^4, R^5 et R^6 représentent les régions de stabilité de l'équilibre de coexistence SS2. Elles augmentent de taille avec D et dominent l'espace.

Conclusion :
Dans ce chapitre, nous avons analysé le modèle de [24] en ajoutant un nouveau substrat à l'entrée s_1^{in}. On a mis en évidence l'existence d'un nouveau point d'équilibre qui correspond au lessivage de la première espèce et l'existence de la seconde. Dans tous les cas, on a remarqué que, quelle que soit la région de l'espace considéré, il existe un seul équilibre LES. Les diagrammes opératoires qui illustrent ces régions peuvent êtres utilisés pour interpréter des résultats expérimentaux. Les principaux résultats de ce chapitre sont publiés, voir [8].

Chapitre 5

Modèle de syntrophie avec croissance non monotone des bactéries méthanogènes

Dans ce chapitre, on étudie le modèle à deux étapes (4.1) en prenant en compte l'inhibition de la croissance des bactéries méthanogènes (x_1) par une forte concentration de l'hydrogène (s_1). Ce modèle a été étudié, dans [38], dans le cas où $s_1^{in} = 0$, voir aussi [12]. Nous généralisons cette étude au cas où la concentration en hydrogène de l'effluent est non nulle à l'entrée du chémostat. Comme dans le chapitre 4, on détermine les conditions nécessaires et suffisantes sur les paramètres opératoires du système (le taux de dilution D et les concentrations des deux substrats à l'entrée s_0^{in} et s_1^{in}) pour l'existence et la stabilité des équilibres. En utilisant les diagrammes opératoires, on décrit le comportement asymptotique du modèle en fonction des paramètres de contrôle et on étudie l'effet de l'inhibition sur le comportement du système. Dans la section 5.1, on rappelle le modèle à deux étapes et on précise les nouvelles hypothèses sur la fonction de croissance des bactéries méthanogènes. Dans la section 5.2, on décrit les équilibres du modèle et on discute leur stabilité. Ensuite, dans la section 5.3, on illustre l'effet de l'inhibition des bactéries méthanogènes, en traçant les diagrammes opératoires. On fixe le deuxième substrat à l'entrée s_1^{in} et on décrit les diagrammes opératoires dans le plan défini par s_0^{in} et le taux de dilution. Enfin, dans la section 5.4, des simulations numériques sont présentées pour illustrer les résultats obtenus.

5.1 Le modèle de la digestion anaérobie à deux étapes

On rappelle le modèle à deux étapes étudié :

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{ds_0}{dt} & = & D(s_0^{in} - s_0) - \mu_0(s_0, s_1)x_0 \\ \dfrac{dx_0}{dt} & = & -Dx_0 + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - a_0x_0 \\ \dfrac{ds_1}{dt} & = & D(s_1^{in} - s_1) + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - \mu_1(s_1)x_1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & -Dx_1 + \mu_1(s_1)x_1 - a_1x_1 \end{array}\right. \tag{5.1}$$

Dans ce chapitre, on suppose, en plus des hypothèses **H1**, **H2** et **H3** du chapitre 4, que :

H5 $\forall\ s_1 > 0$, $\lim\limits_{s_1 \longrightarrow +\infty} \mu_1(s_1) = 0$, $\exists s_{1max} > 0$ tel que $\dfrac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) > 0$, pour $0 < s_1 < s_{1max}$ et $\dfrac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) < 0$, pour $s_1 > s_{1max}$.
On note $m_1 = \mu_1(s_{1max})$.

L'hypothèse **H5** signifie que le taux de croissance de l'espèce x_1 croît avec le substrat s_1 mais une forte concentration de s_1 peut inhiber sa croissance.

5.2 L'analyse du modèle

5.2.1 L'analyse des équilibres

Les équilibres du modèle (5.1) sont donnés par :
S_0 : $x_0 = 0$, $x_1 = 0$, c'est le lessivage des deux espèces.
S_1 : $x_0 > 0$, $x_1 = 0$, où l'espèce x_1 est lessivée tandis que l'espèce x_0 survit.
S_2^i : $x_0^i > 0$, $x_1^i > 0$, $i = 1, 2$, où les deux espèces coexistent.
S_3^i : $x_0 = 0$, $x_1^i > 0$, $i = 1, 2$, où l'espèce x_0 est lessivée tandis que x_1^i survit.

Pour la description des équilibres, on a besoin des notations suivantes. Comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est strictement croissante sur $[0, s_{1max}]$, elle possède une fonction inverse $y \mapsto M_1^1(y)$, définie par : $\forall s_1 \in [0, s_{1max}]$ et $y \in [0, m_1]$,

$$s_1 = M_1^1(y) \Longleftrightarrow y = \mu_1(s_1).$$

et comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est strictement décroissante sur $[s_{1max}, +\infty[$, elle possède une fonction inverse $y \mapsto M_1^2(y)$, définie par : $\forall s_1 \in [s_{1max}, +\infty[$ et $y \in]0, m_1]$,

$$s_1 = M_1^2(y) \Longleftrightarrow y = \mu_1(s_1).$$

On peut montrer facilement le résultat suivant :

Proposition 5.2.1. *Sous l'hypothèse* **H5**, *on a :*
- *Pour tout* $y \in [0, m_1]$ *et* $s_1 \in [0, s_{1max}]$, $\dfrac{dM_1^1}{dy}(y) > 0$.
- *Pour tout* $y \in]0, m_1]$ *et* $s_1 \in [s_{1max}, +\infty[$, $\dfrac{dM_1^2}{dy}(y) < 0$.

On peut alors prouver la proposition suivante :

Proposition 5.2.2. *Sous les hypothèses* **H1-H3** *et* **H5**, *(5.1) possède au maximum six équilibres :*
— $S_0 = \left(s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0\right)$. *Il existe toujours.*

— $S_1 = (s_{01}, x_{01}, s_{11}, 0)$, *avec* s_{01} *est la solution de l'équation :*

$$\mu_0(s_{01}, (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}) = D + a_0, x_{01} = \frac{D}{D + a_0}(s_0^{in} - s_{01})$$

et $s_{11} = (s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{01}$.
Il existe si et seulement si $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$.

— $S_2^i = \left(s_{02}^i, x_{02}^i, s_{12}^i, x_{12}^i\right)$, $i = 1, 2$, *avec* $s_{02}^i = M_0\left(D + a_0, M_1^i(D + a_1)\right)$, $x_{02}^i = \frac{D}{D+a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}^i\right)$, $s_{12}^i = M_1^i(D + a_1)$ *et* $x_{12}^i = \frac{D}{D+a_1}\left((s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{02}^i - s_{12}^i\right)$.
S_2^i *existe si et seulement si* $s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^i(D + a_1)\right)$ *et*

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^i(D + a_1)\right) + M_1^i(D + a_1),\ i = 1, 2.$$

— $S_3^i = \left(s_0^{in}, 0, M_1^i(D + a_1), \frac{D}{D+a_1}\left(s_1^{in} - M_1^i(D + a_1)\right)\right)$, $i = 1, 2$.
S_3^i *existe si et seulement si* $s_1^{in} > M_1^i(D + a_1)$, $i = 1, 2$.

Preuve
Les équilibres de (5.1) sont solutions des équations algébriques (4.2)-(4.5).

— Les équilibres S_0 et S_1 ne sont autres que les équilibres SS0 et SS1 du chapitre 4 puisque $x_1 = 0$. Les conditions d'existence de ces équilibres sont données par la Proposition 4.2.2.

— Pour S_2^i, $i = 1, 2$, où $x_{02}^i \neq 0$ et $x_{12}^i \neq 0$. D'après (4.3) et (4.5), s_{02}^i et s_{12}^i vérifient :

$$\mu_0(s_0, s_1) = D + a_0, \qquad \mu_1(s_1) = D + a_1,$$

avec $s_{12}^1 \in [0, s_{1max}[$ et $s_{12}^2 \in]s_{1max}, +\infty[$. On obtient donc $s_{12}^1 = M_1^1(D + a_1)$ et s_{02}^1 est la solution de l'équation

$$\mu_0\left(s_{02}^1, M_1^1(D + a_1)\right) = D + a_0.$$

Par suite, $s_{02}^1 = M_0\left(D + a_0, M_1^1(D + a_1)\right)$. D'après (4.2) et (4.4), on a

$$x_{02}^1 = \frac{D}{D + a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}^1\right), \qquad x_{12}^1 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{02}^1 - s_{12}^1\right).$$

S_2^1 existe si et seulement si $s_0^{in} + s_1^{in} > s_{02}^1 + s_{12}^1$ et $s_0^{in} > s_{02}^1$. Ce qui est équivalent à

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^1(D + a_1)\right) + M_1^1(D + a_1)$$

et

$$s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^1(D + a_1)\right)$$

De même, on a $s_{12}^2 = M_1^2(D + a_1)$ et s_{02}^2 est solution de l'équation

$$\mu_0\left(s_{02}^2, M_1^2(D + a_1)\right) = D + a_0.$$

Par suite, $s_{02}^2 = M_0\left(D + a_0, M_1^2(D + a_1)\right)$. D'après (4.2) et (4.4), on a

$$x_{02}^2 = \frac{D}{D + a_0}\left(s_0^{in} - s_{02}^2\right), \qquad x_{12}^2 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{02}^2 - s_{12}^2\right).$$

S_2^2 existe si et seulement si $s_0^{in} + s_1^{in} > s_{02}^2 + s_{12}^2$ et $s_0^{in} > s_{02}^2$. Ce qui est équivalent à :

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^2(D + a_1)\right) + M_1^2(D + a_1)$$

et

$$s_0^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^2(D + a_1)\right).$$

— Pour S_3^i, $i = 1, 2$, $x_{03}^i = 0$ et $x_{13}^i \neq 0$, $i = 1, 2$. D'après (4.2) et (4.5), on a $s_{03}^i = s_0^{in}$ et s_{13}^i est la solution de l'équation

$$\mu_1(s_1) = D + a_1,$$

avec $s_{13}^1 \in [0, s_{1max}[$ et $s_{13}^2 \in]s_{1max}, +\infty[$. On obtient donc

$$s_{13}^1 = M_1^1(D + a_1)$$

D'après (4.4), on a :

$$x_{13}^1 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)\right).$$

De même, on a

$$s_{13}^2 = M_1^2(D + a_1)$$

D'après (4.4), on a :

$$x_{13}^2 = \frac{D}{D + a_1}\left(s_1^{in} - M_1^2(D + a_1)\right).$$

Pour $i = 1, 2$, S_3^i existe si et seulement si $s_1^{in} > M_1^i(D + a_1)$.

□

5.2.2 L'analyse de la stabilité locale

La stabilité des équilibres du modèle (5.1) est donnée par le signe des parties réelles des valeurs propres de la matrice Jacobienne ou par le critère de Routh-Hurwitz, (dans le cas de S_2^i, $i = 1, 2$).

Proposition 5.2.3. *Sous les hypothèses* **H1-H3** *et* **H5**, *on a*

— S_0 *est LES si et seulement si* $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$ *et*

$$s_1^{in} < M_1^1(D + a_1) \quad ou \quad s_1^{in} > M_1^2(D + a_1).$$

— S_1 *est LES si et seulement si*

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0\left(D + a_0, M_1^1(D + a_1)\right) + M_1^1(D + a_1)$$

ou si

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D + a_0, M_1^2(D + a_1)\right) + M_1^2(D + a_1).$$

— S_2^1 *est LES lorsqu'il existe.*

— S_2^2 *est toujours instable.*
— S_3^1 *est LES si et seulement si* $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, M_1^1(D + a_1)\right)$.
— S_3^2 *est toujours instable.*

Preuve
En chaque équilibre (s_0, x_0, s_1, x_1), la matrice Jacobienne est donnée par la matrice (4.7), voir la preuve de la proposition 4.2.3, avec

$$E = \frac{\partial \mu_0}{\partial s_0}(s_0, s_1) > 0, \quad F = -\frac{\partial \mu_0}{\partial s_1}(s_0, s_1) > 0,$$

$$G = \frac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) > 0 \text{ pour } s_1 < s_{1max} \text{ et } \; G < 0 \text{ pour } s_1 > s_{1max}.$$

— La matrice Jacobienne en $S_0 = \left(s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0\right)$ est la matrice (4.8). Par suite, S_0 est stable si et seulement si

$$s_0^{in} < M_0(D + a_0, s_1^{in})$$

et

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1.$$

Comme la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est croissante sur $[0, s_{1max}[$, alors on a :

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \Longleftrightarrow s_1^{in} < M_1^1(D + a_1), \text{ si } s_1^{in} < s_{1max}.$$

D'autre part, la fonction $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$ est décroissante sur $]s_{1max}, +\infty[$, donc :

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \Longleftrightarrow s_1^{in} > M_1^2(D + a_1), \text{ si } s_1^{in} > s_{1max}.$$

Par suite, S_0 est LES si et seulement si $s_0^{in} < M_0\left(D + a_0, s_1^{in}\right)$ et $s_1^{in} < M_1^1(D+a_1)$ si $s_1^{in} < s_{1max}$ ou $s_1^{in} > M_1^2(D + a_1)$ si $s_1^{in} > s_{1max}$.

— La matrice Jacobienne en $S_1 = (s_{01}, x_{01}, s_{11}, 0)$ est donnée par (4.9). Par suite, S_1 est stable si et seulement si

$$\mu_1(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{01}) < D + a_1$$

On a l'équivalence suivante

$$\mu_1(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{01}) < D + a_1 \Longleftrightarrow s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)$$

$$\text{ou } s_{01} < s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D + a_1).$$

On considère la fonction $s_0 \mapsto \psi(s_0) = \mu_0\left(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0\right)$. ψ est croissante, on déduit donc

$$s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1) \quad \text{ssi} \quad \psi\left(s_{01}\right) > \psi\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)\right).$$

Comme

$$\psi\left(s_{01}\right) = \mu_0\left(s_{01}, s_0^{in} + s_1^{in} - s_{01}\right) = D + a_0,$$

on en déduit que la condition $s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)$ est équivalente à :

$$D + a_0 > \mu_0\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1), M_1^1(D + a_1)\right) \tag{5.2}$$

Comme la fonction $s_0 \mapsto \mu_0\left(s_0, M_1^1(D+a_1)\right)$ est croissante, la condition (5.2) est équivalente à

$$s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D+a_1) < M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)),$$

ce qui est équivalent à

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_1^1(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)).$$

D'autre part, la condition

$$s_{01} < s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D+a_1)$$

est équivalente à $\psi\left(s_{01}\right) < \psi\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D+a_1)\right)$. Ce qui s'écrit :

$$D + a_0 < \mu_0\left(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D+a_1), M_1^2(D+a_1)\right) \tag{5.3}$$

Comme la fonction $s_0 \mapsto \mu_0\left(s_0, M_1^2(D+a_1)\right)$ est croissante, la condition (5.3) est équivalente à

$$s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D+a_1) > M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1)),$$

ce qui est équivalent à

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_1^2(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1)).$$

Par suite, S_1 est LES si et seulement si

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0\left(D+a_0, M_1^1(D+a_1)\right) + M_1^1(D+a_1)$$

ou

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0\left(D+a_0, M_1^2(D+a_1)\right) + M_1^2(D+a_1).$$

— En $S_2^i = \left(s_{02}^i, x_{02}^i, s_{12}^i, x_{12}^i\right)$, la matrice jacobienne est donnée par (4.10). Le polynôme caractéristique est donné par :

$$\det(J - \lambda I) = \lambda^4 + f_1\lambda^3 + f_2\lambda^2 + f_3\lambda + f_4$$

avec

$$f_1 = Gx_1 + (E+F)x_0 + 2D$$
$$f_2 = EGx_0x_1 + (2D+a_0)(E+F)x_0 + (2D+a_1)Gx_1 + D^2$$
$$f_3 = (2D+a_0+a_1)EGx_0x_1 + D(D+a_0)(E+F)x_0 + D(D+a_1)Gx_1$$
$$f_4 = (D+a_0)(D+a_1)EGx_0x_1.$$

En utilisant le critère de Routh-Hurwitz pour S_2^1, comme $G > 0$, on utilise les mêmes arguments que pour SS2, voir chapitre 4, on obtient :

$$f_i > 0 \text{ pour } i = 1 \cdots 4. \tag{5.4}$$

$$f_1 f_2 - f_3 > 0 \tag{5.5}$$

$$f_1 f_2 f_3 - f_1^2 f_4 - f_3^2 > 0. \tag{5.6}$$

Par suite, S_2^1 est stable dès qu'il existe.
Pour S_2^2, $G < 0$ et donc $f_4 < 0$. D'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre S_2^2 est instable dès qu'il existe.

— En $S_3^i = \left(s_0^{in}, 0, M_1^i(D+a_1), \frac{D}{D+a_1}\left(s_1^{in} - M_1^i(D+a_1)\right)\right)$, $i = 1, 2$, la matrice Jacobienne est (4.14). Ses valeurs propres sont $\lambda_1 = -D$, $\lambda_2 = \mu_0(s_1^{in}, s_1^{in}) - D - a_0$ et λ_3 et λ_4, telles que : $\lambda_3\lambda_4 = (D+a_1)Gx_1$ et $\lambda_3 + \lambda_4 = -(D + Gx_1)$. Pour S_3^1, comme pour SS3, $\lambda_3\lambda_4 > 0$ et $\lambda_3 + \lambda_4 < 0$ car $G > 0$. Par suite, S_3^1 est LES si et seulement si

$$\mu_0(s_0^{in}, M_1^1(D+a_1)) < D + a_0$$

ce qui est équivalent à

$$s_0^{in} < M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)).$$

Pour S_3^2, $G < 0$ donc $\lambda_3\lambda_4 = (D+a_1)Gx_1 < 0$. λ_3 et de λ_4 sont alors de signes opposés. Par suite, lorsque S_3^2 existe, il est instable.

□

Afin de faire une synthèse des résultats précédents, on note dans la suite :

$$\begin{array}{rcl} F_1^1(D) & = & M_1^1(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)) \\ F_1^2(D) & = & M_1^2(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1)) \\ F_2^1(D) & = & M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)) \\ F_2^2(D) & = & M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1)) \end{array} \tag{5.7}$$

Nous commençons par déterminer les domaines de définition de ces fonctions. Pour cela, soit Φ_1^1 et Φ_1^2 les fonctions définies par :

$$\Phi_1^1(D) = m_0(M_1^1(D+a_1)) - D - a_0 \quad \text{et} \quad \Phi_1^2(D) = m_0(M_1^2(D+a_1)) - D - a_0$$

On suppose, sans perte de généralité, que : $m_1 > a_1$.

Proposition 5.2.4. *1. (i) Si $m_0(s_{1max}) - a_0 > m_1 - a_1$, alors F_i^1, $i = 1, 2$, est définie sur $[0, m_1 - a_1]$.*
(ii) Si $m_0(s_{1max}) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$ et $a_0 < m_0(M_1^1(a_1))$, alors F_i^1 est définie sur $[0, D^1[$ avec D^1 est l'unique solution de l'équation $\Phi_1^1(D) = 0$.

2. (i) Si l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ n'a pas de solution et $m_0(s_{1max}) - a_0 > m_1 - a_1$ alors F_i^2 est définie sur $]0, m_1 - a_1]$, pour $i = 1, 2$.
(ii) Si l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ a au moins une solution et $m_0(s_{1max}) - a_0 > m_1 - a_1$, alors F_i^2 est définie sur l'ensemble I défini par :

$$I = \begin{cases}]0, D_1[\bigcup_{i=1}^{p-1}]D_{2i}, D_{2i+1}[\bigcup]D_n, m_1 - a_1], & si \quad n = 2p \\ \bigcup_{i=1}^{p}]D_{2i-1}, D_{2i}[\bigcup]D_n, m_1 - a_1], & si \quad n = 2p+1, p \in \mathbb{N}^*. \end{cases} \tag{5.8}$$

où D_i, $i = 1, ..., n$ sont les solutions de l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$.

(iii) Si l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ a au moins une solution et $m_0(s_{1max}) - a_0 < m_1 - a_1$, alors F_i^2 est définie sur l'ensemble I défini par :

$$I = \begin{cases}]0, D_1[\bigcup_{i=1}^{p}]D_{2i}, D_{2i+1}[, & si \quad n = 2p+1 \\ \bigcup_{i=1}^{p-1}]D_{2i-1}, D_{2i}[, & si \quad n = 2p, p \in \mathbb{N}^*. \end{cases} \tag{5.9}$$

Preuve

1. $F_1^1(D) = M_1^1(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1))$ est définie si et seulement si $M_1^1(D+a_1)$ et $M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1))$ sont définies, ce qui est équivalent à :

$$0 \leqslant D + a_1 \leqslant m_1 \quad \text{et} \quad D + a_0 < m_0(M_1^1(D+a_1)).$$

Donc F_1^1 est définie si $D \in [0, m_1 - a_1]$ et si $\Phi_1^1(D) > 0$. On a

$$\Phi_1^{1'}(D) = \frac{dm_0}{ds_1}(M_1^1(D+a_1))\frac{dM_1^1}{dy}(D+a_1) - 1.$$

Donc, $\Phi_1^{1'}(D)$ est négative grâce à la proposition 5.2.1 et l'hypothèse **H3**. Par suite, Φ_1^1 est décroissante. Alors deux cas se présentent :
— Si $\Phi_1^1(m_1 - a_1) > 0$, ce qui est équivalent à :

$$m_0(s_{1max}) - a_0 > m_1 - a_1$$

alors $\Phi_1^1(D) > 0$ pour tout $D \in [0, m_1 - a_1]$. Par suite, F_1^1 est définie sur $[0, m_1 - a_1]$.
— Si $\Phi_1^1(m_1 - a_1) \leqslant 0$, ce qui est équivalent à :

$$m_0(s_{1max}) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$$

alors $\Phi_1^1(D) > 0$, pour tout $D \in [0, D^1[$, si et seulement si $\Phi_1^1(0) > 0$ c'est à dire $m_0(M_1^1(a_1)) > a_0$. Par suite, si $m_0(s_{1max}) - a_0 \leqslant m_1 - a_1$ et $m_0(M_1^1(a_1)) > a_0$ alors F_1^1 est définie sur $[0, D^1[$.

Comme

$$F_2^1(D) = M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1)) = F_1^1(D) - M_1^1(D+a_1),$$

elle est définie si et seulement si $M_1^1(D+a_1)$ et $M_0(D+a_0, M_1^1(D+a_1))$ sont définies. Donc, F_2^1 est définie sur le même domaine de définition que F_1^1.

2. Comme

$$F_1^2(D) = M_1^2(D+a_1) + M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1))$$

Elle est définie si et seulement si $M_1^2(D+a_1)$ et $M_0(D+a_0, M_1^2(D+a_1))$ sont définies, ce qui est équivalent à :

$$0 < D + a_1 \leqslant m_1 \quad \text{et} \quad D + a_0 < m_0(M_1^2(D+a_1)).$$

Donc, F_1^2 est définie si $D \in]0, m_1 - a_1]$ et $\Phi_1^2(D) > 0$. Contrairement à Φ_1^1, Φ_1^2 n'est pas monotone. L'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ peut ne pas avoir de solutions ou en avoir plusieurs. Alors, trois cas se présentent :

(i) Si l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ n'a pas solution, alors $\Phi_1^2(D) > 0$, pour tout $D \in [0, m_1 - a_1]$ si et seulement si $\Phi_1^2(m_1 - a_1) > 0$.
Donc, si $m_0(s_{1max}) - a_0 > m_1 - a_1$, F_1^2 est définie sur $]0, m_1 - a_1]$, sinon elle n'est pas définie.

(ii) Si l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ a au moins une solution et $\Phi_1^2(m_1 - a_1) > 0$ alors F_1^2 est donc définie sur la réunion des intervalles

$$]0, D_1[\bigcup]D_2, D_3[\bigcup \cdots \bigcup]D_n, m_1 - a_1],$$

si n est pair, et sur

$$]D_1, D_2[\bigcup]D_3, D_4[\bigcup \cdots \bigcup]D_n, m_1 - a_1],$$

si n est impair.

(iii) On suppose que l'équation $\Phi_1^2(D) = 0$ a au moins une solution et $\Phi_1^2(m_1 - a_1) < 0$. Soit D_i, $i = 1, ..., n$ les solutions de $\Phi_1^2(D) = 0$, numérotées par valeurs croissantes. F_1^2 est donc définie sur la réunion des intervalles

$$]D_1, D_2[\bigcup]D_3, D_4[\bigcup \cdots \bigcup]D_{n-1}, D_n[,$$

si n est pair, et sur

$$]0, D_1[\bigcup]D_2, D_3[\bigcup \cdots \bigcup]D_{n-1}, D_n[,$$

si n est impair.

Comme $F_2^2(D) = M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) = F_1^2(D) - M_1^2(D + a_1)$ est définie si et seulement si $M_1^2(D + a_1)$ et $M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1))$ sont définies. Donc, F_2^2 est définie sur le même domaine de définition que F_1^2.

□

En utilisant les notations (5.7), les résultats de la Proposition 5.2.2 et de la Proposition 5.2.3 se résument dans le Tableau 5.1,

	Condition d'existence	Condition de stabilité
S_0	existe toujours	$s_0^{in} < F_0(D)$
		et ($s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$ ou $s_1^{in} > F_1^2(D) - F_2^2(D)$)
S_1	$s_0^{in} > F_0(D)$	$s_0^{in} + s_1^{in} < F_1^1(D)$ ou $s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^2(D)$
S_2^1	$s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^1(D)$	
	et $s_0^{in} > F_2^1(D)$	stable lorsqu'il existe
S_2^2	$s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^2(D)$	
	et $s_0^{in} > F_2^2(D)$	instable
S_3^1	$s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$s_0^{in} < F_2^1(D)$
S_3^2	$s_1^{in} > F_1^2(D) - F_2^2(D)$	instable

TABLE 5.1 – L'existence et la stabilité locale des équilibres du modèle (5.1).

5.3 Le diagramme opératoire dans le plan (D, s_0^{in}), s_1^{in} fixé

Dans ce qui suit, on fixe s_1^{in} et on illustre les domaines d'existence et de stabilité des équilibres dans le plan (D, s_0^{in}). Soit $F_i^j(D)$, $i, j = 1, 2$, les fonctions qui sont définies par

(5.7). On définit la courbe γ_0 d'équation $s_0^{in} = F_0(D)$, la courbe γ_{11} d'équation $s_0^{in} = F_1^1(D) - s_1^{in}$, la courbe γ_{12} d'équation $s_0^{in} = F_1^2(D) - s_1^{in}$, γ_{21} d'équation $s_0^{in} = F_2^1(D)$ et γ_{22} d'équation $s_0^{in} = F_2^2(D)$. On note D^* la solution de l'équation $s_1^{in} = F_1^1(D) - F_2^1(D)$. On se place dans le cas où F_1^1 est définie sur $[0, m_1 - a_1]$ et F_1^2 est définie sur $]0, m_1 - a_1]$. On note $D^{**} = m_1 - a_1$.
Ces courbes avec les droites d'équation $D = D^*$ et $D = D^{**}$ séparent le plan (D, s_0^{in}) en au maximum huit régions, illustrées dans la Fig. 5.1 et notées $A^1, \cdots, A^8$. Les résultats de la proposition 5.2.2 et la proposition 5.2.3 se résument dans le théorème 5.3.1 qui montre l'existence et la stabilité locale des équilibres S_0, S_1 et S_i^j, $i = 2, 3$ et $j = 1, 2$, selon les régions $A^1, \cdots, A^8$ des diagrammes opératoires, pour un s_1^{in} donné dans $[0, s_{1max}]$.

Avant d'énoncer et de démontrer le théorème 5.3.1, il est utile de montrer les propriétés suivantes sur les fonctions F_0 et F_i^1, $i = 1, 2$.

Lemme 5.3.1. *On a*
- *Si $D = D^*$ alors les trois courbes γ_0, γ_{21} et γ_{11} se coupent au même point.*
- *Si $D < D^*$ alors $F_0(D) > F_2^1(D) > F_1^1(D) - s_1^{in}$.*
- *Si $D > D^*$ alors $F_0(D) < F_2^1(D) < F_1^1(D) - s_1^{in}$.*
- *$F_1^2(D) - s_1^{in} > F_2^2(D)$, $\forall D \geqslant 0$.*

Preuve
Notons que $F_1^1(D) - F_2^1(D) = M_1^1(D + a_1)$.

— Si $D = D^*$ alors $s_1^{in} = M_1^1(D + a_1)$. Donc

$$F_2^1(D) = M_0(D + a_0, s_1^{in}) = F_0(D).$$

Par suite, si $D = D^*$ alors $F_1^1(D) - s_1^{in} = F_2^1(D) = F_0(D)$.

— Si $D < D^*$ alors $s_1^{in} > M_1^1(D + a_1)$. Donc

$$F_2^1(D) < M_0(D + a_0, s_1^{in}) = F_0(D).$$

D'autre part $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$ est équivalente à $F_2^1(D) > F_1^1(D) - s_1^{in}$. Par suite, si $D < D^*$ alors $F_0(D) > F_2^1(D) > F_1^1(D) - s_1^{in}$.

— En utilisant les mêmes arguments que pour le point précédent, on peut montrer que si $D > D^*$ alors $s_1^{in} < M_1^1(D + a_1)$ et que $F_2^1(D) > M_0(D + a_0, s_1^{in}) = F_0(D)$. D'autre part $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$ est équivalente à $F_2^1(D) < F_1^1(D) - s_1^{in}$.

— Comme $0 \leqslant s_1^{in} \leqslant s_{1max}$ alors S_3^2 n'existe pas et dans ce cas on a $s_1^{in} < F_1^2(D) - F_2^2(D)$. Par suite, si $0 \leqslant s_1^{in} \leqslant s_{1max}$ alors $F_1^2(D) - s_1^{in} > F_2^2(D)$.

□

La figure 5.1 montre la position relative des γ_0, γ_{ij}, $i, j = 1, 2$, et les droites d'équation $D = D^*$ et $D = D^{**}$ dans le plan (D, s_0^{in}).

Notons que si $s_{1in} = 0$ alors S_3^1 et S_3^2 n'existent pas. De plus, si $0 < s_1^{in} \leqslant s_{1max}$ alors S_3^2 n'existe pas.

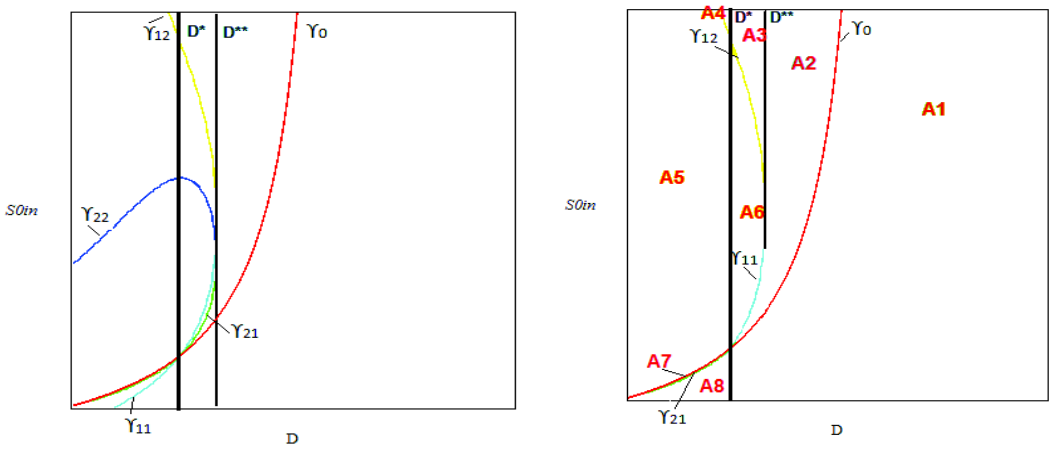

FIGURE 5.1 – Position relative des courbes γ_0, γ_{ij}, $i, j = 1, 2$

On peut maintenant avoir le résultat suivant :

Théorème 5.3.1. *Les propriétés d'existence et de stabilité du système (5.1), dans le plan (D, s_0^{in}), se résument dans les tableaux suivants :*

Condition	Région	SS0	SS1	S_2^1	S_2^2
$s_0^{in} < F_0(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^1$	S			
$(F_0(D) < s_0^{in} < F_1^1(D)$ si $D < D^{**})$ ou $(F_0(D) < s_0^{in}$ et $D > D^{**})$	$(D, s_0^{in}) \in A^2$	I	S		
$s_0^{in} > F_1^2(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^3$	I	S	S	I
$F_1^1(D) < s_0^{in} < F_1^2(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^6$	I	I	S	

TABLE 5.2 – Le cas $s_1^{in} = 0$

Condition	Région	SS0	SS1	S_2^1	S_2^2	S_3^1
$s_0^{in} < F_0(D)$ et $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^1$	S				
$(F_0(D) < s_0^{in} < F_1^1(D) - s_1^{in}$ si $D^* < D < D^{**})$ ou $(F_0(D) < s_0^{in}$ et $D > D^{**})$	$(D, s_0^{in}) \in A^2$	I	S			
$s_0^{in} > F_1^2(D) - s_1^{in}$, $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$ et $D^* < D < D^{**}$	$(D, s_0^{in}) \in A^3$	I	S	S	I	
$s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$ et $s_0^{in} > F_1^2(D) - s_1^{in}$	$(D, s_0^{in}) \in A^4$	I	S	S	I	I
$F_0(D) < s_0^{in} < F_1^2(D) - s_1^{in}$ et $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^5$	I	I	S		I
$F_1^1(D) - s_1^{in} < s_0^{in} < F_1^2(D) - s_1^{in}$ et $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^6$	I	I	S		
$F_0(D) > s_0^{in} > F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^7$	I		S		I
$s_0^{in} < F_2^1(D)$ et $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^8$	I				S

TABLE 5.3 – Le cas $0 < s_1^{in} < s_{1max}$

Condition	Région	SS0	SS1	S_2^1	S_2^2	S_3^1
$s_0^{in} < F_0(D)$ et $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^1$	S				
$F_0(D) < s_0^{in}$ et $D > D^{**}$	$(D, s_0^{in}) \in A^2$	I	S			
$s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$ et $s_0^{in} > F_1^2(D) - s_1^{in}$	$(D, s_0^{in}) \in A^4$	I	S	S	I	I
$F_0(D) < s_0^{in} < F_1^2(D) - s_1^{in}$ et $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^5$	I	I	S		I
$F_0(D) > s_0^{in} > F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^7$	I		S		I
$s_0^{in} < F_2^1(D)$ et $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^8$	I				S

TABLE 5.4 – Le cas $s_1^{in} = s_{1max}$

Preuve
Le théorème 5.3.1 se déduit du Lemme 5.3.1, des proposition 5.2.3 et 5.2.2 et des inégalités suivantes :

— Si $0 < D < D^*$ et $s_0^{in} > F_0(D)$ alors $s_0^{in} > F_2^1(D) > F_1^1(D) - s_{1in}$, d'après le Lemme 5.3.1.
— Si $0 < D < D^*$ et $s_0^{in} > F_2^1(D)$ alors $s_0^{in} > F_1^1(D) - s_{1in}$, d'après le Lemme 5.3.1.
— Si $D^* < D < D^{**}$ et $s_0^{in} > F_1^1(D) - s_{1in}$ alors $s_0^{in} > F_0(D)$, d'après le Lemme 5.3.1.
— Si $D^* < D < D^{**}$ et $s_0^{in} > F_1^1(D) - s_{1in}$ alors $s_0^{in} > F_2^1(D)$, d'après le Lemme 5.3.1.
— Si $F_2^1(D) < F_0(D)$ alors $D < D^*$ et dans ce cas on a $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D)$.
— Si $0 \leqslant D \leqslant D^{**}$ alors $F_2^1(D) < F_2^2(D)$ et $F_1^1(D) - s_1^{in} < F_1^2(D) - s_1^{in}$.

5.4 Simulations

Pour les simulations, on utilise les fonctions de croissance suivantes :

$$\mu_0(s_0, s_1) = \frac{m_0 s_0}{K_0 + s_0} \frac{1}{1 + s_1/K_i}, \quad \mu_1(s_1) = \frac{m_s s_1}{K_s + s_1 + s_1^2/K_I}$$

Pour les diagrammes opératoires des Figures 5.2, 5.3 et 5.4, on utilise les valeurs données par le Tableau 5.5.

Paramètres	Unités	Valeurs nominales
m_0	d^{-1}	3.5
K_0	$kg\,COD/m^3$	1.9
m_s	d^{-1}	4
K_s	$kg\,COD/m^3$	1
K_i	$kg\,COD/m^3$	3.5
K_I	$kg\,COD/m^3$	2
a_0	d^{-1}	0.02
a_1	d^{-1}	0.02

TABLE 5.5 – Les valeurs nominales des paramètres pour le modèle (5.1)

Les fonctions inverses $M_1^1(.)$, $M_1^2(.)$ et $M_0(., s_1)$ des fonctions $\mu_1(.)$ et $\mu_0(., s_1)$ peuvent êtres calculées explicitement : on a

$$\forall y \in [0, \frac{m_s\sqrt{k_I}}{\sqrt{k_I}+2\sqrt{k_s}}[, M_1^1(y) = \frac{(m_s - y) - \sqrt{(m_s - y)^2 - 4\frac{K_s}{K_I}y^2}}{\frac{2y}{K_I}},$$

$$\forall y \in [0, \frac{m_s\sqrt{k_I}}{\sqrt{k_I}+2\sqrt{k_s}}[, M_1^2(y) = \frac{(m_s - y) + \sqrt{(m_s - y)^2 - 4\frac{K_s}{K_I}y^2}}{\frac{2y}{K_I}},$$

$$\forall y \in \left[0, \frac{m_0}{1+s_1/K_i}\right[, M_0(y, s_1) = \frac{K_0 y}{\frac{m_0}{1+s_1/K_i} - y}.$$

Les fonctions $F_0(D)$ et $F_i^j(D)$, $i, j = 1, 2$ sont données explicitement par

$$\begin{aligned}
F_0(D) &= \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})}{m_0 - (D+a_0)(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})} \\
F_1^1(D) &= M_1^1(D+a_1) + \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D+a_0)(1+\frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})} \\
F_1^2(D) &= M_1^2(D+a_1) + \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D+a_0)(1+\frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})} \\
F_2^1(D) &= \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D+a_0)(1+\frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})} \\
F_2^2(D) &= \frac{K_0(D+a_0)(1+\frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D+a_0)(1+\frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})}
\end{aligned} \tag{5.10}$$

avec

$$\begin{aligned}
M_1^1(D+a_1) &= \frac{(m_s - (D+a_1)) - \sqrt{(m_s - (D+a_1))^2 - 4\frac{K_s}{K_I}(D+a_1)^2}}{\frac{2(D+a_1)}{K_I}} \\
M_1^2(D+a_1) &= \frac{(m_s - (D+a_1)) + \sqrt{(m_s - (D+a_1))^2 - 4\frac{K_s}{K_I}(D+a_1)^2}}{\frac{2(D+a_1)}{K_I}}
\end{aligned} \tag{5.11}$$

F_0 est définie pour $D < \dfrac{m_0 - a_0(1+\frac{s_1^{in}}{K_i})}{1+\frac{s_1^{in}}{K_i}}$ et $s_1^{in} \leqslant \dfrac{(m_0 - a_0)K_i}{a_0}$

F_i^j, $i, j = 1, 2$, sont définies pour $D \leqslant D^{**} = m_1 - a_1$, avec $m_1 = \frac{m_s\sqrt{K_I}}{\sqrt{K_I}+2\sqrt{K_s}}$ et $s_{1max} = \sqrt{K_I K_s}$.

Les Figures 5.2, 5.3 et 5.4 représentent les diagrammes opératoires pour des valeurs de s_1^{in} croissantes. Lorsque $s_1^{in} = 0$, la région la plus grande est la région de lessivage A^1, (voir Fig. 5.2). L'augmentation de s_1^{in} conduit à l'apparition des régions, A^i, $i = 4, 5, 7, 8$ et à la réduction des régions A^3 et A^6, (voir Fig. 5.3 et 5.4).

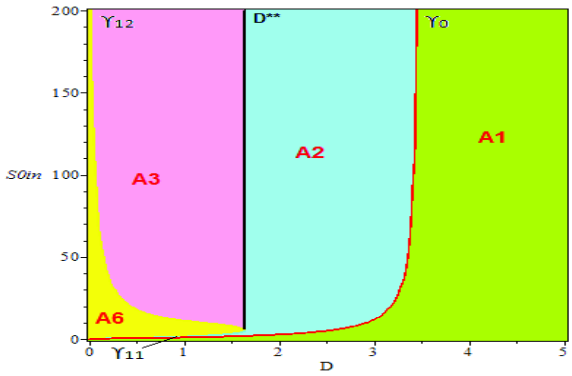

FIGURE 5.2 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = 0$.

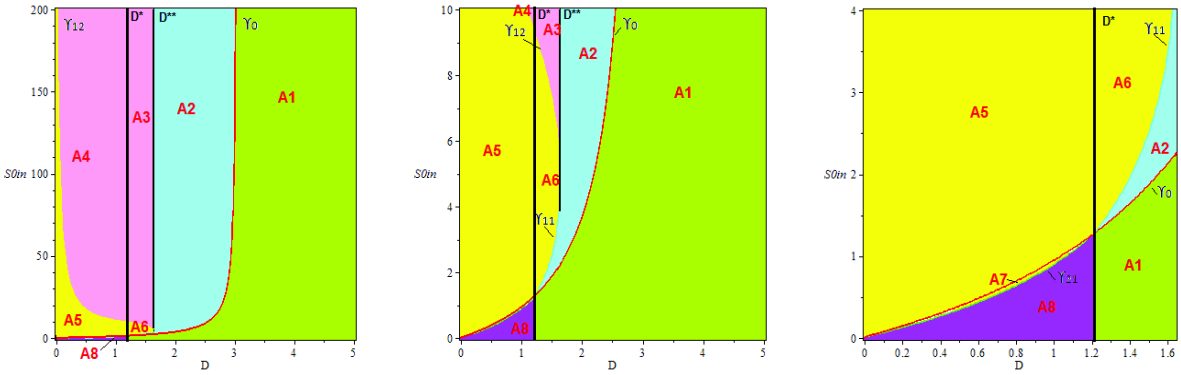

FIGURE 5.3 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = 0.5$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure du milieu et la figure du milieu est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

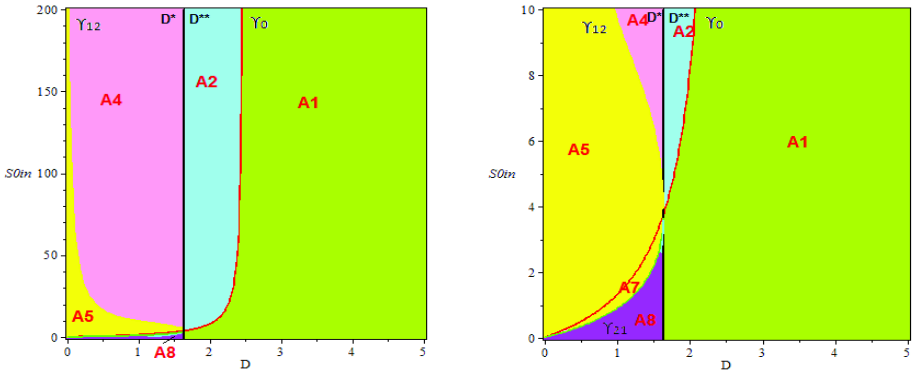

FIGURE 5.4 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour $s_1^{in} = s_{1max} = \sqrt{2}$ (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

L'inclusion de s_1^{in} dans le modèle qui prend en compte l'inhibition des bactéries méthanogènes change le diagramme opératoire de [12] et [38]. D'un côté, lorsque s_1^{in} croît, D^* augmente et de nouvelles régions apparaîssent sous la droite d'équation $D = D^*$. La région de stabilité A^8 de S_3^1, qui correspond à l'extinction de la première espèce, augmente de taille. D'un autre côté, des régions de bistabilité de l'équilibre S_1 et S_2^1 apparaissent. Ces régions de bistabilité sont A^3 et A^4.

Conclusion :
Dans ce chapitre, nous avons analysé le modèle (5.1) en prenant en compte, en plus du substrat à l'entrée s_1^{in}, l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes. Par rapport à [12, 38], nous avons mis en évidence l'existence de deux nouveaux points d'équilibre : un équilibre qui correspond au lessivage des bactéries acétogènes et à l'existence des bactéries méthanogènes et un deuxième équilibre de coexistence. Nous avons aussi montré l'existence de régions de bistabilité.

Conclusion générale

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à la modélisation et à l'analyse mathématique des modèles mathématiques de la digestion anaérobie. Nous avons considéré, dans un premier temps, un modèle à quatres étapes, incluant l'étape d'hydrolyse, puis à un modèle à deux étapes qui représente une partie du modèle précédent, plus complexe, et qui décrit une relation de syntrophie entre deux populations bactériennes.
L'objectif était d'illustrer le comportement qualitatif des systèmes et de maximiser le taux de biogaz produit pendant le processus de la digestion anaérobie.

Dans le chapitre 2, nous avons considéré le cas où l'hydrolyse se fait d'une manière enzymatique et nous avons étudié deux modèles de digestion anaérobie à quatre étapes avec et sans inhibition. Nous avons établi les conditions d'existence et le comportement asymptotique local ou global des points d'équilibre. Nous avons montré que tenir compte de l'inhibition dans le modèle influe sur la stabilité des équilibres. De plus, nous avons déterminé le taux de biogaz en chaque équilibre pour les deux modèles et nous avons illustré le taux maximal de biogaz produit. On peut varier les taux de dilution pour éviter les régions de bistabilité. D'autre part, on a montré que la valeur des paramètres influe sur le taux de biogaz produit. De même, l'augmentation des concentrations des deux substrats à l'entrée pour un modèle avec hydrolyse enzymatique et sans mortalité des biomasses favorise bien l'augmentation du biogaz produit. Le modèle avec hydrolyse enzymatique sans inhibition produit plus de biogaz que le modèle avec inhibition. Pour des concentrations à l'entrée fixées, il existe un taux de dilution qui maximise le taux de méthane. Pour ce taux, la concentration des bactéries méthanogènes acétoclastes augmente et celle de l'acétate devient assez faible, ce qui affaiblit l'inhibition des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes qui sont les producteurs de méthane. Pour l'hydrogène produit, il existe un taux de dilution qui maximise le taux d'hydrogène, pour des concentrations des bactéries méthanogènes hydrogénotrophes très faibles.

Dans le chapitre 3, nous avons étudié le modèle avec hydrolyse faisant intervenir un compartiment hydrolytique microbien dans le cas sans inhibition. Nous avons montré que l'équilibre de l'extinction des acétogènes qui était stable devient instable et les équilibres correspondant à l'extinction des acétogènes et des méthanogènes hydrogénotrophes, ou à l'extinction des méthanogènes acétoclastes, ou à l'extinction des méthanogènes hydrogénotrophes qui étaient instables deviennent stables.
Nous avons ainsi mis en évidence que le comportement du système dépend de la modélisation de l'étape d'hydrolyse choisie. Dans chaque cas, nous avons montré que le taux maximal de méthane et d'hydrogène produits est atteint en un seul équilibre Ces taux sont explicitement déterminés, selon les paramètres du modèle considérés.

Dans les chapitres 4 et 5, nous avons considéré un modèle mathématique impliquant

une relation syntrophique de deux bactéries dans un chémostat où il y a deux substrats à l'entrée. En considérant un nouveau substrat dans l'effluent et en utilisant une classe générale de fonctions cinétiques, nous avons montré que le comportement qualitatif du système peut être significativement modifié. Nous avons fait l'étude, dans le chapitre 4, dans le cas où la fonction de croissance associée aux bactéries méthanogènes est une fonction monotone (de type Monod dans les applications). On a mis en évidence l'existence d'un nouveau point d'équilibre qui correspond au lessivage de la première espèce et l'existence de la seconde. Dans tous les cas, on a remarqué que, quelle que soit la région de l'espace considéré, il existe un seul équilibre LES.
Dans le chapitre 5, nous avons analysé le modèle à deux étapes, avec une seconde entrée s_1^{in} et une fonction de croissance des bactéries méthanogènes, présentant une inhibition (typiquement de type Haldane). On a mis en évidence l'existence de deux nouveaux points d'équilibre, un deuxième équilibre qui correspond au lessivage de la première espèce et l'existence de la seconde et un deuxième équilibre de coexistence. Nous avons prouvé l'existence de régions de bistabilité dans ce cas.

En utilisant des diagrammes opératoires, nous avons montré comment le système se comporte lorsque nous modifions les trois paramètres opératoires. Pour tracer ces diagrammes dans le plan, nous avons fixé à chaque fois l'un des trois paramètres tout en variant les deux autres dans des plages données.
Ces diagrammes peuvent êtres utiles pour interpréter des résultats expérimentaux. Les biologistes utilisent les résultats des diagrammes opératoires pour savoir quelles valeurs des paramètres opératoires choisir pour contrôler le taux de biogaz produit. Les régions les plus intéressantes sont les régions de stabilité de l'équilibre de coexistence qui garantit la coexistence de toutes les espèces.

Des questions restent ouvertes comme l'analyse mathématique du modèle de la digestion anaérobie à quatres étapes avec compartiment hydrolytique microbien, tenant compte des inhibitions décrites dans le chapitre 2. Il s'agit de déterminer les équilibres, de décrire leurs propriétés de stabilité par des diagrammes opératoires et de déterminer le taux maximal de biogaz produit.
Il serait aussi intéressant de faire l'étude du modèle de syntrophie à deux étapes dans le cas où la fonction de croissance associée aux bactéries acétogènes est une fonction de type Contois. En effet, très peu d'auteurs ont étudié des modèles qui font intervenir une inhibition par la concentration en micro-organismes, modélisée par une fonction de croissance densité-dépendant ou plus précisément une fonction de croissance de type Contois. Il serait intéressant de déterminer, dans ce cas, le comportement du système (bistabilité, stabilité globale de l'équilibre positif ou du lessivage...), quand les paramètres de contrôle varient.

Bibliographie

[1] N. Abdellatif, R. Fekih-Salem, T. Sari (2016), *Competition for a single resource and coexistence of several species in the chemostat*; Math. Biosci. Eng. 13, n°4, 631-652.
9

[2] D.J. Batstone, J. Keller, I. Angelidaki, S.V. Kalyuzhnyi, S.G. Pavlostathis, A. Rozzi, W.T.M Sanders, H. Siegrist, V.A. Vavilin (2002), *The IWA Anaerobic Digestion Model No 1 (ADM1)*; Water Sci. Technol., 45, 65-73.
7

[3] B. Benyahia, T. Sari, B. Cherki, J. Harmand (2012), *Bifurcation and stability analysis of a two step model for monitoring anaerobic digestion processes*; J. Process Control 22, 1008-1019.
10, 11

[4] O. Bernard, Z. Hadj-Sadock, D. Dochain, A. Genovesi, J.P. Steyer (2001), *Dynamical model development and parameter identification for an anaerobic wastewater treatment process*; Biotechnol. Bioeng., 75, 424-438.
10, 11, 13

[5] A. Bornhöft, R. Hanke-Rauschenbach, K. Sundmacher (2013), *Steady-state analysis of the Anaerobic Digestion Model No. 1 (ADM1)*; Nonlinear Dynamics, 73, 535-549.
8

[6] A. Burchard (1994), *Substrate degradation by a mutualistic association of two species in the chemostat*; J. Math. Biol., 32 : 465-489.
9, 12

[7] Y. Daoud, N. Abdellatif, J. Harmand (2018), *Modèles mathématiques de digestion anaérobie : effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz*; accepté dans ARIMA.
74

[8] Y. Daoud, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand (2018), *Steady state analysis of a syntrophic model : The effect of a new input substrate concentration*; accepted in MMNP.
102

[9] M. El Hajji, J. Harmand, H. Chaker, C. Lobry (2009), *Association between competition and obligate mutualism in a chemostat*; J. Biol. Dynamics, 3, 635-647.
11

[10] M. El Hajji, F. Mazenc, J. Harmand (2010), *A mathematical study of a syntrophic relationship of a model of anaerobic digestion process*; Math. Biosci. Eng, 7, 641-656.
9, 10, 12, 13

[11] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand (2014), *Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes*; ARIMA Journal. 17, 53-71.
57

[12] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, A. Yahmadi (2017), *Effect of inhibition on a syntrophic relationship model in the anaerobic digestion process*; TAMTAM 2017, Hammamet-Tunisie, 10-13 Mai.
15, 103, 117

[13] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport, T. Sari (2016), *Le chemostat : Théorie mathématique de la culture continue de micro-organismes*; ISTE.
4

[14] E. Harvey, J. Heys, T. Gedeon (2014), *Quantifying the effects of the division of labor in metabolic pathways*; J. Theoret. Biol., 360, 222-242.
10

[15] IWA Task Group for Mathematical Modelling of Anaerobic Digestion Processes (2002), *Anaerobic Digestion Model No.1 (ADM1)*; Scientific and Technical Report No. 13, IWA Publishing, London.
7

[16] R. Kreikenbohm, E. Bohl (1986), *A mathematical model of syntrophic cocultures in the chemostat*; Math. Biosci. Eng., 38 : 131-140.
9, 10, 12

[17] R. Kreikenbohm, E. Bohl (1988), *Bistability in the Chemostat*; Ecological Modelling, 43, 287-301.
9, 10, 12, 13

[18] J. Monod (1950), *La technique de culture continue. Théorie et applications*; Ann. Inst. Pasteur. 79 , 390-410.
3

[19] B.J. Ni, G.P. Sheng, H.Q. Yu (2011), *Model-based characterization of endogenous maintenance, cell death and predation processes of activated sludge in sequencing batch reactors*; Chemical Engineering Science 66(4) : 747-754.
10

[20] A. Novick, L. Szilard (1950), *Description of the chemostat*; Science. 112, 715-716.
3

[21] I. Ramirez, E.I.P. Volcke, R. Rajinikanth, J.P. Steyer (2009), *Modelling microbial diversity in anaerobic digestion through an extended ADM1 model*; Water Res. 43, 2787-2800.
6

[22] P.J. Reilly (1974), *Stability of commensalistic systems*; Biotechnol. Bioeng. 16, 1373-1392.
10, 14

[23] T. Sari, M. El Hajji, J. Harmand (2012), *The mathematical analysis of a syntrophic relationship between two microbial species in a chemostat*; Math. Biosci. Eng, 9, 627-645.
9, 10, 12, 13

[24] T. Sari, J. Harmand (2016), *A model of a syntrophic relationship between two microbial species in a chemostat including maintenance*; Math. Biosci. Eng., 275,1-9.
13, 81, 84, 90, 96, 97, 102

[25] T. Sari, M.J. Wade (2017), *Generalised approach to modelling a three-tired microbial foodweb*; Mathematical Biosciences, 291, 21-37.
9

[26] M. Sbarciog, M. Loccufier, E. Noldus (2010), *Determination of appropriate operating strategies for anaerobic digestion systems*; Biochemical engineering journal 51 (3), 180-188.
10, 11

[27] M. Sbarciog, A. Vande Wouwer (2016), *Bifurcation analysis of an anaerobic digestion system*; ICSTCC, 330-335.

[28] H. L. Smith, P. Waltman (1995), *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition*; Cambridge University Press.
4, 21

[29] G. Stephanopoulos (1981), *The dynamics of commensalism*; Biotechnol. Bioeng., 23, 2243-2255.
10

[30] J.B. Van Lier, N.A. Mahmoud, G. Zeeman (2008), *Anaerobic wastewater treatment*; In : M. Henze, M.C.M. van Loodsdrecht, G.A. Ekema, D. Brdjanovic (Eds.), Biological Wastewater Treatment : Principle, Modelling and Design. IWA Publishing, London, 415-456.
6

[31] V.A. Vavilin, B. Fernandez, J. Palatsi, X. Flotats (2008), *Hydrolysis kinetics in anaerobic degradation of particulate organic material : An overview*; Waste Management. 28, 939-951.
9

[32] E.I.P. Volcke, M. Sbarciog, E.J.L. Noldus, B. De Baets, M. Loccufier (2010), *steady state multiplicity of two-step biological conversion systems with general kinetics*; Mathematical Biosciences, 228, 160-170.
9, 10, 12, 13

[33] M.J. Wade, J. Harmand, B. Benyahia, T. Bouchez, S. Chaillou, B. Cloez, J.J. Godon,B.M. Boudjemaa, A. Rapaport, T. Sari, R. Arditi, C. Lobry (2016), *Perspectives in mathematical modelling for microbial ecology*; Ecol. Model., 321, 64-74.
10

[34] M. Weedermann, G. Seo, G.S.K. Wolkowicz (2013), *Mathematical model of anaerobic digestion in a chemostat : effects of syntrophy and inhibition*; Journal of Biological Dynamics, 7(1), pp 59-85.
7, 8, 13, 17, 22, 23, 24, 25, 31, 32, 33, 35, 36, 39, 66, 67, 70

[35] M. Weedermann, G.S.K. Wolkowicz (2015), *Optimal biogas production in a model for anaerobic digestion*; Nonlinear Dyn., 81, 1097-1112.
7, 13, 46, 49

[36] T. G. Wilkinson, H. H. Topiwala, G. Hamer (1974), *Interactions in a mixed bacterial population growing on methane in continuous culture*; Biotechnol. Bioeng., 16, 41-59.
9, 10, 11, 12

[37] A. Xu, J. Dolfing, T.P. Curtis, G. Montague, E. Martin (2011), *Maintenance affects the stability of a two-tiered microbial 'food chain'*; J. Theoret. Biol., 276, 35-41.
9, 10, 13, 96

[38] A. Yahmadi (2016), *Modèles mathématiques de relation syntrophique entre deux espèces microbiennes dans un chemostat*; Mastère : Modélisation mathématique et calcul scientifique, FST et ENIT, Université Tunis El Manar.
15, 103, 117

Publications et communications liées à la thèse

Publications :

• Y. Daoud, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand, Steady state analysis of a syntrophic model : The effect of a new input substrate concentration, Mathematical modeling of natural phenomena, MMNP, (accepté en juillet 2017).

• Y. Daoud, N. Abdellatif, J. Harmand, Modèles mathématiques de digestion anaérobie : effet de l'hydrolyse sur la production du biogaz, ARIMA (accepté en septembre 2017).

Communications :

• Y. Daoud, N. Abdellatif, J. Harmand, Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie avec phase d'hydrolyse, 7ème colloque sur les Tendances des Applications en Mathématiques Tunisie Algérie Maroc, Tanger 04 – 08 Mai 2015. Disponible sur https ://hal.inra.fr/hal-01250345.

• Y. Daoud, T. Sari, N. Abdellatif, J. Harmand, Steady-state analysis of a syntrophic association of two species in a chemostat : The effect of a new input concentration substrate, 4th International Conference on Complex Dynamical System in Life Sciences : Modeling and Analysis, 4thICCDS'2016, Agadir Morocco, October 26 – 28, 2016. Disponible sur https ://www.cosylis.org/iccds2016 , N° 190.

• Y. Daoud, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand, The effect of a new input concentration substrate on a syntrophic relationship of two species in a chemostat, 8ème colloque sur les Tendances des Applications en Mathématiques Tunisie Algérie Maroc, Hammamet-Tunisie 10 – 13 Mai 2017. Disponible sur https ://indico.math.cnrs.fr/event/1335/material/slides /2.pdf , pages 69-74.