

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)

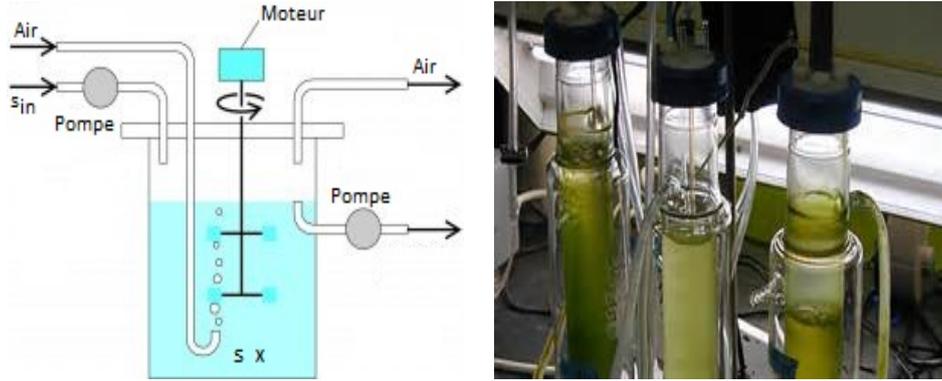


FIGURE 1.1 – Le chémostat

x est donné par le système suivant :

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

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 $\exists m > 0 / \lim_{+\infty} f(x) = m$.

— (H2) $f(0) = 0$, $\exists s_{max} > 0 / f'(s) > 0$, pour tout $0 \leq s < s_{max}$ 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 $D \geq m$, 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.

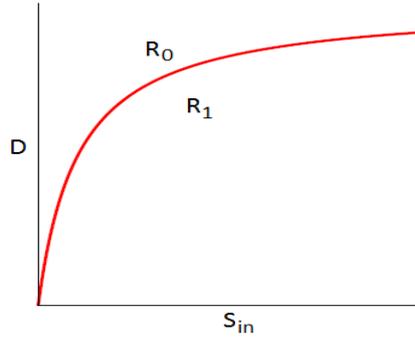


FIGURE 1.2 – Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Monod

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 $s \geq s_{max}$ séparent le domaine opératoire en trois régions nommées J_0 , J_1 et J_2 , voir Figure 1.3.

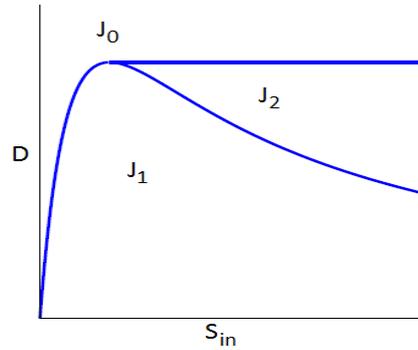


FIGURE 1.3 – Diagramme opératoire du modèle (1.1) : cas Haldane

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'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse hydrogénéotrophe 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'acidogénèse, 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 hydrogénéotrophes (X_H) convertissent l'hydrogène et le dioxyde de carbone en méthane. (Figure 1.4)

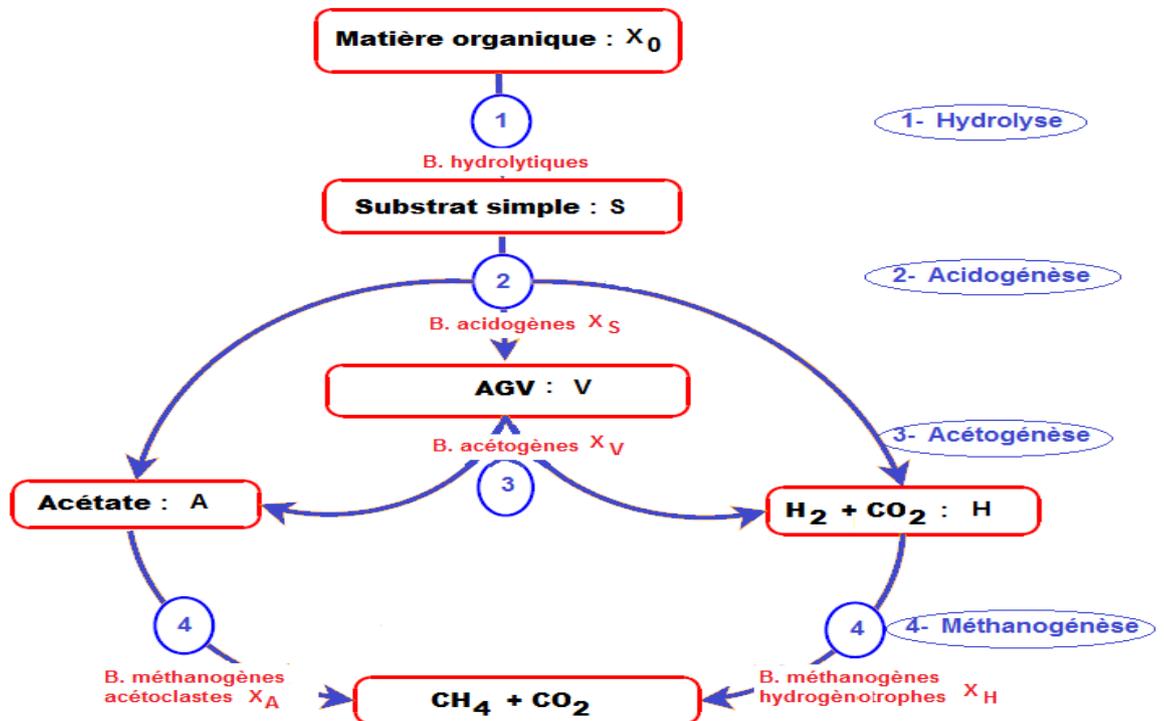


FIGURE 1.4 – Les étapes de la digestion anaérobie

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'acidogénèse, l'acétogénèse et la méthanogénèse sont décrites par un système d'équations différentielles, modélisant l'interaction 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 :

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

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].

$g_S(\cdot)$ est une fonction de croissance microbienne strictement croissante. $g_A(\cdot)$, $g_V(\cdot, \cdot)$ et $g_H(\cdot, \cdot)$ 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 :

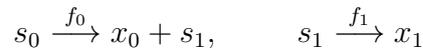
On peut considérer que l'hydrolyse se fait d'une manière enzymatique. Dans ce cas, les bactéries produisent des enzymes qui dégradent le substrat, ou on tient compte des bactéries qui dégradent la matière organique pour produire du substrat simple, le modèle est dit avec compartiment hydrolytique microbien. 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 été 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 :



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 .

$$\begin{cases} \dot{s}_0(t) &= D(s_0^{in} - s_0) - f_0(\cdot)x_0 \\ \dot{x}_0(t) &= -\alpha Dx_0 + f_0(\cdot)x_0 - a_0x_0 \\ \dot{s}_1(t) &= D(s_1^{in} - s_1) + f_0(\cdot)x_0 - f_1(\cdot)x_1 \\ \dot{x}_1(t) &= -\alpha Dx_1 + f_1(\cdot)x_1 - a_1x_1 \end{cases} \quad (1.3)$$

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_0x_0 et a_1x_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 ($f_0(\cdot) = f_0(s_0), f_1(\cdot) = f_1(s_1)$), 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 résout 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 ($f_0(\cdot) = f_0(s_0, s_1), f_1(\cdot) = f_1(s_1)$), 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'interactions biologiques entre les espèces vivants qui sont : le commensalisme, le mutualisme et la syntrophie.

Le commensalisme

Le commensalisme est un phénomène d'interaction 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'interaction 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 $f_0(\cdot) = f_0(s_0)$ et $f_1(\cdot) = f_1(s_1)$,

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'interaction 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 $f_0(\cdot) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(\cdot) = f_1(s_1)$ 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 interactions d'une population mixte de bactéries sur le méthane. Ils ont considéré le cas des fonctions de croissance de la forme

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

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

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

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 $f_0(\cdot) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(\cdot) = f_1(s_1)$ satisfont les propriétés suivantes :

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

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 $f_1(\cdot)$ dépend uniquement de s_0 .

Dans [23], les auteurs ont considéré la situation générale d'une fonction de croissance $f_1(\cdot) = f_1(s_0, s_1)$, qui augmente en s_1 et diminue en fonction de s_0 et ont montré, contrairement au cas où $f_1(\cdot)$ 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 $f_0(\cdot) = f_0(s_0, s_1)$ et $f_1(\cdot) = f_1(s_0, s_1)$, 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 $f_1(\cdot)$ peut dépendre de s_0 , ($f_1(\cdot) = f_1(s_0, s_1)$), 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 ($f_0(\cdot) = f_0(s_0, s_1)$, $f_1(\cdot) = f_1(s_1)$) 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 microorganismes 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

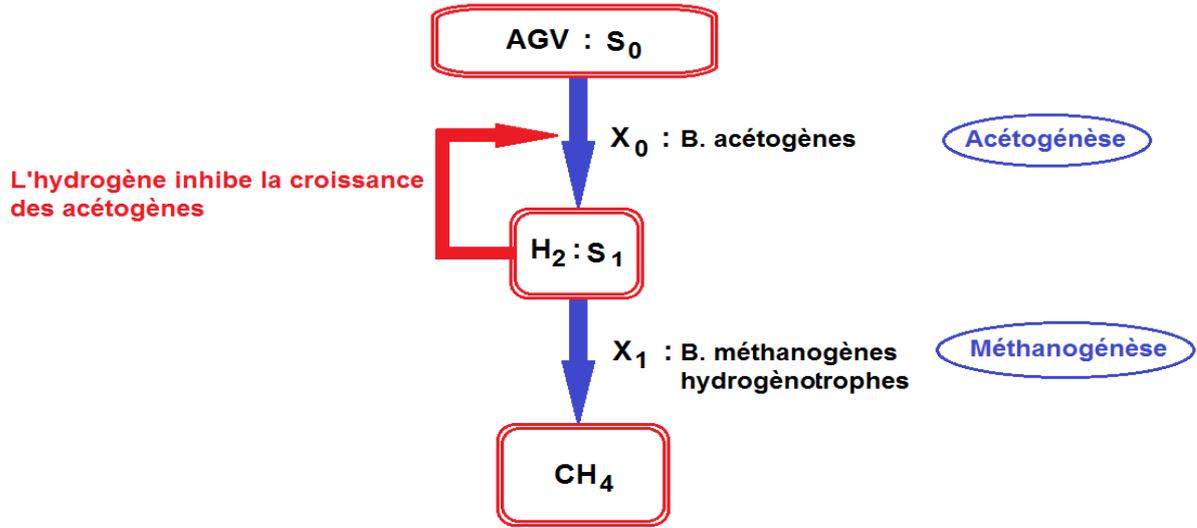


FIGURE 1.5 – Deux étapes de la digestion anaérobie

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 :

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

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 . $\mu_0(\cdot, \cdot)$ et $\mu_1(\cdot)$ 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.

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 chimostat. 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 :

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

X_{0in} est la concentration du substrat lentement dégradé 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 :

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

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

$$(\mathbf{H1}) \quad \forall S > 0, g_S(0) = 0 \text{ et } \frac{dg_S}{dS}(S) > 0.$$

$$(\mathbf{H2}) \quad \forall V > 0, g_V(0) = 0 \text{ et } \frac{dg_V}{dV}(V) > 0.$$

$$(\mathbf{H3}) \quad \forall A > 0, g_A(0) = 0 \text{ et } \frac{dg_A}{dA}(A) > 0.$$

$$(\mathbf{H4}) \quad \forall H > 0, g_H(0) = 0 \text{ et } \frac{dg_H}{dH}(H) > 0.$$

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

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

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 $1 + \gamma_{va} + \gamma_{vh} \leq \frac{1}{c_v}$, $1 \leq \frac{1}{c_a}$ et $1 \leq \frac{1}{c_h}$.

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 $X_0(0) \geq 0$, 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 $X_0(t) \geq 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, alors $X_0(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$. D'autre part, pour toutes conditions initiales $X_i(t) \geq 0$ 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 $X_i(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$.

Pour toute condition initiale $S(0) \geq 0$, 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, $S(t) \geq 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $S_1(t) \geq 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, par suite $S(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$.

D'autre part, pour toute condition initiale $V(t) \geq 0$, 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), $V(t) \geq 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $V(t) \geq 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $V(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$.

De même, pour toute condition initiale $A(t) \geq 0$, 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), $A(t) \geq 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $A(t) \geq 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $A(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$.

Enfin, pour toute condition initiale $H(t) \geq 0$, 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), $H(t) \geq 0$, pour tout $t > t_0$. Comme $H(t) \geq 0$, pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $H(t) \geq 0$, pour tout $t \geq 0$.

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,

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

$$+\gamma_{va}DX_V + \gamma_{sa}DX_S - DH - \frac{D}{c_h}X_H + \gamma_{vh}DX_V + \gamma_{sh}DX_S.$$

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

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 $t \geq 0$. Par conséquent,

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

On déduit que

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

Finalement, on obtient :

$$Z(t) \leq \max(Z(0), k_0X_{0in} + S_{in}), \text{ pour tout } t \geq 0.$$

Comme $Z = k_0X_0 + S + (\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh})X_S + V + (\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh})X_V + A + \frac{1}{c_a}X_A + H + \frac{1}{c_h}X_H$. D'après la remarque précédente, on a $\frac{1}{c_s} - \gamma_{sv} - \gamma_{sa} - \gamma_{sh} > 0$ et $\frac{1}{c_v} - \gamma_{va} - \gamma_{vh} > 0$. Par suite, on peut conclure que les solutions de (2.1) sont bornées, pour tout $t \geq 0$.

□

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 $S_{in}^* = S_{in} + \frac{k_0k_{hyd}}{D}X_0^* < \lambda_S$ 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	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	\bar{A}	0	\bar{H}	0
E_{VH}	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	\bar{A}	0	λ_H	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$
E_{VA}	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	\bar{H}	0
E^*	X_0^*	λ_S	X_S^*	λ_V	$c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$	λ_A	$c_a(\bar{A} - \lambda_A)$	λ_H	$c_h(\bar{H} - \lambda_H)$

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

avec

- $X_0^* = \left(\frac{D}{D+k_{hyd}}\right)X_{0in}$, $S_{in}^* = \left(\frac{k_0k_{hyd}}{D+k_{hyd}}\right)X_{0in} + S_{in}$, $X_S^* = c_s(S_{in}^* - \lambda_S)$
- $V^{(0)} = \gamma_{sv}X_S^*$, $A^{(0)} = \gamma_{sa}X_S^*$, $H^{(0)} = \gamma_{sh}X_S^*$
- $\bar{A} = A^{(0)} + \gamma_{va}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$, $\bar{H} = H^{(0)} + \gamma_{vh}c_v(V^{(0)} - \lambda_V)$

□

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 $S_{in}^* = \left(\frac{k_0k_{hyd}}{D+k_{hyd}}\right)X_{0in} + S_{in}$. 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 $S_{in}^* = \left(\frac{k_0k_{hyd}}{D+k_{hyd}}\right)X_{0in} + S_{in} > S_{in}$. 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. Soit $F : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ 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 $g : [0, +\infty[\rightarrow [0, +\infty[$ 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 $f : \mathbb{R}^m \rightarrow [0, +\infty[$ 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	$V^{(0)} > \lambda_V$	$\bar{A} < \lambda_A$ et $\bar{H} < \lambda_H$
E_{VH}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\bar{H} > \lambda_H$	$\bar{A} < \lambda_A$
E_{VA}	$V^{(0)} > \lambda_V$ et $\bar{A} > \lambda_A$	$\bar{H} < \lambda_H$
E_*	$V^{(0)} > \lambda_V$, $\bar{A} > \lambda_A$ et $\bar{H} > \lambda_H$	Lorsqu'il existe

TABLE 2.2 – 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 :

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

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_I	E_0	E_H	E_A	E_{AH}	E_V	E_{VH}	E_{VA}	E_*
$S_{in} < F(D)$	R_1	S								
$S_{in} > F(D)$										
$S_{in} < K_H(D) + F(D)$	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 :

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

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 présente 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}

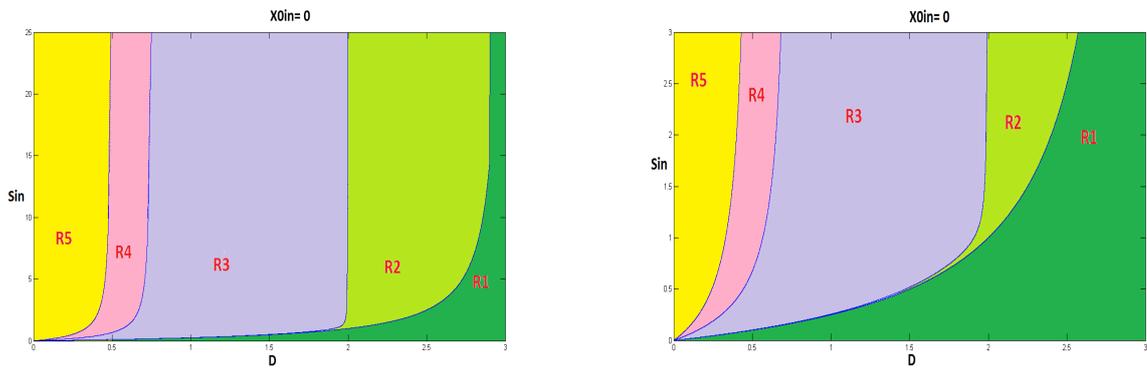


FIGURE 2.1 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

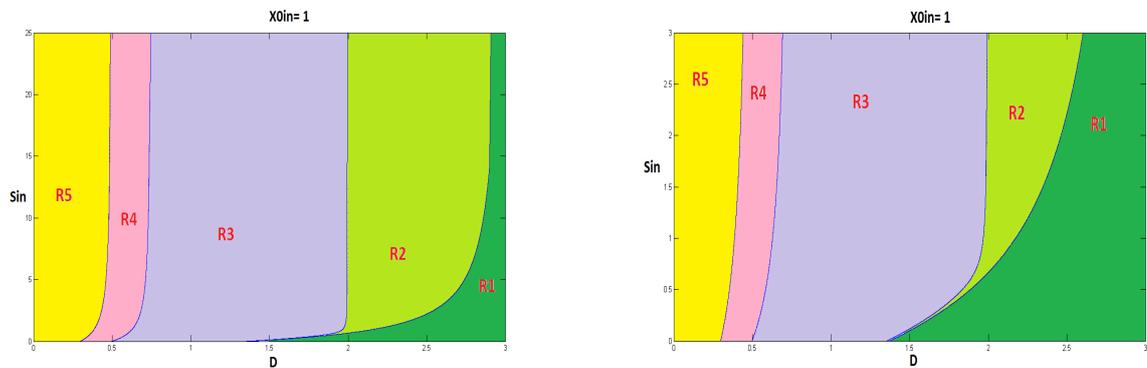


FIGURE 2.2 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

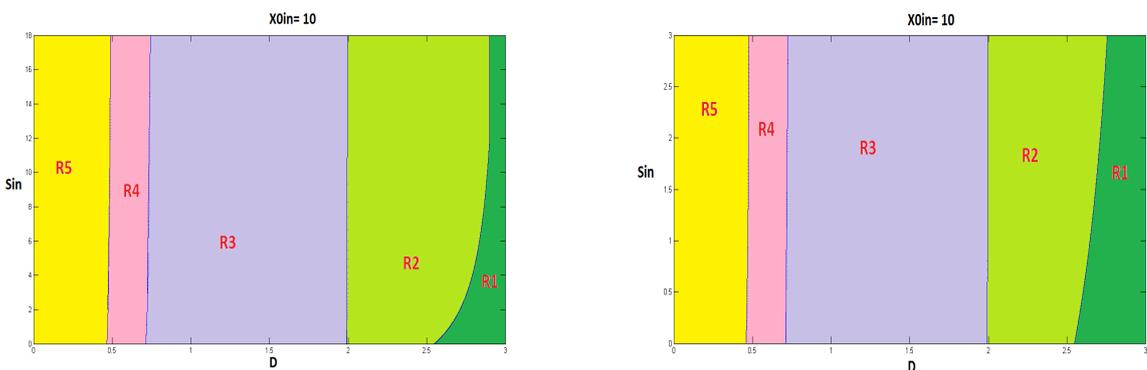


FIGURE 2.3 – Diagramme opératoire pour $X_{0in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

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 $V^{(0)} < \lambda_V$.

□

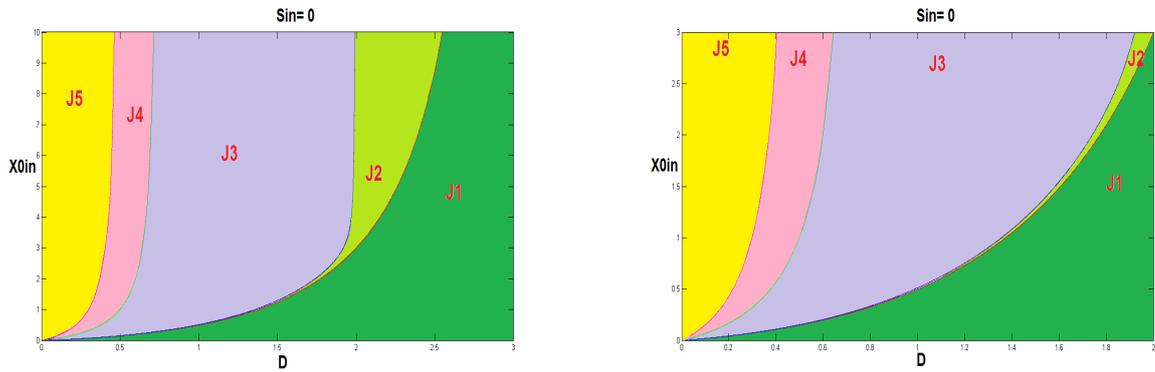


FIGURE 2.4 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 0$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

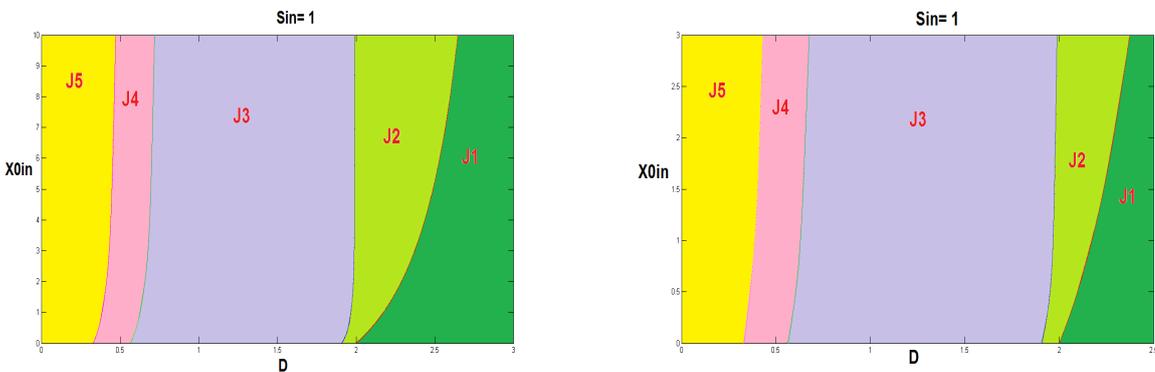


FIGURE 2.5 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 1$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)

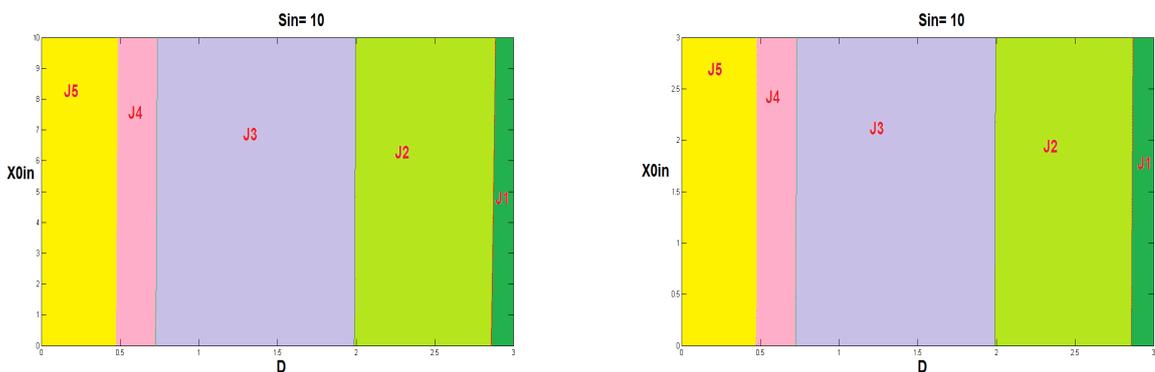


FIGURE 2.6 – Diagramme opératoire pour $S_{in} = 10$, (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche)