

# 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 chimostat. 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 :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds_0}{dt} = D(s_0^{in} - s_0) - \mu_0(s_0, s_1)x_0 \\ \frac{dx_0}{dt} = -Dx_0 + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - a_0x_0 \\ \frac{ds_1}{dt} = D(s_1^{in} - s_1) + \mu_0(s_0, s_1)x_0 - \mu_1(s_1)x_1 \\ \frac{dx_1}{dt} = -Dx_1 + \mu_1(s_1)x_1 - a_1x_1 \end{array} \right. \quad (5.1)$$

Dans ce chapitre, on suppose, en plus des hypothèses **H1**, **H2** et **H3** du chapitre 4, que :

**H5**  $\forall s_1 > 0$ ,  $\lim_{s_1 \rightarrow +\infty} \mu_1(s_1) = 0$ ,  $\exists s_{1max} > 0$  tel que  $\frac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) > 0$ , pour  $0 < s_1 < s_{1max}$  et  $\frac{d\mu_1}{ds_1}(s_1) < 0$ , 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  $y \in [0, m_1]$ ,

$$s_1 = M_1^1(y) \iff y = \mu_1(s_1).$$

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  $y \in ]0, m_1]$ ,

$$s_1 = M_1^2(y) \iff y = \mu_1(s_1).$$

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  $s_1 \in [0, s_{1max}]$ ,  $\frac{dM_1^1}{dy}(y) > 0$ .
- Pour tout  $y \in ]0, m_1]$  et  $s_1 \in [s_{1max}, +\infty[$ ,  $\frac{dM_1^2}{dy}(y) < 0$ .

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 :*

- $S_0 = (s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0)$ . 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  $s_0^{in} > M_0(D + a_0, s_1^{in})$ .

—  $S_2^i = (s_{02}^i, x_{02}^i, s_{12}^i, x_{12}^i)$ ,  $i = 1, 2$ , avec  $s_{02}^i = M_0(D + a_0, M_1^i(D + a_1))$ ,  
 $x_{02}^i = \frac{D}{D+a_0}(s_0^{in} - s_{02}^i)$ ,  $s_{12}^i = M_1^i(D + a_1)$  et  $x_{12}^i = \frac{D}{D+a_1}((s_0^{in} + s_1^{in}) - s_{02}^i - s_{12}^i)$ .  
 $S_2^i$  existe si et seulement si  $s_0^{in} > M_0(D + a_0, M_1^i(D + a_1))$  et

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, M_1^i(D + a_1)) + M_1^i(D + a_1), \quad i = 1, 2.$$

—  $S_3^i = (s_0^{in}, 0, M_1^i(D + a_1), \frac{D}{D+a_1}(s_1^{in} - M_1^i(D + a_1)))$ ,  $i = 1, 2$ .

$S_3^i$  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 :

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

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

$$\mu_0(s_{02}^1, M_1^1(D + a_1)) = D + a_0.$$

Par suite,  $s_{02}^1 = M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1))$ . D'après (4.2) et (4.4), on a

$$x_{02}^1 = \frac{D}{D + a_0}(s_0^{in} - s_{02}^1), \quad x_{12}^1 = \frac{D}{D + a_1}(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{02}^1 - s_{12}^1).$$

$S_2^1$  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

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1)) + M_1^1(D + a_1)$$

et

$$s_0^{in} > M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1))$$

De même, on a  $s_{12}^2 = M_1^2(D + a_1)$  et  $s_{02}^2$  est solution de l'équation

$$\mu_0(s_{02}^2, M_1^2(D + a_1)) = D + a_0.$$

Par suite,  $s_{02}^2 = M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1))$ . D'après (4.2) et (4.4), on a

$$x_{02}^2 = \frac{D}{D + a_0}(s_0^{in} - s_{02}^2), \quad x_{12}^2 = \frac{D}{D + a_1}(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{02}^2 - s_{12}^2).$$

$S_2^2$  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 :

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) + M_1^2(D + a_1)$$

et

$$s_0^{in} > M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)).$$

- 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 :

$$x_{13}^1 = \frac{D}{D + a_1} (s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)).$$

De même, on a

$$s_{13}^2 = M_1^2(D + a_1)$$

D'après (4.4), on a :

$$x_{13}^2 = \frac{D}{D + a_1} (s_1^{in} - M_1^2(D + a_1)).$$

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

$$s_1^{in} < M_1^1(D + a_1) \quad \text{ou} \quad s_1^{in} > M_1^2(D + a_1).$$

- $S_1$  est LES si et seulement si

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1)) + M_1^1(D + a_1)$$

ou si

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) + M_1^2(D + a_1).$$

- $S_2^1$  est LES lorsqu'il existe.

- $S_2^2$  est toujours instable.
- $S_3^1$  est LES si et seulement si  $s_0^{in} < M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1))$ .
- $S_3^2$  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  $S_0 = (s_0^{in}, 0, s_1^{in}, 0)$  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 :

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \iff s_1^{in} < M_1^1(D + a_1), \text{ si } s_1^{in} < s_{1max}.$$

D'autre part, la fonction  $s_1 \mapsto \mu_1(s_1)$  est décroissante sur  $]s_{1max}, +\infty[$ , donc :

$$\mu_1(s_1^{in}) < D + a_1 \iff s_1^{in} > M_1^2(D + a_1), \text{ si } s_1^{in} > s_{1max}.$$

Par suite,  $S_0$  est LES si et seulement si  $s_0^{in} < M_0(D + a_0, s_1^{in})$  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

$$\mu_1(s_0^{in} + s_1^{in} - s_{01}) < D + a_1 \iff s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)$$

$$\text{ou } s_{01} < s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D + a_1).$$

On considère la fonction  $s_0 \mapsto \psi(s_0) = \mu_0(s_0, s_0^{in} + s_1^{in} - s_0)$ .  $\psi$  est croissante, on déduit donc

$$s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1) \quad \text{ssi} \quad \psi(s_{01}) > \psi(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)).$$

Comme

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

on en déduit que la condition  $s_{01} > s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1)$  est équivalente à :

$$D + a_0 > \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^1(D + a_1), M_1^1(D + a_1)) \quad (5.2)$$

Comme la fonction  $s_0 \mapsto \mu_0(s_0, M_1^1(D + a_1))$  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  $\psi(s_{01}) < \psi(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D + a_1))$ . Ce qui s'écrit :

$$D + a_0 < \mu_0(s_0^{in} + s_1^{in} - M_1^2(D + a_1), M_1^2(D + a_1)) \quad (5.3)$$

Comme la fonction  $s_0 \mapsto \mu_0(s_0, M_1^2(D + a_1))$  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

$$s_0^{in} + s_1^{in} < M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1)) + M_1^1(D + a_1)$$

ou

$$s_0^{in} + s_1^{in} > M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) + M_1^2(D + a_1).$$

- En  $S_2^i = (s_{02}^i, x_{02}^i, s_{12}^i, x_{12}^i)$ , 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

$$\begin{aligned} f_1 &= Gx_1 + (E + F)x_0 + 2D \\ f_2 &= EGx_0x_1 + (2D + a_0)(E + F)x_0 + (2D + a_1)Gx_1 + D^2 \\ f_3 &= (2D + a_0 + a_1)EGx_0x_1 + D(D + a_0)(E + F)x_0 + D(D + a_1)Gx_1 \\ f_4 &= (D + a_0)(D + a_1)EGx_0x_1. \end{aligned}$$

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 :

$$f_i > 0 \text{ pour } i = 1 \cdots 4. \quad (5.4)$$

$$f_1f_2 - f_3 > 0 \quad (5.5)$$

$$f_1f_2f_3 - f_1^2f_4 - f_3^2 > 0. \quad (5.6)$$

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  $S_3^i = \left( s_0^{in}, 0, M_1^i(D + a_1), \frac{D}{D+a_1} (s_1^{in} - M_1^i(D + a_1)) \right)$ ,  $i = 1, 2$ , 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  $\lambda_3$  et  $\lambda_4$ , 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  $\lambda_3\lambda_4 = (D + a_1)Gx_1 < 0$ .  $\lambda_3$  et de  $\lambda_4$  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 :

$$\begin{aligned} F_1^1(D) &= M_1^1(D + a_1) + M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1)) \\ F_1^2(D) &= M_1^2(D + a_1) + M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) \\ F_2^1(D) &= M_0(D + a_0, M_1^1(D + a_1)) \\ F_2^2(D) &= M_0(D + a_0, M_1^2(D + a_1)) \end{aligned} \quad (5.7)$$

Nous commençons par déterminer les domaines de définition de ces fonctions. Pour cela, soit  $\Phi_1^1$  et  $\Phi_1^2$  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  $m_0(s_{1max}) - a_0 \leq m_1 - a_1$  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 :

$$I = \begin{cases} ]0, D_1[\bigcup_{i=1}^{p-1} D_{2i}, D_{2i+1}[\bigcup D_n, m_1 - a_1], & \text{si } n = 2p \\ \bigcup_{i=1}^p D_{2i-1}, D_{2i}[\bigcup D_n, m_1 - a_1], & \text{si } n = 2p + 1, p \in \mathbb{N}^*. \end{cases} \quad (5.8)$$

où  $D_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  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 :

$$I = \begin{cases} ]0, D_1[\bigcup_{i=1}^p D_{2i}, D_{2i+1}[, & \text{si } n = 2p + 1 \\ \bigcup_{i=1}^{p-1} D_{2i-1}, D_{2i}[, & \text{si } n = 2p, p \in \mathbb{N}^*. \end{cases} \quad (5.9)$$

**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 :

$$0 \leq D + a_1 \leq m_1 \quad \text{et} \quad D + a_0 < m_0(M_1^1(D + a_1)).$$

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,  $\Phi_1^1$  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  $\Phi_1^1(m_1 - a_1) \leq 0$ , ce qui est équivalent à :

$$m_0(s_{1max}) - a_0 \leq m_1 - a_1$$

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  $m_0(s_{1max}) - a_0 \leq m_1 - a_1$  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 :

$$0 < D + a_1 \leq m_1 \quad \text{et} \quad D + a_0 < m_0(M_1^2(D + a_1)).$$

Donc,  $F_1^2$  est définie si  $D \in ]0, m_1 - a_1]$  et  $\Phi_1^2(D) > 0$ . Contrairement à  $\Phi_1^1$ ,  $\Phi_1^2$  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

$$]0, D_1[ \cup ]D_2, D_3[ \cup \dots \cup ]D_n, m_1 - a_1[,$$

si  $n$  est pair, et sur

$$]D_1, D_2[ \cup ]D_3, D_4[ \cup \dots \cup ]D_n, m_1 - a_1[,$$

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  $D_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  les solutions de  $\Phi_1^2(D) = 0$ , numérotées par valeurs croissantes.  $F_1^2$  est donc définie sur la réunion des intervalles

$$]D_1, D_2[ \cup ]D_3, D_4[ \cup \dots \cup ]D_{n-1}, D_n[,$$

si  $n$  est pair, et sur

$$]0, D_1[ \cup ]D_2, D_3[ \cup \dots \cup ]D_{n-1}, D_n[,$$

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	$s_0^{in} < F_0(D)$
$S_1$	$s_0^{in} > F_0(D)$	et $(s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^1(D)$ ou $s_1^{in} > F_1^1(D) - F_2^1(D))$
$S_2^1$	$s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^1(D)$	$s_0^{in} + s_1^{in} < F_1^1(D)$ ou $s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^1(D)$
$S_2^2$	et $s_0^{in} > F_2^1(D)$	stable lorsqu'il existe
$S_2^3$	$s_0^{in} + s_1^{in} > F_1^2(D)$	
	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  $\gamma_0$  d'équation  $s_0^{in} = F_0(D)$ , la courbe  $\gamma_{11}$  d'équation  $s_0^{in} = F_1^1(D) - s_1^{in}$ , la courbe  $\gamma_{12}$  d'équation  $s_0^{in} = F_1^2(D) - s_1^{in}$ ,  $\gamma_{21}$  d'équation  $s_0^{in} = F_2^1(D)$  et  $\gamma_{22}$  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  $A^1, \dots, A^8$ . 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  $A^1, \dots, A^8$  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  $\gamma_0, \gamma_{21}$  et  $\gamma_{11}$  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  $F_0(D) < F_2^1(D) < F_1^1(D) - s_1^{in}$ .
- $F_1^2(D) - s_1^{in} > F_2^2(D), \forall D \geq 0$ .

**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  $F_0(D) > F_2^1(D) > F_1^1(D) - s_1^{in}$ .

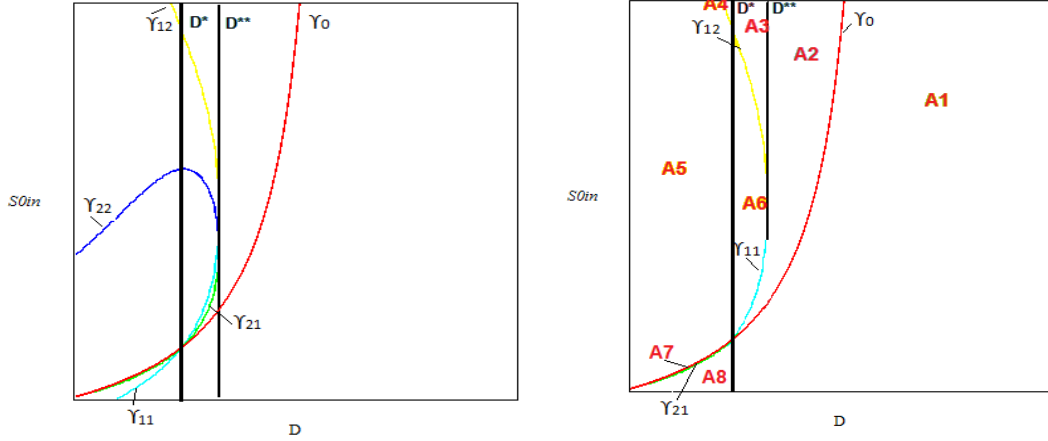
— En utilisant les mêmes arguments que pour le point précédent, on peut montrer que si  $D > D^*$  alors  $s_1^{in} < M_1^1(D + a_1)$  et que  $F_2^1(D) > M_0(D + a_0, s_1^{in}) = F_0(D)$ .

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  $0 \leq s_1^{in} \leq s_{1max}$  alors  $S_3^2$  n'existe pas et dans ce cas on a  $s_1^{in} < F_1^1(D) - F_2^2(D)$ . Par suite, si  $0 \leq s_1^{in} \leq s_{1max}$  alors  $F_1^2(D) - s_1^{in} > F_2^2(D)$ . □

La figure 5.1 montre la position relative des  $\gamma_0, \gamma_{ij}, i, j = 1, 2$ , 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  $0 < s_1^{in} \leq s_{1max}$  alors  $S_3^2$  n'existe pas.


 FIGURE 5.1 – Position relative des courbes  $\gamma_0, \gamma_{ij}, i, j = 1, 2$ 

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
$F_0(D) < s_0^{in} < F_1^1(D) - s_1^{in}$ 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		
$F_0(D) > s_0^{in} > F_1^2(D)$	$(D, s_0^{in}) \in A^7$	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  $0 \leq D \leq D^{**}$  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 <sup>3</sup>	1.9
$m_s$	$d^{-1}$	4
$K_s$	kg COD/m <sup>3</sup>	1
$K_i$	kg COD/m <sup>3</sup>	3.5
$K_I$	kg COD/m <sup>3</sup>	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  $M_1^1(\cdot)$ ,  $M_1^2(\cdot)$  et  $M_0(\cdot, s_1)$  des fonctions  $\mu_1(\cdot)$  et  $\mu_0(\cdot, s_1)$  peuvent être calculées explicitement : on a

$$\begin{aligned} \forall y \in \left[0, \frac{m_s \sqrt{k_I}}{\sqrt{k_I} + 2\sqrt{k_s}}\right], M_1^1(y) &= \frac{(m_s - y) - \sqrt{(m_s - y)^2 - 4\frac{K_s}{K_I}y^2}}{\frac{2y}{K_I}}, \\ \forall y \in \left[0, \frac{m_s \sqrt{k_I}}{\sqrt{k_I} + 2\sqrt{k_s}}\right], M_1^2(y) &= \frac{(m_s - y) + \sqrt{(m_s - y)^2 - 4\frac{K_s}{K_I}y^2}}{\frac{2y}{K_I}}, \\ \forall y \in \left[0, \frac{m_0}{1 + s_1/K_i}\right], M_0(y, s_1) &= \frac{K_0 y}{\frac{m_0}{1 + s_1/K_i} - y}. \end{aligned}$$

Les fonctions  $F_0(D)$  et  $F_i^j(D)$ ,  $i, j = 1, 2$  sont données explicitement par

$$\begin{aligned} F_0(D) &= \frac{K_0(D + a_0)(1 + \frac{s_1^{in}}{K_i})}{m_0 - (D + a_0)(1 + \frac{s_1^{in}}{K_i})} \\ F_1^1(D) &= M_1^1(D + a_1) + \frac{K_0(D + a_0)(1 + \frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D + a_0)(1 + \frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})} \\ F_1^2(D) &= M_1^2(D + a_1) + \frac{K_0(D + a_0)(1 + \frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D + a_0)(1 + \frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})} \\ F_2^1(D) &= \frac{K_0(D + a_0)(1 + \frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D + a_0)(1 + \frac{M_1^1(D+a_1)}{K_i})} \\ F_2^2(D) &= \frac{K_0(D + a_0)(1 + \frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})}{m_0 - (D + a_0)(1 + \frac{M_1^2(D+a_1)}{K_i})} \end{aligned} \quad (5.10)$$

avec

$$\begin{aligned} M_1^1(D + a_1) &= \frac{(m_s - (D + a_1)) - \sqrt{(m_s - (D + a_1))^2 - 4\frac{K_s}{K_I}(D + a_1)^2}}{\frac{2(D+a_1)}{K_I}} \\ M_1^2(D + a_1) &= \frac{(m_s - (D + a_1)) + \sqrt{(m_s - (D + a_1))^2 - 4\frac{K_s}{K_I}(D + a_1)^2}}{\frac{2(D+a_1)}{K_I}} \end{aligned} \quad (5.11)$$

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

$F_i^j$ ,  $i, j = 1, 2$ , sont définies pour  $D \leq D^{**} = m_1 - a_1$ , 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).

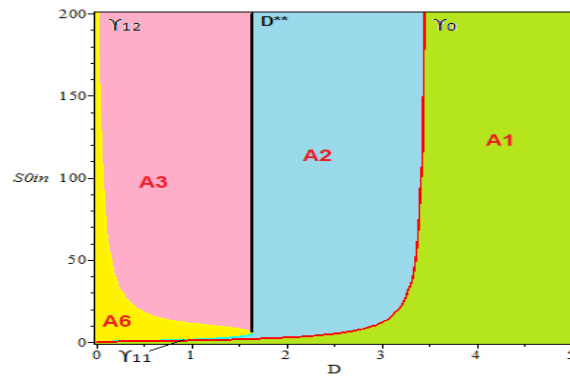


FIGURE 5.2 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour  $s_1^{in} = 0$ .

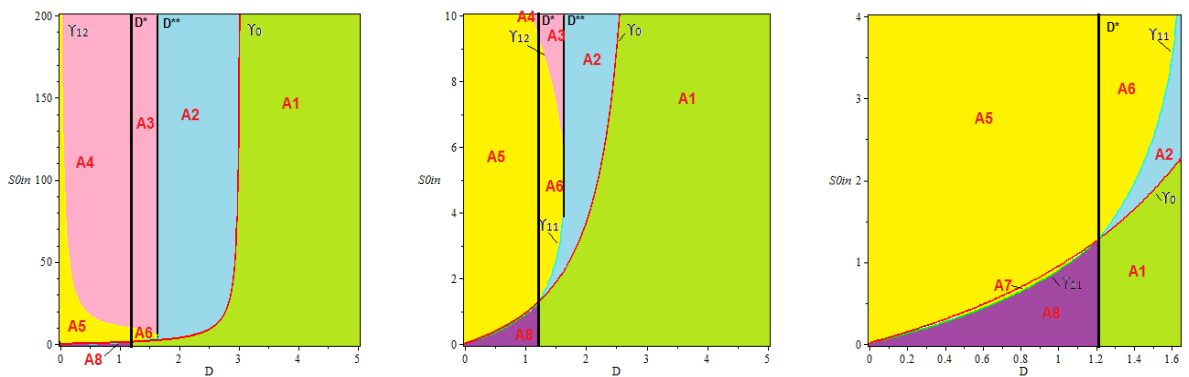


FIGURE 5.3 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour  $s_1^{in} = 0.5$  (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure du milieu et la figure du milieu est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

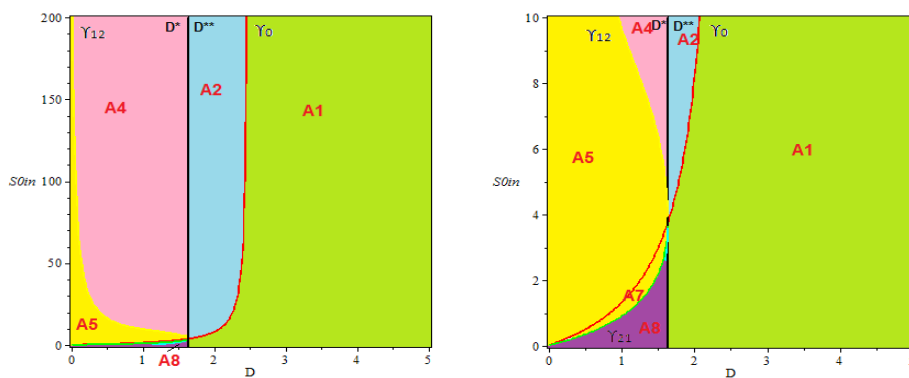


FIGURE 5.4 – Diagramme opératoire du modèle (5.1) pour  $s_1^{in} = s_{1max} = \sqrt{2}$  (la figure à droite est un agrandissement du bas de la figure à gauche).

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 apparaissent 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.