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

En Mathématiques et Modélisation

École doctorale I2S - Information, Structures, Systèmes

Unité de recherche : UMR MISTEA

Étude et optimisation du modèle de deux chémostats en série.

Présentée par Manel Dali Youcef

Le 08 juin 2022

Sous la direction de Tewfik Sari et Alain Rapaport

Devant le jury composé de

Mme. Isabelle QUEINNEC, Directrice de recherche, CNRS, Université de Toulouse	Rapporteure
M. Jean-Luc GOUZÉ, Directeur de recherche, INRIA, Université de Nice-Sophia Antipolis	Rapporteur
Mme. Elisabeta Vergu, Directrice de recherche, INRAE, Université de Paris-Saclay	Examinatrice
Mme. Zoubida MGHAZLI, Professeure, Université Ibn Tofail, Kénitra, Maroc	Examinatrice
M. Denis DOCHAIN, Professeur, Université Catholique de Louvain-la-Neuve, Belgique	Examinateur
M. Jérôme HARMAND, Directeur de recherche, INRAE, Université de Montpellier	Examinateur
M. Tewfik SARI, Professeur, INRAE, Université de Montpellier	Directeur
M. Alain RAPAPORT, Directeur de recherche, INRAE, Université de Montpellier	Codirecteur

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Dédicace

À mes parents,

À la mémoire de mon grand père Mohammed DALI YOUCEF, de mon oncle Fouad KORSO FECIANE, et de mon Professeur de français Abdellah TAOULI.

Remerciements

Avant tout, je vais consacrer ces premières pages pour remercier toutes les personnes qui ont participé d'une manière ou d'une autre à la réalisation de cette thèse.

En premier lieu, c'est à mes directeurs de thèse Tewfik SARI et Alain RAPAPORT que je vais m'adresser ; un pédagogue exceptionnel et un spécialiste de l'optimisation, avec lesquels j'ai eu beaucoup de chance de travailler. Merci Tewfik d'avoir répondu favorablement à mon mail en mars 2018 dans lequel je te demandais d'accepter de travailler avec moi et de m'encadrer pour une thèse de doctorat. Contrairement à la tradition, j'ai choisi le directeur de thèse avant de choisir le sujet de thèse. Je te remercie de m'avoir joins à ton équipe de travail. J'ai eu une immense joie lors de mon obtention de la bourse d'excellence, j'ai été doublement ravie le jour où j'ai reçu ton acceptation et triplement ravie quand j'ai réalisé que tu étais à Montpellier et plus à Mulhouse car selon moi, Montpellier était la destination idéale en France. J'aurai, à jamais, un attachement particulier à cette charmante ville. Merci Tewfik d'avoir permis que je découvre cette magnifique ville, devenue ma seconde ville de cœur. Merci pour tout le temps que tu m'as consacré, tous tes bons conseils, tout l'effort que tu as fourni pour me diriger dans la réalisation de cette thèse. Je te remercie aussi pour ta gentillesse, ta bienveillance, ta générosité et ton soutient durant tous les moments difficiles. Mon premier contact était avec Tewfik, c'est ainsi que j'ai découvert le monde du chémostat et mon intérêt pour le chémostat fût immédiat. Suite à l'acceptation de Tewfik pour m'encadrer, le sujet de recherche de cette thèse autour du chémostat a été créé avec Alain. Je te remercie Alain d'avoir toujours été présent quand j'en ai eu besoin. Je te remercie pour ta bonne humeur quotidienne, tes encouragements, ta compréhension, ta gentillesse et tous tes bons conseils. La Covid ne m'a pas facilité la tâche mais ta visite en Algérie n'est que partie remise, je m'y engage personnellement.

Cette thèse a été réalisée au sein de L'UMR Mathématiques, Informatique et STatistique pour l'Environnement et l'Agronomie (MISTEA) de l'Ins-

titut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'environnement (INRAE). J'ai passé trois belles années au sein de ce laboratoire de recherche et je remercie Pascal Neveu de m'y avoir accepté. J'appréciais me rendre chaque matin à Supagro, un environnement plein de verdure où il est agréable de se balader durant la pause déjeuner. Je remercie toutes les personnes du laboratoire MISTEA pour leur accueil et leur joie de vivre. Les collègues à MISTEA sont très agréables à côtoyer. Merci à Nadine HILGERT, Bertrand CLOEZ, Céline CAZENAVE, Anne BISSON, Nicolas VERZUELEN, Sébastien ROUX, Maria TROUCHE, Brigitte CHEVAL, Malika NASSIF, ... pour toutes nos discussions constructives et amusantes, merci pour toutes les bonnes pauses café et tous les déjeuners partagés. Merci à Patrice Loisel d'avoir toujours répondu présent à tous mes comités de suivis de thèse. Enfin, je tiens à garder une pensée pour Véronique, paix à son âme.

J'étais située à MISTEA mais il arrivait parfois que je rende visite à Tewfik au laboratoire d'ITAP situé à Agropolis. Je n'y suis allée que quelques fois mais c'était toujours un réel plaisir. Merci à toute l'équipe de volley ball d'ITAP : Maxime, Anis, Riad, Andreas, Emmanuel... nous nous sommes bien amusés. Merci pour toutes les pauses café-ping-pong où vous avez essayé d'améliorer mon niveau en ping-pong fort déplorable je le reconnais.

Ma reconnaissance va ensuite aux membres de mon jury de soutenance. Je remercie d'abord mes deux rapporteurs pour avoir accepté la tâche peu réjouissante de rapporter ma thèse : Isabelle QUEINNEC de l'Université de Toulouse ainsi que Jean-Luc GOUZE de l'Université de Nice-Sophia Antipolis. C'est un grand honneur de vous avoir eu comme rapporteurs. Par ailleurs, je remercie Elisabeta VERGU de l'Université Paris-Saclay, Zoubida MGHAZLI de l'Université Ibn Tofail de Kénitra et Denis Dochain de l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve, d'avoir examiné mon travail. Ce fût un plaisir de vous avoir comme examinateurs le jour de ma soutenance. Enfin, je remercie Jérôme Harmand de l'Université de Montpellier d'avoir présidé mon jury de thèse et d'avoir examiné mon travail. Je le remercie aussi pour toutes les discussions constructives que nous avons eu sur le chémostat et les bio-procédés. Merci Jérôme de m'avoir permis de participer à différents séminaires et conférences.

Toutes ces années de thèse en France m'ont fait rencontrer des personnes exceptionnelles. Un grand merci à Fatima Zahra TANI, Emna KRICHEN, Nesrine KALBOUSSI et Kenza BOUMAZA d'avoir toujours été présentes. Je suis ravie de vous avoir rencontrées. Nous avons passé des moments inoubliables particulièrement à Mistea. Les rues de Montpellier peuvent aussi témoigner de nos beaux moments ensemble. Je remercie aussi les gens du club de volley ball de la croix d'argent dans lequel j'ai passé d'excellents moments, des supers matchs et des délicieux apéros. Merci Claire, Doriane, Laurine, Léa, Vincent, Nathalie, Laura, Ninon, Malice, Jordan, Morgan, Clémentine, Alix, Camille, ... de m'avoir très souvent écouter me plaindre de ma thèse qui n'en finissait pas et de m'avoir toujours encouragé. Merci de m'avoir toujours laissé la place du fond dans le minibus pour pouvoir travailler. C'était particulièrement génial de « taper de la balle » avec vous. Ma gratitude va aussi à Karima SARI pour son soutien et sa bonté durant toutes mes années de thèse.

Durant ma quatrième année de thèse, je me suis installée à Avignon. J'étais ATER à l'Université d'Avignon et membre du laboratoire de mathématiques d'Avignon (LMA). Ainsi, je remercie toutes les personnes du laboratoire pour leur accueil. Merci Anna MELNYKOVA, Andrea VENTURELLI, Fernando VIEIRA COSTA JUNIOR, Thierry BARBOT, Rym SMAI, Philippe BOLLE, Sophie GUILLAUME, Céline LACAUX, Mohammed MOUSSAOUI, Térence BAYEN, Therese SPRIANO, ... d'avoir fait de mon année universitaire à Avignon une très belle année. Merci Anna pour ta patience en particulier quand tu m'écoutais me plaindre de ma rédaction de thèse dont je ne voyais pas le bout.

Je remercie aussi toutes les personnes qui ont fait naître ou qui ont nourri mon amour pour les mathématiques. Ainsi, je remercie Mme. ZAOUI mon enseignante au primaire, Mme. BENMANSOUR mon enseignante au collège, Mrs. ABDELLI et MERAD mes enseignants au lycée, ma maman Malika avec son côté probabiliste et statisticien, M. MEBKHOUT mon enseignant et chef du département de mathématiques, Wafaa ma cousine, Mme. TEBBAL et M. ABDELLAOUI, mes enseignants à l'Université Abou Bakr Belkaid de Tlemcen.

Ma pensée va aussi vers M. TAOULI paix à son âme, mon professeur de

français grâce à qui je maîtrise aujourd'hui la langue française. Je le remercie de m'avoir toujours poussée à faire de longues études et cela dès l'âge de 6 ans, il disait à mes parents, cette petite fera plus tard des études en mathématiques.

Enfin, je remercie mon papa Tarik, ma maman Malika et ma petite sœur Yasmina de m'avoir toujours encouragé, soutenu et cru en moi. Leur présence fût indispensable. Merci aussi à toutes les autres personnes de ma famille mes cousines : Sihem, Kamila, Imene, Ghizlène, Hiba, Narimen, Ilham, Fadia; mes tantes : Khala, Djamdjam, Nadia, Téma, Amma; mes cousins : Brahim, Anes, Imed, Ilyès, ...; mes oncles : Nesro, Chakib, Hadj, Chakib, ... et ma grand-mère Nouria qui m'ont sans cesse et avec excitation répété cette fameuse phrase "alors c'est bientôt fini ?". Aujourd'hui je peux enfin répondre selon votre attente : OUI c'est fini ! Je remercie aussi mon très cher mari Hichem qui m'a beaucoup soutenu particulièrement durant la dernière ligne droite très stressante de cette thèse.

Préambule: citations choisies

- "Bien écrire, c'est tout à la fois bien penser, bien sentir et bien rendre; c'est avoir en même temps de l'esprit, de l'âme et du goût."

  Georges-Louis Leclerc de Buffon

- "Hâtez-vous lentement, et sans perdre courage, vingt fois sur le métier remettez votre ouvrage."

  Nicolas Boileau

- "Le mieux est le mortel ennemi du bien."

  Charles de Montesquieu

- Three basic principles for writing a mathematical paper
  1- The text of the paper should be mathematically correct.
  2- The text should be written as rapidly as possible except when this would conflict with the first principle.
  3- One should try to make the text as perfect as possible (comprehensible, accessible, self-contained and complete) except when this would conflict with first two principles.

  Mikhail Aleksandrovich Shubin

Résumé:

Cette thèse se situe dans le domaine de la modélisation des systèmes dynamiques et traite des modèles spatialisés, décrivant des configurations de deux bioréacteurs continûment alimentés et reliés en série que nous retrouvons dans les laboratoires de microbiologie. Les spécialistes en génie des bio-procédés portent un grand intérêt à ce genre de bioréacteurs appelés depuis les années 1950 *chémostats*, car ils donnent des résultats très satisfaisants notamment dans le secteur de l'écologie microbienne.

La théorie du chémostat, considérée comme une théorie mathématique soulève différentes questions auxquelles appartient la problématique de cette thèse. Dans ce travail, nous nous intéressons au modèle de deux chémostats interconnectés en série. Tout d'abord, nous faisons une étude mathématique approfondie qui aboutit à une analyse des performances de ce dispositif en série, dans le but de les comparer aux performances d'un seul chémostat de même volume total.

L'objectif de cette thèse et la question fondamentale à laquelle nous apportons une réponse est: "*Dans quelles circonstances, le fait de spatialiser, c'est-à-dire de considérer deux chémostats reliés en série, donne un meilleur résultat en termes de performances qu'un seul chémostat ?*" En effet, tout au long des différents chapitres de cette thèse, nous comparons, à l'état d'équilibre, les performances du dispositif en série à celles d'un seul chémostat en se basant sur trois critères de performances différents: la concentration de substrat en sortie, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse. L'originalité de ce travail se situe dans la généricité des fonctions de croissances. En effet, nous considérons toujours une fonction de croissance positive et monotone, ou positive et non-monotone. Chaque chapitre est caractérisé par une particularité dans le modèle mathématique correspondant au dispositif des deux chémostats en série. Après avoir consacré un chapitre à une introduction générale et un second chapitre à des rappels sur un seul chémostat, nous retrouvons dans le troisième chapitre le modèle classique des deux chémostats interconnectés en série où la fonction de croissance est strictement monotone. Ce modèle peut être considéré comme le modèle fondamental sur lequel est basée le travail de cette thèse. Les résultats de ce troisième chapitre étendent certains résultats de la littérature obtenus pour des fonctions

de croissances linéaires et de type Monod. Ces résultats donnent des conditions nécessaires et suffisantes sur l'existence d'une configuration de deux chémostats en série plus efficace qu'un seul chémostat sans mortalité, selon les trois différents critères de performances. Ensuite, étendu sur deux chapitres consécutifs, nous considérons le modèle fondamental où nous prenons en compte la mortalité de la biomasse de l'espèce ce qui a été encore fort peu étudié de façon approfondie dans la littérature. L'ajout du paramètre de mortalité induit à de surprenants résultats. Les résultats obtenus pour la concentration de substrat en sortie dans le cas sans mortalité, sont étendus au cas avec mortalité. Certains résultats obtenus pour le débit de biogaz différent du cas sans mortalité et se sont révélés non-intuitifs aux praticiens du génie des bio-procédés. Les résultats obtenus pour la productivité de la biomasse dans le cas sans mortalité ont mérité une analyse plus approfondie lorsque la mortalité est non nulle et de nouveaux phénomènes inexistants dans le cas sans mortalité sont apparus. Ainsi, lorsque la mortalité est prise en considération, le cinquième chapitre est exclusivement dédié à l'étude de la productivité de la biomasse. Dans un sixième chapitre encore en cours d'étude, nous traitons le même modèle initial mais avec une concentration de substrat en entrée répartie sur les deux réacteurs en série. Enfin, dans un septième chapitre aussi encore en cours d'étude, nous considérons le modèle fondamental avec une fonction de croissance non-monotone. De premiers résultats sont fournis pour ces deux derniers chapitres et sont en cours d'évolution.

Finalement, pour chaque modèle étudié, nous donnons des conditions dépendant des paramètres biologiques et des paramètres opératoires qui permettent de savoir précisément, selon le critère de performances choisi, quelle structure entre le dispositif en série et un seul chémostat, donne le meilleur résultat recherché par le praticien.

Mots clés:

Modèle du chémostat, gradostat, états d'équilibres, bifurcations, stabilité locale, stabilité globale, diagramme opératoire, productivité de la biomasse, production de biogaz, mortalité, mono-alimentation, multi-alimentation, inhibition.

Abstract:

This thesis is in the field of dynamical systems modeling and deals with spatialized models, describing configurations of two continuously fed bioreactors connected in series that we find in microbiology laboratories. Specialists in bioprocess engineering are very interested in this kind of bioreactors called *chemostats* since the 1950s, because they give very satisfactory results especially in the microbial ecology sector.

The theory of the chemostat, considered as a mathematical theory, raises different questions to which the problematic of this thesis belongs. In these research works, we are interested in the mathematical model of two chemostats interconnected in series. First, we make a thorough mathematical study that leads to performances' analysis of this series device, with the aim of comparing it with the performances of a single chemostat of same total volume.

The main fundamental question that we raise in this thesis is: "*Under which circumstances does spatializing, i.e. considering two chemostats interconnected in series, give a better result in terms of performances than a single chemostat?*" Indeed, throughout the different chapters of this thesis, we compare at steady state, the performances of the series device to those of a single chemostat based on three different performances' criteria: substrate concentration at the outlet, biogas flow rate and biomass productivity. The main innovation of this research work as compared to the state-of-the-art works lies in the generality of the growth functions. Indeed, we always consider a positive and monotonic growth function, or a positive and non-monotonic one. Each chapter is characterized by a particularity in the mathematical model corresponding to the device of the two chemostats in series. After devoting one chapter to a general introduction and a second chapter to reminders about a single chemostat, we find in the third chapter the classical model of two interconnected chemostats in series where the growth function is strictly monotonic. This model can be considered as the fundamental model on which the work of this thesis is based. The results of this third chapter extend some results of the literature obtained for linear and Monod type growth functions. These results give the required and sufficient conditions on the existence of a configuration of two chemostats in series

more efficient than a single chemostat without mortality, according to the three different performances' criteria. Then, extended over two consecutive chapters, we consider the fundamental model where we take into account the mortality of the species biomass which was still very little studied in depth in the literature. The addition of the mortality parameter leads to surprising results. The results obtained for the substrate concentration at the outlet, in the case without mortality are extended to the case with mortality. Some results obtained for the biogas flow rate differ from the case without mortality and proved to be non-intuitive to bioprocess engineering practitioners. The results obtained for biomass productivity in the case without mortality merited further analysis when mortality is non-zero and new phenomena do not present in the case without mortality appeared. Thus, when mortality is taken into consideration, the fifth chapter was exclusively dedicated to the study of the biomass productivity. In a sixth chapter still under study, we treat the same initial model but with a concentration of substrate in entry distributed on the two reactors in series. Finally, in a seventh chapter also still under study, we consider the fundamental model with a non-monotonic growth function. First results are provided for these last two chapters and are in progress.

Finally, for each model studied, we give conditions depending on the biological parameters and the operating parameters which allow to know precisely, according to the chosen performance criterion, which structure between the serial device and the single chemostat gives the best result sought by the practitioner.

Keywords:

Chemostat model, gradostat, steady states, bifurcations, local stability, global stability, operating diagram, biomass productivity, biogas production, mortality, single-feeding, multi-feeding, inhibition.

Table des figures

1.1 Bioréacteurs. 2

1.2 Schématisation des différents modes de fonctionnement d'un bioréacteur. (a): $Q^{in} = Q^{out} = 0$. (b): $Q^{out} = 0$. (c): $Q^{in} = Q^{out} =$ constante. 3

1.3 Représentation simplifiée d'un chémostat. 4

1.4 Allure de la fonction de Monod. 6

1.5 Fonctions de Hill avec $m = 2$ et $K = 5$. (a): $p = 3$. (b): $p = 17$. . 6

1.6 Allure de la fonction de Haldane avec $S_m = \sqrt{KK_I}$. 7

1.7 Allure de la fonction de Contois. 8

1.8 Diagramme opératoire d'un seul chémostat avec une fonction de croissance positive, monotone dans (a) et non-monotone dans (b). 15

1.9 La courbe $S^{in} \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ de la concentration de substrat en sortie, à l'état d'équilibre, avec $f(S) = 4S/(5+S)$ et $D = 1$. Dans (a): $\lambda(D/(1-r)) = 3.57$ et $\lambda(D/r) = 8.33$. Dans (b): $\lambda(D/r) = 3.57$. 18

1.10 La concentration de substrat en sortie, à l'état d'équilibre, pour la fonction de Monod $f(S) = 4S/(5+S)$ et un taux de dilution $D = 1$, où $S_2^{*i} = S_2^{*i}(S^{in,i}, D, r)$ est définie dans le Tableau 1.1 et $r_{min}^i := \mathrm{argmin}_{0<r<1} S_2^{*i}(S^{in,i}, D, r)$, $i = 1, 2, 3$. . . 19

1.11 Les concentrations de substrat sortant du dispositif de deux chémostats interconnectés en série en rouge et d'un seul chémostat en bleu. 21

1.12 Les courbes du débit de biogaz: du chémostat en noir, du dispositif en série relié à l'équilibre E_1 en bleu et du dispositif en série relié à l'équilibre E_2 en rouge. 23

1.13 Existence de quatre régions simultanément dans le diagramme opératoire de deux chémostats en série avec mortalités différentes et positives. 25

1.14 Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série avec mortalité en rouge ($r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$) et d'un seul chémostat en bleu ($r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$) avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$, $D = 1$, $r_{min} = \text{argmin}_{0<r<1} S_r^{out}(S^{in}, D)$ et r_1 est défini dans le Lemme 4.5. 27

1.15 Les courbes des fonctions $D \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ en bleu, $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ en rouge et $D \mapsto G(S^{in}, D)$ en noir avec $a > 0$. . . 28

1.16 La fonction $r \mapsto \overline{G}(r)$ avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.6$ et $S^{in} = 2$. 29

1.17 Les courbes $r \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ pour différentes valeurs de D, avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.6$ et $S^{in} = 2$. En bleu, celle pour $D \simeq 0.213$ telle que $\max_r \overline{G}(r) = \max_r G_2(S^{in}, D, r)$. En vert, celle pour $D \simeq 0.283$ correspondant au maximum de la courbe $D \mapsto G(S^{in}, D)$. 30

1.18 Les fonctions $D \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), $D \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $D \mapsto P(S^{in}, D)$ (en noir) avec $\delta = f(S^{in}) - a$. . . . 34

1.19 La fonction $r \mapsto \overline{P}_2(S^{in}, r)$ avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ et $S^{in} = 2$. 35

1.20 Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série multi-alimentée en rouge et d'un seul chémostat en bleu avec $f(S) = 4S/(5+S)$. Dans (a): $\alpha = 0.6$ et $D = 0.4$. Dans (b): $\alpha = 0.4$ et $r = 0.2$. 38

2.1 Configuration d'un seul chémostat. 43

2.2 Diagramme opératoire du chémostat simple. 45

2.3 Les équilibres e_0 et e_1. Les concentrations de substrat et de biomasse d'un seul chémostat. 46

2.4 Le débit de biogaz d'un seul chémostat avec $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$, $G^{opt} = G(S^{in}, D^{opt})$, $f(S) = 4S/(5+S)$ et $S^{in} = 2$. 48

2.5 La courbe Γ dans le diagramme opératoire (S^{in}, D) pour $f(S) = 4S/(5+S)$ avec $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$. 49

2.6 Diagramme opératoire du chémostat simple avec mortalité. . 51

2.7 Les équilibres e_0 et e_1. Les concentrations de substrat et de biomasse d'un seul chémostat avec mortalité avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $S^{in} = 5$ et $a = 0.3$. 52

2.8 Le débit de biogaz et la productivité de la biomasse d'un seul chémostat avec mortalité où $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ et $S^{in} = 2$. (a): $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$ et $G^{opt} = G(S^{in}, D^{opt})$. (b): $D^{opt} = D_P^{opt}(S^{in})$ et $P^{opt} = P(S^{in}, D_P^{opt})$. 55

2.9 Les courbes Γ et Π dans le diagramme opératoire (S^{in}, D), avec $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$ et $D_P^{opt} = D_P^{opt}(S^{in})$, où $f(S) = 4S/(5+S)$ et $a = 0.3$. 55

2.10 Solution de l'équation $f(S) = D$ avec f une fonction de type Haldane. 56

2.11 Diagramme opératoire d'un seul chémostat avec une fonction de croissance non-monotone. 58

3.1 Configuration mono-alimentée de deux chémostats reliés en série. 60

3.2 Stabilité globale de l'équilibre e_2. (a): e_1 n'existe pas. (b): e_1 existe. 65

3.3 (a): Illustration graphique de l'équation (3.5). (b): Le résultat de la Proposition 3.1 avec $S_2^{*i} = S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, $i = 1, 2$. 67

3.4 Les concentrations de substrat sortant du dispositif en série et du chémostat sont respectivement représentées par les courbes rouges et bleues. $D_r^i = D_r^i(S^{in})$ est la solution implicite de $S^{in,i} = g_r(D)$, $i = 1, 2$. La concentration de substrat sortant du dispositif série (en rouge) diminue lorsque S^{in} augmente. 74

3.5 Le débit de biogaz de la configuration en série en bleu clair et celle du chémostat en noir. $D_r = D_r(S^{in})$ est la solution de $S^{in} = g_r(D)$. 82

3.6 Le diagramme opératoire du dispositif en série selon le paramètre r. 83

3.7 Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ où (S^{in}, D) est fixé. 85

3.8 La fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ en rouge dans les régions J_1, J_2, J_3 et J_4 comparée à la fonction $r \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ en bleu. La valeur $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$ et $r_0 = D/f(S^{in})$. 87

3.9 La fonction $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$ en bleu clair dans les régions J_1, J_2, J_3 et J_4 comparée à la fonction $r \mapsto P(S^{in}, D)$ en noir. La valeur $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$ et $r_0 = D/f(S^{in})$. 88

3.10 Régions du plan opératoire où f est définie par $f(S) = S$ en (a) et $f(S) = 6S/(5 + S)$ en (b). La ligne bleue en pointillée $D = 1$ indique les valeurs critiques respectives S_0^{in}, S_1^{in} et S_2^{in} des Figures 3.11 et 3.12. 89

3.11 (a): La fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ avec $f(S) = S$, $D = 1$, $r_1(4,1) = 0.333$, $r_1(3,1) = 0.5$ et $r_1(2.5,1) = 0.666$. (b): Pour $D = 1$, les valeurs critiques correspondant aux passages entre les régions J_i, $i = 0, 1, 3$ sont $S_0^{in} = 1$ et $S_1^{in} = 2$. 90

3.12 (a): La fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ avec $f(S) = 6S/(5 + S)$, $D = 1$, $r_1(4,1) = 0.5$, $r_1(3,1) = 0.666$ et $r_1(2.5,1) = 0.833$. (b): Les valeurs critiques correspondant aux passages entre les régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3$ sont $S_0^{in} = 1$, $S_1^{in} = 2.2$ et $S_2^{in} = 2.5$. . 92

3.13 Les courbes Φ_r et Φ_{1-r} sont définies par (3.27). Les courbes Γ_r et Γ sont respectivement définies par (3.28) et (2.16). La courbe Δ_r de la productivité maximale, définie par (3.33), est obtenue numériquement avec $f(S) = 6S/(5 + S)$, $V = 1$, et (a): $r = 0.295$, (b): $r = 0.75$. 92

3.14 La productivité de la biomasse du dispositif en série avec $D_r^{opt} = D_r^{opt}(S^{in})$ définie dans (3.33) et $P_r^{max} = P_r(S^{in}, D_r^{opt})$ correspondant à la Figure 3.13 (a). 93

3.15 Les cinq régions dans le plan opératoire où $f(S) = 8S^2/(5 + S^2)$. Les lignes bleues en pointillées $D = 3$ et $D = 1$, des schémas (a) et (b) de la Figure 3.16, indiquent respectivement les valeurs critiques S_0^{in}, S_1^{in} et S_2^{in}. 96

3.16 La fonction $r \to S_r^{out}(S^{in}, D)$ avec $f(S) = 8S^2/(\sqrt{5} + S^2)$ et $D_1 = 1.5279$. (a): $D = 3$, $r_1(9,3) = 0.43$, $r_1(5,3) = 0.56$, $r_1(3.87,3) = 0.72$, $S_0^{in} = 1.73$, $S_1^{in} = 3.11$ et $S_2^{in} = 3.87$. (b): $D = 1$, $r_1(2.5,1) = 0.28$, $r_1(2,1) = 0.38$, $r_1(1.5,1) = 0.70$, $S_0^{in} = 0.85$, $S_1^{in} = 1.33$ et $S_2^{in} = 1.29$. 97

4.1 (a): Existence et unicité de S_2^* solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$, et donc de E_2. (b) : Illustration graphique de la Proposition 4.1 avec $S_2^{*i} = S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, les fonctions h_i sont définies par l'expression (4.2) de h où $S^{in} = S^{in,i}$, $i = 1, 2$ telles que $S^{in,1} > S^{in,2}$. 108

4.2 Le diagramme opératoire de deux chémostats en série avec des taux de mortalité strictement positifs. 112

4.3 Le diagramme opératoire du système (4.26) et la courbe Γ_r définie par (4.37) 118

4.4 Régions dans le plan opératoire correspondant à différents comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ pour (S^{in}, D) fixé. 124

4.5 Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série avec mortalité en rouge et d'un seul chémostat avec mortalité en bleu. La valeur $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$, $r_0 = D/\delta$ et les régions J_1, J_2, J_3 et J_4 sont dessinées dans 4.4 124

4.6 Pour r et S^{in} fixés, les courbes des fonctions $D \mapsto G(S^{in}, D)$ en noir, $D \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ en vert et $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ en orange où G, G_1 et G_2 sont respectivement définis par (2.23), (4.51) et (4.52). 133

4.7 Les trois régions dans le plan opératoire avec $f(S) = 4S$ et $a = 0.3$. Le débit de biogaz correspondant aux points $\eta_1 = (0.27, 0.6)$ et $\eta_3 = (0.5, 0.6)$ est représenté sur la Figure 4.8. . . . 143

4.8 Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à $r \in [0, 1]$, correspondant aux points η_1 et η_3 dessiné dans la Figure 4.7. Les courbes numérotées ⓪ (en noir), et ①, ② (en orange) sont respectivement définies par $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ et $y = G_2(S^{in}, D, r)$. Rappelons que $r_0 = D/\delta$ et $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est la solution de $S^{in} = g_r(D)$. Dans (a): $(S^{in}, D) = \eta_1$ et $r_0 \approx 0.77$. Dans (b): $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.35$ et $r_1(0.5, 0.6) = 0.5$. 143

4.9 Les quatre régions du plan opératoire avec $f(S) = 4S/(5+S)$ et $a = 0.3$. Le débit de biogaz correspondant aux points $\eta_1 = (3, 0.7)$, $\eta_2 = (3.45, 0.7)$ et $\eta_3 = (5, 0.7)$ est dessiné dans la Figure 4.10. 145

4.10 Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à $r \in [0,1]$, correspondant aux points η_1 ,η_2 et η_3 est dessiné dans la Figure 4.9. Les courbes numérotées ⓪ (en noir), et ①, ② (en orange) sont respectivement définies par $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ et $y = G_2(S^{in}, D, r)$. Rappelons que $r_0 = D/\delta$ et $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est la solution de $S^{in} = g_r(D)$. Dans (a): $(S^{in}, D) = \eta_1$ et $r_0 \approx 0.58$. Dans (b): $(S^{in}, D) = \eta_2$, $r_0 \approx 0.53$ et $r_1(3.45, 0.7) \approx 0.87$. Dans (c): $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.41$ et $r_1(5, 0, 7) \approx 0.54$. 145

4.11 La fonction $S \mapsto 1/(f(S) - a)$ avec $f(S) = 4S^2/(25 + S^2)$ et différentes valeurs de a. 146

4.12 Les cinq régions dans le plan opératoire avec $f(S) = 4S^2/(25+S^2)$, $a = 0.1$ et $D_1 = 0.69$ (voir Lemme 4.10). Le débit de biogaz correspondant aux points $\eta_1 = (7, 1.6)$, $\eta_2 = (9, 1.6)$, $\eta_3 = (12, 1.6)$ et $\eta_4 = (2.33, 0.3)$ est dessiné dans la Figure 4.13. 148

4.13 Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à r, correspondant aux points η_1, η_2, η_3 et η_4 dessinés dans la Figure 4.12. Les courbes numérotées ⓪ (in black), et ①, ② (in orange) sont respectivement définies par $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ et $y = G_2(S^{in}, D, r)$. Rappelons que $r_0 = D/\delta$ et $r = r_1$ est la solution de $S^{in} = g_r(D)$. Dans (a): $(S^{in}, D) = \eta_1$ et $r_0 \approx 0.63$. Dans (b): $(S^{in}, D) = \eta_2$, $r_0 \approx 0.54$ et $r_1(9, 1.6) \approx 0.81$. Dans (c): $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.48$ et $r_1(12, 1.6) \approx 0.61$. Dans (d): $(S^{in}, D) = \eta_4$ et $r_0 \approx 0.49$. 149

4.14 La fonction $r \mapsto \overline{G}(r)$ avec $\overline{G}$ défini par (4.54). Dans (a): $f(S) = 4S$, $a = 0.6$ et $S^{in} = 1.5$. Dans (b): $f(S) = 4S/(5 + S)$, $a = 0.3$ et $S^{in} = 1.5$. Dans (c): $f(S) = 4S^2/(25 + S^2)$, $a = 0.3$ et $S^{in} = 10$. 150

5.1 Le diagramme opératoire montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge), définies respectivement par (4.36), (5.12) et (5.23). Cette figure est réalisée pour $f(S) = 4S/(5 + S)$ et $a = 0.3$. 159

5.2 (a): Les solutions $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$ de $h_2(S_2) = f(S_2)$. (b): Les solutions $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$ de $h_1(S^{in}) = f_1(S^{in})$. 162

5.3 Pour $S^{in} = 2$, la représentation de $\delta_1(S^{in},r)$ et $\delta_2(S^{in},r)$ définis dans le Lemme 5.4, $d_1(S^{in},r)$ défini dans la Notation 5.2, et $d_2^i(S^{in},r)$, $i = 1,2$ définis dans la Notation 5.3. Les paramètres biologiques sont ceux de la Figure 5.1. 168

5.4 Les fonctions $D \mapsto P_1(S^{in},D,r)$ (en bleu), $D \mapsto P_2(S^{in},D,r)$ (en rouge) et $D \mapsto P(S^{in},D)$ (en noir), correspondant au cas $S^{in} = 2$ de la Figure 5.3. Les valeurs de bifurcations d_1, d_2^1, d_2^2, δ_1 et δ_2 sont dessinées dans la Figure 5.3. 169

5.5 La fonction $r \mapsto \overline{P}_2(S^{in},r)$ avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ et $S^{in} = 2$. 171

5.6 Le diagramme opératoire pour $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2 (en rouge) et les points d'intersections de Φ_r, Π_{r1} et Π_{r2}. 188

5.7 (a) et (b): Les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$ (en noir), Π_1 (en bleu), Π et Π_2 (en rouge) divisant le plan opératoire en sept régions, $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$ et les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..6$. (c): Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour $D = 0.7$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in},D)$, correspondant respectivement aux points o_k, $k = 3..5$, et les valeurs de r_3 et r_4 correspondant à o_5. (d): Illustration graphique de l'Hypothèse 5.5, pour $D = 1.85$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in},D)$, correspondant respectivement aux points o_k, $k = 2,6$. Les points opératoires sont $o_1 = (8,1.85)$, $o_2 = (40,1.85)$, $o_3 = (5,0.7)$, $o_4 = (40,0.7)$, $o_5 = (95,0.7)$ et $o_6 = (95,1.85)$. 193

5.8 Les courbes des fonctions $r \mapsto P_2(S^{in},D,r)$ (en rouge) et $r \mapsto P_1(S^{in},D,r)$ (en bleu), pour (S^{in},D) fixé et la valeur correspondante à $P(S^{in},D)$ (en noir). Les valeurs r_k, $k = 0,\ldots,4$ sont données dans la Table 5.2. 194

5.9 (a): Le diagramme opératoire pour $f(S) = 4S$, $a = 0.3$ montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge). (b): Un zoom montrant le point d'intersection de Φ_r, Π_{r1} et Π^1_{r2}. 197

5.10 (a) et (b): Les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$ (en noir), Π_1 (en bleu), Π et Π_2 (en rouge) divisent le plan opératoire en six régions, $\mathcal{J}_k$, $k = 0..5$ et les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..5$. (c): Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour $D = 0.4$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$, correspondant respectivement à o_k, $k = 2..5$, et les valeurs de r_3 et r_4 correspondant à o_5. Les points opératoires sont $o_1 = (0.21, 0.4)$, $o_2 = (0.26, 0.4)$, $o_3 = (0.32, 0.4)$, $o_4 = (1.5, 0.4)$ et $o_5 = (4, 0.4)$. 198

5.11 Les courbes des fonctions $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), pour (S^{in}, D) fixé et la valeur correspondante de $P(S^{in}, D)$ (en black). Les valeurs r_k, $k = 0, \ldots, 4$ sont données dans la Table 5.4. 200

5.12 (a) Le diagramme opératoire pour $f(S) = 4S^2/(25 + S^2)$, $a = 0.3$ montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge). (b): Un zoom montrant le premier point d'intersection de Φ_r, Π_{r1} et Π^1_{r2}. (c): Un zoom montrant le second point d'intersection de Φ_r, Π_{r1} et Π^1_{r2}. 203

5.13 (a) et (b): Les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$ (en noir), Π_1 (en bleu), Π et Π_2 (en rouge) divisant le plan opératoire en sept régions, $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$ et les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..6$. (c): Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour $D = 0.2$, montrant les valeurs $r_2 = r_2(S^{in}, D)$, $r_3 = r_3(S^{in}, D)$ et $r_4 = r_4(S^{in}, D)$, correspondant respectivement au point o_5. (d): Illustration graphique de l'Hypothèse 5.5, pour $D = 0.9$ et $D = 1.9$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$, correspondant respectivement aux points o_k, $k = 2, 3, 4, 6$. Les points opératoires sont $o_1 = (8, 1.9)$, $o_2 = (20, 1.9)$, $o_3 = (8, 0.9)$, $o_4 = (20, 0.9)$, $o_5 = (20, 0.2)$ et $o_6 = (48, 1.9)$. 204

5.14 Les courbes des fonctions $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), pour (S^{in}, D) fixé et la valeur de $P(S^{in}, D)$ correspondant (en noir). Les valeurs r_k, $k = 0, \ldots, 4$ sont données dans la Table 5.6. 208

6.1 Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés. . 212

6.2 Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés pour tout $r \in (0, 1)$ avec $\alpha = 0$ ou $\alpha = 1$. 214

6.3 Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés pour tout $\alpha \in (0, 1)$ avec $r = 0$ ou $r = 1$. 214

6.4 Illustration graphique de l'équation (6.4). 215

6.5 Stabilité globale de l'équilibre e_2. (a): e_1 n'existe pas. (b): e_1 existe. 217

6.6 Le diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté selon les paramètres r et α. 220

6.7 Le positionnement de la courbe Γ_r dans le diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté. 226

6.8 Illustration graphique de $r \mapsto \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$. 228

6.9 (a): Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ où (S^{in}, D) est fixé. (b) Zoom de (a) montrant la région J_3. 232

6.10 Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ où (S^{in}, D) est fixé avec $a = 0.6$. (a): $f(S) = 4S$. (b) $f(S) = 4S/(5 + S)$, les coordonnées des points o_1, o_2, o_4, o_5, o_6, o_7^1 et o_7^2 se trouvent dans le Tableau 6.2. 232

6.11 Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série multi-alimentée en rouge, de la configuration en série mono-alimentée en pointillés noirs et d'un seul chémostat en bleu. Les différentes valeurs apparentes sur l'axe des abscisses sont données dans le Tableau 6.2. 235

6.12 Le comportement des fonctions $D \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $D \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ avec $\overline{\delta} := f(S^{in})$, $\overline{\delta}_1 := rf(S^{in})/\alpha$, $\overline{\delta}_2 := (1-r)f(S^{in})$. 239

7.1 Existence et unicité de S_{21}^* et donc de E_{11}. 247

7.2 Existence de S_{2i}^* et donc de E_{2i}, $i = a, b, c$. (a) et (b): $f(S_m) < h_2(0)$. (c), (d) et (e): $f(S_m) > h_2(0)$. 248

7.3 Les sept équilibres existent. 250

7.4 (a): e_{00} est GAS et donc E_{00} est GAS. (b): e_{01} est GAS et donc E_{01} est GAS. (c), (d) et (e): e_{11} est GAS et donc E_{11} est GAS. . . 251

7.5 Le résultat de la Proposition 7.1 avec $S_{21}^{*i} = S_{21}^*(S^{in,i}, D, r)$ et $h_1^i(S_2) = h_1(S_2)|_{S^{in}=S^{in,i}}$, $i = 1, 2$. 252

7.6 Le diagramme opératoire du dispositif en série avec une fonction de croissance non-monotone. 253

Liste des tableaux

1.1 Les équilibres de (1.3) et leurs conditions d'existence et de stabilité. 16

1.2 Valeurs numériques correspondant à la Figure 1.10. 18

1.3 Les équilibres de (1.4) et leurs conditions d'existence et de stabilité lorsque les mortalités sont différentes. 24

1.4 Les équilibres de (1.4) et leurs conditions d'existence et de stabilité lorsque les mortalités sont identiques et non nulles. . 26

2.1 Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat. Les lettres GAS et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 45

2.2 Stabilité des équilibres dans les différents régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat avec mortalité. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 51

2.3 Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat avec f non-monotone. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 58

3.1 Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 83

3.2 Expressions analytiques obtenues pour une fonction de croissance linéaire, Monod et Hill (avec $p = 2$). 89

4.1 Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série avec mortalité. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 113

5.1 f Monod 189

5.2 Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4, o_5 et o_6 dans la Figure 5.7. 192

5.3 f linéaire 197

5.4 Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4 et o_5 dans la Figure 5.10. 199

5.5 f Hill 203

5.6 Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4, o_5, o_6 et o_7 dans la Figure 5.14. 205

6.1 Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 221

6.2 Les valeurs des r_0^α, r_0, α, r_1, r_2, r_{00}, r_0^1 et r_1^1 correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_4, o_5, o_6, o_7^1 et o_7^2 de la Figure 6.10 (b). 238

7.1 Stabilité des équilibres E_{00}, E_{01}, E_{02} et E_{11} dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série avec une fonction de croissance non-monotone. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas. 253

Sommaire

1 Introduction générale **1**

1. 1 Qu'est ce qu'un chémostat ? 3

1. 2 Fonctions de croissance 5

1. 3 Utilisation et bénéfices du chémostat 8

1. 4 Modélisation par compartiments spatiaux 10

1. 5 Dispositif de deux chémostats interconnectés en série 12

1. 6 Qu'est ce qu'un diagramme opératoire? 14

1. 7 Résumé des principales contributions de cette thèse 15

1. 8 Plan de la thèse 38

2 Préliminaires mathématiques requis: Un chémostat **41**

2. 1 Introduction 42

2. 2 Un chémostat simple 42

2. 3 Un chémostat avec de la mortalité 49

2. 4 De l'inhibition dans un chémostat 56

3 Dispositif en série mono-alimenté **59**

3. 1 Introduction 60

3. 2 Modèle mathématique 61

3. 3 Trois critères de performances 68

3. 4 Diagramme opératoire 82

3. 5 Applications et simulations numériques 88

3. 6 Conclusion 97

4 Dispositif en série mono-alimenté avec mortalité. Concentration de substrat et débit de biogaz. **99**

4. 1 Introduction 100

4. 2 Modèle mathématique 101

4. 3 Diagramme opératoire 109

4. 4 Performances selon deux critères différents 114

4. 5 Applications et simulation numériques 142

4. 6 Conclusion 150

5 Dispositif en série mono-alimenté avec mortalité. Productivité de la biomasse. **153**

5. 1 Introduction 154

5. 2 Performance selon la productivité de la biomasse 156

5. 3 Le plus efficace des dispositifs en série 171

5. 4 Applications et simulations numériques 180

5. 5 Conclusion 207

6 *Dispositif en série multi-alimentés*[1] 211

6. 1 Introduction 212

6. 2 Modèle mathématique 213

6. 3 Diagramme opératoire 220

6. 4 Performance selon la concentration de substrat 221

6. 5 Comparaison de la performance d'un seul chémostat, du dispositif en série mono-alimenté et du dispositif en série multi-alimenté 234

6. 6 La concentration de substrat du dispositif en série multi-alimenté et d'un seul chémostat par rapport au taux de dilution 238

6. 7 Conclusion 239

6. 8 Perspectives 241

7 *Dispositif en série avec inhibition*[2] 243

7. 1 Introduction 244

7. 2 Modèle mathématique 244

7. 3 Diagramme opératoire 251

7. 4 Conclusion 253

7. 5 Perspectives 254

8 Conclusion générale 255

9 Perspectives 259

1. Ce chapitre est en cours d'étude et d'évolution.
2. Ce chapitre est en cours d'étude et d'évolution.

A Outils mathématiques **263**

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans les années 1960, Denis Herbert, l'un des pionniers de la recherche dans la conception de bio-procédés a dit "*If one fermenter gives good results, two fermenters will give better results and three fermenters better still. This is sometimes true, but often false*", [30]. La question qui découle de cette citation est: *Dans quelles circonstances et sous quelles conditions, multiplier les fermenteurs est avantageux ?* Cette question dissémine un très grand nombre de sous problèmes et tout un éventail de questionnements. De cette multitude d'interrogations a éclot une nouvelle branche de recherche qui vient compléter tous les travaux existant sur les fermenteurs. Cette thèse contribue dans cette branche et répond à certaines de ces interrogations, liées à une configuration de deux fermenteurs interconnectés en série, mais au fait, qu'est ce qu'un fermenteur ?

Un fermenteur dit aussi bioréacteur est un appareil utilisé dans la réalisation de bio-procédés, dont la principale tâche est de fournir des conditions optimales du processus biologique. C'est une cuve en verre ou en acier, fermée presque entièrement avec une membrane, isolant ainsi l'intérieur du réacteur de son environnement, afin d'éviter l'introduction de l'air extérieur, voir la Figure 1.1. Il est muni d'une entrée permettant l'injection de produit et à l'intérieur se trouve un moteur agitateur, un système d'aération et plusieurs capteurs (thermomètre, pH-mètre, sonde oxymétrique [1], ...). Le tout est relié à un ordinateur de pilotage. La taille et le matériau du bioréacteur dépendent de son utilisation, c'est-à-dire soit en industrie soit en laboratoire. Lorsqu'il est utilisé à petite échelle, le bioréacteur présente peu d'exigences techniques et peut être construit en fibre de verre. C'est un outil qui génère des produits obtenus par conversion d'un système biologique. Les bioréacteurs sont classifiés selon différents critères qui sont la

1. Elle permet d'obtenir la quantité d'oxygène dissoute dans un liquide.

géométrie du réacteur, l'homogénéité ou l'hétérogénéité du réacteur, l'état du mélange dans le réacteur et son mode de fonctionnement. Il existe trois types de fonctionnement d'un bioréacteur différenciés selon le mode d'alimentation et de soutirage des matières organiques.

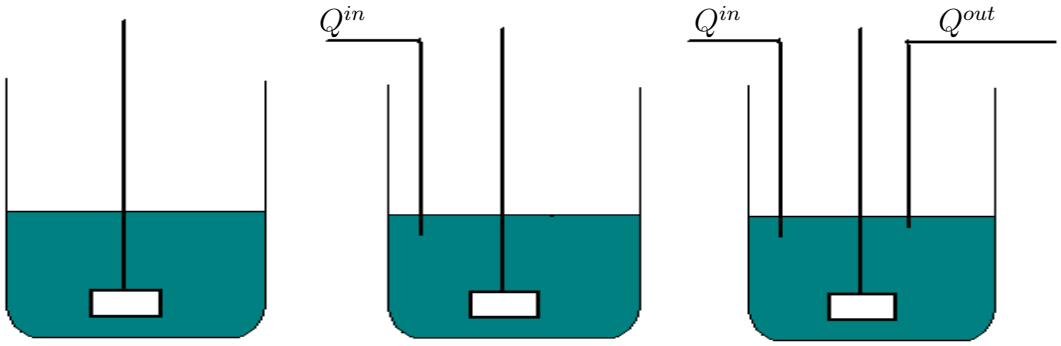


FIGURE 1.1 – *Bioréacteurs.*

Mode *discontinu* ou *batch*: Un bioréacteur en mode discontinu est caractérisé par des flux d'entrée et de sortie nuls ($Q^{out} = Q^{in} = 0$), voir la Figure 1.2 (a). Ainsi, une fois le réacteur pré-rempli, il n'y a plus d'alimentation ni de soutirage de matières organiques durant la fermentation, la concentration de substrat apportée au départ est en diminution continue et le volume total reste toujours constant. A la fin du processus de fermentation, le contenu du réacteur est épuisé et doit être renouvelé ou remplacé.

Mode *semi-continu* ou *fed-batch*: Un bioréacteur en mode semi-continu est caractérisé par un flux en sortie toujours nul ($Q^{out} = 0$), voir la Figure 1.2 (b). Le réacteur est continûment alimenté sans soutirage ce qui fait que le volume total du réacteur augmente au cours du temps. Une fois le réacteur plein, l'alimentation est arrêtée et le reste du processus devient en mode discontinu.

Mode *continu*: Un bioréacteur en mode continu est caractérisé par des flux d'entrée et de sortie égaux et constants, voir la Figure 1.2 (c). Ce mode de fonctionnement est typique aux chémostats et c'est le mode de fonctionnement qui nous intéresse dans cette thèse.



(a) Discontinu (b) Semi-continu (c) Continu

FIGURE 1.2 – *Schématisation des différents modes de fonctionnement d'un bioréacteur.* (a)*:* $Q^{in} = Q^{out} = 0$*.* (b)*:* $Q^{out} = 0$*.* (c)*:* $Q^{in} = Q^{out} =$ *constante.*

1. 1 Qu'est ce qu'un chémostat ?

Le chémostat a été inventé en 1950 concomitamment par le biologiste Monod [43] qui l'appela dans un premier temps *bactogène*, ainsi que le physicien Novick & le chimiste Szilard [47] qui ont opté par la suite pour l'appellation *chémostat*. C'est un bioréacteur à alimentation continue conçu sous forme d'un réservoir dont le contenu est un milieu homogène où la température, le potentiel d'hydrogène et le volume total sont constants. Dans un chémostat, se développent de manière contrôlée une ou plusieurs populations de micro-organismes, d'où sa seconde appellation *culture continue de micro-organismes*, voir la Figure 1.3. Un micro-organisme est un organisme vivant invisible à l'œil nu et observable à l'aide d'un microscope. Parmi les micro-organismes nous citons en exemple les bactéries; les champignons; les archéobactéries que nous retrouvons dans les anaérobies, dans les milieux à forte salinité, à haute température ou à grande profondeur; les protistes qui regroupent tous les êtres vivants unicellulaires; les plantes microscopiques appelées algues vertes; les animaux microscopiques comme le phytoplancton... Les micro-organismes se trouvant à l'intérieur du chémostat, appelés aussi *biomasse*, croissent en bio-dégradant les *substrats* qui représentent l'alimentation apportée au chémostat.

Le modèle mathématique du chémostat a reçu une grande attention dans la littérature depuis de nombreuses années. Son utilité pour la culture continue des micro-organismes est mentionnée dans différents livres et ar-

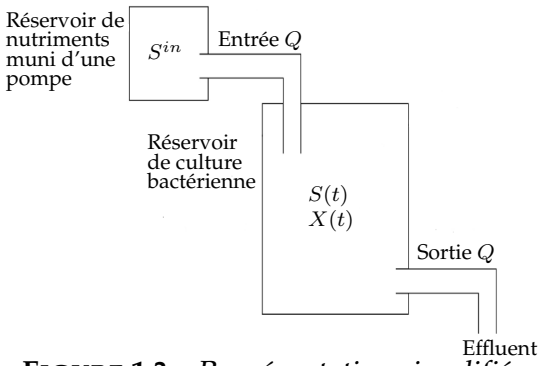


FIGURE 1.3 – *Représentation simplifiée d'un chémostat.*

ticles publiés, parmi lesquels nous avons [26, 31, 33, 57, 61]. Ceci est probablement dû à sa relative simplicité qui permet d'expliquer et de prédire assez fidèlement la dynamique de bio-procédés réels exploitant des écosystèmes microbiens, [60]. Le modèle classique, le plus connu et le plus simple du chémostat décrivant l'évolution d'une seule espèce est donné par:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^{in} - S) - X\frac{f(S)}{Y} \\ \dot{X} &= -DX + f\,(S)\,X \end{aligned} \tag{1.1}$$

Les variables d'état S et X représentant respectivement les densités du substrat et des micro-organismes sont mesurées en masse par unité de volume (ex. $g.l^{-1}$). Le paramètre D représente le taux de dilution du chémostat et est mesuré par unité de temps (ex. h^{-1}). En effet, D est défini par Q/V où Q est le flux mesuré en unité de volume par unité de temps (ex. $l.h^{-1}$), et V est le volume total du chémostat mesuré en unité de volume (ex. m^3). Le paramètre S^{in} représente le taux d'approvisionnement en substrat en entrée du chémostat. Les termes $-Xf(S)/Y$ et $f(S)X$ représentent respectivement le taux d'absorption des ressources et le taux de croissance de la population de micro-organismes, où Y est le taux de conversion d'une quantité de substrat en quantité de biomasse. Dans cette thèse, nous supposons que ces deux taux sont proportionnels mais le rendement Y peut être non constant, [26]. Nous avons donc la vitesse de consommation d'un substrat S à l'instant t définie par $\dot{S} = \frac{dS}{dt}$ et la vitesse de croissance de la biomasse X à l'instant t définie par $\dot{X} = \frac{dX}{dt}$. Par conséquent, pour $X > 0$, $\frac{\dot{X}}{X}$ définie *la vitesse spécifique de croissance* qui est caractérisée par la fonc-

tion f appelée *fonction de croissance* des micro-organismes. Ainsi, la fonction de croissance spécifique f est le principal outil qui décrit la croissance des micro-organismes et la consommation du substrat au fil du temps. Nous présentons dans la section suivante quelques fonctions de croissance qui sont très souvent maniées en micro-biologie. Certaines d'entres elles ont été utilisées dans la réalisation de nos illustrations et simulations numériques tout au long des différents chapitres de cette thèse.

1. 2 Fonctions de croissance

Les fonctions de croissance sont influencées par différents facteurs environnementaux parmi lesquels nous avons: la concentration en substrat, la concentration en biomasse, le potentiel d'hydrogène, la température, la concentration en oxygène dissoute, l'intensité lumineuse et divers inhibiteurs de la croissance microbienne. Nous choisissons quatre fonctions de croissance que nous citons ci-dessous dépendant de la concentration en substrat uniquement, ou dépendant de la concentration en substrat et de la concentration en biomasse simultanément. Différentes autres fonctions dépendant des autres paramètres physico-chimiques ou biologiques peuvent être trouvées dans [3].

Fonction de Monod: La fonction de type Monod est une fonction monotone et bornée, voir la Figure 1.4. Cette fonction de croissance définit une corrélation entre le taux de croissance f d'une population de micro-organismes et la concentration S en substrat limitant. Elle est donnée par:

$$f(S) = \frac{mS}{K+S}, \quad S \geq 0, \quad m = \sup_{S>0} f(S),$$

où m représente le taux de croissance maximal et K représente la constante de demi-saturation. Autrement dit, K correspond à la valeur où le taux de croissance est demi-maximal: $f(K) = m/2$. Les valeurs m et K différent selon la population de micro-organismes considérée.

La fonction de Monod de par sa définition est analogue à la fonction de Michaëlis et Menten. En effet, elle a été introduite par Michaëlis et Menten

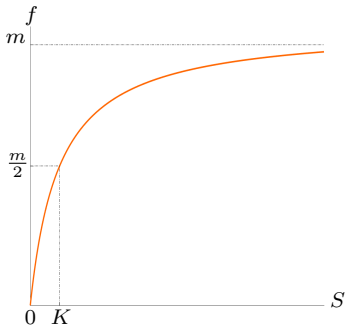


FIGURE 1.4 – *Allure de la fonction de Monod.*

en 1913, voir [40]. Ensuite, elle a été utilisée par Briggs et Haldane en 1925 afin d'exprimer une réaction enzymatique avec un seul substrat, voir [7]. Enfin, en 1942, elle a été utilisée par Monod dans le cas de la croissance de micro-organismes, voir [42]. Pour de plus amples détails, voir aussi [3, 37, 43].

Fonctions de Hill, [44]: La fonction de croissance de Hill est donnée par:

$$f(S) = \frac{mS^p}{K^p+S^p}, \quad S \geq 0, \quad p > 1, \quad m = \sup_{S>0} f(S),$$

où m représente le taux de croissance maximal et K représente la constante de demi-saturation. Le nombre p est appelé coefficient de Hill ou coefficient d'interaction. La courbe représentative de la fonction de Hill est de type Sigmoïde telle que représentée sur la Figure 1.5.

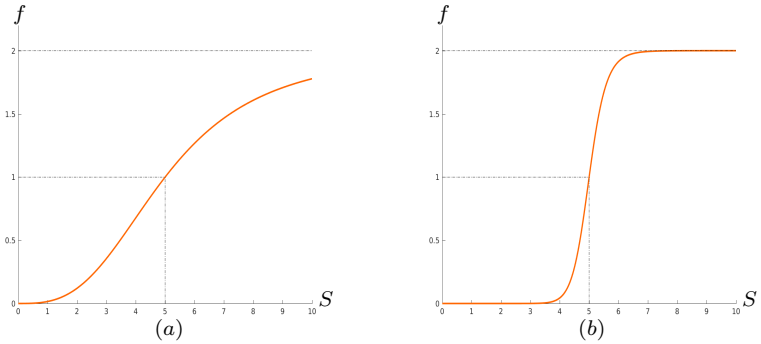


FIGURE 1.5 – *Fonctions de Hill avec* $m = 2$ *et* $K = 5$. (a)*:* $p = 3$. (b)*:* $p = 17$.

Fonction de Haldane: La fonction de croissance de Haldane a été introduite pour tenir compte des concentrations de substrat trop élevées qui peuvent inhiber la croissance des micro-organismes, voir [23]. Elle est don-

née par:

$$f(S) = \frac{m_0 S}{K+S+S^2/K_I}, \quad S \geq 0, \quad m = \sup_{S>0} f(S), \quad m_0 = m\left(1+\sqrt{\frac{K}{K_I}}\right).$$

Cette expression comportant trois paramètres spécifiques a été proposée par Andrews, voir [1]. C'est une relation entre la vitesse de croissance des micro-organismes, une faible concentration de substrat limitante et une inhibition si la concentration de substrat limitante devient trop forte. Cette fonction de croissance est non-monotone où m représente le taux de croissance maximal, K représente la constante de demi-saturation dans l'absence d'inhibition et K_I représente la constante d'inhibition, voir la Figure 1.6. Le terme d'inhibition S^2/K_I devient non négligeable au fur et à mesure que S augmente. Dans le cas où l'inhibition de substrat est négligée, la fonction de Haldane devient une fonction de Monod.

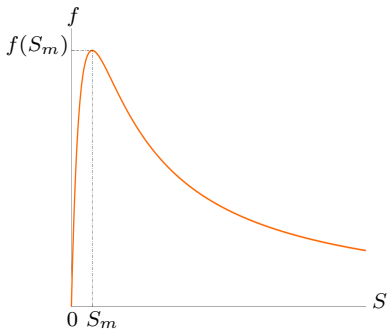


FIGURE 1.6 – *Allure de la fonction de Haldane avec* $S_m = \sqrt{KK_I}$.

Fonction de Contois: C'est une fonction dite à densité-dépendante car elle dépend simultanément du substrat S et de la biomasse X. Elle a été introduite par Contois en 1959, voir [8] et est donnée par:

$$f(S,X) = \frac{mS}{KX+S}, \quad S \geq 0, \quad X \geq 0, \quad m = \sup_{S>0} f(S),$$

où m représente le taux de croissance maximal, KX représente la constante de demi-saturation qui est nulle lorsque X tend vers 0, voir la Figure 1.7 (a). Notons que pour tout $X > 0$ fixé, la fonction de Contois est en fait la fonction de Monod, voir la Figure 1.7 (a). La Figure 1.7 (b) montre la dépendance de l'inhibition de la fonction f par rapport à X lorsque S est fixé. Cette fonction est généralement utilisée pour décrire la biodégradation

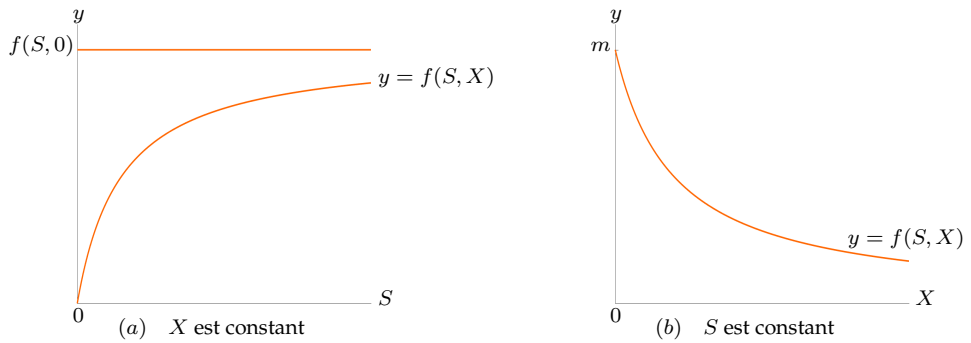


FIGURE 1.7 – *Allure de la fonction de Contois.*

de matières organiques, particulièrement dans le traitement des eaux usées en provenance de l'industrie alimentaire, [46].

1. 3 Utilisation et bénéfices du chémostat

A l'origine, le chémostat a été conçu pour la culture des bactéries. De nos jours, c'est devenu un appareil fréquemment utilisé dans différents processus industriels car il est d'une grande aide pour la prise de certaines décisions, comme pour le dimensionnement des bioréacteurs ou la conception de conditions de fonctionnement efficaces [17, 36]. Ceci est sûrement dû à sa grande capacité de reproduction expérimentale. C'est un outil prisé dans le traitement des eaux usées où il est utilisé de sorte que les concentrations d'éléments nutritifs très toxiques soient réduites [9]. Ce n'est plus un secret, le traitement des eaux usées est l'un des objectifs majeurs de notre vie actuelle que nous devons absolument mettre en priorité dans l'espoir de préserver l'environnement et la santé de tous les vivants. L'objectif de cette démarche est d'optimiser l'utilisation de l'eau en préservant l'eau potable naturelle pour les besoins spécifiques et indispensables, et en utilisant les eaux traitées dans tous les secteurs possibles comme le secteur industriel et le secteur de l'agriculture. Plusieurs études et recherches sont effectuées dans ce secteur, voir par exemple [35, 51]. Par ailleurs, le chémostat est de plus en plus utilisé dans les laboratoires biochimiques. Il est employé pour la fermentation de matières organiques [6, 39]. Entre autres, il est utilisé dans le but de produire du biogaz comme le bioéthanol, ou dans le

secteur pharmaceutique, par exemple dans la production de médicaments dont l'origine est des organismes génétiquement modifiés tels que l'insuline.

Finalement, utiliser un chémostat de manière efficace requiert l'analyse de ses performances. Les performances se répartissent selon différents critères qui sont connus dans la littérature [31], parmi lesquels nous avons: la concentration de substrat en sortie, le temps de séjour, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse que nous retrouvons plus en détails ci-dessous.

Concentration de substrat en sortie: La concentration de substrat en sortie est la concentration de substrat obtenue suite à la biodégradation du substrat en entrée. Cette concentration en sortie est forcément plus petite que la concentration de substrat en entrée. La réduction de la concentration de substrat sortante est l'un des objectifs biologiques du traitement des eaux usées, et ce problème de minimisation est bien connu dans la littérature, voir par exemple [62].

Temps de séjour: Le temps de séjour représente le temps nécessaire pour renouveler le volume à l'intérieur du réacteur. Il est défini par le volume total divisé par le flux. Autrement dit, il est égal à l'inverse du taux de dilution qui est $1/D$. Plusieurs travaux biologiques et mathématiques s'intéressent au temps de séjour. Par exemple, nous avons les travaux de Hill & Robinson [32] (1989), de Gooijer et al. [14] (1996), de Harmand [24] (2004), de Nelson & Sidhu (2006) [45]... qui se sont intéressés aux temps de séjours d'un réacteur à piston [2], d'un seul chémostat et d'un dispositif de plusieurs réacteurs en série, en les comparant dans le but de déterminer laquelle des trois structures donne le meilleur résultat.

Débit de biogaz: Le débit de biogaz représente la quantité de gaz naturel par unité de temps, produite suite à la décomposition de matières organiques en l'absence d'oxygène. Le débit de biogaz est donc proportion-

2. C'est un réacteur à écoulement piston, sous forme tubulaire, de densité constante dont le flux se propage de manière tubulaire et jamais de manière axial. Il est avantageux par sa haute performance et sa qualité dans la préservation de produits durant de longue période mais il nécessite un contrôle continu des flux d'entrée et de sortie. Il est caractérisé par la présence d'une biomasse en entrée pour un fonctionnement sans lessivage.

nelle à l'activité microbienne, tel que défini par exemple dans [3, 49]. Si la consommation est nulle alors forcément la production de biogaz est nulle. Dans le cas contraire, une consommation non nulle amène à une production de biogaz à tendre vers une quantité limite à l'équilibre qui redevient nulle lorsque nous supprimons l'apport en substrat dans le système. Nous montrerons par la suite qu'il existe une relation entre le débit de biogaz et la concentration de substrat. Cette relation est liée au fait que la différence sur la quantité de substrat entre l'entrée et la sortie du réacteur provient du substrat consommé par les micro-organismes et c'est bien cette consommation qui produit le biogaz que nous mesurons en sortie du réacteur. Par ailleurs, indépendamment de la structure considérée, à l'état d'équilibre, le débit de biogaz est égal au produit du taux de dilution D par la différence entre la concentration de substrat en entrée S^{in} et la concentration de substrat en sortie. Différents travaux existent dans la littérature analysant le débit de biogaz parmi lesquels nous avons [4, 54].

Productivité de la biomasse: Un système de culture continue est considéré comme un processus de production, sa performance peut être mesurée selon la quantité produite de micro-organismes, que nous appelons la productivité de la biomasse. Autrement dit, la productivité de la biomasse représente la quantité de masse des micro-organismes par unité de temps produite par la décomposition de la matière organique. Elle est égale au produit du débit et de la concentration d'organismes. Le débit est mesuré en unité de volume par unité de temps (ex. $l.h^{-1}$) et la concentration de la biomasse est mesurée en masse par unité de volume (ex. $g.l^{-1}$). Ainsi, la productivité de la biomasse est mesurée en masse par unité de temps (ex. $g.h^{-1}$). Différents travaux existent dans la littérature analysant la productivité de la biomasse parmi lesquels nous avons [18, 20, 45].

1. 4 Modélisation par compartiments spatiaux

Durant les années 1950, les études concernant un seul chémostat étaient déjà très avancées, comme nous pouvons le voir dans les travaux de Herbert entre 1956 et 1961 [28, 29, 31]. Dès lors, le chémostat simple s'utilisait

efficacement et fournissait beaucoup de résultats avec précision. Ceci a encouragé de nombreux chercheurs à s'intéresser à des configurations comprenant plusieurs réacteurs interconnectés entre eux et à leur conception optimale. Les premières configurations composées de plusieurs réacteurs interconnectés, dites configurations de réacteurs en cascades, ont vu le jour dans les années 1960, spécifiquement au symposium de Prague en 1962, ensuite en 1964 avec l'article de Herbert, Elsworth & Telling [30] ainsi que les travaux de Powell & Lowe [50]. Certains chercheurs ont préalablement et de manière intuitive, conjecturé que si un réacteur donne de bons résultats, plusieurs réacteurs en donneraient de meilleurs, ce qui a été vite remis en question par Herbert en 1964, affirmant que considérer plus d'un réacteur n'améliore pas automatiquement les résultats. L'évolution dans ce domaine montre que ses propos avaient tout leur sens. En guise d'exemple, nous avons le travail de Sidhu, Nelson & Balakrishan (2015) [56], où en prenant le temps de séjour comme critère de comparaison et une fonction de croissance de type Monod, les auteurs affirment qu'une configuration en cascade de plusieurs chémostats interconnectés en série multi-alimentés, comparée à un seul chémostat, n'améliore pas forcément les performances. En plus, considérer plusieurs réacteurs n'est pas facile à mettre en disposition. Comme l'a si bien souligné Malcata (1989) [38], un grand nombre de réacteurs en série entraîne parfois des problèmes de fonctionnement. Les applications industrielles qui requièrent l'utilisation de grands bioréacteurs comme dans le traitement des eaux usées [19], ne peuvent pas toujours satisfaire l'hypothèse d'homogénéité du milieu tel que dans un seul chémostat. La difficulté à satisfaire les bonnes conditions d'expérimentations en la présence de plusieurs réacteurs a induit les praticiens à vouloir savoir précisément quand est ce que le fait d'utiliser des configurations complexes de chémostats interconnectés leur est bénéfique. Depuis, nombreux travaux traitant différentes représentations mathématiques de l'hétérogénéité spatiale, impliquant toute la théorie des équations différentielles ordinaires et les équations aux dérivées partielles, ont été étudiés, voir par exemple les travaux de Kung & Baltiz (1992) [34], de Smith & Waltman (1995) [57], de Dochain & Vanrolleghem (2001) [15]... Parmi ces différentes représentations, nous retrouvons les représentations spatiales discrètes, telles que le modèle du gradostat [57, 59] qui sont également un moyen de représenter l'hétérogénéité spatiale [14, 55]. Un gradostat représente plusieurs ché-

mostats interconnectés en série de même volume, où l'alimentation ne se fait qu'à travers le premier réacteur (mono-alimentation). D'autres travaux considèrent des configurations de chémostats avec des volumes différents tels que [41, 63] où les auteurs considèrent n réacteurs interconnectés en série avec des volumes V_1, V_2, ... ,V_n différents. Ils s'intéressent à la concentration de substrat en sortie et au temps de séjour des n réacteurs, et établissent une analyse comparative avec un réacteur à piston. Les représentations spatiales diffèrent aussi selon le nombre et le type de connexions entre les réacteurs. Ces connexions peuvent définir une multi-alimentation des réacteurs, voir par exemple [21, 22, 53, 56], ou la présence d'une diffusion, voir par exemple [22], ou encore la présence d'une recirculation, voir par exemple [18, 25, 27]... Parmi tous les travaux effectués sur la spatialisation, la configuration de deux chémostats interconnectés reste la configuration spatialisée la plus simple qui existe. Il est intéressant, en terme de coût de savoir si considérer seulement deux réacteurs améliore, améliore suffisamment ou n'améliore pas, les performances par rapport à un seul chémostat. Dans cette thèse, nous nous focalisons spécifiquement sur une configuration de deux chémostats *interconnectés en série*.

1. 5 Dispositif de deux chémostats interconnectés en série

Il a été montré que le fait d'avoir deux chémostats interconnectés en série (ou plus) peut produire la même conversion de substrat qu'un seul chémostat, mais avec un volume total significativement plus petit, et donc un plus petit temps de séjour, [24]. L'analyse des performances et de la stabilité du dispositif de deux chémostats interconnectés en série induit différents messages non intuitifs. Ces messages varient selon les interconnexions, la biodiversité des espèces et le taux de croissance, voir par exemple [52, 22]. A l'exception de quelques études, voir par exemple [27], qui ont travaillé avec des cinétiques définies par des propriétés qualitatives, la plupart des publications disponibles résolvent le problème en fixant les cinétiques une fois pour toutes, limitant ainsi la généricité des résultats. Il est donc parti-

culièrement difficile de tirer des conclusions générales et d'avoir une idée globale sur les avantages et les inconvénients de ces méthodes. A cet égard, la première particularité des modèles mathématiques de deux chémostats interconnectés en série que nous traitons dans cette thèse, et l'approche que nous avons choisi, se définissent par la généricité de la fonction de croissance. En effet, nous supposons que la fonction de croissance f est positive et monotone, ou positive et non-monotone. Ces propriétés sur la fonction de croissance se trouvent respectivement dans les Hypothèses 2.1 et 2.3. D'autre part, pour une fonction de croissance positive et monotone, vérifiant ainsi l'Hypothèse 2.1, nous traitons trois modèles différents. Le premier modèle consiste en un dispositif de deux chémostats en série mono-alimenté où la mortalité est négligée et est supposée nulle. Ce premier modèle se trouve dans le Chapitre 3. Le second modèle consiste en un dispositif de deux chémostats en série mono-alimenté avec une mortalité de l'espèce strictement positive. Ce second modèle se trouve dans les Chapitres 4 et 5. Enfin, le troisième modèle consiste en un dispositif de deux chémostats en série multi-alimenté sans mortalité. Ce troisième modèle se trouve dans le Chapitre 6. Pour une fonction de croissance positive et non-monotone, vérifiant ainsi l'Hypothèse 2.3, nous traitons un modèle d'un dispositif de deux chémostats interconnectés en série mono-alimenté et sans mortalité. Ce dernier modèle se trouve dans le Chapitre 7. Les modèles traités dans les Chapitres 6 et 7 sont encore en cours d'étude et feront l'objet de deux publications en complément de cette thèse. Quelque soit l'hypothèse considérée sur la fonction de croissante, l'objectif principal après l'analyse approfondie des quatre modèles mathématiques traités dans les différents chapitres, est d'établir une comparaison entre les performances de ces quatre configurations en série avec les performances d'un seul chémostat, avec ou sans mortalité. Notre analyse des performances selon les différents critères cités plus haut, fait intervenir un diagramme appelé *diagramme opératoire* qui aide à la compréhension et à la mise en place de la comparaison tel que défini dans le section suivante.

1. 6 Qu'est ce qu'un diagramme opératoire?

Le diagramme opératoire est le diagramme de bifurcation pour lequel les valeurs des paramètres biologiques sont fixées. Ces paramètres biologiques sont les paramètres de la fonction de croissance car ils dépendent des micro-organismes, des substrats et du taux de conversion Y, et sont généralement estimés en laboratoire. Indépendamment des paramètres physico-chimiques tels que le potentiel d'hydrogène ou la température manipulés dans un chémostat, il existe deux autres paramètres essentiels pouvant être maniés par les laborantins: la concentration de substrat en entrée S^{in} et le taux de dilution D. Ainsi, les coordonnées du diagramme opératoires à savoir *les paramètres opératoires* se définissent par la concentration de substrat en entrée S^{in} et le taux de dilution D. Dans un cadre général, le comportement asymptotique du chémostat dépend des relations entre la concentration de substrat en entrée S^{in} et le seuil de croissance $\lambda(D) \in [0, +\infty)$, appelé aussi seuil de rentabilité et dit en anglais *break-even concentration*. Il est défini par

$$\lambda(D) := \sup \left\{ S \in [0, S^{in}], f(S) < D \right\}. \tag{1.2}$$

Sachant que le comportement du modèle étudié est discuté par rapport aux paramètres opératoires, le diagramme opératoire est considéré comme l'outil qui permet de localiser les différents résultats possibles dans l'espace des paramètres (S^{in}, D), lorsque ces derniers sont fixés. C'est pourquoi, les diverses régions qui définissent le diagramme opératoire correspondent à des comportements asymptotiques qualitativement différents. En guise d'exemple, la Figure 1.8 montre les diagrammes opératoires correspondant au modèle d'un seul chémostat où la fonction de croissance est monotone dans (a) et non-monotone dans (b). Les différentes régions I_0, I_1 et I_2 se différencient par le nombre des équilibres et les couleurs dépendent de la stabilité des équilibres, comme nous pouvons le voir plus loin dans les Tableaux 2.1 et 2.3. Plus de détails et d'explications sont fournies dans le Chapitre 2.

En conclusion, le diagramme opératoire montre comment le système se comporte en faisant varier les paramètres S^{in} et D. Ainsi, l'un de ces prin-

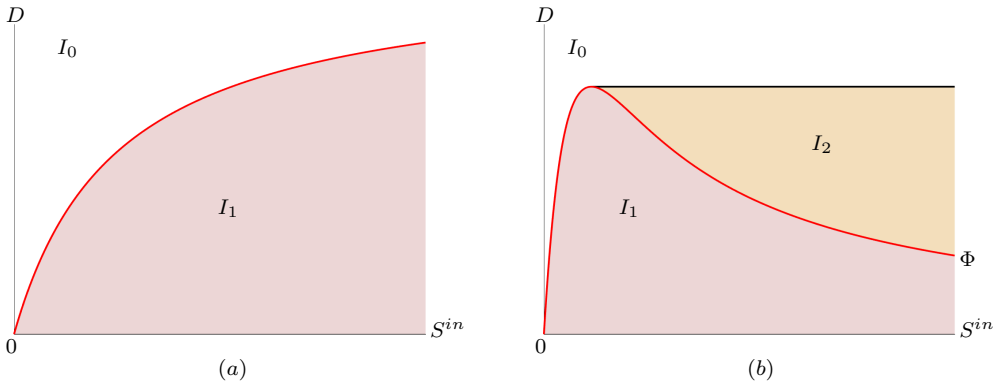


FIGURE 1.8 – *Diagramme opératoire d'un seul chémostat avec une fonction de croissance positive, monotone dans* (a) *et non-monotone dans* (b).

cipaux intérêts est de mettre en évidence les équilibres stables pour une combinaison donnée de paramètres S^{in} et D. Par conséquent, le diagramme opératoire est l'un des supports fondamentaux sur lequel se base l'étude de chaque modèle mathématique de cette thèse, voir les Figures 2.2, 2.6, 2.11, 3.6, 4.2, 4.3, 6.6, 7.6. Une description plus approfondie sur l'utilisation et l'importance du diagramme opératoire pour les bioréacteurs se trouve dans [48].

1. 7 Résumé des principales contributions de cette thèse

Dans cette thèse nous revisitons la configuration de deux chémostats interconnectés en série de volume total constant $V = V_1 + V_2$, avec $V_1 = rV$, $V_2 = (1 - r)V$ et $r \in (0, 1)$, telle que représentée dans la Figure 3.1. En premier lieu, dans le Chapitre 3, nous revisitons cette configuration en négligeant la mortalité de la biomasse de l'espèce. A notre connaissance, une analyse complète et approfondie de toutes les configurations possibles, pour une classe générale de fonctions de croissance, selon différents critères de performances, manque dans la littérature, d'où notre contribution par ce travail.

1. 7.1 Formulation du problème du Chapitre 3

En 2011, les auteurs dans [22] ont étudié analytiquement et numériquement une configuration en série de deux chémostats interconnectés, en utilisant une fonction de croissance linéaire. Ce travail est étendu dans la Thèse [21] pour une fonction de croissance de type Monod. Dans les deux travaux [21, 22], la concavité de la fonction de croissance considérée est une condition nécessaire. Le premier apport de ce chapitre, qui vient compléter ces deux travaux est l'analyse du modèle mathématique de la configuration en série des deux chémostats interconnectés en série, défini par les équations suivantes

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S_2)x_2, \end{aligned} \tag{1.3}$$

en utilisant une fonction de croissance quelconque f, positive et strictement croissante, telle que dans l'Hypothèse 2.1. Les quantités S_i et x_i correspondent au substrat et à la biomasse dans le réservoir $i = 1, 2$. Les taux D/r et $D/(1-r)$ sont respectivement les taux de dilution des réservoirs de volumes rV et $(1-r)V$. L'analyse de l'existence et de la stabilité des trois équilibres E_0, E_1 et E_2 du modèle (1.3) se résume dans le tableau ci-dessous que nous retrouvons dans le Théorème 3.1.

$E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$	$\overline{S}_2 = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$ et $\overline{x}_2 = S^{in} - \overline{S}_2$
$E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$	$S_1^* = \lambda\left(\frac{D}{r}\right)$, $x_1^* = S^{in} - S_1^*$ S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ avec $h(S_2) := \frac{D(S_1^* - S_2)}{(1-r)(S^{in} - S_2)}$ et $x_2^* = S^{in} - S_2^*$

	Condition d'existence	Condition de stabilité
E_0	Existe toujours	$D > rf(S^{in})$ et $D > (1-r)f(S^{in})$
E_1	$D < (1-r)f(S^{in})$	$D > rf(S^{in})$
E_2	$D < rf(S^{in})$	Stable s'il existe

TABLE 1.1 – *Les équilibres de* (1.3) *et leurs conditions d'existence et de stabilité.*

1. 7.2 Principaux résultats du Chapitre 3

Dans le cas où il n'y a pas de lessivage, il est bien connu dans la littérature [26, 57] que pour un seul chémostat, la concentration de substrat en sortie S^{out} définie dans le Chapitre 2 par (2.8) est indépendante de la concentration de substrat en entrée S^{in}. Cette propriété n'est plus satisfaite lorsqu'il existe une configuration spatialisée, voir par exemple [52]. Puisque la concentration de substrat en sortie S^{out} mesure les performances du chémostat pour convertir le substrat S, le but est de distinguer quelle configuration garantit l'obtention de la plus petite concentration de substrat sortant du second réservoir à l'état d'équilibre. Dans cette thèse, la nouveauté est qu'à l'équilibre, la concentration de substrat en sortie du dispositif en série $S_r^{out}(S^{in}, D)$ définie dans le Chapitre 3 par (3.12), est considérée comme une fonction qui dépend des trois paramètres suivants: la concentration de substrat en entrée S^{in}, le taux de dilution D et le paramètre r lié à la répartition du volume total dans les deux chémostats. Parmi ce qui a déjà été traité, voir par exemple [24, 62, 63], cela correspond au cas où la concentration de substrat en entrée S^{in} est fixée et le volume total V peut être choisi.

La concentration de substrat en sortie

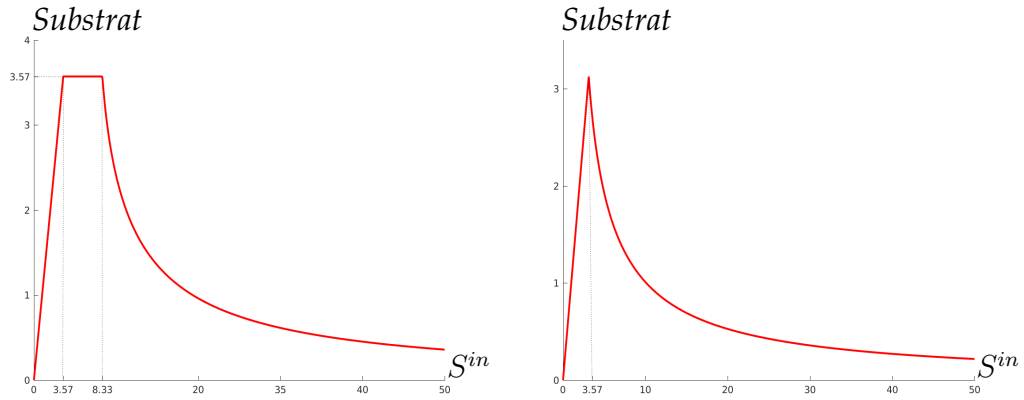
Dans cette section sont comparées les concentrations de substrat en sortie du dispositif en série $S_r^{out}(S^{in}, D)$ et d'un seul chémostat $S^{out}(S^{in}, D)$. Le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si l'inégalité suivante est vérifiée

$$S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D).$$

Résultat 1.1. *Si S^{in} est augmentée alors $S_2^*(S^{in}, D, r)$ diminue.*

Le Résultat 1.1 se trouve dans la Proposition 3.1. La Figure 1.9 (a, b) montre qu'en augmentant S^{in} dans $[0, 3.57)$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ va augmenter. D'autre part, lorsque $r = 0.4$ alors pour tout $S^{in} \in [3.57, 8.33]$, augmenter S^{in} n'a aucune incidence sur $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D/(1-r))$ qui reste constant. Maintenant, lorsque $r = 0.4$ et $S^{in} > 8.33$, ou lorsque $r = 0.6$ et

$S^{in} > 3.57$, alors $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$ diminue en augmentant S^{in}, ce qui illustre le Résultat 1.1. Ce résultat n'est pas vérifié pour un seul chémostat, voir la Figure 2.3 (b).



(a) $r = 0.4$ (b) $r = 0.6$

FIGURE 1.9 – *La courbe $S^{in} \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ de la concentration de substrat en sortie, à l'état d'équilibre, avec $f(S) = 4S/(5+S)$ et $D = 1$. Dans (a): $\lambda(D/(1-r)) = 3.57$ et $\lambda(D/r) = 8.33$. Dans (b): $\lambda(D/r) = 3.57$.*

En 2014, Zambrano & Carlsson ont effectué une analyse numérique comparative entre la fonction de croissance de Monod et la fonction de croissance de Contois, [62]. Les Figures 1 et 2 de leur article, réalisées pour une fonction de type Monod sont à comparer avec la Figure 1.10. Ils avaient remarqué qu'augmenter S^{in}, réduit la concentration de substrat en sortie minimale par rapport à r. Leur observation numérique faite lorsque D et r sont fixés où r correspond à l'argument de la plus petite valeur de la concentration de substrat en sortie, rejoint le Résultat 1.1. En effet, nous pouvons voir sur la Figure 1.10, qu'en augmentant la concentration de substrat en entrée de 5 à 8 et ensuite à 17, la valeur minimale de la concentration de substrat en sortie observée sur l'axe des ordonnées ainsi que dans le Tableau 1.2 est de plus en plus petite.

i	1	2	3
$S^{in,i}$	17	8	5
r^i_{min}	0.6093	0.6433	0.6918
$S_2^{*i} := S_2^{*i}(S^{in,i}, 1, r)$	0.2206	0.4399	0.6556

TABLE 1.2 – *Valeurs numériques correspondant à la Figure 1.10.*

Observons sur la Figure 1.10 qu'il existe un intervalle de r où la concen-

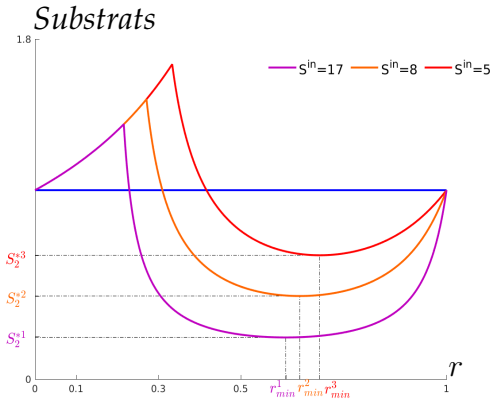


FIGURE 1.10 – *La concentration de substrat en sortie, à l'état d'équilibre, pour la fonction de Monod* $f(S) = 4S/(5+S)$ *et un taux de dilution* $D = 1$*, où* $S_2^{*i} = S_2^{*i}(S^{in,i}, D, r)$ *est définie dans le Tableau 1.1 et* $r^i_{min} := \text{argmin}_{0<r<1} S_2^{*i}(S^{in,i}, D, r)$*,* $i = 1, 2, 3$.

tration de substrat du dispositif en série est plus petite que la concentration de substrat du chémostat, ce qui montre qu'une configuration en série de deux chémostats plus performante qu'un seul chémostat existe. En effet, nous avons le résultat suivant que nous retrouvons dans le Théorème 3.2.

Résultat 1.2. *Nous fixons* D *et* r*. Il existe un seuil, noté* $g_r(D)$*, tel que le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si et seulement si* $S^{in} > g_r(D)$.

L'expression explicite du seuil $g_r(D)$ est donnée dans (3.15). Le Résultat 1.2 généralise les résultats de [21, 22] obtenus dans le cas d'une fonction de croissance linéaire et de type Monod. Comme conséquences du Résultat 1.2 nous avons, sous les Hypothèses 3.1 et 3.2 les résultats suivants.

Résultat 1.3. *Nous fixons* D*. Il existe un seuil, noté* $g(D)$*, tel que*

1. *Si* $S^{in} < g(D)$*, alors pour tout* r*, le dispositif en série est moins performant qu'un seul chémostat.*
2. *Si* $S^{in} > g(D)$*, alors il existe un seuil, noté* $r_1(S^{in}, D)$*, tel que le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si* $r > r_1(S^{in}, D)$.

L'expression explicite du seuil $g(D)$ est donnée dans (2.15) et le seuil $r_1(S^{in}, D)$ est défini dans le Lemme 3.3. Le Résultat 1.3 se trouve dans le Théorème 3.3.

Par conséquent, les Résultats 1.2 et 1.3, et donc les Théorèmes 3.2 et 3.3 fournissent des conditions nécessaires et suffisantes dépendant de S^{in}, D et r, qui permettent de déterminer lequel entre le dispositif des deux chémostats interconnectés en série ou un seul chémostat, donne la plus petite concentration de substrat en sortie. Autrement dit, pour un S^{in} et D donnés, si le praticien a la possibilité de choisir arbitrairement la distribution du volume total entre les deux réservoirs, ces conditions lui assurent l'existence d'une configuration en série plus performante qu'un simple chémostat. De plus, le praticien a la possibilité de déterminer la plus efficace des configuration en série, tout simplement en prenant un premier réacteur de volume $rV = r_{min}V$ avec $r_{min} := \operatorname{argmin}_{r\in(0,1)} S_2^*(S^{in}, D, r)$. Ceci est illustré sur la Figure 1.10 où les valeurs r_{min}^i, $i = 1, 2, 3$ correspondent respectivement à l'argument du minimum de la courbe $r \mapsto S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, $i = 1, 2, 3$.

Les Résultats 1.2 et 1.3 que nous démontrons furent numériquement observés en 1989 par Hill & Robinson [32] dont les travaux ont été bâtis sur les travaux de Grieves et al. (1964) [20] et Bischoff (1966) [5]. En effet, en utilisant une fonction de croissance de type Monod, l'étude expérimentale réalisée par Grieves et al. montre qu'un réacteur à piston est toujours plus performant qu'un seul chémostat. Hill & Robinson ont, par la suite, montré que sous de bonnes conditions, en utilisant une fonction de croissance de type Monod, deux ou trois réacteurs en série peuvent fournir des concentrations de substrat en sortie similaires à celles d'un réacteur à piston. Ainsi, Hill & Robinson ont déduit qu'une configuration en série de deux ou trois réacteurs en série plus efficace qu'un seul chémostat existe.

D'autre part, en considérant le problème de manière différente, lorsque S^{in} et r sont fixés, si le praticien a la possibilité de choisir le taux de dilution D alors il peut se référer au résultat suivant qui est illustré par la Figure 1.11 et se trouve dans la Proposition 3.3.

Résultat 1.4. *Nous fixons S^{in} et r. Il existe un seuil, noté $D_r(S^{in})$, tel que le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si et seulement si $D < D_r(S^{in})$.*

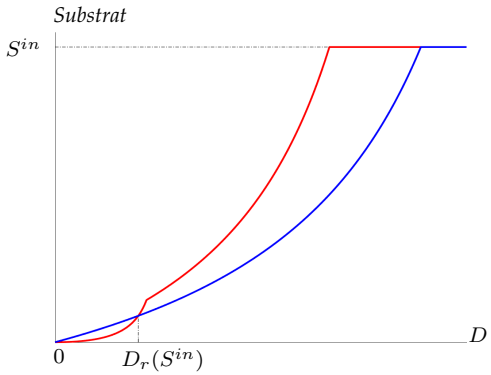


FIGURE 1.11 – *Les concentrations de substrat sortant du dispositif de deux chémostats interconnectés en série en rouge et d'un seul chémostat en bleu.*

Le débit de biogaz et la productivité de la biomasse

Il est bien connu dans la littérature, qu'à l'état d'équilibre, le débit de biogaz noté G et la productivité de la biomasse notée P d'un seul chémostat sont définis par les mêmes expressions. Autrement dit, pour tout S^{in} et D, $G(S^{in}, D) = P(S^{in}, D)$. Ce résultat reste vrai pour le dispositif de deux chémostats interconnectés en série mono-alimenté. Nous notons par G_r le débit de biogaz et P_r la productivité de la biomasse.

Résultat 1.5. *Pour tout S^{in}, D et $r \in (0, 1)$, $G_r(S^{in}, D) = P_r(S^{in}, D)$.*

Le Résultat 1.5 se trouve dans la Proposition 3.5. Ainsi, tous les résultats obtenus dans cette section sont valables pour le débit de biogaz et pour la productivité de la biomasse. Nous choisissons de les énoncer pour le débit de biogaz.

Rappelons que le débit de biogaz est proportionnel à l'activité microbienne et à son volume. En effet, par la définition du débit de biogaz, voir (3.25), cette dépendance est parfaitement apparente et nous pouvons montré l'égalité

$$G_r(S^{in}, D) = V D(S^{in} - S_r^{out}(S^{in}, D)).$$

Par conséquent, l'inégalité $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ est équivalente à l'inégalité $G_r(S^{in}, D) > G(S^{in}, D)$. Par conséquent, dans cette section, le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat signifie que l'inéga-

lité suivante est vérifiée

$$G_r(S^{in}, D) > G(S^{in}, D).$$

Le Résultat 1.2 reste vérifié pour le débit de biogaz. Ainsi, nous avons

Résultat 1.6. *Nous fixons r et D. Le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$.*

Le Résultat 1.3 reste vérifié pour le débit de biogaz et correspond au Corollaire 3.1 énoncé pour la productivité de la biomasse. Ainsi, nous avons

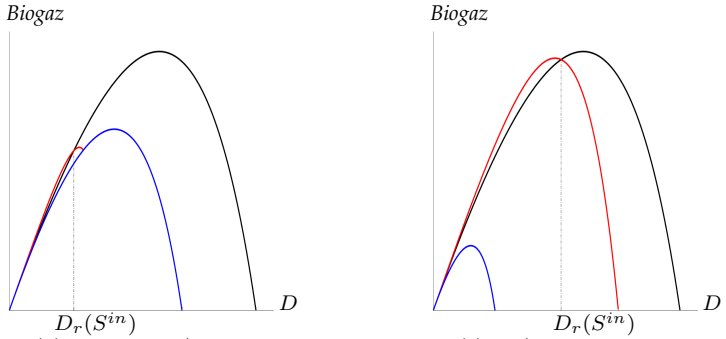
Résultat 1.7. *Nous fixons D.*

1. *Si $S^{in} < g(D)$ alors pour tout r, le dispositif en série est moins performant qu'un seul chémostat.*
2. *Si $S^{in} > g(D)$ alors le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si $r > r_1(S^{in}, D)$.*

Pour une analyse plus aboutie, nous nous intéressons au comportement des débits de biogaz du dispositif des deux chémostats interconnectés en série et d'un seul chémostat par rapport à D, lorsque S^{in} et r sont fixés. Nous avons le résultat suivant.

Résultat 1.8. *Nous fixons S^{in} et r. Le maximum, par rapport à D, du débit de biogaz du dispositif en série est toujours inférieur au maximum, par rapport à D, du débit de biogaz d'un seul chémostat.*

Le Résultat 1.8 se trouve dans la Proposition 3.6. Il est illustrée par la Figure 1.12. Sur cette Figure les courbes en noir représentent le débit de biogaz d'un seul chémostat. Les courbes en bleu représentent le débit de biogaz du dispositif en série relié à l'équilibre E_1 (c'est-à-dire l'équilibre où le premier réservoir lessive mais pas le second). Les courbes en rouge représentent le débit de biogaz du dispositif en série relié à l'équilibre positif E_2 (c'est-à-dire l'équilibre de persistance de l'espèce dans les deux réservoirs). Nous observons que pour S^{in} et r fixés, le débit de biogaz du dispositif des



(a) $0 < r < 1/2$ (b) $1/2 < r < 1$

FIGURE 1.12 – *Les courbes du débit de biogaz: du chémostat en noir, du dispositif en série relié à l'équilibre E_1 en bleu et du dispositif en série relié à l'équilibre E_2 en rouge.*

deux chémostats en série (courbes rouges et bleues) ne dépasse jamais le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat (courbes noires). En pratique, cela signifie que si le praticien a un taux de dilution D fixé, il peut le comparer à la valeur $D_r(S^{in})$ et savoir s'il doit considérer une configuration en série ou un seul chémostat. Cependant, si le praticien a la possibilité de choisir D, il lui est conseillé de considérer un seul chémostat avec comme taux de dilution l'argument du maximum de la courbe en noir, c'est-à-dire $D = \text{argmax}_D\, G(S^{in}, D)$.

La preuve de la Proposition 3.6 correspondant au Résultat 1.8 est assez subtile et nous a demandé une certaine réflexion. Ce résultat est original et non-intuitif. D'ailleurs, nous montrerons par la suite que lorsque la mortalité de la biomasse de l'espèce est considérée strictement positive, ce résultat n'est plus vérifié.

Suite à ces nombreux résultats, se sont posées les questions suivantes: *Que se passe t-il lorsque la mortalité est non-nulle? Qui, entre le dispositif en série mono-alimenté avec mortalité et le chémostat avec mortalité, est le plus performant ?* Ainsi, une extension du Chapitre 3 a été mise en place. Dans les Chapitres 4 et 5, nous étendons les résultats obtenus dans le Chapitre 3. Dans un premier temps, nous nous intéressons à l'effet qu'a la mortalité sur le comportement du système du dispositif en série lorsque celle-ci est supposée différente et strictement positive dans les deux réservoirs.

1. 7.3 Formulation du problème des Chapitres 4 et 5

En présence de mortalité différentes strictement positives dans les deux réservoirs, le modèle mathématique (1.3) devient

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 - a_1x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(x_1 - x_2)z + f(S_2)x_2 - a_2x_2. \end{aligned} \tag{1.4}$$

où les termes $-a_1x_1$ et $-a_2x_2$ représentent respectivement la mortalité de l'espèce dans les réservoirs 1 et 2. Ces deux termes de mortalité font que ce modèle dépend d'une double hétérogénéité. En effet, nous avons maintenant l'hétérogénéité reliée à la distribution du volume total sur les deux chémostats et l'hétérogénéité reliée aux deux différents taux de mortalité. Dû à la présence de la mortalité, le principe de la conservation de la masse n'est plus vérifié pour le système (1.4). Autrement dit, la limite $\lim_{t\to+\infty} S_i(t) + x_i(t) = S^{in}$, $i = 1, 2$ n'existe plus. L'analyse de l'existence des trois équilibres E_0, E_1 et E_2, du modèle (1.4) se résume dans le tableau ci-dessous.

$E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$	$\overline{S}_2 = \lambda\left(\frac{D}{1-r} + a_2\right)$ et $\overline{x}_2 = \frac{D}{D+(1-r)a_2}(S^{in} - \overline{S}_2)$
$E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$	$S_1^* = \lambda\left(\frac{D}{r} + a_1\right)$, $x_1^* = \frac{D}{D+ra_1}(S^{in} - S_1^*)$ S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ avec $h(S_2) := \frac{D+(1-r)a_2}{1-r}\frac{S_1^* - S_2}{\frac{DS^{in}+ra_1S_1^*}{D+ra_1} - S_2}$ et $x_2^* = \frac{D}{D+(1-r)a_2}\left(\frac{D}{D+ra_1}(S^{in} - S_2^*) + S_1^* - S_2^*\right)$

	Condition d'existence	Condition de stabilité
E_0	Existe toujours	$D > r(f(S^{in}) - a_1)$ et $D > (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$
E_1	$D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$	$D > r(f(S^{in}) - a_1)$
E_2	$D < r(f(S^{in}) - a_1)$	Stable s'il existe

TABLE 1.3 – *Les équilibres de* (1.4) *et leurs conditions d'existence et de stabilité lorsque les mortalités sont différentes.*

L'hétérogénéité spatiale définie par le paramètre r et l'hétérogénéité de la mortalité définie par les taux a_1 et a_2, font que le diagramme opératoire

correspondant au système (1.4) peut avoir beaucoup plus de régions qui existent simultanément, que le diagramme opératoire correspondant a une mortalité nulle dans les deux réservoirs. En effet, la Figure 1.13, montre

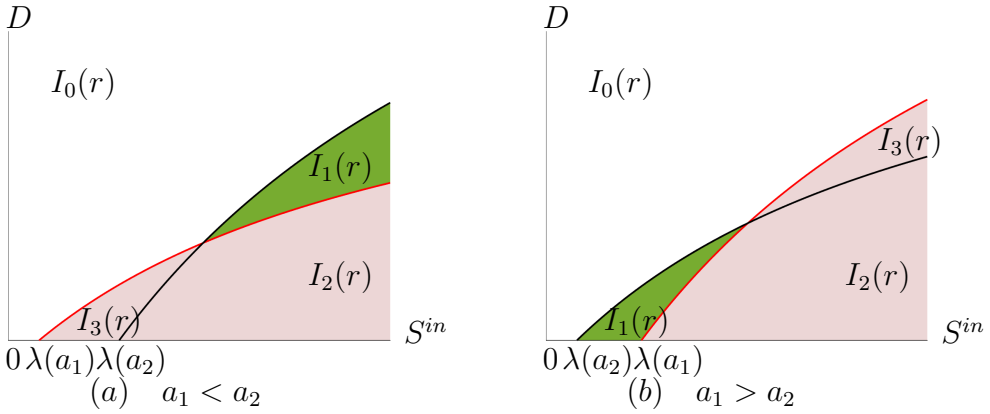


FIGURE 1.13 – *Existence de quatre régions simultanément dans le diagramme opératoire de deux chémostats en série avec mortalités différentes et positives.*

que pour certaines valeurs de r, lorsque $a_1 \neq a_2 \neq 0$, il peut exister jusqu'à quatre régions en même temps. L'existence simultanée des quatre régions n'est pas toujours vérifiée mais peut se produire. En effet, pour tout r, lorsque $a_1 = a_2 \geq 0$, il ne peut exister que trois régions seulement, voir plus loin les Figures 3.6 et 4.2 (c) et (d). L'objectif principal reste de comparer les performances du dispositif en série avec mortalité strictement positive et ceux d'un seul chémostat. Pour cette raison, il est nécessaire et plus réaliste de considérer que les taux de mortalité sont strictement positifs et égaux ($a_1 = a_2 = a$) dans les trois réservoirs. Par conséquent, en notant $\delta = f(S^{in}) - a$, les résultats du Tableau 1.3 deviennent tels que dans le tableau suivant et se trouvent dans le Théorème 4.1.

Contrairement au cas sans mortalité, l'analyse de la concentration de substrat en sortie, l'analyse du débit de biogaz et l'analyse de la productivité de la biomasse, ne font pas intervenir les mêmes conditions et ne sont pas nécessairement reliées. Ainsi, sachant qu'il existe une relation entre la concentration de substrat et le débit de biogaz, nous avons jugé préférable de les traiter ensemble dans le Chapitre 4 et de traiter la productivité de la biomasse, à part, dans le Chapitre 5.

$E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$	$\overline{S}_2 = \lambda\left(\frac{D}{1-r} + a\right)$ et $\overline{x}_2 = \frac{D}{D+(1-r)a}(S^{in} - \overline{S}_2)$
$E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$	$S_1^* = \lambda\left(\frac{D}{r} + a\right)$, $x_1^* = \frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*)$ S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ avec $h(S_2) := \frac{D+(1-r)a}{1-r}\frac{S_1^* - S_2}{\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2}$ et $x_2^* = \frac{D}{D+(1-r)a}\left(\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_2^*) + S_1^* - S_2^*\right)$

	Condition d'existence	Condition de stabilité
E_0	Existe toujours	$D > r\delta$ et $D > (1-r)\delta$
E_1	$D < (1-r)\delta$	$D > r\delta$
E_2	$D < r\delta$	Stable s'il existe

TABLE 1.4 – *Les équilibres de* (1.4) *et leurs conditions d'existence et de stabilité lorsque les mortalités sont identiques et non nulles.*

1. 7.3. 1 Principaux résultats du Chapitre 4

La concentration de substrat en sortie

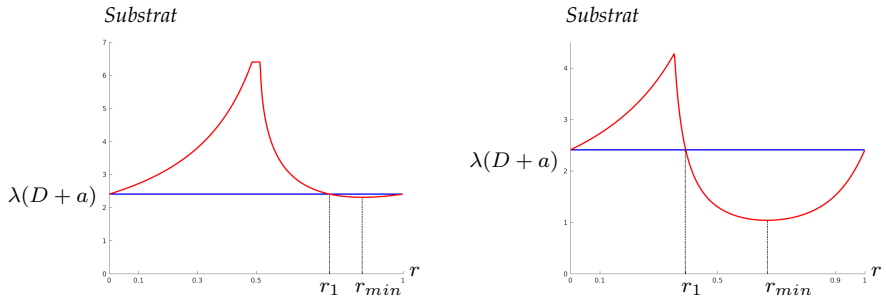
Tous les résultats obtenus dans le cas sans mortalité, pour la concentration de substrat en sortie, sont étendus au cas avec mortalité. Par conséquent, lorsque $a > 0$, nous avons les résultats suivant.

1. Le Résultat 1.1 reste vérifié et se trouve dans la Proposition 4.1. Comme conséquence de ce résultat, lorsque D est fixé, nous pouvons voir sur la Figure 1.14 qu'augmenter S^{in} induit la valeur minimale de $r \mapsto S_2(S^{in}, D, r)$ à être de plus en plus petite. En effet, cette figure montre que pour $S^{in} = 6.4$, la plus petite concentration de substrat en sortie $S^{out}_{r_{min}}(6.4, 1)$ est supérieure à 2 alors que pour $S^{in} = 18$, la plus petite concentration de substrat en sortie $S^{out}_{r_{min}}(18, 1)$ est proche de 1 et donc elle est plus petite que $S^{out}_{r_{min}}(6.4, 1)$.

2. Le Résultat 1.2 reste vérifié et se trouve dans le Théorème 4.2. Par conséquent, pour $a > 0$, selon le critère de la concentration de substrat en sortie, une configuration en série plus performante existe. L'expression explicite du seuil $g_r(D)$ est donnée dans (4.32).

3. Sous l'Hypothèse 4.1, le Résultat 1.3 reste vérifié et se trouve dans le

Théorème 4.3. L'expression explicite du seuil $g(D)$ est donnée dans (2.24) et le seuil $r_1(S^{in}, D)$ est défini dans le Lemme 4.5. Ce résultat est illustré dans la Figure 1.14 où pour tout $r > r_1$ la courbe rouge est en dessous de la droite en bleu. Par conséquent, lorsque S^{in} et D sont fixés, pour tout $r > r_1$, le dispositif en série avec mortalité donne une concentration de substrat en sortie plus petite que celle d'un seul chémostat avec mortalité.



(a) $S^{in} = 6.4$ (b) $S^{in} = 18$

FIGURE 1.14 – *Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série avec mortalité en rouge ($r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$) et d'un seul chémostat en bleu ($r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$) avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$, $D = 1$, $r_{min} = \operatorname{argmin}_{0<r<1} S_r^{out}(S^{in}, D)$ et r_1 est défini dans le Lemme 4.5.*

4. Sous l'Hypothèse 4.2, le Résultat 1.4 reste vérifié et se trouve dans la Proposition 4.6 et le seuil $D_r(S^{in})$ est défini dans la Proposition 4.5. Par conséquent, lorsque S^{in} et r sont fixés, pour tout $D < D_r(S^{in})$, le dispositif en série avec mortalité donne une concentration de substrat en sortie plus petite que celle d'un seul chémostat avec mortalité.

Le débit de biogaz

La première constatation que nous faisons est que même pour un seul chémostat avec mortalité, le débit de biogaz G n'est plus défini par les mêmes équations que la productivité de la biomasse. Cette constatation est aussi valable pour le dispositif en série avec mortalité.

Rappelons que le débit de biogaz dépend de l'activité microbienne. En

effet, nous avons

$$\begin{aligned} G_1(S^{in}, D, r) &= VD(S^{in} - \overline{S}_2) \\ G_2(S^{in}, D, r) &= VD(S^{in} - S_2^*(S^{in}, D, r)), \end{aligned}$$

où G_i représente le débit de biogaz relié à l'équilibre E_i, $i = 1, 2$, du dispositif en série. Certains résultats du cas sans mortalité liés au débit de biogaz sont étendus au cas avec mortalité. En effet, nous avons

1. Le Résultat 1.6 reste vérifié et se trouve dans 1. et 2. de la Proposition 4.8. Par conséquent, pour $a > 0$, selon le critère du débit de biogaz, une configuration en série plus performante existe.

2. Le Résultat 1.7 reste vérifié et se trouve dans le premier point de la Proposition 4.8. Par conséquent, lorsque S^{in} et D sont fixés, pour tout $r > r_1(S^{in}, D)$, le dispositif en série avec mortalité donne un plus grand débit de biogaz qu'un seul chémostat avec mortalité.

Cependant, le Résultat 1.8 correspondant à la Proposition 3.6 n'est plus vrai. En effet, lorsque $a > 0$, tel que illustré dans la Figure 1.15, le maximum du débit de biogaz du dispositif en série peut dépasser le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat.

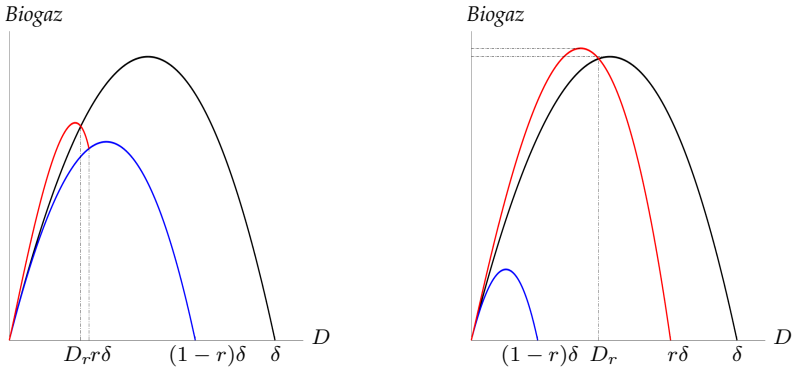


FIGURE 1.15 – *Les courbes des fonctions* $D \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ *en bleu,* $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ *en rouge et* $D \mapsto G(S^{in}, D)$ *en noir avec* $a > 0$.

La Figure 1.15 montre que pour S^{in} et r fixés, le maximum de la courbe rouge correspondant à la fonction $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ est plus haut que le maximum de la courbe noire correspondant à la fonction $D \mapsto G(S^{in}, D)$. Ce

phénomène ne peut se produire qu'en présence de la mortalité. Par conséquent, l'inégalité

$$\max_D G_2(S^{in}, D, r) > \max_D G(S^{in}, D) \tag{1.5}$$

peut exister. La question qui intuitivement découle de l'inégalité (1.5) est: *Pour quelles valeurs de r, cette inégalité est-elle possible?*

Soit $\overline{G}(r) := \max_{[0,r\delta]} G_2(S^{in}, D, r)$. Sous l'Hypothèse 4.3, le résultat suivant montre que pour tout $a > 0$, l'inégalité (1.5) est vraie pour un r assez proche de 1.

Résultat 1.9. *Les dérivées première et seconde de la fonction $\overline{G}$ admettent des limites à gauche en $r = 1$, qui sont*

$$\overline{G}'(1^-) = 0 \quad \textit{et} \quad \overline{G}''(1^-) = \tfrac{2a\overline{D}(1)}{\overline{D}(1)+a}\Big(S^{in} - \lambda(\overline{D}(1) + a)\Big).$$

Le Résultat 1.9 se trouve dans la Proposition 4.9. Il est illustré par la Figure 1.16, où nous observons que la tangente de $\overline{G}$ en $r = 1$ est horizontale, c'est-à-dire $\overline{G}'(1) = 0$, et que $\overline{G}''(1)$ est strictement positive et reste strictement positive dans un voisinage $\mathcal{V}_1$ de $r = 1$.

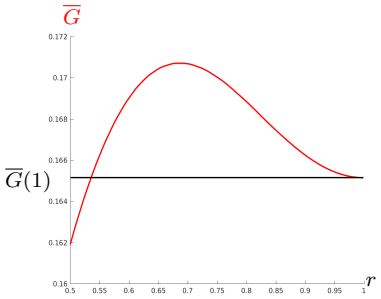


FIGURE 1.16 – *La fonction $r \mapsto \overline{G}(r)$ avec $f(S) = 4S/(5 + S)$, $a = 0.6$ et $S^{in} = 2$.*

Pour mieux comprendre ce phénomène qui rend la configuration en série meilleure qu'un seul chémostat en terme de production de biogaz, nous représentons en noir sur la Figure 1.17, la famille de fonctions $r \mapsto$

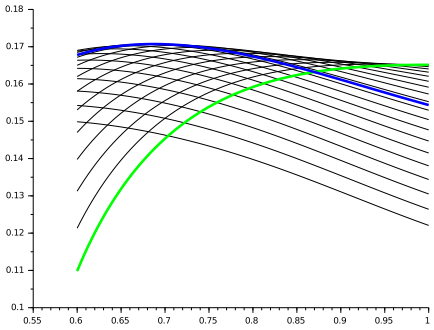


FIGURE 1.17 – *Les courbes $r \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ pour différentes valeurs de D, avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.6$ et $S^{in} = 2$. En bleu, celle pour $D \simeq 0.213$ telle que $\max_r \overline{G}(r) = \max_r G_2(S^{in}, D, r)$. En vert, celle pour $D \simeq 0.283$ correspondant au maximum de la courbe $D \mapsto G(S^{in}, D)$.*

$G_2(S^{in}, D, r)$ paramétrée par D (pour un $S^{in} > \lambda(a)$ donné). La fonction $r \mapsto \overline{G}(r)$ tracée sur la Figure 1.16 est donc l'enveloppe supérieure de cette famille. Deux courbes particulières sont ajoutées sur la Figure 1.17. La courbe verte correspond à la valeur de D qui maximise la production de biogaz d'un seul chémostat. La courbe bleue correspond à la valeur de D du maximiseur de $(D, r) \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ (qui a été obtenu numériquement), ou de manière équivalente D est le maximiseur de $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ lorsque r maximise $r \mapsto \overline{G}(r)$. Nous pouvons voir que l'enveloppe de cette famille de fonctions est non monotone et admet un maximum qui n'est pas atteint pour $r = 1$. De plus, toutes les courbes sont localement décroissantes vers $r = 1$, à l'exception de celle pour D qui réalise le maximum de $D \mapsto G(S^{in}, D)$ (la courbe verte), qui est croissante avec une pente horizontale en $r = 1$. En effet, toutes les autres courbes atteignent 0 (lessivage) en des valeurs plus petites de r et coupent donc la courbe verte.

Difficultés relevées dans la preuve du Résultat 1.9 et donc de la Proposition 4.9:
La difficulté que nous avons rencontré dans cette preuve afin de pouvoir calculer $\overline{G}'(1^-)$ et $\overline{G}''(1^-)$, fût de s'assurer que:

1. Le maximum $\overline{D}(r)$ de la fonction G_2 est unique et différentiable avec une dérivée bornée.

2. Toutes les dérivées partielles par rapport à D et à r existent et sont bien définies.

3. La limite quand $r \to 1$ de certaines de ces dérivées partielles existent.

Dans un réel écosystème, la mortalité de la biomasse de l'espèce est généralement présente. Cependant, lorsqu'elle est très faible, elle est parfois négligée. Le Résultat 1.9 montre que même une légère présence de la mortalité de l'espèce, peut être avantageuse. En considérant deux réacteurs interconnectés en série tels que le volume du premier réacteur rV est suffisamment proche du volume total V (non égal, de sorte que le second réacteur admette un très faible mais non nul volume $(1-r)V$), en choisissant un taux de dilution suffisamment proche ou égal à $\overline{D}(r)$, nous optimisons la production du débit de biogaz. Ainsi, nous obtenons une configuration en série qui donne un meilleur rendement qu'un seul chémostat.

1. 7.3. 2 Principaux résultats du Chapitre 5. La productivité de la biomasse

Contrairement à la concentration de substrat et au débit de biogaz, les résultats obtenus pour la productivité de la biomasse dans le cas sans mortalité ne sont pas directement extensibles au cas avec mortalité. L'analyse de la productivité de la biomasse dans le cas où la mortalité est non nulle est plus complexe et mérite une étude à part, d'où notre contribution avec un chapitre entier.

Dans le cas sans mortalité, lorsque les productivités sont bien définies, les inégalités suivantes sont vérifiées

$$P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D),$$

$$P_1(S^{in}, D, r) < P_2(S^{in}, D, r),$$

$$P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff S^{in} > g_r(D).$$

Cependant, une fois que la mortalité est prise en considération, ces résultats ne sont pas forcément vérifiés. Ainsi, nous montrons que pour $a > 0$, il existe des conditions dépendant des paramètres opératoires (S^{in}, D), du pa-

ramètre r et de la mortalité a, pour lesquelles les inégalités $P_1 > P$, $P_2 > P$ et donc $P_1 > P_2$ se produisent.

Résultat 1.10. *Nous fixons D et r. Il existe un seuil $p_1(D, r)$ tel que $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > p_1(D, r)$.*

Le Résultat 1.10 se trouve dans le Théorème 5.1. Ce résultat montre que la productivité de la biomasse du dispositif en série de l'équilibre E_1 peut être plus grande que la productivité d'un seul chémostat, que l'équilibre E_1 soit stable ou instable. Ce résultat est surprenant et non-intuitif. Il est directement lié à la présence de la mortalité car quand cette dernière est nulle, nous avons démontré que l'inégalité $P_1 > P$ n'a jamais lieu. En pratique, ce résultat veut dire que prendre un réservoir de volume $(1 - r)V$ permet d'avoir une productivité plus grande que la productivité d'un réservoir de volume V.

Sous l'Hypothèses 5.1, nous avons le résultat suivant qui se trouve dans le Théorème 5.2.

Résultat 1.11. *Nous fixons D et r. Ils existent deux seuils $p_2^1(D, r)$ et $p_2^2(D, r)$ tels que $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $\max\{\lambda(D/r + a), p_2^1(D, r)\} < S^{in} < p_2^2(D, r)$.*

Ce résultat montre que tel que dans le cas sans mortalité, il existe des conditions pour lesquelles la productivité de la biomasse du dispositif en série de l'équilibre E_2 est plus grande que la productivité d'un seul chémostat.

Les Résultats 1 et 2 induisent la possibilité d'existence des inégalités suivantes:

$$P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D) < P_1(S^{in}, D).$$

Ainsi, la productivité de la biomasse de l'équilibre E_1 où le premier réservoir lessive mais pas le second, peut être plus grande que la productivité de la biomasse de l'équilibre E_2 de persistance de l'espèce dans le deux réservoirs. Cela ne peut se produire qu'en présence de la mortalité.

Regardons maintenant la dépendance par rapport au taux de dilution

D. De l'Hypothèse 5.2 et du Résultat 1.10 découle le résultat suivant qui se trouve dans le Théorème 5.3.

Résultat 1.12. *Nous fixons S^{in} et r. Il existe $d_1(S^{in}, r)$ la fonction inverse de la fonction seuil $D \mapsto p_1(D, r)$, telle que*

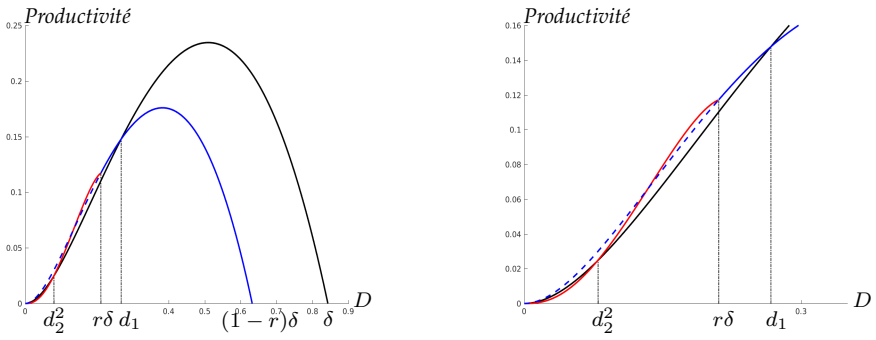
$$P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff 0 < D < d_1(S^{in}, r).$$

De l'Hypothèse 5.3 et du Résultat 1.11 découle le résultat suivant qui se trouve dans le Théorème 5.4.

Résultat 1.13. *Nous fixons S^{in} et r. Ils existent $d_2^1(S^{in}, r)$ et $d_2^2(S^{in}, r)$ respectivement les fonctions inverses des fonctions seuils $D \mapsto p_2^1(D, r)$ et $D \mapsto p_2^2(D, r)$ telles que*

$$P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff d_2^2(S^{in}, r) < D < \min\left\{r\delta, d_2^1(S^{in}, r)\right\}.$$

Les Résultats 1.12 et 1.13 montrent que lorsque S^{in} et r sont fixés, il existe une configuration en série dont la productivité en biomasse est plus grande que celle d'un seul chémostat. Ces deux résultats sont illustrés dans la Figure 1.18. La courbe bleue correspond à la productivité de la biomasse de l'équilibre E_1. Lorsqu'il est stable, la courbe est pleine et lorsqu'il est instable la courbe est en pointillés. Remarquons par exemple que pour tout $0 < D < r\delta$ où E_1 instable, les trois inégalités peuvent se produire. En effet, pour tout $0 < D < d_2^2$, $P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D) < P_1(S^{in}, D, r)$ (la courbe rouge est située en dessous de la courbe noire qui est en dessous de la courbe bleue). Pour tout $d_2^2 < D < r\delta$ nous avons les deux cas suivant, soit $P(S^{in}, D) < P_2(S^{in}, D, r) < P_1(S^{in}, D, r)$ (la courbe noire est située en dessous de la courbe rouge qui est en dessous de la courbe bleue), soit $P(S^{in}, D) < P_1(S^{in}, D, r) < P_2(S^{in}, D, r)$ (la courbe noire est située en dessous de la courbe bleue qui est en dessous de la courbe rouge). Finalement, pour tout $0 < D < r\delta$, c'est la productivité du dispositif en série avec mortalité ($P_1(S^{in}, D, r)$ ou $P_2(S^{in}, D, r)$ qui est la plus grande (la courbe rouge ou la courbe bleue sont au dessus de la courbe noire).



(a) $r = 0.25$, $S^{in} = 2$ (b) Zoom de (a) montrant d_1, δ_2 et d_2^2

FIGURE 1.18 – *Les fonctions $D \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), $D \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $D \mapsto P(S^{in}, D)$ (en noir) avec $\delta = f(S^{in}) - a$.*

Dans le cas sans mortalité, nous avons montré que la productivité de la biomasse du dispositif en série n'est jamais plus grande que le maximum de la productivité de la biomasse d'un seul chémostat, et que ce résultat est aussi vérifié pour le débit de biogaz puisqu'à l'état d'équilibre, ils sont définis par les mêmes équations, voir le Résultat 1.8. D'autre part, en présence de la mortalité, nous avons démontré que pour un r suffisamment proche de 1, le débit de biogaz du dispositif en série dépasse le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat, voir le Résultat 1.9 et la Figure 1.16. Suite à cela, en présence de la mortalité, nous avons regardé si le Résultat 1.9, obtenu pour le débit de biogaz reste vrai pour la productivité de la biomasse aussi.

Pour $S^{in} > \lambda(a)$ fixé, nous définissons

$$\overline{P}_2(S^{in}, r) := \max_{D \in [0, r\delta]} P_2(S^{in}, D, r).$$

Le graphe de la fonction $r \mapsto \overline{P}_2(2, r)$ est tracé dans la Figure 1.19 qui ressemble à la Figure 1.16. Sachant que $P^{max}(2)$ est le maximum de la productivité de la biomasse d'un seul chémostat lorsque $S^{in} = 2$, cette figure montre que lorsque la mortalité est non nulle, la productivité de la biomasse du dispositif en série peut dépasser le maximum de la productivité de la biomasse d'un seul chémostat. En effet, nous avons la tangente en $r = 1$ qui est horizontale, c'est-à-dire $\overline{P}_2'(2, 1) = 0$. De plus, remarquons que $\overline{P}_2''(2, 1)$ est strictement positive et elle le reste au voisinage de $r = 1$.

Ce problème reste ouvert d'un point de vue mathématique. Dû à sa complexité, nous n'avons pas réussi à le démontrer mais nous conjecturons que pour un r suffisamment proche de 1, tel que pour le débit de biogaz, la productivité de la biomasse du dispositif en série est plus grande que le maximum de la productivité de la biomasse d'un seul chémostat.

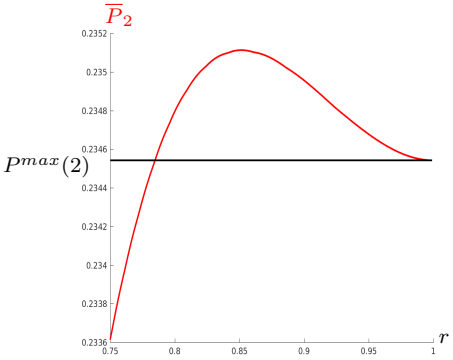


FIGURE 1.19 – *La fonction* $r \mapsto \overline{P}_2(S^{in}, r)$ *avec* $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ *et* $S^{in} = 2$.

Regardons maintenant la dépendance par rapport à r. Sous l'Hypothèse 5.4 et du Résultat 1.10 découle le résultat suivant qui se trouve dans la Proposition 5.6.

Résultat 1.14. *Nous fixons* S^{in} *et* D. *Il existe un seuil* $\pi_1(D)$ *tel que*

1. *Si* $S^{in} \leq \pi_1(D)$ *alors pour tout* r, $P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$.
2. *Si* $S^{in} > \pi_1(D)$, *il existe* $r_1(S^{in}, D)$ *la fonction inverse de la fonction* $r \mapsto p_1(D, r)$ *telle que* $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $0 < r < r_1(S^{in}, D)$.

L'expression explicite du seuil $\pi_1(D)$ est donnée dans (5.27). Ce seuil est relié à la productivité de la biomasse de l'équilibre E_1 et n'existe que lorsque $a > 0$. En effet, lorsque $a = 0$, pour tout S^{in} et D, nous avons toujours $P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$. Par conséquent, la nouveauté est que la présence de la mortalité fait que la productivité de la biomasse P_1 du dispositif en série peut être plus grande que celle d'un seul chémostat.

Soient les notations suivantes que nous retrouvons dans Notation 5.5 et Notation 5.6.

Notation 1.1. *Nous fixons S^{in} et D.*

1. *Il existe un seuil $\pi(D)$ tel que si $S^{in} \geq \pi(D)$ alors il existe $r_2(S^{in}, D)$ la fonction inverse de la fonction $r \mapsto p_2^1(D, r)$.*
2. *Il existe un seuil $\pi_2(D)$ tel que si $S^{in} \geq \pi_2(D)$, alors il existe $r_3(S^{in}, D)$ (resp. $r_4(S^{in}, D)$) la fonction inverse de la fonction $r \mapsto p_2^2(D, r)$ lorsqu'elle est décroissante (resp. croissante).*

Sous les Hypothèses 5.5 et 5.6, et du Résultat 1.11 découle le résultat suivant qui se trouve dans la Proposition 5.8.

Résultat 1.15. *Nous fixons S^{in} et D.*

1. *Si $S^{in} \leq \pi(D)$ alors pour tout $r \in (D/\delta, 1)$, $P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$.*
2. *Si $\pi_2(D) > S^{in} > \pi(D)$ alors $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si*

$$\max\left\{D/\delta, r_2(S^{in}, D)\right\} < r < 1.$$

3. *Si $S^{in} > \pi_2(D)$ alors $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si*

$$\max\left\{D/\delta, r_2(S^{in}, D)\right\} < r < r_3(S^{in}, D) \quad \text{ou} \quad r_4(S^{in}, D) < r < 1.$$

Les seuils $\pi(D)$ et $\pi_2(D)$ se trouvent respectivement dans (2.28) et (5.28). Ces seuils correspondent au seuil $g(D)$ dans le cas sans mortalité. En effet, lorsque $a = 0$, $\pi(D) = g(D)$ alors que $\pi_2(D)$ n'existe pas. Ces deux seuils et l'existence des différentes fonctions inverses, $r_2(S^{in}, D)$, $r_3(S^{in}, D)$ et $r_4(S^{in}, D)$, permet d'avoir une description exhaustive de la dépendance de la productivité de la biomasse et de déduire qui entre P_1, P_2 et P est la plus grande.

1. 7.4 Formulation du problème du Chapitre 6

En 2015, Sidhu et al. [56], ont considéré n réacteurs en série multi-alimentés. Ils se sont intéressés au temps de séjours de cette structure et l'ont comparé

à un seul chémostat en utilisant une fonction de croissance de type Monod. Leur conclusion fût la suivante: une cascade de réacteurs multi-alimentée n'est pas nécessairement une alternative attrayante et viable par rapport à un seul réacteur. Sachant que les réacteurs en cascade multi-alimentés sont beaucoup utilisés dans le traitement des eaux usées, nous jugeons utiles de compléter les travaux de [56] en analysant dans un premier temps seulement deux réacteurs en série multi-alimentés par rapport à d'autres critères de performances et selon une classe plus générale de fonctions de croissance. Ainsi, la question qui se pose est: *Existe-t-il des conditions opératoires et biologiques pour lesquelles une configuration de deux chémostats en série multi-alimentée est plus performante qu'un seul chémostat?*

Nous considérons le modèle suivant

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{\alpha}{r} D\left(S^{in} - S_1\right) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{\alpha}{r} D x_1 + f(S_1)x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{1-\alpha}{1-r} D\left(S^{in} - S_2\right) + \tfrac{\alpha}{1-r} D\left(S_1 - S_2\right) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= -\tfrac{1-\alpha}{1-r} D x_2 + \tfrac{\alpha}{1-r} D\left(x_1 - x_2\right) + f(S_2)x_2. \end{aligned} \tag{1.6}$$

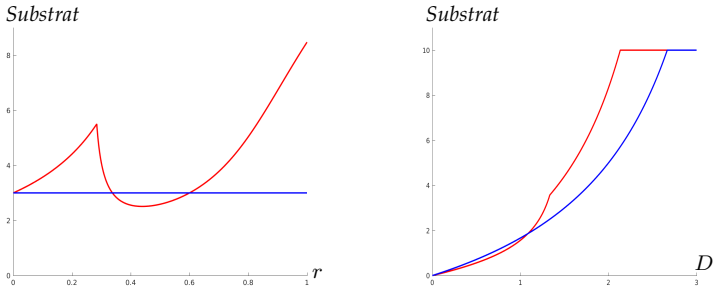
où la fonction de croissance f est positive et croissante telle que dans l'Hypothèse 2.1. Le système (1.6) est une extension du système (1.3), la différence entre les deux systèmes se caractérise par la présence du paramètre $\alpha \in (0,1)$ qui définit la répartition de la concentration de substrat en entrée S^{in} sur les deux réservoirs. Ce chapitre est encore en cours d'étude mais des premiers résultats sont déjà disponibles.

Résultat 1.16. *Nous fixons α, r et D. Il existe un seuil $g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$, tel que le dispositif en série est plus performant qu'un seul chémostat si et seulement si*

$$\begin{aligned} &S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D) \quad \textit{et} \quad r < \alpha, \quad \textit{ou} \\ &S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D) \quad \textit{et} \quad r > \alpha. \end{aligned}$$

Le Résultat 1.16 se trouve dans le Théorème 6.2 et affirme l'existence d'une concentration de substrat en sortie du dispositif en série multi-alimenté plus petite que celle d'un seul chémostat. Ce résultat est illustré sur la Figure 1.20 (a) (resp. (b)) où pour tout S^{in}, α et D (resp. S^{in}, α et r) fixés, il

existe un intervalle de r (resp. un intervalle de D) pour lequel la courbe rouge représentant $S_r^{out}(S^{in}, D)$, est en dessous de la courbe bleue représentant $S^{out}(S^{in}, D)$.



(a) S^{in}, α et D fixés. (b) S^{in}, α et r fixés.

FIGURE 1.20 – *Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série multi-alimentée en rouge et d'un seul chémostat en bleu avec* $f(S) = 4S/(5+S)$. *Dans* (a)*:* $\alpha = 0.6$ *et* $D = 0.4$. *Dans* (b)*:* $\alpha = 0.4$ *et* $r = 0.2$.

1. 8 Plan de la thèse

Outre le chapitre de l'introduction générale, cette thèse est composée de six autres chapitres. Le Chapitre 2 contient des rappels sur un seul chémostat dont nous avons besoin tout au long des différents chapitres suivant. Dans le Chapitre 3 se trouve le modèle du dispositif de deux chémostats interconnectés en série mono-alimenté, sans mortalité, avec une fonction de croissance monotone. Les résultats de ce chapitre sont publiés dans le journal *Mathematical biosciences and Engineering*, [11]. Les Chapitres 4 et 5 traitent le modèle du dispositif de deux chémostats interconnectés en série mono-alimenté, avec mortalité et une fonction de croissance monotone. Les résultats du Chapitre 4 liés aux deux critères de performances: la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz sont publiés dans le journal *Bulletin of Mathematical Biology*, [12]. Les résultats du Chapitre 5 liés au critère de performance: la productivité de la biomasse sont publiés dans *International Journal of Biomathematics*, [13]. Le Chapitre 6 traite le modèle du dispositif de deux chémostats interconnectés en série multi-alimenté, sans mortalité, avec une fonction de croissance monotone. Le Chapitre 7 traite un modèle sur le dispositif de deux chémostats interconnectés en série mono-

alimenté, sans mortalité, avec une fonction de croissance non-monotone. Les Chapitres 6 et 7 sont des travaux en cours d'évolution et feront l'objet de prochaines publications. Une conclusion générale qui résume les principaux résultats obtenus est donnée dans le Chapitre 8. Quelques perspectives pour les études futures sont énumérées dans le Chapitre 9. Enfin, en Annexe, nous rappelons quelques définitions et théorèmes liés à la théorie de stabilité que nous utilisons dans notre étude.

CHAPITRE 2

PRÉLIMINAIRES MATHÉMATIQUES REQUIS: UN CHÉMOSTAT

Le lecteur qui connaît bien le chémostat peut se passer de la lecture de ce chapitre. La nouveauté de ce chapitre se trouve dans la Section 2. 3 qui concerne le chémostat avec mortalité. Cette section est donnée dans l'annexe de l'article [12].

Sommaire

2. 1 Introduction **42**

2. 2 Un chémostat simple **42**

2. 3 Un chémostat avec de la mortalité **49**

2. 4 De l'inhibition dans un chémostat **56**

2. 1 Introduction

Dans ce chapitre nous introduisons le modèle mathématique représentant un seul chémostat. Le système mathématique introduit dans chacune des sections a une particularité. En effet, la Section 2. 2 donne un rappel sur les principaux résultats du modèle classique d'un seul chémostat avec *une fonction de croissance strictement monotone*. La Section 2. 3 donne un rappel sur les principaux résultats du modèle classique d'un seul chémostat avec *une fonction de croissance strictement monotone où la mortalité de la biomasse de l'espèce est prise en considération*. Enfin, la Section 2. 4 donne un rappel sur les principaux résultats du modèle classique d'un seul chémostat avec inhibition où *la fonction de croissance est non-monotone*. Tous ces rappels peuvent être retrouvés dans [26, 57]. Ce chapitre est une sorte d'outil que nous utiliserons tout au long des Chapitres 3, 4, 5, 6 et 7. L'objectif principal de cette thèse est la comparaison des performances du dispositif de deux chémostat interconnectés en série à un seul chémostat. A cet égard, les résultats et le diagramme opératoire de la Section 2. 2 seront utilisés dans la comparaison avec le modèle du dispositif en série considéré dans le 3, et ensuite, avec le dispositif en série multi-alimenté considéré dans le Chapitre 6. De plus, pour une mortalité non nulle, les résultats et le diagramme opératoire de la Section 2. 3 seront utilisés dans la comparaison avec le modèle du dispositif en série considéré dans les Chapitres 4 et 5. Enfin, en présence d'inhibition, les résultats et le diagramme opératoire de la Section 2. 4 sont l'objet d'un travail encore en cours qui consiste en la comparaison des performances d'un seul chémostat avec les performances du dispositif en série considéré dans le Chapitre 7.

2. 2 Un chémostat simple

Nous considérons un seul chémostat de volume total V. Nous notons respectivement par S et X (ou x) les concentrations de substrat et de biomasse. Le flux est noté Q et la concentration de substrat en entrée est désignée par S^{in}. L'évolution par rapport aux temps des concentrations de substrat et de biomasse est modélisée par le système d'équations différentielles

ordinaires suivant:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^{in} - S) - f(S)X/Y \\ \dot{X} &= -DX + f(S)X \end{aligned} \tag{2.1}$$

où Y représente le taux de conversion du substrat en biomasse et $f(\cdot)$ est la fonction de croissance des micro-organismes vérifiant l'hypothèse suivante:

Hypothèse 2.1. *La fonction f est de classe $\mathcal{C}^1$, avec $f(0) = 0$ et $f'(S) > 0$ pour tout $S > 0$.*

D'autre part, D le taux de dilution est défini par $D := Q/V$. Sans perte de généralité, nous supposons que $Y = 1$ dans les équations (2.1) en utilisant le changement de variable $x = X/Y$. Ainsi, le système (2.1) devient

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^{in} - S) - f(S)x \\ \dot{x} &= -Dx + f(S)x. \end{aligned} \tag{2.2}$$

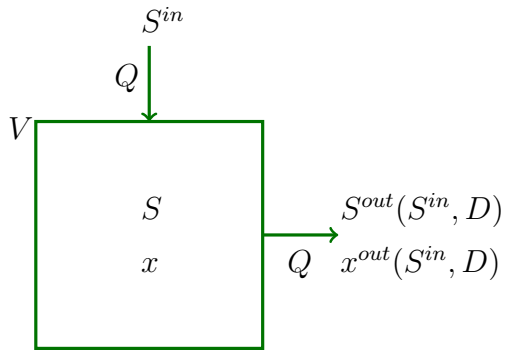


FIGURE 2.1 – *Configuration d'un seul chémostat.*

Rappelons certains résultats classiques sur le comportement asymptotique du modèle mathématique (2.2) schématisé par la Figure 2.1 où S^{out} représente la concentration de substrat à l'équilibre sortant du réservoir. Soit

$$m := \sup_{S>0} f(S), \qquad (m \text{ peut être } +\infty). \tag{2.3}$$

Sachant que f est strictement croissante alors le seuil de croissance (*break-*

even concentration) est défini par

$$\lambda(D) := f^{-1}(D) \quad \text{quand} \quad 0 \leq D < m. \tag{2.4}$$

Lemme 2.1. *Les solutions $(S(t), x(t))$ avec une condition initiale positive existent pour tout $t \geq 0$, sont uniques, positives, bornées et $\lim_{t\to+\infty}(S(t), x(t)) = S^{in}$.*

Démonstration. Sous l'Hypothèse 2.1, f admet des dérivées continues donc le second membre du système (2.2) admet des dérivées partielles continues. Ainsi, le théorème d'existence et d'unicité des solutions est applicable, voir le Théorème A.1.

D'autre part, pour $S = 0$ nous avons $\dot{S} = DS^{in}$ qui est strictement positif. Donc aucune trajectoire ne peut quitter le quadrant positif $\mathbb{R}^2$ en traversant l'axe vertical. Sachant que $x = 0$ est une trajectoire et que due à l'unicité des solutions, deux trajectoires ne peuvent se couper alors aucune trajectoire ne peut quitter le quadrant positif $\mathbb{R}^2$ en traversant l'axe horizontale. Donc pour tout $t \geq 0$ $(S(t), x(t)) \geq (0, 0)$.

Pour $z(t) = S(t) + x(t)$ nous avons $\dot{z} = D(S^{in} - S - x) = D(S^{in} - z)$. En intégrant, nous obtenons $z(t) = S^{in}+(S(0)+x(0)-S^{in})e^{-Dt}$. Par conséquent, $\lim_{t\to+\infty} z(t) = \lim_{t\to+\infty}(S(t) + x(t)) = S^{in}$.

Pour $t \geq 0$ nous avons $(S(t), x(t)) \geq (0, 0)$ alors pour tout $t \geq 0$ nous avons $z(t) \geq 0$. De plus, comme z est une fonction bornée alors S et x sont aussi bornées. □

L'existence et la stabilité des équilibres du système (2.2) sont données par le résultat suivant.

Théorème 2.1. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est vérifiée. Les équilibres de* (2.2) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $e_0 = (S^{in}, 0)$ qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si $D \geq f(S^{in})$. Il est LES si et seulement si $D > f(S^{in})$.

2) L'équilibre $e_1 = (S_1^*, x_1^*)$ de persistance de l'espèce où

$$S_1^* := \lambda(D) \quad \textit{et} \quad x_1^* := S^{in} - \lambda(D). \tag{2.5}$$

Cet équilibre existe et il est strictement positif si et seulement si $D < f(S^{in})$. Il est GAS et LES dès qu'il existe et qu'il est strictement positif.

La preuve détaillée du Théorème 2.1 se trouve dans [57, 26]. Notons Φ, la courbe définie par

$$\Phi := \left\{(S^{in}, D) : D = f(S^{in})\right\}. \tag{2.6}$$

Cette courbe divise la plan positif (S^{in}, D) en deux régions I_0 et I_1 définies par (2.7).

$$\begin{aligned} I_0 &= \{(S^{in}, D) : D \geq f(S^{in})\}, \\ I_1 &= \{(S^{in}, D) : D < f(S^{in})\}. \end{aligned} \tag{2.7}$$

Ainsi, pour toute fonction de croissance f vérifiant l'Hypothèse 2.1, le diagramme opératoire correspondant au modèle (2.2), décrivant les résultats qualitatifs du Théorème 2.1, est tel que représenté sur la Figure 2.2. Le comportement du système (2.2) dans chaque région est donné par le Tableau 2.1.

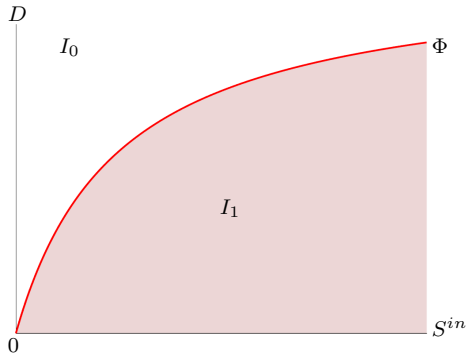


FIGURE 2.2 – *Diagramme opératoire du chémostat simple.*

Régions	I_0	I_1
e_0	GAS	I
e_1		GAS

TABLE 2.1 – *Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat. Les lettres GAS et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

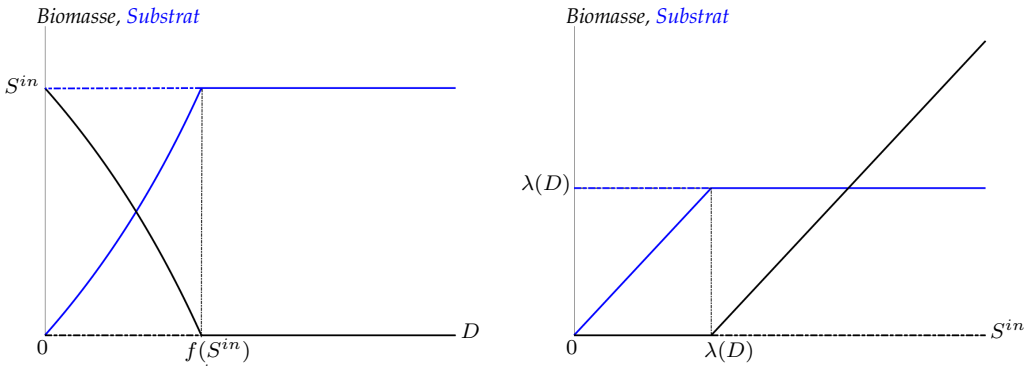
Par conséquent, quand $S^{in} > \lambda(D)$ (ou, par équivalence, $f(S^{in}) > D$), toute solution de (2.2) avec $S(0) \geq 0$ et $x(0) > 0$ converge vers l'équilibre positif $e_1 = (\lambda(D), S^{in} - \lambda(D))$. Dans le cas contraire, quand $D \geq m$ ou $S^{in} \leq \lambda(D)$ (ou, par équivalence, $f(S^{in}) \leq D$), toute solution de (2.2) avec $S(0) \geq 0$ et $x(0) \geq 0$ converge vers l'équilibre de lessivage $e_0 = (S^{in}, 0)$.

2. 2.1 Les concentrations de substrat et de biomasse

Pour toute fonction de croissance f vérifiant l'Hypothèse 2.1, à l'état d'équilibre, la concentration de substrat S^{out} et la biomasse x^{out} sont telles que représentées sur la Figure 2.3 et sont définies par

$$S^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} S^{in} & \text{if} \quad D \geq f(S^{in}) \\ \lambda(D) & \text{if} \quad D < f(S^{in}). \end{cases} \tag{2.8}$$

$$x^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{if} \quad D \geq f(S^{in}) \\ S^{in} - \lambda(D) & \text{if} \quad D < f(S^{in}). \end{cases} \tag{2.9}$$



(a) S^{in} est fixé. (b) D est fixé.

FIGURE 2.3 – *Les équilibres e_0 et e_1. Les concentrations de substrat et de biomasse d'un seul chémostat.*

2. 2.2 Le débit de biogaz et la productivité de la biomasse

Le débit de biogaz d'un seul chémostat est définie par

$$G(S^{in}, D) := Vx^{out} f(S^{out}). \tag{2.10}$$

Ainsi, à l'état d'équilibre, le débit de biogaz du chémostat simple est défini par

$$G(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}), \\ VD(S^{in} - \lambda(D)) & \text{si} \quad D < f(S^{in}). \end{cases} \tag{2.11}$$

La productivité d'un seul chémostat est définie par

$$P(S^{in}, D) := Qx^{out}. \tag{2.12}$$

Ainsi, à l'état d'équilibre, la productivité de la biomasse du chémostat simple est définie par

$$P(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}), \\ VD(S^{in} - \lambda(D)) & \text{si} \quad D < f(S^{in}). \end{cases} \tag{2.13}$$

Remarque 2.1. *Il est connu dans la littérature que le débit de biogaz et la productivité de la biomasse d'un seul chémostat sont définis par les mêmes équations à l'état d'équilibre. Cette particularité du chémostat simple n'est pas forcément vérifiée pour d'autres structures, mais nous montrerons dans le Chapitre 3 que pour le dispositif en série, ce résultat reste vrai.*

Suite à la Remarque 2.1, tous les résultats que nous donnerons dans cette section concernant le débit de biogaz sont applicables à la productivité de la biomasse.

Soit $D^{opt}(S^{in})$ défini par

$$D^{opt}(S^{in}) := \underset{0 \leq D \leq f(S^{in})}{\operatorname{argmax}} G(S^{in}, D), \tag{2.14}$$

le taux de dilution qui maximise le débit de biogaz G quand S^{in} est fixé, voir Figure 2.4.

Hypothèse 2.2. *Le taux de dilution $D^{opt}(S^{in})$ est unique.*

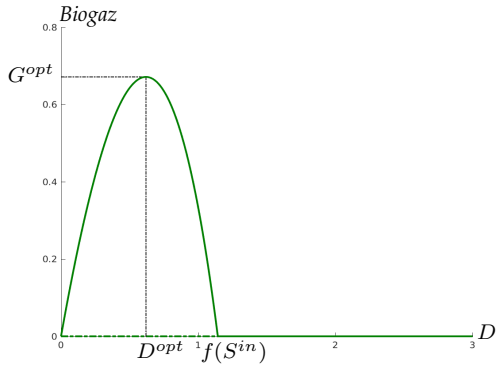


FIGURE 2.4 – *Le débit de biogaz d'un seul chémostat avec* $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$, $G^{opt} = G(S^{in}, D^{opt})$, $f(S) = 4S/(5+S)$ *et* $S^{in} = 2$.

Soit la fonction $g : [0, m) \mapsto \mathbb{R}$ définie par

$$g(D) := \lambda(D) + \frac{D}{f'(\lambda(D))}. \tag{2.15}$$

Proposition 2.1. *Le taux de dilution* $D^{opt}(S^{in})$ *est la solution de l'équation* $S^{in} = g(D)$.

Démonstration. L'équation $G(S^{in}, D) = 0$ admets les deux solutions $D = 0$ et $D = f(S^{in})$. Pour tout $D > 0$, $G(S^{in}, D)$ est strictement positif si et seulement si $S^{in} > \lambda(D)$. De plus, pour tout $D < f(S^{in})$ nous avons

$$\frac{\partial G}{\partial D}(S^{in}, D) = V\left(S^{in} - \lambda(D) - \frac{D}{f'(\lambda(D))}\right) = S^{in} - g(D).$$

Ainsi, $\frac{\partial G}{\partial D}(S^{in}, D) = 0$ est vérifiée si et seulement si $S^{in} = g(D)$. Par conséquent, en utilisant l'Hypothèse 2.2, $D^{opt}(S^{in})$ défini par (2.14) est l'unique solution de l'équation $S^{in} = g(D)$. □

Soit la courbe Γ définie par

$$\Gamma := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = g(D)\right\}. \tag{2.16}$$

Pour tout $S^{in} > 0$, le plus grand débit de biogaz (ou la plus grande

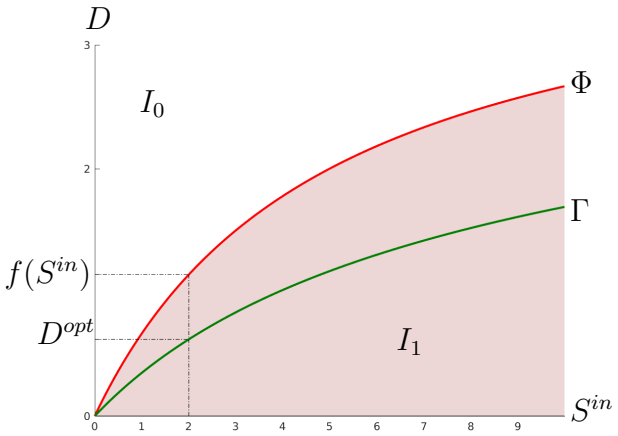


FIGURE 2.5 – *La courbe* Γ *dans le diagramme opératoire* (S^{in}, D) *pour* $f(S) = 4S/(5+S)$ *avec* $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$.

productivité de la biomasse) est donné par $(S^{in}, D) \in \Gamma$. Ainsi, comme nous l'observons sur les Figures 2.4 et 2.5, quand $S^{in} = 2$, le débit de biogaz optimal (ou la productivité de la biomasse optimale) d'un seul chémostat est donné pour $D = D^{opt}(2)$.

2. 3 Un chémostat avec de la mortalité

Nous considérons un simple chémostat tel qu'il est décrit dans la Section 2. 2, avec une fonction de croissance $f(\cdot)$ vérifiant l'Hypothèse 2.1, (2.3) et (2.4). La particularité du modèle dans cette section est la prise en considération de la mortalité de la biomasse de l'espèce présente dans le réacteur. Nous notons la mortalité a telle que $a > 0$. Le modèle mathématique d'un seul chémostat avec mortalité est défini par les équations différentielles ordinaires suivantes:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^{in} - S) - f(S)x \\ \dot{x} &= -Dx + f(S)x - ax. \end{aligned} \tag{2.17}$$

Lemme 2.2. *Pour toute condition initiale positive, il existe une unique solution* $(S(t), x(t))$ *bornée du système* (2.17) *pour tout* $t \geq 0$.

Ce résultat est similaire au Lemme 2.1 sauf qu'en prenant en considération la mortalité de la biomasse de l'espèce, les dynamiques n'admettent

plus un hyperplan invariant et attractif, lié à la conservation de la masse totale. Ainsi, $\lim_{t\to+\infty} S(t) + x(t) = S^{in}$ n'est plus vérifiée. L'existence et la stabilité des équilibres du système (2.17) sont données par le résultat suivant.

Théorème 2.2. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est vérifiée. Les équilibres de* (2.17) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $e_0 = (S^{in}, 0)$ qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si $D \geq f(S^{in}) - a$. Il est LES si et seulement si $D > f(S^{in}) - a$.

2) L'équilibre $e_1 = (S_1^*, x_1^*)$ de persistance de l'espèce où

$$S_1^* := \lambda(D + a) \quad \textit{et} \quad x_1^* := \frac{D}{D+a}(S^{in} - \lambda(D + a)). \tag{2.18}$$

Cet équilibre existe et il est strictement positif si et seulement si $D < f(S^{in}) - a$. Il est GAS et LES dès qu'il existe et qu'il est strictement positif.

La preuve de ce théorème est un classique de la littérature et peut être trouvée dans [26]. Par conséquent, quand $S^{in} > \lambda(D + a)$ (ou, par équivalence, $f(S^{in}) - a > D$), toute solution de (2.1) avec $S(0) \geq 0$ et $x(0) > 0$ converge vers l'équilibre positif e_1. Dans le cas contraire, quand $D \geq m$ ou $S^{in} \leq \lambda(D+a)$ (ou, par équivalence, $f(S^{in}) - a \leq D$), toute solution de (2.2) avec $S(0) \geq 0$ et $x(0) \geq 0$ converge vers l'équilibre de lessivage e_0.

Nous traçons le diagramme opératoire correspondant au système (2.17). Les régions dans lesquelles la solution du système (2.17) converge globalement vers l'un des états d'équilibres e_0 ou e_1 sont dessinées dans le plan (S^{in}, D). Notons Φ, la courbe définie par

$$\Phi := \left\{(S^{in}, D) : D = f(S^{in}) - a\right\}. \tag{2.19}$$

Cette courbe divise le plan positif (S^{in}, D) en deux régions I_0 et I_1 définies par (2.20).

$$\begin{aligned} I_0 &= \{(S^{in}, D) : D \geq f(S^{in}) - a\}, \\ I_1 &= \{(S^{in}, D) : D < f(S^{in}) - a\}. \end{aligned} \tag{2.20}$$

Ainsi, le diagramme opératoire correspondant au modèle (2.17) est tel

que représenté sur la Figure 2.6.

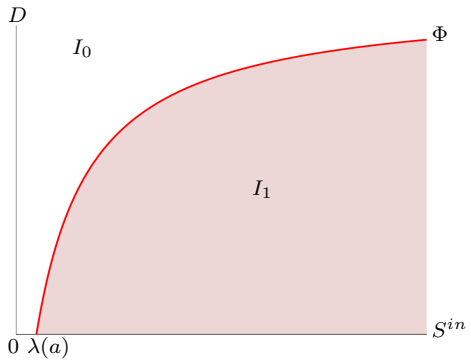


FIGURE 2.6 – *Diagramme opératoire du chémostat simple avec mortalité.*

Régions	I_0	I_1
e_0	GAS	I
e_1		GAS

TABLE 2.2 – *Stabilité des équilibres dans les différents régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat avec mortalité. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

Le comportement du système (2.17) dans chaque région est donné par le Tableau 2.2. Ayant un taux de mortalité strictement positif, la courbe Φ délimitant les deux régions I_0 et I_1 dans le diagramme opératoire est translatée du zéro, contrairement au cas sans mortalité, voir la Figure 2.2.

2. 3.1 Les concentrations de substrat et de biomasse

D'après le Théorème 2.2, à l'état d'équilibre, pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, les concentrations de substrat et de biomasse sortant d'un seul chémostat avec mortalité sont respectivement définies par

$$S^{out}(S^{in}, D) := \begin{cases} S^{in} & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a \\ \lambda\,(D + a) & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a, \end{cases} \tag{2.21}$$

$$x^{out}(S^{in}, D) := \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a \\ \frac{D}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)) & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a. \end{cases} \tag{2.22}$$

Ainsi, pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, nous avons

$$\frac{\partial S^{out}}{\partial D}(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a \\ \lambda'(D+a) & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a, \end{cases}$$

et

$$\frac{\partial x^{out}}{\partial D}(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a \\ \frac{a}{(D+a)^2}(S^{in} - \lambda(D+a)) - \frac{\lambda'(D+a)}{D+a} & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a. \end{cases}$$

Donc, pour tout $D < f(S^{in}) - a$, la fonction $D \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ est strictement croissante, comme il est montré dans la Figure 2.7 (a), mais la biomasse en sortie dépend de la fonction de croissance choisie. A titre d'exemple, $D \mapsto x^{out}(S^{in}, D)$ est illustrée dans la Figure 2.7 (b) pour la fonction de Monod.

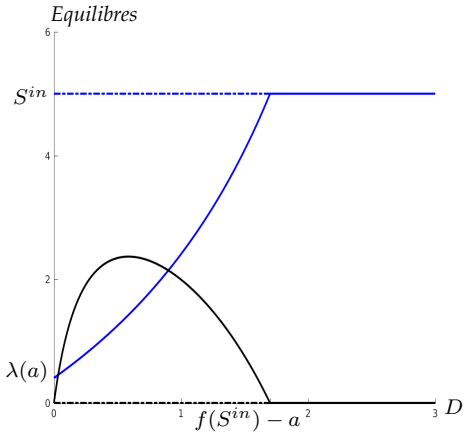


FIGURE 2.7 – *Les équilibres e_0 et e_1. Les concentrations de substrat et de biomasse d'un seul chémostat avec mortalité avec $f(S) = 4S/(5+S)$, $S^{in} = 5$ et $a = 0.3$.*

2. 3.2 Le débit de biogaz

Rappelons que dans le cas général, le débit de biogaz d'un seul chémostat est défini par (2.10). En utilisant les définitions (2.21) et (2.22) respectivement de S^{out} et x^{out}, pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, le débit de biogaz d'un seul

chémostat avec mortalité est donné par:

$$G(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a \\ VD(S^{in} - \lambda(D + a)) & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a. \end{cases} \tag{2.23}$$

Pour S^{in} fixé, la fonction $D \mapsto G(S^{in}, D)$ s'annule en $D = 0$ ou en $D \geq f(S^{in}) - a$, et est positive pour tout $D \in (0, f(S^{in}) - a)$. Elle admet donc un maximum sur $(0, f(S^{in}) - a)$.

Proposition 2.2. *Supposons que pour tout $S^{in} > \lambda(a)$ fixé, le maximum de $D \mapsto G(S^{in}, D)$ est unique, et défini $D^{opt}(S^{in}) \in (0, f(S^{in}) - a)$, tel que*

$$G(S^{in}, D^{opt}(S^{in})) = \max_{D \in [0, f(S^{in}) - a]} G(S^{in}, D).$$

Alors, le taux de dilution $D = D^{opt}(S^{in})$ est la solution de l'équation $S^{in} = g(D)$, où la fonction $g : [0, m - a) \mapsto \mathbb{R}$ est donnée par

$$g(D) := \lambda(D + a) + \frac{D}{f'(\lambda(D + a))}. \tag{2.24}$$

Démonstration. Soit S^{in} fixé, nous avons

$$\frac{\partial G}{\partial D}(S^{in}, D) = V \left(S^{in} - \lambda(D + a) - \frac{D}{f'(\lambda(D + a))} \right) = V(S^{in} - g(D)), \tag{2.25}$$

pour tout $D < f(S^{in}) - a$ où g est définie par (2.24). Par conséquent, $\frac{\partial G}{\partial D}(S^{in}, D) = 0$ est vérifié si et seulement si $S^{in} = g(D)$. □

Soit la courbe Γ définie par

$$\Gamma := \{(S^{in}, D) : S^{in} = g(D)\}. \tag{2.26}$$

Pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, le plus grand débit de biogaz est donné pour $(S^{in}, D) \in \Gamma$. Ainsi, comme nous l'observons sur les Figures 2.8 et 2.9, pour $S^{in} = 2.7$, le débit de biogaz optimal d'un seul chémostat avec mortalité est donné pour $D = D^{opt}(5)$.

2. 3.3 La productivité de la biomasse

Rappelons que dans le cas général, la productivité de la biomasse d'un seul chémostat est définie par (2.13). En utilisant les définitions (2.21) et (2.22) respectivement de S^{out} et x^{out}, pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, la productivité de la biomasse d'un seul chémostat avec mortalité est donnée par:

$$P(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad D \geq f(S^{in}) - a, \\ \frac{VD^2}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)) & \text{si} \quad D < f(S^{in}) - a. \end{cases} \tag{2.27}$$

Pour S^{in} fixé, la fonction $D \mapsto P(S^{in}, D)$ s'annule en $D = 0$ ou en $D \geq f(S^{in}) - a$, et est positive pour tout $D \in (0, f(S^{in}) - a)$. Elle admet donc un maximum sur $(0, f(S^{in}) - a)$.

Proposition 2.3. *Supposons que S^{in} est fixé, le maximum de $D \mapsto P(S^{in}, D)$ est unique et $D_P^{opt}(S^{in})$ est défini tel que*

$$P(S^{in}, D_P^{opt}(S^{in})) = \max_{0 \leq D \leq f(S^{in})-a} P(S^{in}, D),$$

Alors, le taux de dilution $D = D_P^{opt}(S^{in})$ est la solution de l'équation $S^{in} = \pi(D)$, où la fonction $\pi : [0, m-a) \mapsto \mathbb{R}$ est donnée par

$$\pi(D) := \lambda(D+a) + \frac{D(D+a)}{(D+2a)f'(\lambda(D+a))}. \tag{2.28}$$

Démonstration. Soit S^{in} fixé, pour tout $D < f(S^{in}) - a$, nous avons

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial D}(S^{in}, D) &= \frac{VD}{D+a}\left(\frac{D+2a}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)) - \frac{D}{f'(\lambda(D+a))}\right) \\ &= \frac{VD(D+2a)}{(D+a)^2}(S^{in} - \pi(D)), \end{aligned}$$

où π est définie par (2.28). Par conséquent, $\frac{\partial P}{\partial D}(S^{in}, D) = 0$ est vérifiée si et seulement si $S^{in} = \pi(D)$. Ainsi, $D = D_P^{opt}(S^{in})$ est l'unique solution de $S^{in} = \pi(D)$. □

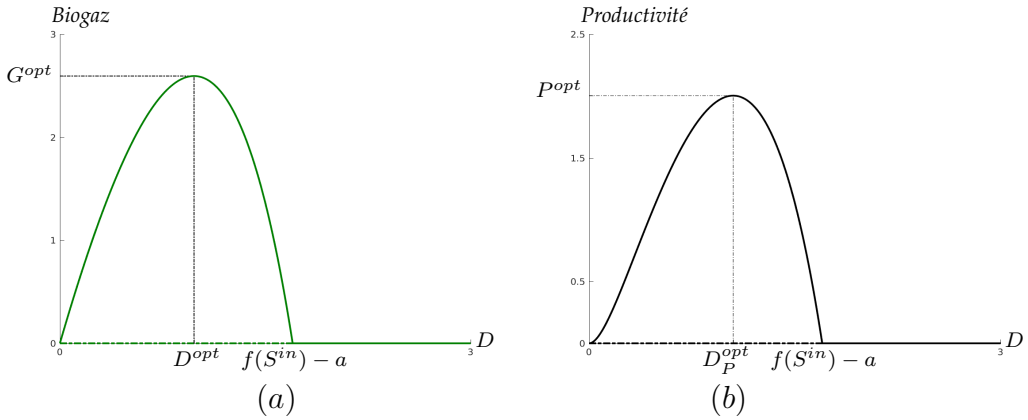


FIGURE 2.8 – *Le débit de biogaz et la productivité de la biomasse d'un seul chémostat avec mortalité où* $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ *et* $S^{in} = 2$. (a)*:* $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$ *et* $G^{opt} = G(S^{in}, D^{opt})$. (b)*:* $D^{opt} = D_P^{opt}(S^{in})$ *et* $P^{opt} = P(S^{in}, D_P^{opt})$.

Soit la courbe Π définie par

$$\Pi := \{(S^{in}, D) : S^{in} = \pi(D)\}. \tag{2.29}$$

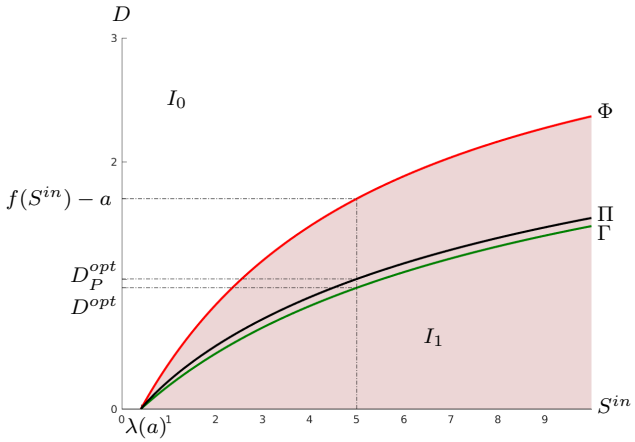


FIGURE 2.9 – *Les courbes* Γ *et* Π *dans le diagramme opératoire* (S^{in}, D)*, avec* $D^{opt} = D^{opt}(S^{in})$ *et* $D_P^{opt} = D_P^{opt}(S^{in})$*, où* $f(S) = 4S/(5+S)$ *et* $a = 0.3$.

Pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, la plus grande productivité de la biomasse est donnée pour $(S^{in}, D) \in \Pi$. Ainsi, comme nous le voyons sur les Figures 2.8 et 2.9, pour $S^{in} = 5$, la productivité de la biomasse optimale d'un seul chémostat avec mortalité est donnée pour $D = D_P^{opt}(5)$.

2. 4 De l'inhibition dans un chémostat

Nous considérons un seul chémostat tel qu'il est décrit dans la Section 2. 2. La différence est que dans la Section 2. 2 nous avons un unique S tel que $f(S) = D$ ce qui n'est plus vrai lorsque la fonction de croissance f et non-monotone. Dans cette section, la fonction de croissance f vérifie l'hypothèse suivante.

Hypothèse 2.3. *La fonction f est de classe $\mathcal{C}^1$, $f(0) = 0$, il existe S_m tel que pour tout $S \in]0, +\infty[- \{S_m\}$, $f'(S)(S_m - S) > 0$ et $\lim_{S\to+\infty} S(t) = 0$.*

Remarque 2.2. *L'Hypothèse 2.3 est vérifiée par une fonction de type Haldane définie par:*

$$f(S) = \frac{mS}{K + S + S^2/L}, \quad m = \sup_{S>0} f(S). \tag{2.30}$$

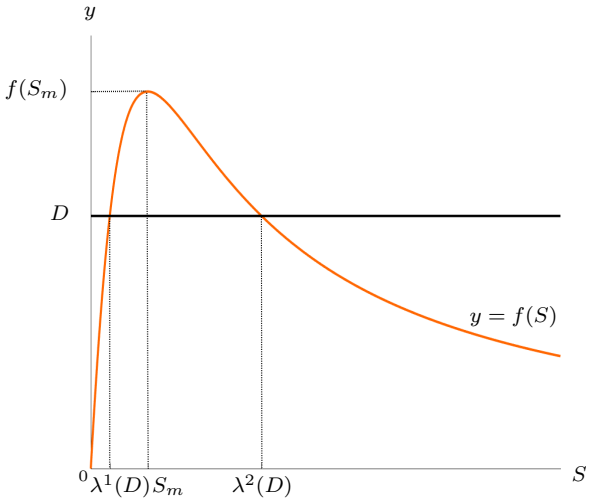


FIGURE 2.10 – *Solution de l'équation $f(S) = D$ avec f une fonction de type Haldane.*

Pour ce genre de fonction, quand $D < f(S_m)$, l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions $\lambda^1(D)$ et $\lambda^2(D)$ telles que $\lambda^1(D) < \lambda^2(D)$, voir Figure 2.10. Ainsi, le seuil de croissance (*break-even concentration*) est défini par

$$\lambda(D) := f^{-1}(D) = \begin{cases} \lambda^1(D) & \text{si} \quad 0 \le D \le f(S_m), \\ \lambda^2(D) & \text{si} \quad f(S_m) < D < m. \end{cases} \tag{2.31}$$

En considérant une fonction de croissance f non-monotone, le modèle mathématique étudié dans cette section s'écrit sous la même forme que le système (2.2) dont les solutions $(S(t), x(t))$ vérifient le Lemme 2.1. L'existence et la stabilité des équilibres sont données dans le résultat suivant.

Théorème 2.3. *Supposons que l'Hypothèse 2.3 est vérifiée. Les équilibres de* (2.2) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $e_0 = (S^{in}, 0)$ qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si $D \geq f(S^{in})$. Il est LES si et seulement si $D > f(S^{in})$.

2) Les équilibres de persistance de l'espèce:

- *L'équilibre $e_1^1 = (S_1^{1*}, x_1^{1*})$ où*

$$S_1^{1*} := \lambda^1(D) \quad \textit{et} \quad x_1^{1*} := S^{in} - \lambda^1(D). \tag{2.32}$$

Cet équilibre existe et il est strictement positif si et seulement si $\lambda^1(D) < S^{in}$. Il est GAS si et seulement si $\lambda^1(D) < S^{in} < \lambda^2(D)$. Il est LES dès qu'il existe et qu'il est strictement positif.

- *L'équilibre $e_1^2 = (S_1^{2*}, x_1^{2*})$ où*

$$S_1^{2*} := \lambda^2(D) \quad \textit{et} \quad x_1^{2*} := S^{in} - \lambda^2(D). \tag{2.33}$$

Cet équilibre existe et il est strictement positif si et seulement si $\lambda^2(D) < S^{in}$. Il est instable dès qu'il existe.

La preuve du Théorème 2.3 se trouve dans [57, 26]. Notons Φ la courbe définie par

$$\begin{aligned} \Phi &:= \{(S^{in}, D) : D = f(S^{in})\} \\ &:= \{(S^{in}, D) : \lambda^1(D) = S^{in} \text{ si } S^{in} \leq S_m \text{ et } \lambda^2(D) = S^{in} \text{ si } S^{in} \geq S_m\}. \end{aligned} \tag{2.34}$$

Cette courbe divise le plan opératoire en trois régions I_0, I_1 et I_2 définies par

$$\begin{aligned} I_0 &= \{(S^{in}, D) : 0 < S^{in} \leq \lambda^1(D)\}, \\ I_1 &= \{(S^{in}, D) : \lambda^1(D) < S^{in} < \lambda^2(D)\}, \\ I_2 &= \{(S^{in}, D) : \lambda^2(D) \leq S^{in}\}. \end{aligned} \tag{2.35}$$

Ainsi, pour toute fonction de croissance f vérifiant l'Hypothèse 2.3, le diagramme opératoire correspondant au modèle (2.2), décrivant les résultats qualitatifs du Théorème 2.3, est tel que représenté sur la Figure 2.11.

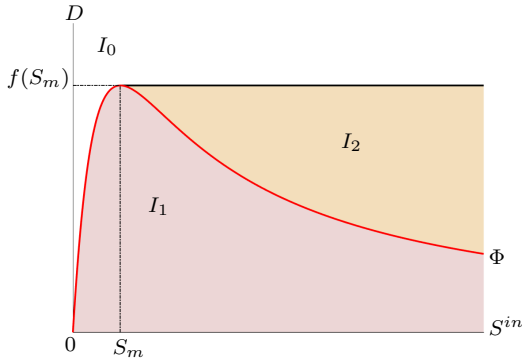


FIGURE 2.11 – *Diagramme opératoire d'un seul chémostat avec une fonction de croissance non-monotone.*

Le comportement du système (2.2) dans chaque région est donné par le Tableau 2.3.

Régions	I_0	I_1	I_2
e_0	GAS	I	LES
e_1		GAS	LES
e_2			I

TABLE 2.3 – *Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire d'un seul chémostat avec f non-monotone. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

CHAPITRE 3

DISPOSITIF EN SÉRIE MONO-ALIMENTÉ

Les résultats de ce chapitre sont publiés dans le journal *Mathematical Biosciences and Engineering,* [11] et dans le papier de conférence [10].

Sommaire

3. 1 Introduction **60**

3. 2 Modèle mathématique **61**

3. 3 Trois critères de performances **68**

3. 4 Diagramme opératoire **82**

3. 5 Applications et simulations numériques **88**

3. 6 Conclusion **97**

3. 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons une configuration de deux chémostats reliés en série, où le volume total V est divisé en deux volumes rV et $(1-r)V$ avec $r \in (0,1)$, telle que représentée dans la Figure 3.1. Le flux Q dans cette structure est constant et l'alimentation ne se fait qu'à travers le premier réservoir par une concentration de substrat S^{in}. Dans les deux réservoirs, la concentration de substrat est notée S_i et la biomasse est notée x_i pour le réservoir $i = 1, 2$.

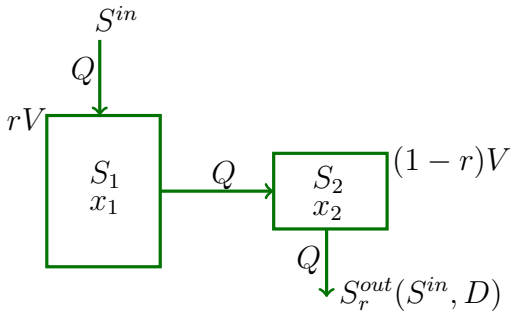


FIGURE 3.1 – *Configuration mono-alimentée de deux chémostats reliés en série.*

Le modèle mathématique représentant cette structure en série, suivi de l'étude des états d'équilibres, sont présentés dans la Section 3. 2. La Section 3. 3 constituant la plus grande partie de ce chapitre est consacrée à l'analyse des performances de cette configuration en série. En effet, la concentration de substrat en sortie, la productivité de la biomasse et le débit de biogaz sont les trois critères de performances respectivement traités dans les Sous-Sections 3. 3.1, 3. 3.2 et 3. 3.3. Cette analyse est appuyée et décrite par le diagramme opératoire du modèle mathématique défini par (3.2) que nous retrouvons dans la Section 3. 4. Pour plus de compréhension, dans la Section 3. 5 nous donnons plusieurs simulations numériques illustrant les résultats de notre analyse en utilisant trois types de fonctions de croissance spécifiques: les fonctions linéaires, la fonction de Monod et les fonctions de Hill.

3. 2 Modèle mathématique

Pour tout $r \in (0,1)$, le modèle mathématique représentant la configuration en série schématisée dans la Figure 3.1 est donné par le système d'équations suivant:

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)X_1/Y \\ \dot{X}_1 &= -\tfrac{D}{r}X_1 + f(S_1)X_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)X_2/Y \\ \dot{X}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(X_1 - X_2) + f(S_2)X_2. \end{aligned} \tag{3.1}$$

Les taux de dilution correspondant respectivement au premier et au second réservoirs sont D/r et $D/(1-r)$, où D est le taux de dilution global correspondant à un seul chémostat défini par $D = Q/V$. Nous considérons que le rendement est le même dans les deux réacteurs car nous avons une seule et même espèce qui se trouve dans les deux réacteurs. Par un simple changement de variables $x_1 = X_1/Y$ et $x_2 = X_2/Y$ nous obtenons le système équivalent suivant:

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S_2)x_2. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Les équations du système (3.2) ne sont pas définies pour $r = 0$ et $r = 1$ et correspondent aux équations d'un seul chémostat défini par (2.2).

Dans [22], l'analyse mathématique de (3.2) a été réalisée pour une fonction de croissance linéaire $f(S) = \nu S$ $(\nu > 0)$ et des simulations numériques sont données pour une fonction de croissance de type Monod $f(S) = mS/(K+S)$. Les résultats de [22] sont étendus pour une fonction de croissance de type Monod et pour une fonction de croissance concave strictement croissante dans [21].

Remarque 3.1. *Le résultat principal de [22, 21] qu'on peut retrouver aussi dans [52], prédit l'existence d'un seuil S_1^{in} tel que pour $S^{in} \leq S_1^{in}$, la concentration de substrat $S_r^{out}(S^{in}, D)$ sortant du second réservoir, à l'état d'équilibre, vérifie*

l'inégalité $S_r^{out}(S^{in}, D) > \lambda(D)$ *pour tout* $r \in (0,1)$ *et, si* $S^{in} > S_1^{in}$ *alors il existe un seuil* $r_1 \in (0,1)$*, tel que* $S_r^{out}(S^{in}, D) < \lambda(D)$ *si et seulement si* $r_1 < r < 1$*.*

Comme nous l'avons noté dans (2.8), pour un seul chémostat, nous avons $S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D)$. Ainsi, suivant la Remarque 3.1, si $S^{in} \leq S_1^{in}$ alors la configuration en série est toujours moins efficace qu'un seul chémostat de volume total identique V. Dans le cas contraire, si $S^{in} > S_1^{in}$ et pour r assez grand (c'est-à-dire $r > r_1$), la configuration en série est plus performante qu'un seul chémostat.

Dans ce chapitre, nous étendons ces résultats pour toutes les fonctions de croissance strictement croissantes où la concavité de la fonction f n'est pas une condition nécessaire. Nous donnons des formules explicites de $S_1^{in}(D)$ et $r_1(S^{in}, D)$. Par conséquent, nous considérons une fonction de croissance satisfaisant l'Hypothèse 2.1 et les définitions (2.3) et (2.4).

Lemme 3.1. *Les solutions* $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ *du système* (3.2) *avec une condition initiale* $(S_1^0, x_1^0, S_2^0, x_2^0)$ *strictement positive, existent pour tout* $t \geq 0$*, sont strictement positives, bornées et* $\lim_{t\to+\infty}(S_i(t) + x_i(t)) = S^{in}$ *avec* $i = 1, 2$*.*

Le preuve du Lemme 3.1 requiert les mêmes propriétés que la preuve du Lemme 2.1 et est laissée au lecteur. L'existence et la stabilité des équilibres de (3.2) sont données dans le résultat suivant.

Théorème 3.1. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est vérifiée. Les états d'équilibres du système* (3.2) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $E_0 = (S^{in}, 0, S^{in}, 0)$ *qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si*

$$D \geq \max\{r, 1-r\} f(S^{in}). \tag{3.3}$$

Il est LES si et seulement si $D > \max\{r, 1-r\} f(S^{in})$*.*

2) L'équilibre $E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, S^{in} - \overline{S}_2)$ *de lessivage dans le premier chémostat mais pas dans le second, où* $\overline{S}_2$ *est donné par* $\overline{S}_2 = \lambda\left(D/(1-r)\right)$*. Cet équilibre existe si et seulement si* $D < (1-r) f(S^{in})$*. Il est GAS si et seulement si*

$$r f(S^{in}) \leq D \text{ et } D < (1-r) f(S^{in}). \tag{3.4}$$

Il est LES si et seulement si $r f(S^{in}) < D$ et $D < (1-r)f(S^{in})$.

3) L'équilibre $E_2 = (S_1^*, S^{in} - S_1^*, S_2^*, S^{in} - S_2^*)$ de persistance des espèces dans les deux chémostats, où S_1^* est donné par $S_1^* = \lambda(D/r)$ et $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de l'équation

$$h(S_2) = f(S_2) \quad \textit{avec} \quad h(S_2) := \frac{D(S_1^* - S_2)}{(1-r)(S^{in} - S_2)}. \tag{3.5}$$

Cet équilibre existe et est positif si et seulement si $D < r f(S^{in})$. Il est GAS et LES dès qu'il existe et qu'il est positif.

Démonstration.

Existence des équilibres:

Remarquons que le système (3.2) a une structure en cascade. Considérons le changement de variable $z_i(t) = S_i(t) + x_i(t)$ $(i = 1, 2)$. Ainsi, le système (3.2) devient comme suit:

$$\begin{array}{rcl} \dot{z}_1 &=& \frac{D}{r}(S^{in} - z_1) \\ \dot{x}_1 &=& -\frac{D}{r}x_1 + f(z_1 - x_1)x_1 \\ \dot{z}_2 &=& \frac{D}{1-r}(z_1 - z_2) \\ \dot{x}_2 &=& \frac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(z_2 - x_2)x_2. \end{array} \tag{3.6}$$

Nous pouvons facilement montrer que $\lim_{t\to+\infty} z_i(t) = S^{in}$ $(i = 1, 2)$. Donc $(x_1(t), x_2(t))$ satisfait des dynamiques asymptotiquement autonomes, dont le système limite

$$\begin{array}{rcl} \dot{x}_1 &=& -\frac{D}{r}x_1 + f(S^{in} - x_1)x_1 \\ \dot{x}_2 &=& \frac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S^{in} - x_2)x_2 \end{array} \tag{3.7}$$

est défini dans le carré $\Sigma := [0, S^{in}] \times [0, S^{in}]$. Le système (3.7) a une structure en cascade. Il admet au plus trois équilibres:

$$e_0 := (0, 0), e_1 := \left(0, S^{in} - \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right) \text{ et } e_2 := \left(S^{in} - \lambda\left(\tfrac{D}{r}\right), x_2^*\right)$$

où $x_2^* \in (0, S^{in})$ une solution, si elle existe, de l'équation

$$\varphi(x_2) = S^{in} - \lambda\left(\frac{D}{r}\right), \text{ où } \varphi(x_2) := x_2 - \frac{1-r}{D} f(S^{in} - x_2)x_2. \tag{3.8}$$

Les équilibres E_0, E_1 et E_2 de (3.2) correspondent respectivement aux équilibres e_0, e_1 et e_2. Ils ont les mêmes valeurs x_i, $i = 1, 2$, et leurs S_i correspondant sont donnés par $S_i = S^{in} - x_i$, $i = 1, 2$. Notons que e_0, e_1 et e_2 donnent respectivement

$$(S_1, S_2) = (S^{in}, S^{in}), (S_1, S_2) = \left(S^{in}, \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right), (S_1, S_2) = \left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}\right), S_2^*\right).$$

Ceci montre que $\overline{S}_2 = \lambda(D/(1-r))$ et $S_1^* = \lambda(D/r)$, ce qui rejoint l'énoncé du théorème. L'équilibre e_0, et donc l'équilibre correspondant à l'équilibre E_0, existe toujours. L'équilibre e_1 existe si et seulement si $S^{in} - \lambda(D/(1-r)) > 0$, c'est-à-dire $D < (1-r)f(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_1 dans le théorème. Concernant l'existence et l'unicité de e_2, notons que x_2^* est une solution de (3.8) si et seulement si $S_2^* = S^{in} - x_2^*$ satisfait $h(S_2^*) = f(S_2^*)$, ce qui prouve (3.5). La fonction h est positive, strictement décroissante et $h(S_1^*) = 0$, où $S_1^* = \lambda(D/r)$, si et seulement si $S^{in} > \lambda(D/r)$, voir Figure 3.3. Par conséquent, comme f est strictement croissante (voir l'Hypothèse 2.1), Il existe une unique solution de $h(S_2) = f(S_2)$ dans $[0, S_1^*)$ notée S_2^*. Donc l'équilibre e_2 existe si et seulement si $S^{in} > \lambda(D/r)$, c'est-à-dire $D < rf(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_2 dans l'énoncé du théorème.

Stabilité locale des équilibres:

La matrice Jacobienne associée au système (3.7) est définie par

$$J := \begin{pmatrix} -\frac{D}{r} + A_1 & 0 \\ \frac{D}{1-r} & -\frac{D}{1-r} + A_2 \end{pmatrix} \text{ avec } A_{i=1,2} = f(S^{in} - x_i) - f'(S^{in} - x_i)x_i.$$

Les valeurs propres de cette matrice triangulaire sont les éléments de sa diagonale. Pour e_0, les valeurs propres sont $-D/r + f(S^{in})$ et $-D/(1-r) + f(S^{in})$. Ainsi, e_0, et donc E_0, est LES si et seulement si $D > \max\{r, 1-r\}f(S^{in})$. Pour e_1, les valeurs propres sont $-D/r + f(S^{in})$ et $-f'(\lambda(D/(1-r)))(S^{in} - \lambda(D/(1-r)))$. La seconde valeur propre est strictement négative si et seulement si $D < (1-r)f(S^{in})$, autrement dit, e_1 existe. Ainsi, e_1, et donc

E_1, est LES si et seulement si $rf(S^{in}) < D < (1-r)f(S^{in})$. Pour e_2, les valeurs propres sont $-f'(\lambda(D/r))(S^{in} - \lambda(D/r))$ et $-D/(1-r) + f(S_2^*) - f'(S_2^*)x_2^*$, où $x_2^* = S^{in} - S_2^*$, et S_2^* est la solution de l'équation (3.5). Comme nous le voyons dans la Figure 3.3 (a), $0 < S_2^* < S_1^* < S^{in}$ donc $(S_1^* - S_2^*)/(S^{in} - S_2^*) < 1$. Ainsi, nous avons $h(S_2^*) < D/(1-r)$ et selon l'équation (3.5), c'est équivalent à $f(S_2^*) < D/(1-r)$. Par conséquent, la seconde valeur propre est strictement négative, ce qui montre que e_2, et donc E_2, est LES, si et seulement si la première valeur propre est strictement négative. Cette condition est équivalente à $S^{in} > \lambda(D/r)$, c'est-à-dire $D < rf(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_2.

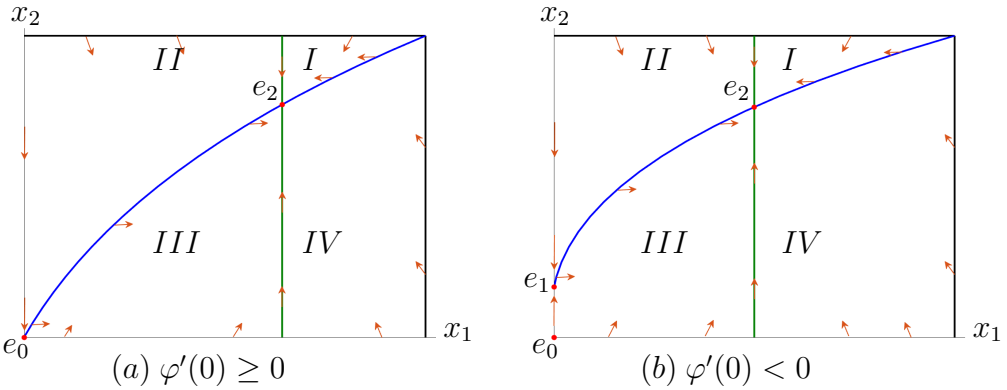


FIGURE 3.2 – *Stabilité globale de l'équilibre e_2. (a): e_1 n'existe pas. (b): e_1 existe.*

Stabilité globale des équilibres:

Similairement à la preuve de la Proposition 7 dans [16], ou encore dans la Section 2.1.2.3 de [26], nous utilisons les arguments du plan de phase afin de traiter la stabilité asymptotique globale. Nous donnons les détails de la preuve quand e_2 existe. Le cas où e_2 n'existe pas mais e_1 existe et le cas où ni e_2 ni e_1 n'existent sont traités de la même façon. Les isoclines $x_1 = S^{in} - \lambda(D/r)$ et $x_1 = \varphi(x_2)$, où φ est définie par (3.8), séparent l'intérieur de Σ en quatre régions définies par

$$\begin{aligned} I &: \dot{x}_1 < 0, \dot{x}_2 < 0, \qquad II &: \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 < 0, \\ III &: \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 > 0, \qquad IV &: \dot{x}_1 < 0, \dot{x}_2 > 0. \end{aligned} \tag{3.9}$$

Deux cas dépendant, ou non de l'existence de e_1, doivent être distingués, voir la Figure 3.2. Nous considérons le cas où e_1 existe. Le cas où il n'existe pas est similaire. L'isocline $x_1 = \varphi(x_2)$ est telle que représentée sur la Figure 3.2 (b), c'est-à-dire qu'elle représente le graphe d'une fonction strictement croissante. En effet, en utilisant la définition (3.8) de φ, nous avons

$$\varphi'(x_2) = 1 - \tfrac{1-r}{D} f(S^{in} - x_2) + \tfrac{1-r}{D} f'(S^{in} - x_2)x_2.$$

Notons que $\varphi'(0) = 1 - (1-r)f(S^{in})/D$. Par conséquent, e_1 existe si et seulement si $\varphi'(0) < 0$ comme le montre la figure. Pour $x_2 \in (\overline{x}_2, S^{in})$, où $\overline{x}_2 = S^{in} - \lambda(D/(1-r))$ est la composante x_2 de e_1, nous avons

$$\varphi'(x_2) > 1 - \tfrac{1-r}{D} f(S^{in} - x_2) > 1 - \tfrac{1-r}{D} f(S^{in} - \overline{x}_2) = 0,$$

ce qui prouve que φ est strictement croissante. Le champ de vecteurs associé à (3.7) est horizontal si $x_1 = \varphi(x_2)$ et est vertical si $x_1 = 0$ ou $x_1 = S^{in} - \lambda(D/r)$. Il est dirigé comme indiqué sur la figure. D'abord supposons $(x_1(0), x_2(0)) \in I \cup III$. Ces régions sont positivement invariantes. Puisque dans I [resp. III], $x_1(t)$ et $x_2(t)$ sont strictement décroissantes [resp. croissantes], les limites suivantes existent:

$$\lim_{t\to+\infty} x_1(t) = x_{1\infty}, \quad \lim_{t\to+\infty} x_2(t) = x_{2\infty}. \tag{3.10}$$

Par conséquent, $(x_{1\infty}, x_{2\infty})$ est un équilibre de (3.7), qui appartient à la frontière $\overline{I}$ ou la frontière $\overline{III}$. Puisque e_0, e_1 et e_2 (resp. e_2) sont les seuls équilibres dans $\overline{III}$ (resp. $\overline{I}$) et, puisque e_1 attire la seule solution avec $x_1(0) = 0$ et e_0 n'attire aucune solution de conditions initiales strictement positives, il s'ensuit que

$$e_2 = (x_{1\infty}, x_{2\infty})\,. \tag{3.11}$$

Supposons maintenant que $(x_1(0), x_2(0)) \in IV$. Si $(x_1(t), x_2(t))$ reste dans IV pour tout $t > 0$ alors $x_1(\cdot)$ est strictement décroissante et $x_2(\cdot)$ is strictement croissante. Ainsi, les limites (3.10) existent. Par conséquent, $(x_{1\infty}, x_{2\infty})$ est un équilibre de (3.7), qui appartient à la frontière $\overline{IV}$. Puisque e_2 est le seul équilibre dans $\overline{IV}$, nous concluons que (3.11) est vérifié. Si $(x_1(t), x_2(t))$ quitte la région IV, alors il ne peut entrer que dans la région I. Par conséquent, comme nous l'avons montré précédemment, il tend nécessairement

vers e_2 et donc, (3.11) est vérifié. Le même argument montre que toute solution de condition initiale dans II reste toujours dans II et elle converge ensuite vers e_2 ou elle quitte la région II, puis elle entre nécessairement dans la région III, et ensuite, comme nous l'avons montré précédemment, elle tend vers e_2. Par conséquent, e_2 est GAS à l'intérieur de Σ. En utilisant la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes (voir l'annexe F de [57]), nous déduisons que E_2 est GAS si et seulement si il existe. □

Remarque 3.2. *Des bifurcations transcritiques apparaissent dans les cas limites* $D = rf(S^{in})$ *et* $D = (1-r)f(S^{in})$.

1. *Pour* $0 < r < 1/2$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1 *quand* $D = (1-r)f(S^{in})$, *et une bifurcation transcritique de* E_1 *et* E_2 *quand* $D = rf(S^{in})$.

2. *Pour* $1/2 < r < 1$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_2 *quand* $D = rf(S^{in})$ *et une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1 *quand* $D = (1-r)f(S^{in})$.

3. *Pour* $r = 1/2$ *et* $D = f(S^{in})/2$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1, *et* E_0 *et* E_2, *simultanément.*

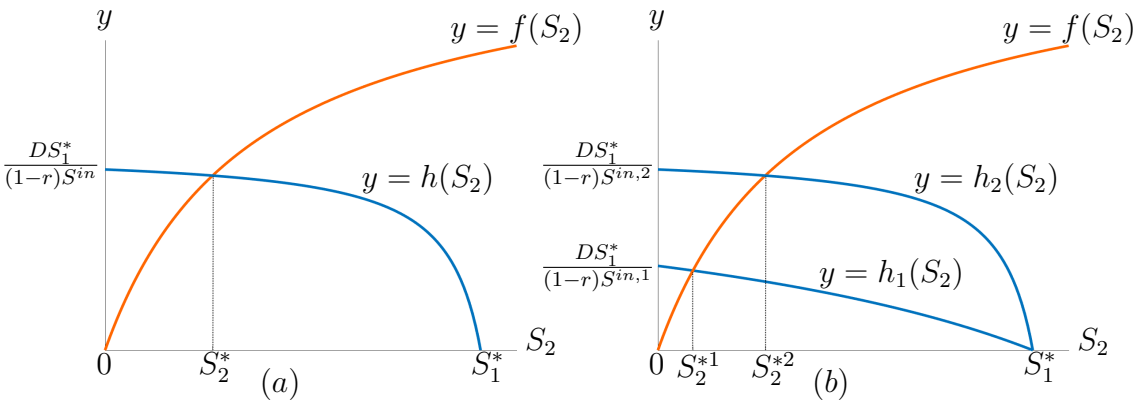


FIGURE 3.3 – (a)*: Illustration graphique de l'équation* (3.5). (b)*: Le résultat de la Proposition 3.1 avec* $S_2^{*i} = S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, $i = 1, 2$.

La Figure 3.3 (a) montre les fonctions f et h, et $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ qui est l'unique solution de l'équation (3.5) puisque f est strictement croissante et le graphe de h est une hyperbole. Si $S^{in,1} > S^{in,2}$, alors $h_i(S_2) = \frac{D(S_1^* - S_2)}{(1-r)(S^{in,i} - S_2)}$, $i = 1, 2$, satisfait $h_2(S_2) > h_1(S_2)$, pour tout $S_2 \in (0, S_1^*)$, comme le montre la Figure 3.3 (b). Par conséquent, nous avons le résultat suivant:

Proposition 3.1. *Soient $S^{in,1}$ et $S^{in,2}$ deux concentrations de substrat en entrée différentes. Si $S^{in,1} > S^{in,2} > 0$, alors pour tout $r \in (D/f(S^{in,2}), 1)$ et $D > 0$, nous avons $S_2^*(S^{in,1}, D, r) < S_2^*(S^{in,2}, D, r)$.*

Démonstration. Soit $S_2^{*i} = S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, $i = 1, 2$. Supposons que $S_2^{*1} \geq S_2^{*2}$. Sachant que f est strictement croissante alors $f(S_2^{*1}) \geq f(S_2^{*2})$. Puisque $f(S_2^{*1}) = h_1(S_2^{*1})$ et $f(S_2^{*2}) = h_2(S_2^{*2})$ alors $h_1(S_2^{*1}) \geq h_2(S_2^{*2})$. Comme $h_2 > h_1$ alors $h_2(S_2^{*2}) > h_1(S_2^{*2})$. Sachant que h_1 est strictement décroissante alors $h_1(S_2^{*2}) \geq h_1(S_2^{*1})$. Par conséquent, nous avons $h_1(S_2^{*1}) > h_1(S_2^{*1})$ ce qui est une contradiction. Donc, nous obtenons $S_2^{*1} < S_2^{*2}$. □

3. 3 Trois critères de performances

Dans cette section, nous donnons les expressions de la concentration de substrat en sortie, de la productivité de la biomasse et du débit de biogaz, à l'état d'équilibre, pour la configuration en série de deux chémostats.

3. 3.1 La concentration de substrat en sortie

Considérons la dépendance de la concentration de substrat en sortie par rapport au taux de dilution D et à la concentration de substrat en entrée S^{in}. Comme il est indiqué dans le Théorème 3.1, pour $0 < r < 1$, la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre est donnée par les formules suivantes:

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} S^{in} & \text{si} \quad \max\{r, 1-r\} f(S^{in}) \leq D \\ \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & \text{si} \quad r f(S^{in}) \leq D \text{ et } D \leq (1-r) f(S^{in}) \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & \text{si} \quad D < r f(S^{in}). \end{cases} \tag{3.12}$$

Lemme 3.2. *Pour tout $0 \leq D < f(S^{in})$, nous avons $\lim_{r \to 1} S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D)$.*

Démonstration. Soit $0 \leq D < f(S^{in})$. En utilisant (3.5), nous avons $h(S_2) =$

$f(S_2)$ qui est équivalente à

$$D(S_1^* - S_2^*) = (1-r)(S^{in} - S_2^*)f(S_2^*). \tag{3.13}$$

Comme $S_1^*|_{r=1} = \lambda(D)$ et $\lim_{r\to 1} f(S_2^*) < +\infty$ alors, (3.13) donne $D(\lambda(D) - \lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in}, D, r)) = 0$. Par conséquent, nous avons $\lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in}, D, r)) = \lambda(D)$. □

Bien que S_r^{out} soit définie par (3.12) pour $0 < r < 1$, comme $\overline{S}_2|_{r=0} = \lambda(D)$, et en utilisant le Lemme 3.2, par continuité, nous l'étendons pour $r = 0$ et $r = 1$ par

$$S_0^{out}(S^{in}, D) = S_1^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D). \tag{3.14}$$

Dans ce qui suit, nous comparons S_r^{out} définie par (3.12) et (3.14) avec S^{out} définie par (2.8).

Pour $r \in (0,1)$ fixé, soit la fonction $g_r : [0, rm) \to \mathbb{R}$, où m est donné par (2.3), définie par

$$g_r(D) := \lambda(D) + \tfrac{\lambda(D/r) - \lambda(D)}{1-r}. \tag{3.15}$$

Le résultat suivant affirme que la configuration en série de deux chémostats, respectivement de volumes rV et $(1-r)V$, représentée sur la Figure 3.1, est plus efficace que le chémostat de volume V, si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$.

Théorème 3.2. *Pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$. De plus, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} = g_r(D)$.*

Démonstration. Rappelons que $S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de l'équation (3.5). Prouvons d'abord que

$$S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D) \quad \text{si et seulement si} \quad S^{in} > g_r(D). \tag{3.16}$$

Puisque f est strictement croissante et h est strictement décroissante, alors, $S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D)$ est équivalent à $h(\lambda(D)) < f(\lambda(D)) = D$. Ainsi, en

utilisant la définition de h, la condition $h(\lambda(D)) < D$ s'écrit comme suit

$$\frac{D(\lambda(D/r)-\lambda(D))}{(1-r)(S^{in}-\lambda(D))} < D,$$

ce qui est équivalent à

$$S^{in} > \lambda(D) + \frac{\lambda(D/r)-\lambda(D)}{1-r}.$$

Par conséquent, selon la définition (3.15) de g_r, cette inégalité est équivalente à $S^{in} > g_r(D)$. Remarquons aussi que la fonction g_r, définie par (3.15), satisfait

$$g_r(D) = \lambda\left(\frac{D}{r}\right) + \frac{r}{1-r}\left(\lambda\left(\frac{D}{r}\right) - \lambda(D)\right). \tag{3.17}$$

Par conséquent, nous avons $g_r(D) > \lambda(D/r)$.

Passons maintenant à la preuve du théorème. Supposons que $S^{in} > g_r(D)$, alors nous avons $S^{in} > \lambda(D/r) > \lambda(D)$ de sorte que comme le montrent (2.8) et (3.12), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r) \quad \text{et} \quad S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D). \tag{3.18}$$

Par conséquent, en utilisant (3.16), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$. Supposons maintenant que $S^{in} \leq g_r(D)$. Lorsque $r < 1/2$, trois cas doivent être distingués. Premièrement, si $\lambda(D) < \lambda(D/r) < S^{in} \leq g_r(D)$, alors, par (2.8) et (3.12), nous obtenons (3.18). Donc, en utilisant (3.16), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) \geq S^{out}(S^{in}, D)$. Deuxièmement, si $\lambda(D) < \lambda(D/(1-r)) < S^{in} \leq \lambda(D/r)$ alors, par (2.8) et (3.12), $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D/(1-r))$ et $S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D)$. Par conséquent, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. Enfin, si $S^{in} \leq \lambda(D)$, alors $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$. Lorsque $r \geq 1/2$, la preuve est similaire, sauf que nous devons distinguer seulement deux cas, $\lambda(D) < S^{in} \leq \lambda(D/r)$ et $S^{in} \leq \lambda(D)$. En conclusion, pour tout $r \in (0, 1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$.

Les mêmes calculs montrent l'équivalence si les inégalités sont remplacées par des égalités. □

Nous avons besoin d'introduire l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toute fonction de croissance strictement concave. Elle est satisfaite aussi

par les fonctions de Hill qui ne sont pas concaves, voir la Section 3. 5.

Hypothèse 3.1. *Pour tout $D \in [0, m)$, la fonction $r \in (D/m, 1) \mapsto g_r(D) \in \mathbb{R}$ est strictement décroissante.*

Nous avons le résultat suivant :

Lemme 3.3. *Nous supposons que les Hypothèses 2.1 et 3.1 sont satisfaites. Pour tout (S^{in}, D) vérifiant la condition $S^{in} > g(D)$, où g est définie par* (2.15)*, il existe un unique $r = r_1(S^{in}, D) \in (0, 1)$ tel que $S^{in} = g_r(D)$. Nous avons $r > r_1(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$.*

Démonstration. Soit $D < m$. D'après l'Hypothèse 3.1, pour tout $r \in (D/m, 1)$, la fonction $r \mapsto g_r(D)$ est strictement décroissante. D'après l'Hypothèse 2.1, nous avons $\lim_{r \to D/m} \lambda(D/r) = \lambda(m) = +\infty$. Ainsi, $\lim_{r \to D/m} g_r(D) = +\infty$. En utilisant la règle de L'Hôpital [2], nous avons $\lim_{r \to 1} g_r(D) = g(D)$, où g est définie par (2.15). Ensuite, en utilisant le Théorème des Valeurs Intermédiaires, nous déduisons que pour $S^{in} > g(D)$ il existe un unique $r = r_1(S^{in}, D)$ dans $(0, 1)$ tel que $S^{in} = g_r(D)$. Puisque la fonction $r \mapsto g_r(D)$ est strictement décroissante alors, $r > r_1(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} = g_{r_1}(D) > g_r(D)$. □

Nous pouvons maintenant énoncer notre résultat principal qui compare S_r^{out} et S^{out}.

Théorème 3.3. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 3.1 sont satisfaites.*

- *Si $S^{in} \leq g(D)$ alors pour tout $r \in (0, 1)$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$.*
- *Si $S^{in} > g(D)$ alors nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_1(S^{in}, D) < r < 1$ avec $r_1(S^{in}, D)$ défini dans le Lemme 3.3 et g est définie par* (2.15)*.*

L'égalité est satisfaite pour $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ et $r = 1$.

Démonstration. Rappelons que g est définie par (2.15)

- D'après les Hypothèses 2.1 et 3.1, la fonction $r \in (D/m, 1) \mapsto g_r(D)$ est strictement décroissante. Ainsi, pour tout $r \in (0,1)$, $g(D) < g_r(D)$. Si $S^{in} \leq g(D)$ alors $S^{in} < g_r(D)$ et selon le Théorème 3.2 nous déduisons que $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$.
- Si $S^{in} > g(D)$, alors selon le Lemme 3.3, il existe un unique $r = r_1(S^{in}, D)$ dans $(0,1)$ tel que $S^{in} = g_r(D)$, où pour tout $r > r_1(S^{in}, D)$, nous avons $S^{in} > g_r(D)$. Ainsi, d'après le Théorème 3.2 nous déduisons que $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$.

L'égalité pour $r = 0$ et $r = 1$ est déjà vérifiée, voir (3.14). De plus, si $r = r_1(S^{in}, D)$ alors $S^{in} = g_r(D)$, comme indiqué dans le Lemme 3.3. Par conséquent, selon le Théorème 3.2, $S^{in} = g_r(D)$ est équivalente à $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$. □

Le Lemme 3.3 et le Théorème 3.3 donnent une expression analytique pour les seuils S_1^{in} et r_1 mentionnés dans la Remarque 3.1. En effet, nous avons $S_1^{in} = g(D)$ et r_1 dépendant de D et de S^{in} est donné implicitement par l'équation $S^{in} = g_{r_1}(D)$. Dans la Section 3. 5, nous donnons des formules explicites pour $r_1(S^{in}, D)$ dans les cas d'une fonction de croissance linéaire, voir (3.31), ou de la fonction de Monod, voir (3.32). Pour mieux comprendre le rôle du paramètre r, nous analysons également la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ lorsque S^{in} et D sont fixés. Selon les conditions sur S^{in} et D, liées à la stabilité globale des équilibres, plusieurs cas doivent être distingués. Le résultat suivant englobe l'ensemble des cas possibles.

Proposition 3.2. *Soit $D > 0$ et $S^{in} > 0$. Nous notons r_0 le ratio $r_0 = D/f(S^{in})$.*

1) *Si $S^{in} \leq \lambda(D)$ alors pour tout $r \in [0,1]$, nous avons*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}.$$

2) *Si $\lambda(D) < S^{in} < \lambda(2D)$ alors nous avons $1/2 < r_0 < 1$ et*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & si \quad 0 \leq r \leq 1 - r_0 \\ S^{in} & si \quad 1 - r_0 \leq r \leq r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 \leq r \leq 1. \end{cases} \tag{3.19}$$

3) *Si* $\lambda(2D) \leq S^{in}$ *alors nous avons* $0 < r_0 \leq 1/2$ *et*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & si \quad 0 \leq r \leq r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 \leq r \leq 1. \end{cases} \tag{3.20}$$

Démonstration. Considérons $r_0 = D/f(S^{in})$ c'est-à-dire $S^{in} = \lambda(D/r_0)$.

1) Lorsque $S^{in} \leq \lambda(D)$ nous avons, $\lambda(D) \leq \min\{\lambda(D/(1-r)), \lambda(D/r)\}$ pour tout $r \in (0,1)$, c'est-à-dire $S^{in} \leq \min\{\lambda(D/(1-r)), \lambda(D/r)\}$. Donc, d'après (3.12) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.

2) Lorsque $\lambda(D) < S^{in} < \lambda(2D)$, nous avons $r_0 \in (1/2, 1)$. Premièrement, si $0 \leq r \leq 1 - r_0$ alors, nous avons $\lambda(D/(1-r)) \leq \lambda(D/r_0) \leq \lambda(D/r)$, c'est-à-dire $\lambda(D/(1-r)) \leq S^{in} \leq \lambda(D/r)$. Ceci est équivalent à $rf(S^{in}) \leq D \leq (1-r)f(S^{in})$. D'après (3.12), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D/(1-r))$. Deuxièmement, si $1-r_0 \leq r \leq r_0$, nous avons $\lambda(D/r_0) \leq \min\{\lambda(D/(1-r)), \lambda(D/r)\}$, c'est-à-dire $S^{in} \leq \min\{\lambda(D/(1-r)), \lambda(D/r)\}$. D'après (3.12), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$. Enfin, si $r_0 < r \leq 1$, nous avons $\lambda(D/r) \leq \lambda(D/r_0)$, c'est-à-dire $\lambda(D/r) \leq S^{in}$ alors, selon (3.12), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. Tout ceci prouve (3.19).

3) Lorsque $\lambda(2D) \leq S^{in}$ nous avons $r_0 \in (0, 1/2]$. Si $0 \leq r \leq r_0$ alors $\lambda(D/(1-r)) \leq \lambda(D/r_0) \leq \lambda(D/r)$, c'est-à-dire $\lambda(D/(1-r)) \leq S^{in} \leq \lambda(D/r)$. D'après (3.12), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D/(1-r))$. Si $r_0 \leq r \leq 1$ alors $\lambda(D/r) \leq \lambda(D/r_0)$, c'est-à-dire $\lambda(D/r) \leq S^{in}$. Selon (3.12), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. Tout ceci prouve (3.20).

□

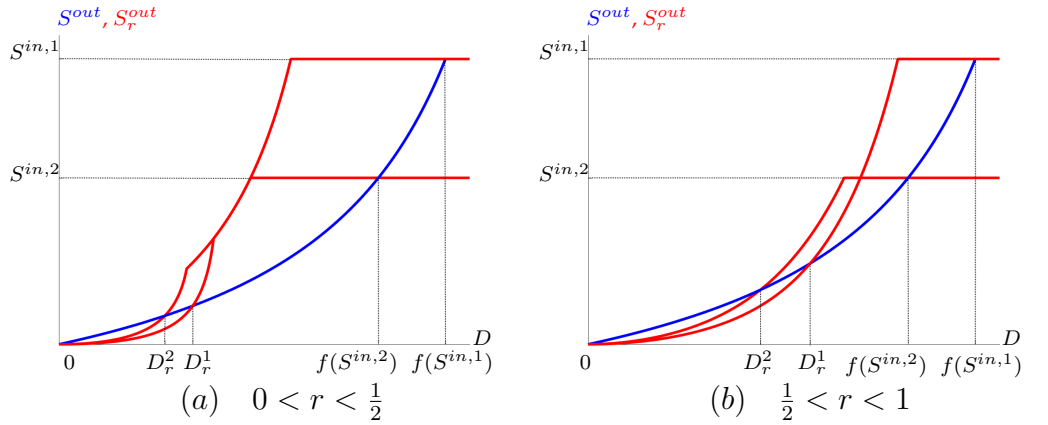
Pour une analyse plus approfondie, nous considérons les fonctions $D \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $D \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$, où nous fixons la densité de substrat en entrée S^{in} et le paramètre r. Nous ajoutons l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toutes les fonctions de croissance concaves ainsi que par les fonctions de Hill, telle que dans la Section 3. 5.

Hypothèse 3.2. *Pour tout* $r \in (0,1)$*, la fonction* $D \in [0, rm) \mapsto g_r(D) \in \mathbb{R}$ *est strictement croissante.*

Nous avons le résultat suivant :

Proposition 3.3. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 3.2 sont satisfaites. Pour tout $r \in (0,1)$ et $S^{in} > 0$, il existe une valeur critique $D = D_r(S^{in})$, qui est l'unique solution de l'équation implicite $S^{in} = g_r(D)$ telle que, la configuration des deux chémostats interconnectés en série est plus efficace qu'un seul chémostat si et seulement si $0 < D < D_r(S^{in})$. Autrement dit, pour tout $0 < D < D_r(S^{in})$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$.*

Démonstration. Soit $r \in (0,1)$. Par l'Hypothèse 3.2, pour tout $D \in [0, rm)$, la fonction $D \mapsto g_r(D)$ est strictement croissante. D'après l'Hypothèse 2.1, nous avons $\lim_{D \to rm} \lambda(D/r) = \lambda(m) = +\infty$. Ainsi, $\lim_{D \to rm} g_r(D) = +\infty$ et $g_r(0) = 0$. Ensuite, en utilisant le Théorème des Valeurs Intermédiaires, nous déduisons que pour $S^{in} > 0$ il existe un unique $D = D_r(S^{in})$ dans $[0, rm)$ tel que $S^{in} = g_r(D)$. Puisque la fonction $D \mapsto g_r(D)$ est strictement croissante alors, $0 < D < D_r(S^{in})$ si et seulement si $0 < g_r(D) < g_r(D_r(S^{in})) = S^{in}$. Par conséquent, selon le Théorème 3.2, $g_r(D) < S^{in}$ si et seulement si $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$. □



(a) $0 < r < \frac{1}{2}$ (b) $\frac{1}{2} < r < 1$

FIGURE 3.4 – *Les concentrations de substrat sortant du dispositif en série et du chémostat sont respectivement représentées par les courbes rouges et bleues. $D_r^i = D_r^i(S^{in})$ est la solution implicite de $S^{in,i} = g_r(D)$, $i = 1, 2$. La concentration de substrat sortant du dispositif série (en rouge) diminue lorsque S^{in} augmente.*

Le résultat de la Proposition 3.3 est illustré par la Figure 3.4. Dans cette figure, la valeur critique $D = D_r(S^{in})$ est représentée pour différentes valeurs de r et de S^{in}, illustrant ainsi la Proposition 3.1 qui affirme que, pour un taux de dilution D fixé, la concentration de substrat en sortie diminue lorsque S^{in} augmente.

Les Lemmes suivants 3.4 et 3.5 fournissent des conditions suffisantes pour que les Hypothèses 3.1 et 3.2 soient satisfaites. Ces conditions sont utiles pour les applications données dans la Section 3. 5. Dans ce but, nous considérons la fonction γ définie par

$$\gamma(r, D) := g_r(D) \quad \text{où} \quad \text{dom}(\gamma) = \{(r, D) : 0 < r < 1, 0 < D < rm\}, \tag{3.21}$$

qui consiste simplement à considérer la fonction g_r donnée par (3.15), comme fonction des deux variables r et D. Si $\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) < 0$ pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, alors l'Hypothèse 3.1 est satisfaite. De même, si $\frac{\partial \gamma}{\partial D}(r, D) > 0$ pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, alors l'Hypothèse 3.2 est satisfaite. Les lemmes suivants donnent des conditions équivalentes, et aussi des conditions suffisantes, pour que les dérivées partielles de γ aient leurs signes comme indiqué ci-dessus.

Lemme 3.4. *Pour $D \in (0, m)$, soit l_D défini sur $(D/m, 1]$ par $l_D(r) = \lambda(D/r)$. Les conditions suivantes sont équivalentes:*

1. *Pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, $\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) < 0$.*
2. *Pour tout $D \in (0, m)$ et $r \in (D/m, 1)$, $l_D(1) > l_D(r) + (1 - r)l'_D(r)$.*

Si l_D est strictement convexe sur $(D/m, 1]$, alors la condition 2 est satisfaite. Si, en plus, f est deux fois dérivable, alors l_D est deux fois dérivable et les conditions suivantes sont équivalentes:

3. *Pour tout $D \in (0, m)$ et $r \in (D/m, 1]$, $l''_D(r) > 0$.*
4. *Pour tout $S > 0$, $f(S)f''(S) < 2\left(f'(S)\right)^2$.*

Démonstration. En utilisant $l_D(r) = \lambda(D/r)$, $\gamma(r, D) = g_r(D)$, définie par (3.15), est donné par

$$\gamma(r, D) = l_D(1) + \frac{l_D(r) - l_D(1)}{1 - r}$$

La dérivée partielle, par rapport à r de γ est alors donnée par

$$\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) = \frac{l'_D(r)(1 - r) + l_D(r) - l_D(1)}{(1 - r)^2}.$$

Par conséquent, $\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) < 0$ si et seulement si $l_D(1) > l_D(r) + (1-r)l'_D(r)$, ce qui prouve l'équivalence des conditions 1 et 2 du lemme.

De plus, si l_D est strictement convexe sur $(D/m, 1]$ alors pour tout s et r dans $(D/m, 1]$, si $s \neq r$, alors

$$l_D(s) > l_D(r) + (s-r)l'_D(r).$$

En prenant $s = 1$ et $r \in (D/m, 1)$ nous obtenons la condition 2.

Supposons maintenant que f, et donc l_D, sont deux fois dérivables. En utilisant $\lambda'(D) = 1/f'(\lambda(D))$ et $\lambda''(D) = -f''(\lambda(D))/(f'(\lambda(D)))^3$, nous pouvons écrire

$$\begin{aligned} l''_D(r) &= \tfrac{2D}{r^3}\lambda'\left(\tfrac{D}{r}\right) + \tfrac{D^2}{r^4}\lambda''\left(\tfrac{D}{r}\right) \\ &= \tfrac{D}{r^3\left(f'\left(\lambda\left(\frac{D}{r}\right)\right)\right)^3}\left(2\left(f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}\right)\right)\right)^2 - \left(\tfrac{D}{r}\right)f''\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}\right)\right)\right). \end{aligned}$$

Par conséquent, la condition 3 est équivalente à la condition suivante: pour tout $D \in (0, m)$ et $r \in (D/m, 1]$,

$$\tfrac{D}{r}f''\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}\right)\right) < 2\left(f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}\right)\right)\right)^2 \tag{3.22}$$

En utilisant la notation $S = \lambda(D/r)$, qui est la même que $f(S) = D/r$, la condition (3.22) est équivalente à: Pour tout $S > 0$, $f(S)f''(S) < 2\left(f'(S)\right)^2$, qui est la condition 4 du lemme. □

Remarque 3.3. *La condition 4. du Lemme 3.4 est équivalente à dire que la fonction $1/f$ est concave.*

Lemme 3.5. *Les conditions suivantes sont équivalentes*

1. *Pour tout $(r, D) \in \mathrm{dom}(\gamma)$, $\frac{\partial \gamma}{\partial D}(r, D) > 0$.*
2. *Pour tout $(r, D) \in \mathrm{dom}(\gamma)$, $f'\left(\lambda(D/r)\right) < f'\left(\lambda(D)\right)/r^2$.*

Si f' est strictement décroissante, alors la condition 2 est satisfaite.

Démonstration. En utilisant $\lambda'(D) = 1/f'(\lambda(D))$, la dérivée partielle par rap-

port à D de $\gamma(r, D) = g_r(D)$, définie par (3.15), est donnée par

$$\frac{\partial\gamma}{\partial D}(r, D) = \lambda'(D) + \frac{1}{1-r}\left(\frac{1}{r}\lambda'\left(\frac{D}{r}\right) - \lambda'(D)\right) = \frac{f'(\lambda(D)) - r^2 f'(\lambda(D/r))}{r(1-r)f'(\lambda(D))f'(\lambda(D/r))}.$$

Par conséquent, $\frac{\partial\gamma}{\partial D}(r, D) > 0$ si et seulement si $f'(\lambda(D/r)) < f'(\lambda(D))/r^2$, ce qui prouve l'équivalence des conditions 1 et 2 du lemme.

De plus, puisque $1/r > 1$ et que λ est strictement croissante alors $\lambda(D/r) > \lambda(D)$. Donc, si f' est décroissante, nous avons $f'(\lambda(D/r)) \leq f'(\lambda(D)) < f'(\lambda(D))/r^2$, ce qui prouve la condition 2 du lemme. □

Remarque 3.4. *Si la fonction de croissance est deux fois dérivable et satisfait $f''(S) \leq 0$ pour tout $S > 0$, alors la condition 4 du Lemme 3.4 et la condition 2 du Lemme 3.5 sont satisfaites. Ainsi, les Hypothèses 3.1 et 3.2 sont satisfaites. Par conséquent, nos résultats s'appliquent aux fonctions de croissance concaves. Les lemmes précédents permettent de considérer une fonction de croissance non concave telle que la fonction de Hill, voir la Section 3. 5.3.*

3. 3.2 La productivité de la biomasse

Considérons la dépendance de la productivité de la biomasse par rapport au taux de dilution D et à la concentration de substrat en entrée S^{in}. La productivité des deux chémostats interconnectés en série, à l'état d'équilibre, est définie par

$$P_r(S^{in}, D) := Qx_r^{out}(S^{in}, D). \tag{3.23}$$

avec $x_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in} - S_r^{out}(S^{in}, D)$. En utilisant les définitions (3.12) et (3.14) de S_r^{out}, pour $r \in (0, 1)$, nous avons

$$P_r(S^{in}, D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad \max\{r, 1-r\} f(S^{in}) \leq D \\ VD\left(S^{in} - \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)\right) & \text{si} \quad rf(S^{in}) \leq D \\ & \text{et} \quad D \leq (1-r)f(S^{in}) \\ VD\left(S^{in} - S_2^*(S^{in}, D, r)\right) & \text{si} \quad D < rf(S^{in}). \end{cases} \tag{3.24}$$

De plus, par (3.14) nous avons $P_r(S^{in}, D) = P(S^{in}, D)$ quand $r = 0$ et $r = 1$. Le résultat suivant est une conséquence du Théorème 3.3.

Corollaire 3.1. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 3.1 sont vérifiées.*

- *Si* $S^{in} \leq g(D)$ *alors pour tout* $r \in (0,1)$, $P_r(S^{in}, D) < P(S^{in}, D)$.
- *Si* $S^{in} > g(D)$ *alors* $P_r(S^{in}, D) > P(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $r \in (r_1, 1)$, *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$ *et* g *est définie par* (2.15).

De plus, $P_r(S^{in}, D) = P(S^{in}, D)$ *quand* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$.

Démonstration. Rappelons que

$$x_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in} - S_r^{out}(S^{in}, D) \quad \text{et} \quad x^{out}(S^{in}, D) = S^{in} - S^{out}(S^{in}, D).$$

Premièrement, si $S^{in} \leq g(D)$ alors d'après le Théorème 3.3, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. Ainsi, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $x_r^{out}(S^{in}, D) < x^{out}(S^{in}, D)$. Par conséquent, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $P_r(S^{in}, D) < P(S^{in}, D)$. Deuxièmement, si $S^{in} > g(D)$, alors d'après le Théorème 3.3, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_1(S^{in}, D) < r < 1$ avec $r_1(S^{in}, D)$ défini dans le Lemme 3.3. Alors, nous avons $x_r^{out}(S^{in}, D) > x^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_1(S^{in}, D) < r < 1$. Par conséquent, nous avons $P_r(S^{in}, D) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_1(S^{in}, D) < r < 1$. Enfin, si $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ ou $r = 1$, alors nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$. Ainsi, pour $r = 0$,$r = r_1(S^{in}, D)$ et $r = 1$ nous avons $x_r^{out}(S^{in}, D) = x^{out}(S^{in}, D)$. Par conséquent, si $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ ou $r = 1$ alors, $P_r(S^{in}, D) = P(S^{in}, D)$. □

Ce corollaire assure que si $S^{in} > g(D)$ et pour tout $r_1(S^{in}, D) < r < 1$, la productivité de la biomasse de la configuration en série est plus grande que celle d'un seul chémostat. Ces conditions, liées à la productivité de la biomasse, sont les mêmes que celles que nous avons obtenues dans l'analyse de la concentration de substrat en sortie, voir la Section 3. 3.1. Nous illustrons ce corollaire dans la Section 3. 4 dans la Figure 3.9.

3. 3.3 Le débit de biogaz

Considérons la dépendance du débit de biogaz par rapport au taux de dilution D et à la concentration de substrat en entrée S^{in}. Le débit de biogaz de la configuration en série de deux chémostats est défini par

$$G_r(S^{in}, D) := \begin{cases} 0 & \text{si} \quad \max\{r, 1-r\} f(S^{in}) \leq D \\ V_2 \overline{x}_2 f(\overline{S}_2) & \text{si} \quad r f(S^{in}) \leq D \\ & \text{et} \quad D \leq (1-r) f(S^{in}) \\ V_1 x_1^* f(S_1^*) + V_2 x_2^* f(S_2^*) & \text{si} \quad D < r f(S^{in}) \end{cases} \tag{3.25}$$

avec V_i le volume correspondant au chémostat $i = 1, 2$.

Proposition 3.4. *Pour tout $r \in (0, 1)$,*

1. *Si $r f(S^{in}) \leq D$ et $D \leq (1-r) f(S^{in})$ alors $G_r(S^{in}, D) = VD(S^{in} - \overline{S}_2)$.*
2. *Si $D < r f(S^{in})$ alors $G_r(S^{in}, D) = VD(S^{in} - S_2^*(S^{in}, D, r)$.*

Démonstration. Soit $r \in (0, 1)$.

1. Du système (3.2), $\dot{S}_2 = 0$ donne $\overline{x}_2 f(\overline{S}_2) = D(S^{in} - \overline{S}_2)/(1-r)$. Ainsi, nous avons

$$G_r(S^{in}, D) = rV \tfrac{D}{r}(S^{in} - \overline{S}_2) = VD(S^{in} - \overline{S}_2).$$

2. Du système (3.2), $\dot{S}_1 = 0$ et $\dot{S}_2 = 0$ donnent respectivement $x_1^* f(S_1^*) = D(S^{in} - S_1^*)/r = D(S^{in} - \lambda(D/r))/r$ et $x_2^* f(S_2^*) = D(S_1^* - S_2^*)/(1-r) = D(\lambda(D/r) - S_2^*)/(1-r)$. Ainsi, nous avons

$$\begin{aligned} G_r(S^{in}, D) &= rV \tfrac{D}{r} \left(S^{in} - \lambda \left(\tfrac{D}{r} \right) \right) + (1-r) V \tfrac{D}{1-r} \left(\lambda \left(\tfrac{D}{r} \right) - S_2^* \right) \\ &= VD(S^{in} - S_2^*). \end{aligned}$$

□

A cet égard, pour tout $r \in (0,1)$, G_r est formulé par

$$G_r(S^{in},D) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad \max\{r,1-r\}f(S^{in}) \leq D \\ VD\left(S^{in} - \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)\right) & \text{si} \quad rf(S^{in}) \leq D \\ & \text{et} \quad D \leq (1-r)f(S^{in}) \\ VD(S^{in} - S_2^*(S^{in},D,r)) & \text{si} \quad D < rf(S^{in}). \end{cases} \tag{3.26}$$

Sachant que $\overline{S}_2|_{r=0} = \lambda(D)$ alors pour tout $rf(S^{in}) \leq D$ et $D \leq (1-r)f(S^{in})$, nous avons $G_0(S^{in},D) = VD(S^{in} - \lambda(D))$. De plus, d'après le Lemme 3.2, nous avons $\lim_{r\to 1} G_r(S^{in},D) = VD(S^{in} - \lambda(D))$. Notons que $G_0(S^{in},D) = G(S^{in},D)$ et $\lim_{r\to 1} G_r(S^{in},D) = G(S^{in},D)$ où G défini par (2.11), représente le débit de biogaz du chémostat quand $0 < D < f(S^{in})$.

Proposition 3.5. *Pour tout $D \in [0,m)$, $S^{in} > 0$ et $r \in (0,1)$, nous avons $G_r(S^{in},D) = P_r(S^{in},D)$.*

Cette proposition découle directement des expressions (3.24) et (3.26) de P_r et G_r respectivement. Nous savons que pour un seul chémostat, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse à l'état d'équilibre sont identiques, voir la Remarque 2.1. La Proposition 3.5 affirme cette même conclusion pour le dispositif en série. Ainsi, l'analyse de la productivité de la biomasse ou l'analyse du débit de biogaz, à l'état d'équilibre, de deux chémostats interconnectés en série, sont équivalentes. A cet égard, le Corollaire 3.1 ainsi que le résultat suivant, sont vérifiés pour ces deux critères de performance.

Proposition 3.6. *Soit $S^{in} > 0$. Soit $G^{max}(S^{in}) := \max_{D\in(0,f(S^{in}))} G(S^{in},D)$. Pour tout $D > 0$ et $r \in (0,1)$, nous avons $G_r(S^{in},D) < G^{max}(S^{in})$.*

Démonstration. Soit V un volume total fixé et $S^{in} > 0$. Considérons la fonction $\Theta(S) = f(S)(S^{in} - S)$. En considérant le changement de variable $S = \lambda(D)$, nous pouvons facilement vérifier que $\Theta'(S) = 0$ est équivalente à $S^{in} - g(D) = 0$, où g est défini par (2.15). Selon l'Hypothèse 2.2, Θ admet un unique maximum. Nous maximisons le débit de biogaz à l'état d'équilibre par rapport à D. D'une part, selon (2.11), le débit de biogaz d'un seul chémostat est défini par $G(S^{in},D) = V\Theta(S^{out}(D))$ avec S^{out} définie par (2.8).

Donc, le débit de biogaz maximal d'un seul chémostat est

$$G^{max}(S^{in}) = V \max_{D\in(0,f(S^{in}))} \Theta(S^{out}(D)).$$

Puisque λ définit un homéomorphisme de $[0, f(S^{in})]$ à $[0, S^{in}]$ alors

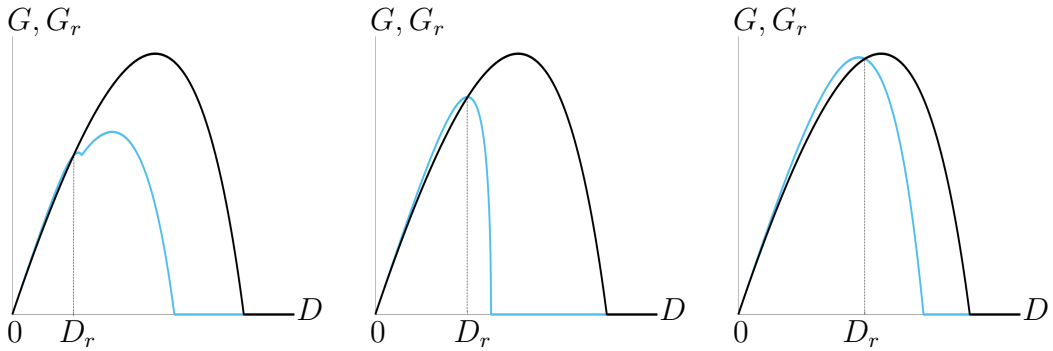
$$\max_{D\in(0,f(S^{in}))} \Theta(S^{out}(D)) = \max_{S\in(0,S^{in})} \Theta(S).$$

D'autre part, comme $S_1^* > S_2^*$, et en utilisant la définition (3.25) de G_r, le débit de biogaz, à l'état d'équilibre, des deux chémostats interconnectés en série est défini par $G_r(S^{in}, D) = rV\Theta(S_1^*) + (1-r)V\Theta(S_2^*)$, où $S_1^* = \lambda(D/r)$ et S_2^* l'unique solution de (3.5). De plus, comme pour tout $D < f(S^{in})$ nous avons $\Theta(S_i^*(D)) < \max_{S\in(0,S^{in})} \Theta(S)$, $i = 1, 2$ alors, nous avons

$$G_r(S^{in}, D) < rV \max_{S\in(0,S^{in})} \Theta(S) + (1-r)V \max_{S\in(0,S^{in})} \Theta(S).$$

Par conséquent, nous déduisons que $G_r(S^{in}, D) < V \max_{S\in(0,S^{in})} \Theta(S)$ ce qui est équivalent à $G_r(S^{in}, D) < G^{max}(S^{in})$. □

Les deux fonctions $D \mapsto G_r(S^{in}, D)$ et $D \mapsto G(S^{in}, D)$ sont représentées dans la Figure 3.5. Cette figure montre que pour des valeurs fixées de S^{in} et de r, la production de biogaz de la configuration en série est plus grande que celle d'un seul chémostat, si et seulement si $0 < D < D_r(S^{in})$ avec $D_r(S^{in})$ solution de $S^{in} = g_r(D)$, comme il a été prouvé dans la Proposition 3.3. De plus, la Proposition 3.6 garantit que le débit de biogaz du dispositif en série ne dépassera jamais le débit de biogaz maximal d'un seul chémostat. En d'autres termes, l'extremum de la courbe bleue de la configuration en série ne dépassera jamais l'extremum de la courbe noire d'un seul chémostat.



(a) $0 < r < 1/2$ (b) $r = 1/2$ (c) $1/2 < r < 1$

FIGURE 3.5 – *Le débit de biogaz de la configuration en série en bleu clair et celle du chémostat en noir.* $D_r = D_r(S^{in})$ *est la solution de* $S^{in} = g_r(D)$.

3. 4 Diagramme opératoire

Soient les courbes Φ_r et Φ_{1-r} dans le plan positif (S^{in}, D) définies par

$$\begin{aligned} \Phi_r &:= \{(S^{in}, D) : D = r f(S^{in})\}, \\ \Phi_{1-r} &:= \{(S^{in}, D) : D = (1-r) f(S^{in})\}. \end{aligned} \tag{3.27}$$

Les courbes Φ_r et Φ_{1-r} divisent le plan positif (S^{in}, D) en plusieurs régions notées $I_0(r)$, $I_1(r)$, $I_2(r)$ et $I_3(r)$ définies par :

$$\begin{aligned} I_0(r) &:= \{(S^{in}, D) : \max\{r, 1-r\} f(S^{in}) \leq D\}, \\ I_1(r) &:= \{(S^{in}, D) : r f(S^{in}) \leq D < (1-r) f(S^{in})\}, 0 \leq r < 1/2, \\ I_2(r) &:= \{(S^{in}, D) : 0 < D < \min\{r, 1-r\} f(S^{in})\}, \\ I_3(r) &:= \{(S^{in}, D) : (1-r) f(S^{in}) \leq D < r f(S^{in})\}, 1/2 < r \leq 1. \end{aligned}$$

Nous fixons r dans $(0, 1)$ et nous représentons dans le plan (S^{in}, D) les régions dans lesquelles la solution du système (3.2), avec une condition initiale positive, converge globalement vers l'un des états d'équilibres E_0, E_1 ou E_2. Dans le cas $0 \leq r < 1/2$ [resp. $1/2 < r \leq 1$], les régions $I_0(r)$, $I_1(r)$ et $I_2(r)$ [resp. $I_0(r)$, $I_2(r)$ et $I_3(r)$] forment une partition du plan positif. La région $I_1(r)$ pour $1/2 \leq r \leq 1$ [resp. $I_3(r)$ pour $0 \leq r \leq 1/2$] est vide. Le comportement du système dans chaque région est donné dans le Tableau 3.1.

	$I_0(r)$	$I_1(r)$	$I_2(r)$	$I_3(r)$
E_0	GAS	I	I	I
E_1		GAS	I	
E_2			GAS	GAS

TABLE 3.1 – *Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

Soit la courbe Γ_r dans le plan positif (S^{in}, D) définie par

$$\Gamma_r := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = g_r(D)\right\} \tag{3.28}$$

avec g_r définie par (3.15).

Lemme 3.6. *Pour tout $r \in (0,1)$ la courbe Φ_r définie par* (3.27) *est toujours strictement au-dessus de la courbe Γ_r définie par* (3.28) *dans le plan (S^{in}, D).*

Démonstration. Comme $0 < r < 1$ et λ est une fonction strictement croissante, alors nous avons $D/r > D$ et $\lambda(D/r) > \lambda(D)$. Par conséquent, en utilisant la définition (3.17) de g_r, nous avons $g_r(D) > \lambda(D/r)$. D'après les définitions respectives (3.27) et (3.28) des courbes Φ_r et Γ_r, nous en déduisons que la courbe Φ_r est toujours strictement au-dessus de la courbe Γ_r. □

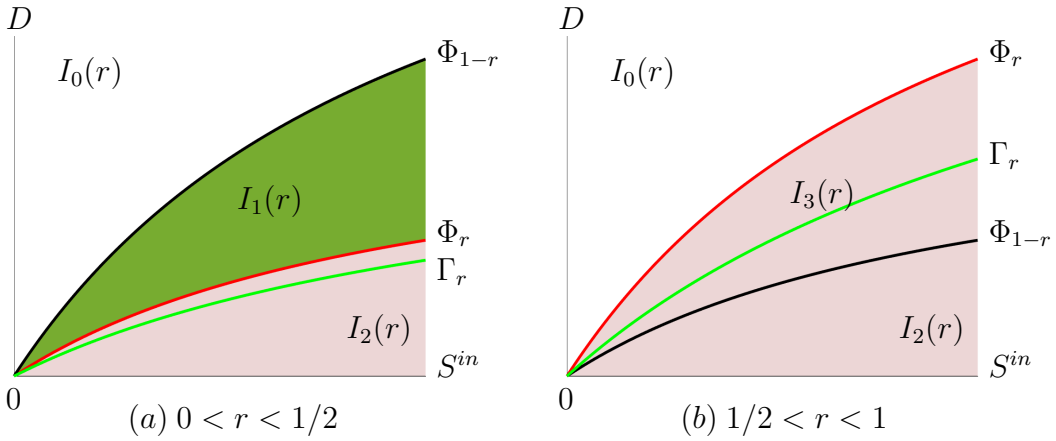


FIGURE 3.6 – *Le diagramme opératoire du dispositif en série selon le paramètre r.*

A l'égard de ce dernier résultat, pour toute fonction de croissance f vérifiant l'Hypothèse 2.1, le diagramme opératoire du système (3.2) ressemble à

la Figure 3.6. Ainsi, selon le Théorème 3.2, pour le critère de minimisation de la concentration de substrat en sortie, la configuration en série est plus efficace que le chémostat si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$, c'est-à-dire si et seulement si (S^{in}, D) est strictement en dessous de la courbe Γ_r, voir la Figure 3.6. Utilisons le plan opératoire afin de mieux comprendre les résultats de la Proposition 3.2 sur le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ par rapport à (S^{in}, D). Pour cela, dans le plan opératoire (S^{in}, D), nous considérons la courbe Γ définie par (2.16), et les courbes Φ_1 et $\Phi_{1/2}$ définies par:

$$\Phi_{1/2} := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(2D)\right\}, \quad \Phi_1 := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(D)\right\} \tag{3.29}$$

Les courbes Γ et $\Phi_{1/2}$ sont en dessous de la courbe Φ_1. Par conséquent, les courbes Γ, $\Phi_{1/2}$ et Φ_1 divisent le plan opératoire en, au plus cinq régions, définies par :

$$\begin{aligned}
J_0 &:= \{(S^{in}, D) : S^{in} \leq \lambda(D)\}, \\
J_1 &:= \{(S^{in}, D) : \lambda(D) < S^{in} \leq \min\{g(D), \lambda(2D)\}\}, \\
J_2 &:= \{(S^{in}, D) : g(D) < S^{in} < \lambda(2D)\}, \\
J_3 &:= \{(S^{in}, D) : \max\{g(D), \lambda(2D)\} \leq S^{in}\}, \\
J_4 &:= \{(S^{in}, D) : \lambda(2D) < S^{in} < g(D)\}.
\end{aligned} \tag{3.30}$$

Remarque 3.5. *Les domaines J_i, $i = 0, \cdots, 4$ sont disjoints sauf quand $S^{in} = g(D) = \lambda(2D)$, ce qui correspond à l'intersection entres les courbes Γ et $\Phi_{1/2}$.*

Ces régions sont représentées sur la Figure 3.7 qui est illustrative mais qui ne correspond à aucune fonction de croissance particulière. Les régions J_0, J_1 et J_3 existent toujours et sont connectées. Par contre, les régions J_2 et J_4 n'existent pas nécessairement et, en général, si elles existent, selon les positions relatives des courbes Γ et $\Phi_{1/2}$, elles ne sont pas nécessairement connectées. Par exemple, pour des fonctions de croissance linéaires, $\Gamma = \Phi_{1/2}$ et les régions J_2 et J_4 n'existent pas, voir la Section 3. 5.1. Pour la fonction de Monod, la courbe Γ est au-dessus de la courbe $\Phi_{1/2}$ et la région J_4 n'existe pas, voir la Section 3. 5.2. Pour la fonction de Hill, les régions J_2 et J_4 existent toutes les deux et sont connectées, voir la Section 3. 5.3. Notons que pour tracer les diagrammes opératoires, nous devons choisir la

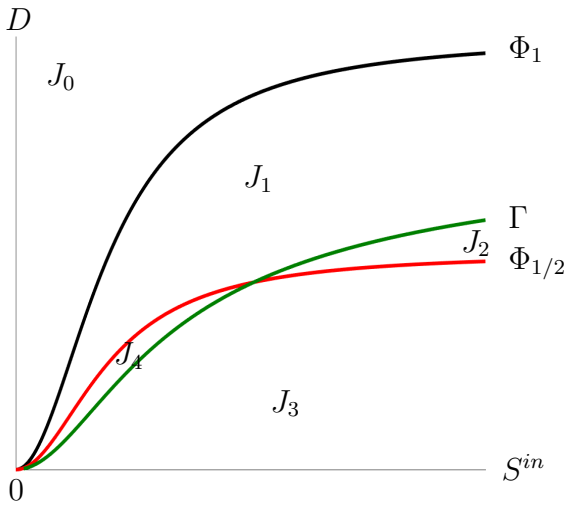


FIGURE 3.7 – *Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction* $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ *où* (S^{in}, D) *est fixé.*

fonction de croissance f et les valeurs des paramètres biologiques, voir les Figures 3.10 et 3.15. Nous pouvons maintenant énoncer le résultat principal sur la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$, pour $(S^{in}, D) \in J_i$, $i = 0, ..., 4$.

Proposition 3.7. *Soient* J_i, $i = 0, 1, ...4$ *définies par (3.30). Le comportement de la fonction* $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ *selon* (S^{in}, D) *est le suivant :*

- *Si* $(S^{in}, D) \in J_0$ *alors, pour tout* $r \in [0, 1]$, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.
- *Si* $(S^{in}, D) \in J_1$ *alors quand* $\lambda(D) < S^{in} < \lambda(2D)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (3.19) *et quand* $S^{in} = \lambda(2D)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (3.20). *De plus, pour tout* $r \in (0, 1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. *L'égalité est vérifiée pour* $r = 0$ *et* $r = 1$, *voir Figure 3.8* (a).
- *Si* $(S^{in}, D) \in J_2$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (3.19) *et* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $r \in (r_1, 1)$ *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *L'égalité est vérifiée pour* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$, *voir Figure 3.8* (b).
- *Si* $(S^{in}, D) \in J_3$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par (3.20) et* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $S^{in} > g(D)$ *et* $r \in (r_1, 1)$ *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *L'égalité est vérifiée pour* $r = 0$,

$r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$, *voir Figure 3.8* (c).

- *Si* $(S^{in}, D) \in J_4$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par (3.20) et pour tout* $r \in (0, 1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. *L'égalité est vérifiée pour* $r = 0$ *et* $r = 1$, *voir Figure 3.8* (d).

Démonstration. Le résultat est une conséquence directe de la Proposition 3.2 et du Théorème 3.3. Nous donnons les détails pour les régions J_1 et J_2. La preuve pour les autres régions est similaire.

Si $(S^{in}, D) \in J_1$ alors, d'après (3.30), $\lambda(D) < S^{in} \leq \min\{g(D), \lambda(2D)\}$. Par conséquent, nous avons $\lambda(D) < S^{in} \leq \lambda(2D)$. Lorsque $\lambda(D) < S^{in} < \lambda(2D)$, d'après la Proposition 3.2, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par (3.19) et si $S^{in} = \lambda(2D)$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par (3.20). Maintenant, en utilisant $S^{in} \leq g(D)$, à partir du Théorème 3.3, nous avons pour tout $r \in (0, 1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$.

Si $(S^{in}, D) \in J_2$ alors, d'après (3.30), $g(D) < S^{in} < \lambda(2D)$. Par conséquent, $\lambda(D) < S^{in} < \lambda(2D)$ et d'après la Proposition 3.2, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par (3.19). Maintenant, en utilisant $g(D) < S^{in}$, d'après le Lemme 3.3, il existe un seuil $r = r_1(S^{in}, D)$ représentant l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$. Par conséquent, d'après le Théorème 3.3, $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (r_1, 1)$ et l'égalité est vérifiée si et seulement si $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ ou $r = 1$. □

Selon les régions représentées dans la Figure 3.7, nous obtenons la Figure 3.8 qui contient l'ensemble des cas possibles correspondant au comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$. Ainsi, à l'état d'équilibre, nous pouvons minimiser la concentration de substrat en sortie en utilisant une configuration en série au lieu d'un seul chémostat, si (S^{in}, D) est fixé dans l'une des régions J_2 ou J_3 (c'est-à-dire quand $S^{in} > g(D)$) et $r_1(S^{in}, D) < r < 1$.

Nous avons précédemment montré que le Corollaire 3.1 est une conséquence du Théorème 3.3 et nous pouvons voir dans la preuve du Corollaire 3.1 que la comparaison des deux quantités $P_r(S^{in}, D)$ et $P(S^{in}, D)$ implique la comparaison des deux quantités $S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $S^{out}(S^{in}, D)$. C'est pour

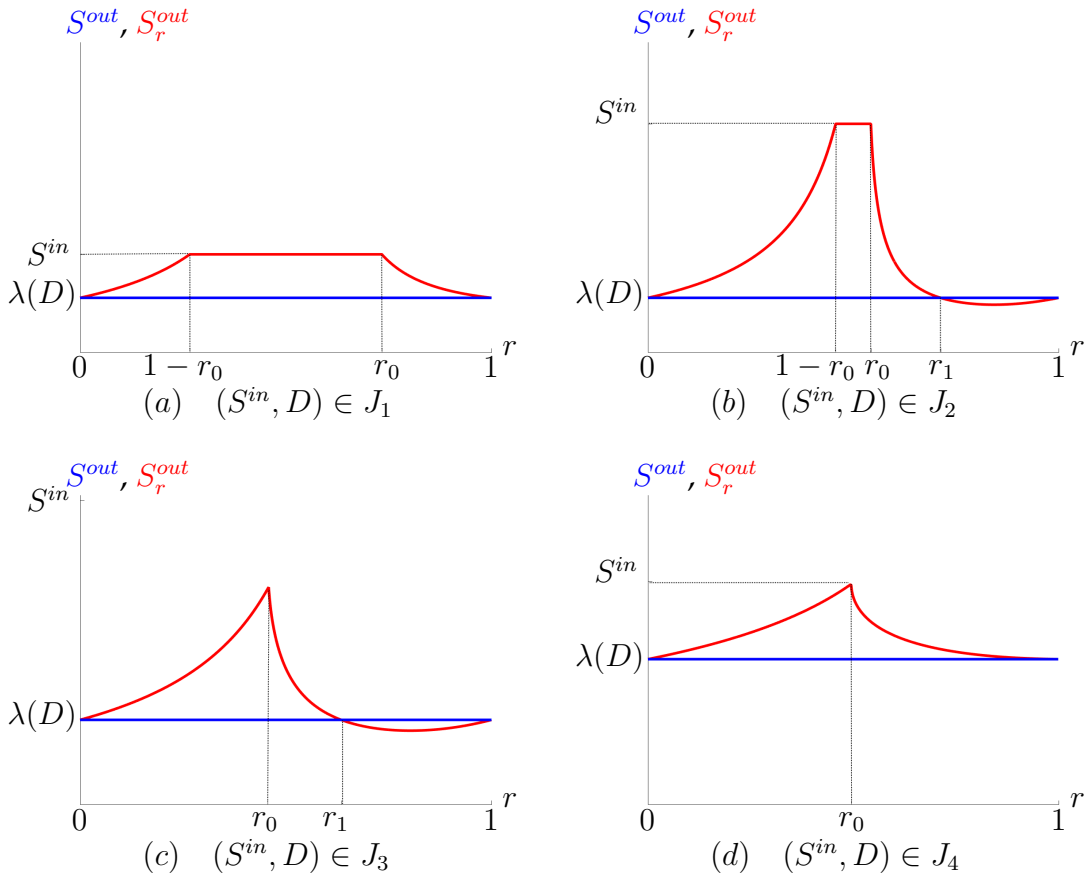


FIGURE 3.8 – *La fonction* $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ *en rouge dans les régions* J_1, J_2, J_3 *et* J_4 *comparée à la fonction* $r \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ *en bleu. La valeur* $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$ *et* $r_0 = D/f(S^{in})$.

cela que les courbes représentant la productivité de la biomasse, dessinées sur la Figure 3.9, sont analogues aux courbes de la Figure 3.8. Dans la Figure 3.9, nous fixons $r \in (0, 1)$ et nous traçons les fonctions $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$ et $r \mapsto P(S^{in}, D)$ pour (S^{in}, D) fixé dans les régions J_1, J_2, J_3 et J_4. Comme dans le cas de la concentration de substrat en sortie, il est montré que la productivité de la biomasse ou le débit de biogaz de la configuration en série, sont plus grands que ceux d'un seul chémostat si et seulement si $r \in (r_1, 1)$ et (S^{in}, D) est fixé dans l'une des régions J_2 ou J_3.

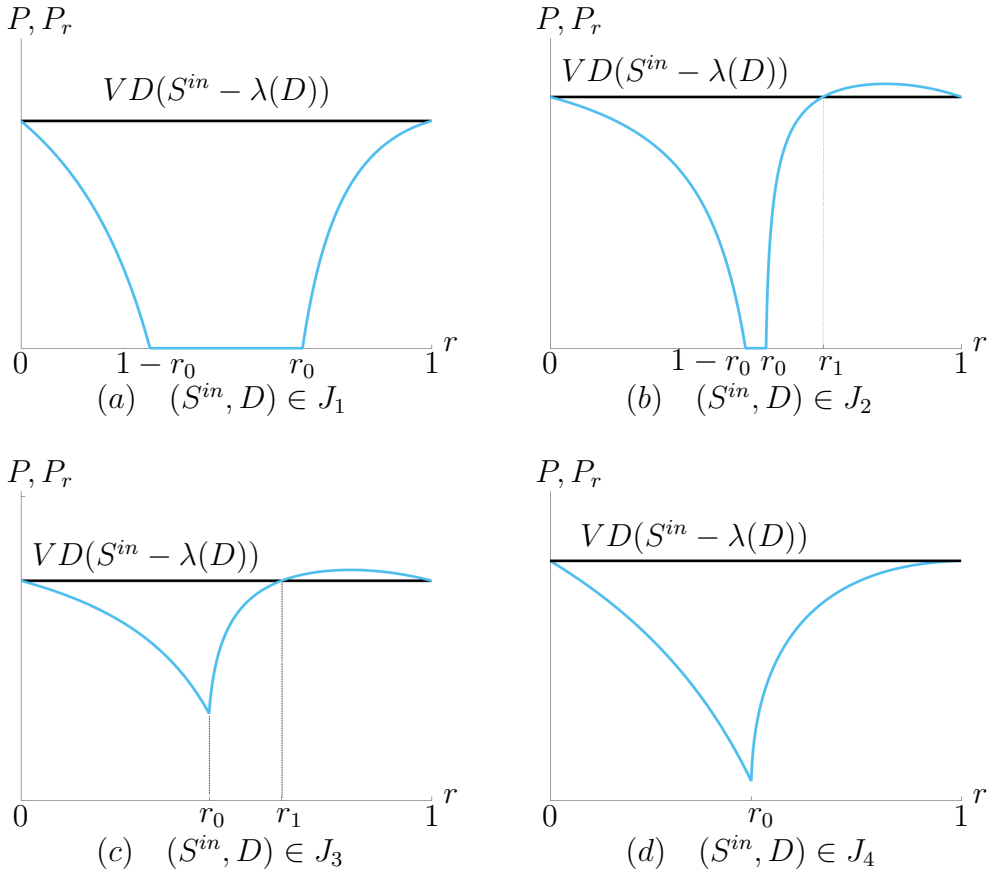


FIGURE 3.9 – *La fonction $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$ en bleu clair dans les régions J_1, J_2, J_3 et J_4 comparée à la fonction $r \mapsto P(S^{in}, D)$ en noir. La valeur $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$ et $r_0 = D/f(S^{in})$.*

3. 5 Applications et simulations numériques

Dans cette section, nous considérons trois cinétiques différentes : les fonctions linéaires, la fonction de Monod et les fonctions de Hill. Le Tableau 3.2 donne les expressions analytiques de la plupart des résultats présentés précédemment. Ces expressions montrent qu'une étude analytique des différents critères de performance est possible.

3. 5.1 La fonction de croissance linéaire

Nous considérons f comme une fonction linéaire définie par $f(S) = \nu S$. D'après le Tableau 3.2, remarquons que $\lambda(2D) = g(D)$ alors, les courbes

Fonctions	$g_r(D)$	$g(D)$	$\lambda(2D)$
$f(S)=\nu S, \nu>0$	$\frac{D(1+r)}{\nu r}$	$\frac{2D}{\nu}$	$\frac{2D}{\nu}$
$f(S)=\frac{mS}{K+S}$	$\frac{DK(m(1+r)-D)}{(m-D)(mr-D)}$	$\frac{KD(2m-D)}{(m-D)^2}$	$\frac{2KD}{m-2D}$
$f(S)=\frac{mS^2}{K^2+S^2}$	$\frac{K\sqrt{D}}{1-r}\left(\frac{1}{\sqrt{rm-D}}-\frac{r}{\sqrt{m-D}}\right)$	$\frac{K}{2}\sqrt{\frac{D}{(m-D)^3}}(3m-2D)$	$K\sqrt{\frac{2D}{m-2D}}$

TABLE 3.2 – *Expressions analytiques obtenues pour une fonction de croissance linéaire, Monod et Hill (avec $p=2$).*

$\Phi_{1/2}$ et Γ définies respectivement par (3.29) et (2.16) ne constituent qu'une seule et unique courbe. Le comportement des fonctions $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $r \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$, ou $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$ et $r \mapsto P(S^{in}, D)$ dépend de la position de (S^{in}, D) dans les trois régions J_i, $i = 0, 1, 3$, représentées sur la Figure 3.10 (a). Ces régions sont définies par

$$\begin{aligned} J_0 &= \{(S^{in}, D) : S^{in} \leq \lambda(D)\}, \\ J_1 &= \{(S^{in}, D) : \lambda(D) < S^{in} \leq \lambda(2D)\}, \\ J_3 &= \{(S^{in}, D) : \lambda(2D) \leq S^{in}\}. \end{aligned}$$

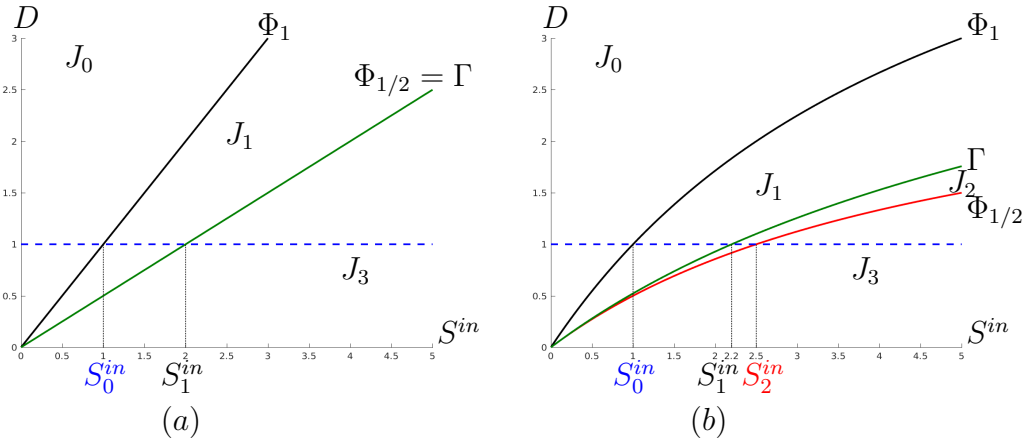


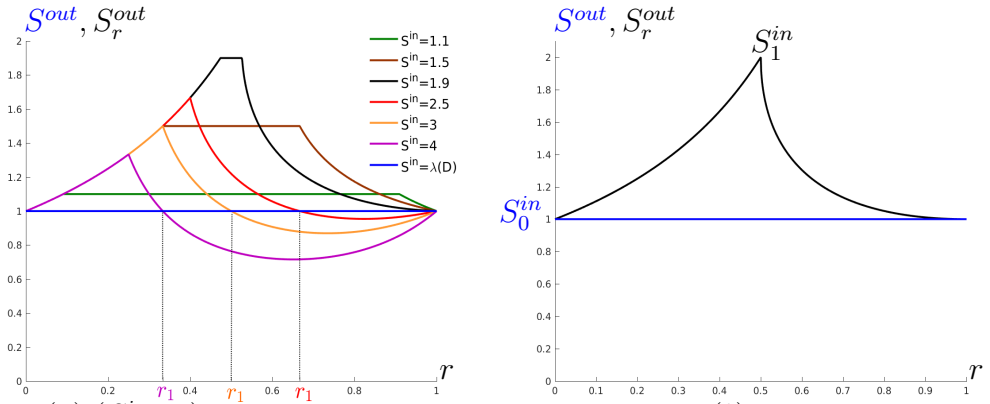
FIGURE 3.10 – *Régions du plan opératoire où f est définie par $f(S) = S$ en (a) et $f(S) = 6S/(5+S)$ en (b). La ligne bleue en pointillée $D = 1$ indique les valeurs critiques respectives S_0^{in}, S_1^{in} et S_2^{in} des Figures 3.11 et 3.12.*

Pour une valeur fixé de D, le passage de la région J_0 vers la région J_1 est défini par la valeur critique $S_0^{in} = \lambda(D)$ et le passage de la région J_1 vers la région J_3 est défini par la valeur critique $S_1^{in} = g(D) = \lambda(2D)$, voir les

Figures 3.10 (a) et 3.11 (b). Tel qu'il est indiqué dans le Lemme 3.3, pour tout $S^{in} > S_1^{in}$ il existe un seuil $r = r_1(S^{in}, D)$, solution de $S^{in} = g_r(D)$ qui est explicitement donné par

$$r_1(S^{in}, D) = \frac{D}{aS^{in} - D}. \tag{3.31}$$

Selon les trois critères de performance qui sont la concentration du substrat en sortie, la productivité de la biomasse et le débit de biogaz, la configuration en série est plus efficace que le chémostat si et seulement si $S^{in} > S_1^{in}$ et $r \in (r_1, 1)$. Ce résultat est illustré dans la Figure 3.11 pour le critère de la concentration de substrat en sortie. La Figure 3.11 (a) est à comparer avec la Figure 6 de [22], où la partie des courbes représentées dans la Figure 3.11 (a) correspondant à $r > r_0$, pour laquelle est représentée $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. En effet, dans [22], les auteurs se sont intéressés uniquement au cas où l'équilibre positif E_2 est GAS. Le seuil $S_1^{in} = 2$, représenté sur la Figure 6 de [22], est donné par $S_1^{in} = g(1)$, et pour tout $S^{in} > 2$ le seuil $r_1(S^{in}, D)$ est explicitement donné par (3.31).



(a) $(S^{in}, D) \in J_1 \cup J_3$ (b)

FIGURE 3.11 – *(a): La fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ avec $f(S) = S$, $D = 1$, $r_1(4,1) = 0.333$, $r_1(3,1) = 0.5$ et $r_1(2.5,1) = 0.666$. (b): Pour $D = 1$, les valeurs critiques correspondant aux passages entre les régions J_i, $i = 0, 1, 3$ sont $S_0^{in} = 1$ et $S_1^{in} = 2$.*

3. 5.2 La fonction de Monod

La fonction de Monod est donnée par $f(S) = mS/(K + S)$, voir la deuxième ligne du Tableau 3.2.

Lemme 3.7. *Dans le plan (S^{in}, D), la courbe Γ est située strictement au-dessus de la courbe $\Phi_{1/2}$.*

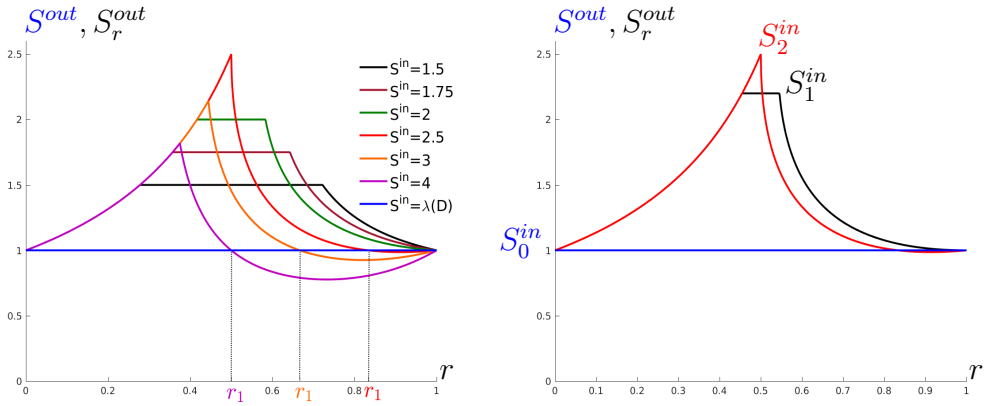
Démonstration. Les courbes $\Phi_{1/2}$ et Γ sont respectivement définies par (3.29) et (2.16). Définissons la fonction $H : [0, m/2) \mapsto \mathbb{R}$ telle que $H(D) = \lambda(2D) - g(D)$. D'après le Tableau 3.2, pour une fonction de Monod, la fonction H est définie explicitement par $H(D) = \frac{KmD^2}{(m-D)^2(m-2D)}$. Pour tout $D \in [0, m/2)$ nous avons $H(D) > 0$. Ainsi, pour tout $D \in [0, m/2)$, nous avons $\lambda(2D) > g(D)$ ce qui signifie que Γ est toujours située strictement au-dessus de $\Phi_{1/2}$. □

Ainsi, le fait de considérer une fonction de Monod induit quatre régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3$ dans le plan opératoire, qui décrivent les comportements des fonctions $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$, dépendant de la position de (S^{in}, D) dans ces régions, comme le montre la Figure 3.10 (b). Le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ à travers ces régions est représenté sur la Figure 3.12 (a). Pour un taux de dilution fixé D, les courbes limites Φ_1, Γ et $\Phi_{1/2}$ définissent des valeurs critiques notées $S_0^{in} = \lambda(D)$, $S_1^{in} = g(D)$ et $S_2^{in} = \lambda(2D)$, qui caractérisent respectivement les passages entre les régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3$, voir les Figures 3.10 (b) et 3.12 (b). Comme indiqué dans le Lemme 3.3, pour tout $S^{in} > S_1^{in}$ il existe un seuil $r = r_1(S^{in}, D)$ solution de $S^{in} = g_r(D)$ qui est explicitement donné par

$$r_1(S^{in}, D) = \frac{D(K+S^{in})(m-D)}{m(S^{in}m-D(K+S^{in}))}. \tag{3.32}$$

Selon les trois critères de performance étudiés, la configuration en série est plus efficace que le chémostat si et seulement si $S^{in} > S_1^{in}$ et $r_1 < r < 1$. La Figure 3.12 (a) est à comparer avec la Figure 9 du [22], où est représentée la partie des courbes dessinées dans la Figure 3.12 (a) correspondant à $r > r_0$, pour laquelle $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. En effet, dans [22], les auteurs se sont intéressés uniquement au cas où l'équilibre positif E_2 est GAS. Si $D = 1$ comme le montre la Figure 3.10 (b), le seuil S_1^{in} est donné par $S_1^{in} = g(1) = 2.2$ et pour tout $S^{in} > 2.2$ le seuil $r = r_1(S^{in}, D)$ est donné explicitement par (3.32).

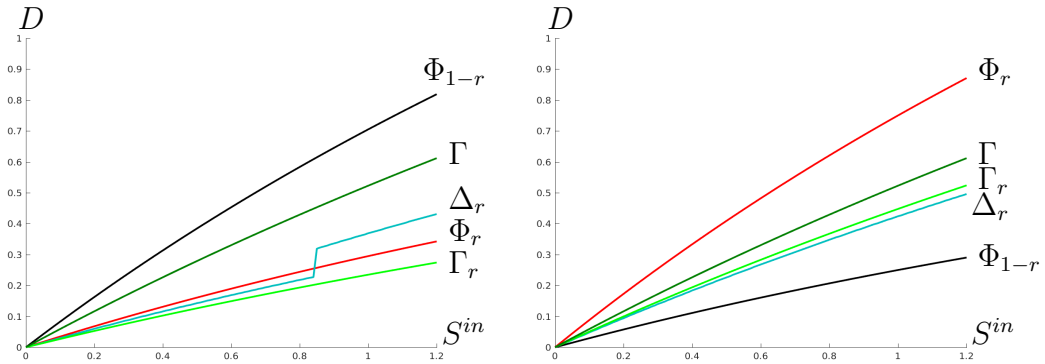
Remarquons que les Figures 3.11 (a) et 3.12 (a) illustrent la Proposition 3.1. Comme il est indiqué dans cette proposition, lorsque D est fixé, nous



(a) $(S^{in}, D) \in J_1 \cup J_2 \cup J_3$ (b)

FIGURE 3.12 – *(a): La fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ avec $f(S) = 6S/(5+S)$, $D = 1$, $r_1(4,1) = 0.5$, $r_1(3,1) = 0.666$ et $r_1(2.5,1) = 0.833$. (b): Les valeurs critiques correspondant aux passages entre les régions J_i, $i = 0,1,2,3$ sont $S_0^{in} = 1$, $S_1^{in} = 2.2$ et $S_2^{in} = 2.5$.*

pouvons remarquer que lorsqu'on augmente S^{in}, la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre diminue. Ainsi, le minimum de la courbe $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$, représentant le point optimal qui donne la meilleure configuration en série possible, diminue lorsque $S^{in} > S_1^{in} = g(D)$ et que S^{in} augmente.



(a) $0 < r < 1/2$ (b) $1/2 < r < 1$

FIGURE 3.13 – *Les courbes Φ_r et Φ_{1-r} sont définies par* (3.27). *Les courbes Γ_r et Γ sont respectivement définies par* (3.28) *et* (2.16). *La courbe Δ_r de la productivité maximale, définie par* (3.33), *est obtenue numériquement avec $f(S) = 6S/(5+S)$, $V = 1$, et (a): $r = 0.295$, (b): $r = 0.75$.*

Dans le but de comparer la productivité de la biomasse des deux structures, pour un $r \in (0,1)$ fixé, nous caractérisons les paramètres opératoires (S^{in}, D) qui permettent d'obtenir la productivité de la biomasse optimale

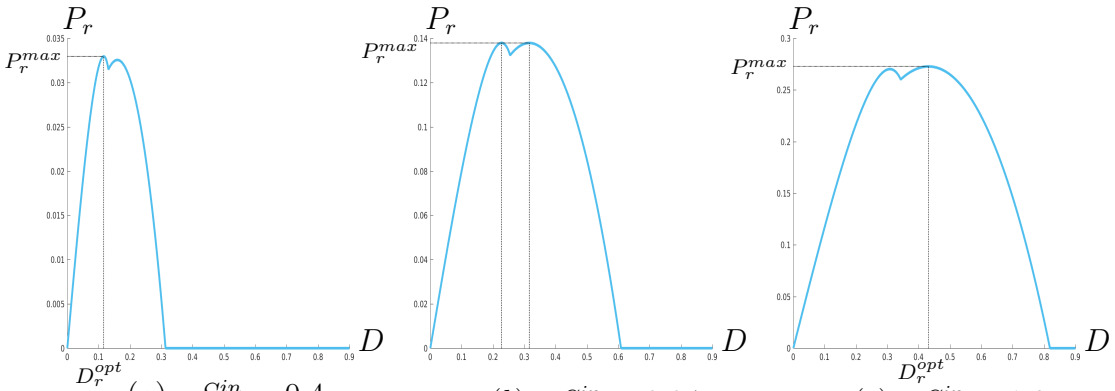


FIGURE 3.14 – *La productivité de la biomasse du dispositif en série avec* $D_r^{opt} = D_r^{opt}(S^{in})$ *définie dans* (3.33) *et* $P_r^{max} = P_r(S^{in}, D_r^{opt})$ *correspondant à la Figure 3.13* (a).

de la configuration en série. Soit Δ_r la courbe définie par

$$\Delta_r := \left\{ \left(S^{in}, D_r^{opt}(S^{in}) \right) : D_r^{opt}(S^{in}) = \underset{0 \le D \le f(S^{in})}{\operatorname{argmax}} P_r(S^{in}, D) \right\}. \tag{3.33}$$

où P_r est défini par (3.24). Cette courbe est obtenue numériquement et est représentée dans le plan opératoire, voir les Figures 3.13 (a) et (b). Pour les valeurs des paramètres utilisés dans la Figure 3.13 (a), correspondant au cas $0 < r < 1/2$, il existe un seuil $S^{in} \approx 0.84$ tel que pour $0 < S^{in} < 0.84$, le maximum de $P_r(S^{in}, D)$ est atteint lorsque $P_r(S^{in}, D) = VD(S^{in} - S_2^*(S^{in}, D, r))$, et que pour $S^{in} > 0,84$, il est atteint lorsque $P_r(S^{in}, D) = VD(S^{in} - \lambda(D/(1-r)))$, comme le montre la figure 3.14. Par conséquent, pour $0 < S^{in} < 0.84$, le maximum de $P_r(S^{in}, D)$ est atteint lorsque E_2 est stable, c'est-à-dire lorsque $D < rf(S^{in})$, comme illustré pour $S^{in} = 0.4$ sur la Figure 3.14 (a). C'est pourquoi, pour $0 < S^{in} < 0.84$, la courbe Δ_r est strictement en dessous de la courbe Φ_r. En revanche, pour $S^{in} > 0,84$, le maximum de $P_r(S^{in}, D)$ est atteint lorsque E_1 est stable, c'est-à-dire lorsque $D \ge rf(S^{in})$, comme illustré pour $S^{in} = 1,2$ sur la Figure 3.14 (c). C'est pourquoi, pour $S^{in} > 0,84$, la courbe Δ_r est strictement au-dessus de la courbe Φ_r. Dans le cas limite $S^{in} = 0.84$, les deux maxima de $P_r(S^{in}, D)$ sont égaux, comme le montre la Figure 3.14 (b). Cela correspond au saut de la courbe Δ_r, représenté sur la Figure 3.13 (a). Par contre, pour $1/2 < r < 1$, l'équilibre E_1 ne peut pas être stable et $P_r(S^{in}, D) = VD(S^{in} - S_2^*(S^{in}, D, r))$

dès lors qu'il est positif. Par conséquent, son maximum est atteint lorsque l'équilibre positif E_2 est stable, c'est pourquoi, la courbe Δ_r est strictement en dessous de la courbe Φ_r, voir la Figure 3.13 (b).

Selon la Proposition 2.1, Γ est la courbe d'équation $D = D^{opt}(S^{in})$, où $D^{opt}(S^{in}) = \text{argmax}_{0\leq D\leq f(S^{in})} P(S^{in}, D)$. En d'autres termes, $D^{opt}(S^{in})$ est le taux de dilution optimal correspondant à la productivité maximale de la biomasse du chémostat. Nous observons sur la Figure 3.13 que la courbe Δ_r est strictement en dessous de la courbe Γ. Par conséquent, $D^{opt}(S^{in}) > D_r^{opt}(S^{in})$, comme cela a également été représenté sur la Figure 3.5. Nous conjecturons que cette propriété est toujours vérifiée.

3. 5.3 La fonction de Hill

Pour tout $p > 1$, la fonction non concave de Hill est donnée par $f(S) = mS^p/(K^p + S^p)$.

Proposition 3.8. *La fonction de Hill vérifie les Hypothèses 3.1 et 3.2.*

Démonstration. Prouvons que la fonction de Hill satisfait l'Hypothèse 3.1. Des calculs simples montrent que

$$F(S) := \frac{f(S)f''(S)}{(f'(S))^2} = \frac{p-1-(p+1)(S/K)^p}{p}.$$

Donc, pour chaque $p \geq 1$, $F'(S) = -\frac{p+1}{K^p}S^{p-1} < 0$ et $F(0) = \frac{p-1}{p} < 1$, ce qui prouve que $F(S) < 1$ pour tout $S > 0$. Par conséquent, la condition 4 du Lemme 3.4 est satisfaite, ce qui est une condition suffisante pour que l'Hypothèse 3.1 soit vérifiée.

Prouvons maintenant que la fonction de Hill satisfait l'Hypothèse 3.2. Il est équivalent de montrer qu'elle satisfait la condition 2 du Lemme 3.5. Des calculs simples montrent que

$$\lambda(D) = \left(\frac{K^p D}{m-D}\right)^{\frac{1}{p}} \quad \text{et} \quad f'(\lambda(D)) = \frac{p}{m}\left(\frac{D^{p-1}}{K^p}\right)^{\frac{1}{p}}(m-D)^{\frac{p+1}{p}}.$$

Nous avons $0 < r < 1$ et $D < rm$ alors, $0 < m - D/r < m - D$ et $0 <$

$rm - D < m - D$. Nous obtenons donc l'inégalité suivante

$$(m - D/r)\,(rm - D)^{\frac{1}{p}} < (m - D)(m - D)^{\frac{1}{p}}.$$

De simples calculs donnent

$$\tfrac{1}{r^2 m}(rm - D)^{\frac{P+1}{p}} < \tfrac{1}{rm}(m - D)^{\frac{p+1}{p}}.$$

Par conséquent, nous avons

$$\tfrac{p}{r^2 m}\left(\tfrac{D^{p-1}}{K^p}\right)^{\frac{1}{p}}(rm - D)^{\frac{p+1}{p}} < \tfrac{p}{rm}\left(\tfrac{D^{p-1}}{K^p}\right)^{\frac{1}{p}}(m - D)^{\frac{p+1}{p}}$$

ce qui est équivalent à $f'(\lambda(D/r)) < f'(\lambda(D))/r$ et induit $f'(\lambda(D/r)) < f'(\lambda(D))/r^2$. □

Lemme 3.8. *Notons* $D_1 := m(3 - \sqrt{5})/4$.

Si $0 < D < D_1$ *alors la courbe* $\Phi_{1/2}$ *définie par* (3.29) *est strictement au-dessus de la courbe* Γ *définie dans* (2.16)*. En revanche, si* $D_1 < D < m/2$*, alors la courbe* $\Phi_{1/2}$ *est strictement en-dessous de la courbe* Γ*.*

Démonstration. Soit la fonction $H : [0, m/2) \mapsto \mathbb{R}$ définie par $H(D) := \lambda(2D) - g(D)$. Selon les expressions analytiques du Tableau 3.2, nous avons

$$H(D) = K\sqrt{D}\left(\sqrt{\tfrac{2}{m-2D}} - \tfrac{3m-2D}{2(m-D)^{\frac{3}{2}}}\right).$$

Ainsi, $H(D) > 0$ donne $4mD^2 - 6m^2D + m^3 < 0$. L'équation $4mD^2 - 6m^2D + m^3 = 0$ admet les deux racines $D_1 = \frac{3-\sqrt{5}}{4}m$ et $D_2 = \frac{3+\sqrt{5}}{4}m$ telles que $0 < D_1 < m/2$ et $m/2 < D_2$. Par conséquent, pour tout $D \in (D_1, m/2)$ nous avons, $H(D) > 0$ ce qui signifie que pour tout $D \in (D_1, m/2)$, la courbe $\Phi_{1/2}$ est strictement en dessous de la courbe Γ. □

D'après le Lemme 3.8, considérer une fonction de Hill avec $p = 2$ induit cinq régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3, 4$ définies par (3.30) dans le plan opératoire, qui décrivent le comportement des fonctions $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $r \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$, ou $r \mapsto P_r(S^{in}, D)$ et $r \mapsto P(S^{in}, D)$, qui dépend de la position de (S^{in}, D) dans ces régions (voir la Figure 3.15). Pour un taux de

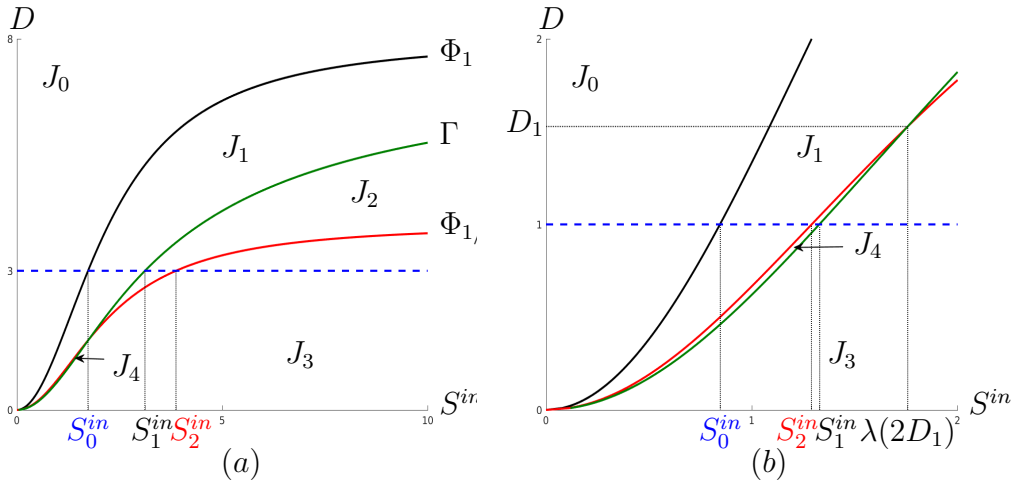
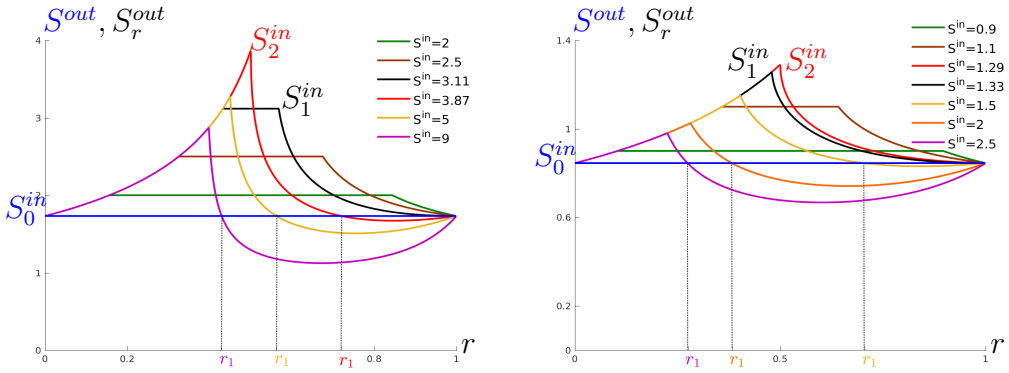


FIGURE 3.15 – *Les cinq régions dans le plan opératoire où $f(S) = 8S^2/(5+S^2)$. Les lignes bleues en pointillées $D = 3$ et $D = 1$, des schémas (a) et (b) de la Figure 3.16, indiquent respectivement les valeurs critiques S_0^{in}, S_1^{in} et S_2^{in}.*

dilution fixé D, les courbes limites Φ_1, Γ et $\Phi_{1/2}$ définissent des valeurs critiques notées $S_0^{in} = \lambda(D)$, $S_1^{in} = g(D)$ et $S_2^{in} = \lambda(2D)$ qui caractérisent les passages entre les différentes régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3, 4$. Nous remarquons que, si $D < D_1$, comme le montre la Figure 3.15 (b), où D_1 est défini dans le Lemme 3.8 alors, nous avons $S_1^{in} > S_2^{in}$ et le comportement des fonctions $r \to S_r^{out}(S^{in}, D)$ est tel que sur la Figure 3.16 (b). Dans ce cas, remarquons que la région où $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ disparaît avant l'apparition du seuil $r = r_1(S^{in}, D)$ solution de $S^{in} = g_r(D)$, c'est-à-dire avant l'apparition de la région où la configuration en série est plus efficace que le chémostat, autrement dit quand $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$. D'autre part, si $D > D_1$, comme le montre la Figure 3.15 (a) alors, nous avons $S_1^{in} < S_2^{in}$ et le comportement des fonctions $r \to S_r^{out}(S^{in}, D)$ est tel que décrit dans la Figure 3.16 (a).

Tel qu'il est indiqué dans le Lemme 3.3, pour tout $S^{in} > S_1^{in}$, il existe un seuil $r = r_1(S^{in}, D)$ solution de $S^{in} = g_r(D)$ tel que, pour $r_1 < r < 1$, la performance de la configuration en série est plus efficace que celle du chémostat. En d'autres termes, la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre de la configuration en série est inférieure à celle du chémostat si et seulement si $(S^{in}, D) \in J_2 \cup J_3$ et $r \in (r_1, 1)$.



(a) $D > D_1$
$(S^{in}, D) \in J_1 \cup J_2 \cup J_3$

(b) $D < D_1$
$(S^{in}, D) \in J_1 \cup J_3 \cup J_4$

FIGURE 3.16 – *La fonction* $r \to S_r^{out}(S^{in}, D)$ *avec* $f(S) = 8S^2/(\sqrt{5} + S^2)$ *et* $D_1 = 1.5279$. (a)*:* $D = 3$, $r_1(9,3) = 0.43$, $r_1(5,3) = 0.56$, $r_1(3.87,3) = 0.72$, $S_0^{in} = 1.73$, $S_1^{in} = 3.11$ *et* $S_2^{in} = 3.87$. (b)*:* $D = 1$, $r_1(2.5,1) = 0.28$, $r_1(2,1) = 0.38$, $r_1(1.5,1) = 0.70$, $S_0^{in} = 0.85$, $S_1^{in} = 1.33$ *et* $S_2^{in} = 1.29$.

3. 6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous présentons une étude mathématique approfondie d'un modèle de deux chémostats interconnectés en série avec une espèce où la fonction de croissance est monotone. Nous analysons, à l'état d'équilibre, trois différents critères de performance: la concentration de substrat en sortie, la productivité de la biomasse et le débit de biogaz dans le but d'établir une comparaison avec les performances d'un seul chémostat. Une partie de ce chapitre étend certains des résultats publiés dans [22] et présentés dans la Thèse [21]. Dans ces deux références, la concavité de la fonction f est une hypothèse nécessaire, ce qui n'est pas le cas dans notre analyse. L'étude approfondie de notre modèle révèle trois résultats principaux. Premièrement, nous fournissons une expression explicite dépendant du taux de dilution D, qui, pour la performance, représente le seuil $S_1^{in} = g(D)$ sur la concentration de substrat en entrée. Nous en déduisons qu'il existe une configuration de deux réservoirs en série plus performante qu'un seul réservoir. En fait, par l'optimisation de la distribution du volume total V et du seuil S_1^{in}, nous distinguons quelle est la meilleure configuration. Deuxièmement, nous déduisons que comme pour un seul chémostat, à l'état d'équilibre, la maximisation de la productivité de la biomasse est équivalente à la maximisation du débit de biogaz pour le dispositif de deux chémostats en série aussi. Finalement, nous obtenons les mêmes conditions

pour les trois critères de performances. Ainsi, réduire la concentration de substrat en sortie, maximiser la productivité de la biomasse ou maximiser le débit de biogaz, à l'état d'équilibre, impliquent les mêmes conditions et le même seuil S_1^{in}. Ces conditions sont nécessaires et suffisantes afin d'obtenir le meilleur résultat en terme de performances. Elles sont caractérisées par la concentration de substrat en entrée S^{in}, le taux de dilution D et le paramètre de distribution du volume total r. Enfin, pour une compréhension plus approfondie, nous représentons le diagramme opératoire qui décrit le comportement des états d'équilibres du modèle mathématique étudié. Ce diagramme présente les conditions qui induisent une configuration optimale avec des régions caractérisées par le paramètre r et les paramètres opératoires S^{in} et D.

CHAPITRE 4

DISPOSITIF EN SÉRIE MONO-ALIMENTÉ AVEC MORTALITÉ. CONCENTRATION DE SUBSTRAT ET DÉBIT DE BIOGAZ.

Les résultats de ce chapitre sont publiés dans le journal *Bulletin of Mathematical Biology*, [12] et dans le papier de conférence, [10].

Sommaire

4. 1 Introduction 100

4. 2 Modèle mathématique 101

4. 3 Diagramme opératoire 109

4. 4 Performances selon deux critères différents 114

4. 5 Applications et simulation numériques 142

4. 6 Conclusion 150

4. 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à une configuration de deux chémostats interconnectés en série où le volume total V est divisé en deux volumes, $V_1 := rV$ et $V_2 := (1-r)V$ avec $r \in (0,1)$, tel que représenté dans la Figure 3.1. Les concentrations de substrat et de biomasse dans le réservoir i sont respectivement désignées par S_i et x_i, $i = 1, 2$. La concentration de substrat en entrée dans le premier chémostat est désignée par S^{in}, le flux est constant et est désigné par Q. Le taux de dilution de l'ensemble de la structure désigné par D est défini par $D := Q/V$. La particularité de ce modèle est la prise en considération de la mortalité de la biomasse de l'espèce. Sachant que les taux de dilution des réservoirs i, notés D_i et définis par $D_i := Q/V_i$ sont différents, nous considérons que l'environnement de croissance diffère d'un réservoir à un autre ce qui peut conduire à des taux de mortalité différents dans les deux réservoirs. Ainsi, nous désignons par a_i ($a_i > 0$) le taux de mortalité du réservoir $i = 1, 2$. Le cas particulier où les taux de mortalités sont identiquement nuls (c'est-à-dire $a_1 = a_2 = 0$) correspond au modèle étudié dans le Chapitre 3.

Notre analyse se focalise sur les performances du dispositif en série avec mortalité, à l'état d'équilibre, selon deux critères différents. Ces deux critères de performance sont la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz. Notre analyse approfondie de toutes les configurations en série possibles, pour une classe générale de fonction de croissance, contribue à établir une comparaison avec les performances d'un seul chémostat. Par conséquent, nous donnons des conditions opératoires nécessaires et suffisantes qui dépendent de la concentration de substrat en entrée S^{in}, du taux de dilution D et de la répartition du volume total entre les deux réacteurs en série (c'est-à-dire selon le paramètre r), qui garantissent une configuration en série plus efficace qu'un seul chémostat dans le sens de la minimisation du taux de conversion de la biomasse en sortie ou de la maximisation de la production de biogaz. La présente étude est en quelque sorte une généralisation des principaux résultats du Chapitre 3 mais nous verrons que plusieurs aspects et résultats de ce chapitre ne sont pas intuitifs et montrent que la considération de la mortalité de la biomasse de l'espèce peut modi-

fier incontestablement les conditions favorables de fonctionnement.

Ce chapitre est organisé comme suit. La Section 4. 2 introduit le modèle mathématique du dispositif en série avec mortalité. Cette section est consacrée à l'étude de l'existence et de la stabilité des équilibres du système qui s'agit d'une extension des résultats antérieurs sans mortalité du Chapitre 3. Néanmoins, il a été nécessaire de revoir significativement les preuves mathématiques. Ensuite, la Section 4. 3 présente les différents et multiples cas du diagramme opératoire qui dépendent de l'hétérogénéité spatiale reliée à la répartition du volume total entre les deux réservoirs et des différents taux de mortalité. La Section 4. 4 se concentre sur l'analyse des performances selon la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz, à l'état d'équilibre, que nous retrouvons respectivement dans 4. 4.1 et 4. 4.2. Les résultats obtenus suite à cette analyse sont illustrés par des simulations numériques dans la Section 4. 5 en utilisant trois différentes fonctions de croissance usuelles: les fonctions linéaires, la fonction de Monod et les fonctions de Hill. Enfin, une conclusion est donnée dans la Section 4. 6.

4. 2 Modèle mathématique

Le modèle mathématique étudié dans ce chapitre est donné par les équations suivantes:

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 - a_1x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S_2)x_2 - a_2x_2. \end{aligned} \tag{4.1}$$

Notons que ces équations ne sont pas valables pour $r = 0$ et $r = 1$ qui correspondent au cas d'un seul chémostat avec mortalité défini dans la Section 2. 3 du Chapitre 2 où a désigne le taux de mortalité. La fonction de croissance considérée satisfait l'Hypothèse 2.1 et les définitions (2.3) et (2.4).

Lemme 4.1. *Les solutions* $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ *du système* (4.1) *avec une condition initiale* $(S_1^0, x_1^0, S_2^0, x_2^0)$ *strictement positive, existent pour tout* $t \geq 0$,

sont strictement positives et bornées.

La preuve du Lemme 4.1 requiert les mêmes propriétés que le Lemme 2.1 et est laissé au lecteur. Notons que la présence de la mortalité de l'espèce fait que les dynamiques du système (4.1) n'admettent plus d'ensemble invariant lié au principe de la conservation de la masse.

Pour la description des états d'équilibres, nous définissons la fonction auxiliaire h donnée par:

$$h\left(S_2\right) = \frac{D+(1-r)a_2}{1-r} \frac{S_1^* - S_2}{\frac{DS^{in}+ra_1S_1^*}{D+ra_1} - S_2}, \text{ où } S_1^* = \lambda\left(\frac{D}{r} + a_1\right) \tag{4.2}$$

Lemme 4.2. *Supposons que $D/r + a_1 < f(S^{in})$. La fonction h is strictement décroissante de $h(0) > 0$ à $h(S_1^*) = 0$, où $h(0)$ est donné par*

$$h\left(0\right) = \frac{D+(1-r)a_2}{1-r} \frac{(D+ra_1)S_1^*}{DS^{in}+ra_1S_1^*}.$$

Démonstration. De la condition $D/r + a_1 < f(S^{in})$ nous déduisons que $S_1^* < S^{in}$. Soit $b = \frac{DS^{in}+ra_1S_1^*}{D+ra_1}$. Comme b est une combinaison convexe de S^{in} et S_1^* alors nous avons $S_1^* < b < S^{in}$. La fonction h s'écrit donc $h(S_2) = \frac{D+(1-r)a_2}{1-r} \frac{S_1^* - S_2}{b - S_2}$ et sa dérivée est $h'(S_2) = \frac{D+(1-r)a_2}{1-r} \frac{S_1^* - b}{(b-S_2)^2}$. L'asymptote verticale $S_2 = b$ se situe à droite de S_1^* et $h'(S_2)$ est strictement négative. Par conséquent, la fonction h est définie sur l'intervalle $(0, S_1^*)$ et est strictement décroissante de $h(0)$ à $h(S_1^*)$. □

Par conséquent, si $D/r + a_1 < f(S^{in})$ alors l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ admet une unique solution, notée $S_2^*(S^{in}, D, r)$, voir la Figure 4.1 (a). L'existence et la stabilité des équilibres du système (4.1) sont données dans le résultat suivant.

Théorème 4.1. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est satisfaite. Les points d'équilibres du système* (4.1) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $E_0 = (S^{in}, 0, S^{in}, 0)$ qui existe toujours. Il est GAS si

et seulement si

$$D \geq \max\{r(f(S^{in}) - a_1), (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\}. \tag{4.3}$$

Il est LES si et seulement si $D > \max\{r(f(S^{in}) - a_1), (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\}$.

2) L'équilibre $E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$ *de lessivage dans le premier réservoir mais pas dans le second, où*

$$\overline{S}_2 = \lambda\left(\tfrac{D}{1-r} + a_2\right) \text{ et } \overline{x}_2 = \tfrac{D}{D+(1-r)a_2}\left(S^{in} - \overline{S}_2\right). \tag{4.4}$$

Cet équilibre existe si et seulement si $D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$. *Il est GAS si et seulement si*

$$r(f(S^{in}) - a_1) \leq D \text{ et } D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2). \tag{4.5}$$

Il LES si et seulement si $r(f(S^{in}) - a_1) < D$ *et* $D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$.

3) L'équilibre $E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$ *de persistance de l'espèce dans les deux réservoirs avec*

$$S_1^* = \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a_1\right), \quad x_1^* = \tfrac{D}{D+ra_1}(S^{in} - S_1^*), \tag{4.6}$$

$$x_2^* = \tfrac{D}{D+(1-r)a_2}\left(\tfrac{D}{D+ra_1}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2^*\right) \tag{4.7}$$

et $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ *est l'unique solution de l'équation* $h(S_2) = f(S_2)$ *où* h *est définie par* (4.2). *Cet équilibre existe et est positif si et seulement si* $D < r(f(S^{in}) - a_1)$. *Il est GAS et LES dès qu'il existe et est strictement positif.*

Démonstration.

Existence des équilibres:

Les points d'équilibres sont les solutions de l'ensemble d'équations $\dot{S}_1 = 0$, $\dot{x}_1 = 0$, $\dot{S}_2 = 0$, $\dot{x}_2 = 0$. De l'équation $\dot{x}_1 = 0$, nous déduisons que $x_1 = 0$ ou $f(S_1) = D/r + a_1$. Supposons d'abord que $x_1 = 0$. De l'équation $\dot{S}_1 = 0$ nous déduisons que $S_1 = S^{in}$ et de l'équation $\dot{x}_2 = 0$ nous déduisons que $x_2 = 0$ ou $f(S_2) = D/(1-r) + a_2$. Si $x_2 = 0$, alors de l'équation $S_2 = 0$ nous déduisons que $S_2 = S^{in}$. Ainsi, nous obtenons le point d'équilibre $E_0 =$

$(S^{in}, 0, S^{in}, 0)$ qui existe toujours. D'autre part, si $f(S_2) = D/(1-r)+a_2$ alors $S_2 = \lambda(D/(1-r)+a_2) = \overline{S}_2$, qui est définie dans (4.4). De l'équation $\dot{S}_2 = 0$, nous déduisons que $x_2 = D(S^{in} - \overline{S}_2)/(D + (1-r)a_2) = \overline{x}_2$, qui est défini dans (4.4). Ainsi, nous obtenons le point d'équilibre $E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$. Cet équilibre existe si et seulement si $S^{in} > \overline{S}_2$, c'est-à-dire $D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$.

Supposons maintenant que $f(S_1) = D/r + a_1$, alors $S_1 = \lambda(D/r + a_1) = S_1^*$, qui est défini dans (4.6). De l'équation $\dot{S}_1 = 0$, nous déduisons que $x_1 = (D/(D+ra_1))(S^{in} - S_1^*) = x_1^*$, qui est défini dans (4.6). De l'équation $\dot{S}_2 + \dot{x}_2 = 0$, nous déduisons que

$$x_2 = \tfrac{D}{D+(1-r)a_2}(S_1^* + x_1^* - S_2). \tag{4.8}$$

En remplaçant x_2 par cette expression dans l'équation $\dot{S}_2 = 0$, nous déduisons que $h(S_2) = f(S_2)$, où la fonction h est définie par (4.2). Par conséquent, nous avons $S_2 = S_2^*$ qui est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$, voir la Figure 4.1 (a). En remplaçant S_2 par S_2^* dans (4.8), nous avons $x_2 = x_2^*$, qui est défini par (4.7). Par conséquent, nous obtenons le point d'équilibre $E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$. Cet équilibre est strictement positif si et seulement si $S^{in} > S_1^*$, ce qui est équivalent à $D < r(f(S^{in}) - a_1)$.

Stabilité locale des équilibres:

Le système (4.1) a une structure en cascade. Par conséquent, l'analyse de la stabilité locale se réduit à l'étude d'une matrice carrée 2×2. La matrice jacobienne associée au système (4.1) est donnée par:

$$J = \begin{pmatrix} A & 0 \\ B & C \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad A = \begin{pmatrix} -\frac{D}{r} - f'(S_1)x_1 & -f(S_1) \\ f'(S_1)x_1 & -\frac{D}{r} + f(S_1) - a_1 \end{pmatrix},$$
$$B = \begin{pmatrix} \frac{D}{1-r} & 0 \\ 0 & \frac{D}{1-r} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad C = \begin{pmatrix} -\frac{D}{1-r} - f'(S_2)x_2 & -f(S_2) \\ f'(S_2)x_2 & -\frac{D}{1-r} + f(S_2) - a_2 \end{pmatrix}.$$

J est une matrice triangulaire inférieure par blocs et ses valeurs propres sont celles des matrices A et C. Pour E_0, les valeurs propres sont $-D/r$, $-D/r + f(S^{in}) - a_1$, $-D/(1-r)$ et $-D/(1-r) + f(S^{in}) - a_2$. Ces valeurs

propres sont strictement négatives si et seulement si $D > r(f(S^{in}) - a_1)$ et $D > (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$. Par conséquent, E_0 est LES si et seulement si $D > \max\{r(f(S^{in})-a_1), (1-r)(f(S^{in})-a_2)\}$. Pour E_1, les valeurs propres de A sont $-D/r$ et $-D/r+f(S^{in})-a_1$. La seconde valeur propre est strictement négative si et seulement si $D > r(f(S^{in}) - a_1)$.

Dans la suite de cette preuve, nous utilisons les notations A_{E_i} et C_{E_i} pour indiquer les matrices A et C correspondant au point d'équilibre E_i ($i = 0, 1, 2$). Nous avons $\det(C_{E_1}) = (D/(1-r) + a_2)\, f'(\overline{S}_2)\overline{x}_2$ et $\mathrm{tr}(C_{E_1}) = -D/(1-r) - f'(\overline{S}_2)\overline{x}_2$ qui sont respectivement strictement positif et strictement négative. Par conséquent, E_1 est LES si et seulement si $r(f(S^{in})-a_1) < D < (1-r)(f(S^{in})-a_2)$. Pour E_2, nous avons $\det(A_{E_2}) = (D/r+a_1)f'(S_1^*)x_1^*$ et $\mathrm{tr}(A_{E_2}) = -D/r - f'(S_1^*)x_1^*$ qui sont respectivement strictement positif et strictement négative. De plus, nous avons $\det(C_{E_2}) = (-D/(1-r) - f'(S_2^*)x_2^*)(-D/(1-r) - a_2 + f(S_2^*)) + f(S_2^*)f'(S_2^*)x_2^*$ et $\mathrm{tr}(C_{E_2}) = -2D/(1-r) - a_2 - f'(S_2^*)x_2^* + f(S_2^*)$. Notons que $h(S_2) < D/(1-r) + a_2$ pour tout $S_2 \in (0, S_1^*)$. Alors, d'après (4.2), nous avons $f(S_2^*) = h(S_2^*) < D/(1-r)+a_2$. Donc, $\det(C_{E_2})$ et $\mathrm{tr}(C_{E_2})$ sont respectivement strictement positif et strictement négative. Par conséquent, E_2 est LES dès qu'il existe, c'est-à-dire dès que $D < r(f(S^{in}) - a_1)$.

Stabilité globale des équilibres:

Pour l'étude de la stabilité globale, nous utilisons la structure en cascade du système (4.1) et le Théorème de Thieme (voir A.3). Dans ce qui suit, nous désignons par $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ la solution de (4.1) avec la condition initiale $(S_1^0, x_1^0, S_2^0, x_2^0)$. Ainsi, $(S_1(t), x_1(t))$ est la solution du système

$$\begin{array}{rcl} \dot{S}_1 &=& \frac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &=& -\frac{D}{r}x_1 + f\left(S_1\right)x_1 - a_1x_1 \end{array} \tag{4.9}$$

avec la condition initiale (S_1^0, x_1^0) et $(S_2(t), x_2(t))$ est la solution du système non-autonome d'équations différentielles

$$\begin{array}{rcl} \dot{S}_2 &=& \frac{D}{1-r}\left(S_1(t) - S_2\right) - f\left(S_2\right)x_2 \\ \dot{x}_2 &=& \frac{D}{1-r}(x_1(t) - x_2) + f\left(S_2\right)x_2 - a_2x_2 \end{array} \tag{4.10}$$

avec la condition initiale (S_2^0, x_2^0). Le système (4.9) est un modèle classique d'un seul chémostat avec mortalité, voir la Section 2. 3 du Chapitre 2. Nous retrouvons son comportement asymptotique dans le Théorème 2.2. Par conséquent, le système (4.9) admet les deux équilibres:

$$e_0^1 = \left(S^{in}, 0\right) \quad \text{et} \quad e_1^1 = (S_1^*, x_1^*) \tag{4.11}$$

où S_1^* et x_1^* sont définis par (4.6). Deux cas doivent être distingués.

Premièrement, si $\lambda\left(D/r + a_1\right) \geq S^{in}$, c'est-à-dire si $D \geq r(f(S^{in}) - a_1)$ alors, e_0^1, défini dans (4.11), est GAS pour (4.9) dans le quadrant positif. Par conséquent, pour toute condition initiale (S_1^0, x_1^0) positive, nous avons

$$\lim_{t \to +\infty} (S_1(t), x_1(t)) = (S^{in}, 0). \tag{4.12}$$

Par conséquent, le système (4.10) est asymptotiquement autonome de système limite

$$\begin{array}{rcl} \dot{S}_2 & = & \frac{D}{1-r}(S^{in} - S_2) - f\left(S_2\right) x_2 \\ \dot{x}_2 & = & -\frac{D}{1-r} x_2 + f\left(S_2\right) x_2 - a_2 x_2. \end{array} \tag{4.13}$$

Rappelons que les solutions de (4.10) sont positivement bornées. Par conséquent, nous utilisons les résultats de Thieme qui s'appliquent aux solutions bornées. Le système (4.13) représente un modèle classique d'un seul chémostat avec mortalité, voir la Section 2. 3 du Chapitre 2. Par conséquent, il admet les deux points d'équilibres suivants $e_0^2 = (S^{in}, 0)$ et $e_1^2 = (\overline{S}_2, \overline{x}_2)$, avec $(\overline{S}_2, \overline{x}_2)$ défini par (4.4). Deux sous-cas doivent être distingués.

- Si $\lambda\left(D/(1-r) + a_2\right) \geq S^{in}$, c'est-à-dire si $D \geq (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$, alors e_0^2 est GAS dans le quadrant positif. En utilisant le Théorème de Thieme (voir A.3), nous déduisons que pour tout (S_2^0, x_2^0) positif, la solution $(S_2(t), x_2(t))$ de (4.10) converge vers $e_0^2 = (S^{in}, 0)$. De (4.12) nous avons pour $D \geq \max\{r(f(S^{in}) - a_1), (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\}$, la solution $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ de (4.1) tend vers $E_0 = (S^{in}, 0, S^{in}, 0)$, ce qui prouve (4.3).

- En revanche, si $\lambda(D/(1-r) + a_2) < S^{in}$, c'est-à-dire si $D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$ alors, les deux points d'équilibres e_0^2 et e_1^2 existent et e_1^2 est GAS dans le quadrant positif. Bien que le système (4.10) admet le

point selle e_0^2, aucun polycyle ne peut exister. En utilisant le Théorème de Thieme (voir A.3), pour tout (S_2^0, x_2^0) strictement positif, la solution $(S_2(t), x_2(t))$ de (4.10) converge vers $e_1^2 = (\overline{S}_2, \overline{x}_2)$. En utilisant (4.12) nous déduisons que, si $r(f(S^{in}) - a_1) \leq D$ et $D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)$, alors la solution $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ de (4.1) converge vers $E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, \overline{x}_2)$, ce qui prouve (4.5).

Deuxièmement, si $\lambda\,(D/r + a_1) < S^{in}$, c'est-à-dire si $D < r(f(S^{in}) - a_1)$, alors e_1^1, défini dans (4.11), est GAS pour (4.9) dans le quadrant strictement positif. Par conséquent, pour toute condition initiale positive (S_1^0, x_1^0), nous avons

$$\lim_{t\to+\infty} (S_1(t), x_1(t)) = (S_1^*, x_1^*)\,. \tag{4.14}$$

Par conséquent, le système (4.10) est asymptotiquement autonome de système limite

$$\begin{array}{rcl} \dot{S}_2 &=& \frac{D}{1-r}(S_1^* - S_2) - f\,(S_2)\,x_2 \\ \dot{x}_2 &=& \frac{D}{1-r}(x_1^* - x_2) + f\,(S_2)\,x_2 - a_2 x_2. \end{array} \tag{4.15}$$

Le système (4.15) représente un modèle classique d'un seul chémostat avec mortalité et de la biomasse non nulle en entrée. Dans ce cas, il n'y a pas de lessivage et le système (4.15) admet toujours un équilibre LES, $e_2 = (S_2^*, x_2^*)$, avec une biomasse strictement positive définie par (4.7) et S_2^* l'unique solution de $h(S_2) = f(S_2)$.

Montrons que cet équilibre est GAS pour (4.15). Supposons que $x_2 > 0$. Considérons le changement de variable $\xi = \ln(x_2)$. Le système (4.15) devient comme suit

$$\begin{array}{rcl} \dot{S}_2 &=& \frac{D}{1-r}(S_1^* - S_2) - f\,(S_2)\,e^{\xi} \\ \dot{\xi} &=& \frac{D}{1-r}(x_1^* e^{-\xi} - 1) + f\,(S_2) - a_2. \end{array} \tag{4.16}$$

La divergence du champ vectoriel

$$\psi(S_2, \xi) = \left[\begin{array}{l} \frac{D}{1-r}(S_1^* - S_2) - f\,(S_2)\,e^{\xi} \\ \frac{D}{1-r}(x_1^* e^{-\xi} - 1) + f\,(S_2) - a_2 \end{array}\right]$$

associée à (4.16) est $\mathrm{div}\psi(S_2, \xi) = -\frac{D}{1-r}(1 + x_1^* e^{\xi}) - f'(S_2)e^{\xi}$. Elle est strictement négative. Ainsi, en utilisant le critère de Bendixon-Dulac (voir A.2), le système (4.16) ne peut pas avoir de solution périodique. Par conséquent,

le système (4.15) n'admet pas de cycle dans le quadrant strictement positif. Pour toute condition initiale positive (S_2^0, x_2^0), la solution de (4.15) est bornée. Par conséquent, l'ensemble ω-limite (voir A.5) de (S_2^0, x_2^0), noté $\omega(S_2^0, x_2^0)$, est non vide et est inclus dans le quadrant strictement positif. Si $e_2 \notin \omega(S_2^0, x_2^0)$ alors, en utilisant le Théorème de Poincaré-Bendixon (voir A.1), $\omega(S_2^0, x_2^0)$ est un cycle limite, mais en raison de la propriété de la divergence, le système ne peut en présenter. Nous en déduisons alors que $e_2 \in \omega(S_2^0, x_2^0)$ et, comme e_2 est LES, alors $\omega(S_2^0, x_2^0) = \{e_2\}$. Par conséquent, e_2 est GAS pour (4.15) dans le quadrant strictement positif. En utilisant à nouveau le Théorème de Thieme (voir A.3), pour tout (S_2^0, x_2^0) strictement positif, la solution $(S_2(t), x_2(t))$ de (4.10) converge vers $e_2 = (S_2^*, x_2^*)$. En utilisant (4.14) nous déduisons que, si $D < r(f(S^{in}) - a_1)$, alors la solution $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ de (4.1) converge vers $E_2 = (S_1^*, x_1^*, S_2^*, x_2^*)$. □

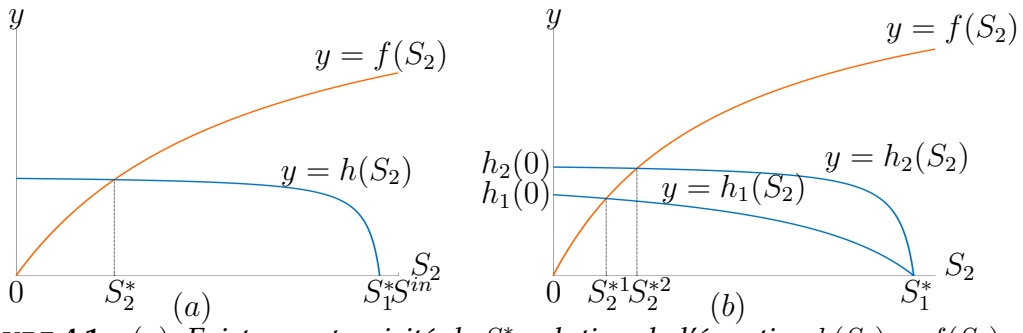


FIGURE 4.1 – *(a): Existence et unicité de S_2^* solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$, et donc de E_2. (b) : Illustration graphique de la Proposition 4.1 avec $S_2^{*i} = S_2^*(S^{in,i}, D, r)$, les fonctions h_i sont définies par l'expression (4.2) de h où $S^{in} = S^{in,i}$, $i = 1, 2$ telles que $S^{in,1} > S^{in,2}$.*

Proposition 4.1. *Pour D et r fixés, la fonction $S^{in} \mapsto S_2^*(S^{in}, D, r)$ est strictement décroissante.*

La preuve de la Proposition 4.1 est la même que la preuve de la Proposition 3.1. Le résultat de cette proposition est illustré dans la Figure 4.1 (b). Ce résultat signifie que la concentration de substrat à l'état d'équilibre dans l'effluent diminue lorsque la concentration de substrat dans l'influent augmente. Ce comportement est très différent de celui d'un seul chémostat où la concentration de substrat à l'état d'équilibre dans l'effluent est indépendante de la concentration de substrat dans l'influent.

4. 3 Diagramme opératoire

Pour $r \in (0,1)$ fixé, nous représentons dans le plan (S^{in}, D) les régions dans lesquelles la solution du système (4.1) converge globalement vers l'un des points d'équilibre E_0, E_1 ou E_2. A partir des résultats du Théorème 4.1, nous constatons que ces régions sont délimitées par les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 définies par:

$$\Phi_r^1 := \left\{(S^{in}, D) \in \mathbb{R}_+^2 : D = r(f(S^{in}) - a_1)\right\}, \tag{4.17}$$

$$\Phi_{1-r}^2 := \left\{(S^{in}, D) \in \mathbb{R}_+^2 : D = (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\right\}. \tag{4.18}$$

Lorsque $a_1 = a_2 = 0$, comme nous l'avons montré dans le Chapitre 3, ces courbes ne se rencontrent qu'en un seul point qui est l'origine et fusionnent lorsque $r = 1/2$. Par conséquent, dans ce cas, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 séparent le plan opératoire (S^{in}, D) en seulement trois régions, voir la Figure 3.6 du Chapitre 3. Cette propriété reste valable lorsque $a_1 = a_2$, c'est-à-dire que les courbes ne se coupent qu'en $(\lambda(a_1), 0)$ et se rejoignent lorsque $r = 1/2$. Dans ce cas, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 séparent le plan opératoire (S^{in}, D), en seulement trois régions, voir Figure 4.2 (c) et (d). La nouveauté lorsque a_1 et a_2 sont différents et non nuls, est que l'intersection des courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 peut se trouver en dehors de l'axe S^{in}. Il peut donc y avoir quatre régions dans le plan opératoire, comme le montre la Figure 4.2 (a) et (f). Pour la description de l'intersection des courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2, nous avons besoin de quelques définitions et notations. Soit $\overline{r} \in (0,1)$ défini par

$$\overline{r} := \frac{m - a_2}{2m - a_1 - a_2}. \tag{4.19}$$

Notons que si $a_1 < a_2$ alors $\overline{r} < 1/2$, et si $a_1 > a_2$ alors $\overline{r} > 1/2$. Pour $a_1 < a_2$ et $0 < r < \overline{r}$ (ou $a_1 > a_2$ et $\overline{r} < r < 1$), nous définissons le point $T = (S_T^{in}, D_T)$ du plan opératoire par :

$$S_T^{in} := \lambda\left(\frac{ra_1 - (1-r)a_2}{2r-1}\right) \quad \text{et} \quad D_T := \frac{r(1-r)(a_2 - a_1)}{1-2r}. \tag{4.20}$$

Notons que $S_T^{in} > 0$ et $D_T > 0$. Avec ces notations, nous pouvons énoncer le résultat suivant.

Proposition 4.2. *1. Si $a_1 < a_2$, alors pour tout $r \in (0, \overline{r})$, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 se coupent au point T et Φ_r^1 est strictement en dessous [resp. au-dessus] de Φ_{1-r}^2 pour $S^{in} > S_T^{in}$ [resp. $S^{in} < S_T^{in}$], voir la Figure 4.2 (a). Pour tout $r \in (\overline{r}, 1)$, Φ_r^1 est strictement au-dessus de Φ_{1-r}^2, voir la Figure 4.2 (b).*

2. Si $a_1 > a_2$, alors pour tout $r \in (\overline{r}, 1)$, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 se coupent au point T et Φ_r^1 est strictement au-dessus [resp. en dessous] de Φ_{1-r}^2 pour $S^{in} > S_T^{in}$ [resp. $S^{in} < S_T^{in}$], voir la Figure 4.2 (f). Pour tout $r \in (0, \overline{r})$, Φ_r^1 est strictement en dessous de Φ_{1-r}^2, voir la Figure 4.2 (e).

3. Si $a_1 = a_2$ alors pour $r = 1/2$, $\Phi_r^1 = \Phi_{1-r}^2$. De plus, si $r < 1/2$ alors Φ_r^1 est strictement en dessous de Φ_{1-r}^2, voir la Figure 4.2 (c) et, si $r > 1/2$ alors Φ_r^1 est strictement au-dessus de Φ_{1-r}^2, voir la Figure 4.2 (d).

Démonstration. Soit Λ_i, $i = 1, 2$ défini pour $S^{in} > \lambda(a_i)$ et $0 < r < 1$ par

$$\Lambda_1(S^{in}, r) := r(f(S^{in}) - a_1) \quad \text{et} \quad \Lambda_2(S^{in}, r) := (1 - r)(f(S^{in}) - a_2). \tag{4.21}$$

Les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2, définies respectivement par (4.17) et (4.18), se coupent si et seulement si il existe $r \in (0, 1)$ et $S^{in} > \max\{\lambda(a_1), \lambda(a_2)\}$ tels que $\Lambda_1(S^{in}, r) = \Lambda_2(S^{in}, r)$, soit

$$f(S^{in}) = A(r), \quad \text{avec} \quad A(r) := \frac{ra_1 - (1 - r)a_2}{2r - 1}. \tag{4.22}$$

Cette équation a une solution $S^{in} > \max\{\lambda(a_1), \lambda(a_2)\}$ si et seulement si

$$\max\{a_1, a_2\} < A(r) < m, \tag{4.23}$$

où m est définie par (2.3). Lorsque ces conditions sont satisfaites, la solution de (4.22) est donnée par $S^{in} = \lambda(A(r))$, où λ est définie par (2.4). Par conséquent, $S^{in} = S_T^{in}$, donné par (4.20). Le point d'intersection correspondant à Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 est donné par $D_T = r\,(f(S_T^{in}) - a_1)$, qui est la valeur donnée dans (4.20).

Déterminons maintenant pour quelle valeur de r, les conditions (4.23) sont satisfaites. La fonction A est une fonction homographique. Sa représentation graphique est une hyperbole, dont l'asymptote verticale est $r = 1/2$. Sa

dérivée est donnée par

$$A'(r) = \frac{a_2 - a_1}{(2r-1)^2}. \tag{4.24}$$

Notons que $A(r) = m$ si et seulement si $r = \overline{r}$, où $\overline{r}$ est défini par (4.19). Par conséquent, si $a_1 < a_2$ alors, d'après (4.24), A est strictement croissante. Puisque $A(0) = a_2$, $A(\overline{r}) = m$, et $\overline{r} < 1/2$, la condition (4.23) est satisfaite si et seulement si $0 < r < \overline{r}$. De même, si $a_1 > a_2$, alors, d'après (4.24), A est strictement décroissante. Puisque $A(1) = a_1$, $A(\overline{r}) = m$ et $\overline{r} > 1/2$, la condition (4.23) est satisfaite si et seulement si $\overline{r} < r < 1$. Enfin, si $a_1 = a_2$ alors $A(r) = a_1$ et la condition (4.23) ne peut être satisfaite.

Supposons que $a_1 < a_2$. Notons que pour $0 < r < 1/2$, $f(S^{in}) > A(r)$ [resp. $f(S^{in}) < A(r)$] est équivalent à $\Lambda_1(S^{in}, r) < \Lambda_2(S^{in}, r)$ [resp. $\Lambda_1(S^{in}, r) > \Lambda_2(S^{in}, r)$]. Ainsi:

- Si $r \in (0, \overline{r})$, alors $f(S^{in}) < A(r)$ si et seulement si $S^{in} < S_T^{in}$, où S_T^{in} est défini par (4.20). Par conséquent, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 se coupent en $T = (S_T^{in}, D_T)$ et la courbe Φ_r^1 est strictement en dessous [resp. au-dessus] de la courbe Φ_{1-r}^2, pour tout $S^{in} > S_T^{in}$ [resp. $S^{in} < S_T^{in}$].
- Si $r \in [\overline{r}, 1/2)$ alors $f(S^{in}) < A(r)$ pour tout $S^{in} > 0$, de sorte que la courbe Φ_r^1 est strictement au-dessus de la courbe Φ_{1-r}^2.
- Si $r \in [1/2, 1)$, alors, en utilisant $r \geq 1 - r$ et $a_1 < a_2$, nous avons $\Lambda_1(S^{in}, r) > \Lambda_2(S^{in}, r)$. Par conséquent, la courbe Φ_r^1 est strictement au-dessus de la courbe Φ_{1-r}^2.

Si $a_1 > a_2$, la preuve est similaire au cas $a_1 < a_2$.

Si $a_1 = a_2$ alors $\Lambda_1(S^{in}, r) = \Lambda_2(S^{in}, r)$ est équivalent à $r(f(S^{in}) - a_1) = (1 - r)(f(S^{in}) - a_1)$. Par conséquent, $r = 1 - r$ c'est-à-dire $r = 1/2$. Dans ce cas, les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 se confondent. De plus, si $r < 1/2$ [resp. $r > 1/2$] alors $r < 1 - r$ [resp. $r > 1 - r$] et la courbe Φ_r^1 est strictement en dessous [resp. au-dessus] de la courbe Φ_{1-r}^2. □

Ces courbes divisent le plan (S^{in}, D) en plusieurs régions notées $I_0(r)$, $I_1(r)$, $I_2(r)$ et $I_3(r)$. Pour tout (a_1, a_2) strictement positif, ces régions sont représentées sur la Figure 4.2 et sont définies par (4.25).

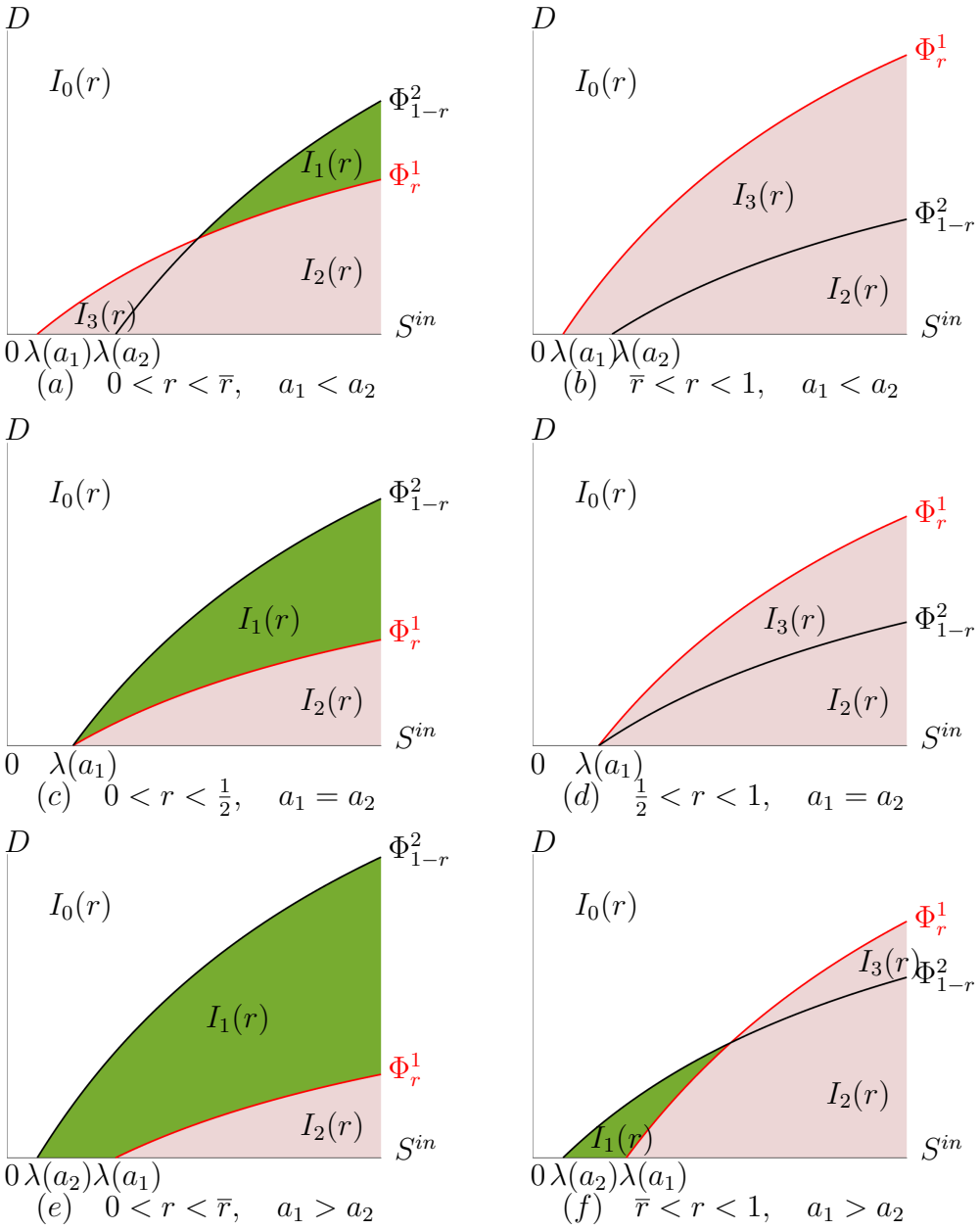


FIGURE 4.2 – *Le diagramme opératoire de deux chémostats en série avec des taux de mortalité strictement positifs.*

Le comportement du système (4.1) dans chaque région lorsqu'elle n'est pas vide, est donné dans le Tableau 4.1. Remarquons que E_1 existe dans les deux régions $I_1(r)$ et $I_2(r)$, mais il n'est stable que lorsque (S^{in}, D) est fixé

dans la région $I_1(r)$.

$$\begin{aligned} I_0(r) &:= \{(S^{in}, D) : \max\{r(f(S^{in}) - a_1), (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\} \leq D\}, \\ I_1(r) &:= \{(S^{in}, D) : r(f(S^{in}) - a_1) \leq D \text{ et } D < (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\}, \\ I_2(r) &:= \{(S^{in}, D) : 0 < D < \min\{r(f(S^{in}) - a_1), (1-r)(f(S^{in}) - a_2)\}\}, \\ I_3(r) &:= \{(S^{in}, D) : (1-r)(f(S^{in}) - a_2) \leq D \text{ et } D < r(f(S^{in}) - a_1))\}. \end{aligned} \tag{4.25}$$

	$I_0(r)$	$I_1(r)$	$I_2(r)$	$I_3(r)$
E_0	GAS	I	I	I
E_1		GAS	I	
E_2			GAS	GAS

TABLE 4.1 – *Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série avec mortalité. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

Lorsque $a_1 = a_2 = 0$ alors $\lambda(a_1) = \lambda(a_2) = 0$ et les courbes Φ_r^1 et Φ_{1-r}^2 du diagramme opératoire partent de l'origine du plan (S^{in}, D) et se confondent pour $r = 1/2$. Par conséquent, les diagrammes (a), (b), (c), (d), (e) et (f) sont réduits à seulement deux différents cas caractérisés par $0 < r < 1/2$ et $1/2 < r < 1$, comme le montre la Figure 3.6 du Chapitre 3. Il n'y a aucun changement dans la stabilité des équilibres ni dans le nombre de régions représentées dans le diagramme opératoire. Ce résultat révèle une interaction entre l'hétérogénéité spatiale (le ratio r de la distribution de volume entre les réservoirs) et l'hétérogénéité de la mortalité (différence entre a_1 et a_2). En effet, les cas (a) et (f) présentent une particularité lorsque les taux de mortalité sont différents: les domaines $I_1(r)$ et $I_3(r)$ peuvent apparaître ou disparaître en jouant uniquement sur la distribution spatiale r, un phénomène qui ne se produit pas lorsque la mortalité est la même dans les réservoirs. Ceci montre que l'existence des domaines $I_1(r)$ et $I_3(r)$ est contrôlée par une toxicité relative dans les bassins, et pas seulement la distribution spatiale comme c'est le cas pour une mortalité identique. Cette caractéristique peut avoir un intérêt lorsque les praticiens peuvent ajuster le pH ou

d'autres paramètres abiotiques ayant des impactes sur le taux de mortalité, indépendamment dans chaque réservoir. Étant donné les paramètres opératoires S^{in}, D et r, les images (a) et (f) montrent qu'il est théoriquement possible de passer du domaine $I_3(r)$ à $I_2(r)$ lorsque le paramètre de mortalité est diminué uniquement dans le second réservoir. En pratique, être dans le domaine $I_2(r)$ peut être plus souhaitable que $I_3(r)$ par rapport à un dysfonctionnement du premier réservoir qui peut faire chuter brutalement sa biomasse à zéro. En effet, dans le domaine $I_2(r)$, le second réservoir n'est pas conduit au lessivage contrairement au cas $I_3(r)$.

Nous décrivons les bifurcations qui se produisent lorsque $a_1 = a_2$ dans la Remarque 4.1. Le cas général, c'est-à-dire lorsque $a_1 \neq a_2$, est similaire.

Remarque 4.1. *Des bifurcations transcritiques apparaissent dans les cas limites $D = r(f(S^{in}) - a_1)$ et $D = (1-r)(f(S^{in}) - a_1)$, pour le système* (4.26)*. Si $0 < r < 1/2$ alors, nous avons une bifurcation transcritique de E_0 et E_1 quand $D = (1-r)(f(S^{in}) - a_1)$ et une bifurcation transcritique de E_1 et E_2 quand $D = r(f(S^{in}) - a_1)$. Si $1/2 < r < 1$ alors, nous avons une bifurcation transcritique de E_0 et E_1 quand $D = (1-r)(f(S^{in}) - a_1)$ et une bifurcation transcritique de E_0 et E_2 quand $D = r(f(S^{in}) - a_1)$. Si $r = 1/2$ et $D = (f(S^{in}) - a_1)/2$ alors, nous avons des bifurcations transcritiques de E_0 et E_1, et de E_0 et E_2, simultanément.*

4. 4 Performances selon deux critères différents

Dans le but d'établir une comparaison des performances de la configuration en série avec mortalité avec celles d'un seul chémostat avec mortalité défini par le système (2.17), nous considérerons le même taux de mortalité dans tous les chémostats tel que $a = a_1 = a_2$ $(a > 0)$. Ainsi, le système (4.1) devient

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \frac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\frac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 - ax_1 \\ \dot{S}_2 &= \frac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \frac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S_2)x_2 - ax_2 \end{aligned} \tag{4.26}$$

et le diagramme opératoire du système (4.26) correspond aux diagrammes (c) et (d) de la Figure 4.2. Dans ce qui suit, nous comparons les deux structures selon deux critères différents : la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz.

4. 4.1 La concentration de substrat en sortie

Considérons un volume V, un taux de dilution D et une concentration de substrat en entrée S^{in}. En considérant $a = a_1 = a_2$ et selon le Théorème 4.1, pour tout $r \in (0, 1)$, la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre du système (4.26), est définie par

$$S_r^{out}(S^{in}, D) := \begin{cases} S^{in} & \text{si} \quad D \geq \max\{r, 1-r\}\delta \\ \lambda\left(\dfrac{D}{1-r} + a\right) & \text{si} \quad r\delta \leq D \text{ et } D \leq (1-r)\delta \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & \text{si} \quad D < r\delta \end{cases} \tag{4.27}$$

où δ est défini par

$$\delta := f(S^{in}) - a, \tag{4.28}$$

$S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$, où pour $a = a_1 = a_2$ la fonction h est définie par :

$$h(S_2) := \frac{D+(1-r)a}{1-r} \frac{S_1^* - S_2}{\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2} \quad \text{avec } S_1^* = \lambda\left(\frac{D}{r} + a\right). \tag{4.29}$$

Lemme 4.3. *Pour tout* $0 \leq D < \delta$*, nous avons* $\lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D + a)$.

Démonstration. Soit $0 \leq D < \delta$. En utilisant (4.29), la condition $h(S_2) = f(S_2)$ est équivalente à

$$(D + (1-r)a)(S_1^* - S_2^*) = (1-r)\left(\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2^*\right) f(S_2^*). \tag{4.30}$$

Sachant que $S_1^*|_{r=1} = \lambda(D + a)$ et $\lim_{r\to 1} f(S_2^*) < +\infty$ alors l'équation (4.30) donne $D(\lambda(D + a) - \lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in}, D, r)) = 0$. Par conséquent, nous avons $\lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D + a)$. □

Bien que $S_r^{out}(S^{in}, D)$ soit définie par (4.27) pour $0 < r < 1$, comme $\overline{S}_2|_{r=0} = \lambda(D + a)$ et selon le Lemme 4.3, nous l'étendons par continuité pour $r = 0$ et $r = 1$ par

$$S_0^{out}(S^{in}, D) = S_1^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) \tag{4.31}$$

où S^{out} est la concentration de substrat en sortie d'un seul chémostat avec mortalité, définie par (2.21). Nous allons donc comparer les quantités S_r^{out} et S^{out}.

Soit $r \in (0, 1)$ fixé et soit la fonction $g_r : [0, r(m - a)) \mapsto \mathbb{R}$ définie par

$$g_r(D) := \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) + \tfrac{r(D+ar)}{(1-r)(D+a)}\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) - \lambda(D + a)\right). \tag{4.32}$$

Lemme 4.4. *Pour tout $r \in (0, 1)$, nous avons $g_r(D) > \lambda(D/r + a)$.*

Démonstration. Comme $0 < r < 1$ et λ est une fonction strictement croissante alors, nous avons $\lambda(D/r + a) > \lambda(D + a)$. En utilisant, (4.32), nous avons $g_r(D) > \lambda(D + a)$. □

Théorème 4.2. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est satisfaite. Pour tout $r \in (0, 1)$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$. De plus, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} = g_r(D)$.*

Démonstration. Rappelons que $S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ avec h définie par (4.2). Prouvons d'abord que

$$S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D + a) \quad \text{si et seulement si} \quad S^{in} > g_r(D). \tag{4.33}$$

Puisque f est strictement croissante, voir l'Hypothèse 2.1, et h est strictement décroissante, voir le Lemme 4.2, alors la condition $S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D + a)$ est équivalente à la condition $h(\lambda(D + a)) < f(\lambda(D + a)) = D + a$. Ainsi, en utilisant (4.29), un simple calcul montre que la condition $h(\lambda(D + a)) < D + a$ est équivalente à $S^{in} > g_r(D)$, où g_r est définie par (4.32). Ceci prouve (4.33).
Passons maintenant à la preuve du théorème. Supposons que $S^{in} > g_r(D)$. En utilisant le Lemme 4.4, nous avons $S^{in} > \lambda(D/r + a) > \lambda(D + a)$. En

utilisant, (4.27) et (2.21), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r) \quad \text{et} \quad S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D + a). \tag{4.34}$$

Par conséquent, en utilisant (4.33), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$. Par conséquent, nous avons prouvé l'implication suivante

$$S^{in} > g_r(D) \implies S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D). \tag{4.35}$$

Supposons maintenant que $S^{in} \leq g_r(D)$. Lorsque $r < 1/2$, trois cas doivent être distingués. Premièrement, si

$$\lambda(D + a) < \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) < S^{in} \leq g_r(D),$$

alors, par (4.27) et (2.21), nous obtenons (4.34). Par conséquent, en utilisant (4.33), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) \geq S^{out}(S^{in}, D)$. Deuxièmement, si

$$\lambda(D + a) < \lambda\left(\tfrac{D}{1-r} + a\right) \leq S^{in} \leq \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right),$$

alors, par (4.27) et (2.21),

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\tfrac{D}{1-r} + a\right) \quad \text{et} \quad S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D + a).$$

Par conséquent, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. Finalement, si $S^{in} \leq \lambda(D + a)$, alors

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}.$$

Lorsque $r \geq 1/2$, la preuve est similaire, sauf qu'il faut distinguer seulement deux cas, $\lambda(D + a) < S^{in} \leq \lambda(D/r + a)$ et $S^{in} \leq \lambda(D + a)$. Par conséquent, nous avons montré la réciproque de l'implication (4.35), ce qui complète la preuve de la première équivalence du théorème. Les mêmes calculs montrent la seconde équivalence du théorème si les inégalités sont remplacées par des égalités. □

Le Théorème 4.2 affirme que la configuration en série avec mortalité, respectivement de volumes rV et $(1 - r)V$, est plus efficace qu'un seul chémostat avec moralité de volume V si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$. Illustrons ce résultat dans le diagramme opératoire du système (4.26) et cherchons

pour quelle valeur de $r \in (0,1)$, l'inégalité $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ est vérifiée. Nous avons besoin de l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toute fonction de croissance concave mais aussi par une fonction de Hill, voir la Section 4. 5.

Hypothèse 4.1. *Pour tout $D \in [0, m-a)$, la fonction $r \in (D/(m-a), 1) \mapsto g_r(D) \in \mathbb{R}$ est strictement décroissante.*

Soit les courbes Φ_r, Φ_{1-r} et Γ_r définies par

$$\begin{aligned} \Phi_{1-r} &:= \{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(D/(1-r) + a)\}, \\ \Phi_r &:= \{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(D/r + a)\}, \end{aligned} \tag{4.36}$$

$$\Gamma_r := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = g_r(D)\right\}. \tag{4.37}$$

En utilisant le Lemme 4.4, nous remarquons que pour tout $r \in (0,1)$, la courbe Γ_r est toujours strictement en dessous de la courbe Φ_r. D'après le Théorème 4.2, la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre de la configuration en série avec mortalité est plus petite que celle d'un seul chémostat avec mortalité si et seulement si (S^{in}, D) est strictement en dessous de la courbe Γ_r dessinée dans la Figure 4.3.

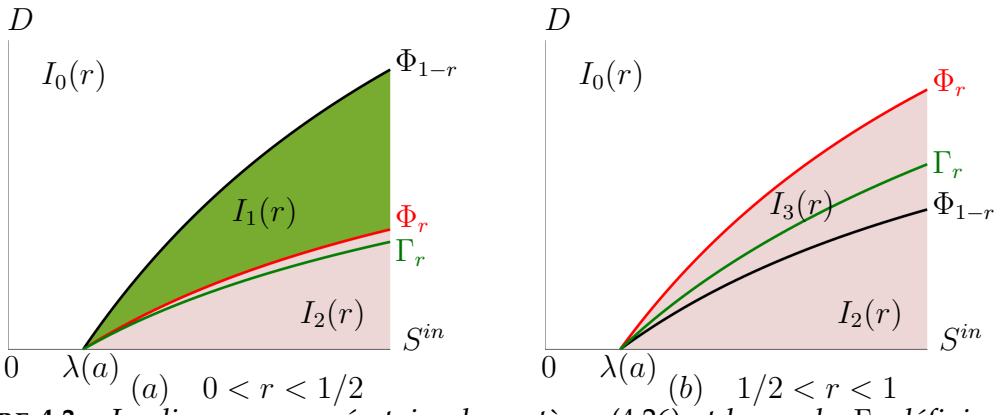


FIGURE 4.3 – *Le diagramme opératoire du système* (4.26) *et la courbe Γ_r définie par* (4.37)

.

Lemme 4.5. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 4.1 sont satisfaites. Pour tout $D \in (0, m-a)$, $r \in (D/(m-a), 1)$ et $S^{in} > g(D)$, il existe un unique $r =$*

$r_1(S^{in}, D) \in (0, 1)$ *solution de* $S^{in} = g_r(D)$ *tel que* $r > r_1(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $S^{in} > g_r(D)$.

Démonstration. Soit $D < m - a$. Sachant que $g_r(D) > \lambda(D/r + a)$ et d'après l'Hypothèse 2.1, nous avons $\lim_{r \to D/(m-a)} = \lambda(D/r + a) = \lambda(m) = +\infty$, alors nous déduisons que $\lim_{r \to D/(m-a)} g_r(D) = +\infty$. D'autre part, d'après (4.32), nous remarquons que $\lim_{r \to 1} r(D + ar)(\lambda(D/r + a) - \lambda(D + a)) = 0$ et $\lim_{r \to 1}(1 - r)(D + a) = 0$. Ainsi, par la règle de L'Hôpital [2], nous avons

$$\lim_{r \to 1} g_r(D) = \lambda(D+a) + \lim_{r \to 1} \left[-\tfrac{D+2ar}{D+a} \left(\lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) - \lambda(D + a) \right) + \tfrac{D}{r} \lambda'\left(\tfrac{D}{r} + a\right) \right].$$

ce qui, d'après la définition de g (2.24), donne

$$\lim_{r \to 1} g_r(D) = \lambda(D + a) + D\lambda'(D + a) = g(D).$$

Par conséquent, d'après l'Hypothèse 4.1, la fonction $r \mapsto g_r(D)$ est strictement décroissante de $(D/(m - a), 1)$ à $(g(D), +\infty)$. D'où, elle admet une fonction inverse

$$S^{in} \in (g(D), +\infty) \mapsto r_1(S^{in}, D) \in (D/(m - a), 1).$$

Ainsi, pour tout $D \in (0, m-a)$, $r \in (D/(m-a), 1)$ et $S^{in} > g(D)$, nous avons

$$r = r_1(S^{in}, D) \iff S^{in} = g_r(D) \quad \text{et} \quad r > r_1(S^{in}, D) \iff S^{in} > g_r(D).$$

□

Théorème 4.3. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 4.1 sont satisfaites. Soit* g *définie par* (2.24).

- *Si* $S^{in} \leq g(D)$ *alors pour tout* $r \in (0, 1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. *De plus, pour* $r = 0$ *et* $r = 1$ *nous avons* $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$.

- *Si* $S^{in} > g(D)$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $r_1(S^{in}, D) < r < 1$ *avec* r_1 *défini dans le Lemme 4.5. De plus, pour* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$ *nous avons* $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$.

Démonstration. La fonction $r \mapsto g_r(D)$ est strictement décroissante et tend vers $g(D)$ lorsque r tend vers 1. Par conséquent, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $g(D) < g_r(D)$. Si $S^{in} \leq g(D)$ alors nous avons $S^{in} < g_r(D)$. D'après le Théorème 4.2, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$.

Soit $S^{in} > g(D)$ alors selon le Lemme 4.5, il existe un unique $r = r_1(S^{in}, D)$ dans $(0,1)$ tel que $S^{in} = g_r(D)$, où pour tout $r > r_1(S^{in}, D)$, nous avons $S^{in} > g_r(D)$. Ainsi, d'après le Théorème 4.2, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$.

L'égalité $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$ est vérifiée pour $r = 0$ et $r = 1$, voir (4.31). De plus, d'après le Lemme 4.5, si $r = r_1(S^{in}, D)$ alors $S^{in} = g_r(D)$. Par conséquent, d'après le Théorème 4.2, nous $S^{out}_{r_1(S^{in},D)}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$. □

Proposition 4.3. *Soit $D > 0$ et $S^{in} > 0$.*

Si $S^{in} \leq \lambda(D + a)$ alors pour tout $r \in [0,1]$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.

Dans les deux cas suivants, nous désignons par r_0 le ratio $r_0 = D/\delta$ où δ est défini par (4.28)*.*

Si $\lambda(D + a) < S^{in} < \lambda(2D + a)$ alors nous avons $1/2 < r_0 < 1$ et

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r} + a\right) & si \quad 0 \leq r \leq 1 - r_0 \\ S^{in} & si \quad 1 - r_0 \leq r \leq r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 \leq r \leq 1, \end{cases} \tag{4.38}$$

Si $\lambda(2D + a) \leq S^{in}$ alors nous avons $0 < r_0 \leq 1/2$ et

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r} + a\right) & si \quad 0 \leq r \leq r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 \leq r \leq 1. \end{cases} \tag{4.39}$$

Démonstration. Soit $D > 0$ et $S^{in} > 0$.

Si $S^{in} \leq \lambda(D+a)$ alors, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons

$$S^{in} \leq \lambda(D+a) \leq \min\left\{\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right), \lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right\}.$$

Alors, d'après (4.27) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$. Ceci le premier élément de la proposition. Soit $r_0 = D/\delta$ c'est-à-dire $S^{in} = \lambda(D/r_0 + a)$.

Si $\lambda(D+a) < S^{in} < \lambda(2D+a)$, alors $r_0 \in (1/2, 1)$ de sorte que $1 - r_0 < r_0$. L'intervalle $[0,1]$ est subdivisé en trois sous-intervalles. Premièrement, si $0 \leq r \leq 1 - r_0 < r_0$, alors $r < r_0 < 1 - r$, de sorte que nous avons

$$\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) \leq S^{in} = \lambda\left(\tfrac{D}{r_0}+a\right) < \lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right).$$

Par conséquent, d'après (4.27),

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right).$$

Deuxièmement, si $1 - r_0 \leq r \leq r_0$, alors $r_0 \geq \max\{r, 1-r\}$, de sorte que nous avons

$$S^{in} = \lambda\left(\tfrac{D}{r_0}+a\right) \leq \min\left\{\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right), \lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right\}.$$

Par conséquent, d'après (4.27), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}.$$

Finalement, si $r_0 < r \leq 1$, alors nous avons

$$S^{in} = \lambda\left(\tfrac{D}{r_0}+a\right) > \lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right).$$

Par conséquent, d'après (4.27), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r).$$

Ce qui prouve (4.38).

Si $\lambda(2D+a) \leq S^{in}$, alors $r_0 \in (0, 1/2]$. Par conséquent, $r_0 \leq 1 - r_0$. La preuve de (4.39) est similaire à la preuve de (4.38) sauf que, l'intervalle $[0,1]$

est subdivisé en seulement deux sous-intervalles $[0, r_0]$ et $[r_0, 1]$, de sorte l'intervalle dans lequel $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ est vide. □

Pour une meilleure compréhension du comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ tel que décrit dans la Proposition 4.3, considérons le diagramme opératoire, pour différentes valeurs du couple (S^{in}, D). Nous distinguerons aussi les sous-cas pour lesquels il existe $r_1 = r_1(S^{in}, D)$ tel que, pour $r_1 < r < 1$, l'inégalité $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ est satisfaite. Ainsi, dans le plan opératoire (S^{in}, D), nous considérons la courbe Γ définie par (2.26) et les courbes Φ_1 et $\Phi_{1/2}$ définies par:

$$\Phi_{1/2} = \{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(2D+a)\}, \Phi_1 = \{(S^{in}, D) : S^{in} = \lambda(D+a)\} \quad (4.40)$$

Ces trois courbes s'intersectent au point $(\lambda(a), 0)$. En utilisant les inégalités $g(D) > \lambda(D + a)$ et $\lambda(D + 2a) > \lambda(D + a)$, qui sont satisfaites pour tout $D > 0$, nous déduisons que les courbes Γ et $\Phi_{1/2}$ se situent strictement en dessous de la courbe Φ_1. Ces trois courbes divisent le plan opératoire en, au plus cinq régions définies par:

$$\begin{aligned}
J_0 &= \{(S^{in}, D) : S^{in} \leq \lambda(D + a)\}, \\
J_1 &= \{(S^{in}, D) : \lambda(D + a) < S^{in} \leq \min\{g(D), \lambda(2D + a)\}\}, \\
J_2 &= \{(S^{in}, D) : g(D) < S^{in} < \lambda(2D + a)\}, \\
J_3 &= \{(S^{in}, D) : \max\{g(D), \lambda(2D + a)\} \leq S^{in}\}, \\
J_4 &= \{(S^{in}, D) : \lambda(2D + a) < S^{in} < g(D)\}.
\end{aligned} \quad (4.41)$$

Remarque 4.2. *Tous les domaines J_i, $i = 0, \ldots, 4$ sont disjoints sauf quand $S^{in} = g(D) = \lambda(2D+a)$, ce qui correspond à l'intersection des courbes Γ et $\Phi_{1/2}$ dessinées dans la Figure 4.4.*

En combinant les résultats obtenus dans la Proposition 4.3 et le Théorème4.3, nous avons que la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ est telle représentée sur la Figure 4.5. La proposition suivante résume tous les cas possibles du comportement de cette fonction.

Proposition 4.4. *Soient, J_i, $i = 0, \ldots, 4$ les régions définies par* (4.41)*. Le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ en fonction de (S^{in}, D) est le suivant:*

1. *Si* $(S^{in}, D) \in J_0$ *alors, pour tout* $r \in [0,1]$, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.

2. *Si* $(S^{in}, D) \in J_1$ *alors lorsque* $S^{in} < \lambda(2D + a)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (4.38) *et lorsque* $S^{in} = \lambda(2D + a)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (4.39). *De plus, pour tout* $r \in (0,1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. *L'égalité est satisfaite pour* $r = 0$ *et* $r = 1$, *voir la Figure 4.5* (a).

3. *Si* $(S^{in}, D) \in J_2$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (4.38) *et* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $r \in (r_1(S^{in}, D), 1)$ *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *L'égalité est satisfaite pour* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$, *voir la Figure 4.5* (b).

4. *Si* $(S^{in}, D) \in J_3$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (4.39) *et* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $S^{in} > g(D)$ *et* $r \in (r_1(S^{in}, D), 1)$ *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *est l'unique solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *L'égalité est satisfaite pour* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = 1$, *voir la Figure* (4.5) (c).

5. *Si* $(S^{in}, D) \in J_4$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donné par* (4.39) *et pour tout* $r \in (0,1)$, $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$. *L'égalité est satisfaite pour* $r = 0$ *et* $r = 1$, *voir la Figure 4.5* (d).

Démonstration. Le résultat de la Proposition 4.4 est une conséquence directe de la Proposition 4.3 et du Théorème 4.3. □

Les régions J_i $(i = 0, \ldots, 4)$ se présentent typiquement comme dans la Figure 4.4.

Le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ dans les quatre régions J_i ; $(i = 1, \ldots, 4)$ est représenté en rouge sur la Figure 4.5. Nous remarquons que la plus petite valeur de la courbe rouge correspondant à la plus faible concentration de substrat en sortie de la configuration en série, est obtenue pour $(S^{in}, D) \in J_2 \cap J_3$ et $r > r_1(S^{in}, D)$. Cette petite concentration est obtenue en considérant la meilleure configuration en série possible. De plus, remarquons que la courbe rouge n'est pas toujours au-dessus de la courbe bleue mais lorsque $r > r_1(S^{in}, D)$, la plus petite valeur de la courbe rouge est toujours inférieure à $\lambda(D + a)$.

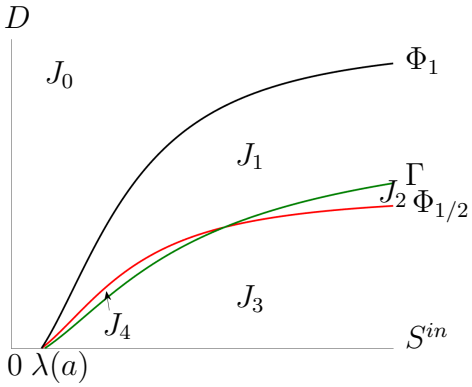


FIGURE 4.4 – *Régions dans le plan opératoire correspondant à différents comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ pour (S^{in}, D) fixé.*

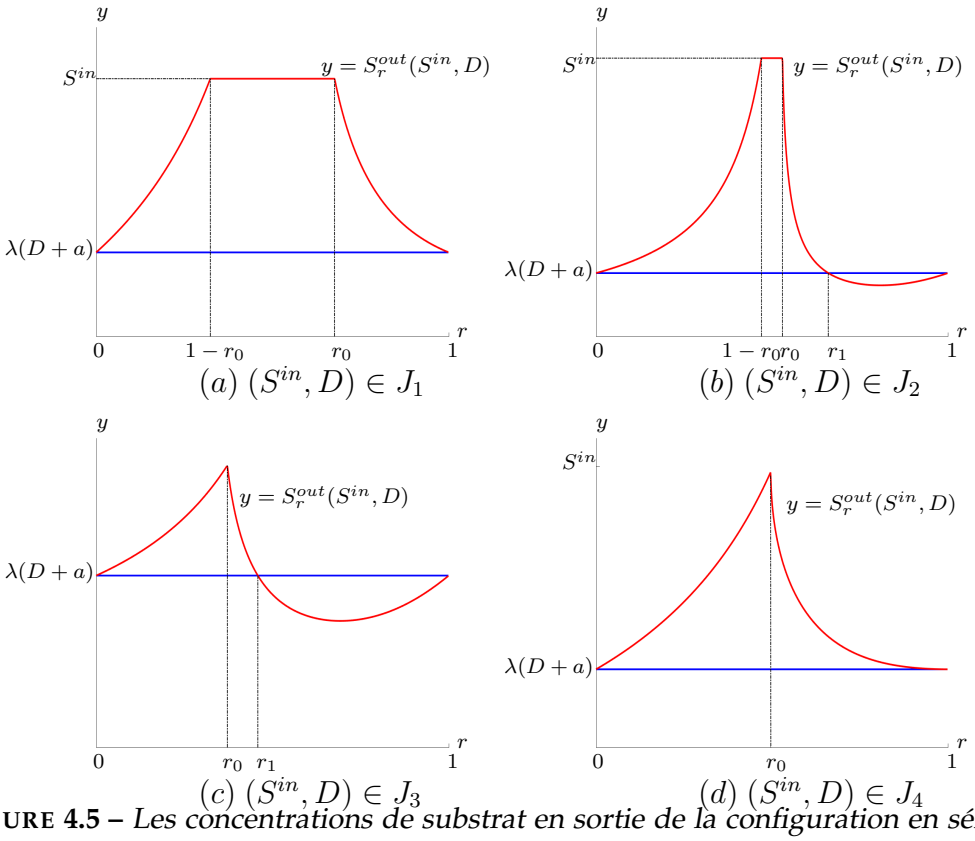


FIGURE 4.5 – *Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série avec mortalité en rouge et d'un seul chémostat avec mortalité en bleu. La valeur $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$, $r_0 = D/\delta$ et les régions J_1, J_2, J_3 et J_4 sont dessinées dans 4.4*

.

Regardons maintenant le problème différemment. Supposons que S^{in} et r sont fixés et cherchons les valeurs du taux de dilution D pour lesquelles l'inégalité $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ est vérifiée. Autrement dit, nous portons maintenant notre intérêt à la fonction $D \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$. Nous avons besoin de l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toute fonction de croissance concave mais aussi par une fonction de Hill, voir la Section 4. 5.

Hypothèse 4.2. *Pour tout $r \in (0, 1)$, la fonction $D \in [0, r(m-a)) \mapsto g_r(D) \in \mathbb{R}$ est strictement croissante.*

Proposition 4.5. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 4.2 sont satisfaites. Pour tout $r \in (0, 1)$, $S^{in} \geq \lambda(a)$ et $D \in [0, r(m - a))$, l'équation $S^{in} = g_r(D)$ admet une unique solution $D = D_r(S^{in})$ telle que $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $0 < D < D_r(S^{in})$.*

Démonstration. En utilisant l'inégalité $g_r(D) > \lambda(D/r + a)$, nous avons

$$\lim_{D \to r(m-a)} g_r(D) > \lim_{D \to r(m-a)} \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) = \lambda(m) = +\infty.$$

De l'Hypothèse 4.2, la fonction $D \mapsto g_r(D)$ est strictement croissante de $[0, r(m - a))$ à $[g_r(0) = \lambda(a), +\infty)$. Par conséquent, elle admet la fonction inverse

$$S^{in} \in (\lambda(a), +\infty) \mapsto D_r(S^{in}) \in [0, r(m - a)).$$

Ainsi, pour tout $r \in (0, 1)$, $S^{in} \geq \lambda(a)$ et $D \in [0, r(m - a))$, nous avons

$$D = D_r(S^{in}) \iff S^{in} = g_r(D) \quad \text{et} \quad D < D_r(S^{in}) \iff S^{in} > g_r(D).$$

□

Proposition 4.6. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 4.2 sont satisfaites. Nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $0 < D < D_r(S^{in})$, où $D_r(S^{in})$ est définie dans la Proposition 4.5.*

Démonstration. Soit $r \in (0, 1)$. De la Proposition 4.5. nous avons si $D < D_r(S^{in})$, alors $S^{in} > g_r(D)$. Par conséquent, du Théorème 4.2, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$.; □

Les Lemmes suivants 4.6 et 4.7 fournissent des conditions suffisantes afin que les Hypothèses 4.1 et 4.2 soient satisfaites. Ces conditions sont utiles pour les applications données dans la Section 4. 5. Dans ce but, nous considérons la fonction γ définie par

$$\gamma(r, D) = g_r(D) \quad \text{où} \quad \text{dom}(\gamma) = \{(r, D) : 0 < r < 1, 0 < D/r + a < m\}, \tag{4.42}$$

qui consiste simplement à considérer $g_r(D)$, donnée par (4.32), comme une fonction des deux variables r et D. Si $\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) < 0$ pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, alors l'Hypothèse 4.1 est satisfaite. De même, si $\frac{\partial \gamma}{\partial D}(r, D) > 0$ pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, alors l'Hypothèse 4.2 est satisfaite. Les Lemmes suivants donnent des conditions suffisantes afin que les dérivées partielles de γ aient leurs signes comme indiqué ci-dessus.

Lemme 4.6. *Pour $D \in (0, m - a)$, nous définissons l_D sur $(D/(m - a), 1]$ par $l_D(r) = \lambda(D/r + a)$.*

a *Supposons que pour tout $D \in (0, m-a)$ et tout $r \in (D/(m-a), 1)$ nous avons*

$$l_D(1) > l_D(r) + (1 - r)l'_D(r) \tag{4.43}$$

alors, pour tout $(r, D) \in \text{dom}(\gamma)$, nous avons $\frac{\partial \gamma}{\partial r}(r, D) < 0$.

b *Si, pour $D \in (0, m - a)$, l_D est strictement convexe sur $r \in (D/(m - a), 1]$, alors la condition* (4.43) *est satisfaite.*

c *Si f est deux fois dérivable, alors l_D est deux fois dérivable et les conditions suivantes sont équivalentes*

1 *Pour tout $D \in (0, m - a)$ et $r \in (D/(m - a), 1]$, $l''_D(r) > 0$.*

2 *Pour tout $S > \lambda(a)$, $(f(S) - a)f''(S) < 2\left(f'(S)\right)^2$.*

Démonstration. Remarquons d'abord que $\gamma(r, D)$ peut s'écrire comme suit

$$\gamma(r, D) = g_r(D) = \lambda\left(D + a\right) + \left(\tfrac{1}{1-r} - \tfrac{ra}{D+a}\right)\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) - \lambda(D + a)\right). \tag{4.44}$$

En utilisant la définition de l_D, $\gamma(r, D)$ est alors donnée par

$$\gamma(r, D) = l_D(1) + \left(\tfrac{1}{1-r} - \tfrac{ra}{D+a}\right)\left(l_D(r) - l_D(1)\right).$$

La dérivée partielle, par rapport à r de γ est alors donnée par

$$\frac{\partial\gamma}{\partial r}(r,D) = \left(\frac{1}{(1-r)^2} - \frac{a}{D+a}\right)(l_D(r) - l_D(1) + (1-r)l'_D(r)) + \frac{a(1-2r)}{D+a}l'_D(r). \tag{4.45}$$

Remarquons que $\frac{1}{(1-r)^2} - \frac{a}{D+a} > 0$ pour tout $r \in (0,1)$. De $l'_D(r) = -\frac{D}{r^2}\lambda'\left(\frac{D}{r}+a\right)$, nous déduisons que $l'_D(r) < 0$. Par conséquent, si la condition (4.43) est satisfaite et $0 < r \leq 1/2$ alors, de (4.45), nous déduisons que $\frac{\partial\gamma}{\partial r}(r,D) < 0$.
Dans le cas où $r \in (1/2,1)$, nous utilisons l'expression suivante de $\gamma(r,D)$ qui se déduit de (4.44) :

$$\gamma(r,D) = l_D(1) + B(r)\frac{l_D(r)-l_D(1)}{1-r}, \quad \text{où} \quad B(r) = \frac{D+a-ar(1-r)}{D+a}.$$

Un simple calcul montre que

$$\frac{\partial\gamma}{\partial r}(r,D) = \frac{D+ar(2-r)}{(D+a)(1-r)^2}\left(l_D(r) - l_D(1) + (1-r)C(r)l'_D(r)\right), \tag{4.46}$$

où $C(r) = \frac{D+a-ar(1-r)}{D+ar(2-r)}$. Nous avons,

$$C'(r) = \frac{a}{(D+ar(2-r))^2}\left(ar^2 + 2(a+2D)r - 3D - 2a\right).$$

Ainsi $C'(r) = 0$ pour $r = r^* := \frac{1}{a}\left(\sqrt{3a^2+7aD+4D^2} - a - 2D\right) \in (1/2,1)$ et $(r-r^*)C'(r) > 0$ pour $r \in (1/2,1)$, $r \neq r^*$. Par conséquent, de $C(1/2) = C(1) = 1$, nous déduisons que $0 < C(r) < 1$ pour tout $r \in (1/2,1)$. Maintenant, si nous supposons que (4.43) est satisfaite, nous avons

$$l_D(1) > l_D(r) + (1-r)l'_D(r) > l_D(r) + (1-r)C(r)l'_D(r) \quad \text{pour } 1/2 < r < 1.$$

Donc, de (4.46), nous déduisons que $\frac{\partial\gamma}{\partial r}(r,D) < 0$. Ceci prouve la partie **a** du lemme.

De plus, si l_D est strictement convexe sur $(D/(m-a),1]$ alors pour tout s et r dans $(D/(m-a),1]$, si $s \neq r$, alors $l_D(s) > l_D(r) + (s-r)l'_D(r)$. En prenant $s = 1$ et $r \in (D/(m-a),1)$ nous obtenons la condition (4.43). Ceci prouve la partie **b** du lemme. Supposons maintenant que f, et donc l_D, sont deux fois dérivables. En utilisant $\lambda'(D) = 1/f'(\lambda(D))$ et $\lambda''(D) =$

$-f''(\lambda(D))/\left(f'(\lambda(D))\right)^3$, nous pouvons écrire

$$\begin{aligned} l''_D(r) &= \tfrac{2D}{r^3}\lambda'\left(\tfrac{D}{r}+a\right)+\tfrac{D^2}{r^4}\lambda''\left(\tfrac{D}{r}+a\right) \\ &= \tfrac{D}{r^3\left(f'\left(\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)\right)\right)^3}\left(2\left(f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right)\right)^2-\tfrac{D}{r}f''\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right)\right). \end{aligned}$$

Par conséquent, la condition **1** du lemme est équivalente à la condition suivante: Pour tout $D\in(0,m-a)$ et $r\in(D/(m-a),1]$,

$$\frac{D}{r}f''\left(\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)\right)<2f'\left(\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)\right)^2. \tag{4.47}$$

En utilisant la notation $S=\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)$, qui est la même que $D/r=f(S)-a$, la condition (4.47) est équivalente à: Pour tout $S>0$, $(f(S)-a)f''(S)<2\left(f'(S)\right)^2$, qui est la condition **2** du lemme. Ceci prouve la partie **c** du lemme. □

Lemme 4.7. *Supposons que*

$$f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right)\leq\tfrac{1}{r}f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right) \tag{4.48}$$

alors $\frac{\partial\gamma}{\partial D}(r,D)>0$. *Si* f' *est strictement décroissante, alors la condition* (4.48) *est satisfaite.*

Démonstration. De (4.44) nous déduisons que

$$\begin{aligned} \tfrac{\partial\gamma}{\partial D}(r,D) &= \lambda'(D+a)+\left(\tfrac{1}{1-r}-\tfrac{ra}{D+a}\right)\left(\tfrac{1}{r}\lambda'\left(\tfrac{D}{r}+a\right)-\lambda'(D+a)\right)+ \\ &\quad \tfrac{ra}{(D+a)^2}\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)-\lambda(D+a)\right). \end{aligned}$$

Remarquons que

$$\tfrac{1}{1-r}-\tfrac{ra}{D+a}>0,\quad \lambda'(D+a)>0\quad\text{et}\quad\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)-\lambda(D+a)>0.$$

Par conséquent, la condition

$$\tfrac{1}{r}\lambda'\left(\tfrac{D}{r}+a\right)-\lambda'(D+a)\geq 0$$

est suffisante pour avoir $\frac{\partial\gamma}{\partial D}(r,D)>0$. En utilisant $\lambda'(D)=1/f'(\lambda(D))$, cette condition est équivalente à (4.48). Notons que si f' est strictement décrois-

sante, alors cette condition est satisfaite. En effet, nous avons

$$f'\left(\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)\right) \leq f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right) \leq \frac{1}{r} f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right)$$

qui est la condition (4.48). □

Remarque 4.3. *Notons que :*

i/ *La condition* **2** *du point* ***c*** *du Lemme 4.6 est équivalente à la condition*

$$\textit{Pour tout } S > \lambda(a), \frac{d^2}{dS^2}\left(\frac{1}{f(S)-a}\right) > 0.$$

Par conséquent, si f satisfait cette condition, alors elle vérifie l'Hypothèse 4.1.

ii/ *Si la fonction de croissance f strictement croissante est deux fois dérivable et satisfait $f''(S) \leq 0$ pour tout $S > 0$, alors la condition* ***b*** *du Lemme 4.6 et la condition* (4.48) *du Lemme 4.7 sont satisfaites. Ainsi, les Hypothèses 4.1 et 4.2 sont satisfaites et nos résultats s'appliquent pour toute fonction de croissance concave.*

iii/ *Supposons que la fonction de croissance f strictement croissante est deux fois dérivable et qu'il existe $\hat{S} \in (0, +\infty)$ tel que f'' est positive sur $(0, \hat{S})$ et négative sur $(\hat{S}, +\infty)$. Si de plus la condition* **2** *du point* ***c*** *du Lemme 4.6 est vérifiée pour $a = 0$, alors cette condition est aussi vérifiée pour tout $a > 0$ et $S \in (\lambda(a), \hat{S})$. Par conséquent, si $\frac{d^2}{dS^2}\left(\frac{1}{f(S)}\right) > 0$ sur $(0, \hat{S})$ alors l'Hypothèse 4.1 est satisfaite.*

La Section 4. 5 montre comment les trois points de la Remarque 4.3, ainsi que les Lemmes 4.6 et 4.7, sont utilisés afin de montrer qu'une fonction de croissance linéaire, une fonction de Monod et une fonction de Hill satisfont les Hypothèses 4.1 et 4.2 .

4. 4.2 Le débit de biogaz

Considérons le débit de biogaz en fonction de la concentration de substrat en entrée S^{in}, du taux de dilution D et du paramètre r. Pour $r\delta \leq D$

et $D < (1-r)\delta$, le débit de biogaz correspondant à l'équilibre E_1 est donné par l'expression

$$G_1(S^{in}, D, r) = V_2 \overline{x}_2 f(\overline{S}_2), \tag{4.49}$$

avec $V_2 = (1-r)V$, $\overline{x}_2$ et $\overline{S}_2$ définis dans (4.4).

Pour $D < r\delta$, le débit de biogaz correspondant à l'équilibre positif E_2 est donné par l'expression

$$G_2(S^{in}, D, r) = V_1 x_1^* f(S_1^*) + V_2 x_2^* f(S_2^*), \tag{4.50}$$

avec $V_1 = rV$, $V_2 = (1-r)V$, x_1^* et S_1^* définis dans (4.6), x_2^* défini par (4.7) et S_2^* l'unique solution de $h(S_2) = f(S_2)$.

Proposition 4.7. *Pour tout $r \in (0,1)$,*
1. Si $r\delta \leq D$ et $D < (1-r)\delta$ alors

$$G_1(S^{in}, D, r) = VD(S^{in} - \overline{S}_2). \tag{4.51}$$

2. Si $D < r\delta$ alors

$$G_2(S^{in}, D, r) = VD(S^{in} - S_2^*). \tag{4.52}$$

Démonstration. Du système (4.1), en considérant $\dot{S}_2 = 0$, nous obtenons $\overline{x}_2 f(\overline{S}_2) = D(S^{in} - \overline{S}_2)/(1-r)$. Ainsi, nous avons

$$G_1(S^{in}, D, r) = rV\tfrac{D}{r}(S^{in} - \overline{S}_2) = VD(S^{in} - \overline{S}_2).$$

Du système (4.1), en considérant $\dot{S}_1 = 0$ et $\dot{S}_2 = 0$, nous obtenons respectivement $x_1^* f(S_1^*) = D(S^{in} - S_1^*)/r$ et $x_2^* f(S_2^*) = D(S_1^* - S_2^*)/(1-r)$. Ainsi, nous avons

$$G_2(S^{in}, D, r) = rV\tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1^*) + (1-r)V\tfrac{D}{1-r}(S_1^* - S_2^*) = VD(S^{in} - S_2^*).$$

□

Bien que $G_1(S^{in}, D, r)$ et $G_2(S^{in}, D, r)$, définis respectivement par (4.51) et (4.52), ne sont pas définis pour $r = 0$ et $r = 1$, les formules (4.51) et (4.52)

peuvent être étendues pour $r = 0$ et $r = 1$, comme nous l'avons fait pour S_r^{out} dans (4.31). Nous pouvons alors écrire

$$G_1(S^{in}, D, 0) = G_2(S^{in}, D, 1) = G(S^{in}, D),$$

où G défini dans (2.23) représente le débit de biogaz d'un seul chémostat avec mortalité lorsque $0 < D < \delta$.

Proposition 4.8. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est satisfaite. Soit $r \in (0, 1)$ et $0 \leq D < \delta$ et G défini par* (2.23)*.*

1. *Si $r\delta \leq D$ et $D < (1 - r)\delta$, alors $G_1(S^{in}, D, r) < G(S^{in}, D)$, où G_1 est défini par* (4.51)*.*
2. *Si $D < r\delta$, alors $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$, où G_2 est défini par* (4.52) *et g_r est définie par* (4.32)*.*

- *Si, de plus l'Hypothèse 4.1 est satisfaite, et $S^{in} > g(D)$, alors $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$, si et seulement si $r > r_1(S^{in}, D)$, où $r_1(S^{in}, D)$ est défini dans le Lemme 4.5.*
- *Si, de plus, l'Hypothèse 4.2 est satisfaite, alors $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$ si et seulement si $D < D_r(S^{in})$, où $D_r(S^{in})$ est défini dans la Proposition 4.5.*

Démonstration. 1. Comme $D/(1-r) > D$ et λ est strictement croissante, alors nous déduisons que $\lambda(D/(1 - r) + a) > \lambda(D + a)$. Par conséquent, en utilisant la formule (4.51) de G_1, nous obtenons l'inégalité $VD(S^{in} - \lambda(D/(1-r)+a)) < VD(S^{in} - \lambda(D+a))$ qui est équivalente à $G_1(S^{in}, D, r) < G(S^{in}, D)$.

2. D'après le Théorème 4.2, pour tout $r \in (0, 1)$ et $D < r\delta$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$, ce qui donne $S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D + a)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$. Par conséquent, en utilisant la formule (4.52) de G_2, nous avons $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_r(D)$.

- Si l'Hypothèse 4.1 est satisfaite, alors en utilisant le Lemme 4.5, nous avons $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$ si et seulement si $r > r_1(S^{in}, D)$.

- Si l'Hypothèse 4.2 est satisfaite, alors en utilisant la Proposition 4.5, nous avons $G_2(S^{in}, D, r) > G(S^{in}, D)$ si et seulement si $D < D_r(S^{in})$.

□

Pour tout S^{in} et D fixés, les graphes des fonctions du débit de biogaz $r \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ et $r \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ sont facilement obtenus à partir du graphe de la fonction correspondant à la concentration de substrat en sortie $S_r^{out}(S^{in}, D)$, voir la Figure 4.5. En effet, le débit de biogaz défini dans la Proposition 4.7 montre que lorsque ces fonctions sont définies, nous avons

$$\begin{aligned} G_1(S^{in}, D, r) &= VD(S^{in} - S_r^{out}(S^{in}, D)), \\ G_2(S^{in}, D, r) &= VD(S^{in} - S_r^{out}(S^{in}, D)). \end{aligned}$$

Dans la Section 4. 5, se trouvent des illustrations des débits de biogaz G_1 et G_2 comme fonctions du paramètre $r \in [0, 1]$, pour la fonction de croissance linéaire, voir la Figure 4.8, pour la fonction de Monod, voir la Figure 4.10 et pour la fonction de Hill, voir la Figure 4.13.

Illustrons le résultat de la Proposition 4.8 en dessinant les graphes des débits de biogaz $D \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ et $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$, où S^{in} et r sont fixés, voir la Figure 4.6.

Notons que pour tout $r \in (0, 1)$, la courbe verte du débit de biogaz correspondant à l'équilibre E_1 est toujours en dessous de la courbe noire du débit de biogaz d'un seul chémostat. Ceci illustre le premier résultat de la proposition. De plus, notons que selon l'Hypothèse 4.2, $D = D_r(S^{in})$ est l'unique solution de $S^{in} = g_r(D)$. Ainsi, comme nous pouvons le voir sur la figure, pour tout $0 < D < D_r(S^{in})$ (de manière équivalente, pour tout $S^{in} > g_r(D)$), la courbe orange du débit de biogaz correspondant à l'état d'équilibre E_2 est toujours au-dessus de la courbe noire correspondant au débit de biogaz d'un seul chémostat avec mortalité, ce qui illustre le second résultat de la proposition.

La Figure 4.6 (c), montre que le maximum de G_2 (la courbe orange) est plus grand que le maximum de G (la courbe en noir), ce qui montre que

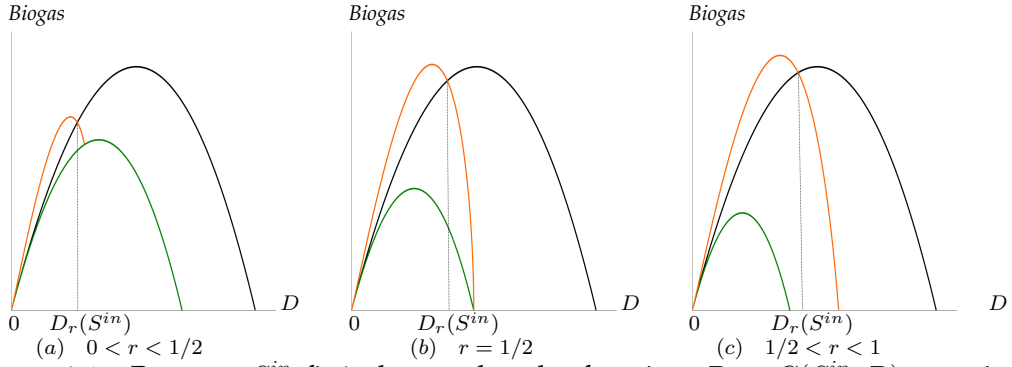


FIGURE 4.6 – *Pour r et S^{in} fixés, les courbes des fonctions $D \mapsto G(S^{in}, D)$ en noir, $D \mapsto G_1(S^{in}, D, r)$ en vert et $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ en orange où G, G_1 et G_2 sont respectivement définis par* (2.23)*,* (4.51) *et* (4.52)*.*

l'inégalité suivante

$$\max_D G_2(S^{in}, D, r) > \max_D G(S^{in}, D) \tag{4.53}$$

peut se réaliser. Ceci est intéressant et nouveau car cela ne se produit jamais dans le cas sans mortalité. En effet, dans le cas sans mortalité, nous avons prouvé que pour tout $S^{in} > 0$ fixé et pour tout $r \in (0, 1)$,

$$\max_D G_2(S^{in}, D, r) < \max_D G(S^{in}, D).$$

Autrement dit, pour $a = 0$, le débit de biogaz maximal de la configuration en série ne dépasse jamais le débit de biogaz maximal d'un seul chémostat, voir la Proposition 3.6.

Montrons que pour tout $a > 0$, l'inégalité (4.53) est toujours vérifiée pour un r suffisamment proche de 1. Observons que pour tout $S^{in} > \lambda(a)$ fixé et $r \in (0, 1]$, la fonction continue $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ est définie sur l'intervalle fermé $[0, r\delta]$. Elle est nulle aux extrémités de cet intervalle et strictement positive sur l'intervalle ouvert $(0, r\delta)$. Par conséquent, elle atteint son maximum. Pour un $S^{in} > \lambda(a)$ donné, nous considérons alors la fonction

$$\overline{G}(r) := \max_{D \in [0, r\delta]} G_2(S^{in}, D, r). \tag{4.54}$$

Nous voulons nous assurer que ce maximum est atteint en une seule valeur, notée $\overline{D}(r)$. Notons que $\overline{D}(1)$ représente la valeur que nous suppo-

sons unique, pour laquelle la fonction $D \mapsto G(S^{in}, D)$ atteint son maximum. Nous avons besoin de l'hypothèse suivante.

Hypothèse 4.3. *La fonction f est $\mathcal{C}^2$ et strictement croissante. Pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, il existe $\overline{D}(1) \in (0, \delta)$ tel que $D \mapsto G(S^{in}, D)$ est*

- *strictement concave en $\overline{D}(1)$,*
- *strictement croissante sur $(0, \overline{D}(1))$,*
- *strictement décroissante sur $(\overline{D}(1), \delta)$.*

Ces conditions sont reliées au modèle d'un seul chémostat avec mortalité. Notons que $\overline{D}(1)$ défini dans l'Hypothèse 4.3 correspond à $D^{opt}(S^{in})$ défini dans la Proposition 2.2. En se référant à cette proposition, une condition suffisante vérifiant l'unicité de $D = \overline{D}(1)$ est que la fonction g définie par (2.24) soit strictement croissante. Si de plus f est de classe $\mathcal{C}^2$, alors en dérivant (2.25) par rapport à D, nous avons

$$\frac{\partial^2 G}{\partial D^2}(S^{in}, D) = -V g'(D).$$

Par conséquent, une condition suffisante pour que l'Hypothèse 4.3 soit satisfaite est que $g'(D) > 0$ pour $D \in [0, m - a)$. Cette dernière condition est satisfaite si $f'' \leq 0$ dans $(\lambda(a), +\infty)$, ou $\left(\frac{1}{f-a}\right)'' > 0$ dans $(\lambda(a), +\infty)$, voir le Lemme 1 de [54]. Ainsi, l'Hypothèse 4.3 est vérifiée par les fonctions de croissance linéaires et de type Monod puisque ces fonctions satisfont la condition $f'' \leq 0$ dans $(0, +\infty)$. De plus, l'Hypothèse 4.3 est aussi vérifiée par les fonctions de croissance de type Hill puisque ces fonctions satisfont la condition $\left(\frac{1}{f-a}\right)'' > 0$ dans $(\lambda(a), +\infty)$.

Si l'Hypothèse 4.3 est satisfaite alors le maximum de $D \mapsto G(S^{in}, D)$ est unique. Le lemme suivant montre que $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ satisfait la même propriété lorsque r est assez proche de 1.

Lemme 4.8. *Supposons que l'Hypothèse 4.3 est vérifiée, alors pour tout $S^{in} > \lambda(a)$, il existe un voisinage $\mathcal{V}_1$ de 1, tel que pour tout $r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r \leq 1\}$, le maximum de la fonction $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ est unique. Nous le notons $\overline{D}(r)$. De plus, $\overline{D}$ est différentiable sur $\mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}$ avec une dérivée bornée.*

Démonstration. Nous fixons S^{in} telle que $\delta > 0$. La preuve consiste à montrer que la fonction $(D, r) \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ peut être formellement étendue comme une fonction $\mathcal{C}^2$ pour des valeurs de r plus grande que 1 (bien que ces valeurs n'ont pas de sens en réalité). Rappelons que pour tout $D \in (0, \delta)$, nous avons $G_2(S^{in}, D, 1) = G(S^{in}, D)$. Comme $G_2(S^{in}, \overline{D}(1), 1) > 0$ et $G_2(S^{in}, 0, 1) = 0$, par la continuité de la fonction G_2, il existe $\underline{D} \in (0, \overline{D}(1))$ et $\underline{r} \in (0, 1)$ tels que

$$G_2(S^{in}, D, r) < \max_{D \in (0, r\delta)} G_2(S^{in}, D, r), \quad (D, r) \in [0, \underline{D}] \times [\underline{r}, 1]. \tag{4.55}$$

Soit $\varepsilon > 0$ tel que

$$D_\varepsilon := \varepsilon \left(a + \max_{S \in [0, S^{in}]} f'(S)(S^{in} - S) \right) < \underline{D} \tag{4.56}$$

et considérons le domaine

$$\mathcal{D}_\varepsilon := \left\{ (D, r);\ D \in (D_\varepsilon, \delta),\ r \in \left(\max\left(\underline{r}, \tfrac{D}{\delta}\right), 1 + \varepsilon \right) \right\}$$

Notons que pour tout $(D, r) \in \mathcal{D}_\varepsilon$, $\lambda(D/r + a) = f^{-1}(D/r + a)$ est bien défini. Pour tout $(S_2, D, r) \in \mathcal{D}_\varepsilon \times (0, S^{in})$, considérons la fonction

$$\begin{aligned} \Xi(S_2, D, r) &= (D + (1 - r)a) \left(\lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right) - S_2 \right) - \\ &\quad (1 - r) f(S_2) \left(\tfrac{DS^{in} + ra\lambda(D/r + a)}{D + ra} - S_2 \right), \end{aligned}$$

Comme f est supposée être C^2, Ξ est donc C^2 sur $\mathcal{D}_\varepsilon \times (0, S^{in})$.

Lorsque $r < 1$ et $(D, r) \in \mathcal{D}_\epsilon$, nous avons

$$\Xi(S_2, D, r) = (1 - r) \left(\tfrac{DS^{in} + ra\lambda(D/r + a)}{D + ra} - S_2 \right) (h(S_2) - f(S_2))$$

où h est définie dans (4.2). D'après le Lemme 4.2, h est strictement décroissante sur $(0, \lambda(D/r + a)$, et $h - f$ admet alors une unique solution notée $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ sur $(0, \lambda(D/r + a))$. Ainsi, nous avons

$$\partial_{S_2} \Xi_{|_{S_2 = S_2^*}} = (1 - r) \left(\tfrac{DS^{in} + ra\lambda(D/r + a)}{D + ra} - S_2 \right) (\partial_{S_2} h - f')_{|_{S_2 = S_2^*}} < 0.$$

Pour $r \in [1, 1+\varepsilon)$ et $(D, r) \in \mathcal{D}_\epsilon$, nous avons

$$\partial_{S_2}\Xi = -(D + (1-r)a) - (1-r)f'(S_2)\left(\tfrac{DS^{in}+ra\lambda(D/r+a)}{D+ra} - S_2\right) + (1-r)f(S_2)$$

qui, grâce à la condition (4.56), est strictement négative pour tout $S_2 \in (0, S^{in})$. Comme $\Xi(0, D, r) > 0$ et $\Xi(S^{in}, D, r) < 0$, nous déduisons l'existence d'un unique $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ dans $(0, S^{in})$ telle que $\Xi(S_2^*(D, r), D, r) = 0$, qui vérifie aussi $\partial_{S_2}\Xi_{|_{S_2=S_2^*}} < 0$.

Par conséquent, par le Théorème des Fonctions Implicites, la fonction $(D, r) \mapsto S_2^*(S^{in}, D, r)$ est C^2 dans $\mathcal{D}_\varepsilon$. Rappelons que pour $r < 1$ et $D < r\delta$, nous avons l'expression $G_2(S^{in}, D, r) = VD(S^{in} - S_2(S^{in}, D, r))$ (voir la Proposition 4.7). Nous étendons maintenant la fonction $(D, r) \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ avec cette dernière expression qui est $\mathcal{C}^2$ sur $\mathcal{D}_\epsilon$. Sachant que pour tout $D \in (0, \delta)$, $G_2(S^{in}, D, 1) = G(S^{in}, D)$ alors par la continuité de la dérivée partielle de G_2 par rapport à D et la propriété (4.55), nous déduisons l'existence de $\mathcal{V}_D$ et $\mathcal{V}_r$, respectivement des voisinages de $\overline{D}(1)$ et 1, avec $\mathcal{V}_D \times \mathcal{V}_r \subset \mathcal{D}_\epsilon$ tel que pour tout $r \in \mathcal{V}_r$, la fonction $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ possède les propriétés suivantes.

1. Elle est strictement concave sur $\mathcal{V}_D$,
2. Elle est strictement croissante sur $(\mathcal{D}_\epsilon, \overline{D}(1))\backslash\mathcal{V}_D$ et strictement décroissante sur $(\overline{D}(1), r\delta)\backslash\mathcal{V}_D$,
3. Son maximum sur $(0, r\delta)$ n'est pas atteint lorsque $D \leq D_\epsilon$.

Par conséquent, nous déduisons que pour tout $r \in \mathcal{V}_r$, $D \mapsto G_2(S^{in}, D, r)$ admet un unique maximum $\overline{D}(r)$ sur $(0, r\delta)$.

Finalement, pour tout $r \in \mathcal{V}_r$, $\overline{D}(r)$ est caractérisé comme l'unique solution de la fonction $D \mapsto F(D, r)$ où F est la fonction C^1 définie par

$$F(D, r) := \partial_D G_2(S^{in}, D, r).$$

De la propriété 1. ci-dessus, nous avons

$$\partial_D F(\overline{D}(r), r) = \partial_{DD}^2 G_2(S^{in}, \overline{D}(r), r) < 0, \quad r \in \mathcal{V}_r$$

et par le Théorème des Fonctions Implicites, nous déduisons qu'il existe un voisinage $\mathcal{V}_1 \subset \mathcal{V}_r$ de 1 tel que $\overline{D}$ est C^1 sur $\mathcal{V}_1$. □

Proposition 4.9. *Sous l'Hypothèse 4.3, les dérivées premières et secondes de la fonction $\overline{G}$ admettent des limites à gauche en $r = 1$, qui sont*

$$\overline{G}'(1^-) = 0 \quad \textit{et} \quad \overline{G}''(1^-) = \tfrac{2a\overline{D}(1)}{\overline{D}(1)+a}\Big(S^{in} - \lambda(\overline{D}(1)+a)\Big). \tag{4.57}$$

Démonstration. S^{in} étant fixé, nous ne considérerons pas la dépendance par rapport à S^{in} dans les expressions de S_i^*, x_i^* $(i = 1, 2)$ et G_2. Ainsi, définissons $G_{22}(D, r) := G_2(S^{in}, D, r)$ et $F_i(D, r) := f(S_i^*(D, r))x_i^*(D, r)$; $(i = 1, 2)$ comme fonctions de $D \geq 0$ et $r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}$. Remarquons que l'expression de F_1 est bien définie ainsi que ses dérivées partielles en $r = 1$. De plus, en utilisant le Lemme 4.3 pour le cas limite $r = 1$, pour tout $D \geq 0$, nous avons

$$\begin{array}{rcccl} S_2^*(D,1) & = & S_1^*(D,1) & = & \lambda(D+a) \\ x_2^*(D,1) & = & x_1^*(D,1) & = & \frac{D}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)). \end{array} \tag{4.58}$$

Ainsi, nous avons

$$F_1(D, 1) = F_2(D, 1), \quad \text{pour tout } D \geq 0 \tag{4.59}$$

et F_2 est aussi bien définie en $r = 1$. Donc, par (4.50), nous avons

$$G_{22}(D, r) = rF_1(D, r) + (1-r)F_2(D, r), \quad \text{pour tout } D \geq 0 \text{ et } r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r \leq 1\}$$

et de l'Hypothèse 4.3, nous avons

$$\overline{G}(r) = G_{22}(\overline{D}(r), r), \quad r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\} \tag{4.60}$$

avec $\overline{G}$ défini par (4.54). Par commodité, pour une fonction E de variables (D, r) différentiable, nous définissons les trois fonctions suivantes.

$$\partial_r E(r) := \tfrac{\partial E}{\partial r}(\overline{D}(r), r), \quad \partial_D E(r) := \tfrac{\partial E}{\partial D}(\overline{D}(r), r), \quad \overline{E}(r) := E(\overline{D}(r), r).$$

Par conséquent, la fonction $\overline{G}$ s'écrit

$$\overline{G}(r) = r\overline{F}_1(r) + (1-r)\overline{F}_2(r), \quad \text{pour tout } r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}. \tag{4.61}$$

Sachant que les fonctions F_i sont différentiables et $\overline{D}(r)$ est un maximiseur de $D \mapsto rF_1(D,r) + (1-r)F_2(D,r)$ à l'intérieur de l'intervalle $[0, \delta]$, nous avons

$$r\partial_D F_1(r) + (1-r)\partial_D F_2(r) = 0, \quad \text{pour tout } r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}, \tag{4.62}$$

et $\partial_D F_1(1) = 0$. Comme f est $\mathcal{C}^2$ et $\overline{D}$ est supposé être différentiable dans $\mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}$ alors $\overline{G}$ est différentiable et de (4.61), nous avons

$$\begin{aligned} \overline{G}'(r) &= \overline{F}_1(r) - \overline{F}_2(r) + r\partial_r F_1(r) \\ &\quad +(1-r)\partial_r F_2(r) + (r\partial_D F_1(r) + (1-r)\partial_D F_2(r))\overline{D}'(r) \end{aligned}$$

pour tout $r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}$, et avec (4.62) nous avons

$$\overline{G}'(r) = \overline{F}_1(r) - \overline{F}_2(r) + r\partial_r F_1(r) + (1-r)\partial_r F_2(r), \quad \text{pour tout } r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}. \tag{4.63}$$

Déterminons maintenant les limites des termes à droite de cette dernière égalité, lorsque r tend vers 1. Tout d'abord, d'après (4.59), nous avons en particulier

$$\overline{F}_1(1) = \overline{F}_2(1). \tag{4.64}$$

Remarquons ensuite que la dynamique du premier réservoir est paramétrée par le seul taux de dilution $D_1 = D/r$, les autres paramètres étant fixés (voir l'expression (4.6)). La fonction F_1 prend alors la forme $F_1(D,r) = \tilde{F}_1(D/r)$ où $\tilde{F}_1$ est une fonction lisse. Par conséquent, nous avons

$$\partial_D F_1(r) = -\tfrac{r}{\overline{D}(r)}\partial_r F_1(r). \tag{4.65}$$

Comme $\partial_D F_1(1) = 0$ alors nous déduisons que

$$\partial_r F_1(1) = 0. \tag{4.66}$$

Finalement, de $\dot{S}_2 = 0$, nous avons

$$F_2(D,r) = \frac{D}{1-r}(S_1^*(D,r) - S_2^*(D,r)), \quad \text{pour tout } r \in \mathcal{V}_1 \cap \{r < 1\}. \quad (4.67)$$

En différenciant (4.67) par rapport à r nous obtenons

$$\frac{\partial F_2}{\partial r}(D,r) = \frac{D}{1-r}\left(\frac{\partial S_1^*}{\partial r}(D,r) - \frac{\partial S_2^*}{\partial r}(D,r)\right) + \frac{D}{(1-r)^2}(S_1^*(D,r) - S_2^*(D,r))$$

ce qui, de manière équivalente s'écrit

$$(1-r)\frac{\partial F_2}{\partial r}(D,r) = D\left(\frac{\partial S_1^*}{\partial r}(D,r) - \frac{\partial S_2^*}{\partial r}(D,r)\right) + F_2(D,r).$$

Ainsi, pour $D = \overline{D}(r)$, nous avons

$$(1-r)\partial_r F_2(r) = \overline{D}(r)(\partial_r S_1^*(r) - \partial_r S_2^*(r)) + \overline{F}_2(r).$$

Notons que pour $D = \overline{D}(r)$, (4.67) donne

$$\overline{F}_2(r) = \frac{\overline{D}(r)}{1-r}(\overline{S}_1^*(r) - \overline{S}_2^*(r)), \quad \text{pour tout } r \in \mathcal{V}_1 \cup \{r < 1\}. \quad (4.68)$$

En utilisant la règle de L'Hôpital [2] dans (4.68) lorsque r tend vers 1, nous obtenons

$$\overline{F}_2(1) = \lim_{r\to 1^-} -\left(\overline{D}'(r)(\overline{S}_1^*(r) - \overline{S}_2^*(r)) + \overline{D}(r)(\partial_r S_1^*(r) - \partial_r S_2^*(r))\right)$$

et en utilisant (4.58) et (4.64), nous obtenons

$$\overline{F}_1(1) = \lim_{r\to 1^-} -\overline{D}(r)(\partial_r S_1^*(r) - \partial_r S_2^*(r)).$$

Par conséquent, nous avons

$$\lim_{r\to 1^-} (1-r)\partial_r F_2(r) = 0. \quad (4.69)$$

Avec (4.64), (4.66) et (4.69), l'expression (4.63) donne l'existence de la limite de $\overline{G}'$ lorsque r tend vers 1 avec $r < 1$, soit

$$\overline{G}'(1^-) = 0. \quad (4.70)$$

Notons que $\overline{G}''(1^-)$ existe si et seulement si $\lim_{r\to 1^-} \frac{\overline{G}'(r) - \overline{G}'(1)}{r-1}$ existe. En uti-

lisant (4.70) et (4.63), nous avons

$$\frac{\overline{G}'(r)-\overline{G}'(1^-)}{r-1} = -\frac{\overline{G}'(r)}{1-r} = -\frac{\overline{F}_1(r)-\overline{F}_2(r)+r\partial_r F_1(r)+(1-r)\partial_r F_2(r)}{1-r}. \tag{4.71}$$

D'une part, en utilisant la règle de L'Hôpital [2], nous avons

$$\lim_{r\to 1^-} \frac{\overline{F}_1(r)-\overline{F}_2(r)}{1-r} = \lim_{r\to 1^-} \frac{\overline{F}'_1(r)-\overline{F}'_2(r)}{-1}.$$

Rappelons que $\partial_r F_1(1) = 0$, donc nous avons $\overline{F}'_1(1) = 0$. Par conséquent, nous avons

$$\lim_{r\to 1^-} \frac{\overline{F}_1(r)-\overline{F}_2(r)}{1-r} = \lim_{r\to 1^-} \overline{F}'_2(r) = \lim_{r\to 1^-} \partial_r F_2(r) + \partial_D F_2(r)\overline{D}'(r). \tag{4.72}$$

D'autre part, en utilisant (4.62) et (4.65), nous avons

$$\frac{r}{1-r}\partial_r F_1(r) = \frac{\overline{D}(r)}{r}\partial_D F_2(r). \tag{4.73}$$

Ainsi, selon (4.71), (4.72) et (4.73), nous avons

$$\lim_{r\to 1^-} \frac{\overline{G}'(r)-\overline{G}'(1^-)}{r-1} = \lim_{r\to 1^-} -2\partial_r F_2(r) - \left(\frac{\overline{D}(r)}{r} + \overline{D}'(r)\right)\partial_D F_2(r). \tag{4.74}$$

Montrons maintenant que la limite de $\partial_D F_2(r)$ tend vers 0 lorsque r tend vers 1. Nous avons

$$\frac{\partial F_2}{\partial D} = f'(S_2^*)\frac{\partial S_2^*}{\partial D}x_2^* + f(S_2^*)\frac{\partial x_2^*}{\partial D}.$$

Utilisons l'expression $G_{22}(D,r) = D(S^{in} - S_2^*(D,r))$ donnée par la Proposition 4.7. Comme $\overline{D}(r)$ est un maximiseur, alors nous avons

$$\partial_D G_{22}(r) = S^{in} - \overline{S}_2^*(r) - \overline{D}(r)\partial_D S_2^*(r) = 0.$$

En utilisant (4.58), nous déduisons alors que

$$\partial_D S_2^*(1^-) = \frac{S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)}{\overline{D}(1)}.$$

De plus, en utilisant les expressions (4.7) et (4.58), nous obtenons

$$\partial_D x_2^*(1^-) = -\frac{\overline{D}(1)}{\left(\overline{D}(1)+a\right)^2}\left(S^{in} - \lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)\right),$$

et donc l'existence de la limite de $\partial_D F_2$ lorsque r tend vers 1:

$$\partial_D F_2(1^-) = \frac{S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)}{\overline{D}(1)+a} f'\left(\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)\right)\left(S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)-\frac{\overline{D}(1)}{f'\left(\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)\right)}\right).$$

Ceci est équivalent à

$$\partial_D F_2(1^-) = \frac{S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)}{\overline{D}(1)+a} f'\left(\lambda\left(\overline{D}(r)+a\right)\right)\left(S^{in}-g\left(\overline{D}(1)\right)\right),$$

avec g définie par (2.24). Selon la Proposition 2.2, nous avons $S^{in}-g\left(\overline{D}(1)\right) = 0$. Par conséquent, nous avons $\partial_D F_2(1^-) = 0$.

Enfin, il reste à calculer la limite de $\partial_r F_2(r)$ lorsque r tend vers 1. Nous avons

$$\frac{\partial F_2}{\partial r} = f'(S_2^*)\frac{\partial S_2^*}{\partial r}x_2^* + f(S_2^*)\frac{\partial x_2^*}{\partial r}.$$

Utilisons à nouveau l'expression $G_{22}(D,r) = D(S^{in} - S_2^*(D,r))$. D'après (4.61), nous avons

$$\overline{G}'(r) = \partial_r G_{22}(r) + \partial_D G_{22}(r)\overline{D}'(r)$$

où $\partial_D G_{22}(r) = 0$. D'après (4.70), nous déduisons que $\partial_r G_{22}(1^-) = 0$, et donc $\partial_r S_2^*(1^-) = 0$. En utilisant l'expression (4.7), nous obtenons

$$\partial_r x_2^*(1^-) = -a\overline{D}(1)\frac{S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)}{\left(\overline{D}(1)+a\right)^2},$$

et donc l'existence de la limite de $\partial_r F_2$ lorsque r tend vers 1:

$$\partial_r F_2(1^-) = -a\overline{D}(1)\frac{S^{in}-\lambda\left(\overline{D}(1)+a\right)}{\overline{D}(1)+a}.$$

Comme $\overline{D}'$ est supposé être borné dans $\mathcal{V}_1 \cup \{r < 1\}$, de (4.74) nous avons donc l'existence de $\overline{G}''(1^-)$ avec

$$\overline{G}''(1^-) = -2\partial_r F_2(1^-)$$

qui est donnée par l'expression (4.57). □

Lorsque $a > 0$, la Proposition 4.9 montre que le surprenant comportement où le maximum du débit de biogaz est atteint avec une configuration

en série de deux chémostats non-vides et non pas avec un seul chémostat tel que dans le cas sans mortalité, est toujours vraie pour un r assez proche de 1. Cette proposition est illustrée par la Figure 4.14 dans la Section 4. 5.4.

4. 5 Applications et simulation numériques

Dans cette section, nous illustrons certains de nos résultats en utilisant trois fonctions de croissance différentes. Comme fonctions concaves, nous choisissons la fonction de croissance linéaire et la fonction de Monod. Comme fonction non concave, nous choisissons la fonction de Hill qui a le comportement spécifique d'être convexe ensuite concave.

4. 5.1 La fonction de croissance linéaire

Considérons une fonction linéaire définie par $f(S) = \nu S$, $\nu > 0$. Comme elle est concave, selon **ii/** de la Remarque 4.3, la fonction linéaire vérifie les Hypothèses 4.1 et 4.2. Par conséquent, nos résultats s'appliquent à une fonction linéaire.

Nous avons $\lambda(2D + a) = g(D) = (2D + a)/\nu$ donc les courbes $\Phi_{1/2}$ et Γ définies respectivement dans (4.40) et (2.26) constituent une seule et même courbe. Par conséquent, le plan opératoire (S^{in}, D) est constitué de trois régions J_i, $i = 0, 1, 3$ définies par (4.41) qui décrivent le comportement de la concentration de substrat en sortie et du débit de biogaz, voir la Figure 4.7.

Soient η_1 et η_3 deux points fixés respectivement dans les régions J_1 et J_3, comme le montre la Figure 4.7. Le comportement du débit de biogaz pour ces points est représenté sur la Figure 4.8. Notons que pour tout autre point $(S^{in}, D) \in J_1$, la courbe représentant le débit de biogaz en fonction de r devrait être similaire à la courbe représentée sur la Figure 4.8 (a), correspondant au point $(S^{in}, D) = \eta_1$. De même, pour tout autre point $(S^{in}, D) \in J_3$, elle devrait être similaire à la courbe représentée sur la Figure 4.8 (b), correspondant au point $(S^{in}, D) = \eta_3$.

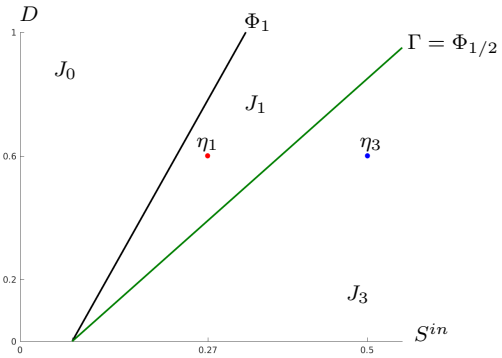
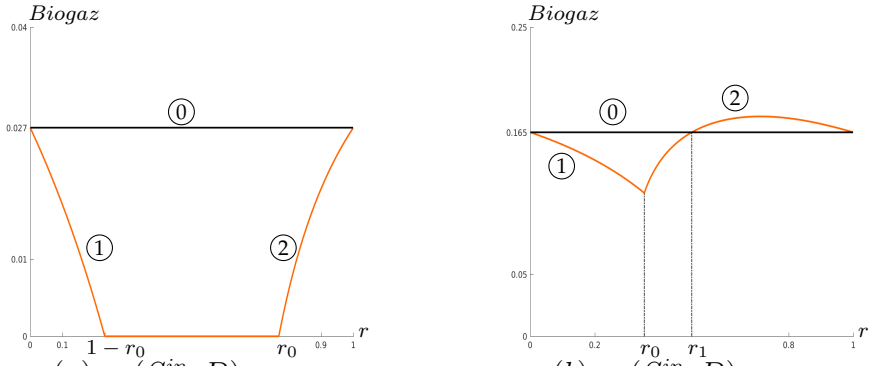


FIGURE 4.7 – *Les trois régions dans le plan opératoire avec* $f(S) = 4S$ *et* $a = 0.3$. *Le débit de biogaz correspondant aux points* $\eta_1 = (0.27, 0.6)$ *et* $\eta_3 = (0.5, 0.6)$ *est représenté sur la Figure 4.8.*



(a) $(S^{in}, D) = \eta_1$ (b) $(S^{in}, D) = \eta_3$

FIGURE 4.8 – *Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à* $r \in [0, 1]$, *correspondant aux points* η_1 *et* η_3 *dessiné dans la Figure 4.7. Les courbes numérotées* ⓪ *(en noir), et* ①, ② *(en orange) sont respectivement définies par* $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ *et* $y = G_2(S^{in}, D, r)$. *Rappelons que* $r_0 = D/\delta$ *et* $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ *est la solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *Dans* (a): $(S^{in}, D) = \eta_1$ *et* $r_0 \approx 0.77$. *Dans* (b): $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.35$ *et* $r_1(0.5, 0.6) = 0.5$.

Dans le cas linéaire, $S^{in} = g_r(D)$ est une équation algébrique du second degré en r qui donne deux solutions, l'une correspond à $r_1(S^{in}, D)$ citée dans le Lemme 4.5 et l'autre n'est pas considérée car elle n'appartient pas à $(0, 1)$.

Puisque le point $\eta_3 = (0,5, 0,6)$ satisfait la condition $S^{in} > g(D)$, comme indiqué dans la Proposition 4.8, il existe un seuil $r = r_1(0,5, 0,6) \approx 0,5$, solution de $0.5 = g_r(0.6)$ telle que, la configuration en série a une production

de débit de biogaz plus élevée que celle d'un seul chémostat si et seulement si $r \in (r_1, 1)$, voir Figure 4.8 (b).

4. 5.2 La fonction de Monod

Considérons la fonction de Monod définie par $f(S) = mS/(K + S)$. Comme elle est concave, selon **ii/** dans la Remarque 4.3, la fonction de Monod vérifie les Hypothèses 4.1 et 4.2. Par conséquent, nos résultats s'appliquent à la fonction de Monod.

Lemme 4.9. *La courbe Γ est strictement au-dessus de la courbe $\Phi_{1/2}$.*

Démonstration. Les courbes $\Phi_{1/2}$ et Γ sont respectivement définies dans (4.40) et (2.26). Soit la fonction $H : [0, (m-a)/2) \mapsto \mathbb{R}$ définie par

$$H(D) = \lambda(2D + a) - g(D) = \frac{KmD^2}{(m - D - a)^2(m - a - 2D)}.$$

Pour tout $D \in [0, (m-a)/2)$, nous avons $H(D) > 0$, c'est-à-dire $\lambda(2D+a) > g(D)$. Par conséquent, la courbe Γ est toujours strictement au-dessus de la courbe $\Phi_{1/2}$. □

En conséquence du Lemme 4.9, le plan opératoire (S^{in}, D) consiste en quatre régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3$ définies dans (4.41) qui décrivent le comportement de la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz, voir Figure 4.9.

Soient η_1, η_2 et η_3 trois points fixés respectivement dans les régions J_1, J_2 et J_3, comme le montre la Figure 4.9. Le comportement du débit de biogaz pour ces points est représenté sur la Figure 4.10. Il convient de noter que pour tout autre point $(S^{in}, D) \in J_1$ (resp. $(S^{in}, D) \in J_2$ et $(S^{in}, D) \in J_3$), la courbe représentant le débit de biogaz en fonction de r devrait être similaire à la courbe représentée sur la Figure 4.10 (a) (resp. (b) et (c)), correspondant au point $(S^{in}, D) = \eta_1$ (resp. $(S^{in}, D) = \eta_2$ et $(S^{in}, D) = \eta_3$).

Dans le cas de Monod, $S^{in} = g_r(D)$ est une équation algébrique du second degré en r qui donne deux solutions, l'une correspond à $r_1(S^{in}, D)$

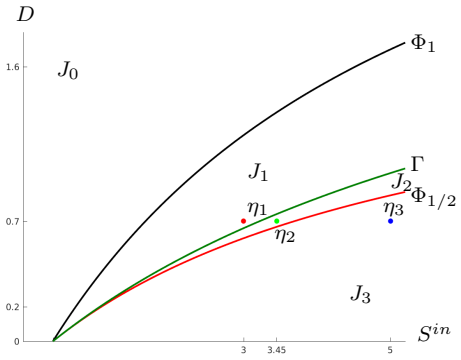
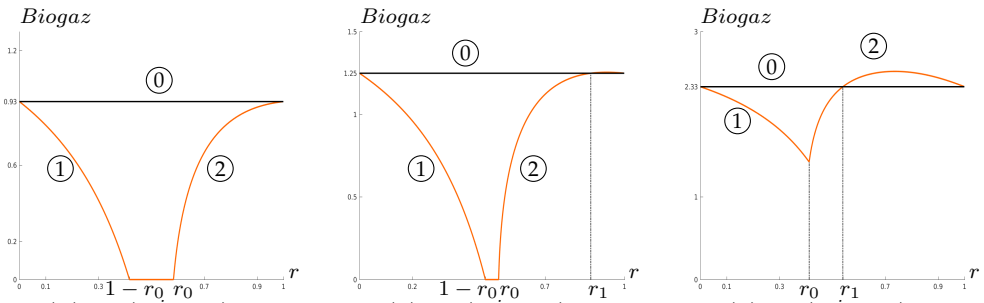


FIGURE 4.9 – *Les quatre régions du plan opératoire avec* $f(S) = 4S/(5+S)$ *et* $a = 0.3$. *Le débit de biogaz correspondant aux points* $\eta_1 = (3, 0.7)$, $\eta_2 = (3.45, 0.7)$ *et* $\eta_3 = (5, 0.7)$ *est dessiné dans la Figure 4.10.*



(a) $(S^{in}, D) = \eta_1$ (b) $(S^{in}, D) = \eta_2$ (c) $(S^{in}, D) = \eta_3$

FIGURE 4.10 – *Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à* $r \in [0, 1]$, *correspondant aux points* η_1 ,η_2 *et* η_3 *est dessiné dans la Figure 4.9. Les courbes numérotées* ⓪ *(en noir), et* ①, ② *(en orange) sont respectivement définies par* $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ *et* $y = G_2(S^{in}, D, r)$. *Rappelons que* $r_0 = D/\delta$ *et* $r = r_1 = r_1(S^{in}, D)$ *est la solution de* $S^{in} = g_r(D)$. *Dans* (a)*:* $(S^{in}, D) = \eta_1$ *et* $r_0 \approx 0.58$. *Dans* (b)*:* $(S^{in}, D) = \eta_2$, $r_0 \approx 0.53$ *et* $r_1(3.45, 0.7) \approx 0.87$. *Dans* (c)*:* $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.41$ *et* $r_1(5, 0, 7) \approx 0.54$.

citée dans le Lemme 4.5 et l'autre n'est pas considérée car elle n'appartient pas à $(0, 1)$.

Puisque le point η_2 (resp. η_3) satisfait la condition $S^{in} > g(D)$, comme indiqué dans la Proposition 4.8, il existe un seuil $r = r_1(3.45, 0.7) \approx 0.87$ (resp. $r = r_1(5, 0.7) \approx 0.54$) solution de $3.45 = g_r(0.7)$ (resp. $5 = g_r(0.7)$) telle que, la configuration en série a une production de débit de biogaz supérieure à celle d'un seul chémostat si et seulement si $r \in (r_1, 1)$, voir Figure 4.10 (b) (resp. (c)).

4. 5.3 La fonction de Hill

Pour tout $p > 1$, la fonction non concave de Hill est donnée par $f(S) = mS^p/(K^p + S^p)$.

Proposition 4.10. *La fonction de Hill vérifie les Hypothèses 4.1 et 4.2.*

Démonstration. Soit $\hat{S} \in (0, +\infty)$ le point d'inflexion de la fonction de Hill f. D'après **iii/** dans la Remarque 4.3, il suffit de montrer que $\frac{d^2}{dS^2}\left(\frac{1}{f(S)}\right) > 0$ pour tout $S \in (0, \hat{S})$. Nous avons, $\frac{d^2}{dS^2}\left(\frac{1}{f(S)}\right) = \frac{p(p+1)K^p}{mS^{p+2}}$ qui est strictement positif pour tout $S > 0$. Alors, $\frac{d^2}{dS^2}\left(\frac{1}{f(S)-a}\right)$ est strictement positif pour tout $a > 0$ et $S \in (\lambda(a), \hat{S})$. Par conséquent, pour tout $p > 1$, la fonction de Hill vérifie l'Hypothèse 4.1. A titre d'exemple, remarquons sur la Figure 4.11 que pour la fonction de Hill, la fonction $S \mapsto 1/(f(S) - a)$ reste convexe pour différentes valeurs positives de a.

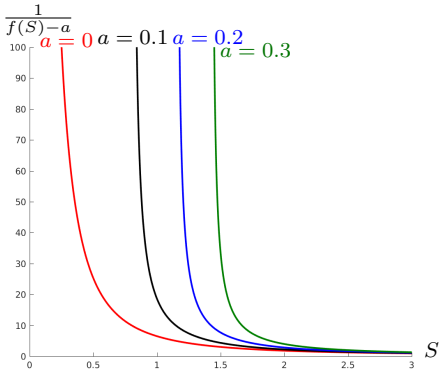


FIGURE 4.11 – *La fonction $S \mapsto 1/(f(S)-a)$ avec $f(S) = 4S^2/(25+S^2)$ et différentes valeurs de a.*

Prouvons que la fonction de Hill vérifie la condition (4.48) du Lemme 4.7, ce qui implique qu'elle satisfait l'Hypothèse 4.2. De simples calculs donnent

$$\begin{aligned} \lambda(D+a) &= K\left(\tfrac{D+a}{m-a-D}\right)^{\frac{1}{p}}, \qquad f'\left(\lambda(D+a)\right) = \tfrac{p}{Km}(D+a)^{\frac{p-1}{p}}(m-a-D)^{\frac{p+1}{p}}, \\ \lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right) &= K\left(\tfrac{D/r+a}{m-a-D/r}\right)^{\frac{1}{p}}, \quad f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)\right) = \tfrac{p}{Km}(\tfrac{D}{r}+a)^{\frac{p-1}{p}}(m-a-\tfrac{D}{r})^{\frac{p+1}{p}}. \end{aligned} \tag{4.75}$$

Puisque $p > 1$, $D + ra < D + a$ et $0 < rm - ra - D < m - a - D$, alors nous avons

$$(D + ra)^{\frac{p-1}{p}} < (D + a)^{\frac{p-1}{p}} \quad \text{et} \quad (rm - ra - D)^{\frac{1}{p}} < (m - a - D)^{\frac{1}{p}}. \quad (4.76)$$

De la première inégalité de (4.76), nous avons

$$(D/r + a)^{\frac{p-1}{p}} = (1/r)^{\frac{p-1}{p}}(D + ra)^{\frac{p-1}{p}} < (1/r)^{\frac{p-1}{p}}(D + a)^{\frac{p-1}{p}}. \quad (4.77)$$

De la deuxième inégalité de (4.76) et en utilisant $0 < m-a-D/r < m-a-D$, nous avons

$$(m-a-D/r)^{\frac{p+1}{p}} = (1/r)^{\frac{1}{p}}(rm-ra-D)^{\frac{1}{p}}(m-a-D/r) < (1/r)^{\frac{1}{p}}(m-a-D)^{\frac{p+1}{p}}. \quad (4.78)$$

Par conséquent, en utilisant (4.77) et (4.78) nous obtenons

$$(D/r + a)^{\frac{p-1}{p}}(m - a - D/r)^{\frac{p+1}{p}} < (1/r)^{\frac{p-1}{p}+\frac{1}{p}}(D + a)^{\frac{p-1}{p}}(m - a - D)^{\frac{p+1}{p}},$$

c'est-à-dire

$$(D/r + a)^{\frac{p-1}{p}}(m - a - D/r)^{\frac{p+1}{p}} < (D + a)^{\frac{p-1}{p}}(m - a - D)^{\frac{p+1}{p}}/r.$$

Par conséquent, en utilisant (4.75), nous avons $f'(\lambda(D/r + a)) < f'(\lambda(D + a))/r$. □

La Proposition 4.10 assure que nos résultats s'appliquent à une fonction de Hill. Considérons maintenant la fonction de Hill où $p = 2$: $f(S) = mS^2/(K^2 + S^2)$.

Lemme 4.10. *Désignons par* $D_1 := (3m - 4a - \sqrt{m(5m - 4a)})/4$.

Si $0 < D < D_1$ *alors la courbe* $\Phi_{1/2}$ *définie par* (4.40) *est strictement au- dessus de la courbe* Γ *définie par* (2.26). *En revanche, si* $D_1 < D < (m - a)/2$, *alors la courbe* $\Phi_{1/2}$ *est strictement en dessous de la courbe* Γ.

Démonstration. Soit la fonction $H : [0, (m - a)/2) \mapsto \mathbb{R}$ définie par $H(D) :=$

$\lambda(2D+a) - g(D)$, qui est équivalente à

$$H(D) = K\left(\sqrt{\frac{2D+a}{m-a-D}} - \frac{(2D+a)(m-a-D)+(D+a)(m-a)}{2(m-a-D)^{3/2}\sqrt{D+a}}\right).$$

Cette fonction est strictement positive si le polynôme $Q(D) := 4D^2 - 2(3m-4a)D + 4a^2 - 5am + m^2$ est strictement négatif. Le discriminant Δ_Q de l'équation $Q(D) = 0$ est $\Delta_Q = 4m(5m-4a)$ et est strictement positif lorsque $a < m$. Par conséquent, $Q(D) = 0$ admet les deux racines

$$D_1 = \frac{3m-4a-\sqrt{m(5m-4a)}}{4} \quad \text{et} \quad D_2 = \frac{3m-4a+\sqrt{m(5m-4a)}}{4},$$

tels que $0 < D_1 < (m-a)/2$ et $(m-a)/2 < D_2$. Ainsi, pour tout $D \in (D_1, (m-a)/2)$, nous avons $H(D) > 0$ et donc la courbe $\Phi_{1/2}$ est strictement en dessous de la courbe Γ. □

En conséquence du Lemme 4.10, le plan opératoire consiste en cinq régions J_i, $i = 0, 1, 2, 3, 4$ définies dans (4.41), voir la Figure 4.12.

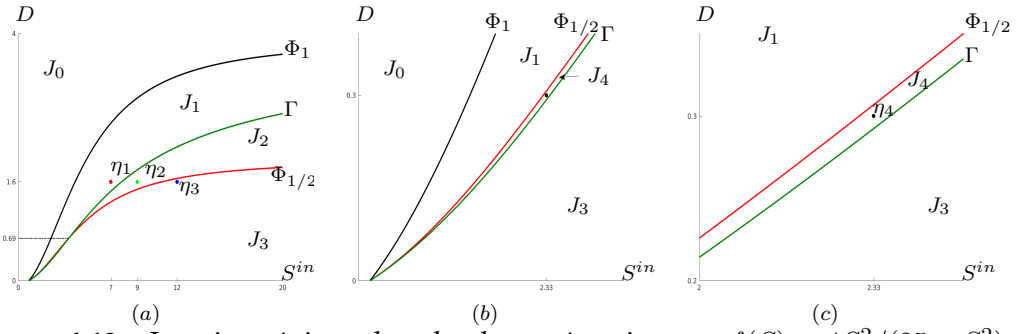


FIGURE 4.12 – *Les cinq régions dans le plan opératoire avec $f(S) = 4S^2/(25+S^2)$, $a = 0.1$ et $D_1 = 0.69$ (voir Lemme 4.10). Le débit de biogaz correspondant aux points $\eta_1 = (7, 1.6)$, $\eta_2 = (9, 1.6)$, $\eta_3 = (12, 1.6)$ et $\eta_4 = (2.33, 0.3)$ est dessiné dans la Figure 4.13.*

Soient η_1, η_2, η_3 et η_4 quatre points fixés respectivement dans les régions J_1, J_2, J_3 et J_4, comme le montre la Figure 4.12. Il convient de noter que pour tout autre point $(S^{in}, D) \in J_1$ (resp. $(S^{in}, D) \in J_2$, $(S^{in}, D) \in J_3$ et $(S^{in}, D) \in J_4$), la courbe représentant le débit de biogaz en fonction de r doit être similaire à la courbe représentée sur la Figure 4.13 (a) (resp. (b), (c) et (d)), correspondant au point $(S^{in}, D) = \eta_1$ (resp. $(S^{in}, D) = \eta_2$, $(S^{in}, D) = \eta_3$

et $(S^{in}, D) = \eta_4$).

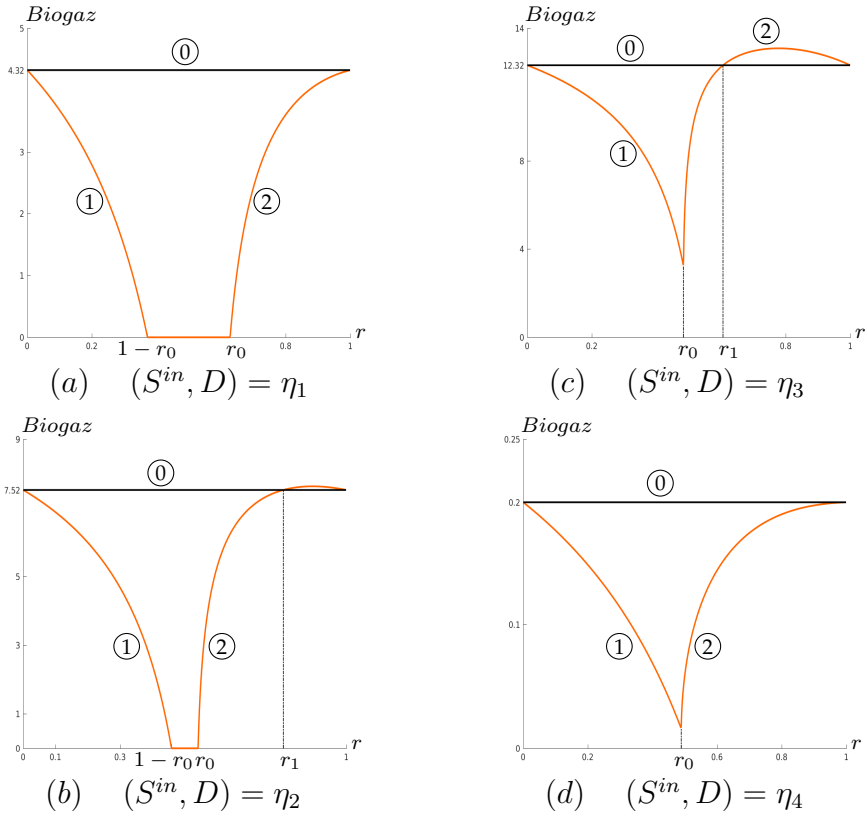


FIGURE 4.13 – *Le débit de biogaz de la configuration en série par rapport à r, correspondant aux points η_1, η_2, η_3 et η_4 dessinés dans la Figure 4.12. Les courbes numérotées ⓪ (in black), et ①, ② (in orange) sont respectivement définies par $y = G(S^{in}, D)$, $y = G_1(S^{in}, D, r)$ et $y = G_2(S^{in}, D, r)$. Rappelons que $r_0 = D/\delta$ et $r = r_1$ est la solution de $S^{in} = g_r(D)$. Dans (a): $(S^{in}, D) = \eta_1$ et $r_0 \approx 0.63$. Dans (b): $(S^{in}, D) = \eta_2$, $r_0 \approx 0.54$ et $r_1(9, 1.6) \approx 0.81$. Dans (c): $(S^{in}, D) = \eta_3$, $r_0 \approx 0.48$ et $r_1(12, 1.6) \approx 0.61$. Dans (d): $(S^{in}, D) = \eta_4$ et $r_0 \approx 0.49$.*

Rappelons que $r = r_1(S^{in}, D)$ est la solution de l'équation $S^{in} = g_r(D)$. La valeur de $r_1(S^{in}, D)$ est obtenue numériquement. Puisque le point η_2 (resp. η_3) satisfait la condition $S^{in} > g(D)$, comme indiqué dans la Proposition 4.8, il existe un seuil $r = r_1(9, 1.6) \approx 0.81$ (resp. $r = r_1(12, 1.6) \approx 0.61$) solution de l'équation $9 = g_r(1.6)$ (resp. $12 = g_r(1.6)$) telle que la configuration en série a une production de débit de biogaz supérieure à celle d'un seul chémostat si et seulement si $r \in (r_1, 1)$, voir la Figure 4.13 (b) (resp. (c)).

4. 5.4 Illustrations de la Proposition 4.9

La Proposition 4.9 est illustrée par la Figure 4.14. En effet, nous montrons que la tangente en $r = 1$ est horizontale ce qui correspond au premier résultat énoncé dans la proposition: $\overline{G}'(1) = 0$. De plus, nous remarquons que $\overline{G}''(1) > 0$ et qu'elle reste strictement positive au voisinage de $r = 1$. Ainsi, en présence de la mortalité, pour une concentration de substrat en entrée fixée, si les praticiens sont en mesure de choisir le taux de dilution D, ils devraient considérer une configuration en série où le volume rV du premier réservoir est assez proche du volume total V (c'est-à-dire r est assez proche de 1) et un taux de dilution défini par $D = \text{argmax}_{D\in(0,\delta)} G_2(S^{in}, D, r)$, afin d'optimiser l'efficacité. Ce résultat comporte un message important pour les praticiens, qui à notre connaissance actuelle de la littérature, est nouveau: *la configuration en série mérite d'être considérée lorsque la mortalité n'est pas négligeable*.

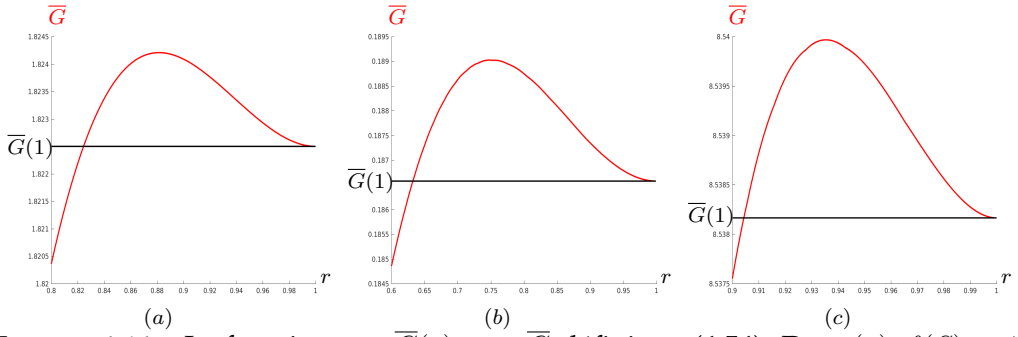


FIGURE 4.14 – *La fonction* $r \mapsto \overline{G}(r)$ *avec* $\overline{G}$ *défini par* (4.54). *Dans* (a): $f(S) = 4S$, $a = 0.6$ *et* $S^{in} = 1.5$. *Dans* (b): $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ *et* $S^{in} = 1.5$. *Dans* (c): $f(S) = 4S^2/(25+S^2)$, $a = 0.3$ *et* $S^{in} = 10$.

4. 6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous étudions de manière approfondie un modèle mathématique représentant deux chémostats interconnectés en série avec mortalité. La particularité des équations est donc la présence du terme correspondant au taux de mortalité de l'espèce. L'étude de ce modèle est consi-

dérée comme extensive à l'étude du modèle où la mortalité est nulle que nous retrouvons dans le Chapitre 3. Cependant, l'analyse mathématique a révélé que les preuves ont dû être revues de manière significative et révèlent plusieurs nouvelles différences non intuitives par rapport au cas sans mortalité. Rappelons que dans le cas sans mortalité, les dynamiques admettent un hyperplan invariant attractif lié à la conservation de la masse totale ce qui n'est plus vérifié dans le cas avec mortalité. Ceci est au cœur des différences dans l'analyse mathématique. L'étude du modèle est basée sur l'analyse du comportement asymptotique de ses solutions, et s'appuie sur un diagramme opératoire qui décrit le nombre et la stabilité des équilibres. Dans un premier temps, nous avons considéré des taux de mortalité différents a_1, a_2 dans chaque réservoir. Ensuite, en vue de la comparaison avec un seul chémostat, nous avons considéré des taux de mortalité identiques $a = a_1 = a_2$. Nous avons analysé les performances du modèle à l'état d'équilibre selon deux critères différents: la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz (et nous les avons comparés avec deux d'un seul chémostat de même taux de mortalité a). Des expressions explicites des critères, dépendant du taux de dilution D et de la concentration du substrat en entrée S^{in}, sont fournies. Ces nouveaux résultats fournissent des conditions qui assurent l'existence d'une configuration en série avec mortalité plus efficace qu'un seul chémostat avec mortalité, dans le sens de la minimisation de la concentration de substrat en sortie ou de la maximisation du débit de biogaz.

Tout au long de ce chapitre, les similarités, spécificités et différences du modèle avec mortalité par rapport au modèle sans mortalité (c'est-à-dire pour $a = 0$) traité dans le Chapitre 3, sont mises en évidence. Parmi les différences à souligner, d'une part, nous avons le diagramme opératoire avec une mortalité différente dans les réservoirs (voir la Figure 4.2) qui présente beaucoup plus de cas que le diagramme opératoire sans mortalité (voir la Figure 3.6) qui est réduit qu'à deux cas seulement. Ainsi, la présence des quatre régions de stabilité sur le même diagramme est désormais possible. D'autre part, nous avons la production de biogaz du dispositif en série à son état maximal qui peut être significativement plus grande que la production de biogaz maximale d'un seul chémostat. Ce résultat est illustré sur la Figure 4.6. De plus, quand les deux paramètres opératoires, la concentration

de substrat S^{in} et la paramètre relié à la distribution du volume total entre les deux chémostat r sont fixés, si le praticien a la possibilité de choisir le taux de dilution D, la Proposition 4.9 et les simulations de la Figure 4.54, montrent que pour un premier réacteur de volume rV assez proche du volume total V, le débit de biogaz du dispositif en série est plus grand que celui d'un seul chémostat. Comme le montre la Figure 3.5, ceci n'arrive jamais dans le cas sans mortalité. Enfin, contrairement au cas sans mortalité, la productivité de la biomasse et le débit de biogaz ne sont plus représentés par les mêmes équations d'état stationnaire, en présence de mortalité. Ainsi, pour élargir l'étude de ce chapitre, en présence de la mortalité a, une analyse approfondie en fonction du taux de dilution D et du paramètre r est réalisée dans le Chapitre 5 pour le critère de performance: *la productivité de la biomasse*.

CHAPITRE 5

DISPOSITIF EN SÉRIE MONO-ALIMENTÉ AVEC MORTALITÉ. PRODUCTIVITÉ DE LA BIOMASSE.

Les résultats de ce chapitre sont publiés dans *International Journal of Biomathematics*, [13].

Sommaire

5. 1 Introduction 154

5. 2 Performance selon la productivité de la biomasse 156

5. 3 Le plus efficace des dispositifs en série 171

5. 4 Applications et simulations numériques 180

5. 5 Conclusion 207

5. 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons le modèle du dispositif en série avec mortalité préalablement étudié dans le Chapitre 4. Nous nous focalisons sur le critère de performance: la productivité de la biomasse de l'espèce, dont l'analyse diffère de celle du débit de biogaz, contrairement au cas sans mortalité, voir le Chapitre 3. Pour deux chémostats interconnectés en série, la productivité de la biomasse P_1 et P_2, correspondant respectivement aux états d'équilibre E_1 et E_2, est donnée par

$$P_1 := Q\overline{x}_2 \quad \text{et} \quad P_2 := Qx_2^*. \tag{5.1}$$

En utilisant $Q = VD$ et les expressions de $\overline{x}_2$ et x_2^* données respectivement dans (4.4) et (4.7), nous déduisons que la productivité définie en (5.1) dépend des paramètres opératoires S^{in}, D et r. Par conséquent, pour $r\delta \leq D$ et $D < (1-r)\delta$ où δ est défini par (4.28), la productivité correspondant à l'équilibre E_1 est définie par

$$P_1(S^{in}, D, r) := Q\overline{x}_2(S^{in}, D, r) = \tfrac{VD^2}{D+(1-r)a}\left(S^{in} - \overline{S}_2\right) \tag{5.2}$$

où $\overline{S}_2$ est définie dans (4.4). De plus, pour $D < r\delta$, la productivité correspondant à l'équilibre positif E_2 est définie par

$$P_2(S^{in}, D, r) := Qx_2^*(S^{in}, D, r) = \tfrac{VD^2}{D+(1-r)a}\left(x_1^* + S_1^* - S_2^*\right) \tag{5.3}$$

où x_1^*, S_1^* sont définies dans (4.6), x_2^* est définie par (4.7) et S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ avec h définie dans (4.29). En réalité, la fonction h dépend également de tous les paramètres opératoires S^{in}, D et r. Contrairement aux chapitres précédents, dans ce chapitre nous considérons la dépendance de la fonction h définie dans (4.29) par rapport au paramètre opératoire S^{in}, ce qui revient à dire que S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2, S^{in}) = f(S_2)$ où h est définie par

$$h(S_2, S^{in}) := \tfrac{D+(1-r)a}{1-r} \tfrac{S_1^* - S_2}{\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2} \quad \text{avec } S_1^* = \lambda\left(\tfrac{D}{r} + a\right). \tag{5.4}$$

Rappelons que le but est de comparer la productivité de la biomasse du

dispositif en série avec la productivité de la biomasse d'un seul chémostat de volume total $V = V_1 + V_2 = rV + (1-r)V$, $r \in (0,1)$. La productivité de la biomasse d'un seul chémostat est définie par (2.27). Pour plus de détails, voir la Section 2. 3.

Dans le cas sans mortalité, les productivités de la biomasse du dispositif en série défini par (3.2) sont définies dans (3.24), c'est-à-dire que pour $a = 0$,

$$P_1(S^{in}, D, r) = VD\left(S^{in} - \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right) \quad \text{et} \quad P_2(S^{in}, D, r) = VD\left(S^{in} - S_2^*\right).$$

De plus, la productivité de la biomasse d'un seul chémostat est définie par (2.13), c'est-à-dire, pour $a = 0$

$$P(S^{in}, D) = VD\left(S^{in} - \lambda(D)\right).$$

Dans ce cas, similairement, le résultat donné dans le Corollaire 3.1 peut être écrit de la manière suivante:
Si $a = 0$, quand les productivités sont définies, alors nous avons

$$P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D), \tag{5.5}$$

$$P_1(S^{in}, D, r) < P_2(S^{in}, D, r), \tag{5.6}$$

$$P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff S^{in} > g_r(D). \tag{5.7}$$

où g_r est définie par (3.15).

Quand la mortalité est considérée non nulle dans le modèle, un résultat surprenant apparaît, la productivité de la biomasse P_1 correspondant à l'équilibre E_1 peut être plus grande que la productivité de la biomasse P d'un seul chémostat. L'objectif de ce chapitre, est de donner des conditions opératoires pour lesquelles $P_1 > P$ et $P_2 > P$. Comme conséquence, nous montrons aussi qu'il existe des conditions opératoires pour lesquelles $P_1 > P_2$, ce qui revient à dire que le résultat dans le cas sans mortalité où $P_1 < P_2$ n'est plus toujours vérifié.

La comparaison entre les deux productivités de la biomasse P_1 et P_2 du dispositif en série et la productivité P d'un seul chémostat, est établie dans la Section 5. 2. Cette comparaison est suivie d'une analyse des producti-

vités du dispositif en série par rapport au taux de dilution D. La Section 5. 3 considère le plus efficace des dispositifs en série quand les deux paramètres opératoires (la concentration de substrat en entrée S^{in} et le débit de biogaz D) sont fixés. Un problème d'optimisation selon le paramètre de distribution du volume total r est posé. Il est analysé dans les deux cas avec et sans mortalité dans le but d'évaluer la différence et la similitude des résultats dans les deux cas de figures. Ensuite, la Section 5. 4 présente des illustrations et des simulations numériques en utilisant trois fonctions de croissance spécifiques qui sont fréquemment utilisées dans les applications biologiques: la fonction de Monod, les fonctions linéaires et les fonctions de Hill. Sachant que nos résultats sont vérifiés pour une grande classe de fonctions, dans cette même section, nous introduisons des lemmes comportant des conditions suffisantes ou des conditions nécessaires et suffisantes satisfaisant les hypothèses sur lesquelles est basée notre étude. Enfin, la dernière Section 5. 5 est une conclusion de ce chapitre.

5. 2 Performance selon la productivité de la biomasse

5. 2.1 La productivité de la biomasse à l'équilibre E_1

La productivité de la biomasse P_1 est définie par (5.2). En remplaçant $\overline{S}_2$ par son expression , nous avons

$$P_1(S^{in}, D, r) = \frac{VD^2}{D+(1-r)a}\left(S^{in} - \lambda\left(\frac{D}{1-r} + a\right)\right). \tag{5.8}$$

Le résultat suivant donne les conditions opératoires pour lesquelles $P_1 > P$.

Théorème 5.1. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est satisfaite. Soient P_1 et P définies respectivement par* (5.8) *et* (2.27)*. Nous avons*

$$P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff S^{in} > p_1(D, r) \tag{5.9}$$

où p_1 est donné par

$$p_1(D,r) := \lambda(D+a) + \tfrac{D+a}{ra}\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - \lambda(D+a)\right). \tag{5.10}$$

L'équivalence est vérifiée quand les égalités sont remplacées par des inégalités.

Démonstration. En utilisant (2.27) et (5.8), nous déduisons que $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si

$$\tfrac{1}{D+(1-r)a}\left(S^{in} - \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right) > \tfrac{1}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)),$$

ce qui est équivalent à $S^{in} > p_1(D,r)$, où p_1 est définie par (5.10). L'égalité est vérifiée si et seulement si $S^{in} = p_1(D,r)$. □

Remarque 5.1. *La région où $S^{in} > p_1(D,r)$ disparaît lorsque $a \to 0$, ce qui est cohérent avec* (5.5)*. En effet, de* (5.10)*, nous avons $\lim_{a\to 0} p_1(D,r) = +\infty$.*

Notons que p_1 est définie dans

$$\mathrm{dom}(p_1) := \{(D,r) : 0 \le D < m-a, 0 < r < 1 - D/(m-a)\}. \tag{5.11}$$

D'après le Théorème 5.1, la courbe Π_{r1} définie par

$$\Pi_{r1} = \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = p_1(D,r)\right\} \tag{5.12}$$

est l'ensemble des conditions opératoires pour lesquelles, nous avons l'égalité $P_1(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$. Le résultat du Théorème 5.1 affirme que pour tout (S^{in}, D) situé à droite de la courbe Π_{r1}, la productivité $P_1(S^{in}, D, r)$ est plus grande que la productivité $P(S^{in}, D)$. Afin d'avoir une meilleure description de cet ensemble de conditions opératoires pour lesquelles $P_1 > P$, nous dessinons la courbe Π_{r1} dans le diagramme opératoire, ainsi que les courbes Φ_{1-r} et Φ_r qui déterminent le domaine d'existence et de stabilité de E_1, voir la Section 4. 4.1 du Chapitre 4. La Figure 5.1 montre un cas particulier obtenu avec une fonction spécifique de type Monod. Les courbes rouges dessinées dans la Figure 5.1 sont les courbes $P_2 = P$ et seront décrites dans la section suivante. La Figure 5.1 montre le cas où les courbes Π_{r1} et Φ_r ne s'intersectent pas. Le cas où ces courbes peuvent s'intersecter est traité dans

la Section 5. 4. Donnons plus de détails concernant les positions relatives des courbes Π_{r1}, Φ_r et Φ_{1-r}.

Proposition 5.1. *La courbe Π_{r1} passe par le point $(\lambda(a), 0)$, où Φ_r et Φ_{1-r} s'intersectent. Pour $D > 0$, la courbe Π_{r1} se situe à droite de la courbe Φ_{1-r}. La courbe Π_{r1} peut intersecter la courbe Φ_r, pour $D > 0$. Si une telle intersection existe, alors nous avons nécessairement $0 < r < 1/2$ et D est une solution de l'équation*

$$(D+a)\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - (D+a(1-r))\lambda\left(D+a\right) - ar\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right) = 0. \quad (5.13)$$

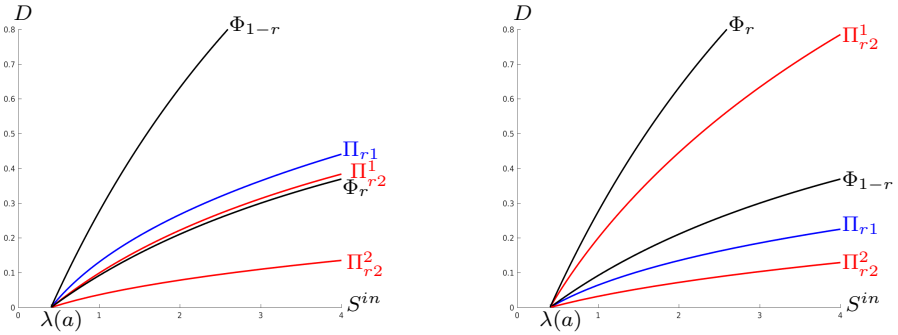
Démonstration. De (5.10), remarquons que $p_1(0, r) = \lambda(a)$. Ainsi Π_{r1} passe par le point $(\lambda(a), 0)$. De (5.10), nous déduisons que

$$p_1(D, r) = \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) + \tfrac{D+a(1-r)}{ra}\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - \lambda\left(D+a\right)\right).$$

Par conséquent, pour $D > 0$ nous avons $p_1(D, r) > \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)$. De (5.10), nous déduisons que Π_{r1} se situe à droite de Φ_{1-r}. Si $r > 1/2$, alors Φ_{1-r} se situe à droite de Φ_r de sorte que Π_{r1} ne peut intersecter Φ_r. De (4.36) et (5.12), nous déduisons que les points d'intersection de Π_{r1} et Φ_r sont des solutions de l'équation $p_1(D, r) = \lambda(D/r + a)$, ce qui est équivalent à (5.13). □

Remarque 5.2. *Si f est une fraction rationnelle, $D = \tilde{D}$ solution de* (5.1) *est solution d'un polynôme $P(D) = 0$ de degré noté d. Comme l'équation* (5.1) *admet toujours $D = 0$ comme racine alors 0 est solution de ce polynôme c'est-à-dire $P(D) = D.P_1(D)$ avec P_1 un polynôme de degré $d - 1$. Si une intersection existe, il existe alors une racine positive à P_1.*

Notons que l'équilibre E_1 peut avoir une productivité plus élevée que celle d'un seul chémostat en étant stable ou instable. Si la condition opératoire (S^{in}, D) est choisie à droite de Π_{r1} et à gauche de Φ_r dans la Figure 5.1 (a), alors E_1 existe, est stable et satisfait $P_1 > P$. Dans ce cas, E_2 n'existe pas. D'autre part, si (S^{in}, D) est choisie à droite de Φ_r dans la Figure 5.1 (a), alors E_1 existe, est instable et satisfait $P_1 > P$. Dans ce cas, E_2 existe (et est stable).



(a) $r = 0.25$ (b) $r = 0.75$

FIGURE 5.1 – *Le diagramme opératoire montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge), définies respectivement par* (4.36), (5.12) *et* (5.23). *Cette figure est réalisée pour $f(S) = 4S/(5+S)$ et $a = 0.3$.*

En pratique, pour les conditions opératoires donnant $P_1 > P$, il faut simplement choisir un réservoir de volume $(1-r)V$ et obtenir une productivité plus grande que la productivité du réservoir de volume V. Le résultat est surprenant car la productivité du réservoir de volume V est inférieure à la productivité du réservoir de volume $(1-r)V$. Ce non-intuitif résultat est dû à la présence de la mortalité dans le chémostat. S'il n'y a pas de mortalité, alors $P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$ pour tout S^{in}, D et r, pour lesquelles P_1 et P sont définies.

5. 2.2 La productivité de la biomasse à l'équilibre E_2

Dans cette section, nous comparons la productivité P_2 correspondant à l'équilibre E_2 à la productivité P d'un seul chémostat. La productivité P_2 est donnée par (5.3). En remplaçant x_1^* par son expression, nous avons

$$P_2(S^{in}, D, r) := \frac{VD^2}{D+(1-r)a}\left(\frac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2^*\right) \tag{5.14}$$

où $S_1^* = \lambda(D/r + a)$ et S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2, S^{in}) = f(S_2)$. Nous avons besoin des notations suivantes:

$$\alpha := \frac{a^2 r(1-r)}{(D+a)(D+ra)}, \quad \beta := \frac{ra}{D+ra}S_1^* + \frac{D+(1-r)a}{D+a}\lambda(D+a), \tag{5.15}$$

$$Z := -\alpha S^{in} + \beta, \tag{5.16}$$

$$h_2(S_2) := h\left(S_2, \tfrac{\beta - S_2}{\alpha}\right), \tag{5.17}$$

$$h_1(S^{in}) := h(-\alpha S^{in} + \beta, S^{in}), \quad f_1(S^{in}) := f(-\alpha S^{in} + \beta). \tag{5.18}$$

Lemme 5.1. *Soient P_2 et P respectivement définies par* (5.14) *et* (2.27)*. Les conditions suivantes sont équivalentes:*

1. $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$.
2. $S_2^* < Z$.
3. $h_2(Z) < f(Z)$.
4. $h_1(S^{in}) < f_1(S^{in})$.

Ces conditions sont également équivalentes si les inégalités sont remplacées par des égalités.

Démonstration. De (2.27) et (5.3), nous déduisons que $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si

$$\tfrac{1}{D+(1-r)a}\left(\tfrac{D}{D+ra}(S^{in} - S_1^*) + S_1^* - S_2^*\right) > \tfrac{1}{D+a}(S^{in} - \lambda(D+a)),$$

ce qui est équivalent à $S_2^* < Z$, où Z est défini par (5.16). Ceci prouve l'équivalence des conditions 1 et 2. Rappelons que S_2^* est l'unique solution de l'équation $h(S_2, S^{in}) = f(S_2)$, voir (5.4). Puisque $S_2 \mapsto f(S_2)$ est strictement croissante et $S_2 \mapsto h(S_2, S^{in})$ est strictement décroissante, alors la condition 2 est équivalente à

$$h(Z, S^{in}) < f(Z). \tag{5.19}$$

En remplaçant S^{in} par $S^{in} = (\beta - Z)/\alpha$ nous remarquons que la condition (5.19) est équivalente à $h_2(Z) < f(Z)$, où h_2 est définie par (5.17). Ceci prouve l'équivalence des conditions 2 et 3. De même, en remplaçant Z par $Z = -\alpha S^{in} + \beta$, nous remarquons que la condition (5.19) est équivalente à $h_1(S^{in}) < f_1(S^{in})$, où h_1 et f_1 sont définies dans (5.18). Ceci prouve l'équivalence des conditions 3 et 4. Les preuves de l'équivalence des conditions lorsque les inégalités sont remplacées par des égalités sont identiques. □

Nous devons donc résoudre l'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ où h_2 est définie par (5.17). En utilisant les expressions de α et β définies dans (5.15), nous

remarquons par de simples calculs que la fonction h_2 s'écrit sous la forme suivante

$$h_2(S_2) = \frac{ra^2}{D+ra}\frac{S_1^*-S_2}{\sigma-S_2}, \quad \text{avec} \quad \sigma := \frac{D\lambda(D+a)+raS_1^*}{D+ra}. \tag{5.20}$$

Le graphe de h_2 est une hyperbole strictement croissante admettant $y = ra^2/(D+ra)$ comme asymptote horizontale et $S_2 = \sigma$ comme asymptote verticale. Montrons maintenant que ce graphe intersecte le graphe de la fonction strictement croissante f en au moins deux points, voir la Figure 5.2 (a).

Lemme 5.2. *L'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ admet deux solutions $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$, telles que $0 < S_2^2(D,r) < \lambda(D+a) < S_2^1(D,r) < \sigma$. De plus, si $0 \leq S_2 < S_2^2(D,r)$ ou $S_2^1(D,r) < S_2 < \sigma$, alors nous avons $h_2(S_2) > f(S_2)$. De plus, en supposant qu'il n'y a aucune autre solution, alors nous avons $h_2(S_2) < f(S_2)$ si et seulement si $S_2^2(D,r) < S_2 < S_2^1(D,r)$.*

Démonstration. La fonction $H_2(S_2) := h_2(S_2) - f(S_2)$ est définie pour $0 < S_2 < \sigma$. Nous avons $H_2(\sigma) = +\infty$ et

$$H_2(0) = \frac{ra^2S_1^*}{D\lambda(D+a)+raS_1^*} > 0.$$

Remarquons que $\lambda(D+a) < \sigma$ car σ est une combinaison convexe de $\lambda(D+a)$ et de S_1^*, avec $S_1^* > \lambda(D+a)$. Calculons $H_2(\lambda(D+a))$. De $h_2(\lambda(D+a)) = a$ et $f(\lambda(D+a)) = D+a$, nous déduisons que $H_2(\lambda(D+a)) = -D$, qui est strictement négative. Par conséquent, en utilisant le Théorème des Valeurs Intermédiaires, nous déduisons que l'équation $H_2(S_2) = 0$ admet une plus petite solution, notée $S_2^2(D,r)$, dans l'intervalle $(0, \lambda(D+a))$, et une plus grande solution, notée $S_2^1(D,r)$, dans l'intervalle $(\lambda(D+a), \sigma)$. Donc $h_2(S_2) > f(S_2)$ pour $S_2 < S_2^2(D,r)$ ou bien $S_2 > S_2^1(D,r)$. S'il n'y a pas d'autres solutions dans l'intervalle $(S_2^2(D,r), S_2^1(D,r))$ alors la condition $h_2(S_2) < f(S_2)$ est équivalente à $S_2^2(D,r) < S_2 < S_2^1(D,r)$, voir la Figure 5.2 (a). □

Nous faisons l'hypothèse suivante, qui est satisfaite par toute fonction de croissance concave mais aussi par toute fonction de Hill, voir la Section 5. 4.

Hypothèse 5.1. *L'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ admet deux solutions.*

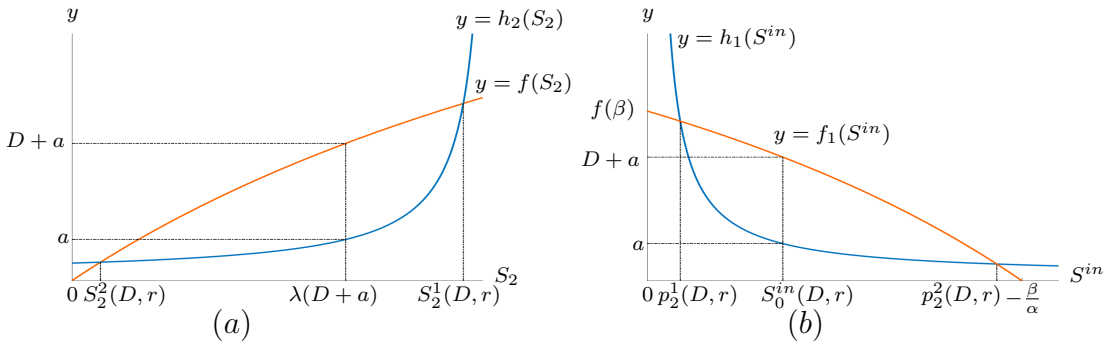


FIGURE 5.2 – *(a): Les solutions $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$ de $h_2(S_2) = f(S_2)$. (b): Les solutions $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$ de $h_1(S^{in}) = f_1(S^{in})$.*

Notation 5.1. *Soient $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$ les solutions de l'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ telles que $S_2^2(D,r) < \lambda(D+a) < S_2^1(D,r)$.*

Lemme 5.3. *Supposons que l'Hypothèse 5.1 est vérifiée. L'équation $h_1(S^{in}) = f_1(S^{in})$, où h_1 et f_1 sont définies dans* (5.18)*, admet deux solutions $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$ définies pour $0 < r < 1$ et $0 \leq D < r(m-a)$, telles que $\lambda(D+a) < p_2^1(D,r) < S_0^{in}(D,r) < p_2^2(D,r) < \beta/\alpha$, où α et β sont définies dans* (5.15) *et*

$$S_0^{in}(D,r) := \tfrac{\beta - \lambda(D+a)}{\alpha} = \tfrac{D+ra}{a(1-r)} \left(\lambda \left(\tfrac{D}{r} + a \right) - \lambda(D+a) \right).$$

De plus, nous avons $h_1(S^{in}) < f_1(S^{in})$ si et seulement si $p_2^1(D,r) < S^{in} < p_2^2(D,r)$.

Démonstration. Selon le Lemme 5.2, $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$ définies dans Notation 5.1 satisfont la condition: $h_2(S_2) < f(S_2)$ si et seulement si $S_2^2(D,r) < S_2 < S_2^1(D,r)$. Soient p_2^1 et p_2^2 définies par

$$p_2^1(D,r) = \tfrac{\beta - S_2^1(D,r)}{\alpha} \quad \text{et} \quad p_2^2(D,r) = \tfrac{\beta - S_2^2(D,r)}{\alpha}, \tag{5.21}$$

D'après la condition $0 < S_2^2(D,r) < \lambda(D+a) < S_2^1(D,r) < \sigma$, nous déduisons que

$$\lambda(D+a) < p_2^1(D,r) < S_0^{in} < p_2^2(D,r) < \beta/\alpha.$$

Par conséquent, nous déduisons que la condition $h_1(S^{in}) < f_1(S^{in})$ est équivalente à $p_2^1(D,r) < S^{in} < p_2^2(D,r)$, voir la Figure 5.2 (b). □

Théorème 5.2. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 5.1 sont vérifiées. Soient P*

et P_2 définies respectivement par (2.27) *et* (5.14)*. Nous avons*

$$P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D) \iff \max\left\{\lambda\left(\frac{D}{r} + a\right), p_2^1(D, r)\right\} < S^{in} < p_2^2(D, r), \tag{5.22}$$

où $p_2^1(D, r)$ et $p_2^2(D, r)$ sont données dans le Lemme 5.3. Si $p_2^1(D, r) \geq \lambda(D/r + a)$, alors l'égalité $P_2(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$ est vérifiée si et seulement si $S^{in} = p_2^1(D, r)$ ou $S^{in} = p_2^2(D, r)$.

Démonstration. Le résultat est une conséquence des Lemmes 5.1 et 5.3. □

Selon le Théorème 5.2, l'ensemble $\Pi_{r2} = \Pi_{r2}^1 \cup \Pi_{r2}^2$, où les courbes Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2 sont données par

$$\begin{aligned} \Pi_{r2}^1 &= \{(S^{in}, D) : S^{in} = p_2^1(D, r)\}, \\ \Pi_{r2}^2 &= \{(S^{in}, D) : S^{in} = p_2^2(D, r)\}, \end{aligned} \tag{5.23}$$

est l'ensemble des conditions opératoires pour lesquelles $P_2(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$. Le résultat du Théorème 5.2 affirme que pour tout (S^{in}, D) situé à droite de Π_{r2}^1 et à gauche de Π_{r2}^2, si E_2 existe, alors nous avons $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$.

Pour une meilleure description de l'ensemble des conditions opératoires pour lesquelles $P_2 > P$, nous traçons les courbes Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2 dans le diagramme opératoire, ainsi que les courbes Π_{r1}, Φ_{1-r} et Φ_r, voir la Figure 5.1. Avant d'analyser les comportements obtenues par cet exemple, donnons dans le cas général, quelques détails sur les positions relatives des courbes $\Pi_{r2} = \Pi_{r2}^1 \cup \Pi_{r2}^2$ et Φ_r.

Proposition 5.2. *Les courbes Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2, passent par le point $(\lambda(a), 0)$, où Φ_r et Φ_{1-r} s'intersectent. Pour $D > 0$, la courbe Π_{r2} peut intersecter la courbe Φ_r. Si une telle intersection existe, alors nous avons nécessairement $0 < r < 1/2$ et $\Phi_r \cap \Pi_{r2} = \Phi_r \cap \Pi_{r1}$.*

Démonstration. Notons que si $D = 0$ alors l'équation $h(S_2) = f(S_2)$ admet l'unique solution $S_2 = \lambda(a)$, puisque $h_2(\lambda(a)) = f(\lambda(a)) = a$, voir la Figure 5.2 (a). Ainsi, $S_2^1(0, r) = S_2^2(0, r) = \lambda(a)$. Donc, en utilisant le fait que si

$D = 0$ nous avons $\alpha = 1 - r$ et $\beta = (2 - r)\lambda(a)$, de (5.21), nous déduisons que

$$p_2^1(0, r) = p_2^2(0, r) = \frac{\beta - \lambda(a)}{\alpha} = \frac{(2-r)\lambda(a) - \lambda(a)}{1-r} = \lambda(a).$$

Ceci prouve que Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2 passent par le point $(\lambda(a), 0)$. Par la définition de S_0^{in} dans le Lemme 5.3, nous remarquons que $p_2^2(D, r) > S_0^{in}(D, r) > \lambda(D/r + a)$. Ainsi de (4.36) et (5.23). nous déduisons que pour $D > 0$, Π_{r2}^2 est située à droite de Φ_r. D'autre part, la courbe Φ_r correspond à une bifurcation transcritique de E_1 et E_2, voir la Remarque 4.1 du Chapitre 4. Donc, sur cette courbe, nous avons $E_1 = E_2$, de sorte que $P_1 = P_2$, ce qui prouve que $\Phi_r \cup \Pi_{r1} = \Phi_r \cup \Pi_{r2}^1$. □

Remarque 5.3. *Si (S^{in}, D) est choisi à droite de Φ_{r2}^2, alors E_2 existe (puisque (S^{in}, D) est nécessairement à droite de Φ_r), et satisfait $P_2 < P$. Si (S^{in}, D) est choisi à droite de Φ_r et entre les courbes Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2, alors E_2 existe et satisfait $P_2 > P$.*

Par conséquent, pour (S^{in}, D) situé à droite de Φ_r et à gauche de Π_{r2}^2 dans la Figure 5.1 (a), alors nous avons $P_2 > P$. Similairement, si (S^{in}, D) est situé à droite de Π_{r2}^2 dans la Figure 5.1, alors nous avons $P_2 < P$. Ce qui est surprenant, c'est que la productivité P_2 peut être plus petite que la productivité P_1. En effet, supposons que le point (S^{in}, D) est situé à droite de Π_{r2}^2 dans la Figure 5.1, alors il se trouve également à droite de Π_{r1}, et, d'après les Théorèmes 5.1 et 5.2, nous déduisons que

$$P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D) < P_1(S^{in}, D, r).$$

Ce résultat est surprenant puisque la productivité P_1 correspondant à l'équilibre E_1, où l'espèce x_1 est emportée dans le premier réservoir, est supérieure à la productivité P_2 de l'équilibre de coexistence E_2. Ce résultat non-intuitif est dû à la présence de la mortalité dans le chémostat. S'il n'y a pas de mortalité, alors $P_1(S^{in}, D, r) < P_2(S^{in}, D, r)$ pour tout S^{in}, D et r, pour lesquels P_1 et P_2 sont toutes les deux définies, voir (5.6). Montrons maintenant que le résultat du Théorème 5.2 étend (5.7). Nous avons le résultat suivant:

Proposition 5.3. *Soient p_2^1 et p_2^2 définies comme dans le Lemme 5.3. Nous avons*

$$\lim_{a\to 0} p_2^2(D,r) = +\infty, \quad \lim_{a\to 0} p_2^1(D,r) = g_r(D),$$

où g_r est définie par (3.15)*.*

Démonstration. Un calcul simple donne

$$h_1(S^{in}) = \eta + \tfrac{\rho}{S^{in}-\lambda(D+a)}, \quad \text{avec} \quad \eta = \tfrac{ra^2}{D+ra}, \quad \rho = \tfrac{D(D+a)}{D+ra}\tfrac{\lambda(D/r+a)-\lambda(D+a)}{1-r}. \tag{5.24}$$

Rappelons que p_2^1 et p_2^2 sont les solutions de l'équations $h_1(S^{in}) = f_1(S^{in})$, où $f_1(S^{in}) = f(-\alpha S^{in} + \beta)$, voir le Lemme 5.3. Notons que le graphe de h_1 est une hyperbole strictement décroissante avec $S^{in} = \lambda(D + a)$ comme asymptote verticale et $y = \eta$ comme asymptote horizontale, et $y = f_1(S^{in})$ est une fonction strictement décroissante de $f_1(0) = f(\beta)$ à $f_1(\beta/\alpha) = 0$, voir la Figure 5.2 (b). En utilisant les limites

$$\lim_{a\to 0}\alpha = 0, \quad \lim_{a\to 0}\beta = \lambda(D), \quad \lim_{a\to 0}\eta = 0, \quad \lim_{a\to 0}\rho = D\tfrac{\lambda(D/r)-\lambda(D)}{1-r},$$

nous observons que le graphe de $y = f_1(S^{in})$ converge vers la droite horizontale $y = f(\lambda(D)) = D$, et le graphe de $y = h_1(S^{in})$ converge vers l'hyperbole

$$y = \tfrac{D}{1-r}\tfrac{\lambda(D/r)-\lambda(D)}{S^{in}-\lambda(D)}.$$

Par conséquent, $p_2^2(D,r)$, la plus grande solution de l'équation $f_1(S^{in}) = h_1(S^{in})$ converge vers $+\infty$ et $p_2^1(D,r)$, la plus petite solution, converge vers la solution de l'équation

$$D = \tfrac{D}{1-r}\tfrac{\lambda(D/r)-\lambda(D)}{S^{in}-\lambda(D)}.$$

La solution de cette équation est $S^{in} = g_r(D)$, où g_r est donnée par (3.15). Par conséquent, $p_2^1(D,r)$ converge vers $g_r(D)$. □

Remarque 5.4. *Quand a tend vers 0, la région entre les courbes Π_{r2}^1 et Π_{r2}^2, où $P_2(S^{in},D,r) > P(S^{in},D)$ tend vers la région définie par $S^{in} > g_r(D)$, ce qui est en accord avec* (5.7)*.*

5. 2.3 Le comportement de la productivité par rapport au taux de dilution

Afin de mieux comprendre le comportement de la productivité, nous fixons $S^{in} > \lambda(a)$ et $r \in (0,1)$, nous décrivons les fonctions $D \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ et $D \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$, et nous les comparons avec la fonction $D \mapsto P(S^{in}, D)$.

Lemme 5.4. *Soient $S^{in} > \lambda(a)$ et $r \in (0,1)$ fixés. La fonction $D \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ est définie pour $D \in [0, \delta_1(S^{in}, r)]$, avec $\delta_1(S^{in}, r) = (1-r)\delta$, où δ est défini par* (4.28)*. Elle satisfait*

$$P_1(S^{in}, 0, r) = P_1(S^{in}, \delta_1(S^{in}, r), r) = 0.$$

La fonction $D \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ est définie pour $D \in [0, \delta_2(S^{in}, r)]$, où $\delta_2(S^{in}, r) = r\delta$. Elle satisfait $P_2(S^{in}, 0, r) = 0$, et

$$P_2(S^{in}, \delta_2(S^{in}, r), r) = \begin{cases} P_1(S^{in}, \delta_2(S^{in}, r), r) & \text{si} \quad r \leq 1/2, \\ 0 & \text{si} \quad r \geq 1/2. \end{cases}$$

Démonstration. La productivité P_1 est définie lorsque l'équilibre E_1 est également défini. Par conséquent, P_1 est définie si et seulement si $0 \leq D \leq (1-r)\delta$. La productivité P_2 est définie lorsque l'équilibre E_2 est également défini. Donc P_2 est définie si et seulement si $0 \leq D \leq r\delta$. Selon les définitions (5.8) et (5.14), nous avons

$$P_1(S^{in}, 0, r) = P_2(S^{in}, 0, r) = 0.$$

Pour $D = \delta_1(S^{in}, r)$, il y a une bifurcation transcritique de E_1 et E_0, voir la Remarque 4.1. Par conséquent, $P_1(S^{in}, \delta_1(S^{in}, r), r) = 0$. De même, pour $D = \delta_2(S^{in}, r)$, il existe un bifurcation transcritique de E_2 et E_0, si $r \geq 1/2$, et une bifurcation transcritique de E_2 et E_1, si $r \leq 1/2$. Ceci donne la valeur de P_2 pour $D = \delta_2(S^{in}, r)$. □

De (5.10) remarquons que $p_1(0, r) = \lambda(a)$ et

$$\lim_{D \to (1-r)(m-a)} p_1(D, r) = +\infty.$$

Par conséquent, si la fonction $D \mapsto p_1(D, r)$ est strictement croissante, alors elle admet une fonction inverse $S^{in} \mapsto d_1(S^{in}, r)$, et l'équation $S^{in} = p_1(D, r)$ est équivalente à l'équation $D = d_1(S^{in}, r)$. Plus précisément, nous ajoutons l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toute fonction de croissance concave mais aussi par toute fonction de Hill, voir la Section 5. 4.

Hypothèse 5.2. *Pour tout $r \in (0, 1)$, la fonction $D \in [0, (1 - r)(m - a)) \mapsto p_1(D, r) \in \mathbb{R}^+$ est strictement croissante.*

Notation 5.2. *Soit $S^{in} \in [\lambda(a), +\infty) \mapsto d_1(S^{in}, r) \in \mathbb{R}^+$ la fonction inverse de la fonction $D \mapsto p_1(D, r)$.*

Théorème 5.3. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 5.2 sont satisfaites, alors $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $0 < D < d_1(S^{in}, r)$.*

Démonstration. Soit $r \in (0, 1)$. La fonction $D \mapsto p_1(D, r)$ est strictement croissante. Par conséquent, la propriété $0 < D < d_1(S^{in}, r)$ est satisfaite si et seulement si $0 < p_1(D, r) < S^{in}$. Par le Théorème 5.1, cette dernière inégalité est équivalente à $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$. □

Notons que $p_2^1(0, r) = p_2^2(0, r) = \lambda(a)$ et

$$\lim_{D \to r(m-a)} p_2^1(D, r) = \lim_{D \to r(m-a)} p_2^2(D, r) + \infty.$$

Par conséquent, si les fonctions $D \mapsto p_2^1(D, r)$ et $D \mapsto p_2^2(D, r)$ sont strictement croissantes, alors elles admettent respectivement les fonctions inverses $S^{in} \mapsto d_2^1(S^{in}, r)$ et $S^{in} \mapsto d_2^2(S^{in}, r)$, et l'équation $S^{in} = p_2^k(D, r)$ est équivalente à l'équation $D = d_2^k(S^{in}, r)$, $k = 1, 2$. Plus précisément, nous ajoutons l'hypothèse et la notation suivantes.

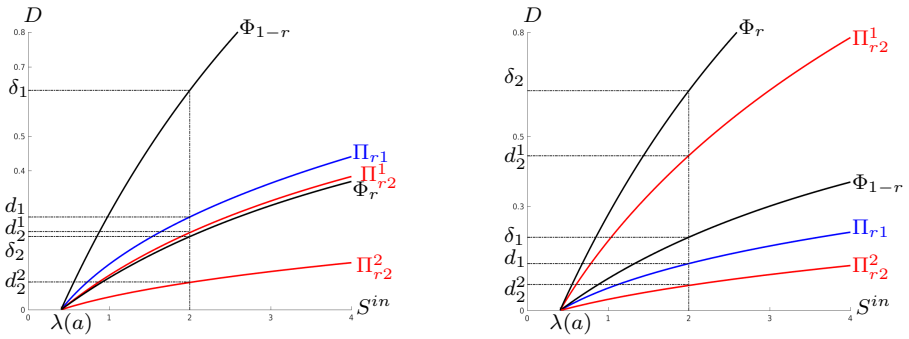
Hypothèse 5.3. *Pour tout $r \in (0, 1)$, les fonctions $D \in [0, r(m-a)) \mapsto p_2^k(D, r) \in \mathbb{R}^+$, $k = 1, 2$, sont strictement croissantes.*

Notation 5.3. *Soit $S^{in} \in [\lambda(a), +\infty) \mapsto d_2^k(S^{in}, r) \in \mathbb{R}^+$, $k = 1, 2$, respectivement, les fonctions inverses des fonctions $D \mapsto p_2^k(D, r)$, $k = 1, 2$, .*

Théorème 5.4. *Supposons que les Hypothèses 2.1, 5.1 et 5.3 sont satisfaites, alors nous avons, $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $d_2^2(S^{in}, r) < D < \min\{\delta_2(S^{in}, r), d_2^1(S^{in}, r)\}$.*

Démonstration. Soit $r \in (0,1)$.
Les fonctions $D \mapsto p_2^1(D,r)$ et $D \mapsto p_2^2(D,r)$ sont strictement croissantes. Par conséquent, la propriété $d_2^2(S^{in},r) < D < \min\{\delta_2(S^{in},r), d_2^1(S^{in},r)\}$ est satisfaite si et seulement si $\max\{\lambda(D/r+a), p_2^1(D,r)\} < S^{in} < p_2^2(D,r)$. Selon le Théorème 5.2, cette dernière inégalité est équivalente à $P_2(S^{in},D,r) > P(S^{in},D)$. □

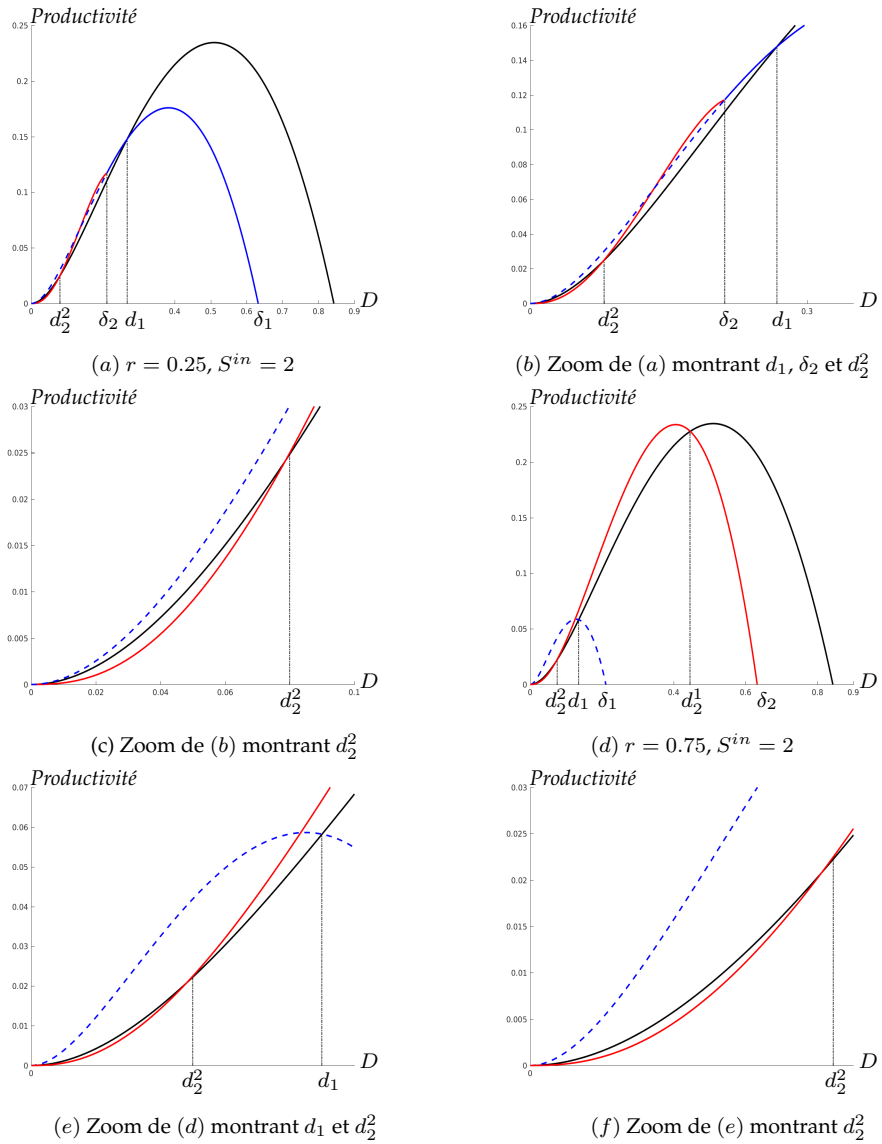
Illustrons les résultats des Théorèmes 5.3 et 5.4 dans le cas particulier correspondant à la Figure 5.1. Cette figure est reproduite dans la Figure 5.3 avec l'ajout des valeurs de bifurcations δ_1 et δ_2, d_1, d_2^1 et d_2^2, définies dans le Lemme 5.4, l'Hypothèse 5.2, et l'Hypothèse 5.3, respectivement. Les graphes des fonctions $D \mapsto P(S^{in},D)$, $D \mapsto P_1(S^{in},D,r)$ et $D \mapsto P_2(S^{in},D,r)$, définies respectivement par (2.27), (5.8) et (5.14), correspondant à la valeur $S^{in} = 2$ sont dessinés sur la Figure 5.3. Dans cette figure, la productivité d'un équilibre stable est dessinée avec une ligne continue et avec une ligne en pointillée lorsque l'équilibre est instable. Il apparaît que toutes les inégalités $P_2 > P$, $P_1 > P$ et $P_1 > P_2$ peuvent se réaliser.



(a) $r = 0.25$ (b) $r = 0.75$

FIGURE 5.3 – *Pour $S^{in} = 2$, la représentation de $\delta_1(S^{in},r)$ et $\delta_2(S^{in},r)$ définis dans le Lemme 5.4, $d_1(S^{in},r)$ défini dans la Notation 5.2, et $d_2^i(S^{in},r)$, $i = 1,2$ définis dans la Notation 5.3. Les paramètres biologiques sont ceux de la Figure 5.1.*

Les graphes des fonctions $D \mapsto P(S^{in},D)$, $D \mapsto P_1(S^{in},D,r)$ et $D \mapsto P_2(S^{in},D,r)$, définies respectivement par (2.27), (5.8) et (5.14), et correspondant à la valeur $S^{in} = 2$ sont représentés sur la Figure 5.4. Dans cette figure, il apparaît que toutes les inégalités $P_2 > P$, $P_1 > P$ et $P_1 > P_2$ peuvent avoir lieu.



(a) $r = 0.25$, $S^{in} = 2$

(b) Zoom de (a) montrant d_1, δ_2 et d_2^2

(c) Zoom de (b) montrant d_2^2

(d) $r = 0.75$, $S^{in} = 2$

(e) Zoom de (d) montrant d_1 et d_2^2

(f) Zoom de (e) montrant d_2^2

FIGURE 5.4 – *Les fonctions $D \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), $D \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $D \mapsto P(S^{in}, D)$ (en noir), correspondant au cas $S^{in} = 2$ de la Figure 5.3. Les valeurs de bifurcations d_1, d_2^1, d_2^2, δ_1 et δ_2 sont dessinées dans la Figure 5.3.*

Observons sur la Figure 5.4, panel (a), et son zoom dans le panel (b) que pour $0 < D < \delta_2$ nous avons $P_1 > P$ avec E_1 instable, et pour $\delta_2 < D < d_1$ nous avons $P_1 > P$ avec E_1 stable. Nous observons aussi dans le panel (d) et son zoom dans le panel (e) que pour $0 < D < d_1$ nous avons $P_1 > P$ avec E_1 instable. De même, les zooms des panels (b) et (c) montrent que pour $d_2^2 < D < \delta_2$ nous avons $P_2 > P$ et les zooms des panels (e) et (f) montrent que pour $d_2^2 < D < d_2^1$ nous avons $P_2 > P$. Remarquons que lorsque $P_1 > P_2$

alors nécessairement E_1 est instable. D'autre part, l'inégalité $P_1 > P$ est satisfaite que E_1 soit stable ou instable.

En pratique, comme nous l'avons mentionné à la fin de la Section 5. 2.1, si les paramètres opératoires sont fixés de sorte que $P_1 > P$ ou $P_1 > P_2$, alors, pour optimiser la productivité de la biomasse, au lieu d'une spatialisation, il faut considérer un seul réservoir de volume $V_2 = (1-r)V$, c'est-à-dire un réservoir avec un volume inférieur au volume total V.

Ce résultat non-intuitif et surprenant est dû à la présence de la mortalité, puisque selon le rappel que nous avons fait dans (5.5), (5.6) et (5.9), il ne se produit pas lorsque la mortalité est négligée. Une autre différence entre le cas sans mortalité et le cas avec mortalité qui mérite d'être soulignée est que dans le cas sans mortalité, nous avons démontré que la productivité P_2 ne dépasse jamais la productivité maximale d'un seul chémostat. En effet, la Proposition 3.6 donnée dans le cas du biogaz, montre que le débit de biogaz du dispositif en série ne dépasse jamais le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat. Sachant que dans le cas sans mortalité la productivité de la biomasse et le débit de biogaz sont définis par la même expression, alors la Proposition 3.6 s'applique aussi à la productivité de la biomasse. En effet, nous avons

Proposition 5.4. *Lorsque $a = 0$, pour tout $S^{in} > 0$, $r \in (0,1)$ et $D \in [0, rf(S^{in}))$, nous avons $P_2(S^{in}, D, r) < P^{max}(S^{in})$, où*

$$P^{max}(S^{in}) = \max_{0 \le D \le f(S^{in})} P(S^{in}, D).$$

Remarque 5.5. *D'après la Figure 5.4 (d), nous nous demandons si l'introduction de la mortalité permet à P_2 de prendre de plus grandes valeurs que le maximum par rapport à D, de P. Ce comportement se produit effectivement, voir la Figure 5.5.*

Dans la Figure 5.5, nous avons fixé les paramètres biologiques comme dans la Figure 5.4 et pour $S^{in} = 2$, nous avons représenté la fonction $r \mapsto \overline{P}_2(S^{in}, r)$ définie par

$$\overline{P}_2(S^{in}, r) = \max_{0 \le D \le \delta_2(S^{in}, r)} P_2(S^{in}, D, r).$$

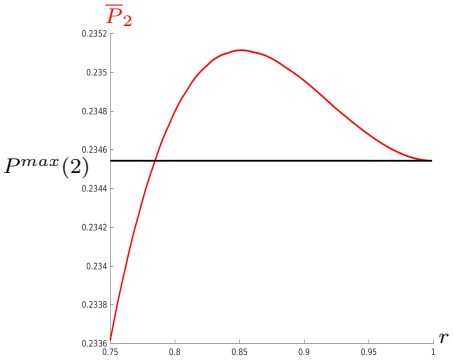


FIGURE 5.5 – *La fonction* $r \mapsto \overline{P}_2(S^{in}, r)$ *avec* $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ *et* $S^{in} = 2$.

Remarquons qu'il existe un $r_2^*(S^{in}) \in (0,1)$ tel que pour tout $r \in (r_2^*(S^{in}), 1)$ nous avons

$$\overline{P}_2(S^{in}, r) > P^{max}(S^{in}).$$

Il apparaît dans la Figure 5.5 que $r_2^*(2) \approx 0.784$. Par conséquent pour le cas dessiné sur la Figure 5.4 (d), réalisé pour $r = 0.75$, le maximum de P_2 est plus petit que le maximum de P. Cependant, pour $r = 0.85$ par exemple, le maximum de P_2 sera plus grand que le maximum de P.

Quand la mortalité est prise en considération dans le modèle, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse ne sont plus donnés par la même expression. Nous avons montré dans le Chapitre 4 que le comportement observé sur la Figure 5.5 se produit toujours dans le cas du débit de biogaz, voir la Proposition 4.9. La preuve de la Proposition 4.9 s'appuie sur le calcul des dérivées partielles reliées au débit de biogaz. Un calcul similaire dans le cas de la productivité de la biomasse est plus compliqué à faire, c'est pourquoi nous n'avons pas réussi à calculer les dérivées partielles de $\overline{P}_2(S^{in}, D)$. Néanmoins, nous conjecturons que le résultat de la Proposition (4.9) par rapport à la première et à la seconde dérivées partielles de $\overline{P}_2(S^{in}, D)$ reste vrai.

5. 3 Le plus efficace des dispositifs en série

Dans cette section, nous abordons le problème suivant:
Supposons que S^{in} et D sont fixés. Quelle est la valeur du paramètre r qui

permet d'avoir la plus grande valeur de la productivité de la biomasse de la configuration en série. Comme nous l'avons vu dans les Théorèmes 5.1 et 5.2, la productivité maximale peut être atteinte à l'équilibre E_1 ou E_2. Nous considérons donc les fonctions $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ et $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ afin de chercher la valeur de r donnant le maximum. Les lemmes suivants décrivent le domaine de définition de ces fonctions.

Lemme 5.5. *Soit (S^{in}, D) tel que $f(S^{in}) > D+a$, alors la fonction $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ est définie pour $r \in [0, 1 - r_0(S^{in}, D)]$, où $r_0(S^{in}, D) = \frac{D}{\delta}$. De plus,*

$$P_1(S^{in}, D, 0) = P(S^{in}, D), \quad P_1(S^{in}, D, 1 - r_0(S^{in}, D)) = 0.$$

Démonstration. La productivité P_1 est définie lorsque l'équilibre E_1 est également défini. En d'autres termes, P_1 est définie si et seulement si $S^{in} \geq \lambda(D/(1-r) + a)$, ce qui est équivalent à la condition $0 \leq D \leq (1-r)\delta$. Par conséquent, si (S^{in}, D) est tel que $f(S^{in}) > D + a$, alors $P_1(S^{in}, D, r)$ est définie pour $r \in [0, 1 - r_0(S^{in}, D)]$, où $r_0(S^{in}, D)$ est tel que dans le lemme. Si $r = 0$, alors d'après les définitions (2.27) et (5.8) respectives de P et P_1, nous observons que $P_1(S^{in}, D, 0) = P(S^{in}, D)$. D'autre part, si $r = 1 - r_0(S^{in}, D)$, alors $\overline{x}_2 = 0$, de sorte que $P_1(S^{in}, D, r) = 0$. Ce cas correspond à une bifurcation transcritique de E_1 et E_0, voir la Remarque 4.1. □

Lemme 5.6. *Soit (S^{in}, D) tel que $f(S^{in}) > D+a$, alors la fonction $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ est définie pour $r \in [r_0(S^{in}, D), 1]$, où r_0 est tel que dans le Lemme 5.5. De plus, $P_2(S^{in}, D, 1) = P(S^{in}, D)$ et*

$$P_2(S^{in}, D, r_0(S^{in}, D)) = \begin{cases} P_1(S^{in}, D, r_0(S^{in}, D)) & \text{si} \quad r \leq 1/2 \\ 0 & \text{si} \quad r \geq 1/2. \end{cases}$$

Démonstration. La productivité P_2 est définie lorsque l'équilibre E_2 est également défini. En d'autres termes, P_2 est définie si et seulement si $S^{in} \geq \lambda(D/r + a)$, ce qui est équivalent à la condition $0 \leq D \leq r\delta$. Par conséquent, si (S^{in}, D) est tel que $f(S^{in}) > D + a$, alors P_2 est définie pour $r \in [r_0(S^{in}, D), 1]$, où $r_0 = \frac{D}{\delta}$. Nous avons $\lim_{r \to 1} S_2^* = \lambda(D + a)$, voir le Lemme 4.3. Par conséquent, si $r = 1$, alors comme $S_1^* = \lambda(D + a)$, et d'après les définitions (2.27) et (5.14) respectives de P et P_2, nous observons que $P_2(S^{in}, D, 1) = P(S^{in}, D)$. D'autre part, si $r = r_0(S^{in}, D)$ alors il

faut distinguer deux cas. D'une part, si $r > 1/2$, alors $x_2^* = 0$, de sorte que $P_2(S^{in}, D, r) = 0$. Si $r \leq 1/2$, alors $x_2^* = \overline{x}_2$, de sorte que $P_2(S^{in}, D, r) = P_1(S^{in}, D, r)$. Le premier cas correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_0, et le second cas correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_1, voir la Remarque 4.1. □

5. 3.1 Problème d'optimisation

Soit V le volume total de deux chémostats interconnectés en série. *Quelle est la distribution du volume total optimale qui maximise la productivité* P_i, $i = 1, 2$ *sachant que* $V_1 \geq 0$, $V_2 \geq 0$ *et* $V_1 + V_2 = V$ *?*

En utilisant la variable $r = V_1/V \in [0, 1]$ et les domaines de définition de P_1 et P_2 donnés dans les Lemmes 5.5 et 5.6, les problèmes d'optimisation s'écrivent de la manière suivante:

$$\max_{0 \leq r \leq 1 - r_0(S^{in}, D)} P_1(S^{in}, D, r) \quad \text{et} \quad \max_{r_0(S^{in}, D) \leq r \leq 1} P_2(S^{in}, D, r).$$

Notons par $r_i^{opt}(S^{in}, D)$, $i = 1, 2$, les ensembles des configurations en série les plus efficaces, c'est-à-dire,

$$r_1^{opt}(S^{in}, D) = \operatorname*{argmax}_{0 \leq r \leq 1 - r_0(S^{in}, D)} P_1(S^{in}, D, r) \tag{5.25}$$

$$r_2^{opt}(S^{in}, D) = \operatorname*{argmax}_{r_0(S^{in}, D) \leq r \leq 1} P_2(S^{in}, D, r). \tag{5.26}$$

Il est difficile de déterminer analytiquement ces ensembles des meilleurs configurations en série. Néanmoins, quand les paramètres biologiques du modèle sont connus et les paramètres opératoires S^{in} et D sont fixés, il est facile de dessiner les graphes des fonctions $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ et $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$, et de déterminer les valeurs de r qui donnent le maximum de P_1 et P_2, voir les Figures 5.8, 5.11, et 5.14.

5. 3.2 Cas sans mortalité

Dans le cas sans mortalité, la détermination du dispositif en série le plus efficace est résolue dans le Chapitre 3. Les principales caractéristiques et les principaux résultats qui sont intervenus dans cette résolution sont: le seuil de performance défini par la fonction g (2.15) et le Corollaire 3.1. En effet, il est démontré dans la Chapitre 3 que si $S^{in} \leq g(D)$, alors pour tout $r \in (0,1)$, $P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$. D'autre part, si $S^{in} > g(D)$ alors il est possible de trouver $r \in (0,1)$ tel que $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$. Plus précisément, supposant que la fonction $r \mapsto g_r(D)$ définie par (3.15) est strictement décroissante et soit $r = r_2(S^{in}, D) < r < 1$ la solution de l'équation $S^{in} = g_r(D)$, alors $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_2(S^{in}, D) < r < 1$. Ces résultats plus la formule (5.5) permettent d'établir la proposition suivante déterminant la plus efficace des configurations en série dans le cas sans mortalité.

Proposition 5.5. *Quand $a = 0$ nous avons $r_1^{opt}(S^{in}, D) = \{0\}$ pour tout (S^{in}, D) et*

$r_2^{opt}(S^{in}, D) = \{1\}$ *si* $S^{in} \leq g(D), r_2^{opt}(S^{in}, D) \subset (r_2^{opt}(S^{in}, D), 1)$ *si* $S^{in} > g(D)$.

Les courbes Φ_1 et $\Phi_{1/2}$ ainsi que la courbe Γ d'équation $S^{in} = g(D)$, divisent le plan opératoire (S^{in}, D) en cinq régions J_k , $k = 0, \cdots, 4$, voir la Figure 3.7 du Chapitre 3. Lorsque (S^{in}, D) satisfait la condition $S^{in} \leq \lambda(D)$ qui correspond à $(S^{in}, D) \in J_0$, le seul équilibre qu'admet le dispositif en série est E_0, de sorte que pour tout $r \in (0,1)$, il n'y a pas de productivité. En dehors de ce cas, il n'y a que quatre cas possibles, comme le montre la Figure 3.9 du Chapitre 3. Par conséquent, c'est seulement dans les régions J_2 et J_3, c'est-à-dire pour (S^{in}, D) situé à droite de la courbe Γ qu'il existe des valeurs de r pour lesquelles $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$.

5. 3.3 Cas avec mortalité

Lorsque la mortalité est prise en considération dans le modèle, la situation et plus compliquée, précisément car la présence de la mortalité donne

lieu aux inégalités $P_1 > P_2$ et $P_1 > P$. Voici quelques résultats reliés à ces inégalités.

Lemme 5.7. *Soit $D \in [0, m-a)$. La fonction $r \mapsto p_1(D,r)$ est définie pour $r \in \left(0, 1-\frac{D}{m-a}\right)$ et satisfait*

$$\lim_{r\to 0} p_1(D,r) = \pi_1(D), \qquad \lim_{r\to 1-\frac{D}{m-a}} p_1(D,r) = +\infty,$$

où

$$\pi_1(D) := \lambda(D+a) + \tfrac{D(D+a)}{a}\lambda'(D+a). \tag{5.27}$$

Démonstration. En utilisant (5.10), nous avons la fonction $r \mapsto p_1(D,r)$ qui est définie lorsque $(D,r) \in \mathrm{dom}(p_1)$, c'est-à-dire pour $D \in [0, m-a)$ et $0 < r < 1 - \frac{D}{m-a}$. La première limite est obtenue en utilisant la règle de L'Hôpital [2]. D'après (5.10), nous remarquons que:

$$\lim_{r\to 0} p_1(D,r) = \lambda(D+a) + \tfrac{D+a}{a} \lim_{r\to 0} \tfrac{D}{(1-r)^2}\lambda'\left(\tfrac{D}{1-r} + a\right) = \lambda(D+a) + \tfrac{D(D+a)}{a}\lambda'(D+a).$$

La deuxième limite découle du fait que $\lim_{D\to m} \lambda(D) = +\infty$. □

Si la fonction $r \mapsto p_1(D,r)$ est strictement croissante, alors elle admet une fonction inverse $S^{in} \mapsto r_1(S^{in}, D)$, et l'équation $S^{in} = p_1(D,r)$ est équivalente à l'équation $r = r_1(S^{in}, D)$. Plus précisément, nous ajoutons l'hypothèse suivante qui est satisfaite par toute fonction de croissance concave mais aussi par toute fonction de Hill, voir la Section 5. 4.

Hypothèse 5.4. *Pour tout $D \in [0, (1-r)(m-a))$, la fonction $r \in (0, 1-D/(m-a)) \mapsto p_1(D,r) \in \mathbb{R}^+$ est strictement croissante.*

Notation 5.4. *Soit $S^{in} \in (\pi_1(D), +\infty) \mapsto r_1(S^{in}, D) \in \mathbb{R}^+$, la fonction inverse de la fonction $r \mapsto p_1(D,r)$.*

Proposition 5.6. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 5.4 sont satisfaites.*

- *Si $S^{in} \le \pi_1(D)$ alors pour tout $r \in (0,1)$, $P_1(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$.*
- *Si $S^{in} > \pi_1(D)$ alors $P_1(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $0 < r < r_1(S^{in}, D)$. De plus, $P_1(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$ pour $r = 0$ ou $r = r_1(S^{in}, D)$.*

Démonstration. De l'Hypothèse 5.4, la fonction $r \mapsto p_1(D,r)$ est strictement croissante. Ainsi, pour tout $r \in (0,1)$, nous avons $p_1(D,r) > \pi_1(D)$. Si $S^{in} \leq \pi_1(D)$ alors nous avons $S^{in} < p_1(D,r)$. En utilisant le Théorème 5.1 nous déduisons que $P_1(S^{in},D,r) < P(S^{in},D)$, ce qui prouve le premier point de la proposition. Si $S^{in} > \pi_1(D)$ alors $S^{in} > p_1(D,r)$ si et seulement si $0 < r < r_1(S^{in},D)$. Ainsi, en utilisant le Théorème 5.1 nous déduisons que $P_1(S^{in},D,r) > P(S^{in},D)$ si et seulement si $0 < r < r_1(S^{in},D)$. Notons que l'égalité $P_1(S^{in},D,r) = P(S^{in},D)$ pour $r = 0$ découle des définitions (2.27) et (5.8) respectivement de P et P_1. De plus, si $r = r_1(S^{in},D)$ alors $S^{in} = p_1(D,r)$, ce qui est équivalent à $P_1(S^{in},D,r) = P(S^{in},D)$. □

Le résultat de la Proposition 5.1 nous permet de décrire le dispositif en série le plus efficace pour P_1:

Proposition 5.7. *Nous avons* $r_1^{opt}(S^{in},D) = \{0\}$ *si* $S^{in} \leq \pi_1(D)$ *et* $r_1^{opt}(S^{in},D) \subset (0, r_1(S^{in},D))$ *si* $S^{in} > \pi_1(D)$.

La nouveauté par rapport au cas sans mortalité (voir la Proposition 5.5) est la possibilité d'avoir une meilleure productivité de la biomasse P_1 du dispositif en série que celle d'un seul chémostat. Considérons maintenant la configuration en série optimale pour la productivité P_2.

Lemme 5.8. *Soit* $D \in [0, m-a)$. *Les fonctions* $r \mapsto p_2^1(D,r)$ *et* $r \mapsto p_2^2(D,r)$ *sont définies pour* $r \in \left(\frac{D}{m-a}, 1\right)$ *et satisfont*

$$\lim_{r\to 1} p_2^1(D,r) = \pi(D), \qquad \lim_{r\to \frac{D}{m-a}} p_2^1(D,r) = +\infty,$$

$$\lim_{r\to 1} p_2^2(D,r) = \lim_{r\to \frac{D}{m-a}} p_2^2(D,r) = +\infty,$$

où $\pi(D)$ *est définie par* (2.28).

Démonstration. Les fonctions $r \mapsto p_2^1(D,r)$ et $r \mapsto p_2^2(D,r)$ sont définies là où l'équilibre E_2 est défini, c'est-à-dire pour $D/r + a < m$, ce qui est équivalent à $r > \frac{D}{m-a}$. D'après le Lemme 5.3, les fonctions p_2^1 et p_2^2 sont les solutions de l'équation $f_1(S^{in}) = h_1(S^{in})$. Rappelons que $h_1(S^{in})$ est donnée par (5.24) et

$f_1(S^{in}) = f(-\alpha S^{in} + \beta)$. Nous avons les limites

$$\lim_{r\to 1} \alpha = 0, \quad \lim_{r\to 1} \beta = \lambda(D+a), \quad \lim_{r\to 1} \eta = \frac{a^2}{D+a}.$$

De plus, en utilisant la règle de L'Hôpital [2] nous avons

$$\lim_{r\to 1} \rho = D \lim_{r\to 1} \frac{\lambda(D/r+a)-\lambda(D+a)}{1-r} = D^2\lambda'(D+a).$$

Par conséquent, le graphe de $y = f_1(S^{in})$ converge vers la droite horizontale $y = f(\lambda(D+a)) = D+a$ et le graphe de $y = h_1(S^{in})$ converge vers l'hyperbole

$$y = \frac{a^2}{D+a} + \frac{D^2\lambda'(D+a)}{S^{in}-\lambda(D+a)}.$$

Par conséquent, $p_2^2(D,r)$, la plus grande solution de l'équation $f_1(S^{in}) = h_1(S^{in})$ converge vers $+\infty$ et $p_2^1(D,r)$, la plus petite solution converge vers la solution de l'équation

$$D + a = \frac{a^2}{D+a} + \frac{D^2\lambda'(D+a)}{S^{in}-\lambda(D+a)}.$$

La solution de cette équation est $S^{in} = \pi(D)$, où $\pi(D)$ est donnée par (2.28). Donc $p_2^1(D,r)$ converge vers $\pi(D)$ quand $r \to 1$. D'autre part, en utilisant les limites

$$\lim_{r\to \frac{D}{m-a}} \beta = +\infty, \quad \lim_{r\to \frac{D}{m-a}} \eta = \frac{a^2}{m}, \quad \lim_{r\to \frac{D}{m-a}} \rho = +\infty,$$

nous constatons que le graphe de $y = f_1(S^{in})$ converge vers la droite horizontale $y = f(+\infty) = m$ et le graphe de $y = h_1(S^{in})$ converge vers l'infini quand $r \to \frac{D}{m-a}$. En effet, la courbe

$$y = h_1(S^{in}) = \eta + \frac{\rho}{S^{in} - \lambda(D+a)}$$

est une hyperbole dont l'asymptote verticale fixée est $S^{in} = \lambda(D+a)$ et son asymptote horizontale converge vers $y = a^2/m$. Quand ρ tend vers l'infini, l'hyperbole se déplace vers la droite et converge vers l'infini. Par conséquent, $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$, les solutions de l'équation $f_1(S^{in}) = h_1(S^{in})$ converge vers $+\infty$ quand $r \to \frac{D}{m-a}$. □

Remarque 5.6. *Des définitions* (2.28) *et* (5.27) *respectivement de* π *et* π_1*, nous*

remarquons que $\pi(0) = \pi_1(0) = \lambda(a)$*, et pour tout* $D \in (0, m-a)$*, nous avons* $\pi_1(D) > \pi(D) > \lambda(D+a)$.

Si la fonction $r \mapsto p_2^1(D,r)$ est strictement décroissante, alors elle admet une fonction inverse $S^{in} \mapsto r_2(S^{in}, D)$, et l'équation $S^{in} = p_2^1(D,r)$ est équivalente à l'équation $r = r_2(S^{in}, D)$. D'autre part, la fonction $r \mapsto p_2^2(D,r)$ est strictement positive et tend vers l'infini lorsque $r \to \frac{D}{m-a}$ ou $r \to 1$. Elle admet une valeur minimale, atteinte pour $r = \overline{r}_2(D)$. Si la fonction $r \mapsto p_2^2(D,r)$ est strictement décroissante sur $\left(\frac{D}{m-a}, \overline{r}_2(D)\right)$, alors elle admet une fonction inverse $S^{in} \mapsto r_3(S^{in}, D)$ sur cet intervalle. Si la fonction $r \mapsto p_2^2(D,r)$ est strictement croissante sur $(\overline{r}_2(D), 1)$, alors elle admet aussi une fonction inverse $S^{in} \mapsto r_4(S^{in}, D)$ sur cet intervalle. Remarquons que l'équation $S^{in} = p_2^2(D,r)$ est alors équivalente aux équations $r = r_3(S^{in}, D)$ et $r = r_4(S^{in}, D)$.

Pour plus de précision, nous ajoutons les hypothèses suivantes qui peuvent être vérifiées graphiquement lorsque la fonction de croissance f est spécifiée, voir la Section 5. 4.

Hypothèse 5.5. *Pour tout* $D \in [0, m-a)$*, la fonction* $r \in (D/(m-a), 1) \mapsto p_2^1(D,r) \in \mathbb{R}^+$ *est strictement décroissante.*

Notation 5.5. *Soit* $S^{in} \in (\pi(D), +\infty) \mapsto r_2(S^{in}, D) \in \mathbb{R}^+$ *la fonction inverse de la fonction* $r \mapsto p_2^1(D,r)$.

Hypothèse 5.6. *Pour tout* $D \in [0, m-a)$*, la fonction* $r \in (D/(m-a), 1) \mapsto p_2^2(D,r) \in \mathbb{R}^+$ *est strictement décroissante sur l'intervalle* $\left(\frac{D}{m-a}, \overline{r}_2(D)\right)$ *et strictement croissante sur l'intervalle* $(\overline{r}_2(D), 1)$.

Notation 5.6. *Soit* $\pi_2(D)$ *la valeur minimale de la fonction* $r \mapsto p_2^2(D,r)$*:*

$$\pi_2(D) = p_2^2\left(D, \overline{r}_2(D)\right). \tag{5.28}$$

Soient $S^{in} \in (\pi_2(D), +\infty) \mapsto r_3(S^{in}, D) \in \mathbb{R}^+$ *et* $S^{in} \in (\pi_2(D), +\infty) \mapsto r_4(S^{in}, D) \in \mathbb{R}^+$ *respectivement les fonctions inverses de la fonction* $r \mapsto p_2^2(D,r)$ *sur les intervalles* $\left(\frac{D}{m-a}, \overline{r}_2(D)\right)$ *et* $(\overline{r}_2(D), 1)$.

Remarque 5.7. *Si les Hypothèses* (5.5) *et* (5.6) *sont vérifiées alors pour tout* $D \in (r(m-a), 1)$*, nous avons* $\pi_2(D) > \pi(D)$*. En effet, nous avons* $\pi_2(D) = p_2^2\left(D, \overline{r}_2(D)\right) > p_2^1\left(D, \overline{r}_2(D)\right) > \pi(D)$.

Proposition 5.8. *Supposons que les Hypothèses 2.1, 5.1, 5.5 et 5.6 sont satisfaites.*

- *Si* $S^{in} \leq \pi(D)$ *alors pour tout* $r \in (r_0(S^{in}, D), 1)$, $P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$.
- *Si* $\pi_2(D) > S^{in} > \pi(D)$ *alors* $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ *si et seulement si*

$$\max\left\{r_0(S^{in}, D), r_2(S^{in}, D)\right\} < r < 1.$$

  De plus, si $r_2(S^{in}, D) > r_0(S^{in}, D)$, *alors* $P_2(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$ *pour* $r = 1$ *ou* $r = r_2(S^{in}, D)$.

- *Si* $S^{in} > \pi_2(D)$ *alors* $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ *si et seulement si*

$$\max\left\{r_0(S^{in}, D), r_2(S^{in}, D)\right\} < r < r_3(S^{in}, D) \quad \textit{ou} \quad r_4(S^{in}, D) < r < 1.$$

  De plus, si $r_2(S^{in}, D) > r_0(S^{in}, D)$, *alors* $P_2(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$ *pour* $r = 1$, *ou* $r = r_k(S^{in}, D)$, $k = 2, 3, 4$.

Démonstration. D'après l'Hypothèse 5.5, la fonction $r \mapsto p_2^1(D, r)$ est strictement décroissante. Ainsi, pour tout $r \in (D/(m-a), 1)$, nous avons $p_2^1(D, r) > \pi(D)$. Si $S^{in} \leq \pi(D)$ alors nous avons $S^{in} < p_2^1(D, r)$ et d'après le Théorème 5.2 nous déduisons que $P_2(S^{in}, D, r) < P(S^{in}, D)$, ce qui prouve le premier point de la proposition. Si $\pi_2(D) > S^{in} > \pi(D)$ alors $p_2^2(D, r) > S^{in} > p_2^1(D, r)$ si et seulement si $r_2(S^{in}, D) < r < 1$. Alors, d'après le Théorème 5.2 nous déduisons que $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $r_2(S^{in}, D) < r < 1$. Si $S^{in} > \pi_2(D)$ alors $p_2^2(D, r) > S^{in} > p_2^1(D, r)$ si et seulement si $r_2(S^{in}, D) < r < r_3(S^{in}, D)$ ou $r_4(S^{in}, D) < r < 1$. Ainsi, d'après le Théorème 5.2, nous déduisons que $P_2(S^{in}, D, r) > P(S^{in}, D)$ si et seulement si $r > r_0(S^{in}, D)$ et $r_2(S^{in}, D) < r < r_3(S^{in}, D)$ ou $r_4(S^{in}, D) < r < 1$. Notons que l'égalité $P_1(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$ pour le cas limite $r = 1$, découle du Lemme 5.6. De plus, si $r_2(S^{in}, D) > r_0(S^{in}, D)$ et $r = r_k(S^{in}, D)$, $k = 2, 3, 4$, alors $S^{in} = p_2^1(D, r)$ ou $S^{in} = p_2^2(D, r)$, ce qui est équivalent à $P_2(S^{in}, D, r) = P(S^{in}, D)$. □

Le résultat de la Proposition 5.8 nous permet de décrire le dispositif en série le plus efficace par rapport à P_2:

Proposition 5.9. *Nous avons* $r_2^{opt}(S^{in}, D) = \{1\}$ *si* $S^{in} \leq \pi(D)$. *Si* $S^{in} > \pi(D)$

nous avons

$$\begin{aligned} r_2^{opt}(S^{in},D) &\subset (\max\{r_0(S^{in},D), r_2(S^{in},D)\}, 1) \text{ ou} \\ r_2^{opt}(S^{in},D) &\subset (\max\{r_0(S^{in},D), r_2(S^{in},D)\}, r_3(S^{in},D)) \cup (r_4(S^{in},D), 1). \end{aligned}$$

En combinant les résultats des Propositions 5.6 et 5.8, nous remarquons que les courbes Φ_1 et $\Phi_{1/2}$, ainsi que les courbes Π_1, Π et Π_2 respectivement d'équations $S^{in} = \pi_1(D)$, $S^{in} = \pi(D)$ et $S^{in} = \pi_2(D)$ et définies par (5.27), (2.28) et (5.28), divisent le plan opératoire (S^{in}, D) en plusieurs régions, où les fonctions $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ et $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ ont différents comportements. Nous n'allons pas essayer d'établir une étude dans le cas général comme dans le cas sans mortalité. Cependant, dans la section suivante, nous décrivons certains cas atypiques afin de montrer la richesse des différents comportements possibles.

Remarque 5.8. *Le nombre des régions dans le plan opératoire dépend de la position relative de ces courbes. Des remarques 5.6 et 5.7, nous remarquons que la courbe* Π *est située à droite de la courbe* Φ_1 *et à gauche de la courbe* Π_1*, et que la courbe* Π_2 *est située à droite de la courbe* Π*.*

5. 4 Applications et simulations numériques

Dans cette section, nous donnons quelques illustrations et simulations numériques de nos résultats en utilisant les fonctions de croissance linéaires, de Monod et de Hill. Pour cela, nous avons besoin d'introduire quelques résultats préliminaires qui nous permettront de nous assurer que les hypothèses utilisées dans notre étude générale, sont satisfaites.

5. 4.1 Lemmes préliminaires

Les lemmes donnés dans cette section fournissent des conditions satisfaisant les hypothèses de notre étude. Le lemme suivant fournit des conditions suffisantes permettant à l'Hypothèse 5.1 d'être vérifiée.

Lemme 5.9. *L'Hypothèse 5.1 est satisfaite pour toute fonction f strictement croissante et concave. Elle est également satisfaite pour toute fonction f strictement croissante, telle que $1/f$ est convexe.*

Démonstration. Supposons que f est concave. Puisque h_2 définie par (5.20) est strictement convexe et croissante, alors son graphe peut couper le graphe de la fonction f qui est concave et strictement croissante, en au plus deux points.
Supposons maintenant que $1/f$ est convexe. L'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ est équivalente à l'équation $\frac{1}{h_2(S_2)} = \frac{1}{f(S_2)}$. Puisque $1/h_2$ est strictement concave et strictement décroissante, son graphe peut couper le graphe de la fonction convexe et strictement décroissante $1/f$ en au plus deux points. Dans les deux cas, d'après le Lemme 5.2, nous savons qu'il existe au plus deux points d'intersections. Par conséquent, nous avons exactement deux points d'intersections. □

Le lemme suivant fournit une condition suffisante permettant à l'Hypothèse 5.2 d'être satisfaite.

Lemme 5.10. *Supposons que*

$$f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right) \leq \tfrac{1}{1-r} f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right) \tag{5.29}$$

alors $\frac{\partial p_1}{\partial D}(D,r) > 0$. Si f' est strictement décroissante, alors la condition (5.29) *est satisfaite.*

Démonstration. De (5.10) nous déduisons que

$$\begin{aligned}\tfrac{\partial p_1}{\partial D}(D,r) &= \lambda'(D+a) + \tfrac{D+a}{ra}\left(\tfrac{1}{1-r}\lambda'\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - \lambda'(D+a)\right) + \\ &\quad \tfrac{1}{ra}\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - \lambda(D+a)\right).\end{aligned}$$

Notons que $\lambda'(D+a) > 0$ et $\lambda\left(\frac{D}{1-r}+a\right) - \lambda(D+a) > 0$. Par conséquent la condition

$$\tfrac{1}{1-r}\lambda'\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) - \lambda'(D+a) \geq 0$$

est suffisante pour avoir $\frac{\partial p_1}{\partial D}(D,r) > 0$. En utilisant $\lambda'(D) = 1/f'(\lambda(D))$, cette condition est équivalente à (5.29). Notons que si f' est strictement décrois-

sante, alors cette condition est satisfaite. En effet, nous avons

$$f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right) \leq f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right) < \tfrac{1}{1-r} f'\left(\lambda\left(D+a\right)\right)$$

ce qui correspond à la condition (5.29). □

Le lemme suivant fournit une condition suffisante afin que l'Hypothèse 5.4 soit satisfaite.

Lemme 5.11. *Soit $D \in [0, m-a)$ et l_D défini sur $\mathrm{dom}(l_D) := \left[0, 1-\frac{D}{m-a}\right)$ par $l_D(r) := \lambda\left(\frac{D}{1-r}+a\right)$. Les conditions suivantes sont équivalentes.*

a: *Pour tout $(D,r) \in \mathrm{dom}(p_1)$, $\frac{\partial p_1}{\partial r}(D,r) > 0$.*

b: *Pour tout $(D,r) \in \mathrm{dom}(p_1)$, $l_D(r) < l_D(0) + r l'_D(r)$.*

*Si, pour $D \in (0, m-a)$, l_D est strictement convexe sur $\mathrm{dom}(l_D)$, alors la condition **b** est satisfaite.*
Si f est deux fois dérivable, alors l_D est deux fois dérivable et les conditions suivantes sont équivalentes.

1: *Pour tout $D \in (0, m-a)$ et $r \in \mathrm{dom}(l_D)$, $l''_D(r) > 0$.*

2: *Pour tout $S > \lambda(a)$, $(f(S)-a)f''(S) < 2\left(f'(S)\right)^2$.*

3: *Pour tout $S > \lambda(a)$, $f''_a(S) > 0$, où $f_a(S) := \frac{1}{f(S)-a}$.*

Démonstration. Premièrement, notons que de (5.10), $p_1(D,r)$ peut s'écrire comme suit

$$p_1(D,r) = l_D(0) + \tfrac{D+a}{ra}\left(l_D(r) - l_D(0)\right).$$

La dérivée partielle par rapport à r de p_1 est donnée par

$$\tfrac{\partial p_1}{\partial r}(D,r) = -\tfrac{D+a}{ar^2}\left(l_D(r) - l_D(0)\right) + \tfrac{D+a}{ra} l'_D(r). \tag{5.30}$$

Par conséquent, $\frac{\partial p_1}{\partial r}(D,r) > 0$ si et seulement si $l_D(r) < l_D(0) + r l'_D(r)$. Ceci prouve l'équivalence des conditions **a** et **b** du lemme.

Supposons que l_D est strictement convexe. Pour tout s et r dans $\mathrm{dom}(l_D)$, si $s \neq r$, alors

$$l_D(s) > l_D(r) + (s-r)l'_D(r).$$

en prenant $s = 0$ et $r \in (0, 1 - D/(m-a))$ nous obtenons **b**. Supposons maintenant que f est deux fois dérivable alors il en est de même pour l_D. En utilisant

$$\lambda'(D) = \tfrac{1}{f'(\lambda(D))} \quad \text{et} \quad \lambda''(D) = -\tfrac{f''(\lambda(D))}{(f'(\lambda(D)))^3},$$

alors nous pouvons écrire

$$\begin{aligned} l''_D(r) &= \tfrac{2D}{(1-r)^3}\lambda'\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) + \tfrac{D^2}{(1-r)^4}\lambda''\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right) \\ &= \tfrac{D}{(1-r)^3\left(f'\left(\lambda\left(\frac{D}{1-r}+a\right)\right)\right)^3}\left(2\left(f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right)\right)^2 - \tfrac{D}{1-r}f''\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right)\right). \end{aligned}$$

Par conséquent, la condition **1** du lemme est équivalente à la condition suivante: Pour tout $D \in (0, m-a)$ et $r \in [0, 1 - D/(m-a))$,

$$\tfrac{D}{1-r}f''\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right) < 2f'\left(\lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)\right)^2. \tag{5.31}$$

En utilisant la notation $S = \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}+a\right)$, qui est $\tfrac{D}{1-r} = f(S) - a$, la condition (5.31) est équivalente à: Pour tout $S > 0$, $(f(S)-a)f''(S) < 2\left(f'(S)\right)^2$, qui est la condition **2** du lemme. Ceci prouve l'équivalence des conditions **1** et **2** du lemme. Un simple calcul montre que

$$f''_a(S) = \tfrac{2f'(S)^2 - f''(S)(f(S)-a)}{(f(S)-a)^3}.$$

Ainsi, $f''_a(S) > 0$ si et seulement si $(f(S)-a)f''(S) < 2f'(S)^2$, ce qui prouve l'équivalence des conditions **2** et **3** du lemme. □

5. 4.2 Fonctions de croissance de type Monod

Dans cette section, nous appliquons nos résultats aux fonctions de croissance de type Monod.

5. 4.2. 1 Conditions suffisantes vérifiant les Hypothèses 5.1, 5.2 et 5.4

Proposition 5.10. *Pour une fonction de croissance f satisfaisant l'Hypothèse 2.1, nous avons les propriétés suivantes :*

- *Si f est deux fois dérivable et $f'' \leq 0$ alors les Hypothèses 5.1, 5.2 et 5.4 sont satisfaites.*
- *Si f est deux fois dérivable et $f''_a > 0$ pour tout $a \geq 0$, alors les Hypothèses 5.1 et 5.4 sont satisfaites.*

Démonstration. Si $f'' \leq 0$, alors f est concave et par le Lemme 5.9, l'Hypothèse 5.1 est satisfaite. De plus, f' est strictement décroissante et, par le Lemme 5.10, $\frac{\partial p_1}{\partial D} > 0$, de sorte que l'Hypothèse 5.2 est satisfaite. Enfin, la condition **2** du Lemme 5.11 est satisfaite, ce qui est équivalent à $l''_D(r) > 0$. Par conséquent, l_D est strictement convexe, ce qui, selon le lemme, implique que $\frac{\partial p_1}{\partial r} > 0$, de sorte que l'Hypothèse 5.4 est satisfaite.

Si $f''_a > 0$ pour tout $a \geq 0$, alors $f_0 = 1/f$ est (strictement) convexe et par le Lemme 5.9, l'Hypothèse 5.1 est satisfaite. De plus, la condition **3** du Lemme 5.11 est satisfaite, ce qui est équivalent à $l''_D(r) > 0$. Donc l_D est strictement convexe, ce qui, selon le lemme, implique que $\frac{\partial p_1}{\partial r} > 0$, de sorte que l'Hypothèse 5.4 est satisfaite. □

En ce qui concerne les Hypothèses 5.3, 5.5 et 5.6, qui concernent les fonctions p_2^1 et p_2^2, nous n'avons pas pu trouver de conditions suffisantes sur la fonction de croissance f qui impliquent ces hypothèses. En effet, comme les fonctions p_2^1 et p_2^2 ne sont pas déterminées explicitement, mais seulement implicitement comme solutions de l'équation $f_1(S^{in}) = h_1(S^{in})$, il est difficile d'analyser leurs dérivées partielles par rapport à r et D, comme nous l'avons fait pour la fonction p_1. Cependant, une fois que la fonction de croissance f est spécifiée, il est facile de vérifier graphiquement que les Hypothèses 5.3, 5.5 et 5.6 sont satisfaites.

5. 4.2. 2 La fonction de croissance de Monod

La fonction de croissance de Monod est définie par $f(S) = mS/(K+S)$ avec $m = \sup_{S>0} f(S)$. Sachant que $f'(S) = mK/(K+S)^2 > 0$ et $f''(S) = -2mK/(K+S)^3 < 0$, alors en utilisant la Proposition 5.10, nous remarquons que les Hypothèses 2.1, 5.1, 5.2 et 5.4 sont satisfaites. Les Hypothèses 5.3, 5.5 et 5.6 seront vérifiées graphiquement. Déterminons d'abord les différents points d'intersections possibles des courbes Π_{r1} et Φ_r, comme le montre la Figure 5.6.

Proposition 5.11. *Les courbes Π_{r1} et Φ_r s'intersectent en $(\lambda(a), 0)$, et en au plus deux points $Q_1 = (p_1(d_1, r), d_1)$ et $p_2(d_2, r), d_2)$ où $d_2 < d_1$ sont définis par*

$$d_1 = \tfrac{r(m-2a)+\sqrt{\Delta}}{2}, \quad d_2 = \tfrac{r(m-2a)-\sqrt{\Delta}}{2},$$

avec $\Delta = r^2(m-2a)^2 - 4a(m-a)(r^2-3r+1)$. Plus précisément, soit $r_* = \frac{2a(m-a)}{\sqrt{\Delta_1}+3a(m-a)}$, où $\Delta_1 = a(m-a)(m^2+a(m-a)) > 0$. Alors l'inégalité $r_* < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$ est satisfaite pour tout $a \in (0, m)$ et l'égalité se produit lorsque $a = m/2$. Mis à part le point $(\lambda(a), 0)$, les points d'intersections des courbes Π_{r1} et Φ_r sont donnés comme suit:

- *Supposant que $0 < a < m/2$. Si $0 < r < r_*$ alors les courbes Π_{r1} et Φ_r ne s'intersectent pas; si $r = r_*$, alors les courbes Π_{r1} et Φ_r s'intersectent au point $Q_1 = Q_2$; si $r_* < r < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, alors les courbes Π_{r1} et Φ_r s'intersectent en deux points $Q_1 \neq Q_2$; si $\frac{3-\sqrt{5}}{2} \leq r < 1/2$, alors les courbes Π_{r1} et Φ_r s'intersectent au point Q_1.*
- *Supposant que $m/2 \leq a < m$. Si $0 < r \leq \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, alors les courbes Π_{r1} et Φ_r ne s'intersectent pas; si $\frac{3-\sqrt{5}}{2} < r < 1/2$, alors les courbes Π_{r1} et Φ_r s'intersectent au point Q_1.*

Démonstration. L'équation (5.13) donnant les points d'intersections des courbes Π_{r1} et Φ_r est équivalente à l'équation algébrique

$$D(D^2 - bD + c) = 0, \quad \text{avec} \quad b = r(m-2a), \quad c = a(m-a)(r^2-3r+1).$$

Ainsi, mise à part $D = 0$ qui correspond au point d'intersection $(\lambda(a), 0)$ de Π_{r1} et Φ_r, ces courbes peuvent s'intersecter aux points $Q_i = (p_1(d_i, r), d_i)$,

où d_i, $i = 1, 2$, sont les solutions de l'équation $D^2 - bD + c = 0$, c'est-à-dire $d_1 = \frac{b+\sqrt{\Delta}}{2}$ et $d_2 = \frac{b-\sqrt{\Delta}}{2}$, où $\Delta = b^2 - 4c$. Ceci prouve les formules de d_1 et d_2 données dans la proposition. Les solutions d_1 et d_2 correspondent à un point d'intersection dès qu'elles sont réelles et satisfont $0 < d_2 \leq d_1 < (1-r)(m-a)$, c'est-à-dire, $(d_i, r) \in dom(p_1)$, $i = 1, 2$. Une condition nécessaire pour que cela soit vérifié est que $r < 1/2$. Notons que quand $r = 1/2$ alors $d_1 = \frac{m-a}{2}$ et $d_2 < 0$. Ce résultat est en accord avec le contenu de la Proposition 5.2 qui dit qu'il n'existe aucune intersection quand $r \in [1/2, 1)$. Par conséquent, nous devons réduire notre attention à $r \in (0, 1/2)$.

Nous obtenons le signe des solutions du polynôme de degré 2 en D en considérant le signe de ses coefficients b et c, et celui de son discriminant Δ. Premièrement, notons que b est strictement positif si et seulement si $a < m/2$ et c est strictement négatif si et seulement si $r^2 + 3r + 1 > 0$, c'est-à-dire $\frac{3-\sqrt{5}}{2} < r < \frac{1}{2} < \frac{3+\sqrt{5}}{2}$. D'autre part, le discriminant Δ s'écrit comme suit.

$$\Delta = (8a^2 - 8am + m^2)r^2 + 12a(m-a)r - 4a(m-a).$$

Le discriminant réduit de Δ, considéré comme un polynôme de degré 2 en r, est donné par

$$36a^2(m-a)^2 + 4a(m-a)(8a^2 - 8am + m^2) = 4\Delta_1 > 0,$$

où δ_1 est défini dans la proposition. Par conséquent $\Delta = 0$ si et seulement si $r = r_1$ ou $r = r_2$, où

$$r_1 = 2\frac{\sqrt{\Delta_1} - 3a(m-a)}{8a^2 - 8am + m^2} = \frac{2a(m-a)}{\sqrt{\Delta_1} + 3a(m-a)}, \quad r_2 = -2\frac{\sqrt{\Delta_1} + 3a(m-a)}{8a^2 - 8am + m^2}.$$

La seconde expression de r_1 est obtenue en multipliant le numérateur et dénominateur de r_1 par l'expression conjuguée, $\sqrt{\Delta_1} + 3a(m-a)$ du numérateur, ou en utilisant la relation $r_1 r_2 = \frac{-4a(m-a)}{8a^2 - 8am + m^2}$. Donc $r_1 = r_* > 0$, est la valeur donnée dans la proposition. Notons que $r_2 > 0$ pour $8a^2 - 8am + m^2 < 0$, ce qui se produit si et seulement si

$$\frac{2-\sqrt{2}}{4}m < a < \frac{2+\sqrt{2}}{4}m.$$

De la relation $\Delta = b^2 - 4c$, nous remarquons que pour tout $a \in (0, m)$, nous

avons

$$\Delta \geq -4a(m-a)(r^2-3r+1)$$

et l'égalité est vérifiée si et seulement si $a = m/2$. Par conséquent, pour tout $a \in (0, m)$, nous avons

$$0 < r \leq \tfrac{3-\sqrt{5}}{2}, \quad \text{et l'égalité est vérifiée pour} \quad a = m/2.$$

Ceci prouve la condition sur r_* donnée dans la proposition. D'autre part, nous avons:

$$\begin{aligned} &\text{pour tout} \quad a \in \left(0, \tfrac{2-\sqrt{2}}{4}m\right) \cup \left(\tfrac{2+\sqrt{2}}{4}m, m\right), \quad r_2 < 0, \\ &\text{pour tout} \quad a \in \left(\tfrac{2-\sqrt{2}}{4}m, \tfrac{2+\sqrt{2}}{4}m\right), \qquad\quad r_2 \leq \tfrac{3-\sqrt{5}}{2}. \end{aligned}$$

Dans le premier cas, $\Delta > 0$ pour $r < r_2$ ou $r > r_1$, et dans le second cas, $\Delta > 0$ pour $r_1 < r < r_2$. Par conséquent, pour tout $a \in (0, m)$, nous avons $\Delta > 0$ pour tout $r \in (r_*, 1/2)$. De ces résultats sur le signe de $b = d_1 + d_2$, $c = d_1 d_2$ et $\Delta > 0$ nous déduisons les résultats suivants. Supposons que $0 < a < m/2$.

- Si $0 < r < r_*$ alors $\Delta < 0$, c'est-à-dire d_1 et d_2 sont des solutions complexes conjuguées. Il n'y a pas de point d'intersection.
- Si $r = r_*$, alors $\Delta = 0$, c'est-à-dire $d_1 = d_2 = \frac{r_*(m-2a)}{2} > 0$. $Q_1 = Q_2$ est l'unique point d'intersection.
- Si $r_* < r < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, alors $\Delta > 0$, $d_1 + d_2 > 0$ et $d_1 d_2 > 0$, c'est-à-dire $0 < d_2 < d_1$. Q_1 et Q_2 sont les deux points d'intersections.
- Si $r = \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, alors $\Delta > 0$, $d_1 + d_2 > 0$ et $d_1 d_2 = 0$, c'est-à-dire $0 = d_2 < d_1$. Q_1 est l'unique point d'intersection.
- Si $\frac{3-\sqrt{5}}{2} < r < \frac{1}{2}$, alors $\Delta > 0$ et $d_1 d_2 < 0$, c'est-à-dire $d_2 < 0 < d_1$. Q_1 est l'unique point d'intersection.

Similairement, quand $m/2 \leq a < m$ nous observons que si $0 < r \leq \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, alors il n'y a aucun point d'intersection et, si $\frac{3-\sqrt{5}}{2} < r < \frac{1}{2}$, alors Q_1 est l'unique point d'intersection. □

Illustrons ces résultats pour les valeurs biologiques des paramètres $m =$

4, $K = 5$ et $a = 0.3$ qui ont été utilisées dans la Figure 5.1. Pour ces valeurs de paramètres, nous avons $a < m/2$ et $r_* = 0.289$. Par conséquent pour $r < 0.289$ ou $r \geq 1/2$, les courbes Π_{r1} et Φ_r n'ont pas un autre point d'intersection que le point $(\lambda(a), 0)$. Ceci a été illustré avec $r = 0.25$ et $r = 0.75$ dans la Figure 5.1. Pour $0.289 < r < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$, les courbes Π_{r1} et Φ_r admettent deux points d'intersections Q_1 et Q_2, comme il est illustré dans le cas $r = 0.3$ sur la Figure 5.6 (a), (b) et (c). Pour $r = 0.3$, nous avons $Q_1 = (10.87, 0.732)$ et $Q_2 = (2.3, 0.29)$. Pour $\frac{3-\sqrt{5}}{2} \leq r < 1/2$, les courbes Π_{r1} et Φ_r ont un seul point d'intersection Q_1, comme illustré dans le cas $r = 0.39$ sur la Figure 5.6 (d), (e), (f). Pour $r = 0.39$, nous avons $Q_1 = (71.33, 1.34)$. Notons que lorsque $r = r_*$ nous avons $Q_1 = Q_2$, lorsque $r = \frac{3-\sqrt{5}}{2}$ le point Q_2 se confond avec le point $(\lambda(a), 0)$ et lorsque r tend vers $1/2$, le point Q_1 tend vers l'infini.

Les fonctions p_2^1 et p_2^2 qui sont définies implicitement comme solutions de l'équation $f_1 = h_1$, peuvent être données explicitement, comme le montre la proposition suivante.

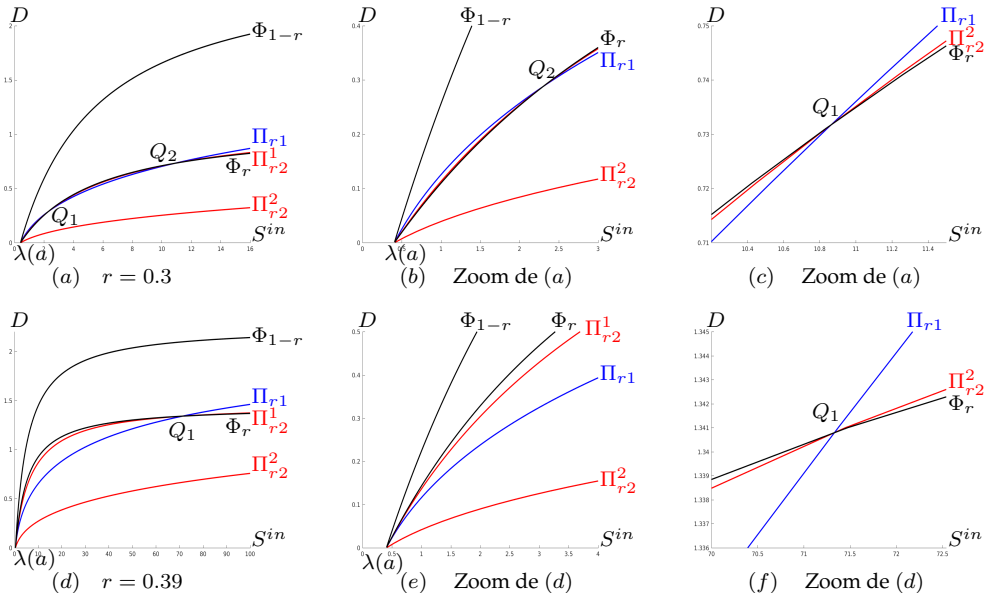


FIGURE 5.6 – *Le diagramme opératoire pour $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge) et les points d'intersections de Φ_r, Π_{r1} et Π_{r2}.*

Proposition 5.12. *Les fonctions p_2^1 et p_2^2 peuvent être données par des formules explicites.*

$f(S)$	$=$	$\frac{mS}{K+S}$
$\lambda(D)$	$=$	$\frac{KD}{m-D}$
$p_1(D,r)$	$=$	$K\frac{m-a}{a}\frac{(D+a)(D+a-ar)}{(m-D-a)(m-D-a-(m-a)r)}$
$\pi_1(D)$	$=$	$K\frac{m-a}{a}\left(\frac{D+a}{m-D-a}\right)^2$
$\pi(D)$	$=$	$K\frac{2(m-a)-D}{D+2a}\left(\frac{D+a}{m-D-a}\right)^2$
$r_0(S^{in},D)$	$=$	$\frac{D(K+S^{in})}{mS^{in}-a(K+S^{in})}$
$r_1(S^{in},D)$	$=$	$\frac{K(m-a)(D+a)^2-a(m-D-a)^2S^{in}}{a(m-a)(K(D+a)-(m-D-a)S^{in})}$

TABLE 5.1 – *f Monod*

Démonstration. Nous avons

$$\lambda(D+a)=\tfrac{K(D+a)}{m-D-a},\quad S_1^*=\lambda\left(\tfrac{D}{r}+a\right)=\tfrac{K(D+ra)}{mr-D-ra}.$$

Ainsi, nous avons forcément $mr > D + ra$, ce qui donne aussi $m > D + a$. L'équation $f(S_2) = h_2(S_2)$ est équivalente à une équation algébrique quadratique. Donc cette équation admet au plus deux solutions réelles. Nous montrerons que cette équation a exactement deux solutions strictement positives. Ce résultat est en accord avec le résultat du Lemme 5.2 qui dit que pour toute fonction de croissance strictement croissante, l'équation $f(S_2) = h_2(S_2)$ admet au moins deux solutions strictement positives, ainsi qu'en accord avec l'Hypothèse 5.1, satisfaite par la fonction de Monod, qui dit qu'il y a seulement deux solutions. L'équation quadratique algébrique résultant de l'équation $f(S_2) = h_2(S_2)$ est

$$c_2S_2^2 - c_1S_2 + c_0 = 0$$

avec c_i, $i = 0, 1, 2$ définis par

$$\begin{aligned} c_2 &:= (m-(D+a))(mr-(D+ra))(Dm-a^2r+amr),\\ c_1 &:= K(b_2m^2-b_1m+b_0),\\ c_0 &:= K^2a^2r(D+ra)(m-(D+a)), \end{aligned} \tag{5.32}$$

où b_i, $i = 0, 1, 2$ sont donnés par

$$\begin{aligned} b_2 &:= r(2Da + D^2 + 2a^2r), \\ b_1 &:= 2raD^2 + 4rDa^2 + D^3 + 2r^2a^2D + aD^2 + 4r^2a^3, \\ b_0 &:= 2a^2r(D + a)(D + ra). \end{aligned} \tag{5.33}$$

Remarquons que c_2 et c_0 sont strictement positifs car $mr > D + ra$ et $m > D + a$. De plus, remarquons que b_0, b_1 et b_2 sont strictement positifs et que $\frac{\partial c_1}{\partial m} = K(2b_2m - b_1)$ est strictement positive pour tout $m > b_2/2b_1$. Ce calcul montre que

$$\tfrac{D}{r} + a - \tfrac{b_2}{2b_1} = \tfrac{5D^2a+3D^3+12Da^2r+4raD^2+8r^2a^3+2r^2a^2D}{2r(2aD+D^2+2a^2r)}.$$

est strictement positif. Ainsi, c_1 comme fonction de m est strictement croissante pour tout $m > D/r + a$. De plus,

$$c_1(D/r + a) = KaD^2(D/r - D + a(1 - r))$$

est strictement positif. Par conséquent, $c_1(m)$ est strictement positif pour tout $m > D/r + a$.

D'autre part, nous avons

$$\Delta = c_1^2 - 4c_2c_0 = D^2K^2m^2\Delta_1(m), \quad \text{avec} \quad \Delta_1(m) = v_2m^2 - v_1m + v_0, \tag{5.34}$$

où v_i, $i = 0, 1, 2$ sont donnés par

$$\begin{aligned} v_2 &:= r^2(4a^2r + D^2 + 4aD), \\ v_1 &:= 2r(2Da^2r^2 + 4a^3r^2 + 2D^2ar + 6Da^2r + D^3 + 3D^2a), \\ v_0 &:= (D + a)(4a^3r^3 + 8Da^2r^2 + 4D^2ar + D^3 + D^2a). \end{aligned} \tag{5.35}$$

Le discriminant de Δ_1 est donné par

$$\Delta_0 = (v_1/2)^2 - v_2v_0 = 4D^2r^2a^3(-1 + r)^3(D + ra)$$

et est strictement négatif. Comme v_1 est strictement positif alors nous en déduisons que $\Delta_1(m) > 0$ pour tout m. Par conséquent, l'équation $f(S_2) = h_2(S_2)$ admet deux solutions strictement positives $S_2^1(D)$ et $S_2^2(D)$, telles que

$0 < S_2^1(D) < S_2^2(D) < \sigma$, où σ est définie dans (5.20). Les expressions explicites de ces deux solutions sont

$$S_2^1(D,r) = \frac{c_1 - \sqrt{\Delta}}{2c_2}, \quad S_2^2(D,r) = \frac{c_1 + \sqrt{\Delta}}{2c_2}$$

où c_1 et c_2 sont définis dans (5.32) en utilisant (5.33), et Δ, en utilisant (5.35) est donné par (5.34) . Nous déduisons les expressions de $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$ de $S_2^1(D,r)$ et $S_2^2(D,r)$ en utilisant (5.21). □

Proposition 5.13. *La courbe $\Phi_{1/2}$ se situe à droite de la courbe Π. Les courbes $\Phi_{1/2}$ et Π_1 s'intersectent au point $Q = (S_Q^{in}, D_Q)$ où*

$$D_Q = \tfrac{m-2a}{2}, \quad S_Q^{in} = \lambda(m-a).$$

De plus $\Phi_{1/2}$ se situe à gauche de la courbe de Π_1 pour $0 < D < D_Q$ et à droite de la courbe Π_1 pour $D > D_Q$.

Démonstration. La fonction $H(D) := \pi(D) - \lambda(2D+a)$ est donnée par

$$H(D) = -\tfrac{KDm(D^2+a(m-a))}{(D+2a)(m-D-a)^2(m-2D-a)}.$$

Nous avons $H(D) > 0$ pour $D \in \left(0, \frac{m-a}{2}\right)$. Donc, la courbe $\Phi_{1/2}$ se situe à droite de la courbe Π. La fonction $H_1(D) := \lambda(2D+a) - \pi_1(D)$ est donnée par

$$H_1(D) = -\tfrac{KmD^2(m-2D-2a)}{a(m-D-a)^2(m-2D-a)}.$$

Nous avons $H_1(D_Q) = 0$, $H_1(D) < 0$ pour $D \in (0, D_Q)$ et $H_1(D) > 0$ pour $D \in \left(D_Q, \frac{m-a}{2}\right)$. Par conséquent, $\Phi_{1/2}$ et Π_1 s'intersectent au point $Q = (S_Q^{in}, D_Q)$ et $S_Q^{in} = \lambda(2D_Q + a) = \lambda(m-a)$. Leur position relative est telle que dans le lemme. □

Remarque 5.9. *Le résultat de la Proposition 5.13 complète le résultat de la Remarque 5.8. La position relative de la courbe Π_2 (nous savons seulement qu'elle se situe à droite de la courbe Π) par rapport aux autres courbes, donne une description complète des différents cas possibles. Quand les paramètres biologiques sont fixés, la courbe Π_2 peut être déterminé numériquement et dessiné dans le diagramme opératoire avec les autres courbes Φ_1 $\Phi_{1/2}$, Π_1 et Π.*

Comme dans la Figure 5.6, nous supposons que $f(S) = 4S/(5+S)$ et $a = 0,3$, et la courbe Π_2 est représentée numériquement, voir Figure 5.7 (a) et (b). Nous constatons que la courbe Π_2 se situe à droite des courbes Π_1 et $\Phi_{1/2}$. Par conséquent, les cinq courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$, Π_1, Π et Π_2 divisent le plan opératoire en sept régions $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$. Illustrons le comportement des productivités $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$, comme des fonctions de r, pour les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..6$, voir la Figure 5.7 (a) et (b). Nous ne considérons pas un point dans J_0 puisque, pour un tel point, le chémostat et le dispositif de série sont lessivés.

	r_0	r_1	r_2	r_3	r_4
$o_6 = (95, 1.85)$	$5.29\,10^{-1}$	$6.57\,10^{-2}$	$5.46\,10^{-1}$		
$o_5 = (95, 0.7)$	$2\,10^{-1}$	$7.66\,10^{-1}$	$1.93\,10^{-1}$	$3.2\,10^{-1}$	$7.54\,10^{-1}$
$o_4 = (40, 0.7)$	$2.15\,10^{-1}$	$7.01\,10^{-1}$	$2.02\,10^{-1}$		
$o_3 = (5, 0.7)$	$4.12\,10^{-1}$		$4.81\,10^{-1}$		
$o_2 = (40, 1.85)$	$5.68\,10^{-1}$		$6.33\,10^{-1}$		
$o_1 = (8, 1.85)$	$8.56\,10^{-1}$				

TABLE 5.2 – *Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4, o_5 et o_6 dans la Figure 5.7.*

La Figure 5.7 (c) montre les fonctions $r \mapsto p_2^1(D, r)$ et $r \mapsto p_2^2(D, r)$, pour $D = 0.7$ correspondant à la ligne horizontale $D = 0.7$ représentée dans les panels (a) et (b) de la Figure. Il apparaît que $r \mapsto p_2^1(D, r)$ est strictement décroissante et $r \mapsto p_2^2(D, r)$ est strictement décroissante puis strictement croissante. Par conséquent, les Hypothèses 5.5 et 5.6 sont satisfaites pour $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0,3$ et $D = 0,7$. La Figure 5.7 (c) montre les valeurs de $r_2(S^{in}, D)$ correspondant aux trois points opératoires o_k, $k = 3, 4, 5$ décrits dans les panels (a) et (b). La Figure montre également les valeurs de $r_3(S^{in}, D)$ et $r_4(S^{in}, D)$ correspondant à $o_5 = (95, 0.7)$. Les valeurs numériques de r_2, r_3 et r_4, à deux chiffres sont rassemblées dans le Tableau 5.2. Ce tableau donne aussi $r_0(S^{in}, D)$ et $r_1(S^{in}, D)$, dont les expressions sont connues analytiquement, voir Tableau 5.1.

La Figure 5.7 (d) montre la fonction $r \mapsto p_2^1(D, r)$ pour $D = 1.85$ correspondant à la ligne horizontale $D = 1.85$ représentée dans les panels (a) et (b) de la figure. Il apparaît que $r \mapsto p_2^1(D, r)$ est strictement décroissante. Par conséquent, l'Hypothèse 5.5 est satisfaite pour $f(S) = 4S/(5+S)$, $a = 0.3$ et

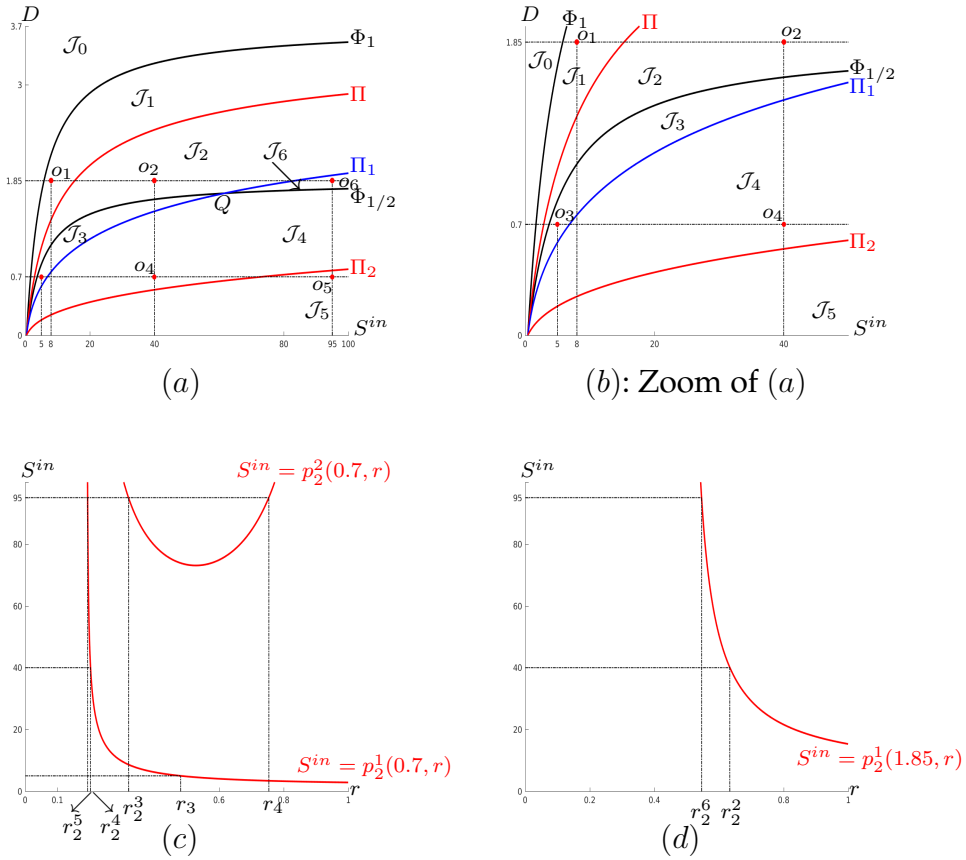
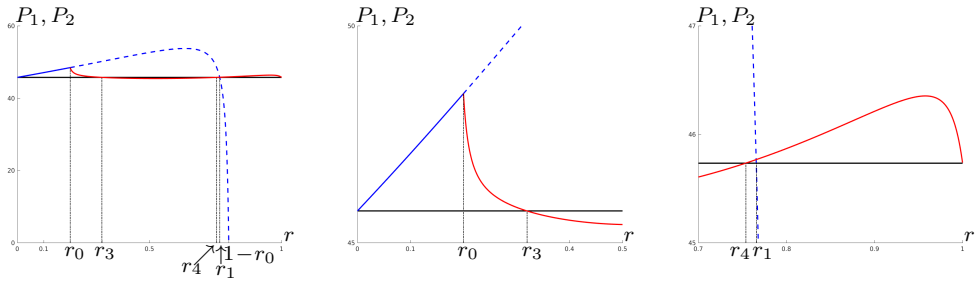


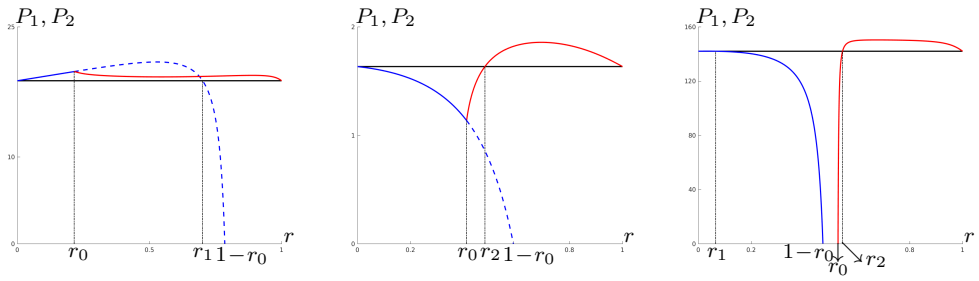
FIGURE 5.7 – (a) *et* (b)*: Les courbes* Φ_1, $\Phi_{1/2}$ *(en noir),* Π_1 *(en bleu),* Π *et* Π_2 *(en rouge) divisant le plan opératoire en sept régions,* $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$ *et les points opératoires* $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..6$. (c)*: Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour* $D = 0.7$*, montrant les valeurs* $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$*, correspondant respectivement aux points* o_k, $k = 3..5$*, et les valeurs de* r_3 *et* r_4 *correspondant à* o_5. (d)*: Illustration graphique de l'Hypothèse 5.5, pour* $D = 1.85$*, montrant les valeurs* $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$*, correspondant respectivement aux points* o_k, $k = 2, 6$*. Les points opératoires sont* $o_1 = (8, 1.85)$, $o_2 = (40, 1.85)$, $o_3 = (5, 0.7)$, $o_4 = (40, 0.7)$, $o_5 = (95, 0.7)$ *et* $o_6 = (95, 1.85)$.

$D = 1,85$. La Figure 5.7 (d) montre les valeurs de $r_2(S^{in}, D)$ correspondant aux deux points opératoires o_k, $k = 2, 6$ décrits dans les panel (a) et (b). Les valeurs numériques de r_2, à deux chiffres, sont rassemblées dans le Tableau 5.2.

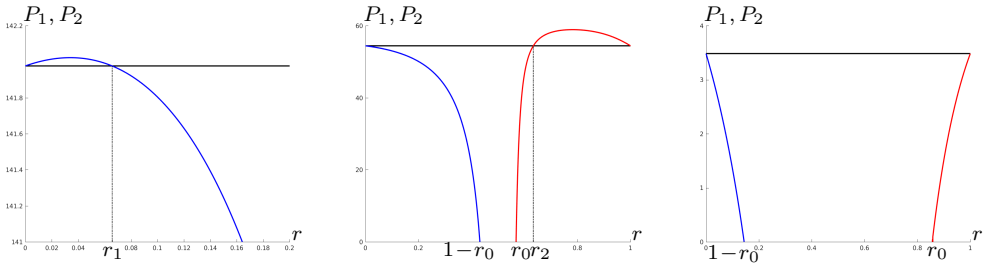
La Figure 5.8 montre $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$, en tant que fonctions de r, pour les six points opératoires o_k, $k = 1..6$ montrés dans la Figure 5.7 (a) et (b). Rappelons d'abord les prédictions théoriques.



(a) $(S^{in}, D) = o_5$ (b) Zoom de (a) (c) Zoom de (a)



(d) $(S^{in}, D) = o_4$ (e) $(S^{in}, D) = o_3$ (f) $(S^{in}, D) = o_6$



(g) Zoom de (f) (h) $(S^{in}, D) = o_2$ (i) $(S^{in}, D) = o_1$

FIGURE 5.8 – *Les courbes des fonctions* $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ *(en rouge) et* $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ *(en bleu), pour* (S^{in}, D) *fixé et la valeur correspondante à* $P(S^{in}, D)$ *(en noir). Les valeurs* r_k, $k = 0, \ldots, 4$ *sont données dans la Table 5.2.*

Puisque $o_6 = (95, 1.85) \in \mathcal{J}_6$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_2(D) > \lambda(2D+a) > S^{in} > \pi_1(D) > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(95, 1.85, r) > P(95, 1.85)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(95, 1.85, r) > P(95, 1.85)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement

est illustré sur la Figure 5.8 (f), montrant les valeurs r_1, $1 - r_0$, r_0 et r_2, et le zoom dans le panel (g) montrant la valeur r_1.

Puisque $o_5 = (95, 0.7) \in \mathcal{J}_5$, ce point opératoire satisfait la condition $S^{in} > \pi_2(D) > \pi_1(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(95, 0.7, r) > P(95, 0.7)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(95, 0.7, r) > P(95, 0.7)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < r_3$ ou $r_4 < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.8 (a), le zoom du panel (b) montrant les valeurs r_0 et r_3, et le zoom du panel (c), montrant les valeurs r_4 et r_1.

D'autre part, puisque $o_4 = (40, 0.7) \in \mathcal{J}_4$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_2(D) > S^{in} > \pi_1(D) > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(40, 0.7, r) > P(40, 0.7)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(40, 0.7, r) > P(40, 0.7)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.8 (d).

Puisque $o_3 = (5, 0.7) \in \mathcal{J}_3$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_1(D) > S^{in} > \lambda(2D + a) > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(5, 0.7, r) < P(5, 0.7)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(5, 0.7, r) > P(5, 0.7)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.8 (e), montrant les valeurs r_0, r_2 et $1 - r_0$.

Puisque $o_2 = (40, 1.85) \in \mathcal{J}_2$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_1(D) > \lambda(2D + a) > S^{in} > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(40, 1.85, r) < P(40, 1.85)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(40, 1.85, r) > P(40, 1.85)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.8 (h), montrant les valeurs $1 - r_0$, r_0 et r_2.

Enfin, puisque $o_1 = (8, 1.85) \in \mathcal{J}_1$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_1(D) > \lambda(2D + a) > \pi(D) > S^{in}$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(8, 1.85, r) < P(8, 1.85)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(8, 1.85, r) < P(8, 1.85)$ pour tout $r_0 < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.8 (i),

montrant les valeurs $1 - r_0$ et r_0.

Rappelons que lorsque $r_0 < 1/2$, cela correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_1, alors que lorsque $r_0 > 1/2$, cela correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_0. Le premier cas est visible sur la Figure 5.8 (a), (b), (d) et (e), et le second cas est visible sur la Figure 5.8 (f), (h) et (i). Rappelons également que $1 - r_0$ correspond à une bifurcation transcritique de E_1 et E_0, ce qui est observé dans 5.8 (a), (d), (e), (f), (h) et (i).

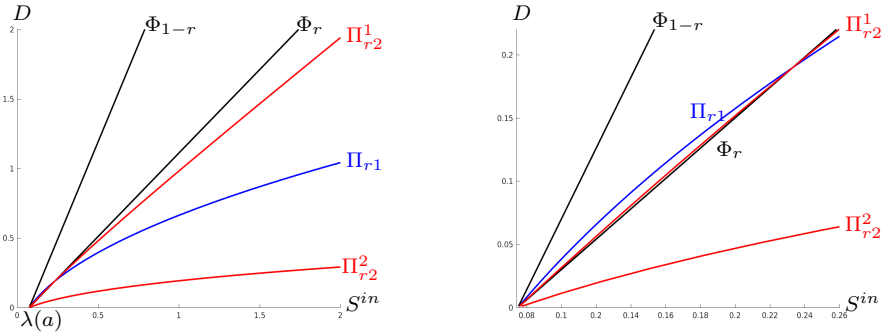
La Figure 5.8 montre que pour les points opératoires o_5 et o_4, le dispositif le plus efficace est obtenu pour $r_1^{opt}(o_5) \approx 0.635$ et $r_1^{opt}(o_4) \approx 0.528$. Pour ces points opératoires, la productivité P_1 de l'équilibre instable E_1 pour $r = r_1^{opt}$ est significativement plus élevée que la productivité P d'un seul chémostat et la productivité P_2 de l'équilibre positif E_2. D'autre part, pour les points opératoires o_3, o_2 et o_6, le dispositif le plus efficace est obtenu pour $r_2^{opt}(o_3) \approx 0.694$, $r_2^{opt}(o_2) \approx 0.782$ et $r_2^{opt}(o_6) \approx 0.676$. Pour ces points opératoires, la productivité du dispositif en série est obtenue avec la coexistence de l'équilibre E_2.

5. 4.3 La fonction de croissance linéaire

Dans cette section, nous appliquons nos résultats à la fonction de croissance linéaire $f(S) = \nu S$, avec $\nu > 0$. Notons que $m = \sup_{S>0} f(S) = +\infty$. Puisque $f' = \nu$ et $f'' = 0$, alors en utilisant la Proposition 5.10, nous remarquons que les Hypothèses 2.1, 5.1, 5.2 et 5.4 sont satisfaites. Les Hypothèses 5.3, 5.5 et 5.6 seront vérifiées graphiquement. Déterminons d'abord les différents points d'intersections possibles des courbes Π_{r1} et Φ_r, comme le montre la Figure 5.9.

Proposition 5.14. *En dehors du point $(\lambda(a), 0)$, les courbes Π_{r1} et Φ_r peuvent se couper en un point strictement positif si et seulement si $0 < r < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$. Le point d'intersection est $(p_1(D_0, r), D_0)$, où $D_0 = \frac{1-3r+r^2}{r}a$.*

Démonstration. L'équation (5.13) donnant les points d'intersections des courbes



(a) $r = 0.3$ (b) Zoom de (a)

FIGURE 5.9 – *(a): Le diagramme opératoire pour $f(S) = 4S$, $a = 0.3$ montrant les courbes Φ_r et Φ_{1-r} (en noir), Π_{r1} (en bleu), Π^1_{r2} et Π^2_{r2} (en rouge). (b): Un zoom montrant le point d'intersection de Φ_r, Π_{r1} et Π^1_{r2}.*

Π_{r1} et Φ_r est équivalente à l'équation algébrique

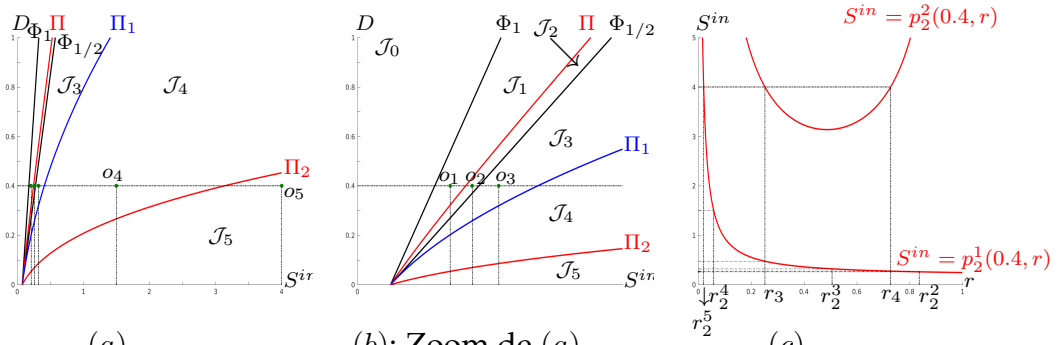
$$D\left(-a + 3ra + Dr - r^2a\right) = 0.$$

Par conséquent, outre $D = 0$ qui correspond au point d'intersection $(\lambda(a), 0)$ de Π_{r1} et Φ_r, ces courbes peuvent s'intersecter au point $(p_1(D_0, r), D_0)$, où $D_0 = \frac{1-3r+r^2}{r}a$. Cette valeur de D est dans le domaine de définition de la fonction $D \mapsto p_1(D, r)$, qui est $[0, +\infty)$, si et seulement si $D \geq 0$, c'est-à-dire, $0 < r < \frac{3-\sqrt{5}}{2}$. □

$f(S)$	$=$	νS
$\lambda(D)$	$=$	D/ν
$p_1(D, r)$	$=$	$\frac{(D+a)(D+a(1-r))}{a(1-r)\nu}$
$\pi_1(D)$	$=$	$\frac{(D+a)^2}{a\nu}$
$r_0(S^{in}, D)$	$=$	$\frac{D}{\nu S^{in}-a}$
$r_1(S^{in}, D)$	$=$	$\frac{(D+a)^2-a\nu S^{in}}{a(D+a-\nu S^{in})}$
$p_2^1(D, r)$	$=$	$\frac{D+a}{2\nu r(1-r)a^2}\left(D^2 + 2aD + 2a^2r(1-r) - D\sqrt{D^2 + 4aD + 4a^2r}\right)$
$p_2^2(D, r)$	$=$	$\frac{D+a}{2\nu r(1-r)a^2}\left(D^2 + 2aD + 2a^2r(1-r) + D\sqrt{D^2 + 4aD + 4a^2r}\right)$
$\pi(D)$	$=$	$\frac{2(D+a)^2}{\nu(D+2a)}$

TABLE 5.3 – *f linéaire*

Les fonctions p_2^1 et p_2^2 qui sont définies implicitement comme solutions de l'équation $h_1(S^{in}) = f_1(S^{in})$, peuvent être données explicitement, comme le montre la proposition suivante.



(a) (b): Zoom de (a) (c)

FIGURE 5.10 – *(a) et (b): Les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$ (en noir), Π_1 (en bleu), Π et Π_2 (en rouge) divisent le plan opératoire en six régions, $\mathcal{J}_k$, $k = 0..5$ et les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..5$. (c): Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour $D = 0.4$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$, correspondant respectivement à o_k, $k = 2..5$, et les valeurs de r_3 et r_4 correspondant à o_5. Les points opératoires sont $o_1 = (0.21, 0.4)$, $o_2 = (0.26, 0.4)$, $o_3 = (0.32, 0.4)$, $o_4 = (1.5, 0.4)$ et $o_5 = (4, 0.4)$.*

Proposition 5.15. *Les fonctions p_2^1 et p_2^2 sont données explicitement par les formules du Tableau 5.3.*

Démonstration. L'équation $f(S_2) = h_2(S_2)$ est équivalente à l'équation algébrique quadratique

$$c_2 S_2^2 - c_1 S_2 + c_0 = 0,$$

avec c_i, $i = 0, 1, 2$ définis par

$$c_2 = \nu^2(D + ra), \quad c_1 = \nu(D^2 + 2aD + 2a^2 r), \quad c_0 = a^2(D + ra). \tag{5.36}$$

Le discriminant est strictement positif :

$$\Delta := c_1^2 - 4c_2 c_0 = D^2\nu^2(D^2 + 4aD + 4a^2 r). \tag{5.37}$$

Comme c_i, $i = 0, 1, 2$ et Δ sont strictement positifs alors $f(S_2) = h_2(S_2)$ admet deux solutions strictement positives qui sont explicitement définies par :

$$S_2^1(D) = \frac{D^2+2aD+2a^2r-D\sqrt{D^2+4aD+4a^2r}}{2\nu(D+ra)}, \quad S_2^2(D) = \frac{D^2+2aD+2a^2r+D\sqrt{D^2+4aD+4a^2r}}{2\nu(D+ra)}.$$

Nous déduisons les expressions de $p_2^1(D,r)$ et $p_2^2(D,r)$ en utilisant (5.21). □

Proposition 5.16. *Pour tout $D > 0$, nous avons $\pi(D) < \lambda(2D+a) < \pi_1(D)$.*

Démonstration. La condition $\pi(D) < \lambda(2D+a)$ est équivalente à $\frac{2(D+a)^2}{D+2a} < 2D+a$, qui est $2(D+a)^2 < (D+2a)(2D+a)$ et qui équivaut à $aD > 0$. La condition $\lambda(2D+a) < \pi_1(D)$ est équivalente à $2D+a < \frac{(D+a)^2}{a}$, qui est équivalente à $(2D+a)a < 2(D+a)^2$, ce qui est vrai puisque $D > 0$. □

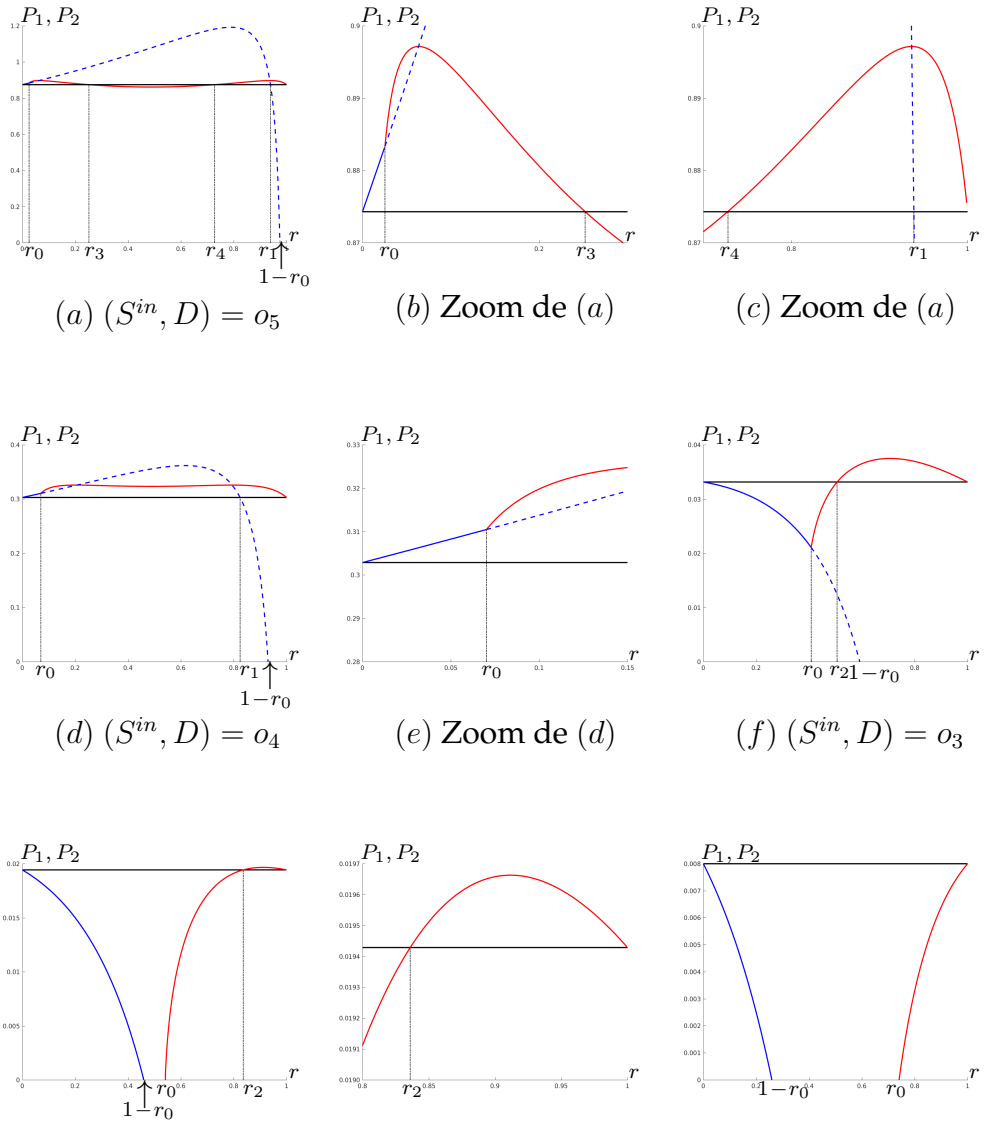
Remarque 5.10. *D'après la Proposition 5.16, nous remarquons que $\Phi_{1/2}$ est à droite de Π et à gauche de Π_1. Cette propriété complète celle donnée dans la Remarque 5.8. La position relative de la courbe Π_2 (nous savons seulement qu'elle est à droite de la courbe Π) par rapport aux autres courbes, donne une description complète de tous les cas possibles.*

Dans la Figure 5.10, nous supposons que $f(S) = 4S$ et $a = 0.3$, comme dans la Figure 5.9. La courbe Π_2 est représentée numériquement, ainsi que les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$, Π_1 et Π, voir la Figure 5.10 (a), (b). Remarquons que la courbe Π_2 se situe à droite de la courbe Π_1. Ces courbes divisent donc le plan opératoire en six régions notées $\mathcal{J}_k$, $k = 0..5$. Illustrons le comportement des productivités $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$, en fonction de r, pour les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 0..5$, représentés sur la Figure 5.10 (a) et (b).

	r_0	r_1	r_2	r_3	r_4
$o_5 = (4, 0.4)$	$2.55\,10^{-2}$	$9.39\,10^{-1}$	$2.03\,10^{-2}$	$2.52\,10^{-1}$	$7.28\,10^{-1}$
$o_4 = (1.5, 0.4)$	$7.02\,10^{-2}$	$8.24\,10^{-1}$	$5.83\,10^{-2}$		
$o_3 = (0.32, 0.4)$	$4.08\,10^{-1}$		$5.06\,10^{-1}$		
$o_2 = (0.26, 0.4)$	$5.41\,10^{-1}$		$8.36\,10^{-1}$		
$o_1 = (0.21, 0.4)$	$7.41\,10^{-1}$				

TABLE 5.4 – *Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4 et o_5 dans la Figure 5.10.*

La Figure 5.10 (c) montre les fonctions $r \mapsto p_2^1(D,r)$ et $r \mapsto p_2^2(D,r)$, pour $D = 0.4$ correspondant à la ligne horizontale $D = 0.4$ représentée dans les panels (a) et (b) de la figure. Il apparaît que $r \mapsto p_2^1(D,r)$ est strictement décroissante et $r \mapsto p_2^2(D,r)$ est strictement décroissante puis strictement croissante. Par conséquent, les Hypothèses 5.5 et 5.6 sont satisfaites pour $f(S) = 4S$, $a = 0.3$ et $D = 0.4$. La Figure 5.10 (c) montre les valeurs



(a) $(S^{in}, D) = o_5$ (b) Zoom de (a) (c) Zoom de (a)

(d) $(S^{in}, D) = o_4$ (e) Zoom de (d) (f) $(S^{in}, D) = o_3$

(g) $(S^{in}, D) = o_2$ (h) Zoom de (g) (i) $(S^{in}, D) = o_1$

FIGURE 5.11 – *Les courbes des fonctions* $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ *(en rouge) et* $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ *(en bleu), pour* (S^{in}, D) *fixé et la valeur correspondante de* $P(S^{in}, D)$ *(en black). Les valeurs* r_k, $k = 0, \ldots, 4$ *sont données dans la Table 5.4.*

de $r_2(S^{in}, D)$ correspondant aux quatre points opératoires o_k, $k = 2, 3, 4, 5$ décrits dans les panels (a) et (b). La figure montre également les valeurs de $r_3(S^{in}, D)$ et $r_4(S^{in}, D)$ correspondant à $o_5 = (4, 0.4)$. Les valeurs numériques de r_2, r_3 et r_4, à deux chiffres sont rassemblées dans le Tableau 5.4. Ce tableau donne aussi $r_0(S^{in}, D)$ et $r_1(S^{in}, D)$, dont les expressions sont

connues analytiquement, voir Tableau 5.3.

La Figure 5.11 montre $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$ en tant que fonctions de r, pour les cinq points opératoires o_k, $k = 1..5$ montrés dans la Figure 5.10 (a) et (b). Rappelons d'abord les prédictions théoriques.

Puisque $o_5 = (4, 0.4) \in \mathcal{J}_5$, ce point opératoire satisfait la condition $S^{in} > \pi_2(D) > \pi_1(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(4, 0.4, r) > P(4, 0.4)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(4, 0.4, r) > P(4, 0.4)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < r_3$ ou $r_4 < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.11 (a), le zoom dans le panel (b) montrant les valeurs r_0 et r_3, et le zoom dans le panel (c), montrant les valeurs r_4 et r_1.

D'autre part, puisque $o_4 = (1.5, 0.4) \in \mathcal{J}_4$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_2(D) > S^{in} > \pi_1(D) > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(1.5, 0.4, r) > P(1.5, 0.4)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(1.5, 0.4, r) > P(1.5, 0.4)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.11 (d) et le zoom dans le panel (e), montrant la valeur r_0.

Puisque $o_3 = (0.32, 0.4) \in \mathcal{J}_3$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_1(D) > S^{in} > \lambda(2D + a) > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(0.32, 0.4, r) < P(0.32, 0.4)$ pour tout $r \in (0, 1-r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(0.32, 0.4, r) > P(0.32, 0.4)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.11 (f), montrant les valeurs r_0, r_2 et $1 - r_0$.

Puisque $o_2 = (0.26, 0.4) \in \mathcal{J}_2$, ce point opératoire satisfait la condition $\pi_1(D) > \lambda(2D + a) > S^{in} > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(0.26, 0.4, r) < P(0.26, 0.4)$ pour tout $r \in (0, 1-r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(0.26, 0.4, r) > P(0.26, 0.4)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.11 (g), montrant les valeurs $1 - r_0$, r_0 et r_2 et le zoom dans le panel (h), montrant la valeur r_2.

Enfin, puisque $o_1 = (0.21, 0.4) \in \mathcal{J}_1$, ce point opératoire satisfait la condi-

tion $\pi_1(D) > \lambda(2D+a) > S^{in} > \pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6, nous déduisons que $P_1(0.21, 0.4, r) < P(0.21, 0.4)$ pour tout $r \in (0, 1-r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8, nous déduisons que $P_2(0.21, 0.4, r) < P(0.21, 0.4)$ pour tout $r_0 < r < 1$. Ce comportement est illustré sur la Figure 5.11 (i), montrant les valeurs $1 - r_0$ et r_0.

Rappelons que lorsque $r_0 < 1/2$, cela correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_1, tandis que lorsque $r_0 > 1/2$, cela correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_0. Le premier cas est visible sur les Figures 5.11 (a), (b), (d), (e) et (f), et le second cas est illustré par les Figures 5.11 (g) et (i). Rappelons également que $1 - r_0$ correspond à une bifurcation transcritique de E_1 et de E_0, qui est observé en 5.11 (a), (d), (f), (g) et (i).

Remarque 5.11. *Lorsque a tend vers 0, les courbes Π_1 et Π_2 tendent vers l'axe S^{in} tandis que les courbes Π et $\Phi_{1/2}$ tendent l'une vers l'autre. Par conséquent, dans le cas limite $a = 0$, il n'existe que les régions J_0, J_1 et J_3, délimitées par les courbes Φ_1 et $\Phi_{1/2}$. Ce résultat est en accord avec les résultats obtenus dans le cas sans mortalité, voir la Section 3. 5 du Chapitre 3.*

La Figure 5.11 montre que pour les points opératoires o_5 et o_4, le dispositif le plus efficace est obtenu pour $r_1^{opt}(o_5) \approx 0.789$ et $r_1^{opt}(o_4) \approx 0.616$. Pour ces points opératoires, le maximum de la productivité est obtenu pour l'équilibre instable E_1. D'autre part, pour les points opératoires o_3 et o_2 le dispositif en série le plus efficace est obtenu pour $r_2^{opt}(o_3) \approx 0.707$ et $r_2^{opt}(o_2) \approx 0.912$. Pour ces points opératoires, la productivité du dispositif en série est obtenue avec la coexistence de l'équilibre E_2.

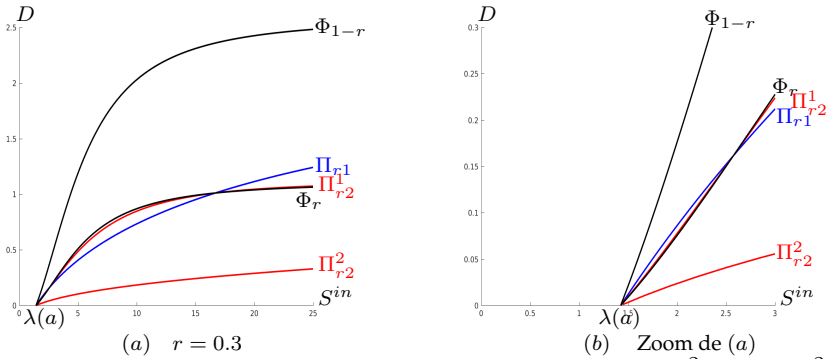
5. 4.4 La fonction de Hill

Dans cette section, nous appliquons nos résultats à la fonction de croissance de Hill $f(S) = mS^p/(K^p + S^p)$ où m est définie par (2.3). Puisque $f'(S) = mpK^pS^{p-1}/(K^p + S^p)^2 > 0$, f satisfait l'Hypothèses 2.1. De plus, il a été prouvé dans la Section 3. 5 du Chapitre 3, que pour la fonction de Hill, $f_a''(S) > 0$ pour tout $a \geq 0$ et tout $S > \lambda(a)$, où $f_a(S) = 1/(f(S) - a)$. En utilisant la Proposition 5.10, nous remarquons que les Hypothèses 5.1 et

5.4 sont satisfaites. Enfin, il a également été prouvé dans la Section 3. 5 du Chapitre 3 que pour la fonction de Hill,

$$f'\left(\lambda\left(\frac{D}{r}+a\right)\right) < \frac{1}{r}f'(\lambda(D+a)), \qquad \text{pour tout } r \in (0,1).$$

En remplaçant r par $1-r$, nous déduisons que (5.29) est satisfaite. Par conséquent, en utilisant le Lemme 5.10 nous déduisons que l'Hypothèse 5.2 est satisfaite. Comme pour les fonctions linéaire et Monod, les Hypothèses 5.3, 5.5 et 5.6 seront vérifiées graphiquement.



(a) $r = 0.3$ (b) Zoom de (a)

FIGURE 5.12 – (a) *Le diagramme opératoire pour* $f(S) = 4S^2/(25+S^2)$, $a = 0.3$ *montrant les courbes* Φ_r *et* Φ_{1-r} *(en noir),* Π_{r1} *(en bleu),* Π^1_{r2} *et* Π^2_{r2} *(en rouge).* (b)*: Un zoom montrant le premier point d'intersection de* Φ_r, Π_{r1} *et* Π^1_{r2}. (c)*: Un zoom montrant le second point d'intersection de* Φ_r, Π_{r1} *et* Π^1_{r2}.

$f(S)$	$=$	$\frac{mS^p}{K^p+S^p}$
$\lambda(D)$	$=$	$K\left(\frac{D}{m-D}\right)^{\frac{1}{p}}$
$p_1(D,r)$	$=$	$\frac{K}{ar}\left((D+a)\left(\frac{D+a(1-r)}{(m-a)(1-r)-D}\right)^{\frac{1}{p}} - (D+(1-r)a)\left(\frac{D+a}{m-D-a}\right)^{\frac{1}{p}}\right)$
$\pi_1(D)$	$=$	$K\frac{(m-pa)D+pa(m-a)}{pa(D+a)}\left(\frac{D+a}{m-D-a}\right)^{\frac{1}{p}+1}$
$\pi(D)$	$=$	$K\frac{-pD^2+(m(p+1)-3pa)D+2pa(m-a)}{p(D+2a)(D+a)}\left(\frac{D+a}{m-D-a}\right)^{\frac{1}{p}+1}$
$r_0(S^{in},D)$	$=$	$\frac{D(K^P+S^{in\,P})}{mS^{in\,P}-a(K^P+S^{in\,P})}$

TABLE 5.5 – f *Hill*

Dans la Figure 5.13, nous supposons que $f(S) = 4^2S/(5^2+S)$ et $a = 0.3$. La courbe Π_2 représentée numériquement et que les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$, Π_1

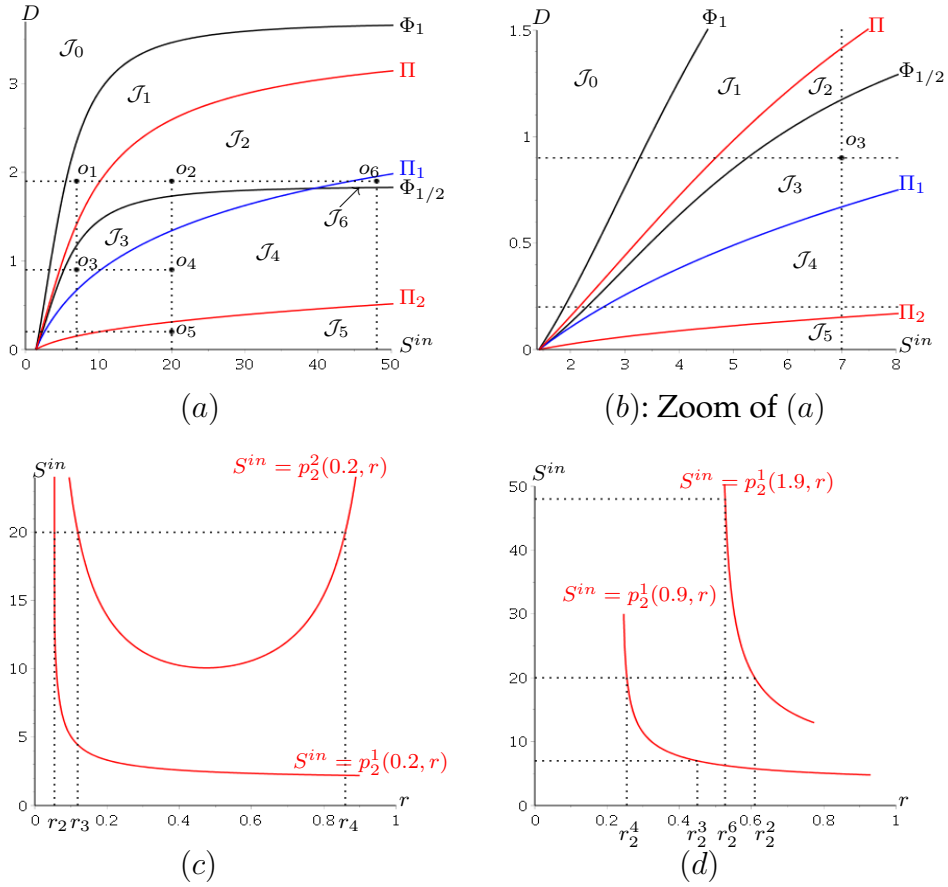


FIGURE 5.13 – *(a) et (b): Les courbes Φ_1, $\Phi_{1/2}$ (en noir), Π_1 (en bleu), Π et Π_2 (en rouge) divisant le plan opératoire en sept régions, $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$ et les points opératoires $o_k \in \mathcal{J}_k$, $k = 1..6$. (c): Illustration graphique des Hypothèses 5.5 et 5.6, pour $D = 0.2$, montrant les valeurs $r_2 = r_2(S^{in}, D)$, $r_3 = r_3(S^{in}, D)$ et $r_4 = r_4(S^{in}, D)$, correspondant respectivement au point o_5. (d): Illustration graphique de l'Hypothèse 5.5, pour $D = 0.9$ et $D = 1.9$, montrant les valeurs $r_2^k = r_2(S^{in}, D)$, correspondant respectivement aux points o_k, $k = 2, 3, 4, 6$. Les points opératoires sont $o_1 = (8, 1.9)$, $o_2 = (20, 1.9)$, $o_3 = (8, 0.9)$, $o_4 = (20, 0.9)$, $o_5 = (20, 0.2)$ et $o_6 = (48, 1.9)$.*

et Π sont représentées dans (a) et (b) de la Figure 5.13. Nous constatons que la courbe Π_2 se situe à droite des courbes Π_1 et $\Phi_{1/2}$. Par conséquent, ces courbes divisent le plan opératoire en sept régions notées $\mathcal{J}_k$, $k = 0..6$. Illustrons le comportement des productivités $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$, en fonction de r, pour les points opératoires $o_k \in J_k$, $k = 0..6$, représentés sur la Figure 5.13 (a) et (b).

La Figure 5.13 (c) montre les fonctions $r \mapsto p_2^1(D, r)$ et $r \mapsto p_2^2(D, r)$, pour

	r_0	r_1	r_2	r_3	r_4
$o_6 = (48, 1.9)$	$5.20\ 10^{-1}$	$5.30\ 10^{-2}$	$5.27\ 10^{-1}$		
$o_5 = (20, 0.3)$	$5.77\ 10^{-2}$	$9.36\ 10^{-1}$	$5.42\ 10^{-2}$	$1.19\ 10^{-1}$	$8.60\ 10^{-1}$
$o_4 = (20, 0.9)$	$2.60\ 10^{-1}$	$5.18\ 10^{-1}$	$2.55\ 10^{-1}$		
$o_3 = (7, 0.9)$	$3.83\ 10^{-1}$		$4.50\ 10^{-1}$		
$o_2 = (20, 1.9)$	$5.48\ 10^{-1}$		$6.09\ 10^{-1}$		
$o_1 = (7, 1.9)$	$8.09\ 10^{-1}$				

TABLE 5.6 – *Les valeurs des r_k, correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_3, o_4, o_5, o_6 et o_7 dans la Figure 5.14.*

$D = 0.2$ correspondant à la ligne horizontale $D = 0.2$ représentée dans les panels (a) et (b) de la figure. Il apparaît que $r \mapsto p_2^1(D, r)$ est strictement décroissante et que $r \mapsto p_2^2(D, r)$ est strictement décroissante puis strictement croissante. Par conséquent, les Hypothèses 5.5 et 5.6 sont satisfaites. La Figure 5.13 (c) montre les valeurs de $r_2(S^{in}, D)$, $r_3(S^{in}, D)$ et $r_4(S^{in}, D)$ correspondant à $o_5 = (20, 0.2)$. La Figure 5.13 (d) montre les fonctions $r \mapsto p_2^1(D, r)$ pour $D = 0.9$ et $D = 1.9$, correspondant aux lignes horizontales $D = 0.9$ et $D = 1.9$ représentées dans les panels (a) et (b) de la figure. Il apparaît que $r \mapsto p_2^1(D, r)$ est strictement décroissante. Par conséquent, l'Hypothèse 5.5 est satisfaite. La Figure 5.13 (d) montre les valeurs de $r_2(S^{in}, D)$ correspondant aux deux points opératoires o_k, $k = 2, 3, 4, 6$ dessinés dans les panels (a) et (b). Les valeurs numériques de r_0, r_1, r_2, r_3 et r_4, avec trois chiffres, sont rassemblées dans le Tableau 5.6. La Figure 5.14 montre $P_1(S^{in}, D, r)$ et $P_2(S^{in}, D, r)$, en fonction de r, pour les six points opératoires o_k, $k = 1..6$ représentés sur la Figure 5.13 (a) et (b). Rappelons d'abord les prédictions théoriques.

Puisque $o_6 = (48, 1.9) \in \mathcal{J}_6$, ce point opératoire satisfait la condition $\Pi_2(D) > \lambda(2D + a) > S^{in} > \Pi_1(D) > \Pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous déduisons que $P_1(48, 1.9, r) > P(48, 1.9)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(48, 1.9, r) > P(48, 1.9)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.13 (h), montrant les valeurs r_1, $1 - r_0$, r_0 et r_2, et le zoom dans le panel (i) montrant la valeur r_1.

Similairement, puisque $o_5 = (20, 0.2) \in \mathcal{J}_5$, ce point opératoire satisfait la condition $S^{in} > \Pi_2(D) > \Pi_1(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous

déduisons que $P_1(20, 0.2, r) > P(20, 0.2)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(20, 0.2, r) > P(20, 0.2)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < r_3$ ou $r_4 < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.14 (a), le zoom dans le panel (b) montrant les valeurs r_0 et r_3, et le zoom dans le panel (c), montrant les valeurs r_4 et r_1.

D'autre part, puisque $o_4 = (20, 0.9) \in \mathcal{J}_4$, ce point opératoire satisfait la condition $\Pi_2(D) > S^{in} > \Pi_1(D) > \Pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous déduisons que $P_1(20, 0.9, r) > P(20, 0.9)$ si et seulement si $0 < r < r_1$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(20, 0.9, r) > P(20, 0.9)$ si et seulement si $r_0 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.14 (d).

Puisque $o_3 = (7, 0.9) \in \mathcal{J}_3$, ce point opératoire satisfait la condition $\Pi_1(D) > S^{in} > \lambda(2D + a) > \Pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous déduisons que $P_1(7, 0.9, r) < P(7, 0.9)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(7, 0.9, r) > P(7, 0.9)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.14 (e), montrant les valeurs r_0, r_2 et $1 - r_0$.

Puisque $o_2 = (20, 1.9) \in \mathcal{J}_2$, ce point opératoire satisfait la condition $\Pi_1(D) > \lambda(2D + a) > S^{in} > \Pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous déduisons que $P_1(20, 1.9, r) < P(20, 1.9)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(20, 1.9, r) > P(20, 1.9)$ si et seulement si $r_2 = \max\{r_0, r_2\} < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.14 (f), montrant les valeurs $1 - r_0$, r_0 et r_2.

Finalement, puisque $o_1 = (7, 1.9) \in \mathcal{J}_1$, ce point opératoire satisfait la condition $\Pi_1(D) > \lambda(2D + a) > S^{in} > \Pi(D)$. Par conséquent, de la Proposition 5.6 nous déduisons que $P_1(7, 1.9, r) < P(7, 1.9)$ pour tout $r \in (0, 1 - r_0)$. De plus, de la Proposition 5.8 nous déduisons que $P_2(7, 1.9, r) > P(7, 1.9)$ pour tout $r_0 < r < 1$. Ce comportement est illustré dans la Figure 5.14 (g), montrant les valeurs $1 - r_0$ et r_0.

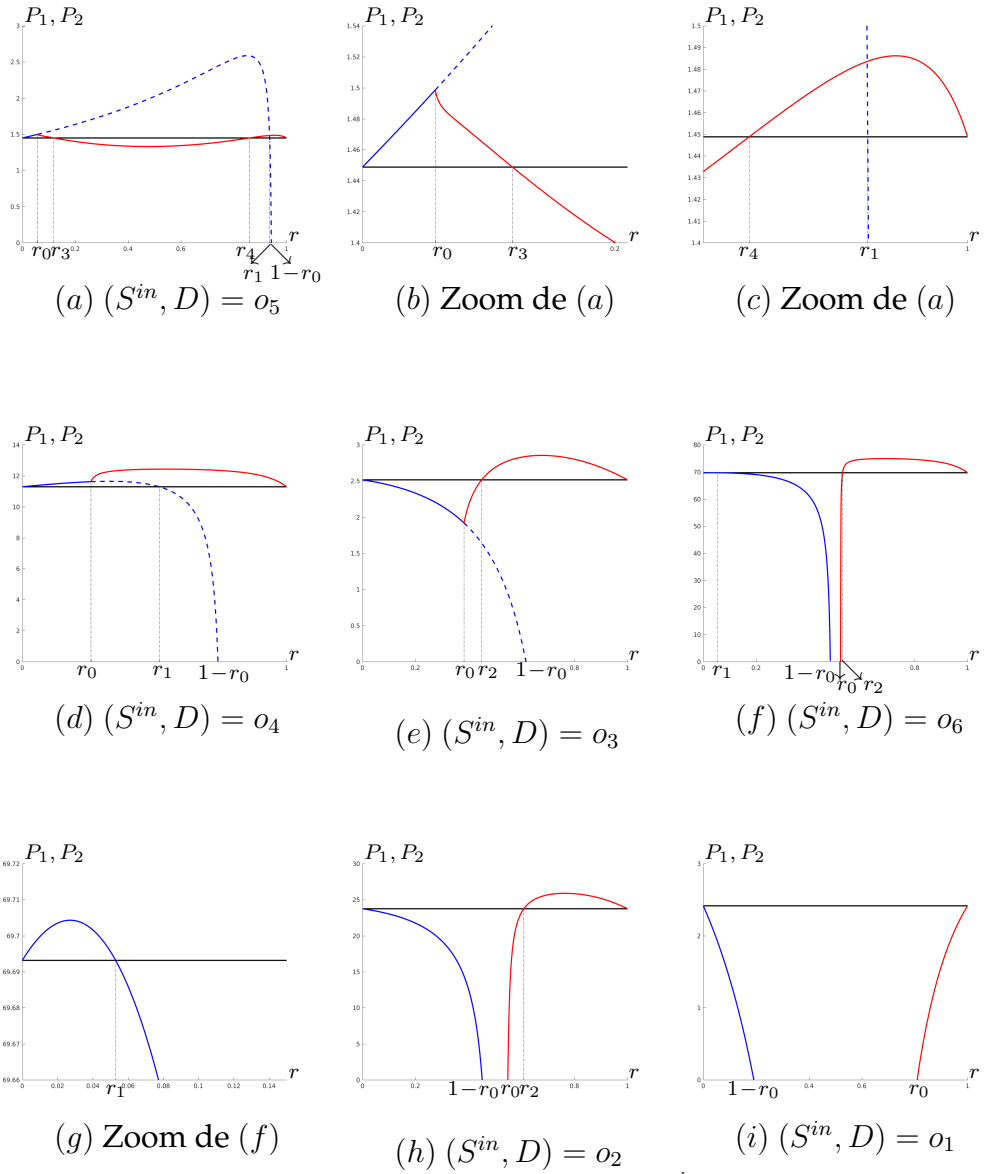
Rappelons que lorsque $r_0 < 1/2$, alors r_0 correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_1, tandis que lorsque $r_0 > 1/2$, alors r_0 correspond à une bifurcation transcritique de E_2 et E_0. Le premier cas est visible sur

les Figures 5.14 (a), (b), (d) et (e), et le second cas est visible sur la Figure 5.14 (g), (h) et (i). Rappelons aussi que $1 - r_0$ correspond à une bifurcation transcritique de E_1 et E_0, qui est observé dans 5.14 (a), (d), (e), (f), (g) et (h).

Figure 5.14 montre que pour le point opératoire o_5, le dispositif en série le plus efficace est obtenu pour $r_1^{opt}(o_5) \approx 0.851$. Pour ce point opératoire, le maximum de la productivité est obtenu pour l'équilibre instable E_1. D'autre part, pour les points opératoires o_4, o_3, o_2 et o_6, le dispositif en série le plus efficace est obtenu pour $r_2^{opt}(o_4) \approx 0.544$, $r_2^{opt}(o_3) \approx 0.676$, $r_2^{opt}(o_2) \approx 0.764$ et $r_2^{opt}(o_6) \approx 0.687$. Pour ces points opératoires, la productivité du dispositif en série est obtenue avec la coexistence de l'équilibre E_2.

5. 5 Conclusion

Le but de ce chapitre est de généraliser les résultats liés à la productivité de la biomasse de deux chémostats interconnectés en série, obtenus dans le cas sans mortalité, que nous retrouvons dans le Chapitre 3. En premier lieu, nous nous sommes penchés sur la question suivante: *Quelles sont les trois conditions opératoires dépendant de la distribution du volume total entre les deux chémostats r, la concentration de substrat en entrée S^{in} et le taux de dilution D, pour lesquelles la productivité du dispositif en série est plus grande que la productivité d'un seul chémostat ?* La première constatation que nous faisons est que contrairement au cas sans mortalité, la productivité de la biomasse P_2, à l'équilibre E_2, où l'espèce est maintenue dans les deux réservoirs n'est pas toujours plus grande que la productivité de la biomasse P_1, à l'équilibre E_1, où l'espèce n'est maintenue que dans le second réservoir. La réponse à cette question se trouve dans les Théorèmes 5.1 et 5.2 que nous avons établi. Le résultat constituant la réponse à cette question a induit deux autres questions qui sont: *D'une part, en supposant que les deux paramètres opératoires, la concentration de substrat en entrée S^{in} et la distribution du volume total entre les deux chémostats r, sont fixés, quelles sont les valeurs du troisième paramètre opératoire, le taux de dilution D, pour lesquelles les productivités P_1 et P_2 du dispositif en série sont plus grandes que la productivité P d'un seul chémostat? D'autre part,*



(a) $(S^{in}, D) = o_5$ (b) Zoom de (a) (c) Zoom de (a)

(d) $(S^{in}, D) = o_4$ (e) $(S^{in}, D) = o_3$ (f) $(S^{in}, D) = o_6$

(g) Zoom de (f) (h) $(S^{in}, D) = o_2$ (i) $(S^{in}, D) = o_1$

FIGURE 5.14 – *Les courbes des fonctions $r \mapsto P_2(S^{in}, D, r)$ (en rouge) et $r \mapsto P_1(S^{in}, D, r)$ (en bleu), pour (S^{in}, D) fixé et la valeur de $P(S^{in}, D)$ correspondant (en noir). Les valeurs r_k, $k = 0, \ldots, 4$ sont données dans la Table 5.6.*

en supposant que les deux paramètres opératoires, la concentration de substrat en entrée S^{in} et le taux de dilution D, sont fixés, quelles sont les valeurs du troisième paramètre opératoire relié à la distribution du volume total entre les deux chémostats r, pour lesquelles les productivités P_1 et P_2 du dispositif en série sont plus grandes que la productivité P d'un seul chémostat? La réponse à ces deux

questions est d'une importance biologique puisque cela permet de savoir quelle structure entre le dispositif en série ou un seul chémostat, il serait judicieux et opportun de considérer. En effet, les conditions pour lesquelles la configuration en série est avantageuse ou désavantageuse, par rapport à la productivité de la biomasse des deux équilibres E_1 et E_2, sont clairement décrites et explicités tout au long de ce chapitre. La réponse à la seconde question se situe dans la Section 5. 2.3 où nous analysons la productivité de la biomasse par rapport au taux de dilution D. Nous répondons à la troisième question dans le Section 5. 3 où nous analysons la productivité de la biomasse par rapport à la distribution du volume total c'est-à-dire par rapport à r. Les Figures 5.8, 5.11 et 5.14 montrent que les réponses à ces dernières questions sont plus subtiles et non intuitives que dans le cas sans mortalité. En particulier, la productivité à l'équilibre E_2 peut être plus grande que la productivité d'un seul chémostat dans le cas où la configuration en série à un volume du premier réacteur suffisamment petit ou suffisamment grand (proche du volume total). Dans le cas sans mortalité cela ne se produit que lorsque le volume du premier réacteur est suffisamment grand. Ce qui est également nouveau c'est que pour une concentration de substrat en entrée fixée, si le praticien a la possibilité de choisir le taux de dilution alors la configuration en série devient la structure à considérer. Ceci est due à la présence de la mortalité car dans le cas sans mortalité, il a été montré dans le Chapitre 3 que la productivité de la biomasse du dispositif en série est toujours plus petite que le maximum par rapport au taux de dilution de la productivité d'un seul chémostat. Avec présence de la mortalité, la Figure 5.5 donne une évidence numérique que par rapport au taux de dilution, la configuration en série peut avoir une productivité plus grande que le maximum de la productivité d'un seul chémostat. Cette propriété a également été démontrée pour le débit de biogaz dans la Chapitre 4. *La question de savoir si cette propriété est toujours vraie pour la productivité de la biomasse reste ouverte. Nous pensons que ce problème est difficile et mérite d'être approfondi*.

CHAPITRE 6

Dispositif en série multi-alimentés [1]

Sommaire

6. 1 Introduction 212

6. 2 Modèle mathématique 213

6. 3 Diagramme opératoire 220

6. 4 Performance selon la concentration de substrat 221

6. 5 Comparaison de la performance d'un seul chémostat, du dispositif en série mono-alimenté et du dispositif en série multi-alimenté 234

6. 6 La concentration de substrat du dispositif en série multi-alimenté et d'un seul chémostat par rapport au taux de dilution 238

6. 7 Conclusion 239

6. 8 Perspectives 241

1. Ce chapitre est en cours d'étude et d'évolution.

6. 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons une configuration de deux chémostats interconnectés en séries multi-alimentés telle que représentée dans la Figure 6.1. La particularité de ce modèle est la présence du paramètre $\alpha \in (0, 1)$ qui définit la répartition de la concentration de substrat S^{in} qui alimente les deux réservoirs en entrée. Le premier réservoir et de volume rV et le second réservoir est de volume $(1 - r)V$ avec $r \in (0, 1)$ tel que $V = rV + (1 - r)V$ est le volume total de la structure de flux constant désigné par Q.

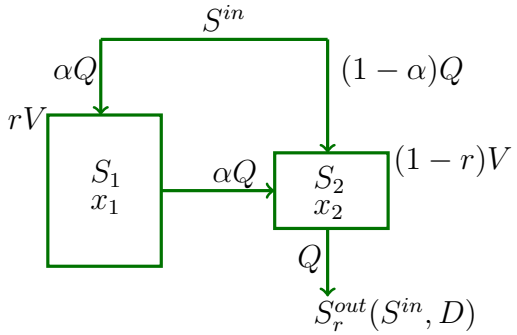


FIGURE 6.1 – *Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés.*

Le modèle mathématique de cette configuration en série et l'étude des états d'équilibres correspondant, sont présentés dans la Section 6. 2. Ces résultats sont une extension des résultats obtenus dans le Chapitre 3 consacré à l'étude du dispositif en série mono-alimenté, où le second réservoir n'est pas alimenté en entrée. La Section 6. 3 est dédiée au diagramme opératoire décrivant le comportement du système (6.1). Ensuite, dans la Section 6. 4 est analysée la performance du dispositif en série multi-alimenté selon la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre. Cette analyse est suivie d'une comparaison avec la performance d'un seul chémostat défini par (2.2). Pour une meilleure compréhension et une comparaison plus aboutie, dans la Section 6. 5, nous donnons plusieurs simulations numériques qui comparent la performance du dispositif en série multi-alimenté défini par (6.1), le dispositif en série mono-alimenté défini par (3.2) et un seul chémostat défini par (2.2), selon la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre. Enfin, une conclusion est donnée dans la Section 6. 7.

Ce chapitre est encore en cours d'étude et d'évolution. Plusieurs questions évoquées dans la Section 6. 7, sont des problèmes ouverts. Le lecteur manquera peut être de certains détails dans cette étude qui seront fournis ultérieurement dans un article en cours de préparation.

6. 2 Modèle mathématique

Pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$, le modèle mathématique représentant la configuration en série schématisée dans la Figure 6.1 est donné par le système d'équations suivant:

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{\alpha}{r} D\left(S^{in} - S_1\right) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{\alpha}{r} D x_1 + f(S_1)x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{1-\alpha}{1-r} D\left(S^{in} - S_2\right) + \tfrac{\alpha}{1-r} D\left(S_1 - S_2\right) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= -\tfrac{1-\alpha}{1-r} D x_2 + \tfrac{\alpha}{1-r} D\left(x_1 - x_2\right) + f(S_2)x_2. \end{aligned} \tag{6.1}$$

La fonction de croissance f vérifie l'Hypothèse 2.1, ainsi que les définitions (2.3) et (2.4). Les taux de dilution correspondant respectivement au premier et au second réservoir sont $D_1 := \frac{\alpha Q}{rV}$ et $D_2 := \frac{(1-\alpha)Q}{(1-r)V}$ où $D = \frac{Q}{V}$.

Remarque 6.1. *Notons que pour $r \in (0, 1)$:*

- *Si $\alpha = 0$ alors le système* (6.1) *avec D comme taux de dilution et $(1 - r)V$ comme volume total, correspond à une configuration d'un seul chémostat, voir la Figure 6.2 (a).*
- *Si $\alpha = 1$ alors le système* (6.1) *correspond au système* (3.2) *d'un dispositif en série mono-alimenté étudié dans le Chapitre 3, voir la Figure 6.2 (b).*

Pour $\alpha \in (0, 1)$:

- *Si $r = 0$ alors le système* (6.1) *correspond exactement au système* (2.2) *d'un seul chémostat de volume V et de taux de dilution D, donné dans le Chapitre 2, voir la Figure 6.3 (a).*
- *Si $r = 1$ alors le système* (6.1) *avec $\alpha D = \alpha Q/V$ comme taux de dilution et V comme volume total , correspond à une configuration d'un seul*

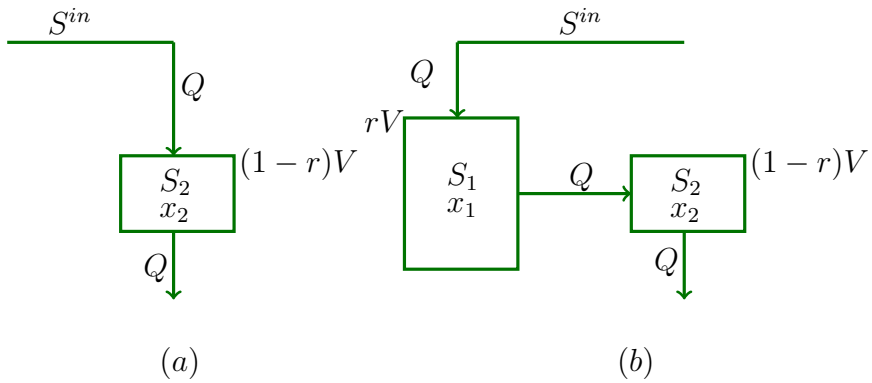


FIGURE 6.2 – *Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés pour tout* $r \in (0,1)$ *avec* $\alpha = 0$ *ou* $\alpha = 1$.

chémostat, voir la Figure 6.3 (b).

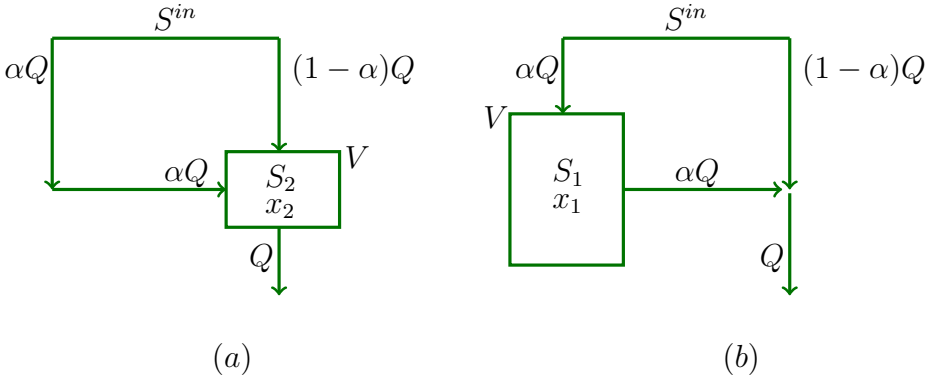


FIGURE 6.3 – *Configuration de deux chémostats en série multi-alimentés pour tout* $\alpha \in (0,1)$ *avec* $r = 0$ *ou* $r = 1$.

Les solutions $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ du système (6.1) avec la condition initiale $(S_1^0, x_1^0, S_2^0, x_2^0)$ vérifient le Lemme 3.1. L'existence et la stabilité des équilibres du système (6.1) sont données dans le résultat suivant.

Théorème 6.1. *Supposons que l'Hypothèse 2.1 est vérifiée. Les états d'équilibres du systèmes* (6.1) *sont:*

1) L'équilibre de lessivage $E_0 = (S^{in}, 0, S^{in}, 0)$ *qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si*

$$D \geq \max\left\{\frac{r}{\alpha}, 1-r\right\} f(S^{in}). \tag{6.2}$$

Il est LES si et seulement si $D > \max\left\{\frac{r}{\alpha}, 1-r\right\} f(S^{in})$.

2) L'équilibre $E_1 = (S^{in}, 0, \overline{S}_2, S^{in} - \overline{S}_2)$ *de lessivage dans le premier réservoir mais pas dans le second, où* $\overline{S}_2$ *est donné par* $\overline{S}_2 = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$. *Cet équilibre existe si et seulement si* $D < (1-r)f(S^{in})$. *Il est GAS si et seulement si*

$$\frac{r}{\alpha} f(S^{in}) \leq D \text{ et } D < (1-r)f(S^{in}). \tag{6.3}$$

Il est LES si et seulement si $\frac{r}{\alpha} f(S^{in}) < D$ *et* $D < (1-r)f(S^{in})$.

3) L'équilibre $E_2 = (S_1^*, S^{in} - S_1^*, S_2^*, S^{in} - S_2^*)$ *de persistance de l'espèce dans les deux chémostats, où* S_1^* *est donné par* $S_1^* = \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ *et* $S_2^* = S_2^*(S^{in}, D, r)$ *est l'unique solution de l'équation*

$$h(S_2) = f(S_2) \quad \textit{avec} \quad h(S_2) := \frac{D}{1-r}\left(1 - \alpha\frac{S^{in} - S_1^*}{S^{in} - S_2}\right). \tag{6.4}$$

Cet équilibre existe et il est positif si et seulement si $D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$. *Il est GAS et LES dès qu'il existe et qu'il est positif.*

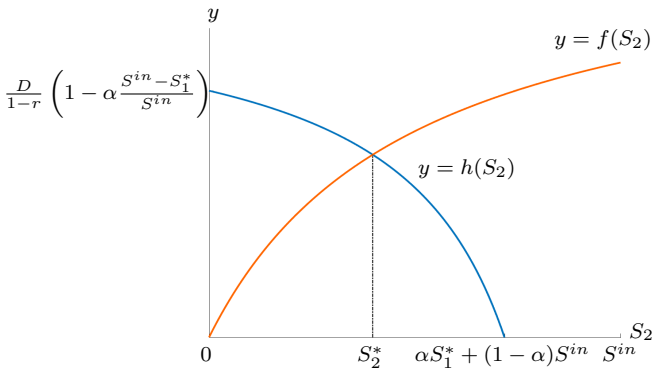


FIGURE 6.4 – *Illustration graphique de l'équation* (6.4).

Démonstration. **Existence des équilibres:**

Remarquons que le système (6.1) a une structure en cascade. Considérons le changement de variable $z_i(t) = S_i(t) + x_i(t)$ $(i = 1, 2)$. Ainsi, le système (6.1) devient comme suit:

$$\begin{aligned}
\dot{z}_1 &= \tfrac{\alpha D}{r}(S^{in} - z_1) \\
\dot{x}_1 &= -\tfrac{\alpha D}{r} x_1 + f(z_1 - x_1)x_1 \\
\dot{z}_2 &= \tfrac{(1-\alpha)D}{1-r}(S^{in} - z_2) + \tfrac{\alpha D}{1-r}(z_1 - z_2) \\
\dot{x}_2 &= -\tfrac{(1-\alpha)D}{1-r} x_2 \tfrac{\alpha D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(z_2 - x_2)x_2.
\end{aligned} \tag{6.5}$$

Nous pouvons facilement montrer que $\lim_{t\to+\infty} z_i(t) = S^{in}$ $(i = 1, 2)$. Donc $(x_1(t), x_2(t))$ satisfait des dynamiques asymptotiquement autonomes, dont le système limite

$$\begin{array}{rcl} \dot{x}_1 & = & -\frac{\alpha D}{r}x_1 + f(S^{in} - x_1)x_1 \\ \dot{x}_2 & = & -\frac{(1-\alpha)D}{1-r}x_2 + \frac{\alpha D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S^{in} - x_2)x_2 \end{array} \tag{6.6}$$

est défini dans le carré $\Sigma := [0, S^{in}] \times [0, S^{in}]$. Le système (6.6) a une structure en cascade. Il admet au plus trois équilibres:

$$e_0 := (0, 0), e_1 := \left(0, S^{in} - \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right) \text{ et } e_2 := \left(S^{in} - \lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right), x_2^*\right)$$

où $x_2^* \in (0, S^{in})$, si elle existe, est une solution de l'équation

$$\varphi(x_2) = S^{in} - \lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right), \text{ où } \varphi(x_2) := \tfrac{x_2}{\alpha}\left(1 - \tfrac{1-r}{D}f(S^{in} - x_2)\right). \tag{6.7}$$

Les équilibres E_0, E_1 et E_2 de (6.1) correspondent respectivement aux équilibres e_0, e_1 et e_2. Ils ont les mêmes valeurs x_i, $i = 1, 2$, et leurs S_i correspondant sont données par $S_i = S^{in} - x_i$, $i = 1, 2$. Notons que e_0, e_1 et e_2 donnent respectivement

$$(S_1, S_2) = (S^{in}, S^{in}), (S_1, S_2) = \left(S^{in}, \lambda\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right), (S_1, S_2) = \left(\lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right), S_2^*\right).$$

Ceci montre que $\overline{S}_2 = \lambda(D/(1-r))$ et $S_1^* = \lambda(\alpha D/r)$ ce qui rejoint l'énoncé du théorème. L'équilibre e_0, et donc l'équilibre correspondant à l'équilibre E_0, existe toujours. L'équilibre e_1 existe si et seulement si $S^{in} - \lambda(D/(1-r)) > 0$, c'est-à-dire $D < (1-r)f(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_1 dans le théorème. Concernant l'existence et l'unicité de e_2, notons que x_2^* est une solution de (6.7) si et seulement si $S_2^* = S^{in} - x_2^*$ satisfait $h(S_2^*) = f(S_2^*)$, ce qui prouve (6.4). La fonction h est strictement positive, strictement décroissante et $h(\alpha S_1^* + (1-\alpha)S^{in}) = 0$ où $S_1^* = \lambda(\alpha D/r)$, si et seulement si $S^{in} > \lambda(\alpha D/r)$. Comme $\alpha S_1^* + (1-\alpha)S^{in}$ est une combinaison convexe de S_1^* et S^{in} alors nous avons $S_1^* < \alpha S_1^* + (1-\alpha)S^{in} < S^{in}$, voir la Figure 6.4. Par conséquent, comme f est strictement croissante (voir l'Hypothèse 2.1), il existe une unique solution de $h(S_2) = f(S_2)$ dans $[0, \alpha S_1^* + (1-\alpha)S^{in})$ notée S_2^*. Donc l'équilibre e_2 existe si et seulement si $S^{in} > \lambda(\alpha D/r)$, c'est-à-dire $D < rf(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_2 dans l'énoncé du

théorème.

Stabilité locale des équilibres:

La matrice Jacobienne associée au système (3.7) est définie par

$$J := \begin{pmatrix} -\frac{\alpha D}{r} + A_1 & 0 \\ \frac{\alpha D}{1-r} & -\frac{D}{1-r} + A_2 \end{pmatrix} \text{ avec } A_{i=1,2} = f(S^{in} - x_i) - f'(S^{in} - x_i)x_i.$$

Les valeurs propres de cette matrice triangulaire sont les éléments de sa diagonale. Pour e_0, les valeurs propres sont $-\alpha D/r + f(S^{in})$ et $-D/(1-r) + f(S^{in})$. Ainsi, e_0, et donc E_0, est LES si et seulement si $D > \max\{r/\alpha, 1-r\}f(S^{in})$. Pour e_1, les valeurs propres sont $-\alpha D/r + f(S^{in})$ et $-f'(\lambda(D/(1-r)))(S^{in} - \lambda(D/(1-r)))$. La seconde valeur propre est strictement négative si et seulement si $D < (1-r)f(S^{in})$, autrement dit, e_1 existe. Ainsi, e_1, et donc E_1, est LES si et seulement si $(r/\alpha)f(S^{in}) < D < (1-r)f(S^{in})$. Pour e_2, les valeurs propres sont $-f'(\lambda(\alpha D/r))(S^{in} - \lambda(\alpha D/r))$ et $-D/(1-r) + f(S_2^*) - f'(S_2^*)x_2^*$, où $x_2^* = S^{in} - S_2^*$, et S_2^* est la solution de l'équation (6.4). Sachant que $S_1^* < S^{in}$, et comme nous le voyons dans la Figure 6.4, $0 < S_2^* < \alpha S_1^* + (1-\alpha)S^{in} < S^{in}$ donc $\alpha(S^{in} - S_1^*)/(S^{in} - S_2^*) > 0$. Ainsi, nous avons $h(S_2^*) < D/(1-r)$ et selon l'équation (6.4), c'est équivalent à $f(S_2^*) < D/(1-r)$. Par conséquent, la seconde valeur propre est strictement négative, ce qui montre que e_2, et donc E_2, est LES, si et seulement si la première valeur propre est strictement négative. Cette condition est équivalente à $S^{in} > \lambda(\alpha D/r)$, c'est-à-dire $D < (r/\alpha)f(S^{in})$, qui est la condition d'existence de E_2.

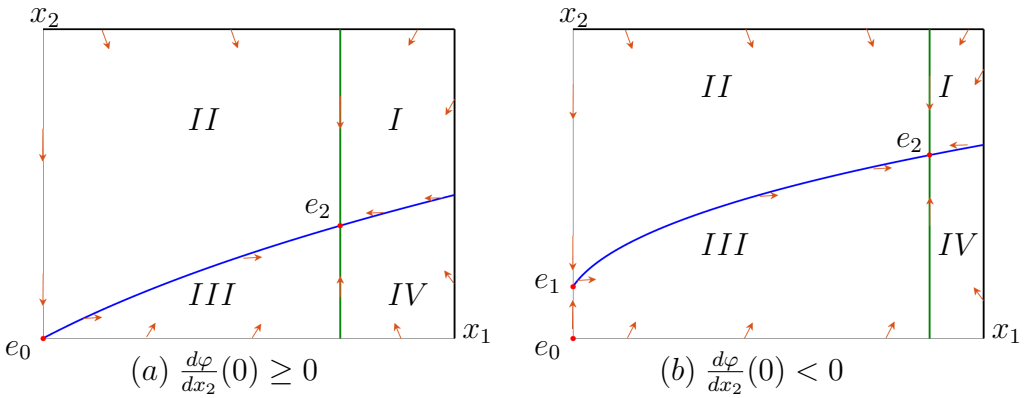


FIGURE 6.5 – *Stabilité globale de l'équilibre e_2. (a): e_1 n'existe pas. (b): e_1 existe.*

Stabilité globale des équilibres:

Similairement à la preuve du Théorème 3.1, nous utilisons les arguments du plan de phase afin de traiter la stabilité asymptotique globale. Nous donnons les détails de la preuve quand e_2 existe. Le cas où e_2 n'existe pas mais e_1 existe et le cas où ni e_2 ni e_1 n'existent sont traités de la même façon. Les isoclines $x_1 = S^{in} - \lambda(\alpha D/r)$ et $x_1 = \varphi(x_2)$, où φ est définie par (3.8), séparent l'intérieur de Σ en quatre régions définies par (3.9). Deux cas qui dépendent ou non de l'existence de e_1 doivent être distingués, voir la Figure 6.5. Nous considérons le cas où e_1 existe. Le cas où il n'existe pas est similaire. L'isocline $x_1 = \varphi(x_2)$ est telle que représentée sur la Figure 6.5 (b), c'est-à-dire, elle représente le graphe d'une fonction strictement croissante. En effet, en utilisant la définition (6.7) de φ, nous avons

$$\frac{d\varphi}{dx_2}(x_2) = \frac{1}{\alpha}\left(1 - \frac{1-r}{D}f(S^{in} - x_2) + \frac{1-r}{D}f'(S^{in} - x_2)x_2\right).$$

Notons que $\frac{d\varphi}{dx_2}(0) = \frac{1}{\alpha}\left(1 - \frac{1-r}{D}f(S^{in})\right)$. Par conséquent, e_1 existe si et seulement si $\frac{d\varphi}{dx_2}(0) < 0$ comme le montre la figure. Pour $x_2 \in (\overline{x}_2, S^{in})$, où $\overline{x}_2 = S^{in} - \lambda(D/(1-r))$ est la composante x_2 de e_1, nous avons

$$\frac{d\varphi}{dx_2}(x_2) > \frac{1}{\alpha}\left(1 - \frac{1-r}{D}f(S^{in})\right) > \frac{1}{\alpha}\left(1 - \frac{1-r}{D}f(S^{in} - \overline{x}_2)\right) = 0,$$

ce qui prouve que φ est strictement croissante. Le champ de vecteurs associé à (6.6) est horizontal si $x_1 = \varphi(x_2)$ et est vertical si $x_1 = 0$ ou $x_1 = S^{in} - \lambda(\alpha D/r)$. Il est dirigé comme indiqué sur la figure. D'abord supposons $(x_1(0), x_2(0)) \in I \cup III$. Ces régions sont positivement invariantes. Puisque dans I [resp. III], $x_1(t)$ et $x_2(t)$ sont strictement décroissantes [resp. croissantes], les limites suivantes existent:

$$\lim_{t\to+\infty} x_1(t) = x_{1\infty}, \quad \lim_{t\to+\infty} x_2(t) = x_{2\infty}. \tag{6.8}$$

Par conséquent, $(x_{1\infty}, x_{2\infty})$ est un équilibre de (6.6), qui appartient à la frontière $\overline{I}$ ou à la frontière $\overline{III}$. Puisque e_0, e_1 et e_2 (resp. e_2) sont les seuls équilibres dans $\overline{III}$ (resp. $\overline{I}$) et, puisque e_1 attire la seule solution avec $x_1(0) = 0$ et e_0 n'attire aucune solution de conditions initiales strictement positives, il

s'ensuit que

$$e_2 = (x_{1\infty}, x_{2\infty})\,. \tag{6.9}$$

Supposons maintenant que $(x_1(0), x_2(0)) \in IV$. Si $(x_1(t), x_2(t))$ reste dans IV pour tout $t > 0$ alors $x_1(\cdot)$ est strictement décroissante et $x_2(\cdot)$ est strictement croissante. Ainsi, les limites (6.8) existent. Par conséquent, $(x_{1\infty}, x_{2\infty})$ est un équilibre de (6.6), qui appartient à la frontière $\overline{IV}$. Puisque e_2 est le seul équilibre dans $\overline{IV}$, nous concluons que (6.9) est vérifié. Si $(x_1(t), x_2(t))$ quitte la région IV, alors il ne peut entrer que dans la région I. Par conséquent, comme nous l'avons montré précédemment, il tend nécessairement vers e_2 et donc, (6.9) est vérifié. Le même argument montre que toute solution de condition initiale dans II reste toujours dans II et converge ensuite vers e_2 ou quitte la région II, puis entre nécessairement dans la région III, et ensuite, elle tend vers e_2. Par conséquent, e_2 est GAS à l'intérieur de Σ. En utilisant la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes (voir l'annexe F de [57]), nous déduisons que E_2 est GAS si et seulement si il existe. □

Remarque 6.2. *Des bifurcations transcritiques apparaissent dans les cas limites* $D = \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$ *et* $D = (1-r) f(S^{in})$.

1. *Pour* $0 < r < \frac{\alpha}{1+\alpha}$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1 *quand* $D = (1-r) f(S^{in})$, *et une bifurcation transcritique de* E_1 *et* E_2 *quand* $D = \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$.

2. *Pour* $\frac{\alpha}{1+\alpha} < r < 1$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_2 *quand* $D = \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$ *et une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1 *quand* $D = (1-r) f(S^{in})$.

3. *Pour* $r = \frac{\alpha}{1+\alpha}$ *et* $D = \frac{\alpha}{1+\alpha} f(S^{in})$, *nous avons une bifurcation transcritique de* E_0 *et* E_1, *et* E_0 *et* E_2, *simultanément.*

6. 3 Diagramme opératoire

Soient les courbes $\Phi_{\frac{r}{\alpha}}$ et Φ_{1-r} dans le plan opératoire (S^{in}, D) définies par:

$$\begin{array}{rcl} \Phi_{\frac{r}{\alpha}} & := & \left\{(S^{in}, D) : D = \frac{r}{\alpha} f(S^{in})\right\}, \\ \Phi_{1-r} & := & \left\{(S^{in}, D) : D = (1-r) f(S^{in})\right\}. \end{array} \tag{6.10}$$

Les courbes $\Phi_{\frac{r}{\alpha}}$ et Φ_{1-r} divisent le plan positif (S^{in}, D) en plusieurs régions notées $I_0(r,\alpha)$, $I_1(r,\alpha)$, $I_2(r,\alpha)$ et $I_3(r,\alpha)$ définies par :

$$\begin{array}{rcll} I_0(r,\alpha) & := & \left\{(S^{in}, D) : \max\left\{\frac{r}{\alpha}, 1-r\right\} f(S^{in}) \leq D\right\}, & \\ I_1(r,\alpha) & := & \left\{(S^{in}, D) : \frac{r}{\alpha} f(S^{in}) \leq D < (1-r) f(S^{in})\right\}, & 0 \leq r < \frac{\alpha}{1+\alpha}, \\ I_2(r,\alpha) & := & \left\{(S^{in}, D) : 0 < D < \min\left\{\frac{r}{\alpha}, 1-r\right\} f(S^{in})\right\}, & \\ I_3(r,\alpha) & := & \left\{(S^{in}, D) : (1-r) f(S^{in}) \leq D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})\right\}, & \frac{\alpha}{1+\alpha} < r \leq 1. \end{array}$$

Nous fixons (r,α) dans $(0,1)^2$ et nous représentons dans le plan (S^{in}, D) les régions dans lesquelles la solution du système (6.1) avec une condition initiale positive, converge globalement vers l'un des états d'équilibres E_0, E_1 ou E_2. Dans le cas $0 \leq r < \frac{\alpha}{1+\alpha}$ [resp. $\frac{\alpha}{1+\alpha} < r \leq 1$], les régions $I_0(r,\alpha)$,

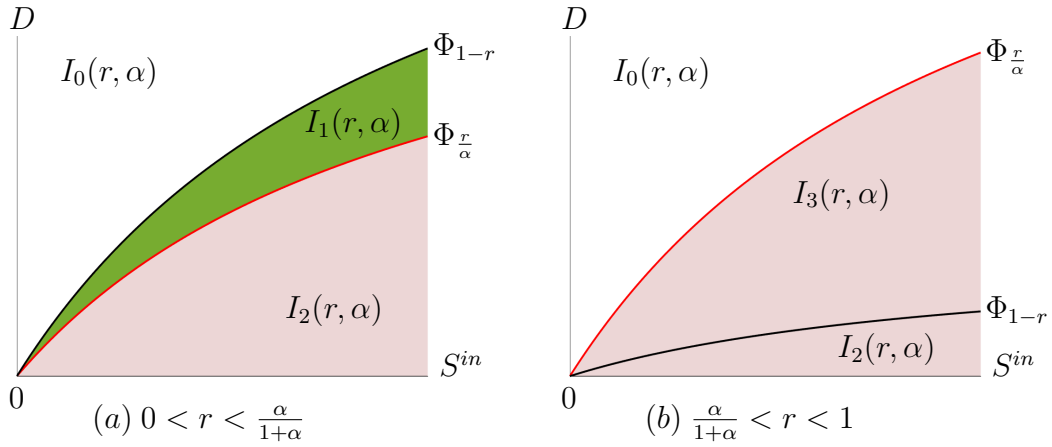


FIGURE 6.6 – *Le diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté selon les paramètres r et α.*

$I_1(r,\alpha)$ et $I_2(r,\alpha)$ [resp. $I_0(r,\alpha)$, $I_2(r,\alpha)$ et $I_3(r,\alpha)$] forment une partition du plan positif. La région $I_1(r,\alpha)$ pour $\frac{\alpha}{1+\alpha} \leq r \leq 1$ [resp. $I_3(r,\alpha)$ pour $0 \leq r \leq \frac{\alpha}{1+\alpha}$] est vide. Le comportement du système dans chaque région est donné dans le Tableau 6.1.

	$I_0(r,\alpha)$	$I_1(r,\alpha)$	$I_2(r,\alpha)$	$I_3(r,\alpha)$
E_0	GAS	I	I	I
E_1		GAS	I	
E_2			GAS	GAS

TABLE 6.1 – *Stabilité des équilibres dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

6. 4 Performance selon la concentration de substrat

Considérons la dépendance de la concentration de substrat en sortie par rapport à la concentration de substrat en entrée S^{in} et au taux de dilution D. Comme il est indiqué dans le Théorème 6.1, pour $(r,\alpha) \in (0,1)^2$, la concentration de substrat en sortie, à l'état d'équilibre, est donnée par les formules suivantes:

$$S_r^{out}(S^{in},D) = \begin{cases} S^{in} & \text{si} \quad \max\left\{\frac{r}{\alpha}, 1-r\right\} f(S^{in}) \leq D \\ \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & \text{si} \quad \frac{r}{\alpha} f(S^{in}) \leq D \text{ et } D \leq (1-r) f(S^{in}) \\ S_2^*(S^{in},D,r) & \text{si} \quad D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in}). \end{cases} \tag{6.11}$$

Lemme 6.1. *Pour tout* $0 \leq D < f(S^{in})$*, nous avons* $\lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in},D,r) = (1-\alpha)S^{in} + \alpha\lambda(\alpha D)$.

Démonstration. Soit $0 \leq D < f(S^{in})$. En utilisant (6.4), nous avons $h(S_2) = f(S_2)$ qui est équivalente à

$$D((1-\alpha)S^{in} + \alpha S_1^* - S_2^*) = (1-r)(S^{in} - S_2^*) f(S_2^*). \tag{6.12}$$

Comme $S_1^*|_{r=1} = \lambda(\alpha D)$ et $\lim_{r\to 1} f(S_2^*) < +\infty$ alors, (6.12) donnes $D((1-\alpha)S^{in} + \alpha\lambda(\alpha D) - \lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in},D,r)) = 0$. Par conséquent, pour tout $D > 0$, nous avons $\lim_{r\to 1} S_2^*(S^{in},D,r) = (1-\alpha)S^{in} + \alpha\lambda(\alpha D)$. □

Bien que S_r^{out} est définie par (6.11) pour $0 < r < 1$, comme $\overline{S}_2|_{r=0} = \lambda(D)$,

et selon le Lemme 6.1, par continuité, nous l'étendons pour $r = 0$ et pour $r = 1$ par

$$\begin{array}{rcl} S_0^{out}(S^{in}, D) & = & S^{out}(S^{in}, D) \\ S_1^{out}(S^{in}, D) & = & (1-\alpha)S^{in} + \alpha\lambda(\alpha D). \end{array} \tag{6.13}$$

Le but est de comparer S_r^{out} définie par (6.11) et (6.13) avec la concentration de substrat sortant d'un seul chémostat S^{out}, définie par (2.8).

Pour $(r, \alpha) \in (0,1)^2$ fixés, soit $g_{\frac{r}{\alpha}} : \left[0, \frac{rm}{\alpha}\right) \mapsto \mathbb{R}$ où m est donné par (2.3), définie par

$$g_{\frac{r}{\alpha}}(D) := \lambda(D) + \frac{\lambda(\alpha D/r) - \lambda(D)}{1 - \frac{r}{\alpha}}. \tag{6.14}$$

Théorème 6.2. *Pour tout $(r, \alpha) \in (0,1)^2$, nous avons*

1. *$S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r < \alpha$.*
2. *$S_r^{out}(S^{in}, D) \leq S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r > \alpha$.*
3. *$S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$*

Démonstration. Rappelons que $S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de l'équation (6.4). Prouvons d'abord que

$$S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D) \quad \text{si et seulement si} \quad S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D) \text{ et } r < \alpha. \tag{6.15}$$

ou

$$S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D) \quad \text{si et seulement si} \quad S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D) \text{ et } r > \alpha. \tag{6.16}$$

Puisque f est strictement croissante et h est strictement décroissante, alors, $S_2^*(S^{in}, D, r) < \lambda(D)$ est équivalente à $h(\lambda(D)) < f(\lambda(D)) = D$. Ainsi, en utilisant la définition de h, la condition $h(\lambda(D)) < D$ s'écrit comme suit

$$\frac{D}{1-r}\left(1 - \alpha\frac{S^{in} - \lambda(\alpha D/r)}{S^{in} - \lambda(D)}\right) < D,$$

ce qui est équivalent à $(r-\alpha)S^{in} < r\lambda(D) - \alpha\lambda(\alpha D/r)$. Si $r < \alpha$ (resp. $r > \alpha$) alors $r - \alpha < 0$ (resp. $r - \alpha > 0$). Ainsi, nous obtenons

$$S^{in} > \lambda(D) + \frac{\lambda(\alpha D/r) - \lambda(D)}{1 - r/\alpha} \quad \left(\text{resp. } S^{in} < \lambda(D) + \frac{\lambda(\alpha D/r) - \lambda(D)}{1 - r/\alpha}\right).$$

Par conséquent, selon la définition (6.14) de $g_{\frac{r}{\alpha}}$, ceci est équivalent à $S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ (resp. $S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$). Remarquons aussi que la fonction $g_{\frac{r}{\alpha}}$, définie par (6.14), satisfait

$$g_{\frac{r}{\alpha}}(D) = \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) + \frac{r}{\alpha - r}\left(\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) - \lambda(D)\right). \tag{6.17}$$

Sachant que λ est strictement croissante, notons que pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$,

$$\frac{r}{\alpha - r}\left(\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) - \lambda(D)\right) > 0.$$

Par conséquent, nous avons $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$. Passons maintenant à la preuve du théorème.

1. a. Supposons que $S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r < \alpha$, alors nous avons $S^{in} > \lambda(\alpha D/r) > \lambda(D)$ de sorte que, comme le montrent (2.8) et (6.11), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r) \quad \text{et} \quad S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D). \tag{6.18}$$

Par conséquent, par (6.15), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$.
b. Supposons maintenant que $S^{in} \leq g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r < \alpha$.

i. Lorsque $r < \frac{\alpha}{1+\alpha}$, quatre cas doivent être distingués. Premièrement, si

$$\lambda(D) < \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) < S^{in} \leq g_{\frac{r}{\alpha}}(D),$$

alors, par (2.8) et (6.11), nous obtenons (6.18). Donc, en utilisant (6.15), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) \geq S^{out}(S^{in}, D).$$

Deuxièmement, si

$$\lambda(D) < \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) < S^{in} \leq \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$$

alors, par (2.8) et (6.11), $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$ et $S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D)$. Par conséquent, nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D).$$

Troisièmement, si

$$\lambda(D) < S^{in} \leq \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) < \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right),$$

alors (2.8) et (6.11) donnent $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ et $S^{out}(S^{in}, D) = \lambda(D)$ et donc

$$S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D).$$

Finalement, si $S^{in} \leq \lambda(D)$, alors $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.

ii. Lorsque $r \geq \frac{\alpha}{1+\alpha}$, la preuve est similaire, sauf que nous devons distinguer seulement trois cas, $\lambda(D) < \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) \leq S^{in}$, $\lambda(D) < S^{in} \leq \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ et $S^{in} \leq \lambda(D)$.

En conclusion, pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$, $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r < \alpha$.

2. a. Supposons que $S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r > \alpha$.

i. Lorsque $r < \frac{\alpha}{1+\alpha}$, quatre cas doivent être distingués. Premièrement, si

$$g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > S^{in} > \lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$$

alors par (2.8) et (6.11) nous avons (6.18). Donc, en utilisant (6.16), nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D).$$

Deuxièmement, si

$$\lambda(D) \geq S^{in} > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$$

alors par (2.8) et (6.11), nous avons $S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ et $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. Donc, nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D).$$

Troisièmement, si

$$\lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) \geq S^{in} > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$$

alors par (2.8) et (6.11), nous avons $S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$ et $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$. Par conséquent, nous avons

$$S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D).$$

Finalement, si

$$\lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) \geq S^{in}$$

alors par (2.8) et (6.11), nous avons

$$S^{out}(S^{in}, D) = S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}.$$

ii. Lorsque $r \geq \frac{\alpha}{1+\alpha}$, la preuve est similaire, sauf que nous devons distinguer seulement trois cas $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > S^{in} > \lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$, $\lambda(D) \geq S^{in} > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ et $\lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) \geq S^{in}$.

b. Supposons maintenant que $S^{in} \geq g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r > \alpha$, alors $S^{in} > \lambda(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ de sorte que, comme le montre (2.8) et (6.11), nous avons (6.18). Donc, par (6.16), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) > S^{out}(S^{in}, D)$.

En conclusion, pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$, $S_r^{out}(S^{in}, D) \leq S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r > \alpha$.

3. Les mêmes calculs réalisés au début de la preuve dans le but de démontrer (6.15) et (6.16), donnent l'équivalence si les inégalités sont remplacées par des égalités.

□

Ce résultat assure qu'à l'état d'équilibre, la configuration multi-alimentée admet une plus petite concentration de substrat sortant du second réservoir que celle sortant d'un seul chémostat si et seulement si $S^{in} > g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r < \alpha$, ou si et seulement si $S^{in} < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ et $r > \alpha$.

Soit dans le plan positif (S^{in}, D), la courbe Γ_r définie par

$$\Gamma_r := \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)\right\} \tag{6.19}$$

avec $g_{\frac{r}{\alpha}}$ définie par (6.14).

Lemme 6.2. *Pour tout $(r, \alpha) \in (0,1)^2$, la courbe $\Phi_{\frac{r}{\alpha}}$ définie par* (6.10) *est toujours strictement au-dessus de la courbe Γ_r définie par* (6.19) *dans le plan (S^{in}, D).*

Démonstration. Notons que $g_{\frac{r}{\alpha}}$ s'écrit aussi de la forme:

$$g_{\frac{r}{\alpha}}(D) = \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) + \frac{r/\alpha}{1-r/\alpha}\left(\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) - \lambda(D)\right). \tag{6.20}$$

1. Si $r < \alpha$ alors $1 - \frac{r}{\alpha} > 0$ et $\frac{\alpha}{r} > 1$. Ainsi, nous avons $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > \lambda(D)$. Donc, $\frac{r}{\alpha}\frac{\lambda(\alpha D/r)-\lambda(D)}{1-r/\alpha} > 0$. Par conséquent $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > 0$. Ainsi, si $r < \alpha$ alors $\Phi_{\frac{r}{\alpha}}$ est strictement au-dessus de $\Gamma_{\frac{r}{\alpha}}$.
2. Si $r > \alpha$ alors $1 - \frac{r}{\alpha} < 0$ et $\frac{\alpha}{r} < 1$. Ainsi, nous avons $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) < \lambda(D)$. Donc, $\frac{r}{\alpha}\frac{\lambda(\alpha D/r)-\lambda(D)}{1-r/\alpha} > 0$. Par conséquent, $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > 0$. Ainsi, si $r > \alpha$ alors $\Phi_{\frac{r}{\alpha}}$ est strictement au-dessus de $\Gamma_{\frac{r}{\alpha}}$.

□

Le Lemme 6.2 est illustré sur la Figure 6.7. D'après le Théorème 6.2, pour toute fonction de croissance f vérifiant l'Hypothèse 2.1, la configuration en série multi-alimentée est plus efficace qu'un seul chémostat en terme de minimisation de la concentration de substrat en sortie, si et seulement si $r < \alpha$ et (S^{in}, D) est situé strictement en dessous de la courbe Γ_r, voir la Figure 6.7 (a) et (b), ou si et seulement si $r > \alpha$ et (S^{in}, D) est situé strictement au-dessus de la courbe Γ_r, voir la Figure 6.7 (c).

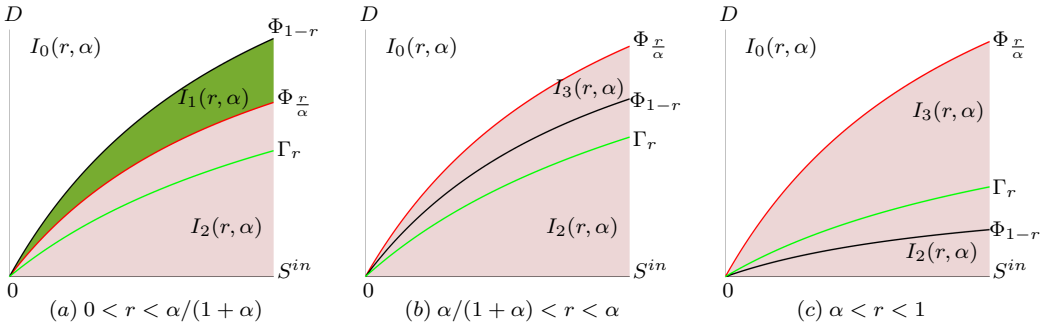


FIGURE 6.7 – *Le positionnement de la courbe Γ_r dans le diagramme opératoire du dispositif en série multi-alimenté.*

Lemme 6.3. *Soit $S^{in} > 0$ et $D > 0$ fixés. L'équation $S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D)$ admet au plus deux solutions. L'une de ces deux solutions est $r = \alpha$. La seconde solution que nous notons $r_1(S^{in}, D)$, si elle existe, vérifie les propriétés suivantes:*

1. $r_1(S^{in}, D) = 1$ *si et seulement si* $S^{in} = \psi_\alpha(D)$ *avec*

$$\psi_\alpha(D) = \frac{\lambda(D) - \alpha\lambda(\alpha D)}{1 - \alpha}, \tag{6.21}$$

2. $\lim_{\alpha \to 1} \psi_\alpha(D) = g(D)$,
3. $r_1(S^{in}, D) = \alpha$ *si et seulement si* $S^{in} = g(D)$,

avec g définie par (2.15).

Démonstration. Soit $S^{in} > 0$ et $D > 0$ fixés. Rappelons que $S_2^*(S^{in}, D, r)$ est l'unique solution de $h(S_2) = f(S_2)$ où h est définie dans (6.4). L'égalité $S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D)$ est vérifiée si et seulement si $h(\lambda(D)) = f(\lambda(D)) = D$. Cette égalité est équivalente à

$$\tfrac{1-\alpha}{1-r} + \tfrac{\alpha}{1-r} \tfrac{\lambda(\alpha D/r) - \lambda(D)}{S^{in} - \lambda(D)} = 1.$$

Un simple calcul donne

$$\lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right) = S^{in} + \tfrac{r}{\alpha}(\lambda(D) - S^{in}). \tag{6.22}$$

La fonction $r \mapsto \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ est définie pour tout $\frac{\alpha D}{m} < r \leq 1$. Elle décroît de $+\infty$ à $\lambda(\alpha D)$. En effet, comme nous pouvons le voir sur la Figure 6.8, nous avons

$$\lim_{r \to 0} \lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right) = +\infty, \quad \lim_{r \to 1} \lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right) = \lambda(\alpha D)$$
$$\text{et} \quad \tfrac{\partial}{\partial r}\left(\lambda\left(\tfrac{\alpha D}{r}\right)\right) = -\tfrac{\alpha D}{r^2 f'(\lambda(\alpha D/r))} \leq 0.$$

Ainsi, l'équation (6.22) et donc l'équation $S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D)$ admet un maximum qui correspond à deux solutions. Remarquons que $r = \alpha$ est une solution de l'équation (6.22). Si elle existe, soit $r_1(S^{in}, D)$ la seconde solution de l'équation $S_2^*(S^{in}, D, r) = \lambda(D)$.

1. Cette seconde solution vaut 1 si et seulement si $r = 1$ est une solution de l'équation (6.22). Dans ce cas, nous avons $\lambda(\alpha D) = S^{in} + \frac{\lambda(D) - S^{in}}{\alpha}$ qui

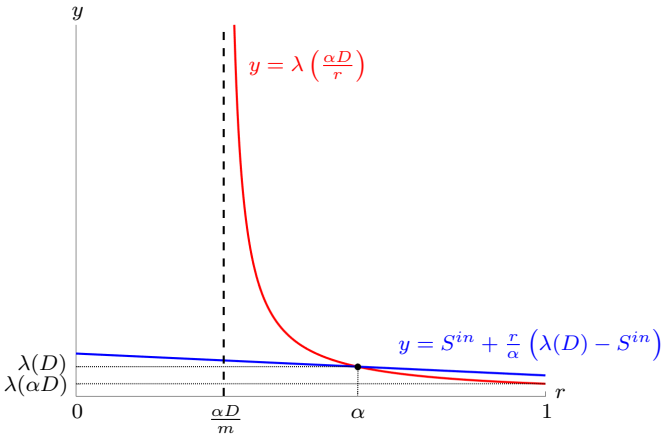


FIGURE 6.8 – *Illustration graphique de* $r \mapsto \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$.

est équivalente à $S^{in} = \frac{\lambda(D)-\alpha\lambda(\alpha D)}{1-\alpha}$. Ainsi, selon la définition (6.21) du Théorème, nous avons, $r_1(S^{in}, D) = 1$ si et seulement si $S^{in} = \psi_\alpha(D)$.

2. Remarquons que $\lim_{\alpha\to 1} \lambda(D) - \alpha\lambda(\alpha D) = 0$ et $\lim_{\alpha\to 1} 1 - \alpha = 0$. Donc, en utilisant la règle de L'Hôpital [2], nous avons

$$\lim_{\alpha\to 1} \psi_\alpha(D) = \lim_{\alpha\to 1} \frac{-\lambda(\alpha D)-\alpha D\lambda'(\alpha D)}{-1} = \lambda(D) - D\lambda'(D).$$

Par conséquent, selon la définition (2.15) de g, nous déduisons que $\lim_{\alpha\to 1} \psi_\alpha(D) = g(D)$.

3. Si $r_1(S^{in}, D) = \alpha$ alors la droite d'équation $y = S^{in} + \frac{r}{\alpha}(\lambda(D) - S^{in})$ dessinée sur la Figure 6.8, est tangente à la courbe d'équation $y = \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$ en $r = \alpha$. Ainsi, si $r_1(S^{in}, D) = \alpha$ alors nous avons

$$\frac{\partial}{\partial r}\left(S^{in} + \frac{r}{\alpha}(\lambda(D) - S^{in})\right)_{|r=\alpha} = \frac{\partial}{\partial r}\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)_{|r=\alpha}.$$

Donc, nous avons $\frac{\lambda(D)-S^{in}}{\alpha} = -\frac{\alpha D\lambda'(D)}{r^2}|_{r=\alpha} = -\frac{D\lambda'(D)}{\alpha}$. Par conséquent, un simple calcul permet de déduire que $r_1(S^{in}, D) = \alpha$ si et seulement si $S^{in} = \lambda(D) + D\lambda'(D) = g(D)$.

□

Proposition 6.1. *Soit* $S^{in} > 0$ *et* $D > 0$. *Nous notons le ratio* $r_0 = \frac{\alpha D}{f(S^{in})}$.
1) *Si* $S^{in} \leq \lambda(\alpha D)$ *alors pour tout* $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.

2) *Si* $\lambda(\alpha D) < S^{in} \leq \lambda(D)$ *alors nous avons* $\alpha < r_0 < 1$ *et*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} S^{in} & si \quad 0 < r < r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 < r < 1. \end{cases} \tag{6.23}$$

3) *Si* $\lambda(D) < S^{in} < \lambda((1+\alpha)D)$ *alors nous avons* $\frac{\alpha}{1+\alpha} < r_0 < \alpha$ *et*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & si \quad 0 < r < 1 - \frac{r_0}{\alpha} \\ S^{in} & si \quad 1 - \frac{r_0}{\alpha} < r < r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 < r < 1. \end{cases} \tag{6.24}$$

4) *Si* $\lambda((1+\alpha)D) \leq S^{in}$ *alors nous avons* $0 < r_0 < \frac{\alpha}{1+\alpha}$ *et*

$$S_r^{out}(S^{in}, D) = \begin{cases} \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) & si \quad 0 < r < r_0 \\ S_2^*(S^{in}, D, r) & si \quad r_0 < r < 1. \end{cases} \tag{6.25}$$

Démonstration. Soit $r_0 = \frac{\alpha D}{f(S^{in})}$ c'est-à-dire $S^{in} = \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right)$.
1) Quand $S^{in} \leq \lambda(\alpha D)$, pour tout $(r, \alpha) \in (0,1)^2$, nous avons $\lambda(\alpha D) \leq \min\left\{\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right), \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)\right\}$ c'est-à-dire $S^{in} \leq \min\left\{\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right), \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)\right\}$. Ainsi, par (6.11) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.
2) Quand $\lambda(\alpha D) < S^{in} \leq \lambda(D)$, nous avons $r_0 \in (\alpha, 1)$ et $\lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right)$ c'est-à-dire $\lambda\left(\frac{D}{1-r}\right) > S^{in}$. Premièrement, si $0 < r < r_0$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right)$, c'est-à-dire $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > S^{in}$. Par conséquent, de (6.11), nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$. Deuxièmement, si $r_0 < r < 1$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) < \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right)$, c'est-à-dire $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) < S^{in}$, ce qui est équivalent à $D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. Ceci prouve (6.23).
3) Quand $\lambda(D) < S^{in} < \lambda((1+\alpha)D)$, nous avons $r_0 \in \left(\frac{\alpha}{1+\alpha}, \alpha\right)$. Premièrement, si $0 < r < 1 - \frac{r_0}{\alpha}$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right) > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$, c'est-à-dire $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > S^{in} > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$, ce qui est équivalent à $\frac{r}{\alpha} f(S^{in}) < D < (1-r) f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$. Deuxièmement, si $1 - \frac{r_0}{\alpha} < r < r_0$ alors $\min\left\{\lambda\left(\frac{D}{1-r}\right), \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)\right\} > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right)$, c'est-à-dire $\min\left\{\lambda\left(\frac{D}{1-r}\right), \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)\right\} > S^{in}$, ce qui est équivalent à $D > \max\left\{1-r, \frac{r}{\alpha}\right\} f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$. Finalement, si $r_0 < r < 1$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$, c'est-à-dire $S^{in} > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$, ce qui est équivalent à $D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons, $S_r^{out}(S^{in}, D) =$

$S_2^*(S^{in}, D, r)$. Ceci prouve (6.24).
4) Quand $\lambda((1+\alpha)D) \leq S^{in}$, nous avons $r_0 \in \left(0, \frac{\alpha}{1+\alpha}\right)$. D'une part, si $0 < r < r_0$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right) > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$, c'est-à-dire $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) > S^{in} > \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$, ce qui est équivalent à $\frac{r}{\alpha} f(S^{in}) < D < (1-r) f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = \lambda\left(\frac{D}{1-r}\right)$. D'autre part, si $r_0 < r < 1$ alors $\lambda\left(\frac{\alpha D}{r_0}\right) > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$, c'est-à-dire $S^{in} > \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right)$, ce qui est équivalent à $D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$. Par conséquent, de (6.11) nous avons, $S_r^{out}(S^{in}, D) = S_2^*(S^{in}, D, r)$. Ceci prouve (6.25). □

Utilisons le diagramme opératoire afin de mieux comprendre le résultat de la Proposition 6.1 sur le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ par rapport à (S^{in}, D). Considérons la courbe Γ définie par (2.16) où g est définie par (2.15) et soient les courbes Φ_1, $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$ et Ψ_α définies par:

$$\begin{array}{lcl} \Phi_{\frac{1}{\alpha}} & := & \left\{(S^{in}, D) : D = \frac{1}{\alpha} f(S^{in})\right\}, \\ \Phi_1 & := & \left\{(S^{in}, D) : D = f(S^{in})\right\}, \\ \Phi_{\frac{1}{1+\alpha}} & := & \left\{(S^{in}, D) : D = \frac{1}{1+\alpha} f(S^{in})\right\}, \\ \Psi_\alpha & := & \left\{(S^{in}, D) : S^{in} = \psi_\alpha(D)\right\}, \text{ avec } \psi_\alpha \text{ définie par (6.21).} \end{array} \tag{6.26}$$

Dans la suite de notre étude, nous avons besoin de l'hypothèse suivante.

Hypothèse 6.1. *Pour tout $\alpha \in (0,1)$, la fonction $D \in \left[0, \frac{m}{\alpha}\right) \mapsto \psi_\alpha(D) \in \mathbb{R}$ est strictement croissante.*

Lemme 6.4. *Dans le plan (S^{in}, D), pour tout $(r, \alpha) \in (0,1)^2$,*

i/ *La courbe $\Phi_{\frac{1}{\alpha}}$ est toujours strictement au-dessus de la courbe Φ_1.*

ii/ *La courbe Φ_1 est toujours strictement au-dessus des courbes ψ_α et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$.*

iii/ *La courbe ψ_α est toujours strictement au-dessus de la courbe Γ.*

Démonstration. Rappelons que λ est strictement croissante et $\alpha \in (0,1)$.

i/ Sachant que $0 < D < \alpha D$ donc $0 < \lambda(D) < \lambda(\alpha D)$. Par conséquent, de (6.26), nous déduisons que la courbe $\Phi_{\frac{1}{\alpha}}$ est toujours strictement au-dessus de la courbe Φ_1.

ii/ Notons que ψ_α définie par (6.21) s'écrit aussi de la forme

$$\psi_\alpha := \lambda(D) + \tfrac{\alpha}{1-\alpha}(\lambda(D) - \lambda(\alpha D)). \tag{6.27}$$

D'une part, comme $0 < D < \alpha D$ alors $\frac{\alpha}{1-\alpha}(\lambda(D) - \lambda(\alpha D)) > 0$. Par conséquent, $\psi_\alpha(D) > \lambda(D)$. Ainsi, de (6.26), nous déduisons que la courbe Φ_1 est toujours strictement au-dessus de la courbe Ψ_α. D'autre part, comme $(1+\alpha)D > D$ alors $\lambda((1+\alpha)D) > \lambda(D)$. Par conséquent, de (6.26), nous déduisons que la courbe Φ_1 est toujours strictement au-dessus de la courbe $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$.

iii/ Selon l'Hypothèse 6.1 la fonction ψ_α est strictement croissante par rapport à D. De plus, d'après le Lemme 6.3 $\lim_{\alpha\to 1}\psi_\alpha(D) = g(D)$. Par conséquent, pour tout $\alpha \in (0,1)$ et $D \in \left[0, \frac{m}{\alpha}\right)$, la courbe Ψ_α est strictement au-dessus de la courbe Γ.

□

Par le Lemme 6.4, les courbes $\Phi_{\frac{1}{\alpha}}$, Φ_1, Ψ_α, Γ et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$ divisent la plan opératoire (S^{in}, D) en au plus sept régions définies par:

$$\begin{aligned}
J_0 &:= \{(S^{in}, D) : S^{in} \leq \lambda(\alpha D)\}, \\
J_1 &:= \{(S^{in}, D) : \lambda(\alpha D) < S^{in} \leq \lambda(D)\}, \\
J_2 &:= \{(S^{in}, D) : \lambda(D) < S^{in} \leq \max\{\psi_\alpha(D), \lambda((1+\alpha)D)\}\}, \\
J_3 &:= \{(S^{in}, D) : \lambda((1+\alpha)D) < S^{in} < \psi_\alpha(D)\}, \\
J_4 &:= \{(S^{in}, D) : \psi_\alpha(D) < S^{in} < \max\{g(D), \lambda((1+\alpha)D)\}\}, \\
J_5 &:= \{(S^{in}, D) : \min\{\psi_\alpha(D), \lambda((1+\alpha)D)\} < S^{in} < g(D)\}, \\
J_6 &:= \{(S^{in}, D) : g(D) < S^{in} < \lambda((1+\alpha)D)\}, \\
J_7 &:= \{(S^{in}, D) : \min\{g(D), \lambda((1+\alpha)D)\} \leq S^{in}\}.
\end{aligned} \tag{6.28}$$

Remarque 6.3. *Les domaines J_i, $i = 0, \cdots, 7$ sont disjoints sauf quand $S^{in} = g(D) = \lambda((1+\alpha)D)$ ce qui correspond à l'intersection entres les courbes Γ et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$, ou quand $S^{in} = \psi_\alpha(D) = \lambda((1+\alpha)D)$ ce qui correspond à l'intersection entres les courbes Ψ_α et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$.*

Ces régions sont représentées sur la Figure 6.9. Les régions J_0, J_1, J_2, J_5 et J_7 existent toujours et sont connectées. Par contre, les régions J_3, J_4

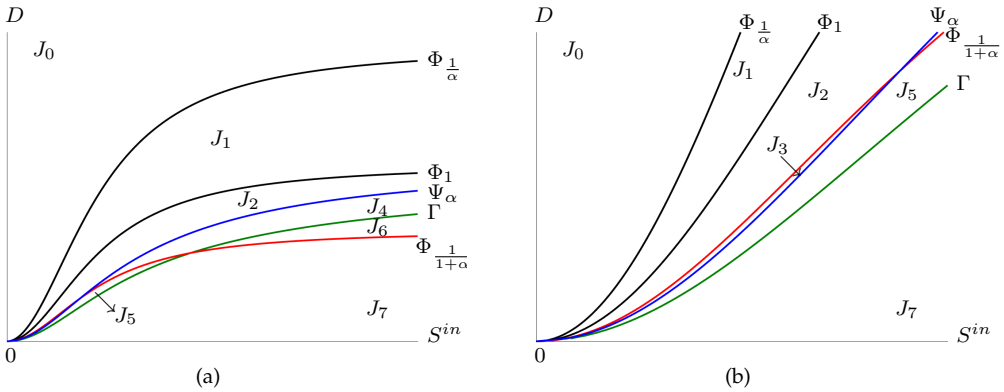


FIGURE 6.9 – *(a): Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ où (S^{in}, D) est fixé. (b) Zoom de (a) montrant la région J_3.*

et J_6 n'existent pas nécessairement et, en général, si elles existent, selon les positions relatives des courbes Γ, Ψ_α et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$, elles ne sont pas nécessairement connectées. Par exemple, pour des fonctions de croissance linéaires, $\Psi_\alpha = \Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$ et les régions J_3, J_4 et J_6 n'existent pas (voir la Figure 6.10 (a)), pour la fonction de Monod, la courbe Ψ_α est strictement au-dessus des courbes Γ_α et $\Phi_{\frac{1}{1+\alpha}}$ et la région J_3 n'existe pas (voir la Figure 6.10 (b)). Pour une fonction de Hill, les régions J_3, J_4 et J_6 existent toutes les trois et

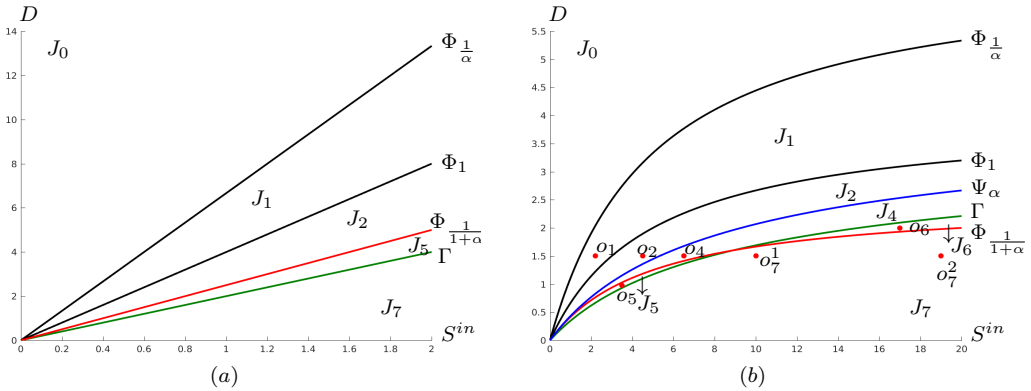


FIGURE 6.10 – *Régions du plan opératoire correspondant à différents comportements de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ où (S^{in}, D) est fixé avec $a = 0.6$. (a): $f(S) = 4S$. (b) $f(S) = 4S/(5 + S)$, les coordonnées des points o_1, o_2, o_4, o_5, o_6, o_7^1 et o_7^2 se trouvent dans le Tableau 6.2.*

sont connectées, ce qui ressemble exactement au cas présenté dans la Figure 6.9. Ainsi, comme nous pouvons le remarquer, afin de tracer le diagramme

opératoire, nous devons nécessairement spécifier la fonction de croissance f et les valeurs des paramètres biologiques, comme c'est le cas dans la Figure 6.10. La proposition suivante donne le principal résultat concernant la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ pour $(S^{in}, D) \in J_i$, $i = 0, \cdots, 7$.

Proposition 6.2. *Soient les régions J_i, $i = 0, 1, ...7$ définies par* (6.28)*. Le comportement de la fonction $r \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ selon (S^{in}, D) est le suivant :*

- *Si $(S^{in}, D) \in J_0$ alors, pour tout $(r, \alpha) \in [0, 1]^2$, nous avons $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D) = S^{in}$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_1$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.23)*, $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ pour tout $r \in (r_0, 1)$ et $S_r^{out}(S^{in}, D) = S^{out}(S^{in}, D)$ pour tout $r \in (0, r_0)$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_2$ alors quand $\lambda(D) < S^{in} < \max\{\psi_\alpha(D), \lambda((1+\alpha)D)\}$ ou quand $S^{in} = \psi_\alpha(D)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.24) *et quand $S^{in} = \lambda((1+\alpha)D)$, $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donné par* (6.25)*. De plus, $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (\alpha, 1)$ où $r = \alpha$ est une solution de $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. L'égalité est vérifiée pour $r = 0$, $r = \alpha$ et pour $r = 1$ quand $S^{in} = \psi_\alpha(D)$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_3$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.25) *et $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (\alpha, 1)$ où $r = \alpha$ est une solution de $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. L'égalité est vérifiée pour $r = 0$ et $r = \alpha$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_4$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.24) *et $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (\alpha, r_1(S^{in}, D))$ où $r = \alpha$ et $r = r_1(S^{in}, D)$ sont les solutions de $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. L'égalité est vérifiée pour $r = 0$, $r = \alpha$ et $r = r_1(S^{in}, D)$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_5$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.25) *et $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (\alpha, r_1(S^{in}, D))$ où $r = \alpha$ et $r = r_1(S^{in}, D)$ sont les solutions de $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. L'égalité est vérifiée pour $r = 0$, $r = \alpha$ et $r = r_1(S^{in}, D)$.*
- *Si $(S^{in}, D) \in J_6$ alors $S_r^{out}(S^{in}, D)$ est donnée par* (6.24) *et $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $r \in (r_1(S^{in}, D), \alpha)$ où $r = r_1(S^{in}, D)$ et $r = \alpha$ sont des solutions de l'équation $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. L'égalité est vérifiée pour $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ et $r = \alpha$.*

- *Si* $(S^{in}, D) \in J_7$ *alors* $S_r^{out}(S^{in}, D)$ *est donnée par* (6.25) *et* $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ *si et seulement si* $r \in (r_1(S^{in}, D), \alpha)$ *où* $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = \alpha$ *sont les solutions de* $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. *L'égalité est vérifiée pour* $r = 0$, $r = r_1(S^{in}, D)$ *et* $r = \alpha$.

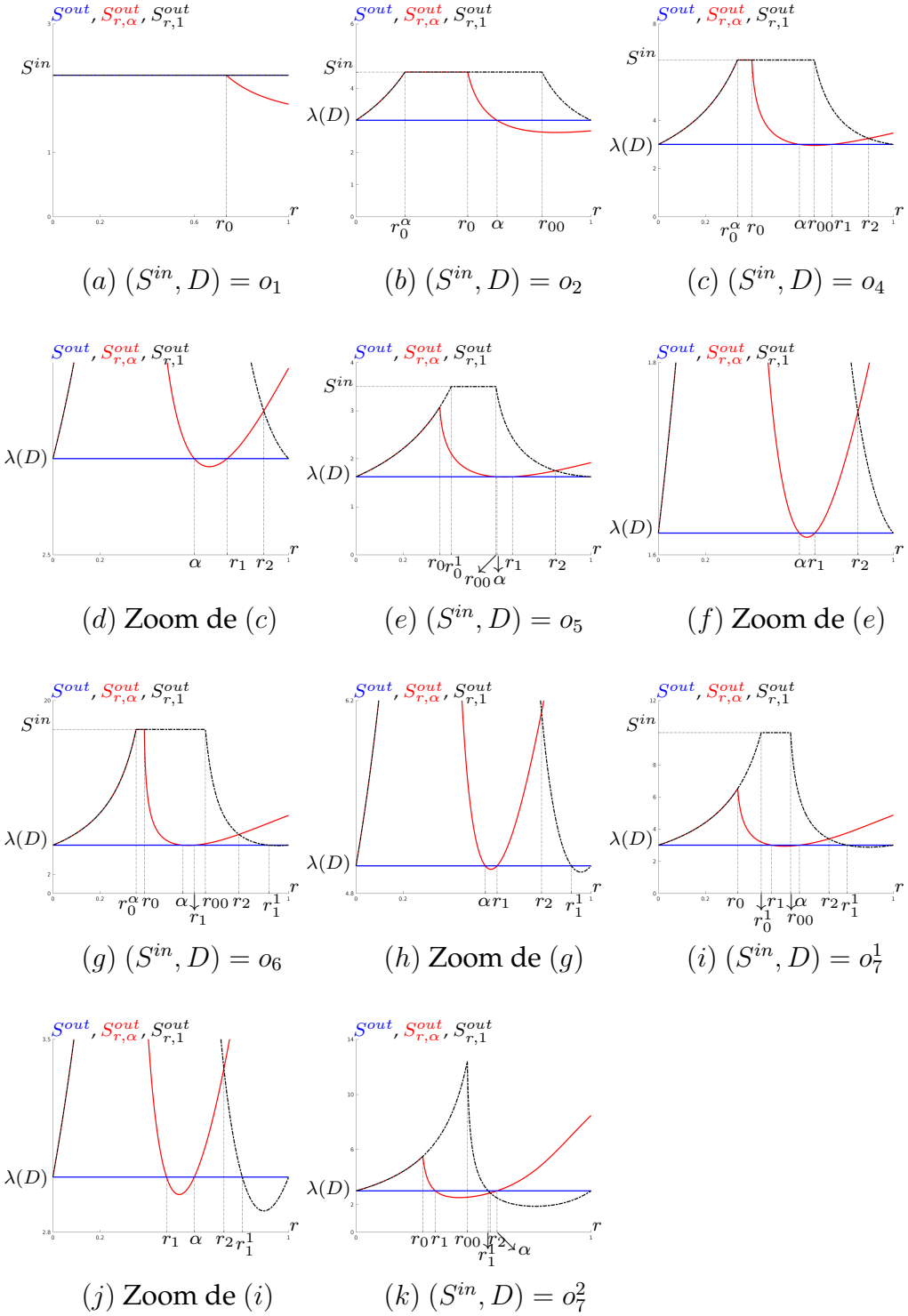
6. 5 Comparaison de la performance d'un seul chémostat, du dispositif en série mono-alimenté et du dispositif en série multi-alimenté

Dans le Chapitre 3, nous avons établi une comparaison entre le dispositif en série mono-alimenté et un seul chémostat. Nous retrouvons cette comparaison selon la concentration de substrat en sortie à l'état d'équilibre dans la Section 3. 3.1. Dans la section précédente, nous avons établi cette même comparaison entre le dispositif en série multi-alimenté et un seul chémostat. Dans cette section, nous donnons des simulations numériques comparant à l'équilibre, la concentration de substrat sortant d'un seul chémostat définie par (2.8), la concentration de substrat sortant du dispositif en série mono-alimenté (3.12) et la concentration de substrat sortant du dispositif en série multi-alimenté (6.11). Afin d'éviter toute confusion, nous introduisons les notations suivantes.

Notation 6.1. *Dans cette section, à l'état d'équilibre, la concentration de substrat en sortie du dispositif en série mono-alimenté définie par* (3.12) *est notée* $S_{r,1}^{out}(S^{in}, D)$. *La concentration de substrat en sortie du dispositif en série multi-alimenté définie par* (6.11) *est notée* $S_{r,\alpha}^{out}(S^{in}, D)$.

Notation 6.2. *Notons par*

- $r_{00} = r_0|_{\alpha=1} = \frac{D}{f(S^{in})}$.
- $r_1^1 = r_1^1(S^{in}, D)$ *la solution de l'équation* $S^{in} = g_r(D)$ *où* g_r *est définie par* (3.15).
- $r_2 = r_2(S^{in}, D)$ *l'abscisse du point d'intersection entre* $S_{r,1}^{out}(S^{in}, D)$ *et* $S_{r,\alpha}^{out}(S^{in}, D)$ *pour tout* $r \in (r_{00}, 1)$.



(a) $(S^{in}, D) = o_1$ (b) $(S^{in}, D) = o_2$ (c) $(S^{in}, D) = o_4$

(d) Zoom de (c) (e) $(S^{in}, D) = o_5$ (f) Zoom de (e)

(g) $(S^{in}, D) = o_6$ (h) Zoom de (g) (i) $(S^{in}, D) = o_7^1$

(j) Zoom de (i) (k) $(S^{in}, D) = o_7^2$

FIGURE 6.11 – *Les concentrations de substrat en sortie de la configuration en série multi-alimentée en rouge, de la configuration en série mono-alimentée en pointillés noirs et d'un seul chémostat en bleu. Les différentes valeurs apparentes sur l'axe des abscisses sont données dans le Tableau 6.2.*

Le comportement de ces concentrations de substrat correspondant aux trois structures est donné dans la Figure 6.11. A titre illustratif, nous avons choisi le cas de la fonction de croissance de Monod $f(S) = 4S/(5+S)$. Les points (S^{in}, D) pour lesquelles les trois concentrations de substrat en sortie sont dessinées dans la Figure 6.11, sont les points $o_1, o_2, o_4, o_5, o_6, o_7^1$ et o_7^2 dessinés dans la Figure 6.10 (b), dont les valeurs se trouvent dans le Tableau 6.2.

Rappelons d'abord les prédictions théoriques, et déduisons ensuite, quelle structure parmi les trois est la meilleure en terme de minimisation de la concentration de substrat en sortie.

Puisque $o_1 = (2.2, 1.5) \in J_1$, ce point opératoire satisfait la condition $\lambda(\alpha D) < S^{in} \leq \lambda(D)$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(2.2, 1.5) < S^{out}(2.2, 1.5)$ et de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(2.2, 1.5) = S^{out}(2.2, 1.5)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (a). Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série multi-alimenté avec $r = 1$, ce qui correspond à la schématisation donnée dans la Figure 6.3 (b).

Similairement, puisque $o_2 = (4.5, 1.5) \in J_2$, ce point opératoire satisfait la condition $\lambda(D) < S^{in} < \psi_\alpha(D)$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(4.5, 1.5) < S^{out}(4.5, 1.5)$ si et seulement si $r \in (\alpha, 1)$ et de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(4.5, 1.5) > S^{out}(4.5, 1.5)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (b). Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série multi-alimenté, obtenue pour une valeur optimale r dans $(\alpha, 1)$ correspondant au minimum de la fonction $r \mapsto S^{out}_{r,\alpha}(S^{in}, D)$.

D'autre part, puisque $o_4 = (6.5, 1.5) \in J_4$, ce point opératoire satisfait la condition $\psi_\alpha(D) < S^{in} < \max\{g(D), \lambda((1+\alpha)D)\}$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(6.5, 1.5) < S^{out}(6.5, 1.5)$ si et seulement si $r \in (\alpha, r_1)$ et de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(6.5, 1.5) > S^{out}(6.5, 1.5)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (c) et (d). Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série multi-alimenté, obtenue pour une valeur optimale r dans (α, r_1) correspondant au minimum de la fonction $r \mapsto S^{out}_{r,\alpha}(S^{in}, D)$.

Puisque $o_5 = (3.5, 0.98) \in J_5$, ce point opératoire satisfait la condition $\min\{\psi_\alpha(D), \lambda((1+\alpha)D)\} < S^{in} < g(D)$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(3.5, 0.98) < S^{out}(3.5, 0.98)$ si et seulement si $r \in (\alpha, r_1)$ et de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(3.5, 0.98) > S^{out}(3.5, 0.98)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (e) et (f). Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série multi-alimenté, obtenue pour une valeur optimale r dans (α, r_1) correspondant au minimum de la fonction $r \mapsto S^{out}_{r,\alpha}(S^{in}, D)$.

Puisque $o_6 = (17, 2) \in J_6$, ce point opératoire satisfait la condition $g(D) < S^{in} < \lambda((1+\alpha)D)$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(17, 2) < S^{out}(17, 2)$ si et seulement si $r \in (r_1, \alpha)$ et de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(17, 2) < S^{out}(17, 2)$ si et seulement si $r \in (r_1^1, 1)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (g) et (h). Ainsi, pour tout $r \in (\alpha, r_1)$, c'est le dispositif en série multi-alimenté qui est le plus performant et pour tout $r \in (r_1^1, 1)$ c'est le dispositif en série mono-alimenté qui est le plus performant. Remarquons que le minimum de la courbe noire est plus petit que le minimum de la courbe rouge. Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série mono-alimenté obtenue pour une valeur optimale r dans $(r_1^1, 1)$ correspondant au minimum de la fonction $r \mapsto S^{out}_{r,1}(S^{in}, D)$.

Finalement, puisque $o_7^1 = (10, 1.5) \in J_7$ et $o_7^2 = (19, 1.5) \in J_7$, ces points opératoires satisfont la condition $\min\{g(D), \lambda((1+\alpha)D)\} \leq S^{in}$. Par conséquent, de la Proposition 6.2, nous déduisons que $S^{out}_{r,\alpha}(10, 1.5) < S^{out}(10, 1.5)$ et $S^{out}_{r,\alpha}(19, 1.5) < S^{out}(19, 1.5)$ si et seulement si $r \in (r_1, \alpha)$. De plus, de la Proposition 3.7, nous déduisons que $S^{out}_{r,1}(10, 1.5) < S^{out}(10, 1.5)$ et $S^{out}_{r,1}(19, 1.5) < S^{out}(19, 1.5)$ si et seulement si $r \in (r_1^1, 1)$. Ce comportement est illustré dans la Figure 6.11 (i), (j) et (k). Remarquons que le minimum de la courbe noire est plus petit que le minimum de la courbe rouge. Ainsi, la structure la plus performante est le dispositif en série mono-alimenté, obtenue pour une valeur optimale r dans $(\max\{r_1^1, r_2\}, 1)$ correspondant au minimum de la fonction $r \mapsto S^{out}_{r,1}(S^{in}, D)$.

	r_0^α	r_0	α	r_1	r_2	r_{00}	r_0^1	r_1^1
$o_7^2 = (19, 1.5)$		0.2842	0.6	0.3375	0.5714	0.4737		0.5625
$o_7^1 = (10, 1.5)$		0.3375	0.6	0.4821	0.7256	0.5625	0.4375	0.8063
$o_6 = (17, 2)$	0.3529	0.3882	0.6	0.55	0.8490	0.6471		0.9167
$o_5 = (3.5, 0.98)$		0.3570	0.6	0.6655	0.7894	0.5950	0.4050	
$o_4 = (6.5, 1.5)$	0.3365	0.3981	0.6	0.7393	0.8947	0.6635		
$o_2 = (4.5, 1.5)$	0.2083	0.4750	0.6			0.7917		
$o_1 = (2.2, 1.5)$		0.7364						

TABLE 6.2 – *Les valeurs des r_0^α, r_0, α, r_1, r_2, r_{00}, r_0^1 et r_1^1 correspondant aux points opératoires o_1, o_2, o_4, o_5, o_6, o_7^1 et o_7^2 de la Figure 6.10 (b).*

6. 6 La concentration de substrat du dispositif en série multi-alimenté et d'un seul chémostat par rapport au taux de dilution

Pour une analyse plus approfondie, nous considérons les fonctions $D \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ et $D \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ où nous fixons la concentration de substrat en entrée S^{in} et les paramètres (r, α). Nous avons besoin de l'hypothèse suivante.

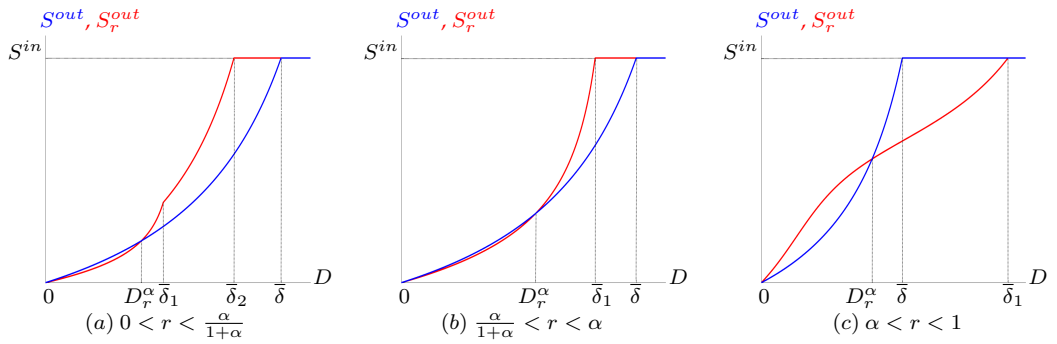
Hypothèse 6.2. *Pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$, la fonction $D \in \left[0, \frac{rm}{\alpha}\right) \mapsto g_{\frac{r}{\alpha}}(D) \in \mathbb{R}$ est strictement croissante.*

Nous avons le résultat suivant:

Proposition 6.3. *Supposons que les Hypothèses 2.1 et 6.2 sont vérifiées. Pour tout $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$ et $S^{in} > 0$, il existe une unique solution $D = D_r^\alpha(S^{in})$ de l'équation $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ telle que $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$ si et seulement si $0 < r < \alpha$ et $0 < D < D_r^\alpha(S^{in})$, ou si et seulement si $\alpha < r < 1$ et $D_r^\alpha(S^{in}) < D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$.*

Démonstration. Soit $(r, \alpha) \in (0, 1)^2$. Par l'Hypothèse 6.2, pour tout $D \in \left(0, \frac{rm}{\alpha}\right)$, la fonction $D \mapsto g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ est strictement croissante. D'après l'Hypothèse 2.1, nous avons $\lim_{D \to \frac{rm}{\alpha}} \lambda\left(\frac{\alpha D}{r}\right) = \lambda(m) = +\infty$. Par conséquent, $\lim_{D \to \frac{rm}{\alpha}} g_{\frac{r}{\alpha}}(D) = +\infty$ et $g_{\frac{r}{\alpha}}(0) = 0$. Ensuite, en utilisant le Théorème des Valeurs Intermédiaires, nous déduisons que pour $S^{in} > 0$ il existe un unique $D = D_r^\alpha(S^{in})$ dans $\left(0, \frac{rm}{\alpha}\right)$ tel que $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$. Puisque la fonction $D \mapsto$

$g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ est strictement croissante alors, $0 < D < D_r^\alpha(S^{in})$ (resp. $D_r^\alpha(S^{in}) < D < \frac{r}{\alpha} f(S^{in})$) si et seulement si $0 < g_{\frac{r}{\alpha}}(D) < g_{\frac{r}{\alpha}}(D_r^\alpha(S^{in})) = S^{in}$ (resp. $0 < g_{\frac{r}{\alpha}}(D_r^\alpha(S^{in})) < g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$). Par conséquent, selon le Théorème 6.2, $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) < S^{in}$ et $r > \alpha$ (resp . $g_{\frac{r}{\alpha}}(D) > S^{in}$ et $r < \alpha$) si et seulement si $S_r^{out}(S^{in}, D) < S^{out}(S^{in}, D)$. □



$(a)\ 0 < r < \frac{\alpha}{1+\alpha}$ $(b)\ \frac{\alpha}{1+\alpha} < r < \alpha$ $(c)\ \alpha < r < 1$

FIGURE 6.12 – *Le comportement des fonctions* $D \mapsto S_r^{out}(S^{in}, D)$ *et* $D \mapsto S^{out}(S^{in}, D)$ *avec* $\overline{\delta} := f(S^{in})$, $\overline{\delta}_1 := rf(S^{in})/\alpha$, $\overline{\delta}_2 := (1-r)f(S^{in})$.

La proposition 6.3 est illustrée dans la Figure 6.12. Ce résultat montre que pour S^{in}, r et α fixés, s'il est possible de choisir le taux de dilution D, dans ce cas pour tout $r \in (0, 1)$, il faut choisir un D dans $(0, D_r^\alpha(S^{in}))$. En effet, la plus petite concentration de substrat en sortie est obtenue lorsque $D \in (0, D_r^\alpha(S^{in}))$. Cependant, pour $D \in (0, D_r^\alpha(S^{in}))$ si $0 < r < \alpha$ alors il faut prendre un dispositif multi-alimenté, (voir la Figure 6.12, (a) et (b) où la courbe rouge est dessous de la courbe bleue), et si $\alpha < r < 1$ alors il faut prendre un seul chémostat (voir la Figure 6.12, (c) où la courbe bleue est dessous de la courbe rouge).

6. 7 Conclusion

L'objectif de ce chapitre est d'approfondir et d'élargir les résultats obtenus dans le Chapitre 3. Nous présentons l'analyse mathématique d'un dispositif de deux chémostats interconnectés en série multi-alimentés. Ainsi, la particularité de ce modèle se caractérise par la distribution de la concentration de substrat en entrée S^{in} sur les deux réservoirs, ce qui fait intervenir

un nouveau paramètre $\alpha \in (0,1)$ dans le modèle mathématique. Premièrement, nous avons fait l'étude des équilibres et de leur stabilité. La première conclusion est que cette analyse des équilibres reste très similaire à l'analyse effectuée dans le Chapitre 3, pour le dispositif en série mono-alimenté. Ensuite, nous avons construit le diagramme opératoire correspondant au système étudié où il a fallu prendre en considération la variation des deux paramètres r et α. La question fondamentale reste toujours: *Quelle structure entre le dispositif en série multi-alimenté et un seul chémostat, est la plus performante?* Par conséquent, dans les Sections 6. 4 et 6. 6, nous comparons entre les performances du dispositif en série multi-alimenté et ceux d'un seul chémostat. La comparaison est établie selon le critère de la minimisation de la concentration de substrat en sortie. D'une part, quand les paramètres opératoires S^{in} et D sont fixés, le Théorème 6.1 et la Proposition 6.2 apportent une première réponse et permettent de savoir quelle structure est la plus performante. Dans le cas où c'est la configuration en série multi-alimentée qui est la plus performante, les deux résultats aident le praticien à choisir ces paramètres r et α de sorte que la distribution du volume total V et la distribution de la concentration de substrat en entrée S^{in}, entre les deux réservoirs soient optimales dans le sens de l'obtention de la plus petite concentration de substrat en sortie du réservoir. D'autre part, quand le paramètre opératoire S^{in} et les paramètres r et α sont fixés, si le praticien a la possibilité de choisir le taux de dilution D, alors la Proposition 6.3 l'aide à savoir quel est le taux de dilution qu'il faut considérer afin d'obtenir la configuration qui donne le meilleur résultat possible. Le cas particulier où pour tout $r \in (0,1)$, $\alpha = 1$, le modèle mathématique du dispositif en série multi-alimenté devient tout simplement le modèle du dispositif en série mono-alimenté étudié dans le Chapitre 3. Dans la Section 6. 5, pour S^{in}, D et α fixés, nous retrouvons des simulations numériques qui comparent à l'état d'équilibre, les concentrations de substrat des trois structures: le dispositif en série multi-alimenté, le dispositif en série mono-alimenté et un seul chémostat. Nos simulations sont réalisées pour une fonction de croissance de Monod particulière. Une fois la fonction de croissance choisie, selon le paramètre r, il est très facile de savoir quelle structure parmi les trois donnent la plus petite concentration de substrat en sortie. Rappelons que le contenu de ce chapitre est un travail en cours d'évolution. Il reste un certains nombre de questions sur lesquelles nous travaillons. Ces différentes questions se retrouvent dans la

section suivante.

6. 8 Perspectives

Dans ce chapitre, nous avons choisi de comparer le dispositif en série multi-alimenté et un seul chémostat selon le critère de la concentration de substrat en sortie. En plus des résultats présentés ci dessus, pour ce critère de comparaison, dans un futur travail plus abouti, nous retrouverons la réponse ou l'explication des points suivants:

1. Montrer que les Hypothèses 6.1 et 6.2 sont vérifiées pour une fonction de croissance linéaire, de type Monod et de type Hill.
2. Expliciter les arguments et les calculs qui affirment que pour une fonction de croissance de type Monod ou de type Hill l'équation $S^{in} = g_{\frac{r}{\alpha}}(D)$ admet exactement deux solutions par rapport à r qui sont: $r = \alpha$ et $r = r_1(S^{in}, D)$.
3. Expliciter la preuve de la Proposition 6.2.

Ensuite, nous traiterons les points suivants:

1. Établir une comparaison des performances entre le dispositif en série multi-alimenté et un seul chémostat selon le critère de la production de biogaz et le critère de la productivité de la biomasse.
2. Analyser numériquement qui entre le dispositif en série multi-alimenté, le dispositif en série mono-alimenté et un seul chémostat est le plus performant par rapport à la production de biogaz et à la productivité de la biomasse dans le but d'établir théoriquement un résultat qui englobe les prédictions numériques.

Enfin, nous reprendrons le même problème initiale mais en prenant en compte la mortalité de la biomasse de l'espèce.

CHAPITRE 7

Dispositif en série avec inhibition [1]

Sommaire

7. 1 Introduction 244

7. 2 Modèle mathématique 244

7. 3 Diagramme opératoire 251

7. 4 Conclusion 253

7. 5 Perspectives 254

1. Ce chapitre est en cours d'étude et d'évolution.

7. 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons une configuration de deux chémostats interconnectés en série, de volumes rV et $(1-r)V$ avec $r \in (0,1)$, telle que représentée sur la Figure 3.1. Le flux dénoté Q est constant et la concentration de substrat en entrée est notée S^{in}. La particularité de ce modèle est lié au choix de la fonction de croissance, qui contrairement aux chapitres précédents n'est plus strictement monotone mais une fonction non-monotone, tel que la fonction de Haldane. Le modèle mathématique représentant cette structure caractérisée par la présence d'inhibition est décrit dans la Section 7. 2. Ce chapitre est en cours d'évolution et n'est pas terminé.

7. 2 Modèle mathématique

Le modèle mathématique du dispositif de deux chémostats en série avec inhibition est défini par les équations différentielles ordinaires suivantes:

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \tfrac{D}{r}(S^{in} - S_1) - f(S_1)x_1 \\ \dot{x}_1 &= -\tfrac{D}{r}x_1 + f(S_1)x_1 \\ \dot{S}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(S_1 - S_2) - f(S_2)x_2 \\ \dot{x}_2 &= \tfrac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S_2)x_2. \end{aligned} \tag{7.1}$$

La fonction de croissance f vérifie l'Hypothèse 2.3 ainsi que la propriété qualitative suivante.

Hypothèse 7.1. *La fonction f est de classe $\mathcal{C}^3$. Il existe $S_c \in]S_m, S^{in}[$ tel que pour tout $S \in [0, S_c]$, $f''(S) < 0$ et pour tout $S \in [S_c, S^{in}[$, $f''(S) > 0$. De plus, pour tout $S \in]S_m, S^{in}[$, $f^{(3)}(S) \geq 0$.*

Les solutions $(S_1(t), x_1(t), S_2(t), x_2(t))$ du système (7.1) vérifient le Lemme 3.1. L'existence est la stabilité des équilibres de (7.1) sont données dans le théorème suivant.

Théorème 7.1. *Supposons que les Hypothèses 2.3 et 7.1 sont vérifiées. Les points d'équilibres de* (7.1) *sont*

- *L'équilibre de lessivage* $E_{00} = (S^{in}, 0, S^{in}, 0)$ *qui existe toujours. Il est GAS si et seulement si*

$$S^{in} \leq \lambda^1\left(\frac{D}{r}\right) \text{ et } S^{in} \leq \lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right). \tag{7.2}$$

  Il est LES si et seulement si

$$\begin{array}{ccc} S^{in} < \lambda^1\left(\frac{D}{r}\right) & \text{et} & S^{in} < \lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right), \\ & \text{ou} & \\ \lambda^2\left(\frac{D}{r}\right) < S^{in} & \text{et} & \lambda^2\left(\frac{D}{1-r}\right) < S^{in}. \end{array} \tag{7.3}$$

- *Les équilibres de lessivage dans le premier réservoir mais pas dans le second:*
  - *i) L'équilibre* $E_{01} = \left(S^{in}, 0, \lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right), S^{in} - \lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right)\right)$ *existe si et seulement si*

$$\lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right) < S^{in}. \tag{7.4}$$

  Il est GAS si et seulement si

$$\lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right) \leq S^{in} \leq \lambda^1\left(\frac{D}{r}\right). \tag{7.5}$$

  Il est LES si et seulement si

$$\lambda^1\left(\frac{D}{1-r}\right) < S^{in} < \lambda^1\left(\frac{D}{r}\right) \quad \text{ou} \quad \lambda^2\left(\frac{D}{r}\right) < S^{in}. \tag{7.6}$$

  - *ii) L'équilibre* $E_{02} = \left(S^{in}, 0, \lambda^2\left(\frac{D}{1-r}\right), S^{in} - \lambda^2\left(\frac{D}{1-r}\right)\right)$ *existe si et seulement si*

$$\lambda^2\left(\frac{D}{1-r}\right) < S^{in}. \tag{7.7}$$

  Il est instable dés qu'il existe.

- *Les équilibres de persistance de l'espèce dans les deux réservoirs:*
  - *i) L'équilibre* $E_{11} = \left(\lambda^1\left(\frac{D}{r}\right), S^{in} - \lambda^1\left(\frac{D}{r}\right), S_{21}^*, S^{in} - S_{21}^*\right)$ *où* $S_{21}^* \in (0, S^{in})$ *est l'unique solution de l'équation*

$$h_1(S_2) = f(S_2) \quad \text{avec} \quad h_1(S_2) = \frac{D}{1-r}\frac{\lambda^1(D/r) - S_2}{S^{in} - S_2}. \tag{7.8}$$

Il existe si et seulement si

$$\lambda^1\left(\frac{D}{r}\right) < S^{in}. \tag{7.9}$$

Il est LES dés qu'il existe.

ii) Les équilibres $E_{2i} = \left(\lambda^2\left(\frac{D}{r}\right), S^{in} - \lambda^2\left(\frac{D}{r}\right), S^{2*}_{2,i}, S^{in} - S^{2*}_{2,i}\right)$, $i = a, b, c$, *où* $S^*_{2i} \in (0, S^{in})$, $i = a, b, c$ *est une solution de*

$$h_2(S_2) = f(S_2) \quad \textit{avec} \quad h_2(S_2) = \frac{D}{1-r}\frac{\lambda^2(D/r) - S_2}{S^{in} - S_2}. \tag{7.10}$$

Ils existent si et seulement si

$$\lambda^2\left(\frac{D}{r}\right) < S^{in}. \tag{7.11}$$

Ils sont instables dés qu'ils existent.

Démonstration. Supposons que les Hypothèses 2.3 et 7.1 sont satisfaites. Il existe au plus sept équilibres E_{00}, E_{01}, E_{02}, E_{11} et E_{2i} avec $i = a, b, c$. Les conditions d'existence des équilibres E_{00}, E_{01} et E_{02} sont faciles à déterminer et sont laissés au lecteur.

Regardons l'existence et l'unicité de l'équilibre E_{11} qui dépendent de l'existence et l'unicité de S^*_{21} solution de l'équation $h_1(S_2) = f(S_2)$ où h_1 est définie dans (7.8). De cette définition, nous avons

$$h_1'(S_2) = \frac{D}{1-r}\frac{S^{in} - \lambda^1(D/r)}{(S^{in} - S_2)^2}.$$

Sachant que $S^{in} > \lambda^1(D/r)$ alors h_1' est strictement négative. Ainsi, pour tout $S \in (0, S^{in})$, h_1 est strictement décroissante. D'après l'Hypothèse 2.3, pour tout $S \in (0, S_m)$, f est strictement croissante. De plus, nous avons $h_1(\lambda^1(D/r)) = 0$ avec $\lambda^1(D/r) \in (0, S_m)$. Par conséquent, l'équation $h_1(S_2) = f(S_2)$ admet une unique solution S^*_{21} dans $(0, S^{in})$ telle que $0 < S^*_{21} < \lambda^1(D/r)$, voir la Figure 7.1. Ceci assure l'existence est l'unicité de l'équilibre E_{11}.

Regardons maintenant l'existence des trois équilibres E_{2i}, $i = a, b, c$ qui dépend de l'existence de S^*_{2i} solution de l'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ avec h_2

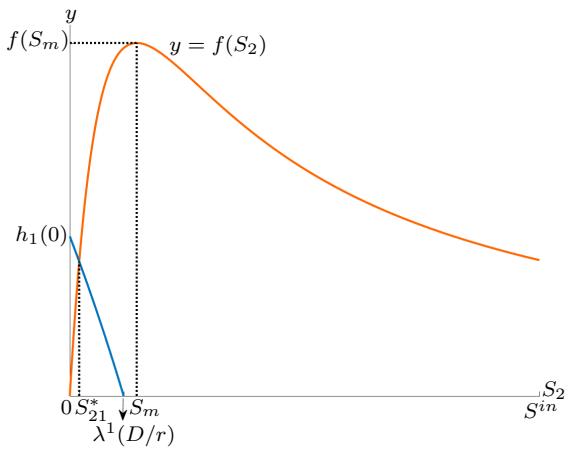


FIGURE 7.1 – *Existence et unicité de S^*_{21} et donc de E_{11}.*

définie dans (7.10). De cette définition, nous avons

$$h_2'(S_2) = \frac{D}{1-r}\frac{S^{in}-\lambda^2(D/r)}{(S^{in}-S_2)^2}.$$

Sachant que $S^{in} > \lambda^2(D/r)$ alors h_2' est strictement négative. Ainsi, pour tout $S_2 \in (0, S^{in})$, h_2 est strictement décroissante. Notons que, $h_2(\lambda^2(D/r)) = 0$ avec $\lambda^2(D/r) \in (S_m, S^{in})$. Par conséquent, deux cas doivent être distingués. De l'Hypothèse 2.3, nous avons:

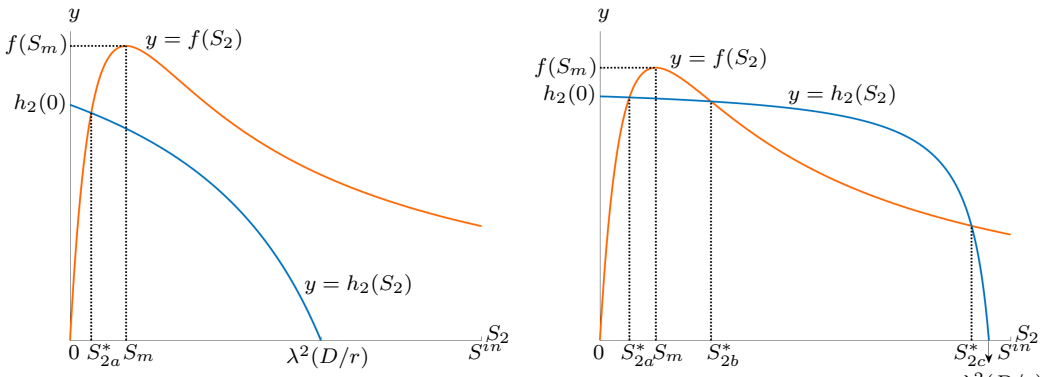
i) Pour tout $S_2 \in (0, S_m)$, la fonction f est strictement croissante. Donc, si $f(S_m) \geq h_2(0)$ alors l'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ admet une unique solution $S^*_{2a} \in (0, S^{in})$ telle que $0 < S^*_{2a} < S_m$, voir la Figure 7.2 (a). Dans le cas contraire, si $f(S_m) < h_2(0)$ alors il n'y a aucune intersection entre h_2 et f dans $(0, S_m)$, voir la Figure 7.2 (c).

ii) Pour tout $S_2 \in (S_m, S^{in})$, la fonction f est strictement décroissante. En utilisant la définition de h_2, pour tout $S_2 \in (0, S^{in})$, nous avons

$$h_2''(S_2) = -\frac{2D}{1-r}\frac{S^{in}-\lambda^2(D/r)}{(S^{in}-S_2)^3}.$$

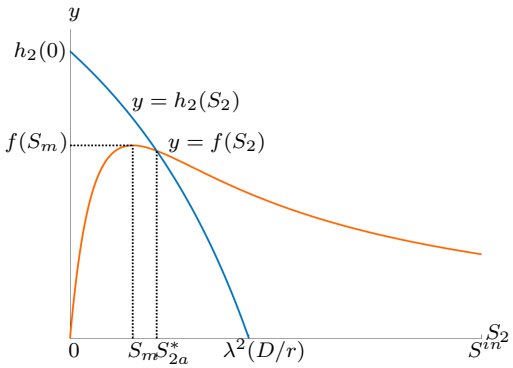
Sachant que $S^{in} > \lambda^2(D/r)$ alors pour tout $S_2 \in (0, S^{in})$, h_2'' est strictement négative. Donc pour tout $S_2 \in (S_m, S^{in})$, h_2 est strictement concave. De l'Hypothèse 7.1, il existe $S_c \in (S_m, S^{in})$ tel que pour tout $S_2 \in (S_c, S^{in})$, f'' est strictement positive et pour tout $S_2 \in (S_m, S^{in})$, $f^{(3)}$ est positive. Par conséquent, pour tout $S_2 \in (S_c, S^{in})$, f est stric-

tement convexe. Ainsi, nous déduisons que si $f(S_m) \geq h_2(0)$ alors l'équation $h_2(S_2) = f(S_2)$ admet au plus deux solutions S^*_{2b} et S^*_{2c} dans (S_m, S^{in}) telles que $S_m < S_{2b} \leq S^*_{2c} < \lambda^2(D/r)$, voir la Figure 7.2 (d) et (e).

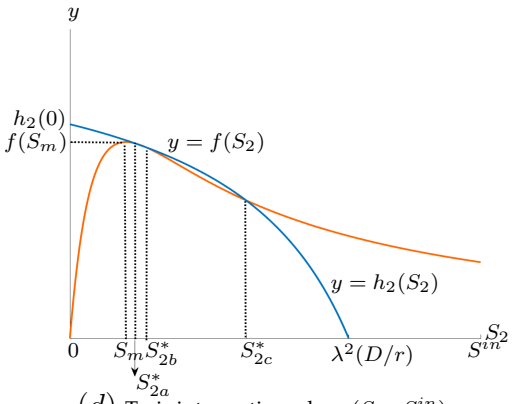


(a) Une intersection dans $(0, S_m)$

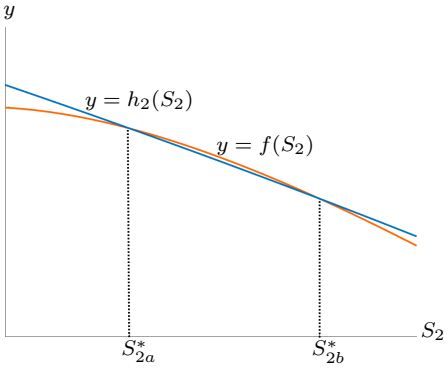
(b) Trois intersections dans $(0, S_m)$



(c) Une intersection dans (S_m, S^{in})



(d) Trois intersections dans (S_m, S^{in})



(e) Zoom des tois intersections dans (S_m, S^{in})

FIGURE 7.2 – *Existence de S^*_{2i} et donc de E_{2i}, $i = a, b, c$. (a) et (b): $f(S_m) < h_2(0)$. (c), (d) et (e): $f(S_m) > h_2(0)$.*

Par conséquent, en utilisant les Hypothèses 2.3 et 7.1, l'équation $h_2(S_2) =$

$f(S_2)$ admet au plus trois solutions dans $(0, S^{in})$ qui correspondent aux trois équilibres E_{2a}, E_{2b} et E_{2c}.

Le système (7.1) a une structure en cascade. En utilisant le principe de la conservation de la masse, nous pouvons montrer que $\lim_{t\to+\infty} S_i(t)+x_i(t) = S^{in}$. Ainsi, $(x_1(t), (x_2(t))$ satisfont des dynamiques asymptotiquement autonomes dont le système limite

$$\begin{array}{rcl} \dot{x_1} & = & -\frac{D}{r} + f(S^{in} - x_1)x_1 \\ \dot{x_2} & = & \frac{D}{1-r}(x_1 - x_2) + f(S^{in} - x_2)x_2. \end{array} \tag{7.12}$$

est défini dans le carré $[0, S^{in}] \times [0, S^{in}]$. Les point d'équilibres de (7.12) sont:

$$e_{00} = (0, 0), e_{01} = \left(0, S^{in} - \lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right), e_{02} = \left(0, S^{in} - \lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right),$$

$$e_{11} = \left(S^{in} - \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right), S^{in} - S^*_{21}\right) \text{ et } e_{2i} = \left(S^{in} - \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right), S^{in} - S^*_{2i}\right), i = a, b, c.$$

La stabilité locale des sept équilibres requiert les propriétés de la matrice jacobienne telle que dans les Chapitres précédent et est laissée au lecteur.

Regardons la stabilité globale des équilibres. Si

$$S^{in} \geq \max\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right), \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} \quad \text{ou} \quad \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right) < S^{in} < \lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right)$$

alors nous avons plus d'un équilibre LES. Donc, aucun équilibre n'est GAS, voir par exemple le cas où l'ensemble des équilibres existent sur la Figure 7.3. Pour les cas restants, nous pouvons utiliser les arguments du plan de phase pour montrer que:

- E_{00} est GAS si et seulement si $S^{in} \leq \min\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\}$, voir la Figure 7.4 (a), où e_{00} est l'équilibre de lessivage du système réduit (7.12).
- E_{01} est GAS si et seulement si $\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right) \leq S^{in} \leq \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)$, voir la Figure 7.4 (b), où e_{01} est l'équilibre correspondant du système réduit (7.12).
- E_{11} est GAS si et seulement si

$$\lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right) \leq S^{in} \leq \lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right),$$

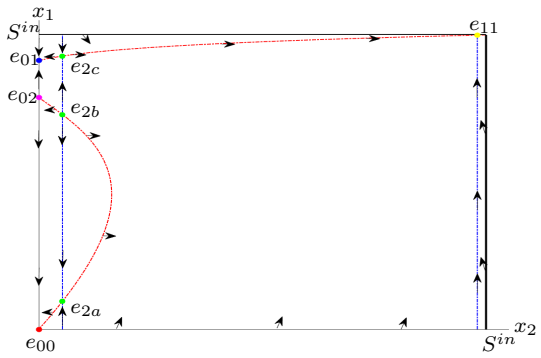


FIGURE 7.3 – *Les sept équilibres existent.*

voir la Figure 7.4 (c), ou si et seulement si

$$\max\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right),\lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} \leq S^{in} \leq \max\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right),\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right)\right\},$$

voir la Figure 7.4 (e). Notons que e_{11} est l'équilibre correspondant du système réduit (7.12).

□

Dans le cas d'une fonction non monotone, augmenter la concentration de substrat en entrée induit la diminution de la concentration de substrat à l'état d'équilibre. En effet, nous avons le résultat suivant qui est similaire à la Proposition 3.1 dans le cas d'une fonction monotone.

Proposition 7.1. *Soient $S^{in,1}$ et $S^{in,2}$ deux concentrations de substrat en entrée différentes. Si $S^{in,1} > S^{in,2} > 0$ alors pour tout $r \in (D/f(S^{in,2}), 1)$ et $D > 0$, nous avons $S^*_{21}(S^{in,1}, D, r) < S^*_{21}(S^{in,2}, D, r)$.*

Démonstration. Soient $S^{*i}_{21} = S^*_{21}(S^{in,i}, D, r)$ et $h^i_1(S_2) = h_1(S_2)|_{S^{in}=S^{in,i}}$, $i = 1, 2$. Supposons que $S^{*1}_{21} \geq S^{*2}_{21}$. Nous savons que $S^{*i}_{21} \in (0, \lambda^1(D/r)) \subset (0, S_m)$ et d'après l'Hypothèse 2.3, pour tout $S_2 \in (0, S_m)$, f est strictement croissante alors nous avons $f(S^{*1}_{21}) \geq f(S^{*2}_{21})$. Sachant que $f(S^{*1}_{21}) = h^1_1(S^{*1}_{21})$ et $f(S^{*2}_{21}) = h^2_1(S^{*2}_{21})$ alors nous avons $h^1_1(S^{*1}_{21}) \geq h^2_1(S^{*2}_{21})$. Comme $h^2_1 > h^1_1$ alors nous avons $h^2_1(S^{*2}_{21}) > h^1_1(S^{*2}_{21})$. De plus, h^1_1 est strictement décroissante donc nous avons $h^1_1(S^{*2}_{21}) \geq h^1_1(S^{*1}_{21})$. Ainsi, nous avons $h^1_1(S^{*1}_{21}) > h^1_1(S^{*1}_{21})$ ce qui est une contradiction. Par conséquent, $S^{*1}_{21} < S^{*2}_{21}$. □

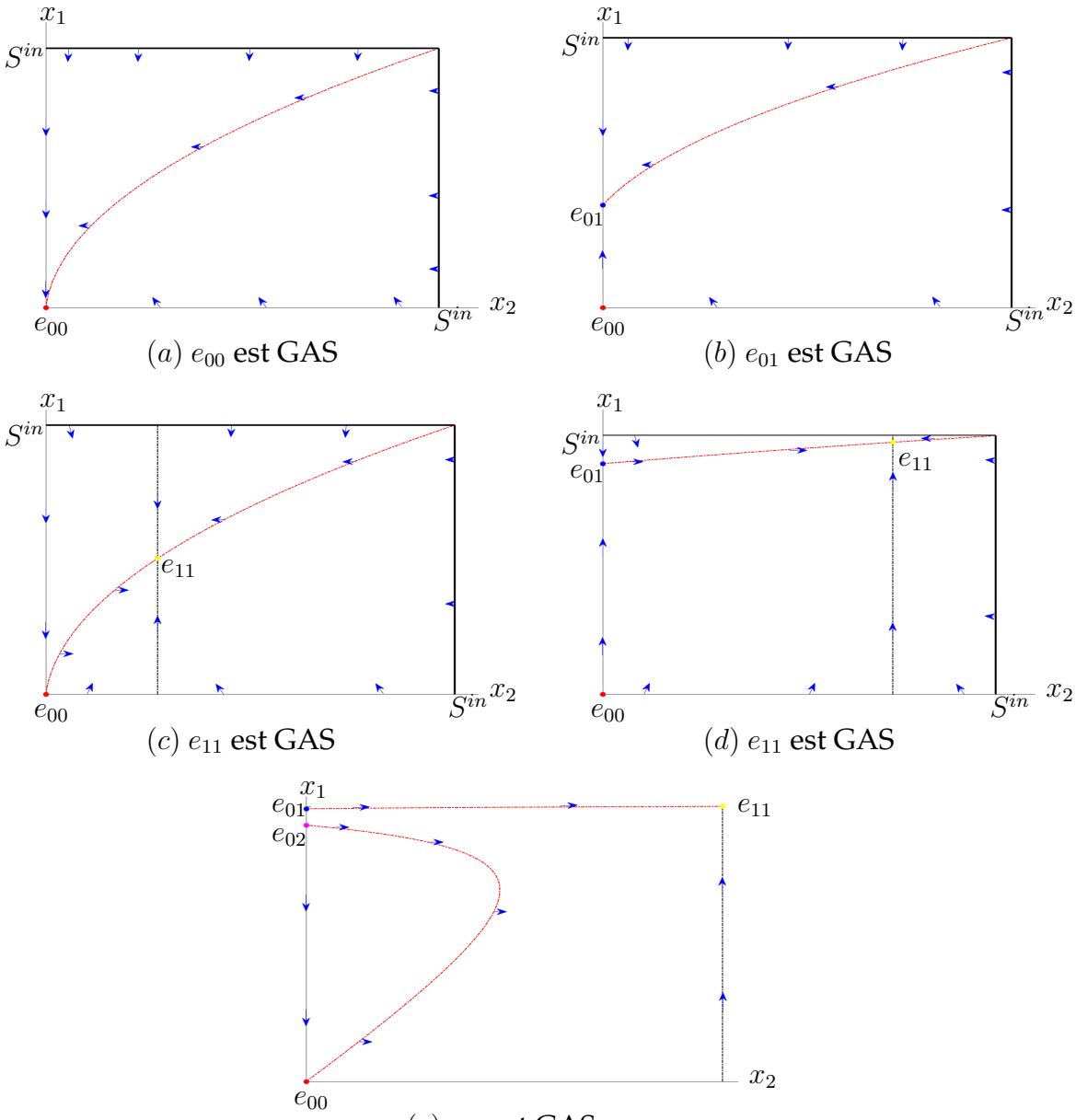


FIGURE 7.4 – *(a): e_{00} est GAS et donc E_{00} est GAS. (b): e_{01} est GAS et donc E_{01} est GAS. (c), (d) et (e): e_{11} est GAS et donc E_{11} est GAS.*

7. 3 Diagramme opératoire

Soient les courbes Φ_r et Φ_{1-r} définies par

$$\Phi_r = \left\{(S^{in}, D) : D = rf(S^{in})\right\}, \Phi_{1-r} = \left\{(S^{in}, D) : D = (1-r)f(S^{in})\right\} \tag{7.13}$$

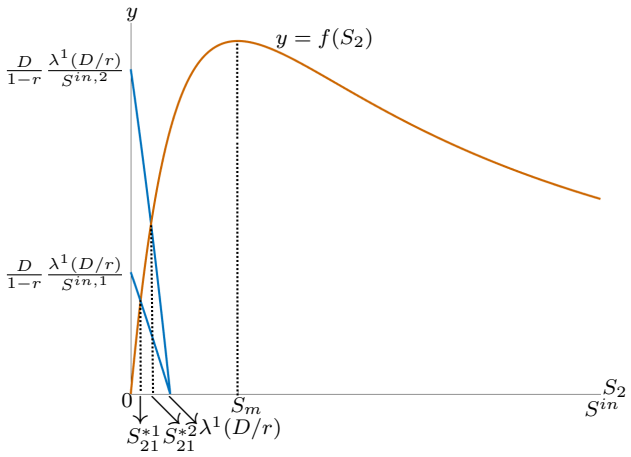


FIGURE 7.5 – *Le résultat de la Proposition 7.1 avec* $S_{21}^{*i} = S_{21}^{*}(S^{in,i}, D, r)$ *et* $h_1^i(S_2) = h_1(S_2)|_{S^{in}=S^{in,i}}$, $i = 1, 2$.

Ces courbes divisent le plan (S^{in}, D) en cinq régions définies par

$$
\begin{aligned}
I_0(r) &= \left\{(S^{in}, D) : S^{in} \leq \min\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\}\right\},\\
I_1^k(r) &= \left\{(S^{in}, D) : \min\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} < S^{in} < \max\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\}\right\},\\
I_2(r) &= \left\{(S^{in}, D) : \max\left\{\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} < S^{in} < \min\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\}\right\},\\
I_3^k(r) &= \left\{(S^{in}, D) : \min\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} < S^{in} < \max\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\}\right\},\\
I_4(r) &= \left\{(S^{in}, D) : \max\left\{\lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right), \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right)\right\} \leq S^{in}\right\}.
\end{aligned}
$$

Remarque 7.1. *Notons que pour* $0 < r < 1/2$, *nous avons*

$$\lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right) < \lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right) < \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right) < \lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right)$$

et pour $1/2 < r < 1$, *nous avons*

$$\lambda^1\left(\tfrac{D}{r}\right) < \lambda^1\left(\tfrac{D}{1-r}\right) < \lambda^2\left(\tfrac{D}{1-r}\right) < \lambda^2\left(\tfrac{D}{r}\right).$$

Le comportement du système (7.1) dans chacune des régions est donné dans le Tableau 7.1 et la Remarque 7.2.

Remarque 7.2. *Les équilibres* E_{2a}, E_{2b} *et* E_{2c} *n'existent pas toujours tous en même temps et ne peuvent exister que dans les régions* $I_3^1(r)$ *et* $I_4(r)$.

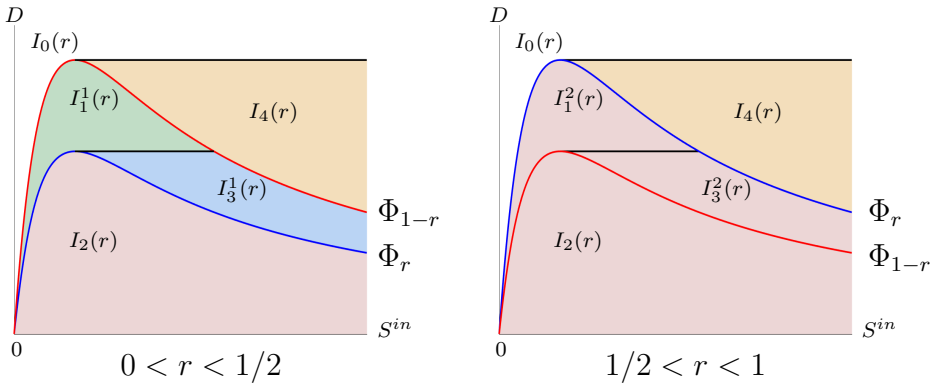


FIGURE 7.6 – *Le diagramme opératoire du dispositif en série avec une fonction de croissance non-monotone.*

Régions	$I_0(r)$	$I_1^1(r)$	$I_1^2(r)$	$I_2(r)$	$I_3^1(r)$	$I_3^2(r)$	$I_4(r)$
E_{00}	GAS	I	I	I	I	I	LES
E_{01}		GAS		I	LES	I	LES
E_{02}						I	I
E_{11}			GAS	GAS	LES	GAS	LES

TABLE 7.1 – *Stabilité des équilibres E_{00}, E_{01}, E_{02} et E_{11} dans les différentes régions du diagramme opératoire du dispositif en série avec une fonction de croissance non-monotone. Les lettres GAS, LES et I signifient respectivement que l'équilibre est globalement asymptotiquement stable, localement exponentiellement stable et instable. La case vide signifie que l'équilibre n'existe pas.*

7. 4 Conclusion

La particularité du modèle considéré est la présence de l'inhibition dans le système. En effet, nous nous intéressons à un dispositif interconnecté en série sans mortalité, tel que dans la Chapitre 3 mais avec une fonction de croissance non-monotone. Nous analysons l'existence des équilibres ainsi que leur stabilité. Lorsque la fonction de croissance est monotone, le système admet toujours au plus 3 équilibres. Cependant, lorsque la fonction de croissance est non-monotone, le modèle peut en admettre plus. En plus, d'être non-monotone, nous supposons que la fonction de croissance est lisse, croissante ensuite décroissante, qu'elle n'admet qu'un seul point d'inflexion et que sa dérivée troisième est positive. Ainsi, nous aboutissons à un système qui admet au plus 7 équilibres, dont l'existence et la stabilité est décrite dans le Théorème 7.1. Le diagramme opératoire décrivant le comportement asymptotique du système est dessiné dans la Figure 7.6. Il est

caractérisé par l'existence de régions de bi-stabilité et de tri-stabilité. Autrement dit, il existe des régions dans lesquelles se trouvent deux ou trois équilibres LES. Le phénomène particulier de l'existence d'une région de tri-stabilité ne se produit jamais dans le cas d'un seul réacteur, voir la Figure 2.11. Ce travail n'est pas fini et fera l'objet d'un futur article dont le contenu est résumé dans la section suivante.

7. 5 Perspectives

Les perspectives de ce chapitre sont nombreuses et sont en cours d'étude. En effet, nous projetons de répondre aux questions suivantes:

1. Quelles sont les régions dans le diagramme opératoire où les équilibres E_{2a}, E_{2b} et E_{2c} existent. Quand est ce que ces équilibres existent simultanément ?
2. Considérer que la mortalité est nulle et analyser les performances selon les trois critères suivant: la concentration de substrat en sortie, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse.
3. Qui entre le dispositif des deux chémostats en série ou un seul chémostat, sans mortalité et avec inhibition est le plus performant ?

Que se passe t-il lorsque la mortalité est non négligée ?

1. Analyser le modèle du dispositif des deux chémostats en série avec inhibition, lorsque la mortalité est non nulle et différente dans les deux réservoirs.
2. Considérer que la mortalité est non nulle et identique dans les deux réservoirs afin d'analyser les performances selon les trois critères suivant: la concentration de substrat en sortie, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse.
3. Qui entre le dispositif des deux chémostats en série ou un seul chémostat avec inhibition et une mortalité non nulle et identique dans les trois réservoirs, est le plus performant ?

CHAPITRE 8

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette thèse traite principalement le modèle d'un dispositif de deux chémostats interconnectés en série. Les résultats obtenus sont caractérisés par leur généricité. En effet, tout au long de notre étude, nous avons toujours fait appel à une certaine classe de fonctions de croissance, sans utiliser des expressions explicites, afin d'éviter de réduire le champs de véracité de nos résultats. Les Chapitres 3, 4, 5 et 6 considèrent une fonction de croissance monotone et le Chapitre 7 considère une fonction de croissance non-monotone. Les études réalisées dans les différents chapitres sont toutes centralisées autour de deux questions fondamentales qui sont:
Qui entre le dispositif de deux chémostats interconnectés en série et un seul chémostat, est le plus performant?
Quelles sont les conditions opératoires et biologiques à respecter afin d'optimiser au mieux les performances?
Nous avons choisi trois critères de performances pour lesquelles nous apportons une réponse à ces questions. Ces trois critères sont la concentration de substrat en sortie, le débit de biogaz et la productivité de la biomasse.

Le Chapitre 1 représente une introduction générale de cette thèse. Le Chapitre 2 est un rappel de tous les résultats liés à un seul chémostat que nous utilisons tout au long des Chapitres 3, 4, 5, 6 et 7.

Le Chapitre 3 comporte le modèle représentant la plus simple des configurations de deux chémostats en série, où l'alimentation ne se fait qu'à travers le premier réacteur et la mortalité est négligée. Dans ce chapitre, nous affirmons l'existence d'une configuration en série plus performante en terme de minimisation de la concentration de substrat, de maximisation du débit de biogaz et de maximisation de la productivité de la biomasse. Nous fournissons toutes les conditions opératoires et biologiques permet-

tant d'obtenir la meilleure configuration en série possible. Ces conditions aident tout praticien à savoir s'il est conseillé et avantageux, ou déconseillé et désavantageux de considérer une spatialisation.

Les Chapitres 4 et 5 comportent le modèle représentant une configuration de deux chémostats en série, où l'alimentation ne se fait qu'à travers le premier réacteur mais la mortalité est non négligée. Dans le Chapitre 4 nous retrouvons les deux critères de performances: la concentration de substrat en sortie et le débit de biogaz et dans le Chapitre 5 nous retrouvons la productivité de la biomasse.

Dans le Chapitre 4, nous étendons l'ensemble des résultats obtenus pour la concentration de substrat en sortie dans le cas sans mortalité, traité dans le Chapitre 3, ainsi que certains résultats sur le débit de biogaz. Des différences dans les résultats liés au débit de biogaz sont apparus. En effet, dans le cas sans mortalité nous avons montré que par rapport à D, le débit de biogaz du dispositif en série ne dépasse jamais le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat. Cependant, ce phénomène change en présence de la mortalité. Par rapport à D, la présence de la mortalité peut induire à ce que le maximum du débit de biogaz du dispositif en série soit plus grand que le maximum du débit de biogaz d'un seul chémostat. Des conditions où ce phénomène se produit toujours, sont fournies.

Dans le Chapitre 5, une étude complète de la productivité de la biomasse a été réalisée. Une extension directe des résultats obtenus dans le Chapitre 3 sans mortalité n'était pas possible. La première différence entre le cas avec et sans mortalité réside dans la possibilité d'avoir une productivité de la biomasse liée à l'équilibre où le premier réservoir lessive mais pas le second, plus grande que celle d'un seul chémostat, lorsque la mortalité est non nulle. De plus, la productivité de la biomasse liée à l'équilibre où le premier réservoir lessive mais pas le second, peut être plus grande que celle liée à l'équilibre de persistance dans les deux réservoirs. Ces phénomènes n'existent pas lorsque la mortalité est nulle. Nous fournissons des conditions opératoires et biologiques qui déterminent précisément quand est ce que la productivité de la biomasse du dispositif en série est plus grande que celle d'un seul chémostat. Ces conditions aident le praticien à décider s'il est nécessaire et avantageux de spatialiser.

Le Chapitre 6, comporte le modèle représentant une configuration de deux chémostats en série, où l'alimentation est répartie entre les deux réacteurs et la mortalité est négligée. Nous affirmons l'existence d'une configuration multi-alimentée plus performante qu'un seul chémostat. Ce chapitre ne contient pour le moment que des résultats liés au critère de la concentration de substrat en sortie. Une comparaison entre les concentrations de substrat en sortie du dispositif en série multi-alimenté, du dispositif en série mono-alimenté traité dans le Chapitre 3 et d'un seul chémostat est donnée. Nous concluons que selon certaines conditions opératoires et biologiques, il existe une configuration multi-alimentée plus performante que les deux autres structures et dans d'autres cas, il existe un dispositif en série mono-alimenté plus performant que les deux autres structures. Cette étude est encore en cours et fera l'objet d'un futur article.

Le Chapitre 7, comporte le modèle avec inhibition représentant une configuration de deux chémostats en série, où l'alimentation se fait à travers le premier réservoir et la mortalité est négligée. L'étude de ce modèle est entamée mais elle est encore en cours. Elle fera l'objet d'un futur article.

Enfin, ce travail est une modeste contribution dans la théorie des chémostats. Il sera poursuivi. Les différentes et éventuelles perspectives auxquelles nous aspirons se trouvent dans le chapitre suivant.

CHAPITRE 9

PERSPECTIVES

Ce travail n'est que le début de tout un projet de recherche que je souhaite poursuivre. En effet, plusieurs extensions sont possibles, différents questionnement restent en suspens et d'autres problèmes mathématiques-biotechnologiques attirent mon attention et piquent ma curiosité.

Suite des travaux entamés dans les Chapitres 6 et 7

1. Poursuivre et finaliser le travail que nous avons entamé dans le Chapitre 6, dédié au dispositif en série multi-alimenté. En particulier, analyser le débit de biogaz et la productivité de la biomasse. A notre connaissance, ces deux critères de performance n'ont jamais été traité pour ce problème.

2. Poursuivre et finaliser le travail que nous avons entamé dans le Chapitre 7, dédié au dispositif en série avec inhibition. Ce modèle suscite un grand intérêt dans le monde du génie des procédés. La comparaison des performances du dispositif en série avec un seul chémostat en présence d'inhibition manque dans la littérature, particulièrement pour la productivité de la biomasse et le débit de biogaz.

Différentes extensions

1. Plusieurs travaux dans la littérature montrent qu'une configuration de n réacteurs en série donne des résultats assez proches de ceux d'un réacteur à piston, [20]. Ainsi, lorsque n est suffisamment grand, les réacteurs en série fonctionnent tels qu'un réacteur à piston, [63]. Les problèmes que nous souhaitons regarder sont les suivants. Considérons une fonction de croissance positive et croissante, un substrat

et une biomasse. Considérons l'un des trois critères de performances: la concentration de substrat en sortie, la productivité de la biomasse ou le débit de biogaz.

- Soit un seul chémostat plus performant que deux chémostats interconnectés en série. Est ce que ce chémostat est alors systématiquement plus performant qu'un réacteur à piston ?

- Inversement, soient deux chémostats interconnectés en série plus performants qu'un seul chémostat. Quand est-ce que ces deux chémostats interconnectés en série font mieux qu'un réacteur à piston ? Hill & Robinson [32] avaient déduit que plus de trois réacteurs en série ne font pas toujours mieux qu'un seul chémostat. Cependant, une étude mathématique approfondie la-dessus manque dans la littérature. Il serait intéressant de savoir, théoriquement, quelles sont les conditions opératoires et biologiques qui font que plus de deux chémostats en série donnent un meilleur résultat qu'un seul chémostat et que deux chémostats en série.

Rappelons qu'un réacteur à piston ne fonctionne qu'en présence d'une concentration de biomasse en entrée non-nulle ($X^{in} > 0$). Les résultats de cette thèse sont obtenus pour $X^{in} = 0$. Par conséquent, avant de pouvoir regarder les deux problèmes cités ci-dessus, il faut d'abord regarder si les résultats que nous avons obtenus pour le modèle du dispositif en série mono-alimenté traité dans le Chapitre 3 sont extensibles lorsque $X^{in} > 0$. Intuitivement, ces extensions sont parfaitement réalisables mais une rigoureuse vérification mérite d'être réalisée.

2. Considérer un modèle mathématique de deux chémostats interconnectés en série avec plusieurs espèces en compétition. Un travail sur ce modèle avec deux espèces en compétition pour un seul substrat est déjà entamé. Le but est de dessiner le diagramme opératoire de cette structure, analyser ces performances et les comparer avec celles d'un seul chémostat avec compétition. Toutes ces questions ne sont pas traitées dans la littérature.

3. Analyser les performances d'un dispositif en série de deux chémo-

stats interconnectés en série avec recirculation en complément de différents travaux déjà existant.

4. Un problème de contrôle:
   Supposons que la concentration de substrat en entrée S^{in} puisse varier. Il serait intéressant de trouver un contrôle qui permet de basculer d'une configuration de deux chémostats en série à un seul chémostat, ou le contraire. Autrement dit, trouver un contrôle qui aide le praticien à choisir la structure qu'il souhaite utilisée, selon le résultat qu'il veut obtenir. C'est une question qu'il faudra discuter avec des spécialistes du génie des procédés afin de voir si concrètement une telle configuration est réalisable. C'est une problématique qu'il faudra bien méditer, mais à notre connaissance, elle n'a jamais été considérée.

ANNEXE A

OUTILS MATHÉMATIQUES

Soit le système différentiel autonome défini par

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathcal{V} \subset \mathbb{R}^n \tag{A.1}$$

tel que f est continue et localement lipschitzienne dans $\mathbb{R}^n$.

La fonction $t \in \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \mapsto x(t) \in \mathcal{V}$ est solution de (A.1), c'est-à-dire elle est continûment dérivable sur $\mathcal{I}$ et vérifie $\dot{x}(t) = f(x(t))$.

Définition A.1 (Point d'équilibre [26]). *Un point $x^* \in \mathcal{V}$ est dit point d'équilibre (ou stationnaire) de* (A.1) *si et seulement si $f(x^*) = 0$ ou si $x(t) = x^*$.*

Définition A.2 (Orbite [26]). *L'orbite γ du point x_0 est la trajectoire qui passe par ce point. Elle est définie par $\gamma(x_0) = \{x(t, x_0) \in \mathcal{V}, t \in \mathbb{R}\}$.*
Si x_0 est un point d'équilibre alors $\gamma(x_0) = \{x_0\}$.

Théorème A.1. *[26] Si f admet des dérivées partielles continues dans $\mathcal{V}$, alors pour tout $x_0 \in \mathcal{V}$, il existe $\delta > 0$ et une unique solution du système différentiel* (A.1) *de condition initiale $x(0) = x_0$, définie dans $(-\delta, \delta)$.*

Soit le système différentiel non-autonome défini par

$$\dot{y} = F(t, y) \quad y \in \mathcal{V} \subset \mathbb{R}^n, t \in \mathbb{R} \tag{A.2}$$

et tel que F est continue et localement lipschitzienne.

Définition A.3 (Système asymptotiquement autonome [26]). *Si pour tout $t \geq 0$ toutes les solutions sont définies et vérifient*

$$\lim_{t \to +\infty} F(t, y) = f(x)$$

localement uniformément en x alors le système (A.2) *est un système asymptotiquement autonome de système limite, le système* (A.1).

Le fait que le système (A.1) admette des équilibres isolés et que toutes ses solutions convergent vers l'un de ces équilibres n'est pas suffisant pour conclure et affirmer que les solutions du système asymptotiquement autonome (A.2) convergent vers les équilibres de son système limite (A.1). Voici quelques outils nécessaires qui permettent de savoir sous quelles conditions le comportement asymptotique des solutions des systèmes (A.2) et (A.1) est le même.

Définition A.4 (Point ω-limite [26]). *Soit le point $P \in \mathcal{V}$. Ce point est appelé point ω-limite de x_0 (ou de $\gamma(x_0)$) s'il existe une suite $(t_n)_{n\in\mathbb{N}}$ strictement croissante vérifiant*

$$\lim_{n\to+\infty} t_n = +\infty \quad \text{et} \quad \lim_{n\to+\infty} x(t_n, x_0) = P.$$

Définition A.5 (Ensemble ω-limite [26]). *L'ensemble $\omega(x_0)$ de tous les points limites de x_0 est appelé ensemble ω-limite de x_0 (ou de $\gamma(x_0)$).*
Si $x(t, x_0)$ est bornée alors $\omega(x_0)$ est non vide, compact et invariant.
Si $x(t, x_0)$ est non-bornée quand t tend vers $+\infty$ alors $\omega(x_0)$ est un ensemble vide.

Corollaire A.1 (Corollaire du Théorème de Poincaré-Bendixon [26]). *Un ensemble ω-limite de x_0 non-vide et compact d'un système différentiel du plan qui ne contient aucun point d'équilibre est une orbite périodique.*

Théorème A.2 (Critère de Dulac-Bendixon [26]). *Soit le système* (A.1) *tel que $x \in \mathcal{V} \subset \mathbb{R}^2$. Si $\operatorname{div} f \neq 0$ dans $\mathcal{I} \subset \mathbb{R}^2$ alors $\mathcal{I}$ ne contient pas d'orbite périodique.*

Théorème A.3 (Théorème de Thieme [26]). *Si le système* (A.1) *admet des points d'équilibres isolés, si toute solution de* (A.1) *converge vers l'un de ses points d'équilibres, et si* (A.1) *n'admet pas de polycyle, alors toute solution de* (A.2) *converge aussi vers un point d'équilibre de* (A.1).

Dans l'analyse du comportement qualitatif des systèmes d'équations différentielles nous retrouvons l'analyse de bifurcations. Une bifurcation

correspond à un changement brutal de comportement dans le système ce qui se traduit par un changement de stabilité des points d'équilibres et des cycles limites du système. Il existe différents type de bifurcations bifurcation nœud-selle, bifurcation fourche, bifurcation de Poincaré-Andronov-Hopf, bifurcation de Bogdanov-Takens... . Dans cette thèse nous retrouvons la bifurcation dite bifurcation transcritique qui est définie comme suit.

Définition A.6 (Bifurcation transcritique [58]). *C'est une bifurcation locale qui se produit lorsque le nombre de points d'équilibre est conservé alors que leur nature change pour une certaine valeur appelée valeur de bifurcation. En cette valeur, un point d'équilibre stable et un point d'équilibre instable entrent en collision et échangent leur stabilité.*

Certaines limites de fonctions sous forme de quotient sont difficiles à calculer et présentent des formes indéterminées du type 0 sur 0 ou ∞ sur ∞. L'un des outils utilisés pour lever ces formes indéterminées est la règle de L'Hôpital.

Définition A.7 (La règle de L'Hôpital, définition simple [2]). *Soient u et v deux fonctions définies sur $[a, b[\subset \mathbb{R}$ et dérivables en a avec $v'(a) \neq 0$. Si $\lim_{x\to a} \frac{u'(x)}{v'(x)}$ existe, alors*

$$\lim_{x\to a} \frac{u(x)}{v(x)} = \lim_{x\to a} \frac{u'(x)}{v'(x)}.$$

Dans la résolution d'équations, il est nécessaire de s'assurer de l'existence de solutions. Le théorème suivant donne dans certains cas l'existence des solutions.

Définition A.8 (Théorème des Valeurs Intermédiaires [2]). *Pour toute fonction continue $f : [a, b] \to \mathbb{R}$ et pour tout réel k compris entre $f(a)$ et $f(b)$, il existe au moins un réel c compris entre a et b tel que $f(c) = k$.*

Bibliographie

[1] J. F. Andrews. A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates. *Biotechnology and bioengineering*, 10(6):707–723, 1968. One citation in page 7.

[2] E. Azoulay, J. Avignant, and G. Auliac. *Les Mathématiques en licence*. Ediscience international. 8 citations in pages 71, 119, 139, 140, 175, 177, 228, and 265.

[3] G. Bastin and D. Dochain. *On-line estimation and adaptive control of bioreactors*. Elsevier, 1991. 3 citations in pages 5, 6, and 10.

[4] A. Bensmann, R. Hanke-Rauschenbach, and K. Sundmacher. Reactor configurations for biogas plants–a model based analysis. *Chemical Engineering Science*, 104:413–426, 2013. One citation in page 10.

[5] K. B. Bischoff. Optimal continuous fermentation reactor design. *The Canadian Journal of Chemical Engineering*, 44(5):281–284, 1966. One citation in page 20.

[6] H. Bouallagui, Y. Touhami, R. Ben Cheikh, and M. Hamdi. Bioreactor performance in anaerobic digestion of fruit and vegetable wastes. *Process biochemistry*, 40(3-4):989–995, 2005. One citation in page 8.

[7] G. E. Briggs and J. B. S. Haldane. A note on the kinetics of enzyme action. *Biochemical journal*, 19(2):338, 1925. One citation in page 6.

[8] D. E. Contois. Kinetics of bacterial growth: relationship between population density and specific growth rate of continuous cultures. *Microbiology*, 21(1):40–50, 1959. One citation in page 7.

[9] A. Dadrasnia, M. Maikudi Usman, T. L. Kang, R. D.Velappan, N. Shahsavari, P. Vejan, A. F. Mahmud, and S. Ismail. Microbial aspects in wastewater treatment–a technical. *Environmental Pollution and Protection*, 2(2):75–84, 2017. One citation in page 8.

[10] M. Dali-Youcef, J. Harmand, A. Rapaport, and T. Sari. Some non-intuitive properties of serial chemostats with and without mortality. *IFAC-PapersOnLine*, 55(20):475–480, 2022. 2 citations in pages 59 and 99.

[11] M. Dali-Youcef, A. Rapaport, and T. Sari. Study of performance criteria of serial configuration of two chemostats. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 17(6):6278–6309, 2020. 2 citations in pages 38 and 59.

[12] M. Dali-Youcef, A. Rapaport, and T. Sari. Performances study of two serial interconnected chemostats with mortality. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2022. 3 citations in pages 38, 41, and 99.

[13] M. Dali-Youcef and T. Sari. The productivity of two serial chemostats. *International Journal of Biomathematics*, 2021. 2 citations in pages 38 and 153.

[14] C. D. de Gooijer, A. M. B. Wilfried, H. Beeftink, and J. Tramper. Bioreactors in series: An overview of design procedures and practical applications. *Enzyme and Microbial Technology*, 18(3):202–219, 1996. 2 citations in pages 9 and 11.

[15] D. Dochain and P.A. Vanrolleghem. *Dynamical modelling & estimation in wastewater treatment processes*. IWA publishing, 2001. One citation in page 11.

[16] R. Fekih-Salem, C. Lobry, and T. Sari. A density-dependent model of competition for one resource in the chemostat. *Mathematical biosciences*, 286:104–122, 2017. One citation in page 65.

[17] S. Fogler. *Essentials of Chemical Reaction Engineering: Essenti Chemica Reactio Engi, 4 edition*. Prentice Hall, New-York, 2008. One citation in page 8.

[18] C. A. Gómez-Pérez and J. Espinosa. Design method for continuous bioreactors in series with recirculation and productivity optimization.

Chemical Engineering Research and Design, 137:544–552, 2018. 2 citations in pages 10 and 12.

[19] L. Grady, G. Daigger, N. G. Love, and D. M. C. Filipe. *Biological wastewater treatment*. CRC press, 2011. One citation in page 11.

[20] R. B. Grieves, W. O. Pipes, W. F. Milbury, and R. K. Wood. Piston-flow reactor model for continuous industrial fermentations. *Journal of Applied Chemistry*, 14(11):478–486, 1964. 3 citations in pages 10, 20, and 259.

[21] I. Haidar. *Dynamiques Microbiennes Et Modélisation Des Cycles Biogéochimiques Terrestres*. PhD thesis, Thèse de l'Université de Montpellier, 2011. 5 citations in pages 12, 16, 19, 61, and 97.

[22] I. Haidar, A. Rapaport, and F. Gérard. Effects of spatial structure and diffusion on the performances of the chemostat. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 8(4):953–971, 2011. 7 citations in pages 12, 16, 19, 61, 90, 91, and 97.

[23] J. B. S. Haldane. Enzymes. 1930. One citation in page 6.

[24] J. Harmand. *Contribution à l'analyse et au contrôle des systèmes biologiques: application aux bioprocédés de dépollution*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, 2004. 3 citations in pages 9, 12, and 17.

[25] J. Harmand and D. Dochain. The optimal design of two interconnected (bio) chemical reactors revisited. *Computers & chemical engineering*, 30(1):70–82, 2005. One citation in page 12.

[26] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport, and T. Sari. *The Chemostat: Mathematical Theory of Microorganism Cultures*. John Wiley & Sons, Chemical Engineering Series, 2017. 9 citations in pages 4, 17, 42, 45, 50, 57, 65, 263, and 264.

[27] J. Harmand, A. Rapaport, and A. Trofino. Optimal design of two interconnected bioreactors: New results. *AIChE Journal*, 49(6):1433–1450, 2003. One citation in page 12.

[28] D. Herbert. Some principles of continuous culture. *Recent progress in microbiology*, 1, 1958. One citation in page 10.

[29] D. Herbert. A theoretical analysis of continuous culture systems. *Continuous culture of microorganisms*, pages 21–53, 1961. One citation in page 10.

[30] D. Herbert. Multi-stage continuous culture. In *Continuous cultivation of microorganisms*, pages 23–44. Elsevier, 1964. 2 citations in pages 1 and 11.

[31] D. Herbert, R. Elsworth, and R.C. Telling. The continuous culture of bacteria; a theoretical and experimental study. *Microbiology*, 14(3):601–622, 1956. 3 citations in pages 4, 9, and 10.

[32] G. A. Hill and C. W. Robinson. Minimum tank volumes for cfst bioreactors in series. *The Canadian Journal of Chemical Engineering*, 67(5):818–824, 1989. 3 citations in pages 9, 20, and 260.

[33] P.A. Hoskisson and G. Hobbs. Continuous culture–making a comeback? *Microbiology*, 151(10):3153–3159, 2005. One citation in page 4.

[34] C. M. Kung and B. Baltzis. The growth of pure and simple microbial competitors in a moving distributed medium. *Mathematical biosciences*, 111(2):295–313, 1992. One citation in page 11.

[35] T. T. Lee, F. Y. Wang, and R. B. Newell. Advances in distributed parameter approach to the dynamics and control of activated sludge processes for wastewater treatment. *Water research*, 40(5):853–869, 2006. One citation in page 8.

[36] O. Levenspiel. *Chemical reaction engineering*. John Wiley & Sons, 1999. One citation in page 8.

[37] J. R. Lobry. *Re-evaluation du modele de croissance de monod. Effet des antibiotiques sur l'energie de maintenance*. PhD thesis, Université Claude Bernard-Lyon I, 1991. One citation in page 6.

[38] X. F. Malcata. A heuristic approach for the economic optimization of a series of cstr's performing michaelis–menten reactions. *Biotechnology and bioengineering*, 33(3):251–255, 1989. One citation in page 11.

[39] Y. Miao, Y. Ding, Q. Y. Sun, Z. F. Xu, and L. Jiang. Plant bioreactors for pharmaceuticals. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, 25(1):363–380, 2008. One citation in page 8.

[40] L. Michaelis, M. L. Menten, et al. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem. z*, 49(333-369):352, 1913. One citation in page 6.

[41] H. Molin. Optimal steady-state design of bioreactors in series with monod growth kinetics, 2018. One citation in page 12.

[42] J. Monod. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. 1942. One citation in page 6.

[43] J. Monod. La technique de culture continue: theorie et applications. *Selected Papers in Molecular Biology by Jacques Monod*, pages 184–204, 1978. 2 citations in pages 3 and 6.

[44] H. Moser. The dynamics of bacterial populations maintained in the chemostat. 1958. One citation in page 6.

[45] M. Nelson and H. Sidhu. Evaluating the performance of a cascade of two bioreactors. *Chemical Engineering Science*, 61(10):3159–3166, 2006. 2 citations in pages 9 and 10.

[46] M. I. Nelson and A. Holder. A fundamental analysis of continuous flow bioreactor models governed by contois kinetics. ii. reactor cascades. *Chemical Engineering Journal*, 149(1-3):406–416, 2009. One citation in page 8.

[47] A. Novick and L. Szilard. Description of the chemostat. *Science*, 112(2920):715–716, 1950. One citation in page 3.

[48] S. Pavlou. Computing operating diagrams of bioreactors. *Journal of biotechnology*, 71(1-3):7–16, 1999. One citation in page 15.

[49] M. Polihronakis, L. Petrou, and A. Deligiannis. Parameter adaptive control techniques for anaerobic digesters—real-life experiments. *Computers & chemical engineering*, 17(12):1167–1179, 1993. One citation in page 10.

[50] E. O. Powell and J. R. Lowe. Theory of multi-stage continuous cultures. In *Continuous Cultivation of Microorganisms*, pages 45–57. Elsevier, 1964. One citation in page 11.

[51] J. Radjenović, M. Petrović, and D. Barceló. Fate and distribution of pharmaceuticals in wastewater and sewage sludge of the conventional activated sludge (cas) and advanced membrane bioreactor (mbr) treatment. *Water research*, 43(3):831–841, 2009. One citation in page 8.

[52] A. Rapaport. Some non-intuitive properties of simple extensions of the chemostat model. *Ecological complexity*, 34:111–118, 2018. 3 citations in pages 12, 17, and 61.

[53] A. Rapaport, I. Haidar, and J. Harmand. Global dynamics of the buffered chemostat for a general class of response functions. *Journal of mathematical biology*, 71(1):69–98, 2015. One citation in page 12.

[54] T. Sari. Best operating conditions for biogas production in some simple anaerobic digestion models. *Processes*, 10(2):258, 2022. 2 citations in pages 10 and 134.

[55] S. E. Scuras, A. Jobbagy, and C. P. L. Grady. Optimization of activated sludge reactor configuration: kinetic considerations. *Water research*, 35(18):4277–4284, 2001. One citation in page 11.

[56] H. S. Sidhu, M. I. Nelson, and E. Balakrishnan. An analysis of a standard reactor cascade and a step-feed reactor cascade for biological processes described by monod kinetics. *Chemical Product and Process Modeling*, 10(1):27–37, 2015. 4 citations in pages 11, 12, 36, and 37.

[57] H. L. Smith and P. Waltman. *The theory of the chemostat: dynamics of microbial competition*, volume 13. Cambridge University Press, Cambridge, 1995. 8 citations in pages 4, 11, 17, 42, 45, 57, 67, and 219.

[58] S. H. Strogatz. *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. CRC press, 2018. One citation in page 265.

[59] B. Tang. Mathematical investigations of growth of microorganisms in the gradostat. *Journal of Mathematical Biology*, 23(3):319–339, 1986. One citation in page 11.

[60] H. Veldkamp. Ecological studies with the chemostat. In *Advances in microbial ecology*, pages 59–94. Springer, 1977. One citation in page 4.

[61] M. Wade, J. Harmand, B. Benyahia, T. Bouchez, S. Chaillou, B. Cloez, et al. Perspectives in mathematical modelling for microbial ecology. *Ecological Modelling*, 321:64–74, 2016. One citation in page 4.

[62] J. Zambrano and B. Carlsson. Optimizing zone volumes in bioreactors described by monod and contois growth kinetics. In *Proceeding of the IWA World Water Congress & Exhibition*, 2014. 3 citations in pages 9, 17, and 18.

[63] J. Zambrano, B. Carlsson, and S. Diehl. Optimal steady-state design of zone volumes of bioreactors with monod growth kinetics. *Biochemical engineering journal*, 100:59–66, 2015. 3 citations in pages 12, 17, and 259.