

Université de Saida– Dr. Moulay Tahar
Faculté des Sciences
Département de Mathématiques

Thèse

Présentée pour obtenir le diplôme de

Doctorat de 3^{ème} Cycle

Spécialité: Géométrie différentielle

Filière : Mathématiques

Par :

ELBETCH Bilel

Thème :

Effets de la migration et de l'hétérogénéité spatiale sur la dynamique d'une population et sur la coexistence des espèces.



Thèse soutenue le 01-06-2022 devant le jury composé de :

N°	Nom et prénom	Grade	Etablissement	Qualité
01	M. OUAKKAS Seddik	Prof	Université de Saida – Dr. Moulay Tahar.	Président
02	Mme. BENZEKRI Tounsia	Prof	USTHB-ALGER.	Rapporteur
03	M. MASSART Daniel	MC	Université de Montpellier, France.	Co-rapporteur
04	M. MOUSSAOUI Ali	Prof	Université Abou Bakr Belkaid-Tlemcen.	Examineur
05	M. KESSI Arezki	Prof	USTHB-ALGER.	Examineur
06	M. YADI Karim	Prof	Université Abou Bakr Belkaid -Tlemcen.	Examineur
07	M. SARI Tewfik	DR	INRAE-Montpellier.	Invité

Remerciements

Avant tout, je remercie Allah le tout puissant de m'avoir aidé à achever ce travail pendant ces trois années de thèse.

Je tiens en premier lieu à exprimer mes plus vifs remerciements à ma directrice de thèse, Madame Benzekri Tounsia, professeure à la faculté de mathématiques de l'U.S.T.H.B, pour son aide, sa patience, sa disponibilité et surtout ses conseils judicieux. J'ai aussi été heureux d'avoir travaillé avec elle pendant les années du Master.

J'adresse mes remerciements à mon co-directeur de thèse en France, Monsieur Massart Daniel, maître de conférences à l'Université de Montpellier, pour ses conseils ainsi que pour la confiance qu'il m'a accordé. J'ai appris beaucoup de mathématiques avec lui.

J'adresse mes chaleureux remerciements à Monsieur Sari Tewfik, Directeur de Recherche à l'INRAE de Montpellier, pour le sujet de thèse qu'il m'a proposé et pour la confiance qu'il m'a accordé. Merci beaucoup pour le travail que vous avez fait avec moi. Je vous remercie pour votre encadrement et vos conseils professionnels et pour m'avoir aidé à développer mes idées. J'ai beaucoup appris à vos côtés et je vous adresse ma gratitude pour tout cela. Je suis honoré par votre présence dans mon jury de thèse.

Je remercie Monsieur Ouakkas Seddik, Professeur à l'université de Saida, pour l'honneur qu'il me fait de présider mon jury de thèse.

Je remercie Monsieur Kessi Arezki, professeur de la faculté de mathématiques de l'U.S.T.H.B, Messieurs Yadi Karim et Moussaoui Ali , Professeurs à l'université de Tlemcen qui m'ont fait l'honneur d'évaluer ce travail.

Pour finir, mes remerciements vont à tous, ma famille, mes enseignants et toutes les personnes qui m'ont encouragé pendant ces trois années de thèse.

Table des matières

Remerciements	i
Table des figures	vi
Listes des tableaux	vii
Glossaire des notations	viii
Introduction générale	1
1 Rappels de quelques notions préliminaires : théorème de Perron-Frobenius, systèmes différentiels coopératifs et théorème de Tikhonov	7
1.1 Les matrices positives, strictement positives, fortement positives	8
1.2 Les matrices irréductibles	9
1.2.1 Matrice de permutation	9
1.2.2 Matrice réductible et irréductible	10
1.2.3 Irréductibilité et graphe d'une matrice	11
1.3 Les matrices de Metzler	13
1.4 Les systèmes positifs	16
1.5 Systèmes différentiels coopératifs	17
1.5.1 Définition et quelques propriétés des systèmes coopératifs	17
1.5.2 Dynamique globale des systèmes coopératifs positifs	19
1.6 Théorie des perturbations singulières et théorème de Tikhonov	23
1.6.1 Perturbation singulière et régulière	23
1.6.2 Dynamiques lentes-rapides	24
1.6.3 Théorème de Tikhonov	25
2 Dispersion et croissance dans les problèmes continus et discrets	28
2.1 La croissance logistique	29
2.1.1 La courbe de la croissance logistique	29
2.1.2 Modèles de croissance logistique étendus	30
2.1.3 La croissance générale	33
2.2 Dynamique globale des modèles continus et discrets	34
2.2.1 Modèle continu	34
2.2.2 Modèle discret	35
2.3 Les modèles de type source-puit	42
2.4 Effets de la dispersion sur la population totale à l'équilibre	45
2.4.1 Modèle de deux sites avec dispersion symétrique	45
2.4.2 Modèle de deux sites avec dispersion non symétrique	51
2.4.3 Modèle de deux sites avec des populations source-puit	57

3	The multi-patch logistic equation	62
3.1	Introduction	63
3.2	Mathematical model	64
3.3	Comparison of the total equilibrium population with the sum of carrying capacities	65
3.3.1	Equal growth rates	66
3.3.2	Equal carrying capacities	66
3.3.3	Equal ratios r_i/K_i	67
3.3.4	All patches but one are identical	67
3.4	Perfect mixing	70
3.5	Comparison of the n -patch system with a two-patch system	74
3.5.1	Two-patch model	74
3.5.2	Three-patch model	75
3.6	Asymmetric dispersal	76
3.7	Conclusion	77
3.8	Appendix	78
3.8.1	Some properties of the total equilibrium population	78
3.8.2	Stability modulus of a Metzler matrix	80
4	The multi-patch logistic equation with asymmetric migration	84
4.1	Introduction	85
4.2	The mathematical model and preliminaries results	88
4.3	Perfect mixing	88
4.3.1	The fast dispersal limit	88
4.3.2	Two time scale dynamics	91
4.3.3	Comparison of $X_T^*(+\infty)$ with $\sum_i K_i$	93
4.4	Influence of asymmetric dispersal on total population size	94
4.4.1	Asymmetric dispersal may be unfavorable to the total equilibrium population	94
4.4.2	Asymmetric dispersal may be favorable to the total equilibrium population	94
4.4.3	Independence of the total equilibrium population with respect to asymmetric dispersal	97
4.4.4	Two blocks of identical patches	97
4.5	Links between SIS and logistic patch models	101
4.5.1	The SIS patch model	101
4.5.2	Comparisons between the results on (4.9) and the results on (4.49)	102
4.6	Three-patch model	104
4.7	Conclusion	106
4.8	Appendix	107
4.8.1	The 2-patch asymmetric model	107
4.8.2	Some useful results	109
	Références bibliographiques	115
	Résumé	121

Table des figures

1	Un modèle avec six sites. Les sites directement connectés au site 3 sont les sites en bleu. Les sites indirectement connectés sont en vert. Le site sans accès au site 3 est le site 6.	3
1.1	Les graphes \mathcal{G}_A et \mathcal{G}_B	12
1.2	Les champs lents- rapides du système perturbé (S_ϵ) pour ϵ proche de zéro.	25
1.3	Trajectoires des solutions $(x(t), y(t))$ du système (1.38) dans le plan de phase pour $\epsilon = 0.1$, $t \in [0, 9]$ et trois conditions initiales : $(x(0), y(0)) = (2, 2.2)$, $(x(0), y(0)) = (5, 2.7)$ et $(x(0), y(0)) = (0.2, 5)$. Dans les trois cas, les trajectoires convergent en temps long vers le point $(1, 1)$	27
2.1	A droite : l'évolution de la taille de la population en fonction du temps pour la croissance logistique de Verhulst (2.3). A gauche : Diagramme du taux de croissance en fonction de la taille de la population pour la croissance logistique de Verhulst (2.3).	30
2.2	A droite : courbe de la croissance logistique généralisée (2.19) pour plusieurs triplets de paramètres (α, β, γ) et $x_0 = 2$, $K = 4$. (2.3). A gauche : taux de croissance de la population en fonction de la taille de la population selon l'équation logistique (2.19).	33
2.3	(a) les champs de vecteur du système (2.58) pour les paramètres $r_1 = 1, r_2 = 3, K_1 = 5, K_2 = 2, \gamma_1 = \gamma_2 = 1$ et $\beta = 1$. Les courbes représentées en rouge et bleu sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (2, 3)$	46
2.4	Les deux configurations possibles pour la parabole \mathcal{P}_β et l'ellipse \mathcal{E} pour certains paramètres du système (2.58). Dans les deux cas, l'intersection entre l'ellipse et la parabole contient l'origine et \mathcal{E}^*	47
2.5	Le point d'intersection (x_1^*, x_2^*) , entre l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β , se trouve à l'intérieur du triangle ABC . (a) : le cas $K_1 < K_2$. (b) : le cas $K_1 > K_2$	49
2.6	Propriétés qualitatives du modèle (2.58). Dans la région \mathcal{J}_0 , les inégalités ont un effet bénéfique sur la capacité de charge totale. Cet effet est préjudiciable en \mathcal{J}_2 . Dans \mathcal{J}_1 , l'effet est bénéfique pour $\beta < \beta_0$ et préjudiciable pour $\beta > \beta_0$	49
2.7	Toutes les configurations possibles pour les isoclines du système (2.58) (en rouge pour x_1 et en bleu pour x_2) pour certains paramètres du système (2.58). Les points d'équilibre sont les points d'intersection entre ces deux isoclines, cette intersection contient l'origine et un deuxième point fortement positif $\mathcal{E}^*(\beta)$	52
2.8	(a) les champs de vecteur du système (2.58) pour les paramètres $r_1 = 1, r_2 = 3, K_1 = 5, K_2 = 2, \gamma_1 = 2, \gamma_2 = 1$ et $\beta = 1$. Les courbes représentées en rouge et bleu sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.81) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 2)$	53

2.9 Propriétés qualitatives du modèle (2.81). Dans la région \mathcal{J}_0 , les inégalités ont un effet positif sur la capacité de charge totale. Cet effet est négatif en \mathcal{J}_2 . Dans \mathcal{J}_1 , l'effet est positif pour $\beta < \beta_0$ et négatif pour $\beta > \beta_0$. Dans la figure $\alpha_1 = r_1/K_1$ et $\alpha_2 = r_2/K_2$ 53

2.10 La droite Δ en bleu et l'ellipse \mathcal{E} en rouge qui s'intersectent en deux points \mathcal{A} et \mathcal{C} . La position du point $\mathcal{E}_{\beta_1}^*$ est un exemple où la dispersion est favorable, par contre $\mathcal{E}_{\beta_2}^*$ est un exemple où la dispersion est défavorable. 55

2.11 La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.81). La droite horizontale est $K_1 + K_2$. La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_0$, la figure (b) pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_1$ et la figure (c) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_2$ 56

2.12 Toutes les configurations possibles pour l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β 58

2.13 (a) les champs de vecteur du système (2.102) pour certains paramètres. L'unique équilibre est l'origine qui est GAS. Les courbes représentées en rouge et vert sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 2)$ 59

2.14 (a) les champs de vecteur du système (2.102) pour certains paramètres. Le système admet un unique point d'équilibre à l'intérieur du cône positif qui est GAS. Les courbes représentées en rouge et vert sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 1)$ 59

2.15 Propriétés qualitatives du modèle source-puit (2.102) suivant les conditions d'existence de l'équilibre fortement positif. Dans \mathcal{L}_0 et \mathcal{L}_1 l'effet de la migration est négatif avec l'extinction dans les deux sites pour \mathcal{L}_0 et la persistance pour \mathcal{L}_1 . Dans \mathcal{L}_4 , la fragmentation profite à la population totale à l'équilibre. Dans les régions \mathcal{L}_2 et \mathcal{L}_3 , l'effet est positif pour $\beta < \beta_0$ et négatif pour $\beta > \beta_0$ avec persistance dans la région \mathcal{L}_2 et extinction dans la région \mathcal{L}_3 60

2.16 La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.102) dans le cas où $a_2 \geq a_1$. La droite horizontale est L_1 . La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_0$ et la figure (b) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_1$ 61

2.17 La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.102) dans le cas où $a_2 \leq a_1$. La droite horizontale est L_1 . La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_2$, figure (b) pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_3$ et la figure (c) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_4$ 61

3.1 Qualitative properties of model (3.4) when (3.17) holds. In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$ 68

3.2 Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The parameter values are given in Table 3.5.2. 75

3.3 Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 3.5.2. 75

3.4 Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The parameter values are given in Table 3.5.2. 76

3.5 The intersection point (x^*, x_n^*) , between Ellipse \mathcal{E} and Parabola \mathcal{P} , lies in the interior of triangle ABC . (a) : the case $K < K_n$. (b) : the case $K > K_n$ 80

4.1 Qualitative properties of Model (4.9) under the conditions (4.32) and (4.34). In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on the total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$ 100

4.2 The two graphs \mathcal{G}_1 and \mathcal{G}_2 for which the migration matrix may be symmetric, if $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ 104

4.3 The three graphs $\mathcal{G}_3, \mathcal{G}_4$ and \mathcal{G}_5 for which the migration matrix cannot be symmetric. 105

4.4 Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 4.3. 106

4.5 Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 4.3. 107

4.6 Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The parameter values are given in Table 4.3. 108

4.7 Qualitative properties of model (4.60). In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$. In the figure $\alpha_1 = r_1/L_1$ and $\alpha_2 = r_2/L_2$ 109

Liste des tableaux

3.1	The numerical values of the parameters for the logistic growth function of the model (3.4), with $n = 3$, used in Fig. 3.2, 3.3, 3.4. All migration coefficients satisfy $\gamma_{ij} = 1$. The derivative of the total equilibrium population at $\beta = 0$ is computed with Eq. (3.49), and the perfect mixing total equilibrium population $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (3.25).	76
4.1	Definitions and notations of fluxes	98
4.2	The generator δ of $\ker \Gamma$, for the five cases. The perfect mixing abundance $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (4.13).	105
4.3	The numerical values of the parameters for the logistic growth function and migration coefficients of the model (4.9), with $n = 3$, used in Fig. 4.4,4.5,4.6-a,4.6-b and Fig 4.6-c. For all figures we have $(r_1, r_2, r_3, K_1, K_2, K_3) = (4, 0.7, 0.6, 5, 1, 4)$. The perfect mixing abundance $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (4.13) and the derivative of the total equilibrium population at $\beta = 0$ is computed with Eq. (4.28).	106

Glossaire des notations

EDO	Équation Différentielle Ordinaire
LAS	Localement Asymptotiquement stable.
GAS	Globalement asymptotiquement stable.
\mathbb{R}	Ensemble des nombres réels.
\mathbb{R}^*	Ensemble des nombres réels non nuls.
\mathbb{C}	Ensemble des nombres complexes.
\mathbb{R}^n	Espaces vectoriel de dimension n construit sur le corps des réels.
\mathbb{R}_+^n	Espaces vectoriel de dimension n construit sur le corps des réels positifs.
\mathbb{C}^n	Espaces vectoriel de dimension $2n$ construit sur le corps des complexes.
$[a, b]$	Intervalle fermé de \mathbb{R} d'extrémité a et b .
$]a, b[$	Intervalle ouvert de \mathbb{R} d'extrémité a et b .
\mathcal{C}^k	L'ensemble des fonctions k -fois dérivable dont la k -ième dérivé est continue.
\mathcal{C}^∞	L'ensemble des fonctions infiniment dérivable.
$ \cdot $	Valeur absolue d'un réel ou bien le module d'un complexe.
$x = (x_1, \dots, x_n)$	Vecteur d'état de \mathbb{R}^n .
$\frac{d}{dt} = \text{"."}$	La dérivée temporelle.
$f^{(k)}$	k éme dérivée de la fonction f .
x^T	Transposé du vecteur x .
M^T	Transposé de la matrice M .
\mathbb{I}_n	La matrice identité de dimension n .
M^{-1}	L'inverse de la matrice M .
\det	Déterminant.
tr	La trace.
\dim	La dimension.
s, ρ	Le module de stabilité, le rayon spectrale.
e^M ou $\exp(M)$	Exponentielle d'une matrice.
$\ln x$	Logarithme de x .
\mathcal{U}	Ouvert de \mathbb{R}^n .
D	Domaine de \mathbb{R}^n .
∂D	Frontière du domaine D .
$\operatorname{Re} z$	La partie réel d'un complexe z .
$\operatorname{Im} z$	La partie imaginaire d'un complexe z .

Introduction générale

La dynamique des populations est une partie de la biologie mathématique qui a pour but la description, en termes de modèles mathématiques, de l'interaction entre différents types de populations dans un milieu donné (par exemple : populations animales en écologie, populations cellulaires en biologie, populations virales en épidémiologie). Ces modèles sont gouvernés par des équations d'évolutions telles par exemple des équations aux différences, fonctionnelles, à retards, aux dérivées partielles ou stochastiques. Un problème central est l'étude du comportement asymptotique des solutions des équations ou des systèmes modélisant ces phénomènes.

L'interaction entre populations a lieu généralement dans un environnement fluctuant dans le temps. Par exemple la température, l'humidité, la disponibilité du nutriment ou de l'eau, sont des paramètres physiques qui varient dans le temps avec la variation des saisons. Certains auteurs proposent, pour modéliser cette périodicité saisonnière, de considérer des systèmes non autonomes périodiques (voir Kuang [53], Cushing [18, 19, 20, 21], Mottoni et Schiaffino [24], Rosenblatt [69], Vance [87]). Mathématiquement, ces modèles sont décrits par des systèmes différentiels de la forme

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad t \geq 0, \quad x = (x_1, \dots, x_n), \quad (1)$$

où $f : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une certaine fonction supposée continue en (t, x) . Le paramètre quantitatif $x_i(t)$ représente la densité de population à l'instant t définie comme étant le nombre d'individus d'une population i par unité de temps. Étant donné que la densité de population est une quantité positive, on ne s'intéresse qu'aux solutions positives du système (1).

Il existe en dynamique des populations plusieurs types d'interactions entre populations (prédateur-proie, compétition, mutualisme, migration, etc). Par exemple, plusieurs populations peuvent entrer en compétition pour exploiter les ressources de l'environnement. On dit alors que l'interaction est compétitive. Inversement, il existe dans la nature un autre type d'interaction celui par exemple où les différentes populations coopèrent entre elles pour leur survie. On dit dans ce cas que l'interaction est coopérative. Il y a aussi des situations écologiques qui motivent la représentation de l'espace comme un ensemble fini de sites connectés entre eux par migration. Pensons par exemple à un archipel et à des populations d'oiseaux et leurs prédateurs. C'est un exemple de biogéographie insulaire. Un autre type d'exemple est donné par la fragmentation éco-paysagère : construction de routes, destruction de forêts pour l'agriculture où subsistent des bosquets séparés par des champs cultivés, etc. Dans de telles situations, une première approche est de modéliser l'écosystème comme une métapopulation, c'est à dire, littéralement comme une population de populations. Plus précisément, on va représenter le système comme un ensemble fini de sites. La dynamique dans chaque site ne va décrire que l'évolution du nombre d'individus ou de leur densité. Les individus ont la possibilité de migrer d'un site à un autre. On pressent par exemple que l'extinction dans un site peut être contrebalancée par une recolonisation. Une question majeure est celle de la conséquence de la fragmentation d'un habitat sur *la persistance* ou *l'extinction* de la population.

La notion de *persistance* tente de saisir l'idée que si les équations (1) représentent un écosystème, toutes les composantes de l'écosystème survivent. Le système (1) est dit persistant si

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2)$$

pour chaque trajectoire avec des conditions initiales positives.

Le terme "persistant" a été utilisé pour la première fois, dans ce contexte par Freedman et Waltman [30], avec \limsup au lieu de \liminf . Une notion similaire apparaît dans Hofbauer [43] et dans Schuster, Sigmund et Wolf [73], où le terme "persistance" a été utilisé (qui est devenu plus tard "permanence").

Le sujet de la dynamique des métapopulations est relativement récent dans le domaine de la biologie mathématique, bien qu'il soit utilisé en écologie depuis plus longtemps. Un ouvrage de référence sur les modèles mathématiques est le livre de Levin, tandis que Hanski et Gilpin [35] donnent un compte rendu plus écologique du sujet. Le type le plus simple de modèles de métapopulations dérive du même type de modèles qui a conduit à des automates cellulaires discrets. Dans ce cadre, souvent appelé modèle d'occupation de sites, un site (généralement un domaine dans l'espace) est occupé ou inoccupé par des individus d'une espèce donnée. Typiquement, on considère l'évolution du nombre de sites occupés dans un réseau, où l'occupation d'un site donné dépend de l'occupation des sites voisins ou connectés. Ce type de système ne sera pas abordé dans cette thèse. Le type de systèmes qui sera discuté ici peut être défini, de manière approximative, comme suit : *un modèle de méta-population implique des mouvements explicites d'individus entre des lieux distincts*. Le mouvement peut correspondre à un mouvement physique réel d'individus.

Pour résumer, dans le cadre de cette thèse, une métapopulation est un graphe à sommets (dans la terminologie métapopulation, sites) contenant un certain nombre de sous-populations, liées par migration sous forme d'arcs (ici et dans toute l'introduction, on utilise le mot "arc" pour dire "arête orientée"), avec des dynamiques explicites et non triviales pour les sous-populations dans les sites. Pour construire de tels modèles, plusieurs notions doivent être définies, qui sont détaillées dans la suite. Les définitions et quelques notations sont inspirées de Arino [6].

Supposons qu'il existe \bar{p} sites. L'ensemble des sites est noté \mathcal{P} , avec $\bar{p} = \text{card}\mathcal{P}$. Chaque site $p \in \mathcal{P}$ contient un certain nombre d'espèces appartenant à un ensemble commun \mathcal{S} d'espèces. Nous désignons $\bar{s} = \text{card}\mathcal{S}$ le nombre d'espèces dans le système. Notez qu'à ce stade, "espèce" est employé dans un sens large : deux états épidémiologiques différents représentent deux espèces.

Chaque site est un sommet dans un graphe \mathcal{G} . Les arêtes de \mathcal{G} représentent la possibilité pour une espèce donnée de se déplacer entre deux sites ; en conséquence, deux sites quelconques sont connectés par un maximum de \bar{s} arêtes. Les arêtes reçoivent alors une orientation (ce sont des arcs, en terminologie de théorie des graphes), pour tenir compte du fait que le mouvement n'est pas toujours symétrique.

Ainsi, le graphe est un multi digraphe $\mathcal{G} = (\mathcal{P}, \mathcal{A})$, où \mathcal{A} est l'ensemble des arcs. Deux sommets X et Y dans \mathcal{P} sont reliés par au plus des s arcs de X à Y et au plus s arcs de Y à X .

Le formalisme des graphes est utile pour caractériser certaines des propriétés des modèles de métapopulations. On donne quelques définitions supplémentaires dans lesquelles X et Y sont deux sites de \mathcal{P} .

Accès direct : Définissons la relation binaire \mathcal{R}^s par :



$X\mathcal{R}^sY$ si, pour l'espèce $s \in \mathcal{S}$, il existe un arc $A \in \mathcal{A}$ de site X à Y .

Dans ce cas, on dit que l'espèce s a un *accès direct* au site Y depuis le site X , on écrit $X\mathcal{R}^sY$. On dit que le site X a un accès direct au site Y ou qu'on peut accéder au site Y directement à partir du site X , s'il existe une espèce $s \in \mathcal{S}$ telle que $X\mathcal{R}^sY$.

Nous écrivons $X\mathcal{R}^sY$ et disons que le site X a un *accès direct complet* au site Y , si $X\mathcal{R}^sY$ pour tous les $s \in \mathcal{S}$.

Les propriétés inverses sont également définies comme suit : l'espèce $s \in \mathcal{S}$ n'a pas d'accès direct du site Y au site X si la relation \mathcal{R}^s n'est pas vérifiée, et on écrit $\text{not}X\mathcal{R}^sY$; le site X n'a pas d'accès direct au site Y s'il n'y a pas de $s \in \mathcal{S}$ tel que $X\mathcal{R}^sY$, c'est à dire, $\forall s \in \mathcal{S}$, $\text{not}X\mathcal{R}^sY$.

Matrice de connexion : Pour une espèce donnée $s \in \mathcal{S}$, une matrice de connexion notée C_s peut être associée au multi-digraphe \mathcal{G} . Choisissons un ordre des sites P_1, \dots, P_p pour les éléments de \mathcal{P} , le (j, i) ième élément est égal à un si $P_i\mathcal{R}^sP_j$ et à zéro sinon, c'est à dire si P_i n'a pas d'accès direct à P_j . Notez que cela donne la transposée de la matrice d'adjacence obtenue avec la convention habituelle en théorie des graphes selon laquelle l'entrée (i, j) vaut 1 si P_i a l'accès direct à P_j .

Accès indirect : une espèce $s \in \mathcal{S}$ donnée a un accès indirect au site Y à partir du site X si, pour l'espèce $s \in \mathcal{S}$, il existe un chemin du site X vers le site Y dans \mathcal{G} mais l'espèce s n'a pas d'accès direct du site X vers le site Y . En d'autre termes, il existe $X_1, \dots, X_n \in \mathcal{P}$, avec $n \leq p$, tel que

$$X\mathcal{R}^sX_1 \text{ et } , X_1\mathcal{R}^sX_2, \dots, X_n\mathcal{R}^sY$$

mais

$$\text{not}X\mathcal{R}^sY, \text{not}X_1\mathcal{R}^sY, \dots, \text{not}X_{n-1}\mathcal{R}^sY.$$

Dans la figure 1, on donne un exemple de graphe pour l'accès direct et indirect.

Pour une espèce donnée, l'accès indirect peut être lu dans la matrice de connexion C_s . En effet, les coefficients de la matrice C_s^2 donnent les chemins de longueur exactement 2 dans le graphe \mathcal{G} pour l'espèce s , et par récurrence, les coefficients de C_s^k donnent les chemins de longueur exactement k dans \mathcal{G} .

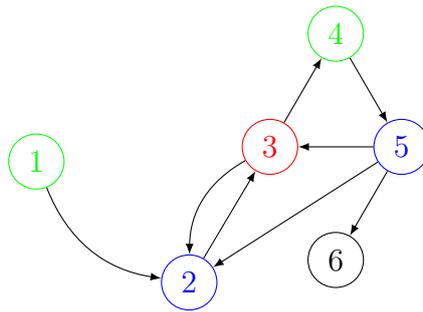


FIGURE 1 – Un modèle avec six sites. Les sites directement connectés au site 3 sont les sites en bleu. Le sites indirectement connectés sont en vert. Le site sans accès au site 3 est le site 6.

Multi-digraphe symétrique Le multi-digraphe \mathcal{G} est *symétrique* pour l'espèce s si, pour tout $X, Y \in \mathcal{P}$ tel que $X\mathcal{R}^sY$, on a $Y\mathcal{R}^sX$, c'est à dire, si la relation binaire \mathcal{R}^s est *symétrique*. Elle est parfaitement symétrique si, pour tout $X, Y \in \mathcal{P}$ tel que $X\mathcal{R}^sY$ on a $Y\mathcal{R}^sX$. Notez que cela implique que les matrices de connexion C_s associées sont symétriques.

Multi-digraphe fortement connecté Pour une espèce s donnée, les composantes fortement connexes sont telles que, pour tous les sites X, Y , l'espèce s de X a accès à Y (on dit que les sites X, Y dans une composante forte). Le digraphe est fortement connexe pour l'espèce s si tous les sites appartiennent à la même composante connexe. La forte connexité équivaut à l'irréductibilité de la matrice de connexion C_s . La matrice C_s est irréductible, s'il existe $k > 0$ tel que tous les coefficients de la matrice C_s^k sont non nuls. La notion d'irréductibilité est détaillée dans la section 1.2.

Dynamique entre les sites La dynamique du système combine la dynamique de chaque site résultant des interactions des différentes espèces présentes, avec un opérateur décrivant les mouvements d'individus entre les sites.

Soit X_p^s le nombre d'individus d'une espèce $s \in \mathcal{S}$ dans le site $p \in \mathcal{P}$ au temps t , $X_s = (X_s^1, \dots, X_s^{\bar{p}})^T$ est le vecteur de distribution des individus d'une espèce donnée s entre les différents sites et $X^p = (X_1^p, \dots, X_{\bar{s}}^p)^T$ le vecteur de composition de la population d'un site quelconque p . Il existe plusieurs manières de décrire l'évolution des populations. La plus évidente est d'écrire l'évolution de chaque composante individuelle du système; pour tout $s = 1, \dots, \bar{s}$ et $p = 1, \dots, \bar{p}$,

$$\frac{d}{dt} X_s^p = F_s^p(X^p) + \beta \left(\sum_{i=1}^{\bar{p}} \gamma_{pi}^s X_s^i - \sum_{i=1}^{\bar{p}} \gamma_{ip}^s X_s^p \right), \quad (3)$$

avec $F_s^p : \mathbb{R}^{\bar{s}} \rightarrow \mathbb{R}$ la fonction décrivant la dynamique dans le site p des individus d'espèce s . Cette fonction pourrait impliquer tous les individus présents dans le site, quelle que soit leur espèce, d'où sa dépendance au vecteur X^p ; nous supposons qu'il n'y a pas d'interaction entre les sites de sorte que F_s^p implique uniquement les individus du site p . Le terme γ_{ip}^s décrit l'afflux d'individus d'espèces s du site p vers le site i . Notons que les termes :

$$\gamma_{ii}^s = - \sum_{j=1, j \neq i}^{\bar{p}} \gamma_{ji}^s, \quad i = 1, \dots, \bar{p},$$

décrivent l'afflux d'individus d'espèces s du site i vers les autres sites. Le terme β est positif, c'est le taux de migration entre les sites.

Cependant, en raison de la charge de notation, les notations vectorielles sont souvent utilisées. La plus courte de ces notations vectorielles procède espèce par espèce, en utilisant une équation vectorielle pour chaque espèce successive. Pour tout $s = 1, \dots, \bar{s}$,

$$\frac{d}{dt} X_s = F^p(X^p) + \beta \Gamma_s X_s, \quad (4)$$

avec $F^p : \mathbb{R}^{\bar{s}} \rightarrow \mathbb{R}^{\bar{p}}$ et $\Gamma_s := (\gamma_{ij}^s)$ la matrice représentant les termes de mouvements pour une espèce donnée s . Notons que la matrice de mouvement Γ_s combine la matrice de connexion C_s déduite à partir du graphe de sites, et une description de l'intensité des connexions. La matrice de connexion C_s du graphe est ainsi reconstruite à partir de la matrice de mouvement Γ_s , en mettant à zéro les éléments diagonaux de Γ_s et les éléments hors-diagonale non-nuls à 1. En général, la matrice Γ_s aura un certain nombre de propriétés (voir [37]), à savoir :

- Tous les éléments diagonaux de Γ_s sont négatifs et tous les éléments hors diagonale sont positifs.
- La somme des éléments d'une ligne (ou bien d'une colonne) est nulle.
- Γ_s est irréductible.

Les modèles qui sont considérés dans ce mémoire sont autonomes en temps avec des opérateurs de mouvement linéaires et avec une seule espèce, i.e $\bar{s} = 1$.

Migration lente On considère le système (4) avec un petit taux de migration, i.e β très proche de zéro. On note (S_β) le système stationnaire associé au système (4), c'est à dire :

$$(S_\beta) : \quad F^p(X^p(t)) + \beta \Gamma_s X_s(t) = 0. \quad (5)$$

Lorsque $\beta = 0$, le système (5) consiste en p systèmes indépendants. Pour chacun de ces systèmes, les solutions stationnaires et leur stabilité sont bien connues, ce qui permet d'écrire entièrement les solutions de (S_0) . En général ces systèmes possèdent un équilibre fortement positif et GAS.

Lorsque $\beta > 0$, les p systèmes sont couplés via la matrice de migration Γ_s . Le problème maintenant est de décrire les solutions stationnaires de (S_β) lorsque β est petit. Une question principale dans ce type de problèmes est la suivante : on suppose que le système sans migration (S_0) admet un unique équilibre fortement positif X_0^* qui est GAS, est-ce qu'il en va de même pour le système couplé (S_β) lorsque β est suffisamment petit ? L'existence d'un équilibre globalement asymptotiquement stable est une conséquence immédiate du théorème d'inversion locale (pour ce théorème voir [70, 54]). La difficulté est de montrer que ce nouvel équilibre X_β^* est positif ou nul, et est donc un équilibre biologiquement admissible.

Migration rapide De nombreuses études ont été effectuées pour des problèmes avec de grands taux de migration, i.e lorsque $\beta \rightarrow \infty$ dans le système (4). Un tel système, complexe, impliquant \bar{s} équations différentielles matricielles, apparaît naturellement lorsque l'on considère des phénomènes agissant à différentes échelles de temps. De nombreux auteurs se sont intéressés à ce type de problèmes en dynamique des populations. Citons notamment Poggiale, Auger, Sanchez et Bravo de la Parra [7, 8, 65, 66], et plus récemment, dans un cadre d'espace fonctionnel, Castella et al. [15].

Description de la thèse Le thème principal de cette thèse est l'étude des dynamiques de populations qui sont structurées spatialement, dans des sites liés par des processus de migration entre les sites. Cette dynamique peut être interprétée comme un problème de systèmes dynamiques isolés (sur chacun des sites) couplés par les termes de migration entre les sites. Une question importante dans ces modèle est de calculer les attracteurs de l'ensemble de la population et de comparer les caractéristiques de la population (par exemple la biomasse totale) sur l'attracteur avec sa valeur si les sites n'étaient pas liés par la migration.

Ce travail est divisé en quatre chapitres. Le chapitre 1 est consacré aux différents rappels sur les systèmes différentiels coopératifs et aussi aux différentes versions du théorème de Perron-Frobenius pour certaines classes des matrices. Nous énonçons quelques théorèmes d'existence et d'unicité ainsi que la stabilité globale des solutions stationnaires des systèmes coopératifs positifs. Nous rappelons aussi quelques notions sur la théorie des perturbations singulières et nous énonçons une version du théorème de Tikhonov pour les systèmes *lents-rapides*, nous terminons ce chapitre en donnant un exemple d'application de ce dernier théorème.

Dans le deuxième chapitre, nous commençons par rappeler les différentes formes de la croissance logistique avec certaines de leurs propriétés. Ensuite, nous rappelons quelques résultats du comportement global du modèle de n sites avec dispersion, en particulier, l'existence, l'unicité et la stabilité globale. Notons que, ces modèles considérés sont des systèmes différentiels coopératifs de dimension n et non linéaires en générale. Dans la dernière section de ce chapitre, nous considérons le modèle avec deux sites dans le cas où la dispersion est symétrique, et aussi dans le cas où la dispersion est quelconque. Une question importante traité par Arditi et al. est : quel est l'effet de la dispersion sur la dynamique de la population totale ? cette question a été complètement résolue en 2015 et 2018 par Arditi et al. [3, 4] pour deux sites.

Dans le troisième chapitre, le but est de généraliser les résultats de Arditi et al. [3, 4] à n sites. D'abord, nous introduisons le modèle mathématique de n sites couplés par des termes de migration **symétriques**, i.e la matrice de connexion est symétrique. Dans ce modèle, on suppose que la dynamique locale est de type logistique sur chaque site. Dans un premier temps, nous donnons quelques propriétés de la matrice de connexion. Notons que cette matrice est supposée symétrique et irréductible dans ce chapitre. Nous démontrons aussi la positivité des solutions, ainsi que la stabilité globale qui découle directement de Takeuchi [82]. Nous donnons quelque cas de comparaisons entre la population totale à l'équilibre et la somme des capacités en fonction des paramètres locaux r_i et K_i qui sont respectivement le taux de croissance et la capacité de charge. Ensuite, nous étudions le comportement du modèle pour un grand taux de migration, et nous calculons explicitement l'équilibre qui dans ce cas là est globalement asymptotiquement stable. Nous étudions le modèle de trois sites, et par des simulations numériques nous arrivons à prouver l'existence de nouveaux comportements de la population totale à l'équilibre en fonction de la variation du taux de migration de zéro à l'infini. Ces comportements n'existent pas dans le cas de deux sites, en particulier, on peut avoir au moins deux valeurs critiques du taux de migration où la population totale à l'équilibre est égale à la somme des trois capacités. Dans la dernière partie de ce chapitre, nous introduisons le modèle de n sites couplés par des termes de migration **non symétriques** et nous montrons sa stabilité globale sous l'hypothèse d'irréductibilité de la matrice de connexion.

Dans le quatrième chapitre, le but est de généraliser les résultats du chapitre trois dans le cas d'une dispersion quelconque. D'abord, nous introduisons le modèle mathématique de n sites couplés par des termes de migration **non symétriques**, i.e la matrice de connexion est quelconque. Comme dans le cas symétrique, l'invariance du cône positif a été prouvée. Le modèle est aussi globalement stable. Ensuite, nous considérons le cas particulier où le taux de migration tend vers l'infini, c'est à dire que les individus peuvent voyager librement entre les sites. Comme dans le cas symétrique, nous calculons explicitement le point d'équilibre du système qui dépend du noyau de la matrice de connexion et des paramètres locaux du modèle. Nous nous intéressons aussi à l'effet de la dispersion non symétrique sur la dynamique d'une population. En effet, nous donnons une solution complète dans le cas où les n sites sont partitionnés en deux blocs de sites identiques. Nous donnons aussi quelques comparaisons entre la population totale à l'équilibre avec la somme des capacités en fonction des paramètres r_i , K_i et aussi en fonction des termes de migration γ_{ij} . Nous terminons ce chapitre par quelques simulations numériques pour le modèle particulier de trois sites. Dans ces simulations, nous montrons que certaines valeurs particulières des éléments de la matrice de migration donnent lieu à de nouveaux comportement de la population totale à l'équilibre en fonction de la variation du taux de migration de zéro à l'infini. Dans le cas de deux sites, Arditi et al. [3, 4] ont montré qu'il existe au plus une valeur critique du taux de migration pour laquelle la population totale à l'équilibre égale à la somme des deux capacités. Dans le cas de trois sites, on montre numériquement, qu'il existe au moins trois valeurs critiques du taux de migration pour lesquelles il y a égalité entre la population totale à l'équilibre et la somme des trois capacités.

Chapitre 1

Rappels de quelques notions préliminaires : théorème de Perron-Frobenius, systèmes différentiels coopératifs et théorème de Tikhonov

Contents

1.1	Les matrices positives, strictement positives, fortement positives	8
1.2	Les matrices irréductibles	9
1.2.1	Matrice de permutation	9
1.2.2	Matrice réductible et irréductible	10
1.2.3	Irréductibilité et graphe d'une matrice	11
1.3	Les matrices de Metzler	13
1.4	Les systèmes positifs	16
1.5	Systèmes différentiels coopératifs	17
1.5.1	Définition et quelques propriétés des systèmes coopératifs	17
1.5.2	Dynamique globale des systèmes coopératifs positifs	19
	Théorème de Hirsch	19
	Théorème de Smith	20
	Théorème de Takeuchi	22
1.6	Théorie des perturbations singulières et théorème de Tikhonov	23
1.6.1	Perturbation singulière et régulière	23
1.6.2	Dynamiques lentes-rapides	24
1.6.3	Théorème de Tikhonov	25

Dans ce chapitre, nous rappelons quelques définitions de classes des matrices telles que les matrices *positives*, *irréductible* et nous donnons certaines propriétés importantes de ces matrices. Pour chacune de ces classes, nous énonçons les différentes versions du théorème de Perron-Frobenius. Le comportement de quelques types de systèmes différentiels, tels que *les systèmes positifs* et *les systèmes différentiels coopératifs* sera étudié. Nous terminons ce chapitre par un rappel du théorème de Tikhonov avec un exemple. Certains résultats dans ce chapitre sont

démontrés et pour d'autres nous renvoyons les lecteurs intéressés à des références données dans la bibliographie.

1.1 Les matrices positives, strictement positives, fortement positives

Dans tout la suite, nous introduisons tout d'abord trois relations d'ordre partiel dans \mathbb{R}^n : " \geq ", " $>$ " et " \gg ".

Considérons deux vecteurs $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ et $y = (y_1, \dots, y_n)^T$ de \mathbb{R}^n , alors :

$$\begin{aligned} x \geq y &\iff \forall i \in \{1, \dots, n\}, x_i \geq y_i. \\ x > y &\iff \begin{cases} \forall i \in \{1, \dots, n\}, x_i \geq y_i, \\ \text{et} \\ \exists i_0 \in \{1, \dots, n\}, x_{i_0} > y_{i_0}. \end{cases} \\ x \gg y &\iff \forall i \in \{1, \dots, n\}, x_i > y_i. \end{aligned}$$

De la même façon nous définissons les relations " \geq ", " $>$ " et " \gg " pour les matrices carrées d'ordre n .

Considérons deux matrices $A = (a_{ij})$ et $B = (b_{ij})$, alors :

$$\begin{aligned} A \geq B &\iff \forall i, j \in \{1, \dots, n\}, a_{ij} \geq b_{ij}. \\ A > B &\iff \begin{cases} \forall i, j \in \{1, \dots, n\}, a_{ij} \geq b_{ij}, \\ \text{et} \\ \exists i_0, j_0 \in \{1, \dots, n\}, a_{i_0 j_0} > b_{i_0 j_0}. \end{cases} \\ A \gg B &\iff \forall i, j \in \{1, \dots, n\}, a_{ij} > b_{ij}. \end{aligned}$$

Ces notations sont conformes à celles classiquement introduites dans la littérature [25, 60]. Nous définissons maintenant les trois classes de matrices suivantes :

- A est positive i.e. $A \geq 0$,
- A est strictement positive i.e. $A > 0$,
- A est fortement positive i.e. $A \gg 0$.

Clairement : $A \gg B \implies A > B \implies A \geq B$.

Lemme 1.1. Une matrice fortement positive ne peut pas être nilpotente¹.

Démonstration. Si $A \gg 0$, alors toutes ses puissances sont fortement positives. Aucune d'elles ne peut donc être nulle, ainsi la matrice A ne peut pas être nilpotente. \square

Définition 1.2 (Rayon spectral-module de stabilité). Le rayon spectral d'une matrice A , noté $\rho(A)$, est le plus grand des modules des valeurs propres de A , c'est à dire :

$$\rho(A) = \max \{|\lambda|; \lambda \in \delta(A)\},$$

où $\delta(A)$ est l'ensemble des valeurs propres de la matrice A , appelé spectre de A . On définit le module de stabilité de la matrice A , noté $s(A)$, par

$$s(A) = \max \{Re\lambda : \lambda \in \delta(A)\}. \quad (1.1)$$

Si $s(A) < 0$, la matrice A est dite de Hurwitz ou stable.

1. Une matrice A est dite nilpotente s'il existe un entier $n \geq 1$ tel que $A^n = 0$.

Proposition 1.3. *Si $A \gg 0$, alors $\rho(A) > 0$.*

Démonstration. Par définition, le rayon spectral $\rho(A)$ est toujours positif ou nul. Montrons par l'absurde qu'il est non nul. Supposons que $\rho(A) = 0$, alors 0 est la seule valeur propre de la matrice A . Le polynôme caractéristique de A est alors $P_A(\lambda) = (-1)^n \lambda^n$. D'après le théorème de Cayley-Hamilton, la matrice A est nilpotente, ce qui est impossible d'après le Lemme 1.1. \square

Nous avons le résultat suivant [22, Lemme 8]

Lemme 1.4. *Soit $A \geq 0$ une matrice positive. Soit $u \in \mathbb{R}^n$ et $\xi \in \mathbb{R}$. Si $Au \geq \xi u$ alors $\rho(A) \geq \xi$.*

Démonstration. Si $Au \geq \xi u$, comme $A \geq 0$ alors $A^m u \geq \xi^m u$ pour tout $m \geq 1$. Donc, on a $\|A^m\| \geq \xi^m$ où $\|\cdot\|$ désigne une norme matricielle.

Par passage à la limite on obtient :

$$\rho(A) = \lim_{m \rightarrow +\infty} \|A^m\|^{\frac{1}{m}} \geq \xi.$$

D'où : $\rho(A) \geq \xi$. \square

Proposition 1.5. *Soient A et B deux matrices fortement positives telles que $A \leq B$ alors, $\rho(A) \leq \rho(B)$.*

Démonstration. Pour la démonstration de cette propriété voir [51]. \square

Théorème 1.6 (Le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices fortement positives [44]). *Soit A une matrice fortement positive. Alors, il existe une valeur propre simple $\lambda_0 > 0$ de la matrice A telle que :*

$$\lambda_0 = \rho(A) = s(A).$$

De plus, si x est un vecteur propre correspondant à la valeur propre λ_0 alors $|x| \gg 0$, où $|x| = (|x_1|, \dots, |x_n|)^T$.

1.2 Les matrices irréductibles

Dans cette sous-section, on introduit la notion de matrice irréductible. D'abord, on définit les matrices de permutations.

1.2.1 Matrice de permutation

Définition 1.7 (Matrice de permutation). *Une matrice de permutation est une matrice carrée pour laquelle chaque ligne et chaque colonne contient exactement un unique 1, les autres coefficients étant nuls.*

Une telle matrice symbolise une permutation. En effet, si P est une matrice de permutation de dimension m , alors, pour tout $i \in \{1, \dots, m\}$, il existe un unique $j_{(i)} \in \{1, \dots, m\}$ tel que $P_{i,j_{(i)}} = 1$. La permutation $\sigma_P : \{1, \dots, m\} \rightarrow \{1, \dots, m\}$ associée est alors définie par $\sigma_P(i) = j_{(i)}$ pour tout $i \in \{1, \dots, m\}$. De même, si σ est une permutation de l'ensemble $\{1, \dots, m\}$, alors la matrice de permutation P_σ associée est une matrice de dimension m définie, pour tous $i, j \in \{1, \dots, m\}$, par

$$(P_\sigma)_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } \sigma(i) = j, \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (1.2)$$

Exemple 1.8. La matrice P définie par

$$P = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

est une matrice de permutation. Elle symbolise la permutation $\sigma_P : \{1, 2, 3, 4, 5\} \longrightarrow \{1, 2, 3, 4, 5\}$ définie par $\sigma(1) = 1, \sigma(2) = 3, \sigma(3) = 4, \sigma(4) = 5$ et $\sigma(5) = 2$.

Il existe deux matrices de permutations de dimension $n = 2$ données par : $\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$ et $\begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$.

Pour $n = 3$, il existe six matrices de permutation, et pour n quelconque, il existe $n!$ matrices de permutations de dimension n .

1.2.2 Matrice réductible et irréductible

Définition 1.9 (Matrice irréductible). Une matrice carrée $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ est dite réductible s'il existe une partition de l'ensemble $\{1, \dots, n\}$ en deux sous ensembles

$$I = \{i_1, \dots, i_s\}, \quad J = \{j_1, \dots, j_t\}, \quad s + t = n, \quad s, t \geq 1,$$

tels que pour tout $(i, j) \in I \times J, a_{ij} = 0$.

Si A n'est pas réductible, elle est dite irréductible.

La proposition suivante donne une caractérisation importante des matrices irréductibles

Proposition 1.10. Soit A une matrice carrée d'ordre n . Alors, A est réductible si et seulement si, il existe une matrice de permutation P telle que

$$P^t A P = \begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix},$$

où B et D sont deux matrices **carrées** d'ordre $s \geq 1$ et $t \geq 1$ respectivement.

Démonstration. Supposons que la matrice A soit réductible. Il existe donc une partition de l'ensemble $\{1, \dots, n\}$ en deux sous ensembles

$$I = \{i_1, \dots, i_s\}, \quad J = \{j_1, \dots, j_t\}, \quad s + t = n, \quad s, t \geq 1,$$

tels que pour tout $(i, j) \in I \times J, a_{ij} = 0$. Soit P la matrice de permutation qui ordonne les colonnes de A dans l'ordre $(j_1, \dots, j_t, i_1, \dots, i_s)$. Si on note A par

$$A = \begin{bmatrix} a_1^1 & \dots & a_1^n \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_n^1 & \dots & a_n^n \end{bmatrix},$$

alors

$$AP = \begin{bmatrix} a_1^{j_1} & \dots & a_1^{j_t} & a_1^{i_1} & \dots & a_1^{i_s} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_n^{j_1} & \dots & a_n^{j_t} & a_n^{i_1} & \dots & a_n^{i_s} \end{bmatrix}.$$

Pour appliquer la même permutation sur les lignes, on multiplie à gauche la matrice AP par P^T on trouve la matrice :

$$P^T AP = \begin{bmatrix} a_{j_1}^{j_1} & \dots & a_{j_1}^{j_t} & a_{j_1}^{i_1} & \dots & a_{j_1}^{i_s} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{j_t}^{j_1} & \dots & a_{j_t}^{j_t} & a_{j_t}^{i_1} & \dots & a_{j_t}^{i_s} \\ a_{i_1}^{j_1} & \dots & a_{i_1}^{j_t} & a_{i_1}^{i_1} & \dots & a_{i_1}^{i_s} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{i_s}^{j_1} & \dots & a_{i_s}^{j_t} & a_{i_s}^{i_1} & \dots & a_{i_s}^{i_s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{j_1}^{j_1} & \dots & a_{j_1}^{j_t} & a_{j_1}^{i_1} & \dots & a_{j_1}^{i_s} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{j_t}^{j_1} & \dots & a_{j_t}^{j_t} & a_{j_t}^{i_1} & \dots & a_{j_t}^{i_s} \\ 0 & \dots & 0 & a_{i_1}^{i_1} & \dots & a_{i_1}^{i_s} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & a_{i_s}^{i_1} & \dots & a_{i_s}^{i_s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix}.$$

Cette dernière matrice a bien la forme cherchée.

Inversement, s'il existe une matrice de permutation P , telle que

$$P^T AP = \begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix},$$

où B et D sont deux matrices **carrées** d'ordre $s \geq 1$ et $t \geq 1$ respectivement, alors, P est la matrice d'une permutation $\sigma : \{1, \dots, n\} \rightarrow \{j_1, \dots, j_t, i_1, \dots, i_s\}$, telle que $a_{ij} = 0$ pour tout $i \in \{i_1, \dots, i_s\}$ et pour tout $j \in \{j_1, \dots, j_t\}$. \square

Exemple 1.11. Citons dans cet exemple quelques propriétés pour une matrice réductible :

1. Une matrice dont tous les coefficients sont non nuls est irréductible.
2. Une matrice qui possède une ligne ou bien une colonne nulle est réductible.
3. Une matrice est réductible si et seulement si, sa transposée est réductible.

1.2.3 Irréductibilité et graphe d'une matrice

Définition 1.12 (Graphes orientés). Un graphe (orienté fini) \mathcal{G} est la donnée d'un ensemble fini S de sommets, d'un ensemble fini A d'arêtes et deux applications $\varphi, \psi : A \rightarrow S$ qui à toute arête associe respectivement sa source et son but.

Définition 1.13 (Graphe fortement connexe). Un graphe \mathcal{G} est dit **fortement connexe** si pour tout couple de sommets (s, t) il existe un chemin de source s et de but t .

Définition 1.14 (Graphe d'une matrice). À toute matrice $A = (a_{ij})$, on associe un graphe appelé graphe de la matrice A , noté \mathcal{G}_A , qui possède n sommets numéroté $1, 2, \dots, n$, et une arête de source i et but j lorsque $a_{ij} \neq 0$.

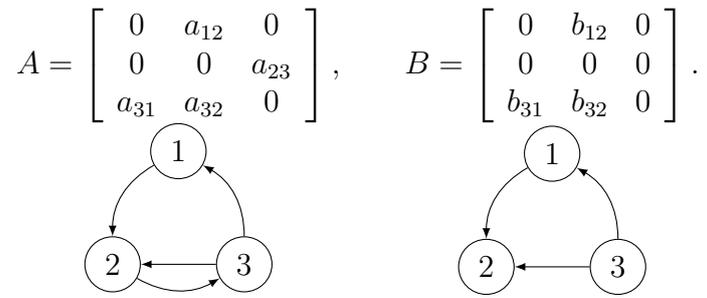
Exemple 1.15. Dans la figure 1.1, le graphe de la matrice A comporte 4 arêtes liées à 3 sommets. De plus il est fortement connexe.

Par contre celui de la matrice B ne l'est pas, car il n'y a pas de chemin allant du sommet 1 au sommet 3.

Proposition 1.16. Si A et \tilde{A} sont deux matrices telles qu'il existe une matrice de permutation P vérifiant $\tilde{A} = P^T AP$, alors les graphes associés à ces matrices sont les mêmes, à une renumérotation des sommets près, définie par la permutation P .

En particulier, le graphe de la matrice A est fortement connexe si et seulement si, le graphe de la matrice \tilde{A} est fortement connexe.

Dans le théorème suivant, on donne une caractérisation des matrices irréductibles.

FIGURE 1.1 – Les graphes \mathcal{G}_A et \mathcal{G}_B .

Théorème 1.17. Soit $A > 0$ une matrice strictement positive. La matrice A est irréductible si et seulement si, son graphe est fortement connexe.

Démonstration. Montrons que le graphe d'une matrice réductible n'est pas fortement connexe. Soit A une matrice réductible d'ordre n , il existe une matrice de permutation P telle que

$$P^T A P = \begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix} = \tilde{A},$$

où B et D deux matrices **carrées** d'ordre $m \geq 1$ et $n - m$ respectivement.

Pour tout $i \in \{m+1, \dots, n\}$ et $j \in \{1, \dots, m\}$, il n'existe pas d'arête dans le graphe de la matrice A , de source i et de but j . Ainsi, le graphe de \tilde{A} n'est pas fortement connexe, par suite, le graphe de la matrice A n'est pas fortement connexe. On a donc montré que si le graphe de la matrice A est fortement connexe, alors la matrice A est irréductible.

Inversement, supposons que le graphe de la matrice A ne soit pas fortement connexe. Notons $1, \dots, n$ les sommets du graphe de A . Il existe au moins un couple de sommets de ce graphe, pour lesquels il n'existe pas de chemin de l'un vers l'autre. Notons i_1 et i_n ces deux sommets, en supposant qu'il n'existe pas de chemin de i_n vers i_1 . Notons

$$S_1 = \{i_1, \dots, i_m\}$$

l'ensemble des sommets du graphe de la matrice A pour lesquels il n'existe pas de chemins de i_n vers ces sommets. Les autres sommets forment un ensemble que l'on note

$$S_2 = \{i_{m+1}, \dots, i_{n-1}\}.$$

Pour tout $j \in S_1$ et tout $i \in S_2$, il n'existe pas de chemin de i vers j . Par construction, on a donc $a_{ij} = 0$. Notons P la matrice de la permutation correspondant à la renumérotation des sommets ainsi définis

$$\{1, \dots, n\} \longrightarrow \{i_1, \dots, i_m, i_{m+1}, \dots, i_n\}.$$

La matrice $P^T A P$ est de la forme

$$\begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix},$$

où B et D sont deux matrices **carrées** d'ordre $m \geq 1$ et $n - m$ respectivement. □

Théorème 1.18 (Le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices strictement positives et irréductibles [44]). Soit $A > 0$ une matrice strictement positive et irréductible. Alors, il existe une valeur propre simple $\lambda_0 > 0$ de la matrice A telle que :

$$\lambda_0 = \rho(A) = s(A).$$

De plus, si x est un vecteur propre correspond à la valeur propre λ_0 alors $|x| \gg 0$.

1.3 Les matrices de Metzler

Dans cette partie, on introduit la classe des matrices de Metzler et on présente quelques une de leurs caractérisations.

Définition 1.19. On dit qu'une matrice $A = (a_{ij})$ est de Metzler si

$$a_{ij} \geq 0, \text{ pour tout } i \neq j, i, j \in \{1, \dots, n\}. \quad (1.3)$$

Proposition 1.20. $A = (a_{ij})$ est une matrice de Metzler si, et seulement s'il existe un réel k tel que la matrice $A + k\mathbb{I}_n$ est positive.

Démonstration. Il est clair que si la matrice $A + k\mathbb{I}_n$ est positive alors A est de Metzler. Inversement, supposons que la matrice A est de Metzler, donc on a $a_{ij} \geq 0$ pour tout $i \neq j$. Si on prend $k \geq \max_{i=1, \dots, n} |a_{ii}|$ alors la matrice $A + k\mathbb{I}_n$ est positive \square

Théorème 1.21. Considérons le système différentiel linéaire

$$\dot{x} = Ax. \quad (1.4)$$

Alors, le cône positif \mathbb{R}_+^n est positivement invariant par le système (1.4) si et seulement si la matrice A est de Metzler.

Démonstration. Supposons que la matrice $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ est de Metzler, alors le système (1.4) s'écrit :

$$\dot{x}_i = a_{ii}x_i + \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}x_j. \quad (1.5)$$

Sur la face $x_i = 0$ du cône \mathbb{R}_+^n on a :

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}x_j \geq 0, \quad (1.6)$$

comme la matrice A est de Metzler et puisque sur la face du cône \mathbb{R}_+^n , $x_j \geq 0$, alors le champ est bien rentrant ou tangent. Aucune solution ne peut sortir par cette face. Réciproquement, sur toute face de cône \mathbb{R}_+^n , le champ Ax doit être soit tangent, soit pointer vers l'intérieur de cône \mathbb{R}_+^n . Sur la face

$$H_i = \{x \geq 0 : x_i = 0\}$$

on doit avoir pour tout x , $\dot{x}_i \geq 0$. Autrement dit pour tout $x \in \mathbb{R}_+^n$, on a $(Ax)_i \geq 0$.

En particulier, pour $i \neq j$ on a

$$(Ae_j)_i = \langle Ae_j, e_i \rangle = a_{ij} \geq 0,$$

où $\{e_1, \dots, e_n\}$ est la base canonique de l'espace vectoriel \mathbb{R}^n . Ce qui prouve que la matrice A est de Metzler. \square

Maintenant, on énonce un théorème important qui donne l'équivalence entre certaines propriétés des matrices de Metzler. Ce théorème est donné dans le livre de Berman et Plemmons [9] et aussi dans [72, Théorème 6.1].

Théorème 1.22. [72, Théorème 6.1], [9] Pour une matrice de Metzler A , les propriétés suivantes sont équivalentes :

1. La matrice A est stable.

2. La matrice A est inversible, de plus $-A^{-1} \geq 0$.
3. Si b est un vecteur tel que $b \gg 0$, alors il existe un unique $x \gg 0$ tel que $Ax + b = 0$.
4. Il existe un vecteur $c \gg 0$ tel que $Ac \ll 0$.

Démonstration. (1 \Rightarrow 2) On choisit une norme sur \mathbb{R}^n . Supposons que la matrice A soit stable, alors, en vertu du [39, Chapitre 7, page 145, Théorème 1, item b] il existe une constante $k > 0$ telle que pour tout $x_0 \in \mathbb{R}^n$, et pour tout $t \geq 0$, on ait :

$$\| e^{tA} x_0 \| \leq k e^{s(A)t} \| x_0 \|,$$

où $s(A)$ est le module de stabilité défini par l'équation (1.1). Cela entraîne que l'intégrale

$$\int_0^{+\infty} e^{tA} x_0 dt$$

est normalement convergente pour tout $x_0 \in \mathbb{R}^n$.

Comme la matrice A est stable, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} e^{tA} = 0$. Comme toute matrice stable est inversible, alors :

$$\int_0^{+\infty} e^{tA} dt = [A^{-1} e^{tA}]_0^{+\infty} = -A^{-1}.$$

Le coefficient (i, j) de la matrice $-A^{-1}$ est donnée par $\langle -A^{-1} e_j, e_i \rangle$. On a donc :

$$(-A^{-1})_{ij} = \int_0^{+\infty} \langle e^{tA} e_j, e_i \rangle dt \geq 0.$$

(2 \Rightarrow 3) Supposons maintenant que la matrice A est inversible, et $-A^{-1} \geq 0$. La solution du système $Ax + b = 0$ est donnée par $x = -A^{-1}b$. Comme $b \gg 0$ et $-A^{-1} \geq 0$ et qu'aucune ligne de $-A^{-1}$ n'est identiquement nulle, on en déduit que $x = -A^{-1}b \gg 0$.

(3 \Rightarrow 4) Montrons l'existence d'un vecteur $c \gg 0$ tel que $Ac \ll 0$. On choisit $b \gg 0$, d'après 3 il existe un vecteur $c \gg 0$ tel que $Ac + b = 0$ et donc $Ac = -b \ll 0$.

(4 \Rightarrow 1) Supposons l'existence d'un vecteur $c \gg 0$ tel que $Ac \ll 0$ et montrons que la matrice A est stable.

On considère sur le cône positif l'EDO suivante :

$$\dot{x} = A^T x.$$

Soit la fonction V définie par

$$V(x) = \langle c | x \rangle.$$

Puisque $c \gg 0$, la fonction V est définie positive² sur \mathbb{R}_+^n , de plus

$$\dot{V}(x) = \langle c | \dot{x} \rangle = \langle c | A^T x \rangle = \langle Ac | x \rangle,$$

cette dernière quantité est nulle si et seulement si $x = 0$. Cela prouve la stabilité asymptotique de A^T sur le cône positif par le théorème de Lyapunov. \square

Citons maintenant le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices de Metzler prouvé par Smith dans [76], qui est aussi une conséquence du théorème de Perron-Frobenius pour les matrices positives.

2. Une fonction scalaire $V(x)$ est dite définie positive dans un voisinage \mathcal{V} de l'origine si : $V(0) = 0$ et $V(x) > 0$, pour tout $x \in \mathcal{V}$, $x \neq 0$.

Théorème 1.23 (Le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices de Metzler [76]). *Soit A une matrice de Metzler. Alors, le module de stabilité $s(A)$ de A est une valeur propre de la matrice A à laquelle est associé un vecteur propre strictement positif; c'est à dire qu'il existe $v > 0$ tel que $Av = s(A)v$.*

Démonstration. On pose $A = (a_{ij})$ de Metzler, et $m = \min \{ \min \{ a_{ii}, 0 \}, i = 1, \dots, n \}$ alors $A - m\mathbb{I}_n \geq 0$. En appliquant à la matrice $A - m\mathbb{I}_n$ le théorème de Perron-Frobenius, il vient que, il existe $v > 0$ tel que :

$$(A - m\mathbb{I}_n)v = \rho(A - m\mathbb{I}_n)v,$$

d'où, il existe $v > 0$ tel que :

$$Av = (\rho(A - m\mathbb{I}_n) + m)v.$$

Le vecteur v est donc un vecteur propre de la matrice A associé à la valeur propre $\rho(A - m\mathbb{I}_n) + m$. Remarquons que pour une matrice carrée quelconque, $\delta(B + \xi\mathbb{I}_n) = \xi + \delta(B)$, où δ est l'ensemble des valeurs propres d'une matrice.

Or $\rho(A - m\mathbb{I}_n) = s(A - m\mathbb{I}_n) = \max\{Re\lambda : \lambda \in \delta(A - m\mathbb{I}_n)\}$, ce qui donne :

$$\begin{aligned} \rho(A - m\mathbb{I}_n) + m &= s(A - m\mathbb{I}_n) + m = \max\{Re\lambda + m : \lambda \in \delta(A - m\mathbb{I}_n)\} \\ &= \max\{Re\lambda : m + \lambda \in \delta(A - m\mathbb{I}_n)\} \\ &= \max\{Re\lambda : \lambda \in \delta(A - m\mathbb{I}_n + m\mathbb{I}_n)\} \\ &= s(A). \end{aligned} \quad (1.7)$$

Donc v est un vecteur propre de A associé à la valeur propre $s(A)$. □

Théorème 1.24 (Le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices de Metzler et irréductibles). *Soit A une matrice de Metzler irréductible. Alors, le module de stabilité $s(A)$ de A est une valeur propre simple à laquelle est associé un vecteur fortement positif; c'est à dire qu'il existe $v \gg 0$ tel que $Av = s(A)v$.*

Démonstration. Même preuve que dans le cas du théorème 1.23. □

Proposition 1.25. *Soient A, B deux matrices de Metzler d'ordre n , et soit $\sigma \in \mathbb{R}_+$. On a :*

1. *Si $A + \sigma\mathbb{I}_n \geq 0$ alors $s(A + \sigma\mathbb{I}_n) = s(A) + \sigma$.*
2. *Si $A \leq B$ alors $s(A) \leq s(B)$.*

Démonstration. Comme la matrice $A + \sigma\mathbb{I}_n$ est positive, alors d'après le théorème de Perron-Frobenius :

$$\begin{aligned} \rho(A + \sigma\mathbb{I}_n) &= s(A + \sigma\mathbb{I}_n) = \max\{Re\lambda : \lambda \in \delta(A + \sigma\mathbb{I}_n)\} \\ &= \max\{Re\lambda : \lambda \in \delta(A) + \sigma\} \\ &= \max\{Re\lambda : \lambda \in \delta(A)\} + \sigma \\ &= s(A) + \sigma. \end{aligned} \quad (1.8)$$

Soient A et B deux matrices de Metzler, telles que $A \leq B$. On peut trouver $\eta > 0$ telles que les deux matrices $A + \eta\mathbb{I}_n$ et $B + \eta\mathbb{I}_n$ soient positives. En appliquant le théorème de Perron-Frobenius on obtient :

$$s(A + \eta\mathbb{I}_n) = \rho(A + \eta\mathbb{I}_n) \leq \rho(B + \eta\mathbb{I}_n) = s(B + \eta\mathbb{I}_n), \quad (1.9)$$

Par la propriété 1, on obtient $s(A) \leq s(B)$. □

1.4 Les systèmes positifs

On considère le système d'équations différentiel ordinaire non autonome suivant

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(t, x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.10)$$

qui s'écrit sous la forme vectorielle

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad (1.11)$$

où x est un vecteur, t est un scalaire, et f est une fonction à n composantes $f = (f_1, \dots, f_n)^T$ et $n + 1$ variables (t, x_1, \dots, x_n) .

Supposons que la fonction f donnée dans le système (1.11) soit de classe \mathcal{C}^1 . Ceci permet d'assurer l'existence et l'unicité des trajectoires pour toute condition initiale x_0 . Par la suite tous les systèmes considérés vérifieront cette propriété.

Proposition 1.26. [78, Proposition B.7, page 267] *On considère le cas où le système (1.11) est autonome, et on suppose que ce système admet une unique solution définie sur l'intervalle $J = [0, T]$ où $0 < T < +\infty$, et $x(0) \geq 0$.*

Supposons que $f_i(x) \geq 0$ pour $x_i = 0$ et pour tout $x_j \geq 0$ ($j \neq i$), alors les solutions sont positives pour tout $t \in J$.

Démonstration. Si $x_i = 0$ et $x_j \geq 0$ pour tout $j \neq i$, alors par hypothèse :

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(t, x) \geq 0.$$

Considérons maintenant la fonction

$$f_\epsilon(t, x) = f(t, x) + \epsilon u,$$

où $u = (1, \dots, 1)^T$. Si $x_i = 0$ et $x_j \geq 0$ pour tout $j \neq i$, alors $f_\epsilon > 0$. Comme les solutions du système (1.11) existent et sont uniques pour tout temps positive, alors d'après la dépendance continue des solutions par rapport aux paramètres, les solutions du problème $\dot{x} = f(t, x)$ sont approchées par les solutions du système $\dot{x} = f_\epsilon(t, x)$. Ce qui montre que tout les champs des vecteurs sont pointées vers l'intérieur du cône positif, c'est à dire, si $x(0) \geq 0$ alors la solution initialisée en $x(0)$ reste positive pour tout $t \geq 0$. □

Nous définissons aussi une nouvelle classe, plus restrictive, des systèmes dynamiques positifs : les systèmes *fortement positifs*. Nous les définissons comme des systèmes dont les trajectoires initialisées en $x_0 \geq 0$, sont fortement positives pour tout temps strictement positif. Il est clair que garantir la stricte positivité de \dot{x}_i en $x_i = 0$ (avec $x(t) \geq 0$) est nécessaire et suffisant pour que le système soit *fortement positif*.

Proposition 1.27. *Le système (4.1) est fortement positif si et seulement si :*

$$\forall i \in \{1, \dots, n\}, \quad \dot{x}_i = f_i(x_1 \geq 0, \dots, x_i = 0, \dots, x_n \geq 0) > 0. \quad (1.12)$$

Démonstration. Si $x_i = 0$ et $x_j \geq 0$ pour tout $j \neq i$, alors par hypothèse :

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(t, x) > 0.$$

Ce qui montre que tout les champs des vecteurs sont pointées vers l'intérieur du cône positif , c'est à dire, si $x(0) \geq 0$ alors la solution initialisée en $x(0)$ est strictement positive pour tout $t \geq 0$. □

1.5 Systèmes différentiels coopératifs

Les EDO coopératives sont des systèmes dynamiques dans lesquels les variables d'état agissent positivement les unes sur les autres. En fait, la propriété de *coopérativité* est vérifiée par un grand nombre des systèmes réels. Par exemple, les systèmes de *diffusion-réaction* sont coopératifs, une grande partie des modèles écrits en biologie, en chimie ou en économie le sont ou peuvent être réécrits pour vérifier cette propriété. La classe des systèmes dynamiques coopératifs a initialement été mise en valeur par Kamke [48], reprise ensuite par Hale [34], puis par Hirsch [40, 41, 42], qui leur donna le nom de *systèmes coopératifs* et exploita leurs caractéristiques. Ces résultats ont été ensuite repris et étendus par Smith dans une monographie sur cette structure des systèmes [77]. Nous donnons ici les principaux résultats sur les systèmes coopératifs. Définissons tout d'abord les systèmes dynamiques coopératifs. Considérons le système dynamique dans un domaine ouvert convexe $D \subset \mathbb{R}^n$:

$$\begin{cases} \dot{x} = F(x_1, \dots, x_n), \\ x(0) = x_0, \end{cases} \quad (1.13)$$

où $F = (F_1, \dots, F_n)$ est de classe \mathcal{C}^1 . Ceci permet d'assurer l'existence et l'unicité des solutions du système (1.13).

1.5.1 Définition et quelques propriétés des systèmes coopératifs

Définition 1.28. *Le système (1.13) est dit coopératif si et seulement si la fonction F est telle que :*

$$\forall i \neq j, \quad \forall x \in D, \quad \frac{\partial F_i}{\partial x_j}(x) \geq 0. \quad (1.14)$$

c'est à dire $\mathbb{J}F(\cdot)$, la matrice jacobienne du système (1.13) en tout point de D est une matrice de Metzler.

Un des résultats importants sur les systèmes coopératifs est celui assurant que deux trajectoires d'un système coopératif initialisées en $x_0 \geq y_0$ (resp. $>$, \gg) conservent cette relation au cours du temps.

Théorème 1.29. *Considérons le système coopératif (1.13). Soient $x_0, y_0 \in \mathbb{R}^n$ tels que $x_0 \geq y_0$ (resp. $>$, \gg). Alors,*

$$\forall t \geq 0, \quad \varphi_t(x_0) \geq \varphi_t(y_0), \quad (\text{resp. } >, \gg),$$

où φ_t est le flot du système (1.13).

Démonstration. On trouvera plus de détails sur ce résultat dans [77]. □

Un autre résultat d'importance concerne la propriété de conservation des relations d'ordre pour deux systèmes encadrant un système coopératif par la relation \geq . Nous rappelons ce résultat dans le théorème suivant :

Théorème 1.30. *Considérons les systèmes différentiels définis sur un ouvert D suivants*

$$S_1 : \begin{cases} \dot{y} = g(y), \\ y(0) = y_0, \end{cases} \quad S_2 : \begin{cases} \dot{x} = f(x), \\ x(0) = x_0, \end{cases} \quad S_3 : \begin{cases} \dot{z} = h(z), \\ z(0) = z_0. \end{cases}$$

Supposons :

- *Le système S_2 est coopératif.*

- Pour tout $a \in D$, $g(a) \leq f(a) \leq h(a)$.
- Les conditions initiales ordonnées de la forme : $y_0 \leq x_0 \leq z_0$.

Alors, pour tout $t \geq 0$:

$$\phi_t(y_0) \leq \varphi_t(x_0) \leq \psi_t(z_0),$$

où ϕ_t, φ_t et ψ_t sont les flots des systèmes S_1, S_2 et S_3 respectivement.

Démonstration. On trouvera une preuve dans [78]. Voir aussi [17] pour un résultats plus général de ce théorème. \square

Théorème 1.31. *Considérons le système coopératif autonome (1.13). Le système (1.13) est positif (resp fortement positif) si et seulement si :*

$$F(0) \geq 0, \quad (\text{resp. } F(0) \gg 0).$$

Démonstration. Considérons le système coopératif (1.13).

(\Leftarrow) Supposons que $F(0) \geq 0, (\text{resp. } F(0) \gg 0)$.

Exprimons la dérivée de la variable x_i en un point positif $x = (x_1, \dots, x_i = 0, \dots, x_n) =: x|_{x_i=0}$; on a :

$$\dot{x}_i|_{x_i=0} = F_i(x_1 \geq 0, \dots, x_i = 0, \dots, x_n \geq 0) = F_i(x|_{x_i=0}).$$

Or, $\mathbb{J}F_i(\cdot)$ dénotant la i ème ligne de la matrice jacobienne $\mathbb{J}F(\cdot)$, on a :

$$F_i(x|_{x_i=0}) = F_i(0) + \int_0^{x|_{x_i=0}} \mathbb{J}F_i(\tau) d\tau.$$

Par le changement de variables : $\tau = sx|_{x_i=0}$, on obtient alors,

$$F_i(x|_{x_i=0}) = F_i(0) + \left[\int_0^1 \mathbb{J}F_i(sx|_{x_i=0}) ds \right] \cdot x|_{x_i=0}.$$

Rappelons que, par la définition d'un système coopératif, la matrice jacobienne $\mathbb{J}F(\cdot)$ est de Metzler en tout point. La seule composante du vecteur $\mathbb{J}F_i(\cdot)$ pouvant être strictement négative est donc le i -ème terme (de la diagonale de $\mathbb{J}F(\cdot)$). Donc La seule composante du vecteur ligne

$$\left[\int_0^1 \mathbb{J}F_i(sx|_{x_i=0}) ds \right]$$

pouvant être strictement négative est aussi le i -ème terme.

Or, ce terme est multiplié par le i ème terme de $x|_{x_i=0}$ qui est nul. Donc le produit scalaire

$$\left[\int_0^1 \mathbb{J}F_i(sx|_{x_i=0}) ds \right] \cdot x|_{x_i=0}$$

qui est une somme de termes positifs est donc positif. D'autre part, puisque

$$F(0) \geq 0, \quad (\text{resp. } F(0) \gg 0).$$

On a $F_i(0) \geq 0, (\text{resp. } > 0)$. D'où

$$F_i(x|_{x_i=0}) \geq 0, \quad (\text{resp. } > 0);$$

Et donc d'après la définition d'un système positif (resp. fortement positif), le système coopératif (1.13) est positif (resp. fortement positif).

(\Rightarrow) La réciproque est évidente. \square

1.5.2 Dynamique globale des systèmes coopératifs positifs

Nous nous intéressons ici à la stabilité globale des systèmes dynamiques autonomes, coopératifs et positifs .

Théorème de Hirsch

Nous avons le résultat de Hirsch [41, Théorème 6.1] pour un champ de vecteurs coopératif.

Théorème 1.32. *Si le système coopératif (1.13) satisfait les hypothèses :*

- La matrice jacobienne $\mathbb{J}F(x)$ est irréductible pour tout $x \geq 0$.
- $\mathbb{J}F(x) < \mathbb{J}F(y)$ pour tout $x > y > 0$, et
- toutes les solutions sont bornées sur le cône positif,
- L'origine est un équilibre du système (1.13),

alors soit l'origine est GAS, soit il existe un unique point d'équilibre à l'intérieur du cône positif qui est GAS pour le système (1.13).

Pour la démonstration de ce théorème, Hirsch a utilisé le lemme suivant :

Lemme 1.33. *Si le système (1.13) admet un équilibre x^* fortement positif, alors, $F(\lambda x^*) > 0$ pour tout $0 < \lambda < 1$.*

Démonstration. Considérons la fonction de classe \mathcal{C}^1 suivante, pour un $i \in \{1, \dots, n\}$:

$$\begin{aligned} g_i : \mathbb{R}_+ &\longrightarrow \mathbb{R} \\ \lambda &\longmapsto F_i(\lambda x^*). \end{aligned}$$

On a $g_i(0) = g_i(1) = 0$ pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$. Le théorème des accroissements finis, nous permet d'assurer qu'il existe un point $\lambda_0 \in]0, 1[$ tel que :

$$\frac{dg_i}{d\lambda}(\lambda_0) = g_i(1) - g_i(0) = 0.$$

D'autre part, on sait que la fonction $F(\cdot)$ est telle que :

$$0 \leq x < y \implies \mathbb{J}F(x) > \mathbb{J}F(y).$$

On a donc :

$$0 \leq \lambda_0 \leq \lambda \implies 0 = \frac{dg_i}{d\lambda}(\lambda_0) \geq \frac{dg_i}{d\lambda}(\lambda).$$

Donc la fonction g_i est décroissante pour tout $\lambda \geq \lambda_0$ et non nulle pour un certain i . Comme $g_i(1) = 0$ et $g_i(0) = 0$. On a clairement $g_i(\lambda) \geq 0$ pour tout $0 \leq \lambda \leq 1$ et pour tout i , ce qui donne $F(\lambda x^*) > 0$ pour tout $0 < \lambda < 1$. \square

Pour le reste de la preuve du théorème 1.32 de Hirsch , nous renvoyons les lecteurs intéressés à [41].

Remarque 1.34. *En vertu du [41, Théorème 1.7], la coopérativité plus l'irréductibilité du système (1.13), assurent la forte monotonie du flot associé au champ F , c'est à dire, si $x \ll y$ alors $F(x) \ll F(y)$, pour tout x et y .*

Le théorème 1.32 de Hirsch a une généralisation de certaines équations parabolique (voir par exemple [41, Exemple 1.9]). Soit M un sous variété compacte de \mathbb{R}^n et on note ∂M son bord. Considérons l'équation :

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = Au(t, x) + f(u(t, x)), & t > 0, x \in M, \\ u|_{\partial M} = 0, \end{cases} \quad (1.15)$$

où $u : M \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ est la fonction inconnue, A est un opérateur différentiel du second ordre de la forme :

$$A = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} \frac{\partial}{\partial x_j},$$

avec $\Gamma := (\gamma_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ est une matrice de fonctions réelles sur le sous variété M . La fonction $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ vérifie $f(0) = 0$. Notons que le flot $\psi_t \in \mathcal{C}_0^1(M) := \{\psi_t \in \mathcal{C}^1(M) : (\psi_t)|_{\partial M} = 0\}$ est fortement monotone par le théorème 1.10 de [41].

Théorème 1.35. [41, Théorème 6.2] Soit $\omega \in \mathcal{C}_0^1(M)$ une solution stationnaire strictement positive de (1.15). Soit $\alpha^* := \max_{x \in M} \omega(x)$. Alors,

- Si $f''(y) > 0$ pour tout $y \in]0, \alpha^*[$, alors pour tout $v_0 \in]0, \omega[$, on a $\psi_t(v_0) \rightarrow 0$ dans M .
- Si $f''(y) < 0$ pour tout $y \in]0, \alpha^*[$, alors pour tout $v_0 \in]0, \omega[$, on a $\psi_t(v_0) \rightarrow \alpha^*$ dans M .

Théorème de Smith

Considérons le système d'EDO qui s'écrit sous la forme :

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.16)$$

où $f = (f_1, \dots, f_n)$ est un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^1 sur \mathbb{R}_+^n . On écrit $F_i(x) = x_i f_i(x)$ et $F = (F_1, \dots, F_n)$. La solution maximale de (1.16) satisfaisant $x(0) = x$ sera notée $\varphi_t(x)$ pour tout $t \in [0, \mu(x)]$, où $0 < \mu(x) \leq +\infty$. Nous avons le résultat de Smith [76] :

Théorème 1.36. [76] Considérons le système (1.16), et supposons que :

- Le système (1.16) est coopératif.
- Pour tout $x < y < 0$ alors $\mathbb{J}f(x) > \mathbb{J}f(y)$.
- La fonction f est fortement positive, c'est à dire $f(0) \gg 0$.

Alors, le système (1.16) admet au plus un point d'équilibre fortement positif. De plus,

1. Si (1.16) a un point d'équilibre x^* fortement positif, alors il est GAS.
2. Si (1.16) n'a pas de point d'équilibre fortement positif, alors $\varphi_t(x) \rightarrow \infty$ quand $t \rightarrow \mu(x)$ pour tout condition initiale $x \gg 0$.

Démonstration. Pour prouver le premier point du théorème, on donne d'abord quelques lemmes :

Lemme 1.37. Si (1.16) admet un équilibre $x^* \gg 0$, alors il est LAS.

Démonstration. Soit x^* un point d'équilibre fortement positif du système (1.16) alors $f(x^*) = 0$. D'autre part, on a :

$$\underbrace{f(x^*)}_{=0} - f(0) = \underbrace{\left[\int_0^1 \mathbb{J}f(sx^*) ds \right]}_A . x^*. \quad (1.17)$$

La Jacobienne étant une matrice de Metzler en tout point, alors la matrice A définie dans (1.17) est donc une matrice de Metzler.

D'autre part, puisque le système (1.13) est supposé coopératif et fortement positif, on a donc :

$$\underbrace{A}_{\text{Metzler}} \underbrace{x^*}_{\gg 0} + \underbrace{f(0)}_{\gg 0} = 0.$$

On est dans les conditions d'application du théorème 1.22, la matrice A est donc une matrice stable, c'est à dire $s(A) < 0$.

D'autre part, on a :

$$0 < x < y \implies \mathbb{J}f(x) > \mathbb{J}f(y).$$

D'où :

$$\forall s \in [0, 1], \quad \mathbb{J}f(sx^*) > \mathbb{J}f(x^*).$$

Ce qui implique :

$$A = \int_0^1 \mathbb{J}f(sx^*) ds > \mathbb{J}f(x^*).$$

La matrice $\mathbb{J}f(x^*)$ est de Metzler, alors d'après le corollaire 1.25, et puisque $A > \mathbb{J}f(x^*)$ alors $0 > s(A) > s(\mathbb{J}f(x^*))$. Comme le module de stabilité de la matrice jacobienne de f en x^* est strictement négatif, alors x^* est LAS. \square

Lemme 1.38. *Le système (1.16) admet au plus un unique équilibre $x^* \gg 0$.*

Démonstration. (a) Supposons qu'il existe deux points d'équilibre fortement positifs x_1^* et x_2^* du système (1.16), tels que $x_1^* \geq x_2^*$. On a :

$$0 = f(x_2^*) - f(x_1^*) = \underbrace{\left[\int_0^1 \mathbb{J}f(sx_1^* + (1-s)x_2^*) ds \right]}_{\bar{A}} . (x_2^* - x_1^*). \quad (1.18)$$

On note \bar{A} la matrice entre les deux crochets dans l'équation (1.18).

On a clairement :

$$\forall s \in [0, 1], \quad sx_1^* + (1-s)x_2^* \geq x_2^*,$$

ce qui donne

$$\forall s \in [0, 1], \quad \mathbb{J}f(sx_1^* + (1-s)x_2^*) \leq \mathbb{J}f(x_2^*).$$

c'est à dire : $\bar{A} \leq \mathbb{J}f(x_2^*)$. Par le corollaire 1.25, nous avons $s(\bar{A}) \leq s(\mathbb{J}f(x_2^*))$. Or, par le lemme 1.37, $\mathbb{J}f(x_2^*)$ est stable, donc la matrice \bar{A} est aussi stable, donc inversible par le théorème 1.22. Par conséquent, l'équation (1.18) donne $x_1^* = x_2^*$.

(b) Supposons maintenant qu'il existe deux points d'équilibre fortement positifs x_1^* et x_2^* du système (1.16) mais non reliés par la relation " \geq ", tels que $x_1^* \neq x_2^*$.

Définissons les ensembles \mathbb{B}_z de \mathbb{R}^n tels que :

$$\forall z \gg 0, \quad \mathbb{B}_z = \{x : 0 \leq x \leq z\}.$$

Considérons les deux ensembles $\mathbb{B}_{x_1^*}$ et $\mathbb{B}_{x_2^*}$. Montrons que l'ensemble $\mathbb{B}_{x_1^*}$ est invariant par le système (1.16). On a

$$\forall x_0 \in \mathbb{B}_{x_1^*}, \quad x_0 \leq x_1^*.$$

Le système (1.16) étant supposé coopératif, la trajectoire issue de x_0 reste plus petite que celle issue de x_1^* . D'autre part, le système (1.16) étant fortement positif, cette trajectoire reste positive :

$$0 \leq \varphi_t(x_0) \leq \varphi_t(x_1^*) = x_1^* \implies \varphi_t(x_0) \in \mathbb{B}_{x_1^*}.$$

Ce qui montre que l'ensemble $\mathbb{B}_{x_1^*}$ est invariant par le système (1.16). La démonstration est la même pour $\mathbb{B}_{x_2^*}$, qui est donc invariant par le système (1.16).

Définissons le point $x_3 = (x_{3,1}, \dots, x_{3,n})$ tel que :

$$x_{3,i} = \min \{x_{1,i}^*, x_{2,i}^*\}.$$

Considérons l'ensemble \mathbb{B}_{x_3} . Clairement $\mathbb{B}_{x_3} = \mathbb{B}_{x_1^*} \cap \mathbb{B}_{x_2^*}$. Donc \mathbb{B}_{x_3} est invariant par le système (1.16) puisqu'il est l'intersection de deux ensembles invariants. Par le théorème du point fixe de Brouwer [95] on peut alors assurer l'existence d'au moins un équilibre x_3^* de (1.16) appartenant à \mathbb{B}_{x_3} . D'après la définition de $\mathbb{B}_{x_3^*}$, il est clair que :

$$x_3^* \leq x_1^* \text{ et } x_3^* \leq x_2^*.$$

Et donc, comme montré plus haut dans le point (a) :

$$x_3^* = x_1^* \text{ et } x_3^* = x_2^*.$$

Donc : $x_1^* = x_2^*$ ce qui est absurde étant données nos hypothèses.

Donc si le système (1.16) admet un équilibre fortement positif, celui-ci est unique. Pour conclure à la stabilité globale de cet équilibre, Smith a utilisé les théorèmes 2.3 et 6.1 de Hirsch [41]. Voir [76] pour plus d'informations. \square

Pour la preuve du deuxième point, nous renvoyons les lecteurs intéressés à [76]. \square

Théorème de Takeuchi

En général, pour montrer la stabilité globale d'un système coopératif, on utilise le résultat de Kamke [47] et Selgrade [74] donné par le lemme suivant :

Lemme 1.39 (Kamke 1932 [74] et Selgrade 1980 [74]). *Supposons que le domaine \mathbb{R}_+^n est positivement invariant pour le système (1.13).*

Si $x(0) \leq y(0)$ alors $x(t) \leq y(t)$ pour tout $t \geq 0$, où $x(t)$ et $y(t)$ sont des solutions du système (1.13) avec les conditions initiales $x(0)$ et $y(0)$ respectivement. De plus, si $F(x(0)) \geq 0$ alors $x(t)$ est croissante pour tout $t \geq 0$ et si $F(x(0)) \leq 0$ alors $x(t)$ est décroissante pour tout $t \geq 0$. D'autre part, si l'orbite positive de $x(0)$ est bornée alors l'ensemble ω -limite de cette orbite, est forcément un unique point d'équilibre.

Notons que le lemme précédent est utilisé pour montrer la permanence³ d'un système coopératif. Freedman and Takeuchi 1989 [31] ont aussi étudié la stabilité globale d'un point d'équilibre du système (1.13) :

Théorème 1.40 (Freedman and Takeuchi 1989 [31]). *Si le système coopératif (1.13) possède un équilibre E^* qui satisfait, pour tout $\xi > 0$*

$$F_i(\xi E^*) \begin{cases} > 0 & \text{si } \xi \in]0, 1[, \\ < 0 & \text{si } \xi \in]1, \infty[, \end{cases} \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.19)$$

alors, E^* est GAS.

3. La notion de permanence est un outil mathématique qui permet à la fois de donner un sens mathématique à la notion de survie à long terme de populations en biologie, et aussi d'obtenir des propriétés importantes sur le comportement asymptotique des solutions telles l'existence de points d'équilibres attractifs ou l'existence de solutions périodiques attractives.

1.6 Théorie des perturbations singulières et théorème de Tikhonov

Dans cette section, on rappelle quelques définitions de perturbations *singulières* et *régulières*. Ensuite, on introduit la notion de dynamique *lente-rapide*, et on énonce le théorème de Tikhonov pour les systèmes lentes-rapides. L'analyse de ces systèmes se fait à l'aide de la théorie des perturbations singulières. C'est la situation où la dynamique rapide converge vers des équilibres qui dépendent de la variable lente. On termine cette section par l'étude d'un exemple comme application du théorème de Tikhonov.

1.6.1 Perturbation singulière et régulière

Cette partie est inspirée de [93, page 5]. On considère un problème (P_ϵ) , de Cauchy, ou un problème aux limites par exemple, dépendant d'un paramètre ϵ . Supposons que l'on puisse résoudre le problème (P_{ϵ_0}) pour une certaine valeur ϵ_0 de ϵ , et supposons que $\bar{x}_{\epsilon_0}(t)$ est l'unique solution de (P_{ϵ_0}) . Question : existe-t-il une solution $x_\epsilon(t)$ de P_ϵ qui soit proche de $\bar{x}_{\epsilon_0}(t)$ pour ϵ proche de ϵ_0 ? si oui, cette approximation peut-elle avoir lieu pour tout t pour lequel $\bar{x}_{\epsilon_0}(t)$ est définie ?

Définition 1.41. *Pour ϵ proche de ϵ_0 , on dit que le problème (P_ϵ) est une perturbation du problème (P_{ϵ_0}) . Ce dernier est appelé problème non perturbé.*

Supposons dans toute la suite que le problème (P_ϵ) est une famille d'équations différentielles

$$(P_\epsilon) : \begin{cases} \dot{x} = f(x, \epsilon), \\ x(0) = \alpha_\epsilon. \end{cases} \quad (1.20)$$

Définition 1.42 (Perturbation régulière). *Considérons le problème (1.20), et supposons que pour ϵ_0 il admet une unique solution $\bar{x}_{\epsilon_0}(t)$ définie pour tout $t \in [0, T]$, $T > 0$, avec*

$$\bar{x}_{\epsilon_0}(0) = \alpha_{\epsilon_0} \text{ et } \lim_{\epsilon \rightarrow \epsilon_0} \alpha_\epsilon = \alpha_{\epsilon_0}.$$

On dit que la perturbation P_ϵ est régulière s'il existe une solution $x_\epsilon(t)$ de P_ϵ définie au moins sur $[0, T]$ de condition initiale α_ϵ telle que

$$\lim_{\epsilon \rightarrow \epsilon_0} x_\epsilon(t) = \bar{x}_{\epsilon_0}(t), \quad \text{pour tout } t \in [0, T].$$

Exemple 1.43. *On perturbe l'EDO suivante*

$$(P_0) : \begin{cases} \dot{x} + x = 0, \\ x(0) = 1 \end{cases} \quad (1.21)$$

de solution $\bar{x}_0(t) = e^{-t}$, pour obtenir l'EDO

$$(P_\epsilon) : \begin{cases} \dot{x} + x + \epsilon x^2 = 0, \\ x(0) = \cos \epsilon. \end{cases} \quad (1.22)$$

La solution exacte du problème perturbé (P_ϵ) est donnée par

$$x_\epsilon(t) = \frac{\cos \epsilon}{e^t(1 + \epsilon \cos \epsilon) - \epsilon \cos \epsilon}. \quad (1.23)$$

On a bien que

$$\lim_{\epsilon \rightarrow 0} \cos \epsilon = 1 = x(0), \text{ et } \lim_{\epsilon \rightarrow 0} x_\epsilon(t) = e^{-t} = \bar{x}_0(t) \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

Définition 1.44 (Perturbation singulière). *Si la solution $x_\epsilon(t)$ du problème perturbé (P_ϵ) ne dépend pas continûment du paramètre ϵ , on parle alors de perturbation singulière. La convergence de $x_{\epsilon_0}(t)$ vers une solution du problème perturbé (P_{ϵ_0}) n'est pas uniforme par rapport à t .*

Exemple 1.45. *Soit le problème perturbé :*

$$(P_\epsilon) : \begin{cases} \epsilon \dot{x} + x = 1, \\ x_\epsilon(0) = x_0, \end{cases} \quad x_0 \in \mathbb{R}, \quad (1.24)$$

dont la solution exacte est

$$x_\epsilon(t) = 1 + (x_0 - 1)e^{-\frac{t}{\epsilon}}, \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

Pour $\epsilon = 0$, on a $x_0(t) = 1$ pour tout $t \geq 0$. Cette solution ne vérifie la condition initiale que si $x_0 = 1$, sinon la solution exacte ne converge pas uniformément vers la solution du problème (P_0) car

$$\lim_{\epsilon \rightarrow 0} x_\epsilon(t) = \begin{cases} x_0 & \text{si } t = 0 \\ 1 & \text{si } t \geq 0. \end{cases}$$

Remarque 1.46. *Plus généralement, la présence d'un petit paramètre ϵ devant la dérivée du plus grand ordre d'une EDO est un signe probable de perturbation singulière.*

1.6.2 Dynamiques lentes-rapides

Dans cette section, nous allons introduire la notion de la dynamique lente-rapide. Pour cette notion, intéressante dans certaines modélisations, il est nécessaire de considérer deux échelles de temps d'évolution différentes pour les différentes variables du système. De manière générale beaucoup de systèmes naturels sont de type lent-rapide car il couplent des milieux avec des échelles de temps très différentes : par exemple en biologie moléculaire, les interactions entre gènes et protéines sont de type lent-rapide. Plus précisément, les changements dans les gènes sont lents, par contre la production de protéines est rapide.

Définition 1.47. *Une dynamique lente-rapide est un champ de vecteurs différentiable défini sur un ouvert \mathcal{U} de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \times [0, \epsilon_0]$ de la forme :*

$$(S_\epsilon) : \begin{cases} \dot{x} = f(t, x, y, \epsilon), \\ \epsilon \dot{y} = g(t, x, y, \epsilon), \\ (x(t_0), y(t_0)) = (\xi(\epsilon), \eta(\epsilon)), \end{cases} \quad (1.25)$$

où les fonctions f et g sont continues. Le paramètre ϵ représente le rapport entre les deux échelles des temps des variables x et y , et est supposé petit tel que $0 < \epsilon \leq \epsilon_0$, $\epsilon_0 > 0$, ξ et μ sont deux fonctions en ϵ . Les coordonnées de $x \in \mathbb{R}^n$ sont appelées les variables lentes et celles de $y \in \mathbb{R}^m$ sont les variables rapides.

Remarque 1.48. *Par le changement dans l'échelle de temps $t = \epsilon\tau \implies dt = \epsilon d\tau$, le système (S_ϵ) est équivalent au système*

$$(\tilde{S}_\epsilon) : \begin{cases} \dot{x} = \epsilon \tilde{f}(\epsilon\tau, x, y, \epsilon), \\ \dot{y} = \tilde{g}(\epsilon\tau, x, y, \epsilon), \\ (x(t_0), y(t_0)) = (\xi(\epsilon), \eta(\epsilon)). \end{cases} \quad (1.26)$$

Définition 1.49. 1. Pour $\epsilon = 0$, on obtient un système réduit

$$(S_0) : \begin{cases} \dot{x} = f(t, x, y, 0), \\ 0 = g(t, x, y, 0). \end{cases} \quad (1.27)$$

On suppose qu'il existe une application $\Psi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$, solution de l'équation $0 = g(t, x, y, 0)$, ce qui est équivalent à $y = \Psi(t, x)$. En remplaçant l'équation $y = \Psi(t, x)$ dans la première équation du système (S_0) on trouve le système

$$\begin{cases} \dot{x} = f(t, x, \Psi(t, x), 0), \\ x(t_0) = \xi(0), \end{cases} \quad (1.28)$$

appelé système réduit.

2. On définit la variété lente du système (S_ϵ) par l'ensemble des points des couples $(x, \Psi(t, x))$ pour $(t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$.

Remarque 1.50. Notons que, les solutions du système (S_ϵ) ont une phase rapide (couche limite) de $(\xi(\epsilon), \eta(0))$ à $(\xi(0), \Psi(t_0, \xi(0)))$ qui est un point de la variété lente, puis un mouvement lent prend place sur la variété suivant l'équation $\dot{x} = f(t, x, \Psi(t, x), 0)$ (voir figure 1.2).

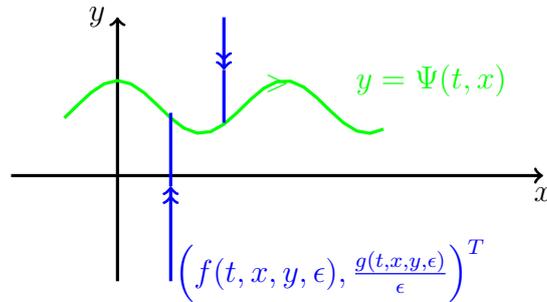


FIGURE 1.2 – Les champs lents- rapides du système perturbé (S_ϵ) pour ϵ proche de zéro.

1.6.3 Théorème de Tikhonov

Dans cette section, on énoncera le théorème de Tikhonov pour les systèmes *lents- rapides*. Ce théorème est le premier montrant la bonne approximation du flot perturbé par la dynamique lente. Dans la littérature on trouve beaucoup de versions de ce théorème ainsi que leurs démonstrations (voir par exemple [57, 49]). On termine cette section par un exemple numérique qui explique bien ce résultat.

Théorème 1.51 (théorème de Tikhonov). *Considérons le système (1.25) et supposons que :*

T1. L'équation $g(t, x, y, 0) = 0$ admet une unique solution $y = \Psi(t, x)$, avec $\Psi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$ une fonction régulière de x telle que les valeurs propres de la matrice jacobienne partielle

$$\frac{\partial g}{\partial y}(x, \Psi(t, x), 0),$$

sont toutes à partie réelle strictement négative.

T2. Le système réduit

$$\begin{cases} \dot{x} = f(t, x, \Psi(t, x), 0), \\ x(t_0) = \xi_0, \end{cases} \quad (1.29)$$

admet une unique solution $\bar{x}(t)$ pour $t \in [0, T]$, $0 < T < +\infty$.

Alors, pour ϵ suffisamment proche de zéro, le système complet (S_ϵ) admet une unique solution notée $(x_\epsilon(t), y_\epsilon(t))$ sur $[0, T]$ dès que la condition initiale y_0 appartient au bassin d'attraction du point d'équilibre $\Psi(0, x_0)$ du système rapide

$$\epsilon \dot{\xi} = g(t, \xi_0, \xi, 0). \quad (1.30)$$

De plus on a :

$$\begin{cases} x_\epsilon(t) = \bar{x}(t) + o(1), & \text{uniformément pour tout } t \in [0, T] \\ y_\epsilon(t) = \Psi(t, \bar{x}(t)) + o(1) & \text{uniformément pour tout } t \in]0, T]. \end{cases} \quad (1.31)$$

Démonstration. Pour la démonstration voir par exemple [57] ou bien une autre version [49]. \square

Remarque 1.52. 1. L'hypothèse (T1) implique que, à x fixé, la dynamique de ξ (1.30) est LAS autour du point d'équilibre $\xi^* = \Psi(t, x)$.

2. Remarquons aussi que le système (S_0) s'écrit sous la forme

$$\dot{x} = f(t, x, \Psi(t, x), 0), \quad (1.32)$$

avec $y = \Psi(t, x)$, la fonction Ψ étant définie implicitement par $g(t, x, \Psi(t, x), 0) = 0$.

3. Sans hypothèses supplémentaires, l'approximation du Théorème 1.51 n'est valable, en général, que sur des intervalles de temps t de longueur bornée T . L'hypothèse supplémentaire, qu'il convient alors d'utiliser pour avoir une bonne approximation pour tous les temps positifs, concerne le comportement asymptotique du système réduit (1.29). Si ce dernier admet un point d'équilibre dont la linéarisé est LAS, l'approximation (1.31) est alors valable pour tout les temps positifs, c'est à dire, on peut prendre $T = +\infty$ dans (1.31).

Théorème 1.53 (Préservation de la stabilité). Supposons en plus des hypothèses T1 et T2 du théorème 1.51, que le système réduit (1.29) admet un point d'équilibre x^* , c'est à dire

$$f(t, x^*, \Psi(t, x^*), 0) = 0, \quad (1.33)$$

et que les valeurs propres de la matrice

$$\left[\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial f}{\partial y} \times \frac{\partial \Psi}{\partial x} \right]_{(x^*, \Psi(t, x^*))} \quad (1.34)$$

sont à partie réelle strictement négative. Alors, pour tout $\epsilon > 0$ assez proche de zéro, le système perturbé (S_ϵ) admet un point d'équilibre proche de $(x^*, \Psi(t, x^*))$ et dont la linéarisé est LAS.

Démonstration. Pour l'existence des points d'équilibre pour le système perturbé (S_ϵ) , il suffit d'utiliser le théorème des fonctions implicites pour $g \equiv 0$ et ensuite pour $f \equiv 0$.

Nous supposons que $(0, 0)$ est un point d'équilibre du système perturbé (S_ϵ) c'est à dire,

$$\begin{cases} f(t, 0, 0, \epsilon) = 0, \\ g(t, 0, 0, \epsilon) = 0. \end{cases}$$

Pour x proche de 0, notons $y = \phi_\epsilon(x)$ la solution proche de zéro de l'équation $g(t, x, y, \epsilon) = 0$. Considérons maintenant le changement de variable

$$(x, y) \longmapsto (x, \omega = y - \phi_\epsilon(x)). \quad (1.35)$$

Les équations du système perturbé dans les coordonnées (x, ω) ont alors la forme suivante

$$\begin{cases} \dot{x} = \tilde{f}(t, x, \omega, \epsilon), \\ \epsilon \dot{\omega} = \tilde{g}(t, x, \omega, \epsilon) \end{cases} \quad (1.36)$$

Le système réduit s'écrit alors dans les coordonnées (x, ω) sous la forme

$$\dot{x} = \tilde{f}(t, x, 0, \epsilon). \quad (1.37)$$

Ce changement de variable triangularise la matrice jacobienne du système perturbé, c'est à dire :

$$\begin{bmatrix} \frac{\partial \tilde{f}}{\partial x}(t, 0, 0, \epsilon) & \frac{\partial \tilde{f}}{\partial \omega}(t, 0, 0, \epsilon) \\ 0 & \frac{1}{\epsilon} \frac{\partial \tilde{g}}{\partial \omega}(t, 0, 0, \epsilon) \end{bmatrix},$$

car $\frac{\partial \tilde{g}}{\partial x}(t, 0, 0, \epsilon) = 0$ puisque $\tilde{g}(t, x, 0, \epsilon) \equiv 0$.

Comme toutes les valeurs de $\frac{\partial \tilde{f}}{\partial x}(t, 0, 0, 0)$ et de $\frac{\partial \tilde{g}}{\partial \omega}(t, 0, 0, 0)$ sont toutes à partie réelle strictement négative, alors les valeurs de $\frac{\partial \tilde{f}}{\partial x}(t, 0, 0, \epsilon)$ et de $\frac{\partial \tilde{g}}{\partial \omega}(t, 0, 0, \epsilon)$ le sont aussi pour ϵ assez proche de zéro. Ce qui montre que le système perturbé est LAS pour ϵ assez petit. \square

Exemple 1.54. On considère le système :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(y - 1), \\ \epsilon \dot{y} = y(2 - x - y), \\ (x(0), y(0)) = (x_0, y_0). \end{cases} \quad (1.38)$$

La variété lente du système (1.38) est définie par les points d'équilibre du système rapide : $\frac{dy}{d\tau} = y(2 - x - y)$, où $\tau = \epsilon t$ et x considéré comme un paramètre fixé. Le système rapide admet $y = 0$ et $y = 2 - x$ comme des équilibres. L'équilibre $y = 0$ est LAS si $x > 2$, et instable si $0 < x < 2$, et $y = 2 - x$ est LAS si $0 < x < 2$. Pour l'équilibre $y = 0$ (resp. $y = 2 - x$), l'équation réduite est $\dot{x} = -x$, (resp. $\dot{x} = x(1 - x)$).

Dans la figure 1.3, nous avons tracé quelques trajectoires du problème (1.38).

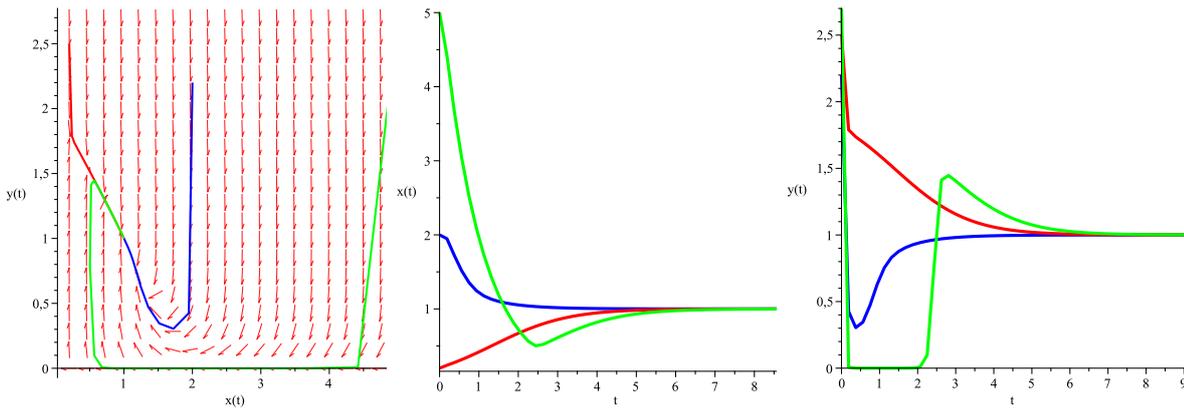


FIGURE 1.3 – Trajectoires des solutions $(x(t), y(t))$ du système (1.38) dans le plan de phase pour $\epsilon = 0.1$, $t \in [0, 9]$ et trois conditions initiales : $(x(0), y(0)) = (2, 2.2)$, $(x(0), y(0)) = (5, 2.7)$ et $(x(0), y(0)) = (0.2, 5)$. Dans les trois cas, les trajectoires convergent en temps long vers le point $(1, 1)$.

Chapitre 2

Dispersion et croissance dans les problèmes continus et discrets

Contents

2.1	La croissance logistique	29
2.1.1	La courbe de la croissance logistique	29
2.1.2	Modèles de croissance logistique étendus	30
	Modèle de croissance générique	30
	Modèle de Blumberg	31
	Modèle de croissance de Von Bertalanffy	31
	Modèle de croissance de Richards	31
	Modèle de croissance de Gompertz	32
	Modèle de croissance logistique généralisée	33
2.1.3	La croissance générale	33
2.2	Dynamique globale des modèles continus et discrets	34
2.2.1	Modèle continu	34
2.2.2	Modèle discret	35
	Modèle continu vers discret	35
	Dynamique globale des systèmes discrets avec dispersion	36
	Cas où la croissance est la logistique généralisée	38
	Cas où la croissance est la logistique usuelle	39
	Un exemple de dispersion particulier	40
2.3	Les modèles de type source-puit	42
2.4	Effets de la dispersion sur la population totale à l'équilibre	45
2.4.1	Modèle de deux sites avec dispersion symétrique	45
2.4.2	Modèle de deux sites avec dispersion non symétrique	51
2.4.3	Modèle de deux sites avec des populations source-puit	57

Dans ce chapitre, nous rappelons quelques résultats sur les systèmes de diffusion, en particulier, les modèles discrets. Nous commençons d'abord par définir la croissance logistique, ensuite, nous rappelons quelques résultats sur le comportement global du modèle de n sites, en particulier, l'étude de la stabilité globale prouvée par Lu et Takeuchi [82, 59]. Nous terminons ce chapitre en rappelant en détail les résultats essentiels de deux articles de Arditi et al.

[3, 4]. Dans ces deux articles, les modèles considérés sont à deux sites, le premier pour une migration symétrique et le deuxième avec une migration non symétrique. Nous donnons aussi les démonstrations de la plupart des résultats énoncés.

2.1 La croissance logistique

2.1.1 La courbe de la croissance logistique

Le modèle réaliste le plus simple de la dynamique des populations est celui à croissance exponentielle donnée par :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx, \\ x(0) = x_0, \end{cases} \quad (2.1)$$

dont la solution $x(t) = x_0 e^{rt}$.

Dans l'analyse de Lotka [58] du concept de croissance logistique, le taux de croissance démographique, \dot{x} à tout moment t est fonction de la taille de la population à ce moment, $x(t)$, à savoir $\dot{x} = f(x)$ et puisqu'une population nulle a une croissance nulle, $f(0) = 0$. En développant $f(x)$ comme une série de Taylor près de $x = 0$ et en fixant $f(0) = 0$, Lotka a obtenu la série suivante

$$f(x) = x \frac{df}{dx}(0) + \frac{x^2}{2} \frac{d^2f}{dx^2}(0), \quad (2.2)$$

où des termes plus élevés sont supposés négligeables.

En définissant $r = \frac{df}{dx}(0)$ et $-2\frac{r}{K} = \frac{d^2f}{dx^2}(0)$, on obtient l'équation logistique de Verhulst :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \\ x(0) = x_0, \end{cases} \quad (2.3)$$

Définition 2.1. On appelle *taux de croissance intrinsèque de la population* le coefficient r . Le coefficient K est la *capacité de charge du milieu* (exprimée en nombre d'individus).

L'équation logistique de Verhulst est également appelée dans la littérature l'équation de Verhulst-Pearl.

L'équation (2.3) a une solution pour une taille de population en $t = 0$ fixée x_0 donnée par

$$x(t) = \frac{K x_0 e^{rt}}{K + x_0 (e^{rt} - 1)}. \quad (2.4)$$

Les trois caractéristiques clés de la croissance logistique sont :

- $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = K$, la population tend vers sa capacité de charge.
- Le taux de croissance relatif, $\frac{\dot{x}}{x}$ diminue de façon linéaire avec l'augmentation de la taille de la population.
- La population au point d'inflexion (où le taux de croissance est maximum), x_{inf} , est exactement la moitié de la capacité de charge, $x_{inf} = \frac{K}{2}$.

Pour $r > 0$, la courbe de croissance résultante a une forme sigmoïdale et, est asymptotique à la capacité K . Lorsque $r < 0$ et une réduction du taux de croissance par habitant est présente, la courbe de croissance est asymptotique à zéro entraînant l'extinction de la population. Dans le cas trivial sans taux de croissance intrinsèque, $r = 0$, la population reste statique à la valeur initiale de x_0 .

La figure 2.1- à droite, illustre plusieurs courbes logistiques pour diverses valeurs de r avec

$x_0 = 10, K = 100$. Plus r est grand au cours du temps plus la courbe atteint rapidement la capacité de charge K . La figure 2.1- à gauche, illustre le fait que la population a un point d'inflexion $x_{inf} = \frac{K}{2} = 50$, quelle que soit la valeur supposée par le taux de croissance intrinsèque r .

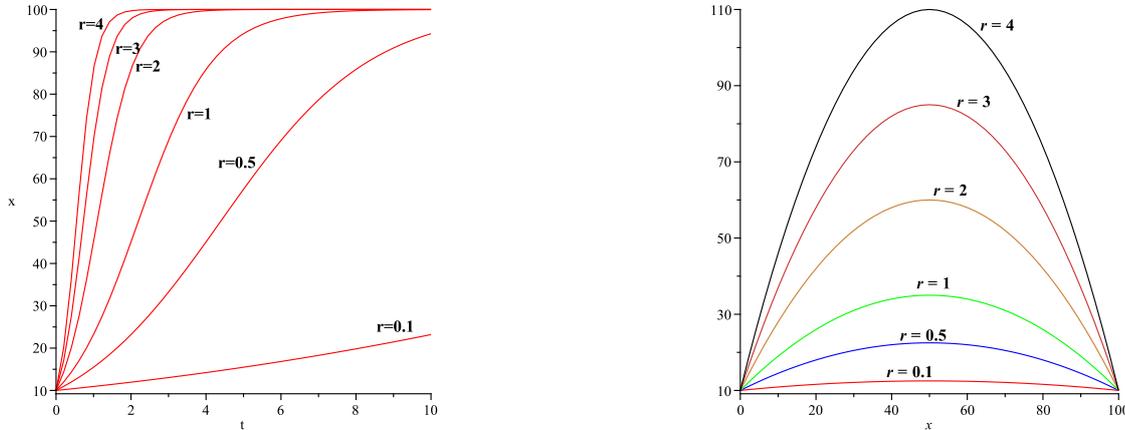


FIGURE 2.1 – A droite : l'évolution de la taille de la population en fonction du temps pour la croissance logistique de Verhulst (2.3). A gauche : Diagramme du taux de croissance en fonction de la taille de la population pour la croissance logistique de Verhulst (2.3).

2.1.2 Modèles de croissance logistique étendus

Depuis les travaux originaux de Verhulst [88] et, Pearl et Reed [64], il y a eu plusieurs contributions suggérant des formes fonctionnelles alternatives, $f(x)$, pour la croissance tout en conservant la forme sigmoïde et la propriété asymptotique de la courbe logistique de Verhulst. En botanique, Richards [67] a été le premier à appliquer une équation de croissance, développée en premier par Von Bertalanffy [10]. La courbe de croissance de Richards a été utilisée pour ajuster les données expérimentales de Nelder [62], qui a utilisé le terme *équation logistique généralisée* pour décrire l'équation. Blumberg [11] introduit l'équation *hyper-logistique* comme une généralisation de l'équation de Richards. Turner et ses co-auteurs [85, 86] ont suggéré une nouvelle généralisation de la croissance logistique et ont appelé leur équation l'équation logistique générique. Dans [13], Buis a revu des travaux antérieurs sur les fonctions de croissance logistique et a décrit certaines de leurs propriétés respectives.

Modèle de croissance générique

Turner et ses co-auteurs [85] ont proposé une équation logistique de Verhulst modifiée qu'ils ont appelé la fonction de *croissance générique*. Elle est de la forme :

$$\dot{x} = rx^{1+\beta(1-\gamma)} \left[1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\beta \right]^\gamma \quad (2.5)$$

où β, γ sont des exposants strictement positifs et $0 < \gamma < 1 + \frac{1}{\beta}$. La population au point d'inflexion, x_{inf} , est donnée par : $x_{inf} = \left[1 - \frac{\beta\gamma}{1+\beta} \right]^{\frac{1}{\beta}} K$. Pour $\beta = \gamma = 1$, la forme fonctionnelle de x_{inf} se réduit à celle de l'équation logistique de Verhulst. La condition $0 < \gamma < 1 + \frac{1}{\beta}$ garantit que $x_{inf} > 0$.

Modèle de Blumberg

Blumberg [11] a introduit une autre équation de croissance basée sur une modification de l'équation de croissance logistique de Verhulst pour modéliser la dynamique des populations ou l'évolution de la taille des organes. Blumberg a donc présenté ce qu'il a appelé la fonction *hyperlogistique*, donnée par

$$\dot{x} = rx^\alpha \left(1 - \frac{x}{K}\right)^\gamma. \quad (2.6)$$

L'équation de Blumberg est cohérente avec l'équation générique de Turner et ses co-auteurs [85] lorsque $\alpha = 2 - \gamma, \beta = 1$, et $\gamma < 2$. L'équation (2.6) peut être reformulée sous forme de l'équation intégrale

$$\int_{\frac{x_0}{K}}^{\frac{x(t)}{K}} y^{-\alpha}(1-y)^{-\gamma} dy = rK^{\alpha-1}t. \quad (2.7)$$

Cette forme ne permet pas toujours une solution analytique. Blumberg a donc donné une expression analytiques (lorsqu'une intégration explicite peut être effectuée) de la fonction de croissance $x(t)$ pour différentes valeurs des paramètres α et γ .

La population au point d'inflexion, x_{inf} , est donnée par :

$$x_{inf} = \frac{\alpha}{\alpha + \gamma} K. \quad (2.8)$$

Ce point coïncide également avec celui de l'équation logistique de Verhulst lorsque $\alpha = \gamma$. Pour des valeurs de α très grandes devant γ l'inflexion se produit très près de la capacité de charge, et pour des valeurs de α très petites devant γ , x_{inf} s'approche de 0 et l'inflexion ne se produit que si $x_0 < x_{inf}$.

Modèle de croissance de Von Bertalanffy

Von Bertalanffy [10] a présenté son équation de croissance pour modéliser la croissance du poids des poissons. Il a proposé la formule ci-dessous qui peut être considérée comme un équation différentielle de Bernoulli :

$$\dot{x} = rx^{\frac{2}{3}} \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^{\frac{1}{3}}\right), \quad (2.9)$$

qui a la solution

$$x(t) = K \left[1 + \left[1 - \left(\frac{x_0}{K}\right)^{\frac{1}{3}}\right] e^{-\frac{1}{3}rK^{\frac{1}{3}}t}\right]^3. \quad (2.10)$$

Le modèle de Bertalanffy ne peut pas se déduire du modèle de Turner. Il ne peut donc pas être considéré comme un cas spécial et doit être considéré comme un modèle distinct en conséquence.

Ici, x_{inf} est donné par $x_{inf} = \frac{8}{27}K$, qui est bien différent de celui de la courbe de Verhulst.

Modèle de croissance de Richards

Richards [67] a étendu l'équation de croissance développée par Von Bertalanffy. La suggestion de Richards était d'utiliser l'équation suivante, qui est également un équation différentielle de Bernoulli :

$$\dot{x} = rx \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\beta\right), \quad (2.11)$$

qui a une solution

$$x(t) = K \left[1 - \left[1 - \left(\frac{x_0}{K}\right)^{-\beta}\right] e^{-\beta rt}\right]^{-\frac{1}{\beta}}. \quad (2.12)$$

Contrairement au modèle antérieur de Von Bertalanffy, la fonction de croissance de Richards découle du modèle de Turner dans le cas où, $\gamma = 1$. Dans ce cas, le point d'inflexion se produit à $x_{inf} = \left(\frac{1}{1+\beta}\right)^{\frac{1}{\beta}} K$.

Pour $\beta = 1$, l'équation (2.11) se réduit trivialement à l'équation de croissance logistique de Verhulst (2.3). Pour les valeurs extrêmes de β on obtient les valeurs suivantes pour x_{inf} :

$$\lim_{\beta \rightarrow 0} x_{inf} = \frac{K}{e}, \quad \lim_{\beta \rightarrow +\infty} x_{inf} = K.$$

Conformément à l'observation précédente, les valeurs ci-dessus découlent également de la valeur de la population au point d'inflexion pour la fonction de croissance générique avec $\gamma = 1$.

Modèle de croissance de Gompertz

La courbe de croissance de Gompertz peut être retrouvée comme cas limite de l'équation logistique :

$$\dot{x} = \frac{r}{\beta\gamma} x \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\beta\right)^\gamma = \frac{r}{K^{\beta\gamma}} x \left(\frac{K^\beta - x^\beta}{\beta}\right)^\gamma = \tilde{r} x \left(\frac{K^\beta - x^\beta}{\beta}\right)^\gamma, \quad (2.13)$$

où $\tilde{r} = \frac{r}{K^{\beta\gamma}}$. Au passage à la limite on trouve :

$$\lim_{\beta \rightarrow 0} \frac{K^\beta - x^\beta}{\beta} = \lim_{\beta \rightarrow 0} \frac{e^{\beta \ln K} - e^{\beta \ln x}}{\beta} = \ln \left(\frac{K}{x}\right). \quad (2.14)$$

De même, nous avons $\lim_{\beta \rightarrow 0} \tilde{r} = r$, pour tout $\gamma > 0$.

Le taux de croissance modélisé par la fonction de Gompertz est donné par

$$\dot{x} = r x \left[\ln \left(\frac{K}{x}\right) \right]^\gamma, \quad \gamma > 0, \quad \gamma \neq 1. \quad (2.15)$$

Ce cas particulier est plus généralement connu sous le nom d'hyper-Gompertz (Turner et al [85]), fonction de croissance écologique généralisée, ou simplement fonction de Gompertz généralisée. L'équation (2.15) peut être facilement réécrite comme suit :

$$\frac{d}{dt} \left[\ln \left(\frac{x}{K}\right) \right] = r(-1)^\gamma \left[\ln \left(\frac{x}{K}\right) \right]^\gamma, \quad (2.16)$$

qui lors de l'intégration conduit à la solution analytique

$$x(t) = K \exp \left\{ \left[\ln \left(\frac{x}{K}\right) \right]^{1-\gamma} + \tilde{r}(-1)^\gamma(1-\gamma)t \right\}^{\frac{1}{1-\gamma}}. \quad (2.17)$$

La population au point d'inflexion, x_{inf} , est obtenue en différenciant des deux côtés de l'équation $\dot{x} = \tilde{r} x \left(\frac{K^\beta - x^\beta}{\beta}\right)^\gamma$, et en résolvant $\frac{d^2}{dx^2} x(t) = 0$, on trouve

$$x_{inf} = \lim_{\beta \rightarrow 0} \left[\frac{1}{1 + \beta\gamma} \right]^{\frac{1}{\beta}} K = \frac{K}{e^\gamma}. \quad (2.18)$$

Pour $\gamma = 1$, l'équation (2.15) est la croissance ordinaire de Gompertz (voir [33, 61]). La valeur de la population au point d'inflexion, $x_{inf} = \frac{K}{e}$, est obtenue à partir de celle de la fonction de croissance de Gompertz généralisée avec $\gamma = 1$.

Modèle de croissance logistique généralisée

Dans cette section, on introduit une équation de croissance logistique généralisée qui intègre tous les modèles introduits précédemment comme cas particuliers. Nelder [62] est le premier qui a utilisé le terme *d'équation logistique généralisée* pour décrire l'équation de Richards. On définit la fonction logistique généralisée comme suit :

$$\dot{x} = rx^\alpha \left[1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\beta \right]^\gamma, \quad (2.19)$$

où α, β et γ sont des nombres réels strictement positifs.

En différenciant (2.19) et en mettant la dérivée deuxième égale à zéro, on obtient l'expression paramétrique de la valeur de la population, x_{inf} , au point d'inflexion :

$$x_{inf} = \left(1 + \frac{\beta\gamma}{\alpha} \right)^{-\frac{1}{\beta}} K.$$

Clairement si $x_{inf} < x_0$, aucune inflexion n'est possible car la population aura commencé avec cette valeur initiale, x_0 , et avec un taux de croissance intrinsèque positif par habitant garantissant ainsi que x_{inf} n'est pas réalisable. L'expression ci-dessus contient les points d'inflexion de toutes les courbes particulières précédentes. Par exemple, avec $\alpha = 1 + \beta(1 - \gamma)$ il se réduit à la valeur d'inflexion pour le modèle de croissance générique donné par (2.5).

La figure 2.2- à droite montre la courbe de croissance logistique généralisée avec les paramètres α, β et γ choisis aléatoirement parmi les réels strictement positifs. À gauche dans la même figure, on trace les taux de croissance avec leurs maxima respectifs pour les mêmes paramètres.

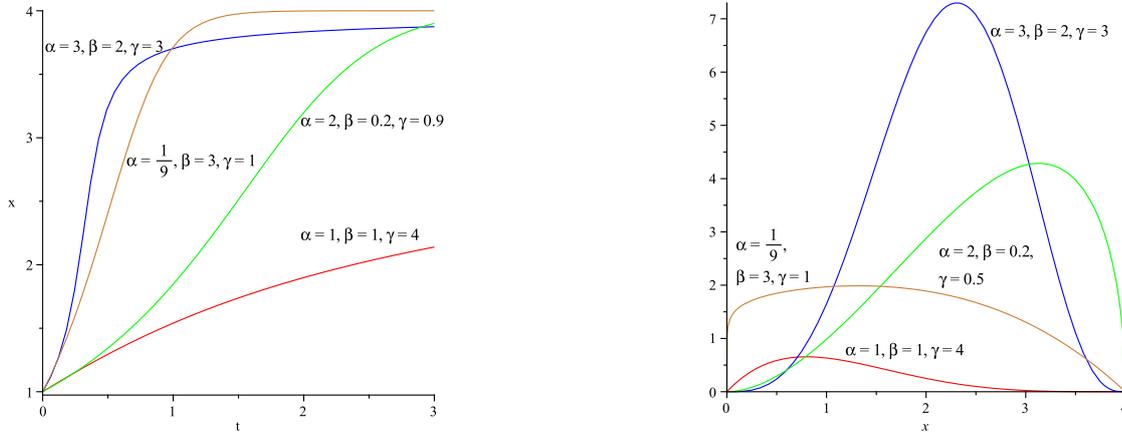


FIGURE 2.2 – À droite : courbe de la croissance logistique généralisée (2.19) pour plusieurs triplets de paramètres (α, β, γ) et $x_0 = 2, K = 4$. (2.3). À gauche : taux de croissance de la population en fonction de la taille de la population selon l'équation logistique (2.19).

2.1.3 La croissance générale

Supposons donné le modèle logistique pour une unique population. Le taux de croissance de la population est supposé une fonction linéaire de la densité de la population. Certains écologistes critiquent le fait que le modèle ne soit pas pratique, par conséquent, on considère un taux plus général décrit par :

$$\dot{x} = xg(x), \quad (2.20)$$

où $g(x)$ est le taux de croissance de la population qui vérifie les hypothèses suivantes :

1. $g \in \mathcal{C}^1([0, +\infty))$.
2. $g(0) > 0$, $\frac{dg}{dt}(x) < 0$ pour tout $x \in [0, +\infty)$,
3. Il existe un $K > 0$ tel que $g(K) = 0$.

La première partie de l'hypothèse 2 assure la croissance exponentielle de la population. La deuxième hypothèse en 2 signifie que les ressources sont limitées et K donnée en 3 est une capacité de charge de l'environnement. Le point $x = K$ est GAS pour le système (2.20). En effet, soit la fonction V définie par :

$$V(x) = x - K - K \ln\left(\frac{x}{K}\right). \quad (2.21)$$

Les propriétés suivantes de (2.21) sont faciles à vérifier :

1. $V(K) = 0$,
2. Pour tout $x \in]0, \infty[$, la fonction V admet un minimum global en $x = K$.
3. La dérivée de V par rapport à t le long des solutions du système (2.20) donne :

$$\dot{V}(x)|_{(2.20)} = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} = (x - K)g(x) < 0, \quad x \neq K. \quad (2.22)$$

Donc V est une fonction de Lyapounov pour le système (2.20), et $x = K$ est GAS.

2.2 Dynamique globale des modèles continus et discrets

Dans cette section, nous allons introduire la notion de migration dans le cas où l'espèce est continue (on dit parfois modèle de réaction-diffusion) et dans le cas discret, et nous présentons quelques exemples de passage du cas continu vers le cas discret. Les modèles discrets obtenus sont étudiés pour caractériser le comportement de la dynamique globale, en particulier l'existence, l'unicité et la stabilité globale de l'équilibre.

2.2.1 Modèle continu

Un système à réaction-diffusion est un modèle mathématique qui décrit l'évolution des concentrations d'une ou plusieurs substances spatialement distribuées et soumises à deux processus : un processus de réactions chimiques locales, dans lequel les différentes substances se transforment, et un processus de diffusion qui provoque une répartition de ces substances dans l'espace.

Cette description implique naturellement que de tels systèmes sont appliqués en chimie. Cependant, ils peuvent aussi décrire des phénomènes dynamiques de nature différente : la biologie, la physique, la géologie ou l'écologie sont des exemples de domaines où de tels systèmes apparaissent. Mathématiquement, les systèmes à réaction-diffusion sont représentés par des équations différentielles partielles paraboliques semi-linéaires qui prennent la forme générale :

$$\partial_t u = D\Delta u + \varphi(u),$$

où chaque composante du vecteur u représente la concentration d'une substance, D est une matrice diagonale de coefficients de diffusion et φ représente toutes les réactions locales. Notons que les symboles ∂_t et Δ désignent la dérivée partielle par rapport au temps et le laplacien

respectivement.

En biologie, un exemple de modèle de réaction-diffusion de dimension un qui modélise la croissance et la diffusion d'une population dans un environnement continu s'écrit sous la forme :

$$\begin{cases} \partial_t u = uF(u, x) + \beta \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, & 0 \leq x \leq L, t \geq 0, \\ u(x, 0) = g(x), & 0 \leq x \leq L, \\ u(0, t) = u(L, t) = 0, & t \geq 0, \end{cases} \quad (2.23)$$

où $u(x, t)$ représente la densité de population dans la position x et au temps t , en particulier, pour $t = 0$, elle est égale à g . Le constante β est positive et F est positive sur $[0, L]$. La troisième équation dans le système donne les conditions aux bords de Dirichlet, qui sont des conditions qui fixent la valeur de u en 0 et en L pour tout $t \geq 0$.

Ce modèle a été analysé par Kierstead et Slobodkin [50] et Skellam [75] avec une croissance exponentielle $F(u, x) = r$. Dans ce cas, la solution du modèle (2.23) peut être donnée sous la forme :

$$u(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} c_n e^{(r - \lambda_n \beta)t} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right), \quad (2.24)$$

où $\lambda_n = \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2$ et c_n sont des constantes données par :

$$c_n = \frac{2}{L} \int_0^L g(x) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx, \quad n = 1, 2, \dots \quad (2.25)$$

Le modèle de réaction-diffusion le plus classique est celui où la croissance est de type logistique, c'est à dire de la forme

$$F(u, x) = r \left(1 - \frac{u}{K}\right), \quad (2.26)$$

où r et K sont des constantes strictement positives. On parle dans ce cas de modèle de Fisher-KPP. Ce modèle a en effet été introduit au cours de la première moitié du vingtième siècle par Fisher [27] et Kolmogorov et al [52]. En 1951 Skellam [75], a introduit une fonction F de la forme :

$$F(u, x) = r(x) - \alpha(x)u, \quad x \in \Omega, \quad u \in \mathbb{R}, \quad (2.27)$$

pour modéliser la croissance d'une population dans un milieu continu. Dans ce modèle $r(x)$ correspond toujours au taux de croissance intrinsèque. Il peut être positif ou négatif, suivant la favorabilité de l'environnement en x , tandis que $\alpha(x)$ est un coefficient strictement positif. Quand $r(x) > 0$, la capacité de charge locale est $K(x) = \frac{r(x)}{\alpha(x)}$. Quand $r(x) \leq 0$, la capacité de charge n'est pas définie.

2.2.2 Modèle discret

Ici, on discrétise le modèle continu de la forme (2.23) pour obtenir un modèle discret "facile" à manipuler, et d'autre part, pour pouvoir l'étudier numériquement en faisant quelques simulations.

Modèle continu vers discret

Il existe plusieurs méthodes pour obtenir un modèle discret qui approche un modèle continu (2.23). Par exemple, en utilisant un schéma de différences finies ¹ (voir [2, 38, 12, 68, 91]) dans

1. En mathématiques, et plus précisément en analyse, une différence finie est une expression de la forme $f(x+b) - f(x+a)$ (où f est une fonction numérique) ; la même expression divisée par $b - a$ s'appelle un taux

le domaine $[0, L]$.

Pour $n + 1$ intervalles, soit $l_1 + \dots + l_{n+1} = L, x_0 = 0, x_1 = l_1, \dots, x_{n+1} = L, u(x_i, t) = u_i(t)$ et $g(x_i) = g_i$. L'approximation $u_i(t)$ satisfait au modèle d'EDO suivant

$$\begin{cases} \dot{u}_i = u_i F_i(u_i) + \beta_{i,i+1}(u_{i+1} - u_i) + \beta_{i,i-1}(u_{i-1} - u_i), & i = 1, \dots, n, \\ u_i(0) = g_i, & i = 1, \dots, n, \end{cases} \quad (2.28)$$

où $\beta_{i,i-1}, \beta_{i,i+1}$ et g_i sont des constantes positives ; notons que, dans le cas général les coefficients $\beta_{i,i-1}$ et $\beta_{i,i+1}$ sont différents. Les conditions aux bord du système (2.23) impliquent $u_{n+1} = u_0 = 0$.

Une autre méthode pour obtenir un modèle discret qui approche le modèle continu (2.23) est la méthode de la marche aléatoire² (pour plus de détails, on renvoie aux monographies [71, 79, 80, 26, 46, 16]). Cette méthode donne le modèle d'EDO suivant :

$$\dot{u}_i = u_i F_i(u_i) + \sum_{j=1, j \neq i}^n \beta_{ij}(u_j - u_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.29)$$

où $\beta_{ij} = \beta_{ji}$. Le modèle (2.29) généralise le modèle donné par (2.28).

Un autre modèle discret qui présente des coefficients α_{ij} qui ne sont pas présentés dans le modèle (2.29) où $\alpha_{ij} = 1$ (voir [56, 36, 55, 94]) est donné par :

$$\dot{u}_i = u_i F_i(u_i) + \sum_{j=1, j \neq i}^n \beta_{ij}(u_j - \alpha_{ij} u_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.30)$$

Il est clair que ce modèle regroupe les modèles (2.28) et (2.29).

Dynamique globale des systèmes discrets avec dispersion

Dans [59] Lu et Takeuchi ont étudié le modèle (2.30), qui s'écrit dans la suite avec les notations :

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_i) + \sum_{j=1, j \neq i}^n D_{ij}(x_j - \alpha_{ij} x_i) =: \Upsilon_i(x), \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.31)$$

où x_i représente la densité de population dans le site i et $f_i(x_i)$ est le taux de croissance de la population dans le site i . $D_{ij} \geq 0$ sont les termes de migration pour le site j vers le site i ($i \neq j$) et les paramètres α_{ij} sont des constantes positives. On définit la matrice $\mathcal{D} = (d_{ij})$ par

$$d_{ij} = \begin{cases} D_{ij} & \text{si } i \neq j, \\ -\sum_{k=1}^n D_{ik} \alpha_{ik} & \text{si } i = j. \end{cases} \quad (2.32)$$

d'accroissement (ou taux de variation), et il est possible, plus généralement, de définir de même des différences divisées. L'approximation des dérivées par des différences finies joue un rôle central dans les méthodes des différences finies utilisées pour la résolution numérique des équations différentielles, tout particulièrement pour les problèmes de conditions aux limites.

2. En mathématiques, en économie, et en physique théorique, une marche aléatoire est un modèle mathématique d'un système possédant une dynamique discrète composée d'une succession de pas aléatoire, ou effectués « au hasard ». On emploie également fréquemment les expressions marche aléatoire, promenade aléatoire ou random walk en anglais. Techniquement, les marches aléatoires sont du domaine de la théorie des probabilités. Une marche aléatoire est en effet un processus stochastique du type chaîne de Markov. Elle se décompose en unités élémentaires appelées pas, dont la longueur peut être elle-même constante, aléatoire ou fixée par le réseau ou le graphe sur lequel on circule. À chaque pas, on a donc un éventail de possibilités pour sélectionner au hasard la direction et la grandeur du pas. Cet éventail de possibilités peut être discret (choix parmi un nombre fini de valeurs), ou continu.

Cette matrice est supposée irréductible, ce qui implique qu'entre deux sites quelconques, il existe un chemin (direct ou indirect) qui relie les deux sites. Notons que le système (2.31) est coopératif car la matrice \mathcal{D} est de Metzler. Lu et Takeuchi ont étudié la stabilité globale du système (2.31) et ils sont arrivés à classifier tous les cas possibles de comportement asymptotique qui peut se produire dans ce type de systèmes. Cette classification est basée sur les modules de stabilité (voir la définition 1.2) des deux matrices suivantes :

$$A_r = \mathcal{D} + \text{diag}(r_1, \dots, r_n), \quad \text{où } r_i = \sup_{x_i \geq 0} f_i(x_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.33)$$

$$A_f = \mathcal{D} + \text{diag}(f_1(0), \dots, f_n(0)). \quad (2.34)$$

En effet, il existe deux cas possibles pour le comportement asymptotique du système (2.31) donnés par le théorème suivant :

Théorème 2.2 (Lu and Takeuchi 1993 [59]). *On considère le système (2.31). Alors,*

1. Si $s(A_r) < 0$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$.
2. Si $s(A_f) > 0$, alors $\liminf_{t \geq 0} x_i(t) \geq \delta > 0$ pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$.

Démonstration. 1. Supposons que le module de stabilité de la matrice A_r est strictement négatif, alors d'après le théorème de Liapunov pour les systèmes linéaires à coefficients constants, il existe une matrice diagonale W , définie positive, telle que la matrice $WA_r + A_r^T W$ est définie négative. Considérons la fonction

$$V(x) = \sum_{i=1}^n w_i x_i^2, \quad (2.35)$$

où $w_i, i = 1, \dots, n$ sont les coefficients diagonaux de la matrice W .

La dérivée de V par rapport à t le long des trajectoires du système (2.31) donne :

$$\dot{V}(x(t)) = x^T(WA_r + A_r^T W)x + 2 \sum_{i=1}^n w_i [f_i(x_i) - r_i] x_i^2. \quad (2.36)$$

Comme A_r est définie négative et par définition des $r_i, i = 1, \dots, n$, on conclut que $\dot{V}(x) < 0$ pour tout $x \neq 0$ et $V(x) = 0$ si et seulement si $x = 0$. Ceci montre que l'origine est GAS.

2. La matrice A_f est de Metzler et irréductible. Pour $d > 0$ suffisamment grand, la matrice $A_f + d\mathbb{I}_n$ est positive. D'où, d'après le théorème Perron-Frobenius, il existe une valeur propre maximale positive η et un unique vecteur propre ν fortement positif associé à η tel que $(A_f + d\mathbb{I}_n)\nu = \eta\nu$, ce qui implique $A_f\nu = (\eta - d)\nu$.

Par hypothèse on a $s(A_f) > 0$, et $s(A_f + d\mathbb{I}_n) = s(A_f) + d = \eta$ ce qui donne $s(A_f) = \eta - d > 0$ et donc $A_f\nu \gg 0$. Par suite, pour ϵ suffisamment proche de zéro

$$\Upsilon(\epsilon\nu) = \epsilon A_f\nu + \epsilon \text{diag}(\nu_1, \dots, \nu_n)(f(\epsilon\nu) - f(0)) \gg 0, \quad (2.37)$$

où $\Upsilon = (\Upsilon_1, \dots, \Upsilon_n)$ est le champ de vecteurs associé au système (2.31) et $f(\epsilon\nu) - f(0) = (f_1(\epsilon\nu_1) - f_1(0), \dots, f_n(\epsilon\nu_n) - f_n(0))^T$.

Par conséquent, il existe un $\bar{\epsilon} > 0$ tel que (2.37) est satisfaite pour tout $\epsilon \in]0, \bar{\epsilon}]$. De plus $\frac{d\Upsilon(\epsilon\nu)}{d\epsilon} \gg 0$ en $\epsilon = 0$ et $\Upsilon(0) = 0$, ce qui prouve que les solutions de (2.31) initialisées en $\bar{\epsilon}\nu$ sont croissantes pour tout $t \geq 0$. De plus, le cône

$$\mathbb{R}_+^n + \underline{\epsilon}\nu = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i \geq \underline{\epsilon}\nu_i, i = 1, \dots, n\}$$

est positivement invariant pour le système (2.31).

Pour terminer la démonstration, il suffit de prouver que toutes les solutions entrent dans ce cône invariant. Considérons la série des cônes

$$\mathbb{R}_+^n + \epsilon v = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i \geq \epsilon v_i, i = 1, \dots, n\} \quad \text{pour tout } \epsilon \in]0, \underline{\epsilon}].$$

Ces cônes sont positivement invariants. Donc toutes les solutions dans l'intérieur de \mathbb{R}_+^n doivent entrer finalement dans l'intersection :

$$\bigcap_{\epsilon \in]0, \underline{\epsilon}]} (\mathbb{R}_+^n + \epsilon v) = \mathbb{R}_+^n + \underline{\epsilon} v.$$

Ce qui achève la démonstration. □

Cas où la croissance est la logistique généralisée

Supposons dans le système (2.31), que les fonctions $f_i, i = 1, \dots, n$ vérifient la forme générale d'une logistique, c'est à dire, pour tout $i = 1, \dots, n$:

$$(H) \quad f_i(0) > 0, \quad \frac{df_i}{dx_i}(x_i) < 0, \quad \text{pour tout } x_i > 0. \quad (2.38)$$

On définit la matrice A par $A := \mathcal{D} + \text{diag}(f_1(0), \dots, f_n(0))$. Notons que : $A_r = A_f = A$ d'après l'hypothèse (H).

Théorème 2.3 (Lu et Takeuchi [59]). *On considère le système (2.31) sous l'hypothèse (H). Alors*

1. Si $s(A) \leq 0$, alors $x = 0$ est GAS.

2. Si $s(A) > 0$, alors on a l'un des cas :

(a) $\lim_{t \rightarrow T_x} x(t) = \infty$ pour toute condition initiale $x(0) \in \text{Int}\mathbb{R}^n$, ou

(b) $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^* \gg 0$, pour toute condition initiale $x(0) \in \text{Int}\mathbb{R}^n$.

où $[0, T_x]$ est l'intervalle maximal d'existence de la solution $x(t)$.

Démonstration. 1. Il est clair que si le module de stabilité de la matrice A est strictement négatif, alors l'origine est GAS d'après le théorème 2.2.

Supposons maintenant que $s(A) = 0$, et montrons aussi que l'origine est GAS.

Comme A est une matrice de Metzler, on peut l'écrire sous la forme $A = B - \xi \mathbb{I}_n$, où $\xi > 0$ et $B \geq 0$. La matrice B est irréductible car A l'est aussi. Le théorème de Perron-Frobenius assure l'existence d'une valeur propre simple $\lambda_0 > 0$ tel que $\lambda_0 = \rho(A) = s(A)$, et il existe un vecteur $u \gg 0$ tel que $Bu = \rho(B)u$, or

$$(B - \xi \mathbb{I}_n)u = (\rho(B) - \xi)u = (s(B) - \xi)v = s(A)v = 0,$$

c'est à dire, il existe $u \gg 0$ tel que $Au = 0$. De même, on peut trouver un vecteur $v \gg 0$ tel que $A^T v = 0$.

Soit la matrice diagonale positive $W = \text{diag}(\frac{v_1}{u_1}, \dots, \frac{v_n}{u_n})$, alors pour tout $\epsilon > 0$, on a :

$$[W(A - \epsilon \mathbb{I}_n) + (A - \epsilon \mathbb{I}_n)^T W] u = WAu + A^T v - 2\epsilon Wu = -2\epsilon Wu < 0.$$

Ce qui montre que la matrice $WAu + A^T v - 2\epsilon Wu$ est définie négative. Quand $\epsilon \rightarrow 0$, on trouve que la matrice $WA + A^T W$ est semi définie négative. Considérons maintenant la fonction de Lyapounov suivante :

$$V(x) = \sum_{i=1}^n \frac{v_i}{u_i} x_i^2,$$

alors,

$$\dot{V}(x) = x^T(WA + A^T W)x + 2 \sum_{i=1}^n \frac{v_i}{u_i} (f_i(x_i) - f_i(0)) \leq 0.$$

Notez que $\dot{V}(x) = 0$ si et seulement si $x = 0$ à cause de l'hypothèse (H). Cela montre 1.

2. Si $s(A) > 0$, en considérant une solution donnée $x(t)$, nous pouvons choisir un point $\epsilon v (\ll x(0))$ satisfaisant (2.37) comme dans la démonstration du théorème 2.2. Alors, par le lemme 1.39, la solution de condition initiale ϵv est plus petite que $x(t)$ car $\epsilon v \ll x(0)$, et de plus $x(t)$ est croissante. Par conséquent, nous avons, soit (a) est vrai, soit il y a une solution bornée par le lemme 1.39. Dans ce dernier cas, le système (2.31) possède un point d'équilibre $x^* \gg 0$. Montrons la stabilité globale du point d'équilibre. Soient $\xi > 0$ et $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*) \gg 0$. Nous avons

$$\Upsilon_i(\xi x^*) = \xi x_i^* f_i(\xi x_i^*) + \sum_{j=1, j \neq i}^n D_{ij}(\xi x_j^* - \alpha_{ij} \xi x_i^*), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.39)$$

Comme x^* est un équilibre du système (2.31), alors

$$x_i^* f_i(x_i^*) = - \sum_{j=1, j \neq i}^n D_{ij}(x_j^* - \alpha_{ij} x_i^*), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.40)$$

On remplace l'équation (2.40) dans (2.39), on obtient :

$$\Upsilon_i(\xi x^*) = \xi x_i^* (f_i(\xi x_i^*) - f_i(x_i^*)), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.41)$$

Par l'hypothèse (H), on a pour tout $\xi > 0$:

$$\Upsilon_i(\xi x^*) \begin{cases} > 0 & \text{si } \xi \in]0, 1[, \\ < 0 & \text{si } \xi \in]1, \infty[. \end{cases} \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.42)$$

En vertu du lemme 1.40, x^* est GAS. □

Cas où la croissance est la logistique usuelle

Si on prend f_i comme une croissance logistique habituelle, le système (2.31) devient :

$$\dot{x}_i = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \sum_{j=1, j \neq i}^n D_{ij}(x_j - \alpha_{ij} x_i) =: \Upsilon_i(x), \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.43)$$

Pour ce système, la matrice A prend la forme $A = \text{diag}(r_1, \dots, r_n) + \mathcal{D}$. Nous avons un corollaire du théorème précédent :

Corollaire 2.4. *Considérons le système (2.43).*

- Si $s(A) \leq 0$, alors 0 est GAS,
- si $s(A) > 0$, alors le système (2.43) possède un point d'équilibre fortement positif et GAS.

Démonstration. Le premier point est un résultat direct du théorème 2.3. Pour montrer le deuxième, il suffit de prouver qu'il existe au moins une solution bornée de (2.43). En effet, comme la matrice A est de Metzler et irréductible, donc son module de stabilité est une valeur propre simple à laquelle est associé un vecteur propre fortement positif $u = (u_1, \dots, u_n)^T$. Le système (2.43) s'écrit sous la forme matricielle :

$$\dot{x} = Ax - \left(\frac{r}{K} x^2 \right) =: \Upsilon(x),$$

où $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ et $\left(\frac{r}{K} x^2 \right) := \left(\frac{r_i}{K_i} x_i^2, \dots, \frac{r_n}{K_n} x_n^2 \right)^T$. On a :

$$\Upsilon(u) = Au - \frac{r}{K} u^2 = s(A)u - \frac{r}{K} u^2.$$

Par conséquent, comme $s(A) > 0$, il est facile de choisir un vecteur mu , $m > 0$ tel que $\Upsilon(mu) \ll 0$. Le lemme 1.39 assure que la solution initialisée en mu est strictement décroissante, d'où l'existence d'au moins d'une solution bornée. \square

Un exemple de dispersion particulier

Considérons le cas particulier du système différentiel qui s'écrit sous la forme :

$$\dot{x}_i = x_i f(x_i) + \beta(x_{i+1} - x_i) + \beta(x_{i-1} - x_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.44)$$

où $\beta \geq 0$ est le terme de migration et $x_0 = 0 = x_{n+1}$. Ce système est considéré par Allen [1] dans le cas de n sites supposés identiques. Supposons que $f(x_i) = r$ (croissance exponentielle) ou $f(x_i) = r - \frac{x_i}{K}$ (croissance logistique), pour tout $i = 1, \dots, n$ et r, K sont des constantes strictement positives. Un corollaire du théorème 2.3 est donné par :

Corollaire 2.5. *On considère le système (2.44) avec $f(x_i) = r$ ou $f(x_i) = r - \frac{x_i}{K}$, alors*

1. Si $r < 2\beta \left(1 + \cos \left(\frac{\pi n}{n+1} \right) \right)$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$.
2. Si $r > 2\beta \left(1 + \cos \left(\frac{\pi n}{n+1} \right) \right)$, alors $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \delta > 0$ pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$.

Démonstration. Pour montrer ce corollaire, on utilise le résultat du théorème 2.2.

Les deux matrices A_r et A_f définies par les équations (2.33) et (2.34) respectivement pour le système (2.44) s'écrivent sous la forme :

$$A := A_r = A_f = \text{tridiag}(\beta, r - 2\beta, \beta).$$

Un résultat utile pour cette démonstration est donné par le lemme suivant :

Lemme 2.6. [81] *La matrice $A = \text{tridiag}(\xi, \mu, \xi)$, où $\xi, \mu \in \mathbb{R}$, admet n valeurs propres distinctes et réelles données par :*

$$\lambda_m = \mu - 2\xi \cos \left(\frac{\pi m}{n+1} \right), \quad m = 1, \dots, n. \quad (2.45)$$

D'où, d'après ce lemme, le module de stabilité de la matrice A est donné par

$$s(A) = r - 2\beta \left(1 + \cos \left(\frac{\pi n}{n+1} \right) \right),$$

ce qui complète la démonstration du corollaire. \square

Remarque 2.7. D'après le corollaire précédent, le nombre de sites critique pour le système (2.44) avec une croissance exponentielle ou logistique est égale :

$$n_0 = \frac{\arccos\left(\frac{r}{2\beta} - 1\right)}{\pi - \arccos\left(\frac{r}{2\beta} - 1\right)}. \quad (2.46)$$

Cela signifie en termes biologiques, que si on a moins de n_0 sites on a l'extinction de l'espèce, et plus de n_0 sites impliquent une survie.

En 1989, Takeuchi [82] a considéré pour la première fois le système (2.31) (avant de le généraliser en 1993) avec $\alpha_{ij} = 1$, et une croissance de la forme $x_i f_i(x_i)$ avec les hypothèses :

- i. Toutes les solutions du système (2.31) initialisées en $x(0) \geq 0$ existent, sont uniques et continues pour tout temps positifs.
- ii. $f_i(0) > 0$, $\frac{df_i(x_i)}{dx_i} < 0$ pour tout $x_i > 0$ et $x_i f_i(x_i) < 0$ quand $x_i \rightarrow +\infty$ pour tout $i = 1, \dots, n$.
- iii. La matrice $\mathcal{D} = (d_{ij})$ définie par l'équation (2.32) est irréductible.

Les hypothèses *i* et *ii* sont standard dans les modèles de ce type. L'hypothèse *iii* est là pour assurer la délimitation de toutes les solutions. L'irréductibilité de la matrice A implique que chaque site dans le système (2.31) est connecté par migration et que les seules points d'équilibre possibles sont l'origine et un deuxième point qui est fortement positif.

Sous ces trois hypothèses, il montre le théorème suivant :

Théorème 2.8 (Takeuchi 1989 [82]). *Supposons que : $\alpha_{ij} = 1$ dans le système (2.31), alors (2.31) admet un unique point d'équilibre $E^* \gg 0$ qui est GAS à l'intérieur du cône positif.*

Pour la preuve de ce résultat, il a montré les propriétés suivantes :

- I. Toutes les solutions du système (2.31) sont bornées.
- II. Pour tout point $\underline{x} = (\epsilon, \dots, \epsilon) \gg 0$, où ϵ est strictement positif, il existe un scalaire $\underline{a} > 0$ tel que $\Upsilon_i(a\underline{x}) > 0$ pour tout $0 < a < \underline{a}$ et $i = 1, \dots, n$.
- III. Il existe un unique point d'équilibre positif $E^* \gg 0$ pour le système (2.31).
- IV. Le point d'équilibre $E^* \gg 0$ est GAS pour le système (2.31) par le théorème 1.40.

Pour plus de détails, on renvoie à la monographie [82].

Remarque 2.9. *Considérons le système (2.31) avec $\alpha_{ij} = 1$. Dans le cas de croissance logistique, c'est à dire, $f_i(x_i) = r_i - \frac{r_i}{K_i} x_i$, alors il est clair que*

1. La matrice jacobienne $\mathbb{J}f(x) = \text{diag}(r_i - 2\frac{r_i}{K_i} x_i) + \mathcal{D}$ est de Metzler et irréductible car \mathcal{D} l'est aussi.
2. Si $\mathbb{J}f(x) \leq \mathbb{J}f(y)$ alors $\text{diag}(r_i - 2\frac{r_i}{K_i} x_i) \leq \text{diag}(r_i - 2\frac{r_i}{K_i} y_i)$ pour tout $x \geq y \geq 0$.
3. Toutes les solutions du système (2.31) sont bornées,
4. L'origine est un équilibre du système (2.31),

alors, en vertu du théorème de Hirsch 1.32, soit l'origine est GAS, soit il existe un unique point d'équilibre à l'intérieur du cône positif qui est GAS pour le système ta01.3.

Comme le mentionne Takeuchi [82] en haut de la page 52, dans le cas d'une croissance générale f_i , la deuxième hypothèse de Hirsch 1.32 n'est pas satisfaite.

2.3 Les modèles de type source-puit

Dans cette section, nous rappelons quelques résultats essentiels de Arino et al. [5]. Arino et al. [5] ont considéré un modèle de n sites avec S sites de type source, et $n - S$ sites de type puit. Ce modèle s'écrit sous la forme :

$$\dot{x}_i = x_i g_i(x_i) + \beta \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.47)$$

où dans les sites sources, le taux de croissance est donné par :

$$g_i(x_i) = r_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right), \quad i = 1, \dots, S, \quad (2.48)$$

et dans les sites puits, c'est

$$g_i(x_i) = -r_i, \quad i = S + 1, \dots, n, \quad (2.49)$$

où $r_i > 0$ pour tout $i = 1, \dots, n$ et $K_i > 0$ pour tout $i = 1, \dots, S$. Le paramètre $r_i > 0$ est à la fois, le taux de croissance dans le cas des sites sources, et le taux de mortalité dans le cas des puits ; $K_i > 0$ est la capacité de charge des sites sources. Les taux de migrations $\beta \gamma_{ij}$ sont positifs pour toute $i \neq j$, avec

$$\gamma_{ii} = - \sum_{j \neq i} \gamma_{ji}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Notons que, pour $n = S$, on obtient notre modèle de n sites couplés par des termes de migration (voir chapitre 3 et 4).

Il est clair que les solutions de (2.47) existent pour tout condition initiale positive. Ainsi, le cône positif est invariant sous le système (2.47).

La matrice jacobienne du système (2.47) en x est donnée par :

$$\mathbb{J}^S(x) := \text{diag} \left(r_1 - 2 \frac{r_1}{K_1} x_1, \dots, r_S - 2 \frac{r_S}{K_S} x_S, -r_{S+1}, \dots, -r_n \right) + \beta \Gamma, \quad (2.50)$$

où $\Gamma := (\gamma_{ij})$ est la matrice de migration. La matrice $\mathbb{J}^S(x)$ est de Metzler pour tout x . En conséquence, le système (2.47) est coopératif.

Le résultat essentiel prouvé par Arino et al. [5] est donné dans le théorème suivant :

Théorème 2.10 (Arino et al. [5]). *Considérons le système (2.47). Il existe un intervalle critique unique noté $\mathcal{S}_{int} \subset]0, n[\subset \mathbb{R}$, tel que :*

- Si $S < \min \mathcal{S}_{int}$, alors l'origine est LAS pour le système (2.47), et
- si $S > \max \mathcal{S}_{int}$, alors l'origine est instable.

De plus, si la matrice Γ est irréductible, alors l'intervalle \mathcal{S}_{int} se réduit à un seul point noté S^\sharp tel que :

- Si $S < S^\sharp$, alors l'origine est GAS pour le système (2.47), et
- si $S > S^\sharp$, il existe unique équilibre x^* , fortement positif, et GAS, pour (2.47).

Avant de prouver le théorème 2.10, on commence par donner quelques lemmes utiles pour la preuve. Pour la démonstration de ces lemmes, voir [5]. D'abord, la matrice jacobienne du système (2.47) en l'origine est égale à :

$$\mathbb{J}_0^S := \text{diag}(r_1, \dots, r_S, -r_{S+1}, \dots, -r_n) + \beta\Gamma. \quad (2.51)$$

Lemme 2.11. Soit $\underline{r} = \min_i\{r_i\}$. On note s le module de stabilité. Alors,

- Si $S = 0$, alors $s(\mathbb{J}_0^0) \leq -\underline{r} < 0$.
- Si $S = n$, alors $s(\mathbb{J}_0^n) \geq \underline{r} > 0$.

Lemme 2.12. La fonction $S \mapsto s(\mathbb{J}_0^S)$ est croissante sur $[0, n]$. De plus, si la matrice Γ est irréductible, alors elle est strictement croissante sur $[0, n]$.

Nous sommes maintenant en mesure de prouver la première partie du théorème 2.10.

Démonstration. (première partie du théorème 2.10)

Comme \mathbb{J}_0^S est une matrice de Metzler, alors son module de stabilité $s(\mathbb{J}_0^S)$ est une valeur propre. Les valeurs propres de la matrice \mathbb{J}_0^S dépendent de S (voir [45, Théorème 2.4.9.2]). D'après le lemme 2.11, on a : $s(\mathbb{J}_0^0) < 0$ et $s(\mathbb{J}_0^n) > 0$, donc, il existe au moins un point $S^\#$ tel que $s(\mathbb{J}_0^{S^\#}) = 0$. D'après lemme 2.12, le point $S^\#$ est unique dans le cas où la matrice Γ est irréductible. Dans le cas où Γ est réductible, il existe un intervalle noté \mathcal{S}_{int} tel que $s(\mathbb{J}_0^S) = 0$ pour tout $S \in \mathcal{S}_{int}$. Les critères de stabilité locale et d'instabilité des équilibres impliquent la première partie du théorème 2.10. \square

Avant de passer au cas où la matrice Γ est irréductible, nous montrons que les solutions du système (2.47) sont bornées. Nous avons le résultat suivant :

Proposition 2.13. Pour toute condition initiale positive, les solutions du système (2.47) sont bornées pour tout $t \geq 0$. De plus, l'ensemble

$$\Omega_S = \left\{ x \in \mathbb{R}^n : \sum_{i=1}^n x_i \leq \frac{\xi_2^*}{\xi_1^*} \right\},$$

où $\xi_1^* = \min_i\{r_i\}$ et $\xi_2^* = \sum_{i=1}^S r_i K_i$, est positivement invariant et un attracteur global pour (2.47).

Démonstration. Pour montrer que tout les solutions sont bornées, on considère la quantité $X_T(t) = \sum_{i=1}^n x_i(t)$. On a :

$$\dot{X}_T(t) = \sum_{i=1}^S r_i x_i(t) \left(1 - \frac{x_i(t)}{K_i} \right) - \sum_{i=S+1}^n r_i x_i(t). \quad (2.52)$$

Pour tout $r_i > 0$ et $K_i > 0$, on a :

$$r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) \leq r_i (K_i - x_i). \quad (2.53)$$

Remplaçant l'équation (2.53) dans (2.52), on trouve

$$\dot{X}_T(t) \leq -\xi_1^* X_T(t) + \xi_2^* \quad \text{pour tout } t \geq 0, \quad (2.54)$$

ce qui donne

$$X_T(t) \leq \left(X_T(0) - \frac{\xi_2^*}{\xi_1^*} \right) e^{-\xi_1^* t} + \frac{\xi_2^*}{\xi_1^*}, \quad \text{pour tout } t \geq 0. \quad (2.55)$$

D'où :

$$X_T(t) \leq \max \left(X_T(0), \frac{\xi_2^*}{\xi_1^*} \right), \quad \text{pour tout } t \geq 0. \quad (2.56)$$

Par conséquence, les solutions du système (2.47) sont bornées et définies pour tout $t \geq 0$. De l'équation (2.55) on peut conclure que l'ensemble Ω_S est positivement invariant et est un attracteur global pour le système (2.47). \square

Supposons maintenant que la matrice Γ est irréductible, et montrons la deuxième partie du théorème 2.10.

Démonstration. (deuxième partie du théorème 2.10)

D'abord, notons que, pour le système (2.47), la condition de monotonie stricte (condition de Hirsch [41, Théorème 6.1]) de la matrice jacobienne $\mathbb{J}^S(x)$ n'est pas satisfaite, car $x_1 < x_2$ n'impliquent pas $\mathbb{J}^S(x_1) > \mathbb{J}^S(x_2)$.

Cependant, il est possible d'utiliser la méthode de preuve de Hirsch [41, Théorème 6.1] de manière concluante. En effet, toutes les autres hypothèses de ce résultat de Hirsch sont satisfaites :

- Comme la matrice Γ est supposée irréductible, et le système (2.47) est coopératif, alors d'après [41, Théorème 1.7], (2.47) est fortement monotone.
- L'origine est un équilibre pour (2.47).
- Toutes les solutions de (2.47) sont bornées d'après la proposition 2.13.

Ainsi, comme dans la preuve de Hirsch [41, Théorème 6.1], il existe un équilibre $x^* \gg 0$. La stricte antimonotonie est alors utilisée pour montrer l'unicité de x^* . En effet, l'antimonotonie du champ de vecteurs Ψ du système considéré (2.47), implique que si x^* est un équilibre pour Ψ , alors, pour z dans le segment d'extrémité 0 et x^* , on a $\Psi(z) \gg 0$ ce qui permet de conclure. Comme dans la démonstration de Hirsch [41, Théorème 6.1], définissons, pour $i = 1, \dots, n$, l'application

$$\Upsilon_i : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}, \quad \Upsilon_i(\xi) = \Psi_i(\xi x^*).$$

Par conséquent,

$$\Upsilon_i(\xi) = \begin{cases} \frac{r_i}{K_i} (x_i^*)^2 \xi (1 - \xi) & \text{pour } i = 1, \dots, S, \\ 0 & \text{pour } i = S + 1, \dots, n. \end{cases} \quad (2.57)$$

D'où, $\Upsilon_i(\xi) > 0$ pour tout $\xi \in]0, 1[$, c'est à dire, $\Psi(z) \gg 0$ pour tout z dans le segment d'extrémité 0 et x^* . Donc, d'après le théorème de Hirsch [41, Théorème 6.1], soit l'origine est GAS, soit x^* est GAS. Or d'après la première partie du théorème 2.10, on conclut que l'origine est GAS si $S < S^\sharp$, et si $S > S^\sharp$, il existe un unique équilibre, fortement positif, et GAS pour le système (2.47). \square

Comme corollaire du théorème 2.10 :

Corollaire 2.14. *Supposons que la matrice Γ est irréductible. Si $n = S$, alors le système (2.47) admet un unique équilibre, fortement positif et GAS.*

On termine cette section par l'exemple suivant :

Exemple 2.15 (Arino et al [5]). *Soit la matrice Γ telle que $\gamma_{ij} = \gamma > 0$ pour tout i, j et supposons $S < n$, $r_i = r_S$ pour tout $i = 1, \dots, S$ et $r_i = r_t$ pour tout $i = S + 1, \dots, n$. La valeur critique S^\sharp est donnée par :*

$$S^\sharp = \frac{r_t(n\gamma - r_S)}{\gamma(r_S + r_t)}.$$

2.4 Effets de la dispersion sur la population totale à l'équilibre

Dans cette section, nous rappelons quelques résultats essentiels de Arditi et al. [3, 4], et aussi le récent travail de Wu et al. [92].

2.4.1 Modèle de deux sites avec dispersion symétrique

Arditi et al. [3] ont considéré le modèle de deux sites donné sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(x_2 - x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(x_1 - x_2), \end{cases} \quad (2.58)$$

où x_i est la densité de la population dans le site i et βx_i est le flux de migration du site de i vers un autre site. Les paramètres r_i et K_i sont le taux de croissance et la capacité respectivement du site i . Notons que le système (2.58) est étudié aussi dans [23, 28, 29]. D'après la proposition 1.26, le cône \mathbb{R}_+^2 est positivement invariant. Nous avons aussi le résultat suivant :

Théorème 2.16. *Le système (2.58) admet un unique point d'équilibre à l'intérieur du cône positif qui est GAS.*

Démonstration. Considérons la matrice A définie par :

$$A := \begin{bmatrix} r_1 - \beta & \beta \\ \beta & r_2 - \beta \end{bmatrix}. \quad (2.59)$$

Les valeurs propres de la matrice A sont des réels donnés par :

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(-2\beta + r_1 + r_2 + \sqrt{(r_1 - r_2)^2 + 4\beta^2} \right) \text{ et } \lambda_2 = \frac{1}{2} \left(-2\beta + r_1 + r_2 - \sqrt{(r_1 - r_2)^2 + 4\beta^2} \right).$$

On distingue deux cas :

- Si $r_1 + r_2 \geq 2\beta$, alors $s(A) = \lambda_1 > 0$.
- Si $r_1 + r_2 < 2\beta$, alors $\lambda_2 < 0$ et donc $s(A) = \lambda_1 > 0$.

Comme toutes les solutions sont bornées d'après le corollaire 2.4, le théorème 2.3 assure que le système (2.58) admet un unique équilibre qui est GAS, voir figure 2.3. \square

Remarque 2.17. *Arditi et al. [3] ont démontré géométriquement l'existence d'un unique équilibre fortement positif pour le système (2.58). En effet, les points d'équilibre du système (2.58) sont donnés par les solutions du système d'équations algébriques suivant :*

$$\begin{cases} 0 = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(x_2 - x_1), \\ 0 = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(x_1 - x_2). \end{cases} \quad (2.60)$$

La somme des deux équations dans (2.60) donne :

$$\mathcal{E} : r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) = 0, \quad (2.61)$$

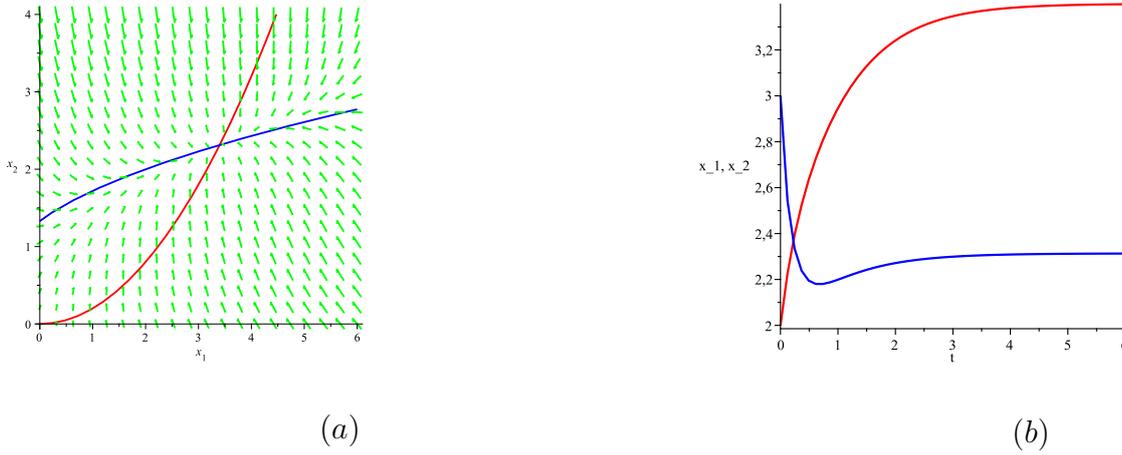


FIGURE 2.3 – (a) les champs de vecteur du système (2.58) pour les paramètres $r_1 = 1, r_2 = 3, K_1 = 5, K_2 = 2, \gamma_1 = \gamma_2 = 1$ et $\beta = 1$. Les courbes représentées en rouge et bleu sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (2, 3)$.

qui est l'équation d'une ellipse, représentée en rouge dans la figure 2.4 et dans les autres figures de cette section. Cette ellipse passe par les points $O = (0, 0), (K_1, 0), (0, K_2)$ et $\mathcal{A} = (K_1, K_2)$ et ne dépend pas de β .

La première équation du système (2.60) donne une parabole notée \mathcal{P}_β d'équation $x_2 = P(x_1)$, où la fonction P est définie par :

$$\mathcal{P}_\beta : \quad P(x_1) = x_1 \left(1 - \frac{r_1}{\beta} + \frac{r_1}{\beta K_1} x_1 \right). \quad (2.62)$$

Cette parabole dépend de β et passe toujours par l'origine (représentée en bleu dans la figure 2.4). Donc, les points d'équilibre sont donnés par les points d'intersection entre l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β (figure 2.4), cette intersection est donnée par :

$$\mathcal{E} \cap \mathcal{P}_\beta = \{O, \mathcal{E}_\beta^*\}, \quad \text{avec } \mathcal{E}_\beta^* \gg 0.$$

Dans tout la suite, notons par $\mathcal{E}^*(\beta) := (x_1^*(\beta), x_2^*(\beta))$ l'unique point d'équilibre positif et par X_T^* la somme des $x_i^*(\beta)$.

Le comportement du modèle pour un taux de migration rapide (c'est à dire quand $\beta \rightarrow \infty$) est donné par le résultat suivant :

Théorème 2.18. Soit $(x_1(t, \beta), x_2(t, \beta))$ la solution du système (2.58) avec la condition initiale (x_{10}, x_{20}) vérifiant $x_{i0} \geq 0$ pour $i = 1, 2$. Soit $Y(t)$ la solution de l'équation logistique

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{2K} \right), \quad \text{où } r = \frac{r_1 + r_2}{2} \text{ et } K = \frac{r_1 + r_2}{r_1/K_1 + r_2/K_2}, \quad (2.63)$$

avec la condition initiale $Y(0) = x_{10} + x_{20}$. Alors, quand $\beta \rightarrow \infty$, on a

$$x_1(t, \beta) + x_2(t, \beta) = Y(t) + o(1), \quad \text{uniformément pour tout } t \in [0, +\infty) \quad (2.64)$$

et, pour tout $t_0 > 0$, on a

$$x_i(t, \beta) = \frac{Y(t)}{2} + o(1), \quad i = 1, 2, \quad \text{uniformément pour tout } t \in [t_0, +\infty). \quad (2.65)$$

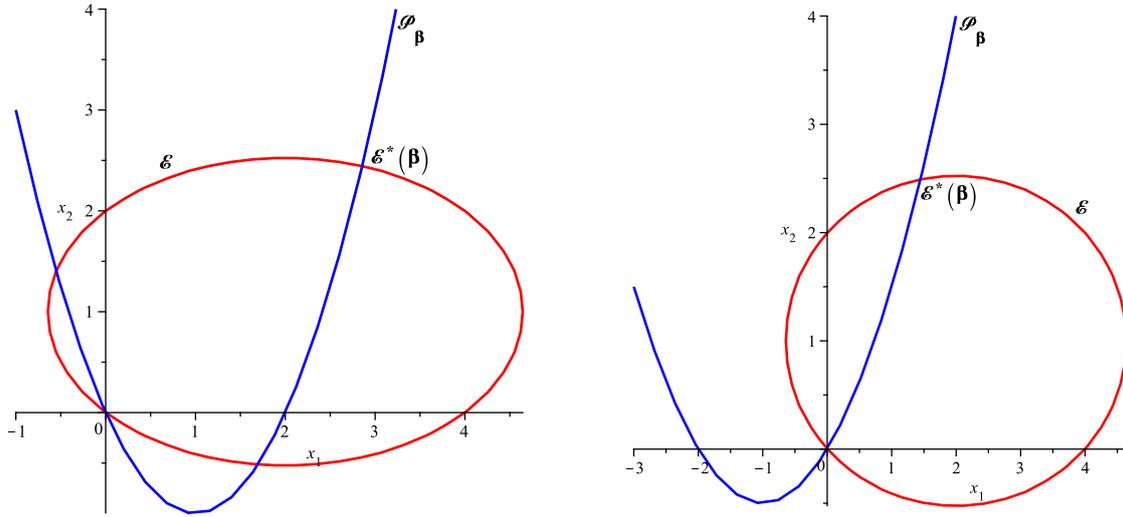


FIGURE 2.4 – Les deux configurations possibles pour la parabole \mathcal{P}_β et l'ellipse \mathcal{E} pour certains paramètres du système (2.58). Dans les deux cas, l'intersection entre l'ellipse et la parabole contient l'origine et \mathcal{E}^* .

Démonstration. Soit $X = \frac{x_1+x_2}{2}$. On peut écrire le système (2.58) avec les variables x_1 et X sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + 2\beta(X - x_1), \\ \frac{dX}{dt} = \frac{1}{2} \left(r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + r_2(2X - x_1) \left(1 - \frac{2X-x_1}{K_2}\right) \right). \end{cases} \quad (2.66)$$

Quand $\beta \rightarrow \infty$, le système (2.66) est un système lent-rapide, avec une variable rapide x_1 et une variable lente X . Pour l'échelle de temps $\tau = \beta t$, on obtient :

$$\frac{dx_1}{d\tau} = \frac{1}{\beta} r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + 2(X - x_1). \quad (2.67)$$

Quand β tend vers l'infini, on trouve la dynamique rapide

$$\frac{dx_1}{d\tau} = 2(X - x_1), \quad (2.68)$$

où X est considéré comme un paramètre fixé. La variété lente qui est définie par les points d'équilibre de la dynamique rapide, c'est à dire $x_1 = X$, est GAS dans l'axe positif. Ainsi, le théorème de Tikhonov [57, 84, 90] assure qu'après une transition rapide vers la variété lente, les solutions de (2.66) sont approchées par les solutions du *modèle réduit* (2.63) et les approximations (2.64) et (2.65) sont satisfaites. \square

Comme corollaire du théorème précédent, on a le résultat suivant qui décrit la population totale à l'équilibre pour un grand taux de migration :

Corollaire 2.19. *On a :*

$$X_T^*(+\infty) = \lim_{\beta \rightarrow +\infty} x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta) = 2 \frac{r_1 + r_2}{\alpha_1 + \alpha_2}. \quad (2.69)$$

Cette formule a été obtenue dans le cas de deux sites par Freedman et Waltman [29, Theorem 1]. Dans la suite, l'objectif est d'analyser l'effet de la migration sur la dynamique d'une

population. En effet, nous allons présenter les résultats de [3] sur les comparaisons complète entre la population totale à l'équilibre X_T^* avec la somme des deux capacités en fonction de la variation de β . Cette comparaison est inspirée de [3]. D'abord, nous allons montrer quelques résultats préliminaires.

Proposition 2.20. *La population totale à l'équilibre satisfait la relation suivante :*

$$X_T^*(\beta) = K_1 + K_2 + \frac{\beta}{\alpha_1 \alpha_2 x_1^*(\beta) x_2^*(\beta)} (x_1^*(\beta) - x_2^*(\beta)) (\alpha_1 x_1^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta)). \quad (2.70)$$

Démonstration. Le point d'équilibre \mathcal{E}^* est la solution du système :

$$\begin{cases} 0 = r_1 x_1^*(\beta) \left(1 - \frac{x_1^*(\beta)}{K_1}\right) + \beta (x_2^*(\beta) - x_1^*(\beta)), \\ 0 = r_2 x_2^*(\beta) \left(1 - \frac{x_2^*(\beta)}{K_2}\right) + \beta (x_1^*(\beta) - x_2^*(\beta)). \end{cases} \quad (2.71)$$

En divisant la première équation par $\alpha_1 x_1^*(\beta)$ et la deuxième par $\alpha_2 x_2^*(\beta)$ et en faisant la somme des deux, on trouve l'équation (2.70). \square

Lemme 2.21. *La dérivée de la population totale à l'équilibre en $\beta = 0$ est donnée par :*

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = (K_1 - K_2) \left(\frac{1}{r_2} - \frac{1}{r_1} \right). \quad (2.72)$$

Démonstration. On dérive la formule (2.70) par rapport à β , puis on remplace β par zéro on obtient :

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = (x_1^*(0) - x_2^*(0)) \left(\frac{1}{r_2} - \frac{1}{r_1} \right). \quad (2.73)$$

Ce qui donne (2.72) puisque $x_1^*(0) = K_1$ et $x_2^*(0) = K_2$. \square

Proposition 2.22. *Considérons l'équilibre $\mathcal{E}^*(\beta) = (x_1^*(\beta), x_2^*(\beta))$ du système (2.58). Alors,*

1. Si $K_1 = K_2 =: K$, alors $x_1^*(\beta) = K_1$ et $x_2^*(\beta) = K_2$ pour tout $\beta \geq 0$.
2. Si $K_1 < K_2$, alors $K_1 < x_1^*(\beta) < x_2^*(\beta) < K_2$ pour tout $\beta > 0$.
3. Si $K_1 > K_2$, alors $K_1 > x_1^*(\beta) > x_2^*(\beta) > K_2$ pour tout $\beta > 0$.

Démonstration. 1. Supposons que $K_1 = K_2 =: K$ alors l'équilibre du système (2.58) est $\mathcal{E}^* = (K, K)$.

2. D'après la remarque 2.17, le point d'équilibre $\mathcal{E}^*(\beta)$ est donné par le point d'intersection entre l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β , comme le montre la figure 2.5. Puisque $P'(K) = 1 + \frac{r}{\beta} > 1$, cette intersection se situe dans le triangle ABC , où $A = (K_1, K_2)$, $B = (K_1, K_1)$ et $C = (K_2, K_2)$, ce qui prouve le deuxième point.

De même, on montre le troisième point. \square

Définissons maintenant les régions dans l'espace des paramètres r_1 et r_2 notées par \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 et \mathcal{J}_2 , représentées dans la figure 2.6 et définies par :

$$\text{Si } K_1 < K_2 \text{ alors } \begin{cases} \mathcal{J}_0 = \{(r_1, r_2) : r_2 \geq \frac{K_2}{K} r_1\}, \\ \mathcal{J}_1 = \{(r_1, r_2) : \frac{K_2}{K_1} r_1 > r_2 > r_1\}, \\ \mathcal{J}_2 = \{(r_1, r_2) : r_1 \geq r_2\}. \end{cases} \quad (2.74)$$

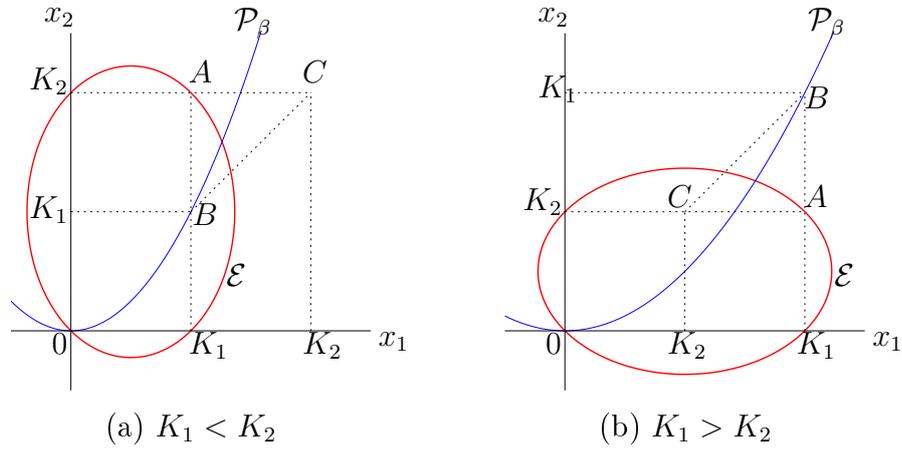


FIGURE 2.5 – Le point d'intersection (x_1^*, x_2^*) , entre l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β , se trouve à l'intérieur du triangle ABC . (a) : le cas $K_1 < K_2$. (b) : le cas $K_1 > K_2$.

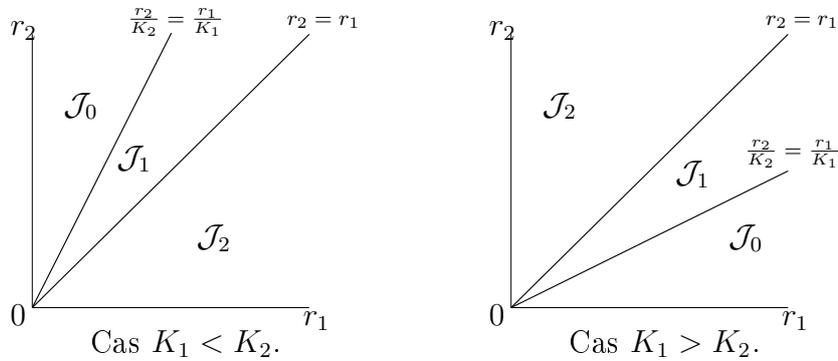


FIGURE 2.6 – Propriétés qualitatives du modèle (2.58). Dans la région \mathcal{J}_0 , les inégalités ont un effet bénéfique sur la capacité de charge totale. Cet effet est préjudiciable en \mathcal{J}_2 . Dans \mathcal{J}_1 , l'effet est bénéfique pour $\beta < \beta_0$ et préjudiciable pour $\beta > \beta_0$.

$$\text{Si } K_2 < K_1 \text{ alors } \begin{cases} \mathcal{J}_0 = \left\{ (r_1, r_2) : r_2 \leq \frac{K_2}{K_1} r \right\}, \\ \mathcal{J}_1 = \left\{ (r_1, r_2) : \frac{K_2}{K_1} r_1 < r_2 < r_1 \right\}, \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (r_1, r_2) : r_1 \leq r_2 \right\}. \end{cases} \quad (2.75)$$

Nous avons le théorème suivant :

Théorème 2.23. *On considère les régions \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 et \mathcal{J}_2 , représentées sur la figure 2.6, et définies par (2.74) lorsque $K_1 < K_2$ et par (2.75) lorsque $K_1 > K_2$. Soient $\alpha_1 = r_1/K_1$ et $\alpha_2 = r_2/K_2$.*

1. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_0$ alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ pour tout $\beta > 0$.
2. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_1$ alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ pour $0 < \beta < \beta_0$ et $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ pour $\beta > \beta_0$ où β_0 est donnée par :

$$\beta_0 = \frac{r_2 - r_1}{\alpha_1 - \alpha_2} \frac{1}{1/\alpha_2 + 1/\alpha_1}. \quad (2.76)$$

3. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_2$ alors $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ pour tout $\beta > 0$.

Démonstration. En utilisant l'équation 2.70, la population totale à l'équilibre est donnée par :

$$X_T^*(\beta) = K_1 + K_2 + \beta \frac{(x_1^*(\beta) - x_2^*(\beta))(\alpha_1 x_1^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta))}{\alpha_1 \alpha_2 x_1^*(\beta) x_2^*(\beta)}. \quad (2.77)$$

1. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_0$, alors $\alpha_2 \geq \alpha_1$. D'où $(\alpha_1 x_1^* - \alpha_2 x_2^*) < \alpha_1(x_1^* - x_2^*) < 0$, ce qui implique $(x_1^* - x_2^*)(\alpha_1 x_1^* - \alpha_2 x_2^*) > 0$, et alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ pour $\beta > 0$.

2. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_1$, alors $r_2 > r_1$ and $\alpha_1 > \alpha_2$. D'après l'équation (2.77), l'égalité

$$X_T^*(\beta) := x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta) = K_1 + K_2,$$

est équivalente à $\beta = 0$ ou $\alpha_1 x_1^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta) = 0$. Par suite, $x_1^*(\beta)$ et $x_2^*(\beta)$ sont les solutions du système linéaire

$$\begin{cases} \alpha_1 x_1^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta) = 0, \\ x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta) = K_1 + K_2, \end{cases}$$

qui admet une unique solution donnée par :

$$x_1^*(\beta) = \frac{1}{\alpha_1} \frac{K_1 + K_2}{1/\alpha_1 + 1/\alpha_2}, \quad x_2^*(\beta) = \frac{1}{\alpha_2} \frac{K_1 + K_2}{1/\alpha_1 + 1/\alpha_2}. \quad (2.78)$$

Comme $(x_1^*(\beta), x_2^*(\beta))$ est un point d'équilibre du système (2.58), il satisfait au système suivant

$$\begin{cases} 0 = r_1 x_1^*(\beta) \left(1 - \frac{x_1^*(\beta)}{K_1}\right) + \beta (x_2^*(\beta) - x_1^*(\beta)), \\ 0 = r_2 x_2^*(\beta) \left(1 - \frac{x_2^*(\beta)}{K_2}\right) + \beta (x_1^*(\beta) - x_2^*(\beta)). \end{cases} \quad (2.79)$$

En utilisant la formule (2.78), le système (2.79) admet une unique solution β_0 donnée par

$$\beta_0 = \frac{r_2 - r_1}{\alpha_1 - \alpha_2} \frac{1}{1/\alpha_2 + 1/\alpha_1}, \quad (2.80)$$

qui est positif puisque $r_2 > r_1$ et $\alpha_1 > \alpha_2$. D'après le lemme 2.72 nous avons :

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = (K_1 - K_2) \left(\frac{1}{r_2} - \frac{1}{r_1} \right),$$

qui est positif puisque $r_1 < r_2$ et $K_1 < K_2$. D'où :

- Si $\beta \in (0, \beta_0]$, alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$.
- Si $\beta \in (\beta_0, \infty[$, alors $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$.

3. Si $(r_1, r_2) \in \mathcal{J}_2$ alors $r_1 \geq r_2$. On a :

$$\alpha_1 x_1^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta) = \frac{r_1}{K_1} x_1^*(\beta) - \frac{r_2}{K_2} x_2^*(\beta)$$

D'après le point (2) de la proposition 2.22 on conclut que $x_1^*(\beta)/K_1 > 1$ et $x_2^*(\beta)/K_2 < 1$. Donc,

$$\alpha x_2^*(\beta) - \alpha_2 x_2^*(\beta) > r_1 - r_2 \geq 0,$$

ce qui donne $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ pour $\beta > 0$.

Nous utilisons le point (3) de la proposition 2.22 et les mêmes procédures pour étudier le cas $K_1 > K_2$. □

2.4.2 Modèle de deux sites avec dispersion non symétrique

On considère le modèle de deux sites couplés par des termes de migration non symétriques donné par :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(\gamma_2 x_2 - \gamma_1 x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(\gamma_1 x_1 - \gamma_2 x_2), \end{cases} \quad (2.81)$$

où on note $\gamma_1 > 0$ le taux de migration du site 1 vers le site 2, et par $\gamma_2 > 0$ du site 2 vers le site 1. Notre objectif dans cette section est d'étudier la stabilité globale du système (2.81) et de rappeler quelques résultats essentiels de Arditi et al. [4]. En utilisant les mêmes étapes que dans le cas symétrique (voir la remarque 2.17 , on peut prouver géométriquement l'existence d'un unique point d'équilibre noté $\mathcal{E}^*(\beta) \gg 0$ à l'intérieur du cône positif du système (2.81).

Dans le cas symétrique (Section 2.4.1), le signe de deux valeurs propres de la matrice A a pu être déterminé , et par conséquent l'instabilité de l'origine a été prouvée. Par contre, il est difficile d'étudier le signe des deux valeurs propres de la matrice Jacobienne en $x = 0$:

$$A := \begin{bmatrix} r_1 - \gamma_1 \beta & \gamma_2 \beta \\ \gamma_1 \beta & r_2 - \gamma_2 \beta \end{bmatrix}, \quad (2.82)$$

données par :

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} (r_2 - \beta \gamma_2 + r_1 - \beta \gamma_1 + \sqrt{r_2^2 - 2 r_2 \beta \gamma_2 - 2 r_2 r_1 + 2 r_2 \beta \gamma_1 + \beta^2 \gamma_2^2 + 2 \beta \gamma_2 r_1 + 2 \beta^2 \gamma_1 \gamma_2 + r_1^2 - 2 r_1 \beta \gamma_1 + \beta^2 \gamma_1^2}),$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} (r_2 - \beta \gamma_2 + r_1 - \beta \gamma_1 - \sqrt{r_2^2 - 2 r_2 \beta \gamma_2 - 2 r_2 r_1 + 2 r_2 \beta \gamma_1 + \beta^2 \gamma_2^2 + 2 \beta \gamma_2 r_1 + 2 \beta^2 \gamma_1 \gamma_2 + r_1^2 - 2 r_1 \beta \gamma_1 + \beta^2 \gamma_1^2}).$$

Par conséquent, on ne peut pas appliquer le corollaire 2.4. Pour cela, nous proposons d'étudier directement la stabilité globale du point d'équilibre $\mathcal{E}^*(\beta)$ en utilisant les mêmes techniques que [28]. Nous commençons par le résultat suivant :

Lemme 2.24. *Le système (2.81) n'admet aucune solution périodique.*

Démonstration. Les isoclines du système (2.81) sont données par les deux équations :

$$\begin{cases} P_1(x_1) = -\frac{r_1}{\beta \gamma_2} x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \frac{\gamma_1}{\gamma_2} x_1, \\ P_2(x_2) = -\frac{r_2}{\beta \gamma_1} x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \frac{\gamma_2}{\gamma_1} x_2. \end{cases} \quad (2.83)$$

Ces isoclines ont trois configurations possibles (voir figure 2.7).

Notons par (Ψ_1, Ψ_2) le champ de vecteurs associé au système (2.81). On a :

$$\frac{\partial \Psi_1}{\partial x_1} + \frac{\partial \Psi_2}{\partial x_2} = r_1 + r_2 - 2(\alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2) - \beta(\gamma_1 + \gamma_2) = -\beta \gamma_2 \frac{dP_1}{dx_1} - \beta \gamma_1 \frac{dP_2}{dx_2} < 0.$$

D'où, en vertu du critère de Dulac, le système (2.81) n'admet aucune solution périodique. \square

Théorème 2.25. *L'équilibre \mathcal{E}^* est GAS.*

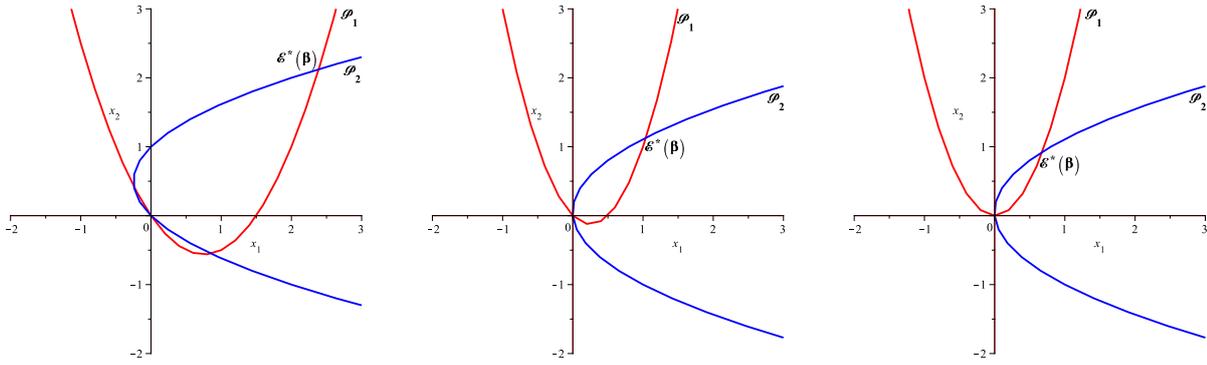


FIGURE 2.7 – Toutes les configurations possibles pour les isoclines du système (2.58) (en rouge pour x_1 et en bleu pour x_2) pour certains paramètres du système (2.58). Les points d'équilibre sont les points d'intersection entre ces deux isoclines, cette intersection contient l'origine et un deuxième point fortement positif $\mathcal{E}^*(\beta)$.

Démonstration. La matrice jacobienne du système (2.81) en $\mathcal{E}^*(\beta)$ est donnée par :

$$\mathbb{J}(\mathcal{E}^*) = \begin{bmatrix} \psi_1 & \gamma_2\beta \\ \gamma_1\beta & \psi_2 \end{bmatrix}, \quad (2.84)$$

où $\psi_1 = r_1 - 2\frac{r_1}{K_1}x_1^*(\beta) - \gamma_1\beta$ et $\psi_2 = r_2 - 2\frac{r_2}{K_2}x_2^*(\beta) - \gamma_2\beta$. On a :

$$0 < \frac{dP_1}{dx_1}(x_1^*(\beta), x_2^*(\beta)) = 2\frac{r_1}{\beta\gamma_2K_1}x_1^*(\beta) + \frac{\gamma_1\beta - r_1}{\gamma_2\beta} = -\frac{1}{\gamma_2\beta} \left(r_1 - 2\frac{r_1}{K_1}x_1^*(\beta) - \gamma_1\beta \right) = -\frac{1}{\beta\gamma_2}\psi_1.$$

Par conséquent, $\psi_1 < 0$. Par même méthode, on peut montrer que $\psi_2 < 0$. Ce qui implique que $\text{tr}(\mathbb{J}(\mathcal{E}^*)) = \psi_1 + \psi_2 < 0$.

Il est clair dans la figure 2.7 que, à l'équilibre \mathcal{E}^* l'inégalité suivante est satisfaite :

$$\frac{dP_1}{dx_1}(\mathcal{E}^*) > \left(\frac{dP_2}{dx_2}(\mathcal{E}^*) \right)^{-1}, \quad (2.85)$$

c'est à dire, la pente de la tangente de la parabole P_1 en \mathcal{E}^* est toujours plus grande que celle de P_2 . Ce qui donne

$$\frac{\psi_1}{-\beta\gamma_2} > \frac{-\beta\gamma_1}{\psi_2}. \quad (2.86)$$

D'où, $\det \mathbb{J}(\mathcal{E}^*) = \psi_1\psi_2 - \gamma_1\gamma_2\beta^2 > 0$.

Par conséquent, d'après le critère de stabilité de Routh-Hurwitz, les parties réelles des valeurs propres de la matrice jacobienne sont négatives, ce qui prouve que \mathcal{E}^* est LAS. Comme les solutions sont bornées, le lemme 2.24 implique qu'il ne peut y avoir de chemins fermés non triviaux se trouvant à l'intérieur du quadrant positif et la stabilité est donc globale (voir figure 2.8). \square

On adopte les mêmes notations que dans la section précédente. Dans la suite, nous allons présenter les résultats de [4]. Arditi et al [4] ont analysé graphiquement la variation de \mathcal{E}_β^* en fonction de β . En particulier, ils ont examiné si X_T^* est supérieur ou inférieur à $K_1 + K_2$. Considérons les régions dans l'espace des paramètres γ_1 et γ_2 , notées par $\mathcal{J}_0, \mathcal{J}_1, \mathcal{J}_2$, représentées

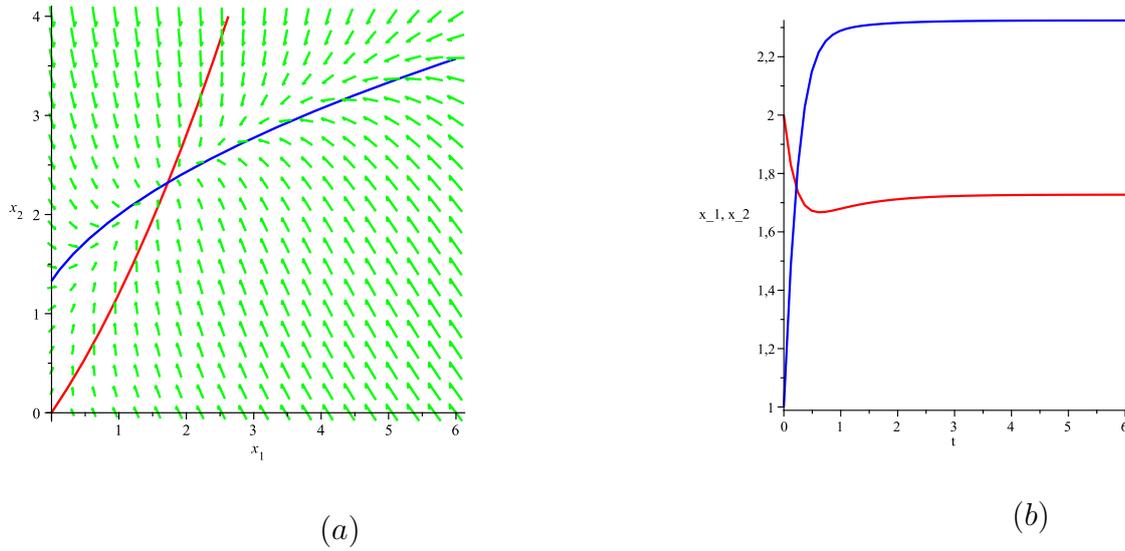


FIGURE 2.8 – (a) les champs de vecteur du système (2.58) pour les paramètres $r_1 = 1, r_2 = 3, K_1 = 5, K_2 = 2, \gamma_1 = 2, \gamma_2 = 1$ et $\beta = 1$. Les courbes représentées en rouge et bleu sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.81) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 2)$.

dans la figure 2.9 et définies par :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Si } r_2 > r_1 \text{ alors} \\ \text{Si } r_2 < r_1 \text{ alors} \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} > \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right\}, \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \geq \frac{\gamma_2}{\gamma_1} > \frac{K_1}{K_2} \right\}, \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{K_1}{K_2} > \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \right\}. \\ \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} < \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right\}, \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \leq \frac{\gamma_2}{\gamma_1} < \frac{K_1}{K_2} \right\}, \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{K_1}{K_2} < \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \right\}. \end{array} \right. \quad (2.87)$$

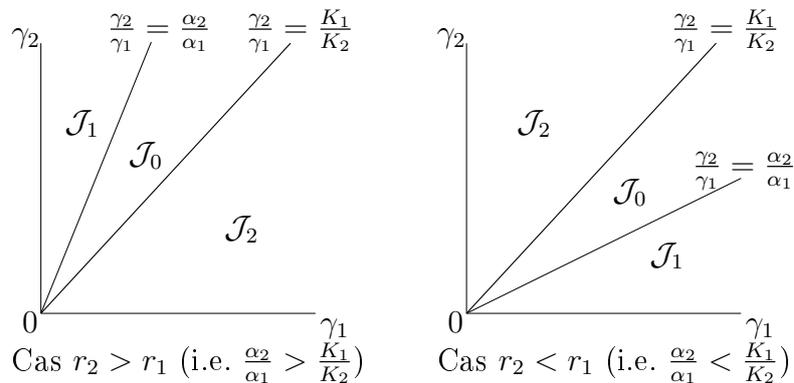


FIGURE 2.9 – Propriétés qualitatives du modèle (2.81). Dans la région \mathcal{J}_0 , les inégalités ont un effet positif sur la capacité de charge totale. Cet effet est négatif en \mathcal{J}_2 . Dans \mathcal{J}_1 , l'effet est positif pour $\beta < \beta_0$ et négatif pour $\beta > \beta_0$. Dans la figure $\alpha_1 = r_1/K_1$ et $\alpha_2 = r_2/K_2$.

Nous présentons le résultat suivant qui donne les conditions pour lesquelles la fragmentation est favorable ou non pour le modèle (2.81).

Théorème 2.26. [4] La population totale à l'équilibre de (2.81) satisfait aux propriétés suivantes :

1. Si $r_1 = r_2$ alors $X_T^*(\beta) \leq K_1 + K_2$ pour tout $\beta \geq 0$.
2. Si $r_1 \neq r_2$. Soient $\mathcal{J}_0, \mathcal{J}_1$ et \mathcal{J}_2 , définis par (2.87). Alors on a :
 - si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_0$ alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ pour tout $\beta > 0$,
 - si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_1$ alors $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ pour $0 < \beta < \beta_0$ et $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ pour $\beta > \beta_0$, où

$$\beta_0 = \frac{r_2 - r_1}{\frac{\gamma_2}{\alpha_2} - \frac{\gamma_1}{\alpha_1}} \frac{1}{\alpha_1 + \alpha_2},$$
 - si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_2$ alors $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ pour tout $\beta > 0$.
 - Si $\frac{\gamma_2}{\gamma_1} = \frac{K_1}{K_2}$, alors $x_1^*(\beta) = K_1$ et $x_2^*(\beta) = K_2$ pour tout $\beta \geq 0$. Par conséquent $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2$ pour tout $\beta \geq 0$.

Démonstration. Les points d'équilibre du système (2.81) sont les solutions du système d'équations algébriques suivant :

$$\begin{cases} 0 = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(\gamma_2 x_2 - \gamma_1 x_1), \\ 0 = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(\gamma_1 x_1 - \gamma_2 x_2). \end{cases} \quad (2.88)$$

La somme des de deux équations dans (2.88) donne :

$$\mathcal{E} : \quad r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) = 0, \quad (2.89)$$

qui est une équation d'une ellipse, représentée en rouge dans la figure 2.4 et dans les autres figures de cette section. Cette ellipse passe par les points $O = (0, 0)$, $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ et $\mathcal{A} = (K_1, K_2)$. Elle ne dépend ni de β ni des γ_i .

La première equation du système (2.88) donne une parabole d'équation $x_2 = P(x_1)$, où la fonction P est définie par :

$$\mathcal{P}_\beta : \quad P(x_1) = \frac{x_1}{\gamma_2} \left(\gamma_1 - \frac{r_1}{\beta} + \frac{r_1}{\beta K_1} x_1 \right). \quad (2.90)$$

Cette parabole dépend de β et elle passe toujours par l'origine (représenté en bleu dans la figure 2.4).

Quand $\beta \rightarrow 0$, la branche gauche de la parabole \mathcal{P}_β tend vers la droite verticale $x_1 = 0$, et la branche droite tend vers $x_1 = K_1$. Cette dernière intersecte l'ellipse en O et $\mathcal{A} = (K_1, K_2)$.

Quand $\beta \rightarrow \infty$, la parabole \mathcal{P}_β tend vers la droite \mathcal{P}_∞ d'équation $x_2 = \gamma_1/\gamma_2 x_1$. L'intersection entre l'ellipse \mathcal{E} et la droite \mathcal{P}_∞ est l'origine et un deuxième point $B \gg 0$ donné par :

$$B = \left(\gamma_2 \frac{\gamma_2 r_1 + \gamma_1 r_2}{\gamma_2^2 \alpha_1 + \gamma_1^2 \alpha_2}, \gamma_1 \frac{\gamma_2 r_1 + \gamma_1 r_2}{\gamma_2^2 \alpha_1 + \gamma_1^2 \alpha_2} \right). \quad (2.91)$$

Considérons maintenant la droite Δ de pente -1 et qui passe par le point \mathcal{A} (représentée en bleu dans la figure 2.10), dont une équation cartésienne est donnée par :

$$\Delta : \quad x_1 + x_2 = K_1 + K_2. \quad (2.92)$$

La population totale à l'équilibre $X_T^* = x_1^* + x_2^*$ se lit sur l'intersection avec l'axe horizontal de la droite de pente -1 et qui passe par $\mathcal{E}^*(\beta)$. On voit facilement que la dispersion est favorable

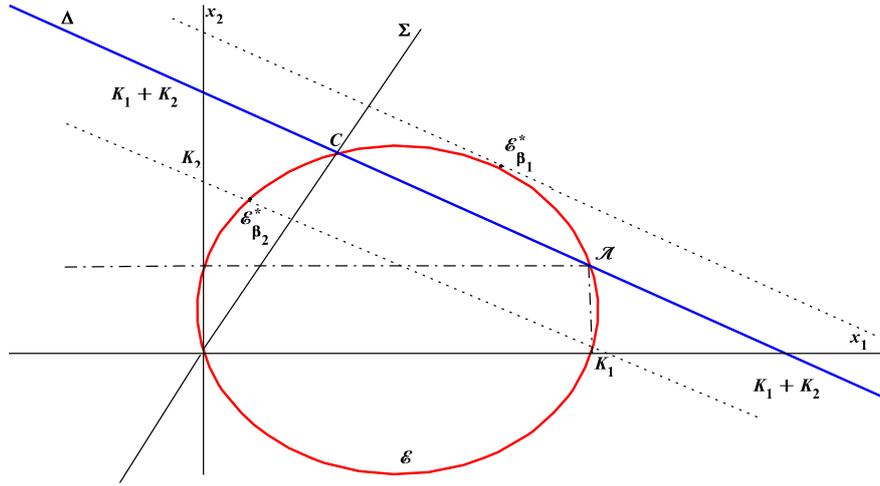


FIGURE 2.10 – La droite Δ en bleu et l'ellipse \mathcal{E} en rouge qui s'intersectent en deux points \mathcal{A} et C . La position du point $\mathcal{E}_{\beta_1}^*$ est un exemple où la dispersion est favorable, par contre $\mathcal{E}_{\beta_2}^*$ est un exemple où la dispersion est défavorable.

à X_T^* si \mathcal{E}_{β}^* est au dessus de Δ , défavorable si elle est dessous de Δ , par exemple les positions de $\mathcal{E}_{\beta_1}^*$ et $\mathcal{E}_{\beta_2}^*$ respectivement dans la figure 2.10. L'équation de l'espace tangent à l'ellipse en \mathcal{A} est donnée par :

$$r_1 x_1 + r_2 x_2 = r_1 K_1 + r_2 K_2. \quad (2.93)$$

1. Si $r_1 = r_2$, alors la pente de l'espace tangent est -1 , ce qui signifie que l'ellipse est entièrement au dessous de la droite Δ sauf le point \mathcal{A} qui est sur Δ . Par conséquent, la population totale à l'équilibre est toujours inférieur à $K_1 + K_2$ (voir figure 2.10).
2. Supposons dans la suite que $r_1 \neq r_2$; dans ce cas, il existe un deuxième point d'intersection entre l'ellipse \mathcal{E} et la droite Δ , que nous notons par C (voir figure 2.10) tel que :

$$C = \left(\alpha_2 \frac{K_1 + K_2}{\alpha_1 + \alpha_2}, \alpha_1 \frac{K_1 + K_2}{\alpha_1 + \alpha_2} \right). \quad (2.94)$$

Nous désignons par Σ la droite joignant l'origine et le point C (représentée en vert dans la figure 2.10), la pente de cette droite est α_1/α_2 .

Par conséquent, en fonction des positions des trois points \mathcal{A} , B et C , nous distinguerons les trois cas suivants : (a) : $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_0$, (b) : $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_1$ et (c) : $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_2$. Dans la figure 2.11, on représente la courbe de la fonction $\beta \rightarrow X_T^*(\beta)$ pour les trois cas (a), (b) et (c).

□

Dans le cas où le taux de migration tend vers l'infini, i.e $\beta \rightarrow \infty$, nous avons le résultat suivant [4, Section 2] :

Corollaire 2.27. On a $\lim_{\beta \rightarrow \infty} \mathcal{E}^*(\beta) = \frac{\gamma_1 r_2 + \gamma_2 r_1}{\gamma_1^2 r_2 / K_2 + \gamma_2^2 r_1 / K_1} (\gamma_2, \gamma_1)$, c'est à dire, quand β tend vers l'infini, la limite de la population totale à l'équilibre est donnée par :

$$X_T^*(+\infty) = \lim_{\beta \rightarrow \infty} (x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta)) = (\gamma_1 + \gamma_2) \frac{\gamma_1 r_2 + \gamma_2 r_1}{\gamma_1^2 r_2 / K_2 + \gamma_2^2 r_1 / K_1}. \quad (2.95)$$

On peut aussi utiliser la théorie des perturbations singulières pour analyser le comportement du système (2.81) dans le cas où le taux de migration β tend vers l'infini. Nous montrons le théorème suivant qui n'est pas énoncé dans [4] :

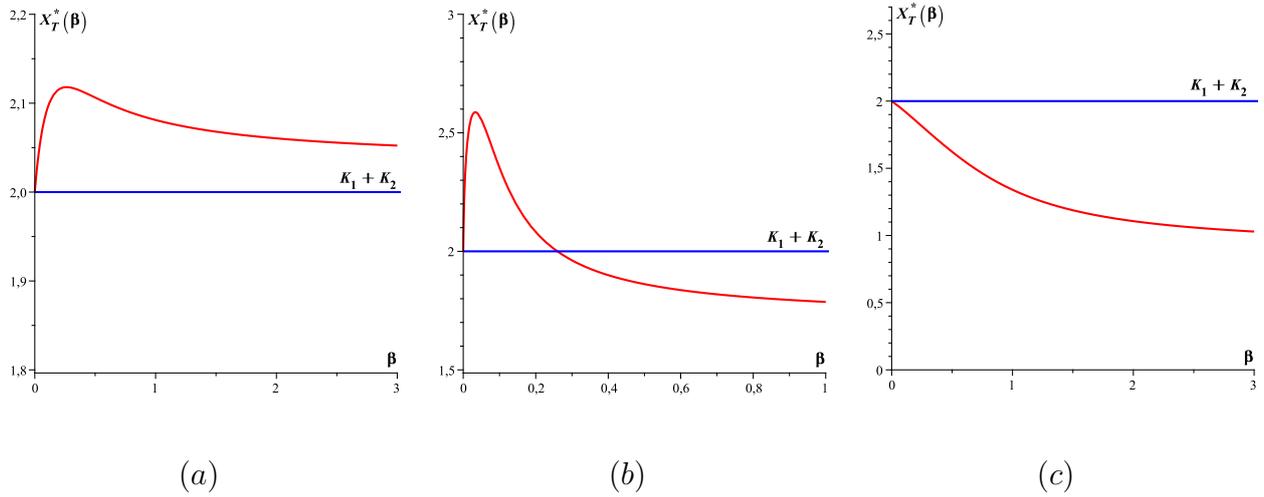


FIGURE 2.11 – La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.81). La droite horizontale est $K_1 + K_2$. La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_0$, la figure (b) pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_1$ et la figure (c) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{J}_2$.

Théorème 2.28. Soit $(x_1(t, \beta), x_2(t, \beta))$ la solution du système (2.81) avec la condition initiale (x_{10}, x_{20}) vérifiant $x_{i0} \geq 0$ pour $i = 1, 2$. Soit $Y(t)$ la solution de l'équation logistique

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{(\gamma_1 + \gamma_2)K} \right), \quad \text{où } r = \frac{\gamma_2 r_1 + \gamma_1 r_2}{\gamma_1 + \gamma_2} \text{ et } K = \frac{\gamma_2 r_1 + \gamma_1 r_2}{\gamma_2^2 r_1 / K_1 + \gamma_1^2 r_2 / K_2}, \quad (2.96)$$

avec la condition initiale $Y(0) = x_{10} + x_{20}$. Alors, quand $\beta \rightarrow \infty$, on a

$$x_1(t, \beta) + x_2(t, \beta) = Y(t) + o(1), \quad \text{uniformément pour tout } t \in [0, +\infty) \quad (2.97)$$

et, pour tout $t_0 > 0$, on a

$$\begin{cases} x_1(t, \beta) = \frac{\gamma_2}{\gamma_1 + \gamma_2} Y(t) + o(1), \\ x_2(t, \beta) = \frac{\gamma_1}{\gamma_1 + \gamma_2} Y(t) + o(1) \end{cases} \quad \text{uniformément pour tout } t \in [t_0, +\infty). \quad (2.98)$$

Démonstration. Soit $X = x_1 + x_2$. On peut écrire le système (2.81) avec les variables x_1 et X sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) + \beta (\gamma_2 X - (\gamma_1 + \gamma_2) x_1), \\ \frac{dX}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) + r_2 (X - x_1) \left(1 - \frac{X - x_1}{K_2} \right). \end{cases} \quad (2.99)$$

Quand $\beta \rightarrow \infty$, le système (2.99) est un système lent-rapide, avec une variable rapide x_1 et une variable lente X . Pour l'échelle de temps $\tau = \beta t$, on obtient :

$$\frac{dx_1}{d\tau} = \frac{1}{\beta} r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) + \gamma_2 X - (\gamma_1 + \gamma_2) x_1. \quad (2.100)$$

Quand β tend vers l'infini, on trouve la dynamique rapide

$$\frac{dx_1}{d\tau} = \gamma_2 X - (\gamma_1 + \gamma_2) x_1, \quad (2.101)$$

où X est considéré comme un paramètre fixé. La variété lente qui est définie par les points d'équilibre de la dynamique rapide, c'est à dire $x_1 = \frac{\gamma_2}{\gamma_1 + \gamma_2} X$, est GAS dans l'axe positif. Ainsi, le théorème de Tikhonov [57, 84, 90] assure qu'après une transition rapide vers la variété lente, les solutions de (2.99) sont approchées par les solutions du modèle réduit (2.96) et les approximations (2.97) et (2.98) sont satisfaites. \square

Ce résultat montre que la population totale se comporte comme si elle était régie par une seule équation logistique donnée par (2.96). De plus, on obtient la propriété suivante : à l'exception d'un petit intervalle initial, les densités de population $x_1(t, \beta)$ et $x_2(t, \beta)$ sont toutes les deux approchées par $\frac{\gamma_2}{\gamma_1 + \gamma_2} Y(t)$ et $\frac{\gamma_1}{\gamma_1 + \gamma_2} Y(t)$ respectivement. Par conséquent, cette approximation montre que, lorsque t et β tendent vers ∞ , la densité de la population $x_1(t, \beta)$ tend vers $\gamma_2 K$ et $x_2(t, \beta)$ tend vers $\gamma_1 K$, et de plus, $x_1(t, \beta)$ (resp. $x_2(t, \beta)$) sautent rapidement de leur condition initiale x_{10} (resp. x_{20}) à $\frac{\gamma_2}{\gamma_1 + \gamma_2} x_{10}$ (resp. $\frac{\gamma_1}{\gamma_1 + \gamma_2} x_{20}$).

2.4.3 Modèle de deux sites avec des populations source-puit

Nous considérons le système de deux sites avec une dynamique de type source-puit donnée par :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = a_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{L_1}\right) + \beta (\gamma_2 x_2 - \gamma_1 x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = a_2 x_2 \left(-1 - \frac{x_2}{L_2}\right) + \beta (\gamma_1 x_1 - \gamma_2 x_2), \end{cases} \quad (2.102)$$

où on note γ_2 le taux de migration du site source 2 vers le site puit 1 et γ_1 du site puit 1 vers le site source 2. Ce système est étudié dans [92]. L'objectif dans la suite est de rappeler quelques résultats essentiels de [92].

Nous considérons les régions suivantes, notées \mathcal{D}_0 , \mathcal{D}_1 et \mathcal{D}_2 définies par :

$$\begin{cases} \mathcal{D}_0 = \left\{ \beta \in \mathbb{R}_+ : 0 < \beta < \frac{a_1}{\gamma_1} \right\}, \\ \mathcal{D}_1 = \left\{ \beta \in \mathbb{R}_+ : \frac{a_1}{\gamma_1} \leq \beta \leq \frac{a_1 a_2}{\gamma_1 a_2 - \gamma_2 a_1} \right\}, \\ \mathcal{D}_2 = \left\{ \beta \in \mathbb{R}_+ : \beta > \frac{a_1 a_2}{\gamma_1 a_2 - \gamma_2 a_1} \right\}. \end{cases} \quad (2.103)$$

La dynamique globale du système (2.102) est donnée dans le théorème suivant.

Proposition 2.29. *Considérons le système (2.102). Alors,*

- Si $\beta \in \mathcal{D}_0 \cup \mathcal{D}_2$, le système admet un unique équilibre $E^* \gg 0$ qui est GAS.
- Si $\beta \in \mathcal{D}_1$, l'origine est GAS.

Démonstration. Les points d'équilibre du système (2.102) sont donnés par les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} a_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{L_1}\right) + \beta (\gamma_2 x_2 - \gamma_1 x_1) = 0, \\ a_2 x_2 \left(-1 - \frac{x_2}{L_2}\right) + \beta (\gamma_1 x_1 - \gamma_2 x_2) = 0. \end{cases} \quad (2.104)$$

La somme des deux équations de (2.104) donne :

$$\mathcal{E} : a_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{L_1}\right) - a_2 x_2 \left(1 + \frac{x_1}{L_1}\right) = 0, \quad (2.105)$$

qui est l'équation d'une ellipse \mathcal{E} passant par les points $O = (0, 0)$, $(0, -K_2)$, $(K_1, -K_2)$ et $\mathcal{A} := (K_1, 0)$ (représentée dans la figure 2.12). Cette ellipse ne dépend pas des termes de migration $\beta\gamma_1$ et $\beta\gamma_2$. La première équation de (2.104) définit une parabole notée \mathcal{P}_β (représentée dans la figure 2.12), qui dépend de β et passe toujours par l'origine.

L'espace tangent de l'ellipse \mathcal{E} au point O noté $T_O \mathcal{E}$ est donné par :

$$T_O \mathcal{E} : x_2 = \frac{a_1}{a_2} x_1.$$

Idem pour la parabole \mathcal{P}_β , l'espace tangent en O est donné par :

$$T_O\mathcal{P}_\beta : x_2 = \left(\frac{\gamma_1}{\gamma_2} - \frac{a_1}{\beta\gamma_2} \right) x_1.$$

Donc, nous avons les trois situations :

- Si $\beta \in \mathcal{D}_0$, alors la parabole \mathcal{P}_β intersecte l'axe positif (Ox_1) à l'origine et au deuxième point positif qui est toujours plus petit que K_1 . On a donc $\mathcal{E} \cap \mathcal{P}_\beta = \{O, E^*\}$ comme le montre la figure 2.12-(a).
- Si $\beta \in \mathcal{D}_2$, alors $T_O\mathcal{P}_\beta$ est toujours en dessous de $T_O\mathcal{E}$, ce qui prouve que la parabole coupe l'ellipse à l'intérieur du cône positif, comme le montre la figure 2.12-(b).
- Si $\beta \in \mathcal{D}_1$, alors $T_O\mathcal{P}_\beta$ est toujours au dessus de $T_O\mathcal{E}$, ce qui prouve que la parabole intersecte l'ellipse au point O comme le montre la figure 2.12-(c).

Pour conclure à la stabilité globale dans chaque cas, on utilise le lemme 1.40 de Freedman et Takeuchi 1989 [82] (voir les figures 2.13, et 2.14). \square

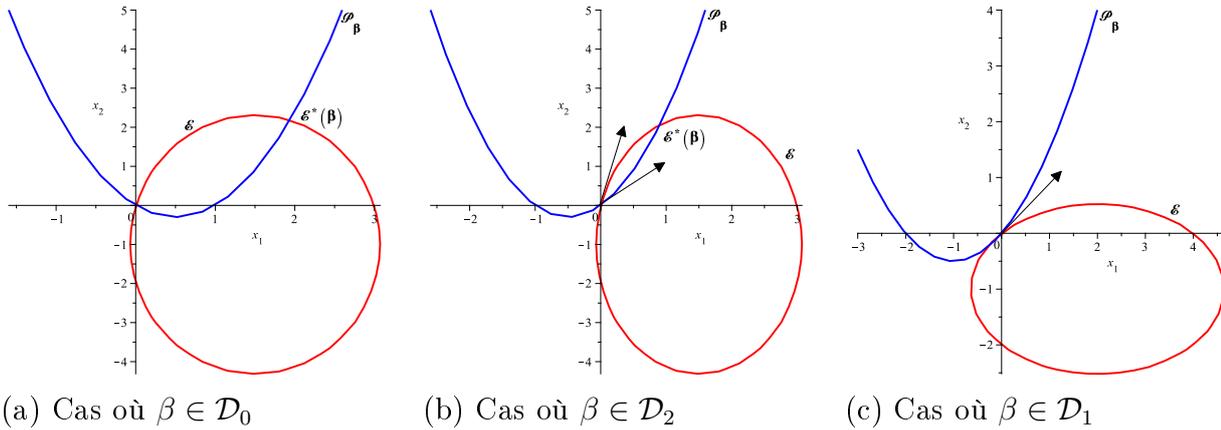


FIGURE 2.12 – Toutes les configurations possibles pour l'ellipse \mathcal{E} et la parabole \mathcal{P}_β .

Nous considérons les régions suivantes dans l'ensemble des paramètres γ_1 et γ_2 , notées \mathcal{L}_0 , \mathcal{L}_1 , \mathcal{L}_2 , \mathcal{L}_3 et \mathcal{L}_4 , représentées dans la Fig. 4.7 et définies par :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Si } a_2 \geq a_1 \text{ alors } \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{L}_0 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \leq \frac{a_2}{a_1} \right\} \\ \mathcal{L}_1 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} > \frac{a_2}{a_1} \right\} \end{array} \right. \\ \text{Si } a_2 < a_1 \text{ alors } \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{L}_2 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \leq \frac{a_2}{a_1} \right\} \\ \mathcal{L}_3 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{a_2}{a_1} < \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \leq \frac{L_2(a_1 - a_2)}{a_1(L_1 + L_2)} \right\} \\ \mathcal{L}_4 = \left\{ (\gamma_1, \gamma_2) : \frac{\gamma_2}{\gamma_1} > \frac{L_2(a_1 - a_2)}{a_1(L_1 + L_2)} \right\} \end{array} \right. \end{array} \right. \quad (2.106)$$

Proposition 2.30. [Wu et al. [92, Proposition 5.11]] La population totale à l'équilibre de (2.102) satisfait la propriété suivante :

1. Si $a_2 \geq a_1$, soient \mathcal{L}_0 et \mathcal{L}_1 définies par (4.61). Alors, on a :

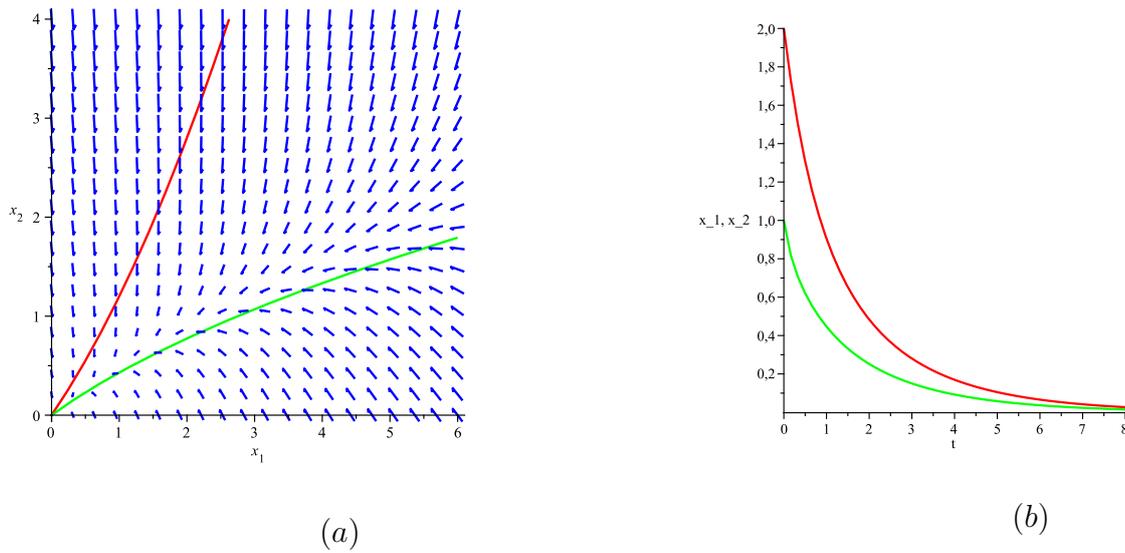


FIGURE 2.13 – (a) les champs de vecteur du système (2.102) pour certains paramètres. L'unique équilibre est l'origine qui est GAS. Les courbes représentées en rouge et vert sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 2)$.

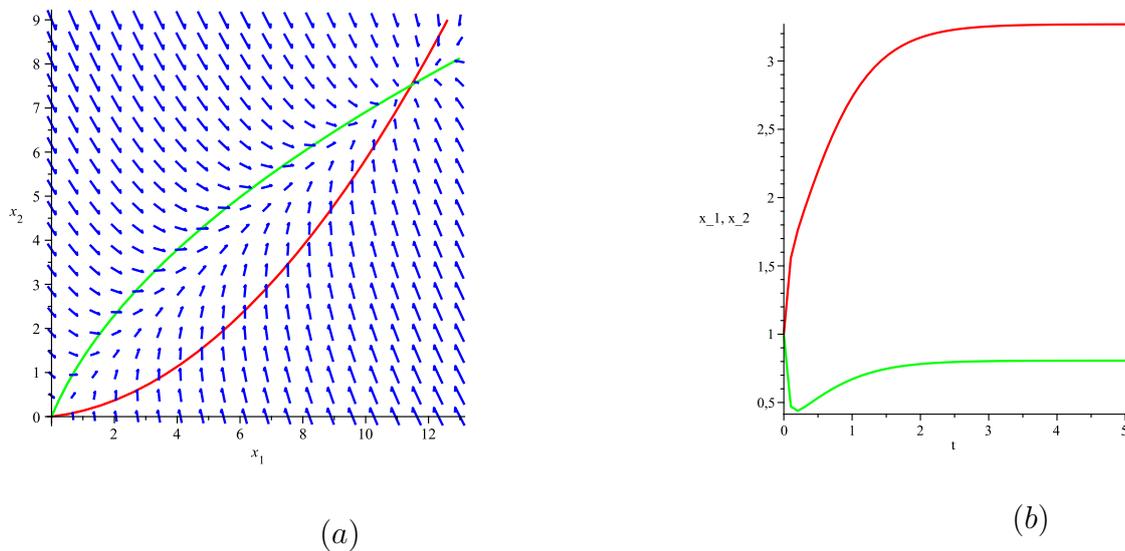


FIGURE 2.14 – (a) les champs de vecteur du système (2.102) pour certains paramètres. Le système admet un unique point d'équilibre à l'intérieur du cône positif qui est GAS. Les courbes représentées en rouge et vert sont les deux isoclines. (b) quelques trajectoires du système (2.58) avec la condition initiale $(x_1(0), x_2(0)) = (1, 1)$.

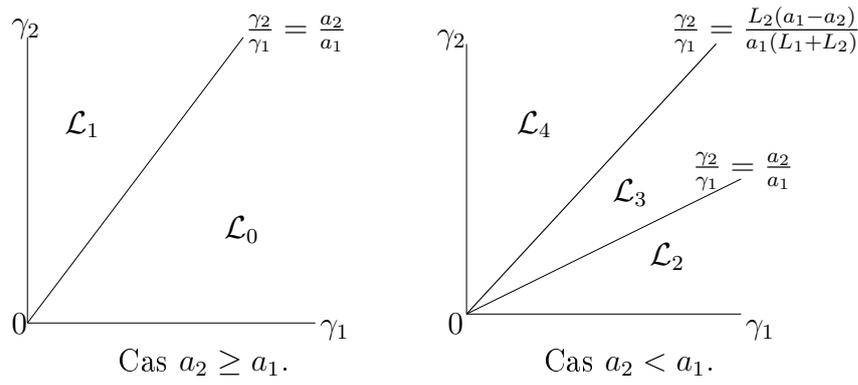


FIGURE 2.15 – Propriétés qualitatives du modèle source-puit (2.102) suivant les conditions d'existence de l'équilibre fortement positif. Dans \mathcal{L}_0 et \mathcal{L}_1 l'effet de la migration est négatif avec l'extinction dans les deux sites pour \mathcal{L}_0 et la persistance pour \mathcal{L}_1 . Dans \mathcal{L}_4 , la fragmentation profite à la population totale à l'équilibre. Dans les régions \mathcal{L}_2 et \mathcal{L}_3 , l'effet est positif pour $\beta < \beta_0$ et négatif pour $\beta > \beta_0$ avec persistance dans la région \mathcal{L}_2 et extinction dans la région \mathcal{L}_3 .

- Si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_0$ alors $X_T^*(\beta) \leq L_1$ pour tout $\beta \geq 0$. Plus précisément, il existe $\beta^* > 0$ tel que :

$$\begin{cases} 0 < X_T^*(\beta) \leq L_1 & \text{If } \beta < \beta^*, \\ X_T^*(\beta) = 0 & \text{Si } \beta \geq \beta^*. \end{cases} \quad (2.107)$$

Voir la figure 2.16-(a).

- si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_1$ alors $0 < X_T^*(\beta) \leq L_1$ pour $\beta \geq 0$. Voir la figure 2.16-(b).

2. Si $a_2 < a_1$, soient $\mathcal{L}_2, \mathcal{L}_3$ et \mathcal{L}_4 définies par (4.61). Alors, on a :

- si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_2$ alors $X_T^*(\beta) > L_1$ pour $\beta < \beta_0$ et $X_T^*(\beta) < L_1$ pour tout $\beta > \beta_0$, où

$$\beta_0 = \frac{(a_1 - a_2)(L_1 + L_2)}{(\gamma_2(a_2 - a_1) + \gamma_1\alpha_1(L_1 + L_2))(\alpha_1^{-1} + \alpha_2^{-1})}, \quad \text{avec } \alpha_i = a_i/L_i. \quad (2.108)$$

De plus, il existe $\beta^* \geq \beta_0$ tel que $X_T^*(\beta) = 0$ pour tout $\beta \geq \beta^*$. Voir la figure 2.17-(a).

- si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_3$ alors, on a

$$\begin{cases} X_T^*(\beta) \geq L_1 & \text{Si } \beta \leq \beta^*, \\ 0 < X_T^*(\beta) < L_1 & \text{Si } \beta > \beta^*. \end{cases} \quad (2.109)$$

Voir la figure 2.17-(b).

- si $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_4$, alors $X_T^*(\beta) \geq L_1$ pour tout $\beta \geq 0$. Voir la figure 2.17-(c).

Dans le cas où $\beta \rightarrow \infty$, nous avons le résultat suivant [92, Proposition 5.10] :

Proposition 2.31. On a :

$$X_T^*(\infty) := \lim_{\beta \rightarrow \infty} X_T^*(\beta) = \begin{cases} (\gamma_1 + \gamma_2) \frac{\gamma_2 a_1 - \gamma_1 a_2}{\gamma_2^2 a_1 / L_1 + \gamma_1^2 a_2 / L_2} & \text{si } \gamma_2 / \gamma_1 > a_2 / a_1, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases} \quad (2.110)$$

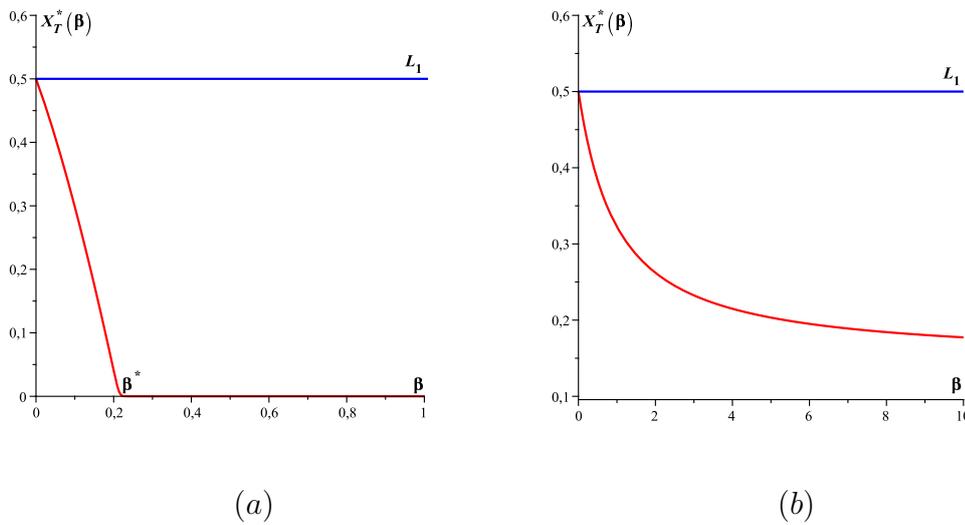


FIGURE 2.16 – La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.102) dans le cas où $a_2 \geq a_1$. La droite horizontale est L_1 . La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_0$ et la figure (b) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_1$.

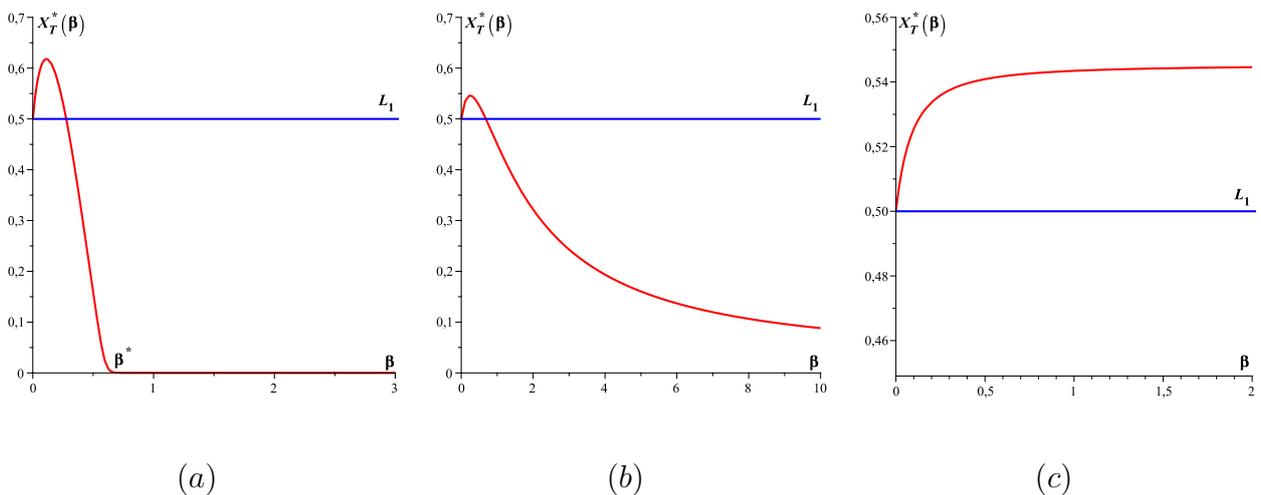


FIGURE 2.17 – La population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration β pour le modèle (2.102) dans le cas où $a_2 \leq a_1$. La droite horizontale est L_1 . La figure (a) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_2$, figure (b) pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_3$ et la figure (c) est un exemple pour $(\gamma_1, \gamma_2) \in \mathcal{L}_4$.

Chapitre 3

The multi-patch logistic equation

Cet article est rédigé par :

ELBETCH Bilel, Department of Mathematics, University Dr. Moulay Tahar of Saida, Algeria.

E-mail address : bilel.elbetch@univ-saida.dz

BENZEKRI Tounsia, Department of Mathematics, USTHB, Bab Ezzouar, Algiers, Algeria.

E-mail address : tbenzekri@usthb.dz

MASSART Daniel, IMAG, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France.

E-mail address : daniel.massart@umontpellier.fr

SARI Tewfik, ITAP, Univ Montpellier, INRAE, Montpellier SupAgro, Montpellier, France.

E-mail address : tewfik.sari@irstea.fr

Contents

3.1	Introduction	63
3.2	Mathematical model	64
3.3	Comparison of the total equilibrium population with the sum of carrying capacities	65
3.3.1	Equal growth rates	66
3.3.2	Equal carrying capacities	66
3.3.3	Equal ratios r_i/K_i	67
3.3.4	All patches but one are identical	67
3.4	Perfect mixing	70
3.5	Comparison of the n-patch system with a two-patch system	74
3.5.1	Two-patch model	74
3.5.2	Three-patch model	75
3.6	Asymmetric dispersal	76
3.7	Conclusion	77
3.8	Appendix	78
3.8.1	Some properties of the total equilibrium population	78
3.8.2	Stability modulus of a Metzler matrix	80

Abstract

The paper considers a n -patch model with migration terms, where each patch follows a logistic law. First, we give some properties of the total equilibrium population. In some particular cases, we determine the conditions under which fragmentation and migration can lead to a total equilibrium population which might be greater or smaller than the sum of the n carrying capacities. Second, in the case of perfect mixing, i.e when the migration rate tends to infinity, the total population follows a logistic law with a carrying capacity which in general is different from the sum of the n carrying capacities. Finally, for the three-patch model we show numerically that the increase in number of patches from two to three gives a new behavior for the dynamics of the total equilibrium population as a function of the migration rate.

Key words : fragmented habitat, Migration rate, Logistic growth, Carrying capacity, Perfect mixing.

3.1 Introduction

Population dynamics is a wide field of mathematics, which contains many problems, for example fragmentation of population and the effect of migration in the general dynamics of population. Bibliographies can be found in the work of Levin [12, 13] and Holt [11]. There are ecological situations that motivate the representation of space as a finite set of patches connected by migrations, for instance an archipelago with bird population and predators. It is an example of insular bio-geography. The standard question in this type of biomathematical problems, is to study the effect of migration on the general population dynamics, and the consequences of fragmentation on the persistence or extinction of the population.

Freedman and Waltman [9] were among the first to consider the case of two patches

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(x_2 - x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(x_1 - x_2), \end{cases} \quad (3.1)$$

where x_i is the population in patch i , the parameters r_i and K_i are respectively the intrinsic growth rate and the carrying capacity patch i , and β is the migration rate assumed to be symmetric in both directions. They analyzed the model in the case of perfect mixing ($\beta \rightarrow +\infty$) and showed that the total equilibrium population $x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta)$ can be greater than the sum of the carrying capacities $K_1 + K_2$.

The 2-patch model (3.1) was extensively studied by many authors, among them DeAngelis et al. [5], Holt [11], Freedman et al. [8]. It is worth noting that the two-patch model (3.1) had never been completely analysed until the work of Arditi et al. [2] which gave the complete study of the model (3.1), i.e the comparison of X_T^* with $K_1 + K_2$ for all values of β . One distinguishing characteristic is the depiction of three situations for the position of $x_1^*(\beta) + x_2^*(\beta)$ compared to $K_1 + K_2$. Under some conditions, fragmentation leads to a total equilibrium population strictly greater or smaller than the sum of the carrying capacities, see Fig. 1 in [2].

DeAngelis and Zhang [6], DeAngelis et al. [7] and Zhang et al. [24] have considered the model

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta(x_{i-1} - 2x_i + x_{i+1}), \quad i = 1, \dots, n \quad (3.2)$$

where we denote $x_0 = x_n$ and $x_{n+1} = x_1$, allowing the patches to join in a circle so that the same relationships hold between x_i, x_{i-1} and x_{i+1} for all values of i . An interesting result of

(3.2) is that in the case $r_i = K_i$, for $i = 1, \dots, n$, for any $\beta > 0$, the total population at steady state satisfies

$$\sum_{i=1}^n x_i^*(\beta) > \sum_{i=1}^n K_i. \quad (3.3)$$

Our aim is to extend some of the results in [2, 3, 6, 7] to the more general case of the n -patch model :

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.4)$$

where n is the number of the patches in the system. The parameter β represents the dispersal rate of the population ; $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} \geq 0$ denotes the flux between patches j and i , for $j \neq i$. Note that if $\gamma_{ij} > 0$ there is a flux of migration between patches i and j and if $\gamma_{ij} = 0$ there is no migration. In the case where $\beta = 0$, there is no migration , and the system (3.4) admits (K_1, \dots, K_n) as a non trivial equilibrium point, which furthermore is globally asymptotically stable (GAS). The problem is whether or not, the equilibrium continues to be positive and GAS for any $\beta > 0$ and whether or not, the total population at equilibrium is greater than the sum of the carrying capacities.

The paper is organized as follows. In Section 3.2, the mathematical model of n patches, and some notation, are introduced. In Section 3.3, we give some results on the comparison of the total equilibrium population with the sum of the carrying capacities. In Section 3.4, the behavior of the model is studied when the migration rate tends to infinity. In Section 3.5, we consider the three-patch model and by numerical simulations we prove the existence of a new behavior of the total equilibrium population. In section 3.6, we consider the multi-patch logistic growth, coupled by asymmetric migration terms. In Appendix 3.8.1, we give some properties of the total equilibrium population. In Appendix 3.8.2, we recall some results which are used in our proofs.

In all the paper, we denote by \mathbb{R}_+ the non negative real numbers. Given a vector $u \in \mathbb{R}^n$ let u^T denotes its transpose. We denote by Re and $|\cdot|$ the real part and the module of a complex number respectively.

3.2 Mathematical model

We consider the model of multi-patch logistic growth, coupled by symmetric migration terms (3.4). This system of differential equations can be written :

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.5)$$

where

$$\gamma_{ii} = - \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij}, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.6)$$

denotes the outgoing flux of patch i . We denote by Γ the matrix

$$\Gamma := (\gamma_{ij})_{n \times n}. \quad (3.7)$$

Its columns sum to 0 since the matrix Γ is symmetric and the diagonal elements γ_{ii} are defined by (3.6) in such a way that each row sums to 0. The matrix

$$\Gamma_0 := \Gamma - \text{diag}(\gamma_{11}, \dots, \gamma_{nn}) \quad (3.8)$$

which is the same as Γ , except that the diagonal elements are 0, is called the connectivity matrix. It is the adjacency matrix of the weighted directed graph \mathcal{G} , which has exactly n vertices (the patches), and there is an arrow from patch j to patch i precisely when $\gamma_{ij} > 0$, with weight γ_{ij} assigned to the arrow.

The model (3.1) studied in [2, 5, 8, 9, 11] corresponds to the case where the migration rate $\gamma_{12} = \gamma_{21} > 0$ can be normalized to 1, by replacing β by β/γ_{12} . The model (3.2) studied in [6, 7, 24] corresponds to the case where

$$\gamma_{1n} = \gamma_{n1} = \gamma_{i,i-1} = \gamma_{i-1,i} = 1 \text{ for } 2 \leq i \leq n \text{ and } \gamma_{ij} = 0 \text{ otherwise.} \quad (3.9)$$

We have the following result :

Proposition 3.1. *The domain $\Omega = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n / x_i \geq 0, i = 1, \dots, n.\}$ is positively invariant for the system (3.4).*

Démonstration. Assume that $x_j \geq 0$ for all j and there exists i such that $x_i = 0$. We have

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j \neq i} \gamma_{ij} x_j \geq 0.$$

Hence, on the boundary of Ω , the vector field associated to (3.4) either is tangent to the boundary of Ω , or points inward Ω . According to [18, Proposition B.7, page 267], no trajectory comes out of Ω . Therefore, Ω is positively invariant for (3.4). \square

Proposition 3.2. *Assume that the matrix $\Gamma := (\gamma_{ij})_{n \times n}$ (or equivalently, the connectivity matrix Γ_0) is irreducible. The model (3.4) has a unique positive equilibrium point which is GAS in the positive cone $\mathbb{R}_+^n \setminus \{0\}$.*

Démonstration. The result follows from [19]. \square

Remark 3.1. *The matrix Γ being irreducible means that the set of patches cannot be partitioned into two nonempty disjoint subsets, I and J , such that there is no migrations between a patch in subset I and a patch in subset J . The matrix Γ is assumed to be irreducible throughout the rest of the paper. Therefore species can reach any patch from any patch either directly or through other patches.*

3.3 Comparison of the total equilibrium population with the sum of carrying capacities

In all of this work, the GAS equilibrium of the system (3.4), whose existence is shown in Proposition 3.2, is denoted by $E^*(\beta) = (x_1^*(\beta), \dots, x_n^*(\beta))$. The equilibrium point $E^*(\beta)$ is the solution of the algebraic system :

$$r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i) = 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.10)$$

The sum of these equations shows that $E^*(\beta)$ satisfies the following equation

$$\sum_{i=1}^n r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) = 0. \quad (3.11)$$

Therefore $E^*(\beta)$ belongs to the ellipsoid

$$\mathbb{E}^{n-1} = \left\{ x \in \mathbb{R}^n : \Theta(x) := \sum_{i=1}^n r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) = 0 \right\}. \quad (3.12)$$

Note that this ellipsoid is independent of the migration terms β and γ_{ij} .

Our aim is to compare the total equilibrium population

$$X_T^*(\beta) = x_1^*(\beta) + \cdots + x_n^*(\beta), \quad (3.13)$$

with the sum of carrying capacities $K_1 + \dots + K_n$, when the rate of migration β varies from zero to infinity. Let us begin with some interesting particular cases of the system (3.4).

3.3.1 Equal growth rates

In the next proposition, we show that if the growth rates are equal in all patches, then the total equilibrium population is always smaller than the sum of the carrying capacities :

Proposition 3.3. *If $r_1 = \dots = r_n$, then the total equilibrium population, defined by (3.13) satisfies $X_T^*(\beta) \leq \sum_{i=1}^n K_i$, for all $\beta \in [0, \infty[$.*

Démonstration. The equation of the tangent space to the ellipsoid \mathbb{E}^{n-1} , defined by (3.12), at point $\mathcal{A} = (K_1, \dots, K_n)$ is given by

$$\sum_{i=1}^n (x_i - K_i) \frac{\partial \Theta}{\partial x_i}(\mathcal{A}) = 0, \quad (3.14)$$

where Θ is given by (3.12). Since $\frac{\partial \Theta}{\partial x_i}(\mathcal{A}) = -r_i$, (3.14) can be written as follows :

$$\sum_{i=1}^n r_i (x_i - K_i) = 0. \quad (3.15)$$

If we take $r_1 = \dots = r_n$ in (3.15), we get that the equation of the tangent plane to \mathbb{E}^{n-1} at the point \mathcal{A} is

$$\sum_{i=1}^n x_i = \sum_{i=1}^n K_i.$$

By the convexity of \mathbb{E}^{n-1} , any point of \mathbb{E}^{n-1} lies in the half-space defined by the inequation $\sum_{i=1}^n x_i \leq \sum_{i=1}^n K_i$. Therefore $E^*(\beta)$ satisfies

$$\sum_{i=1}^n x_i^*(\beta) \leq \sum_{i=1}^n K_i \quad \text{for all } \beta \geq 0.$$

This completes the proof of the proposition. □

3.3.2 Equal carrying capacities

In the next proposition, we show that if the carrying capacities are equal in all patches, then the total equilibrium population does not depend on the migration rate and is always equal to the sum of the carrying capacities :

Proposition 3.4. *If $K_1 = \dots = K_n =: K$, then $X_T^*(\beta) = nK$ for all $\beta \geq 0$.*

Démonstration. Suppose that $K_1 = \dots = K_n =: K$. Then the equations (3.10) giving the equilibrium point are satisfied for $x_i = K$. Therefore $E^*(\beta) = (K, \dots, K)$ does not depend on β and $X_T^*(\beta) = nK$. □

3.3.3 Equal ratios r_i/K_i

In the next proposition, we show that if the ratios $\alpha_i = r_i/K_i$ are equal in all patches, then the total equilibrium is always larger than the sum of the carrying capacities :

Proposition 3.5. *If $\alpha_1 = \dots = \alpha_n =: \alpha$, then*

$$X_T^*(\beta) \geq \sum_{i=1}^n K_i, \quad \text{for all } \beta \geq 0. \quad (3.16)$$

Moreover, if there exist i and j such $K_i \neq K_j$, then $X_T^*(\beta) > \sum_{i=1}^n K_i$, for all $\beta > 0$.

Démonstration. If $\alpha_1 = \dots = \alpha_n =: \alpha$, then, from (3.43) we have

$$\begin{aligned} X_T^*(\beta) &= \sum_{i=1}^n K_i + \frac{\beta}{\alpha} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))}{x_i^*(\beta)} \\ &= \sum_{i=1}^n K_i + \frac{\beta}{\alpha} \sum_{j < i} \left(\frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))}{x_i^*(\beta)} + \frac{\gamma_{ji}(x_i^*(\beta) - x_j^*(\beta))}{x_j^*(\beta)} \right) \\ &= \sum_{i=1}^n K_i + \frac{\beta}{\alpha} \sum_{j < i} \frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))x_j^*(\beta) + \gamma_{ji}(x_i^*(\beta) - x_j^*(\beta))x_i^*(\beta)}{x_j^*(\beta)x_i^*(\beta)}. \end{aligned}$$

Since the matrix Γ is symmetric, i.e $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ then

$$X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n K_i + \frac{\beta}{\alpha} \sum_{j < i} \frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))^2}{x_j^*(\beta)x_i^*(\beta)} \geq \sum_{i=1}^n K_i.$$

Equality can hold if and only if $\beta = 0$ or $x_j^*(\beta) = x_i^*(\beta)$ for all $j < i$. Let us prove that if at least two patches have not the same carrying capacity then equality cannot hold for $\beta > 0$. Suppose that there exists $\beta > 0$ such that the positive equilibrium satisfies $x_j^*(\beta) = x_i^*(\beta)$ for all $j < i$, then $x_1^*(\beta) = \dots = x_n^*(\beta)$. Denote by $x^* > 0$ their common value. Then all terms $\gamma_{ij}(x_j - x_i)$ in (3.10) vanish, so that these equations become

$$r_i x^* \left(1 - \frac{x^*}{K_i} \right) = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Therefore $K_i = x^*$ for all i , which gives a contradiction. Hence the equality in (3.16) can hold if and only if $\beta = 0$. \square

In [6, page 3092], DeAngelis et al. have shown this result in the particular case of the model (3.2), and $r_i = K_i$, $i = 1 \dots n$, see (3.3).

3.3.4 All patches but one are identical

We assume now that $n - 1$ patches are identical, that is to say, they have the same carrying capacities and the same growth rates. We assume also that the flux of migration between the n -th patch and all these $n - 1$ identical patches are equal. Hence we have the following conditions

$$K_1 = \dots = K_{n-1} =: K, \quad r_1 = \dots = r_{n-1} =: r \text{ and } \gamma_{n1} = \dots = \gamma_{n,n-1} =: \gamma \quad (3.17)$$

Under conditions (3.17), we show that the n -patch model behaves like a 2-patch model, that is, there are only three situations as depicted in Fig. 3.1. This figure is similar to Figure 2 of [2]. This property holds regardless of the flux of migration between the identical $n - 1$ patches,

provided that the connectivity matrix Γ , defined by (3.8), is irreducible. More precisely, define regions \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 by :

$$\text{If } K < K_n \text{ then } \begin{cases} \mathcal{J}_0 = \{(r, r_n) : r_n \geq \frac{K_n}{K}r\} \\ \mathcal{J}_1 = \{(r, r_n) : \frac{K_n}{K}r > r_n > r\} \\ \mathcal{J}_2 = \{(r, r_n) : r \geq r_n\} \end{cases} \quad (3.18)$$

$$\text{If } K_n < K \text{ then } \begin{cases} \mathcal{J}_0 = \{(r, r_n) : r_n \leq \frac{K_n}{K}r\} \\ \mathcal{J}_1 = \{(r, r_n) : \frac{K_n}{K}r < r_n < r\} \\ \mathcal{J}_2 = \{(r, r_n) : r \leq r_n\} \end{cases} \quad (3.19)$$

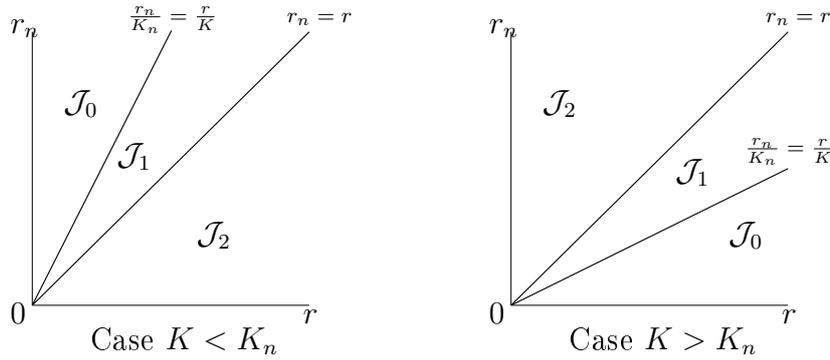


FIGURE 3.1 – Qualitative properties of model (3.4) when (3.17) holds. In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$.

We have the following proposition :

Proposition 3.6. *Assume that the conditions (3.17) hold in the system (3.4). We consider the regions, denoted \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 , depicted in Fig. 3.1, and defined by (3.18) when $K < K_n$ and by (3.19) when $K > K_n$. Let $\alpha_n = r_n/K_n$ and $\alpha = r/K$.*

1. *If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_0$ then $X_T^*(\beta) > (n - 1)K + K_n$ for all $\beta > 0$.*
2. *If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_1$ then $X_T^*(\beta) > (n - 1)K + K_n$ for $0 < \beta < \beta_0$ and $X_T^*(\beta) < (n - 1)K + K_n$ for $\beta > \beta_0$ where β_0 is given by*

$$\beta_0 = \frac{r_n - r}{\gamma(\alpha - \alpha_n)} \frac{1}{1/\alpha_n + (n - 1)/\alpha}. \quad (3.20)$$

3. *If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_2$ then $X_T^*(\beta) < (n - 1)K + K_n$ for all $\beta > 0$.*

Démonstration. Assume that the conditions (3.17) hold and $K < K_n$. From item (2) in Proposition 3.10 we deduce that

$$x_1^*(\beta) = \dots = x_{n-1}^*(\beta) =: x^*(\beta) < x_n^*(\beta). \quad (3.21)$$

Now, using Lemma 3.2, the total equilibrium population becomes

$$X_T^*(\beta) = (n - 1)K + K_n + \beta \left(\sum_{j=1}^{n-1} \frac{\gamma(x^*(\beta) - x_n^*(\beta))}{\alpha_n x_n^*} + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\gamma(x_n^*(\beta) - x^*(\beta))}{\alpha x^*} \right).$$

Therefore

$$X_T^*(\beta) = (n-1)K + K_n + (n-1)\beta\gamma \frac{(x^*(\beta) - x_n^*(\beta))(\alpha x^*(\beta) - \alpha_n x_n^*(\beta))}{\alpha \alpha_n x^*(\beta) x_n^*(\beta)}. \quad (3.22)$$

1. If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_0$, then $\alpha_n \geq \alpha$. Hence $(\alpha x^* - \alpha_n x_n^*) < \alpha(x^* - x_n^*) < 0$, which implies that $(x^* - x_n^*)(\alpha x^* - \alpha_n x_n^*) > 0$, and then $X_T^*(\beta) > (n-1)K + K_n$ for $\beta > 0$.

2. If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_1$, then $r_n > r$ and $\alpha > \alpha_n$. According to Equation (3.22), the equality

$$X_T^*(\beta) := (n-1)x^*(\beta) + x_n^*(\beta) = (n-1)K + K_n,$$

is equivalent to $\beta = 0$ or $\alpha x^*(\beta) - \alpha_n x_n^*(\beta) = 0$. Thus $x^*(\beta)$ and $x_n^*(\beta)$ are the solutions of the linear system

$$\begin{cases} \alpha x^*(\beta) - \alpha_n x_n^*(\beta) = 0, \\ (n-1)x^*(\beta) + x_n^*(\beta) = (n-1)K + K_n, \end{cases}$$

which admits a unique solution

$$x^*(\beta) = \frac{1}{\alpha} \frac{(n-1)K + K_n}{(n-1)/\alpha + 1/\alpha_n}, \quad x_n^*(\beta) = \frac{1}{\alpha_n} \frac{(n-1)K + K_n}{(n-1)/\alpha + 1/\alpha_n}. \quad (3.23)$$

As $(x_1^*(\beta), \dots, x_n^*(\beta))$ is an equilibrium point of the system (3.4), it satisfies the following system

$$\begin{cases} 0 = r x^*(\beta) \left(1 - \frac{x^*(\beta)}{K}\right) + \beta\gamma (x_n^*(\beta) - x^*(\beta)), \\ 0 = r_n x_n^*(\beta) \left(1 - \frac{x_n^*(\beta)}{K_n}\right) + (n-1)\beta\gamma (x^*(\beta) - x_n^*(\beta)), \end{cases} \quad (3.24)$$

obtained from (3.10) by replacing $x_i = x_i^*(\beta)$ and using (3.17) and (3.21). Using the formulas (3.23), the system (3.24) has a unique solution β_0 given by (3.20), which is positive since $r_n > r$ and $\alpha > \alpha_n$. According to Lemma 3.3 we have :

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = (n-1)\gamma(K - K_n) \left(\frac{1}{r_n} - \frac{1}{r}\right),$$

which is positive since $r < r_n$ and $K < K_n$. So :

- If $\beta \in (0, \beta_0]$, then $X_T^*(\beta) > (n-1)K + K_n$.
 - If $\beta \in (\beta_0, \infty[$, then $X_T^*(\beta) < (n-1)K + K_n$.
3. If $(r, r_n) \in \mathcal{J}_2$ then $r \geq r_n$. We have :

$$\alpha x^*(\beta) - \alpha_n x_n^*(\beta) = \frac{r}{K} x^*(\beta) - \frac{r_n}{K_n} x_n^*(\beta)$$

From item (2) in Proposition 3.10 we deduce that $x^*(\beta)/K > 1$ and $x_n^*(\beta)/K_n < 1$. Therefore

$$\alpha x^*(\beta) - \alpha_n x_n^*(\beta) > r - r_n \geq 0,$$

which gives $X_T^*(\beta) < (n-1)K + K_n$ for $\beta > 0$.

We use item 2- (b) of Proposition 3.10 and the same procedures to study the case where $K > K_n$. □

3.4 Perfect mixing

In this section our aim is to study the behavior of the system (3.4) for large migration rate, i.e when $\beta \rightarrow \infty$. We need the following result :

Lemma 3.1. *The matrix Γ has rank $n - 1$. Except 0 which is a simple eigenvalue of Γ , whose eigenvector is $u = (1, \dots, 1)^T$, all other eigenvalues of Γ are negative.*

Démonstration. Let $s = \max_{i=1, \dots, n}(-\gamma_{ii})$. The matrix B defined by

$$B = \Gamma + sI,$$

is non-negative and irreducible. Then by the Perron-Frobenius theorem [10, Theorem 2, page 53], the spectral radius of B is a simple eigenvalue, and it is the only eigenvalue of B which admits a positive eigenvector. Now observe that $(1, \dots, 1)^T$ is an eigenvector of B , and the corresponding eigenvalue is s . This proves that $s = \rho(B)$ is a simple eigenvalue of B , and since $s = \rho(B)$ any other eigenvalue λ of B satisfies $\lambda < s$. Therefore 0 is a simple eigenvalue of $\Gamma = -sI + B$, that is, the rank of Γ is $n - 1$, and all other eigenvalues of Γ are negative. \square

We have the following result :

Theorem 3.1. *We have*

$$\lim_{\beta \rightarrow +\infty} E^*(\beta) = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n r_i / K_i} (1, \dots, 1).$$

Démonstration. Let $\alpha_i = r_i / K_i$. Denote

$$E^*(\infty) = \left(\frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n \alpha_i}, \dots, \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n \alpha_i} \right).$$

Recall that the equilibrium point $E^*(\beta)$ is the unique positive solution of the algebraic system (3.10). Therefore it is defined, in the positive cone, by the fact that it belongs to the ellipsoid \mathbb{E}^{n-1} defined by (3.12), and the equation $F_\beta(E^*(\beta)) = 0$, where

$$F_\beta(x_1, \dots, x_n) := \left(\frac{r_i}{\beta} x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) + \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i) \right)_{i=1, \dots, n-1}.$$

The ellipsoid \mathbb{E}^{n-1} is compact, so $E^*(\beta)$ has at least one limit point in \mathbb{E}^{n-1} , when β goes to infinity. Besides, F_β converges, uniformly on compact sets, to the linear map

$$\begin{aligned} \mathbb{R}^n &\longrightarrow \mathbb{R}^{n-1} \\ (x_1, \dots, x_n)^T &\longmapsto \Lambda(x_1, \dots, x_n)^T \end{aligned}$$

where Λ is the sub matrix of the matrix Γ defined by (3.7), obtained by dropping the last row of Γ . Hence any limit point (x_1, \dots, x_n) of $E^*(\beta)$ satisfies $\Lambda(x_1, \dots, x_n)^T = 0$.

Since Λ is obtained from Γ by dropping the last row, and the rows of Γ sum to zero, the rank of Λ equals that of Γ , which is $n - 1$ by Lemma 3.1.

Therefore, by the convexity of \mathbb{E}^{n-1} , $\Lambda(x_1, \dots, x_n)^T = 0$ has exactly two solutions in \mathbb{E}^{n-1} , which are the origin and $E^*(\infty)$. To prove the convergence of $E^*(\beta)$ to $E^*(\infty)$, it suffices to prove that the origin cannot be a limit point of $E^*(\beta)$.

Write $E^*(\beta) = (x_1(\beta), \dots, x_n(\beta))$. We claim that for any β , there exists i such that $x_i(\beta) \geq K_i$, which entails that $E^*(\beta)$ is bounded away from the origin.

Let $x_i(\beta) = \min\{x_1(\beta), \dots, x_n(\beta)\}$. We have

$$\frac{r_i}{\beta} x_i(\beta) \left(1 - \frac{x_i(\beta)}{K_i}\right) + \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i) = 0$$

whence

$$\frac{r_i}{\beta} x_i(\beta) \left(1 - \frac{x_i(\beta)}{K_i}\right) \leq 0$$

and since $x_i(\beta)$ cannot be negative or 0, we have $x_i(\beta) \geq K_i$. \square

As a corollary of the previous theorem we obtain the following result which describes the total equilibrium population for perfect mixing :

Corollary 3.1. *We have*

$$X_T^*(+\infty) = \lim_{\beta \rightarrow +\infty} \sum_{i=1}^n x_i^*(\beta) = n \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n r_i/K_i}. \quad (3.25)$$

Proposition 3.7. *If $\alpha_1 = \dots = \alpha_n =: \alpha$, then $X_T^*(+\infty) = \sum_{i=1}^n K_i$.*

Démonstration. We use Equation (3.25) for $\alpha_1 = \dots = \alpha_n =: \alpha$. \square

Remark 3.2. *Notice that the formula (3.25) shows that the total equilibrium population does not depend on the flux of migration γ_{ij} . This formula was obtained in [7, Theorem B.1] for the model (3.2) corresponding to the particular case (3.9) of the migration flux. It was also obtained for the 2-patch case by Freedman and Waltman [9, Theorem 3.1] and Arditi et al. [2, Formula (A.13)].*

We can use the theory of singular perturbations to obtain a better understanding of the behaviour of the system in the case of perfect mixing.

Theorem 3.2. *Let $(x_1(t, \beta), \dots, x_n(t, \beta))$ be the solution of the system (3.4) with initial condition (x_{10}, \dots, x_{n0}) satisfying $x_{i0} \geq 0$ for $i = 1 \dots n$. Let $Y(t)$ be the solution of the logistic equation*

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{nK}\right), \quad \text{where } r = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{n} \text{ and } K = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n r_i/K_i}, \quad (3.26)$$

with initial condition $Y(0) = \sum_{i=1}^n x_{i0}$. Then, when $\beta \rightarrow \infty$, we have

$$\sum_{i=1}^n x_i(t, \beta) = Y(t) + o(1), \quad \text{uniformly for } t \in [0, +\infty) \quad (3.27)$$

and, for any $t_0 > 0$, we have

$$x_i(t, \beta) = \frac{Y(t)}{n} + o(1), \quad i = 1, \dots, n, \quad \text{uniformly for } t \in [t_0, +\infty). \quad (3.28)$$

Démonstration. Since Γ is symmetric with real coefficients, there exists an orthogonal matrix P such that

$$P^{-1}\Gamma P = D$$

where D is the diagonal matrix whose diagonal elements are the eigenvalues

$$\lambda_1 \leq \dots \leq \lambda_{n-1} < \lambda_n = 0$$

of Γ , see Lemma 3.1. We rewrite the system (3.5) in vector form :

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + \beta \Gamma x, \quad (3.29)$$

where $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ and

$$f(x) = (r_1 x_1 (1 - x_1/K_1), \dots, r_n x_n (1 - x_n/K_n))^T. \quad (3.30)$$

Using the variables $y = P^{-1}x$, the system (3.29) becomes :

$$\frac{dy}{dt} = P^{-1}f(Py) + \beta Dy.$$

This system of n differential equations can be written

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = g_i(y) + \beta \lambda_i y_i, & i = 1, \dots, n-1 \\ \frac{dy_n}{dt} = g_n(y), \end{cases} \quad (3.31)$$

where the components g_i , for $i = 1, \dots, n$, are defined by

$$P^{-1}f(Py) = (g_1(y), \dots, g_n(y))^T. \quad (3.32)$$

When $\beta \rightarrow \infty$, (3.31) is a *slow-fast* system, with one *slow variable*, y_n , and $n-1$ *fast variables*, y_i for $i = 1 \dots n-1$. According to Tikhonov's theorem [14, 20, 21] we consider the dynamics of the fast variables in the time scale $\tau = \beta t$. One obtains

$$\frac{dy_i}{d\tau} = \frac{1}{\beta} g_i(y) + \lambda_i y_i \quad i = 1, \dots, n-1.$$

In the limit $\beta = \infty$, we find the *fast dynamics*

$$\frac{dy_i}{d\tau} = \lambda_i y_i, \quad i = 1, \dots, n-1. \quad (3.33)$$

The *slow manifold*, which is the equilibrium point of the fast dynamics (3.33), is unique and is given by :

$$y_i = 0 \text{ for } i = 1 \dots n-1. \quad (3.34)$$

Since $\lambda_i < 0$ for $i = 1, \dots, n-1$, the slow manifold is GAS for (3.33). So, the theorem of Tikhonov ensures that after a fast transition toward the slow manifold, the solutions of (3.31) are approximated by the solutions of the *reduced model* which is obtained by replacing y_i , $i = 1, \dots, n-1$, by (3.34) into the dynamics of the slow variable y_n , given by the last equation in (3.31). One obtains :

$$\frac{dy_n}{dt} = g_n((0, \dots, 0, y_n)^T). \quad (3.35)$$

Let us compute $g_n((0, \dots, 0, y_n)^T)$ which is the last component of the vector (3.32), given by $P^{-1}f(P(0, \dots, 0, y_n)^T)$. We first notice that

$$P(0, \dots, 0, y_n)^T = \frac{1}{\sqrt{n}}(y_n, \dots, y_n)^T,$$

since it is obtained by multiplying by y_n the last column of P , which is simply the normalized eigenvector u/\sqrt{n} of Γ , corresponding to the eigenvalue $\lambda_n = 0$, see Lemma 3.1. On the other

hand, since P is orthogonal, the last row of $P^{-1} = P^T$ is equal to u^T/\sqrt{n} . Therefore, using the definition (3.30) of the vector f , one has

$$g_n((0, \dots, 0, y_n)^T) = \frac{1}{\sqrt{n}} \sum_{i=1}^n r_i \frac{y_n}{\sqrt{n}} \left(1 - \frac{y_n}{\sqrt{n}K_i}\right) = ry_n \left(1 - \frac{y_n}{\sqrt{n}K}\right),$$

where r and K are defined in (3.26). Hence the reduced equation (3.35) is

$$\frac{dy_n}{dt} = ry_n \left(1 - \frac{y_n}{\sqrt{n}K}\right). \quad (3.36)$$

Since (3.36) admits $\sqrt{n}K$ as a positive equilibrium point, which is GAS in the positive axis, the approximation given by Tikhonov's theorem holds for all $t \geq 0$ for the slow variable y_n and for all $t \geq t_0 > 0$ for the fast variables y_i , $i = 1, \dots, n-1$, where t_0 is as small as we want.

Using $y_n = X/\sqrt{n}$, where $X = \sum_{i=1}^n x_i$, one obtains that $\sum_{i=1}^n x_i(t, \beta)$ is approximated by a solution of the equation

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{nK}\right). \quad (3.37)$$

Therefore, let $Y(t)$ be the solution of (3.37) of initial condition $Y(0) = \sum_{i=1}^n x_{i0}$, then, when $\beta \rightarrow \infty$, we have the approximation (3.27). To prove (3.28), we observe that the last column of P is u/\sqrt{n} , so for all i , $x_i(t, \beta)$ is $y_n(t, \beta)/\sqrt{n}$, plus some linear combination of the $y_i(t, \beta)$ for $i < n$, all of which converge to zero, uniformly in t . \square

In the case of perfect mixing, the approximation (3.27) shows that the total population behaves like the unique logistic equation (3.26) and then, when t and β tend to ∞ , the total population $\sum x_i(t, \beta)$ tends toward $nK = n \sum r_i / \sum \alpha_i$, where $\alpha_i = r_i/K_i$, as stated in Corollary 3.1. The approximation (3.28) shows that, with the exception of a thin initial boundary layer, where the population density $x_i(t, \beta)$ quickly jumps from its initial condition x_{i0} to the average $Y(0)/n$, each patch of the n -patch model behaves like the single logistic equation

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad \text{where } r = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n r_i \text{ and } K = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n r_i/K_i}. \quad (3.38)$$

Hence, when t and β tend to ∞ , the population density $x_i(t, \beta)$ tends toward $K = \sum r_i / \sum \alpha_i$, as stated in Theorem 3.1.

Remark 3.3. *The single logistic equation (3.38) gives an approximation of the population density in each patch in the case of perfect mixing. The intrinsic growth rate r is the arithmetic mean of the local intrinsic growth rates r_i and the carrying capacity K is the weighted harmonic mean of the local carrying capacities K_i with weights the growth rates r_i . We point out the similarity between our expression for the carrying capacity in the limit $\beta \rightarrow \infty$, and the expression obtained in spatial homogenization, see e.g [22, 17, 23].*

Remark 3.4. *Notice that if we use the r - α formalism for the logistic equation, instead of the r - K formalism, where $\alpha = r/K$ is the parameter quantifying intraspecific competition, then the n -patch model (3.4) becomes*

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i - \alpha_i x_i^2 + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i), \quad i = 1, \dots, n.$$

The perfect mixing approximation (3.38) of each population x_i becomes

$$\frac{dx}{dt} = rx - \alpha x^2, \quad \text{where } r = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n r_i \text{ and } \alpha = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \alpha_i,$$

which is a single logistic equation whose intrinsic growth rate r and intraspecific competition parameter α are the arithmetic means of the local r_i and α_i respectively. For more information and complements on the comparison of the r - K and r - α formalism, the reader is referred to [1].

3.5 Comparison of the n -patch system with a two-patch system

Our aim in this section is to show that when $n \geq 3$ the behavior of the n -patch logistic equation is richer and more intricate than in the case $n = 2$.

3.5.1 Two-patch model

As noticed in Remark 3.2, the formula (3.25) for perfect mixing was obtained by Arditi et al. [2]. These authors used the theory of singular perturbations. They showed that, if $(x_1(t, \beta), x_2(t, \beta))$ is the solution of (3.1), with initial condition (x_{10}, x_{20}) , then, when $\beta \rightarrow \infty$, the total population $x_1(t, \beta) + x_2(t, \beta)$ is approximated by $Y(t)$, the solution of the logistic equation

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{2K} \right), \text{ where } r = \frac{r_1 + r_2}{2} \text{ and } K = \frac{r_1 + r_2}{r_1/K_1 + r_2/K_2}, \quad (3.39)$$

with initial condition $Y(0) = x_{10} + x_{20}$. Therefore the total population behaves like the unique logistic equation given by (3.39). In addition, one obtains the following property : with the exception of a small initial interval, the population densities $x_1(t, \beta)$ and $x_2(t, \beta)$ are both approximated by $Y(t)/2$, see [2, Proposition 3]. Therefore, this approximation shows that, when t and β tend to ∞ , the population density $x_i(t, \beta)$ tends toward $\frac{r_1 + r_2}{\alpha_1 + \alpha_2}$, as stated in Theorem 3.1 and in addition, $x_i(t, \beta)$ quickly jumps from its initial condition x_{i0} to the average $(x_{10} + x_{20})/2$ and then is very close to $Y(t)/2$. In Theorem 3.2 we extended this result to the n -patch system.

It was shown by Arditi et al. [2, Proposition 2] that only three situations can occur : the case where the total equilibrium population is always greater than the sum of carrying capacities, the case where it is always smaller, and a third case, where the effect of migration is beneficial for lower values of the migration coefficient β and detrimental for the higher values. More precisely, it was shown in [2] that, if $n = 2$, the following trichotomy holds

- If $X_T^*(+\infty) > K_1 + K_2$ then $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ for all $\beta > 0$.
- If $\frac{d}{d\beta} X_T^*(0) > 0$ and $X_T^*(+\infty) < K_1 + K_2$, then there exists $\beta_0 > 0$ such that $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$ for $0 < \beta < \beta_0$, $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ for $\beta > \beta_0$ and $X_T^*(\beta_0) = K_1 + K_2$.
- If $\frac{d}{d\beta} X_T^*(0) < 0$, then $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2$ for all $\beta > 0$.

Therefore, the condition $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2$ holds only for $\beta = 0$ and at most for one positive value $\beta = \beta_0$. The value β_0 exists if and only if $\frac{d}{d\beta} X_T^*(0) > 0$ and $X_T^*(+\infty) < K_1 + K_2$.

In Proposition 3.6 we extended this result to the particular n -patch when all patches, but one, are identical and have the same migration rate to and from the last patch. Our proof is adapted from the proof of [2, Proposition 2]. In the next section we show that for three or more patches the total equilibrium population as a function of diffusion strength can have more types of qualitative behavior than the two-patch system. In particular there is more than one value of β for which the total equilibrium population can equal the sum of the carrying capacities.

3.5.2 Three-patch model

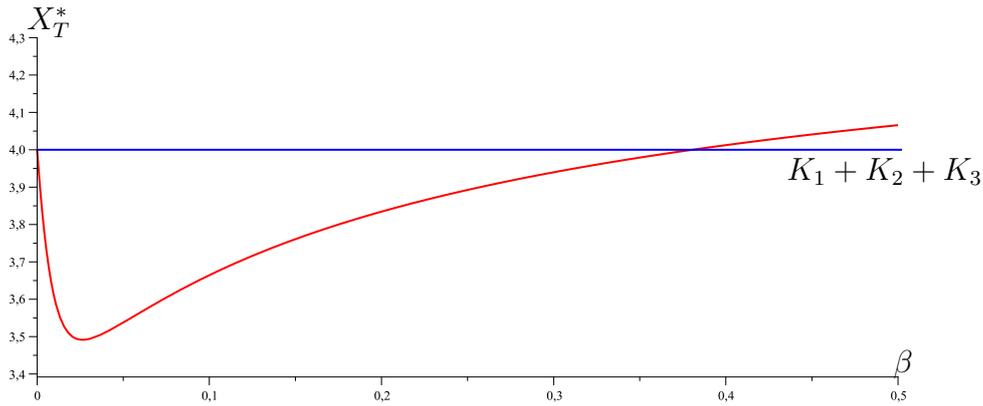


FIGURE 3.2 – Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The parameter values are given in Table 3.5.2.

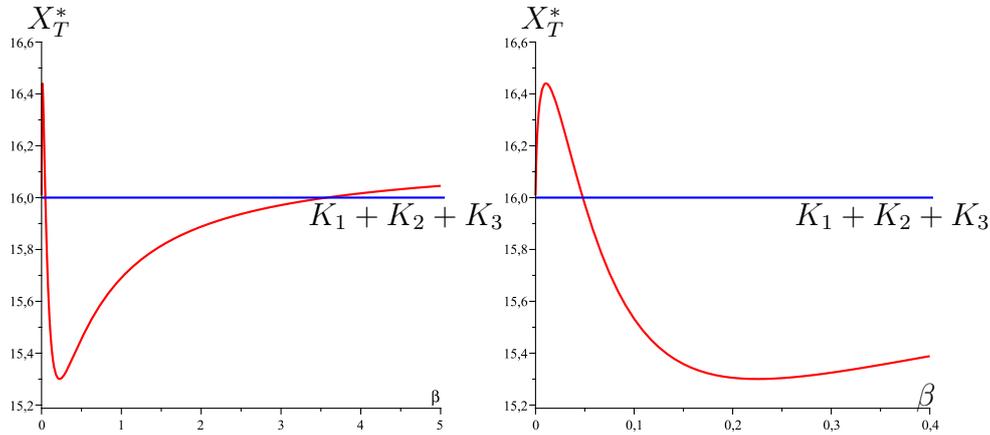


FIGURE 3.3 – Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 3.5.2.

In the numerical simulations we take $n = 3$ and $\gamma_{ij} = 1$ for all $i, j = 1, 2, 3$. We show that we can have new behaviors of $X_T^*(\beta)$ due to the addition of the third patch. We show that we can have the following situations, which do not exist in the two-patch model :

- We can have simultaneously $\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) < 0$ and $X_T^*(+\infty) > K_1 + K_2 + K_3$, as shown in Fig. 3.2.
- We can have $\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) > 0$ and $X_T^*(+\infty) > K_1 + K_2 + K_3$ and there exist values of β for which we have $X_T^*(\beta) < K_1 + K_2 + K_3$, as shown in Fig. 3.3.
- We can have $\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) < 0$ and $X_T^*(+\infty) < K_1 + K_2 + K_3$ and there exist values of β for which we have $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2 + K_3$, as shown in Fig. 3.4.

Therefore the equality $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2 + K_3$ can occur for two positive values of β , not only for a unique positive value as in the two-patch case.

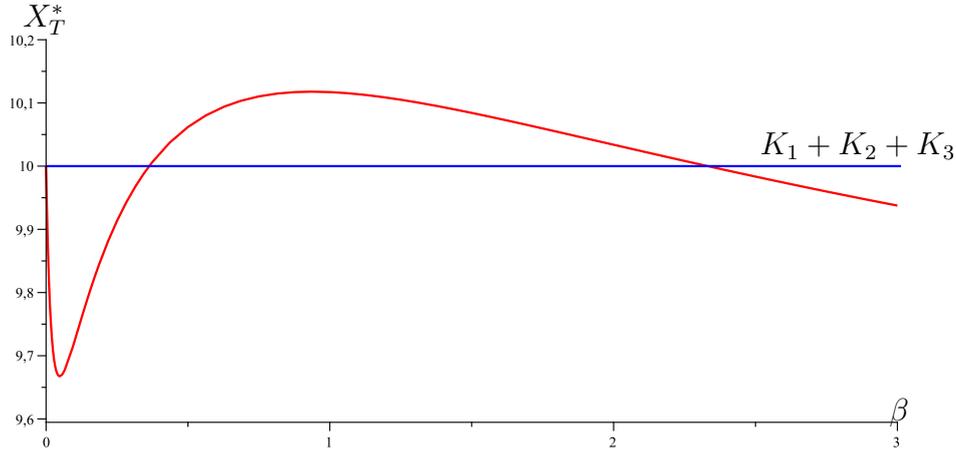


FIGURE 3.4 – Total equilibrium population X_T^* of the system (3.4) ($n = 3$) as a function of migration rate β . The parameter values are given in Table 3.5.2.

TABLE 3.1 – The numerical values of the parameters for the logistic growth function of the model (3.4), with $n = 3$, used in Fig. 3.2, 3.3, 3.4. All migration coefficients satisfy $\gamma_{ij} = 1$. The derivative of the total equilibrium population at $\beta = 0$ is computed with Eq. (3.49), and the perfect mixing total equilibrium population $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (3.25).

Figure	r_1	r_2	r_3	K_1	K_2	K_3	$\frac{dX_T^*(0)}{d\beta}$	$X_T^*(+\infty)$
3.2	0.12	18	0.02	0.5	1.5	2	-79.19	$4.44 > \sum K_i = 4$
3.3	0.04	3	0.2	0.5	6	9.5	299.33	$16.17 > \sum K_i = 16$
3.4	4	0.7	0.06	5	1	4	-24.58	$9.42 < \sum K_i = 10$

3.6 Asymmetric dispersal

Arditi et al. [3] generalized the mathematical analysis of the two-patch model (3.1) to the asymmetric case

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta(\gamma_{12}x_2 - \gamma_{21}x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) + \beta(\gamma_{21}x_1 - \gamma_{12}x_2), \end{cases}$$

where $\gamma_{12} \neq \gamma_{21}$. They showed that there are only three cases as in the symmetric dispersal case. In this section we give some results on the general multi-patch logistic growth, coupled with asymmetric migration terms :

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij}x_j - \gamma_{ji}x_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.40)$$

where $\gamma_{ij} \geq 0$ denotes the incoming flux from patch j to patch i , for $i \neq j$. As in the symmetric dispersal case (3.4), the system (3.40) can be written in the form (3.5) where

$$\gamma_{ii} = - \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ji}, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.41)$$

denotes the outgoing flux of patch i . The connectivity matrix Γ_0 is defined by (3.8) and the matrix Γ is defined by (3.7). Its columns sum to 0 since the diagonal elements γ_{ii} , defined by (4.3) in such a way that what comes out of a patch is distributed between the other $n - 1$

patches. As in the symmetric dispersal case, the positive cone \mathbb{R}_+^n is positively invariant for the system (3.40). We have the following result, whose proof needs the Lemma 3.5, which is recalled in Appendix 3.8.2.

Theorem 3.3. *Assume that the matrix $\Gamma := (\gamma_{ij})_{n \times n}$ (or equivalently, the connectivity matrix Γ_0) is irreducible. The model (3.40) has a unique positive equilibrium point which is GAS in the positive cone $\mathbb{R}_+^n \setminus \{0\}$.*

Démonstration. Consider the system (3.40). We define the following matrix

$$A = \beta\Gamma + \text{diag}(r_1, \dots, r_n),$$

where Γ is the matrix defined by (3.7). Therefore $A = (a_{ij})$ where

$$a_{ij} = \begin{cases} \beta\gamma_{ij} & \text{if } i \neq j \\ r_i - \beta \sum_{k \neq i} \gamma_{ik} & \text{if } i = j \end{cases} \quad (3.42)$$

Note that, the matrix (3.42) is the Jacobian matrix of the system (3.40) evaluated at $x = 0$. According to a result of Lu and Takeuchi [15, Corollary 1], the system (3.40) possesses a globally stable positive equilibrium if $s(A) > 0$ where $s(A)$ is the stability modulus of the matrix A . Let us prove that $s(A) > 0$. Let $u = (1, \dots, 1)^T$. We have

$$A^T u = (r_1, \dots, r_n)^T \geq \lambda u, \quad \text{where } \lambda = \min\{r_1, \dots, r_n\} > 0.$$

Therefore, since A is a Metzler matrix, according to Lemma 3.5, we have $s(A) = s(A^T) \geq \lambda > 0$. \square

Some of the results obtained in the symmetrical case can be extended to the asymmetric case. For instance, we have the following result, which extend Proposition 3.3 to the asymmetric case and [3, Proposition 1], obtained in the two-patch model :

Proposition 3.8. *If $r_1 = \dots = r_n$, then the total equilibrium population, defined by (3.13) satisfies $X_T^*(\beta) \leq \sum_{i=1}^n K_i$, for all $\beta \in [0, \infty[$.*

Démonstration. The equilibrium point $E^*(\beta)$ is the solution of the algebraic system :

$$r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i) = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

As in the symmetric dispersal case, the sum of these equations shows that $E^*(\beta)$ satisfies the equation (3.11). Therefore $E^*(\beta)$ belongs to the ellipsoid defined by (3.12). The rest of the proof is the same as the proof of Prop. 3.3 and simply consists in noticing that the interior of the ellipsoid is strictly convex. \square

3.7 Conclusion

The goal of this paper was to generalize to a multi-patch model the results obtained in [2] for a two-patch model. The migration between patches is modeled by a symmetric Metzler matrix, called the connectivity matrix. When the connectivity matrix is irreducible, the system is shown (Prop. 3.2) to have a unique non-trivial equilibrium, which furthermore is globally asymptotically stable.

One of the questions we have looked at is

Question 3.9. *Is it possible, depending on the migration rate, that the total equilibrium population be larger than the sum of the capacities of each patch ?*

This question is of ecological importance since the answer gives the conditions under which dispersal is either beneficial or detrimental to total equilibrium population. We have answered this question in several particular cases. In the case that the patches do not differ with respect to the carrying capacity (i.e. $K_1 = \dots = K_n$), migration has no effect on the total equilibrium population (see Proposition 3.4). In the case when the patches do not differ with respect to the intrinsic growth rate (i.e., $r_1 = \dots = r_n$), the effect of migration is always detrimental (see Propositions 3.3 and 3.8). In the case that the patches do not differ with respect to the parameter $\alpha = r/K$ quantifying intraspecific competition (i.e., $\alpha_1 = \dots = \alpha_n$), the effect of migration is always beneficial (see Proposition 3.5). We have also answered Question 3.9 in the particular case when all patches, but one, are identical in carrying capacity, growth rate, and migration rate to and from the “central” patch. The results are similar to those of [2] : either patchiness has always a beneficial effect on the total equilibrium population, or this effect is always detrimental, or there exists a critical value β_0 of the migration rate β such that the effect is beneficial for lower values of β and detrimental for the higher values (see Proposition 3.6).

In Section 3.4 we looked at another particular case, that of perfect mixing, when the migration rate goes to infinity, in other words, when there is no restriction whatsoever on travel. We computed the equilibrium in this situation, and by perturbation arguments (see [20]), we proved that the dynamics in this ideal case provide a good approximation to the case when the migration rate is large.

In Section 3.5 we considered the case when there are only three patches. We provided numerical evidence to the fact that the answer to Question 3.9 is more subtle than in the two-patch case, in particular there may be at least two critical values where the answer changes.

In Section 3.6 we considered the asymmetrical dispersal case, that is, the connectivity matrix is no longer assumed to be symmetric. We proved that the globally asymptotically stable equilibrium still exists in this case (see Theorem 3.3).

Some questions remain open : what are the exact conditions on the model under which there might be several critical values where the answer to Question 3.9 changes ? is it possible to give a general classification of all possible cases ? To what extent would the classification of all possible cases characterize the model ? We think this problem is very difficult and warrants further work.

3.8 Appendix

3.8.1 Some properties of the total equilibrium population

In this section, we give some properties of the total equilibrium population $X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n x_i^*(\beta)$.

Lemma 3.2. *The total equilibrium population X_T^* satisfies the following relation :*

$$X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n K_i + \beta \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))}{\alpha_i x_i^*(\beta)}. \quad (3.43)$$

Démonstration. The equilibrium point $E^*(\beta)$ satisfies the system

$$0 = \alpha_i x_i^*(\beta) (K_i - x_i^*(\beta)) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta)), \quad i = 1 \dots n. \quad (3.44)$$

Dividing (3.44) by $\alpha_i x_i^*$, one obtains

$$x_i^*(\beta) = K_i + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij}(x_j^*(\beta) - x_i^*(\beta))}{\alpha_i x_i^*(\beta)}.$$

Taking the sum of these expressions gives (3.43). \square

Proposition 3.10. Consider the system (3.4). If (3.17) hold then $x_1^* = \dots = x_{n-1}^* =: x^*$ and

1. If $K < K_n$ then $K < x^* < x_n^* < K_n$.
2. If $K > K_n$ then $K > x^* > x_n^* > K_n$.

Démonstration. Suppose that (3.17) hold, that is to say $K_1 = \dots = K_{n-1} =: K$, $r_1 = \dots = r_{n-1} =: r$ and $\gamma_{n1} = \dots = \gamma_{nn-1} =: \gamma$. Then the equations (3.10) are written

$$\begin{cases} rx_i \left(1 - \frac{x_i}{K}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij}(x_j - x_i) = 0, & i = 1 \dots n-1, \\ r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + \beta \gamma \sum_{j=1}^{n-1} (x_j - x_n) = 0. \end{cases} \quad (3.45)$$

Now, consider the following system of algebraic equations

$$\begin{cases} rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) + \beta \gamma (x_n - x) = 0, \\ r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + (n-1)\beta \gamma (x - x_n) = 0. \end{cases} \quad (3.46)$$

obtained from (3.45) by replacing $x_i = x$, for $i = 1 \dots n-1$ and using the conditions $\gamma_{in} = \gamma$, for $i = 1 \dots n-1$. We first notice that if $(x = x^*, x_n = x_n^*)$ is a positive solution of (3.46) then $(x_1 = x^*, \dots, x_{n-1} = x^*, x_n = x_n^*)$ is a positive solution of system (3.45). Let us prove that System (3.46) has a unique solution (x^*, x_n^*) . Indeed, multiplying the first equation of (3.46) by $n-1$ gives the following system

$$\begin{cases} (n-1)rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) + (n-1)\beta \gamma (x_n - x) = 0, \\ r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + (n-1)\beta \gamma (x - x_n) = 0. \end{cases} \quad (3.47)$$

The system (3.47) represents the equilibrium point of a two-patch model. It is known, see [2, Prop. 1], that it has a unique solution (x^*, x_n^*) , satisfying

$$K < x^* < x_n^* < K_n \text{ if } K < K_n, \text{ and } K > x^* > x_n^* > K_n \text{ if } K > K_n. \quad (3.48)$$

For the convenience of the reader, we give here the details of the proof of (3.48). Adding the equations of (3.47) we get

$$r(n-1)x \left(1 - \frac{x}{K}\right) + r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) = 0,$$

which is the equation of an ellipse \mathcal{E} passing through the points $(0,0)$, $(K,0)$, $(0, K_n)$ and $A = (K, K_n)$. The first equation of (3.47) represents a parabola \mathcal{P} of equation $x_n = P(x)$, where

$$P(x) = x \left(1 - \frac{r}{\beta \gamma} + \frac{r}{\beta \gamma K} x\right).$$

So, the solutions of system (3.47) are defined by the intersection points between Ellipse \mathcal{E} and Parabola \mathcal{P} , as it is shown in Fig. 3.5. Since $P'(K) = 1 + \frac{r}{\beta \gamma} > 1$, this intersection lies in the triangle ABC , where $A = (K, K_n)$, $B = (K, K)$ and $C = (K_n, K_n)$, which proves (3.48). \square

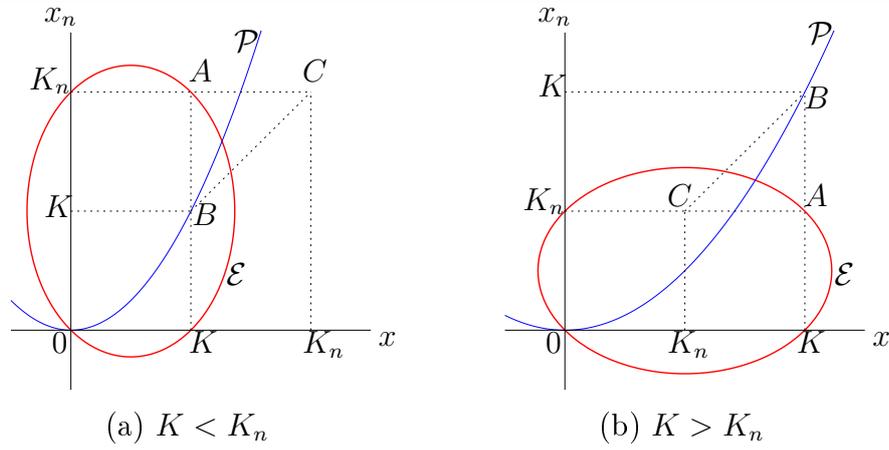


FIGURE 3.5 – The intersection point (x^*, x_n^*) , between Ellipse \mathcal{E} and Parabola \mathcal{P} , lies in the interior of triangle ABC . (a) : the case $K < K_n$. (b) : the case $K > K_n$.

Lemma 3.3. *The derivative of the total equilibrium population $X_T^*(\beta)$ at $\beta = 0$, is given by*

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = \sum_{i=1}^n \frac{1}{r_i} \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (K_j - K_i). \quad (3.49)$$

Démonstration. By differentiating the equation (3.43), at $\beta = 0$, we get :

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij} (x_j^*(0) - x_i^*(0))}{\alpha_i x_i^*(0)},$$

which gives (3.49), since $x_i^*(0) = K_i$ for $i = 1 \cdots n$. □

3.8.2 Stability modulus of a Metzler matrix

For the ease of the reader, we recall in this section the proof of a result which gives a minoration of the stability modulus of a Metzler matrix, see Lemma 3.5. This Lemma is a corollary of result which gives a minoration of the spectral radius of a non negative matrix, see Lemma 3.4. Recall that the spectral radius of matrix A is defined as

$$\rho(A) = \max \{ |\lambda| : \lambda \text{ is an eigenvalue of } A \}.$$

We have the following result [16, Lemma 8] :

Lemma 3.4. *Let A be a non negative matrix. Let $u \in \mathbb{R}^n$ and $\lambda \in \mathbb{R}$. If $Au \geq \lambda u$ then $\rho(A) \geq \lambda$.*

Démonstration. If $Au \geq \lambda u$ then, since A is non negative, $A^k u \geq \lambda^k u$ for all k . Therefore $\|A^k\| \geq \lambda^k$ for any matricial norm. Using the Gelfand formula $\rho(A) = \lim_{k \rightarrow \infty} \|A^k\|^{\frac{1}{k}}$, we obtain that $\rho(A) \geq \lambda$. □

Recall that the stability modulus of a matrix A is given by

$$s(A) = \max \{ \operatorname{Re}(\lambda) : \lambda \text{ is an eigenvalue of } A \}.$$

A matrix $A = (a_{ij})$ is said to be Metzler if $a_{ij} \geq 0$ for $i \neq j$. We have the following result [4, Lemma 8] :

Lemma 3.5. *Let A be a Metzler matrix. Let $u \in \mathbb{R}^n$ and $\lambda \in \mathbb{R}$. If $Au \geq \lambda u$ then $s(A) \geq \lambda$.*

Démonstration. Let A be a Metzler matrix, there exists $h > 0$ such that $A + hI$, where I is the identity matrix, is non negative. Let u and λ be such that $Au \geq \lambda u$. Since $(A + hI)u \geq (\lambda + h)u$, using Lemma 3.4, we deduce that $\rho(A + hI) \geq \lambda + h$. According to the Perron-Frobenius Theorem [10, Theorem 3, page 66], we have $s(A + hI) = \rho(A + hI)$. Therefore we have $s(A + hI) \geq \lambda + h$. Using $s(A + hI) = s(A) + h$, we obtain $s(A) \geq \lambda$. \square

Bibliographie

- [1] R. Arditi, L.-F Bersier and R. P. Rohr, The perfect mixing paradox and the logistic equation : Verhulst vs. Lotka. *Ecosphere*, **7** :11 (2016) :e01599. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1599>
- [2] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, In dispersal always beneficial to carrying capacity ? New insights from the multi-patch logistic equation, *Theoretical Population Biology*, **106** (2015), 45-59. <http://doi:10.1016/j.tpb.2015.10.001>
- [3] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, Asymmetric dispersal in the multi-patch logistic equation, *Theoretical Population Biology*, **120** (2018), 11-15. <http://doi:10.1016/j.tpb.2017.12.006>
- [4] A. Cvetković, Stabilizing the Metzler matrices with applications to dynamical systems, *Calcolo*, **57**,1 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10092-019-0350-3>
- [5] D. L. DeAngelis, C. C. Travis and W. M. Post, Persistence and stability of seed-dispersal species in a patchy environment, *Theoretical Population Biology*, **16** (1979), 107-125. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90008-X](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(79)90008-X)
- [6] D. L. DeAngelis and B. Zhang, Effects of dispersal in a non-uniform environment on population dynamics and competition : a patch model approach, *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, **19** (2014), 3087-3104. <http://dx.doi.org/10.3934/dcdsb.2014.19.3087>
- [7] D. L. DeAngelis, Wei-Ming Ni and B. Zhang, Effects of diffusion on total biomass in heterogeneous continuous and discrete-patch systems, *Theoretical Ecology*, **9** (2016), 443-453. <http://doi10.1007/s12080-016-0302-3>
- [8] H. I. Freedman, B. Rai and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal II : Differential Survival in a Change of Habitat, *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **115** (1986), 140-154. [https://doi.org/10.1016/0022-247X\(86\)90029-6](https://doi.org/10.1016/0022-247X(86)90029-6)
- [9] H. I. Freedman and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal I : Stability of two habitats with and without a predator, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **32** (1977), 631-648. <http://dx.doi.org/10.1137/0132052>
- [10] F. Gantmacher, The Theory of Matrices, Volume 2, AMS Chelsea Publishing, 2000.
- [11] R. D. Holt, Population dynamics in two patch environments : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution, *Theoretical Population Biology*, **28** (1985), 181-201. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(85\)90027-9](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(85)90027-9)
- [12] S. A. Levin, Dispersion and population interactions, *Amer. Natur*, **108** (1974), 207-228. <https://doi.org/10.1086/282900>

- [13] S. A. Levin, Spatial patterning and the structure of ecological communities, in *Some Mathematical Questions in Biology VII*, Vol. **8**, Amer. Math. Soc., Providence, RI., 1976.
- [14] C. Lobry, T. Sari and S. Touhami, On Tychonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Differential Equations*, **19** (1998), 1-22. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref11](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref11)
- [15] Z. Lu, Y. Takeuchi, Global asymptotic behavior in single-species discrete diffusion systems, *J. Math. Biol.*, **32** (1993), 67-77. <https://doi.org/10.1007/bf00160375>
- [16] Y. Nesterov and V. Y. Protasov, Computing closest stable nonnegative matrix, *SIAM Journal on Matrix Analysis and Applications*, **41** (2020), 1-28. <https://doi.org/10.1137/17M1144568>
- [17] H. G. Othmer, A Continuum Model for Coupled Cells, *J. Math. Biology* **17** (1983), 351-369. <https://doi.org/10.1007/bf00276521>
- [18] H. L. Smith and P. Waltman, The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition, *Cambridge studies in mathematical biology*, **13**, 1995. <https://doi.org/10.1017/CB0978051153-0043>
- [19] Y. Takeuchi, Cooperative systems theory and global stability of diffusion models, *Acta Applicandae Mathematicae*, **14** (1989), 49-57. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2358-4_6
- [20] A. N. Tikhonov, Systems of differential equations containing small parameters in the derivatives, *Mat. Sb. (N.S.)*, **31** (1952), 575-586. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref18](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref18)
- [21] W. R. Wasow, Asymptotic Expansions for Ordinary Differential Equations, *Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington, NY*, 1976.
- [22] B. P. Yurk and C. A. Cobbold, Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes, *Journal of Biological Dynamics*, **12 :1** (2018), 171-193. <https://doi.org/10.1080/17513758.2017.1410238>
- [23] N. Zaker, L. Ketchemen and F. Lutscher, The Effect of Movement Behavior on Population Density in Patchy Landscapes, *Bulletin of Mathematical Biology* **82**, 1 (2020). <https://doi.org/10.1007/s11538-019-00680-3>
- [24] B. Zhang, X. Liu, D.L. DeAngelis, W.M. Ni and G.G. Wang, Effects of dispersal on total biomass in a patchy, heterogeneous system : analysis and experiment, *Math. Biosci.*, **264** (2015), 54-62. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2015.03.005>

Chapitre 4

The multi-patch logistic equation with asymmetric migration

Cet article est rédigé par :

ELBETCH Bilel, Department of Mathematics, University Dr. Moulay Tahar of Saida, Algeria.

E-mail address : bilel.elbetch@univ-saida.dz

BENZEKRI Tounsia, Department of Mathematics, USTHB, Bab Ezzouar, Algiers, Algeria.

E-mail address : tbenzekri@usthb.dz

MASSART Daniel, IMAG, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France.

E-mail address : daniel.massart@umontpellier.fr

SARI Tewfik, ITAP, Univ Montpellier, INRAE, Montpellier SupAgro, Montpellier, France.

E-mail address : tewfik.sari@irstea.fr

Contents

4.1	Introduction	85
4.2	The mathematical model and preliminaries results	88
4.3	Perfect mixing	88
4.3.1	The fast dispersal limit	88
4.3.2	Two time scale dynamics	91
4.3.3	Comparison of $X_T^*(+\infty)$ with $\sum_i K_i$.	93
4.4	Influence of asymmetric dispersal on total population size	94
4.4.1	Asymmetric dispersal may be unfavorable to the total equilibrium population	94
4.4.2	Asymmetric dispersal may be favorable to the total equilibrium population	94
4.4.3	Independence of the total equilibrium population with respect to asymmetric dispersal	97
4.4.4	Two blocks of identical patches	97
4.5	Links between SIS and logistic patch models	101
4.5.1	The SIS patch model	101
4.5.2	Comparisons between the results on (4.9) and the results on (4.49)	102
4.6	Three-patch model	104

4.7	Conclusion	106
4.8	Appendix	107
4.8.1	The 2-patch asymmetric model	107
4.8.2	Some useful results	109

Abstract

This paper is a follow-up to a previous work, where we considered a multi-patch model, each patch following a logistic law, the patches being coupled by symmetric migration terms. In this paper we drop the symmetry hypothesis. First, in the case of perfect mixing, i.e when the migration rate tends to infinity, the total population follows a logistic law with a carrying capacity which in general is different from the sum of the n carrying capacities, and depends on the migration terms. Second, we determine, in some particular cases, the conditions under which fragmentation and asymmetrical migration can lead to a total equilibrium population greater or smaller than the sum of the carrying capacities. Finally, for the three-patch model, we show numerically the existence of at least three critical values of the migration rate for which the total equilibrium population equals the sum of the carrying capacities.

Key words : Population Dynamics, Asymmetrical migration, Logistic equation, Slow-fast systems, Perfect mixing.

4.1 Introduction

The study of the dynamics of a fragmented population is fundamental in theoretical ecology, with potentially very important applied aspects : what is the effect of migration on the general population dynamics ? What are the consequences of fragmentation on the persistence or extinction of the population ? When is a single large refuge better or worse than several small ones (this is known as the SLOSS debate ; see Hanski [18]) ?

The theoretical paradigm that has been used to treat these questions is that of a single population fragmented into patches coupled by migration, and the sub-population in each patch follows a local logistic law. This system is modeled by a non linear system of differential equations of the following form :

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + \beta \Gamma x, \quad (4.1)$$

where $x = (x_1, \dots, x_n)^T$, n is the number of patches in the system, x_i represents the population density in the i -th patch, $f(x) = (f_1(x_1), \dots, f_n(x_n))^T$, and

$$f_i(x_i) = r_i x_i (1 - x_i / K_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.2)$$

The parameters r_i and K_i are respectively the intrinsic growth rate and the carrying capacity of patch i . The term $\beta \Gamma x$ on the right hand side of the system (4.1) describes the effect of the migration between the patches, where β is the migration rate and $\Gamma = (\gamma_{ij})$ is the matrix representing the migrations between the patches. For $i \neq j$, $\gamma_{ij} > 0$ denotes the incoming flux from patch j to patch i . If $\gamma_{ij} = 0$, there is no migration. The diagonal entries of Γ satisfy the following equation

$$\gamma_{ii} = - \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ji}, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.3)$$

which means that what comes out of a patch is distributed between the other $n - 1$ patches.

In the absence of migration, ($\beta = 0$), the system (4.1) admits (K_1, \dots, K_n) as a non trivial equilibrium point. This equilibrium is globally asymptotically stable (GAS) and the total population at equilibrium is equal to the sum of the carrying capacities. The problem is whether or not the equilibrium continues to be positive and GAS, for any $\beta > 0$, and whether or not the total population at equilibrium can be greater than the sum of the carrying capacities. The case $n = 2$ and Γ symmetric

$$\Gamma = \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{bmatrix}$$

where $\gamma_{12} = \gamma_{21}$ is normalized to 1 has been considered by Freedman and Waltman [14] and Holt [19]. They analyzed the model in the case of perfect mixing ($\beta \rightarrow +\infty$) and showed that the total equilibrium population can be greater than the sum of the carrying capacities $K_1 + K_2$, so that patchiness has a beneficial effect on the total equilibrium population. More recently, Arditi et al. [1] analyzed the behaviour of the system for all values of β . They showed that only three situations occur : either for any $\beta > 0$, patchiness has a beneficial effect, or this effect is always detrimental, or the effect is beneficial for lower values of the migration coefficient β and detrimental for higher values. Arditi et al. [2] extended these results to the case of two patches coupled by asymmetric migration, corresponding to the matrix

$$\Gamma = \begin{bmatrix} -\gamma_{21} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & -\gamma_{12} \end{bmatrix}.$$

See also Poggiale et al. [25] who considered two patches coupled by asymmetric migration, in the particular case of perfect mixing.

DeAngelis et al. [8, 11] considered the case of $n > 2$ patches in a circle, with symmetric migration between any patch and its two neighbours :

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) + \beta (x_{i-1} - 2x_i + x_{i+1}), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.4)$$

where we denote $x_0 = x_n$ and $x_{n+1} = x_1$, so that the same relationships hold between x_i , x_{i-1} and x_{i+1} for all values of i . This model corresponds to the matrix Γ whose non-zero off-diagonal elements are given by

$$\gamma_{1n} = \gamma_{n1} = 1 \quad \text{and} \quad \gamma_{i,i-1} = \gamma_{i-1,i} = 1, \quad \text{for} \quad 2 \leq i \leq n.$$

The system (4.4) is a one-dimensional discrete-patch version of the standard reaction-diffusion model. In [8, 11] the perfect mixing case is described.

In [12] we considered the general symmetric migration. We studied the system :

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} (x_j - x_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.5)$$

where $\beta \gamma_{ij}$ is the rate of migration between patches i and j . This system can be written in the form of System (4.1) with $\Gamma = (\gamma_{ij})$, the symmetric matrix whose diagonal entries are defined by (4.3). We studied the total population at equilibrium, as a function of the migration rate β . We gave conditions on the system parameters that ensure that migration is beneficial or detrimental, and extended several results of [1, 8, 11].

The aim of this work is to consider the case of n patches connected by asymmetric migration. Thus, we extend [2] by considering the case $n \geq 2$, and we extend [12] by considering the case where Γ is non symmetric.

An important extension of (4.1) is the so called source-sink model, where the patches are of two types : the source patches, $1 \leq i \leq m$, with logistic dynamics, and the sink patches, $m + 1 \leq i \leq n$, with exponential decay

$$\begin{cases} f_i(x_i) = r_i x_i (1 - x_i / K_i), & i = 1, \dots, m, \\ f_i(x_i) = -r_i x_i, & i = m + 1, \dots, n. \end{cases} \quad (4.6)$$

The main problem is the number of source patches required for population persistence. For a recent study and bibliographical references the reader can consult Arino et al. [4] and Wu et al. [31].

There is another important extension of (4.1,4.2), where the dynamics on patch i is of the form

$$f_i(x_i) = r_i x_i (1 - x_i / K_i) - \gamma_i x_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.7)$$

with $\gamma_i > 0$. This model is the limit system (when $t \rightarrow +\infty$) of a susceptible-infected- susceptible (SIS) model in n patches connected by human migration. For details and further reading, see Section 4.5. Note that, when $r_i < \gamma_i$ for some patches, system (4.1,4.7) is a source-sink model. Contrary to (4.6), the mortality in sink patch is density-dependent. For more details and bibliographical references the reader is referred to [15].

Another example of source-sink model is the system considered by Nagahara et al. [24], called the ‘‘island chain’’ model, which is of the form :

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i (m_i - x_i) + \beta(x_{i-1} - 2x_i + x_{i+1}), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.8)$$

where we denote $x_0 = x_1$ and $x_{n+1} = x_n$. This model is of the form (4.1), Γ being the matrix which verifies (4.3), and whose non-zero off-diagonal elements are given by

$$\gamma_{i,i-1} = \gamma_{i-1,i} = 1, \quad \text{for } 2 \leq i \leq n.$$

In the model (4.8) the ratios $\alpha_i = r_i / K_i$ in (4.2) are equal and are normalized to 1. The constant m_i represents both the intrinsic growth rate of the species in patch i and the carrying capacity of the patch. If $m_i > 0$, then patch i is favorable to the species. It is a source. The case $m_i = 0$ is permitted and corresponds to a sink. The main purpose is to find the resource allocation (m_1, \dots, m_n) that maximizes the total population at equilibrium, under the constraint that $\sum_i m_i = m > 0$ is fixed. For more details and information on the maximization of the total population with logistic growth in a patchy environment, the reader is referred to [24] and the references therein.

For general information of the effects of patchiness and migration in both continuous and discrete cases, and the results beyond the logistic model, the reader is referred to the work of Levin [21, 22], DeAngelis et al. [8, 9, 10, 11], Freedman et al. [13], Zaker et al. [33].

It is worth noting that System (4.1) appears in metapopulation dynamics, involving explicit movements of the individuals between distinct locations. For the graph theoretic and dynamical system context in which metapopulation models are formulated, the reader is referred to Arino [3, Section 2].

The paper is organized as follows. In Section 4.2, the mathematical model of n patches, and some preliminaries results, are introduced. In Section 4.3, the behavior of the model is studied when the migration rate tends to infinity. In Section 4.4, we compare the total equilibrium population with the sum of the carrying capacities in some particular cases. In Section 4.5, the SIS patch model is considered, and the links with the logistic patch model are investigated. In Section 4.6 the three-patch model is considered, and by numerical simulations we show the existence of a new behavior for the dynamics of the total equilibrium population as a function of the migration rate. In Appendix 4.8.1, we recall some results for the two-patch model with asymmetrical migration. In Appendix 4.8.2, we prove some useful auxiliary results.

4.2 The mathematical model and preliminaries results

We consider the model of multi-patch logistic growth, coupled by asymmetric migration terms

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.9)$$

where $\gamma_{ij} \geq 0$ denotes the incoming flux from patch j to patch i , for $i \neq j$. The system (4.9) can be written in the form (4.1), where f is given by :

$$f(x) = (r_1 x_1 (1 - x_1/K_1), \dots, r_n x_n (1 - x_n/K_n))^T, \quad (4.10)$$

and $\Gamma := (\gamma_{ij})_{n \times n}$ is the matrix whose diagonal entries are given by (4.3). The matrix

$$\Gamma_0 := \Gamma - \text{diag}(\gamma_{11}, \dots, \gamma_{nn})$$

which is the same as Γ , except that the diagonal elements are 0, is called the connectivity matrix. It is the adjacency matrix of the weighted directed graph \mathcal{G} , which has exactly n vertices (the patches), and has an arrow from patch j to patch i , with weight γ_{ij} , precisely when $\gamma_{ij} > 0$.

As to the non-negativity of the solution, we have the following proposition :

Proposition 4.1. *The domain $\mathbb{R}_+^n = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n / x_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$ is positively invariant for the system (4.9).*

Démonstration. The proof is the same as in the symmetrical case [12, Prop 2.1]. □

When the connectivity matrix Γ_0 is irreducible, System (4.9) admits a unique positive equilibrium $(x_1^*(\beta), \dots, x_n^*(\beta))$, which is GAS, see [3, Theorem 2.2], [4, Theorem 1] or [12, Theorem 6.1]. In all of this work, we denote by $E^*(\beta)$ the positive equilibrium and by $X_T^*(\beta)$ the total population at equilibrium :

$$E^*(\beta) = (x_1^*(\beta), \dots, x_n^*(\beta)), \quad X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n x_i^*(\beta). \quad (4.11)$$

Remark 4.1. *The matrix Γ_0 being irreducible means that the weighted directed graph \mathcal{G} is strongly connected, which means that every patch is reachable from every other patch, either directly or through other patches. The matrix Γ is assumed to be irreducible throughout the rest of the paper.*

4.3 Perfect mixing

In this section our aim is to study the behavior of $E^*(\beta)$ and $X_T^*(\beta)$, defined by (4.11), for large migration rate, i.e when $\beta \rightarrow \infty$.

4.3.1 The fast dispersal limit

The following lemma was proved in [4, Lemma 2], we include a proof for the ease of the reader.

Lemma 4.1. *Let Γ be the migration matrix. Then, 0 is a simple eigenvalue of Γ and all non-zero eigenvalues of Γ have negative real part. Moreover, the kernel of the matrix Γ is generated by a positive vector.*

If the matrix Γ is symmetric, then $\ker \Gamma$ is generated by $u = (1, \dots, 1)^T$.

Démonstration. Let $s = \max_{i=1,\dots,n}(-\gamma_{ii})$ and let B be the matrix defined by

$$B = \Gamma + sI.$$

First, we note that since the matrix Γ verifies the property (4.3), then Γ is a singular matrix and the vector $u = (1, \dots, 1)^T$ is an eigenvector of Γ^T associated to the eigenvalue 0. Thus u is an eigenvector of B^T , with eigenvalue s .

The matrix B^T is non negative and irreducible, so by the Perron-Frobenius theorem the spectral radius

$$\rho(B^T) = \max \{|\lambda| : \lambda \text{ is an eigenvalue of } B^T\},$$

is a simple eigenvalue of the matrix B^T and it is the only eigenvalue of B^T which admits a positive eigenvector, so $s = \rho(B^T) = \rho(B)$. Therefore, $\Gamma = B - \rho(B)I$ and $\dim(\ker \Gamma) = \dim(\ker \Gamma^T) = 1$.

All other eigenvalues of B have modulus $< \rho(B)$, so their real parts are $< \rho(B)$. Since each eigenvalue of Γ is $\lambda - \rho(B)$, for some eigenvalue λ of B , all eigenvalues of Γ have negative real part.

Furthermore, according to the Perron-Frobenius theorem, there exists a positive vector δ such that $B\delta = \rho(B)\delta$, that is, $\Gamma\delta = (B - \rho(B)I)\delta = 0$. In particular, if the matrix Γ is symmetric then we may take $\delta = u$, that is, $\delta_i = 1$, for all i . \square

In all of this paper, we denote by $\delta = (\delta_1, \dots, \delta_n)^T$ a positive vector which generates the vector space $\ker \Gamma$.

Remark 4.2. *The existence, uniqueness (mod. multiplicative factor), and positivity of δ were also proved in Lemma 1 of Cosner et al. [7]. On the other hand, it is shown in Guo et al. [17, Lemma 2.1] and Gao and Dong [16, Lemma 3.1] that the vector $(\Gamma_{11}^*, \dots, \Gamma_{nn}^*)^T$ is a right eigenvector of Γ associated with the zero eigenvalue. Here, Γ_{ii}^* is the cofactor of the i -th diagonal entry of Γ . Therefore, we have explicit formula for the components of the vector δ , as functions of the coefficients of Γ , at our disposal. For two patches we have $\delta = (\gamma_{12}, \gamma_{21})^T$, and for three patches we have $\delta = (\delta_1, \delta_2, \delta_3)^T$, where*

$$\begin{cases} \delta_1 = \gamma_{12}\gamma_{13} + \gamma_{12}\gamma_{23} + \gamma_{32}\gamma_{13}, \\ \delta_2 = \gamma_{21}\gamma_{13} + \gamma_{21}\gamma_{23} + \gamma_{31}\gamma_{23}, \\ \delta_3 = \gamma_{21}\gamma_{32} + \gamma_{31}\gamma_{12} + \gamma_{31}\gamma_{32}. \end{cases} \quad (4.12)$$

The following result asserts that when $\beta \rightarrow \infty$, the equilibrium $E^*(\beta)$ converges to an element of $\ker \Gamma$.

Theorem 4.1. *For the system (4.9), we have*

$$\lim_{\beta \rightarrow +\infty} E^*(\beta) = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i} (\delta_1, \dots, \delta_n),$$

where $\alpha_i = r_i/K_i$.

Démonstration. Denote

$$E^*(\infty) = \left(\delta_1 \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i}, \dots, \delta_n \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i} \right).$$

Dividing Equation 4.1 at the equilibrium $E^*(\beta)$ by β , for $\beta > 0$, yields

$$\text{for all } \beta > 0, \quad \frac{1}{\beta} f(E^*(\beta)) + \Gamma E^*(\beta) = 0.$$

Thus any limit point, when $\beta \rightarrow \infty$, of the set $\{E^*(\beta) : \beta > 0\}$ lies in the kernel of Γ . Now, taking the sum of all equations in

$$r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i) = 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

we see that $E^*(\beta)$ lies in the ellipsoid

$$\mathbb{E}^{n-1} = \left\{ x \in \mathbb{R}^n : \Theta(x) := \sum_{i=1}^n r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) = 0 \right\}.$$

The ellipsoid \mathbb{E}^{n-1} is compact, so the equilibrium $E^*(\beta)$ has at least one limit point in \mathbb{E}^{n-1} , when β goes to infinity. Since the kernel of Γ has dimension 1, and \mathbb{E}^{n-1} is the boundary of a convex set, $\mathbb{E}^{n-1} \cap \ker \Gamma$ consists of at most two points. Since the origin and $E^*(\infty)$ both lie in $\mathbb{E}^{n-1} \cap \ker \Gamma$, we get that

$$\mathbb{E}^{n-1} \cap \ker \Gamma = \{0, E^*(\infty)\}.$$

Therefore, to prove the convergence of $E^*(\beta)$ to $E^*(\infty)$, it suffices to prove that the origin cannot be a limit point of $E^*(\beta)$. We claim that for any β , there exists i such that $x_i^*(\beta) \geq K_i$, which entails that $E^*(\beta)$ is bounded away from the origin. The coordinates of the vector $\Gamma E^*(\beta)$ sum to zero, hence at least one of them, say, the i -th, is non negative. Then

$$r_i x_i^*(\beta) \left(1 - \frac{x_i^*(\beta)}{K_i}\right) \leq 0,$$

and since $x_i^*(\beta)$ cannot be negative or 0, we have $x_i^*(\beta) \geq K_i$. □

As a corollary of the previous theorem, we obtain the following result, which describes the total equilibrium population for perfect mixing :

Proposition 4.2. *We have*

$$X_T^*(+\infty) = \lim_{\beta \rightarrow +\infty} \sum_{i=1}^n x_i^*(\beta) = \left(\sum_{i=1}^n \delta_i \right) \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i}. \quad (4.13)$$

Denote $K = (K_1, \dots, K_n)^T$. If $K = \lambda \delta$ with $\lambda > 0$, that is to say $K \in \ker \Gamma$, then $X_T^*(+\infty) = \lambda \sum_{i=1}^n \delta_i = \sum_{i=1}^n K_i$.

Démonstration. For the proof of (4.13), it suffices to sum the n components of the point $E^*(\infty)$. For the case $K \in \ker \Gamma$, it suffices to replace K_i by $\lambda \delta_i$ in (4.13). □

Actually, when $K \in \ker \Gamma$, we have $X_T^*(\beta) = \sum_i K_i$ for all $\beta > 0$, see Prop. 4.8.

In the case $n = 2$, one has $\delta_1 = \gamma_{12}$ and $\delta_2 = \gamma_{21}$, as shown in Remark 4.2. Therefore (4.13) becomes

$$X_T^*(+\infty) = (\gamma_{12} + \gamma_{21}) \frac{\gamma_{12} r_1 + \gamma_{21} r_2}{\gamma_{12}^2 \alpha_1 + \gamma_{21}^2 \alpha_2},$$

which is the formula given by Arditi et al. [2, Equation 7] and by Poggiale et al. [25, page 362]. If the matrix Γ is symmetric, one has $\delta_i = 1$, for all i , as shown in Lemma 4.1. Therefore (4.13) specializes to the formula given in [12, Equation (24)] :

$$X_T^*(+\infty) = n \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n r_i / K_i}.$$

4.3.2 Two time scale dynamics

In [12] we also obtained the formula (4.13), in the symmetrical n -patch case (i.e the matrix Γ is symmetric), by using singular perturbation theory, see [12, Theorem 4.6].

We showed that, if $(x_1(t, \beta), \dots, x_n(t, \beta))$ is the solution of (4.5), with initial condition (x_1^0, \dots, x_n^0) , then, when $\beta \rightarrow \infty$, the total population $\sum x_i(t, \beta)$ is approximated by $X(t)$, the solution of the logistic equation

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{nK} \right), \quad \text{where } r = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{n}, \quad K = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n \alpha_i} \quad \text{and } \alpha_i = \frac{r_i}{K_i} \quad (4.14)$$

with initial condition $X_0 = \sum x_i^0$. Therefore the total population behaves like the solution of the logistic equation given by (4.14). In addition, one obtains the following property : with the exception of a small initial interval, the population densities $x_i(t, \beta)$ are approximated by $X(t)/n$, see [12, Formula (37)]. Therefore, this approximation shows that, when t and β tend to ∞ , the population density $x_i(t, \beta)$ tends toward $\frac{\sum r_i}{\sum \alpha_i}$, and in addition, $x_i(t, \beta)$ quickly jumps from its initial condition x_i^0 to the average X_0/n and then is very close to $X(t)/n$. Our aim is to generalize this result for the asymmetrical n -patch model (4.9) (i.e the matrix Γ is non symmetric). To avoid any confusion with $X(t)$, which is the total population, we denote $Y(t)$ the solution of the logistic equation (4.15), and we prove that $X(t)$ is asymptotically equivalent, when β goes to infinity, to $Y(t)$. We have the following result

Theorem 4.2. *Let $(x_1(t, \beta), \dots, x_n(t, \beta))$ be the solution of the system (4.9) with initial condition (x_1^0, \dots, x_n^0) satisfying $x_i^0 \geq 0$ for $i = 1 \dots n$. Let $Y(t)$ be the solution of the logistic equation*

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{[\sum_{i=1}^n \delta_i] K} \right), \quad (4.15)$$

where

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i}, \quad K = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i} \quad \text{and } \alpha_i = \frac{r_i}{K_i}, \quad (4.16)$$

with initial condition $X_0 = \sum_{i=1}^n x_i^0$. Then, when $\beta \rightarrow \infty$, we have

$$\sum_{i=1}^n x_i(t, \beta) = Y(t) + o(1), \quad \text{uniformly for } t \in [0, +\infty) \quad (4.17)$$

and, for any $t_0 > 0$, we have

$$x_i(t, \beta) = \frac{\delta_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i} Y(t) + o(1), \quad i = 1, \dots, n, \quad \text{uniformly for } t \in [t_0, +\infty). \quad (4.18)$$

Démonstration. Let $X(t, \beta) = \sum_{i=1}^n x_i(t, \beta)$. We rewrite the system (4.9) using the variables (X, x_1, \dots, x_{n-1}) , and get :

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \sum_{i=1}^n r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right), \\ \frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i), \quad i = 1, \dots, n-1. \end{cases} \quad (4.19)$$

This system is actually a system in the variables (X, x_1, \dots, x_{n-1}) , since, whenever x_n appears in the right hand side of (4.19), it should be replaced by

$$x_n = X - \sum_{i=1}^{n-1} x_i. \quad (4.20)$$

When $\beta \rightarrow \infty$, (4.19) is a *slow-fast* system, with one *slow variable*, X , and $n - 1$ *fast variables*, x_i for $i = 1 \cdots n - 1$. As suggested by Tikhonov's theorem [20, 28, 30], we consider the dynamics of the fast variables in the time scale $\tau = \beta t$. We get

$$\frac{dx_i}{d\tau} = \frac{1}{\beta} r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) + \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i), \quad i = 1, \dots, n - 1.$$

where x_n is given by (4.20). In the limit $\beta \rightarrow \infty$, we find the *fast dynamics*

$$\frac{dx_i}{d\tau} = \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j - \gamma_{ji} x_i), \quad i = 1, \dots, n - 1.$$

This is an $(n - 1)$ -dimensional linear differential system in the variable $Z := (x_1, \dots, x_{n-1})$, which can be rewritten in matricial form :

$$\dot{Z} = \mathcal{L}Z + XV, \quad \text{with} \quad \mathcal{L} := L - U, \quad (4.21)$$

where $L := (\gamma_{ij})_{n-1 \times n-1}$ is the sub matrix of the matrix Γ , obtained by dropping the last row and the last column of Γ , V is the vector defined by $V := (\gamma_{in})_{n-1 \times 1}$ and $U = (V; \dots; V)$.

By Lemma 4.4, the matrix \mathcal{L} is stable, that is, all of its eigenvalues have negative real part. Therefore, it is invertible and the equilibrium of the system (4.21) is GAS. This equilibrium is given by

$$\left(\frac{\delta_1}{\sum_{i=1}^n \delta_i} X, \dots, \frac{\delta_{n-1}}{\sum_{i=1}^n \delta_i} X \right)^T.$$

Indeed, we denote by $L^{(i)}, U^{(i)}$ and $V^{(i)}$ the i -th row of the matrix L, U and the vector V respectively. We have :

$$\begin{aligned} \frac{\delta_n}{\sum_{i=1}^n \delta_i} (L^{(i)} - U^{(i)}) \begin{pmatrix} \frac{\delta_1}{\delta_n} X & \dots & \frac{\delta_{n-1}}{\delta_n} X \end{pmatrix}^T &= -\frac{\delta_n}{\sum_{i=1}^n \delta_i} X \gamma_{in} - \frac{\sum_{i=1}^{n-1} \delta_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i} X \gamma_{in} \\ &= -X \gamma_{in} = -X V^{(i)}. \end{aligned}$$

Thus, the slow manifold of System (4.19) is given by

$$x_i = \frac{\delta_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i} X, \quad i = 1, \dots, n - 1. \quad (4.22)$$

As this manifold is GAS, Tikhonov's theorem ensures that after a fast transition toward the slow manifold, the solutions of (4.19) are approximated by the solutions of the *reduced model*, which is obtained by replacing (4.22) into the dynamics of the slow variable, that is :

$$\frac{dX}{dt} = \sum_{i=1}^n r_i \frac{X}{\sum_{i=1}^n \delta_i} \delta_i \left(1 - \frac{X}{(\sum_{i=1}^n \delta_i) K_i} \delta_i \right) = rX \left(1 - \frac{X}{(\sum_{i=1}^n \delta_i) K} \right),$$

where r and K are defined in (4.16). Therefore, the reduced model is (4.15). Since (4.15) admits

$$X^* = \left(\sum_{i=1}^n \delta_i \right) K = \left(\sum_{i=1}^n \delta_i \right) \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i}$$

as a positive equilibrium point, which is GAS in the positive axis, the approximation given by Tikhonov's theorem holds for all $t \geq 0$ for the slow variable and for all $t \geq t_0 > 0$ for the fast variables, where t_0 is as small as we want. Therefore, letting $Y(t)$ be the solution of the reduced model (4.15) with initial condition $Y(0) = X(0, \beta) = \sum_{i=1}^n x_i^0$, then, when $\beta \rightarrow \infty$, we have the approximations (4.17) and (4.18). \square

In the case of perfect mixing, the approximation (4.17) shows that the total population behaves like the solution of the single logistic equation (4.16) and then, when t and β tend to ∞ , the total population $\sum x_i(t, \beta)$ tends toward $(\sum_{i=1}^n \delta_i) K = (\sum_{i=1}^n \delta_i) \frac{\sum \delta_i r_i}{\sum \delta_i^2 \alpha_i}$ as stated in Prop. 4.2. The approximation (4.18) shows that, with the exception of a thin initial boundary layer, where the population density $x_i(t, \beta)$ quickly jumps from its initial condition x_i^0 to $\delta_i X_0 / \sum_{i=1}^n \delta_i$, each patch of the n -patch model behaves like the logistic equation

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{\delta_i K} \right) \quad \text{where} \quad r = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i}, \quad K = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i r_i}{\sum_{i=1}^n \delta_i^2 \alpha_i}, \quad \alpha_i = \frac{r_i}{K_i}. \quad (4.23)$$

Hence, when t and β tend to ∞ , the population density $x_i(t, \beta)$ tends toward $\delta_i \frac{\sum \delta_i r_i}{\sum \delta_i^2 \alpha_i}$, as stated in Theorem 4.1.

Remark 4.3. *The single logistic equation (4.23) gives an approximation of the population density in each patch in the case of perfect mixing. The intrinsic growth rate r in (4.23) is the arithmetic mean of the r_1, \dots, r_n , weighted by $\delta_1, \dots, \delta_n$, and the carrying capacity K is the harmonic mean of K_i/δ_i , weighted by $\delta_i r_i, i = 1, \dots, n$. We point out the similarity between our expression for the carrying capacity in the limit $\beta \rightarrow \infty$, and the expression obtained in spatial homogenization, see e.g [32, Formula 81] and also [33, Formula 28].*

4.3.3 Comparison of $X_T^*(+\infty)$ with $\sum_i K_i$.

According to Formula (4.13), it is clear that the total equilibrium population at $\beta = 0$ and at $\beta = +\infty$ are different in general.

In the remainder of this section, we give some conditions, in the space of parameters r_i, K_i, α_i and δ_i , for limit of the total equilibrium population when $\beta \rightarrow \infty$ to be greater or smaller than the sum of the carrying capacities. We show that all three cases are possible, i.e $X_T^*(+\infty)$ can be greater than, smaller than, or equal to $X_T^*(0)$. First, we start by giving some particular values of the parameters for which equality holds.

Proposition 4.3. *Consider the system (4.9). If the vector $(\frac{1}{\alpha_1}, \dots, \frac{1}{\alpha_n})^T$ lies in $\ker \Gamma$, then $X_T^*(+\infty) = \sum_i K_i$.*

Démonstration. Direct consequence of the equation (4.13). □

Note that, if the matrix Γ is symmetric, then by Lemma 4.1, Prop. 4.3 says that if all α_i are equal, then $X_T^*(\infty) = \sum_i K_i$, which is [12, Prop 4.4].

In the next proposition, we give two cases which ensure that $X_T^*(0)$ can be greater or smaller than $X_T^*(+\infty)$. This result can be stated as the following proposition :

Proposition 4.4. *Consider the system (4.9).*

1. *If $\frac{K_1}{\delta_1} \leq \dots \leq \frac{K_n}{\delta_n}$ and $\delta_1 \alpha_1 \leq \dots \leq \delta_n \alpha_n$, or if $\frac{K_1}{\delta_1} \geq \dots \geq \frac{K_n}{\delta_n}$ and $\delta_1 \alpha_1 \geq \dots \geq \delta_n \alpha_n$, then $X_T^*(+\infty) \geq X_T^*(0)$.*
2. *If $\frac{K_1}{\delta_1} \geq \dots \geq \frac{K_n}{\delta_n}$ and $\delta_1 \alpha_1 \leq \dots \leq \delta_n \alpha_n$, or if $\frac{K_1}{\delta_1} \leq \dots \leq \frac{K_n}{\delta_n}$ and $\delta_1 \alpha_1 \geq \dots \geq \delta_n \alpha_n$, then $X_T^*(+\infty) \leq X_T^*(0)$.*

In both items, if at least one of the inequalities in $\frac{K_1}{\delta_1} \leq \dots \leq \frac{K_n}{\delta_n}$ or $\frac{K_1}{\delta_1} \geq \dots \geq \frac{K_n}{\delta_n}$ is strict, then the inequality is strict in the conclusion.

Démonstration. Apply Lemma 4.5 with the following choice : $w_i = \delta_i$, $u_i = \frac{K_i}{\delta_i}$, and $v_i = \delta_i \alpha_i$, for all $i = 1, \dots, n$. \square

If the matrix Γ is symmetric, one has $\delta_i = 1$, for all i , as shown in Lemma 4.1. Therefore Prop. 4.4 becomes

Corollary 4.1. *Consider the system (4.9). Assume that Γ is symmetric.*

1. *If $K_1 \leq \dots \leq K_n$ and $\alpha_1 \leq \dots \leq \alpha_n$, or if $K_1 \geq \dots \geq K_n$ and $\alpha_1 \geq \dots \geq \alpha_n$, then $X_T^*(+\infty) \geq X_T^*(0)$.*
2. *If $K_1 \geq \dots \geq K_n$ and $\alpha_1 \leq \dots \leq \alpha_n$, or if $K_1 \leq \dots \leq K_n$ and $\alpha_1 \geq \dots \geq \alpha_n$, then $X_T^*(+\infty) \leq X_T^*(0)$.*

This result implies Items 1 and 2 of [10, Theorem B.1], which were obtained for the model (4.4) in the particular case $r_i = K_i$.

4.4 Influence of asymmetric dispersal on total population size

In this section, we will compare, in some particular cases of the system (4.9), the total equilibrium population $X_T^*(\beta) = x_1^*(\beta) + \dots + x_n^*(\beta)$, with the sum of carrying capacities denoted by $X_T^*(0) = K_1 + \dots + K_n$, when the rate of migration β varies from zero to infinity. We show that the total equilibrium population, $X_T^*(\beta)$, is generally different from the sum of the carrying capacities $X_T^*(0)$. Depending on the local parameters of the patches and the kernel of the matrix Γ , $X_T^*(\beta)$ can either be greater than, smaller than, or equal to the sum of the carrying capacities.

4.4.1 Asymmetric dispersal may be unfavorable to the total equilibrium population

When Γ is symmetric, we have already proved that if all the growth rates are equal then dispersal is always unfavorable to the total equilibrium population, see [12, Prop. 3.1]. We also noticed that the result still holds in the general case when Γ is not necessarily symmetric, see [12, Prop. 6.2]. Hence we have the following

Proposition 4.5. *If $r_1 = \dots = r_n$ then*

$$X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n x_i^*(\beta) \leq \sum_{i=1}^n K_i, \quad \text{for all } \beta \geq 0.$$

For a two-patch logistic model, this result has been proved by Arditi et al. [1, Prop. 2, item 3] for symmetric dispersal and for asymmetric dispersal [2, Prop. 1, item 3].

4.4.2 Asymmetric dispersal may be favorable to the total equilibrium population

In this section, we give a situation where the dispersal is favorable to the total equilibrium population. Mathematically speaking :

Proposition 4.6. *Assume that for all $j < i$, $\alpha_i \gamma_{ij} = \alpha_j \gamma_{ji}$. Then*

$$X_T^*(\beta) \geq \sum_{i=1}^n K_i \quad \text{for all } \beta \geq 0.$$

Moreover, if there exist i_0 and $j_0 \neq i_0$ such that $r_{i_0} \neq r_{j_0}$, then $X_T^*(\beta) > \sum_{i=1}^n K_i$, for all $\beta > 0$.

Démonstration. The equilibrium point $E^*(\beta)$ satisfies the system

$$0 = \alpha_i x_i^*(\beta) (K_i - x_i^*(\beta)) + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta)), \quad i = 1 \cdots n. \quad (4.24)$$

Dividing (4.24) by $\alpha_i x_i^*$, one obtains

$$x_i^*(\beta) = K_i + \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta)}{\alpha_i x_i^*(\beta)}.$$

Taking the sum of these expressions shows that the total equilibrium population X_T^* satisfies the following relation :

$$\begin{aligned} X_T^*(\beta) &= \sum_{i=1}^n K_i + \beta \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta)}{\alpha_i x_i^*(\beta)} \\ &= \sum_{i=1}^n K_i + \beta \sum_{j < i} \left(\frac{\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta)}{\alpha_i x_i^*(\beta)} + \frac{\gamma_{ji} x_i^*(\beta) - \gamma_{ij} x_j^*(\beta)}{\alpha_j x_j^*(\beta)} \right) \\ &= \sum_{i=1}^n K_i + \beta \sum_{j < i} \frac{(\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta)) (\alpha_j x_j^*(\beta) - \alpha_i x_i^*(\beta))}{\alpha_j \alpha_i x_j^*(\beta) x_i^*(\beta)}. \end{aligned} \quad (4.25)$$

The conditions $\alpha_i \gamma_{ij} = \alpha_j \gamma_{ji}$ can be written $\kappa_{ij} := \alpha_i / \gamma_{ji} = \alpha_j / \gamma_{ij}$ for all $j < i$, such that $\gamma_{ij} \neq 0$ and $\gamma_{ji} \neq 0$. Therefore, there exists $\kappa_{ij} > 0$ such that

$$\alpha_j = \kappa_{ij} \gamma_{ij} \text{ and } \alpha_i = \kappa_{ij} \gamma_{ji} \text{ for all } i, j \text{ with } \gamma_{ij} \neq 0 \text{ and } \gamma_{ji} \neq 0.$$

Replacing α_i and α_j in (4.25), one obtains

$$X_T^*(\beta) = \sum_{i=1}^n K_i + \beta \sum_{j < i} \frac{\kappa_{ij} (\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta))^2}{\alpha_j \alpha_i x_j^*(\beta) x_i^*(\beta)} \geq \sum_{i=1}^n K_i. \quad (4.26)$$

Equality holds if and only if $\beta = 0$ or $\gamma_{ij} x_j^*(\beta) - \gamma_{ji} x_i^*(\beta) = 0$, for all i and j . Let us prove that if at least two patches have different growth rates, then equality cannot hold for $\beta > 0$. Suppose that there exists $\beta^* > 0$ such that the positive equilibrium satisfies

$$\forall i, j, \quad \gamma_{ij} x_j^*(\beta^*) = \gamma_{ji} x_i^*(\beta^*). \quad (4.27)$$

Replacing the equation (4.27) in the system (4.24), we get that $x_i^*(\beta^*) = K_i$, for all i . Therefore, from (4.27), it is seen that, for all i and j , $K_j \gamma_{ij} = K_i \gamma_{ji}$. From these equations and the conditions $\alpha_i \gamma_{ij} = \alpha_j \gamma_{ji}$, we get $r_i = r_j$, for all i and j . This is a contradiction with the hypothesis that there exists two patches with different growth rates. Hence the equality in (4.26) holds if and only if $\beta = 0$. \square

When the matrix Γ is irreducible and symmetric, the hypothesis of Prop. 4.6 implies that $\alpha_i = \alpha_j$ for all i and j . Indeed if two patches i and j are connected (i.e. $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} \neq 0$), then we have $\alpha_i = \alpha_j$. As the matrix Γ is irreducible, for two arbitrary patches, there exists a finite sequence (i, \dots, j) which begins in i and ends in j , such that $\gamma_{ab} \neq 0$ for all successive patches a and b in (i, \dots, j) . Hence $\alpha_a = \alpha_b$ for all a and b in (i, \dots, j) . Hence, $\alpha_i = \alpha_j$. So, when the matrix Γ is symmetric, Prop. 4.6 says that if all α_i are equal, dispersal enhances population growth, which is [12, Prop. 3.3].

Note that, when $n = 2$, Prop 4.6 asserts that if $\alpha_2/\alpha_1 = \gamma_{12}/\gamma_{21}$, then $X_T^*(\beta) > K_1 + K_2$, which is a result of Arditi et al. [2, Prop. 2, item b]. See also Prop. 4.12, and note that the condition $\alpha_2/\alpha_1 = \gamma_{12}/\gamma_{21}$ implies that $(\gamma_{12}, \gamma_{21}) \in \mathcal{J}_0$.

For three patches or more, if the matrix Γ does not verify the condition $(\forall i, j, \gamma_{ij} = 0 \iff \gamma_{ji} = 0)$, then the hypothesis of Prop. 4.6, that for all $j < i$, $\alpha_i \gamma_{ij} = \alpha_j \gamma_{ji}$ cannot be satisfied. Note that the hypothesis $\alpha_i \gamma_{ij} = \alpha_j \gamma_{ji}$ implies that, for all $i = 1, \dots, n$, one has

$$\sum_{j=1}^n \frac{\gamma_{ij}}{\alpha_j} = \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij}}{\alpha_j} - \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ji}}{\alpha_i} = \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\alpha_i \gamma_{ij} - \alpha_j \gamma_{ji}}{\alpha_i \alpha_j} = 0.$$

Therefore we can make the following remark :

Remark 4.4. *The hypothesis of Prop. 4.6 implies that $(\frac{1}{\alpha_1}, \dots, \frac{1}{\alpha_n})^T \in \ker \Gamma$.*

We make the following conjecture :

Conjecture 4.1. *If $(\frac{1}{\alpha_1}, \dots, \frac{1}{\alpha_n})^T \in \ker \Gamma$ then*

$$X_T^*(\beta) \geq \sum_{i=1}^n K_i, \quad \text{for all } \beta \geq 0.$$

This conjecture is true for the particular case of Prop. 4.6. It is also true for two-patch models and for n -patch models with symmetric dispersal. It agrees with Prop. 4.3.

Proposition 4.7. *The derivative of the total equilibrium population $X_T^*(\beta)$ at $\beta = 0$ is given by :*

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{r_i} \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} K_j \right). \quad (4.28)$$

In particular, if $K \in \ker \Gamma$, where $K = (K_1, \dots, K_n)^T$, then $\frac{dX_T^}{d\beta}(0) = 0$.*

Démonstration. By differentiating the equation (4.25) at $\beta = 0$, we get :

$$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\gamma_{ij} x_j^*(0) - \gamma_{ji} x_i^*(0)}{\alpha_i x_i^*(0)},$$

which gives (4.28), since $x_i^*(0) = K_i$ for all $i = 1, \dots, n$.

If $K \in \ker \Gamma$, then $\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} K_j = 0$ for all i , so that $\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) = 0$. □

Actually, when $K \in \ker \Gamma$, we prove that $X_T^*(\beta)$ is constant, so that $\frac{dX_T^*}{d\beta}(\beta) = 0$ for all $\beta \geq 0$, not only for $\beta = 0$, see Proposition 4.8.

4.4.3 Independence of the total equilibrium population with respect to asymmetric dispersal

In the next proposition we give sufficient and necessary conditions for the total equilibrium population not to depend on the migration rate.

Proposition 4.8. *The equilibrium $E^*(\beta)$ does not depend on β if and only if $(K_1, \dots, K_n)^T \in \ker \Gamma$. In this case we have $E^*(\beta) = (K_1, \dots, K_n)$ for all $\beta > 0$.*

Démonstration. The equilibrium $E^*(\beta)$ is the unique positive solution of the equation

$$f(x) + \beta \Gamma x = 0, \quad (4.29)$$

where f is given by (4.10). Suppose that the equilibrium $E^*(\beta)$ does not depend on β , then we replace in Equation (4.29) :

$$f(E^*(\beta)) + \beta \Gamma E^*(\beta) = 0. \quad (4.30)$$

The derivative of (4.30) with respect to β gives

$$\Gamma E^*(\beta) = 0. \quad (4.31)$$

Replacing the equation (4.31) in the equation (4.30), we get $f(E^*(\beta)) = 0$, so $E^*(\beta) = (K_1, \dots, K_n)$. From the equation (4.31), we conclude that $(K_1, \dots, K_n)^T \in \ker \Gamma$.

Now, suppose that $(K_1, \dots, K_n)^T \in \ker \Gamma$, then (K_1, \dots, K_n) satisfies the equation (4.29), for all $\beta \geq 0$. So, $E^*(\beta) = (K_1, \dots, K_n)$, for all $\beta \geq 0$, which proves that the total equilibrium population is independent of the migration rate β . \square

If the matrix Γ is symmetric, the previous proposition asserts that the K_i , for $i = 1, \dots, n$, are equal if and only if $E^* = (K, \dots, K)$, where K is the common value of the K_i . This is [12, Proposition 3.2]. For $n = 2$, Prop. 4.8 asserts that if $K_1/K_2 = \gamma_{12}/\gamma_{21}$ then $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2$ for all β , which is [2, Proposition 2, item c]. See also the last item of Prop. 4.12.

4.4.4 Two blocks of identical patches

We consider the model (4.9) and we assume that there are two blocks, denoted I and J , of identical patches, such that $I \cup J = \{1, \dots, n\}$. Let p be the number of patches in I and $q = n - p$ be the number of patches in J . Without loss of generality we can take $I = \{1, \dots, p\}$ and $J = \{p + 1, \dots, n\}$. The patches being identical means that they have the same specific growth rate r_i and carrying capacity K_i . Therefore we have

$$\begin{aligned} r_1 = \dots = r_p, & \quad K_1 = \dots = K_p, \\ r_{p+1} = \dots = r_n, & \quad K_{p+1} = \dots = K_n. \end{aligned} \quad (4.32)$$

For each patch $i \in I$ we denote by γ_{iJ} the flux from block J to patch i , and for each patch $j \in J$ we denote by γ_{jI} the flux from block I to patch j , as defined in Table 4.1. For each patch i we denote by T_i the sum of all migration rates γ_{ji} from patch i to another patch $j \neq i$ (i.e. the outgoing flux of patch i) minus the sum of the migration rates γ_{ik} from patch k to patch i , where k belongs to the same block as i . Hence, we have :

$$\begin{cases} \text{If } i \in I, & \text{then } T_i = \sum_{j \in J} \gamma_{ji} + \sum_{k \in I \setminus \{i\}} (\gamma_{ki} - \gamma_{ik}). \\ \text{If } j \in J, & \text{then } T_j = \sum_{i \in I} \gamma_{ij} + \sum_{k \in J \setminus \{j\}} (\gamma_{kj} - \gamma_{jk}). \end{cases} \quad (4.33)$$

TABLE 4.1 – Definitions and notations of fluxes
Definition

Flux	Definition
$\gamma_{iJ} = \sum_{j \in J} \gamma_{ij}$	For $i \in I$, γ_{iJ} is the flux from block J to patch i , i.e. the sum of the migration rates γ_{ij} from patch $j \in J$ to patch i .
$\gamma_{jI} = \sum_{i \in I} \gamma_{ij}$	For $j \in J$, γ_{jI} is the flux from block I to patch j , i.e. the sum of the migration rates γ_{ji} from patch $i \in I$ to patch j .
$\gamma_{IJ} = \sum_{i \in I, j \in J} \gamma_{ij}$	γ_{IJ} is the flux from block J to block I , i.e. the sum of the migration rates γ_{ij} from patch $j \in J$, to patch $i \in I$.
$\gamma_{JI} = \sum_{i \in I, j \in J} \gamma_{ji}$	γ_{JI} is the flux from block I to block J , i.e. the sum of the migration rates γ_{ji} from patch $i \in I$, to patch $j \in J$.

We make the following assumption on the migration rates :

$$\begin{aligned} \gamma_{1J} = \dots = \gamma_{pJ}, & \quad \gamma_{(p+1)I} = \dots = \gamma_{nI} \\ T_1 = \dots = T_p, & \quad T_{p+1} = \dots = T_n \end{aligned} \quad (4.34)$$

where γ_{iJ} , for $i \in I$ and γ_{jI} , for $j \in J$ are defined in Table 4.1 and T_i are given by (4.33).

We have the following result :

Lemma 4.2. *Assume that the conditions (4.34) are satisfied, then for all $i \in I$ and $j \in I$ one has*

$$\gamma_{iJ} = \gamma_{IJ}/p, \quad \gamma_{jI} = \gamma_{JI}/q, \quad T_i = \gamma_{JI}/p, \quad T_j = \gamma_{IJ}/q. \quad (4.35)$$

where γ_{IJ} and γ_{JI} are defined in Table 4.1.

Démonstration. The result follows from $\sum_{i \in I} \gamma_{iJ} = \gamma_{IJ}$, $\sum_{i \in J} \gamma_{jI} = \gamma_{JI}$, $\sum_{i \in I} T_i = \gamma_{JI}$ and $\sum_{i \in J} T_j = \gamma_{IJ}$. \square

In the next theorem, we will show that, at the equilibrium, and under certain conditions relating to the migration rates, we can consider the n -patch model as a 2-patch model coupled by migration terms, which are not symmetric in general. Mathematically, we can state our main result as follows :

Theorem 4.3. *Assume that the conditions (4.32) and (4.34) are satisfied. Then the equilibrium of (4.9) is of the form*

$$x_1 = x_1^*, \dots, x_p = x_1^*, \quad x_{p+1} = x_n^*, \dots, x_n = x_n^*$$

where (x_1^*, x_n^*) is the solution of the equations

$$\begin{cases} pr_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta (\gamma_{IJ} x_n - \gamma_{JI} x_1) = 0, \\ qr_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + \beta (\gamma_{JI} x_1 - \gamma_{IJ} x_n) = 0, \end{cases} \quad (4.36)$$

that is to say, (x_1^*, x_n^*) is the equilibrium of a 2-patch model, with specific growth rates pr_1 and qr_n , carrying capacities K_1 and K_n and migration rates γ_{JI} from patch 1 to patch 2 and γ_{IJ} from patch 2 to patch 1.

Démonstration. Assume that the conditions (4.32) are satisfied. Then the equilibrium of (4.9) is the unique positive solution of the set of algebraic equations

$$\begin{cases} r_1 x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_1}\right) + \beta \sum_{k=1, k \neq i}^n (\gamma_{ik} x_k - \gamma_{ki} x_i) = 0, & i = 1, \dots, p, \\ r_n x_j \left(1 - \frac{x_j}{K_n}\right) + \beta \sum_{k=1, k \neq j}^n (\gamma_{jk} x_k - \gamma_{kj} x_j) = 0, & j = p+1, \dots, n. \end{cases} \quad (4.37)$$

We consider the following set of algebraic equations obtained from (4.37) by replacing $x_i = x_1$ for $i = 1 \dots p$ and $x_i = x_n$ for $i = p+1 \dots n$:

$$\begin{cases} r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta (\gamma_{iJ} x_n - T_i x_1) = 0, & i = 1, \dots, p, \\ r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + \beta (\gamma_{jI} x_1 - T_j x_n) = 0, & j = p+1, \dots, n. \end{cases} \quad (4.38)$$

Now, using the assumptions (4.34), together with the relations (4.35), we see that the system (4.38) is equivalent to the set of two algebraic equations :

$$\begin{cases} r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) + \beta \left(\frac{\gamma_{JJ}}{p} x_n - \frac{\gamma_{JI}}{p} x_1\right) = 0, \\ r_n x_n \left(1 - \frac{x_n}{K_n}\right) + \beta \left(\frac{\gamma_{JI}}{q} x_1 - \frac{\gamma_{JJ}}{q} x_n\right) = 0. \end{cases} \quad (4.39)$$

We first notice that if $x_1 = x_1^*$, $x_n = x_n^*$ is a positive solution of (4.39) then $x_i = x_1^*$ for $i = 1, \dots, p$ and $x_j = x_n^*$ for $j = 1, \dots, n$ is a positive solution of (4.37). Let us prove that (4.39) has a unique solution (x_1^*, x_n^*) . Indeed, multiplying the first equation by p and the second one by q , we deduce that (4.39) can be written in the form (4.36). \square

As a corollary of the previous theorem we obtain the following result which describes the total equilibrium population in the two blocks :

Corollary 4.2. *Assume that the conditions (4.32) and (4.34) are satisfied. Then the total equilibrium population $X_T^*(\beta) = px_1^*(\beta) + qx_n^*(\beta)$ of (4.9) behaves like the total equilibrium population of the 2-patch model*

$$\begin{cases} \frac{dy_1}{dt} = r_1 y_1 \left(1 - \frac{y_1}{pK_1}\right) + \beta (\gamma_{12} y_n - \gamma_{21} y_1), \\ \frac{dy_n}{dt} = r_n y_n \left(1 - \frac{y_n}{qK_n}\right) + \beta (\gamma_{21} y_1 - \gamma_{12} y_n), \end{cases} \quad (4.40)$$

with specific growth rates r_1 and r_n , carrying capacities pK_1 and qK_n , and migration rates $\gamma_{21} = \frac{\gamma_{JI}}{p}$, $\gamma_{12} = \frac{\gamma_{JJ}}{q}$.

Démonstration. From Theorem 4.3, we see that (x_1^*, x_n^*) is the positive solution of (4.36). Hence, $(y_1^* = px_1^*, y_n^* = qx_n^*)$ is the solution of the set of equations

$$\begin{cases} r_1 y_1 \left(1 - \frac{y_1}{pK_1}\right) + \beta \left(\frac{\gamma_{JJ}}{q} y_n - \frac{\gamma_{JI}}{p} y_1\right) = 0, \\ r_n y_n \left(1 - \frac{y_n}{qK_n}\right) + \beta \left(\frac{\gamma_{JI}}{p} y_1 - \frac{\gamma_{JJ}}{q} y_n\right) = 0, \end{cases} \quad (4.41)$$

obtained from (4.36) by changing variables to $y_1 = px_1$, $y_n = qx_n$. The system (4.41) has a unique positive solution which is the equilibrium point of the 2-patch model (4.40). \square

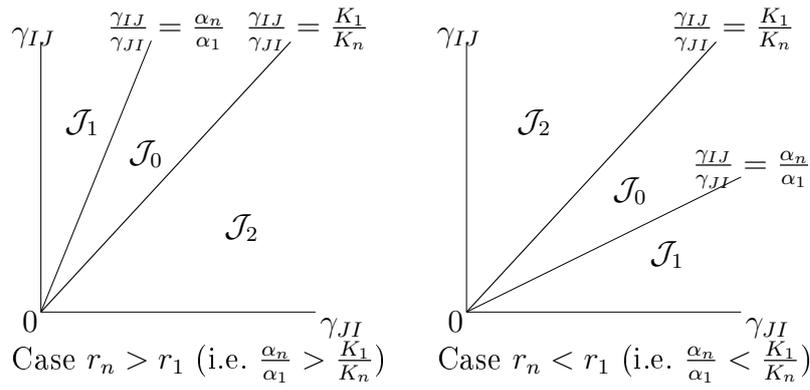


FIGURE 4.1 – Qualitative properties of Model (4.9) under the conditions (4.32) and (4.34). In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on the total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$.

We can describe the conditions for which, under Hypothesis (4.32) and (4.34), patchiness is beneficial or detrimental in Model (4.9).

We consider the regions in the set of parameters γ_{IJ} and γ_{JI} , denoted \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 , depicted in Fig. 4.1 and defined by :

$$\begin{cases} \text{If } r_n > r_1 \text{ then} \\ \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} > \frac{\alpha_n}{\alpha_1} \right\} \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{\alpha_n}{\alpha_1} \geq \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} > \frac{K_1}{K_n} \right\} \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{K_1}{K_n} > \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} \right\} \\ \text{If } r_n < r_1 \text{ then} \\ \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} < \frac{\alpha_n}{\alpha_1} \right\} \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{\alpha_n}{\alpha_1} \leq \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} < \frac{K_1}{K_n} \right\} \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) : \frac{K_1}{K_n} < \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} \right\} \end{cases} \quad (4.42)$$

where $\alpha_1 = r_1/K_1$ and $\alpha_n = r_n/K_n$.

Proposition 4.9. *Assume that the conditions (4.32) and (4.34) are satisfied. Then the total equilibrium population $X_T^*(\beta) = px_1^*(\beta) + qx_n^*(\beta)$ of (4.9) satisfies the following properties*

1. If $r_1 = r_n$ then $X_T^*(\beta) < pK_1 + qK_n$ for all $\beta > 0$.
2. If $r_n \neq r_1$, let \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 , be defined by (4.42). Then we have :
 - if $(\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) \in \mathcal{J}_0$ then $X_T^*(\beta) > pK_1 + qK_n$ for any $\beta > 0$,
 - if $(\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) \in \mathcal{J}_1$ then $X_T^*(\beta) > pK_1 + qK_n$ for $0 < \beta < \beta_0$ and $X_T^*(\beta) < pK_1 + qK_n$ for $\beta > \beta_0$, where

$$\beta_0 = \frac{r_n - r_1}{\frac{\gamma_{IJ}}{\alpha_n} - \frac{\gamma_{JI}}{\alpha_1}} \frac{1}{\frac{\alpha_1}{p} + \frac{\alpha_n}{q}}.$$

- if $(\gamma_{JI}, \gamma_{IJ}) \in \mathcal{J}_2$ then $X_T^*(\beta) < pK_1 + qK_n$ for any $\beta > 0$.
- If $\frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{JI}} = \frac{K_1}{K_n}$, then $X_T^*(\beta) = pK_1 + qK_n$ for all $\beta \geq 0$.

Démonstration. This is a consequence of Proposition 4.12 and Corollary 4.2. □

Let us explain the result of Proposition 4.9 in the particular case where $p = n - 1$. In this case, the condition (4.34) becomes

$$\gamma_{1n} = \dots = \gamma_{n-1,n} \quad \text{and} \quad T_1 = \dots = T_{n-1}, \quad (4.43)$$

where $T_i = \gamma_{ni} + \sum_{k \neq i} (\gamma_{ki} - \gamma_{ik})$.

Therefore, if the matrix Γ is symmetric, the conditions (4.43) are equivalent to the conditions $\gamma_{n1} = \dots = \gamma_{n,n-1}$, which mean that the fluxes of migration between the n -th patch and all $n - 1$ identical patches are equal. Hence, Proposition 4.9, showing that the n -patch model behaves like a 2-patch model, is the same as [12, Prop. 3.4], where the model (4.9) was considered with Γ symmetric, $n - 1$ patches are identical and the fluxes of migration between the n -th patch and all these $n - 1$ identical patches are equal. Thus Proposition 4.9 generalizes Proposition 3.4 of [12], to asymmetric dispersal and for any two identical blocks, provided that the conditions (4.34) are satisfied.

4.5 Links between SIS and logistic patch models

4.5.1 The SIS patch model

In [15], Gao studied the following SIS patch model in an environment of n patches connected by human migration :

$$\begin{cases} \frac{dS_i}{dt} = -\beta_i \frac{S_i I_i}{N_i} + \gamma_i I_i + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} S_j, & i = 1, \dots, n, \\ \frac{dI_i}{dt} = \beta_i \frac{S_i I_i}{N_i} - \gamma_i I_i + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} I_j, & i = 1, \dots, n, \end{cases} \quad (4.44)$$

where S_i and I_i are the number of susceptible and infected, in patch i , respectively ; $N_i = S_i + I_i$ denotes the total population in patch i . The parameters β_i and γ_i are positive transmission and recovery rates, respectively. The matrix $\Gamma = (\gamma_{ij})$ satisfies (4.3) and describes the movement between patches. The coefficient ε quantifies the diffusion, as our β in (4.9).

Using the variables $N_i, I_i, i = 1, \dots, n$, the system (4.44) has a cascade structure

$$\frac{dN_i}{dt} = \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.45)$$

$$\frac{dI_i}{dt} = \beta_i \frac{(N_i - I_i) I_i}{N_i} - \gamma_i I_i + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} I_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.46)$$

Therefore the infected populations I_i are the solutions of the non-autonomous system of differential equations

$$\frac{dI_i}{dt} = \beta_i I_i \left(1 - \frac{I_i}{N_i(t)} \right) - \gamma_i I_i + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} I_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.47)$$

where the total populations $N_i(t)$ are the solutions of the system (4.45). Hence, the autonomous $2n$ -dimensional system (4.44), is equivalent to the family of n -dimensional non-autonomous systems (4.47), indexed by the solutions $N_i(t)$ of (4.45). Note that since the γ_{ij} verify the property (4.3), the total population is constant : $\sum_{i=1}^n N_i(t) = N$, where $N := \sum_{i=1}^n (S_i(0) + I_i(0))$. If the matrix $\Gamma = (\gamma_{ij})$ is irreducible, then $N_i(t)$, the total population in patch i , converges towards the limit

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_i(t) = N_i^* \quad \text{where} \quad N_i^* := \frac{N}{\sum_i \delta_i} \delta_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.48)$$

where $\delta = (\delta_1, \dots, \delta_n)^T$ is a positive vector which generates the vector space $\ker \Gamma$. Therefore (4.47) is an asymptotically autonomous system, whose limit system is obtained by replacing $N_i(t)$ in (4.47), by their limits N_i^* , given by (4.48) :

$$\frac{dI_i}{dt} = \beta_i I_i \left(1 - \frac{I_i}{N_i^*}\right) - \gamma_i I_i + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} I_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.49)$$

The main problem for (4.44) is to determine the condition under which the disease free equilibrium, corresponding to the equilibrium $I = 0$ of (4.49), is GAS, or the endemic equilibrium, corresponding to the positive equilibrium of (4.49), is GAS. It is known, see [15, Theorem 2.1], that the disease free equilibrium is GAS if $\mathcal{R}_0 \leq 1$, and there exists a unique endemic equilibrium, which is GAS, if $\mathcal{R}_0 > 1$. Here \mathcal{R}_0 is the basic reproduction number of the model (4.44), defined as :

$$\mathcal{R}_0 = \rho(FV^{-1}) \text{ where } F = \text{diag}(\beta_1, \dots, \beta_n) \text{ and } V = \text{diag}(\gamma_1, \dots, \gamma_n) - \varepsilon \Gamma.$$

A reference work on the basic reproduction number for metapopulations is Arino [4], whereas Castillo-Garsow and Castillo-Chavez [6] and van den Driessche and Watmough [29] give a more general account of the subject.

4.5.2 Comparisons between the results on (4.9) and the results on (4.49)

Gao [15] gave many interesting results on the effect of population dispersal on total infection size. Our aim is to discuss some of the links between his results and the results of the present paper. We focus on two results on the total infection size $T_n(\varepsilon) = \sum_{i=1}^n I_i^*(\varepsilon)$, where $(I_1^*(\varepsilon), \dots, I_n^*(\varepsilon))$ is the positive equilibrium of (4.49). We consider the results of Gao [15] on $T_n(+\infty)$ and $T_n'(0)$.

Proposition 4.10. [15, Theorem 3.3], [15, Theorem 3.5]. *If $\mathcal{R}_0(+\infty) > 1$, then*

$$T_n(+\infty) = \left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0(+\infty)}\right) N, \quad \text{with} \quad \mathcal{R}_0(+\infty) = \frac{\sum_i \beta_i \delta_i}{\sum_i \gamma_i \delta_i}. \quad (4.50)$$

If $\beta_i \neq \gamma_i$ for all i , then

$$T_n'(0) = \sum_i \left(\frac{1}{|\beta_i - \gamma_i|} \sum_j \gamma_{ij} I_j^*(0) \right). \quad (4.51)$$

It is worth noting that the formulas (4.50) and (4.51) involve the system (4.49). An important property of this system is given in the following remark.

Remark 4.5. *Let $N^* = (N_1^*, \dots, N_n^*)^T$ be the vector of the carrying capacities in the system (4.49). One has $N^* \in \ker \Gamma$, as shown by (4.48).*

Our aim is to compare the results given by the formulas (4.50) and (4.51) when $\gamma_i \rightarrow 0$, to our results, for the system

$$\frac{dx_i}{dt} = \beta_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{N_i^*}\right) + \varepsilon \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.52)$$

Note that the system (4.49) reduces to (4.52) when $\gamma_i = 0$ for all i . More precisely we show that, as $\gamma_i \rightarrow 0$, the formulas (4.50) and (4.51) are the same as the results predicted by Prop. 4.2 and Prop. 4.7.

Proposition 4.11. *Let $T_n(\varepsilon)$ be the total infection size of (4.49). Let $X_T^*(\varepsilon)$ be the total population size of (4.52). One has*

$$\lim_{\max_i\{\gamma_i\}\rightarrow 0} T_n(+\infty) = X_T^*(+\infty) = N, \quad \lim_{\max_i\{\gamma_i\}\rightarrow 0} T'_n(0) = \frac{dX_T^*}{d\varepsilon}(0) = 0. \quad (4.53)$$

Démonstration. When $\gamma_i \rightarrow 0$ for all i , one has $\mathcal{R}_0(+\infty) \rightarrow +\infty$ and $I_i^*(0) \rightarrow N_i^*$. Therefore, from (4.50) and (4.51) it is deduced that

$$T_n(+\infty) \rightarrow N, \quad T'_n(0) \rightarrow \sum_i \frac{1}{\beta_i} \sum_j \gamma_{ij} N_j^* = 0. \quad (4.54)$$

Using the property $N^* \in \ker \Gamma$, from Prop. 4.2 and Prop.4.7, it is deduced that :

$$X_T^*(+\infty) = N, \quad \frac{dX_T^*}{d\varepsilon}(0) = 0. \quad (4.55)$$

From (4.54) and (4.55) we deduce (4.53). \square

Actually as shown in Prop.4.8, we have the stronger result $X_T^*(\beta) = N$ for all $\beta \geq 0$. But our aim here was only the comparison between (4.54) and (4.55).

As shown in Prop.4.5.2, the results of Gao [15] on the logistic patch model (4.49) yield results on the logistic patch model (4.52) by taking the limit $\gamma_i \rightarrow 0$. However, the scope of this approach is weakened by the fact that it only applies to the logistic model (4.52), for which the vector of carrying capacities satisfies $N^* \in \ker \Gamma$, see Remark 4.5. But this property is not true in general for our system (4.9), where the condition $K \in \ker \Gamma$ does not hold in general.

Our aim in this section is to show that any logistic patch model (4.9), without the condition $K \in \ker \Gamma$, can be written in the form (4.49), with the condition $N^* \in \ker \Gamma$. Indeed we have the following result :

Lemma 4.3. *Consider $r_i > 0$, $K_i > 0$ and Γ as in the system (4.9). Let $\delta_i > 0$ be such that $(\delta_1, \dots, \delta_n)^T \in \ker \Gamma$. Let N be such that $N > \frac{\sum_i \delta_i}{\delta_i} K_i$ for $i = 1, \dots, n$. Let N_i^* defined by (4.48). Let $\beta_i = \frac{r_i}{K_i} N_i^*$ and $\gamma_i = \beta_i - r_i$. Then one has*

$$r_i x_i (1 - x_i / K_i) = \beta_i x_i (1 - x_i / N_i^*) - \gamma_i x_i, \quad \text{for } i = 1, \dots, n \quad (4.56)$$

Démonstration. The conditions (4.56) are satisfied if and only if $r_i = \beta_i - \gamma_i$ and $r_i / K_i = \beta_i / N_i^*$. Therefore

$$\begin{cases} \beta_i = N_i^* \frac{r_i}{K_i} = N_i^* \alpha_i, \\ \gamma_i = \beta_i - r_i = (N_i^* - K_i) \alpha_i. \end{cases} \quad (4.57)$$

To ensure that $\gamma_i > 0$ for all i , just choose N in (4.48) such that $N_i^* > K_i$ for $i = 1, \dots, n$, that is to say, $N > \frac{\sum_i \delta_i}{\delta_i} K_i$. \square

Remark 4.6. *According to the change of parameters (4.57), the logistic patch model (4.9) can be written in the form of Gao (4.49), i.e. with the property that $N^* \in \ker \Gamma$. For the perfect mixing case, the formula (4.50) and our formula (4.13) are the same. Indeed replacing β_i and γ_i by (4.57) in (4.50), and using (4.48), we get :*

$$\left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0(+\infty)}\right) N = \left(1 - \frac{\sum_i (N_i^* - K_i) \alpha_i}{\sum_i N_i^* \alpha_i}\right) N = \sum_i \delta_i \frac{\sum_i r_i \delta_i}{\sum_i \alpha_i \delta_i^2}.$$

For the derivative, the formula (4.51) and our formula (4.28) are the same. Indeed, if we replace β_i and γ_i by (4.57), in (4.51), we get :

$$I_j^*(0) = \frac{\beta_j - \gamma_j}{\beta_j} N_j^* = \frac{r_j}{N_j^* \alpha_j} N_j^* = K_j.$$

Therefore

$$\sum_i \left(\frac{1}{|\beta_i - \gamma_i|} \sum_j \gamma_{ij} I_j^*(0) \right) = \sum_i \left(\frac{1}{r_i} \sum_j \gamma_{ij} K_j \right).$$

The theory of asymptotically autonomous systems answers the question “under which conditions do the solutions of the original $2n$ -dimensional system (4.44) have the same asymptotic behavior as those of the n -dimensional limit system (4.49)?”. For details and further reading on the theory of asymptotically autonomous systems the reader is referred to Markus [23] and Thieme [26, 27]. For applications of this theory to epidemic models, see Castillo-Chavez and Thieme [5].

Hence, it is important to know whether or not some of the results of Gao [15] on the SIS model (4.44) can be deduced from our results on the logistic model (4.9). It is worth noting that the discussion in this section shows that our results on the logistic patch model imply results on the model (4.49) and hence, results on the original model $2n$ -dimensional system (4.44). However, it is needed that $\beta_i > \gamma_i$ for $i = 1, \dots, n$. Indeed, according to (4.57), one has $r_i = \beta_i - \gamma_i > 0$. On the other hand, the condition $\beta_i > \gamma_i$ is not required in all patches of the system (4.44). Another challenging problem is the study of the model (4.49), in the general case where $N^* = (N_1^*, \dots, N_n^*)^T$ is not necessarily in the kernel of Γ .

4.6 Three-patch model

In this section, we consider the model of three patches coupled by asymmetrical terms of migrations. Under the irreducibility hypothesis on the matrix Γ , there are five possible cases, modulo permutation of the three patches, see Figures 4.2 and 4.3.

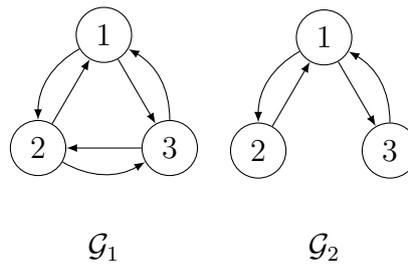


FIGURE 4.2 – The two graphs \mathcal{G}_1 and \mathcal{G}_2 for which the migration matrix may be symmetric, if $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$.

The connectivity matrices associated to the graphs \mathcal{G}_1 and \mathcal{G}_2 are given by

$$\Gamma_0^{(1)} = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_{12} & \gamma_{13} \\ \gamma_{21} & 0 & \gamma_{23} \\ \gamma_{31} & \gamma_{32} & 0 \end{bmatrix}, \quad \text{and} \quad \Gamma_0^{(2)} = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_{12} & \gamma_{13} \\ \gamma_{21} & 0 & 0 \\ \gamma_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

For the remaining cases, the graphs $\mathcal{G}_3, \mathcal{G}_4$ and \mathcal{G}_5 , cannot be symmetrical :

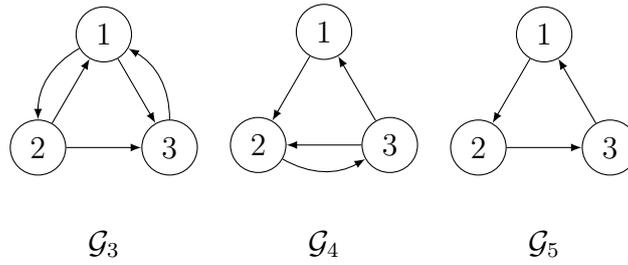


FIGURE 4.3 – The three graphs \mathcal{G}_3 , \mathcal{G}_4 and \mathcal{G}_5 for which the migration matrix cannot be symmetric.

The associated connectivity matrices are given by

$$\Gamma_0^{(3)} = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_{12} & \gamma_{13} \\ \gamma_{21} & 0 & 0 \\ \gamma_{31} & \gamma_{32} & 0 \end{bmatrix}, \Gamma_0^{(4)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \gamma_{13} \\ \gamma_{21} & 0 & \gamma_{23} \\ 0 & \gamma_{32} & 0 \end{bmatrix}, \Gamma_0^{(5)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \gamma_{13} \\ \gamma_{21} & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_{32} & 0 \end{bmatrix}.$$

In Table 4.2, we give the formula of perfect mixing $X_T^*(+\infty)$ for each of the five cases. In the

TABLE 4.2 – The generator δ of $\ker \Gamma$, for the five cases. The perfect mixing abundance $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (4.13).

Graphs	The formula of perfect mixing $X_T^*(+\infty)$
\mathcal{G}_1	The coefficients δ_i are given by the equation (4.12)
\mathcal{G}_2	$\delta_1 = \gamma_{12}\gamma_{13}, \delta_2 = \gamma_{21}\gamma_{13}, \delta_3 = \gamma_{12}\gamma_{31},$
\mathcal{G}_3	$\delta_1 = \gamma_{12}\gamma_{13} + \gamma_{32}\gamma_{13}, \delta_2 = \gamma_{21}\gamma_{13}, \delta_3 = \gamma_{21}\gamma_{32} + \gamma_{31}\gamma_{12} + \gamma_{31}\gamma_{32},$
\mathcal{G}_4	$\delta_1 = \gamma_{32}\gamma_{13}, \delta_2 = \gamma_{21}\gamma_{13} + \gamma_{21}\gamma_{23} + \gamma_{31}\gamma_{23}, \delta_3 = \gamma_{21}\gamma_{32}.$
\mathcal{G}_5	$\delta_1 = \gamma_{32}\gamma_{13}, \delta_2 = \gamma_{21}\gamma_{13}, \delta_3 = \gamma_{21}\gamma_{32}.$

numerical simulations, we show that we can have new behaviors of $X_T^*(\beta)$. In the case $n = 2$, it was shown in [1, 2] that there exists at most one positive value of β such that $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2$. In [12], in the case $n = 3$ and Γ is symmetric, we gave numerical values for the parameters such that there exists two positive values of β such that $X_T^*(\beta) = K_1 + K_2 + K_3$, and we were not able to find more than two values. The novelty when Γ is not symmetric is that we can find examples with three positive values. Indeed, we may have the following situation : $\frac{dX_T^*}{d\beta}(0) > 0$ and $X_T^*(+\infty) < K_1 + K_2 + K_3$, and there exist three values $0 < \beta_1 < \beta_2 < \beta_3$ for which we have

$$X_T^*(\beta) \begin{cases} > K_1 + K_2 + K_3 & \text{for } \beta \in]0, \beta_1[\cup]\beta_2, \beta_3[, \\ < K_1 + K_2 + K_3 & \text{for } \beta \in]\beta_1, \beta_2[\cup]\beta_3, +\infty[. \end{cases} \quad (4.58)$$

The same situation holds for each of the five graphs \mathcal{G}_1 , \mathcal{G}_2 , \mathcal{G}_3 , \mathcal{G}_4 and \mathcal{G}_5 , i.e, there exist three values $0 < \beta_1 < \beta_2 < \beta_3$ for which (4.58) hold. See Figures 4.4, (for the graph \mathcal{G}_1), 4.5, (for the graph \mathcal{G}_2), 4.6-a, (for the graph \mathcal{G}_3), 4.6-b, (for the graph \mathcal{G}_4), and 4.6-c, (for the graph \mathcal{G}_5).

TABLE 4.3 – The numerical values of the parameters for the logistic growth function and migration coefficients of the model (4.9), with $n = 3$, used in Fig. 4.4,4.5,4.6-a,4.6-b and Fig 4.6-c. For all figures we have $(r_1, r_2, r_3, K_1, K_2, K_3) = (4, 0.7, 0.6, 5, 1, 4)$. The perfect mixing abundance $X_T^*(+\infty)$ is computed with Eq. (4.13) and the derivative of the total equilibrium population at $\beta = 0$ is computed with Eq. (4.28).

Figure	γ_{21}	γ_{12}	γ_{31}	γ_{13}	γ_{32}	γ_{23}	$\frac{dX_T^*}{d\beta}(0)$	$X_T^*(+\infty)$
4.4	0.15	3	0.2	0.04	11	0.1	1.06	9.21
4.5	14.9	10	0.2	0.04	0	0	77.20	9.86
4.6-a	1.44	0.01	0.2	0.04	1	0	3.11	8.93
4.6-b	1.52	0	0	1	1	0.002	3.52	8.72
4.6-c	1.51	0	0	1	1	0	3.46	8.75

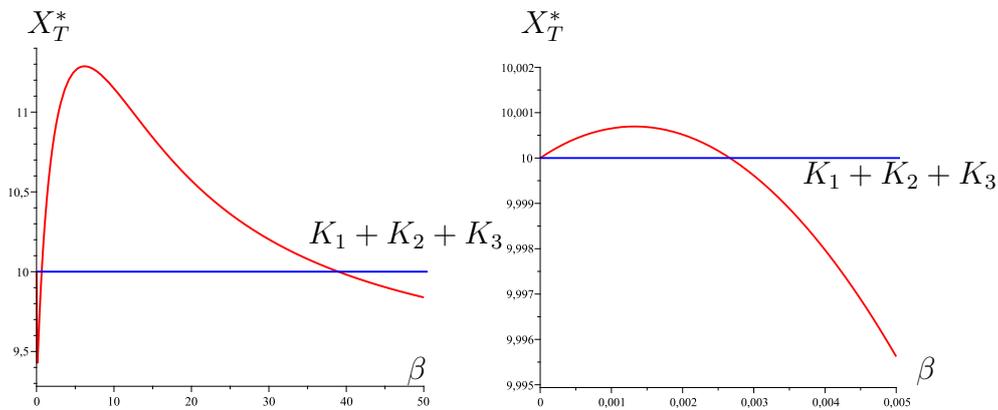


FIGURE 4.4 – Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 4.3.

4.7 Conclusion

The aim of this paper is to generalize, to a multi-patch model with asymmetric dispersal, the results obtained in [12] for a multi-patch model with symmetric dispersal.

In Section 4.3 we consider the particular case of perfect mixing, when the migration rate goes to infinity, that is, individuals may travel freely between patches. As in [12], we compute the total equilibrium population in that case, and, by perturbation arguments, we prove that the dynamics in this ideal case provides a good approximation to the case when the migration rate is large. Our results generalize those of [2] (asymmetric migration matrix, only two patches), [10] (arbitrarily many patches, but the migration matrix is symmetric and zero outside the corners and the three main diagonals), and [12] (arbitrarily many patches; arbitrary, but symmetric, migration).

In Section 4.4 we consider the equation

$$\text{total equilibrium population} = \text{sum of the carrying capacities of the patches.} \quad (4.59)$$

We give a complete solution in the case when the n patches are partitioned into two blocks of identical patches. Our results mirror those of [2], which deals with the two-patch case. Specifically, Equation (4.59) admits at most one non-trivial solution.

In Section 4.5, we consider a SIS patch model and we give the links with the logistic model.

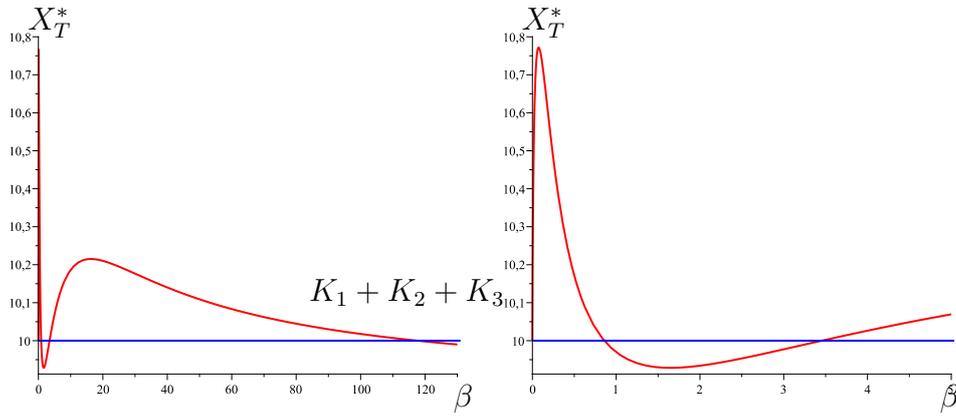


FIGURE 4.5 – Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The figure on the right is a zoom, near the origin, of the figure on the left. The parameter values are given in Table 4.3.

In Section 4.6 we give numerical values for the dispersion parameters such that Equation (4.59) has at least three non-trivial solutions. In [12] we proved that for three patches and symmetric dispersal, there may be at least two solutions. A mathematical proof that, when $n=3$, Equation (4.59) has at most three solutions, would certainly be desirable, and could spur further work. Upper bounds for arbitrarily many patches would also be interesting.

4.8 Appendix

4.8.1 The 2-patch asymmetric model

We consider the 2-patch logistic equation with asymmetric migrations. We denote by γ_{12} the migration rate from patch 2 to patch 1 and γ_{21} from patch 1 to patch 2. The model is written :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{L_1} \right) + \beta (\gamma_{12} x_2 - \gamma_{21} x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{L_2} \right) + \beta (\gamma_{21} x_1 - \gamma_{12} x_2). \end{cases} \quad (4.60)$$

Note that the system (4.60) is studied in [1, 8, 13, 14, 19] in the case where the migration rates satisfy $\gamma_{21} = \gamma_{12}$, and in [2] for general migration rates. This system admits a unique equilibrium which is GAS. We denote by $E^*(\beta) = (x_1^*(\beta), x_2^*(\beta))$ this equilibrium and by $X_T^*(\beta)$ the sum of $x_i^*(\beta)$. We consider the regions in the set of the parameters γ_{21} and γ_{12} , denoted \mathcal{J}_0 ,

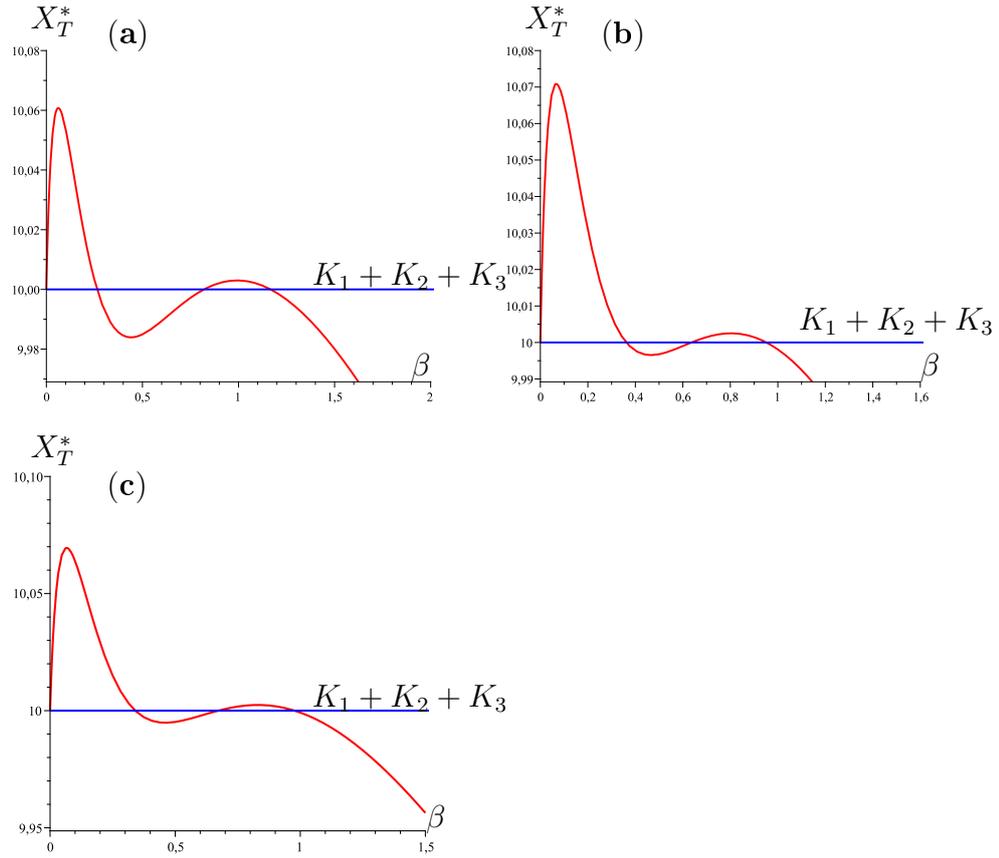


FIGURE 4.6 – Total equilibrium population X_T^* of the system (4.9) ($n = 3$) as a function of the migration rate β . The parameter values are given in Table 4.3.

\mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 , depicted in Fig. 4.7 and defined by :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{If } r_2 > r_1 \text{ then} \\ \text{If } r_2 < r_1 \text{ then} \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} > \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right\} \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \geq \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} > \frac{L_1}{L_2} \right\} \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{L_1}{L_2} > \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} \right\} \\ \mathcal{J}_1 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} < \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right\} \\ \mathcal{J}_0 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \leq \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} < \frac{L_1}{L_2} \right\} \\ \mathcal{J}_2 = \left\{ (\gamma_{21}, \gamma_{12}) : \frac{L_1}{L_2} < \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} \right\} \end{array} \right. \quad (4.61)$$

We have the following result which gives the conditions for which patchiness is beneficial or detrimental in model (4.60).

Proposition 4.12. *The total equilibrium population of (4.60) satisfies the following properties*

1. If $r_1 = r_2$ then $X_T^*(\beta) \leq L_1 + L_2$ for all $\beta \geq 0$.
2. If $r_2 \neq r_1$, let \mathcal{J}_0 , \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 , be defined by (4.61). Then we have :
 - if $(\gamma_{21}, \gamma_{12}) \in \mathcal{J}_0$ then $X_T^*(\beta) > L_1 + L_2$ for any $\beta > 0$

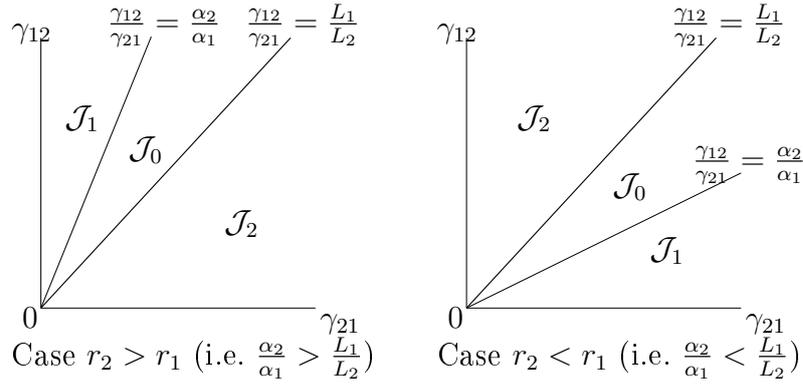


FIGURE 4.7 – Qualitative properties of model (4.60). In \mathcal{J}_0 , patchiness has a beneficial effect on total equilibrium population. This effect is detrimental in \mathcal{J}_2 . In \mathcal{J}_1 , the effect is beneficial for $\beta < \beta_0$ and detrimental for $\beta > \beta_0$. In the figure $\alpha_1 = r_1/L_1$ and $\alpha_2 = r_2/L_2$.

- if $(\gamma_{21}, \gamma_{12}) \in \mathcal{J}_1$ then $X_T^*(\beta) > L_1 + L_2$ for $0 < \beta < \beta_0$ and $X_T^*(\beta) < L_1 + L_2$ for $\beta > \beta_0$, where

$$\beta_0 = \frac{r_2 - r_1}{\frac{\gamma_{12}}{\alpha_2} - \frac{\gamma_{21}}{\alpha_1}} \frac{1}{\alpha_1 + \alpha_2}.$$

- if $(\gamma_{21}, \gamma_{12}) \in \mathcal{J}_2$ then $X_T^*(\beta) < L_1 + L_2$ for any $\beta > 0$
- If $\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} = \frac{L_1}{L_2}$, then $x_1^*(\beta) = L_1$ and $x_2^*(\beta) = L_2$ for all $\beta \geq 0$.
Therefore $X_T^*(\beta) = L_1 + L_2$ for all $\beta \geq 0$.

Démonstration. This result was established by Arditi et al. [2]. Part (1) is Proposition 1 of [2]. The first three items of part (2) are Proposition 2 of [2]. For the last item of part (2), see the last paragraph in page 12 of [2]. The explicit expression of β_0 was not given in [2], however, it is easy to deduce it from the formulas given in [2]. \square

4.8.2 Some useful results

We begin with a

Lemma 4.4. *The matrix \mathcal{L} defined by (4.21) is stable, that is to say, all its eigenvalues have negative real part.*

Démonstration. We consider the two matrices

$$G := \begin{bmatrix} L - U & V \\ 0 & \dots & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad P := \begin{bmatrix} I & 0 \\ 1 & \dots & 1 & 1 \end{bmatrix},$$

where L , V , and U are defined right after (4.21). We prove that the two matrices Γ and G are conjugate by the matrix P , that is to say $P^{-1}GP = \Gamma$.

The inverse of matrix P is given by

$$P^{-1} = \begin{bmatrix} I & 0 \\ -1 & \dots & -1 & 1 \end{bmatrix}.$$

We have

$$P^{-1}GP = \begin{bmatrix} L & V \\ \gamma_{n1} & \dots & \gamma_{nn-1} & -\sum_{j=1, j \neq 1}^n \gamma_{jn} \end{bmatrix} = \Gamma.$$

Two conjugate matrices have the same eigenvalues. As the matrix G is block-triangular, its eigenvalues are zero and the eigenvalues of the matrix $L - U$. Therefore, since 0 is a simple

eigenvalue of the matrix Γ , the eigenvalues of the matrix $L - U$ are the eigenvalues of the matrix Γ except 0. By Lemma 4.1 all non-zero eigenvalues of Γ have negative real part. \square

Lemma 4.5. *Let $(u_n)_{n \geq 1}$, $(v_n)_{n \geq 1}$ and $(w_n)_{n \geq 1}$ be three real and non-negative sequences. Then,*

1. *if $(u_n)_{n \geq 1}$ and $(v_n)_{n \geq 1}$ are both non-increasing, or both non-decreasing, then we have, for all $N \geq 1$,*

$$\left(\sum_{n=1}^N w_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n \right) \geq \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right), \quad (4.62)$$

2. *if $(u_n)_{n \geq 1}$ is non-decreasing and $(v_n)_{n \geq 1}$ is non-increasing, or if $(u_n)_{n \geq 1}$ is non-increasing and $(v_n)_{n \geq 1}$ is non-decreasing, then, we have, for all $N \geq 1$,*

$$\left(\sum_{n=1}^N w_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n \right) \leq \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right). \quad (4.63)$$

In both items, if $(u_n)_{n \geq 1}$ is not constant, then the inequality in the conclusion is strict.

Démonstration. We prove Item 1 by induction on N , in the case when $(u_n)_{n \geq 1}$ and $(v_n)_{n \geq 1}$ are both non-decreasing, the other case being identical. Obviously, Equation (4.62) holds for $N = 1$. Now, assume that (4.62) holds for N , then we proceed to show that (4.62) holds for $N + 1$. Since

$$u_{n+1} [w_1(v_{n+1} - v_1) + \dots + w_n(v_{n+1} - v_n)] \geq u_1 w_1(v_{n+1} - v_1) + \dots + u_n w_n(v_{n+1} - v_n),$$

the inequality being strict if $(u_n)_{n \geq 1}$ is not constant, we observe that

$$\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n + \left(\sum_{n=1}^N w_n \right) u_{N+1} v_{N+1} \geq \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right) u_{N+1} + \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) v_{N+1}. \quad (4.64)$$

From the induction hypothesis and the equation (4.64), it follows that

$$\begin{aligned} \left(\sum_{n=1}^{N+1} w_n \right) \left(\sum_{n=1}^{N+1} w_n u_n v_n \right) &= \left(\sum_{n=1}^N w_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n \right) + w_{N+1} \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n \right) \\ &\quad + w_{N+1}^2 u_{N+1} v_{N+1} + \left(\sum_{n=1}^N w_n \right) w_{N+1} u_{N+1} v_{N+1} \\ &\geq \left(\sum_{n=1}^N w_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n v_n \right) + w_{N+1}^2 u_{N+1} v_{N+1} \\ &\quad + \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right) u_{N+1} w_{N+1} + \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) v_{N+1} w_{N+1} \\ &\geq \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right) + w_{N+1}^2 u_{N+1} v_{N+1} \\ &\quad + \left(\sum_{n=1}^N w_n v_n \right) u_{N+1} w_{N+1} + \left(\sum_{n=1}^N w_n u_n \right) v_{N+1} w_{N+1} \\ &= \left(\sum_{n=1}^{N+1} w_n u_n \right) \left(\sum_{n=1}^{N+1} w_n v_n \right). \end{aligned}$$

This completes the proof of item 1.

Equation (4.63) can then be proved by reversing all the inequalities in the proof of (4.62) above. \square

This result is proved by DeAngelis et al. [9, Lemma 2.6] for Part (2) and in [10, Proposition A.3] for part (1), where $w_n = 1$ for all $n \geq 1$. Here we generalize this result to any positive sequence.

Bibliographie

- [1] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, Is dispersal always beneficial to carrying capacity? New insights from the multi-patch logistic equation, *Theor. Popul. Biol.*, **106** (2015), 45-59. <http://doi:10.1016/j.tpb.2015.10.001>
- [2] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, Asymmetric dispersal in the multi-patch logistic equation, *Theor. Popul. Biol.*, **120** (2018), 11-15. <http://doi:10.1016/j.tpb.2015.10.001>
- [3] J. Arino, Diseases in metapopulations, in *Modeling and Dynamics of Infectious Diseases*, Z. Ma, Y. Zhou, J. Wu (eds.), Ser. Contemp. Appl. Math. CAM, World Scientific Press, Vol. **11** (2009), 64-122.
- [4] J. Arino, N. Bajeux and S. Kirkland, Number of Source Patches Required for Population Persistence in a Source–Sink Metapopulation with Explicit Movement, *Bull. Math. Biol.*, **81** (2019), 1916-1942. <https://doi.org/10.1007/s11538-019-00593-1>
- [5] C. Castillo-Chavez and H.R. Thieme, Asymptotically autonomous epidemic models, in *Mathematical Population Dynamics : Analysis of Heterogeneity*, Vol. **1**, Theory of Epidemics, O. Arino, D. Axelrod, M. Kimmel, and M. Langlais, eds., Wuerz, Winnipeg, 1995, pp. 33-50.
- [6] C.W. Castillo-Garsow, and C. Castillo-Chavez, A Tour of the Basic Reproductive Number and the Next Generation of Researchers, in H. Callender Highlander et al. (eds.), *An Introduction to Undergraduate Research in Computational and Mathematical Biology*, (2020), 87-124, Foundations for Undergraduate Research in Mathematics, Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33645-5_2
- [7] C. Cosner, J. C. Beier, R.S. Cantrell, D. Impoinvil, L. Kapitanski, M. D. Potts, A. Troyo and S.Ruan, The effects of human movement on the persistence of vector-borne diseases, *Theor. Biol.*, **258** (2009), 550-560.
- [8] D. L. DeAngelis, C. C. Travis and W. M. Post, Persistence and stability of seed-dispersal species in a patchy environment, *Theor. Popul. Biol.*, **16** (1979), 107-125. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90008-X](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(79)90008-X)
- [9] D. L. DeAngelis, W. Ni and B. Zhang, Dispersal and heterogeneity : single species, *J. Math. Biol.*, **72** (2015), 239-254. <http://doi:10.1007/s00285-015-0879-y>
- [10] D. L. DeAngelis, W. Ni and B. Zhang, Effects of diffusion on total biomass in heterogeneous continuous and discrete-patch systems, *Theor. Ecol.*, **9** (2016). <http://doi10.1007/s12080-016-0302-3>
- [11] D. L. DeAngelis and B. Zhang, Effects of dispersal in a non-uniform environment on population dynamics and competition : a patch model approach, *Discrete Continuous Dyn. Syst. Ser. B*, **19** (2014), 3087-3104. <http://dx.doi.org/10.3934/dcdsb.2014.19.3087>

- [12] B. Elbetch, T. Benzekri, D. Massart and T. Sari, The multi-patch logistic equation, *Discrete Continuous Dyn. Syst. Ser. B*, **22** (2020). <http://dx.doi.org/10.3934/dcdsb.2021025>
- [13] H. I. Freedman, B. Rai and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal II : Differential Survival in a Change of Habitat, *J. Math. Anal. Appl.*, **115** (1986), 140-154. [https://doi.org/10.1016/0022-247X\(86\)90029-6](https://doi.org/10.1016/0022-247X(86)90029-6)
- [14] H. I. Freedman and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal I : Stability of two habitats with and without a predator, *SIAM J. Appl. Math.*, **32** (1977), 631-648. <http://dx.doi.org/10.1137/0132052>
- [15] D. Gao, How does dispersal affect the infection size?, *SIAM J. Appl. Math.*, Vol. **80**, No. 5, (2020), pp. 2144-2169. <http://doi.10.1137/19M130652X>
- [16] D. Gao and C.-P. Dong Fast diffusion inhibits disease outbreaks, *Proc. Am. Math. Soc.*, **148** (2020), pp. 1709-1722. <http://doi.10.1090/proc/14868>
- [17] H. Guo, M. Y. Li and Z. Shuai, Global stability of the endemic equilibrium of multigroup SIR epidemic models, *Can. Appl. Math. Q.*, **14** (2006), 259-284.
- [18] I. Hanski, *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, 1999.
- [19] R. D. Holt, Population dynamics in two patch environments : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution, *Theor. Popul. Biol.*, **28** (1985), 181-201. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(85\)90027-9](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(85)90027-9)
- [20] C. Lobry, T. Sari and S. Touhami, On Tykhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Differ. Equ.*, **19** (1998), 1-22. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref11](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref11)
- [21] S. A. Levin, Dispersion and population interactions, *Amer. Natur.*, **108** (1974), 207-228. <https://doi.org/10.1086/282900>
- [22] S. A. Levin, Spatial patterning and the structure of ecological communities, in *Some Mathematical Questions in Biology, VII, Lectures on Math. in the Life Sciences*, Amer. Math. Soc., Providence, R.I., 8 (1976), 1-35.
- [23] L. Markus, Asymptotically autonomous differential systems, *Contributions to the Theory of Nonlinear Oscillations III* (S. Lefschetz, ed.) (1956), 17-29. *Annals of Mathematics Studies* 36, Princeton Univ. Press.
- [24] K. Nagahara, Y. Lou and E. Yanagida, Maximizing the total population with logistic growth in a patchy environment, *J. Math. Biol.*, **82**, 2 (2021). <https://doi:10.1007/s00285-021-01565-7>
- [25] J.-C. Poggiale, P. Auger, D. Nérini, C. Manté and F. Gilbert, Global production increased spatial heterogeneity in a population dynamics model, *Acta Biotheoretica*, **53**, (2005), 359-370. <https://doi.org/10.1007/s10441-005-4890-3>
- [26] H. R. Thieme, Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations, *J. Math. Biol.*, **30** (1992), 755-763. <https://doi.org/10.1007/BF00173267>

- [27] H. R. Thieme. Asymptotically Autonomous Differential Equations in the Plane, Rocky Mountain J. Math., **24** (1), 351-380 Winter 1993. <https://doi.org/10.1216/rmjm/1181072470>
- [28] A. N. Tikhonov, Systems of differential equations containing small parameters in the derivatives, Mat. Sb. (N.S.) 31 (1952), 575-586. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref18](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref18)
- [29] P. van den Driessche, J. Watmough, Further Notes on the Basic Reproduction Number. In : Brauer F., van den Driessche P., Wu J. (eds) Mathematical Epidemiology. Lecture Notes in Mathematics, Vol. **1945** (2008). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-78911-6_6
- [30] W. R. Wasow, Asymptotic Expansions for Ordinary Differential Equations, Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington, NY, 1976.
- [31] H. Wu, Y. Wang, Y. Li and D. L. DeAngelis, Dispersal asymmetry in a two-patch system with source-sink populations, Theor. Popul. Biol., **131** (2020), 54-65. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2019.11.004>
- [32] B. P. Yurk and C. A. Cobbold, Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes, J. Biol. Dyn., **12** (1) (2018), 171-193. <https://425doi.org/10.1080/17513758.2017.1410238>
- [33] N. Zaker, L. Ketchemen and F. Lutscher, The Effect of Movement Behavior on Population Density in Patchy Landscapes. Bull. Math. Biol., **82** (1) (2020), 1-24. <https://doi.473org/10.1007/s11538-019-00680-3>

Bibliographie

- [1] L. J. S. Allen, Persistence, extinction, and critical patch number for island populations, *J. Math. Biol.*, 24, 617-625, (1987).
- [2] W. F. Ames, Numerical Methods for Partial Differential Equations, New York, Academic Press, 1977, p. 365 , Section 1.6. ISBN0-12-056760-1
- [3] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, In dispersal always beneficial to carrying capacity ? New insights from the multi-patch logistic equation, *Theoretical population biology* , 106 (2015), 45-59. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(17\)30147-8/sb3](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(17)30147-8/sb3)
- [4] R. Arditi, C. Lobry and T. Sari, Asymmetric dispersal in the multi-patch logistic equation, *Theoretical population biology*, 120 (2018), 11-15. <http://doi:10.1016/j.tpb.2015.10.001>.
- [5] J. Arino, N. Bajeux and S. Kirkland, Number of Source Patches Required for Population Persistence in a Source-Sink Metapopulation with Explicit Movement, *Bulletin of Mathematical Biology* 81 (2019), 1916-1942.<https://doi.org/10.1007/s11538-019-00593-1>
- [6] J. Arino, Diseases in metapopulations, in *Modeling and Dynamics of Infectious Diseases*, Z. Ma, Y. Zhou, J. Wu (eds.), Series in Contemporary Applied Mathematics, World Scientific Press, Vol. 11 (2009), 64-122.
- [7] O. Arino, E. Sanchez, R. Bravo de la Parra et P. Auger : *A singular perturbation in an age-structured population model*. *Siam Journal on Applied Mathematics*, 60 :408-436, 1999.
- [8] P. Auger et J-C. Poggiale, Aggregation and emergence in systems of ordinary differential equations. *Mathematical and Computer Modelling*, 27 (4).
- [9] A. Berman and R. J. Plemmons, *Nonnegative Matrices in the Applied Mathematical Sciences* (Academic Press, New York, 1979).
- [10] L. V. Bertalanffy, A quantitative theory of organic growth, *Human Biology*, 10(2), (1938), 181-213.
- [11] A. A. Blumberg, Logistic Growth Rate Functions, *Journal of Theoretical Biology*, 21, (1968), 42-44.
- [12] G. Boole, *A Treatise On The Calculus of Finite Differences*, Macmillan and Company, 1872.
- [13] R. Buis, On the Generalization of the Logistic Law of Growth, *Acta Biotheoretica*, 39.

- [14] F. Castella, J. P. Hoffbeck et Y. Lagadeuc, A reduced model for spatially structured predator-prey systems with fast spatial migrations and slow demographic evolutions. *Asymptotic Analysis*, 61 :125-175, 2009.
- [15] F. Castella, J. P. Hoffbeck et Y. Lagadeuc, A reduced model for spatially structured predator-prey systems with fast spatial migrations and slow demographic evolutions. *Asymptotic Analysis*, 61 :125-175, 2009.
- [16] S. Chandrashekhar, *Stochastic Problems in Physics and Astronomy*, Review of Modern Physics 15 (1943), 1-89.
- [17] W. Coppel, *Stability and Asymptotic Behavior of Differential Equations*, Heath,
- [18] J. M. Cushing, Oscillatory population growth in periodic environments. *Theor. Pop. Biol.*, 30 (1986), 289-308.
- [19] J. M. Cushing, Two species competition in a periodic environment. *J. Math. Biol.*, 10 (1980), 385-400.
- [20] J. M. Cushing, Periodic Kolmogorov systems. *SIAM. J. Math. Anal.*, 13 (1982), 811-827.
- [21] J. M. Cushing, Periodic Lotka-Volterra competition equations. *J. Math. Biol.*, 24 (1986), 381-403.
- [22] A. Cvetković, Stabilizing the Metzler matrices with applications to dynamical systems, *Calcolo*, 57, 1 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10092-019-0350-3>
- [23] D. L. DeAngelis, C. C. Travis and W. M. Post, Persistence and stability of seed-dispersal species in a patchy environment, *Theoretical population biology*, 16 (1979), 107-125. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90008-X](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(79)90008-X).
- [24] P. De Mottoni and A. Schiaffno, Competition systems with periodic coefficients : A geometric approach. *J. Math. Biol.*, 11 (1981), 319-335.
- [25] L. Farina and S. Rinaldi. *Positive linear systems, theory and applications*. John Wiley and Sons, 2000.
- [26] W. Feller, *An Introduction to Probability Theory and Its Applications*, volume 1, John Wiley and Sons, coll. Wiley Series in Probability and Statistics, 1968, 528 p. ISBN978-0471257080.
- [27] R. A. Fisher, The wave of advance of advantageous genes. *Ann Eugen* 7, 1937, 35-369.
- [28] H. I. Freedman, B. Rai and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal II : Differential Survival in a Change of Habitat, *Journal of mathematical analysis and applications* 115 (1986), 140-154. [https://doi.org/10.1016/0022-247X\(86\)90029-6](https://doi.org/10.1016/0022-247X(86)90029-6)
- [29] H. I. Freedman and P. Waltman, Mathematical Models of Population Interactions with Dispersal I : Stability of two habitats with and without a predator, *SIAM J; Appl Math*, 32 (1977), 631-648. <http://dx.doi.org/10.1137/0132052>.
- [30] H. I. Freedman and P. Waltman, Mathematical analysis of some three-species food chain models, *Mathematical Bioscience* 33, (1977), 257-76.

- [31] H. I. Freedman and Y. Takeuchi, Global stability and predator dynamics in a model of prey dispersal in a patchy environment, *Nonlinear Antdysis. Theory, Methods and Applications*, Vol. 13. No. 8. PP. 993-1002. 1989.
- [32] K. P. Hadeler and D. Glas, Quasimonotone Systems and Convergence to Equilibrium in a Population Genetic Model, *journal of mathematical analysis and applications* 95. 297-303 (1983).
- [33] J.W. Haefner , *Modeling Biological Systems*, ITP, 1996.
- [34] J.K. Hale. *Ordinary Differential Equations*. Pure and Applied Mathematics. NY : Krieger, 1980.
- [35] I. A. Hanski and M. E. Gilpin. *Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, 1997.
- [36] A. Hastings, Global stability in Lotka-Volterra systems with diffusion. *J. math. Biol.* 1978. Biol. 6, 163-168.
- [37] A. Hastings, , Dynamics of a Single Species in a Spatially Varying Environment : The Stabilizing Role of High Dispersal Rates, *J. Math. Biology* (1982) 16 :49-55.
- [38] F. B. Hildebrand, *Finite-Difference Equations and Simulations*, Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, 1968, Section 2.2.
- [39] M. W. Hirsch and S. Smale, *Ordinary differential equations*, Academic Press, 1974.
- [40] M. W. Hirsch. Systems of ordinary differential equations which are competitive or cooperative I : Limit sets. *SIAM J. Math. Anal.*, 13 :167–179, 1982.
- [41] M. W. Hirsch. The dynamical systems approach to differential equations. *Bulletin of the American mathematical society*, 11 :1–64, 1984.
- [42] M. W. Hirsch. Systems of ordinary differential equations which are competitive or cooperative II : convergence almost everywhere. *SIAM J. Math. Anal.*, 16 :423–439, 1985.
- [43] J. A. Hofbauer , A general cooperation theorem for hypercycles, *Monatshefte fur Mathematik* 91,(1980), 233-40.
- [44] R. A. Horn and C. R. Johnson. *Matrix Analysis*. Cambridge University Press, New York, NY, USA, 1985.
- [45] R. A. Horn and C. R. Johnson , *Matrix analysis*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge (2013).
- [46] M. Kac, Random Walk and the Theory of Brownian Motion, *American Mathematical Monthly* 54(7) (1947), 369-391.
- [47] E. Kamke, Zur Theorie der Systeme gewöhnlicher Differentialgleichungen II, *Acta Math.* (1932), 58, 57-85.
- [48] E. Kamke. Zur Theorie der Systeme Gewöhnlicher Differentialgleichungen, ii. *Acta Math.*, 58 :57-85, 1932.
- [49] H.K. Khalil. *Non linear systems*, Prentice Hall (1996).

- [50] H. Kierstead, L. B. Slobodkin, The size of water masses containing plankton blooms. *J. Mar. Res.* 12, 141-147 (1953).
- [51] M. A. Krasnoselskiĭ, Positive Solutions of Operator Equations, Noordhoff, Groningen, 1964.
- [52] A. N. Kolmogorov, I. G. Petrovsky and N. S. Piskunov , Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull Univ Etat Moscou, Sér. Int. A* 1, 1937. 1-26.
- [53] Y. Kuang, Basic properties of mathematical population models. *J. Biomath.* 17 (2002),129-142.
- [54] S. Lang, *Analyse Réelle*, InterÉditions, Paris, 1977. ISBN978-2-72960059-4.
- [55] S. A. Levin, Population models and community structure in heterogeneous environments. In *Studies in Mathematical Biology, Vol. II : Populations and Communities*, Ed. S. A. Levin. Washington, D.C. : M.A.A.1978
- [56] S. A. Levin, Dispersion and population interactions, *Amer. Natur* , 108 (1974), 207-228. <https://doi.org/10.1086/282900>
- [57] C. Lobry, T. Sari and S. Touhami, On Tykhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Differential Equations*, 19 (1998), 1-22. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref11](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref11).
- [58] A. J. Lotka, *Elements of Mathematical Biology*, DOVER, New York, 1956.
- [59] Z. Lu and Y. Takeuchi ; Global asymptotic behavior in single-species discrete diffusion systems ; *J. Math. Biol.* 32 (1993), 67-77. <https://doi.90.1007/bf00160375>
- [60] D. G. Luenberger. *Introduction to Dynamic Systems. Theory, Models and Applications*. John Wiley and Sons, New York, 1979.
- [61] H. McCallum, *Population Parameters : Estimation for Ecological Models*, Blackwell Science, UK 2000. (1991), 185-195.
- [62] J. A. Nelder, The fitting of a generalization of the logistic curve, *Biometrics*, 17, (1961), 89-110.
- [63] Y. Nesterov and V. Y. Protasov, Computing closest stable nonnegative matrix, *SIAM Journal on Matrix Analysis and Applications*, 41 (2020), 1-28. <https://doi.org/10.1137/44317M1144568>.
- [64] R. Pearl, L. J. Reed, On the rate of growth of the population of United States since 1790 and its mathematical representation, *Proceedings National Academy of Sciences USA, G* (1920), 275.
- [65] J. C. Poggiale, From behavioural to population level : growth and competition. *Mathematical and Computer Modelling*, 27 :41-49, 1998.
- [66] J. C. Poggiale, Predator-prey models in heterogeneous environment : emergence of functional response. *Mathematical and Computer Modelling*, 27 :63-71, 1998.
- [67] F.J. Richards, A Flexible Growth Function for Empirical Use, *Journal of Experimental Botany*, 10(29), (1959), 290-300.

- [68] R. D. Richtmyer et K. W. Morton, *Difference Methods for Initial Value Problems*, New York, Wiley, 1967.
- [69] S. Rosenblatt, Population models in a periodically fluctuating environment. *J. Math. Biol.*, 9 (1980), 23-36.
- [70] J.-F. Ruaud, C. Deschamps et A. Warusfel, *J'intègre. Cours de mathématiques de 2e année*, Dunod (ISBN978-2-10-005412-1).
- [71] J. Rudnick and George Gaspari, *Elements of the Random Walk : An introduction for Advanced Students and Researchers*, Cambridge University Press, 2004, ISBN0-521-82891-0.
- [72] G. Sallet, \mathcal{R}_0 , INRIA and IRD, EPICASA 09, avril 2010.
- [73] P. Schuster, K. Sigmund, and R. Wolf , *Dynamical systems under constant organization, III : Cooperative and competitive behavior of hypercycles*, *Journal of Differential Equations* 32,(1979),357-86.
- [74] J. F. Selgrade, On the existence and uniqueness of connecting orbits, *Nonlinear Anal. Theory Methods Appl.* 7 (1983), 1123-1125.
- [75] J. G. Skellam, Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika.* 38, 1951, page 196-218.
- [76] H. L. Smith. On the asymptotic behavior of a class of deterministic models of cooperating species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 46 :368–375, 1986.
- [77] H. L. Smith. *Monotone dynamical systems, an introduction to the theory of competitive and cooperative systems*. *Mathematical Surveys and Monographs*. American mathematical society, 1995.
- [78] H. L. Smith and P. Waltman. *The theory of the chemostat : dynamics of microbial competition*, Cambridge University Press, 1995..
- [79] F. Spitzer, *Principles of the Random Walk*, Princeton University Press, 1964. Réédité par Springer (1970) ISBN0-387-90139-6 ; 2e édition dans la collection Graduate Texts in Mathematics 34 (2001) ISBN0-387-95154-7.
- [80] D. W. Stroock, *An Introduction to Markov Processes*, Springer, coll. Graduate Texts in Mathematics , 2005, 178 p. ISBN978-3540234517.
- [81] Y. M. Svirezhev and D. O. Logofet, , *Stability of biological communities*. Moscow : Mir Publishers, 1983.
- [82] Y. Takeuchi, Cooperative Systems Theory and Global Stability of Diffusion Models, *Acta Applicandae Mathematicae*, 14 (1989), 49-57. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2358-4_6
- [83] A. N. Tikhonov, A. Vasil'eva and A. Sveshnikov. *Differential Equations*. Springer, New York, 1980.
- [84] A. N. Tikhonov, Systems of differential equations containing small parameters in the derivatives, *Mat. Sb. (N.S.)*, 31 (1952), 575-586. [http://refhub.elsevier.com/S0040-5809\(15\)00102-1/sbref18](http://refhub.elsevier.com/S0040-5809(15)00102-1/sbref18).

- [85] M.E. Turner, B. A. Blumenstein , J.L.Sebaugh , A generalization of the logistic law of growth, *Biometrics*, 25, (1969), 577-580.
- [86] M.E. Turner, E. Bradley, K. Kirk, K. Pruitt, A Theory of Growth, *Mathematical Biosciences*, 29, (1976), 367-373.
- [87] R. R. Vance, Population growth in a time varying environment. *Theor. Pop. Biol.*,37 2833 (1990), 438-454.
- [88] P. F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, *Corr. Math. Physique*, 10 (1838) 113.
- [89] W. Walter, *Differential and Integral Inequalities* (Springer- Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1970).
- [90] W. R. Wasow, *Asymptotic Expansions for Ordinary Differential Equations*, Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington, NY, 1976.
- [91] E. T. Whittaker et G. Robinson, *The Calculus of Observations, a Treatise on Numerical Mathematics*, 1924.
- [92] H. Wu, Y. Wang, Y. Li and D. L. DeAngelis, Dispersal asymmetry in a two-patch system with source-sink populations. *Theoretical Population Biology* (2019), <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2019.11.004>
- [93] K. Yadi, *Perturbations singulières : approximations, stabilité pratique et applications à des modèles de compétition*. Mathématiques [math]. Université de Haute Alsace - Mulhouse, 2008.
- [94] P. Yodzis, Competition for space and the structure of ecological communities. In *Lecture Notes in Biomathematics*, Ed. S. Levin. Berlin : Springer-Verlag. 1978
- [95] E. Zeidler. *Nonlinear Functional Analysis and its Applications. I : Fixed-Point Theorems*. Springer-Verlag, 1985.

Résumé

Intitulé de la thèse : Effets de la migration et de l'hétérogénéité spatiale sur la dynamique d'une population et sur la coexistence des espèces.

Résumé Le thème principal de cette thèse est l'étude des dynamiques de populations qui sont structurées spatialement, dans des sites liés par des processus de migration entre eux. Cette dynamique peut être interprétée comme un problème de système dynamique isolés (sur chacun des sites) couplés par les termes de migration entre les sites. Les résultats principaux de cette thèse se trouvent dans les chapitres 3 et 4. Dans le chapitre 3 intitulé " *The multi-patch logistic equation*", on s'intéresse à l'effet de la migration symétrique sur la dynamique d'une population. On étudie le modèle de n sites avec des termes de migration symétrique, où chaque site suit une loi logistique. Premièrement, nous donnons quelques propriétés de la population totale à l'équilibre. Dans certains cas particuliers, nous déterminons les conditions dans lesquelles la fragmentation et la migration peuvent conduire à une population totale à l'équilibre qui peut être supérieure ou inférieure à la somme des n capacités de charge. Deuxièmement, dans le cas d'un mélange parfait, c'est à dire lorsque le taux de migration tend vers l'infini, la population totale suit une loi logistique avec une capacité de charge qui en général est différente de la somme des n capacités de charge. Enfin, pour le modèle de trois sites, nous montrons numériquement que l'augmentation du nombre de sites de deux à trois donne un nouveau comportement pour la dynamique de la population totale à l'équilibre en fonction du taux de migration. Dans le chapitre 4 intitulé " *The multi-patch logistic equation with asymmetric migration*", on s'intéresse à l'effet de la migration non symétrique sur la dynamique d'une population et on généralise quelques résultats sur la migration symétrique. Premièrement, dans le cas d'un mélange parfait, la population totale suit une loi logistique avec une capacité de charge qui en général est différente de la somme des n capacités de charge et dépend des termes de migration. Deuxièmement, et comme dans le cas symétrique, nous déterminons dans certains cas particuliers du modèle, les conditions dans lesquelles la fragmentation et la migration peuvent conduire à une population totale à l'équilibre qui peut être supérieure ou inférieure à la somme des n capacités de charge. Nous terminons en considérant le modèle de trois sites et nous montrons par des simulations numériques l'existence d'au moins trois valeurs critiques du taux de migration pour lesquelles la population totale à l'équilibre est égale à la somme des n capacités de charge.

Mots clés : *Habitat fragmenté, taux de migration, croissance logistique, capacité de charge, mélange parfait, champ de vecteurs lent-rapide, théorème de Tikhonov.*

Title of the thesis : Effects of migration and spatial heterogeneity on the dynamics of a population and on the coexistence of species.

Abstract The main theme of this thesis is the dynamics of populations which are spatially structured in patches and coupled by migration processes between the patches. This dynamic can be interpreted as an isolated dynamic system problem (on each of the patches) coupled by the terms of migration between the patches. The main results of this thesis can be found in Chapters 3 and 4. In Chapter 3 titled "*The multi-patch logistic equation*" we are interested in the effect of symmetric migration on the population dynamic. We study the model of n -patch model with migration terms, where each patch follows a logistic law. First, we give some properties of the total equilibrium population. In some particular cases, we determine the conditions under which fragmentation and migration can lead to a total equilibrium population which might be greater or smaller than the sum of the n carrying capacities. Second, in the case of perfect mixing, i.e. when the migration rate tends to infinity, the total population follows a logistic law with a carrying capacity which in general is different from the sum of the n carrying capacities. Finally, for the three-patch model we show numerically that the increase in number of patches from two to three gives a new behavior for the dynamics of the total equilibrium population as a function of the migration rate.

In Chapter 4 titled "*The multi-patch logistic equation with asymmetric migration*" we are interested in the effect of asymmetric migration on the dynamic of population and we generalize some results from symmetric case. We study a multi-patch model, where each patch follows a logistic law, and patches are coupled by asymmetrical migration terms. First, in the case of perfect mixing, the total population follows a logistic equation with a carrying capacity which in general is different from the sum of the n carrying capacities, and depends on the migration terms. Second, we determine, in some particular cases, the conditions under which fragmentation and asymmetrical migration can lead to a total equilibrium population greater or smaller than the sum of the carrying capacities. Finally, for the three-patch model, we show numerically the existence of at least three critical values of the migration rate for which the total equilibrium population equals the sum of the carrying capacities.

Key words : Fragmented habitat, Migration rate, Logistic growth, Carrying capacity, Perfect mixing, Slow-fast vector field, Tikhonov's theorem.

عنوان الأطروحة: آثار الهجرة وعدم التجانس المكاني على ديناميكيات السكان وتعايش الأنواع.

الملخص

الموضوع الرئيسي لهذه الأطروحة هو دراسة الديناميات السكانية التي يتم تنظيمها مكانيًا ، في المواقع المرتبطة بعمليات الهجرة بين المواقع. يمكن تفسير هذه الديناميكية على أنها مشكلة نظام ديناميكي منعزل (في كل موقع) مقرونًا بشروط الترحيل بين المواقع. في المقال الأول بعنوان "المعادلة اللوجستية متعددة الرقع" ، نحن مهتمون بتأثير الهجرة المتماثلة على ديناميكيات السكان. ندرس نموذج n من المواقع بشروط ترحيل متماثلة ، حيث يتبع كل موقع قانونًا لوجستيًا. أولاً ، نعطي بعض خصائص إجمالي السكان عند التوازن. في بعض الحالات الخاصة ، نحدد الظروف التي يمكن أن يؤدي بموجها التجزئة والهجرة إلى إجمالي عدد السكان في حالة توازن والتي قد تكون أكبر أو أقل من مجموع القدرات الاستيعابية. ثانيًا ، في حالة المزيج المثالي ، أي عندما يميل معدل الهجرة إلى الملائمة ، يتبع إجمالي السكان قانونًا لوجستيًا بقدرة تحمل تختلف بشكل عام عن مجموع القدرات n . أخيرًا ، بالنسبة لنموذج المواقع الثلاثة ، نظهر عددًا من زيادة عدد المواقع من اثنين إلى ثلاثة يعطي سلوكًا جديدًا لديناميات إجمالي السكان عند التوازن كدالة لمعدل الترحيل.

في المقال الثاني بعنوان "المعادلة اللوجيستية متعددة الرقع مع الهجرة غير متماثلة" ، نحن مهتمون بتأثير الهجرة غير المتماثلة على ديناميكيات السكان وتعميم بعض نتائج الهجرة المتماثلة. أولاً ، في حالة المزيج المثالي ، يتبع إجمالي السكان قانونًا لوجستيًا بقدرة تحمل تختلف بشكل عام عن مجموع القدرات الاستيعابية n وتعتمد على شروط الهجرة. ثانيًا ، كما في الحالة المتماثلة ، نحدد في بعض الحالات الخاصة للنموذج الظروف التي يمكن أن يؤدي بموجها التجزئة والهجرة غير المتماثلة إلى إجمالي عدد السكان في حالة توازن والتي قد تكون أكبر أو أقل من مجموع القدرات الاستيعابية. ننتهي من خلال النظر في نموذج ثلاثة مواقع ونظهر من خلال المحاكاة العددية وجود ثلاث قيم خاصة على الأقل لمعدل الترحيل الذي يكون إجمالي عدد السكان عند التوازن فيه مساويًا لمجموع القدرات الاستيعابية.

الكلمات المفتاحية: موطن مجزأ ، معدل الهجرة ، النمو اللوجستي ، القدرة على التحمل ، الخلط المثالي ، نظام بطني-سريع ، نظرية تيخونوف.