

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique



Université de Saïda - Dr Moulay Tahar.
Faculté des Sciences.
Département de Mathématiques.



Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de

Master Académique

Filière : MATHEMATIQUES
Spécialité : Analyse mathématique

par

Mimouni Nihad¹

Sous la direction de

Dr. BOUSMAHA Lamia

Thème :

Les systèmes proies-prédateurs

Soutenu le 13/06/2022 devant le jury composé de

Dr. Bekkouche N.	Université de Saïda	Dr. Moulay Tahar	Président
Dr. Bousmaha L.	Université de Saïda	Dr. Moulay Tahar	Encadreur
Dr. Mekkaoui I.	Université de Saïda	Dr. Moulay Tahar	Examinateur

Année univ.: 2021/2022

1. E-mail : mimouninihad5@gmail.com

Dédicace

Je dédie ce travail à :

Deux personnes les plus chères au monde, à mon idéal éternel, mon soutien moral et ma source de joie et de bonheur, celui qui s'est toujours sacrifié pour me voir réussir, pour toi mon père. A la lumière de mes jours, la source de mes efforts, le flambeau de mon cœur, le secret de mon espoir et de ma supériorité, ma vie et mon bonheur, ma mère, que j'adore.

Mes frères, Ayham, ma sœur et toute ma famille.

Toute personne qui m'a aidé de loin et de près.

Nihad

Remerciements

Avant tous je remercie ALLAH qui m'a donné la force, le courage et la volonté d'achever ce travail.

Tous mes remerciements et ma reconnaissance à mes parents pour m'avoir encouragé tout au long de mon parcours dans la recherche des connaissances.

J'adresse mes remerciements par un grand respect à mon directeur de mémoire Dr. Lamia BOUSMAHA qui a dirigée ce travail, de m'avoir encadrée et proposée un sujet aussi passionnant et intéressant. Sa disponibilité permanente et son aide m'ont été d'un soutien dont je lui suis particulièrement reconnaissante. Sa compétence et ses conseils m'ont été d'un grand secours.

D'autre part, j'adresse une chaleureuse pensée à toute l'équipe pédagogique du département de Mathématiques.

Je tiens enfin à remercier tous ceux qui ont contribué d'une façon ou d'une autre à la réalisation de ce travail.

MIMOUNI Nihad

Table des matières

Introduction	5
1 Généralités sur les équations différentielles ordinaires	9
1.1 Définitions et notations	9
1.2 Existence, unicité et bornitude des solutions	11
1.3 Stabilité des solutions d'un système différentiel	12
1.3.1 Linéarisation au voisinage d'un point d'équilibre	15
1.3.2 Stabilité d'un système linéaire en dimension 2	16
1.4 Permanence et Persistance	22
2 Quelques modèles de base sur la dynamique de population	24
2.1 Notions de base sur la dynamique des populations	24
2.2 Modèle de dynamique d'une seule population	26
2.2.1 Modèle de croissance linéaire (Le modèle de Malthus 1798)	26
2.2.2 Modèle de croissance logistique	29
2.2.3 Modèle de Gompertz	32
2.3 Deux populations en interaction	33
2.3.1 Modèle de Lotka-Volterra	33
2.3.2 Modèle de Lotka-Volterra et croissance logistique	39
2.4 Différentes formulations de la fonction réponse de prédateur	42
3 Modèle proie-prédateur avec fluctuations saisonnière	45
3.1 Présentation du modèle	45
3.2 Existence globale et positivité des solutions	47
3.3 Modèle proie-prédateur en l'absence de variations du niveau d'eau	50
3.3.1 Persistance et permanence :	51
3.3.2 Analyse des états stationnaires	55
3.4 Modèle proie-prédateur avec variations du niveau d'eau	61
3.5 Application	64
Conclusion	66
Bibliographie	67

Introduction

Depuis le début de sa présence sur terre, l'homme a toujours cherché à découvrir son environnement et comprendre les phénomènes qui l'entourent (les types et les fluctuations des différentes espèces d'animaux, les migrations des différentes populations et les propriétés écologiques de son milieu ...) afin d'améliorer les différents aspects de sa vie quotidienne en terme de nutrition, santé, transport, sécurité et protection Il a bien sur essayé d'expliquer les différents phénomènes naturels et bien les exploiter pour son meilleur intérêt. Les écologistes ou biologistes sont de plus en plus confrontés aux défis de prévoir les conséquences des changements des systèmes qu'ils observent. Comprendre le fonctionnement d'un Écosystème est un enjeu majeur pour la gestion des ressources et de l'environnement. Cependant ce but reste difficile à atteindre vue la complexité des systèmes naturels, en particulier dans le milieu aquatique où de très nombreux processus de toutes natures interagissent avec des organismes vivants. Plusieurs questions intéressantes peuvent être posées à propos des Écosystèmes :

- Quels sont les facteurs qui influencent la stabilité d'un Écosystème ?
- Quels sont les facteurs contrôlant la variabilité des abondances de différentes composantes de l'Écosystème et notamment sur sa structure ?
- Quel est l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur les interactions entre populations et sur le comportement de l'Écosystème ?
- Quelles sont les variations d'abondance dues aux changements naturels ou anthropiques du milieu ?

Pour répondre à ces questions, différentes approches méthodologiques existent. On peut citer l'observation directe du milieu, l'expérimentation *in vitro* (un test en dehors de l'Écosystème) et *in situ* (examiner un phénomène exactement à l'endroit où il se déroule) et la modélisation mathématique et informatique. Mon travail se situe dans cette dernière direction et consiste en l'élaboration et l'étude, essentiellement théorique, de modèles mathématiques. La modélisation mathématique est avant tout, l'expression d'une démarche visant à expliquer des relations : dans des phénomènes mettant en jeu des relations entre les abondances de plusieurs populations, elle fournit un système théorique capable de combiner ces quantités suivant des mécanismes connus ou supposés provenant de problèmes Écologiques. L'écologie de population, qui étudie la croissance de population, les relations de mortalité, de concurrence et de proie-prédateur est certainement le domaine le plus mathématiquement développé de l'écologie et qui laisse la porte ouverte pour un développement plus large.

De façon générale, si $x(t)$ représente la proie population et $y(t)$ celle du prédateur au temps t , alors un modèle proie-prédateur s'écrit sous la forme suivante

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x) - F(x, y)y \\ \frac{dy}{dt} = eF(x, y)y - qy, \end{cases} \quad (1)$$

où x et y désignent respectivement les densités de proies et de prédateurs au temps t , $f(x)$ représente le taux de croissance des proies en l'absence de prédateurs, $F(x, y)$ désigne le taux d'alimentation moyen d'un prédateur (c'est-à-dire la réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité des proies). Les paramètres e et q dénotent l'efficacité des prédateurs à convertir la proies dans la nouvelle progéniture du prédateur et le taux de mortalité des prédateurs, respectivement. On suppose généralement que la réponse fonctionnelle augmente avec densité de proies, et diminue (ou ne change pas) avec la densité de prédateurs, ceci peut être classé comme :

- (a) Proie-dépendant, lorsque la densité des proies seul détermine la réponse comme par exemple les modèles de Holling type I II III.
- (b) Prédateur-dépendant, lorsque les populations de prédateurs et de proies affectent la réponse comme modèle on cite celui de Angelis et Beddington [35] où la fonction réponse est donné par :

$$F(x, y) = \frac{ax}{bx + cy + 1}.$$

- (c) Ratio-dépendant, lorsque le taux d'alimentation est déterminé par le rapport de la densité des proies à la densité des prédateurs. On peut citer comme exemple le modèle de Arditi et Ginzberg [35] de réponse fonctionnelle :

$$F(x, y) = \frac{A(x/y)}{1 + hA(x/y)} = \frac{ax}{by + x}.$$

Un compte rendu historique de la pertinence biologique de la réponse fonctionnelle est disponible dans [27].

Naturellement, la périodicité et les fluctuations environnementales ont une grande influence sur l'interaction entre proies et espèces prédatrices, ces caractéristiques nous amènent à proposer une évolution du modèle proie-prédateur (1) visant à la prise en compte de l'environnement fluctuations dans ce système d'équations différentielles. Il y a quelques littérature où les auteurs ont considéré les modèles d'équations différentielles ordinaires non autonomes pour étudier les modèles avec des paramètres variant selon les saisons (voir [9],[12],[43],[15],[18],[26],[33],[44]) et les références qui s'y trouvent). De plus en plus de chercheurs commencent à enquêter les systèmes écologiques à perturbation aléatoire soumis au bruit environnemental, par exemple, dans [13],[14], les auteurs montrent que les fluctuations aléatoires jouent un rôle crucial dans la dynamique des populations qui peut affecter de manière significative le comportement temporel des systèmes proie-prédateur (voir aussi [38],[37]).

Récemment, dans [25], les auteurs considèrent un modèle proie-prédateur expérimental variant selon les saisons pour étudier l'influence des variations du niveau d'eau du lac de parloup sur l'interaction entre deux espèces de poissons. Le lac de Parloup est un réservoir où l'eau est prélevée partie du Vioulou, une rivière située à 30 km au sud à l'est de Rodez. Il fait partie des plus grands lacs artificiels de France, permettant de stocker l'eau pendant les saisons de forte électricité demande. La gestion de ce lac est d'une importance considérable importance écologique. Variations importantes de l'eau le niveau du lac peut avoir un fort impact sur la persistance de certaines espèces en particulier espèces de poissons [42],[21]. En effet, l'augmentation du volume d'eau empêche la capture de la proie par le prédateur. Le même raisonnement est appliqué lorsqu'il y a diminution du volume d'eau, favoriser la capture de la proie par le prédateur ; les auteurs ont utilisé les densités de population de l'espèce Brochet comme proie et l'espèce Gardon comme prédateur, le brochet et le gardon sont les espèces les plus importantes

de ce lac. Ils ont étudié les comportements dynamiques du système proie-prédateur suivant

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min\left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t), \\ G(0) = G_0 > 0, \quad B(0) = B_0 > 0, \end{cases}$$

où $G(t)$ et $B(t)$ sont respectivement les densités de proie et de prédateur au temps t et $r(t)$ est la fonction d'accessibilité pour le proie. Lorsqu'un prédateur attaque une proie, il a accès à une certaine quantité de nourriture en fonction du niveau d'eau. Lorsque le niveau d'eau est faible le prédateur est plus en contact avec la proie. Ils ont supposé que la fonction $r(t)$ est annuelle périodique et continue, c'est-à-dire que r est 1-périodique, la valeur minimale r_1 est atteinte au printemps et la valeur maximale r_2 est atteinte à l'automne.

Ce mémoire se constitue de trois chapitres. Nous détaillons ici le contenu de chacun d'entre eux.

Dans le premier chapitre, nous rappelons quelques notions de base sur les équations différentielles ordinaires

Dans le second chapitre, nous rappelons quelques modèles de base sur la dynamique de population : notions de base sur la dynamique des population, modèle de dynamique d'une seule population, deux population en interaction et différentes formulations de la fonction réponse de prédateur.

Dans le troisième chapitre, nous considérons le cas où la périodicité se produit dans les taux de prédation en commutant entre deux niveaux comme suit :

$$r(t) = \begin{cases} r_+ = r(1 + \delta) & \text{saison haute,} \\ r_- = r(1 - \delta) & \text{saison basse,} \end{cases}$$

où r est le taux moyen de prédation, et $0 < \delta < 1$ représente la résistance de la saison de forçage. En tant que premier pas, nous considérons un modèle avec $\delta = 0$, nous ignorons ainsi les variations de niveau d'eau. Le modèle qui en résulte est un système d'équations différentielles ordinaires, pour lequel nous étudions la persistance, l'extinction des prédateurs et la stabilité des équilibres. Dans le second modèle, nous prenons en compte les variations du niveau d'eau dans le lac ($\delta \neq 0$) qui conduit à adapter le premier modèle à cette situation plus réaliste, pour lequel l'existence d'un domaine invariant, qui contient toutes les solutions périodiques annuelles du système à commutation, est prouvée. Une application sera présentée à la fin de ce chapitre.

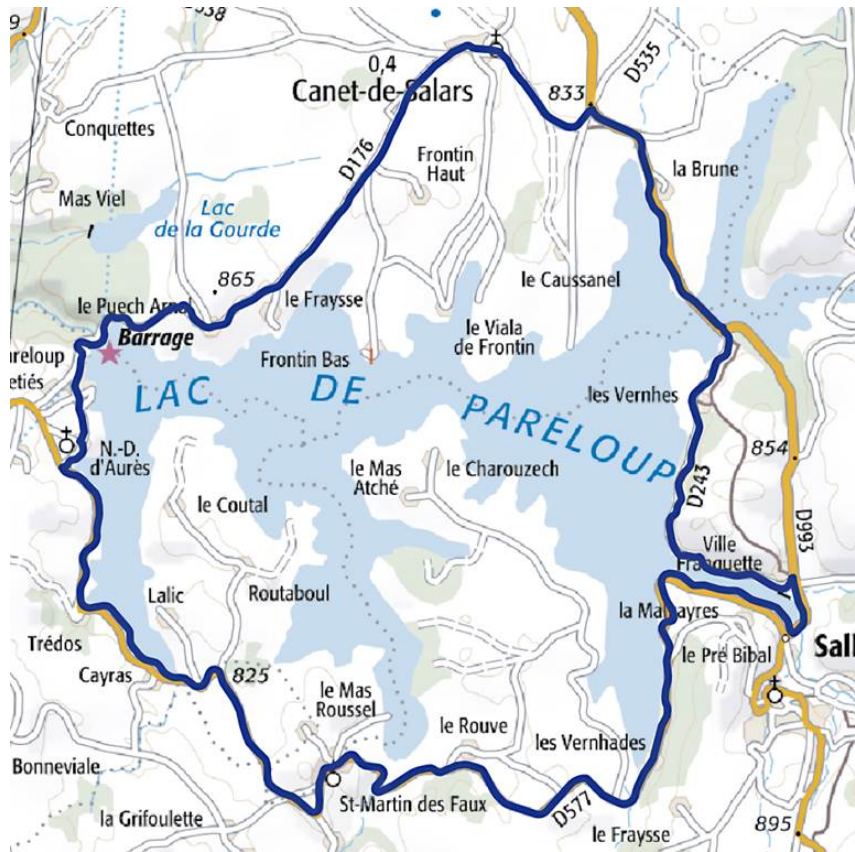


FIGURE 1 – Lac de Paroloup

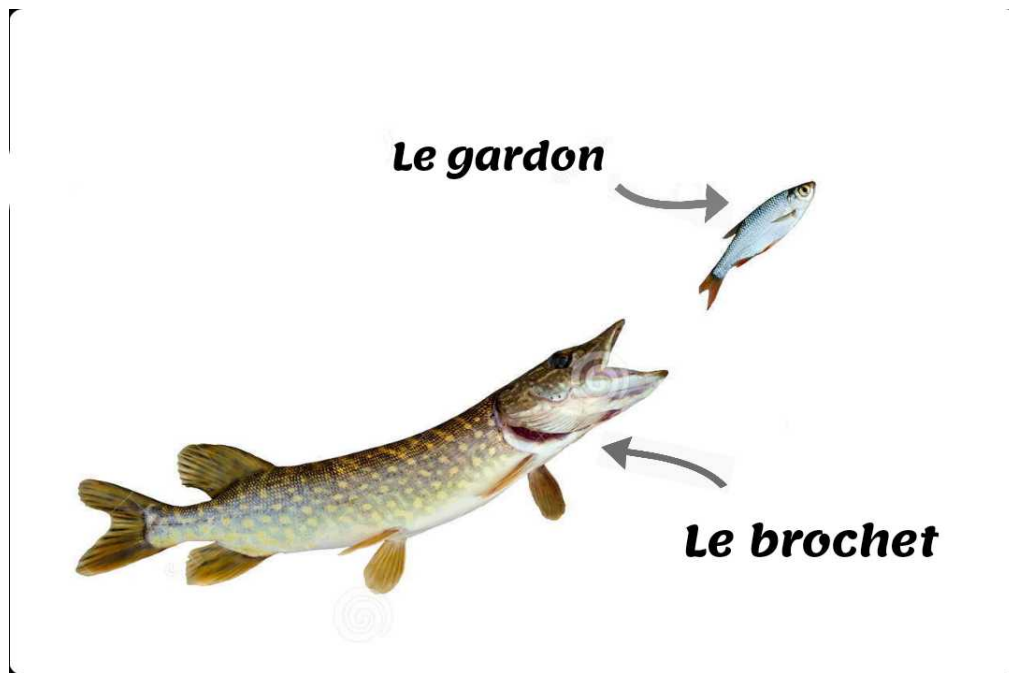


FIGURE 2 – Prédation entre Brochet et Gardon

Chapitre 1

Généralités sur les équations différentielles ordinaires

Dans ce chapitre, on introduit quelques définitions, notations, et théorèmes fondamentales sur l'existence, unicité, stabilité, bornitude, permanence et persistance d'une équation différentielle ordinaire.

1.1 Définitions et notations

Soit U un ouvert de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^m$ et $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$ une application continue et dérivable, et soit $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$.
On considère l'équation différentielle

$$\dot{x} = f(t, x(t)), \quad (t, x) \in U, \quad (1.1)$$

avec t désigne le temps.

Si la fonction f dépend du temps l'équation (1.1) est dite **non autonome**.
Au contraire, on dit que l'équation est **autonome** si la fonction f ne dépend pas explicitement du temps

$$\dot{x} = f(x(t)). \quad (1.2)$$

Exemple 1.1.1. Avec $m = 1$:

1. Équation autonome : $\dot{x} = x(t)$.
2. Équation non autonome : $\dot{x} = x(t) + t$.

Définition 1.1.1. On dit que l'équation (1.1) est linéaire si $\dot{x} = L(t, x) + h(t)$, où $L(t, x)$ est linéaire en x ; linéaire et homogène si $h \equiv 0$ et linéaire non homogène si $h(t) \neq 0$.

Définition 1.1.2. (Solution locale)[11] Une solution de (1.1) sur un intervalle ouvert $I \subset \mathbb{R}$ est une fonction dérivable $x : I \rightarrow \mathbb{R}^m$ telle que

- $(\forall t \in I) \quad (t, x(t)) \in U$
- $(\forall t \in I) \quad \dot{x} = f(t, x(t))$.

Remarque 1.1.1. Pour $(t_0, x_0) \in U$ donné, un problème à valeur initiale associé à l'équation (1.1) est généralement exprimé sous l'écriture suivante

$$\begin{cases} \dot{x}(t) &= f(t, x(t)), \\ x(t_0) &= x_0, \end{cases} \quad (1.3)$$

Définition 1.1.3. (Solution périodique)[22] Soit $x(t)$ une solution de (1.1). On dit que $x(t)$ est une solution périodique s'il existe $T > 0$ tel que $x(t + T) = x(t)$ pour tout $t \in \mathbb{R}$.

Définition 1.1.4. (Trajectoire)[40] On appelle orbite ou trajectoire l'ensemble des points $(x(t))$ où t parcourt I . C'est l'ensemble : $\{x(t)/t \in I\}$.

Remarque 1.1.2. [40] Deux trajectoires distinctes sont disjointes.

Définition 1.1.5. (Cycle limite)[1] Un cycle limite est une trajectoire fermée isolée, au moins d'un côté.

Définition 1.1.6. (Ensemble invariant)[1] Soit un système dynamique donné par

$$\begin{cases} \dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y), \end{cases} \quad (1.4)$$

où f et g sont différentiables et de différentielles continues sur \mathbb{R}^2 . Un domaine D du plan est dit **positivement invariant** si quelle que soit la condition initiale $(x_0, y_0) \in D$, la trajectoire correspondante reste dans D lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Définition 1.1.7. (Les isoclines zéros)[1] Les isoclines zéros sont les lieux des points du plan (x, y) où l'une des composantes du vecteur vitesse est nulle. Par conséquent, en dimension deux, il existe deux types d'isoclines zéro :

- Les isoclines vérifiant $\dot{x} = f(x, y) = 0$, qui sont appelées **isoclines verticales**. La composante «horizontale» (c'est-à-dire le long de l'axe des abscisses) de la vitesse y est nulle. Lorsqu'une trajectoire coupe une isocline $\dot{x} = 0$, la direction du vecteur vitesse, qui est tangente à la trajectoire, est verticale.
- Les isoclines vérifiant $\dot{y} = g(x, y) = 0$, qui sont appelées **isoclines horizontales**. La composante «verticale» (c'est-à-dire le long de l'axe des ordonnées) de la vitesse y est nulle. Lorsqu'une trajectoire coupe une isocline $\dot{y} = 0$, la direction du vecteur vitesse est horizontale.

Définition 1.1.8. (Critère de divergence Dulac-Bendixon)[39] Dans cette définition, nous nous intéressons aux systèmes dynamiques dans le plan. Nous allons présenter un résultat significatif sur la non-existence des solutions périodiques : le critère de divergence Dulac-Bendixon. Ce critère est un outil très important qui assure la non-existence des solutions périodiques. Soit le système planaire

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(x, y), \\ w(0) = (x(0), y(0)). \end{cases}$$

Supposons que $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ est simplement connexe. Si la divergence¹ $\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$ n'e s'annule pas et de signe constant sur Ω , alors Ω ne contient pas d'orbite périodique.

Théorème 1.1.1. (Théorème du point fixe de Brower)[36] Soit M un compact, convexe non vide de \mathbb{R}^m , si $f : M \rightarrow M$ est une application continue alors f possède au moins un point fixe dans M .

Définition 1.1.9. (Intégrale première)[1] Une fonction $H(x, y)$ est dite intégrale première du système dynamique (1.4) sur un domaine E du plan si $H(x(t), y(t))$ est constante pour toute solution $(x(t), y(t))$ du système (1.4). Le fait que la fonction $H(x(t), y(t))$ soit une intégrale première implique qu'elle vérifie la relation suivante

$$\frac{dH(x(t), y(t))}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y} \dot{y} = \frac{\partial H}{\partial x} f(x, y) + \frac{\partial H}{\partial y} g(x, y) = 0.$$

Proposition 1.1.1. (Condition suffisante du second ordre)[31] Soit f de classe C^2 sur un voisinage de a , où a est un point intérieur de $D \subset \mathbb{R}^n$. On note $\text{Hess}f(a)$ La matrice hessienne de f en a .

Si $\nabla f = 0$ et $\text{Hess}f(a)$ définie positive, alors f a un minimum local strictement en a .

1.2 Existence, unicité et bornitude des solutions

Nous rappelons, dans cette section, quelques résultats de base sur l'existence, l'unicité et la bornitude des solutions de l'équation (1.1).

Définition 1.2.1. (Problème de Cauchy)[11] Étant donné un point $(t_0, x_0) \in U$, le problème de Cauchy consiste à trouver une solution $x : I \rightarrow \mathbb{R}^m$ de (1.1) sur un intervalle I contenant t_0 dans son intérieur, telle que $x(t_0) = x_0$.

Interprétation physique.[11]

Dans de nombreuses situations concrètes, la variable t représente le temps et $x = (x_1, \dots, x_m)$ est une famille de paramètres décrivant l'état d'un système matériel donné. L'équation (1.1) traduit physiquement la loi d'évolution du système considéré en fonction du temps et de la valeur des paramètres. Résoudre le problème de Cauchy revient à prévoir l'évolution du système au cours du temps, sachant qu'en $t = t_0$ le système est décrit par les paramètres $x_0 = (x_{0,1}, \dots, x_{0,m})$. On dit que (t_0, x_0) sont les données initiales du problème de Cauchy.

Définition 1.2.2. (Localement Lipschitzienne)[20] Soit U un ouvert de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^m$ et $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$ une fonction continue. On dit que $f = f(t, x)$ est **k-Lipschitzienne** en x si

$$\forall (t, x_1), (t, x_2) \in U, \| f(t, x_1) - f(t, x_2) \| \leq k \| x_1 - x_2 \|, \quad (1.5)$$

(k ne dépend pas de t).

f est dite localement Lipschitzienne en x si $\forall (t_0, x_0) \in U$, il existe un voisinage $V(t_0, x_0)$ de (t_0, x_0) dans lequel f est k -Lipschitzienne.

Théorème 1.2.1. (Existence)[20] Soient U un ouvert de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^m$ et $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$ une fonction continue. Pour tout $(t_0, x_0) \in U$, le problème (1.3) admet au moins une solution.

1. La divergence d'un système en un point mesure la manière dont les trajectoires convergent ou divergent au voisinage de ce point.

Théorème 1.2.2. (Unicité)[20] Soient U un ouvert de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^m$ si $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$ une fonction continue et localement lipschitzienne en x , pour tout $(t_0, x_0) \in U$, le problème (1.3) admet une solution unique.

Théorème 1.2.3. (Existence et unicité locale)[22] Soit $f(t, x)$ une fonction continue par morceaux en t et satisfaisant la condition de Lipschitz

$$\| f(t, x) - f(t, y) \| \leq k \| x - y \|,$$

$\forall x, y \in B = \{x \in \mathbb{R}^m / \| x - x_0 \| \leq r\}, \forall t \in [t_0, t_1]$. Alors il existe certain $\delta > 0$ telle que l'équation $\dot{x} = f(t, x)$ avec $x(t_0) = x_0$ admet une solution unique sur $[t_0, t_0 + \delta]$.

Preuve. Voir [22].

Théorème 1.2.4. (Existence et unicité globale)[22] Soit $f(t, x)$ une fonction continue par morceaux en t et satisfaisant la condition de Lipschitz

$$\| f(t, x) - f(t, y) \| \leq k \| x - y \|,$$

$\forall x, y \in \mathbb{R}^m, \forall t \in [t_0, t_1]$. Alors l'équation $\dot{x} = f(t, x)$ avec $x(t_0) = x_0$ admet une solution unique sur $[t_0, t_1]$.

Preuve. Voir [22].

Interprétation géométrique.[11]

Le théorème d'unicité 1.2.2 signifie géométriquement que des courbes intégrales distinctes ne peuvent se couper.

Définition 1.2.3. (Bornitude des solutions)[22] Les solutions du système (1.3) sont :

1. Uniformément bornées s'il existe une constante positive c , indépendante de $t_0 \geq 0$, tel que pour tout $a \in]0, c[$, il existe $\beta = \beta(a) > 0$, indépendante de t_0 , satisfaisant

$$\| x(t_0) \| \leq a \Rightarrow \| x(t) \| \leq \beta, \quad \forall t \geq t_0. \quad (1.6)$$

2. Globalement uniformément bornées si (1.6) est vérifiée pour $a \in]0, +\infty[$.

1.3 Stabilité des solutions d'un système différentiel

On considère le système non autonome suivant

$$\begin{cases} x'(t) = f(t, x(t)), \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (1.7)$$

telle que $f : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ continue en t , localement Lipschitzienne en x .

Définition 1.3.1. (Matrice Jacobienne)[32] Si $f : U \rightarrow \mathbb{R}^p$ est différentiable en $a \in U \subset \mathbb{R}^m$, alors on appelle matrice Jacobienne de f en a la matrice

$$J_f(a) = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(a) \right)_{\substack{1 \leq i \leq p \\ 1 \leq j \leq m}} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(a) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_m}(a) \\ \cdots & \cdots & \cdots \\ \frac{\partial f_p}{\partial x_1}(a) & \cdots & \frac{\partial f_p}{\partial x_m}(a) \end{pmatrix}.$$

Si $p = m$, alors $J_f(a)$ est une matrice carrée. Son déterminant est appelé le **Jacobien** de f en a .

Définition 1.3.2. (Développement d'une fonction $f(x)$ de Taylor au voisinage d'un point \bar{x}) [1] Le développement de Taylor d'une fonction $f(x)$ au voisinage d'un point \bar{x} est donné par l'expression suivante

$$f(x) = f(\bar{x}) + \frac{df}{dx}(\bar{x})(x - \bar{x}) + \frac{1}{2!} \frac{d^2 f}{dx^2}(\bar{x})(x - \bar{x})^2 + \cdots + \frac{1}{n!} \frac{d^n f}{dx^n}(\bar{x})(x - \bar{x})^n + \theta((x - \bar{x})^n),$$

où $\theta((x - \bar{x})^n)$ est une fonction qui tend vers 0 plus vite que $(x - \bar{x})^n$, lorsque $x \rightarrow \bar{x}$.

Définition 1.3.3. (Point d'équilibre et portrait de phase)[1] En général on ne sait pas résoudre l'équation différentielle (1.7). On fait alors une étude qualitative de ses solutions. Cette étude commence par la recherche des points d'équilibre (encore appelés singularités, points stationnaires, points fixes, ou simplement équilibres) de l'équation différentielle. En un point d'équilibre, la vitesse s'annule

$$\frac{dx}{dt} = 0.$$

Les équilibres, que nous notons x^* , vérifient donc l'équation suivante

$$\forall t \in \mathbb{R}_+ \quad f(t, x^*) = 0.$$

L'étape suivante consiste à déterminer si un point d'équilibre est localement stable.

Pour cela, on considère un point voisin d'un équilibre x^* . Définissons une nouvelle variable locale, $u(t) = x(t) - x^*$. La variable $u(t)$ est égale à zéro lorsque $x(t) = x^*$. Nous allons maintenant rechercher l'équation différentielle qui gouverne la variable $u(t)$ quand la variable $u(t)$ reste petite, c'est-à-dire que $x(t)$ reste au voisinage de x^* . Nous avons

$$\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x),$$

comme la variable $x(t)$ reste dans le voisinage de l'équilibre x^* , nous développons la fonction $f(x)$ en série de Taylor au premier ordre au voisinage de x^*

$$\frac{du}{dt} = f(x^*) + \frac{df}{dx}(x^*)(x - x^*) + \theta(x - x^*).$$

On a $f(x^*) = 0$, alors nous donne

$$\frac{du}{dt} = \lambda^* u + \theta(u), \tag{1.8}$$

avec $\lambda^* = \frac{df}{dx}(x^*)$. Si on néglige le terme $\theta(u)$, l'équation différentielle (1.8) admet la solution suivante

$$u(t) = u(0) \exp(\lambda^* t).$$

La stabilité du point fixe est donc donnée par le signe de λ^* .

- Si $\lambda^* < 0$, $u(t)$ tend vers 0 lorsque le temps tend vers $+\infty$ et par conséquent $x(t)$ tend vers x^* . On dit que l'équilibre est stable.
- Si $\lambda^* > 0$, $u(t)$ tend vers $\pm\infty$, selon le signe de $u(0)$, et par conséquent $x(t)$ s'éloigne de part et d'autre de x^* . On dit que l'équilibre est instable.
- Si $\lambda^* = 0$, le point d'équilibre peut être stable, instable ou encore conduire à deux nouveaux portraits de phase appelés shunt positif si la vitesse est positive et shunt négatif si la vitesse est négatif de part et d'autre du point d'équilibre.

Les portraits de phase, c'est-à-dire la représentation sur l'axe x du point d'équilibre et de l'évolution des trajectoires dans son voisinage présentent dans les figures suivantes



FIGURE 1.1 – (a) Portrait de phase d'un équilibre stable. (b) Portrait de phase d'un équilibre instable.



FIGURE 1.2 – (a) Portrait de phase d'un shunt positif. (b) Portrait de phase d'un shunt négatif.

Remarque 1.3.1. Il faut bien noter que la stabilité dont nous venons de parler est locale, c'est-à-dire que notre critère ne s'applique qu'au voisinage de l'équilibre x^* , puisque nous avons négligé des termes qui ne sont petits qu'au voisinage de l'équilibre.

Définition 1.3.4. (Stabilité)[40] Le point d'équilibre x^* de (1.7) est **stable**, si pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\eta > 0$ telle que pour toute condition initiale x_0 on ait :

$$\|x_0 - x^*\| < \eta \Rightarrow \|x(t, x_0) - x^*\| < \epsilon, \quad \forall t \geq 0,$$

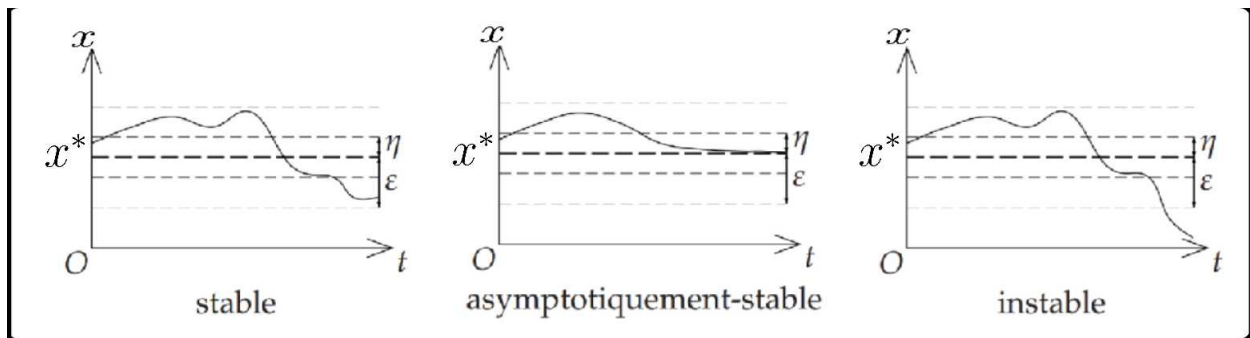
ce qui signifie que les solutions restent aussi proches qu'on le veut de x^* pourvu qu'elle en soient assez proches à l'instant 0; Si, de plus,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x(t) - x^*\| = 0,$$

le point x^* est dit **asymptotiquement stable**.

Définition 1.3.5. [40] On dit que le point d'équilibre x^* est **instable** s'il n'est pas stable.

Les dessins qui suivent illustrent les notions qui viennent d'être introduites :



1.3.1 Linéarisation au voisinage d'un point d'équilibre

La forme générale d'un système de deux équations différentielles ordinaires autonomes est la suivante

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(x, y), \end{cases} \quad (1.9)$$

la démarche pour l'étude d'un système (1.9) est en partie la même que celle utilisée pour une seule équation. Pour avoir des informations sur la stabilité locale d'un point d'équilibre, on procède à la linéarisation du système au voisinage de chaque point d'équilibre. Soient $(u(t), v(t))$ les coordonnées locales au voisinage d'un d'équilibre donné (x^*, y^*) :

$$\begin{cases} u(t) = x(t) - x^*, \\ v(t) = y(t) - y^*. \end{cases}$$

Si les variables locales $u(t)$ et $v(t)$ tendent vers 0, alors la trajectoire tend vers l'équilibre (x^*, y^*) . Pour linéariser, comme dans le cas d'une seule équation, on recherche le système d'équations qui gouverne les variables (u, v) en faisant une approximation du premier ordre au voisinage du point d'équilibre :

$$\begin{cases} \dot{u} = \dot{x} = f(x, y) = f(x^*, y^*) + \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*) + \dots, \\ \dot{v} = \dot{y} = g(x, y) = g(x^*, y^*) + \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*) + \dots, \end{cases} \quad (1.10)$$

en utilisant les relations définissant le point d'équilibre, c'est-à-dire $f(x^*, y^*) = g(x^*, y^*) = 0$, après substitution des coordonnées locales dans les équations (1.10) et en négligeant les termes d'ordre supérieurs à 1 dans le développement de Taylor, nous obtenons le système linéarisé suivant :

$$\begin{cases} \dot{u} = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*)u + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*)v, \\ \dot{v} = \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*)u + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*)v, \end{cases} \quad (1.11)$$

qu'il est possible de réécrire sous une forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

la matrice précédente des dérivées partielles que nous notons A s'appelle la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad (1.12)$$

où a_{ij} est le coefficient (i, j) de la matrice Jacobienne de l'équation (1.12). Le modèle linéaire s'obtient donc en calculant la Jacobienne au point d'équilibre du système :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}^* & a_{12}^* \\ a_{21}^* & a_{22}^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad (1.13)$$

avec la notation $a_{ij}^* = a_{ij}(x^*, y^*)$. Le modèle linéaire (1.13) est aussi appelé la partie linéaire du système (1.9) au voisinage d'un équilibre. Ce modèle est un modèle plus simple que le système non linéaire dont il est issu car il est linéaire.

1.3.2 Stabilité d'un système linéaire en dimension 2

Soit un système linéaire de deux équations différentielles ordinaires du type

$$\dot{X} = AX \quad (1.14)$$

avec $A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$, est une matrice inversible, et $X = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$.

Rappelons que les valeurs propres d'une matrice A vérifient l'équation suivante

$$Au = \lambda u,$$

où λ est valeurs propre de la matrice A et u est un vecteur propre à droite associé à cette valeur propre. Cette équation signifie que l'image du vecteur u par l'application linéaire est un vecteur de même direction que u . Les valeurs propres sont solutions de l'équation caractéristique suivante

$$\det(A - \lambda I) = 0,$$

où I est la matrice identité de dimension 2. Nous avons distingué trois cas qui dépendent des valeurs propres de la matrice A :

1. Les valeurs propres sont réelles et distinctes.
2. Il existe une valeur propre double et réelle.
3. Les valeurs propres sont complexes conjuguées.

Il est usuel de présenter ces différents types de solutions dans le plan de la trace et du déterminant de la matrice ($\text{tr}A, \det A$). Pour distinguer les trois cas, revenons à l'équation caractéristique associée au système (1.14) qui est donnée par

$$\lambda^2 - \text{tr}A\lambda + \det A = 0,$$

où :

- $\text{tr}A = a_{11} + a_{22}$ est la trace de A .
- $\det A = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ son déterminant.

Démonstration.

$$\begin{aligned} \det(A - \lambda I) = 0 &\Leftrightarrow \begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{vmatrix} \\ &\Leftrightarrow (a_{11} - \lambda)(a_{22} - \lambda) - a_{12}a_{21} = 0 \\ &\Leftrightarrow a_{11}a_{22} - \lambda(a_{11} + a_{22}) + \lambda^2 - a_{12}a_{21} = 0 \\ &\Leftrightarrow \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) = 0 \\ &\Leftrightarrow \lambda^2 - \text{tr}A\lambda + \det A = 0. \quad \blacksquare \end{aligned}$$

Rappelons que pour une équation du second degré $ax^2 + bx + c = 0$, la somme des racines est égale à $-\frac{b}{a}$ et le produit des racines à $\frac{c}{a}$. En conséquence, si λ_1 et λ_2 sont les valeurs propres racines de l'équation caractéristique, nous avons les relations suivantes :

$$\text{tr}A = \lambda_1 + \lambda_2,$$

$$\det A = \lambda_1\lambda_2,$$

$$\Delta = (\text{tr}A)^2 - 4 \det A,$$

alors les valeurs propres de cette équation sont, dans \mathbb{C}

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}A \pm \sqrt{(\text{tr}A)^2 - 4 \det A}}{2}.$$

Suivant la nature des valeurs propres, nous avons les cas suivants

1. Cas de deux valeurs propres réelles distinctes

Le système (1.14), se transforme en $\dot{U} = JU$, avec $U = (u, v)$ et

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix},$$

La solution évidente de ce système est :

$$\begin{cases} u(t) = \gamma \exp(\lambda_1 t), \\ v(t) = \delta \exp(\lambda_2 t). \end{cases}$$

Avec $\gamma, \delta > 0$. Trois cas peuvent être distingués :

- (a) Si $\lambda_1 > 0$ et $\lambda_2 < 0$, alors $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = +\infty$, et $\lim_{t \rightarrow \infty} v(t) = 0$, donc le point critique $x = x_0$ est un point selle (col) qui est toujours instable ($\det A < 0$).
- (b) Si $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$, alors $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = 0$, et $\lim_{t \rightarrow \infty} v(t) = 0$, donc le point critique $x = x_0$ est un nœud stable ($\det A > 0, \text{tr}A < 0$).
- (c) Si $0 < \lambda_1 < \lambda_2$, alors $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = +\infty$, et $\lim_{t \rightarrow \infty} v(t) = +\infty$, donc le point critique $x = x_0$ est un nœud instable ($\det A > 0, \text{tr}A > 0$).

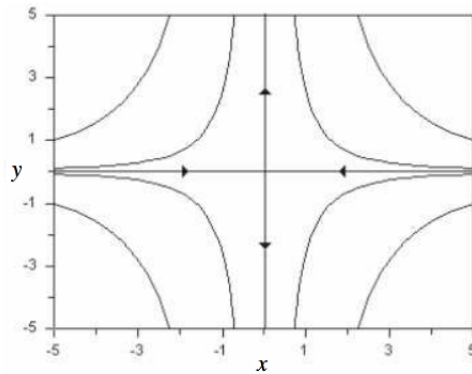


FIGURE 1.3 – Portrait de phase d'un point selle.

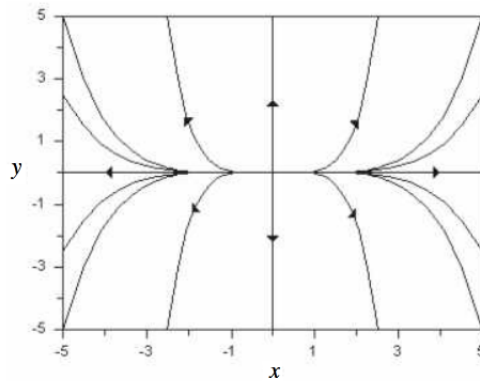


FIGURE 1.4 – Portrait de phase d'un nœud instable.

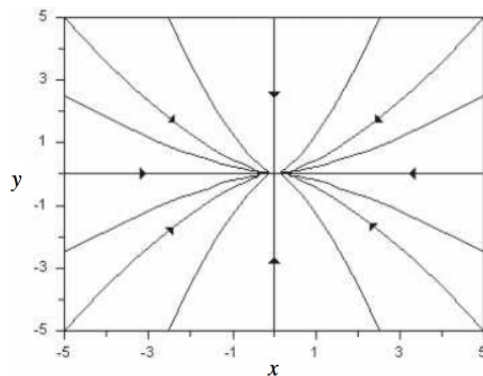


FIGURE 1.5 – Portrait de phase d'un nœud stable.

2. Cas d'une valeur propre réelle double

- (i) Dans le cas où A est diagonale, $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0 \neq 0$, la matrice peut se mettre sous la forme

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 0 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

Deux cas sont à distinguer

(a) $\lambda_0 > 0$, il s'agit d'une étoile instable ($\text{tr}A > 0$).

(b) $\lambda_0 < 0$, il s'agit d'une étoile stable ($\text{tr}A < 0$).

- (ii) Si A n'est pas diagonale, la matrice peut se mettre sous la forme

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

Deux cas sont à distinguer

(a) $\lambda_0 > 0$, il s'agit d'un nœud dégénéré instable ($\text{tr}A > 0$).

(b) $\lambda_0 < 0$, il s'agit d'un nœud dégénéré stable ($\text{tr}A < 0$).

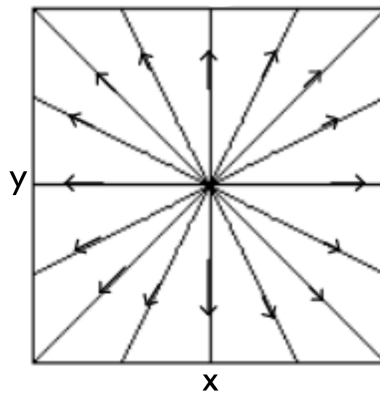


FIGURE 1.6 – Portrait de phase d'une étoile instable.

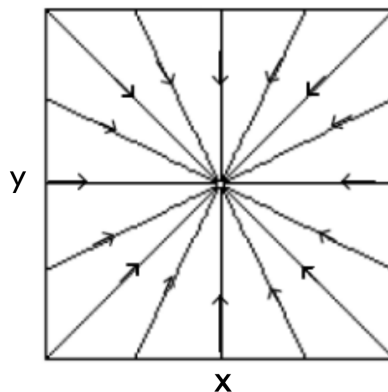


FIGURE 1.7 – Portrait de phase d'une étoile stable.

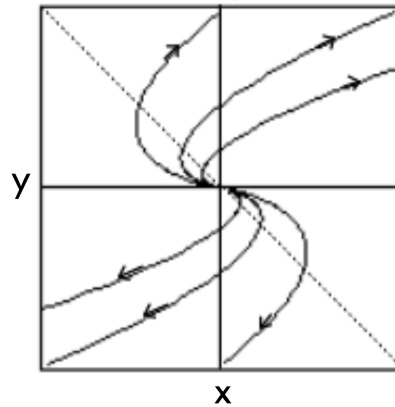


FIGURE 1.8 – Portrait de phase d'un nœud dégénéré instable.

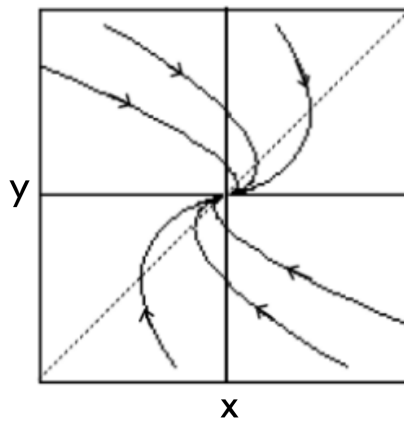


FIGURE 1.9 – Portrait de phase d'un nœud dégénéré stable.

3. Cas de deux valeurs propres complexes conjuguées

Dans ce cas, la matrice peut se mettre sous la forme

$$J = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}.$$

Rappelons que les valeurs propres de la matrice A sont $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$

- (a) Si $\beta \neq 0$, alors le point critique $x = x_0$ est un foyer. Il est stable si $\text{Re}(\lambda_{1,2}) < 0$ ($\text{tr}A < 0$), et il est instable si $\alpha > 0$ ($\text{tr}A > 0$).
- (b) Si $\lambda_{1,2}$ sont imaginaires pures, alors le point critique $x = x_0$ est un centre ($\text{tr}A = 0$), qui est stable mais pas asymptotiquement stable.

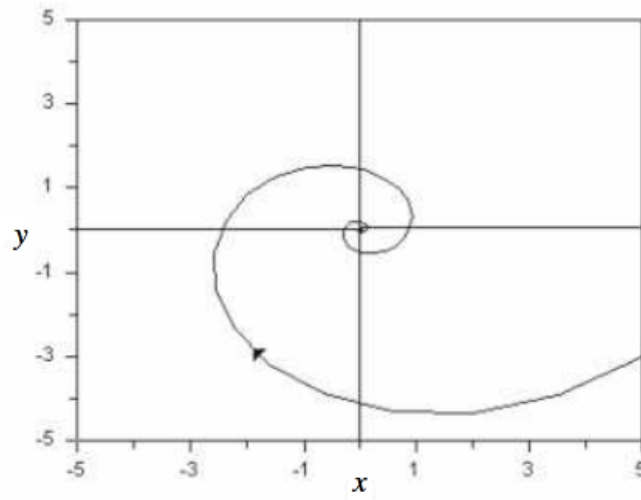


FIGURE 1.10 – Portrait de phase d'un foyer stable.

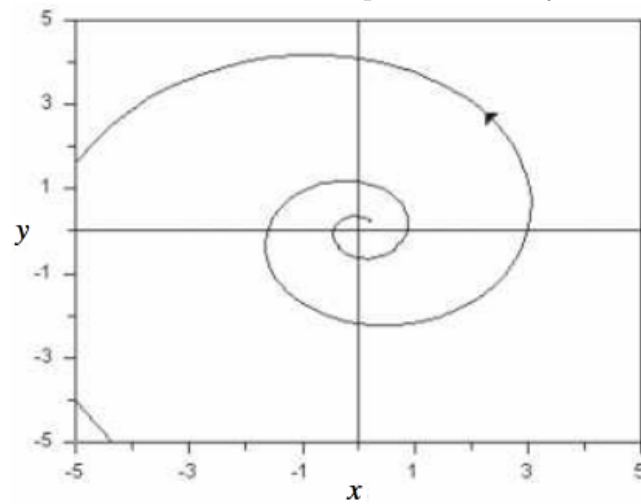


FIGURE 1.11 – Portrait de phase d'un foyer instable.

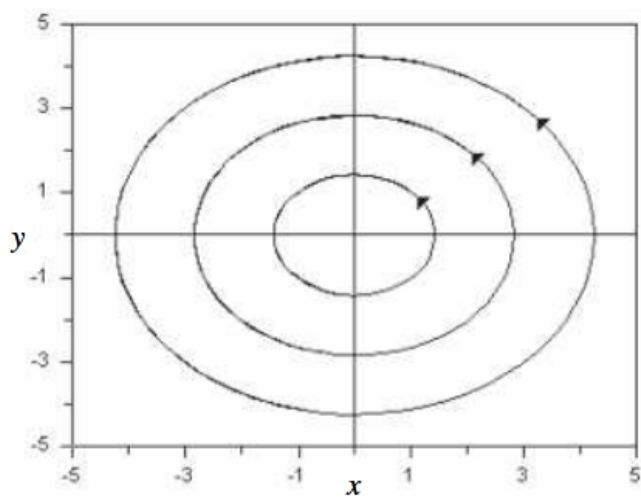


FIGURE 1.12 – Portrait de phase d'un centre.

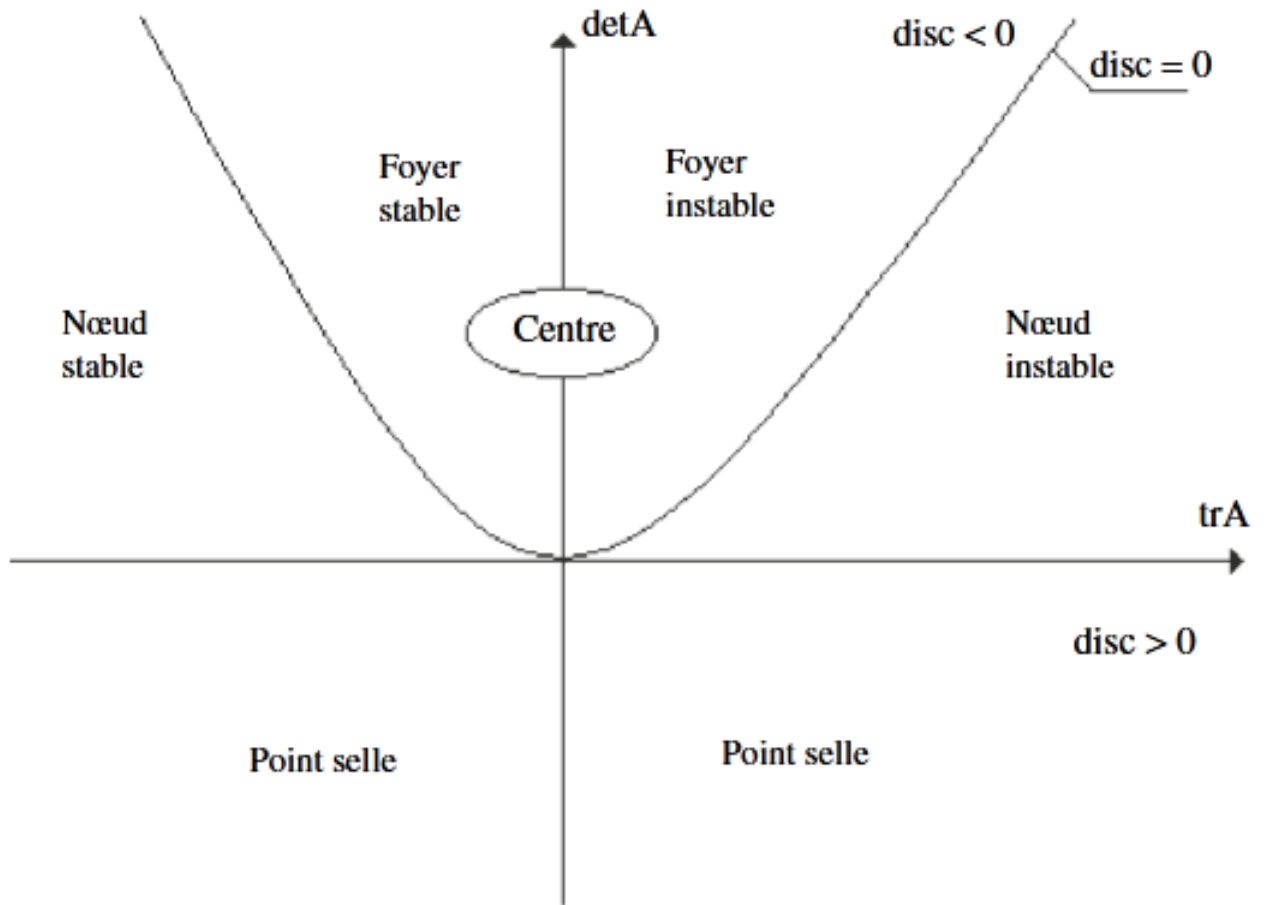


FIGURE 1.13 – Topologie des systèmes planaires en dimension 2 en fonction de la trace et de déterminant de la matrice A dans le cas $\det A \neq 0$. Nous utilisons la notation $\text{disc} = \Delta = (\text{tr}A)^2 - 4 \det A$.

1.4 Permanence et Persistance

Ces dernières années, le concept de persistance a joué un rôle important dans la modélisation mathématique en écologie. Biologiquement, lorsqu'un système d'espèces en interaction est persistant dans un sens approprié, cela signifie que toutes les espèces survivent à long terme. Mathématiquement, la persistance d'un système signifie que les solutions strictement positives n'ont pas de points limites sur la frontière du cône non négatif. Plusieurs définitions de la persistance ont été développées afin d'analyser des modèles mathématiques.

La permanence signifie persistance plus dissipativité, en plus de la survie à long terme, elle tient compte aussi des limites de la croissance des espèces. En 1986, Butler, Freedman et Waltman [5] ont donné des définitions pour la persistance faible, forte et uniforme, pour les systèmes dynamiques, dans un espace métrique localement compact. On pourra trouver chez Freedman et Waltman (1984)[17], Waltman (1989), Freedman et Moson (1990) et Huston et Schmilt (1992), toute une théorie sur la persistance/permanence des systèmes autonomes. Pour plus des informations voir [16].

Dans la suite, nous rappelons les définitions analytiques de la Permanence et Persistance.

Définition 1.4.1. (Persistance)[23] Soit X_i une espèce de densité. X_i est dite :

- Faiblement persistance si

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X_i > 0.$$

- Fortement persistance si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i > 0.$$

- Uniformément persistance si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i \geq \epsilon > 0.$$

Définition 1.4.2. (Dissipatif)[23] Un système est dit dissipatif lorsque pour toute population X_i , il existe $M_i > 0$, fini, tel que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X_i \leq M_i.$$

Définition 1.4.3. (Permanent)[23] Un système est dit permanent s'il est uniformément persistant et dissipatif.

Définition 1.4.4. (Permanence et non permanence)[23] Pour un système différentiel, une composante $x(t)$ est dite permanente s'il existe $0 < \alpha < \beta$, tels que pour toute condition initial $x(0) > 0$, on a

$$\alpha \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \beta.$$

Un système est permanent si toutes ses composantes sont permanentes.

Chapitre 2

Quelques modèles de base sur la dynamique de population

Dans ce chapitre, on rappelle quelques notions de bases sur la dynamique des populations. Ensuite, on se présente quelques modèles classiques utilisés en biomathématique pour modéliser l'évolution de populations d'espèce animales.

2.1 Notions de base sur la dynamique des populations

Dans cette section, on introduit quelques définitions sur la dynamique des populations.

Définition 2.1.1. (L'individu)[19] *L'individu est une entité unique, quels que soient son espèce et son âge. L'individu est également séparé de son milieu par une barrière physique, ce qui ne l'empêche pas d'interagir avec son environnement. L'écologie permet de comprendre comment les individus sont affectés par leur environnement et comment ils affectent leur environnement. La vie d'un individu est caractérisée par des étapes : il grandit, se développe, se reproduit puis meurt. Tout au long de sa vie, l'individu interagit avec son environnement. De plus, l'individu puise l'énergie nécessaire à son développement dans l'environnement. Il consomme ainsi des ressources qu'il accumule sous forme de réserves. Ces dernières sont ensuite attribuées à différentes fonctions au cours de sa vie : croissance, maintenance et reproduction. Dans le même temps, l'individu produit des déchets rejetés dans l'environnement et qui peuvent modifier ce dernier.*

Définition 2.1.2. (La population) [4], [30], [34], [41] *La population est un ensemble d'individus d'une même espèce qui vivent sur un même territoire, qui sont en interaction entre eux, et qui se reproduisent entre eux. La notion de population est un concept très utilisé en écologie et a fait l'objet de très nombreuses investigations au cours du siècle dernier.*

La taille d'une population est mesurée par une grandeur appelée densité de population ou l'abondance, elle est le plus souvent appliquée à des organismes vivants et exprimée en termes d'individus par unité de surface ou de volume.

Définition 2.1.3. (La variation d'une population)[4] *Plusieurs facteurs peuvent intervenir dans la variation de la densité d'une population, les plus importants de ces facteurs :*

- **La Natalité** qui fait croître le nombre des individus.
- **La Mortalité** qui fait décroître le nombre des individus.
- Il y a aussi **la Migration** qui peut entraîner la variation de la densité.

D'autres facteurs importants peuvent être pris en considération tels que : L'âge, le sexe,...etc.

Définition 2.1.4. (L'Écosystème)[41] *Dans un milieu donné, une espèce est rarement représentée par une unique population. Au contraire, un habitat est souvent partagé par plusieurs populations de différentes espèces qui interagissent entre elles, ce qui forme ce qu'on appelle un Écosystème. Un Écosystème est donc un ensemble de populations, qui habitent le même lieu et interagissent entre elles. Par exemple, il existe des types de poissons qui se nourrissent de plantes aquatiques, et certains d'entre eux se nourrissent d'autres types de poissons.*

Définition 2.1.5. (Le modèle mathématique) *Pour construire un modèle mathématique, il est nécessaire de faire des hypothèses. Ces hypothèses jouent deux rôles : préserver certaines caractéristiques essentielles de la réalité et simplifier suffisamment cette réalité afin qu'elle puisse être étudiée mathématiquement. D'une manière générale les modèles mathématiques constituent des outils de compréhension du fonctionnement des systèmes naturels, et de prédiction de leurs évolutions. On ne devra jamais perdre de vue le caractère explicatif et le pouvoir prédictif du modèle étudié.*

Définition 2.1.6. (La dynamique des populations) *Les individus constituant les populations des différentes espèces dans ce monde ne sont pas statiques, mais ils sont dans une perpétuelle dynamique où chacun accomplit son cycle de vie (naissance, croissance, interaction, migration, reproduction, mort), par conséquent toute la population évolue dans le temps et dans l'espace en fonction de plusieurs facteurs comme le taux de croissance et de mortalité qui lui sont propres, ou bien en fonction des différentes interactions avec les autres espèces (compétition, prédation), on parle alors d'une dynamique de la population. En effet, une population possède à tout instant, une structure qui peut être définie par des valeurs particulières d'un certain nombre de paramètres tels que le taux de croissance, mortalité, etc. Or cette structure et ces paramètres peuvent changer au cours du temps, la dynamique des populations concerne précisément l'étude de ces changements d'une façon descriptive et si possible prédictive. L'importance de la dynamique des populations en biologie, et particulièrement en Écologie, est aujourd'hui indéniable, elle peut en effet décrire les variations d'une ou plusieurs populations occupant un milieu et interagissant ensemble.*

En général, lorsque des espèces interagissent, la dynamique de chaque espèce est affectée par ces interactions. Il y a principalement trois types d'interactions :

- (i) **Compétition :** *Lorsque les espèces interagissent et que cette interaction entraîne la décroissance du taux de reproduction ou du taux de croissance de chaque espèce (par exemple, lorsqu'il y a une concurrence sur la nourriture, l'espace, etc), on dit qu'on est en présence de compétition.*
- (ii) **Mutualisme ou Symbiose :** *Lorsque les interactions entre espèces entraînent une augmentation du taux de croissance ou de reproduction de chaque population et que chaque espèce tire profit de ces interactions.*
- (iii) **Prédation :** *Lorsque le taux de croissance d'une ou de plusieurs espèces décroît tandis que le taux de croissance des autres espèces croît, on dit qu'on est en présence d'un système proie-prédateur.*

Dans ce mémoire, nous étudions ce dernier type d'interaction (Prédation).

Définition 2.1.7. (Système proie-prédateur)[29] *Nous allons intéresser à certains systèmes d'équations différentielles ordinaires autonomes (EDA) modélisant des problèmes bio-écologiques. Les systèmes proie-prédateur ainsi générés exhibent des dynamiques très variées. Un système dynamique proie-prédateur peut généralement être écrit comme suit*

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - yF(x, y), \\ \dot{y} = yG(x, y), \end{cases} \quad (2.1)$$

où :

- $x(t), y(t)$: représentent les densités de population de proies et de prédateurs respectivement.
- $f(x)$: le taux de croissance de la population de la proie en l'absence de prédateurs.
- $F(x, y)$: la réponse fonctionnelle du prédateur, c'est à dire le nombre de proies consommées par unité de temps par un prédateur. Elle décrit le comportement du prédateur vis à vis ses proies, c'est-à-dire elle est liée à la croissance de la population des prédateurs causée par la prédation et à la décroissance de la population des proies causée par la mortalité par prédation.
- $G(x, y)$: la réponse numérique du prédateur décrivant la production de prédateur, c'est-à-dire le taux de conversion de la proie en prédateur.

Il existe trois types de modèles proie-prédateur en fonction de l'expression de la réponse fonctionnelle $F(x, y)$:

- Le modèle dit proie-dépendant lorsque la réponse fonctionnelle dépend seulement de la densité de proie, c'est-à-dire $F(x, y) = F(x)$. La population de prédateurs a seulement un effet indirect sur l'élimination des proies comme le terme $F(x)$.
- Le modèle dit ratio-dépendant lorsque la réponse fonctionnelle s'écrit sous la forme $F(x, y) = F(x)y$.
- Le modèle dit densité-dépendant (ou prédateur-dépendant) si la réponse fonctionnelle dépend à la fois de x et y .

2.2 Modèle de dynamique d'une seule population

De nombreux modèles de dynamique d'une seule population ont été développés.

Cette section présente une revue des modèles les plus classiques. Dans le cas d'une population isolée, la variable d'état est l'effectif de la population, c'est-à-dire le nombre d'individus $x(t)$ de cette population à un instant t . Parfois, la variable utilisée est la densité d'individus qui représente le nombre d'individus par unité de surface.

La forme générale de la loi de croissance de la population est la suivante

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x), \\ x(t_0) = x_0 \end{cases}$$

2.2.1 Modèle de croissance linéaire (Le modèle de Malthus 1798)

La façon la plus simple de décrire les variations du nombre d'individus dans une population $x(t)$ au cours du temps est sans doute

$$\underbrace{\text{Variation}}_{x'(t)} = \underbrace{\text{nombre de naissances}}_{x_n} - \underbrace{\text{nombre de morts}}_{x_m}$$

Malthus prédisait que les populations évoluaient de façon exponentielle. Son analyse consistait que le nombre de naissances ainsi que le nombre de décès sont proportionnels au nombre d'individus dans la population, ainsi

$$x_n = nx, \quad x_m = mx,$$

où n et m représentent respectivement le taux de natalité et le taux de mortalité. Les taux de natalité et de mortalité sont supposés être constants. Ceci se traduit par l'équation différentielle suivante

$$\frac{dx}{dt} = nx - mx = (n - m)x = rx, \quad (2.2)$$

où $r = n - m$ est le taux de croissance de la population. La solution est donnée par

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

Ce modèle se traduit par trois types de comportement possibles selon les valeurs des taux de natalité et mortalité. En effet, le signe de r détermine :

- Si $r > 0$ ($n > m$) $\implies \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = +\infty$, la population va croître exponentiellement (une croissance exponentielle aboutissant à un développement infini).
- Si $r = 0$ ($n = m$) $\implies \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x_0$, la population reste constante (on verra une stagnation à $x(t) = x_0$).
- Si $r < 0$ ($n < m$) $\implies \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$, la population va décroître (extinction de la population).

Le modèle de Malthus est irréaliste sur une longue période, même s'il décrit correctement certains épisodes de la croissance des populations.

Remarque 2.2.1. On est amené à conclure que la loi exponentielle reste valable tant que la densité de la population ne sature pas le milieu.

Applications concrètes du Modèle de Malthus

Les lois exponentielles se rencontrent assez souvent dans la nature. Et en dessous quelques cas :

- **En Radioactivité**, le nombre d'atomes radioactifs suit une loi exponentielle décroissante de désintégration radioactive.
- **En Biologie**, le début de développement d'un organisme ou d'un organe est en général bien décrit par une loi exponentielle (phase exponentielle du développement). Les cellules se divisent en deux au bout du temps T .
- **En Démographie**, si on suppose les taux n de natalité et taux m de mortalité constants, et si on admet l'hypothèse de base, la population suit une loi exponentielle (loi de Malthus), de coefficient $r = n - m$.
- **En Médecine**, l'élimination d'un médicament vers l'extérieur suit une loi exponentielle. Une élimination peut être considérée comme "l'émigration" d'une population de molécules à travers une membrane, cela amène à un autre type de modèle (diffusion spatiale).

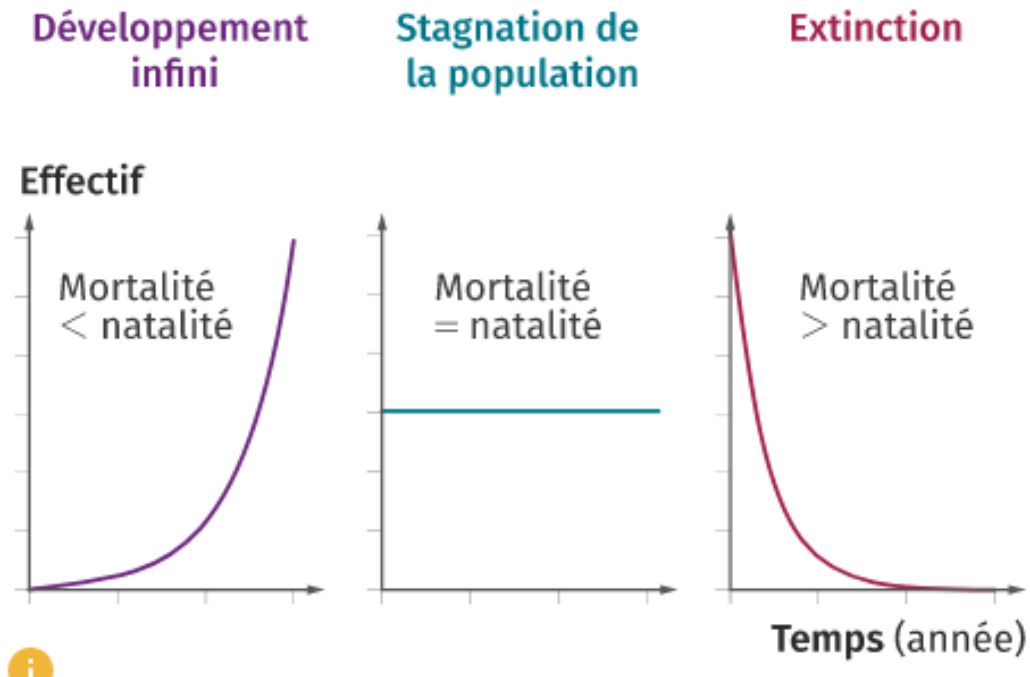


FIGURE 2.1 – Les évolutions possibles du modèle linéaire.

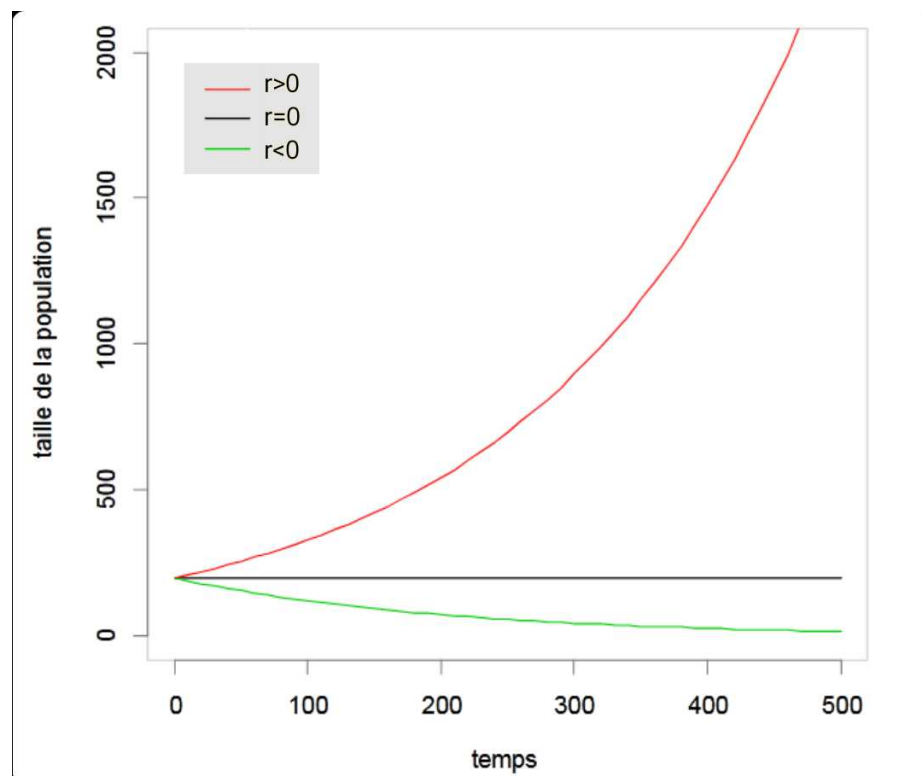


FIGURE 2.2 – Modèle de Malthus.

Commentaires

Courbes de croissance malthusiennes pour 3 différents types de paramètres : équilibre $r = 0$, explosion $r > 0$ et extinction $r < 0$.

2.2.2 Modèle de croissance logistique

En 1836, Verhulst [10] proposa de modifier le modèle précédent de manière à modérer la croissance de la population décrite par le modèle de Malthus. Il propose une hypothèse plus réaliste consiste à supposer que le taux de natalité n'est pas constant mais diminue avec l'effectif. En effet, lorsque le nombre d'individus d'une population augmente, les ressources étant limitées, on peut penser que la natalité va diminuer.

Dans le cas le plus simple on choisit pour le taux de natalité une fonction linéaire décroissante de l'effectif

$$n(x) = \alpha - \beta x, \quad \alpha, \beta > 0.$$

De la même manière, on choisit pour le taux de mortalité une fonction linéaire croissante de l'effectif

$$m(x) = \gamma + \delta x, \quad \gamma, \delta > 0.$$

D'après (2.2)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (n(x) - m(x))x \\ &= (\alpha - \beta x - \gamma - \delta x)x \\ &= (\alpha - \gamma)x - (\beta + \delta)x^2 \\ &= (\alpha - \gamma)x \left(1 - \frac{\beta + \delta}{\alpha - \gamma}x\right) \\ &= (\alpha - \gamma)x \left(1 - \frac{x}{\frac{\alpha - \gamma}{\beta + \delta}}\right) \\ &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \end{aligned}$$

Alors, on obtient l'équation de croissance suivante

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = f(x), \quad (2.3)$$

où :

- $r = \alpha - \gamma$ est le taux de croissance intrinsèque de la population. On suppose que $\alpha > \gamma$, c'est-à-dire que le taux de croissance intrinsèque r est positif.
- K s'appelle la capacité limite du milieu et $K = \frac{\alpha - \gamma}{\beta + \delta}$, qui est aussi positif dès que $r > 0$.

1. Les points d'équilibre

L'équation différentielle (2.3) s'appelle l'équation logistique. Elle admet deux points d'équilibre, l'origine et K .

2. La stabilité

Pour déterminer la stabilité des équilibres, calculons la dérivée de la fonction $f(x)$

$$\frac{df}{dx} = r - 2r \frac{x}{K}.$$

$\frac{df}{dx}(0) = r > 0$, alors l'origine est instable.

$\frac{df}{dx}(K) = -r < 0$, alors K est un équilibre stable.

La solution de l'équation différentielle (2.3) est

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}.$$

Pour toute condition initiale positive, nous avons

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K.$$

3. Limites du Modèle logistique

Le modèle de Verhulst, s'il tient compte de la capacité du milieu et donc de la densité de la population, ne considère pas les interactions du vivant qui peuvent influencer l'abondance des différentes espèces.

4. Exemple en écologie

Dans un monde où l'on suppose l'existence seulement de deux espèces, l'une capable de ne manger que de l'herbe, comme le lapin par exemple, et l'autre capable de manger uniquement des lapins, comme le renard. Si dans ce monde on suppose l'herbe assez abondante pour qu'on la modélise par l'infini, alors notre modélisation, alors notre modèle est parfaitement adapté.

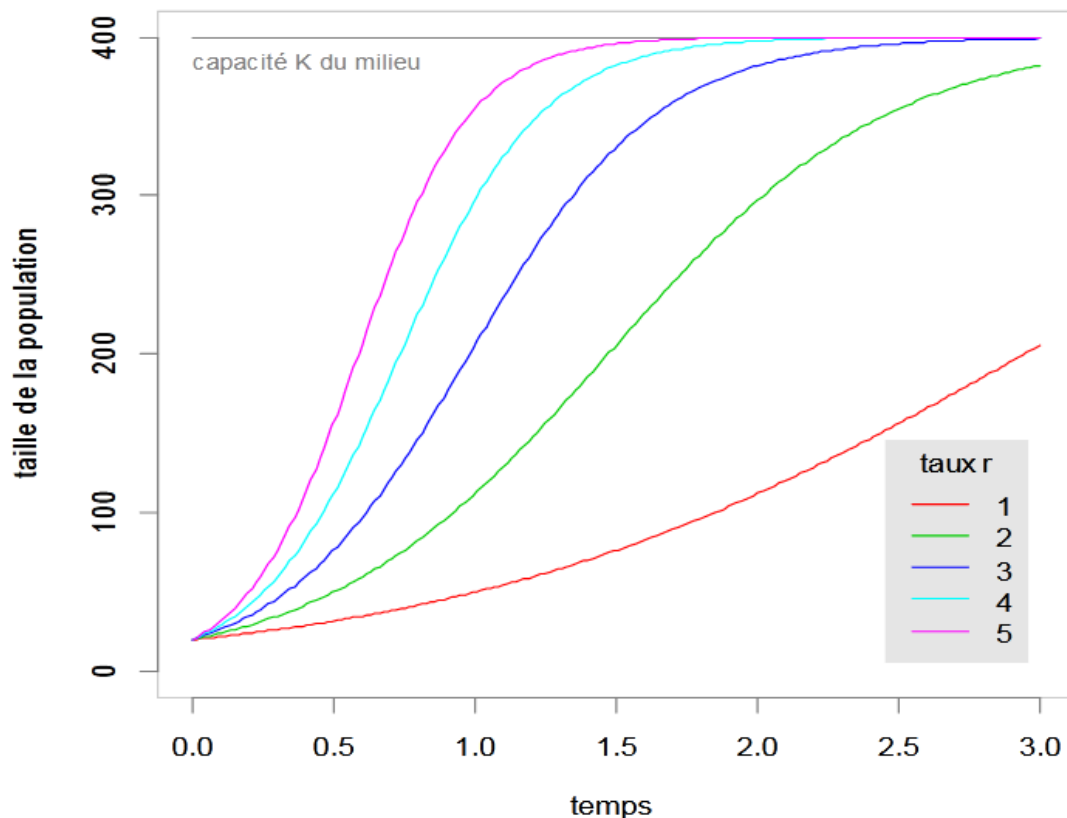


FIGURE 2.3 – Modèle logistique

Commentaires

On observe que la population tend vers la capacité du milieu K , qu'elle est croissante si la population initiale est inférieure à la capacité du milieu et décroissante sinon.

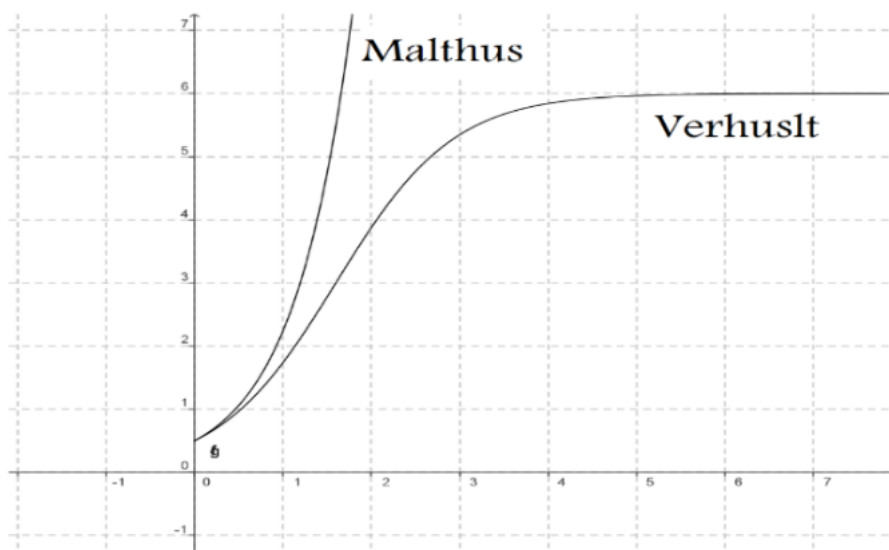


FIGURE 2.4 – Comparaison des chroniques des solutions de l'équation de Malthus et de l'équation de Verhulst avec les mêmes valeurs.

2.2.3 Modèle de Gompertz

L'équation de croissance de Gompertz s'écrit de la manière suivante

$$\frac{dx}{dt} = rx \ln\left(\frac{K}{x}\right) = g(x) \quad r, K > 0, \quad (2.4)$$

où :

- r : le taux de croissance intrinsèque.
- K : la capacité limite du milieu.

1. Les points d'équilibre

L'équation (2.4) possède également deux équilibres, l'origine et la capacité limite K .

2. La stabilité

La dérivée de la fonction $g(x)$ s'écrit dans ce cas

$$\frac{dg}{dx} = r \left(\ln\left(\frac{K}{x}\right) - 1 \right),$$

$\frac{dg}{dx}(K) = -r \Rightarrow$ l'équilibre K est stable.

La dérivée $\frac{dg}{dx}$ n'est pas définie à l'origine. Dans ce cas, il est utile d'étudier la fonction $g(x)$. Cette fonction est strictement positive pour $0 < x < K$ et tend vers $+\infty$ lorsque $x \rightarrow 0^+$.

En conséquence, la population est croissante pour toute valeur $0 < x < K$. La vitesse de croissance devient infinie à l'origine. Il est clair que l'origine est instable car toute condition initiale proche de l'origine et positive donne lieu à une augmentation de l'effectif et donc à une solution qui s'éloigne de 0. L'équation de Gompertz possède un comportement dynamique qualitativement équivalent à celui de l'équation logistique.

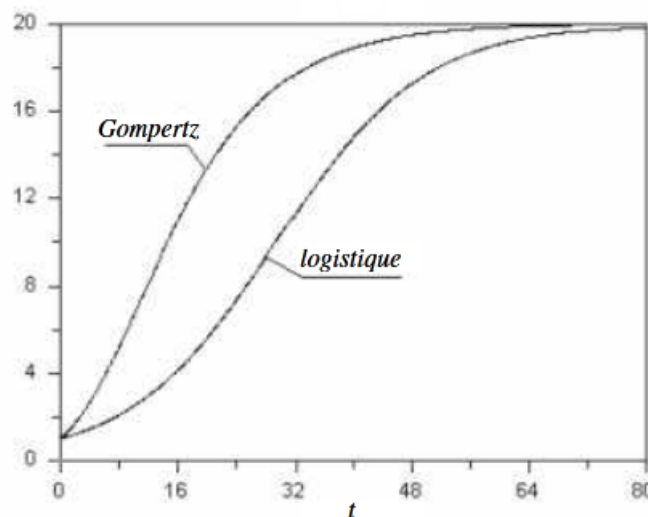


FIGURE 2.5 – Comparaison des chroniques des solutions de l'équation logistique et de l'équation de Gombertz avec les mêmes valeurs de $r = 0.1$ et de $K = 20$.

2.3 Deux populations en interaction

Considérons maintenant le cas de deux population d'effectifs respectifs $x(t)$ et $y(t)$ en interaction. Le modèle dynamique de deux populations en interaction est un système de deux équations différentielles ordinaires. D'une manière assez générale, il est usuel de décomposer chaque équation en une somme de deux termes, le premier terme $(f(x), g(y))$ correspondant à la croissance de la population isolée et ne dépendent que de l'effectif de cette population et le second terme $(h(x, y), k(x, y))$ représentant les interactions entre les populations et dépendent des effectifs des deux populations :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y). \end{cases}$$

Le choix des fonctions $h(x, y)$ et $k(x, y)$ dépend de la nature de l'interaction entre les deux populations. On distingue des interactions positives (resp. négatives) qui favorisent (resp. défavorisent) la croissance d'une population. Les signes des fonctions $h(x, y)$ et $k(x, y)$ rendent compte de ce caractère favorable ou non à la croissance. Plusieurs cas sont possibles :

- Chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition inter-spécifique.

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) - k(x, y). \end{cases}$$

- Une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur.

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) - k(x, y). \end{cases} \quad \begin{cases} \dot{x} = f(x) - h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y). \end{cases}$$

- Chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y). \end{cases}$$

- Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

Ce qui nous intéresse est le deuxième type, on va étudier quelques modèles de type **proie-prédateur**.

2.3.1 Modèle de Lotka-Volterra

Le modèle de Lotka-Volterra a été proposé, indépendamment, par '**Vito Volterra**' (mathématicien et physicien Italien) en 1926 et '**Alfred James Lotka**' (statisticien Américain) en 1925, d'où le nom **Lotka-Volterra**. Il joue un rôle important dans l'étude de la dynamique des populations et il a été introduit pour décrire l'interaction entre deux type d'espèce : les prédateurs et les proies. Le modèle le plus utilisé en écologie car il peut être considéré comme la

base de tous les modèles différentiels d'interactions qui s'intéressent aux relations trophiques, c'est-à-dire à des relations de type proie-prédateur.

La forme générale du système de Lotka-Volterra est donnée par :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx - axy, \\ \dot{y} = -my + eaxy, \end{cases}$$

où :

- $x(t)$: représente la population des proies.
- $y(t)$: représente la population des prédateurs.
- r : le taux de croissance des proies en absence des prédateurs.
- a : le taux de prédation (efficacité des prédateurs dans leurs attaque).
- m : le taux de mortalité des prédateurs en absence des proies.
- e : le taux de conversion de la biomasse proie en biomasse prédateur.

Que nous pouvons réécrire, nous posons $b = ea$ et en factorisant, sous la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(r - ay), \\ \dot{y} = y(-m + bx), \end{cases} \quad (2.5)$$

avec les conditions initiales positives suivantes :

$$x(0) = x_0 > 0, \quad y(0) = y_0 > 0,$$

1. **Les points d'équilibre** On pose $f(x, y) = x(r - ay)$ et $g(x, y) = y(-m + bx)$. Pour trouver les points d'équilibre, il faut chercher les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 0 \\ \frac{dy}{dt} = 0 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} f(x, y) = 0 \\ g(x, y) = 0 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} x(r - ay) = 0 \\ y(-m + bx) = 0 \end{cases}$$

d'où :

$$\begin{cases} x = 0 \text{ ou } x = \frac{m}{b} \\ y = 0 \text{ ou } y = \frac{r}{a} \end{cases}$$

Par conséquent, le modèle de Lotka-Volterra admet deux points d'équilibre, l'origine $(0, 0)$ correspondant à l'absence de proie et de prédateur, et un point $(x^*, y^*) = \left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$ non trivial et appartenant au cône positif.

2. La stabilité

Pour connaître les propriétés de stabilité locale des équilibres, il faut calculer la matrice Jacobienne

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r - ay & -ax \\ by & -m + bx \end{pmatrix}.$$

- **L'étude de point** $(0, 0)$

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix},$$

qui est une matrice diagonale et admet donc deux valeurs propres réelles distinctes $\lambda_1 = r > 0$ et $\lambda_2 = -m < 0$, de signes contraires. Il s'agit donc d'un point selle instable.

- **L'étude de point** $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$

$$J\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-am}{b} \\ \frac{rb}{a} & 0 \end{pmatrix},$$

on a

$$\begin{cases} \operatorname{tr} J\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) &= 0, \\ \det J\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) &= rm > 0. \end{cases}$$

Le système prévoit donc un centre. Cependant, d'après le théorème de linéarisation, nous ne pouvons pas être certain qu'il existe réellement des trajectoires fermées entourant le point d'équilibre $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$. Pour démontrer que les trajectoires centrales existent bien, il est nécessaire de rechercher une intégrale première possédant un extremum au point $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$. Pour cela, éliminons le temps entre les deux équations du modèle, ce qui conduit à l'équation suivante

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(r - ay)}{y(-m + bx)}.$$

Par séparation des variables on obtient

$$-m \frac{dx}{x} + bdx = r \frac{dy}{y} - ady,$$

on intègre

$$-m \ln x + bx = r \ln y - ay + \gamma$$

où γ est une constante d'intégration.

Soit $H : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$, est une intégrale première définie par :

$$H(x, y) = ay + bx - m \ln x - r \ln y.$$

H est une intégrale première car

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial H}{\partial y} \frac{dy}{dt} \\ &= \left(b - \frac{m}{x}\right) x(r - ay) + \left(a - \frac{r}{y}\right) y(-m + bx) \\ &= (bx - m)(r - ay) + (ay - r)(m - bx) \\ &= 0 \end{aligned}$$

Maintenant, on démontre que le point $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$ est un extremum pour H

$$\nabla H(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial H}{\partial x} \\ \frac{\partial H}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b - \frac{m}{x} \\ a - \frac{r}{y} \end{pmatrix} \Rightarrow \nabla H\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

On calcule la matrice Hessienne

$$\text{Hess}H(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} & \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} \\ \frac{\partial^2 H}{\partial y \partial x} & \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{m}{x^2} & 0 \\ 0 & \frac{r}{y^2} \end{pmatrix}$$

donc

$$\text{Hess}H\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) = \begin{pmatrix} \frac{b^2}{m} & 0 \\ 0 & \frac{a^2}{r} \end{pmatrix}$$

En conséquence, $H\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$ est définie positive, alors le point $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$ est un minimum local de H .

Les trajectoires autour de cet équilibre sont les courbes de niveau de l'intégrale première et par conséquent se referment au voisinage de ce point. Les solutions sont donc périodiques avec une période T qui est déterminée par la partie imaginaire des valeurs propres de la Jacobienne calculée à l'équilibre non trivial $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$. La période vérifie donc la relation suivante

$$\frac{2\pi}{T} = \sqrt{mr}.$$

Démonstration.

$$J\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-am}{b} \\ \frac{rb}{a} & 0 \end{pmatrix},$$

cherchons les valeurs propres

$$\det \begin{pmatrix} -\lambda & \frac{-am}{b} \\ \frac{br}{a} & -\lambda \end{pmatrix} = \lambda^2 + rm = 0$$

alors

$$\lambda = i\sqrt{rm} \quad \text{ou} \quad \lambda = -i\sqrt{rm}$$

on obtient une solution de la forme

$$x(t) = \alpha_1 \cos t\sqrt{rm} + \alpha_2 \sin t\sqrt{rm} \quad \alpha_1, \alpha_2 \in \mathbb{R}$$

$$y(t) = \alpha_3 \cos t\sqrt{rm} + \alpha_4 \sin t\sqrt{rm} \quad \alpha_3, \alpha_4 \in \mathbb{R}$$

les solutions $x(t), y(t)$ sont périodiques alors

$$x(0) = x(T) \implies \alpha_1 = \alpha_1 \cos T\sqrt{rm} + \alpha_2 \sin T\sqrt{rm}$$

$$y(0) = y(T) \implies \alpha_3 = \alpha_3 \cos T\sqrt{rm} + \alpha_4 \sin T\sqrt{rm}$$

donc, il faut que

$$T\sqrt{rm} = 2\pi \implies T = \frac{2\pi}{\sqrt{rm}}. \quad \blacksquare$$

Critiques du modèle de Lotka-Volterra

Du point de vue Écologique et biologique

Le modèle de Lotka-Volterra repose sur des hypothèses fortes et peu réalistes. En effet :

- La croissance de la proie est exponentielle, la ressource peut croître indéfiniment.
- Le nombre instantané de proies tuées est directement proportionnel au nombre de proies présentes, c.à.d : tout prédateur est capable de tuer instantanément un nombre infini de proies.
- Le nombre de prédateurs engendrés croît linéairement avec la densité des proies, c.à.d : un prédateur est capable de donner naissance instantanément à un nombre infini de descendants.
- Le modèle ne prend pas en compte les durées de gestation, ni les temps d'accès à l'âge reproducteur.

Le modèle de Lotka-Volterra, même s'il n'est pas réaliste, il propose que de simples interactions entre prédateurs et proies peuvent entraîner un comportement oscillatoire des populations.

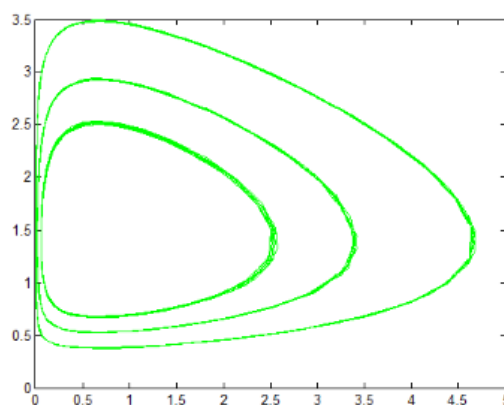


FIGURE 2.6 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra présentant des trajectoires fermées (centres) autour de l'équilibre (x^*, y^*) .

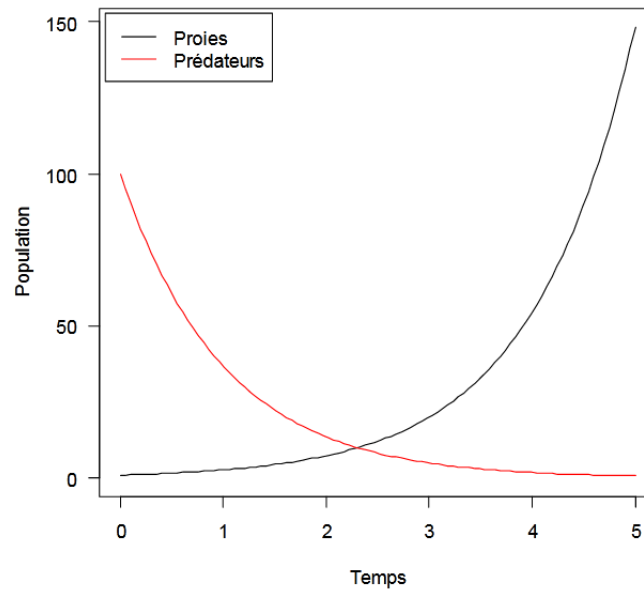


FIGURE 2.7 – Modèle de Lotka-Volterra sans prédation.

Commentaires

On remarque que sans prédation le comportement des proies et des prédateurs a tendance de suivre une loi exponentielle, croissante pour les proies (explosion de la population) et décroissante pour les prédateurs (extinction de la population).

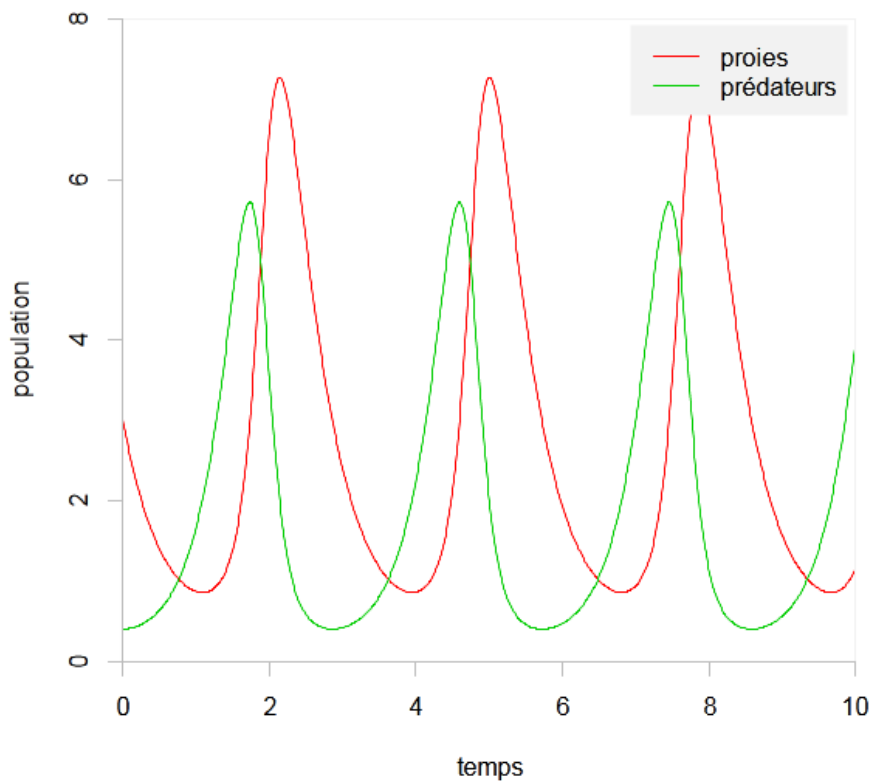


FIGURE 2.8 – Modèle de Lotka-Volterra avec prédation.

Commentaires

Un modèle proie-prédateur très simple peut présenter des fluctuations périodiques. C'est un résultat très important du point de vue biologique : En l'absence de toute perturbation extérieure il peut très bien arriver que les populations fluctuent grandement .

2.3.2 Modèle de Lotka-Volterra et croissance logistique

Le modèle de Lotka-Volterra (2.5) est construit sous l'hypothèse que les proies ont la capacité de croître exponentiellement. Cependant, dans la nature, les populations sont souvent limitées par leur environnement. De ce fait, on considère le modèle de Lotka-Volterra régularisé en remplaçant la loi de croissance exponentielle de Malthus des proies par la croissance logistique de Verhulst, ce modèle gagne en stabilité comme le démontre son étude. ce qui conduit au modèle suivant

$$\begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy, \\ \dot{y} = -my + bxy, \end{cases}$$

avec $K > 0$ la capacité limite du milieu. Nous constatons que le modèle peut à nouveau s'écrire en factorisant les variables x et y dans chacune des équations

$$\begin{cases} \dot{x} = x \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - ay \right), \\ \dot{y} = y(-m + bx), \end{cases} \quad (2.6)$$

1. **Les points d'équilibres** Les isoclines zéros sont les suivantes

- $\dot{x} = 0 \Rightarrow y = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ ou $x = 0$.
- $\dot{y} = 0 \Rightarrow x = \frac{m}{b}$ ou $y = 0$.
- Si $\frac{m}{b} < K$, il y a trois points d'équilibre $(0, 0)$, $(K, 0)$ et $(x^*, y^*) = \left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{m}{bk}\right)\right)$. ce dernier point se trouvant dans le cône positif.
- Si $\frac{m}{b} > K$, il n'y a que deux points d'équilibre $(0, 0)$, $(K, 0)$.

2. **La stabilité**

Pour connaître la stabilité des équilibres calculons la matrice Jacobienne du système (2.6)

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}x - ay & -ax \\ by & -m + bx \end{pmatrix}$$

• **L'étude de point (0,0)**

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont $\lambda_1 = r$ et $\lambda_2 = -m$ réels de signe opposé, alors l'équilibre $(0, 0)$ est instable (point selle).

- **L'étude de point $(K, 0)$**

La Jacobienne s'écrit

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -aK \\ 0 & -m + bK \end{pmatrix}$$

qui admet deux valeurs propres $\lambda_1 = -r < 0$ et $\lambda_2 = -m + bK$, dont le signe dépend des valeurs des paramètres :

- Si $K < \frac{m}{b} \Rightarrow \lambda_2 < 0$, les deux valeurs propres sont négatives et l'équilibre $(K, 0)$ est un nœud stable.
- Si $K > \frac{m}{b} \Rightarrow \lambda_2 > 0$, les deux valeurs propres sont de signes contraires et l'équilibre $(K, 0)$ est point selle instable.

- **L'étude de point (x^*, y^*) on a**

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}x^* - ay^* & -ax^* \\ by^* & -m + bx^* \end{pmatrix}$$

Puisque (x^*, y^*) vérifie que

$$\begin{cases} rx^* \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - ax^*y^* = 0 \\ -my^* + bx^*y^* = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} r \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - ay^* = 0 \\ -m + bx^* = 0 \end{cases}$$

donc la matrice Jacobienne au point (x^*, y^*) devienne

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}x^* & -ax^* \\ by^* & 0 \end{pmatrix}$$

quand $K > \frac{m}{b}$ on a

$$\begin{cases} \text{tr}J(x^*, y^*) = -\frac{r}{K}x^* < 0, \\ \det J(x^*, y^*) = abx^*y^* > 0. \end{cases} \implies (x^*, y^*) \text{ est stable (foyer stable).}$$

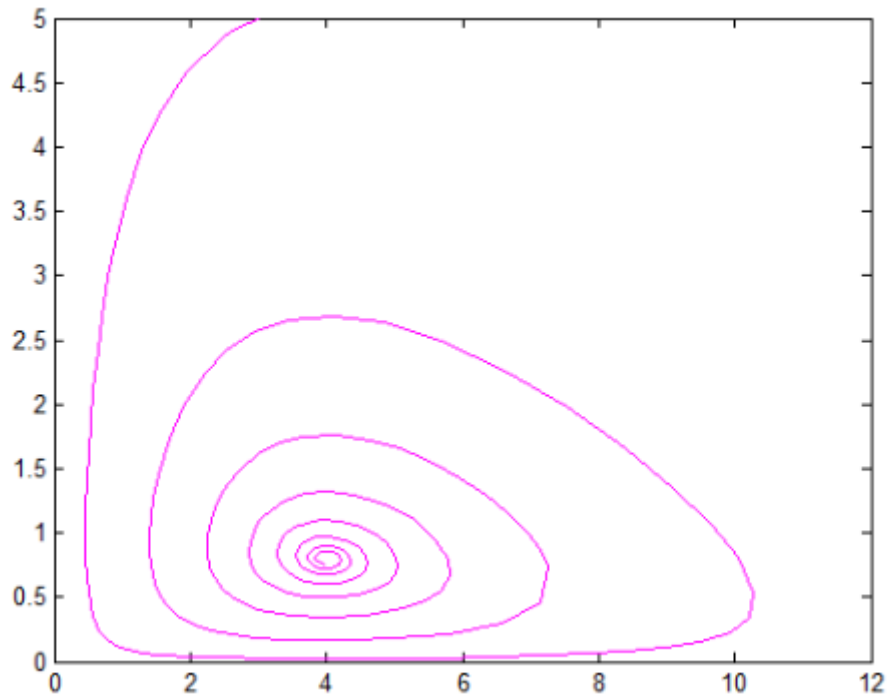


FIGURE 2.9 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a coexistence des proies et des prédateurs, $r = 0.2$, $K = 20$, $a = 0.2$, $m = 0.4$, $b = 0.1$.

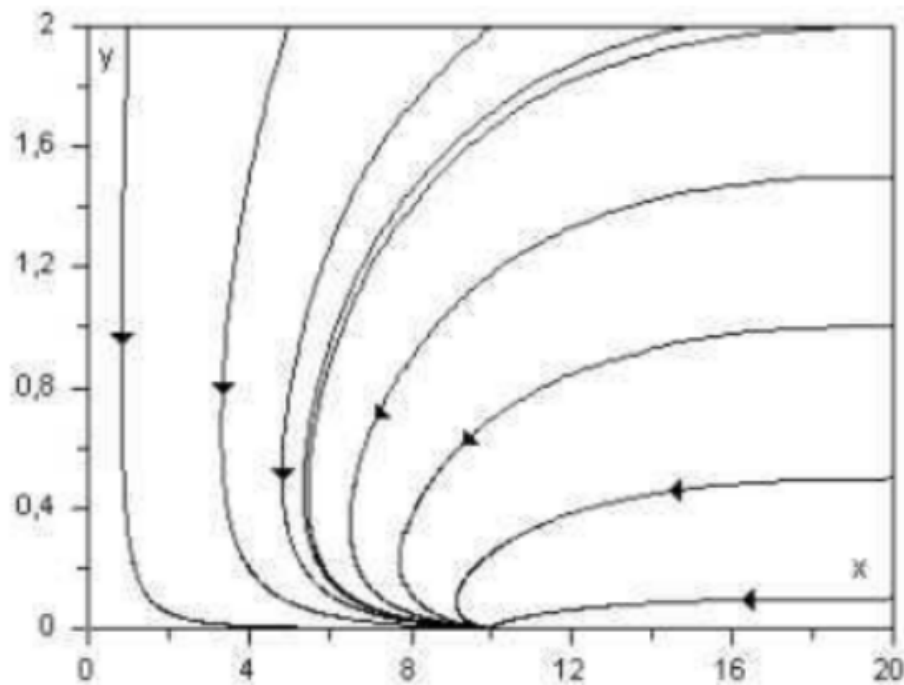


FIGURE 2.10 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a exclusion des prédateurs, $r = 0.1$, $K = 10$, $a = 0.1$, $m = 0.2$, $b = 0.01$.

2.4 Différentes formulations de la fonction réponse de prédateur

De nombreuses études ont contribué à exprimer de différentes manières les taux de croissance des populations et leurs interactions. Différentes expressions relatives à la réponse fonctionnelle du prédateur sont présentées dans le Tableau (2.1). Un aspect biologique important de ces systèmes dynamiques est la manière avec laquelle les prédateurs interagissent. A la fin des années cinquante, l'entomologiste ¹ **C.S. Holling** et selon les densités et les caractéristiques des proies et du prédateur élaborer trois principaux types de réponse fonctionnelle qui ont gardé son nom, visant à transcrire une certaine saturation du prédateur vis-à-vis de ses proies : la fonction de Holling de type I, II et III.

- **Holling de type I** En (1959), Holling a considéré que le prédateur peut rechercher aléatoirement ses proies et que le temps de recherche est négligeable et le taux de recherche est alors constant quelle que soit la densité de proies. Le nombre de proies tuées est de ce fait proportionnel à leur densité. Si le prédateur ne peut plus ingérer davantage d'individus, un niveau de saturation peut être atteint :

$$F(x) = \begin{cases} \lambda x & \forall x < \bar{x}, \\ \lambda \bar{x} & \forall x \geq \bar{x}. \end{cases}$$

- **Holling de type II** La réponse fonctionnelle de type Holling II décrit une situation dans laquelle le nombre des proies consommées par les prédateurs augmente rapidement lorsque la densité des proies augmente, mais après diminue avec une nouvelle augmentation de la densité des proies. Ce phénomène est représenté par une expression de la forme :

$$F(x) = \frac{\lambda_x x}{1 + h_x x},$$

où :

- $\lambda_x > 0$ est l'efficacité maximale de prédation (c'est-à-dire le taux de croissance maximale de prédateur).
- $h_x > 0$ la constante de demi-saturation.

Cette fonction a été utilisée pour la première fois en 1913 par Michaelis et Menten, dans l'étude des réactions enzymatiques. Ensuite la dynamique de la réponse de type II a été étudiée par Holling (1959), il a utilisé cette fonction comme réponse fonctionnelle dans le cas des prédateurs vertébrés et invertébrés.

- **Holling de type III** La réponse fonctionnelle de type Holling III est une réponse fonctionnelle dans laquelle le taux d'attaque du prédateur augmente lorsque le nombre des proies est faible, puis ralentit lorsque le prédateur atteint la satiété. La réponse fonctionnelle de ces espèces peut être représentée par

$$F(x) = \frac{\lambda_x x^2}{1 + h_x x^2},$$

où λ_x et h_x jouent le même rôle que λ_x et h_x de la réponse fonctionnelle de type II.

1. Zoologiste qui s'occupe de l'étude des insectes

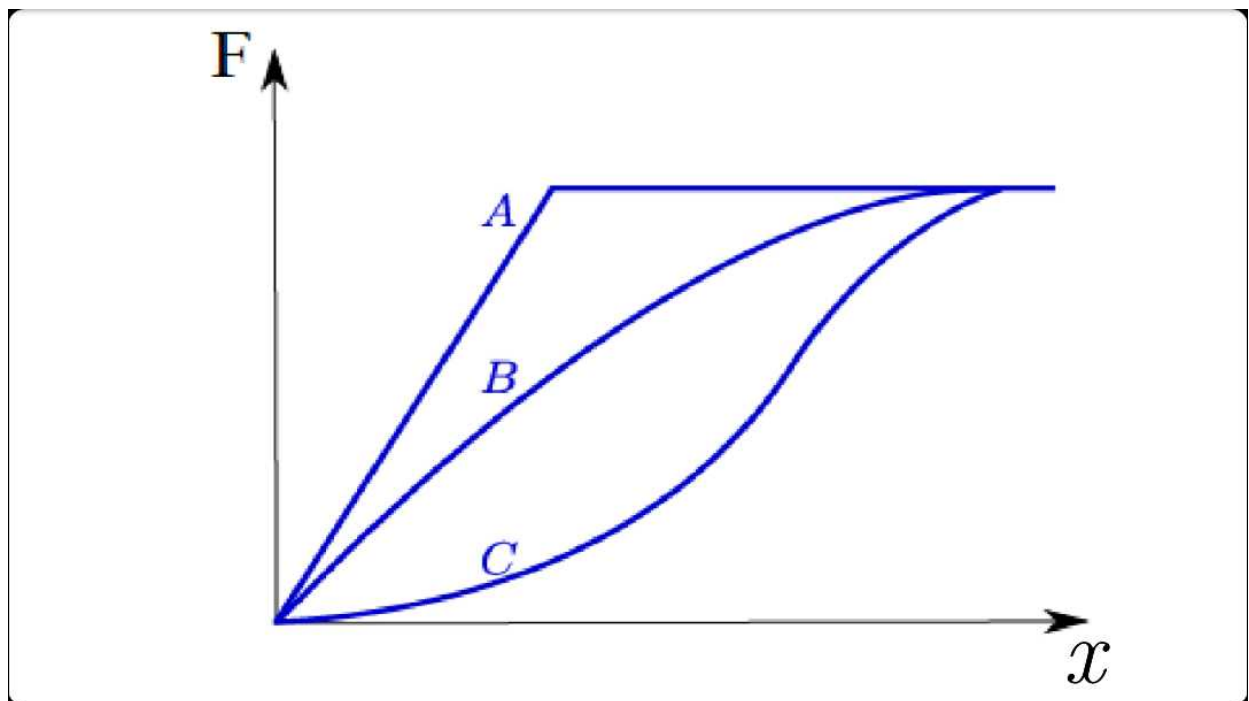


FIGURE 2.11 – Les 3 réponses fonctionnelles de Holling, (A) Holling de type I, (B) Holling de type II et (C) Holling de type III.

Toutes les réponses fonctionnelles citées ci-dessus et d'autres sont résumées dans le tableau suivant :

Hypothèse	Taux d'attaque	Réponse fonctionnelle	Références
Pas d'interactions entre les prédateurs	$a = \lambda x$	$F = \lambda x$	Volterra
	$a = x^\alpha, 0 < \alpha \leq 1$	$F = x^\alpha$	Gauss
	$a = \lambda_x x$	$F = \frac{\lambda_x x}{1 + h_x x}$	Holling type II
	$a = \lambda_x x^2$	$F = \frac{\lambda_x x^2}{1 + h_x x^2}$	Holling type III
Interférences entre les prédateurs	$a = \frac{Qx^n}{y^m}$	$F = \frac{t_H^{-1} x^n}{(Qt_H)^{-1} y^m + bt_H x^n}$	Hassel et Varley
	$a = Q \left(\frac{N}{y_0 + y} \right)$ avec $y_0 = y(0)$	$F = \frac{t_H^{-1} x^n}{(Qt_H)^{-1} (y_0 + y) + bt_H x^n}$	De Angelis et col
	$a = Q \left(\frac{x}{x + y} \right)$	$F = \frac{Q(1 + t_H)^{-1} x}{(1 + t_H)^{-1} y + x}$	Getz
Interférence et ratio dépendance	$a = Q \left(\frac{x}{y} \right)$	$F = \frac{Qx}{y + Qt_H x}$	Arditi et Ginzburg

TABLE 2.1 – Le Tableaux présentent les différentes expressions relatives à la réponse fonctionnelle du prédateur.

Chapitre 3

Modèle proie-prédateur avec fluctuations saisonnière

3.1 Présentation du modèle

La périodicité et les fluctuations environnementales et les fluctuations du niveau d'eau peuvent influencer sur la dynamique et la structure des proies et prédateurs. Les auteurs dans [25] ont étudié un modèle proie-prédateur, donné par un système d'équations différentielles non autonomes, pour décrire l'impact du niveau d'eau du lac de pareloup sur la dynamique des populations de poissons. La dynamique proie-prédateur est généralement représentée par une réponse fonctionnelle, qui est la quantité de proies mangé par prédateur par unité de temps. cette fonctionnelle est un proxy du flux de matière d'un niveau trophique à un autre car elle détermine le transfert de biomasse dans la chaîne alimentaire. Récemment, Les auteurs dans [25, 3] ont proposé une nouvelle réponse fonctionnelle afin d'expliquer l'influence de l'évolution des fluctuations au niveau d'eau dans le lac artificiel étudié sur la dynamique des poissons proies-prédateurs. Dans ce lac deux espèces interdépendantes sont considérées ; le brochet et le gardon sont les espèces les plus importantes de ce lac ; le brochet qui est le prédateur et le gardon qui est la proie. Cette réponse fonctionnelle est basée sur les principes généraux suivants :

Lorsqu'un prédateur attaque une proie, il a accès à une certaine quantité de nourriture en fonction de niveau d'eau. Lorsque le niveau d'eau est bas, en automne, le prédateur est plus en contact avec la proie, et la prédation augmente. A l'inverse, lorsque le niveau d'eau est élevé, au printemps, il est plus difficile pour le prédateur de trouver une proie et la prédation diminue. Les auteurs dans [25, 3] ont supposé que la fonction $r(t)$ le taux annuel de prédation est continue, en point de vue écologique, la périodicité de r rend compte de la saisonnalité des paramètres sur 1an, La valeur minimale r_1 est atteint au printemps et la valeur maximale r_2 est atteint à l'automne. Le prédateur a besoin d'une quantité γ_B comme nourriture, mais il a accès à une quantité

$$K(G, B) = \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D},$$

qui dépend du niveau d'eau, où :

- $G(t), B(t)$: représentent les densités de la proie et du prédateur ; respectivement à l'instant t .*
- D : mesure les autres causes de mortalité hors métabolisme et prédation.*

Si

$$K(G, B) \geq \gamma_B,$$

alors le prédateur sera satisfait de la quantité γ_B pour sa nourriture. Sinon, si

$$K(G, B) < \gamma_B,$$

le prédateur se contentera de

$$K(G, B) = \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}.$$

En résumé, la quantité de nourriture reçue par prédateur par unité de temps est

$$\min \left(\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right).$$

En conséquence, le modèle proie-prédateur peut être exprimé comme suit :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min \left(\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min \left(\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t) - m_B B(t), \end{cases} \quad (3.1)$$

avec les conditions initiales positives suivantes :

$$G(0) = G_0 > 0, \quad B(0) = B_0 > 0, \quad (3.2)$$

où les constantes mentionnées ci-dessus sont toutes positives, avec :

- $\frac{dG}{dt}, \frac{dB}{dt}$: les croissances des proies et des prédateurs respectivement au temps t .
- γ_G, γ_B : sont respectivement les taux de consommation maximale de ressource par proie et prédateur.
- e_B : le taux de conversion de la proie en biomasse.
- m_G, m_B : sont les taux de consommation par le métabolisme des proies et des prédateurs, respectivement.

Les auteurs dans [25] ont utilisé une fonction de taux de prédation continue 1-périodique, ils ont fait l'hypothèse qu'il n'y a que deux saisons chaque année. Par conséquent, ils ont obtenu un système à commutation à deux situations avec des niveaux d'eau différent élevés et bas. Le taux de prédation le plus élevé, correspond au niveau d'eau bas survenant en automne et en hiver, tandis que le plus petit, correspond au niveau d'eau élevé survenant à la fois au printemps et en été. Ainsi, ils ont considéré que la périodicité se produit dans les taux de prédation en basculant entre deux niveaux comme suit :

$$r(t) = \begin{cases} r_+ = r(1 + \delta) & \text{saison haute,} \\ r_- = r(1 - \delta) & \text{saison basse,} \end{cases} \quad (3.3)$$

où $0 < \delta < 1$ représente la résistance à l'influence saisonnière.

Ce qui donne les systèmes suivants :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(\frac{r_+ G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min\left(\frac{r_+ G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t), \end{cases} \quad (3.4)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(\frac{r_- G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min\left(\frac{r_- G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.5)$$

Tout d'abord, on cherche l'existence, la bornitude et la positivité de la solution du système à commutation (3.1)-(3.3).

3.2 Existence globale et positivité des solutions

Dans cette section, nous montrons que pour tout couple de conditions initiales positives (G_0, B_0) , le système à commutation (3.1)-(3.3) admet une unique solution qui reste positive et bornée, et donc existe globalement. Pour cela, on prouve le Lemme suivant :

Lemme 3.2.1. Soit $h : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction définie par :

$$h : (t, u, v) \rightarrow \min(f(t, u, v), \gamma_B).$$

Si f est localement Lipschitz, alors la fonction h est aussi **localement Lipschitz**.

Preuve. On peut remarquer que :

$$h(t, u, v) = \min(f(t, u, v), \gamma_B) = \frac{1}{2}(f(t, u, v) + \gamma_B - |f(t, u, v) - \gamma_B|).$$

On a :

$$\begin{aligned} |h(t, u_1, v_1) - h(t, u_2, v_2)| &= |\min(f(t, u_1, v_1), \gamma_B) - \min(f(t, u_2, v_2), \gamma_B)| \\ &= \left| \frac{f(t, u_1, v_1) + \gamma_B - |f(t, u_1, v_1) - \gamma_B|}{2} - \frac{f(t, u_2, v_2) + \gamma_B - |f(t, u_2, v_2) - \gamma_B|}{2} \right| \\ &= \left| \frac{f(t, u_1, v_1) - f(t, u_2, v_2)}{2} + \left(\frac{|f(t, u_2, v_2) - \gamma_B| - |f(t, u_1, v_1) - \gamma_B|}{2} \right) \right| \\ &\leq \left| \frac{f(t, u_1, v_1) - f(t, u_2, v_2)}{2} + \left(\frac{|f(t, u_2, v_2) - f(t, u_1, v_1)|}{2} \right) \right| \end{aligned}$$

$$\Rightarrow |h(t, u_1, v_1) - h(t, u_2, v_2)| \leq |f(t, u_1, v_1) - f(t, u_2, v_2)|.$$

Or f est localement Lipschitz, alors h l'est aussi, donc l'existence locale et l'unicité des solutions du système à commutation (3.1)-(3.3) sont obtenues pour le problème de Cauchy correspondant (1.2.1). ■

Concernant la positivité et la bornitude de la solution pour le système (3.1)-(3.3), nous avons la Proposition suivante :

Proposition 3.2.1. (a) Toutes les solutions du système (3.1)-(3.3) avec les conditions initiales (3.2) existes sur $[0, +\infty[$ est elles restent positives pour tout $t > 0$.

(b) Toutes les solutions du système (3.1)-(3.3) sont bornées, pour tout $t \geq 0$.

Pour prouver cette Proposition on a besoin des Lemmes suivants :

Lemme 3.2.2. [7] Si $a, b > 0$ et $\frac{dX}{dt} \leq$ (respectivement \geq) $X(t)(a - bX(t))$, avec $X(0) > 0$, alors nous avons

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X(t) \leq \frac{a}{b} \left(\text{respectivement } \liminf_{t \rightarrow +\infty} X(t) \geq \frac{a}{b} \right).$$

Lemme 3.2.3. [7] Si $a, b > 0$ et $\frac{dX}{dt} \leq X(t)(a - bX(t))$, avec $X(0) > 0$, alors pour tout $t \geq 0$

$$X(t) \leq \frac{a}{b - Ce^{-at}} \text{ avec } C = b - \frac{a}{X(0)}.$$

En particulier : $X(t) \leq \max \left\{ X(0), \frac{a}{b} \right\}$ pour tout $t \geq 0$.

Lemme 3.2.4. [7] Si $a, b > 0$, et $\frac{dX}{dt} \leq$ (\geq) $(b - aX(t))$, avec $X(0) > 0$, alors pour tout $t \geq 0$

$$X(t) \leq (\geq) \frac{b}{a} \left[1 + \left(\frac{aX(0)}{b} - 1 \right) e^{-at} \right].$$

On fait la même analyse ci-dessus, on pourrait prouver le cas $\frac{dX}{dt} \geq b - aX(t)$.

Preuve de la Proposition 3.2.1 Soit l'intervalle $[0, T_{max})$ est un intervalle maximal d'existence d'une solution du système (3.1)-(3.3).

(a) On montre par l'absurde que $G > 0$ pour tout $t \in [0, T_{max})$, où $0 < T_{max} \leq +\infty$.

On suppose qu'il existe un $t_1 \in [0, T_{max})$ telle que $G(t_1) = 0$, $\frac{dG(t_1)}{dt} < 0$ et $G(t) > 0$ pour tout $t \in [0, t_1)$.

On démontre que $B(t) > 0$ pour tout $t \in [0, t_1)$. Si cela n'est pas vrai, alors il existe un $t_2 \in [0, t_1)$ telle que $B(t_2) = 0$ et $B(t) > 0$ sur $[0, t_2)$. En outre

$$\frac{dB(t)}{dt} \geq -m_B B(t), \quad \forall t \in [0, t_2],$$

donc

$$B(t) \geq B_0 \exp(-m_B t) > 0, \quad \forall t \in [0, t_2],$$

d'où

$$B(t_2) \geq B_0 \exp(-m_B t_2) > 0,$$

ceci est une contradiction. Donc, $B(t) > 0$ pour tout $t \in [0, t_1]$.

Dans l'autre cas, nous avons

$$\frac{dG(t)}{dt} \geq G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D}, \quad \forall t \in [0, t_1]$$

ce qui implique que

$$G(t) \geq G_0 \exp \left(\int_0^t \left[\gamma_G - m_G G(s) - \frac{r(s)B(s)}{B(s) + D} \right] ds \right)$$

d'où

$$G(t_1) \geq G_0 \exp \left(\int_0^{t_1} \left[\gamma_G - m_G G(s) - \frac{r(s)B(s)}{B(s) + D} \right] ds \right) > 0,$$

c'est une contradiction avec $G(t_1) = 0$, donc $G(t) > 0$ pour tout $t \geq 0$.

(b) D'après la première équation du système (3.1), on a

$$\frac{dG}{dt}(t) \leq G(t)(\gamma_G - m_G G(t)).$$

On applique les Lemmes 3.2.2 et 3.2.3 alors on a $G_0 \leq \frac{\gamma_G}{m_G}$, donc $G(t) \leq \frac{\gamma_G}{m_G}$.

Considérons $z(t) = e_B G(t) + B(t)$, alors la dérivée temporelle le long des solutions du système (3.1)-(3.3) donnée par :

$$\begin{aligned} \frac{dz(t)}{dt} &= e_B \frac{dG(t)}{dt} + \frac{dB(t)}{dt} \\ &= e_B G(\gamma_G - m_G G) - e_B \min \left(r \frac{G}{B + D}, \gamma_G \right) B + e_B \min \left(r \frac{G}{B + D}, \gamma_G \right) B - m_B B \\ &= e_B G(\gamma_G - m_G G) - m_B B. \end{aligned}$$

Par conséquent

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} + m_B z &= e_B G(\gamma_G - m_G G) - m_B B + m_B e_B G + m_B B \\ &= e_B G(\gamma_G - m_G G) + m_B e_B G \\ &= e_B G \gamma_G - m_G e_B G^2 + m_B e_B G \\ &= e_B (\gamma_G + m_B) G - e_B m_G G^2 \\ &= e_B G [(\gamma_G + m_B) - m_G G] \\ &\leq \frac{e_B (\gamma_G + m_B)^2}{4m_G} = \eta, \end{aligned}$$

où η est la valeur maximale de la fonction $e_B G [(\gamma_G + m_B) - m_G G]$.

On a

$$\frac{dz}{dt} \leq \eta - m_B z.$$

En utilisant les Lemme 3.2.3 et 3.2.4 , on obtient

$$\begin{aligned} 0 < z(t) &\leq \frac{\eta}{m_B}(1 - e^{-m_B t}) + z(0)e^{-m_B t} \\ &\leq \max \left\{ z(0), \frac{\eta}{m_B} \right\} = \delta \end{aligned} \quad (3.6)$$

On a $T_{max} = +\infty$, donc les solutions sont bornées. De plus, on a $\limsup_{t \rightarrow \infty} z(t) \leq \frac{\eta}{m_B}$, qui est indépendante de la condition initiale. Donc, toutes les solutions de système (3.1)-(3.3) qui commencent dans \mathbb{R}_+^2 sont confinées dans la région

$$\Omega = \left\{ (G, B) \in \mathbb{R}_+^2 : e_B G(t) + B(t) \leq \frac{\eta}{m_B} + \epsilon \right\},$$

pour tout $\epsilon > 0$ quand $t \rightarrow \infty$. ■

3.3 Modèle proie-prédateur en l'absence de variations du niveau d'eau

En l'absence de variations du niveau d'eau ($\delta = 0$), les auteurs dans [25] ont supposé que $r(t) = r$ est continue et bornée inférieurement par r_1 et supérieurement par r_2 qui sont des constantes positives pour tout $t \geq 0$. C'est-à-dire le système (3.1) prend la forme :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(\gamma_G - m_G G) - \min \left(\frac{rG}{B+D}, \gamma_B \right) B, \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min \left(\frac{rG}{B+D}, \gamma_B \right) B - m_B B. \end{cases} \quad (3.7)$$

On mets les hypothèses suivantes :

$$(H_0) : \gamma_G^2 > \frac{4m_G m_B D}{e_B},$$

$$(H_1) : r < \min \left(\frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_B m_G D \gamma_B}{(\gamma_G + m_B)^2} \right),$$

$$(H_2) : 0 < r_1 < r < r_2,$$

$$\text{où } r_1 = \frac{\gamma_G - \sqrt{\gamma_G^2 - \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2} \quad \text{et} \quad r_2 = \frac{\gamma_G + \sqrt{\gamma_G^2 - \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2}.$$

Dans cette section, on étudié **la persistance, le comportement de permanence et la stabilité asymptotique globale** de système (3.7).

3.3.1 Persistance et permanence :

Dans cette sous-section, on va étudier **la persistance et le comportement de permanence**.

Géométriquement, la persistance signifie que les trajectoires qui commencent dans un cône positif sont finalement bornées par des plans de coordonnées. D'autre part, la coexistence permanente (persistance uniforme) implique l'existence d'une région dans l'espace des phases à une distance non nulle de la frontière dans laquelle les vecteurs de population doivent mensonger ultime. Le dernier assure la survie des espèces au sens biologique.

Tout d'abord on va simplifier la forme de système (3.7), nous allons utiliser l'hypothèse (H_1) , et on démontre la proposition suivante :

Proposition 3.3.1. *Sous l'hypothèse (H_1) , on a pour tout $t \geq 0$:*

$$rG(t) < \gamma_B(B(t) + D)$$

Preuve de la Proposition 3.3.1 Soit

$$u(t) = rG(t) - \gamma_B(B(t) + D).$$

Calculons $u(0)$

$$u(0) = rG_0 - \gamma_B(B_0 + D) = G_0 \left(r - \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0} \right),$$

d'après l'hypothèse (H_1) , on obtient

$$r < \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0},$$

alors

$$u(0) < 0.$$

Pour cela nous faisons un raisonnement par l'absurde. Supposons qu'il existe un t_0 positif tel que

$$u(t_0) = 0 \quad \text{et} \quad \frac{du(t_0)}{dt} \geq 0.$$

On a

$$u(t_0) = 0 \Rightarrow B(t_0) = \frac{rG(t_0)}{\gamma_B} - D,$$

on a aussi

$$u(t_0) = 0 \Leftrightarrow rG(t_0) - \gamma_B(B(t_0) + D) = 0$$

$$\Leftrightarrow \gamma_B = \frac{rG(t_0)}{B(t_0) + D} \geq \frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D},$$

donc

$$\min \left(\frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D}, \gamma_B \right) = \frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D}.$$

Et

$$\begin{aligned}
\frac{du(t_0)}{dt} &= r \frac{dG(t_0)}{dt} - \gamma_B \frac{dB(t_0)}{dt} \\
&= r \left(\gamma_G G(t_0) - m_G G^2(t_0) - \min \left(\frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D}, \gamma_B \right) B(t_0) \right) \\
&\quad - \gamma_B \left(e_B \min \left(\frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D}, \gamma_B \right) B(t_0) - m_B B(t_0) \right) \\
&= r \left(\gamma_G G(t_0) - m_G G^2(t_0) - \frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D} B(t_0) \right) - \gamma_B \left(e_B \frac{r(t_0)G(t_0)}{B(t_0) + D} B(t_0) - m_B B(t_0) \right),
\end{aligned}$$

ce qui nous donne que

$$\begin{aligned}
\frac{du(t_0)}{dt} &= -r(t_0)(r + e_B \gamma_B) \frac{B(t_0)}{B(t_0) + D} G(t_0) + r(m_B + \gamma_G)G(t_0) - \gamma_B m_B D - r m_G G^2(t_0) \\
&\leq -r m_G G^2(t_0) + r(m_B + \gamma_G)G(t_0) - \gamma_B m_B D,
\end{aligned}$$

ceci est un polynôme de degré deux dont le discriminant est

$$\Delta = (r(m_B + \gamma_G))^2 - 4r\gamma_B m_G m_B D = (m_B + \gamma_G)^2 \left(r - \frac{4r\gamma_B m_G m_B D}{(m_B + \gamma_G)^2} \right).$$

À partir de (H_1) , on a

$$\Delta < 0 \Rightarrow \frac{du(t_0)}{dt} < 0,$$

donc c'est une contradiction. Alors $u(t) < 0, \forall t \geq 0$. ■

Remarque 3.3.1. [24] A partir de l'hypothèse (H_1) , il existe un seuil pour les niveaux d'eau bas qui dépend des paramètres biologiques du système (3.7). Au dessus de ce seuil, la consommation moyenne des proies par unité de temps par un prédateur est $\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}$.

Par conséquent, la forme du système (3.7) devient plus simple comme suit :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D}, \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.8)$$

Proposition 3.3.2. Sous les hypothèses (H_1) , (H_2) , alors le système (3.7) est permanent. C'est-à-dire qu'il existe des constantes positives $m_i, M_i (i = 1, 2)$ qui sont indépendantes de la solution de système (3.7), tel que pour toute solutions positives $(G(t), B(t))$ de système (3.7) avec la condition initiale $G_0 > 0, B_0 > 0$, on a :

$$\begin{aligned}
m_1 &\leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq M_1, \\
m_2 &\leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq M_2.
\end{aligned}$$

On va établir la permanence du système (3.7).

Preuve de la Proposition 3.3.2.

La clé de cette démonstration est basé sur le Lemme 3.2.2. Tout d'abord, on utilise le Lemme 3.2.2 pour prouver **la dissipativité** de système (3.7).

Comme les variables G, B sont positives, de la première équation du système (3.8), il s'ensuit que

$$\frac{dG}{dt} \leq G(\gamma_G - m_G G),$$

En utilisant le Lemme 3.2.2, on obtient

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq \frac{\gamma_G}{m_G} = M_1. \quad (3.9)$$

Donc, pour un arbitraire $\epsilon_1 > 0$, il existe un nombre réel positif T_1 , tel que :

$$G(t) \leq M_1 + \epsilon_1, \quad \forall t \geq T_1.$$

Plus loin, l'équation du prédateur :

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &\leq B \left(-m_B + \frac{e_{Br}(M_1 + \epsilon_1)}{B + D} \right), \quad \forall t \geq T_1, \\ &= \frac{B}{B + D} (e_{Br}(M_1 + \epsilon_1) - m_B D - m_B B), \\ &\leq \frac{1}{D} B (e_{Br}(M_1 + \epsilon_1) - m_B D - m_B B), \end{aligned}$$

En utilisant le Lemme 3.2.2, on obtient

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq \frac{e_{Br} M_1}{m_B} - D = M_2. \quad (3.10)$$

Donc, pour un arbitraire $\epsilon_2 > 0$, il existe un nombre réel positif $T_2 > T_1$, tel que

$$B(t) \leq M_2 + \epsilon_2, \quad \forall t \geq T_2.$$

Par conséquent, le système (3.7) est **dissipatif**.

Maintenant, on prouve **la persistance forte** du système (3.8). D'après la première équation du système (3.8), on peut remarquer que

$$\frac{dG}{dt} = G \left(\gamma_G - m_G G - \frac{rB}{B + D} \right) \geq G(\gamma_G - r - m_G G).$$

En utilisant le Lemme 3.2.2, on obtient

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t) \geq \frac{\gamma_G - r}{m_G} = m_1. \quad (3.11)$$

Pour un arbitraire $\epsilon_3 > 0$, il existe un nombre réel positif T_3 , tel que

$$G(t) \geq m_1 - \epsilon_3, \quad \forall t \geq T_3. \quad (3.12)$$

Ainsi, en appliquant l'équation (3.12) à la deuxième équation du système (3.5), on obtient

$$\frac{dB}{dt} \geq \frac{B}{B+D} (e_{Br}(m_1 - \epsilon_3) - m_B D - m_B B),$$

et pour $t \geq T_4 = \max\{T_2, T_3\}$, on a

$$\frac{dB}{dt} \geq \frac{1}{M_2 + \epsilon_2 + D} B (e_{Br}(m_1 - \epsilon_3) - m_B D - m_B B), \quad \forall t \geq T_4.$$

En utilisant le Lemme 3.2.2, on obtient

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t) \geq \frac{e_{Br}m_1}{m_B} - D = m_2. \quad (3.13)$$

On note que m_2 est positif, en effet

$$m_2 = \frac{e_{Br}(\gamma_G - r)}{m_G m_B} - D = \frac{-e_{Br}r^2 + e_B \gamma_G r - m_G m_B D}{m_G m_B}.$$

Par conséquent, Les inégalités (3.9), (3.10), (3.11) et (3.13) montrent que sous les hypothèses de la Proposition 3.3.2, le système (3.7) est **permanent**. ■

Dans la Proposition suivante, nous pouvons donner des conditions suffisantes sous lesquelles le système donné n'est pas persistant.

Proposition 3.3.3. Désignons par

$$M_1 = \frac{\gamma_G}{m_G} \quad \text{et} \quad M_2 = \frac{e_{Br}M_1}{m_B} - D. \quad (3.14)$$

Si l'hypothèse $(H_3) : M_2 < 0$ est satisfaite c'est-à-dire si $r < \frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G}$ vérifié, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} B(t) = 0$, donc le prédateur va à **l'extinction**.

Preuve.

En utilisant les bornes supérieures pour G , à partir de l'équation des prédateurs, nous avons

$$\frac{dB}{dt} \leq B \left(-m_B + \frac{e_{Br}M_1}{D} \right),$$

alors

$$B(t) \leq B_0 \exp \left[\left(-m_B + \frac{e_{Br}M_1}{D} \right) t \right].$$

Ainsi, sous l'hypothèse donnée, $B(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$. C'est-à-dire que la population de prédateurs va à l'extinction. ■

Remarque 3.3.2. Biologiquement, cela signifie que, lorsque le taux de prédation est suffisamment faible, c'est-à-dire si le niveau d'eau est élevé durant l'année, le prédateur peuvent **disparaître**.

3.3.2 Analyse des états stationnaires

Pour les modèles dynamiques de population dans des environnements déterministes à paramètres constants, il est significatif de trouver les équilibres communautaires où toutes les espèces ont des valeurs indépendantes du temps, c'est-à-dire où tous les taux de croissance sont nuls. Les points d'équilibre pour le système (3.8) sont solutions du système algébrique suivant :

$$\begin{cases} G(t) \left(\gamma_G - m_G G(t) - \frac{rB(t)}{B(t) + D} \right) = 0, \\ B(t) \left(e_B \frac{rG(t)}{B(t) + D} - m_B \right) = 0, \end{cases} \quad (3.15)$$

les solutions de (3.15) sont :

- (i) $E_0(0, 0)$ (équilibre trivial)
- (ii) $E_1\left(\frac{\gamma_G}{m_G}, 0\right)$ (équilibre d'extinction des prédateurs)
- (iii) $E_*(G_*, B_*)$ (équilibre positif), le dernier est le point d'intersection de l'isocline du taux de croissance zéro des proies et de l'isocline du taux de croissance zéro des prédateurs donnée par :

$$\begin{cases} \gamma_G - m_G G_* - r \frac{B_*}{B_* + D} = 0, \\ e_B r \frac{G_*}{B_* + D} - m_B = 0, \end{cases} \quad (3.16)$$

d'après la deuxième équation du système (3.16) on a :

$$B_* = \frac{e_B r G_*}{m_B} - D,$$

on substitue B^* dans la première équation du système (3.16), on obtient :

$$\gamma_G - m_G G_* - r \left(\frac{\frac{e_B r G_*}{m_B} - D}{\frac{e_B r G_*}{m_B}} \right) = 0,$$

ce qui donne

$$-m_G e_B (G_*)^2 + e_B (\gamma_G - r) G_* + mD = 0, \quad (3.17)$$

ceci est un polynôme de degré deux dont le discriminant est :

$$\begin{aligned} \Delta &= [e_B (\gamma_G - r)]^2 + 4D e_B m_G m_B \\ &= e_B^2 \left((\gamma_G - r)^2 + \frac{4D m_G m_B}{e_B} \right). \end{aligned}$$

Donc les solutions de l'équation (3.17) sont :

$$G_*^1 = \frac{(\gamma_G - r) + \sqrt{(\gamma_G - r)^2 + \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G} \quad \text{et} \quad G_*^2 = \frac{(\gamma_G - r) - \sqrt{(\gamma_G - r)^2 + \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G}.$$

Comme $G_* > 0$ et $B_* > 0$, on prend seulement les équilibres :

$$G_* = \frac{(\gamma_G - r) + \sqrt{(\gamma_G - r)^2 + \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G}, \quad B_* = \frac{e_B r G_*}{m_B} - D.$$

L'existence d'un état stable d'équilibre E_* , où les deux populations proie et prédateur co-existent, exige une condition supplémentaire

$$(H_3^c) : r > \frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G}.$$

Dans cette sous-section, on va étudier la stabilité de l'état d'équilibre qui est déterminée par la nature des valeurs propres de la matrice Jacobienne autour du point d'équilibre.

1. Stabilité locale

La nature et la stabilité locale des états d'équilibres est donnée dans la proposition suivante

Proposition 3.3.4. • (E_0) est toujours un état d'équilibre instable.

- (E_1) sous (H_3) est un nœud stable et un point selle sous (H_3^c) .
- L'équilibre positif (E_*) est un foyer localement stable si la condition (H_3^c) et

$$(H_4) : r > \frac{e_B \gamma_G^2}{4Dm_G},$$

sont satisfaites.

Avant de démontrer cette proposition, on a besoin du lemme suivant :

Lemme 3.3.1. Sous la condition (H_3^c) , on a

$$G_* < \frac{\gamma_G}{m_G}.$$

Preuve de Lemme 3.3.1. D'après la condition (H_3^c) , nous avons :

$$\frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G} < r,$$

ce qui implique que

$$\frac{m_G m_B D}{e_B} < r \gamma_G,$$

Ainsi

$$4 \frac{m_G m_B D}{e_B} < 4r \gamma_G,$$

il suit que

$$(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B} < (\gamma_G - r)^2 + 4r \gamma_G + 4\gamma_G^2 - 4\gamma_G^2,$$

de la

$$(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B} < (\gamma_G - r)^2 + 4\gamma_G^2 - 4\gamma_G(\gamma_G - r),$$

donc

$$(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B} < (2\gamma_G - (\gamma_G - r))^2,$$

il suit que

$$\sqrt{(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B}} < 2\gamma_G - (\gamma_G - r),$$

donc

$$(\gamma_G - r) + \sqrt{(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B}} < 2\gamma_G,$$

autrement dit :

$$\frac{(\gamma_G - r) + \sqrt{(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G} < \frac{\gamma_G}{m_G},$$

alors

$$G_* < \frac{\gamma_G}{m_G}. \quad \blacksquare$$

Preuve de la proposition 3.3.4.

Pour étudier **la stabilité locale** des équilibres, on calcule la matrice Jacobienne du système (3.8) :

$$J = \begin{pmatrix} \gamma_G - 2m_G G - \frac{rB}{B+D} & \frac{e_{Br}B}{B+D} \\ \frac{-rGD}{(B+D)^2} & e_{Br} \frac{G}{B+D} - m_B - \frac{e_{Br}GB}{(B+D)^2} \end{pmatrix}.$$

- En $E_0 = (0, 0)$, on a :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} \gamma_G & 0 \\ 0 & -m_B \end{pmatrix},$$

qui est une matrice diagonale et admet donc deux valeurs propres réelles distinctes : $\lambda_1 = \gamma_G > 0$ et $\lambda_2 = -m_B < 0$ de signes contraires. Il s'agit donc d'un **point selle**.

- En $E_1 = \left(\frac{\gamma_G}{m_G}, 0\right)$, on a :

$$J\left(\frac{\gamma_G}{m_G}, 0\right) = \begin{pmatrix} -\gamma_G & 0 \\ \frac{-r\gamma_G}{Dm_G} & \frac{e_{Br}\gamma_G - Dm_G m_B}{Dm_G} \end{pmatrix},$$

c'est une matrice triangulaire qui admet donc deux valeurs propres réelles distinctes :

$$\lambda_1 = -\gamma_G < 0 \text{ et } \lambda_2 = \frac{e_{Br}\gamma_G - Dm_G m_B}{Dm_G},$$

alors l'équilibre E_1 sous (H_3) est **un nœud stable** et **un point selle** sous (H_3^c) .

- En $E_* = (G_*, B_*)$, nous avons :

$$J(G_*, B_*) = \begin{pmatrix} -m_G G_* & e_B r \frac{B_*}{B_* + D} \\ \frac{-r G_* D}{(B_* + D)^2} & -\frac{e_B r G_* B_*}{(B_* + D)^2} \end{pmatrix}.$$

En utilisant le fait que :

$$r \frac{G_*}{B_* + D} = \frac{m_B}{e_B},$$

$$r \frac{B_*}{B_* + D} = (\gamma_G - m_G G_*),$$

nous obtenons :

$$J(G_*, B_*) = \begin{pmatrix} -m_G G_* & e_B (\gamma_G - m_G G_*) \\ -\frac{D m_B}{e_B (B_* + D)} & -\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) \end{pmatrix}.$$

Ainsi il est facile de voir que la trace de $J(G_*, B_*)$ est

$$\text{tr} J = -m_G G_* - \frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) < 0,$$

et son déterminant est

$$\begin{aligned} \det J &= \frac{m_G m_B}{r} G_* (\gamma_G - m_G G_*) + \frac{D m_B}{B_* + D} (\gamma_G - m_G G_*) \\ &= (\gamma_G - m_G G_*) \left(\frac{m_G m_B}{r} G_* + \frac{D m_B}{B_* + D} \right) > 0, \end{aligned}$$

d'où la **stabilité asymptotique locale** de cet équilibre.

De plus :

$$\begin{aligned} \Delta_{E_*} &= (\text{tr} J)^2 - 4(\det J) \\ &= \left(\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) + m_G G_* \right)^2 - 4(\gamma_G - m_G G_*) \left(\frac{m_G m_B}{r} G_* + \frac{D m_B}{B_* + D} \right) \\ &= \left(\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) + m_G G_* \right)^2 - 4 \left(\frac{D m_B}{B_* + D} (\gamma_G - m_G G_*) \right). \end{aligned}$$

En utilisant le fait que

$$B_* = \frac{e_B r}{m_B} G_* - D,$$

on obtient :

$$\Delta_{E_*} = \left(\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) + m_G G_* \right)^2 - 4 \frac{D m_B^2}{e_B r G_*} (\gamma_G - m_G G_*).$$

Comme $G_* < \frac{\gamma_G}{m_G}$ alors :

$$\begin{aligned}
\Delta_{E_*} &< \left(\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) + m_G G_* \right)^2 - 4 \frac{Dm_B^2}{e_B r \frac{\gamma_G}{m_G}} (\gamma_G - m_G G_*) \\
&< (\gamma_G - m_G G_*) \left[\frac{m_B^2}{r^2} (\gamma_G - m_G G_*) - 4 \frac{Dm_B^2 m_G}{e_B r \gamma_G} \right] \\
&< \frac{m_B^2}{r^2} (\gamma_G - m_G G_*) \left[\frac{1}{r} (\gamma_G - m_G G_*) - 4 \frac{Dm_G}{e_B \gamma_G} \right] \\
&< \frac{m_B^2}{r^2} (\gamma_G - m_G G_*) \left[\frac{1}{r} \gamma_G - 4 \frac{Dm_G}{e_B \gamma_G} \right].
\end{aligned}$$

D'après la condition (H_4) , Δ_{E_*} doit être strictement négatif et donc $E_* = (G_*, B_*)$ est un **foyer stable**. ■

2. Stabilité globale

Nous avons obtenu les conditions d'existence d'un équilibre positif et de sa stabilité asymptotique locale. Nous avons observé que l'instabilité de l'équilibre E_1 implique l'existence du point d'équilibre intérieur positif E_* . La condition pour la stabilité asymptotique locale de E_* est donnée par (H_3^e) . Maintenant, nous analysons la stabilité asymptotique globale de E_* en donnant des conditions sous lesquelles le système (3.15) n'a pas de solutions périodiques non triviales. A cet effet nous appliquons le critère de divergence Bendixon-Dulac pour la stabilité d'une solution périodique pour les systèmes plans.

Construisons la fonction $H(G, B) = \frac{1}{GB}$ telle que $H(G, B) > 0$ pour tout $G > 0$, $B > 0$. En utilisant les notations

$$F_1(G, B) = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - r \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D},$$

et

$$F_2(G, B) = e_B r \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t)$$

On obtient

$$\operatorname{div}(HF_1, HF_2) = \frac{\partial(HF_1)}{\partial G} + \frac{\partial(HF_2)}{\partial B} = -\frac{m_G}{B} - \frac{e_B r}{(B + D)^2} < 0.$$

Cela montre que $\operatorname{div}(HF_1, HF_2)$ ne change pas de signe et n'est pas identiquement nul dans le quadrant positif du plan GB . Selon le critère de Bendixon-Dulac. Il s'ensuit que le système (3.15) n'a pas des trajectoires fermées, et donc pas de solution périodique à l'intérieur du quadrant positif du plan GB .

Alors $(G(t), B(t))$ tend soit vers $\left(\frac{\gamma_G}{m_B}, 0 \right)$, soit vers (G_*, B_*) .

Nous pouvons énoncer le résultat suivant.

Proposition 3.3.5. *Le système (3.15) ne peut pas avoir de cycle limite à l'intérieur du quadrant positif.*

À cet effet, le résultat ci-dessus en plus de la bornitude des solutions prouvent le résultat suivant, qui est simulé dans les figures (3.1) et (3.2).

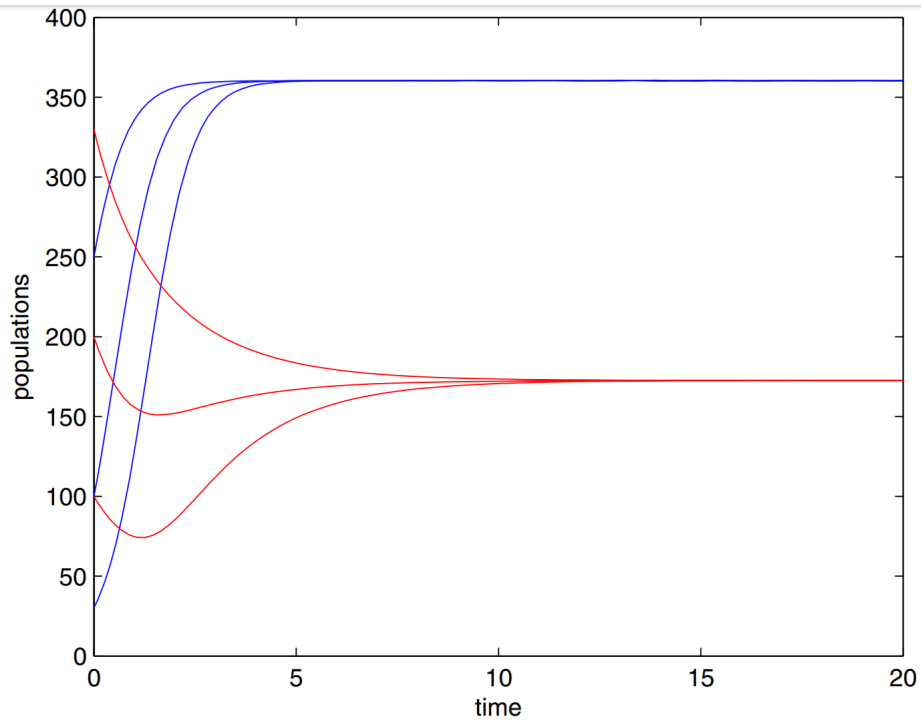


FIGURE 3.1 – La courbe bleu représente la population des proies, la courbe rouge représente la population des prédateurs $r = 0.8, m_G = 0.005, \gamma_G = 2.6, D = 0.4, e_B = 0.3, m_B = 0.5$

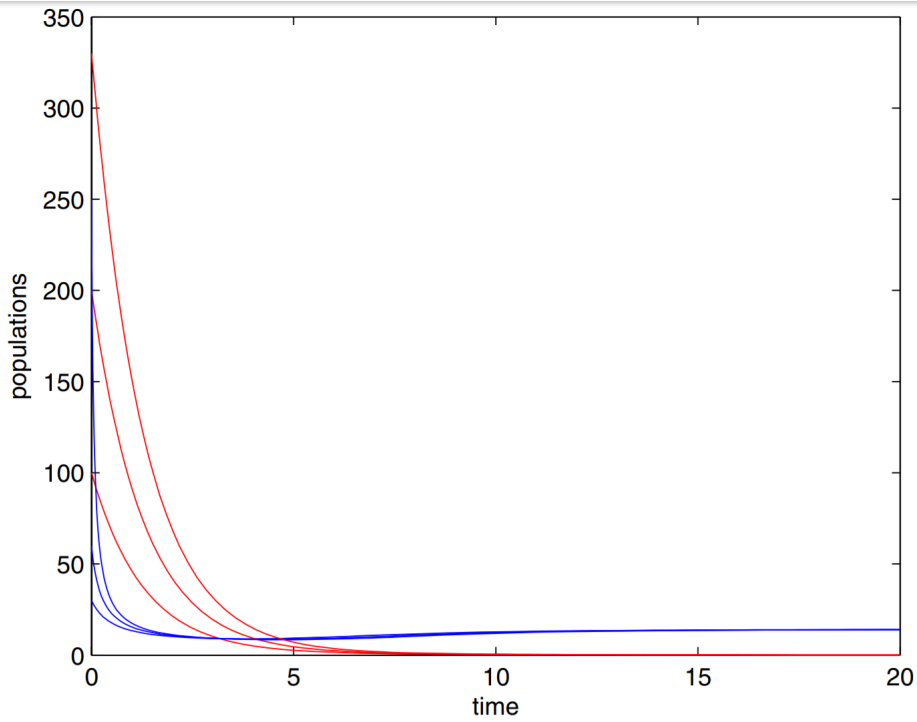


FIGURE 3.2 – Solution numérique du système (3.8) avec les paramètres : $r = 0.5, m_G = 0.07, \gamma_G = 1, D = 2, e_B = 0.2, m_B = 0.8$

Corollaire 3.3.1. (i) Si (H_1) , (H_2) et (H_3^c) sont satisfaites, alors le point d'équilibre positif E_* est globalement asymptotiquement stable.

(ii) Si (H_1) , (H_2) et (H_3) sont satisfaites, alors le point d'équilibre positif E_* n'existe pas et l'équilibre E_1 est globalement asymptotiquement stable.

3.4 Modèle proie-prédateur avec variations du niveau d'eau

La discussion ci-dessus repose sur l'hypothèse que les paramètres d'environnement sont tous constantes par rapport au temps et aux fluctuations environnementales, pour lesquelles nous avons étudié la persistance des solutions.

Maintenant, dans cette section, on s'intéresse à l'analyse du comportement dynamique du système (3.1) avec variations du niveau d'eau ($\delta \neq 0$).

Le taux de prédation $r(t)$ dépend de la saison, en hiver la prédation atteint le pic, reflétant la forte demande d'électricité, par contre, en été la prédation déminue. Pour simplifier, on considère deux saisons importantes où $r(t)$ est divisé en deux cas :

$$r(t) = \begin{cases} r_+ = r(1 + \delta) & \text{saison haute,} \\ r_- = r(1 - \delta) & \text{saison basse.} \end{cases}$$

Les saison changent séquentiellement Haute \rightarrow Basse \rightarrow Haute La saison haute commence dans les temps t_n , $n = 0, 2, 4, \dots$, avec un taux de prédation élevé r_+ et dure pendant un intervalle du temps $\theta * t = T^-$ où t est la durée de la période (i.e une année) et $0 < \theta < 1$. Ceci est suivie par la saison basse dans les temps t_{n+1} , $n = 1, 3, 5, \dots$; avec un taux de prédation faible r_- et dure pour $(1 - \theta) * t = T^+$.

Par conséquent, une trajectoire du système (3.1) est une liaison des arcs des trajectoires des système suivants :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(r_+ \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min\left(r_+ \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t), \end{cases} \quad (3.18)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(r_- \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \min\left(r_- \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.19)$$

La stratégie pour résoudre le système (3.1) est de calculer la solution dans les intervalles du temps entre t_n et t_{n+1} . Chaque intervalle du temps a un taux de prédation constant (i.e., soit r_+ ou r_-) et les valeurs initiales G_n et B_n .

Dans cette section, On suppose

$$(H_5) : \max\left(r_1, \frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G}\right) < r_- < r_+ < \min\left(r_2, \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_B m_G D \gamma_B}{(\gamma_G + m_B)^2}\right),$$

On note que l'hypothèse (H_5) implique que toutes les hypothèses (H_1) , (H_2) et (H_3^c) sont satisfaites pour chaque sous-système.

On prouve l'existence d'une solution périodique pour le système (3.1) en utilisant le Théorème du point fixe de Brouwer. Premièrement, on réécrit le système (3.18)-(3.19) sous une forme plus simple, comme ce qui a été fait dans la section précédente. Nous avons la Proposition suivante

Proposition 3.4.1. *Pour tout $t \geq 0$, $r_+G(t) < \gamma_B(B(t) + D)$*

Preuve.

La démonstration de cette proposition est semblable à celle de la Proposition 3.3.1. Ainsi, sous l'hypothèse (H_5) , nous pouvons réduire les systèmes (3.18)-(3.19) dans les formes les plus simples suivantes :

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \frac{r_+ G(t) B(t)}{B(t) + D}, \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \frac{r_+ G(t) B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t), \end{cases} \quad (3.20)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \frac{r_- G(t) B(t)}{B(t) + D}, \\ \frac{dB(t)}{dt} = e_B \frac{r_- G(t) B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.21)$$

On démontre comme nous l'avons fait pour le système (3.1), que sous la condition

$$(H_6) : r_{\pm} > \frac{e_B \gamma_G^2}{4Dm_G},$$

les sous systèmes (3.20)-(3.21) ont respectivement les équilibres suivants :

$$G_+^* = \frac{(\gamma_G - r_+) + \sqrt{(\gamma_G - r_+)^2 + \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G}, \quad B_+^* = \frac{e_B r_+ G_+^*}{m_B} - D,$$

$$G_-^* = \frac{(\gamma_G - r_-) + \sqrt{(\gamma_G - r_-)^2 + \frac{4m_G m_B D}{e_B}}}{2m_G}, \quad B_-^* = \frac{e_B r_- G_-^*}{m_B} - D,$$

qui sont des foyers stables pour chaque système. ■

Théorème 3.4.1. *Sous l'hypothèse (H_5) et (H_6) , il existe un domaine S compact, convexe et positivement invariant pour le système à commutation (3.1)-(3.3) et au moins une solution périodique annuelle dans S .*

Preuve. La dynamique des populations est régie par le système (3.1) – (3.3). Correspondant à Proposition 3.3.2, on peut montrer que sous l'hypothèse (H_5) , le système (3.1) – (3.3) est permanent, c'est-à-dire toute solution positive $(G(t), B(t))$ du système (3.1) – (3.3) satisfait

$$0 < m_1^+ \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq M_1,$$

$$0 < m_2^+ \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq M_2^+,$$

où

$$m_1^+ = \frac{\gamma_G - r_+}{m_G}, \quad m_2^- = \frac{e_B r_- m_1^+}{m_B} - D,$$

$$M_1 = \frac{\gamma_G}{m_G}, \quad M_2^+ = \frac{e_B r_+ M_1}{m_B} - D,$$

nous définissons

$$S = \{(G, B) \in \mathbb{R}^2 \mid 0 < m_1^+ \leq G(t) \leq M_1, m_2^- \leq B(t) \leq M_2^+\}.$$

Par un argument de comparaison standard, on peut montrer que S est positivement invariant par rapport au système (3.1) – (3.3).

En utilisant le Théorème du point fixe de Brouwer, nous montrons l'existence d'au moins une solution périodique pour le système à commutation (3.1) – (3.3) dans le domaine S . Nous appliquons ce Théorème à l'application de Poincaré associé au système (3.1) – (3.3)

$$T_k : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$$

$$(G_0, B_0) \rightarrow (G(k), B(k)),$$

où $k \in \mathbb{N}^*$ et $(G(t), B(t))$ est la solution du système périodique (3.1) – (3.3) partant du point (G_0, B_0) à l'instant $t_0 = 0$. Cette application est évidemment une application continue. Nous avons déjà montré que S est un domaine compact positivement invariant pour le système (3.1) – (3.3). Par conséquent, pour tout $k \in \mathbb{N}^*$, nous avons $T(S) \subset S$, puis, en utilisant le Théorème du point fixe de Brouwer, T_k a au moins un point fixe (G_k^*, B_k^*) dans S pour tout $k \in \mathbb{N}^*$. ■

Pour les simulations numériques nous utiliserons un tel point comme condition initiale, (voir la figure (3.3)) et $r(t)$ comme suit

$$r(t) = \begin{cases} 2 & \text{pour } [n, n + 0.5] \\ 1 & \text{pour } [n + 0.5, n + 1]. \end{cases}$$

Le comportement périodique de la solution du modèle (3.1) – (3.3) est illustré sur la figure (3.3).

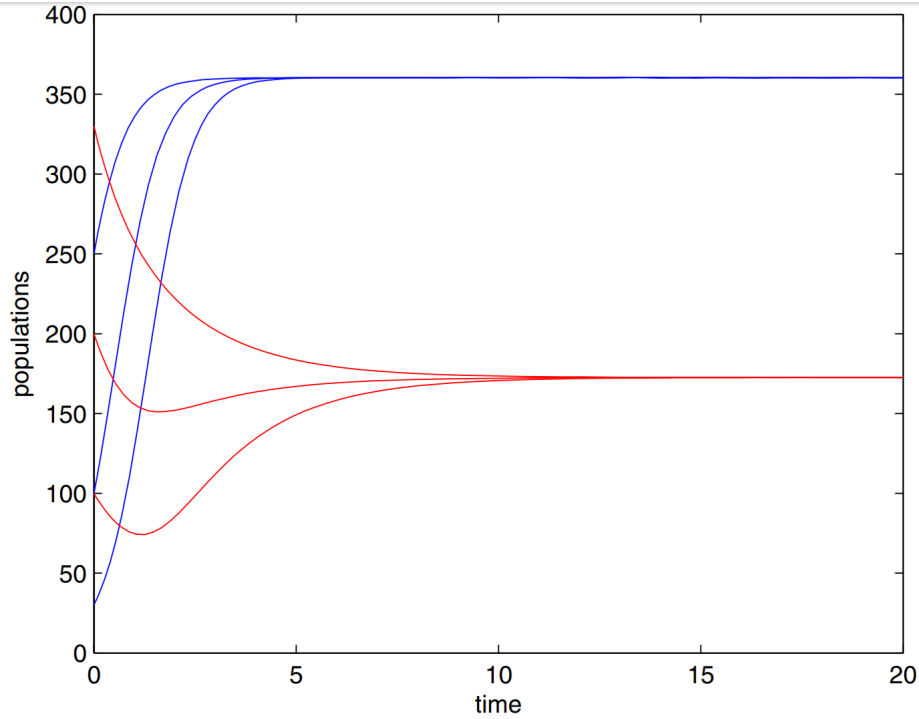


FIGURE 3.3 – Comportement dynamique du système commuté (3.1)–(3.3) : Bleu : $G(t)$, Rouge : $B(t)$, les paramètres du modèle sont : $\gamma_G = 2,6, m_G = 0,005, m_B = 0,5, D = 0,4, \epsilon_B = 0,3$.

3.5 Application

Considérons le système suivant

$$\begin{cases} \dot{G}(t) = 2.6G(t) - 0.005G^2(t) - \min\left(\frac{(1.5 + \cos(2\pi t))G(t)}{B(t) + 2}, 3000\right) \\ \dot{B}(t) = 0.5 \min\left(\frac{(1.5 + \cos(2\pi t))G(t)}{B(t) + 2}, 3000\right) \dot{B}(t) - 0.5B(t). \end{cases} \quad (3.22)$$

On donne à ce système trois conditions initiales différentes :

$$(G(t), B(t))^T = (222, 330)^T$$

$$(G(t), B(t))^T = (180, 200)^T$$

$$(G(t), B(t))^T = (50, 400)^T$$

On suppose que : $r_1 = 1.6, r_2 = 2.4$.

Dans cet exemple, on a :

$$m_1 = 40, M_1 = 520, m_2 = 62, M_2 = 1246.$$

Nous pouvons vérifier que

$$\begin{aligned} r_2 &= 2.4 < \min\left(\frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_G\gamma_B m_B D}{(\gamma_G + m_B)^2}\right) \\ &= \min(4486.49, 6.2435) = 6.2435 \text{ pour la première condition initiale.} \\ &= \min(2730, 6.2435) = 6.2435 \text{ pour la deuxième condition initiale.} \\ &= \min(390, 6.2435) = 6.2435 \text{ pour la troisième condition initiale.} \end{aligned}$$

donc la condition (H_1) est vérifiée.

$\gamma_G^2 = 6.76 > \frac{4m_G m_B D}{e_B} = 0.04$, donc la condition (H_0) est satisfaite.

On a $a : r_1 < r_2$, donc (H_2) est vérifié.

Et $r_1 = 1.6 < r_2 = 2.4 > \frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G} = 0.004$, alors (H_3^c) est vérifié.

Puisque $r(t)$ est périodique et les hypothèses sont réalisées, alors d'après le corollaire 3.3.1 le système (3.1) – (3.2) admet une solution positive périodique et qui est globalement asymptotiquement stable.

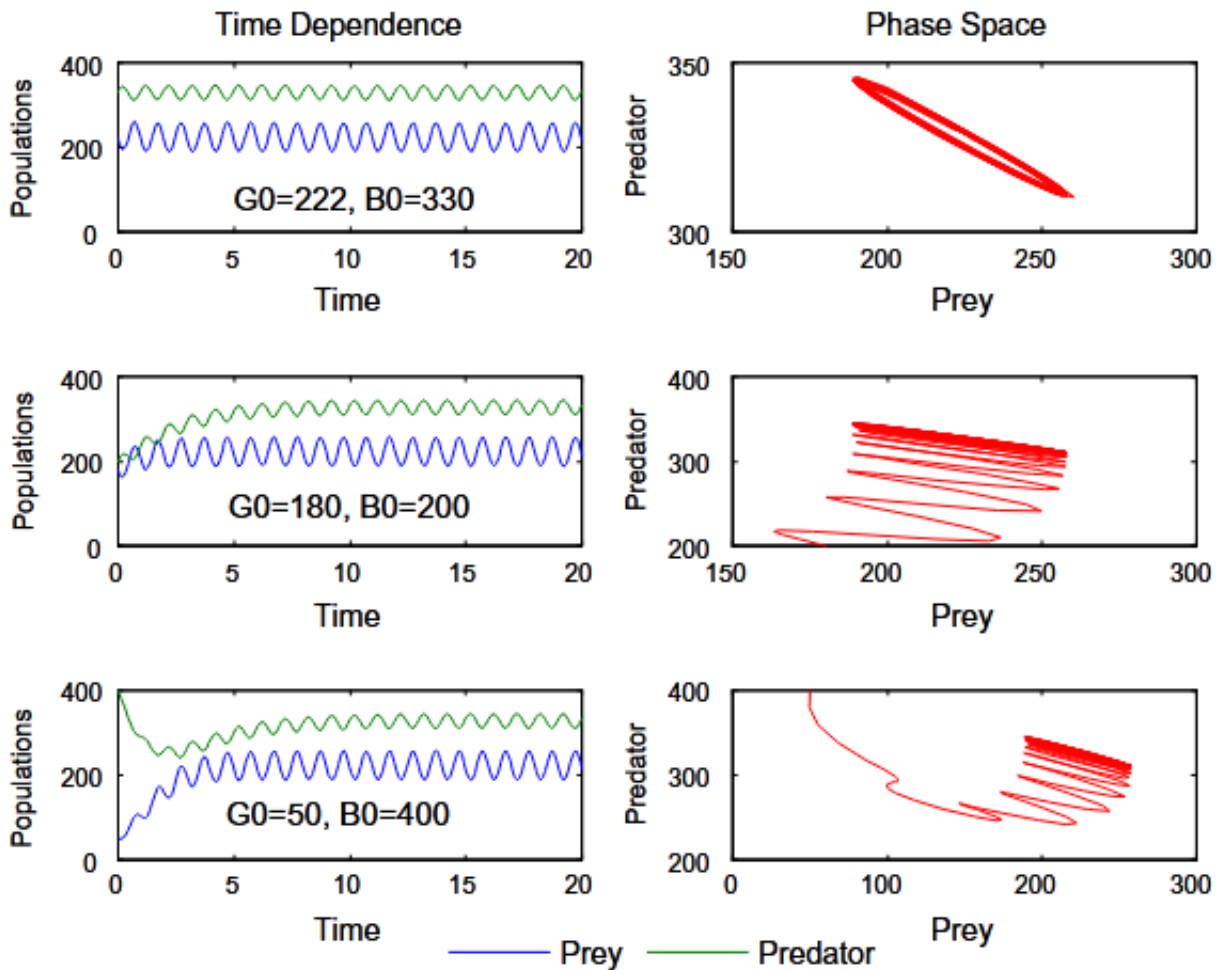


FIGURE 3.4 – Un tracé de série chronologique de $G(t)$ et $B(t)$ par rapport à t et un tracé de plan de phase de $B(t)$ par rapport à $G(t)$

Conclusion

Les Écosystèmes aquatiques sont souvent altérés par les activités humaines. L'étude que nous avons faite fournit des résultats préliminaires de l'évolution des Écosystèmes basés sur la gestion de l'eau de lac. Nous avons montré que les variations au niveau d'eau du lac est un facteur important, qui est responsable de la persistance ou de l'extinction des relations proie-prédateur. Notre premier objectif était de donner une analyse complète et rigoureuse de l'existence périodique de solution de notre système. Dans un contexte Écologique, l'existence de solutions doit être considérée comme une condition permettant la survie de l'espèce considérée. Les résultats de cette étude démontrent que la dynamique du système dépend fortement de la fluctuation au niveaux d'eau. L'analyse mathématique présentée dans ce mémoire montre que : selon les variations au niveaux d'eau, on peut faire prédictions appropriées sur le comportement asymptotique de l'ensemble du système proie-prédateur incluant la permanence, la périodicité, la stabilité asymptotique globale et l'extinction des espèces. En ignorant la dépendance du taux de prédation sur les niveaux d'eau, le modèle autonome ne pouvait pas bien expliquer comment les variations du niveau d'eau peut affecter la répartition des espèces de poissons. En effet, en utilisant la théorie de la stabilité d'équations différentielles ordinaires, il a été prouvé que l'équilibre intérieur existe sous certaines conditions et il est globalement asymptotiquement stable. D'un autre côté, lorsqu'on prend en compte la variation des niveaux d'eau, on a prouvé analytiquement sous certaines conditions, l'existence d'un domaine invariant S contenant au moins une solution 1-périodique positive. Ces conditions dépendent la commutation des taux de prédation r_+ , r_- qui dépendent directement des niveaux d'eau de lac. Écologiquement parlant, si les niveaux d'eau sont entre des valeurs critiques, alors les deux espèces peuvent coexister et ont une tendance à fluctuer avec la même période que l'environnement. Au contraire, à des niveaux élevés de l'eau, il y a de faibles interactions entre les espèces puis les espèces prédatrices va à l'extinction. De plus, en utilisant le volume d'eau comme contrôle, il est possible de garder le niveaux des populations à un état requis en utilisant ce contrôle.

Bibliographie

- [1] P. Auger, C. Lett et J. C. Poggiale. *Modélisation Mathématique en Écologie*, cours et exercices corrigés, Dunod, Paris, 2010,2015
- [2] M. Begon, C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. *Ecology : from individuals to ecosystems*. Fourth edition ed. Blackwell Publishing.
- [3] K. Belkhodja, A. Moussaoui, M. A. Aziz-Alaoui : Optimal harvesting and stability for a prey-predator model. *Nonlinear Analysis : Real world Applications* 39 (2018) 321-336.
- [4] A. Berryman. , *Population : a central concept for ecology ?* *Oikos* 97 :439-442 (2002)
- [5] G. Butler, H. I. Freedman, P. Waltman, uniformly persistent systems, *Proceedings of the American Mathematical Society*, vol 96, n 3, march 1986, p 425-430.
- [6] G. J. Butler, H. I. Freedman. Periodic solutions of a predator-prey system with periodic coefficients. *Math Biosci* 1981 ;55 :27-38
- [7] F. D. Chen FD, On a nonlinear non autonomous predator-prey model with diffusion and distributed delay, *J. Comput, Appl. Math.* 180 (2005) 33-49.
- [8] J. Cui Permanence of predator-prey system with periodic coefficients. *Math Comput Model* 2005;42 :87-98.
- [9] J. M. Cushing, Periodic time-dependent predator-prey systems , *SIAM J. Appl. Math.* (1977), no. 32, p. 82-95.
- [10] B. Delmas, *Pierre - François Verhulst et la loi logistique de la population*, *Mathematics and social sciences* , vol. 167, 2004.
- [11] P. Demailly. *Analyse numérique et équation différentielles*. Collection Grenoble sciences, 1996.
- [12] M. Fan, Q. Wang et X. Zou , Dynamics of non-autonomous ratio-dependent predator-prey system, *Proceedings of the royal society of Edinburgh*, vol. 133A, 2003, p. 97-118.

- [13] A. Fiasconaro, D. Fiasconaro, B. Spagnolo. Nonmonotonic behavior of spatiotemporal pattern formation in a noisy lotka-volterra system. *Acta Phys Pol B* 2004 ;35 :1491-500.
- [14] A. Fiasconaro, D. Valenti, B. Spagnolo. Nonmonotonic pattern formation in three species lotka-volterra system with colored noise. *Fluc Noise Lett* 2005 ;5 :L305-11.
- [15] A. Fink - Almost Periodic Differential Equations, *Lecture Notes in Mathematics, vol. 377, Springer-Verlag, Berlin, 1974.*
- [16] H. I. FREEDMAN, S. RUAN, Uniform Persistence in Functional Differential Equations, *Journal of differential equations* 115 (1995) 173-192.
- [17] H. I. FREEDMAN, p. Waltman, Persistence in models of three interacting predator-prey populations. *Math. Bioxi.* 68. 213-231.
- [18] S. Gakkhar et B. Singh - Dynamics of modified leslie-gower-type prey-predator model with seasonally varying parameters , *Chaos Solitons et Fractals* (2006), no. 27, p. 1239-1255.
- [19] V. Grimm, and S. F. Railsback. *Individual-based modeling and ecology.* Princeton University Press, 2005.
- [20] J. K. Hale. *Ordinary Différential Equations,* Krieger Publishing Company, Malabar Florida, 1980.
- [21] U. Kahl, S. Hlsmann, R.J. Radke, J. Benndorf, The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach : implications for fish stock management, *Limnologica* 38 (2008) 258-268.
- [22] H. K. Khalil, *Nonlinear Systems,* Third Edition, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey 07458, 2002.
- [23] Y. Kuang, *Delay Differential Equations with Applications in population Dynamics.* Academic Press, New York, 1993.
- [24] M. A. Menouer, A. Moussaoui, E.H. Ait Dads, Existence and global asymptotic stability of positive almost periodic solution for a predator-prey system in an artificial lake, *chaos, Solitons and Fractals* 103(2017)271-278.
- [25] A. Moussaoui, M. A. Aziz-Alaoui, S. Bassaid : Predator-prey dynamics with seasonal water-level fluctuations. *Journal of Biological Systems,* Vol. 26, No. 4 (2018) 1-16.
- [26] A. Moussaoui et S. M. Bouguima, Seasonal influences on a prey-predator model , *J. Appl. Math. Comput.* (2016), no. 50, p. 39-57.

- [27] J. D. Murray. *Mathematical biology*. Berlin : Springer-Verlag ; 1993
- [28] R. Olinky, A. Huppert, L. Stone, Seasonal dynamics and thresholds governing recurrent epidemics, *J. Math. Biol.* 56(2008) 827-839.
- [29] E. Renshaw. *Modelling Biological Populations in Space and Time*, Cambridge Studies in Mathematical Biology, Cambridge University Press (1991).
- [30] P. Robert. McIntosh, *The Background of ecology : concept and theory*. Cambridge University Press 1985.
- [31] S. Rossignol, *Mathématiques en économie-gestion*, Dunod (2015).
- [32] J. Royer. *Calcul Différentiel et Intégral*. Univesité TOULOUSE. Paul Sabattier.
- [33] M. Scheffer, S. Rinaldi, S. Moratori et Y. Kuznetsov - seasonality and chaos in a plankton-fish model , *theor. pop. biol.* (1993), no. 43, p. 159-183.
- [34] E. Sharon. Kingsland, *Modeling Nature*. University of Chicago Press 1985.
- [35] G. T. Skalski, J. F. Gilliam . Functional responses with predator interference : viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 2001 ;82(11) :3083-3092.
- [36] D. Srisht. Chatterji. *Cours d'Analyse, 1 Analyse vectorielle*. Presses polytechniques et universitaires romandes (2005).
- [37] D. Valenti, N. Pizzolato, B. Spagnolo. Mean field approach and role of the colored noise in the dynamics of three interacting species. *Acta Phys Pol B* 2010 ;41 :1051-71.
- [38] D. Valenti, B. Spagnolo. Stochastic dynamics and mean field approach in a system of three interacting species. *Central Eur J Phys* 2009 ;7 :457-71.
- [39] F. Verhulst, *Nonlinear differential equations and dynamical systems*, Springer-Verlag, New-York, 1990.
- [40] G. Vial, *Le système proie-prédateur de Volterra-Lotka*, New york, 2002.
- [41] J. William. Sutherland, *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press 1996.
- [42] J. H. Wlosinski, E.R. Koljord, 1996, *Effects of Water Levels on Ecosystems*, An Annotated Bibliography, Long Term Resource Monitoring Program. Technical Report 96-T007.

-
- [43] Y. Xia, F. Chen, A. Chen et J. Cao, Existence and global attractivity of an almost periodic ecological model , *Appl. Math. Comput.* (2004), no. 157, p. 449-475.
- [44] Y. Xie et X. Lie - Almost periodic solutions of single population model with hereditary effects , *Appl. Math. Comput.* (2008), no. 203, p. 690-697.