

**République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'enseignement supérieur
Et de la Recherche scientifique**

UNIVERSITE FERHAT ABBAS - SETIF 1

THESE

**Présentée à la faculté des Sciences
Département de Mathématiques
Pour l'obtention du diplôme de**

DOCTORAT EN SCIENCES

Option : Mathématiques appliquées

Par

BEROUAL Nabil

Thème

Modèles Mathématiques Appliqués à la Dynamique des Populations

Soutenue le : 30 Mai 2015

Devant le jury

Président:	M. DRABLA Salah	Pr. Univ. Sétif 1
Rapporteur :	M. BENDJEDDOU Ahmed	Pr. Univ. Sétif 1
Examineurs:	M. BENHAMIDOUCHE Noureddine	Pr. Univ. M'sila
	M. BERBOUCHA Ahmed	Pr. Univ. Bejaia

Je dédie ce travail...

A mes chers parents

A mes frères et sœurs

A ma petite famille : Amel, Safaa et Raouf

A la mémoire de « Mama Djamila »

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord mon Directeur de thèse, le professeur **Ahmed Bendjeddou** qui a accepté de diriger cette thèse. La confiance qu'il m'a accordée ainsi que ses qualités humaines et scientifiques ont été pour beaucoup dans l'élaboration de cette thèse.

Je remercie vivement le professeur **Salah Drabla** pour avoir accepté de présider le jury de soutenance.

Je voudrais adresser tous mes remerciements aux professeurs **Nouredine Benhamidouche** et **Ahmed Berboucha** pour l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant d'être les examinateurs de cette thèse.

Enfin, Je voudrais exprimer ma reconnaissance et gratitude à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Table des matières

REMERCIEMENTS	i
Introduction générale	iv
1 Notions de bases en écologie des populations	1
1.1 Définitions	2
1.1.1 L'individu	2
1.1.2 La population	2
1.1.3 L'écosystème	3
1.1.4 La dynamique des populations	3
1.2 Principaux types d'interactions entre populations	3
1.2.1 Modèles de compétition entre espèces	4
1.2.2 Modèles de coopération entre espèces (symbiose)	5
1.2.3 Modèles de prédation (proie-prédateur)	6
2 Bases de la modélisation de systèmes proies-prédateurs	8
2.1 Les bases de la modélisation en écologie	9
2.1.1 Préliminaires	9
2.1.2 Le modèle exponentiel de Malthus	16
2.1.3 Le modèle logistique de Verhulst	17
2.2 Modèles à deux espèces	19
2.2.1 Le modèle de Lotka-Volterra	19
2.2.2 Critiques du modèle de Lotka-Volterra	24
2.2.3 La réponse fonctionnelle du prédateur	26
2.2.4 Proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique	31
2.2.5 Le modèle de Lotka-Volterra avec réponse fonctionnelle de Holling de type II	32
2.2.6 Le modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies	34

2.2.7	Le modèle de Rosenzweig-MacArthur : modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies et réponse fonctionnelle de Holling type II	36
2.2.8	Le modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies et réponse fonctionnelle de Holling de type III	41
2.3	Formulation générale du modèle de Lotka-Volterra	44
2.3.1	Le modèle de Gause généralisé	44
2.3.2	Le modèle de Kolmogorov	45
3	Système proie-prédateur avec cycle limite	47
3.1	L'histoire des cycles limites	47
3.1.1	Le système de Liénard	48
3.1.2	L'existence de cycles limites pour le système de Liénard	50
3.1.3	L'unicité de cycles limites pour le système de Liénard	51
3.2	Existence de cycles limites pour le système de Gause généralisé	56
3.2.1	Analyse du portrait de phase du système de Gause	57
3.2.2	Existence de cycles limites pour le système (3.10)	63
3.2.3	La stabilité globale de E^* et la non existence de cycles limites	64
3.3	Unicité de cycles limites pour le système de Gause généralisé	66
3.3.1	L'unicité par la symétrie de l'isocline de la proie	66
3.3.2	L'unicité par transformation de Liénard	68
4	Sur le système proie-prédateur avec $h(x) = \frac{x^p}{a+x^p}$	71
4.1	Introduction	72
4.2	Nouvelles formulations des conditions de Sugie et al.	73
4.3	Nouvelle condition suffisante pour la non existence	75
4.4	Quelques exemples d'application et simulations	78
4.5	Quelques remarques sur le cas $p < 1$	79
	Conclusion et perspectives	i

Introduction générale

Comprendre le fonctionnement d'un écosystème (Murray [62]) 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 et dans les sols où de très nombreux processus de toutes natures interagissent avec des organismes vivants.

Plusieurs questions intéressantes peuvent être posées à propos des écosystèmes, sur les facteurs qui influencent la stabilité d'un écosystème, sur les facteurs contrôlant la variabilité des abondances de différentes composantes de l'écosystème et notamment sur les interactions entre populations et leur rôle à mener ou pas la coexistence des espèces dans un écosystème.

Pour répondre à ces questions, différentes approches méthodologiques existent. On peut citer l'approche empirique qui repose sur 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 l'approche de la modélisation mathématique et numérique.

Contrairement à l'approche empirique qui tire ses théories de l'observation, la modélisation mathématique des dynamiques de populations repose sur un ensemble d'hypothèses qui permettent d'en extraire l'essence même et, par l'étude du modèle, d'en déduire des conclusions à confronter aux observations. 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.

Mon travail de thèse se situe dans cette dernière direction et consiste en l'élaboration et l'étude, essentiellement théorique et numérique de modèles mathématiques appliqués à la dynamique de population.

Cette thèse est organisée comme suit, dans le **chapitre 1**, nous décrirons les définitions de quelques structures biologiques essentielles en écologie et nous identifierons aussi les interactions essentielles, qui sont les bases de nombreux systèmes écologiques. Dans le **chapitre 2**, après l'exposé de notions essentielles de l'étude qualitative d'un système différentiel autonome du plan, nous débuterons notre approche théorique par la modélisation d'une seule population. Ensuite, la description de systèmes d'équations différentielles représentant deux populations

différentes, liées par la prédation ce qui nous place dans la ligne des travaux d'écologie mathématique initiée officiellement dans les années 1920 par les travaux de Lotka et Volterra, travaux dans lesquels a été introduite la représentation des interactions entre espèces par des systèmes d'équations différentielles. Les modèles prédateur-proie élaborés par ces deux scientifiques séparément sont les modèles fondateurs de l'écologie moderne. Le **chapitre 3** est consacré à l'étude qualitative du système proie-prédateur généralisé de Gause exhibant des cycles limites, nous avons commencé par exposer un aperçu historique sur les cycles limites, puis nous avons présenté les principaux résultats sur l'existence, la stabilité globale de l'équilibre positif, la non existence et l'unicité des cycles limites pour le système considéré. On arrive au **chapitre 4** qui abrite le résultat principal de cette thèse. Il s'agit d'étudier la non existence et l'unicité de cycles limites du système proie prédateur de Gause du système dans un cas particulier où la réponse fonctionnelle du prédateur peut présenter une singularité pour certains valeurs d'un paramètre. Dans ce chapitre nous allons donner un aperçu sur des résultats précédents sur la non existence et l'unicité et apporter des modifications importantes à leurs conditions et reformuler de nouvelles conditions. Nous allons donner aussi une nouvelle condition suffisante pour la non existence et illustrer l'application de notre résultat par quelques exemples assistés par des simulations numériques. Nous terminons ce chapitre et à l'aide de simulations numériques, par l'annonce de deux importantes conjectures. Enfin, cette thèse sera clôturée par une conclusion et des perspectives. Ces résultats ont fait l'objet d'une première publication dans la revue "**National Academy Science Letters**" sous le titre : **On a Predator–Prey System with Holling Functional Response** : $\frac{x^p}{a + x^p}$ (voir [7]).

Chapitre 1

Notions de bases en écologie des populations

L'objet du chapitre

Dès le début de l'Humanité, l'Homme a fait face à son environnement et a cherché à comprendre les forces de la nature afin de survivre. D'ailleurs, le début des civilisations a coïncidé avec l'utilisation du feu et des outils destinés à modifier et maîtriser la nature, notamment à travers les cultures et la domestication d'espèces sauvages. Au cours du temps, les technologies se sont également développées considérablement, modifiant profondément la nature et permettant à l'homme d'en dépendre de moins en moins. En parallèle, l'étude de la nature s'est développée et a pris de l'ampleur, particulièrement au cours du 10^{ème} siècle avec la prise de conscience de la fragilité de l'environnement face aux perturbations humaines ou naturelles.

L'étude de l'environnement a été introduite en 1869 et nommée "écologie" par le biologiste Ernst Haeckel. Ce terme est dérivé des termes grecs oikos, qui signifie "maison" et logos, qui signifie "étude". En suivant la définition de Begon et al [5], l'écologie peut être définie par l'étude scientifique de la distribution et de l'abondance des organismes, et par l'étude scientifique des interactions qui déterminent leur distribution et leur abondance. Donc un des objectifs les plus importants de l'écologie est de comprendre les interactions qui existent entre les différents éléments vivants qui forment, avec les éléments abiotiques¹, l'écosystème.

¹éléments non-vivants, par exemple : l'eau, l'air, la terre, la température...

Dans ce chapitre, nous décrirons les définitions de quelques structures biologiques essentielles en écologie et nous identifierons aussi les interactions essentielles, qui sont les bases de nombreux systèmes écologiques.

1.1 Définitions

1.1.1 L'individu

L'individu est une entité indivisible et unique, quels que soient son espèce et son âge (Grimm and Railsback [28]). 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.

1.1.2 La population

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 (Sutherland [76]). 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 (Kingland [44], McIntosh [58], Berryman [8]).

La densité de l'abondance d'une population est une mesure du nombre d'habitant occupant une portion donnée d'un milieu, elle est le plus souvent appliquée à des organismes vivants et exprimée en termes d'individus par unité de surface ou de volume.

1.1.3 L'écosystème

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 (Begon et al [5]) qui interagissent entre elles, ce qui forme ce qu'on appelle un écosystème. Un écosystème est donc un ensemble de populations, qui habitent dans un même lieu et interagissent entre elles. Le soleil, par la photosynthèse, produit de la matière organique à partir de molécules abondantes (carbone, azote, oxygène). On obtient ainsi les plantes terrestres et aquatiques (phytoplancton) qu'on appelle "producteurs primaires", ces organismes servent de nourriture à des organismes plus évolués qui à leur tour sont mangés et ainsi de suite, les organismes morts sont utilisés par les détritivores qui reminéralisent la matière organique. Comme certaines espèces sont prédatrices de plusieurs autres dans la chaîne, (les hommes mangent de l'herbe, des herbivores et des carnivores) le réseau des interactions est très complexe, d'autant que certains écosystèmes comportent des centaines d'espèces différentes.

1.1.4 La dynamique des populations

La dynamique des populations est la science qui explique la variation au cours du temps, du nombre d'individus dans une population. 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.

1.2 Principaux types d'interactions entre populations

Dans la première moitié du XXe siècle, l'étude de la dynamique de plusieurs espèces en interaction connut un essor considérable. C'est à cette époque appelée l'âge d'or de l'écologie théorique que furent développés les premiers modèles. Dans un écosystème, lorsque des espèces interagissent, la dynamique de chaque espèce est affectée par ces interactions. Il y a principalement trois types d'interactions (voir par exemple [81], [62], [63], [13]).

1.2.1 Modèles de compétition entre espèces

On dit qu'on est en présence de compétition, lorsque les espèces interagissent entre eux et que cette interaction entraîne la décroissance du taux de reproduction ou du taux de croissance de chaque espèce. Principalement chez les animaux (Fig. 1.1), des individus peuvent, par leur comportement, se montrer agressifs lors d'une rencontre avec des individus d'une autre espèce. Ils peuvent alors se disputer et se battre pour garantir, par exemple, leur suprématie sur un territoire, pour avoir plus de nourriture, ou plus d'espace. Cette compétition produit souvent des effets néfastes pour chacune des espèces qui consacrent de l'énergie dans l'affrontement et qui sont directement pénalisées par le compétiteur, soit par des blessures, soit par leur mort. Par exemple les hyènes et les lions sont en compétition directe avec les lacayons, des chiens sauvages africains. Ils se battent avec eux pour leur voler les proies qu'ils ont chassées. Ce comportement agressif conduit alors à une augmentation de blessures et de morts chez les lacayons, et, de ce fait, à une réduction de leur nombre lorsque les densités de hyènes ou de lions sont élevées (Creel et al [15]).



Fig.1.1 : Competition sur la nourriture

La compétition entre deux espèces est rarement symétrique elle peut mener à l'exclusion d'une d'entre elles. Cette compétition asymétrique amène finalement les espèces les moins pénalisées à occuper la meilleure position dans l'écosystème, il s'agit du principe d'exclusion compétitive ou principe de Gause qui affirme l'impossibilité de la coexistence de deux espèces en compétition exploitant la même ressource limitée, autrement dit : une ressource consommée par

une population est une ressource qui n'est plus disponible pour une autre et cela entraîne l'exclusion de l'espèce qui ne survit pas à l'autre en raison de ressources insuffisantes. Gause [24] a introduit son principe en illustrant la compétition entre deux paramécies, *Caudatum* et *Aurelia*. Dans des cultures isolées, chaque espèce de protozoaire suit une croissance logistique : chaque population atteint une concentration constante mais différente, de 64cm^3 pour *Caudatum* et de 105cm^3 pour *Aurelia*. Cependant, après 16 jours dans une culture mixte contenant les deux espèces, uniquement *Aurelia* survit, en gagnant la compétition contre *Caudatum* pour leur ressource commune. Cet exemple décrit, à travers l'exclusion d'une espèce par compétition, le concept d'une niche écologique, à savoir que " deux espèces ne peuvent pas continuer à occuper un même espace sur une période indéfiniment longue" (Slobodkin [71]).

1.2.2 Modèles de coopération entre espèces (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, on dit qu'on est en présence de coopération ou symbiose². On peut citer par exemple la coopération dans certains cas du parasitisme. Les poissons lumineux de la famille des *Gonostomidae* sont parés d'un organe "lumineux". Des recherches récentes en biologie moléculaire ont montré que ce sont des bactéries qui émettent la lumière. Ces bactéries sont situées dans de petits organes, sous la peau, entre la nageoire pectorale et la nageoire pelvienne. elles ont colonisé des cellules de l'hôte (poisson) et produisent une lumière dont le poisson tire profit, par exemple, lors de la reconnaissance des partenaires de sa propre espèce (voir [14]). La coopération est aussi entre certains mammifères

²Une forme de mutualisme dans laquelle les espèces vivent en contact direct les uns avec les autres.

et oiseaux (Fig. 1.2).



Fig.1.2 : Cooperation entre girafe et oiseaux

La coopération entre espèces est une des interactions directes les plus répandues dans l'environnement et essentielles au maintien et au développement des espèces.

1.2.3 Modèles de prédation (proie-prédateur)

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 de prédation, c'est simplement la consommation par un prédateur d'une proie qui était vivante quand le prédateur l'a attaquée.

Dans cette thèse, nous étudions ce dernier type d'interaction. En fait, on peut distinguer quatre types de prédation biologique qui sont équivalents lorsque l'on cherche à les formuler mathématiquement (voir [66]).

Le parasitisme : Les parasites peuvent être symbiontes, neutres ou prédateurs. On peut citer le cas particulier des parasitoïdes. Ce sont des parasites qui pondent leurs œufs sur ou à côté de leur hôte et ensuite ils le mangent.

Le cannibalisme : C'est une forme particulière de prédation, il implique des membres d'une même espèce ; souvent ce sont les adultes qui mangent les jeunes.

Prédation des herbivores : Lorsque les animaux se nourrissent de plantes, de leurs fruits ou de leurs graines.

Prédation des carnivores : C'est une prédation qui s'applique sur les herbivores ou les carnivores, c'est le comportement le plus commun dans la prédation

(Fig. 1.3).



Fig.1.3 : Predation entre leopard et gazelle

Chapitre 2

Bases de la modélisation de systèmes proies-prédateurs

L'objet du chapitre

Dès le début du XXe siècle, l'étude des systèmes et des structures biologiques que nous avons présentés dans le Chapitre 1, a été effectuée à la fois par des expériences et par des modèles mathématiques. D'une manière générale, les modèles mathématiques constituent des outils de compréhension du fonctionnement de systèmes naturels, et de prédiction de leurs évolutions.

Dans ce chapitre, nous présenterons la modélisation de base de systèmes dynamiques continus et déterministes, régis par des équations différentielles ordinaires, outils mathématiques qui les illustrent de façon simple et accessible. Ces modèles sont essentiellement utilisés dans le cadre d'études de dynamique des populations et des écosystèmes.

Pour éviter au lecteur le recours répété à la bibliographie, nous débuterons ce chapitre par exposer les notions essentielles de l'étude qualitative d'un système différentiel autonome du plan. Ensuite nous débuterons notre approche théorique par la modélisation d'une seule population. Ensuite, la description de systèmes d'équations différentielles représentant deux populations différentes, liées par la prédation. Ce formalisme mathématique est construit sur un certain nombre d'hypothèses : systèmes autonomes, homogénéité de la répartition des individus, etc.

2.1 Les bases de la modélisation en écologie

2.1.1 Préliminaires

Equilibre et stabilité

L'évolution en temps continu d'une population ou d'un système de populations peut simplement être modélisée par une équation gouvernant sa variation dans \mathbb{R}^n :

$$\frac{dN}{dt} = \text{Naissances} + \text{Immigrations} - \text{Morts} - \text{Emigrations}$$

ce qui peut se traduire par l'équation différentielle ordinaire autonome

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \quad (2.1)$$

avec $N = (N_1, N_2, \dots, N_n)$ une variable représentant la densité d'une population, et $f = (f_1, f_2, \dots, f_n) : \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction localement lipchitzienne où \mathcal{D} est le domaine de définition de f (dans le cadre de la dynamique de populations, $\mathcal{D} = \mathbb{R}_+^n$ habituellement). Ce modèle est *déterministe*, puisque les valeurs définies sont associées aux variables et aux paramètres et la prédiction est donnée de manière précise à tout temps.

Il est souvent difficile de calculer une solution explicite de (2.1) et parfois, le modèle ne peut être analysé qu'à travers une étude qualitative. Dans ce cas, il est possible de se focaliser sur des points particuliers appelés équilibres dont l'existence et les propriétés sont directement déduites de (2.1).

Définition 2.1.1 Une solution du système (2.1) est une fonction dérivable $t \mapsto N(t)$ définie d'un intervalle $I \subseteq \mathbb{R}$ dans \mathcal{D} , telle que pour tout $t \in I$ on ait

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N(t))$$

Définition 2.1.2 On appelle solution périodique du système (2.1), toute solution $N(t)$ pour laquelle il existe un réel $T > 0$ tel que

$$\forall t \in [0, T] : N(t+T) = N(t)$$

Le plus petit nombre T qui convient s'appelle alors période de cette solution.

Définition 2.1.3 Un équilibre de l'équation (2.1) est un point $N^* \in \mathbb{R}^n$ tel que $f(N^*) = 0$. Sinon le point N^* est dit ordinaire.

La dynamique à long terme du système (2.1) peut être fournie par l'étude de la stabilité de ses équilibres.

Définition 2.1.4 *Le point d'équilibre N^* de (2.1) est :*

- *stable si, pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$ tel que :*

$$\|N(0) - N^*\| < \delta \implies \|N(t) - N^*\| < \varepsilon, \forall t \geq 0$$

Si N^ n'est pas stable, on dit qu'il est instable. Ceci s'exprime par la propriété qu'il existe $\varepsilon > 0$ tel que pour tout $\delta > 0$, il existe une solution $N(t)$ de (2.1) telle que :*

$$\|N(0) - N^*\| < \delta \text{ et } \exists t \geq 0 : \|N(t) - N^*\| \geq \varepsilon$$

- *attractif s'il existe $r > 0$ tel que pour toute solution $N(t)$ de (2.1) on ait*

$$\|N(0) - N^*\| < r \implies \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$$

Si N^ n'est pas attractif, on dit qu'il est répulsif.*

- *globalement attractif si pour toute solution $N(t)$ de (2.1) on a : $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$*
- *asymptotiquement stable s'il est stable et attractif.*
- *globalement asymptotiquement stable (GAS) s'il est stable et globalement attractif.*

Définition 2.1.5 *On appelle bassin d'attraction de N^* , l'ensemble \mathcal{B} défini par la propriété*

$$N(0) \in \mathcal{B} \implies \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$$

où $N(t)$ est solution de (2.1). Si $\mathcal{B} = \mathbb{R}^n$, N^ est globalement attractif.*

Par translation, on peut toujours ramener l'équilibre N^* à l'origine.

La Stabilité par linéarisation La première étape dans l'étude qualitative d'un système consiste en l'étude du système au voisinage de ses points d'équilibre. Le système linéaire

$$\frac{dN}{dt} = AN \text{ avec } A = \left(\frac{\partial f_j}{\partial N_i}(N^*) \right)_{1 \leq i, j \leq n} \quad (2.2)$$

s'appelle le linéarisé du système (2.1) au point N^* . A est la matrice jacobienne de (2.1) en N^* .

Théorème 2.1.1 Soit N^* un équilibre du linéarisé (2.2) de (2.1), alors

1. N^* est asymptotiquement stable si $R(\lambda_i) < 0$ pour toutes les valeurs propres λ_i de A .
2. N^* est instable si $R(\lambda_i) > 0$ pour au moins une valeur propre de A .

Théorème de Hartman-Grobman Le théorème Hartman-Grobman, ou théorème de linéarisation permet de comparer, dans un voisinage d'un point d'équilibre N^* , les solutions du système (2.1) et celles de son linéarisé (2.2).

Définition 2.1.6 Le point d'équilibre N^* du système (2.1) est dit hyperbolique lorsque toutes les valeurs propres de la matrice A sont de partie réelle non nulle.

Voici une version simplifiée du théorème de Hartman-Grobman

Théorème 2.1.2 Si N^* est un point d'équilibre hyperbolique du système (2.1), alors il existe un voisinage V de N^* sur lequel les systèmes (2.1) et son linéarisé (2.2) sont topologiquement équivalents. Autrement dit : au voisinage V , les solutions du système (2.1) sont données approximativement par les solutions du système (2.2).

Dans le plan, les valeurs propres de la matrice A sont données en fonction du déterminant $DetA$ et de la trace TrA par

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(TrA - \sqrt{\Delta} \right) \text{ et } \lambda_2 = \frac{1}{2} \left(TrA + \sqrt{\Delta} \right) \text{ tel que } \Delta = (TrA)^2 - 4DetA$$

et vérifient les relations $\lambda_1 + \lambda_2 = TrA$ et $\lambda_1\lambda_2 = DetA$. On peut annoncer le théorème suivant

Théorème 2.1.3 1. Si $DetA < 0$, N^* est un point selle (côl) instable.

2. Si $DetA > 0$, et $TrA = 0$, N^* est un centre stable.

3. Si $DetA > 0$ et $\Delta < 0$, N^* est un foyer asymptotiquement stable si $TrA < 0$ et foyer instable si $TrA > 0$.

4. Si $DetA > 0$ et $\Delta > 0$, N^* est un nœud asymptotiquement stable si $TrA < 0$ et nœud instable si $TrA > 0$.

Remarque 2.1.1 Si N^* n'est pas hyperbolique, la méthode par linéarisation ne permet pas de conclure sur la stabilité du point d'équilibre. L'analyse de ce type de situations nécessite d'autres investigations, notamment la méthode des fonctions de Lyapounov.

La stabilité au sens de Lyapunov On suppose que (2.1) admet $N = 0$ comme équilibre (pour un équilibre N^* quelconque, on remplace N par $N - N^*$). Soit $V : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction définie dans un voisinage Ω de 0 et admettant des dérivés partielles continues. On note

$$\dot{V}(N) = \nabla V(N) f(N) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial N_i} f_i(N)$$

la dérivée de V dans la direction du champs de vecteurs f .

Pour toute solution $N(t)$ de (2.1), on a

$$\frac{d}{dt} V(N(t)) = \dot{V}(N(t))$$

Définition 2.1.7 On dit que V est une fonction de Lyapounov pour le système (2.1) en $N = 0$ dans Ω , si pour tout $N \in \Omega$ on a :

1. $V(N) > 0$ sauf en $N = 0$ où $V(0) = 0$ (f est dite définie positive).
2. $\dot{V}(N) \leq 0$.

Théorème 2.1.4 1. S'il existe une fonction de Lyapounov pour (2.1) en $N = 0$ dans un voisinage Ω de 0, alors $N = 0$ est stable.

2. Si de plus $N \neq 0 \implies \dot{V}(N) < 0$, alors $N = 0$ est asymptotiquement stable.

3. Si de plus $\Omega = \mathbb{R}^n$ et $\lim_{\|N\| \rightarrow \infty} V(N) = \infty$, alors $N = 0$ est GAS.

Théorème 2.1.5 Soit V une fonction définie positive dans un voisinage Ω de 0. On définit l'ensemble $Q = \{N \in B(0, r) : V(N) > 0\}$, tel que $B(0, r) \subset \Omega$ est la boule de centre 0 et de rayon $r > 0$. Si on a $\dot{V}(N) > 0$ pour $N \in Q$, alors 0 est instable.

Notion de cycle limite

Orbites et ensembles invariants On suppose que les solutions du système (2.1) sont définies pour tout $t \in \mathbb{R}$. On note $N(t, N_0)$ la solution $N(t)$ de (2.1) vérifiant $N(0) = N_0$.

Définition 2.1.8 On appelle orbite de N_0 l'ensemble des $N(t, N_0)$ pour t appartenant à \mathbb{R} :

$$\mathcal{O}(N_0) = \{N(t, N_0) : t \in \mathbb{R}\}$$

autrement dit, la trajectoire de la solution $N(t, N_0)$ du système (2.1).

On déduit que l'orbite d'un point d'équilibre est réduite au point lui même : $\mathcal{O}(N^*) = \{N^*\}$. Par contre l'orbite d'un point ordinaire est une courbe lisse qui admet en chacun de ses points le vecteur f comme vecteur tangent. Noter que par le théorème de Cauchy Lipschitz, comme f est de classe \mathcal{C}^1 sur \mathcal{D} , les orbites ne peuvent pas se recouper.

Si dans la définition ci-dessus, les solutions $N(t, N_0)$ sont périodiques sur \mathbb{R} alors $\mathcal{O}(N_0)$ est une courbe fermée appelée orbite périodique de N_0 .

Définition 2.1.9 On appelle portrait de phase de (2.1) la partition de \mathcal{D} en orbites. Autrement dit le dessin des orbites $\{\mathcal{O}(a) : a \in \mathcal{D}\}$ sur \mathbb{R}^n . Si $n = 2$, \mathbb{R}^2 est appelé plan de phase.

Définition 2.1.10 Une orbite $\mathcal{O}(N_0)$ telle qu'il existe deux points d'équilibre a et b vérifiant $\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t, N_0) = a$ et $\lim_{t \rightarrow -\infty} N(t, N_0) = b$ est dite orbite hétérocline si $a \neq b$ et orbite homocline si $a = b$.

Définition 2.1.11 Un ensemble $S \subset \mathcal{D}$ est dit invariant par le système (2.1) si pour tout $N_0 \in S$ et tout $t \in \mathbb{R}$ on a $N(t, N_0) \in S$. Si S vérifie cette propriété pour $t > 0$ alors on dit que S est positivement invariant.

Définition 2.1.12 Un ensemble \mathcal{A} de \mathbb{R}^n est attractant « trapping region » pour le système (2.1), si \mathcal{A} est compact et positivement invariant, et si pour tout $N_0 \in \mathcal{A}$ on a $\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t, N_0) \in \mathcal{A}$.

Ensembles limites d'une orbite

Définition 2.1.13 Soit $\gamma_+(N_0) = \{N(t, N_0) : t \geq 0\}$. S'il existe une suite d'instants $t_1 < t_2 < \dots < t_k$ avec $\lim_{k \rightarrow +\infty} t_k = +\infty$ et un point $A \in \mathcal{D}$ tels que

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \|N(t_k) - A\| = 0$$

on dit que A est un point ω -limite de l'orbite $\gamma_+(N_0)$. L'ensemble des points ω -limites de $N(t)$ est appelé l'ensemble ω -limite de l'orbite $\gamma_+(N_0)$, noté $\omega(\gamma_+)$.

On définira de même un point α -limite de l'orbite $\gamma(t)$ de $N(t, t_0, N_0)$ si $t \geq t_0$.

Définition 2.1.14 Soit $\gamma_-(N_0) = \{N(t, N_0) : t \leq 0\}$. S'il existe une suite d'instantants $t_1 < t_2 < \dots < t_k$ avec $\lim_{k \rightarrow +\infty} t_k = +\infty$ et un point $a \in \mathcal{D}$ tels que

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \|N(-t_k) - a\| = 0$$

on dit que a est un point α -limite de l'orbite $\gamma_-(N_0)$. L'ensemble des points α -limites de $N(t)$ est appelé l'ensemble α -limite de l'orbite $\gamma_-(N_0)$, noté $\omega(\gamma_-)$.

Proposition 2.1.1 Un ensemble limite est fermé et invariant. Si une orbite est positivement bornée alors son ensemble ω -limite est non vide, compact et connexe.

Définition 2.1.15 Soit $p(t)$ une solution périodique (2.1) et Γ son orbite fermée. Alors

1. Γ est dite orbitalement stable si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$ tel que :

$$d(N_0, \Gamma) < \delta \implies d(N(t), \Gamma) < \varepsilon, \forall t \geq 0$$

pour toute solution $N(t)$ de (2.1) vérifiant $N(0) = N_0$.

2. Γ est dite orbitalement asymptotiquement stable si elle est orbitalement stable et il existe $\delta_1 > 0$ tel que

$$d(N_0, \Gamma) < \delta_1 \implies d(N(t), \Gamma) \longrightarrow 0 \text{ quand } t \longrightarrow +\infty$$

pour toute solution $N(t)$ de (2.1) vérifiant $N(0) = N_0$.

3. Γ est dite orbitalement instable si elle n'est pas orbitalement stable.

Le cycle limite Un autre comportement possible pour une trajectoire est de tendre vers un mouvement périodique, dans le cas d'un système planaire, cela signifie que les trajectoires tendent vers ce que l'on appelle un cycle limite.

Définition 2.1.16 Pour un système plan, on appelle cycle limite une orbite périodique qui est isolée dans l'ensemble des orbites périodiques. Autrement dit, une trajectoire fermée isolée.

Remarque 2.1.2 1. Par définition, un cycle limite est isolé de toute autre trajectoire fermée, ce qui implique que les centres ne sont pas des cycles limites.

2. D'après la définition de la stabilité orbitale ci-dessus, toute orbite fermée orbitalement asymptotiquement stable est un cycle limite.

Théorème 2.1.6 (Poincaré-Bendixson) *Si une orbite est positivement bornée alors son ensemble ω -limite est soit un point d'équilibre, soit un cycle limite, soit une réunion de points d'équilibre et de courbes homoclines ou hétéroclines.*

Ce théorème admet un corollaire qui est souvent utilisé pour montrer l'existence d'orbites périodiques.

Théorème 2.1.7 *Si une orbite γ est positivement bornée et que $\omega(\gamma)$ ne contient pas de points d'équilibre alors $\omega(\gamma)$ est une orbite périodique.*

Si $\omega(\gamma) \neq \gamma$, $\omega(\gamma)$ est un cycle limite et γ spirale autour de $\omega(\gamma)$ dans un certain sens. La non existence de cycles (et même d'orbites homoclines) est garantie par le critère suivant :

Théorème 2.1.8 (Critère de Dulac-Bendixon) *Considérons le système (2.1) dans le plan. Si $\operatorname{div} f = \frac{\partial f_1}{\partial N_1} + \frac{\partial f_2}{\partial N_2}$ ne s'annule pas dans une région Ω du plan alors Ω ne contient ni orbite périodique, ni orbite homocline.*

Comme corollaire de ce théorème on a le résultat suivant :

Théorème 2.1.9 *S'il existe une fonction positive B sur Ω telle que $\operatorname{div} Bf$ garde un signe constant sur Ω , alors le système (2.1) n'a pas de cycles dans Ω .*

En effet f et Bf ont les mêmes orbites. Une telle fonction B est appelée une fonction de Dulac.

Un critère important pour démontrer la stabilité orbitale d'une orbite périodique dans le plan est due à Poincaré, il s'agit du théorème suivant

Théorème 2.1.10 (Critère de stabilité de Poincaré) *Une solution périodique $\varphi(t)$ du système (2.1) de période $\omega > 0$ est orbitalement asymptotiquement stable si*

$$\int_0^\omega \operatorname{div} f(\varphi(t)) dt < 0$$

2.1.2 Le modèle exponentiel de Malthus

Le premier regard scientifique sur la dynamique des populations semble être celui de Leonardo Fibonacci [18], dit Léonard de Pise, dont la célèbre suite de nombres est proposée dans le *Liber abaci* (1202) où il décrit la croissance d'une population de lapins : « Un homme met un couple de lapins dans un lieu isolé de tous les côtés par un mur. Combien de couples obtient-on en un an si chaque couple engendre tous les mois un nouveau couple à compter du troisième mois de son existence ? ».

Mais les fondements modernes de la dynamique des populations datent clairement de l'économiste anglais Thomas Robert Malthus [56]. Il introduisit en 1798 dans son célèbre énoncé "Population, when unchecked, increases in a geometrical ratio", ce qui est connu aujourd'hui sous le nom de "croissance Malthusienne". Il considère une population idéale constituée d'une seule espèce animale homogène, i.e. il néglige les variations d'âge, de taille et de périodicité éventuelle pour la natalité ou la mortalité et qui vit seule dans un milieu invariable ou qui coexiste avec d'autres espèces sans influence directe ou indirecte.

Celui-ci consiste à supposer que l'accroissement de la densité N d'individus de cette population, pendant un court intervalle de temps, est proportionnel à N . Ce qui se traduit par l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \quad (2.3)$$

où r est un facteur constant de proportionnalité qui représente le coefficient d'accroissement ou taux de croissance. En intégrant l'équation (2.3) on obtient la loi de croissance exponentielle ou loi de croissance malthusienne :

$$N(t) = N(0) \exp(rt)$$

Si $r < 0$, la population est en extinction exponentielle : $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$, si $r = 0$, la population est en équilibre démographique : $N(t) = N(0)$, si $r > 0$, la population est en croissance exponentielle : $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = +\infty$ (Fig. 2.1).

Cette loi ne tient pas en compte les limites que le milieu impose à la croissance. Lors d'expériences de laboratoire les prévisions de la loi malthusienne restent correctes sur de petits effectifs, tandis qu'il y a divergence pour des valeurs élevées de la population.

On est donc amené à conclure que la loi exponentielle reste valable tant que

la densité de la population ne sature pas le milieu.

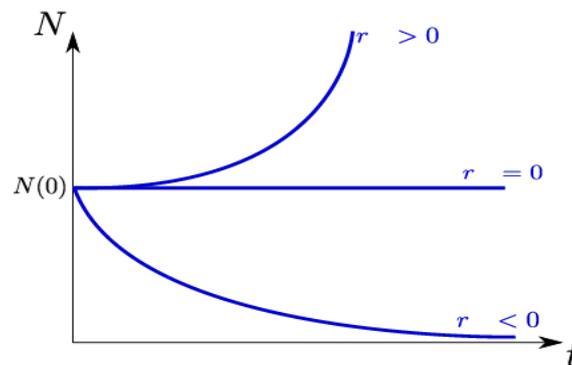


Fig. 2.1 : La loi de croissance malthusienne

2.1.3 Le modèle logistique de Verhulst

C'est à partir de ces considérations que le biologiste belge Pierre-François Verhulst [78] propose en 1837 un modèle tenant compte de la limitation imposée par l'effectif croissant de la population N . L'idée de son modèle logistique, est qu'il est plus réaliste de considérer des taux qui changent avec la densité de la population N et qui impliquent une limitation de la croissance de la population. Par exemple, le taux de naissance peut baisser si les individus consacrent plus d'énergie à trouver des ressources devenues rares en raison d'un nombre croissant de la population. Ce qui se traduit par l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{k} \right) \quad (2.4)$$

où : r est le taux de croissance de la population quand N est très petit et k appelé "carrying capacity" en anglais correspond à la capacité du milieu à supporter la croissance de la population et représente la population limite au-delà de laquelle elle ne peut plus croître.

Le modèle (2.4) est appelé modèle logistique. Son étude qualitative peut se faire graphiquement en représentant $\frac{dN}{dt}$ en fonction de N . Le graphe est une parabole qui coupe l'axe des N en deux points d'équilibre 0 et k , où $\frac{dN}{dt} = 0$. L'évolution de $N(t)$ est connue par le signe de sa dérivée : 0 est instable (point

rouge) et k est asymptotiquement stable (point vert), (Fig. 2.2).

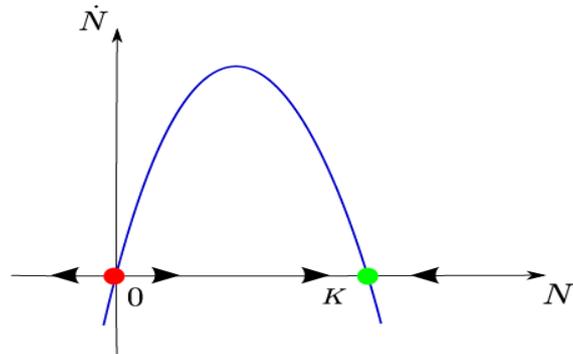


Fig. 2.2 : Fonction de croissance logistique

En intégrant l'équation (2.4) par la méthode de séparation des variables, on obtient la loi de croissance appelée logistique par Verhulst :

$$N(t) = \frac{kN(0)}{N(0) + (k - N(0)) \exp(-rt)}$$

L'expression de $N(t)$ correspond à une courbe sigmoïde (Fig. 2.3).

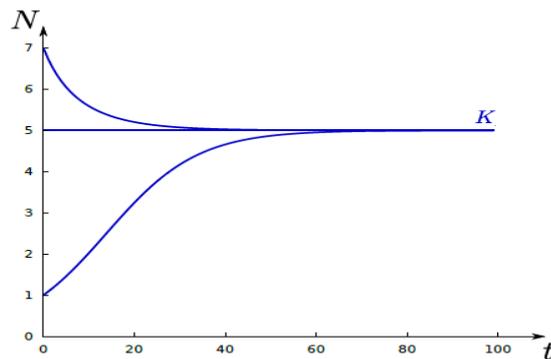


Fig. 2.3 : la loi de croissance logistique

Si $N(0) = 0$, $N(t) = 0$ pour tout t . Par ailleurs, si $N(0)$ est différent de 0, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = k$. Cette loi est radicalement différente de celle de Malthus en ce sens qu'elle impose une valeur limite à la population (Fig. 2.3).

2.2 Modèles à deux espèces

Un des constats les plus simples en écologie est qu'une population interagit avec d'autres populations, comme nous l'avons illustré dans le Chapitre 1. En outre, une population mange et peut être mangée. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focalisons sur un système composé d'un prédateur qui consomme une proie. Tout au long de ce chapitre, nous identifierons dans nos modèles la population de prédateurs par P et celle de sa proie par N .

La modélisation des systèmes proies-prédateurs consiste ainsi en l'expression couplée des deux variables dynamiques N et P qui forme un système dynamique défini pour N et P positifs, c'est-à-dire définis dans le premier quadrant du plan \mathbb{R}_+^2 , par :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Ng(N) - PF(N, P) \\ \frac{dP}{dt} &= PQ(N, P)\end{aligned}\tag{2.5}$$

les fonctions $g(N)$, $F(N, P)$ et $Q(N, P)$ sont appelées respectivement la croissance de la proie, la réponse fonctionnelle et la réponse numérique du prédateur qui seront explicitées plus bas.

2.2.1 Le modèle de Lotka-Volterra

Dans les années 1920, la paternité du premier modèle conçu pour transcrire ce genre d'interactions de type proie-prédateur a fait l'objet d'une querelle de priorité entre le biophysicien américain Alfred J. Lotka et le mathématicien italien Vito Volterra. Le premier s'intéresse aux oscillations dans les réactions chimiques, mais étend son étude aux problèmes démographiques, aux réseaux alimentaires, au cycle de l'eau ou du dioxyde de carbone, en passant par les oscillations proies-prédateurs qui sont l'objet du modèle qui porte son nom. Le second s'intéresse à un problème de pêche. Plus tard, il est établi que c'est à V. Volterra que revient le mérite de l'élaboration du premier modèle de type prédateur-proie appliqué à une situation biologique.

En effet, l'intérêt de Volterra pour les problèmes d'équilibres entre les espèces animales dans les écosystèmes fut suscité par son beau-fils, le zoologiste Umberto d'Ancona qui s'occupait depuis quelques années de statistiques portant sur la pêche dans le nord de la mer Adriatique. Ces données concernaient le

pourcentage de poissons prédateurs (Sélaciens) pêchés dans trois ports italiens : Trieste, Fiume et Venise pendant la période 1905-1923. Elles prouvaient que pendant la période 1915-1920, où la pêche était moins intense à cause de la première guerre mondiale, il y avait eu un accroissement relatif de la classe des Sélaciens. Selon l'hypothèse de D'Ancona, la pêche perturbait l'équilibre naturel entre les espèces. Elle favorisait une augmentation relative des espèces proies, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent seulement de plancton, et une diminution des espèces prédatrices, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent d'autres poissons. La diminution de la pêche due à la guerre avait donc rétabli, au moins en partie, l'équilibre naturel.

D'Ancona s'adressa à Volterra en lui demandant de trouver une démonstration mathématique à son hypothèse. La réponse de Volterra publié en 1926 prit la forme du célèbre modèle prédateur-proie. Le modèle de Volterra reçut par la suite des modifications et publié finalement dans le premier chapitre de ses Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie [79] où il étudie la coexistence de deux espèces dont l'une dévore l'autre. Considérant deux espèces, la première, la proie de densité $N(t)$ et la seconde, le prédateur de densité $P(t)$, alors le modèle de Lotka-Volterra est le système à deux équations différentielles ordinaires suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d)\end{aligned}\tag{2.6}$$

où a, b, c et d sont des constantes positives, a représente le taux de croissance de la proie en l'absence de prédateur, b le taux de prédation du prédateur sur la proie, c le taux de croissance du prédateur du fait de sa prédation et d le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proie.

L'interprétation des hypothèses de ce modèle est la suivante :

(i) Dans l'absence de toute prédation, la proie croît par loi malthusienne ; il s'agit du terme aN dans (2.6).

(ii) L'effet de la prédation est de réduire le taux de croissance de la proie par un terme proportionnel à la population de la proie et du prédateur ; il s'agit du terme $-bNP$.

(iii) Dans l'absence de toute proie pour subsistance le prédateur décroît exponentiellement ; il s'agit du terme $-dP$.

(iv) La contribution des proies au taux de croissance des prédateurs est le terme cNP ; qui est proportionnel à la population de la proie et du prédateur.

La mise en équation de la fonction représentant la prédation dans le modèle (2.6) est basée sur la méthode des rencontres et sur l'hypothèse des équivalents élaborée par Volterra. La première considère que pour qu'il y ait prédation entre une espèce prédatrice et une espèce proie, il faut tout d'abord qu'il y ait rencontre entre ces deux espèces et que le nombre de rencontres entre ces deux espèces est proportionnel au nombre des individus qui la compose. La seconde consiste à supposer qu'il existe un rapport constant entre les disparitions et apparitions d'individus que provoquent les rencontres, i.e. que la prédation de la proie est équivalente à la croissance du prédateur.

Le phénomène observé par D'Ancona est ainsi expliqué : l'accroissement du nombre de prédateurs et la diminution du nombre de proies résultaient de la disparition de la pêche qui, avant la guerre, avait modifié l'équilibre naturel de cette association biologique.

Le modèle (2.6) est dit modèle de Lotka-Volterra puisque les mêmes équations de (2.6) sont obtenues par Alfred J. Lotka (voir [55], [54]) à partir d'une réaction chimique qui, selon lui pourrait présenter un comportement périodique dans les concentrations de produits chimiques.

Analyse de la stabilité du modèle de Lotka-Volterra

Avant d'analyser la dynamique du modèle de Lotka-Volterra (2.6) et afin de réduire le nombre des paramètres; on redimensionne le système (2.6) (voir [62]) :

$$\tau = at, u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, v(\tau) = \frac{bP(t)}{a} \text{ et } \alpha = \frac{d}{a}$$

alors (2.6) devient :

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} &= \alpha v(u-1) \end{aligned} \tag{2.7}$$

Les points d'équilibre Le point (u^*, v^*) est un équilibre si et seulement si

$$u^*(1-v^*) = 0 \text{ et } v^*(u^*-1) = 0$$

donc (2.7) admet deux points d'équilibre l'origine $(0, 0)$ et $(1, 1)$.

Stabilité des points d'équilibres Pour introduire le système linéarisé de (2.7), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - v & -u \\ \alpha v & \alpha(u - 1) \end{pmatrix}$$

1. Pour $(0, 0)$, on a

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}$$

alors au voisinage de $(0, 0)$ le linéarisé de (2.7) est

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u \\ \dot{v} &= -\alpha v \end{aligned}$$

et les valeurs propres sont : $\lambda_1 = 1$ et $\lambda_2 = -\alpha$ réels de signe opposé, alors $(0, 0)$ est un col (point selle) instable.

2. Pour $(1, 1)$, on a

$$J(1, 1) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix}$$

alors au voisinage de $(1, 1)$ le linéarisé de (2.7) est

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -v \\ \dot{v} &= \alpha u \end{aligned}$$

et les valeurs propres sont : $\lambda_1 = -i\sqrt{\alpha}$ et $\lambda_2 = +i\sqrt{\alpha}$, toutes deux imaginaires pures, alors $(1, 1)$ est un centre. Le principe de linéarisation ne s'applique pas. Soit V une fonction définie par

$$V(u, v) = \alpha u + v - \ln u^\alpha v - \alpha - 1$$

V est une fonction de Lyapunov. En effet

$$\begin{aligned} \dot{V}(u, v) &= u(1 - v) \frac{\partial V}{\partial u}(u, v) + \alpha v(u - 1) \frac{\partial V}{\partial v}(u, v) \\ &= 0 \end{aligned}$$

et

$$V(u, v) \geq 0 \text{ nul seulement pour } (u, v) = (1, 1)$$

D'après la stabilité au sens de Lyapunov, on conclut que $(1, 1)$ est un centre stable.

Dans le plan de phase de u et v , en séparant les variables dans (2.7) on obtient

$$\frac{\alpha(u-1)}{u} du = \frac{(1-v)}{v} dv \quad (2.8)$$

En intégrant les deux cotés de (2.8); on obtient les orbites d'équations

$$\alpha u + v - \ln u^\alpha v = H_0 \quad (2.9)$$

où H_0 est une constante donnée par

$$H_0 = \alpha u_0 + v_0 - \ln u_0^\alpha v_0 \text{ tels que } u_0 = u(0), v_0 = v(0)$$

Pour chaque H_0 donné, les orbites (2.9) sont fermées dans la plan de phase de u et v (voir Fig. 2.4).

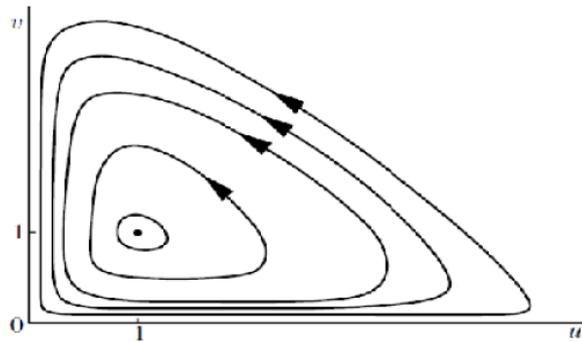


Fig. 2.4 : Quelques orbites fermes de (2.6)

d'où les solutions de (2.9) sont des fonctions périodiques (voir Fig. 2.5).

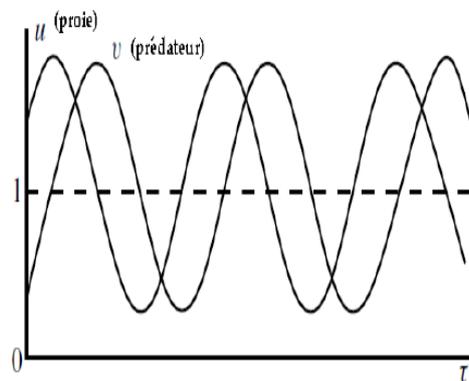


Fig. 2.5 : Une sol. priodique de (2.6)

2.2.2 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 :

1. La croissance de la proie est exponentielle, la ressource peut croître indéfiniment.
2. 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.
3. 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.
4. Le modèle ne prend pas en compte les durées de gestation, ni les temps d'accès à l'âge reproducteur.

Du point de vue mathématique

L'absence de réalisme dans le modèle de Lotka-Volterra est clair d'après la figure 3; les solutions ne sont pas structurellement stable. En effet, supposons par exemple, $u(0)$ et $v(0)$ sont tels que u et v pour $\tau > 0$ sont sur une trajectoire qui passe à proximité des axes u et v . Alors toute petite perturbation déplacera la solution sur une autre trajectoire qui se ne trouve pas proche de celle d'origine. Donc une petite perturbation peut avoir un effet marquant, au moins sur l'amplitude de l'oscillation. Ceci est le problème avec tout système qui a une intégrale première comme (2.9), qui est une trajectoire fermée dans le plan de phase. Ils sont appelés systèmes conservatifs, ici (2.9) est la "loi de conservation associée". Ils sont généralement peu utilisés en tant que modèles réalistes de populations en interaction.

Malgré les critiques !

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.

En effet, le modèle de Lotka-Volterra admet l'interprétation biologique suivante (figure 3) : si au début on suppose que les deux populations – les proies et les prédateurs – sont en nombre très faible, alors les proies tendent à se multiplier assez vite car les rencontres proies-prédateurs sont très rares. Quand le nombre de proies augmente, les prédateurs trouvent plus de nourriture. Leur nombre croît plus rapidement qu'avant. Par conséquent, les proies diminuent et les rencontres entre prédateurs et proies se raréfient. Le nombre de prédateurs commence alors à diminuer à cause du manque de nourriture et par conséquent le nombre de proies augmente, et ainsi de suite...

Il ya eu de nombreuses tentatives pour appliquer le modèle de Lotka-Volterra à des phénomènes oscillatoires du monde réel.

Le fait que les systèmes prédateurs-proies ont tendance à osciller a été observé depuis plus d'un siècle et demi. La compagnie de la baie d'Hudson, qui se transigeait en fourrures animales au Canada, a tenu des dossiers datant des années 1840 jusqu'aux années 1930. La tentative d'appliquer le modèle de Lotka-Volterra aux données exhaustives dans ces dossiers a montré que les oscillations dans les populations de lynx et sa proie le lièvre d'Amérique sont remarquablement régulières. Ces données représentent un des très peu d'enregistrements à long terme disponibles (voir Figure 2.6).

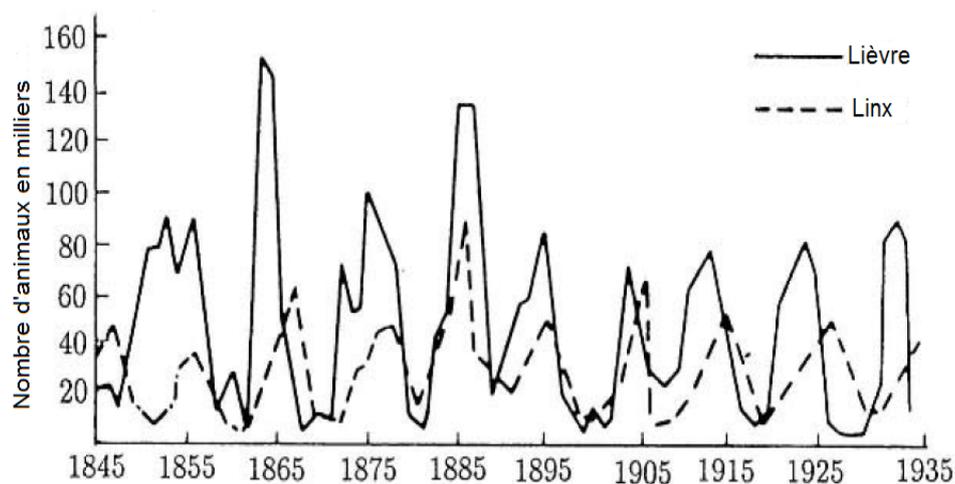


Fig. 2.6 : Les fluctuations du nombre de peaux vendues par la Compagnie de la Baie d'Hudson

Des hypothèses plus réalistes ont conduit à d'autres modèles qui, avec une structure proche du modèle de Lotka-Volterra, présentent des caractéristiques différentes. Nous en explorerons plusieurs par la suite de cette section.

2.2.3 La réponse fonctionnelle du prédateur

Le modèle de Lotka-Volterra a pour but de transcrire différents types de comportements animaux par des fonctions mathématiques. Parmi ces fonctions mathématiques, la réponse fonctionnelle du prédateur :

Définition 2.2.1 *On appelle réponse fonctionnelle du prédateur la densité de proies consommées par unité de temps par prédateur.*

Elle décrit le comportement du prédateur vis à vis ses proies, c.à.d : 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. Pour le système proie-prédateur générale (2.5), il s'agit de la fonction $F(N, P)$.

Depuis le milieu des années vingt, ces réponses fonctionnelles ont fait l'objet de nombreuses recherches et développements visant à rendre plus réaliste la représentation du comportement du prédateur par une fonction mathématique.

La réponse fonctionnelle de Volterra

La réponse fonctionnelle choisie par Volterra pour décrire la prédation était proportionnelle au produit du nombre d'individus de chaque espèce, il s'agit de la fonction linéaire : $F(N, P) = bN$ avec b le taux de prédation du prédateur sur la proie (Fig. 2.7a). Le terme de prédation s'écrit alors $PF(N, P) = bNP$ et implique que la prédation augmente ou diminue proportionnellement avec le taux de rencontre entre le prédateur et la proie. C'est le cas dans la nature de certains espèces comme les araignées. La probabilité qu'un insecte soit piégé par leurs toiles augmente proportionnellement avec l'augmentation de la densité d'insectes.

La réponse fonctionnelle de Gause

Quelques années plus tard, le zoologiste russe G.F. Gause [24] qui fut l'un des premiers à faire des vérifications expérimentales du modèle de Lotka-Volterra, proposa pour décrire la prédation, un autre type de réponse fonctionnelle visant

à transcrire une certaine satiété du prédateur vis-à-vis de ses proies, il s'agit de la branche du parabole $F(N, P) = N^\alpha$ avec $0 < \alpha \leq 1$. (Fig. 2.7b)

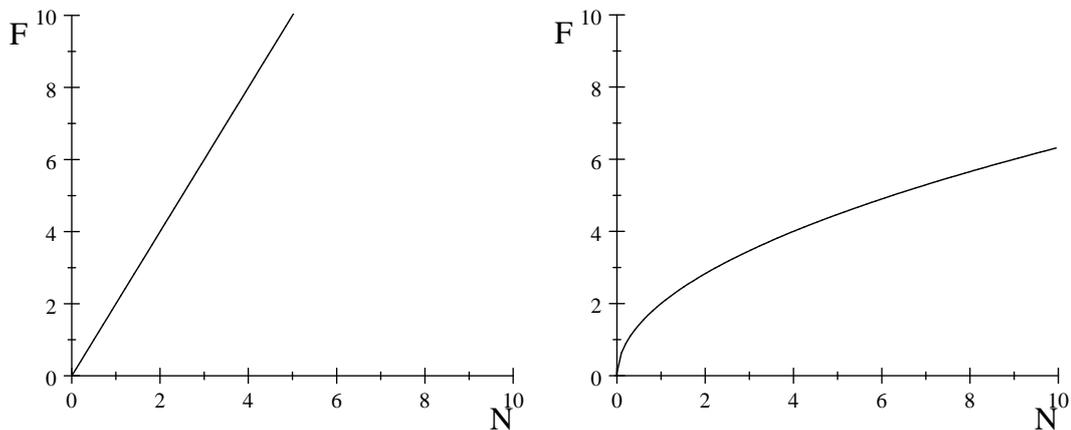


Fig 2.7a : Rp. fonctionnelle de Volterra Fig.2.7b : Rp. fonctionnelle de Gause

La réponse fonctionnelle de Holling

A la fin des années cinquante, l'entomologiste¹ C.S. Holling [33, 34, 35] et selon les densités et les caractéristiques des proies et du prédateur élaborera 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 Reprenant l'idée d'une relation linéaire avec la densité de la proie choisie par Volterra, Holling suggère que le prédateur peut rechercher aléatoirement ses proies : 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. Un niveau de saturation peut être atteint si le prédateur ne peut plus ingérer davantage d'individus : il s'agit de la fonction :

$$F(N, P) = \begin{cases} bN, & \text{si } N < \bar{N} \\ b\bar{N}, & \text{si } N \geq \bar{N} \end{cases}$$

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

Holling rapporte que ce type de réponse fonctionnelle (Fig. 2.8.A) a été observé dans les études de Ricker [67] sur des espèces de poissons consommant du saumon rouge.

Pour les types II et III, Holling suppose que le prédateur divise son temps en deux sortes d'activités : la recherche de sa proie et sa capture. Il suppose :

(i) que le temps total dédié à l'alimentation est la somme du temps de recherche t_R et du temps de capture t_H , et

(ii) que le temps t_H de capture de chaque proie qui comprend le temps mis pour la chasser, la tuer, la dévorer et la digérer est une constante. Soit a le taux d'attaques réussies ; c.à.d : le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps de recherche. On peut écrire :

$$F = \frac{\text{Nombre de proies consommées par prédateur}}{\text{Temps total d'alimentation}} = \frac{at_R}{t_R + at_R.t_H}$$

La réponse fonctionnelle du prédateur peut donc finalement être exprimée sous la forme suivante (Yodzis [81], Begon et col. [6]) :

$$F = \frac{a}{1 + at_H}$$

où a va être exprimé de plusieurs façons en fonction de N mais aussi en fonction de N et P .

Le cas où F et Q dans (2.5) ne dépendent que de N correspond à des prédateurs ne présentant aucune interférence entre eux dans leurs activités d'alimentation. Les réponses fonctionnelles de Holling font partie de cette catégorie.

Holling de type II La fonction de Holling type II (hyperbolique) est une réponse fonctionnelle dans laquelle le taux d'attaque $a = bN$ du prédateur augmente lorsque le nombre de proies est faible puis devient constant lorsque le prédateur atteint la saturation. En d'autres termes, le prédateur cause une mortalité maximum à de faibles densités de proies. Ainsi, les réponses fonctionnelles hyperboliques sont typiques des prédateurs spécialisés dans l'attaque d'une ou quelques proies. La fonction de Holling type II (Fig. 2.8.B) est représentée par :

$$F(N, P) = \frac{bN}{1 + bt_H N} \quad (2.10)$$

(2.10) peut aussi s'écrire :

$$F(N, P) = \frac{AN}{B + N}$$

où $A = \frac{1}{t_H}$ et $B = \frac{1}{bt_H}$ qui sont des constantes.

Ce type de réponse fonctionnelle est observé chez une large variété de prédateurs (Murdoch [61]), notamment chez les insectes, les acariens, les mollusques, les poissons, etc. Par ailleurs, ce modèle correspond également au modèle de Monod (Monod [60]), proposé pour décrire la croissance de micro-organismes consommant des substrats, et au modèle de Michaelis-Menten (Menten and Michaelis [59]), où cette fonction est proposée en 1913 pour la première fois pour décrire la cinétique des enzymes agissant sur un substrat.

Holling de type III La fonction de Holling type III (sigmoïde admet un point d'inflexion) est une réponse fonctionnelle dans laquelle le taux d'attaque $a = bN^2$ du prédateur augmente tout d'abord lorsque le nombre de proies est faible puis ralentit lorsque le prédateur atteint la saturation. En d'autres termes, le prédateur augmente son activité de recherche lorsque la densité des proies augmente et les proies ; à petites densités sont capables d'échapper aux prédateurs en se réfugiant. Ainsi, les réponses fonctionnelles sigmoïdes sont typiques des prédateurs généralistes qui passent d'une espèce de proie à une autre et qui concentrent leur activité dans des régions où les ressources sont en abondance. La fonction de Holling type III (Fig. 2.8.C) est représentée par :

$$F(N, P) = \frac{bN^2}{1 + bt_H N^2} \quad (2.11)$$

(2.11) peut aussi s'écrire :

$$F(N, P) = \frac{AN^2}{B + N^2}$$

où A et B sont ceux notés ci-dessus.

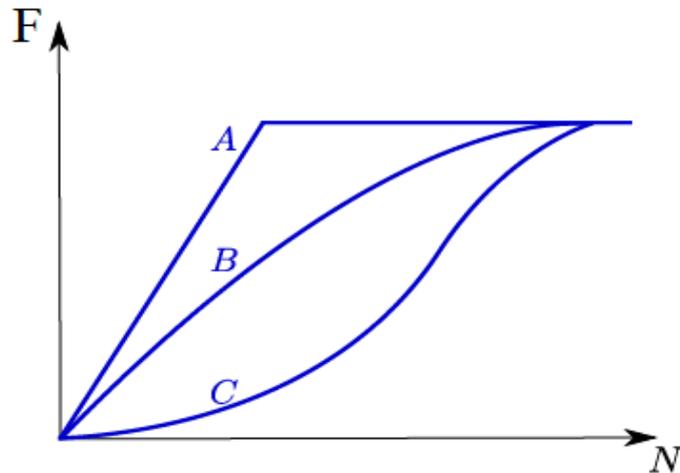


Fig. 2.8 : Les 3 réponses fonctionnelles de Holling

Dans Fig. 2.8, on distingue les trois réponses fonctionnelles du prédateur, en fonction de la densité des proies : (A) Holling de type I , (B) Holling de type II et (C) Holling de type III.

Une deuxième famille de modèles suppose l'existence d'une interférence entre les prédateurs, telle que la compétition trophique, la compétition reproductive (recherche de reproducteurs, de sites de ponte), la transmission de maladies, le cannibalisme, l'émigration densité-dépendante [81]. C'est le cas où F et Q dépendent de N et P .

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

Hypothèses	Taux d'attaque	Réponse fonctionnelle	Références
Pas d'interactions entre les prédateurs	$a = bN$	$F = bN$	Volterra [4]
	$a = N^\alpha, 0 < \alpha \leq 1$	$F = N^\alpha$	Gause [5]
	$a = bN$	$F = \frac{bN}{1 + bt_H N}$	Holling type II [6, 7]
	$a = bN^2$	$F = \frac{bN^2}{1 + bt_H N^2}$	Holling type III [6, 7]
Interférences entre les prédateurs	$a = \frac{QN^n}{P^m}$	$F = \frac{t_H^{-1} N^n}{(Qt_H)^{-1} P^m + bt_H N^n}$	Hassel et Varley [10]
	$a = Q \left(\frac{N}{P_0 + P} \right)$ avec $P_0 = P(0)$	$F = \frac{t_H^{-1} N}{(Qt_H)^{-1} (P_0 + P) + bt_H N}$	De Angelis et <i>col.</i> [11]
	$a = Q \left(\frac{N}{N + P} \right)$	$F = \frac{Q(1 + t_H)^{-1} N}{(1 + t_H)^{-1} P + N}$	Getz [12]
Interférence et ratio dépendance	$a = Q \left(\frac{N}{P} \right)$	$F = \frac{QN}{P + Qt_H N}$	Arditi et Ginzburg [13]

Tab.1 : Réponses fonctionnelles pour la prédation.

Ces différents types de réponse fonctionnelle ont une importance toute particulière dans la dynamique des modèles proies-prédateurs. En particulier, la limitation du prédateur par son temps de recherche et de capture de ses proies peut fortement modifier le comportement qualitatif des solutions.

2.2.4 Proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique

Définition 2.2.2 *La réponse numérique du prédateur est la fonction qui mesure la modification de la densité de prédateurs en fonction de celle des proies.*

La plupart des modèles de type Lotka-Volterra sont caractérisés par un taux de croissance du prédateur qui augmente de manière monotone avec le

nombre de proies tuées, mécanisme couramment appelé “conversion de biomasse” (Ginzburg, 1998). La conversion de biomasse signifie que la réponse numérique $Q(N, P)$ dépend seulement du nombre de proies consommées par unité de temps, à savoir la réponse fonctionnelle densité dépendantes de la proie, i.e. $F(N, P) = F(N)$, autrement dit : $Q(N, P) = f_P(F(N)) - m(P)$, où $m(P)$ est le taux de mortalité des prédateurs.

Cependant, les preuves s’accumulent et démontrent que la réponse numérique peut également être affectée par d’autres facteurs (y compris les modifications de l’environnement), et ne peut pas toujours être exprimée en termes de la réponse fonctionnelle seule [43],[1].

Dans ce qui reste de cette section, nous présenterons quelques modèles basés sur le modèle de Lotka-Volterra (2.6) avec des hypothèses différentes. Nous allons analyser leur portrait de phase à savoir les points d’équilibre et leur stabilité.

2.2.5 Le modèle de Lotka-Volterra avec réponse fonctionnelle de Holling de type II

La première modification du modèle de Lotka-Volterra est due à Holling qui a remplacé la réponse fonctionnelle linéaire de type I par celle de type II, il s’agit du système

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - \frac{aNP}{b+N} \\ \frac{dP}{dt} &= P \left(\frac{\mu N}{b+N} - d \right) \end{aligned} \quad (2.12)$$

où a, b, μ, d et r sont des constantes positives telles que :

r : le taux de croissance intrinsèque de la proie en l’absence de prédateur,

a : le taux de prédation (d’attaque) maximale du prédateur sur la proie,

b : la constante de demi-saturation pour le prédateur, qui est la densité de proies au cours de laquelle la réponse fonctionnelle du prédateur est à moitié maximale,

μ : le taux de conversion de la biomasse de proies en prédateurs,

d : le taux de mortalité du prédateur en l’absence de proie.

Les points d'équilibre

Les points d'équilibre de (2.12) sont : $E_0 = (0, 0)$ et $E^* = (N^*, P^*)$ tel que $N^* = \frac{bd}{\mu - d} > 0$, $P^* = \frac{r}{a}(b + N^*)$. E^* est dans le premier quadrant si $\mu > d$.

Stabilité des points d'équilibres

Pour introduire le système linéarisé de (2.12), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} r - \frac{abP}{(b+N)^2} & -\frac{aP}{b+N} \\ \frac{\mu bP}{(b+N)^2} & \frac{\mu N}{b+N} - d \end{pmatrix}$$

1. Pour E_0 , on a

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

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = r$ et $\lambda_2 = -d$ réels de signe opposé, alors E_0 est un col (point selle) instable.

2. Pour E^* , on a

$$J(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} \frac{rd}{\mu} & -\frac{ad}{\mu} \\ \frac{r}{a}(\mu - d) & 0 \end{pmatrix}$$

on a $Tr J(N^*, P^*) = \frac{rd}{\mu} > 0$ et $\det J(N^*, P^*) = \frac{dr}{\mu}(\mu - d) > 0$, et

$$\begin{aligned} \Delta &= \left(\frac{rd}{\mu}\right)^2 - 4\frac{ard}{\mu^2}(\mu - d) \\ &= \frac{rd}{\mu^2}[rd - 4a(\mu - d)] \\ &= \frac{rd}{4a\mu^2}(\mu_0 - \mu) \text{ tel que } \mu_0 = d\left(1 + \frac{r}{4a}\right) > d \end{aligned}$$

donc E^* est un nœud instable si $\mu < \mu_0$ et un foyer instable si $\mu > \mu_0$. Dans le

cas $\mu = \mu_0$, E^* est un nœud dégénéré instable (voir fig. 2.9).

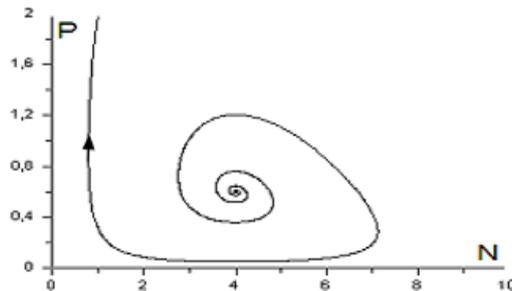


Fig. 2.9 : E^* est un foyer instable

2.2.6 Le modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies

Le modèle de Lotka-Volterra (2.6) 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.

La dynamique du prédateur suit toujours la règle classique de transfert de biomasse, avec une croissance per capita liée linéairement à la densité de proies consommées. La mortalité naturelle du prédateur dépend uniquement de sa propre densité. Il s'agit du système (2.5) avec :

$$g(N) = rN \left(1 - \frac{N}{k}\right), \quad F(N, P) = bNP, \quad \text{et} \quad Q(N, P) = cN - d$$

soit

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{k}\right) - bNP \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d) \end{aligned} \tag{2.13}$$

Les points d'équilibre

Les points d'équilibre de (2.13) sont : $E_0 = (0, 0)$, $E_1 = (k, 0)$ et $E^* = (N^*, P^*)$ tel que $N^* = \frac{d}{c}$, $P^* = \frac{r}{b} \left(1 - \frac{N^*}{k}\right)$

Stabilité des points d'équilibres

Pour introduire le système linéarisé de (2.13), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - bP & -bN \\ cP & cN - d \end{pmatrix}$$

1. Pour E_0 , on a

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

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = r$ et $\lambda_2 = -d$ réels de signe opposé, alors E_0 est un col (point selle) instable.

2. Pour E_1 , on a

$$J(k, 0) = \begin{pmatrix} -r & -bk \\ 0 & ck - d \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = -r$ et $\lambda_2 = ck - d$

E_1 est un col (point selle) instable, si $k > N^*$, un nœud asymptotiquement stable, si $k \leq N^*$.

Dans ce dernier cas les prédateurs sont en extinction et les proies saturent le milieu (voir fig. 2.10)

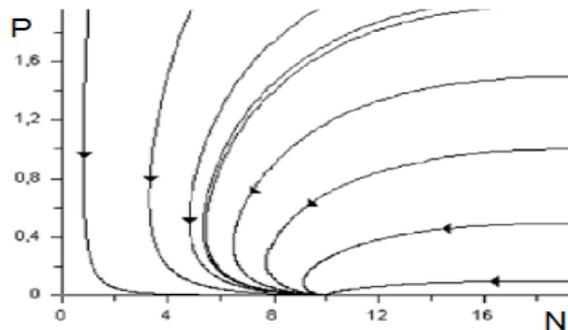


Fig. 2.10 : Prédateurs en extinction

Pour que l'équilibre (N^*, P^*) soit à l'intérieur du 1er quadrant (positif), on suppose dans tout ce qui suit que $N^* < k$.

3. Pour E^* , on a

$$J(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} -\frac{r}{k}N^* & -bN^* \\ cP^* & 0 \end{pmatrix}$$

on a $TrJ(N^*, P^*) < 0$ et $DetJ(N^*, P^*) > 0$, E^* est un foyer asymptotiquement stable. Dans ce cas il y a coexistence des deux populations (voir fig. 2.11).

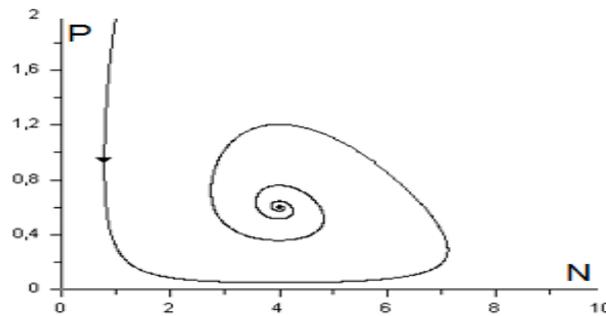


Fig. 2.11 : Coexistence des deux populations

2.2.7 Le modèle de Rosenzweig-MacArthur : modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies et réponse fonctionnelle de Holling type II

Rosenzweig et MacArthur [68] ont donné leur nom au modèle de Lotka-Volterra qu'ils ont modifié en prenant en compte une croissance logistique des proies et une satiété des prédateurs avec une réponse fonctionnelle Holling de type II. C'est le modèle de Lotka-Volterra régularisé en remplaçant la loi de croissance exponentielle de Malthus par la croissance logistique de Verhulst et la réponse fonctionnelle linéaire par celle de Holling type II.

Il s'agit du système (2.5) avec :

$$g(N) = rN \left(1 - \frac{N}{k}\right), \quad F(N, P) = \frac{aN}{b + N}, \quad \text{et} \quad Q(N, P) = \frac{cN}{b + N} - d$$

soit le célèbre modèle

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{aNP}{b+N} \\ \frac{dP}{dt} &= P \left(\frac{cN}{b+N} - d\right)\end{aligned}\tag{2.14}$$

où a, b, c, d et r sont des constantes positives telles que :

r : le taux de croissance intrinsèque de la proie en l'absence de prédateur,

a : le taux de prédation (d'attaque) maximale du prédateur sur la proie,

b : la constante de demi-saturation pour le prédateur, qui est la densité de proies au cours de laquelle la réponse fonctionnelle du prédateur est à moitié maximale, appelée aussi constante de Michaelis-Menten.

c : le taux de conversion de la biomasse de proies en prédateurs,

d : le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proie,

k : la capacité de portée du milieu en proies.

Les points d'équilibre

Les points d'équilibre de (2.14) sont : $E_0 = (0, 0)$, $E_1 = (k, 0)$ et $E^* = (N^*, P^*)$ tel que

$$N^* = \frac{bd}{c-d}, \text{ avec } c > d \text{ et } P^* = \frac{r}{ak} (b + N^*) (k - N^*)$$

Stabilité des points d'équilibres

Pour introduire le système linéarisé de (2.14), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - \frac{abP}{(b+N)^2} & -\frac{aN}{b+N} \\ \frac{acP}{(b+N)^2} & \frac{cN}{b+N} - d \end{pmatrix}$$

1. Pour E_0 , on a

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

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = r$ et $\lambda_2 = -d$ réels de signe opposé, alors E_0 est un col (point selle) instable.

2. Pour E_1 , on a

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{ak}{b+k} \\ 0 & \frac{ck}{b+k} - d \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = -r$ et $\lambda_2 = \frac{ck}{b+k} - d$

E_1 est un col (point selle) instable, si $k > N^*$ et un nœud asymptotiquement stable, si $k \leq N^*$.

Dans ce dernier cas les prédateurs sont en extinction et les proies saturent le milieu (voir Figure 2.10 ci-dessus).

Remarque 2.2.1 *Pour que l'équilibre (N^*, P^*) soit à l'intérieur du 1er quadrant (positif), on suppose que $N^* < k$.*

3. Pour E^* , on a

$$J(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N^*}{k}\right) - \frac{br(k-N^*)}{k(b+N^*)} & -\frac{aN^*}{b+N^*} \\ \frac{rc(k-N^*)}{k(b+N^*)} & 0 \end{pmatrix}$$

on a

$$TrJ(N^*, P^*) = \frac{rN^*}{k(b+N^*)} (k - b - 2N^*) \text{ et } \det J(N^*, P^*) = \frac{arc N^* (k - N^*)}{k (b + N^*)^2}$$

il est clair que $\det J(N^*, P^*) > 0$, d'où les valeurs propres ont les parties réelles du même signe qui est celui de $TrJ(N^*, P^*)$.

L'équation de l'isocline $\dot{N} = 0$ de la proie est donnée par

$$\phi(N) = \frac{r}{ak} (b + N) (k - N)$$

Il est facile de vérifier que

$$TrJ(N^*, P^*) = \frac{ad}{c} \left(\frac{d\phi}{dN} \right) (N^*) \quad (2.15)$$

donc $TrJ(N^*, P^*)$ et $\frac{d\phi}{dN}(N^*)$ sont du même signe.

3.1 Si $k \leq b$, $\left(\frac{d\phi}{dN}\right)(N) < 0$, (c.à.d : l'isocline de la proie est strictement décroissante dans le premier quadrant), alors E^* est un foyer asymptotiquement stable.

3.2 Si $k > b$, on a :

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{d\phi}{dN} \right) (N^*) = 0 \text{ pour } N^* = \frac{k-b}{2} \\ \left(\frac{d\phi}{dN} \right) (N^*) > 0 \text{ pour } N^* < \frac{k-b}{2}, \text{ (Figure 2.12.a)} \\ \left(\frac{d\phi}{dN} \right) (N^*) < 0 \text{ pour } \frac{k-b}{2} < N^*, \text{ (Figure 2.12.b)} \end{array} \right.$$

D'où d'après (2.15) on a

$$\left\{ \begin{array}{l} TrJ(N^*, P^*) = 0, \text{ si } N^* = \frac{k-b}{2} \\ TrJ(N^*, P^*) > 0, \text{ si } N^* < \frac{k-b}{2} \\ TrJ(N^*, P^*) < 0, \text{ si } \frac{k-b}{2} < N^* \end{array} \right.$$

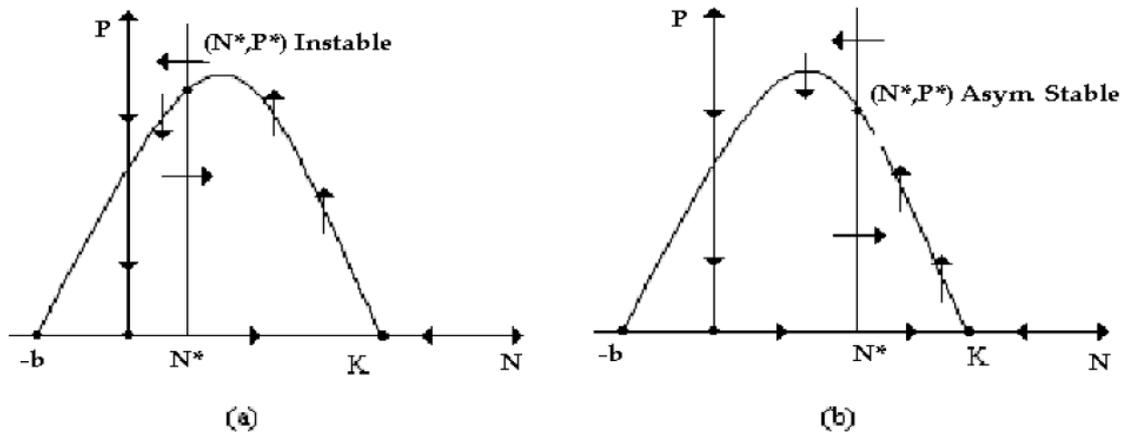


Fig. 2.12 : Isoclines du systme (2.14)

Alors E^* est un foyer globalement stable si $N^* > \frac{k-b}{2}$ (Figure 2.13.a), foyer instable si $N^* < \frac{k-b}{2}$ entouré par un cycle limite globalement stable (Figure 2.13.c). Pour $N^* = \frac{k-b}{2}$, E^* est un centre (Figure 2.13.b) qui correspond à une bifurcation de Hopf (passage de l'état stable à l'état instable) et apparition du cycle limite. L'étude qualitative des modèles proie-prédateur qui exhibent des

cycles limites fera l'objet des chapitres 3 et 4.

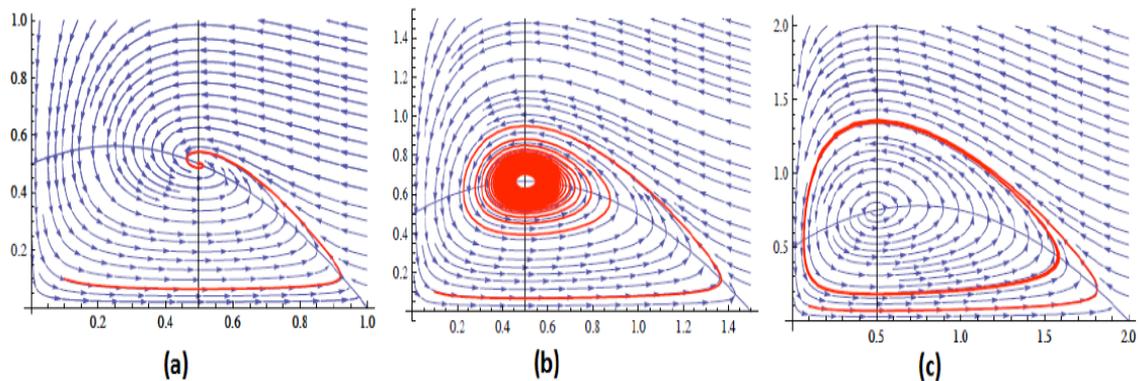


Fig.2.13 : Plan de phase du système (2.14)

Le paradoxe de l'enrichissement

Si l'équilibre E^* est stable (c.à.d. l'isocline du prédateur est à droite du sommet de l'isocline de la proie figure 2.13.a), on peut remarquer que pour k assez grand, l'isocline du prédateur peut passer à gauche du sommet de l'isocline de la proie (figure 2.13.c) et par conséquent E^* perd sa stabilité et des oscillations apparaissent (cycle limite). Il s'agit d'un phénomène appelé le paradoxe de l'enrichissement.

Le paradoxe de l'enrichissement est un terme de l'écologie des populations inventé par Michael Rosenzweig en 1971. Il décrit un effet dans des modèles proie-prédateur dans lesquels l'augmentation de la nourriture disponible pour la proie cause une déstabilisation de la population du prédateur. Un exemple courant est que si l'approvisionnement alimentaire d'une proie (comme un lapin) est surabondant, sa population va croître sans limite et provoque une croissance de façon non durable de la population de prédateurs (comme un lynx). Ce qui pourrait produire un accident dans la population des prédateurs et conduire à l'éradication locale ou même l'extinction des espèces.

Le terme «paradoxe» a été utilisé depuis, pour décrire cet effet de manière légèrement contradictoire. Le sens originel était l'un des ironies ; c.à.d : qu'en tentant d'augmenter la capacité d'un écosystème, on pourrait fatalement le déséquilibrer. Depuis lors, certains auteurs ont utilisé le mot pour décrire la différence existante entre les interactions prédateur-proie modélisées et réelles.

2.2.8 Le modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies et réponse fonctionnelle de Holling de type III

Il s'agit du système (2.16) suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{aN^2P}{b + N^2} \\ \frac{dP}{dt} &= P \left(\frac{cN^2}{b + N^2} - d\right)\end{aligned}\quad (2.16)$$

où a, b, c, d et r sont des constantes positives telles que :

r : le taux de croissance intrinsèque de la proie en l'absence de prédateur,

a : le taux de prédation maximale du prédateur sur la proie,

\sqrt{b} : la constante de demi-saturation pour le prédateur, qui est la densité de proies au cours de laquelle la réponse fonctionnelle du prédateur est à moitié maximale,

c : le taux de conversion de la biomasse de proies en prédateurs,

d : le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proie,

k : la capacité de portée du milieu en proies.

Les points d'équilibre

Les points d'équilibre de (2.16) sont : $(0, 0)$, $(k, 0)$ et (N^*, P^*) tel que

$$N^* = \sqrt{\frac{bd}{c-d}}, \text{ avec } c > d \text{ et } P^* = \frac{rc}{ad} N^* \left(1 - \frac{N^*}{k}\right)$$

Stabilité des points d'équilibres

Pour introduire le système linéarisé de (2.16), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N}{k}\right) - \frac{2abNP}{(b + N^2)^2} & -\frac{aN^2}{b + N^2} \\ \frac{2cbNP}{(b + N^2)^2} & \frac{cN^2}{b + N^2} - d \end{pmatrix}$$

1. Pour $(0, 0)$, on a

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

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = r$ et $\lambda_2 = -d$ réels de signe opposé, alors $(0, 0)$ est un col (point selle) instable.

2. Pour $(k, 0)$, on a

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{ak^2}{b+k^2} \\ 0 & \frac{ck^2}{b+k^2} - d \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont : $\lambda_1 = -r$ et $\lambda_2 = \frac{ck^2}{b+k^2} - d$

$(k, 0)$ est un col (point selle) instable, si $k > N^*$ et un nœud asymptotiquement stable, si $k < N^*$.

Dans ce dernier cas les prédateurs sont en extinction et les proies saturent le milieu (voir Figure 2.10 ci-dessus).

Remarque 2.2.2 Pour que l'équilibre (N^*, P^*) soit à l'intérieur du 1er quadrant (positif), on suppose que $N^* < k$.

3. Pour (N^*, P^*) ,

$$J(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} \frac{r}{ck} (2d - c) (k - N^*) - \frac{r}{k} N^* & -\frac{ad}{c} \\ \frac{2cbN^*P^*}{(b + N^{*2})^2} & 0 \end{pmatrix}$$

après simplification, on trouve

$$TrJ(N^*, P^*) = \frac{2rd}{ck} \left[k \left(1 - \frac{c}{2d} \right) - N^* \right] \text{ et } DetJ(N^*, P^*) = \frac{2adbN^*P^*}{(b + N^{*2})^2}$$

On peut voir facilement que $DetJ(N^*, P^*) > 0$, d'où les valeurs propres ont les parties réelles du même signe qui est celui de $TrJ(N^*, P^*)$.

L'équation de l'isocline $\dot{N} = 0$ de la proie est donnée par

$$P = \frac{r}{akN} (b^2 + N) (k - N)$$

d'où

$$\frac{dP}{dN} = \frac{r}{ak} \left(k - 2N - \frac{bk}{N^2} \right)$$

Il est facile de vérifier que

$$TrJ(N^*, P^*) = \frac{ad}{c} \left(\frac{dP}{dN} \right) (N^*)$$

donc $TrJ(N^*, P^*)$ et $\frac{dP}{dN}(N^*)$ sont du même signe.

3.1 Si $c \geq 2d$, on a $TrJ(N^*, P^*) < 0$ d'où $\left(\frac{dP}{dN}\right)(N^*) < 0$, (c.à.d : l'isocline de la proie est strictement décroissante en N^*), alors (N^*, P^*) est un foyer globalement stable.

3.2 Si $c < 2d$, $TrJ(N^*, P^*)$ peut être positive. Si on envisage de modifier k la capacité de portée du milieu en proies (voir figure 2.14). Un des scénarios possible qu'on peut observer est le suivant :

Lorsque k est petit, la pente $\frac{dP}{dN}(N^*)$ est négatif, donc (N^*, P^*) est GAS. Comme k augmente, la pente devient positif et un cycle limite stable apparaît autour de l'état d'équilibre instable (N^*, P^*) . Comme k augmente d'avantage la pente devient négatif et l'équilibre (N^*, P^*) revient à l'état stable.

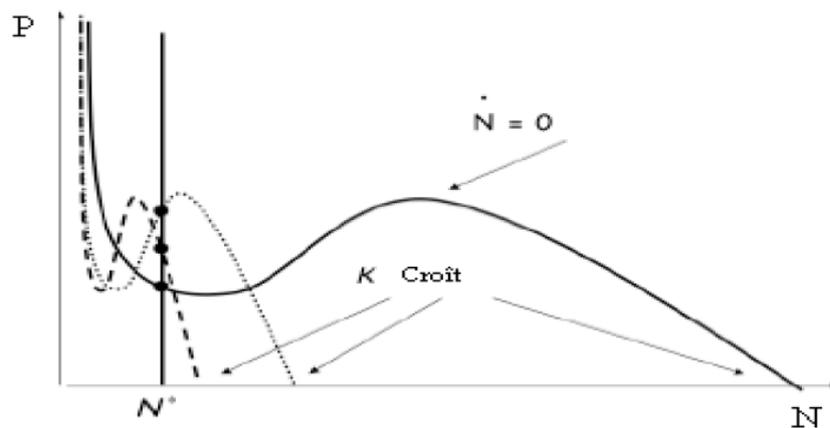


Fig. 2.14 : Le comportement de (N^*, P^*) suivant la croissance de k

Alors, pour k assez grand le comportement oscillatoire disparaît (Figure 2.14). (Cette disparition du cycle limite pour k grand ne peut se produire dans le modèle de réponse fonctionnelle de Holling type II).

2.3 Formulation générale du modèle de Lotka-Volterra

Depuis le modèle (2.6) de Lotka-Volterra, de nombreuses études ont contribué à exprimer de différentes manières les taux de croissance des populations et leurs interactions. Les systèmes proie-prédateur ainsi générés exhibent des dynamiques très variées.

2.3.1 Le modèle de Gause généralisé

La première généralisation du modèle de Lotka-Volterra (3) est due à Gause en 1934 [24], il s'agit du système :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= aN - Ph(N) \\ \frac{dP}{dt} &= P(\gamma h(N) - d)\end{aligned}$$

Pour le rendre plus réaliste, le modèle de Gause a pris une formulation plus générale qui incorpore la croissance logistique de la proie en l'absence de prédateurs (voir [23], [72] et [81]), il s'agit du système

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Ng(N) - Ph(N) \\ \frac{dP}{dt} &= P(\gamma h(N) - d)\end{aligned}\tag{2.17}$$

où $N(t)$ et $P(t)$ désignent respectivement les densités de proies et de prédateurs à l'instant t .

Les fonctions g et h sont définies comme suit :

- $g(N)$ est le taux de croissance de la population proie en l'absence de prédateurs, elle est continue et différentiable pour $N \geq 0$ et vérifie $g(0) > 0$ et si l'environnement a une capacité de portée, il existe $k > 0$ tel que

$$g(k) = 0 \text{ et } (N - k)g(N) < 0 \text{ pour } N \neq k$$

cette dernière hypothèse est biologiquement réaliste.

- $h(N)$ est la réponse fonctionnelle du prédateur, i.e. le nombre de proies consommées par unité de temps par un prédateur, elle est positive, continue et différentiable pour $N \geq 0$ et vérifie : $h(0) = 0$ et $h'(N) > 0$ pour $N \geq 0$.

• γ et d sont respectivement, le taux de conversion de la biomasse de proies en prédateurs et le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proies.

Les formes particulières choisies pour les fonctions g et h contiennent une quantité importante d'informations biologiques et sont déterminantes pour la dynamique du système étudié.

2.3.2 Le modèle de Kolmogorov

Dans [45] Kolmogorov a développé un système plus général que celui de Gause, il s'agit du système

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Nf(N, P) \\ \frac{dP}{dt} &= Pg(N, P)\end{aligned}\tag{2.18}$$

ce modèle a été ensuite l'objet de plusieurs extensions par Rascigno et Richardson [65], May [57] et Albrecht et al [2].

Les fonctions f et g sont respectivement les taux de croissance des deux populations N et P , elles sont de classe $C^1 [0, +\infty[$ et vérifient les conditions suivantes :

1. Pour une densité fixe de proies, le taux de croissance de la population de proies N diminue par la croissance de la population de prédateurs P . Cela conduit à la condition

$$\frac{\partial f}{\partial P}(N, P) < 0$$

2. Pour une densité fixe de prédateurs, le taux de croissance de la population de prédateurs P augmente par la croissance de la population de proies N . Cela conduit à la condition

$$\frac{\partial g}{\partial N}(N, P) > 0$$

3. Pour de petites densités des deux populations, la population de proies croît et par conséquent on a

$$f(0, 0) > 0$$

4. Il existe un nombre suffisant de prédateurs pour lequel, un petit nombre de proies ne peut croître plus longtemps. Cela conduit à la condition

$$\exists A > 0 \text{ tel que } f(0, A) = 0$$

5. Le milieu admet une capacité de portée limitée. Cela conduit à la condition

$$\exists B > 0 \text{ tel que } f(B, 0) = 0$$

6. S'il existe un nombre suffisant de proies, le nombre de prédateurs croit, sinon il décroît. Cela conduit à la condition

$$\exists C > 0 \text{ tel que } g(C, 0) = 0$$

7. D'après Kolmogorov [45] et Rascigno et Richardson [65], si $B \leq C$, les prédateurs sont en extinction et les proies saturent le milieu (cela est aussi vrai pour le modèle de Gause). Cependant, pour avoir une coexistence entre les populations de proies et prédateurs, il faut assurer que $C < B$.

Chapitre 3

Systeme proie-prédateur avec cycle limite

L'objet du chapitre

Dans un système proie prédateur, un cycle limite est une orbite fermée isolée qui n'appartient pas à une famille continue d'orbites fermées telles que celles du système Lotka–Volterra (2.6) illustrées dans la Figure 2.4. Nous avons vu dans le chapitre 2 (section 2) que le modèle de Lotka-Volterra n'admet un cycle limite que dans une version modifiée par l'écologiste canadien Crawford Holling.

Dans ce chapitre nous présenterons les principaux résultats de l'étude qualitative du système généralisé de Gause exhibant des cycles limites, à savoir l'existence, la stabilité globale de l'équilibre positif, la non existence et l'unicité de cycles limites.

3.1 L'histoire des cycles limites

Dans cette thèse on s'intéresse plus particulièrement à un aspect important de la théorie qualitative des systèmes différentiels planaires, à savoir les cycles limites. Il s'agit de solutions périodiques isolées dans l'ensemble de toutes les solutions périodiques d'un système différentiel autonome plan donné. Ils sont représentés dans le plan de phase par des courbes fermées simples et lisses. Les autres solutions se rapprochent des cycles limites ou s'en éloignent asymptotiquement lorsque le temps croît indéfiniment, il s'agit là de stabilité ou d'instabilité des cycles limites.

Le concept de cycles limites parait pour la première fois dans les fameux articles de Poincaré [64] (1881, 1882, 1885, 1886).

Puis au début du 20ème siècle, dans le 2ème congrès international de Mathématiques en 1900 à Paris, David Hilbert [32] a présenté son célèbre exposé intitulé "Problèmes Mathématiques".

La 16ème de ses 23 problèmes s'était de déterminer le nombre maximal de cycles limites existants pour le système différentiel suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P_n(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= Q_n(x, y)\end{aligned}$$

où, $P_n(x, y)$ et $Q_n(x, y)$ sont des polynômes de degré $\leq n$.

L'étude des cycles limites inclut deux aspects : le premier, c'est l'existence, la stabilité, le nombre et la position relative des cycles limites, le deuxième est la création et la disparition des cycles limites selon la variation des paramètres du système, (c à d. la bifurcation).

La détermination du nombre et de la position relative des cycles limites est une affaire délicate et les résultats connus sur le sujet ne sont pas assez. C'est pour cette raison que le 16ème problème de Hilbert reste ouvert même pour le cas $n = 2$, après plus d'un siècle, malgré que récemment d'importants progrès sont faites (voir [4],[42],[25],[49],[69]).

Pour l'existence et la non existence des cycles limites, ils existent quelques anciens résultats largement appliqués, tels que le théorème de Poincaré-Bendixson, le critère de Bendixson et le critère de Dulac (voir chapitre 3). Mais pour le problème d'unicité, la situation est plus compliquée et demande beaucoup plus d'estimation exacte.

3.1.1 Le système de Liénard

En 1926, le hollandais van der Pol [77] a proposé l'équation différentielle

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} + x = 0, (\mu > 0) \quad (3.1)$$

pour décrire les oscillations d'un circuit électrique et a montré que l'orbite fermée de l'équation dans le plan de phase est un cycle limite comme celui considéré par

Poincaré (voir figure 3.1)

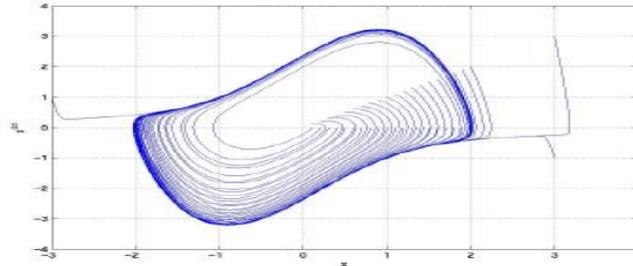


Fig 3.1 : Cycle limite de l'oscillateur de Van der Pol

En 1928, l'ingénieur français A. Liénard [50] a généralisé l'équation (3.1) et a étudié le problème des cycles limites de l'équation qui porte son nom :

$$\ddot{x} + f(x)\dot{x} + g(x) = 0 \quad (3.2)$$

qui est équivalente au système différentiel

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y \\ \frac{dy}{dt} = -f(x)y - g(x) \end{cases} \quad (3.3)$$

ou par la transformation de Liénard $y = \dot{x} + F(x)$, tel que $F(x) = \int_0^x f(s) ds$, au système

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y - F(x) \\ \frac{dy}{dt} = -g(x) \end{cases} \quad (3.4)$$

ou son équivalent

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y - F(x) \\ \frac{dy}{dt} = g(x) \end{cases} \quad (3.5)$$

Les systèmes de Liénard (3.4) et (3.5) peuvent être généralisé respectivement aux systèmes différentiels suivants

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \phi(y) - F(x) \\ \frac{dy}{dt} = -g(x) \end{cases} \quad (3.6)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\phi(y) - F(x) \\ \frac{dy}{dt} = g(x) \end{cases} \quad (3.7)$$

Les systèmes (3.6) et (3.7) ne sont pas équivalents si $\phi(y)$ n'est pas impaire.

L'existence et l'unicité des cycles limites de l'équation de Liénard sont étudiés par plusieurs auteurs, par exemple, (Liénard [50], dragilev [17], Filipov [19], Levinson and smith [48], Sanone [70], Zhang [83, 84], Kuang et Freedman [46], Huang et Sun dans [39], Ye, et al [80]).

Posons $G(x) = \int_0^x g(s) ds$, et dans toute la suite, on suppose que f et g de classe C^1 . C'était Liénard [50] qui a donné le premier résultat sur l'existence et l'unicité des cycles limites du système (3.4), il s'agit du théorème suivant :

Théorème 3.1.1 (Liénard) *On suppose que les hypothèses suivantes sont satisfaites :*

1. $g(x) = x$,
2. f paire,
3. Il existe $\delta > 0$ tel que $f(x) < 0$ pour $|x| < \delta$ et $f(x) > 0$ pour $|x| > \delta$,
4. $F(\pm\infty) = \pm\infty$.

Alors le système (3.4) (ou (3.5)) possède un cycle limite unique stable autour de l'origine.

3.1.2 L'existence de cycles limites pour le système de Liénard

En 1952, Dragilev [17] a démontré un théorème d'existence de cycles limites pour le système (3.4) sans exiger la parité pour f et g en supposant $f(0) < 0$

Théorème 3.1.2 (Dragilev) *On suppose que les hypothèses suivantes sont satisfaites :*

1. $g(0) = 0$ et $xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$ et $G(\pm\infty) = +\infty$;
2. $xF(x) < 0$ pour $x \neq 0$ et $|x|$ suffisamment petit ;
3. Ils existent $M > 0$ et $K > K'$ tels que

$$F(x) \geq K \text{ pour } x > M \text{ et } F(x) \leq K' \text{ pour } x < -M$$

alors le système (3.4) possède un cycle limite stable autour de l'origine.

En même année, Filippov [19] a démonté un résultat sur l'existence de cycles limites pour le système (3.4) différent de celui de Dragilev, en faisant un changement de variables aux fonctions $F(x)$ et $G(x)$ comme suit :

$$\begin{aligned} z_1 &= G(x) \text{ et } F_1(z_1) = F(x) \text{ pour } x > 0 \\ z_2 &= G(x) \text{ et } F_2(z_2) = F(x) \text{ pour } x < 0 \end{aligned}$$

Théorème 3.1.3 (Filippov) *On suppose que les hypothèses suivantes sont satisfaites :*

1. $xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$ et $G(\pm\infty) = +\infty$;
2. Pour z suffisamment petit ($0 < z < \delta$), on a $F_1(z) < F_2(z)$ et $F_1(z) < a\sqrt{z}$ et $F_2(z) > -a\sqrt{z}$ pour $0 < a < 2\sqrt{2}$;
3. il existe $z_0 > 0$ tel que

$$\int_0^{z_0} (F_1(z) - F_2(z)) dz > 0$$

et pour $z > z_0$, on a

$$F_1(z) \geq F_2(z), F_1(z) > -a\sqrt{z} \text{ et } F_2(z) < a\sqrt{z}$$

Alors le système (3.4) possède des cycles limites stables.

En 1980, Huang Ke-cheng [38] a généralisé le théorème de Dragilev pour le système (3.6) dans le cas où $g(x)$ admet une autre racine non nulle et $\phi(y)$ vérifie les conditions

$$y\phi(y) > 0 \text{ pour } y \neq 0 \text{ et } \phi(-\infty) = -\infty, \phi(+\infty) = +\infty$$

3.1.3 L'unicité de cycles limites pour le système de Liénard

En 1942, Levinson et Smith [48] ont prolongé le théorème de Liénard au cas où $g(x)$ est une fonction continue non linéaire qui vérifie :

$$xg(x) > 0 \text{ pour } x \neq 0 \text{ et } G(\pm\infty) = +\infty$$

sans exiger que $f(x)$ soit paire, il s'agit du théorème suivant :

Théorème 3.1.4 (Levinson et Smith) *On suppose que les hypothèses suivantes sont satisfaites :*

1. $xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$ et $G(\pm\infty) = +\infty$,
2. Il existe $\delta > 0$ tel que $f(x) < 0$ pour $|x| < \delta$ et $f(x) > 0$ pour $|x| > \delta$,
3. $F(\pm\infty) = \pm\infty$.

Alors le système (3.4) (ou (3.5)) possède un cycle limite unique stable autour de l'origine.

En 1949, Sansone [70] a démontré le théorème de Liénard en négligeant l'hypothèse 2 et en la changeant par l'hypothèse suivante :

$$\text{il existe } a > 0 \text{ tel que } F(a) = F(-a) = 0$$

il s'agit du théorème suivant :

Théorème 3.1.5 (Sansone) *On suppose que les hypothèses suivantes sont satisfaites :*

1. $g(x) = x$,
2. il existe $a > 0$ tel que $F(a) = F(-a) = 0$,
3. Il existe $\delta > 0$ tel que $f(x) < 0$ pour $|x| < \delta$ et $f(x) > 0$ pour $|x| > \delta$,
4. $F(\pm\infty) = \pm\infty$.

Alors le système (3.4) (ou (3.5)) possède un cycle limite unique stable autour de l'origine.

En 1958, Zhang [83] a démontré le théorème d'unicité de cycles limites pour le système (3.7), tandis que la version anglaise de la démonstration n'a pas vu le jour qu'en 1986 [84], il s'agit du théorème suivant :

Théorème 3.1.6 (Zhang) *On suppose que (3.7) vérifie les conditions suivantes :*

1. g est de classe C^1 et $xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$, $G(\pm\infty) = +\infty$;
2. $F(0) = 0$, f est continue et la fonction $\frac{f(x)}{g(x)}$ est croissante sur $]-\infty, 0[\cup]0, +\infty[$ et $\frac{f(x)}{g(x)} \neq \text{const}$ pour $0 < |x| \ll 1$;
3. ϕ est de classe C^1 et $y\phi(y) > 0$ pour $y \neq 0$, $\phi(\pm\infty) = +\infty$ et $\phi'_d(0) \cdot \phi'_g(0) \neq 0$ quand $f(0) = 0$

alors le système (3.7) admet au plus un cycle limite, stable s'il existe.

En 1969, Cherkas et Zhilivich [11] ont détendu les conditions du théorème de Zhang dans le théorème suivant :

Théorème 3.1.7 (Cherkas et Zhilivich) *On suppose que (3.7) vérifie les conditions suivantes :*

1. $g(0) = 0$, $xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$;
2. ϕ de classe C^1 et $\phi'(y) > 0$, $F(0) = 0$ et $f(0) < 0$ (> 0)
3. Ils existent deux réels α et β , tels que la fonction

$$f_1(x) = f(x) + g(x)(\alpha + \beta F(x)) \quad (3.8)$$

admet deux racines simples $x_1 < 0 < x_2$ et $f_1(x) \leq 0$ (≥ 0) pour $x_1 \leq x \leq x_2$,

4. la fonction $\frac{f_1(x)}{g(x)}$ est croissante (décroissante) pour $a_1 < x < x_1$ ou $x_2 < x < b_1$,

5. tous les cycles limites contiennent l'intervalle $[x_1, x_2]$.

Alors (3.7) admet au plus un cycle limite stable (instable), s'il existe.

Dans ce théorème, les auteurs supposent l'existence de deux cycles limites et utilisent la méthode de comparaison entre deux intégrales de la divergence du champs de vecteurs du système (3.7) au long de ces deux cycles limites et arrivent à la fin à une contradiction. Vu l'importance de cette méthode, on propose de présenter la démonstration de ce théorème donnée par Kuang et Freedman dans [46].

Preuve. On considère le cas $f(0) < 0$. L'origine $O(0, 0)$ est l'unique point d'équilibre du système (3.7) et il est instable.

On suppose qu'ils existent deux cycles limites Γ_1 et Γ_2 tels que Γ_1 est le plus proche à l'origine, entouré par Γ_2 . Soit $(x(t), y(t))$ une solution de (3.7), la formule de Green donne :

$$\oint_{\Gamma_i} g(x) dt = 0, \quad \oint_{\Gamma_i} g(x) \phi(y) dt = 0 \quad \text{et} \quad \oint_{\Gamma_i} g(x) [\phi(y) + F(x)] dt = 0, \quad i = 1, 2$$

Donc d'après (3.8), l'intégral de la divergence $-f(x)$ de (3.7) le long Γ_i vérifie :

$$l_i = - \oint_{\Gamma_i} f(x) dt = - \oint_{\Gamma_i} f_1(x) dt, \quad i = 1, 2$$

on va démontrer que $l_2 < l_1$. A cet effet, on considère la figure 3.2, par la formule de Green, on a :

$$\begin{aligned} \int_{E_1E} f_1(x) dt - \int_{DA} f_1(x) dt &= \oint_{E_1EADE_1} \frac{f_1(x)}{g(x)} dy \\ &= \iint_{S_1} \frac{d}{dx} \left(\frac{f_1}{g} \right) dx dy \geq 0 \\ \int_{A_1B_1} f_1(x) dt - \int_{AB} f_1(x) dt &= - \oint_{A_1B_1BAA_1} \frac{f_1(x)}{\phi(y) + F(x)} dx \\ &= - \iint_{S_2} \frac{f_1(x) \phi'(y)}{[\phi(y) + F(x)]^2} dx dy \geq 0 \end{aligned}$$

tels que S_1 et S_2 sont les deux régions délimitées par les deux courbes fermées E_1EADE_1 et $A_1B_1BAA_1$ respectivement.

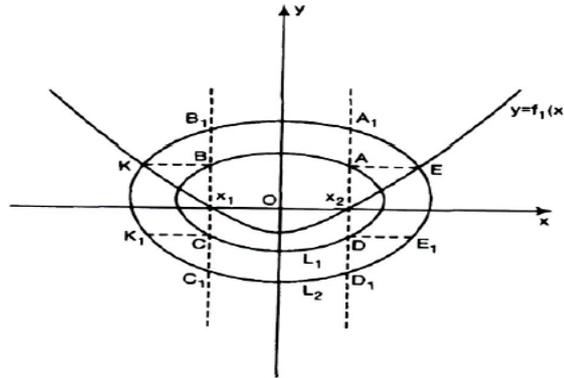


Figure 3.2 : Schéma de démonstration

De façon similaire, on a :

$$\begin{aligned} \int_{KK_1} f_1(x) dt &\geq \int_{BC} f_1(x) dt \\ \int_{C_1D_1} f_1(x) dt &\geq \int_{CD} f_1(x) dt \end{aligned}$$

De plus, on a les inégalités évidentes suivantes :

$$\begin{aligned} \int_{B_1K} f_1(x) dt &> 0, & \int_{EA_1} f_1(x) dt &> 0 \\ \int_{K_1C_1} f_1(x) dt &> 0, & \int_{D_1E_1} f_1(x) dt &> 0 \end{aligned}$$

en conclusion on obtient $l_2 < l_1$. Γ_1 est intérieurement stable puisque l'origine est instable. Par le critère de stabilité de Poincaré, on a $l_1 \leq 0$, d'où $l_2 < 0$. Si Γ_1 est extérieurement stable, Γ_2 doit être intérieurement instable d'où $l_2 \geq 0$ ce qui contredit le fait que $l_2 < 0$, donc Γ_2 n'existe pas.

Si Γ_1 est semi stable. On suppose $\beta \geq 0$, on construit le système dépendant d'un paramètre γ , suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\phi(y) - \bar{F}(x) \\ \frac{dy}{dt} = g(x) \end{cases} \quad (3.9)$$

tel que

$$\bar{F}(x) = \begin{cases} F(x) & \text{si } x \leq x_2 \\ F(x) + \gamma \int_{x_2}^x (\xi - x_2) g(\xi) d\xi & \text{si } x > x_2 \end{cases}$$

Les systèmes (3.7) et (3.9) sont identiques dans le demi plan $x \leq x_2$ et (3.9) forme une famille de champs de vecteurs rotatifs suivant γ dans le demi plan $x > x_2$, d'où dans tout le plan. D'après le théorème du champ de vecteurs rotatifs (voir [82]), Γ_1 se divise en deux cycles limites du système (3.9), $\bar{\Gamma}_1$ stable et $\bar{\Gamma}_2$ instable pour $0 < \gamma \ll 1$. D'où $\bar{l}_1 < 0$ et $\bar{l}_2 > 0$ ce qui contredit le fait que $\bar{l}_2 < \bar{l}_1$, (\bar{l}_i est l'intégral de la divergence $-\bar{f}(x)$ de (3.9) le long $\bar{\Gamma}_i$, $i = 1, 2$). Donc Γ_1 est stable, ce qui termine la démonstration. ■

En 1988, Kuang et Freedman [46] ont modifié le théorème de Zhang en exigeant la croissance de $\frac{f(x)}{g(x)}$ dans un intervalle plus général $]\alpha_1, 0[\cup]0, \alpha_2[$ avec $-\infty \leq \alpha_1 < 0 < \alpha_2 \leq +\infty$ à condition que tous les cycles limites soient contenus dans la bande $]\alpha_1, \alpha_2[\times \mathbb{R}$ (dans le théorème de Zhang cette condition est évidente).

Théorème 3.1.8 (Kuang et Freedman) *On suppose que (3.7) vérifie les conditions suivantes :*

- (H₁) $g(0) = 0, xg(x) > 0$ pour $x \neq 0$,
- (H₂) $F(0) = 0, f(0) < 0$ et la fonction $\frac{f(x)}{g(x)}$ est croissante sur $]\alpha_1, 0[\cup]0, \alpha_2[$,
- (H₃) $\phi(0) = 0$ et $y\phi(y) > 0$ pour $y \neq 0$,
- (H₄) tous les cycles limites sont contenus dans la bande $]\alpha_1, \alpha_2[\times \mathbb{R}$

Alors le système (3.7) admet au plus un cycle limite, stable s'il existe.

Quant au système (3.6), les conditions d'unicité de cycles limites sont proposées en 1994 par Huang et Sun [39] dans le théorème suivant

Théorème 3.1.9 (Huang et Sun) *On suppose que (3.6) vérifie les conditions suivantes :*

$$(H_1) \quad xg(x) > 0 \text{ pour } x \neq 0 \text{ et } G(\pm\infty) = +\infty$$

$$(H_2) \quad \phi(0) = 0, \phi(y) \text{ est strictement croissante et } \phi(\pm\infty) = \pm\infty \text{ pour } y \neq 0$$

(H₃) *ils existent $x_1 < 0 < x_2$ tels que $F(x_1) = F(x_2) = F(0) = 0$, $xF(x) < 0$ pour $x_1 < x < 0$ ou $0 < x < x_2$ et $M > 0$, K, K_0 ($K > K_0$) tels que $F(x) > K$ pour $x \geq M$, $F(x) < K_0$ pour $x \leq -M$*

$$(H_4) \quad G(x_1) = G(x_2)$$

Alors le système (3.6) admet un cycle limite unique stable.

Tout au long du reste de cette thèse et pour des habitudes mathématiques, nous identifierons dans nos modèles la densité de la population de proies par x au lieu de N et celle de prédateurs par y au lieu de P . Nous limiterons notre étude qualitative à tout système proie-prédateur appartenant à la classe du système généralisé de Gause suivant

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= xg(x) - yh(x) \\ \frac{dy}{dt} &= y(\mu h(x) - d) \end{aligned} \quad (3.10)$$

3.2 Existence de cycles limites pour le système de Gause généralisé

En deux dimensions, il est bien connu pour les systèmes proie-prédateur que l'existence et la stabilité d'un cycle limite est liée à l'existence et la stabilité d'un équilibre positif (c.à.d. à l'intérieur du 1^{er} quadrant). Si un tel équilibre est instable, il doit se produire au moins un cycle limite. En 1972 May [57] a affirmé que dans les conditions de Kolmogorov, un unique cycle limite stable doit exister. En réponse à cette affirmation, Albrecht et al. [2] a construit un système prédateur-proie satisfaisant les conditions de Kolmogoroff pour lesquelles il existe de nombreuses solutions périodiques qui remplissent une région entre deux cycles limites.

Dans (3.10), μ et d sont respectivement, le taux de conversion de la biomasse de proies en prédateurs et le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proies.

$g(x)$ et $h(x)$ sont respectivement, le taux de croissance de la population proie en l'absence de prédateurs et la réponse fonctionnelle du prédateur, i.e. le nombre de proies consommées par unité de temps par prédateur. Elles vérifient les conditions suivantes :

H1. $g(0) > 0$, $g(x)$ est continue et différentiable et si l'environnement admet une capacité de portée, il existe $k > 0$ tel que $g'(k) < 0$ et

$$g(k) = 0 \text{ et } (x - k)g(x) < 0 \text{ pour } x \neq k \text{ et}$$

cette dernière hypothèse est biologiquement réaliste.

H2. $h(x)$ est positive, continue et différentiable pour $x \geq 0$ et vérifie : $h(0) = 0$ et $h'(x) > 0$ pour $x \geq 0$.

3.2.1 Analyse du portrait de phase du système de Gause

Existence de points d'équilibre

Il est clair que le système (3.10) admet un équilibre en $E_0 = (0, 0)$ et $E_1 = (k, 0)$. Nous supposons que le système (3.10) admet un point d'équilibre positif $E^* = (x^*, y^*)$ (c.à.d. à l'intérieur du premier quadrant du plan), car autrement, la population des prédateurs tend à l'extinction (figure 2.10) [23, chapitre 4]. Pour assurer l'existence d'un tel point, l'équation $h(x) = \frac{d}{\mu}$ doit avoir une solution positive (qui sera unique par H2). En outre, cette valeur x^* doit être inférieure à celle de k autrement y^* est négative. Par conséquent, nous supposons

H3. Il existe $0 < x^* < k$ telle que $h(x^*) = \frac{d}{\mu}$.

Alors $y^* = \frac{x^*g(x^*)}{h(x^*)}$ solution de l'équation $xg(x) - yh(x) = 0$ en x^* est définie et positive. Par conséquent E^* est un point d'équilibre positif.

Stabilité des points d'équilibre

Pour analyser la stabilité des points d'équilibres de (3.10), on calcule sa matrice Jacobienne, on a

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} g(x) + xg'(x) - yh'(x) & -h(x) \\ \mu yh'(x) & \mu h(x) - d \end{pmatrix}$$

Avant d'analyser la stabilité de E_0 et E_1 , on a le lemme suivant

Lemme 3.2.1 *Les axes de x et de y sont invariants par le système (3.10).*

Ce lemme affirme que toute trajectoire du système (3.10), dont la valeur initiale est sur l'axe des x (resp. sur l'axe des y) reste sur l'axe des x (resp. sur l'axe des y).

1. Pour E_0 , on a

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

Par H1, les valeurs propres $\lambda_1 = g(0) > 0$ et $\lambda_2 = -d$ sont réels de signe opposé, alors E_0 est un col (point selle) instable. Il est clair à partir de la seconde équation de (3.10) que les trajectoires sur l'axe des y tendent vers l'origine (c.à.d. en l'absence de proie, les prédateurs s'éteignent) et de la première équation de (3.10) que sur l'axe des x et pour petit x , les trajectoires sont loin de l'origine (c.à.d. pour un petit nombre de proies et des prédateurs, la densité de la population des proies augmente), (voir Fig. 3.3).

2. Pour E_1 , on a

$$J(K,0) = \begin{pmatrix} kg'(k) & -h(k) \\ 0 & \mu h(k) - d \end{pmatrix}$$

Par H1 et H3, les valeurs propres sont : $\lambda_1 = kg'(k) < 0$ et $\lambda_2 = \mu h(k) - d > 0$, alors E_1 est un col instable. Il est clair que les trajectoires près de $(k, 0)$ sur l'axe des x tendent vers $(k, 0)$. Ensuite, il ya une direction oblique par rapport à l'axe des x (par le col $(k, 0)$), dans lequel les trajectoires sont loin de $(k, 0)$ (voir Fig. 3.3).

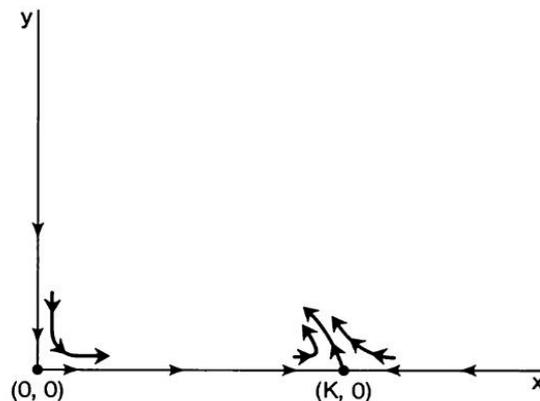


Figure 3.3 : Les trajectoires du système (3.10) le long des axes et près de $(0, 0)$ et $(k, 0)$

Avant d'analyser la stabilité de E^* , on a le lemme suivant

Lemme 3.2.2 *L'intérieur du premier quadrant, soit*

$$\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) : 0 < x < +\infty, 0 < y < +\infty\}$$

est invariant par le système (3.10).

Ce lemme affirme que toute trajectoire du système (3.10), dont la valeur initiale est à l'intérieur du premier quadrant reste à l'intérieur du premier quadrant.

3. Nous arrivons maintenant à l'équilibre le plus important, à savoir $E^* = (x^*, y^*)$, on a

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \delta(x^*) & -\frac{d}{\mu} \\ \mu y^* h'(x^*) & 0 \end{pmatrix}$$

où

$$\delta(x^*) = g(x^*) + x^* g'(x^*) - x^* g(x^*) \frac{h'(x^*)}{h(x^*)}$$

on a

$$\text{Det}J(x^*, y^*) = dy^* h'(x^*) \text{ et } \text{Tr}J(x^*, y^*) = \delta(x^*)$$

Par H2, on a $\text{Det}J(x^*, y^*) > 0$ et comme les valeurs propres λ_i de $J(x^*, y^*)$ sont données par

$$\frac{\delta(x^*)}{2} \pm \frac{\sqrt{(\delta(x^*))^2 - 4dy^* h'(x^*)}}{2}$$

il est clair que le signe des parties réelles $\text{Re}(\lambda_i)$ coïncide avec le signe de $\delta(x^*)$.

De cela, nous pouvons arriver aux conclusions suivantes :

Si $(\delta(x^*))^2 - 4dy^* h'(x^*) \geq 0$, on a

E^* est un noeud asymptotiquement stable si $\delta(x^*) < 0$, noeud instable si $\delta(x^*) > 0$

Si $(\delta(x^*))^2 - 4dy^* h'(x^*) < 0$, on a

E^* est un foyer asymptotiquement stable si $\delta(x^*) < 0$, foyer instable si $\delta(x^*) > 0$

Le cas où $\delta(x^*) = 0$ est indécis, dans un tel cas E^* peut être soit un centre soit un foyer stable ou instable.

Analyse du plan de phase du système (3.10)

On suppose que le système (3.10) vérifie les conditions H1, H2 et H3. Dans [23, chapitre 4], Freedman a donné une analyse générale du plan de phase pour le système (3.10). Vu l'importance de cette analyse, on va la réorganiser dans les deux lemmes ci-dessous :

Lemme 3.2.3 *La direction du champ de vecteurs dans le plan de phase du système (3.10) est dans le sens inverse des aiguilles de la montre.*

Preuve. Nous divisons le premier quadrant du plan de phase en cinq zones définies comme suit :

$$\begin{aligned} R_1 &= \left\{ (x, y) : x^* < x < k, y > \frac{xg(x)}{h(x)} \right\} \\ R_2 &= \left\{ (x, y) : 0 < x < x^*, y > \frac{xg(x)}{h(x)} \right\} \\ R_3 &= \left\{ (x, y) : 0 < x < x^*, 0 < y < \frac{xg(x)}{h(x)} \right\} \\ R_4 &= \left\{ (x, y) : x^* < x < k, 0 < y < \frac{xg(x)}{h(x)} \right\} \\ R_5 &= \{(x, y) : x > k, y > 0\} \end{aligned}$$

On va analyser le plan de phase en considérant $\frac{dy}{dx}$, qui est obtenu à partir du système (3.10) en éliminant t . Cela donne

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(\mu h(x) - d)}{xg(x) - yh(x)} \quad (3.11)$$

Nous considérons d'abord $\frac{dy}{dx}$ sur les isoclines. Sur l'isocline du prédateur $\frac{dy}{dt} = 0$, les orbites traversent l'isocline du prédateur horizontalement. En outre, puisque $\frac{dx}{dt} > 0$ pour $y < \frac{xg(x)}{h(x)}$, et $\frac{dx}{dt} < 0$ pour $y > \frac{xg(x)}{h(x)}$, les orbites traversent de la zone R_1 à la zone R_2 et de la zone R_3 à la zone R_4 . Sur l'isocline de la proie $\frac{dx}{dt} = 0$, les orbites traversent l'isocline de la proie verticalement. En outre, puisque $\frac{dy}{dt} < 0$ pour $x < x^*$ et $\frac{dy}{dt} > 0$ pour $x > x^*$, les orbites traversent de la zone R_2 à la zone R_3 et de la zone R_4 à la zone R_1 . On considère maintenant $\frac{dy}{dx}$ sur la droite $x = k$, qui, puisque $g(k) = 0$, est réduite à

$$\frac{dy}{dx} \Big|_{x=k} = \frac{d}{h(k)} - \mu < 0$$

et est indépendante de y . En outre, puisque $\frac{dx}{dt}|_{x=k} < 0$, toutes les orbites traversent $x = k$ avec une pente négative constante de la zone R_5 à la zone R_1 .

Il est facile de voir aussi que $\frac{dy}{dx} < 0$ dans les zones R_1 et R_3 alors que $\frac{dy}{dx} > 0$ dans les zones R_2 et R_4 . Aussi $\frac{dy}{dx} < 0$ dans la zone R_5 . Il est aussi clair que $\frac{dx}{dt} < 0$ dans les zones R_1 , R_2 et R_5 alors que $\frac{dx}{dt} > 0$ dans les zones R_3 et R_4 . Ceci termine la représentation de la direction du champ de vecteurs dans le plan de phase du système (3.10) tel qu'il est illustré dans la figure 3.4 ci-dessous.

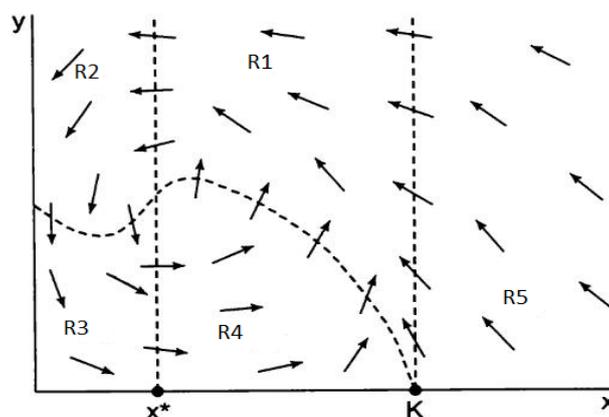


Fig. 3.4 : Le plan de phase du système (3.10)

■

Lemme 3.2.4 *Les orbites de (3.10) avec des valeurs initiales positives sont positives et bornées et la bande*

$$D = \{(x, y) : 0 < x < k, 0 < y < +\infty\}$$

est une région attractante par le système (3.10).

Preuve. D'après l'analyse du plan de phase ci-dessus, le mouvement d'une orbite quelconque de (3.10) est dans le sens inverse des aiguilles de la montre. On va suivre le parcours d'une orbite qui commence son mouvement de la zone R_5 et on va montrer que cette orbite est positive et bornée et qui entre la bande D et ne la quitte pas.

On considère une orbite initiée dans la zone R_5 . Ecrire (3.11) comme

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\mu h(x) - d}{\frac{xg(x)}{y} - h(x)}$$

alors pour $x > k$ fixe, on a

$$\frac{d}{h(x)} - \mu < \frac{dy}{dx} < 0$$

et comme les orbites se déplacent vers la gauche,

$$-\mu - \sup_{k \leq u \leq x} \frac{d}{h(u)} \leq \frac{dy}{dx} \leq 0$$

tant que l'orbite reste à la droite de k . Cela implique que toutes les orbites initiées dans la zone R_5 bougent vers la gauche avec une pente bornée et par conséquent, elles doivent franchir $x = k$ vers la zone R_1 en temps fini.

On considère maintenant une telle orbite traversant $x = k$ vers la zone R_1 en $y = y_1$, où $y_1 > \max_{0 \leq x \leq k} \frac{xg(x)}{h(x)}$. On note Γ cette orbite. Alors Γ continue le mouvement vers la gauche avec une pente négative. De H1, on a

$$-\sup_{x^* \leq x \leq k, y \geq y_1} \left| \frac{\mu h(x) - d}{\frac{xg(x)}{y} - h(x)} \right| \leq \frac{dy}{dx} \leq 0$$

pour Γ tant qu'elle reste dans la zone R_1 . Par conséquent Γ doit traverser l'isocline du prédateur $x = x^*$ en temps fini dans la zone R_2 . Dans R_2 , Γ continue à gauche mais avec une pente positive. Comme elle ne peut pas couper l'axe des y , elle doit traverser l'isocline de la proie dans la zone R_3 . De cette zone, elle doit passer à la zone R_4 , car elle ne peut pas encore couper l'axe des x . Maintenant, puisque une fois de plus elle a une pente positive et l'équilibre $E_1 = (k, 0)$ est un col (hyperbolique), Γ traverse une deuxième fois l'isocline de la proie vers la zone R_1 au-dessous de y_1 ; par conséquent, puisque Γ ne peut pas se croiser, la spirale vers l'intérieur doit se poursuivre. Ceci est bien illustré dans la figure 3.5

et achève la démonstration.

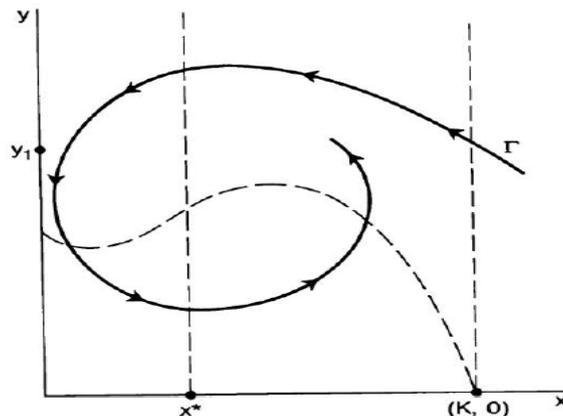


Fig. 3.5 : Solution positivement borne de
(3.10)

■

3.2.2 Existence de cycles limites pour le système (3.10)

Il existe différentes techniques pour établir l'existence de cycles limites, (voir, par exemple [23], [20], [21]). Le théorème de Poincaré-Bendixon (voir chapitre 2) est l'un des théorèmes les plus connus pour montrer l'existence de cycles limites d'un système autonome d'équations différentielles en deux dimensions.

En appliquant ce théorème, Freedman ([23]) a donné le théorème suivant

Théorème 3.2.1 *On suppose que (3.10) vérifie les conditions H1, H2 et H3. Si E_p^* est instable, alors (3.10) admet un cycle limite à l'intérieur de la bande $D = \{(x, y) : 0 < x < k, 0 < y < +\infty\}$ et qui entoure E_p^* .*

Preuve. D'après les quatre lemmes ci-dessus et de la proposition 2.1.1 du Chapitre 2 (voir [12]), on déduit que la ω -limite $\omega(\Gamma^+)$ de toute orbite Γ de (3.10) est non vide, compacte et connexe et est contenu dans la bande D qui contient le point d'équilibre E^* dans son intérieur. D'après le théorème de Poincaré-Bendixon, si E^* est instable, $\omega(\Gamma^+)$ doit être un cycle limite à l'intérieur de la bande D . ■

3.2.3 La stabilité globale de E^* et la non existence de cycles limites

Si E^* est asymptotiquement stable, il peut exister des cycles limites, le plus à l'intérieur de laquelle doit être instable de l'intérieur et le plus externe doit être stable de l'extérieur. Si les cycles limites n'existent pas dans ce cas, l'équilibre est globalement asymptotiquement stable.

La question de la stabilité globale dans les systèmes prédateur-proie est un problème mathématique intéressant. Lorsque le système a un équilibre positif unique, il est souvent supposé que la stabilité asymptotique locale et globale de l'équilibre sont équivalentes. On suppose dans la suite de cette sous-section que E^* est asymptotiquement stable.

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour prouver la stabilité globale de l'équilibre positif unique d'un système prédateur-proie. Dans [27] et [36], les auteurs ont construit une fonction de Lyapunov pour le système prédateur-proie et ont établi la stabilité globale par le principe d'invariance de LaSalle (voir [29]). Il s'agit des deux théorèmes ci-dessous

Théorème 3.2.2 *Si $\left[\frac{xg(x)}{h(x)} - y^* \right] (x - x^*) \leq 0$ pour $x \in [0, k]$, alors E^* est globalement asymptotiquement stable (GAS) dans le premier quadrant.*

Ce théorème affirme que si la partie de l'isocline de la proie

$$P_1 = \left\{ (x, y) : 0 \leq x \leq x^* \text{ et } y = \frac{xg(x)}{h(x)} \right\}$$

est situé au dessus de la droite $y = y^*$ ou la partie de l'isocline de la proie

$$P_2 = \left\{ (x, y) : x^* \leq x \leq k \text{ et } y = \frac{xg(x)}{h(x)} \right\}$$

est situé au dessous de la droite $y = y^*$, alors E^* est GAS.

Les conditions H1 et H2 sur $g(x)$ et $h(x)$ donnent peu de renseignements sur l'allure de l'isocline $y = \frac{xg(x)}{h(x)}$, ce qui empêche le théorème ci dessus de couvrir tous les cas dans la littérature. Les auteurs ont ajouté la condition suivante :

H4. L'isocline de la proie $y = \frac{xg(x)}{h(x)}$ est de classe $\mathcal{C}^2([0, k])$ et est concave vers le bas, autrement dit

$$\frac{d^2}{dx^2} \left(\frac{xg(x)}{h(x)} \right) < 0, \text{ pour } 0 \leq x \leq k.$$

et ont annoncé le théorème suivant

Théorème 3.2.3 *Si H_4 est vérifiée alors E^* est globalement asymptotiquement stable.*

La deuxième méthode consiste à utiliser le critère de Dulac pour éliminer l'existence d'orbites périodiques et de prouver la stabilité globale par le théorème de Poincaré-Bendixson. Les lecteurs intéressés peuvent consulter [37], [47] et [12]. Motivé par le théorème ci-dessus, Kuang a corrigé dans [47] un argument dans la démonstration et propose le théorème suivant :

Théorème 3.2.4 *On suppose qu'il existe $\beta > 0$ tel que*

$$h(x) \frac{d}{dx} \left(\frac{xg(x)}{h(x)} \right) + \beta (\mu h(x) - d) \leq 0 \text{ pour } 0 \leq x \leq k$$

alors E^ est globalement asymptotiquement stable.*

Dans [53], Liu a exigé que $g(x) \in \mathcal{C}^3[0, +\infty)$ dans H1 et $h(x) \in \mathcal{C}^3(0, +\infty)$ dans H2. En posant $R(x) = \frac{1}{h(x)}$, $F(x) = \frac{xg(x)}{h(x)}$ et $\varphi(x) = \frac{F''(x)}{R'(x)}$, Liu a proposé le théorème suivant :

Théorème 3.2.5 *Supposons que $\varphi(x)$ satisfait la condition*

$$(x - x^*) [\varphi(x) - \varphi(x^*)] > 0$$

pour $0 < x < k$, $x \neq x^$. Alors le système (3.10) n'admet pas de cycles limites si et seulement si $F'(x^*) \leq 0$.*

La troisième méthode est la méthode de comparaison. Dans [10] et [22], les auteurs ont fourni quelques critères importants et efficaces pour la stabilité globale de l'équilibre positif par la méthode de comparaison. La méthode est essentiellement géométrique, les auteurs comparent les trajectoires du système à celui d'un système auxiliaire qui est obtenu par réflexion "miroir". La méthode a été généralisée par Kuang dans [47] et Liou et Cheng dans [51] pour le système (3.10) et ont abouti à un résultat similaire au théorème 3.2.1 de Hsu [36].

La quatrième méthode est la méthode d'analyse de la stabilité de cycle limite. L'idée de cette méthode est de prouver la non-existence de solutions périodiques par contradiction. En supposant qu'il existe des orbites périodiques, et qu'on

peut montrer qu'elles sont toutes orbitalement asymptotiquement stable. Alors il existe un cycle limite unique et qui contient dans son intérieur un équilibre positif localement asymptotiquement stable, ce qui conduit à une contradiction. Cheng, Hsu et Lin [10] ont été les premiers à démontrer la stabilité globale par cette méthode dans le théorème suivant :

Théorème 3.2.6 *On suppose que*

$$\frac{d}{dx} \left(\frac{r(x) - r(x^*)}{h(x) - h(x^*)} \right) < 0 \text{ pour } 0 \leq x \leq k,$$

où

$$r(x) = h(x) \frac{d}{dx} \left(\frac{xg(x)}{h(x)} \right)$$

alors E^* est globalement asymptotiquement stable.

3.3 Unicité de cycles limites pour le système de Gause généralisé

Depuis les travaux de May [57] et Albrecht et al. [2], la détermination des conditions qui garantissent l'unicité des cycles limites dans les modèles prédateur-proie est demeurée un problème remarquable dans la modélisation mathématique des systèmes écologiques. Au cours des quarante dernières années, plusieurs résultats concernant la démonstration de l'unicité de cycles limites ont été obtenus. Deux approches essentielles ont été adoptées et qui se sont proposées presque dans la même période.

3.3.1 L'unicité par la symétrie de l'isocline de la proie

Dans [37], Hsu et al. ont conjecturé que si $x^* < x_{\max} = \frac{k-b}{2}$, le système de Rosenzweig-MacArthur (voir chapitre 2)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{k} \right) - \frac{axy}{b+x} \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{cx}{b+x} - d \right) \end{aligned} \quad (3.11)$$

a un cycle limite stable, où x_{\max} est la valeur pour laquelle l'isocline de la proie admet un maximum dans $]0, k[$. Cette conjecture a été confirmé par Cheng [9]

qui était le premier à démontrer l'unicité de cycles limites de (3.11) en utilisant la symétrie de l'isocline de la proie par rapport à son maximum, il s'agit du théorème suivant

Théorème 3.3.1 *Si $x^* < \frac{k-b}{2}$, alors le système (3.11) possède un cycle limite unique et stable.*

Ajoutons aux conditions H1, H2 et H3 vérifiées par le système (3.10) la condition suivante sur l'isocline de la proie :

H5. Pour l'isocline de la proie $\phi(x) = \frac{xg(x)}{h(x)}$, il existe $m \in]0, k[$ tel que $\phi'(m) = 0$ et $(x-m)\phi'(x) < 0$ pour $x \neq m$.

En 1988, Liou et Cheng [52] ont développé une méthode de réflexion de [9] pour étendre la classe des modèles prédateur-proie pour laquelle l'unicité de cycle limite est assurée. Ils ont étudié le système de gause (3.10) pour $h(x) = x$ (d'où $\phi(x) = g(x)$). Il s'agit du théorème suivant

Théorème 3.3.2 *On suppose dans (3.10) que*

- (i) $\phi'(x^*) > 0$
 - (ii) $\frac{d}{dx} \left(\frac{x\phi'(x)}{\mu x - d} \right) \leq 0$ pour $0 \leq x < x^*$ et $\bar{x}^* < x \leq k$, où $\bar{x}^* = \phi_2^{-1} \circ \phi_1(x^*)$
- et $\phi_1 = \phi|_{]0, m[}$ et $\phi_2 = \phi|_{]m, k[}$.

Alors le système (3.10) admet exactement un cycle limite globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant.

Avec des conditions supplémentaires, Hasik [30], a donné une extension à la démonstration de l'unicité des cycles limites de Cheng [9] pour le système (3.10), en gardant la condition originale de symétrie de l'isocline de la proie par rapport à son maximum, qui a été implicitement contenue dans l'article de Cheng. Il s'agit du théorème suivant

Théorème 3.3.3 *On suppose dans (3.10) que*

- (i) $\phi'(x^*) > 0$
- (ii) $h(x')(\mu h(x) - d) + h(x)(\mu h(x') - d) \leq 0$ pour $x' \in [0, x_Q]$ où $x' = 2m - x$
- (iii) $\frac{d}{dx} \left(\frac{xg'(x) + g(x) - \phi(x)h'(x)}{\mu h(x) - d} \right) \leq 0$, pour $2m - x^* < x \leq k$

Alors le système (3.10) admet un cycle limite unique qui est globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant.

3.3.2 L'unicité par transformation de Liénard

L'importance du système de Liénard (voir section 3.1) est due non seulement à sa signification et utilité physique, mais aussi parce qu'il est considéré comme outil incontournable pour démontrer l'unicité de cycles limites pour plusieurs systèmes différentiels qui sont différents de celui de Liénard mais qu'on peut transformer en système de Liénard. Les systèmes proie-prédateur présentent un exemple très courant.

Kuang and Freedman [46] furent les premiers suivis par Huang et Merrill [40] qui ont transformé une classe de modèles prédateur proie de Gause à un système de Liénard généralisé, où les résultats de l'unicité du cycle limite sont disponibles. Leur résultat principal, réécrit pour le système (3.10) est le théorème suivant

Théorème 3.3.4 *On suppose dans (3.10) que*

$$(i) \phi'(x^*) > 0$$

$$(ii) \frac{d}{dx} \left(\frac{h(x) \phi'(x)}{\mu h(x) - d} \right) \leq 0 \text{ pour } 0 \leq x < x^* \text{ et } x^* < x \leq k.$$

Alors le système (3.10) admet exactement un cycle limite globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant.

Vu l'intérêt de cette transformation, ça vaut la peine de voir comment ça se passe. On va tenter de transformer le système (3.10) au système de Liénard généralisé

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\phi(v) - F(u) \\ \frac{dv}{dt} = g(u) \end{cases} \quad (3.12)$$

Lemme 3.3.1 *On suppose que le système (3.10) vérifie les hypothèses H1, H2, H3 et H5. Alors la dynamique du système (3.10) dans la région*

$$\Omega_1 = \{(x, y) : 0 < x < K, 0 < y < +\infty\}$$

est équivalente à celle du système de Liénard généralisé (3.12) dans la région

$$\Omega_2 = \{(u, v) : -x^* < u < K - x^*, -\infty < v < +\infty\}$$

tels que

$$\begin{aligned} F(u) &= y^* - \frac{(u+x^*)g(u+x^*)}{h(u+x^*)} \\ \phi(v) &= y^*(e^v - 1) \\ g(u) &= \frac{\mu h(u+x^*) - d}{h(u+x^*)} \end{aligned}$$

Preuve. Puisque $h(x) > 0$, le système (3.10) devient

$$\begin{aligned} \frac{dx}{h(x) dt} &= \frac{xg(x)}{h(x)} - y \\ \frac{dy}{h(x) dt} &= y \left(\frac{\mu h(x) - d}{h(x)} \right) \end{aligned} \quad (3.13)$$

et faisons le changement du temps t , $\tau = \int_0^t h(x(s)) ds$, alors (3.13) devient

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= \frac{xg(x)}{h(x)} - y \\ \frac{dy}{d\tau} &= y \left(\frac{\mu h(x) - d}{h(x)} \right) \end{aligned} \quad (3.14)$$

Posons

$$x = u + x^* \text{ et } y = y^* e^v \quad (3.15)$$

on a

$$(x, y) \in \Omega_1 \Leftrightarrow (u, v) \in \Omega_2$$

en remplaçant (3.15) dans (3.14), on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= \frac{(u+x^*)g(u+x^*)}{h(u+x^*)} - y^* e^v \\ y^* e^v \frac{dv}{d\tau} &= y^* e^v \left(\frac{\mu h(u+x^*) - d}{h(u+x^*)} \right) \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= \frac{(u+x^*)g(u+x^*)}{h(u+x^*)} - y^* e^v \\ \frac{dv}{d\tau} &= \frac{\mu h(u+x^*) - d}{h(u+x^*)} \end{aligned} \quad (3.16)$$

on réécrit (3.16) comme suit :

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= -y^*(e^v - 1) - \left(y^* - \frac{(u + x^*)g(u + x^*)}{h(u + x^*)} \right) \\ \frac{dv}{d\tau} &= \frac{\mu h(u + x^*) - d}{h(u + x^*)}\end{aligned}\quad (3.17)$$

Si on définit

$$\begin{aligned}F(u) &= y^* - \frac{(u + x^*)g(u + x^*)}{h(u + x^*)} \\ \phi(v) &= y^*(e^v - 1) \\ g(u) &= \frac{\mu h(u + x^*) - d}{h(u + x^*)}\end{aligned}$$

le système (3.17) devient le système de Liénard (3.12), ce qui achève la démonstration. ■

Une généralisation du résultat du théorème 3.3.4 est apparu dans l'article de Hwang [41]. Son résultat, réécrit encore pour le système (3.10) est le théorème suivant

Théorème 3.3.5 *On suppose dans (3.10) que*

$$(i) \phi'(x^*) > 0$$

(ii) *Ils existent $\alpha, \beta \geq 0$ tels que $\frac{d}{dx} \left(\frac{h(x)\phi'(x)}{(\mu h(x) - d)(\alpha + \beta\phi(x))} \right) \leq 0$ pour $0 \leq x < x^*$ et $x^* < x \leq k$.*

Alors le système (3.10) admet exactement un cycle limite globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant.

Chapitre 4

Sur le système proie-prédateur

avec $h(x) = \frac{x^p}{a+x^p}$

L'objet du chapitre

Dans ce chapitre nous présenterons le résultat principal de cette thèse [7]. Il s'agit d'étudier la non existence et l'unicité de cycles limites du système proie prédateur (H_p) ci-dessous qui appartient à la classe du système généralisé de Gause (3.10) avec la réponse fonctionnelle de Holling généralisée de la forme : $\frac{x^p}{a+x^p}$.

Dans [73], [74] et [75], Sugie et al. ont étudié le système (H_p) . En combinant leurs résultats, ils ont donné des conditions nécessaires et suffisantes pour l'unicité et la non existence de cycles limites du système (H_p) pour tout réel positif p . Dans ce chapitre nous allons donner un aperçu sur leurs résultats et

1. Apporter des modifications importantes aux conditions de Sugie et al. et reformuler de nouvelles conditions.

2. Donner une nouvelle condition suffisante pour la non existence.

3. Illustrer l'application de notre résultat par quelques exemples assistés par des simulations numériques.

4. Montrer par des simulations numériques que pour $p < 1$, le point d'équilibre positif perd sa stabilité (ou instabilité) globale et une bifurcation hétérocline peut se présenter.

4.1 Introduction

L'objet de ce chapitre est d'étudier la non existence et l'unicité de cycles limites du modèle proie-prédateur (H_p) suivant

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{yx^p}{a+x^p} \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{\mu x^p}{a+x^p} - d\right) \end{aligned} \quad (H_p)$$

où x et y représentent la densité de la population de la proie et celle du prédateur respectivement ; r, k, a, μ, d et p sont des paramètres positifs (p est un réel positif quelconque). Les paramètres sont définis comme suit :

(i) r et k sont le taux de croissance intrinsèque et la capacité de portée de la proie, respectivement ;

(ii) $\sqrt[p]{a}$ est la constante de la demi saturation du prédateur, qui représente la densité due la proie à laquelle la réponse fonctionnelle du prédateur est demi maximale ;

(iii) μ et d sont le taux de croissance maximum et le taux de mortalité du prédateur, respectivement.

La fonction $\frac{x^p}{a+x^p}$ est une classe de réponse fonctionnelle de Holling généralisée, dite de type II si $p \leq 1$ (de type Michaelis-Menten si $p = 1$) et de type III si $p > 1$.

Si

$$\mu > d \text{ et } k > x_p^* \stackrel{\text{def}}{=} \left(\frac{ad}{\mu-d}\right)^{1/p} \quad (E)$$

le système (H_p) admet le seul point d'équilibre (x_p^*, y_p^*) dans le premier quadrant

$$\{(x, y) : x > 0 \text{ et } y > 0\}, \text{ où } y_p^* = \frac{r\mu}{d} \left(1 - \frac{x_p^*}{k}\right) x_p^*$$

Il est clair que le système (H_p) n'admet pas de cycles limites quand (E) n'est pas satisfaite. Dans tout ce qui suit, on suppose que (E) est vérifiée.

Dans [73], [74] et [75], Sugie et al. ont étudié le système (H_p) . En combinant leurs résultats, ils ont donné des conditions nécessaires et suffisantes pour l'unicité et la non existence de cycles limites du système (H_p) pour tout réel positif p dans les deux théorèmes suivants :

Théorème 4.1.1 *Pour tout réel positif p , le système (H_p) admet un cycle limite unique si et seulement si*

$$[2\mu - p(\mu - d)] x_p^* < [\mu - p(\mu - d)] k \quad (4.1)$$

Théorème 4.1.2 *Pour tout réel positif p , le système (H_p) n'admet pas de cycle limite si et seulement si*

$$[2\mu - p(\mu - d)] x_p^* \geq [\mu - p(\mu - d)] k \quad (4.2)$$

Dans la section suivante nous allons apporter des modifications importantes aux conditions (4.1) et (4.2) et reformuler de nouvelles conditions de non existence et d'unicité de cycles limites pour le système.

4.2 Nouvelles formulations des conditions de Sugi et al.

Dans [73], [74] et [75], les auteurs ont négligé dans leurs démonstrations l'effet du signe dans les deux membres des inégalités (4.1) et (4.2). En effet :

Soit

$$0 < p < \frac{\mu}{\mu - d} \quad (4.3)$$

Par (4.3) on sait que $2\mu - p(\mu - d) > \mu - p(\mu - d) > 0$, d'où $\frac{\mu - p(\mu - d)}{2\mu - p(\mu - d)} > 0$, alors on peut reformuler les deux théorèmes ci-dessus respectivement dans les deux théorèmes suivants

Théorème 4.2.1 *Si (4.3) est satisfaite, alors le système (H_p) admet un cycle limite unique si et seulement si*

$$x_p^* < \left(\frac{\mu - p(\mu - d)}{2\mu - p(\mu - d)} \right) k \quad (4.4)$$

Théorème 4.2.2 *Si (4.3) est satisfaite, alors le système (H_p) n'admet pas de cycles limites si et seulement si*

$$x_p^* \geq \left(\frac{\mu - p(\mu - d)}{2\mu - p(\mu - d)} \right) k \quad (4.5)$$

Remarque 4.2.1 Du fait que $\frac{\mu}{\mu-d} > 1$, l'hypothèse (4.3) est équivalente à

$$0 < p \leq 1 \text{ ou } p > 1 \text{ et } \mu < \left(\frac{p}{p-1}\right) d$$

On peut déduire des deux théorèmes ci-dessus, une liste de conditions nécessaires ou suffisantes d'unicité ou de non existence de cycles limites du système (H_p) . Ces conditions sont simples à vérifier et qui ne fait pas apparaître p explicitement. En effet :

Posons $R(p) = \frac{\mu - p(\mu - d)}{2\mu - p(\mu - d)}$. Pour tout réel positif p , on a

$$\frac{dR}{dp} = \frac{\mu(d - \mu)}{(2\mu - p(\mu - d))^2} < 0$$

puisque $\mu > d$.

Si $0 < p < 1$ alors $R(1) < R(p) < R(0)$ d'où $\frac{d}{\mu + d} < R(p) < \frac{1}{2}$. On peut donc annoncer les quatre corollaires suivants

Corollaire 4.2.1 Soit $p < 1$. Alors

$$x_p^* > \frac{dk}{\mu + d}$$

est une condition nécessaire pour la non existence de cycles limites de (H_p) .

Corollaire 4.2.2 Soit $p < 1$. Si

$$x_p^* \leq \frac{dk}{\mu + d}$$

est satisfaite, alors (H_p) admet un cycle limite unique.

Corollaire 4.2.3 Soit $p < 1$. Alors

$$x_p^* < \frac{k}{2}$$

est une condition nécessaire pour l'unicité de cycles limites de (H_p) .

Corollaire 4.2.4 Soit $p < 1$. Si

$$x_p^* \geq \frac{k}{2}$$

est satisfaite, alors (H_p) n'admet pas de cycles limites.

Si $1 \leq p < \frac{\mu}{\mu-d}$ alors $R\left(\frac{\mu}{\mu-d}\right) < R(p) < R(1)$ d'où $0 < R(p) < \frac{d}{\mu+d}$.
On peut donc annoncer les deux corollaires suivants

Corollaire 4.2.5 Soit $1 \leq p < \frac{\mu}{\mu-d}$. Alors

$$x_p^* < \frac{dk}{\mu+d}$$

est une condition nécessaire pour l'unicité de cycles limites de (H_p) .

Corollaire 4.2.6 Soit $1 \leq p < \frac{\mu}{\mu-d}$. Si

$$x_p^* \geq \frac{dk}{\mu+d}$$

est satisfaite, alors (H_p) n'admet pas de cycles limites.

4.3 Nouvelle condition suffisante pour la non existence

Remarque 4.3.1 Si (4.3) n'est pas satisfaite, l'hypothèse (4.4) du théorème 4.2.1 n'est pas vérifiée et l'hypothèse (4.5) du théorème 4.2.2 est évidente.

Soit

$$p \geq \frac{\mu}{\mu-d} \quad (4.6)$$

Motivé par la remarque ci-dessus, on va démontrer que (4.6) est une condition suffisante pour la non existence de cycles limites du système (H_p) . Il s'agit du théorème suivant

Théorème 4.3.1 Si $p \in \left[\frac{\mu}{\mu-d}, 2\right]$ alors le système (H_p) n'admet pas de cycles limites.

Preuve. La stabilité locale de l'équilibre est déterminée par les valeurs propres de sa matrice Jacobienne du système (H_p)

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{r}{k}(k-2x) - \frac{apyx^{p-1}}{(a+x^p)^2} & -\frac{x^p}{a+x^p} \\ \frac{ap\mu yx^{p-1}}{(a+x^p)^2} & \frac{\mu x^p}{a+x^p} - d \end{pmatrix}$$

A l'équilibre positif $E^* = (x_p^*, y_p^*)$, le déterminant et la trace de J sont, respectivement

$$Det(J) = \frac{prd}{\mu^2 k} (\mu - d) (k - x_p^*) \text{ et } Tr(J) = \frac{r}{k} (k - 2x_p^*) - \frac{pr}{\mu k} (\mu - d) (k - x_p^*)$$

En utilisant (E) il est facile de déduire que $Det(J) > 0$, donc la stabilité locale de E^* dépend du signe de $Tr(J)$. En effet

$$\begin{aligned} Tr(J) &= \frac{r}{k} \left[(k - x_p^*) \left(1 - \frac{p}{\mu} (\mu - d) \right) - x_p^* \right] \\ &= \frac{r}{k} \left[\frac{\mu - d}{\mu} (k - x_p^*) \left(\frac{\mu}{\mu - d} - p \right) - x_p^* \right] \\ &< \frac{r}{\mu k} (\mu - d) (k - x_p^*) \left(\frac{\mu}{\mu - d} - p \right) \end{aligned}$$

De (4.6) on a $Tr(J) < 0$ alors (x_p^*, y_p^*) est localement asymptotiquement stable.

Pour démontrer la non existence des cycles limites quand $p \geq \frac{\mu}{\mu - d}$, on applique le théorème de Dulac. On définit la fonction de Dulac par $B(x, y) = \frac{y^{\alpha-1}}{x^p} (a + x^p)$, où α est un nombre réel à déterminer. La divergence du champs de vecteurs $\left(B \frac{dx}{dt}, B \frac{dy}{dt} \right)$ est $\frac{y^{\alpha-1}}{x^p} Q(x)$, où $Q(x) \in C^\infty(0, +\infty)$ donnée par

$$Q(x) = -\frac{2r}{k} x^{p+1} + (r + \alpha(\mu - d)) x^p + \frac{ar}{k} (p - 2) x - a(\alpha d + r(p - 1))$$

De l'analyse du plan de phase et le fait qu'un cycle limite de classe C^1 doit contenir un point d'équilibre dans son intérieur, on voit que tous les cycles limites de (H_p) se trouvent dans la bande $D = \{(x, y) \mid 0 < x < k, 0 < y < +\infty\}$. Pour appliquer le théorème de Dulac dans cette bande, on veut montrer que pour certains α convenablement choisis, $Q(x) \leq 0$ pour tout $x \in]0, k[$ et $Q(x)$ n'est pas identiquement nulle sur chaque intervalle de x . Afin d'étudier le signe de $Q(x)$, on doit calculer $Q'(x)$ et $Q''(x)$. On a

$$\begin{aligned} Q'(x) &= -\frac{2r}{k} (p + 1) x^p + p(r + \alpha(\mu - d)) x^{p-1} + \frac{ar}{k} (p - 2) \\ Q''(x) &= x^{p-2} \left[-\frac{2r}{k} p(p + 1) x + p(p - 1)(r + \alpha(\mu - d)) \right] \end{aligned}$$

Pour $x > 0$, on a $Q''(\bar{x}) = 0$ où $\bar{x} = \frac{k}{2r} \left(\frac{p - 1}{p + 1} \right) (r + \alpha(\mu - d))$ et

$$Q''(x) > 0 \text{ pour } x < \bar{x} \text{ et } Q''(x) < 0 \text{ pour } x > \bar{x}$$

On a $Q(0) = -a(\alpha d + r(p-1))$, $Q'(0) = \frac{ar}{k}(p-2)$ et $\lim_{x \rightarrow +\infty} Q(x) = \lim_{x \rightarrow +\infty} Q'(x) = -\infty$.

Si (4.6) est satisfaite, on a $p > 1$ et $\frac{-r}{d}(p-1) \leq \frac{-r}{\mu-d}$.

On choisi α tel que $\alpha \in \left[\frac{-r(p-1)}{d}, \frac{-r}{\mu-d} \right]$ alors $Q(0) \leq 0$ et $\bar{x} \leq 0$ donc Q' décroissante pour tout $x \geq 0$.

Si $p \leq 2$ on a $Q'(x) < 0$ pour $x > 0$ donc $Q(x) \leq 0$ pour tout $x > 0$. Alors le système (H_p) n'admet pas de cycles limites et la stabilité asymptotique locale de E^* implique sa stabilité asymptotique globale. ■

Remarque 4.3.2 *Il est facile de voir que $\frac{\mu}{\mu-d} \leq 2$ est équivalent à $\mu \geq 2d$.*

Dans la démonstration ci-dessus, si $p > 2$, il existe $x_1 > 0$ tel que $Q'(x_1) = 0$ et $Q'(x) > 0$ pour $x < x_1$ et $Q'(x) < 0$ pour $x > x_1$. On peut alors annoncer la proposition suivante

Proposition 4.3.1 *Soit $p \in \left[\frac{\mu}{\mu-d}, +\infty \right) \cap (2, +\infty)$. Si $Q(x_1) < 0$ ou $Q(x_1) \geq 0$, $Q(k) < 0$ et $Q'(k) > 0$ pour certains α convenablement choisis dans $\left[\frac{-r(p-1)}{d}, \frac{-r}{\mu-d} \right]$, alors le système (H_p) n'admet pas de cycles limites dans la bande D .*

Preuve. Si $Q(x_1) < 0$ alors $Q(x) < 0$ pour $x \geq 0$. Sinon, ils existent $0 < x_2 < x_1 < x_3$ tels que $Q(x_2) = Q(x_3) = 0$ et $Q(x) > 0$ pour $x_2 < x < x_3$ et $Q(x) < 0$ pour $0 < x < x_2$ ou $x > x_3$. Et comme $Q(k) < 0$ et $Q'(k) > 0$ alors $k < x_2$, donc $Q(x) < 0$ pour tout $0 < x < k$. Alors le système (H_p) n'admet pas de cycles limites dans la bande D et la stabilité asymptotique locale de E^* implique sa stabilité asymptotique globale. ■

Remarque 4.3.3 *Dans le modèle (2.12) présenté dans le chapitre 2 (voir page 32), on déduit que dans tous les cas, E^* est instable et on peut démontrer que ce système n'admet pas de cycle limites. Il suffit d'appliquer le théorème de Dulac avec la fonction de Dulac $B(x, y) = \frac{y^{\alpha-1}}{x}(b+x)$, où α est arbitrairement choisis dans l'intervalle $\left] -\infty, \frac{-r}{\mu-d} \right]$.*

4.4 Quelques exemples d'application et simulations

Dans cette section, on va illustrer l'application des résultats des deux sections ci-dessus par quelques exemples à l'aide de simulations numériques confectionnées par Phaser 3.0, un logiciel simulateur de systèmes dynamiques.

Exemple 4.4.1 Pour $p = 1.5$, on considère le système (H_p) où $a = 0.2, \mu = 1.5, d = 1, r = 10$. On prend les deux valeurs initiales $(0.8, 8)$ et $(0.5, 1.5)$.

1. Pour $k = 3$, l'unique point d'équilibre est instable dans le premier quadrant est $(x_p^*, y_p^*) = (0.54, 7.92)$. On a $d < \mu < 3d$ et $x_p^* < \frac{k}{3}$, alors d'après le théorème 4.2.1 le système $(H_{1.5})$ admet un cycle limite unique globalement asymptotiquement stable autour de (x_p^*, y_p^*) , (voir Figure 4.1).

2. For $k = 1.3$, l'unique point d'équilibre globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant est $(x_p^*, y_p^*) = (0.54, 4.73)$. On a $d < \mu < 3d$ et $\frac{k}{3} < x_p^* < k$, alors d'après le théorème 4.2.2 le système (H_p) n'admet pas de cycles limites, (voir Figure 4.2).

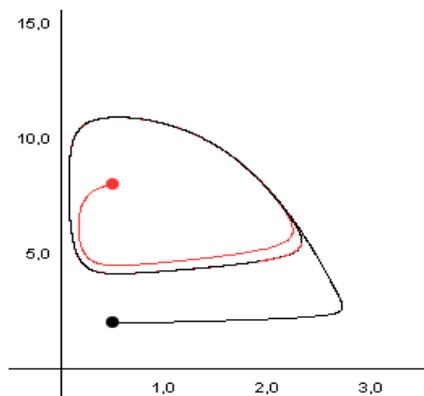


Fig 4.1 : limite cycle GAS

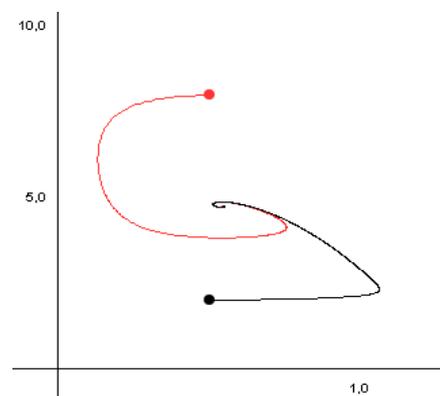


Fig 4.2 : Equilibre positif GAS

Exemple 4.4.2 Pour $p = 1.5$, si $\mu = 2, d = 0.5$, on a $p > \frac{\mu}{\mu - d}$. On considère le système (H_p) avec $a = 2, r = 10$ et $k = 2$. On prend les deux valeurs initiales $(2, 20)$ et $(0.15, 15)$. L'unique point d'équilibre globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant est $(x_p^*, y_p^*) = (0.763, 18.876)$. Alors d'après le théorème 4.3.1, le système (H_p) n'admet pas de cycles limites (voir Figure 4.3).

Exemple 4.4.3 Pour $p = 3$, on considère le système (H_p) où $a = 2, \mu = 2, d = 1, r = 5$ et $k = 5$. On prend les deux valeurs initiales $(0.5, 4)$, $(4, 30)$ et $(5, 10)$. L'unique point d'équilibre globalement asymptotiquement stable dans le premier quadrant est $(x_p^*, y_p^*) = (1.26, 4.66)$. Pour $\alpha = -5$ on a $Q'(x_1) = 0$ pour $x_1 = \frac{1}{4}4^{\frac{2}{3}}$ tel que $Q'(x) > 0$ pour $x < x_1$ et $Q'(x) < 0$ pour $x > x_1$ et $Q(x_1) < 0$. Alors d'après la proposition 4.3.1, le système (H_p) n'admet pas de cycles limites (voir Figure 4.4).

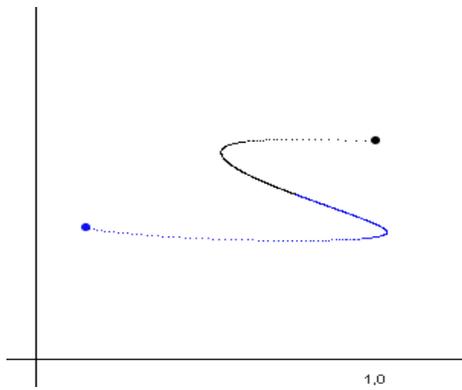


Fig 4.3 : E^* GAS, $\frac{\mu}{\mu - d} \leq p \leq 2$

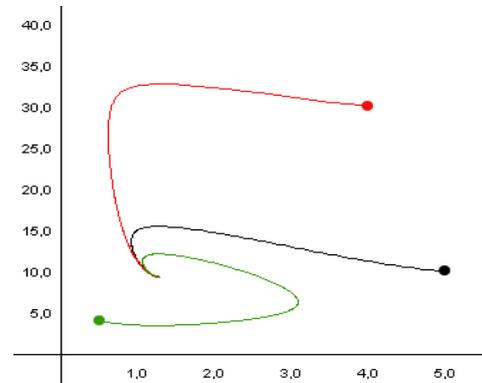


Fig 4.4 : E^* GAS, $p > 2$

4.5 Quelques remarques sur le cas $p < 1$

Enfin et avant d'achever ce chapitre, on va jeter un coup d'œil sur le cas $p < 1$. On peut souligner les points suivants :

R1. La réponse fonctionnelle $h(x) = \frac{x^p}{a+x^p}$ présente une singularité en 0, i.e. $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{d}{dx} \left(\frac{x^p}{a+x^p} \right) = +\infty$.

R2. Bien que l'origine $(0, 0)$ est un point d'équilibre bien défini pour le système (H_p) , ce dernier ne peut pas être linéarisé en $(0, 0)$. Ainsi, la stabilité locale de $(0, 0)$ ne peut pas être étudiée. En effet,

Pour $p < 1$, on a

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(0, 0) & 0 \\ \frac{\partial g}{\partial x}(0, 0) & -d \end{pmatrix}$$

tel que $\frac{\partial f}{\partial x}(x, y) = \frac{r}{k}(k - 2x) - \frac{apyx^{p-1}}{(a + x^p)^2}$ et $\frac{\partial g}{\partial x}(x, y) = \frac{ap\mu yx^{p-1}}{(a + x^p)^2}$, qui ne sont pas définies en $(0, 0)$, puisque $p - 1 < 0$, c-à-d. $\frac{\partial f}{\partial x}(0, 0)$ et $\frac{\partial g}{\partial x}(0, 0)$ n'existent pas !

Cette singularité à l'origine, tout en causant beaucoup de difficulté dans l'analyse de notre système, contribue de manière significative à la richesse de la dynamique du modèle (H_p) .

R3. On peut montrer par des simulations numériques que dans le cas $p < 1$, la premier quadrant est divisé en deux régions attractantes et l'unique point d'équilibre positif dans l'une d'elles est localement asymptotiquement stable (LAS) ou instable entouré par un cycle limite stable et une bifurcation hétérocline se produit. **Bien que le problème reste analytiquement ouvert.** En effet :

Pour $p = 0.5$, on considère le système (H_p) où $a = 2, \mu = 2, d = 1, r = 5$. On prend trois valeurs initiales $(10.8), (10, 25)$ et $(0.5, 15)$.

1. Pour $k = 9$, l'unique point d'équilibre dans le premier quadrant $E^* = (x_p^*, y_p^*) = (4, 22.2)$ est localement asymptotiquement stable. On a $\mu > d$ et $\frac{3}{7}k < x_p^* < k$, alors d'après le théorème 4.2.2 le système (H_p) n'admet pas de cycles limites, (voir Figure 4.5).

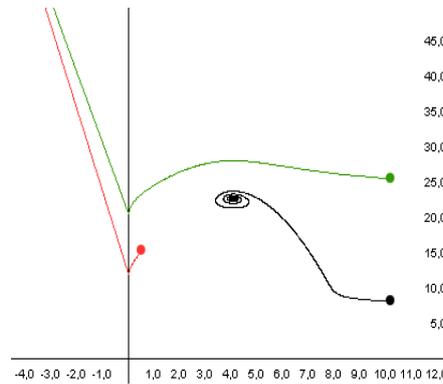


Fig 4.5 : E^* est LAS

Cela signifie que pour un nombre initial de population de proies et de prédateurs dans le bassin d'attraction de E^* , on a $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 4$ et $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 22.2$ et à l'extérieur duquel les deux populations sont en état d'extinction.

2. Pour $k = 9.5$, on prend les trois valeurs initiales $(x(0), y(0)) = (10, 8), (0.5, 25)$ et $(10, 38)$.

Pour $0 < r \leq 8.8$, le système (H_p) admet un cycle limite unique (théorème 4.2.1) qui est localement asymptotiquement stable autour de l'unique point d'équilibre instable $E^* = (x_p^*, y_p^*) = (4, 23.158)$. Le système (H_p) admet aussi deux points d'équilibre, l'origine $E_0 = (0, 0)$ et $E_1 = (k, 0)$, (voir Figure 4.6). Pour E_1 on a :

$$J(k, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{k^p}{a+k^p} \\ 0 & \frac{\mu k^p}{a+k^p} - d \end{pmatrix}$$

d'après (E), on a $\frac{\mu k^p}{a+k^p} - d > 0$ donc E_1 est un point selle (côl).

Comme le paramètre de bifurcation augmente (pour $r = r_0$ avec $8, 8 < r_0 < 8, 85$), le cycle limite se développe jusqu'à son intersection avec l'origine. Lorsque le paramètre de bifurcation augmente d'avantage ($r \geq 8.85$), le cycle limite disparaît complètement, (voir Figure 4.7) on prend ici les valeurs initiales (10, 8), (0.5, 20) et (10, 38).

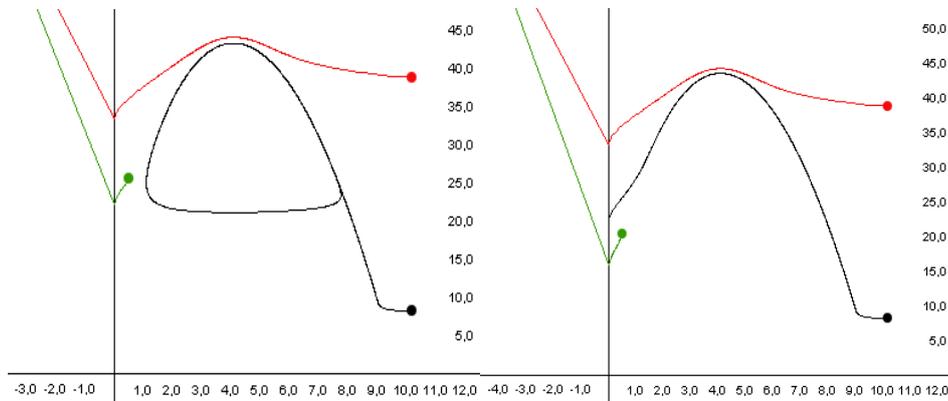


Fig 4.6 : Cycle limite LAS

Fig 4.7 : Le cycle limite disparaît

Enfin, pour le cas $p < 1$, on peut annoncer les deux conjectures suivantes

Conjecture 4.5.1 *Si $p < 1$, le premier quadrant est divisé en deux régions attractantes et le système (H_p) admet un point d'équilibre positif localement asymptotiquement stable et il n'a pas de cycles limites si et seulement si l'hypothèse (4.5) est satisfaite.*

Conjecture 4.5.2 *Si $p < 1$, le premier quadrant est divisé en deux régions attractantes et le système (H_p) admet un cycle limite unique et localement asymptotiquement stable.*

tiquement stable si et seulement si l'hypothèse (4.4) est satisfaite. Une bifurcation hétérocline se produit pour des paramètres appropriés.

Cette remarque peut nous conduire à découvrir une nouvelle classe de population de prédateurs caractérisée par un taux d'attaque très élevé pour de très petites densités de proies et un besoin d'une grande quantité de proies pour atteindre la satiété, i.e : $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{d}{dx} \left(\frac{x^p}{a+x^p} \right) = +\infty$ and $\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{x^p}{a+x^p} = 1$, (see Figure 4.8).

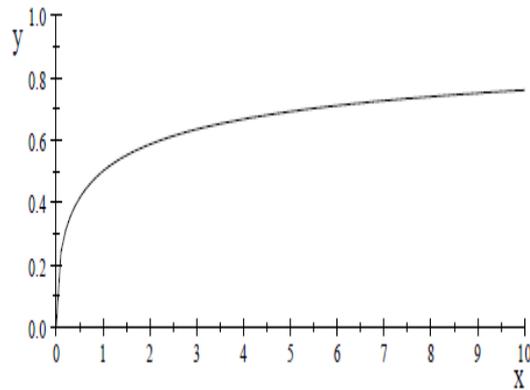


Fig. 4.8 : $\frac{x^p}{1+x^p}$, $p = 0.5$

Conclusion et perspectives

Les travaux qui ont été présentés dans cette thèse font partie du cadre plus général de l'écologie mathématique. Il s'agit plus exactement d'étudier la dynamique de deux populations en interaction de type prédation par l'analyse mathématique qualitative de modèle proie-prédateur présenté par un système autonome de deux équations différentielles ordinaires de premier ordre avec des conditions initiales positives. Nous sommes intéressés plus particulièrement à étudier l'existence, la stabilité globale, la non existence et l'unicité de deux comportements essentiels caractérisant la dynamique de deux populations à savoir l'état stationnaire (point d'équilibre) et l'état oscillatoire (cycle limite), ces deux derniers jouent un rôle primordial dans la bonne compréhension du fonctionnement d'un écosystème.

Le résultat principal [7] auquel nous avons abouti dans le quatrième chapitre comporte trois résultats partiels :

1. Nous avons mis en valeur les résultats de Sugie et al. ([73], [74] et [75]) sur l'unicité et la non existence de cycles limites du modèle (H_p) .

2. En utilisant le critère de Dulac-Bendixon, nous avons démontré que (4.6) est une nouvelle condition suffisante pour la non existence de cycles limites du modèle (H_p) , on constate que cette condition est simple reliant seulement les trois paramètres positifs μ , d et p et qu'on peut la vérifier visuellement, c.à.d. sans faire trop de calculs, il suffit de jeter un coup d'œil aux paramètres du modèle (H_p) et de voir si (4.6) est satisfaite ou non !

3. Pour le cas $p < 1$, les différentes simulations numériques effectuées pour le système (H_p) montrent que la singularité de la réponse fonctionnelle à l'origine tout en causant beaucoup de difficultés dans l'analyse du système, contribue de manière significative à la richesse de la dynamique du modèle (H_p) , ce qui rend la valeur $p = 1$ un paramètre de bifurcation au dessous duquel le système (H_p) change de dynamique d'une façon dramatique et mène à des catastrophes pour

les deux populations. Tout cela évoque le problème ouvert suivant : Peut-on affirmer les deux conjectures annoncées à la fin du chapitre 4? et répondre aux questions épineuses suivantes :

3.1 Démontrer que la stabilité locale de l'attracteur (point d'équilibre ou cycle limite) n'implique pas sa stabilité globale?

3.2 Localiser explicitement les limites qui séparent les deux régions attractantes du premier quadrant?

3.3 Dans le cas où le cycle limite existe, déterminer une relation combinant des paramètres du système (H_p) (notamment k et r) pour laquelle une bifurcation hétérocline se produit? Déterminer l'équation du cycle hétérocline?

3.4 Etudier la dynamique des trajectoires du système au voisinage de l'origine qui apparemment semble très riche et complexe.

3.5 Etudier le modèle de Gause (3.10) dans le cas où la réponse fonctionnelle du prédateur $h(x)$ présente une singularité à l'origine, i.e. $h'(0^+) = +\infty$.

Enfin, le cas $p < 1$ nous incite à rechercher en s'appuyant sur les spécialistes dans la biologie et l'écologie animales pour découvrir une nouvelle classe de populations de proies et prédateurs caractérisée par des prédateurs ayant un taux d'attaque très élevé pour de très petites densités de proies et un besoin à une grande quantité de proies pour atteindre la satiété.

Autrement dit : Existe-il d'interaction entre populations dans la nature qui serait modélisée par le système (H_p) avec $p < 1$.

Bibliographie

- [1] Abrams PA, Ginzburg LR. The nature of predation : prey dependent, ratio dependent or neither ? TREE 2000 ;15 :337–41.
- [2] Albrecht, F., Gatzke, H. and Wax, N., Stable limit cycles in prey-predator populations, Science, 181 :1073-1074 (1973).
- [3] Arditi, R., Ginzburg, L.R. : Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. J. Theor.Biol., 139 : 311-326 (1989).
- [4] Bedford, T. and Swift, J., New Directions in Dynamical systems, London Mathematical Society, Lecture Notes ; vol. 127, Cambridge University Press, Cambridge (1986).
- [5] Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. Ecology : from individuals to ecosystems. Fourth edition ed. Blackwell Publishing.
- [6] Begon, M., J.L. Harper, C.R. Ecology. Individuals, populations and communities, Blackwell Science, Oxford, 1068 p. Townsend, (1996).
- [7] Beroual, N. and Bendjeddou, A., On a Predator–Prey System with Holling Functional Response : $((x^{\{p\}})/(a+x^{\{p\}}))$, Natl. Acad. Sci. Lett., (2015), (à apparaître).
- [8] Berryman, A. A., Population : a central concept for ecology ? Oikos 97 :439–442 (2002).
- [9] Cheng, K. S., Uniqueness of a limit cycle for a predator-prey system, SIAM J. Math. Anal. 12 (1981), 541-548.
- [10] Cheng, K.-S., Hsu, S. B. and Lin, S. S., Some results on global stability of a predator-prey system, J. Math. Biol, 12 :115-126 (1981).
- [11] Cherkas, L. A. and Zhilevich, L. I., Some tests for the absence or uniqueness of limit cycles. Differential Equations 6 :891-897 (1970).

-
- [12] Coddington, E. A. and Levinson, N., Theory of Ordinary Differential Equations, McGraw-Hill, New York, 1955.
- [13] Combes, C. : Intéractions durables. Ecologie et évolution du parasitisme. éd. Masson (1995).
- [14] Combes, C. : Pour la science N 297 Juillet (2002).
- [15] Creel, S., G. Spong, and N. Creel. Carnivore conservation, chap. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores, pages 35–60. Conservation Biology 5. The Press Syndicate of the University of Cambridge 2001.
- [16] DeAngelis, D.L., Goldstein, R.A., O’Neill, R.V. A model for trophic interactions. Ecology, 56 : 881-892 (1975).
- [17] Dragilev A. V. Periodic solutions of the differential equation nonlinear oscillations. Prikl. Mat. Mekh. 16 :85-88 (1952).
- [18] Fibonacci, L., Liber abaci, reproduit dans, A Translation into Modern English of Leonardo Pisano’s Book of Calculation, Springer-Verlag, New-York, (2004).
- [19] Filippov, A. F., A sufficient condition for existence of a stable limit cycle for a second-order equation. Mat. Sb. 30 :171-180 (1952) (en russe).
- [20] Freedman, H. I and Waltman, P., Perturbation of two dimensional predator-prey equations, SIAM J. Appl. Math. 28 :1-10 (1975).
- [21] Freedman, H. I and Waltman, P., Perturbation of two dimensional predator-prey equations with an unperturbed critical point, SIAM J. Appl. Math. 29 :719-733 (1975).
- [22] Freedman, H. I. and So, J. W. H., Global stability and persistence of simple food chains, Math. Biosci. 76 :69-86 (1985).
- [23] Freedman, H. I., Deterministic Mathematical Models in Population Ecology, Marcel Dekker, New York (1980).
- [24] Gause, G.F., The struggle for existence, Williams and Wilkins, Baltimore, (1935).
- [25] Gavrilov, L., The infinitesimal 16th Hilbert problem in the quadratic case, Invent. Math. 143 :449-497 (2001).
- [26] Getz, W.M. Population dynamics : a unified approach. J. Theor. Biol., 108 :623-643 (1984).

- [27] Goh, B.-S., Global stability in a class of predator-prey models, *Bull. Math. Biol.*, 40 : 525-533 (1978).
- [28] Grimm, V., and S. F. Railsback. *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press, 2005.
- [29] Hale, J. K., *Ordinary differential equations*, Wiley-Interscience, New York, 1969.
- [30] Hasík, K., Uniqueness of limit cycle in predator-prey system with symmetric prey isocline, *Math. Biosci.* 164 :203–215 (2000).
- [31] Hassel, M.P., Varley, G.C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, 223 :1133-1136 (1969).
- [32] Hilbert D, *Mathematische Probleme*, Lecture, Second Internat. Congr. Math. Paris (1900).
- [33] Holling, C. S., Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *Canadian Entomologist*, 91, 385-398, (1959).
- [34] Holling, C. S., The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawy, *Canadian Entomologist*, 91, 293-320, (1959).
- [35] Holling, C. S., The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation, *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, Vol. 45, 3–60 (1965).
- [36] Hsu, S. B. On the global stability of a predator-prey system, *Math Eiosci.* 39 :1-10 (1978).
- [37] Hsu, S. B., Hubbel, S. P. and Waltman, P., Competing predators, *SIAM J. Appl. Math.* 35 :525-617 (1978).
- [38] Huang Ke-cheng. On the existence of limit cycles of the system $dx/dt=h(y)-F(x), dy/dt=-g(x)$. *Acta Math. Sinica* 23 :483-490 (1980) (en chinois).
- [39] Huang X and Sun P. Uniqueness of limit cycles in a liénard-type system, *J. Math. Anal. Appl.*; 184 :348-359 (1994).
- [40] Huang, X. C. and Merrill, S., Condition for uniqueness of limit cycles in general predator-prey system, *Math. Biosci.*, 96 :47-60 (1989).
- [41] Hwang, T. W., Uniqueness of the Limit Cycle for Gause-Type Predator-Prey Systems, *J. Math. Anal. Appl.*, 238 :179-195 (1999).

-
- [42] Ilyashanko, Y. and Yakovenko, S., Concerning the Hilbert 16th problem. Trans. Amer. Math. Soc. Ser. 2 :165 (1995).
- [43] Jost C, Ellner SP. Testing for predator dependence in predator-prey dynamics : a non-parameteric approach. Proc R Soc Lond B; 267 :1611-20 (2000).
- [44] Kingland, S., Modeling Nature. University of Chicago Press 1985.
- [45] Kolmogorov, A.N., . Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza. Giornale dell' Istituto Italiano degli Attuari, 7 : 74-80 (1936).
- [46] Kuang Y and Freedman H. I. uniqueness of the limit cycles in Gauss-type models of predator-prey systems. Maths Biosci. 88 :67-84 (1988).
- [47] Kuang, Y., Global stability of Gause-type predator-prey systems, J. Math. Biology, 28 :463-474 (1990).
- [48] Levinson N. and O. K. smith. A general equation for relaxation oscillations. Duke Mathematics Journal. 9 :382-403 (1942).
- [49] Li, B. Y. and Zhang, Z. F., A note on a result of G. S. Petro about the weakened 16th Hilbert problem, J. Math. Anal. App. 190 :266-271 (2001).
- [50] Liénard A. Eude des oscillations entretenues. Rev. générale de l'électricité, 23 :901-902 (1928).
- [51] Liou, L.P. and Cheng, K. S. Global stability of a predator-prey system, J. Math. Biol, 26 :26-71 (1988).
- [52] Liou, L.P. and Cheng, K. S., On the uniqueness of a limit cycle for a predator-prey system, SIAM J. Math. Anal. 19. N°4 :867-878 (1988).
- [53] Liu Y Geometric criteria for the nonexistence of cycles in Gause-type predator-prey systems. Proc Am Math Soc, vol. 133, n° 12 :3619-3626 (2005).
- [54] Lotka, A.J., Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore (1925).
- [55] Lotka, A.J., Undamped oscillations derived from the law of mass action. J. Amer. Chem. Soc., 42 :1595-1599 (1920).
- [56] Malthus, T.R., An Essay on the Principle of Population, printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London (1798).
- [57] May, R. M., Limit cycles in predator-prey communities, Science, 177 :900-902 (1972).

-
- [58] McIntosh, R., *The background to ecology : concept and theory*. Cambridge University Press 1985.
- [59] Menten, L., and M. Michaelis, *Die Kinetik der Invertinwirkung*. *Biochem* 49 : 333–369 (1913).
- [60] Monod, J., *The growth of bacterial cultures*. *Annual Review of Microbiology* 3 :371 (1949).
- [61] Murdoch, W. W., *The functional response of predators*. *Journal Of Applied Ecology* 10 :335–342 (1973).
- [62] Murray, J.D., *Mathematical Biology*. Springer Verlag, New York (1989).
- [63] Pielou, E.C., *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York (1977).
- [64] Poincaré H, *Mémoire sur les courbes définies par une équation différentielle*. Vol. 1, Gauthier Villars, Paris, reprint (1928).
- [65] Rascigno, A. and Richardson, I. W, *On the competitive exclusion principle*, *Bull. Math. Biophys.* 27 :85-89 (1965).
- [66] Renshaw, E. *Modelling Biological Populations in Space and Time*, Cambridge Studies in Mathematical Biology, Cambridge University Press (1991).
- [67] Ricker, W. *The consumption of young sockeye salmon by predaceous fish*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 5 :293–313 (1941).
- [68] Rosenzweig, M., and R. MacArthur, *Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions*. *The American Naturalist* 97 :209–223 (1963).
- [69] Roussaire, R., *Bifurcations of Planar Vector Fields and Hilbert's sixteen problem*, Springer-Verlag, New York 1998.
- [70] Sanone G. *Sopra lequazione di A. lienard delle oscillazioni di rilassamento*. *Annali di Matematica Pura ED Applicatae*. 28 :4.153-181 (1949).
- [71] Slobodkin, L., *Growth and regulation of animal populations*. Holt, Rinehart and Winston 1961.
- [72] Smaragdova N. P, Gause G. F., Witt A. A. *Further studies on the interaction between predator and prey*. *Journal of Animal Ecology* 5 :1-18 (1936).
- [73] Sugie, J. and Katayama, M., *Global asymptotic stability of a predator-prey system of Holling type*, *Nonlinear Anal.* 38 :105-121 (1999).

-
- [74] Sugie, J., Uniqueness of limit cycles in a predator-prey system of Holling-type functional response, *Quart. Appl. Math.* 58 :577-590 (2000).
- [75] Surgie, J., Kohno, R. and Miyazaki, R., On a predator-prey system of Holling Type, *Proceedings of the American Mathematical Society*, vol. 125, n° 7 : 2041-2050 (1997).
- [76] Sutherland, W., *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press 1996.
- [77] Van Der Pol B. On "relaxation-oscillations", *Philos. Magazine* (7) 2 :978-992 (1926).
- [78] Verhulst, P.F., Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement, *Corresp. Math. Phys.*, X, 113-121, (1838).
- [79] Volterra, V., *Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*, Gauthier-Villars, Paris, (1931).
- [80] Yan-Qian Ye. *Theory of limit cycles*. American Mathematical Society. Volume 66 (1986).
- [81] Yodzis, P. Predator-Prey theory and management of multiepecies fisheries. *Ecol. Appl.*, 4 (1) :51-58 (1994).
- [82] Zhang Z, Ding T, Huang W and Dong Z. *Qualitative Theory of Differential equations*. Providence, RI : American Mathematical Society 1992.
- [83] Zhang Z. On the uniqueness of the limit cycles of some nonlinear oscillation equations. *Dokl. Acad. Nauk* 119 :659-62 (1958).
- [84] Zhang Z. Proof of the uniqueness of the limit cycles of generalized Lienard equation. *Appl. Anal.* 23 :63-76 (1986).

ملخص

الهدف من هذه الرسالة هو الدراسة النوعية لنماذج رياضية مطبقة على ديناميكية السكان. درسنا تحديدا ديناميكية نماذج المفترس والفريسة المعرفة بنظام مستقل لمعادلتين تفاضليتين عاديتين من الرتبة الأولى مع شروط أولية إيجابية. نهتم بدراسة الوجود، الوحدانية، الاستقرار الشامل و عدم الوجود لاثنتين من السلوكيات الأساسية التي تميز ديناميكية اثنتين من السكان و هم نقطة التوازن و حالة الاهتزاز (مدار نهائي). انطلاقا من نتائج سابقة، قمنا بإعادة صياغة شروط جديدة للوجود والوحدانية. قدمنا أيضا شرطا كافيا جديدا لعدم الوجود وبواسطة المحاكاة العددية أظهرنا تطبيق هذه النتائج عن طريق عدة أمثلة. أنهينا هذه الأطروحة بالإعلان عن اثنتين من التخمينات الهامة التي أثارنا فيها بعض المسائل المفتوحة.

Résumé

L'objet de cette thèse est l'étude qualitative de modèles mathématiques appliqués à la dynamique des populations. On étudie plus particulièrement la dynamique de modèles proie-prédateur présentés par un système autonome de deux équations différentielles ordinaires de premier ordre avec des conditions initiales positives. On s'intéresse à étudier l'existence, l'unicité, la stabilité globale et la non existence de deux comportements essentiels caractérisant la dynamique de deux populations en interaction à savoir l'état stationnaire (point d'équilibre) et l'état oscillatoire (cycle limite). A partir de résultats précédents, nous avons reformulé de nouvelles conditions de non existence et d'unicité. Nous avons aussi donné une nouvelle condition suffisante pour la non existence et à l'aide de simulations numériques, nous avons illustré l'application de ces résultats par des exemples. Nous avons conclu cette thèse par l'annonce de deux conjectures importantes dans lesquelles nous avons évoqué quelques problèmes ouverts.

2010 Mathematics Subject Classification : 34C05; 34C23; 34C60; 37G15; 92D25.

Mots clés : Modèle proie-prédateur; réponse fonctionnelle de Holling; cycle limite, unicité ; non existence ; stabilité globale ; bifurcation hétérocline.

Abstract

The purpose of this thesis is the qualitative study of mathematical models applied to population dynamics. We specifically studied the dynamics of predator-prey models presented by an autonomous system of two ordinary differential equations of first order with positive initial conditions. We are interested in studying existence, uniqueness, global stability and non-existence of two key behaviors that characterize the dynamics of two populations on interaction, namely the steady state (equilibrium) and oscillatory state (cycle limit). From previous results, we have reformulated new conditions of nonexistence and uniqueness. We have also given a new sufficient condition for the nonexistence and by numerical simulations, we have shown the application of these results by some examples. We conclude this thesis by the announcement of two important conjectures in which we discussed some open problems.

2010 Mathematics Subject Classification : 34C05; 34C23; 34C60; 37G15; 92D25.

Keywords : Predator-prey models; functional response of Holling; limit cycle, uniqueness; nonexistence; global stability; homoclinic bifurcation.