Analyse mathématique et simulations d'un modèle prédateur-proie en milieu insulaire hétérogène

Sébastien Gaucel

▶ **To cite this version:**

Sébastien Gaucel. Analyse mathématique et simulations d'un modèle prédateur-proie en milieu insulaire hétérogène. Mathématiques [math]. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 2005. Français. NNT : . tel-00263910

HAL Id: tel-00263910
https://theses.hal.science/tel-00263910

Submitted on 13 Mar 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

$N°$d'ordre : 3089

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I

ÉCOLE DOCTORALE DE MATHÉMATIQUES ET INFORMATIQUE

par **Sébastien GAUCEL**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES

ANALYSE MATHÉMATIQUE ET SIMULATIONS D'UN MODÈLE PRÉDATEUR-PROIE EN MILIEU INSULAIRE HÉTÉROGÈNE

Soutenue le : 8 Décembre 2005

Après avis de Messieurs :

Horst MALCHOW	Professeur, Université d'Osnabrück	**Rapporteurs**
Jean-Christophe POGGIALE	Professeur, Université Aix-Marseille II	

Devant la commission d'examen formée de :

Pierre FABRIE	Professeur, Université Bordeaux 1	**Président**
Jacques HENRY	Directeur de Recherche, INRIA	**Rapporteur**
Michel LANGLAIS	Professeur, Université Victor Segalen Bordeaux 2	**Examinateurs**
Horst MALCHOW	Professeur, Université d'Osnabrück	
Jean-Christophe POGGIALE	Professeur, Université Aix-Marseille II	
Dominique PONTIER	Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1	

- 2005 -

Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent bien entendu à Michel Langlais, pour le sujet passionnant qu'il m'a donné, pour les excellentes conditions matérielles et scientifiques dans lesquelles j'ai travaillé et pour sa grande disponibilité. Je le remercie enfin d'avoir encadré mes travaux depuis le stage de DEA, et ainsi d'avoir guidé mes premiers pas dans le métier de la recherche.
Je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble des membres du jury qui m'ont fait l'honneur de bien vouloir examiner mon travail :

> Horst Malchow et Jean-Christophe Poggiale pour avoir accepté d'être rapporteurs, pour avoir consacré du temps et de l'énergie à la lecture de mon manuscrit et pour leurs conseils qui m'ont permis de l'améliorer.
>
> Pierre Fabrie et Jacques Henry pour avoir accepté d'examiner cette thèse.
>
> Dominique Pontier pour son jugement sur la cohérence biologique de mes travaux, pour les discussions fructueuses que nous avons pu mener, et enfin pour la mise à disposition de données biologiques.

Ma reconnaissance va également à Thierry Colin pour m'avoir mis en contact avec Michel Langlais pour mon stage de DEA ainsi que pour sa disponibilité et son indéfectible bonne humeur.

Merci plus généralement à tous les membres, doctorants et ex-doctorants du MAB, à l'équipe de Dynamique des Populations qui m'a accueilli dans ses locaux pendant ces années, et enfin à tous les membres du staff technique de l'UFR Sciences et Modélisation pour leur compétence et leur gentillesse.

Un grand merci aux amis de la salle des doctorants, Jean-marc, Cécile, Wilf, Emma, Lolotte, Chahrazed... et Cédric, avec qui j'ai partagé ces années et qui ont su pimenter la vie quotidienne.

Je terminerai cette série de remerciements par les proches, amis, parents que je n'ai pas cités et qui n'ont pas besoin de l'être pour savoir qu'ils comptent pour moi, avec tout de même une pensée particulière pour celle qui m'a supporté durant toutes ces années, elle se reconnaîtra.

Introduction Générale

Présentation générale

La formulation mathématique des problèmes biologiques est une étape indispensable à une meilleure compréhension de ces phénomènes. De fait, l'étude de ces problèmes biologiques requiert la collaboration de scientifiques de différentes disciplines (biologie, mathématiques, informatique) au sein d'une science commune, les biomathématiques. La première étape dans la démarche d'un biomathématicien consiste à établir un modèle mathématique adapté au problème biologique considéré.
Ce travail de modélisation peut se faire de deux façons, soit en partant de la théorie pour construire des modèles généralistes qu'il s'agira ensuite d'appliquer à des problèmes existants, soit à partir de phénomènes biologiques observés pour lesquels on va établir des modèles adaptés.
C'est la seconde méthodologie qui s'applique dans notre travail. Une fois le problème biologique formalisé, l'analyse mathématique et les simulations numériques permettent de vérifier la validité du modèle, la cohérence avec les observations biologiques.

Au cours de ces années de thèse, nous nous sommes intéressés à une branche précise des biomathématiques : la dynamique des populations.

L'étude présentée ici porte sur la construction et l'analyse de modèles mathématiques déterministes continus pour gérer les interactions entre plusieurs espèces évoluant dans un environnement insulaire. Le système biologique considéré est du type Prédateur-Compétiteur-Proie avec une population de proies natives et deux espèces introduites, une population de prédateurs et une population de proies intermédiaires ou compétiteurs.

Dans les chapitres introductifs suivants, nous allons présenter la problématique biologique qui a motivé l'étude de ces problèmes de dynamique de populations et qui nous a donné une orientation lors des simulations numériques.
Après un court historique des modèles continus les plus usités, nous décrirons la construction des principaux modèles qui font l'objet de cette étude.

Le présent manuscrit se découpe ensuite en deux parties.

Dans la première partie, nous considérerons le cas de populations faiblement structurées, i.e. dans notre cas sans structuration spatiale.

Le premier chapitre présente l'étude mathématique d'un modèle ratio-dépendant issu des travaux de F. Courchamp et G. Sugihara, [19]. Ce chapitre reprend et complète les résultats parus dans [19] et donne une justification mathématique plus détaillée.
Nous considérons le système proie-prédateur en l'absence de compétiteurs, le modèle mathématique associé est un système d'équations différentielles ordinaires ayant une singularité lorsque la densité de la population des proies est nulle. L'étude mathématique de ce modèle va mettre en évidence diverses dynamiques possibles telles que l'extinction en temps fini ou infini d'une ou plusieurs espèces, la coexistence stable des deux populations considérées ; ces dynamiques pouvant dépendre à la fois des paramètres démographiques et des densités initiales de populations. L'analyse de stabilité ainsi que les simulations numériques feront apparaître en outre une bifurcation de Hopf.

Dans le chapitre 2, on introduit la population des compétiteurs dans notre système biologique, voir [19] et Couchamp et al. [20]. Il s'agit de justifier mathématiquement les résultats parus dans [19] et [20]. L'analyse mathématique devient plus complexe mais nous permet néanmoins de mettre en évidence des cas d'extinction en temps fini des solutions, ou bien encore d'existence globale de ces solutions sur un intervalle de temps infini. Ici encore, des simulations numériques viennent compléter notre étude.
Les travaux présentés dans ces deux premiers chapitres font l'objet des deux articles [35] et [36].

Dans le chapitre 3, nous faisons l'hypothèse d'une structuration en deux classes d'âges dans la population des proies natives. Après avoir analysé le modèle régissant la population des proies natives, scindée en deux classes d'âges, nous introduirons la population des prédateurs dans notre modèle puis enfin celle des compétiteurs.
Comme dans le chapitre 2, nous nous intéresserons aux problèmes d'extinction en temps fini et d'existence globale (ces résultats sont publiés dans [37]).
Nous conclurons cette première partie en proposant des ouvertures possibles pour prolonger cette étude. On pourra par exemple prendre en compte de nouvelles hypothèses biologiques comme le phénomène de saisonnalité, i.e. la dépendance en temps des paramètres démographiques, ou bien encore le problème de bascule dans l'alimentation des prédateurs lorsque les proies natives

cessent d'être présentes, dans le cas d'espèces migratrices par exemple.

Dans la deuxième partie, nous prendrons cette fois-ci en compte dans nos modèles les hétérogénéités spatiales induites par le domaine d'étude. Les systèmes de réaction-diffusion s'imposent comme outils mathématiques logiques pour notre modélisation.

Dans le chapitre 4, nous présenterons une analyse théorique du modèle prédateur-proie avec structuration spatiale. L'idée générale est de transposer les résultats du modèle non structuré, chapitre 1, à notre modèle de réaction-diffusion.

Le chapitre 5 traite de problèmes préliminaires rencontrés avant de mettre en place les simulations numériques sur les modèles dépendants en espace. Dans l'état, ces modèles sont assez difficiles à étudier numériquement. Le chapitre 4 montre que les résultats des modèles non structurés en espace peuvent se transposer aux modèles de réaction-diffusion associés. Aussi, nous proposons plusieurs régularisations numériques possibles pour le modèle prédateur-proie non structuré. Puis nous comparerons ces systèmes régularisés avec le système initial.
Dans les chapitres 6 et 7 enfin, nous allons présenter la méthode numérique choisie pour nos simulations numériques. Comme les variables d'états de nos modèles sont des populations, nous montrerons que cette méthode conserve bien la positivité.

Le chapitre 6 fait l'hypothèse de conditions initiales strictement positives. Le but de ce chapitre est de permettre la validation de la méthode numérique et des modèles mathématiques spatiaux en comparant les résultats numériques aux observations biologiques. De plus, cette première approche permet déjà d'étudier l'impact de la diffusion des populations sur la dynamique du système complet, cf [35].

Dans le chapitre 7, l'hypothèse considérée est plus réaliste, nous prenons des densités initiales de populations qui peuvent être localement nulle. Nous allons étudier numériquement des processus d'invasion pour le modèle prédateur-proie, puis pour le modèle prédateur-compétiteur-proie (les résultats ont été publiés dans [36]). Enfin, nous mettrons en évidence l'influence de la structuration en deux classes d'âge de la population des proies natives sur la dynamique spatio-temporelle des systèmes prédateur-proie et prédateur-compétiteur-proie. Cette dernière étude fait l'objet de l'article [37].

Problématique Biologique

Dans les îles océaniques (îles Macquarie, île Marion, archipel des Kerguelen, ...), l'introduction d'espèces invasives est une des principales causes de la baisse de la biodiversité dans ces écosystèmes, les effets sont particulièrement désastreux sur les espèces aviaires, Atkinson [7], Veitch [65], Keitt et al, [42], ce fut par exemple le cas pour les pétrels bleus, *Halobaena caerulea*, de l'île Marion.
Le nombre restreint d'espèces présentes ainsi que la simplicité des réseaux trophiques font que les systèmes biologiques des îles "'sub-Antarctiques"' sont très sensibles aux perturbations, King [44], Ebenhard [27].
Historiquement, depuis la deuxième partie du 19ème siècle, l'exploration des îles et archipels sub-Antarctiques a donné lieu à l'introduction, volontaire ou accidentelle, de nombreuses espèces de mammifères, mettant ainsi en danger la survie des espèces aviaires natives.
Les prédateurs sont naturellement absents de ces écosystèmes, par conséquent, de nombreuses espèces natives n'ont pas développé d'instinct de survie et sont donc particulièrement vulnérables face au populations introduites, prédateurs ou compétiteurs, Lack [46], Moors et Atkinson [49], Moors et al. [50], Pascal [54], Wood et al. [69]. L'impact de l'introduction d'une espèce prédatrice sur la faune aviaire indigène se révèle dramatique lorsque des populations de proies sont également introduites, Atkinson [7], Weimerskirch et al. [67].
De tous les mammifères introduits, de par son comportement de prédateur opportuniste, le chat haret, i.e. le chat domestique (*Felis catus*) revenu à l'état sauvage, représente la plus grande menace, voir Stattersfield et Capper [62]. Cette espèce a engendré des changements significatifs dans les densités et les distributions spatiales de certaines populations d'oiseaux marins, entraînant parfois l'extinction de ces populations et ce parfois à partir de l'introduction d'un petit nombre d'individus, Van Aarde [64].
Plusieurs travaux ont démontré l'impact bénéfique de l'éradication des chats pour préserver les oiseaux marins de l'extinction, Forsell [33], Cooper et Fourie [18], Cooper et al. [17], Wood et al. [69]. Cependant, l'éradication des chats n'est pas toujours la solution optimale lorsque des proies alternatives telles que le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) et/ou le rat (*Mus musculus*, *Rattus sp.*) sont égale-

ment introduites. Lorsque les proies alternatives sont également des prédateurs pour les proies introduites, ce qui est le cas pour le rat par exemple, on parle de "'mesopredator release effect"', Soulé et al. [61], Courchamp et al. [21].
Les proies introduites sont bien adaptées à la prédation et sont par suite plus difficiles à chasser. Toutefois, ces proies alternatives forment un réservoir de ressources permettant aux chats de survivre en absence de proies indigènes. C'est le cas par exemple pour les oiseaux marins hors des périodes de reproduction ; lorsque ceux-ci sont en mer, les proies alternatives constituent les seules ressources pour les prédateurs (Pontier et al. [55], Weimerskirch et al. [67]). En outre, un autre rôle peut être joué par ces populations quand il existe des zones géographiques hostiles pour les proies natives mais qui représentent un habitat favorable au développement des proies introduites. L'introduction de proies alternatives peut en effet permettre, à travers la colonisation de zones hostiles aux proies indigènes, aux prédateurs de traverser ces zones tampons pour atteindre des colonies isolées de proies natives.
De telles répartitions des proies indigènes sont présentes dans l'archipel des Kerguelen. Cet archipel est constitué d'une île principale étendue ($6500km^2$) au centre de laquelle se dresse un glacier, et d'environ 300 îles secondaires et îlots. Les colonies d'oiseaux marins établissent leurs terriers sur les côtes tandis que les lapins et autres rongeurs colonisent la majeure partie de l'île (jusqu'à l'altitude maximale de 450 m). Lorsque les populations introduites de prédateurs et de proies sont présentes dans la même région, on observe très souvent l'extinction des populations de proies natives, Pascal [54]. Les variations climatiques et la hausse globale des températures induisent un fort recul du glacier, découvrant ainsi de nouveaux territoires colonisables par les espèces introduites et augmentant la probabilité d'invasion des colonies isolées de proies natives.
La prise en compte des hétérogénéités spatiales dans les distributions de population et également dans les paramètres démographiques semble donc inévitable pour une bonne compréhension des effets de l'introduction d'une population de prédateurs sur les espèces natives et pour contrer ces effets en utilisant les méthodes de contrôle ad-hoc. Dans le cas de prédateurs chassant sur plusieurs espèces de proies, ayant des distributions spatiales différentes, les multiples interactions possibles entre les espèces présentes et l'habitat augmentent sensiblement la complexité du système biologique, Shea et Chesson [57].
Il existe d'autres phénomènes importants dont il faut tenir compte. La démographie intrinsèque de la population des proies natives joue un rôle majeur dans le devenir de cette population. Les oiseaux marins par exemple, sont longévives mais ont une faible fécondité, avec dans les cas extrêmes des couvées constituées d'un unique oeuf ; les dynamiques de ces populations sont donc très sensibles à la hausse, même minime, de la mortalité des adultes, Weimerkirsh et al.

[68], Bried et Jouventin [11]. De plus, en fonction de la taille des oiseaux (et donc de l'apport énergétique associé) et de celle des terriers, les chats peuvent avoir une préférence pour le stade juvénile, le stade adulte ou bien encore chasser les deux classes d'âges de façon équilibrée, Derenne [26].

Modèles Mathématiques

Dans ce chapitre, nous allons dans un premier temps faire un rapide historique et l'état de l'art pour les modèles déterministes continus utilisés en dynamique des populations en donnant leurs caractéristiques principales. Nous présenterons ensuite le travail de modélisation effectué sur le système prédateur-compétiteur-proie étudié.

Historique et état de l'art

Nous allons présenter les modèles génériques de la dynamique des populations.
Il s'agit de modéliser l'évolution dans le temps d'une population de densité $P(t)$. La contrainte principale pour cette modélisation est la conservation de la positivité. Une population de densité initiale positive doit donc garder une densité positive au cours du temps. Nous allons présenter quelques types de croissance démographique couramment utilisés en dynamique des populations, la liste n'étant évidemment pas exhaustive.
L'écriture générique de ces modèles continus est la suivante

$$\frac{dP}{dt} = Pg(P) \quad \text{avec} \quad P(0) = P_0 > 0 \tag{1}$$

où P_0 est la densité initiale de population, et $g(P)$ est une fonction polynômiale en P communément appelée taux de croissance intrinsèque.

Croissance exponentielle / Croissance Malthusienne.
C'est le modèle de croissance le plus simple, proposé par Malthus en 1798, voir [48]. On part du principe que toute population tend à croître géométriquement en densité.
En considérant une population qui se reproduit avec un taux de fertilité b et qui meurt avec un taux de mortalité m, en posant $\lambda = b - m$, ce modèle exponentiel se caractérise par un taux de croissance intrinsèque constant

$$g(P) = \lambda. \tag{2}$$

L'équation (1)-(2) a pour solution $P(t) = P_0 \exp^{rt}$. Par suite, on a les comportements asymptotiques suivants :

- Si $\lambda > 0$, la population croît exponentiellement vers une densité infinie, i.e. $P(t) \longrightarrow +\infty$ quand $t \longrightarrow +\infty$

- Si $\lambda < 0$, la population decroît exponentiellement vers une densité nulle, i.e. $P(t) \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$,

- Si $\lambda = 0$, la population reste à densité constante, avec $P(t) = P_0 \quad \forall t \geq 0$.

Croissance Logistique / Croissance densité dépendante.
Dans le modèle précédent, si l'on se place dans le cas d'une population viable, i.e. $\lambda > 0$, la population va croître exponentiellement, ce qui, outre l'hypothèse de ressources infinies, est contredit par les observations. Le modèle de croissance logistique, proposé par Verhulst en 1838, propose la solution suivante.
On considère que la population s'autorégule, i.e. que si la densité de population devient trop forte, les individus vont se retrouver en compétition (pour les ressources, le territoire ou la reproduction par exemple) et de ce fait introduit une contrainte dans le modèle.
On parle donc de croissance densité dépendante ou logistique que nous pouvons écrire sous la forme (1) en prenant

$$g(P) = (\lambda - kP(t)) \tag{3}$$

où k est appellé coefficient logistique de la population P.

Posons $K = \frac{\lambda}{k} = \frac{b-m}{k}$, alors la solution de l'équation (1)-(3) s'écrit $P(t) = \frac{P_0 K}{P_0 + (K - P_0)\exp^{-\lambda t}}$ et on obtient les résultats suivants :

- Si $\lambda \leq 0$, alors on a $P(t) \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$,

- Si $\lambda > 0$, alors on a $P(t) \longrightarrow K$ quand $t \longrightarrow +\infty$.

- De plus, $P(t) = K$ est une solution stationnaire, et on a $P(t)$ est décroissante sur $[0, +\infty[$ si $P_0 > K$ et $P(t)$ est croissante sur $[0, +\infty[$ si $P_0 < K$.

En conclusion, lorsque la population est viable et n'est soumise à aucune prédation ou compétition inter-spécifique, la densité atteint la valeur stable K que l'on appellera capacité d'accueil du milieu.

Modèle Bi-Stable / Effet Allee.
Une extension des modèles précédents consiste à prendre

$$g(P) = a_1 + a_2 P + a_3 P^2. \tag{4}$$

Si l'on prend $a_2 > 0$ et $a_3 < 0$, alors, contrairement aux croissances Malthusienne et Logistique, le taux de croissance intrinsèque $g(P)$ admet un maximum global pour une densité intermédiaire $\widetilde{P}$, $0 < \widetilde{P} < +\infty$, qui caractérise l'effet Allee.
Ce type de modèle est fréquemment utilisé lorsque l'on veut modéliser la difficulté de trouver un partenaire pour la reproduction lorsque l'on est dans le cas d'une densité de population faible.
Nous allons effectuer une étude qualitative pour le cas particulier

$$g(P) = (K_+ - P)(P - K_-) \quad \text{avec} \quad 0 < K_- < K_+. \tag{5}$$

L'équation (1)-(5) possède trois solutions constantes : $P(t) = 0$, $P(t) = K_-$ et $P(t) = K_+$. De plus, on observe les résultats suivant :

- Si $P_0 < K_-$, alors on a $P(t) \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$,
- Si $K_- < P_0 < K_+$, alors on a $P(t) \longrightarrow K_+$ quand $t \longrightarrow +\infty$.
- Si $K_+ < P_0$, alors on a $P(t) \longrightarrow K_+$ quand $t \longrightarrow +\infty$.

Pour plus de résultats sur ce type de modèles, on pourra regarder les travaux de Hilker et al. [40] ou Courchamp et al. [23].

Travail de modélisation

Le système biologique considéré est donc du type Prédateur–Compétiteur–Proie avec une population de proies natives et deux espèces introduites, une population de prédateurs et une population de proies.
Nous avons fait le choix de travailler avec des modèles mathématiques déterministes continus

Modèles faiblement structurés.

On présente tout d'abord une série de modèles sans structuration spatiale, l'outil mathématique logique est celui des équations différentielles ordinaires.

Modèle BC Dans un premier temps, considérons le système Prédateur–Proie en l'absence de compétiteur, le modèle obtenu est issu des travaux de F. Courchamp et G. Sugihara [19].
Les densités de populations sont notées respectivement C pour la population de prédateurs, et B pour celle des proies natives.
Considérons tout d'abord la population de proies en l'absence de prédateurs. Soient $r_b > 0$ et $K > 0$ respectivement les taux de croissance et capacité d'accueil de la population de proies B. La dynamique est régie par l'équation de type logistique à densité dépendance suivante :

$$\frac{dB}{dt} = r_b B \left(1 - \frac{B}{K}\right), \quad B(0) = B_0 > 0.$$

La densité B atteint la capacité d'accueil K en temps infini : $\lim_{t\to\infty} B(t) = K$.

Soit μ le nombre de proies nécessaires à la survie d'un prédateur pendant une année. La capacité d'accueil pour les prédateurs est B/μ. Après introduction de la population de prédateurs, on obtient donc le modèle ratio dépendant (6).

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B \left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C, & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C \left(1 - \dfrac{\mu C}{B}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{6}$$

avec une singularité en $B = 0$, voir [19].
Remarquons que si les ressources sont suffisantes, i.e. $B > \mu C$, la densité de la population des prédateurs, C, augmente ; dans le cas contraire, i.e. $B < \mu C$, la densité C diminue.
La figure 1 décrit la modèle prédateur-proie considéré.

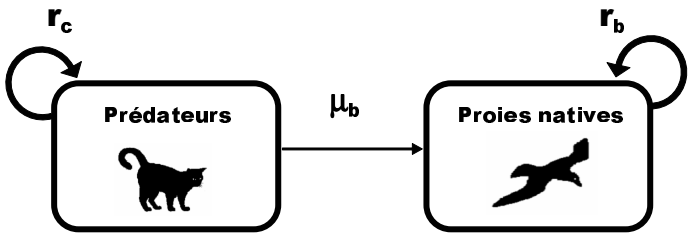


FIG. 1: Modèle Prédateur – Proie Native. (Figure adaptée de [20])

Nous avons donc choisi de considérer un modèle du type ratio-dépendant plutôt que proie-dépendant, voir Arditi et Berryman [6], Berryman et al. [8], Akçakaya et al. [3].

Ces modèles sont plus simples, i.e. que la fonction de réponse pour les prédateurs n'est pas biologiquement réaliste, voir travaux de Cantrell et Cosner [14] [15], Fagan et al. [29], Murray [52], voir encore Fan et Kuang [30] ainsi que les références dans Aiseba et al. [2].
Cependant, ce choix apparemment contradictoire s'explique par la capacité du modèle de Courchamp et Sugihara, et de ses dérivés, à simuler l'extinction en temps fini d'une ou plusieurs populations. On insistera particulièrement sur cette propriété dans notre étude.

Modèle BRC On introduit maintenant la population de compétiteurs. Sauf indication contraire, les notations mises en place précédemment restent valides. On note R la densité de la population des compétiteurs. Soient r_r, K_r respectivement le taux de croissance et la capacité d'accueil de la population de compétiteurs et μ_r le nombre de compétiteurs tués par prédateur et par année (les notations seront similaires pour les proies indigènes).
En l'absence de proies natives, le modèle Prédateur–Compétiteur s'écrit sous la forme d'un système différentiel semblable au système (6)

$$\begin{cases} \dfrac{dR}{dt} = r_r R\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right) - \mu_r C, & R(0) = R_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1 - \mu_r \dfrac{C}{R}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{7}$$

En l'absence de prédateurs, le système Proie introduite–Proie native est modélisé par

$$\begin{cases} \dfrac{dR}{dt} = r_r R\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right), & R(0) = R_0 > 0 \\ \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K_b}\right) - \eta B R, & B(0) = B_0 > 0 \end{cases} \tag{8}$$

où le paramètre $\eta \geq 0$ décrit le phénomène de compétition entre proie introduite et proie indigène.

Regardons maintenant le système prédateur – compétiteur – proie complet décrit dans la figure 2.

La capacité d'accueil des prédateurs, i.e. le nombre maximum de prédateurs pouvant survivre, devient $\frac{B}{\mu_b} + \frac{R}{\mu_r}$ ou encore $\frac{\mu_r B + \mu_b R}{\mu_b \mu_r}$.
De plus, nous considérons le cas d'un prédateur opportuniste, i.e. qui va chasser la population de proies de plus forte densité. Les termes de prédation sont

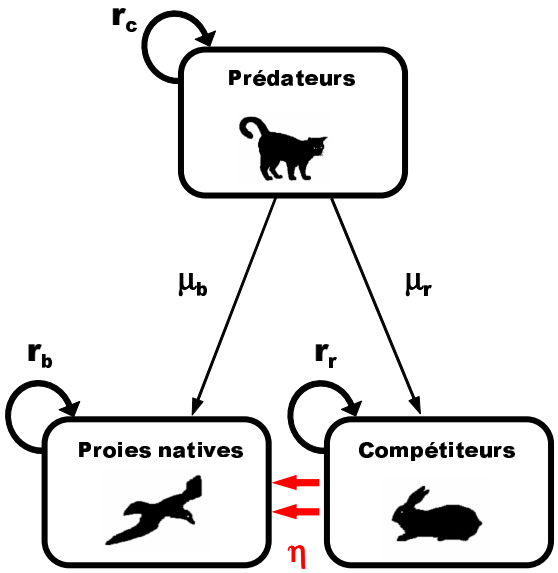


FIG. 2: Modèle Prédateur – Proie Introduite – Proie Native. (Figure adaptée de [20])

donc dépendants des proportions de compétiteurs et de proies indigènes par rapport à la population totale de proies. Ces proportions sont $B/(B+R)$ pour les proies indigènes et $R/(B+R)$ pour les compétiteurs.
Enfin, à proportions égales, un prédateur aura plutôt tendance à chasser dans la population indigène. Cette préférence est traduite par α, la proportion de proies indigènes par proie introduite dans l'alimentation des prédateurs. Cela signifie qu'un prédateur chassera une proie indigène α fois plus souvent qu'un compétiteur.
Les termes de prédation deviennent $\frac{\alpha B}{\alpha B+R}\mu_b C$ pour les proies indigènes et $\frac{R}{\alpha B+R}\mu_r C$ pour les compétiteurs. Le modèle obtenu est donc le système différentiel (9), singulier quand $B = R = 0$, cf [20].

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1-\dfrac{B}{K_b}\right) - \eta BR - \dfrac{\alpha B}{\alpha B+R}\mu_b C, & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dR}{dt} = r_r R\left(1-\dfrac{R}{K_r}\right) - \dfrac{R}{\alpha B+R}\mu_r C, & R(0) = R_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1-\mu_r\mu_b\dfrac{C}{\mu_r B+\mu_b R}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{9}$$

Nous allons maintenant inclure dans notre modélisation une structuration en deux classes d'âges pour la population des proies natives.

Modèle JA Dans un premier temps, on considère uniquement la population des proies natives scindée en en deux classes d'âges : juvéniles et adultes. Les densités de population sont notées J pour les juvéniles et A pour les adultes.
La structuration en classes d'âges induit une modification des paramètres démographiques à considérer. Le taux de croissance de la population totale, r_b, se scinde donc en un taux de fertilité pour les adultes, noté b, des taux de mortalité pour chaque classe d'âge, m_j et m_a, et enfin un taux de transfert ou de maturation des juvéniles noté τ. Par suite, la durée du stade juvénile d'un individu est de $1/\tau$, celle du stade adulte de $1/m_a$. La dernière modification intervient sur le terme logistique. En effet, c'est la densité de la population totale des proies natives qui tempère les densités des juveniles et des adultes à travers les paramètres k_j et k_a. Le modèle s'écrit donc comme un système régulier d'équations différentielles ordinaires

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J, & J(0) > 0, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A, & A(0) > 0. \end{cases} \tag{10}$$

Modèle JAC A partir du modèle précédent, il s'agit maintenant d'introduire la population des prédateurs, de densité C, de taux de croissance $r_c > 0$. Nous sommes encore dans le cas d'un prédateur opportuniste, on prend donc $\mu_j > 0$ et $\mu_a > 0$ respectivement les prélèvements annuels par prédateur pour chaque classe d'âge. La capacité d'accueil pour les prédateurs devient $A/\mu_a + J/\mu_j$.
Enfin, nous introduisons un coefficient $\gamma > 0$ pour modéliser la préférence des prédateurs pour l'une ou l'autre des 2 classes d'âges.
Pour la population des proies, nous conservons les notations introduites précédemment.
Le modèle s'écrit donc comme un système d'équations différentielles ordinaires, avec une singularité quand $A = J = 0$, cf [37].

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \mu_j C\dfrac{\gamma J}{\gamma J + A}, & J(0) > 0, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \mu_a C\dfrac{A}{\gamma J + A}, & A(0) > 0, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c\left(1 - \mu_a\mu_j\dfrac{C}{\mu_j A + \mu_a J}\right)C, & C(0) > 0. \end{cases} \tag{11}$$

Modèle JARC Pour finir, présentons le modèle complet prédateur-compétiteur-proie avec toujours notre structuration en deux classes d'âges pour la proie.
La compétition entre proies introduites et proies natives est modélisée par des coefficients η_j et η_a dans les équations régissant la population des proies natives.

Cette fois-ci, les prédateurs disposent de deux populations pour se nourrir, ou plus exactement de trois pseudo-populations : les proies introduites, R, les proies natives juveniles, J, et les proies natives adultes, A. Le prédateur considéré étant opportuniste, il va chasser sur la population de plus forte densité, les termes de prédations sont donc $\frac{A}{A+J+R}$, $\frac{J}{A+J+R}$ et $\frac{R}{A+J+R}$.
Soient α et γ les taux de préférence respectifs des prédateurs pour les proies introduites et pour les proies natives, les termes de prédations deviennent $\frac{\alpha A}{\alpha(\gamma J+A)+R}$ pour les proies natives adultes, $\frac{\gamma\alpha J}{\alpha(\gamma J+A)+R}$ pour les proies natives juveniles et $\frac{R}{\alpha(A+J)+R}$ pour les proies introduites. Le système s'écrit donc, cf [37].

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J \\ \qquad\qquad -\eta_j RJ - \mu_j C\dfrac{\gamma\alpha J}{\alpha(\gamma J + A) + R}, & J(0) = J_0 > 0, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A \\ \qquad\qquad -\eta_a RA - \mu_a C\dfrac{\alpha A}{\alpha(\gamma J + A) + R}, & A(0) = A_0 > 0, \\ \dfrac{dR}{dt} = r_r\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right)R - \mu_r C\dfrac{R}{\alpha(\gamma J + A) + R}, & R(0) = R_0 > 0, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c\left(1 - \mu_a\mu_j\mu_r\dfrac{C}{\mu_j\mu_r A + \mu_a\mu_r J + \mu_a\mu_j R}\right)C, & C(0) = C_0 > 0. \end{cases} \tag{12}$$

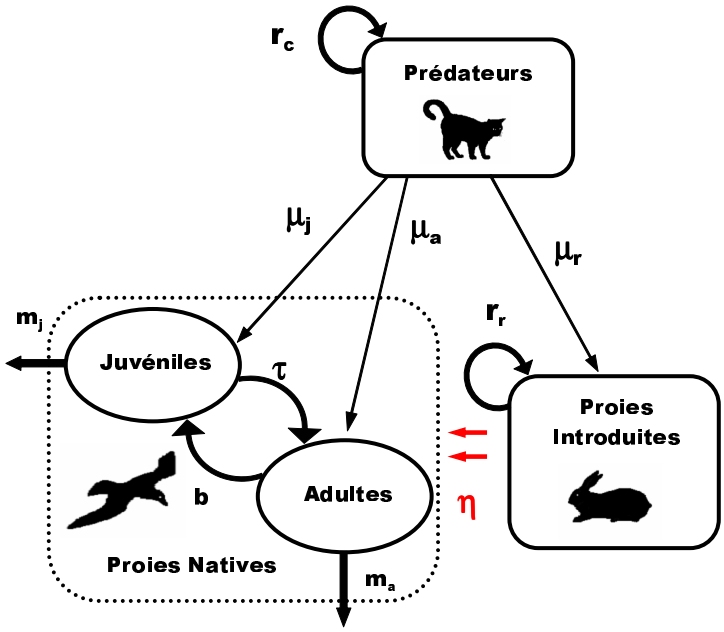


FIG. 3: Modèle Prédateur – Proie Introduite – Proie Native avec structuration de la population des proies natives en 2 classes d'âges : juveniles et adultes.

Modèles avec structuration spatiale

Nous allons maintenant tenir compte de la composante spatiale dans notre modélisation.
Les modèles de diffusion sont un choix simple et raisonnable pour modéliser la dispersion des populations sur un domaine spatial Ω, cf Murray [52], Brauer et Castillo ch$\acute{a}$vez [10].
Aussi, nous allons modifier les modèles faiblement structurés présentés précédemment en modèles du type réaction diffusion avec des coefficients dépendant de la variable spatiale, dans l'esprit des travaux de Ainseba et al. [1] [2], Fitzgibbon et al. [32], Kinezaki et al. [43], Shigesada et Kawasaki [58].
Nous allons présenter les modèles obtenus pour le système prédateur-proie native en considérant tout d'abord la population des proies non structurée, puis en tenant compte de la structuration en juvéniles et adultes. Les modèles pour le système prédateur-proie native-proie introduite s'obtiennent de la même façon.

Soit Ω le domaine spatial d'étude, on considère que tous les paramètres démographiques définis dans la section précédente sont maintenant des fonctions de la variable spatiale x. Le modèle (6) se dérive donc en un modèle de réaction diffusion (13), cf [35], [36] et [37].

$$\begin{cases} \partial_t B - \text{div}\left(d_b(x)\nabla B\right) = r_b(x)\left(1 - B/K_b(x)\right)B - \mu_b(x)C, \\ \partial_t C - \text{div}(d_c(x)\nabla C) = r_c(x)\left(1 - \mu_b(x)\dfrac{C}{B}\right)C, \end{cases} \tag{13}$$

avec des conditions au bord $\partial\Omega$ de Ω de type Neumann

$$d_p(x)\nabla P(x,t)\cdot\nu(x) = 0,\ x\in\partial\Omega,\ t>0,\ \text{ pour }\ P = B, C, \tag{14}$$

où ν est le vecteur unité normal à $\partial\Omega$ sur Ω, et des conditions initiales positives et bornées

$$P(x,0) = P_0(x) \geq 0,\ \text{ pour }\ P = B, C,\ \ x\in\Omega. \tag{15}$$

Le choix des conditions de flux nul aux bords correspond à l'hypothèse d'un milieu fermé, i.e. de populations isolées.

Dans le même esprit, le modèle spatial pour le système JAC s'écrit sous la forme (16), cf [37].

$$\begin{cases} \partial_t J - \text{div}(d_j(x)\nabla J) = b(x)A - (m_j(x) + k_j(x)(A+J))J \\ \qquad\qquad -\tau(x)J - \mu_j(x)C\dfrac{\gamma(x)J}{\gamma(x)J + A}, \\ \partial_t A - \text{div}(d_a(x)\nabla A) = \tau J - (m_a(x) + k_a(x)(A+J))A \\ \qquad\qquad -\mu_a(x)C\dfrac{A}{\gamma(x)J + A}, \\ \partial_t C - \text{div}(d_c(x)\nabla C) = r_c(x)\left(1 - \mu_a(x)\mu_j(x)\dfrac{C}{\mu_j(x)A + \mu_a(x)J}\right)C, \end{cases} \tag{16}$$

avec des conditions au bord $\partial\Omega$ de Ω de type Neumann

$$d_p(x)\nabla P(x,t)\cdot\nu(x) = 0,\ x\in\partial\Omega,\ t>0,\ \text{ pour }\ P = A, J, C, \tag{17}$$

où ν est le vecteur unité normal à $\partial\Omega$ sur Ω, et des conditions initiales positives et bornées

$$P(x,0) = P_0(x) \geq 0,\ \text{ pour }\ P = A, J, C,\ \ x\in\Omega. \tag{18}$$

Dans le cadre des simulations numériques, chapitres 6 et 7, nous traiterons ces modèles mais aussi des versions simplifiées lorsque l'on considère des coefficients de diffusion uniformes en espace, i.e. indépendants de la variable spatiale x.
Les modèles (13) et (16) se simplifient et nous obtenons les systèmes (19), voir [35], [36] et [37], et (20), voir [37].

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \Delta B = r_b \left(1 - B/K_b\right) B - \mu_b C, \\ \partial_t C - d_c \Delta C = r_c \left(1 - \mu_b \frac{C}{B}\right) C, \end{cases} \tag{19}$$

et

$$\begin{cases} \partial_t J - d_j \Delta J = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \mu_j C \dfrac{\gamma J}{\gamma J + A}, \\ \partial_t A - d_a \Delta A = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \mu_a C \dfrac{A}{\gamma J + A}, \\ \partial_t C - d_c \nabla C = r_c \left(1 - \mu_a \mu_j \dfrac{C}{\mu_j A + \mu_a J}\right) C, \end{cases} \tag{20}$$

avec les conditions initiales et les conditions aux bords ad-hoc.

Table des matières

Introduction Générale **1**

Présentation générale **3**

Problématique Biologique **7**

Modèles Mathématiques **11**
Historique et état de l'art 11
Travail de modélisation 13

Table des matières **25**

Partie I E.D.O. / Modèles non structurés en espace **27**

1 Modèles non structurés : système Prédateur–Proie **29**
1.1 Etude Locale 31
1.2 Dynamique Globale 34
1.3 Résumé 41
1.4 Etude numérique 43

2 Modèle B-R-C **49**
2.1 Etude globale 50
2.2 Analyse de stabilité. 52
2.3 Résultats Numériques 59

3 Modèles avec deux classes d'âges. **65**
3.1 Le modèle proie native avec deux classes d'âges : Modèle AJ. . . . 65

3.2 Modèle AJC 69
3.3 Modèle AJRC 78

Conclusion : Vers des modèles plus réalistes **83**

Partie II E.D.P. / Modèles structurés en espace 87

4 Analyse mathématique **89**
4.1 Existence locale et unicité 91
4.2 Dynamiques simples 92
4.3 Dynamique plus complexe 95

5 Méthodes de régularisation **97**
5.1 Modèle régularisé 1 : suppression de la singularité. 98
5.2 Modèle régularisé 2 : modification du terme de prédation. 102
5.3 Modèle régularisé 3 : couplage des cas 1 et 2. 106

6 Simulations Numériques : conditions initiales > 0. **113**
6.1 But du chapitre – Validation du modèle 113
6.2 Méthode numérique : cas 2 espèces 114
6.3 Méthode numérique : cas 3 espèces 119
6.4 Simulations numériques. 122

7 Simulations Numériques : processus d'invasion **133**
7.1 Adaptation de la méthode numérique... 134
7.2 ... pour le modèle spatial BRC 137
7.3 Impact des compétiteurs 139
7.4 Impact d'une structuration en classes d'âges pour la proie native. 146

Conclusion Générale 155

Table des figures **164**

Liste des tableaux **165**

Bibliographie **167**

Première partie

E.D.O. / Modèles non structurés en espace

Chapitre 1

Modèles non structurés : système Prédateur–Proie

Dans ce chapitre, nous présentons l'analyse d'un modèle mathématique sans structuration en âge ou en espace, pour simuler les interactions entre plusieurs espèces évoluant dans un environnement fermé. Le système biologique considéré est du type Prédateur–Compétiteur–Proie avec une population de proies natives et deux espèces introduites, une population de prédateurs et une population de proies. Nous allons reprendre et compléter les travaux de F. Courchamp et G. Sugihara, [19], et donner une justification mathématique de leurs résultats.
Dans un premier temps, nous allons considérer le système Proie–Prédateur en l'absence de compétiteur, le modèle utilisé est issu des travaux de F. Courchamp et G. Sugihara, [19]. Il s'agit d'un modèle du type ratio dépendant.

Considérons tout d'abord la population de proies en l'absence de prédateurs. Soient $r_b > 0$ et $K > 0$ respectivement les taux de croissance et capacité d'accueil de la population de proies B. La dynamique est régie par l'équation de type logistique à densité dépendance suivante :

$$\frac{dB}{dt} = r_b B \left(1 - \frac{B}{K}\right), \quad B(0) = B_0 > 0.$$

La densité B atteint la capacité d'accueil K en temps infini : $\lim_{t\to\infty} B(t) = K$.

On notera C et B les densités de population des prédateurs et des proies. Dans la suite du texte, pour une meilleure lisibilité, nous assimilerons parfois les densités de population aux populations elles-mêmes. Soient $r_b > 0$, r_c et $K > 0$ respectivement les taux de croissance des proies et des prédateurs et

la capacité d'accueil de la population des proies. Soit μ le nombre de proies nécessaires à la survie d'un prédateur pendant une année. On obtient le modèle

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C, & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1 - \dfrac{\mu C}{B}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{1.0.1}$$

avec une singularité en $B = 0$, cf [19].

Dans ce chapitre puis dans le chapitre 3, nous allons étudier l'existence, globale en temps ou non, et le comportement asymptotique des solutions de systèmes différentiels planaires.
Pour cette étude, nous allons utiliser certains résultats issus de la théorie de Poincaré-Bendixson sur les systèmes différentiels planaires, voir Edelstein-Keshet [28], Hale et Koçak [38], Hartman [39], voir également Busenberg et Cooke [13] et Farkas [31].

On regarde le système différentiel

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = f_1(x_1, x_2), \\ \dfrac{dx_2}{dt} = f_2(x_1, x_2), \end{cases} \tag{1.0.2}$$

que nous pouvons écrire sous forme vectorielle

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad \text{avec} \quad x = {}^t(x_1, x_2), \quad f = {}^t(f_1, f_2).$$

Nous allons prendre f suffisamment régulière, dans notre étude, f_1 et f_2 continûment différentiables.

Un premier résultat, le critère de Dulac, permet d'éliminer la possibilité d'orbites périodiques, voir Edelstein-Keshet [28].

PROPOSITION 1.0.1
Critère de Dulac *Soit D un ouvert simplement connexe du plan.*
Si $\frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\partial G}{\partial y}$ n'est pas identiquement nul sur D et que $\frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\partial G}{\partial y}$ est de signe constant sur D, alors le système (1.0.2) n'admet pas d'orbites fermées.

Ce critère nous donne une première information sur les solutions du système (1.0.2).
Le théorème de Poincaré-Bendixson permet de déterminer la dynamique en temps long des solutions du système (1.0.2), voir Hartman [39] et Farkas [31].

THÉORÈME 1.0.1
Théorème de Poincaré-Bendixson *Supposons qu'une orbite $x(x_0, t \geq 0)$ du système (1.0.2) est bornée, alors une des assertions suivantes est vraie :*

(i) L'ensemble ω-limite $\omega(x_0)$ est un singleton $\{\bar{x}\}$ avec $\bar{x}$ état stationnaire du système (1.0.2), de plus, la solution $\varphi(t, x_0)$ vérifie $\varphi(t, x_0) \longrightarrow \bar{x}$ quand $t \longrightarrow +\infty$.

(ii) $\omega(x_0)$ est une orbite périodique Γ et soit on a $x(x_0, t \geq 0) = \omega(x_0) = \Gamma$, soit l'orbite $x(x_0, t \geq 0)$ décrit une spirale qui tend vers Γ lorsque $t \longrightarrow +\infty$.

(iii) $\omega(x_0)$ est constitué des états stationnaires du système (1.0.2) et d'orbites ayant des états stationnaires pour ensembles α-limite et ω-limite.

REMARQUE 1.0.1
Sous les hypothèses du théorème 1.0.1, si le critère de Dulac s'applique, alors seul le cas (i) reste possible.

1.1 Etude Locale

Pour procéder à l'étude du système (1.0.1), considérons la proportion de prédateurs par proie, $P = \frac{C}{B}$. L'introduction de cette nouvelle variable permet d'éliminer la singularité présente dans le second membre du système (1.0.1). En écrivant $\frac{dP}{dt} = \frac{1}{B}\frac{dC}{dt} - \frac{C}{B^2}\frac{dB}{dt}$, on obtient le système régulier

$$\mathcal{S}_{B,P} \begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = B\left[r_b - \dfrac{r_b B}{K} - \mu P\right], & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dP}{dt} = P\left[r_c - r_b + r_b\dfrac{B}{K} - \mu(r_c - 1)P\right], & P(0) = P_0 = \dfrac{C_0}{B_0} > 0 \end{cases} \tag{1.1.1}$$

Le système (1.0.1) dans le plan de phase (B, C) et le système $\mathcal{S}_{B,P}$ dans le plan de phase (B, P) suivent la même dynamique tant que la condition $[B > 0 \quad \text{et} \quad C > 0]$ est vérifiée, i.e. tant que les densités de populations B et C restent strictement positives. L'étude de $\mathcal{S}_{B,P}$ nous donnera donc des résultats transpo-

sables au système (1.0.1).

Comme premier résultat, nous avons l'existence locale et l'unicité d'une solution au problème $\mathcal{S}_{B,P}$. De plus, comme nous considérons des variables d'état strictement positives, il nous faut vérifier que la positivité est bien conservée. Tout ceci fait l'objet d'une première proposition.

PROPOSITION 1.1.1
Le système $\mathcal{S}_{B,P}$ possède une unique solution maximale strictement positive définie sur un intervalle $[0, T_{max}[$ avec

$$\begin{array}{ll} & T_{max} = +\infty \\ \textit{ou} & \\ & T_{max} < +\infty \quad \textit{et} \quad \lim_{t \to T_{max}} (|P(t)| + |B(t)|) = +\infty \end{array}$$

Preuve. Ecrivons tout d'abord le système $\mathcal{S}_{B,P}$ sous la forme :

$$\frac{dB}{dt} = \varphi(B,P)B \quad , \quad \frac{dP}{dt} = \psi(B,P)P$$

Les fonctions φ et ψ sont $\mathcal{C}^\infty$, ce qui entraîne l'existence et l'unicité d'une solution maximale sur un intervalle $[0, T_{max}[$. Cette solution peut s'écrire

$$\left\{ \begin{array}{l} B(t) = B_0 \exp\left(- \displaystyle\int_0^t \varphi(B(\tau), P(\tau)) d\tau \right) \\ \\ P(t) = P_0 \exp\left(- \displaystyle\int_0^t \psi(B(\tau), P(\tau)) d\tau \right) \end{array} \right. \quad t \in [0, T_{max}[.$$

La positivité stricte des conditions initiales, $B_0 > 0$ et $P_0 > 0$, entraîne $B(t) > 0$ et $P(t) > 0$ pour $t \in [0, T_{max}[$ ∎

Pour poursuivre l'étude de $\mathcal{S}_{B,P}$, nous allons nous poser plusieurs questions.

QUESTION 1
Sous quelles hypothèses avons-nous une solution globale au système $\mathcal{S}_{B,P}$, i.e. $T_{max} = +\infty$?

REMARQUE 1.1.1
Si la solution du système $\mathcal{S}_{B,P}$ est globale, alors cela signifie qu'il y a existence des deux populations $B(t)$ et $C(t)$ sur $[0, +\infty[$. Dans le cas contraire, cela entraîne un phénomène de "quenching", i.e. l'extinction d'au moins une des populations en temps fini.

Enonçons un résultat sur $B(t)$ qui sera très utile dans les sections suivantes.

LEMME 1.1.1
$B(t)$ est bornée sur $t \in [0, T_{max}[$ avec $0 \leq B(t) \leq \max(B_0, K)$.

Preuve. De l'équation en B dans le système $\mathcal{S}_{B,P}$ et de la positivité de μ, B et P, nous avons $\frac{dB}{dt} \leq r_b \left(1 - \frac{B}{K}\right) B$ et $0 \leq t < T_{max}$, ce qui implique

$$0 \leq B(t) \leq \max(B_0, K) \quad , \quad 0 \leq t < T_{max}$$

ce qui termine la preuve. ∎

Pour savoir si T_{max} est infini, i.e. si la solution (B, P) est globale en temps, il faut et il suffit donc de vérifier que P n'explose pas en temps fini.

Poursuivons notre étude, intéressons-nous maintenant aux états stationnaires du système $\mathcal{S}_{B,P}$, nous avons le résultat suivant.

PROPOSITION 1.1.2
$\mathcal{S}_{B,P}$ possède trois états stationnaires semi-triviaux

$$\begin{array}{l} B_1 = 0 \quad \textit{et} \quad P_1 = 0, \\ B_2 = K \quad \textit{et} \quad P_2 = 0, \\ B_3 = 0 \quad \textit{et} \quad P_3 = \dfrac{1}{\mu} \dfrac{r_c - r_b}{r_c - 1} \quad \textit{ssi} \quad (r_c - r_b)(r_c - 1) > 0, \end{array}$$

et un état persistant

$$B^* = \frac{r_b - 1}{r_b} K \quad \textit{et} \quad P^* = \frac{1}{\mu} \quad \textit{ssi} \quad r_b - 1 > 0.$$

De plus, les états (B_1, P_1) et (B_2, P_2) sont instables.

Preuve. Un calcul direct nous donne les quatre états stationnaires.
La matrice jacobienne du système $\mathcal{S}_{B,P}$ est

$$J(B, P) = \begin{pmatrix} r_b - 2\dfrac{r_b}{K} B - \mu P & -\mu B \\ \\ r_b \dfrac{P}{K} & r_c - r_b + r_b \dfrac{B}{K} - 2\mu(r_c - 1) P \end{pmatrix} \tag{1.1.2}$$

Etudions la stabilité de (B_1, P_1) et (B_2, P_2), les matrices jacobiennes en ces points sont $J(0,0) = \begin{pmatrix} r_b & 0 \\ 0 & r_c - r_b \end{pmatrix}$ et $J(K,0) = \begin{pmatrix} -r_b & -\mu K \\ 0 & r_c \end{pmatrix}$.

Ces deux matrices admettent chacune une valeur propre strictement positive, respectivement $r_b > 0$ et $r_c > 0$, les états $(0,0)$ et $(K,0)$ sont donc instables dans le plan de phase (B,P). ■

Il reste donc à déterminer la stabilité des états (B_3,P_3) et (B^*,P^*).

QUESTION 2
Les états (B_3,P_3) et (B^*,P^*) sont-ils asymptotiquement stables ?
Cette stabilité est-elle locale ou globale ?

Dans les prochaines sections, nous allons apporter des réponses parfois partielles aux questions précédemment posées, en fonction des valeurs des paramètres r_b et r_c, et des conditions initiales.

1.2 Dynamique Globale

1.2.1 Dynamiques Simples

Dans cette partie, nous allons considérer successivement les deux hypothèses suivantes :

HYP 1.2.1

$$r_c > 1$$

HYP 1.2.2

$$0 < r_b \leq r_c < 1$$

Présentons les conclusions pour la solution du problème (1.0.1) sous l'hypothèse HYP 1.2.1.

PROPOSITION 1.2.1
Sous l'hypothèse HYP 1.2.1*, la solution du système (1.0.1) est globale (i.e. $T_{max} = +\infty$). Son comportement asymptotique en temps est le suivant :*

(i) si $r_b \leq 1$, alors quand $t \longrightarrow +\infty$

$$\begin{array}{l} B(t) \longrightarrow 0 \\ C(t) \longrightarrow 0 \end{array} \quad avec \quad P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow \frac{1}{\mu}\frac{r_c - r_b}{r_c - 1}$$

(ii) si $r_b > 1$*, alors quand* $t \longrightarrow +\infty$

$$\begin{aligned} B(t) &\longrightarrow \frac{r_b - 1}{r_b} K \\ C(t) &\longrightarrow \frac{r_b - 1}{r_b} \frac{K}{\mu} \end{aligned} \quad avec \quad P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow \frac{1}{\mu}$$

Preuve. Considérons le cas $r_b \neq 1$.
Nous savons que T_{max} est infini ssi P n'explose pas en temps fini.
Utilisons le lemme 1.1.1 sur l'équation en P du système $\mathcal{S}_{B,P}$, on obtient

$$\frac{dP}{dt} \leq \left(r_c - r_b + r_b \max\left(\frac{B_0}{K}, 1 \right) - \mu(r_c - 1)P \right) P, \quad 0 \leq t < T_{max} \tag{1.2.1}$$

et enfin, en utilisant l'hypothèse HYP 1.2.1, et après intégration, on a

$$0 \leq P(t) \leq \max\left(P_0, \frac{r_c - r_b + r_b \max\left(\frac{B_0}{K}, 1\right)}{\mu(r_c - 1)} \right), \quad 0 \leq t < T_{max}$$

ce qui implique $T_{max} = +\infty$.
De plus, toujours d'après HYP 1.2.1, nous avons

$$\frac{\partial}{\partial B}\left(\frac{1}{PB}\frac{dB}{dt} \right) + \frac{\partial}{\partial P}\left(\frac{1}{PB}\frac{dP}{dt} \right) = -\frac{r_b}{PK} - \frac{\mu}{B}(r_c - 1) < 0$$

ce qui, d'après le critère de Dulac, élimine les possibilités d'orbite périodique, cf Hale et Koçak [38].
Etudions maintenant la stabilité des états stationnaires (B_3, P_3) et (B^*, P^*).

a) Quand $r_b < 1$, le seul état admissible est (B_3, P_3) et la matrice jacobienne du système $\mathcal{S}_{B,P}$ en cet état s'écrit

$$J(B_3, P_3) = \begin{pmatrix} r_c \dfrac{1 - r_b}{1 - r_c} & 0 \\ \dfrac{r_b}{K\mu}\dfrac{r_b - r_c}{1 - r_c} & r_b - r_c \end{pmatrix} \tag{1.2.2}$$

Aussi, (B_3, P_3) est localement asymptotiquement stable si et seulement si $r_b - r_c < 0$ et $1 - r_b > 0$, i.e. $r_c > 1 > r_b$.
Nous avons vu plus haut qu'il n'y a pas d'orbite périodique. L'application du théorème de Poincaré-Bendixson nous donne (B_3, P_3) globalement asymptotiquement stable sur $(\mathbb{R}_{+*})^2$, voir [38], [28].

b) Quand $r_b > 1$, (B^*, P^*) est admissible et si de plus $r_c > r_b$ alors (B_3, P_3) l'est également.
La matrice jacobienne $J(B_3, P_3)$ admet la valeur propre strictement positive $r_c - r_b$; par suite, l'état (B_3, P_3) est instable.
Pour l'état (B^*, P^*), la matrice jacobienne en ce point s'écrit

$$J(B^*, P^*) = \begin{pmatrix} 1 - r_b & -\mu K \dfrac{r_b - 1}{r_b} \\ \dfrac{r_b}{\mu K} & 1 - r_c \end{pmatrix} \tag{1.2.3}$$

Et par suite $\begin{cases} trJ((B^*, P^*)) = 2 - r_b - r_c < 0 \quad \text{d'après HYP 1.2.1 et} \quad r_b > 1, \\ detJ((B^*, P^*)) = r_c(r_b - 1) > 0 \text{ car } r_b > 1, \end{cases}$

ce qui implique que les valeurs propres de $J(B^*, P^*)$ sont à partie réelle strictement négative et (B^*, P^*) est donc localement asymptotiquement stable.
Ici encore, il n'y a pas d'orbite périodique. Par suite, le théorème de Poincaré-Bendixson entraîne (B^*, P^*) globalement asymptotiquement stable sur $(\mathbb{R}_{+*})^2$, voir [38], [28].

Le cas $r_b = 1$ est un cas limite de $r_b < 1$. ■

Plaçons nous maintenant sous l'hypothèse HYP 1.2.2.

PROPOSITION 1.2.2
Sous HYP 1.2.2*, il existe un temps fini* $T(C_0/B_0)$ *tel que quand* $t \longrightarrow T(C_0/B_0)$*, on a*

$$\begin{matrix} B(t) \longrightarrow 0 \\ C(t) \longrightarrow 0 \end{matrix} \quad avec \quad P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow +\infty$$

Preuve. D'après la positivité de B, K et r_b, on déduit de l'équation en P du système $(\mathcal{S}_{B,P})$ que

$$\frac{dP}{dt} \geq (r_c - r_b + \mu(1 - r_c)P)P, \quad 0 \leq t < T_{max}.$$

Pour $0 \leq t < T_{max}$, P est donc minoré par la solution f du problème de Cauchy

$$\begin{cases} \dfrac{df}{dt} = (\alpha + \beta f)f \\ f(0) = P_0 \end{cases} \tag{1.2.4}$$

avec $\alpha = r_c - r_b > 0$ et $\beta = \mu(1 - r_c) > 0$ d'après HYP 1.2.2.

Après résolution, on obtient la solution $f(t) = \dfrac{\alpha P_0}{(\alpha + \beta P_0)e^{-\alpha t} - \beta P_0}$ et par conséquent,

$$P(t) \geq f(t) = \frac{\alpha P_0}{(\alpha + \beta P_0)e^{-\alpha t} - \beta P_0} \geq 0, \quad 0 \leq t < T_{max}.$$

Supposons maintenant que la solution maximale du système $\mathcal{S}_{B,P}$ soit globale, i.e. $T_{max} = +\infty$.
Il suffit alors de remarquer que f explose en temps fini, pour $T = \frac{1}{\alpha} \ln\left(\frac{\alpha}{\beta P_0 + 1}\right)$, et de se rappeler que f minore P pour en déduire que P n'est pas bornée, ce qui entraîne une contradiction avec l'hypothèse $T_{max} = +\infty$.
Sous l'hypothèse HYP 1.2.2, nous avons donc l'existence et l'unicité d'une solution strictement positive de $\mathcal{S}_{B,P}$ sur l'intervalle maximal $[0, T_{max}[$ avec $T_{max} < +\infty$ et T_{max} dépend uniquement de P_0, i.e. des densités de population initiales.

Revenons dans le plan de phase (B, C).
Nous savons que P est minorée par f qui n'est pas intégrable sur $[0, T(P_0))$, nous en déduisons que P n'est pas intégrable sur $[0, T(P_0))$ ce qui se traduit par

$$\lim_{t \to T(P_0)} \int_0^t P(\tau) d\tau = +\infty. \tag{1.2.5}$$

Réécrivons l'équation en C du système (1.0.1),

$$\frac{dC}{dt} = r_c(1 - \mu P)C,$$

ce qui donne en utilisant (1.2.5),

$$C(t) = C_0 \exp\left\{-r_c \int_0^t (\mu P(\tau) - 1) d\tau\right\} \longrightarrow 0 \quad \text{quand} \quad t \longrightarrow T(P_0)$$

Pour l'équation en B du système (1.0.1), il faut utiliser (1.2.5) et le fait que B soit bornée, cela donne

$$B(t) = B_0 \exp\left\{-\int_0^t \left(\mu P(\tau) - r_b + r_b \frac{B(\tau)}{K}\right) d\tau\right\} \longrightarrow 0 \quad \text{quand} \quad t \longrightarrow T(P_0),$$

ce qui termine la preuve. ∎

1.2.2 Dynamiques plus complexes

L'hypothèse considérée sera la suivante :

HYP 1.2.3

$$0 < r_c < 1 \quad \textit{et} \quad r_c < r_b$$

Nous allons montrer que pour certaines conditions initiales, on peut se ramener au cas traité dans la proposition 1.2.2. Dans la section 1.4, nous montrerons numériquement qu'il est possible d'obtenir des dynamiques différentes pour un même couple de paramètres (r_b, r_c), en faisant varier les densités de population initiales.

PROPOSITION 1.2.3
Sous l'hypothèse HYP 1.2.3*, pour tout couple de conditions initiales* $(B_0 > 0, P_0 > 0)$ *vérifiant*

$$(A) \qquad P_0 = \frac{C_0}{B_0} > \frac{r_b - r_c}{\mu(1 - r_c)},$$

il existe un temps fini $T(C_0/B_0)$ *tel que quand* $t \longrightarrow T(C_0/B_0)$*, on a*

$$\begin{array}{l} B(t) \longrightarrow 0 \\ C(t) \longrightarrow 0 \end{array} \quad \textit{avec} \quad P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow +\infty$$

Preuve. Nous avons toujours l'existence d'une unique solution maximale strictement positive sur $[0, T_{max}[$.
De l'équation en P de $(\mathcal{S}_{B,P})$ et de la positivité de r_b, B et K, il vient

$$\frac{dP}{dt} \geq (r_c - r_b + \mu(1 - r_c)P)P > 0.$$

Donc P est minoré par la solution g du problème de Cauchy

$$\left\{ \begin{array}{l} \dfrac{dg}{dt} = (\beta g - \alpha)g \\ g(0) = P_0 \end{array} \right. \tag{1.2.6}$$

avec $\alpha = r_b - r_c > 0$ et $\beta = \mu(1 - r_c) > 0$ d'après (1.2.3).

La solution de (1.2.6) est $g(t) = \frac{\alpha P_0}{\beta P_0 + (\alpha - \beta P_0)e^{\alpha t}}$ qui a une singularité en $T(P_0) = \frac{1}{\alpha} \ln\left(\frac{\beta P_0}{\beta P_0 - \alpha}\right)$ si et seulement si $\alpha - \beta P_0 < 0$, i.e. $P_0 > \dfrac{r_b - r_c}{\mu(1 - r_c)}$.

En d'autres termes, si $P_0 > \frac{r_b - r_c}{\mu(1-r_c)}$, alors g explose en temps fini. Or g minore P, par conséquent P explose en temps fini.
La fin du raisonnement est dans l'esprit de la preuve de la proposition 1.2.2. ■

Lorsque la condition (A) n'est pas vérifiée, la dynamique devient plus difficile à prévoir, néanmoins, nous pouvons faire l'étude locale de la stabilité des états stationnaires sous l'hypothèse HYP 1.2.3.

PROPOSITION 1.2.4
Sous l'hypothèse HYP 1.2.3*, l'état stationnaire* (B_3, P_3) *est instable pour le système (*$\mathcal{S}_{B,P}$*).*
Concernant l'état persistant (B^*, P^*)*, nous avons*

1. (B^*, P^*) *est instable si* $r_b + r_c < 2$.

2. (B^*, P^*) *est localement asymptotiquement stable si* $r_b + r_c > 2$.

3. (B^*, P^*) *est un centre si* $r_b + r_c = 2$.

De plus, on observe une bifurcation de Hopf lorsque (r_b, r_c) *traverse le segment* $\{r_b + r_c = 2, 0 < r_c < 1\}$.

Preuve. La matrice jacobienne en (B_3, P_3) est

$$J(B_3, P_3) = \begin{pmatrix} r_b - \dfrac{r_c - r_b}{r_c - 1} & 0 \\ \dfrac{r_b}{\mu K}\dfrac{r_c - r_b}{r_c - 1} & r_b - r_c \end{pmatrix} \tag{1.2.7}$$

ce qui nous donne $r_b - r_c > 0$ valeur propre et par suite l'état stationnaire (B_3, P_3) est instable.

Pour (B^*, P^*), remarquons que cet état n'est admissible que pour $r_b > 1$.
La matrice jacobienne en (B^*, P^*) est

$$J(B^*, P^*) = \begin{pmatrix} 1 - r_b & -\mu K \frac{r_b - 1}{r_b} \\ \dfrac{r_b}{\mu K} & 1 - r_c \end{pmatrix} \tag{1.2.8}$$

ce qui nous donne $\begin{cases} trJ(B^*, P^*) = 2 - (r_b + r_c) \\ detJ(B^*, P^*) = r_c(r_b - 1) \end{cases}$

On suppose la condition $r_b > 1$ satisfaite, ce qui donne $detJ(B^*, P^*) > 0$ et par suite les parties réelles des valeurs propres de $J(B^*, P^*)$ sont de même signe.
Nous avons 3 cas possibles :

- $r_b + r_c < 2$ qui implique $trJ(B_4, P_4) > 0$ donc les parties réelles des valeurs propres de $J(B^*, P^*)$ sont strictement positives et par conséquent (B^*, P^*) est instable.

- $r_b + r_c > 2$ qui implique $trJ(B_4, P_4) < 0$ donc les parties réelles des valeurs propres de $J(B^*, P^*)$ sont strictement négatives et (B^*, P^*) est localement asymptotiquement stable.

- $r_b + r_c = 2$ qui implique que les valeurs propres de $J(B^*, P^*)$ sont imaginaires pures.

Les simulations numériques de la section 1.4 confirment que (B^*, P^*) est un centre dans le plan (B, P) ; de plus, lorsque (r_b, r_c) traverse le segment $r_b + r_c = 2$ et $r_b > 1$, on observe une bifurcation de Hopf, voir Hale et Koçak [38], Dang-Vu et Delcarte [24]. ■

1.2.3 Cas limites

$\mathbf{r_c = 1}$ et $\mathbf{r_b > 1}$.
Sous ces conditions, l'inéquation (1.2.1) devient

$$\frac{dP}{dt} \leq \left(1 - r_b + r_b \max\left(\frac{B_0}{K}, 1\right)\right) P \quad , \quad 0 \leq t < T_{max} \tag{1.2.9}$$

dont on déduit aisément que P n'explose pas en temps fini.

Il faut également remarquer que l'unique état stationnaire non-trivial est (B^*, P^*) et qu'il est localement asymptotiquement stable.
Pour P bornée, les résultats sont ceux de la proposition 1.2.1 (ii).
Si P n'est pas bornée, on ne peut pas conclure sauf dans le cas précis où $P \longrightarrow +\infty$ quand $t \longrightarrow +\infty$. Nous avons alors $C \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$ et nous arrivons à la même conclusion que pour la proposition 1.2.3.

$\mathbf{r_c = 1}$ et $\mathbf{r_b < 1}$.
Dans ce cas, dans le plan (B, P), les seuls états stationnaires sont $(0, 0)$ et $(K, 0)$ qui sont tous deux instables.
Comme pour le cas précédent, P n'explose pas en temps fini.
Le critère de Dulac s'applique et entraîne l'inexistence de trajectoires périodiques.

Prenons une trajectoire de données initiales (B_0, P_0) strictement positives, si on suppose de plus que P est bornée dans le temps, alors comme B l'est aussi, on peut appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson qui implique que la trajectoire considérée converge vers un des états stationnaires, ce qui est en contradiction avec l'instabilité de ces derniers.

On en déduit donc que P n'est pas bornée mais cela ne nous permet pas de conclure.
Si nous supposons que $P \longrightarrow +\infty$ quand $t \longrightarrow +\infty$ alors cela entraîne $C \longrightarrow 0$ et on arrive aux conclusions de la proposition 1.2.2.

$\mathbf{r_c = 1}$ et $\mathbf{r_b = 1}$.
Ce cas n'a pas été traité en totalité mais nous présentons néanmoins les résultats obtenus.
Le système est le suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = B\left(1 - \dfrac{B}{K} - \mu P\right), & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dP}{dt} = \dfrac{BP}{K}, & P(0) = \dfrac{C_0}{B_0} > 0 \end{cases} \tag{1.2.10}$$

En dérivant la seconde équation par rapport au temps et après simplification, on se ramène à

$$\frac{d^2P}{dt^2} = \frac{dP}{dt}(1 - \mu P).$$

Il faudrait donc résoudre cette équation différentielle du second ordre en P puis résoudre une équation différentielle du premier ordre en B.

1.3 Résumé

Comme nous l'avons vu précédemment, la dynamique du système $\mathcal{S}_{B,P}$ dépend des paramètres $r_b > 0$ et $r_c > 0$ et éventuellement des conditions initiales $B(0) > 0$ et $C(0) > 0$. La figure (1.3.1) sépare l'espace des paramètres $(r_b > 0, r_c > 0)$ en cinq zones conduisant à des dynamiques différentes.

Des dynamiques simples s'installent dans les régions I, II et III.

I Dans la zone I, i.e. pour $0 < r_b < r_c < 1$, on a $T_{max}(B_0, P_0) < +\infty$ et on a explosion en temps fini de la solution du système $\mathcal{S}_{B,P}$. Par conséquent, pour tout couple de conditions initiales $(B_0 > 0, C_0 > 0)$, la solution du

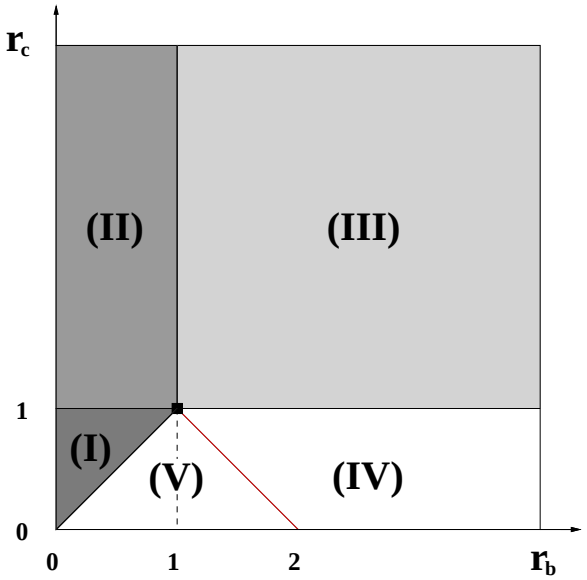


FIG. 1.3.1: Diagramme de bifurcation présentant les dynamiques possibles pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$.

système (1.0.1) atteint $(0,0)$ en temps fini. Biologiquement, cela se traduit par l'extinction en temps fini des deux espèces.

II Dans la zone II, i.e. pour $r_b < 1$ et $r_c > 1$, on a $T_{max}(B_0, P_0) = +\infty$ et l'état stationnaire $(B_3 = 0, P_3 = \frac{1}{\mu}\frac{r_c - r_b}{r_c - 1})$ est globalement asymptotiquement stable pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$. Par suite, pour tout couple de conditions initiales $(B_0 > 0, C_0 > 0)$, la solution du système (1.0.1) converge asymptotiquement en temps vers $(0,0)$. On a donc coexistence des populations B et C avec extinction en temps infini.

III Dans la zone III, i.e. quand $min(r_b, r_c) > 1$, on a $T_{max}(B_0, P_0) = +\infty$ et l'état stationnaire $(B^*, P^* = \frac{C^*}{B^*} = \frac{1}{\mu})$ est globalement asymptotiquement stable pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$. Dans ce cas, pour tout couple de conditions initiales $(B_0 > 0, C_0 > 0)$, la solution du système (1.0.1) tend vers (B^*, C^*) en temps infini. En conclusion, on a coexistence stable des deux espèces.

Dans les régions restantes, i.e. pour $r_c < 1$ et $r_b > r_c$, les dynamiques sont plus complexes et sont dépendantes des conditions initiales.

IV Dans la zone IV, i.e. pour $r_b + r_c > 2$ et $r_c < 1$, $(B_3 = 0, P_3 = \frac{1}{\mu}\frac{r_c - r_b}{r_c - 1})$ est L.A.S. pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$, cependant on peut avoir explosion en temps fini. Pour la dynamique de la solution de (1.0.1) en temps long, on peut avoir stabilisation des populations autour de l'état $(B^*, P^* = \frac{C^*}{B^*} = \frac{1}{\mu})$, i.e. coexistence stable des deux populations, ou bien extinction en temps fini

de la solution, i.e. extinction des deux espèces en temps fini. Le comportement asymptotique dépend des conditions initiales $(B_0 > 0, C_0 > 0)$.

V Dans la zone V, i.e. quand $r_b + r_c < 2$, $r_b > r_c$ et $r_c < 1$, $T_{max}(B_0, P_0)$ peut être fini ou infini, en fonction des conditons initiales $(B_0 > 0, C_0 > 0)$; de plus, quand $r_b > 1$, (B^*, C^*) devient instable. En conséquence, on a extinction en temps fini ou infini des deux populations.

VI Le long de la frontière entre les régions IV et V, i.e. pour $r_b + r_c = 2$ et $r_c < 1$, on observe une bifurcation de Hopf pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$; en traversant cette frontière, $(B^*, P^* = \frac{C^*}{B^*} = \frac{1}{\mu})$ perd sa stabilité et devient un centre sur la frontière.

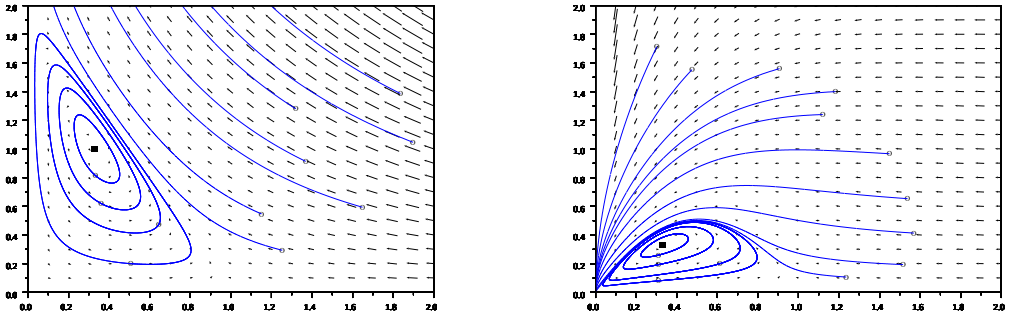
1.4 Etude numérique

Dans cette section, nous allons présenter les principaux résultats obtenus lors des simulations numériques.
Tout d'abord, précisons que pour ces simulations, la méthode numérique utilisée consiste à résoudre le système $\mathcal{S}_{B,P}$ avant de revenir aux variables d'états initiales, B et $C = BP$. Ceci permet d'éviter les problèmes numériques liés à la singularité du système (1.0.1) quand $B = 0$. Une autre possibilité serait de perturber numériquement le système (1.0.1), ceci est traité plus en détails dans le chapitre 5.
Pour nos simulations, nous avons utilisé les solveurs d'équations différentielles implémentés dans le logiciel Scilab.

Dans une première série de simulations, pour simplifier les calculs, nous allons prendre $K = \mu = 1$. Remarquons que nous pouvons nous ramener à ce cas en effectuant le changement d'échelle $\widetilde{B} = \dfrac{B}{K}$ et $\widetilde{P} = \mu P$.

Nous allons tout d'abord confirmer l'existence d'un centre annoncée dans la section précédente.

Dans le cas $r_b + r_c = 2$ (cf figure 1.4.1), nous remarquons que l'état stationnaire (B^*, P^*), respectivement l'état stationnaire $(B^*, C^* = B^*P^*)$, est un centre dans le plan de phase (B, P), respectivement dans le plan de phase (B, C).
De plus, dans les deux cas, il y a coexistence de ce centre avec des dynamiques différentes.
En effet, dans le plan (B, P), le centre coexiste avec un phénomène d'explosion en variable P des trajectoires, ce qui est illustré dans la figure 1.4.1-(a).



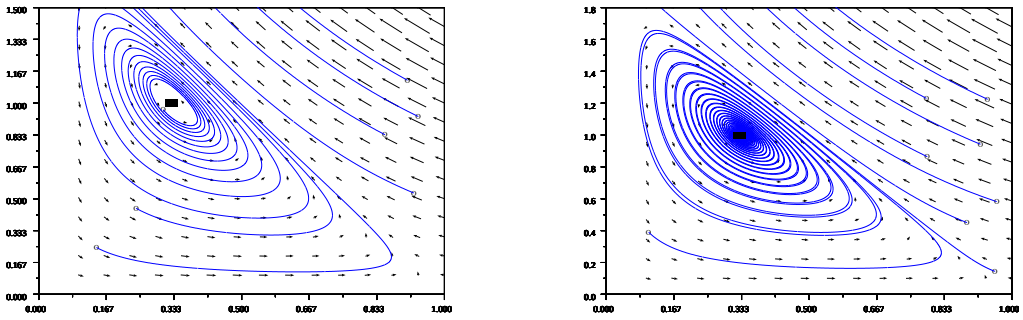
(a) (b)

FIG. 1.4.1: Coexistence d'un centre avec une dynamique différente dans le plan (B, P) (a), et dans le plan (B, C) (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, P^*) dans (a) et (B^*, C^*) dans (b). Ici nous sommes dans le cas $r_b + r_c = 2$.

Dans le plan (B, C), il y a coexistence entre un centre et un phénomène d'extinction des populations B et C, voir figure 1.4.1-(b).

Nous nous sommes ensuite intéressés à la dynamique quand $r_b + r_c$ est proche de 2.
Les figures 1.4.2, dans le plan (B, P), et 1.4.3, dans le plan (B, C), illustrent les dynamiques présentes quand les taux de croissance vérifient la condition ci-dessus.
Lorsque $r_b + r_c \lesssim 2$, l'état (B^*, P^*) est instable et P explose pour toutes les trajectoires, comme le montre la figure 1.4.2−(a).
Lorsque $r_b + r_c \gtrsim 2$, l'état (B^*, P^*) est un attracteur local et nous avons également l'existence d'un phénomène d'explosion en P des trajectoires, voir figure 1.4.2−(b).
Ceci met donc bien en évidence la bifurcation de Hopf prévue par l'étude menée précédemment.

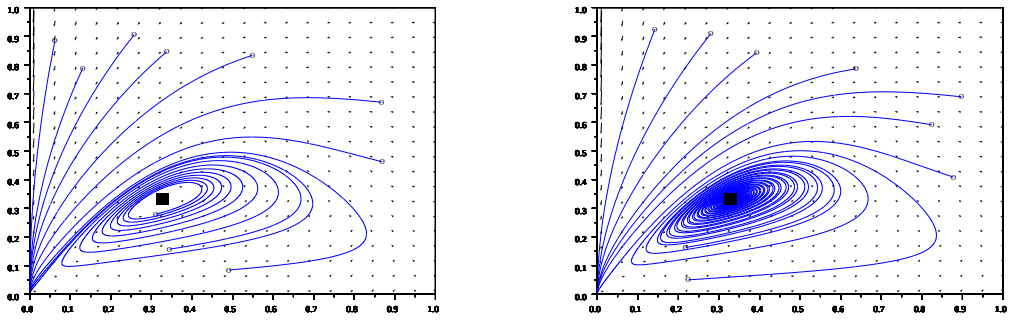
Parallèlement, la figure (1.4.3) nous donne une autre vision de ces résultats, cette fois-ci dans le plan de phase (B, C).
Lorsque $r_b + r_c \lesssim 2$, voir figure 1.4.3−(a), on observe un phénomène de « quenching» , i.e. les trajectoires tendent toutes vers $(0, 0)$. On en déduit que les populations vont s'éteindre, en temps fini ou infini, et ce quelles que soient les densités initiales de population.
Lorsque $r_b + r_c \gtrsim 2$, voir figure 1.4.3−(b), on observe un bassin d'attraction autour de l'état stationnaire persistant (B^*, C^*). Hors de ce bassin, les trajectoires



(a) (b)

FIG. 1.4.2: Dynamique dans le plan (B, P) pour $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.48$ (a), et $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.52$ (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, P^*).

tendent vers l'origine.
On en déduit que pour des densités initiales de population proches de l'état persistant, un équilibre stable s'installe et on a coexistence des deux populations. Dans le cas contraire, les populations vont disparaître en temps fini.



(a) (b)

FIG. 1.4.3: Dynamique dans le plan (B, C) pour $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.48$ (a), et $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.52$ (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, C^*).

Dans les figures 1.4.4, 1.4.5 et 1.4.6, nous donnons quelques illustrations de dynamiques observables pour des couples de paramètres (r_b, r_c) dans les zones I, II, III et IV ; les trajectoires étant cette fois-ci présentées en fonction du temps. Certains de ces résultats seront utiles dans l'étude numérique des modèles spa-

tiaux, cf Partie II.
Pour ces simulations, nous considérons une capacité d'accueil $K = 100000$ et un taux de prédation $\mu = 180$. Les conditions initiales sont fixées à $B_0 = K = 100000$ et $C_0 = 50$. Excepté pour les résultats de la zone IV, des conditions initiales différentes conduisent au même comportement en temps long pour les trajectoires du problème (1.0.1).

Dans la figure 1.4.4, on prends un couple (r_b, r_c) dans la zone I, ici $r_b = 0,8$ et $r_c = 0,9$. On observe bien l'extinction en temps fini des deux populations.

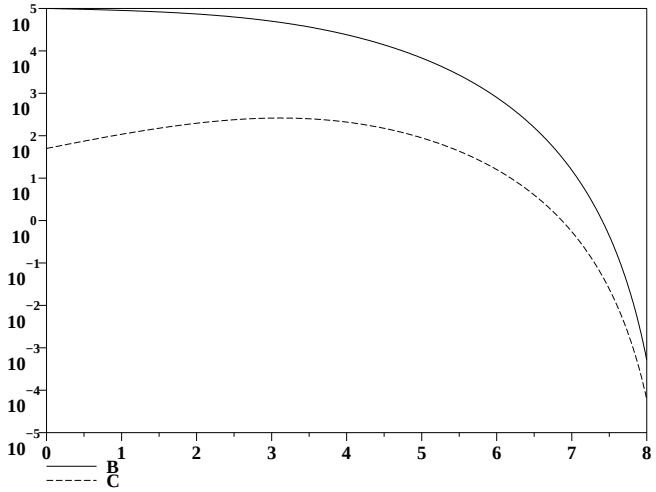


FIG. 1.4.4: Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 0,8$ et $r_c = 0,9$, (zone I) : extinction en temps fini des deux espèces.

Plaçons nous maintenant dans la zone II du plan (r_b, r_c), les résultats précédents concluent à l'existence globale avec extinction en temps infini. La figure 1.4.5 illustre ce résultat pour un couple de paramètres $(r_b = 0,9, r_c = 1,2)$.

Dans une dernière série de simulations, nous avons considéré le couple $(r_b = 1,5, r_c = 1,1)$, dans la zone III, puis $(r_b = 1,5, r_c = 0,9)$, dans la zone IV. Pour le cas $(r_b = 1,5, r_c = 1,1)$, nous savons que le système (1.0.1) conduit à une coexistence stable des deux populations. Dans la zone IV, nous savons maintenant que nous pouvons obtenir coexistence stable ou bien extinction des population, et ce en fonction des conditions initiales. Néanmoins, pour $B_0 = K = 100000$ et $C_0 = 50$, le comportement de la solution pour $(r_b = 1,5, r_c = 1,1)$ sera le même que dans la zone III, i.e. coexistence stable, voir figure 1.4.6 .

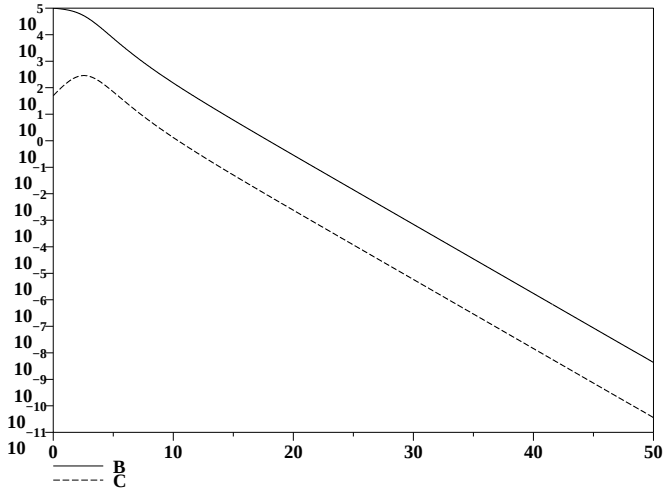


FIG. 1.4.5: Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 0,9$ et $r_c = 1,2$, (zone II) : extinction en temps infini des deux espèces.

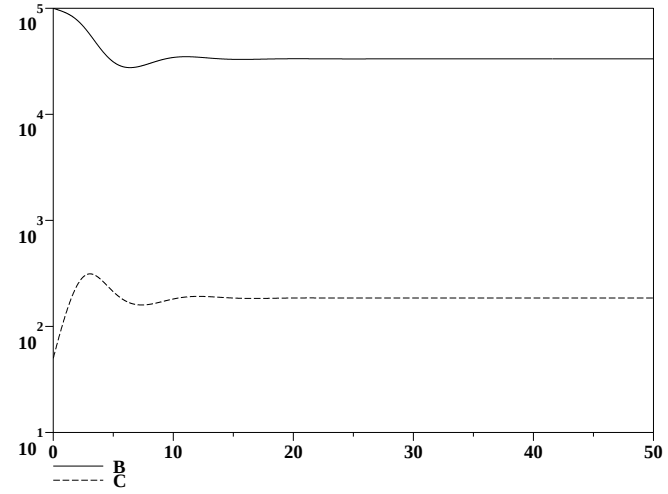


FIG. 1.4.6: Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 1,5$ et $r_c = 0,9$, (zone IV), avec $B_0 = K = 100000$ et $C_0 = 50$: coexistence stable des deux espèces.

Chapitre 2

Modèle B-R-C

Dans ce chapitre, nous raisonnons toujours sous l'hypothèse de populations non-structurées. Nous nous intéressons à un système 1 prédateur – 2 proies du type prédateur – compétiteur (proie introduite) – proie indigène.

Les densités de populations sont notées respectivement B, R et C pour les proies, compétiteurs et prédateurs.
Le modèle mathématique associé est le système différentiel (2.0.1)

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1-\dfrac{B}{K_b}\right) - \eta BR - \dfrac{\alpha B}{\alpha B+R}\mu_b C, & B(0)=B_0>0, \\ \dfrac{dR}{dt} = r_r R\left(1-\dfrac{R}{K_r}\right) - \dfrac{R}{\alpha B+R}\mu_r C, & R(0)=R_0>0, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1-\mu_r\mu_b\dfrac{C}{\mu_r B+\mu_b R}\right), & C(0)=C_0>0, \end{cases} \tag{2.0.1}$$

avec r_r, r_b, K_r, K_b, μ_r et μ_b les taux de croissance, capacités d'accueil et les taux de prédation respectifs pour les populations de proies introduites et natives, et α le coefficient de préférence des prédateurs, cf Courchamp et al. [20] et [22].
Les résultats présentés dans ce chapitre on fait l'objet de publications, voir [35], [36] et [37].

2.1 Etude globale

Le premier résultat important est que nous pouvons nous ramener à un système différentiel non-linéaire régulier et ce, indépendamment des paramètres démographiques.

Commençons par adimensionner la variable d'état B ainsi que les paramètres correspondant à la population des proies natives. On pose $\widetilde{B} =: \alpha B$, $\widetilde{K_b} =: \alpha K_b$ et $\widetilde{\mu_b} =: \alpha \mu_b$.
Ensuite, nous considérons de nouvelles variables d'états, $P = B + R$, la population totale des proies, $\theta = R/(B+R)$, la proportion des proies introduites dans la population totale des proies et $Q = C/(B+R)$ le ratio prédateur/proie. On obtient le système (2.1.1), régulier pour $0 \leq \theta \leq 1$.

$$\begin{cases} \dfrac{dP}{dt} = [F_1(\theta, Q) - F_2(\theta)P]\, P = f_1(P, \theta, Q), \\ \dfrac{d\theta}{dt} = \left[r_r \left(1 - \dfrac{\theta P}{K_r} \right) - (\mu_r - \mu_b)Q - r_b - \eta\theta P \right] \theta(1-\theta) \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad +PG(\theta) = f_2(P, \theta, Q), \\ \dfrac{dQ}{dt} = [H_1(\theta) + H_2(\theta)P - H_3(\theta)Q]\, Q = f_3(P, \theta, Q). \end{cases} \tag{2.1.1}$$

avec

$$\begin{aligned} F_1(\theta, Q) &= (r_b - \mu_b Q)(1-\theta) + (r_r - \mu_r Q)\theta, \\ F_2(\theta) &= r_b \frac{(1-\theta)^2}{K_b} + r_r \frac{\theta^2}{K_r} + \eta\theta(1-\theta), \\ G(\theta) &= \frac{r_b}{K_b}(1-\theta)^2\theta, \\ H_1(\theta) &= r_c - [r_r\theta + r_b(1-\theta)], \\ H_2(\theta) &= \frac{r_b}{K_b}(1-\theta)^2 + \eta\theta(1-\theta) + \frac{r_r}{K_r}\theta^2, \\ H_3(\theta) &= \frac{r_c\mu_b\mu_r - (\mu_r\theta + \mu_b(1-\theta))(\mu_r(1-\theta) + \mu_b\theta)}{\mu_r(1-\theta) + \mu_b\theta}. \end{aligned} \tag{2.1.2}$$

Nous allons travailler sur le système (2.1.1), les résultats obtenus sont transposables au système (2.0.1) en utilisant les relations $B = (1-\theta)P$, $R = \theta P$ et $C = PQ$.

Dans une première proposition, vérifions l'existence et l'unicité locale de solutions du système (2.1.1) et énonçons un résultat établissant la conservation de la positivité.

PROPOSITION 2.1.1
Le système (2.1.1) possède une unique solution maximale $(P(t), \theta(t), Q(t))$ *définie sur un intervalle* $[0, T_{max}[$. *Enfin, l'ensemble* $\{P \geq 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1, \quad Q \geq 0\}$ *est positivement invariant pour le système (2.1.1).*

Preuve. L'existence et l'unicité locale sont données par le théorème de Cauchy-Lipschitz.
Etudions maintenant l'invariance de l'ensemble $\{P \geq 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1, \quad Q \geq 0\}$ par le système (2.1.1).
Le système (2.1.1) nous donne les relations

$$\begin{aligned} f_1(0, \theta, Q) = 0, &\quad \text{pour} \quad 0 \leq \theta \leq 1 \quad \text{et} \quad Q \geq 0, \\ f_2(P, \theta = 0, Q) = 0 &\quad \text{pour} \quad P \geq 0 \quad \text{et} \quad Q \geq 0, \\ f_2(P, \theta = 1, Q) = 0 &\quad \text{pour} \quad P \geq 0 \quad \text{et} \quad Q \geq 0, \\ f_3(P, \theta, 0) = 0, &\quad \text{pour} \quad 0 \leq \theta \leq 1 \quad \text{et} \quad P \geq 0, \end{aligned}$$

dont on déduit que $\{P \geq 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1, \quad Q \geq 0\}$ est positivement invariant pour le système (2.1.1), voir [38]. ■

QUESTION 3
La solution du problème (2.1.1) est elle globale ($T_{max} = +\infty$) *?*

Pour répondre à cette question, nous allons montrer que, sous certaines conditions, les variables d'états P, θ et Q sont bornées, ce qui induit l'existence globale en temps des 3 populations considérées. De la même manière, nous allons montrer que sous d'autres conditions, on a Q qui explose en temps fini, et par suite, nous aurons extinction en temps fini d'une ou plusieurs espèces. La proposition suivante explicite ces résultats.

PROPOSITION 2.1.2
Sous la condition $0 < \max(r_b, r_r) < r_c < 1$, *nous avons explosion en temps fini pour la variable d'état* Q *du système (2.1.1), i.e. il existe* $T_{max} < +\infty$ *tel que* $Q(t) \to +\infty$ *quand* $t \to T_{max}$.
Sous la condition $r_c > \frac{(\mu_b + \mu_r)^2}{4\mu_b\mu_r}$, *nous avons existence globale en temps de la solution du problème de Cauchy (2.1.1),* $P(0) > 0$, $0 < \theta(0) < 1$, $Q > 0$, *i.e.* $T_{max} = +\infty$.

Preuve. L'analyse de (2.1.2) montre que pour $0 \leq \theta \leq 1$, nous avons $H_2 > 0$. De plus, nous avons $H_3(\theta) < 0$ quand $r_c < 1$ et $H_1(\theta) \geq 0$ quand $r_b < r_c$ et $r_r < r_c$.

Nous pouvons donc déduire de la troisième équation de (2.1.1) que Q explose toujours en temps fini quand $0 < \max(r_b, r_r) < r_c < 1$.
Inversement, toujours pour $0 \leq \theta \leq 1$, $H_2 > 0$ et nous avons $H_3(\theta) > 0$ quand $r_c > \frac{(\mu_b+\mu_r)^2}{4\mu_b\mu_r}$. Ceci s'obtient en étudiant le numérateur de $H_3(\theta)$, le dénominateur restant strictement positif quand $0 \leq \theta \leq 1$. On a $H_3(\theta) > 0$ quand $r_c > f(\theta) = \frac{(\mu_r\theta+\mu_b(1-\theta))(\mu_r(1-\theta)+\mu_b\theta)}{\mu_b\mu_r}$; pour $0 \leq \theta \leq 1$, la fonction $f(\theta)$ admet un minimum pour $\theta = \frac{1}{2}$ et $f(\frac{1}{2}) = \frac{(\mu_b+\mu_r)^2}{4\mu_b\mu_r}$.
Comme dans le cas précédent, on regarde la troisième équation de (2.1.1). On en conclut que Q ne peut pas exploser en temps fini quand $r_c > \frac{(\mu_b+\mu_r)^2}{4\mu_b\mu_r}$. De plus, $0 \leq \theta \leq 1$ donne $F_2 \geq 0$. Ce dernier résultat et l'expression de F_1 entraîne que P est bornée. Ainsi, pour $0 \leq \theta \leq 1$, on a existence globale en temps de la solution du problème de Cauchy (2.1.1), $P(0) > 0$, $0 < \theta(0) < 1$, $Q > 0$ si $r_c > \frac{(\mu_b+\mu_r)^2}{4\mu_b\mu_r}$. ■

Revenons au système (2.0.1), ainsi qu'aux paramètres avant adimensionnement, nous avons le résultat suivant.

COROLLAIRE 2.1.1
Sous la condition $0 < \max(r_b, r_r) < r_c < 1$, *nous avons extinction en temps fini d'une ou plusieurs espèces.*
Sous la condition $r_c > \frac{(\alpha\mu_b+\mu_r)^2}{4\alpha\mu_b\mu_r}$, *nous avons existence globale en temps des trois populations.*

2.2 Analyse de stabilité.

2.2.1 Etats stationnaires semi-triviaux.

En ce qui concerne l'analyse de stabilité du système (2.0.1) avant adimensionnement, nous avons un premier résultat concernant les états stationnaires semi-triviaux,.

PROPOSITION 2.2.1
Le système (2.0.1) admet les états stationnaires semi-triviaux suivants

1. $B = K_b$, $R = 0$, $C = 0$,
2. $B = 0$, $R = K_r$, $C = 0$,
3. $B = \frac{r_b-\eta K_r}{r_b} K_b$, $R = K_r$, $C = 0$ *admissible ssi* $r_b > \eta K_r$,
4. $B = 0$, $R = \frac{r_r-1}{r_r} K_r$, $C = \frac{r_r-1}{r_r}\frac{K_r}{\mu_r}$ *admissible ssi* $r_r > 1$,
5. $B = \frac{r_b-1}{r_b} K_b$, $R = 0$, $C = \frac{r_b-1}{r_b}\frac{K_b}{\mu_b}$ *admissible ssi* $r_b > 1$.

De plus, les états 1, 2 *et* 3 *sont toujours instables.*
L'état 4 *est localement asymptotiquement stable ssi*

$$r_b - \eta K_r \frac{r_r - 1}{r_r} - \alpha \frac{\mu_b}{\mu_r} < 0, \quad 2 < r_r + r_c \quad \textit{et} \quad r_r > 1.$$

L'état 5 *est localement asymptotiquement stable ssi*

$$r_r - \frac{\mu_r}{\alpha \mu_b} < 0, \quad 2 < r_b + r_c \quad \textit{et} \quad r_b > 1.$$

REMARQUE 2.2.1
Les états stationnaires obtenus pour $R = 0$ *sont bien identiques à ceux du système sans compétiteur, cf chapitre précédent.*

Preuve. Nous recherchons les états stationnaires à composantes positives ou nulles. Pour cela, il faut résoudre le système

$$\begin{cases} r_b B \left(1 - \dfrac{B}{K_b}\right) - \eta B R - \dfrac{\alpha B}{\alpha B + R} \mu_b C = 0 \\ r_r R \left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right) - \dfrac{R}{\alpha B + R} \mu_r C = 0 \\ r_c C \left(1 - \mu_r \mu_b \dfrac{C}{\mu_r B + \mu_b R}\right) = 0 \end{cases} \tag{2.2.1}$$

En premier lieu, remarquons que les singularités du système (2.0.1) font que $(0, 0, 0)$ n'est pas réalisable.
Recherchons les états ayant deux composantes nulles. Si $R = C = 0$ et $B \neq 0$, on trouve $B = K_b$. De la même façon, quand $B = C = 0$ et $R \neq 0$, on a $R = K_r$. Intéressons nous maintenant aux états ayant une seule composante nulle. L'hypothèse $B = 0$ implique que R et C vérifient

$$r_r R \left(1 - \frac{R}{K_r}\right) - \mu_r C = 0 \quad \text{et} \quad r_c C \left(1 - \mu_r \frac{C}{R}\right) = 0$$

et puisque nous cherchons $C \neq 0$, la seconde équation se réécrit $R = \mu_r C$. On obtient donc $R = \frac{r_r - 1}{r_r} K_r$ et $C = \frac{r_r - 1}{r_r} \frac{K_r}{\mu_r}$ qui existent si et seulement si $r_r > 1$. Le cas $R = 0$ se traite de la même façon, on obtient $B = \frac{r_b - 1}{r_b} K_b$ et $C = \frac{r_b - 1}{r_b} \frac{K_b}{\mu_b}$ qui existent si et seulement si $r_b > 1$. Enfin, pour $C = 0$, les variables d'état B et R doivent vérifier

$$r_b B \left(1 - \frac{B}{K_b}\right) - \eta B R = 0 \quad \text{et} \quad r_r R \left(1 - \frac{R}{K_r}\right) = 0$$

comme nous cherchons $B > 0$ et $R > 0$, on obtient

$$r_b - r_b\frac{B}{K_b} - \eta R = 0 \quad \text{et} \quad R = K_r$$

et par suite, $B = \frac{r_b - \eta K_r}{r_b} K_b$, cet état existant si et seulement si $r_b > \eta K_r$.

Regardons maintenant la stabilité de ces états. La matrice jacobienne $J(B, R, C)$ du système (2.0.1) s'écrit

$$\begin{pmatrix} r_b - 2\frac{r_b}{K_b}B - \eta R - \frac{\alpha\mu_b RC}{(\alpha B + R)^2} & -\eta B + \frac{\alpha\mu_b BC}{(\alpha B + R)^2} & -\frac{\alpha\mu_b B}{\alpha B + R} \\ \frac{\alpha\mu_r RC}{(\alpha B + R)^2} & r_r - 2\frac{r_r}{K_r}R - \frac{\mu_r \alpha BC}{(\alpha B + R)^2} & -\mu_r\frac{R}{\alpha B + R} \\ \frac{r_c\mu_r^2\mu_b C^2}{(\mu_r B + \mu_b R)^2} & \frac{r_c\mu_r\mu_b^2 C^2}{(\mu_r B + \mu_b R)^2} & r_c - \frac{2r_c\mu_r\mu_b C}{\mu_r B + \mu_b R} \end{pmatrix}$$

Pour l'état $(K_b, 0, 0)$, la matrice jacobienne est triangulaire supérieure de valeurs propres $-r_b < 0$, $r_r > 0$ et $r_c > 0$, et par suite l'état $(K_b, 0, 0)$ est instable.
Pour l'état $(0, K_r, 0)$, la matrice jacobienne est également triangulaire supérieure avec pour valeurs propres $r_b - \eta K_r$, $-r_r < 0$ et $r_c > 0$, par suite, l'état $(0, K_r, 0)$ est instable.
Pour l'état $(\frac{r_b - \eta K_r}{r_b} K_b, K_r, 0)$, la matrice jacobienne est encore triangulaire supérieure de valeurs propres $-r_b + \eta K_r$, $-r_r < 0$ et $r_c > 0$, l'état $(\frac{r_b - \eta K_r}{r_b} K_b, K_r, 0)$ est par conséquent instable.
Pour l'état $(0, \frac{r_r - 1}{r_r} K_r, \frac{r_r - 1}{r_r}\frac{K_r}{\mu_r})$, la matrice jacobienne est

$$\begin{pmatrix} r_b - \eta K_r\frac{r_r - 1}{r_r} - \alpha\frac{\mu_b}{\mu_r} & 0 & 0 \\ \alpha & 2 - r_r & -\mu_r \\ -\frac{r_c}{\mu_b} & -\frac{r_c}{\mu_r} & -r_c \end{pmatrix}$$

de polynôme caractéristique

$$\chi(X) = \left(r_b - \eta K_r\frac{r_r - 1}{r_r} - \alpha\frac{\mu_b}{\mu_r} - X\right)\left(X^2 + (r_r + r_c - 2)X + r_c(r_r - 1)\right).$$

Les valeurs propres sont $\lambda_1 = r_b - \eta K_r\frac{r_r - 1}{r_r} - \alpha\frac{\mu_b}{\mu_r}$, λ_2 et λ_3 vérifiant

$$\lambda_2 + \lambda_3 = 2 - r_r - r_c \quad \text{et} \quad \lambda_2\lambda_3 = r_c(r_r - 1).$$

L'état $(0, \frac{r_r - 1}{r_r} K_r, \frac{r_r - 1}{r_r}\frac{K_r}{\mu_r})$ est donc localement asymptotiquement stable si et seulement si $r_b - \eta K_r\frac{r_r - 1}{r_r} - \alpha\frac{\mu_b}{\mu_r} < 0$, $2 < r_r + r_c$ et $r_r > 1$.

Enfin, pour l'état $\left(\frac{r_b-1}{r_b}K_b, 0, \frac{r_b-1}{r_b}\frac{K_b}{\mu_b}\right)$, la matrice jacobienne est

$$\begin{pmatrix} 2-r_b & -\eta K_b\frac{r_b-1}{r_b}+\frac{1}{\alpha} & -\mu_b \\ 0 & r_r-\frac{\mu_r}{\alpha\mu_b} & 0 \\ \frac{r_c}{\mu_b} & \frac{r_c}{\mu_r} & -r_c \end{pmatrix}$$

ayant pour polynôme caractéristique

$$\chi(X)=\left(r_r-\frac{\mu_r}{\alpha\mu_b}-X\right)\left(X^2+(r_b+r_c-2)X+r_c(r_b-1)\right)$$

Les valeurs propres sont λ_1, λ_2 et λ_3 avec $\lambda_1 = r_r - \frac{\mu_r}{\alpha\mu_b}$, λ_2 et λ_3 vérifiant

$$\lambda_2+\lambda_3 = 2-r_b-r_c \quad \text{et} \quad \lambda_2\lambda_3 = r_c(r_b-1).$$

L'état $\left(\frac{r_b-1}{r_b}K_b, 0, \frac{r_b-1}{r_b}\frac{K_b}{\mu_b}\right)$ est donc localement asymptotiquement stable si et seulement si $r_r - \frac{\mu_r}{\alpha\mu_b} < 0$, $2 < r_b + r_c$ et $r_b > 1$. ■

2.2.2 Etats stationnaires persistants.

Le cas des états stationnaires persistants est plus complexe.
Soit S le polynôme défini par

$$S(\theta) = a_2\theta^2 + a_1\theta + a_0, \tag{2.2.2}$$

avec

$$\begin{aligned} a_0 &= \frac{r_bK_r}{\alpha K_b}\left(\frac{\mu_r}{\alpha\mu_b}-1\right), \\ a_1 &= r_b\left(1-\frac{r_bK_r}{\alpha K_b}\right) - K_r\left(\frac{r_b}{\alpha K_b}-\eta\right)\left(1-\frac{\mu_r}{r_r\alpha\mu_b}\right) - 1, \\ a_2 &= \left(\frac{\mu_r}{\alpha\mu_b}-1\right)\left(\frac{K_r}{r_r}\left(\frac{r_b}{\alpha K_b}-\eta\right)+\frac{\alpha\mu_b}{\mu_r}\right). \end{aligned} \tag{2.2.3}$$

De plus, soient f et g les fonctions affines définies de $[0,1]$ dans $\mathbb{R}$ par :

$$\begin{aligned} f(\theta) &= r_r - \left(\frac{\mu_r}{\alpha\mu_b}(1-\theta)+\theta\right) \\ g(\theta) &= r_b - \left((1-\theta)+\frac{\alpha\mu_b}{\mu_r}\theta\right) \end{aligned}$$

La proposition suivante nous donne des conditions nécessaires et suffisantes à l'existence d'un tel état pour le système (2.0.1).

PROPOSITION 2.2.2
Il existe un état stationnaire persistant $(B > 0, R > 0, C > 0)$ *pour le système (2.0.1) ssi il existe une solution* $\theta \in]0,1[$ *de* $S(\theta) = 0$ *telle que l'une des assertions suivantes soit vérifiée :*

(i) $f(\theta) > 0$,

(ii) $g(\theta) > 0$.

Preuve. Nous recherchons des états stationnaires à composantes strictement positives, par conséquent, le système (2.2.1) se simplifie. Il nous faut donc résoudre

$$r_b - r_b\frac{B}{K_b} - \eta R - \frac{\alpha}{\alpha B + R}\mu_b C = 0 \tag{2.2.4}$$

$$r_r - r_r\frac{R}{K_r} - \frac{1}{\alpha B + R}\mu_r C = 0 \tag{2.2.5}$$

$$\alpha\mu_r\mu_b C = \alpha\mu_r B + \alpha\mu_b R \tag{2.2.6}$$

Remarquons que nous avons multiplié l'équation (2.2.6) par α. En effectuant le changement d'échelle $\widetilde{\mu_b} := \alpha\mu_b$, $\widetilde{B} := \alpha B$ et $\widetilde{K_b} := \alpha K_b$, on obtient les équations suivantes

$$r_b - r_b\frac{B}{K_b} - \eta R - \frac{\mu_b C}{B + R} = 0 \tag{2.2.7}$$

$$r_r - r_r\frac{R}{K_r} - \frac{\mu_r C}{B + R} = 0 \tag{2.2.8}$$

$$\mu_r\mu_b C = \mu_r B + \mu_b R \tag{2.2.9}$$

Nous allons considérer de nouvelles variables d'états, $P = B + R$, la population totale des proies, $\theta = R/(B + R)$, la proportion des proies introduites dans la population totale des proies et $Q = C/(B + R)$ le ratio prédateur/proie. En utilisant les expressions $B = P(1 - \theta)$, $R = \theta P$ et $C = QP$, les équations (2.2.7)-(2.2.8)-(2.2.9) deviennent

$$r_b - P\left(\frac{r_b}{K_b}(1 - \theta) + \eta\theta\right) - \mu_b Q = 0 \tag{2.2.10}$$

$$r_r - \frac{r_r}{K_r}\theta P - \mu_r Q = 0 \tag{2.2.11}$$

$$\mu_r\mu_b Q = \mu_r(1 - \theta) + \mu_b\theta \tag{2.2.12}$$

Les équations (2.2.11) et (2.2.12) nous permettent d'exprimer P et Q en fonction de θ, voir 2.2.13.

$$Q = \frac{\mu_r(1 - \theta) + \mu_b\theta}{\mu_r\mu_b} \quad \text{et} \quad P = \frac{K_r}{r_r\theta}\left(r_r - \left(\frac{\mu_r}{\mu_b}(1 - \theta) + \theta\right)\right) \tag{2.2.13}$$

Après substitution dans (2.2.10), on obtient

$$r_b - \frac{K_r}{r_r\theta}\left(r_r - \left(\frac{\mu_r}{\mu_b}(1-\theta)+\theta\right)\right)\left(\frac{r_b}{K_b}(1-\theta)+\eta\theta\right) - \frac{\mu_r(1-\theta)+\mu_b\theta}{\mu_r} = 0 \quad (2.2.14)$$

On multiplie l'équation (2.2.14) par θ, on obtient

$$b_2\theta^2 + b_1\theta + b_0 = 0 \quad (2.2.15)$$

avec

$$\begin{aligned} b_0 &= \tfrac{r_bK_r}{K_b}\left(\tfrac{\mu_r}{\mu_b}-1\right), \\ b_1 &= r_b\left(1-\tfrac{r_bK_r}{K_b}\right) - K_r\left(\tfrac{r_b}{K_b}-\eta\right)\left(1-\tfrac{\mu_r}{r_r\mu_b}\right) - 1, \\ b_2 &= \left(\tfrac{\mu_r}{\mu_b}-1\right)\left(\tfrac{K_r}{r_r}\left(\tfrac{r_b}{K_b}-\eta\right)+\tfrac{\mu_b}{\mu_r}\right). \end{aligned} \quad (2.2.16)$$

Le retour à l'échelle d'origine pour les paramètres μ_b et K_b nous donne la définition de $S(\theta)$, voir équations (2.2.2) et (2.2.3).

Rappelons que nous cherchons des états stationnaires persistants, i.e. à composantes strictement positives, pour le système (2.0.1). D'après les définitions de θ, P et Q, nous cherchons donc des triplets (P,θ,Q) vérifiant $0<\theta<1$, $P>0$ et $Q>0$. Par suite, il s'agit de trouver les racines $0<\theta<1$ du polynôme S.
L'obtention d'une telle racine $0<\theta<1$ nous donne un état stationnaire à composantes non nulles du système (2.0.1). Cependant, la positivité stricte des composantes n'est obtenue que si les paramètres démographiques, et éventuellement la racine θ, satisfont certaines conditions.

Supposons que nous avons une racine $0<\theta<1$ du polynôme S. De (2.2.13), on déduit $Q>0$ et P se réécrit

$$P = \frac{K_r}{r_r\theta}f(\theta) \quad \text{avec} \quad f(\theta) = \left(r_r - \left(\frac{\mu_r}{\mu_b}(1-\theta)+\theta\right)\right) \quad (2.2.17)$$

Dans le même esprit, les équations (2.2.10) et (2.2.12) nous donnent

$$P = \frac{g(\theta)}{\frac{r_b}{K_b}(1-\theta)+\eta\theta} \quad \text{avec} \quad g(\theta) = r_b - \left((1-\theta)+\frac{\mu_b}{\mu_r}\theta\right). \quad (2.2.18)$$

Dans les deux expressions de P, $0<\theta<1$ entraîne la positivité stricte du dénominateur. Comme f est une fonction affine, et $0<\theta<1$, alors $P>0$ dans (2.2.17) ssi $f(\theta)>0$.
De même, $P>0$ dans (2.2.18) ssi $g(\theta)>0$.

Il suffit ensuite de revenir à l'échelle initiale pour K_b et μ_b ainsi que pour les résultats dépendant de ces paramètres.
En conclusion, sous réserve que les conditions nécessaires à la positivité stricte de P soient vérifiées, la donnée de $0 < \theta < 1$ racine de S permet de déterminer un triplet $(P > 0, 0 < \theta < 1, Q > 0)$ solution de (2.2.10)-(2.2.11)-(2.2.12).
Les relations $B = (1-\theta)P$, $R = \theta P$ et $C = PQ$ entraînent $B > 0$, $R > 0$ et $C > 0$ et cela termine la preuve. ■

REMARQUE 2.2.2
Dans la pratique, il peut être intéressant de reformuler la proposition précédente.
Soit $\theta > 0$ racine de S. Soient $0 < \theta_f < 1$ et $0 < \theta_g < 1$ définis par $f(\theta_f) = 0$ et $g(\theta_g) = 0$.
Etudions plus en détails les fonctions affines $f(\theta)$ et $g(\theta)$ pour $0 < \theta < 1$.
Pour f, on a $f(0) = \tau\gamma > 0$ et $f(1) = -(1 + m_a) < 0$, par conséquent, on obtient $P > 0$ dans (2.2.17) ssi l'une des assertions suivantes est vérifiée

(i_f) $f(0) \geq 0$ *et* $f(1) > 0$ *i.e.* $r_r \geq \frac{\mu_r}{\mu_b}$ *et* $r_r > 1$,

(ii_f) $f(0) > 0$ *et* $f(1) \geq 0$ *i.e.* $r_r > \frac{\mu_r}{\mu_b}$ *et* $r_r \geq 1$,

(iii_f) $f(0) > 0$, $f(1) < 0$ *et* $\lambda < \theta_f$ *avec* $0 < \theta_f < 1$ *et* $f(\theta_f) = 0$,
i.e. $r_r > \frac{\mu_r}{\mu_b}$, $r_r < 1$ *et* $\lambda < \theta_f$ *avec* $0 < \theta_f < 1$ *et* $f(\theta_f) = 0$,

(iv_f) $f(0) < 0$, $f(1) > 0$ *et* $\theta_f < \lambda$ *avec* $0 < \theta_f < 1$ *et* $f(\theta_f) = 0$,
i.e. $r_r < \frac{\mu_r}{\mu_b}$, $r_r > 1$ *et* $\theta_f < \lambda$ *avec* $0 < \theta_f < 1$ *et* $f(\theta_f) = 0$.

De la même manière, on a $g(0) = -\gamma(m_j + \tau + 1) < 0$ et $g(1) = b > 0$ et par suite, on a $P > 0$ dans (2.2.18) ssi l'une des assertions suivantes est vérifiée

(i_g) $g(0) \geq 0$ *et* $g(1) > 0$ *i.e.* $r_b \geq 1$ *et* $r_b > \frac{\mu_b}{\mu_r}$,

(ii_g) $g(0) > 0$ *et* $g(1) \geq 0$ *i.e.* $r_b > 1$ *et* $r_b \geq \frac{\mu_b}{\mu_r}$,

(iii_g) $g(0) > 0$, $g(1) < 0$ *et* $\lambda < \theta_g$ *avec* $0 < \theta_g < 1$ *et* $g(\theta_g) = 0$,
i.e. $r_b > 1$, $r_b < \frac{\mu_b}{\mu_r}$ *et* $\lambda < \theta_g$ *avec* $0 < \theta_g < 1$ *et* $g(\theta_g) = 0$,

(iv_g) $g(0) < 0$, $g(1) > 0$ *et* $\theta_g < \lambda$ *avec* $0 < \theta_g < 1$ *et* $g(\theta_g) = 0$,
i.e. $r_b < 1$, $r_b > \frac{\mu_b}{\mu_r}$ *et* $\theta_g < \lambda$ *avec* $0 < \theta_g < 1$ *et* $g(\theta_g) = 0$.

En conclusion, il suffit de montrer qu'au moins une des conditions précédentes est vraie pour avoir l'existence d'un état stationnaire persistant.

Revenons maintenant à l'existence proprement dite d'une racine $X > 0$ au

polynôme (2.2.2) et par conséquent d'un état stationnaire $(B > 0, R > 0, C > 0)$ du système (2.0.1).

PROPOSITION 2.2.3
Le polynôme (2.2.2) possède une unique racine strictement positive ssi l'une des assertions suivantes est vérifiée :

(i) $-signe(a_0) = signe(a_1) = signe(a_2)$

(ii) $a_1^2 = 4a_0a_2$ *et* $signe(a_0) = signe(a_2) = -signe(a_1)$

(iii) $signe(a_0) = -signe(a_1)$ *et* $a_2 = 0$

(iv) $signe(a_0) = -signe(a_1)$ *et* $a_2 = 0$

(v) $signe(a_1) = -signe(a_2)$ *et* $a_0 = 0$

Le polynôme (2.2.2) possède deux racines strictement positives ssi

$$a_1^2 - 4a_0a_2 > 0 \quad \textit{et} \quad -signe(a_1) = signe(a_0) = signe(a_2).$$

Preuve. Considérons tout d'abord le cas $a_2 \neq 0$, $a_1 \neq 0$ et $a_0 \neq 0$.
Nous avons une première condition nécessaire, $\Delta = a_1^2 - 4a_0a_2 \geq 0$.
Soit $\Delta > 0$, nous avons deux racines $X_1 > 0$ et $X_2 > 0$ ssi $\frac{a_0}{a_2} > 0$ et $\frac{a_1}{a_2} < 0$, i.e. $signe(a_2) = signe(a_0) = -signe(a_1)$. Toujours dans le cas $\Delta > 0$, nous avons une seule racine strictement positive ssi $\frac{a_0}{a_2} < 0$ et $\frac{a_1}{a_2} > 0$, i.e. $signe(a_2) = signe(a_1) = -signe(a_0)$.
Soit $\Delta = 0$, nous avons une unique racine $X = -\frac{a_1}{2a_2}$ avec $X > 0$ ssi $-signe(a_1) = signe(a_2) = signe(a_0)$.
Traitons maintenant les cas particuliers. Si $a_2 = 0$, $a_1 \neq 0$ et $a_0 \neq 0$, alors on a une seule racine $X = -\frac{a_0}{a_1} > 0$ ssi $signe(a_0) = -signe(a_1)$.
Si $a_2 \neq 0$, $a_1 = 0$ et $a_0 \neq 0$, alors on obtient une racine $X = \sqrt{-\frac{a_0}{a_2}} > 0$ ssi $signe(a_0) = -signe(a_2)$.
Enfin, si $a_2 \neq 0$, $a_1 \neq 0$ et $a_0 = 0$, on obtient une racine $X = -\frac{a_1}{a_2} > 0$ ssi $signe(a_1) = -signe(a_2)$. ■

2.3 Résultats Numériques

Nous présentons ici une synthèse des résultats observés lors des simulations numériques sur le système (2.0.1) avec les taux de croissances donnés dans la table 2.1. Ces mêmes valeurs seront utilisées pour les simulations sur les modèles spatiaux, voir chapitre 7. Les autres paramètres, ainsi que les conditions

initiales, sont fixés et sont présentés dans la table 5.1.5. Comme pour le modèle prédateur-proie sans compétiteurs, les singularités mathématiques du système (2.0.1), qui apparaissent quand $B = R = 0$, peuvent perturber notre étude, particulièrement lorsque les densités de population sont proches de zero. Nous allons donc effectuer notre étude numérique du modèle prédateur-compétiteur-proie en utilisant la formulation en variables (P, θ, Q), cf système (2.1.1) avant de revenir aux variables d'états initiales.
Comme dans le chapitre 1, on utilise le logiciel Scilab pour nos simulations numériques.

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
r_b	1.5	0.8	0.1	0.1	1.5	1.45	1.8
r_r	0.1	0.1	2.5	0.8	2.5	2.5	2
r_c	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9

TAB. 2.1: Taux de croissances pour le système (2.0.1).

Nous nous plaçons dans le cas d'un prédateur opportuniste avec une préférence pour les proies indigènes, plus faciles à chasser, ceci se traduit par $\alpha > 1$. Dans nos simulations, nous prenons $\alpha = 1.5$. L'absence de données précises concernant la compétition entre proies introduites et proies natives ne permet pas de fixer un intervalle biologiquement acceptable pour notre étude. Aussi, nous faisons le choix de négliger ces effets, ce qui correspond à $\eta = 0$.
Enfin, nous considérons l'introduction d'un faible nombre de prédateurs et compétiteurs au sein d'une population de proies natives à l'équilibre, i.e. avec une densité égale à la capacité d'accueil du milieu, $B_0 = K_b$.

K_b	K_r	μ_b	μ_r	α	η	B_0	R_0	C_0
100000	200000	180	180	1.5	0	100000	100	50

TAB. 2.2: Autres paramètres démographiques du système (2.0.1) et densités initiales de populations.

Pour les cas (5), (6) et (7) de la table 2.1, nous sommes dans un cas non traité par la proposition 2.1.1. Néanmoins, les simulations numériques montrent qu'après une phase transitoire où les densités des populations introduites sont croissantes, un équilibre stable s'installe avec coexistence des trois espèces. La figure 2.3.1 présente l'évolution en temps des densités de populations dans le cas (5).

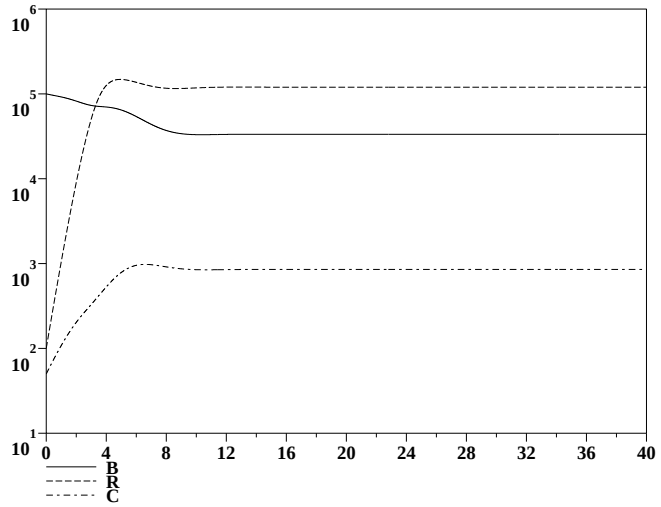


FIG. 2.3.1: Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 1,5$, $r_r = 2,5$ et $r_c = 0,9$ (cas (5) de la table 2.1) : coexistence stable des trois espèces. La dynamique est similaire pour les cas (6) et (7).

Dans une autre série de simulations, nous nous sommes intéressés aux cas où l'on observe l'extinction d'une des populations de proies (l'extinction des deux populations de proies entraînant la disparition des ressources pour l'espèce prédatrice et par suite l'extinction de cette dernière).
Pour les cas (1) et (3) de la table 2.1, la proposition 2.1.1 ne permet pas de conclure, cependant on observe dans le cas (1) l'extinction en temps infini des proies introduites ; parallèlement, on a coexistence stable des proies natives et des prédateurs, voir figure 2.3.2.
Si on s'intéresse à la survie des proies introduites, le cas (3) est plus problématique. En effet, on observe cette fois l'extinction de la population des proies natives alors que les deux espèces introduites survivent et qu'une coexistence stable s'intalle, voir figure 2.3.3.
Dans ce cas, un contrôle des espèces introduites peut souvent permettre de sauvegarder la population des proies natives, voir travaux de Courchamp et al. [20] pour plus de détails.

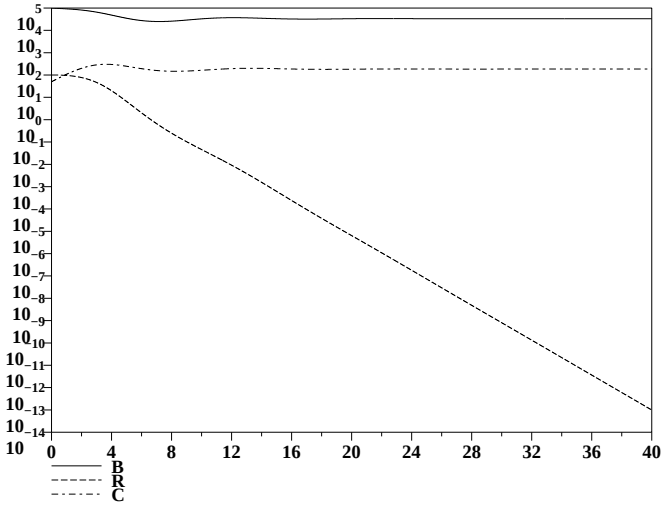


FIG. 2.3.2: Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 1,5$, $r_r = 0,1$ et $r_c = 0,9$ (cas (1) de la table 2.1) : existence globale des solutions avec extinction en temps infini pour les proies introduites et coexistence stable pour les prédateurs et proies natives.

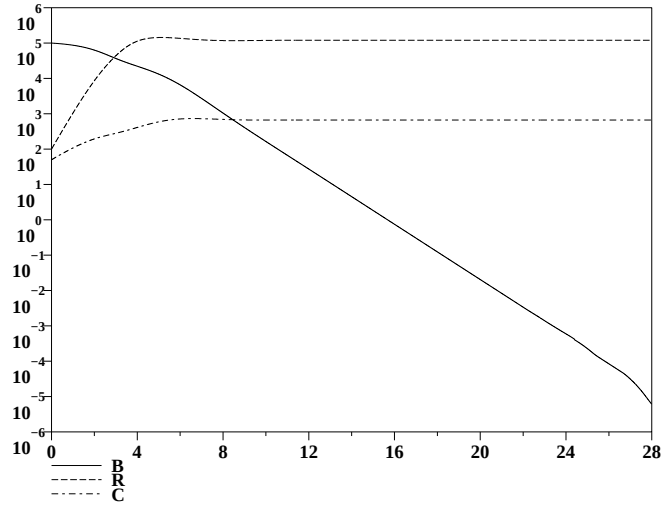


FIG. 2.3.3: Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 0,1$, $r_r = 2,5$ et $r_c = 0,9$ (cas (3) de la table 2.1) : existence globale des solutions avec extinction en temps infini pour les proies natives et coexistence stable pour les espèces introduites.

Pour les cas (2) et (4), la survie des proies natives est également remise en cause. Pour ces taux de croissance, la proposition 2.1.1 nous permet de conclure à l'extinction en temps fini des trois populations, voir figure 2.3.4 pour le cas (4). Cette situation est bien plus préoccupante que celle décrite dans la figure 2.3.3. En effet, on ne dispose que de quelques années pour mettre en place le contrôle ou l'éradication des populations introduites pour espérer sauvegarder l'espèce native.

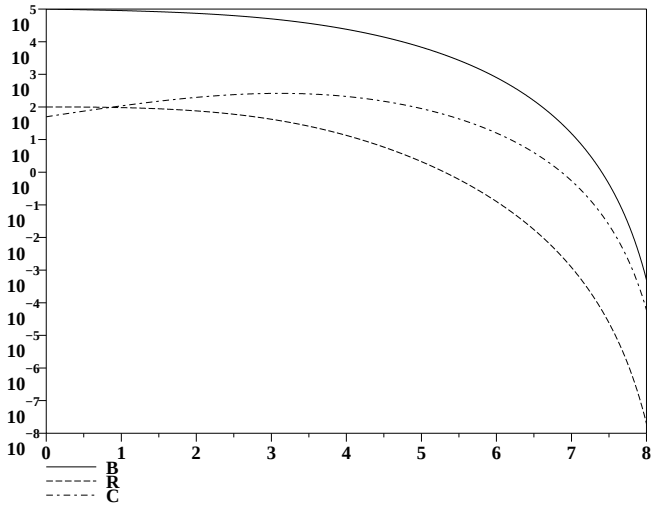


FIG. 2.3.4: Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 0,8$, $r_r = 0,1$ et $r_c = 0,9$ (cas (2) de la table 2.1) : extinction en temps fini des trois espèces. La dynamique est similaire pour le cas (4).

Bien évidemment, les résultats présentés dans cette section ne constituent pas un inventaire exhaustif des dynamiques possibles pour les solutions du système (2.0.1).

Chapitre 3

Modèles avec deux classes d'âges.

Nous étudions le cas d'un prédateur opportuniste ; comme nous l'avons déjà dit, ce prédateur va chasser dans la population de proies à la densité la plus élevée. Si nous nous focalisons sur le devenir de la population des proies natives, il peut être intéressant de structurer cette population en deux classes d'âge, juvéniles et adultes, et de vérifier les implications de cette hypothèse supplémentaire sur les dynamiques possibles pour l'ensemble des populations considérées.

Dans ce chapitre, nous allons présenter une analyse mathématique pour 3 modèles prenant en compte cette structuration en deux classes d'âges pour la population des proies natives, en discutant, quand c'est possible, des possibilités d'explosion en temps fini, de solutions globalement définies en temps et de solutions périodiques. Nous allons faire l'étude successive de modèles gérant dans un premier temps la population des proies natives seules, puis le système prédateur–proie, et enfin le système prédateur–compétiteur–proie, voir [37].

3.1 Le modèle proie native avec deux classes d'âges : Modèle AJ.

Dans cette section, on s'intéresse au système 3.1.1 modélisant la population des proies natives seule, scindée en deux classes d'âges, les juvéniles, de densité J, et les adultes, de densité A, cf [37].

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J, \quad J(0) > 0, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A, \qquad A(0) > 0. \end{cases} \tag{3.1.1}$$

avec b, m_j m_a τ respectivement les taux de natalité, mortalité des juvéniles, mortalité des adultes et maturation des juvéniles et k_j et k_a les paramètres de logistique. Ce modèle a déjà été étudié dans un cadre plus général dans les travaux de Kostova [45].

Nous avons comme premier résultat la conservation de la positivité et l'existence et l'unicité d'une solution globale.

PROPOSITION 3.1.1
Le système (3.1.1) possède une unique solution définie sur l'intervalle $[0, +\infty[$. *De plus, l'ensemble* $\{(A, J) \in {\mathbb{R}_+}^2\}$ *est positivement invariant pour le système (3.1.1).*

Preuve. Réécrivons le système (3.1.1) sous la forme

$$\frac{d}{dt}\begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix} = F(J, A) = \begin{pmatrix} f_1(J, A) \\ f_2(J, A) \end{pmatrix}$$

Nous avons les relations

$$\begin{aligned} f_1(0, A) = bA \geq 0 \quad \text{pour} \quad A \geq 0 \\ f_2(J, 0) = \tau J \geq 0 \quad \text{pour} \quad J \geq 0 \end{aligned}$$

Par suite, le second membre du système (3.1.1) est une fonction de $\mathbb{R}^2$ dans $\mathbb{R}^2$ quasi-positive. Par conséquent, l'ensemble $\Omega = \{(A, J) \in \mathbb{R}^{+2}\}$ est positivement invariant.
Le théorème de Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence et l'unicité locale d'une solution maximale. Pour montrer l'existence globale, nous introduisons une nouvelle variable d'état $P = A + J$. Alors

$$\frac{dP}{dt} \leq bP - (\widehat{m} + \widehat{k}P)P \quad \text{avec} \quad \begin{matrix} \widehat{m} = \min(m_j, m_a), \\ \widehat{k} = \min(k_j, k_a), \end{matrix} \tag{3.1.2}$$

et nous avons $P(t) \leq \max\left(P(0), \dfrac{b - \widehat{m}}{\widehat{k}}\right)$. ∎

Nous avons ensuite un résultat sur les états stationnaires du système (3.1.1), cf [45].

PROPOSITION 3.1.2
Le système (3.1.1) possède au plus 2 états stationnaires à composantes positives

$A = 0, J = 0$,
$A = A^* > 0, J = J^* > 0$ *admissible ssi* $1 < \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$.
De plus, si $1 > \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$, *alors l'état* $(0,0)$ *est globalement asymptotiquement stable et l'état* (A^*, J^*) *n'est pas admissible.*
Inversement, sous la condition $1 < \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$, *l'état* $(0,0)$ *est instable, l'état persistant* (A^*, J^*) *est globalement asymptotiquement stable.*

Preuve. Pour trouver les états stationnaires, nous cherchons à résoudre

$$\begin{cases} bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J = 0 \\ \tau J - (m_a + k_a(A+J))A = 0 \end{cases} \tag{3.1.3}$$

Nous introduisons la densité totale de population $P = A + J$, après quoi, le système (3.1.3) se réécrit

$$bA = J(m_j + k_j P + \tau) \tag{3.1.4}$$
$$b\tau J = bA(m_a + k_a P) \tag{3.1.5}$$

Après substitution, on obtient

$$\tau b J = J(m_j + k_j P + \tau)(m_a + k_a P)$$

et par suite, le système (3.1.1) admet donc comme états stationnaires : $(0,0)$ et un possible état persistant vérifiant

$$a_2 P^2 + a_1 P + a_0 = 0 \tag{3.1.6}$$

$$\text{avec} \quad a_2 = k_a k_j, \quad a_1 = k_a(\tau + m_j) + k_j m_a, \quad a_0 = m_a(\tau + m_j) - \tau b$$

L'équation (3.1.6) admet une seule solution strictement positive. En effet, remarquons que $a_2P^2 + a_1P + a_0$ admet 2 racines réelles P_1 et P_2 si et seulement si $a_1^2 - 4a_0a_2 \geq 0$ (qui est vrai quand $a_0 < 0$). Nous avons alors $P_1 + P_2 = -a_1/a_2 < 0$ et $P_1P_2 = a_0/a_2$ qui est du signe de a_0. Par conséquent, $a_2P^2 + a_1P + a_0$ admet une unique racine réelle strictement positive P^* si et seulement si $a_0 < 0$.
Le système (3.1.3) a donc 2 états stationnaires, $(0,0)$ et un état persistant

$$J^* = \frac{bP^*}{\tau + b + m_j + k_j P^*}\ , A^* = \frac{\tau P^*}{\tau + m_a + k_a P^*} \tag{3.1.7}$$

qui existe si et seulement si

$$1 < \frac{\tau}{m_j + \tau}\ \ \frac{b}{m_a} \tag{3.1.8}$$

Regardons la stabilité de ces états. La matrice jacobienne du système (3.1.1) est

$$Jac(J,A) = \begin{pmatrix} -m_j - \tau - k_j A - 2k_j J & b - k_j J \\ \tau - k_a A & -m_a - k_a J - 2k_a A \end{pmatrix}$$

Par suite,

$$Jac(0,0) = \begin{pmatrix} -m_j - \tau & b \\ \tau & -m_a \end{pmatrix}$$

qui a pour valeurs propres λ_1 et λ_2 avec $\lambda_1 + \lambda_2 = Trace(Jac(0,0)) = -m_j - \tau - m_a < 0$ et $\lambda_1\lambda_2 = Det(Jac(0,0)) = m_a(m_j + \tau) - b\tau$. Donc $(0,0)$ est localement asymptotiquement stable (LAS), si et seulement si $Det(Jac(0,0)) > 0$, i.e. si et seulement si $1 > \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$.
Du système (3.1.1), on déduit

$$\frac{d(m_a J + bA)}{dt} = (b\tau - m_a(m_j + \tau))\, J - (k_j J + k_a A)(A + J). \tag{3.1.9}$$

Par suite, sous la condition $1 > \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$, $m_a J + bA$ définit une fonction de Liapunov pour le système (3.1.1). Le résultat (3.1.9) entraîne que $\frac{dm_aJ+bA}{dt} < 0$ pour $A, J > 0$ et l'étude du plan de phase nous permet de conclure que $(0,0)$ est globalement asymptotiquement stable.

Pour l'état stationnaire (A^*, J^*), nous avons

$$Jac(J^*,A^*) = \begin{pmatrix} -(m_j + \tau + k_j P^* + k_j J^*) & b - k_j J^* \\ \tau - k_a A^* & -(m_a + k_a P^* + k_a A^*) \end{pmatrix}$$

ayant pour valeurs propres λ_3 et λ_4.
De la stricte positivité des paramètres et des composantes de l'état (A^*, J^*), on déduit $Trace(Jac(A^*, J^*)) < 0$ et par suite $\lambda_3 + \lambda_4 < 0$.

Le système (3.1.3) nous permet de réécrire la matrice $Jac(J^*, A^*)$ sous la forme

$$\begin{pmatrix} -(bA^*/J^* + k_j J^*) & b - k_j J^* \\ \tau - k_a A^* & -(\tau J^*/A^* + k_a A^*) \end{pmatrix}$$

et le calcul du déterminant nous donne $Det(Jac(J^*, A^*)) = bk_a\frac{A^{*2}}{J^*} + k_j\tau\frac{J^{*2}}{A^*} + k_j\tau J^* + bk_a A^* > 0$ dont on déduit $\lambda_3\lambda_4 > 0$. L'état (A^*, J^*) est donc L.A.S. quand il existe, i.e. quand la condition (3.1.8) est vérifiée.
Le système (3.1.1) nous donne pour $(A, J) \in {\mathbb{R}_+}^2$

$$\frac{\partial}{\partial J}\left(\frac{dJ}{dt}\right) + \frac{\partial}{\partial A}\left(\frac{dA}{dt}\right) = -m_a - m_j - \tau - (k_j + 2k_a)A - (k_a + 2k_j)J < 0.$$

D'après le critère de Dulac, le système (3.1.1) n'admet pas d'orbite périodique. L'application du théorème de Poincaré-Bendixson au système (3.1.1) nous donne les résultats suivant :

- l'état persistant (A^*, J^*) est globalement asymptotiquement stable quand cet état existe, i.e. quand $1 < \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$,
- l'état trivial $(A = J = 0)$ est globalement asymptotiquement stable quand $1 > \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$.

Voir [45] pour les détails de la fin de la preuve. ■

REMARQUE 3.1.1
Ce dernier résultat nous permet de décrire le comportement asymptotique en temps des solutions du système (3.1.1).

Si $1 < \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$, *alors la population des proies natives atteint un équilibre stable* $P^* = A^* + J^*$,

Si $1 > \dfrac{\tau}{m_j + \tau}\dfrac{b}{m_a}$, *alors on observe l'extinction en temps infini des proies natives.*

3.2 Modèle AJC

On s'intéresse cette fois-ci au modèle prédateur-proie avec une structuration en 2 classes d'âges dans la population des proies. On obtient le système d'équations différentielles ordinaires 3.2.1, avec une singularité quand $A = J = 0$

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \mu_j C\dfrac{\gamma J}{\gamma J + A}, & J(0) > 0, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \mu_a C\dfrac{A}{\gamma J + A}, & A(0) > 0, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c\left(1 - \mu_a\mu_j\dfrac{C}{\mu_j A + \mu_a J}\right)C, & C(0) > 0. \end{cases} \tag{3.2.1}$$

avec r_c le taux de croissance de la population des prédateurs, de densité C, $\mu_j > 0$ et $\mu_a > 0$ respectivement les prélèvements annuels par prédateur pour

chaque classe d'âge et $\gamma > 0$ le coefficient de préférence des prédateurs, cf [37].

3.2.1 Etude globale

L'étude du système (3.2.1) se fait dans le même esprit que pour le système (2.0.1). Nous commençons par effectuer un changement d'échelle en posant $\widetilde{J} = \gamma^2 J$, $\widetilde{A} = \gamma A$, $\widetilde{b} = \gamma b$, $\widetilde{k_j} = k_j/\gamma^2$, $\widetilde{k_a} = k_a/\gamma^2$, $\widetilde{\mu_j} = \gamma^2\mu_j$, $\widetilde{\mu_a} = \gamma\mu_a$, et $\widetilde{\tau} = \tau/\gamma$. Ensuite, nous considérons comme nouvelles variables d'états, $P = A + J$, la population totale des proies, $\theta = A/(A + J)$, la proportion des proies adultes dans la population totale des proies et $Q = C/(A + J)$, le ratio prédateur/proie. On obtient donc un système différentiel régulier dans $\{P \geq 0, 0 \leq \theta \leq 1, Q \geq 0\}$,

$$\begin{cases} \dfrac{dP}{dt} = [F_1(\theta, Q) - F_2(\theta)P]\, P = f_1(P, \theta, Q), \\ \dfrac{d\theta}{dt} = G(\theta) + \theta(1-\theta)\left[m_j - m_a + \tau\gamma\right] = f_2(P, \theta, Q) \\ \qquad\qquad +\theta(1-\theta)\left[(\mu_j - \mu_a)Q + (k_j - k_a)(\gamma\theta - \theta + 1)P\right], \\ \dfrac{dQ}{dt} = [H_1(\theta) + H_2(\theta)P - H_3(\theta)Q]\, Q = f_3(P, \theta, Q). \end{cases} \tag{3.2.2}$$

avec

$$\begin{aligned} F_1(\theta, Q) &= (\tau(1-\gamma) - m_j - \mu_j Q)(1-\theta) + (b - m_a - \mu_a Q)\theta, \\ F_2(\theta) &= (1 + (\gamma - 1)\theta)(k_j(1-\theta) + k_a\theta), \\ G(\theta) &= \tau(1-\theta)^2 - b\theta^2, \\ H_1(\theta) &= r_c - [(1-\theta)(\tau(1-\gamma) - m_j) + \theta(b - m_a)], \\ H_2(\theta) &= (\gamma\theta + 1 - \theta)(k_a\theta + k_j(1-\theta)), \\ H_3(\theta) &= \frac{r_c\mu_j\mu_a - (\mu_a\theta + \mu_j(1-\theta))(\mu_a(1-\theta) + \mu_j\theta)}{\mu_a(1-\theta) + \mu_j\theta}. \end{aligned} \tag{3.2.3}$$

Les résultats obtenus pour le système (3.2.2) sont transposables au système (3.2.1). Dans une première proposition, vérifions l'existence et l'unicité locale de solutions au système (3.2.1) et énonçons un résultat établissant la conservation de la positivité.

PROPOSITION 3.2.1
Le système (3.2.2) possède une unique solution maximale $(P(t), \theta(t), Q(t))$ *définie sur un intervalle* $[0, T_{max}[$.
De plus, l'ensemble $\{P \geq 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1, \quad Q \geq 0\}$ *est positivement invariant pour le système (3.2.2).*

Preuve. Le système (3.2.2) nous donne les relations

$$\begin{aligned} f_1(P,\theta,Q) = 0 \quad &\text{pour} \quad 0 \le \theta \le 1 \quad \text{et} \quad Q \ge 0 \\ f_2(P,\theta,Q) = \tau > 0 \quad &\text{pour} \quad P \ge 0 \quad \text{et} \quad Q \ge 0 \\ f_2(P,\theta,Q) = -b < 0 \quad &\text{pour} \quad P \ge 0 \quad \text{et} \quad Q \ge 0 \\ f_3(P,\theta,Q) = 0, \quad &\text{pour} \quad 0 \le \theta \le 1 \quad \text{et} \quad P \ge 0 \end{aligned}$$

dont on déduit que $\{P \ge 0, \quad 0 \le \theta \le 1, \quad Q \ge 0\}$ est positivement invariant pour le système (3.2.2). Le théorème de Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence et l'unicité d'une solution sur un intervalle $[0, T_{max}[$. ∎

QUESTION 4
La solution du problème (3.2.1) est elle globale, i.e. $(T_{max}) = +\infty$) ?

Pour répondre à cette question, nous allons poursuivre plus avant l'étude du système (3.2.2).

PROPOSITION 3.2.2
Sous la condition $0 < \max(\tau(1-\gamma) - m_j, b - m_a) \le r_c < 1$, nous avons explosion en temps fini pour la variable d'état Q du système (3.2.2), i.e. il existe $T_{max} < +\infty$ tel que $Q(t) \to +\infty$ quand $t \to T_{max}$.
Sous la condition $r_c > \frac{(\mu_a+\mu_j)^2}{4\mu_a\mu_j}$, nous avons existence globale en temps de la solution du problème de Cauchy (3.2.2), $P(0) > 0$, $0 < \theta(0) < 1$, $Q > 0$, i.e. $T_{max} = +\infty$

Preuve. L'analyse de (3.2.3) montre que pour $0 \le \theta \le 1$, nous avons $H_2 > 0$. De plus, nous avons $H_3(\theta) < 0$ quand $r_c < 1$. Enfin, nous avons $H_1(\theta) \ge 0$ quand $r_c \ge \max(\tau(1-\gamma) - m_j, b - m_a)$. Nous pouvons donc déduire de la troisième équation de (3.2.3) que Q explose toujours en temps fini quand $0 < \max(\tau(1-\gamma) - m_j, b - m_a) \le r_c < 1$.
Inversement, toujours pour $0 \le \theta \le 1$, $H_2 > 0$ et nous avons $H_3(\theta) > 0$ quand $r_c > \dfrac{(\mu_j + \mu_a)^2}{4\mu_j\mu_a}$. Comme ci-dessus, nous regardons la troisième équation de (3.2.3). On en conclut que Q ne peut pas exploser en temps fini quand $r_c > \dfrac{(\mu_j + \mu_a)^2}{4\mu_j\mu_a}$. De plus, $0 \le \theta \le 1$ donne $F_2 \ge 0$. Ce dernier résultat et l'expression de F_1 entraînent que P est bornée. Ainsi, pour $0 \le \theta \le 1$, on a existence globale en temps de la solution du problème de Cauchy (3.2.2), $P(0) > 0$, $0 < \theta(0) < 1$, $Q > 0$ si $r_c > \dfrac{(\mu_j + \mu_a)^2}{4\mu_j\mu_a}$. ∎

Revenons au système (3.2.1), ainsi qu'aux paramètres avant adimensionnement, nous avons le résultat suivant.

COROLLAIRE 3.2.1
Sous la condition $0 < \max(\tau(1-\gamma)-m_j, b-m_a) \leq r_c < 1$*, nous avons extinction en temps fini d'une ou plusieurs espèces.*
Sous la condition $r_c > \frac{(\mu_a+\gamma\mu_j)^2}{4\gamma\mu_a\mu_j}$*, nous avons existence globale en temps des trois populations.*

3.2.2 Etats stationnaires semi-triviaux

Concernant les états stationnaires semi-triviaux, nous avons un premier résultat d'extinction des deux espèces.

PROPOSITION 3.2.3
Sous la condition $1 > \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$*, on a extinction des 3 populations si* $T_{max} = +\infty$.

Preuve. On se place dans le cas $T_{max} = +\infty$, le cas $T_{max} < +\infty$ étant traité dans la section précédente. La preuve se fait en deux étapes.
Dans un premier temps, on va montrer que $(A, J) \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$, (1), puis que $C \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$.

• ***Etape 1*** En utilisant la fonction de Liapunov $m_aJ + bA$ définie en (3.1.9) pour le système AJ, on obtient

$$(A, J) \longrightarrow 0 \quad \text{quand} \quad t \longrightarrow +\infty \tag{3.2.4}$$

pour le système (3.2.1).

• ***Etape 2*** Ecrivons l'équation en C du système (3.2.1) sous la forme

$$\frac{dC}{dt} = r_cC(1 - \varphi(t)C) \quad \text{avec} \quad \varphi(t) = \frac{\mu_a\mu_j}{\mu_jA + \mu_aJ}. \tag{3.2.5}$$

D'après (3.2.4), on a

$$\forall M > 0, \exists T(M) > 0 \quad \text{tel que} \quad \varphi(t) \geq M \quad \text{pour} \quad t > T(M), \tag{3.2.6}$$

et par suite, on peut écrire $\frac{dC}{dt} \leq r_cC(1 - MC)$. On a donc

$$0 \leq C(t) \leq y(t) \tag{3.2.7}$$

avec $y(t)$ solution de l'équation de type logistique

$$\begin{cases} \dfrac{dy}{dt} = r_c(1 - My)y, \\ y(T(M)) = C(T(M)). \end{cases} \tag{3.2.8}$$

Des propriétés des modèles à croissance logistique, on déduit que $y(t) \longrightarrow \frac{1}{M}$ quand $t \longrightarrow +\infty$; $y(t)$ majorant $C(t)$, on obtient $\limsup C(t) \leq 0$. Enfin, en utilisant la positivité de $C(t)$, on a $C(t) \longrightarrow 0$ quand $t \longrightarrow +\infty$. ■

Regardons maintenant la stabilité locale des états stationnaires semi-triviaux.

PROPOSITION 3.2.4
Si la condition $1 < \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$ *est vérifiée, le système (3.2.1) admet* $(J^*, A^*, 0)$ *comme état stationnaire, où* $(J^* > 0, A^* > 0)$ *est l'état stationnaire non trivial du système (3.1.1). De plus, l'état* $(J^*, A^*, 0)$ *est toujours instable.*

Preuve. Nous recherchons les états stationnaires à composantes positives ou nulles avec au moins une composante nulle. Pour cela, il faut résoudre le système

$$\begin{cases} bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \mu_j C\dfrac{\gamma J}{\gamma J + A} = 0 \\ \\ \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \mu_a C\dfrac{A}{\gamma J + A} = 0 \\ \\ r_c\left(1 - \mu_a\mu_j\dfrac{C}{\mu_j A + \mu_a J}\right)C = 0 \end{cases} \tag{3.2.9}$$

Nous avons la propriété $(A = 0) \Leftrightarrow (J = 0)$. De plus l'état $(0, 0, 0)$ n'est pas réalisable, par conséquent le cas $J \neq 0$, $A \neq 0$, $C = 0$ est le seul pouvant conduire à un état stationnaire réalisable. On obtient l'état $(J^*, A^*, 0)$ où $J^* > 0$ et $A^* > 0$ sont les composantes de l'état stationnaire non trivial du système (3.1.1).

Etudions la stabilité de cet état stationnaire. La matrice jacobienne du système (3.2.1) s'écrit

$$\begin{pmatrix} -m_j - k_j(A+2J) - \tau - \dfrac{\mu_j\gamma AC}{(\gamma J + A)^2} & bA - k_j J + \dfrac{\mu_j\gamma JC}{(\gamma J + A)^2} & -\dfrac{\mu_j\gamma J}{\gamma J + A} \\ \tau - k_a A + \dfrac{\mu_a\gamma AC}{(\gamma J + A)^2} & -m_a - k_a(2A+J) - \dfrac{\mu_a\gamma JC}{(\gamma J + A)^2} & -\dfrac{\mu_a A}{\gamma J + A} \\ \dfrac{r_c\mu_a^2\mu_j C^2}{(\mu_j A + \mu_a J)^2} & \dfrac{r_c\mu_a\mu_j^2 C^2}{(\mu_j A + \mu_a J)^2} & r_c - \dfrac{2r_c\mu_a\mu_j C}{\mu_j A + \mu_a J} \end{pmatrix}$$

Pour l'état $(J^*, A^*, 0)$, la matrice jacobienne s'écrit

$$\begin{pmatrix} -m_j - k_j(A^* + 2J^*) - \tau & bA^* - k_j J^* & -\dfrac{\mu_j \gamma J^*}{\gamma J^* + A^*} \\ \tau - k_a A^* & -m_a - k_a(2A^* + J^*) & -\dfrac{\mu_a A^*}{\gamma J^* + A^*} \\ 0 & 0 & r_c \end{pmatrix} \tag{3.2.10}$$

et $r_c > 0$ est valeur propre ce qui entraîne que l'état $(J^*, A^*, 0)$ est instable. ■

3.2.3 Etats stationnaires persistants

Intéressons nous aux états stationnaires persistants, i.e. à composantes strictement positives.
Soit $S(X)$ le polynôme défini par

$$S(X) = a_3 X^3 + a_2 X^2 + a_1 X + a_0 \tag{3.2.11}$$

et

$$\begin{aligned} a_0 &= -b \\ a_1 &= m_j + \tau - b\gamma + \gamma\tfrac{\mu_j}{\mu_a} - \tfrac{k_j}{k_a}(m_a + 1) \\ a_2 &= \gamma(m_j + \tau + 1) + \tfrac{k_j}{k_a}\left(\tau - m_a\gamma - \tfrac{\mu_a}{\mu_j}\right) \\ a_3 &= \gamma\tau\tfrac{k_j}{k_a} \end{aligned} \tag{3.2.12}$$

De plus, soient f et g les fonctions définies de $[0, 1]$ dans $\mathbb{R}$ par :

$$f(\theta) = (\tau(1-\theta) - m_a\theta)(\gamma(1-\theta) + \theta) - \theta\left(\theta + \frac{\mu_a}{\mu_j}(1-\theta)\right) \tag{3.2.13}$$

$$g(\theta) = (b\theta - (m_j + \tau)(1-\theta))(\gamma(1-\theta) + \theta) - \gamma(1-\theta)\left(1 - \theta + \frac{\mu_j}{\mu_a}\theta\right) \tag{3.2.14}$$

La proposition suivante nous donne des conditions nécessaires et suffisantes pour avoir un état persistant pour le système (3.2.1).

PROPOSITION 3.2.5
Il existe un état stationnaire persistant $(A > 0, J > 0, C > 0)$ *pour le système (3.2.1) ssi il existe une solution* $\lambda > 0$ *de l'équation* $S(\lambda) = 0$ *telle que l'une des assertions suivantes est vérifiée :*

(i) $f\left(\frac{1}{1+\lambda}\right) > 0$

(ii) $g\left(\frac{1}{1+\lambda}\right) > 0$

Preuve. La troisième équation du système (3.2.9) devient $\mu_a\mu_j C = \mu_j A + \mu_a J$. Nous allons considérer de nouvelles variables d'états, $P = A + J$, la population totale des proies, $\theta = A/(A+J)$, la proportion des proies adultes dans la population totale des proies et $Q = C/(A+J)$ le ratio prédateur/proie. Après calculs, on obtient le système

$$\begin{cases} b\theta - (m_j + k_j P)(1-\theta) - \tau(1-\theta) - \mu_j Q\dfrac{\gamma(1-\theta)}{\gamma(1-\theta)+\theta} = 0 & (i) \\ \tau(1-\theta) - (m_a + k_a P)\theta - \mu_a Q\dfrac{\theta}{\gamma(1-\theta)+\theta} = 0 & (ii) \\ \mu_a\mu_j Q = \mu_j\theta + \mu_a(1-\theta) & (iii) \end{cases} \tag{3.2.15}$$

Des équations (ii) et (iii), on déduit une expression de P et Q en fonction de θ.

$$Q = \frac{\mu_a(1-\theta) + \mu_j\theta}{\mu_a\mu_j} \tag{3.2.16}$$

$$\text{et} \quad P = \frac{(\gamma(1-\theta)+\theta)(\tau(1-\theta) - m_a\theta) - \theta\left(\theta + \frac{\mu_a}{\mu_j}(1-\theta)\right)}{k_a\theta(\gamma(1-\theta)+\theta)} \tag{3.2.17}$$

Les équations (i) et (iii) nous donnent une expression équivalente pour P

$$P = \frac{(b\theta - (m_j+\tau)(1-\theta))(\gamma(1-\theta)+\theta) - \gamma(1-\theta)\left(1-\theta+\frac{\mu_j}{\mu_a}\theta\right)}{(\gamma(1-\theta)+\theta)k_j(1-\theta)} \tag{3.2.18}$$

Après substitution de P et Q dans l'équation $\frac{(i)}{\theta}$ (en utilisant l'expression (3.2.17) pour P), on obtient

$$\begin{aligned} 0 = b - \left(m_j + k_j\frac{(\gamma\frac{1-\theta}{\theta}+1)(\tau\frac{1-\theta}{\theta} - m_a) - \left(1 + \frac{\mu_a}{\mu_j}\frac{1-\theta}{\theta}\right)}{k_a\left(\gamma\frac{1-\theta}{\theta}+1\right)}\right)\frac{1-\theta}{\theta} \\ - \tau\frac{1-\theta}{\theta} - \mu_j\frac{\mu_a\frac{1-\theta}{\theta} + \mu_j}{\mu_a\mu_j}\frac{\gamma\frac{1-\theta}{\theta}}{\gamma\frac{1-\theta}{\theta}+1} \end{aligned} \tag{3.2.19}$$

On introduit une nouvelle variable $X = \frac{1-\theta}{\theta}$. Après multiplication par $\gamma X + 1$, l'équation ci-dessus devient

$$(\gamma X + 1)(b - (m_j + \tau)X) - \gamma X \left(\frac{\mu_j}{\mu_a} + X\right) - \frac{k_j}{k_a} X \left[(\gamma X + 1)(\tau X - m_a) - 1 - \frac{\mu_a}{\mu_j} X\right] = 0 \quad (3.2.20)$$

En posant

$$\begin{aligned} a_0 &= -b \\ a_1 &= m_j + \tau - b\gamma + \gamma\tfrac{\mu_j}{\mu_a} - \tfrac{k_j}{k_a}(m_a + 1) \\ a_2 &= \gamma(m_j + \tau + 1) + \tfrac{k_j}{k_a}\left(\tau - m_a\gamma - \tfrac{\mu_a}{\mu_j}\right) \\ a_3 &= \gamma\tau\tfrac{k_j}{k_a} \end{aligned}$$

l'équation (3.2.20) se réécrit $S(X) = 0$.
Comme $X = \frac{1-\theta}{\theta}$, on a $\theta = \frac{1}{1+X}$ et la donnée de $\lambda > 0$ racine de S définit donc $0 < \theta < 1$. L'équation (3.2.16) nous donne $Q > 0$ pour $0 < \theta < 1$.
Intéressons nous maintenant au signe de P.
Les expressions équivalentes (3.2.17) et (3.2.18) voient leur dénominateurs rester strictement positifs pourvu que $0 < \theta < 1$, i.e. $\lambda > 0$. On en conclut donc que $P > 0$ si une des conditions $f(\theta) > 0$ ou $g(\theta) > 0$ est vérifiée (avec $\theta = \frac{1}{1+\lambda}$).
Les relations $A = \theta P$, $J = (1-\theta)P$ et $C = PQ$ entraînent $A > 0$, $J > 0$ et $C > 0$, ce qui clôt la preuve. ■

REMARQUE 3.2.1
Dans la pratique, il peut être intéressant de reformuler les conditions de la proposition précédente.
Soit $\lambda > 0$ racine de S. Soient $0 < \theta_f < 1$ et $0 < \theta_g < 1$ définis par $f(\theta_f) = 0$ et $g(\theta_g) = 0$.
Etudions les fonctions $f(\theta)$ et $g(\theta)$ pour $0 < \theta < 1$. Le graphe de $f(\theta)$ décrit une parabole avec $f(0) = \tau\gamma > 0$ et $f(1) = -(1 + m_a) < 0$, par conséquent, il existe $0 < \theta_f < 1$ tel que $f(\theta_f) = 0$ avec $f(\theta) > 0$ pour $0 < \theta < \theta_f$ et $f(\theta) \leq 0$ pour $\theta_f \leq \theta < 1$. Par suite, on obtient $P > 0$ ssi $0 < \theta = \frac{1}{1+X} < \theta_f$.
Pour $g(\theta)$, il s'agit encore d'une parabole avec $g(0) = -\gamma(m_j + \tau + 1) < 0$ et $g(1) = b > 0$, par conséquent, il existe $0 < \theta_g < 1$ tel que $g(\theta_g) = 0$ avec $g(\theta) \leq 0$ pour $0 < \theta \leq \theta_g$ et $g(\theta) > 0$ pour $\theta_g < \theta < 1$. On obtient donc $P > 0$ ssi $\theta_g < \theta = \frac{1}{1+X} < 1$.
En conclusion, la donnée de $\lambda > 0$ nous permet de déterminer un état persistant $(A > 0, J > 0, C > 0)$ du système (3.2.1) ssi les conditions $\theta_g < \theta_f$ et $\theta_g < \theta = \frac{1}{1+X} < \theta_f$ sont vérifiées.

Revenons maintenant à la recherche des racines strictement positives du polynôme (3.2.11).
Nous allons utiliser le critère de Routh-Hurwitz qui peut se formuler de la manière suivante en dimension 3, voir par exemple Farkas [31] ou Edelstein-Keshet [28].

PROPOSITION 3.2.6
Critère de Routh-Hurwitz *Soit P un polynôme de degré 3 à coefficients réels, de la forme $P(X) = b_3X^3 + b_2X^2 + b_1X + b_0$ avec $b_3, b_0 \neq 0$.*
Considérons les quantités b_3, b_2, $\frac{b_1b_2-b_0b_3}{b_2}$ et b_0 dans cet ordre. Alors :

(i) Toutes les racines de P sont à parties réelles strictement négatives si et seulement si toutes les quantités ci-dessus sont strictement positives,

(ii) Par ailleurs, P possède autant de racines à partie réelle positive qu'il y a de changements de signes dans la série des quantités ci-dessus.

Notons que la série des quantités b_3, b_2, $\frac{b_1b_2-b_0b_3}{b_2}$ et b_0 détermine ce qui est appelé la ligne de pivot dans la méthode de Routh-Hurwitz.
Ce critère est généralement utilisé pour déterminer si un état stationnaire d'un système différentiel quelconque est L.A.S. ou non, et ce à partir des seuls coefficients de la matrice jacobienne, sans nécessiter le calcul explicite des valeurs propres.
Dans la démonstration de la proposition suivante, nous allons détourner ce critère de son utilisation "'classique"'. Il va s'agir de déterminer, en appliquant le résultat (ii) sur le polynôme S, le nombre de racines réelles positives de S.

PROPOSITION 3.2.7
Le polynôme S admet toujours au moins une racine strictement positive.
Plus précisément, nous avons :
Si $a_2 < 0$ et $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} > 0$, alors toute racine réelle de S est strictement positive.
Si ces conditions ne sont pas vérifiées, alors S admet une unique racine réelle strictement positive.

Preuve. Dans un premier temps, soient $a_i > 0$, $i = 0..3$ les coefficients du polynôme S, (3.2.11), donnés dans 3.2.12.
Le résultat s'obtient par application du critère de Routh-Hurwitz sur le polynôme S.
La colonne des pivots est constituée des valeurs a_3, a_2, $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2}$ et a_0. Rappelons qu'il y a autant de racines à partie réelle strictement positive que de changements de signe dans la colonne des pivots. Maintenant, remarquons qu'on a

toujours $a_3 > 0$ et $a_0 < 0$, les possibilités pour le quadruplet $(a_3 > 0, a_2 \neq 0, \frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} \neq 0, a_0 < 0)$ sont donc

1. $a_3 > 0$, $a_2 > 0$, $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} > 0$ et $a_0 < 0$
2. $a_3 > 0$, $a_2 > 0$, $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} < 0$ et $a_0 < 0$
3. $a_3 > 0$, $a_2 < 0$, $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} > 0$ et $a_0 < 0$
4. $a_3 > 0$, $a_2 < 0$, $\frac{a_2a_1-a_3a_0}{a_2} < 0$ et $a_0 < 0$

Dans les cas (1), (2) et (4), il n'y a qu'un seul et unique changement de signe, par conséquent, il n'existe qu'une seule racine à partie réelle strictement positive. Comme pour toute racine λ, on a $\bar{\lambda}$ racine du même polynôme, on déduit que le polynôme (3.2.11) n'admet qu'une seule et unique racine réelle strictement positive dans les cas (1), (2) et (4).
Dans le cas (3), il y a 3 changements de signe, par suite le polynôme (3.2.11) admet 3 racines à partie réelle strictement positive. Dans ce cas, nous pouvons avoir de 1 à 3 racines réelles strictement positives.
Regardons maintenant les cas particuliers $a_2 = 0$ ou $a_1 = 0$. Si $a_1 = 0$ et $a_2 \neq 0$, on applique toujours le critère de Routh-Hurwitz, la colonne des pivots est $a_3 > 0$, a_2, $-\frac{a_3a_0}{a_2}$ et $a_0 < 0$. Remarquons que $signe\left(-\frac{a_3a_0}{a_2}\right) = signe(a_2)$, par suite, quel que soit le signe de a_2, on obtient un seul changement de signe, i.e. une unique racine réelle strictement positive.
Si $a_2 = 0$ et $a_1 \neq 0$, utilisons les fonctions symétriques des racines. Soient λ_1, λ_2 et λ_3 les racines de (3.2.11), on a $\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3 = -\frac{a_2}{a_3} = 0$ donc, quitte à renuméroter les racines, on a soit $\Re(\lambda_1) > 0$, $\Re(\lambda_2) > 0$ et $\Re(\lambda_3) < 0$, soit $\Re(\lambda_1) < 0$, $\Re(\lambda_2) < 0$ et $\Re(\lambda_3) > 0$. De plus, $\lambda_1\lambda_2\lambda_3 = -\frac{a_0}{a_3} > 0$, donc seul le cas $\Re(\lambda_1) < 0$, $\Re(\lambda_2) < 0$ et $\Re(\lambda_3) > 0$ est réalisable et par suite$\lambda_3 \in \mathbb{R}$, ceci conclut la preuve. ■

3.3 Modèle AJRC

Dans cette section, nous allons présenter les résultats partiels obtenus par l'analyse mathématique du système (3.3.1).

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \eta_j RJ - \mu_j C\dfrac{\gamma\alpha J}{\alpha(\gamma J + A) + R}, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \eta_a RA - \mu_a C\dfrac{\alpha A}{\alpha(\gamma J + A) + R}, \\ \dfrac{dR}{dt} = r_r\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right)R - \mu_r C\dfrac{R}{\alpha(\gamma J + A) + R}, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c\left(1 - \mu_a\mu_j\mu_r\dfrac{C}{\mu_j\mu_r A + \mu_a\mu_r J + \mu_a\mu_j R}\right)C, \\ P(0) = P_0 > 0, \quad \text{pour} \quad P = A, J, R, C. \end{cases} \tag{3.3.1}$$

avec η_j et η_a les paramètres de compétition entre proies introduites et proies natives, α et γ les taux de préférence respectifs des prédateurs pour les proies introduites et pour les proies natives.

3.3.1 Analyse mathématique

Dans un premier temps, nous pouvons montrer l'existence et l'unicité locale d'une solution à composantes strictement positives pour le problème (3.3.1).

PROPOSITION 3.3.1
Le système (3.3.1) possède une unique solution maximale $(A(t), J(t), R(t), C(t))$ *définie sur un intervalle* $[0, T_{max}[$.
De plus, l'ensemble $\{A \geq 0, J \geq 0, R \geq 0, C \geq 0\}$ *est positivement invariant pour le système (3.3.1).*

Preuve. Le théorème de Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence et l'unicité d'une solution sur un intervalle $[0, T_{max}[$.
Ecrivons le système (3.3.1) sous la forme

$$\frac{d}{dt}\begin{pmatrix} J \\ A \\ R \\ C \end{pmatrix} = F(J, A, R, C) = \begin{pmatrix} f_1(J, A, R, C) \\ f_2(J, A, R, C) \\ f_3(J, A, R, C) \\ f_4(J, A, R, C) \end{pmatrix}$$

On obtient donc les relations

$$\begin{aligned} f_1(J=0,A,R,C) = bA \geq 0 \quad &\text{pour} \quad A,R,C \geq 0 \\ f_2(J,A=0,R,C) = \tau J \geq 0 \quad &\text{pour} \quad J,R,C \geq 0 \\ f_3(J,A,R=0,C) = 0 \quad &\text{pour} \quad J,A,C \geq 0 \\ f_4(J,A,R,C=0) = 0, \quad &\text{pour} \quad J,A,R \geq 0 \end{aligned}$$

dont on déduit que F est une fonction quasipositive et par suite $\{A \geq 0, J \geq 0, R \geq 0, C \geq 0\}$ est positivement invariant pour le système (3.3.1). ■

Concernant les états stationnaires semi-triviaux, nous avons un premier résultat qui nous donne l'extinction de la proie native.

PROPOSITION 3.3.2
Soit $\Gamma(x_0)$ l'orbite positive de $x_0 = (J_0, A_0, R_0, C_0)$ pour le système (3.3.1), définie pour $t \in [0, T_{max}[$.
Sous la condition $1 > \frac{\tau}{m_j+\tau}\frac{b}{m_a}$, et si de plus $T_{max} = +\infty$, alors l'ensemble ω-limite $\omega(x_0)$ s'écrit

$$\omega(x_0) = (0, 0, \widetilde{r} \geq 0, \widetilde{c} \geq 0).$$

De plus, $(\widetilde{r}, \widetilde{c})$ appartient à l'ensemble ω-limite $\omega(R_0, C_0)$ pour le système

$$\begin{cases} \dfrac{d\widetilde{R}}{dt} = r_r \widetilde{R}\left(1 - \dfrac{\widetilde{R}}{K_r}\right) - \mu_r \widetilde{C}, \\ \\ \dfrac{d\widetilde{C}}{dt} = r_c \widetilde{C}\left(1 - \mu_r \dfrac{\widetilde{C}}{\widetilde{R}}\right), \end{cases}$$

Preuve. On se place dans le cas de solutions définies globalement en temps, i.e. $T_{max} = +\infty$.
Dans l'esprit de la preuve de la proposition 3.2.3, en utilisant la fonction de Liapunov $m_a J + bA$, on obtient pour le système (3.3.1)

$$(A, J) \longrightarrow 0 \quad \text{quand} \quad t \longrightarrow +\infty. \tag{3.3.2}$$

L'étude des ensembles ω-limites nous permet de conclure. ■

Nous allons maintenant présenter quelques résultats obtenus en effectuant l'analyse locale de stabilité pour le système (3.3.1).
Commençons par lister les états stationnaires semi-triviaux pour (3.3.1).

PROPOSITION 3.3.3
Le système (3.3.1) admet jusqu'à 7 états stationnaires semi-triviaux :

1. $A = J = 0$, $R = K_r$ *et* $C = 0$,
2. $A = J = 0$, $R = \frac{r_r - 1}{r_r} K_r$ *et* $C = \frac{r_r - 1}{r_r} \frac{K_r}{\mu_r}$ *qui existe ssi* $r_r > 1$.

Si la condition $1 < \frac{\tau}{m_j + \tau} \frac{b}{m_a}$ *est vérifiée, le système admet en outre les états stationnaires*

3. $A = A^*$, $J = J^*$ *et* $R = C = 0$ *où* (A^*, J^*) *est l'état stationnaire persistant du système (3.1.1),*
4. $A = A^*$, $J = J^*$, $R = 0$ *et* $C = C^*$ *où* (A^*, J^*, C^*) *est un état stationnaire persistant du système (3.2.1).*

Enfin, soient $m_j^\# = m_j + \eta_j K_r$ *et* $m_a^\# = m_a + \eta_a K_r$, *alors si la condition* $1 < \frac{\tau}{m_j^\# + \tau} \frac{b}{m_a^\#}$ *est vérifiée, le système admet comme état stationnaire*

5. $A = A^\#$, $J = J^\#$, $R = K_r$ *et* $C = 0$ *où* $(A^\#, J^\#)$ *est l'état stationnaire persistant du système (3.1.1) en prenant comme taux de mortalité juvenile et adulte les valeurs* $m_j^\#$ *et* $m_a^\#$.

Preuve. Les états semi-triviaux du système (3.3.1) s'obtiennent donc en résolvant le système

$$bA - (m_j + k_j(A + J))J - \tau J - \eta_j RJ - \mu_j C \frac{\gamma \alpha J}{\alpha(\gamma J + A) + R} = 0 \tag{3.3.3}$$

$$\tau J - (m_a + k_a(A + J))A - \eta_a RA - \mu_a C \frac{\alpha A}{\alpha(\gamma J + A) + R} = 0 \tag{3.3.4}$$

$$r_r \left(1 - \frac{R}{K_r}\right) R - \mu_r C \frac{R}{\alpha(\gamma J + A) + R} = 0 \tag{3.3.5}$$

$$r_c \left(1 - \mu_a \mu_j \mu_r \frac{C}{\mu_j \mu_r A + \mu_a \mu_r J + \mu_a \mu_j R}\right) C = 0 \tag{3.3.6}$$

$$\tag{3.3.7}$$

On remarque que $A = J = R = C = 0$ n'est pas réalisable. De plus, rappelons que $A = 0 \Leftrightarrow J = 0$.
Lorsque $R = 0$, on se ramène à l'étude des états stationnaires du système (3.2.1). Si de plus $C = 0$, notre étude se résume à la recherche des états stationnaires du système (3.1.1).
Si $R \neq 0$ et $A = J = 0$, alors il suffit de chercher les états stationnaires du

système RC

$$\begin{cases} \dfrac{dR}{dt} = r_r R\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right) - \mu_r C, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1 - \mu_r \dfrac{C}{R}\right), \end{cases} \tag{3.3.8}$$

dans le même esprit que pour le système BC, cf chapitre précédent.
Enfin, si $R \neq 0$, $C = 0$ et $A, J \neq 0$, il suffit de chercher les états persistants du système

$$\begin{cases} \dfrac{dJ}{dt} = bA - (m_j + k_j(A+J))J - \tau J - \eta_j RJ, \\ \dfrac{dA}{dt} = \tau J - (m_a + k_a(A+J))A - \eta_a RA, \\ \dfrac{dR}{dt} = r_r\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right)R, \end{cases} \tag{3.3.9}$$

en utilisant les mêmes arguments que pour les systèmes (3.1.1) et (3.2.1). ■

Concernant les états persistants, il est difficile de déterminer des conditions nécessaires et/ou suffisantes à l'obtention de tels états. Il est néanmoins possible de réduire le système (3.3.3)-(3.3.4)-(3.3.5)-(3.3.6) en un système de deux équations polynômiales.

Conclusion : Vers des modèles plus réalistes

Dans cette première partie, nous avons donc présenté plusieurs modèles mathématiques faiblement structurés pour notre système prédateur-compétiteur-proie.

L'étude du modèle prédateur–proie native non structuré, i.e. sans structuration en classes d'âges pour la proie native, nous a permis de conclure que la dynamique des populations est régie par les taux de croissance r_b et r_c, et éventuellement par les densités initiales B_0 et C_0. Nous avons vu que la dynamique peut être clairement décrite lorsque $r_c > 1$ ou bien $r_c > r_b$. Pour les autres couples (r_b, r_c), i.e. lorsque $[r_c < 1 \quad \text{et} \quad r_b > r_c]$, les dynamiques dépendent des conditions initiales et l'étude menée à ce jour ne permet pas de déterminer de façon précise le comportement en temps long des solutions. Notons que pour ce dernier cas, l'étude numérique a permis de mettre en évidence une bifurcation de Hopf et la présence d'orbites périodiques.

Lorsque nous introduisons une population de compétiteurs, l'étude théorique est plus complexe mais nous permet cependant d'obtenir des conditions suffisantes pour l'extinction en temps fini des trois espèces et pour l'existence globale en temps des trois populations. Ces résultats se présentent sous la forme de critères à vérifier par les taux de croissance r_b, r_r, r_c, par les taux de prédation μ_b et μ_r et enfin par le coefficient α modélisant la préférence alimentaire des prédateurs pour l'une des deux proies, native ou introduite.

Nous avons ensuite introduit une structuration de la population des proies natives en deux classes d'âge : juvéniles et adultes. Lorsque la population des proies natives est la seule présente, le modèle mathématique associé est bien étudié dans la littérature, cf Kostova [45].
En présence des prédateurs, l'étude mathématique présentée ne permet pas de décrire la dynamique des populations pour tous les jeux de paramètres démo-

graphiques. Néanmoins, ici encore, nous avons obtenu des critères permettant d'obtenir extinction en temps fini des deux espèces, i.e. proies natives et prédateurs, ou bien existence globale en temps. Les paramètres entrant en compte dans ces conditions suffisantes sont les taux de mortalité juvénile, m_j, adulte, m_a, taux de transfert, τ, les taux de prédation pour chaque classe d'âge, μ_j et μ_a et enfin le coefficient de préférence des prédateurs pour l'une des deux classes d'âge, γ.
Pour le modèle complet prédateur-proie introduite-proie native, toujours dans le cas d'une population native structurée en juvéniles et adultes, le système différentiel obtenu est bien plus complexe, les résultats présentés ne concernent que le comportement local des solutions.

Dans la seconde partie de ce document, nous allons traiter les effets des hétérogénéités spatiales en introduisant une variable structurante en espace.
Néanmoins, en ce qui concerne les modèles faiblement structurés, il y a d'autres hypothèses biologiques qu'il serait intéressant de prendre en compte dans des travaux ultérieurs.

Une première hypothèse possible concerne la dépendance en temps des paramètres démographiques, on parle de saisonnalité, voir Murray [52] et les travaux de Bloomer et Bester [9]. Cette hypothèse permet de prendre en compte le fait que pour certaines espèces, par exemple les oiseaux marins, la reproduction s'effectue sur une période fixe de quelques mois. Aussi, hors de cette période, le taux de fertilité serait nul, ce qui n'est pas le cas du taux de mortalité.
Un autre phénomène qui pourrait être modélisé en utilisant des paramètres dépendant du temps concerne la présence ou l'absence de proies indigènes pour une période donnée. Dans le cas d'une population d'oiseaux marins en milieu insulaire par exemple, en pleine saison de reproduction, la population est concentrée sur les rivages, ce qui constitue un important réservoir de ressources pour les éventuels prédateurs. Cependant, hors de cette période, certaines espèces aviaires restent en mer, par suite, la densité des proies natives devient plus faible et les prédateurs peuvent être contraints à augmenter la proportion de proies introduites dans leur chasse.

Enfin, jusqu'a présent, nous avons considéré la variable temporelle comme unique variable structurante.
Dans le chapitre 3, nous avons mis en évidence l'intérêt d'une structuration en deux classes d'âges pour la population des proies natives. L'étude mathématique et numérique de ces modèles, bien que parfois partielle, montre bien une plus grande diversité dans les dynamiques possibles. Dans le cheminement lo-

gique de ce raisonnement, on pourrait considérer une structuration continue en âge pour la population des proies natives et se ramener à l'étude de systèmes d'équations aux dérivées partielles avec les variables structurantes temps et âge, voir Aniţa [5], Webb [66] ou encore Ianelli [41].

Deuxième partie

E.D.P. / Modèles structurés en espace

Chapitre 4

Analyse mathématique

Dans cette seconde partie, nous allons désormais tenir compte des hétérogénéités spatiales du milieu et tenter d'en déterminer l'impact sur la dynamique spatio-temporelle des populations.
Nous nous intéressons donc à l'étude des modèles BC, BRC, et des versions avec deux classes d'âges pour les proies natives, JAC et JARC, avec cette fois-ci une structuration spatiale.
Nous considérons que les populations évoluent dans un domaine ouvert $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ simplement connexe, de frontière $\partial\Omega$ régulière, celà entraîne l'introduction d'une seconde variable structurante, la variable spatiale.
Dans le cadre spatial, la dynamique des populations va donc être décrite à l'aide d'équations aux dérivées partielles. Les modèles structurés en espace en dynamique des populations conduisent généralement à des systèmes de réaction-diffusion. Voir par exemple Smoller [60], Rothe [56] ou dans des articles de Morgan [51].
La construction de ces modèles est décrite dans la partie "Introduction Générale".

Dans ce chapitre, nous présentons une étude mathématique des modèles spatiaux. Comme pour les modèles faiblements structurés, il s'agit de mettre en évidence des propriétés d'existence globale en temps ou d'extinction en temps fini en fonction des paramètres démographiques.

Les résultats présentés concernent le modèle Prédateur-Proie initial BC, i.e. en l'absence de compétiteur et sans structuration en classes d'âges. Rappelons l'écriture du modèle sans structuration spatiale :

$$\begin{cases} B' = r_b\,(1 - B/K)\,B - \mu C, & B(0) = B_0 > 0, \\ C' = r_c\,(1 - \mu C/B)\,C, & C(0) = C_0 > 0. \end{cases}$$

Dans le cadre spatial, le système de réaction-diffusion associé au modèle BC s'écrit

$$\begin{cases} \partial_t B - \text{div}\left(d_b(x)\nabla B\right) = r_b(x)\left(1 - B/K_b(x)\right)B - \mu_b(x)C, \\ \partial_t C - \text{div}(d_c(x)\nabla C) = r_c(x)\left(1 - \mu_b(x)\dfrac{C}{B}\right)C, \end{cases} \tag{4.0.1}$$

pour $t > 0$ et $x \in \Omega$, avec des conditions de Neumann au bord

$$d_b \nabla B \cdot \eta = d_c \nabla C \cdot \eta = 0, \tag{4.0.2}$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$. On considère des conditions initiales positives

$$B(x,0) = B_0(x), \;\; C(x,0) = C_0(x), \; x \in \Omega. \tag{4.0.3}$$

Rappelons que le choix de conditions aux bords de type Neumann est conditionné par l'hypothèse de populations évoluant dans un domaine isolé.

QUESTION 5
Sous quelles conditions a-t-on existence globale, existence en temps fini, pour le système de réaction diffusion (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) ?

Pour répondre à cette question, nous allons faire une série d'hypothèses.

HYP 4.0.4
Les paramètres des systèmes (1.0.1) et (4.0.1) sont constants en temps et strictement positifs.

On considère donc le cas d'une diffusion isotrope, i.e. identique dans toutes les directions, et constante en temps. De plus, nous prenons des coefficients de diffusion indépendants de la variable spatiale, le système (4.0.1) se simplifie en

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \triangle B = r_b\left(1 - B/K\right)B - \mu C, \\ \partial_t C - d_c \triangle C = r_c\left(1 - \mu C/B\right)C, \end{cases} \tag{4.0.4}$$

avec les conditions aux bords (4.0.2) et les conditions initiales (4.0.3).

Enfin, nous allons considérer le cas de conditions initiales strictement positives, continues sur $\overline{\Omega}$: pour $\delta > 0$, on a

HYP 4.0.5
$0 < \delta \leq B_0(x) \leq \|B_0\|_{\infty,\Omega} < \infty$, *et* $0 < \delta \leq C_0(x) \leq \|C_0\|_{\infty,\Omega} < \infty$.

4.1 Existence locale et unicité

Nous introduisons une suite de fonctions tronquées

$$\begin{array}{rccl} f_\varepsilon : & (-\infty,+\infty) & \to & [0,+\infty) \\ & z & & f_\varepsilon(z) = \left\{ \begin{array}{ll} 1/z & z \geq \varepsilon, \\ 1/\varepsilon & z \leq \varepsilon. \end{array} \right. \end{array} \tag{4.1.1}$$

et une suite de problèmes mathématiques associés

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t B - d_b \triangle B = r_b \left(1 - \frac{B}{K}\right) B - \mu C, \\ \partial_t C - d_c \triangle C = r_c \left(1 - \mu\, f_\varepsilon(B)\, C\right) C, \end{array} \right. \tag{4.1.2}$$

pour $t > 0$ et $x \in \Omega$, avec les conditions aux bords et les conditions initiales données dans (4.0.2) et (4.0.3).

Le terme de droite du système (4.1.2) est localement Lipschitzien. Par suite, pour des conditions initiales $(B_0 \geq 0, C_0 \geq 0)$ continues, le système (4.1.2)-(4.0.2)-(4.0.3) possède une unique solution locale $(B_\varepsilon, C_\varepsilon)$ définie sur un intervalle de temps $[0, T_{max}(\varepsilon, B_0, C_0)[$. Cette solution est continue sur le cylindre $[0, T_{max}(\varepsilon, B_0, C_0)) \times \overline{\Omega}$.
Sous la condition $0 < \varepsilon < \delta$ et quand HYP 4.0.5 est vérifiée, il existe un temps $T_\varepsilon > 0$ tel que

$$0 < \varepsilon \leq B_\varepsilon(x,t), \quad 0 \leq t \leq T_\varepsilon, \quad x \in \Omega. \tag{4.1.3}$$

Cela nous donne une solution pour le problème (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) sur un cylindre $(0, T_\varepsilon) \times \Omega$. Par le principe du maximum, cf Smoller [60], on a $0 \leq C_\varepsilon(x,t)$ pour $0 < t < T_{max}(\varepsilon, B_0, C_0)$ et $x \in \Omega$, on en déduit

$$0 < \varepsilon \leq B_\varepsilon(x,t) \leq \max(\|B_0\|_{\infty,\Omega}, K), \quad 0 \leq t \leq T_\varepsilon, \quad x \in \Omega. \tag{4.1.4}$$

QUESTION 6
A-t-on $T_\varepsilon \to +\infty$ quand $\varepsilon \to +\infty$, ?

Si c'est le cas, cela pourrait nous donner un résultat d'existence globale de solution strictement positive pour le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3).
D'après les résultats obtenus sur le système non structuré (1.0.1), on peut s'attendre à ce que ce résultat soit dépendant des paramètres r_b, r_c et des conditions initiales données en (4.0.3).

Comme pour l'analyse du système (1.0.1), nous allons effectuer le changement de variables

$$P(x,t) = \frac{C(x,t)}{B(x,t)}, \ (x,t) \in (0, T_\varepsilon) \times \Omega.$$

On obtient un nouveau système de réaction-diffusion,

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \triangle B = r_b \left(1 - \frac{B}{K}\right) B - \mu P\, B, \\ \partial_t P - d_c \triangle P + (d_b - d_c)\Delta B - 2\dfrac{d_b}{B}\nabla B \cdot \nabla P = \\ \qquad\qquad (r_c - r_b + r_b B - \mu(r_c - 1)P)\, P, \end{cases} \tag{4.1.5}$$

pour $0 < t < T_\varepsilon$ et $x \in \Omega$, avec toujours des conditions de flux nul aux bords, (4.0.2) pour $0 < t < T_\varepsilon$ et $x \in \partial\Omega$, et des conditions initiales $(B_0, P_0 = \frac{C_0}{B_0} > 0)$ en $t = 0$. L'hypothèse HYP 4.0.5 nous donne la positivité stricte de ces conditions initiales.

Dans la suite du chapitre, nous allons considérer des coefficients de diffusion égaux (et strictement positifs)

HYP 4.1.6

$$d_b = d_c = d > 0$$

Notre problème se simplifie et se réécrit

$$\begin{cases} \partial_t B - d \triangle B = r_b \left(1 - \frac{B}{K}\right) B - \mu P\, B, \\ \partial_t P - d \triangle P - 2\frac{d}{B}\nabla B \cdot \nabla P = (r_c - r_b + r_b B - \mu(r_c - 1)P)\, P, \end{cases} \tag{4.1.6}$$

pour $0 < t < T_\varepsilon$ et $x \in \Omega$, avec des conditions de Neumann au bord

$$d\nabla B \cdot \eta = d\nabla C \cdot \eta = 0, \tag{4.1.7}$$

pour $0 < t < T_\varepsilon$ et $x \in \partial\Omega$ et les conditions initiales en $t = 0$

$$B(x, 0) = B_0(x), \quad P(x, 0) = P_0(x), \ x \in \Omega. \tag{4.1.8}$$

4.2 Dynamiques simples

Dans cette section et la suivante, nous allons utiliser la partition de l'espace des paramètres $(r_b > 0, r_c > 0)$ définie dans la section 1.3, figure 1.3.1.
On obtient un premier résultat dans la zone I, i.e. pour $0 < r_b < r_c < 1$.

THÉORÈME 4.2.1
Sous les hypothèses HYP 4.0.4, HYP 4.0.5 *et* HYP 4.1.6.
Supposons que $0 < r_b < r_c < 1$.
Alors, pour tout jeu de conditions initiales (B_0, C_0)*, la solution du système (4.1.6)-(4.1.7)-(4.1.8) explose en temps fini. Par suite, le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) n'admet pas de solution définie pour tout temps* $t \geq 0$.

Preuve. Ce résultat se montre en comparant la solution du système de réaction-diffusion avec celle d'une équation différentielle ad-hoc.
Soit z_- la solution de l'équation différentielle

$$z' = (r_c - r_b - \mu(r_c - 1)z)z, \quad z(0) = \min_{x\in\Omega} P_0(x) > 0, \tag{4.2.1}$$

définie sur l'intervalle de temps maximal $(0, T^-_{max}(z_0))$, avec $z_-(t) \to +\infty$ quand $t \nearrow T^-_{max}(z_0)$. Alors on a $0 < z_-(t) \leq P(x,t)$ tant que P et z_- existent, ce qui est vrai tant que $0 < t < \min(T_\varepsilon, T^-_{max}(z_0))$. De plus, l'équation différentielle (4.2.1) est traitée dans le chapitre 1. En posant $\alpha = r_c - r_b > 0$ et $\beta = \mu(1 - r_c) > 0$, la solution z_- de l'équation différentielle (4.2.1) s'écrit $z_-(t) = \dfrac{\alpha z(0)}{(\alpha + \beta z(0))e^{-\alpha t} - \beta z(0)}$. Cette solution explose quand $t \longrightarrow T^-_{max}(z_0) = \frac{1}{\alpha} \ln\left(\frac{\alpha}{\beta z(0)+1}\right)$ et par suite $T^-_{max}(z_0) < +\infty$. En conséquence, P explose en temps fini et le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) n'admet pas de solution strictement positive définie sur $(0, +\infty) \times \Omega$. ■

Une seconde dynamique simple apparaît dans la zone (II), i.e. pour $0 < r_b < 1$ et $r_c > 1$.

THÉORÈME 4.2.2
Sous les hypothèses HYP 4.0.4, HYP 4.0.5 *et* HYP 4.1.6.
Supposons que $0 < r_b < 1$ *et* $r_c > 1$. *Alors, pour tout jeu de conditions initiales* (B_0, C_0), *le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) admet une solution globale strictement positive définie pour* $(x,t) \in (0, +\infty) \times \Omega$. *De plus,*

$$(B, C)(x,t) \to (0,0) \text{ quand } t \to +\infty. \tag{4.2.2}$$

Preuve. De (4.1.4), on déduit que $z_+(t) \geq P(x,t)$, avec z_+ la solution de l'équation différentielle ordinaire

$$z' = (r_c - r_b + r_b \max(\|B_0\|_{\infty,\Omega}, K) - \mu(r_c - 1)z)z, \quad z(0) = \|P_0\|_{\infty,\Omega}, \tag{4.2.3}$$

qui est globale, strictement positive et bornée sur $(0, +\infty)$. P n'explose donc ni en temps fini ni en temps infini.
Soit y_- une solution de l'équation différentielle

$$y' = r_b(1 - \frac{y}{K})y - \mu z_+ y, \quad y(0) = \delta, \tag{4.2.4}$$

On trouve $0 < y_-(t) \leq B(x,t)$. En regardant de plus près cette équation différentielle, on obtient que y_- reste positive sur $(0, +\infty)$; y_- pouvant éventuellement tendre vers 0 quand $t \longrightarrow +\infty$.

Soit $T > 0$ et $\varepsilon_0 = \min(y_-(t), 0 < t < T)$; alors pour $0 < \varepsilon \leq \varepsilon_0$ on a $0 < T \leq T_\varepsilon$ et donc $T_\varepsilon \to +\infty$ pour $\varepsilon \to 0$. Ceci achève la preuve de l'existence globale d'une solution à composantes strictement positives du système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3).

Il reste à montrer que

$$(B, C)(x, t) \to (0, 0) \text{ quand } t \to +\infty. \tag{4.2.5}$$

On a $0 < z_-(t) \leq P(x, t)$, avec z_- une solution de (4.2.1). Comme $0 < r_b < 1$ et $r_c > 1$, on obtient que z_- est définie globalement et bornée sur $(0, +\infty)$ avec

$$z_-(t) \to P^{**} = \frac{1}{\mu} \frac{r_c - r_b}{r_c - 1} \text{ quand } t \to +\infty. \tag{4.2.6}$$

Enfin, soit $\rho > 0$ proche de zéro, soit y_+ une solution de l'équation différentielle

$$y' = r_b(1 - \frac{y}{K})y - \mu(P^{**} - \rho)\, y, \;\; y(t_0) = y_0 > 0. \tag{4.2.7}$$

alors pour $0 < r_b < 1$ et $r_c > 1$, on a $y_+(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$. Pour des temps assez grands, i.e. $t \geq T(\rho)$, on a $P^{**} - \rho \leq z_-(t)$; prenons $t_0 = T(\rho)$ et $y_0 = \|B(\cdot, T(\rho))\|_{\infty,\Omega}$ dans (4.2.7), alors on trouve $0 < B(x, t) \leq y_+(t)$ pour $t \geq T(\rho)$. Cela démontre que $B(\cdot, t)$ tends vers 0 quand $t \to +\infty$.
Il en de même pour $C(\cdot, t) = B(\cdot, t)\, P(\cdot, t)$ car P est maintenant globalement borné sur $(0, +\infty) \times \Omega$. ∎

Pour conclure, énonçons un résultat pour la zone (III), i.e. pour $r_b > 1$ et $r_c > 1$.

THÉORÈME 4.2.3
Sous les hypothèses HYP 4.0.4, HYP 4.0.5 *et* HYP 4.1.6.
Supposons que $r_b > 1$ *et* $r_c > 1$. *Alors, pour tout jeu de conditions initiales* (B_0, C_0), *la solution du système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) admet une solution globale positive ou nulle avec* $B(x, t) > 0$ *pour* $(x, t) \in (0, +\infty) \times \Omega$. *De plus, l'état stationnaire persistant du modèle (1.0.1),* (B^*, C^*), *est linéairement stable.*

Preuve. La preuve de l'existence globale est dans l'esprit de celle présentée dans le cadre de la zone (II).
De (4.1.4), on déduit que $z_+(t) \geq P(x, t)$, avec z_+ la solution de l'équation différentielle ordinaire

$$z' = (r_c - r_b + r_b \max(\|B_0\|_{\infty,\Omega}, K) - \mu(r_c - 1)z)z, \;\; z(0) = \|P_0\|_{\infty,\Omega}, \tag{4.2.8}$$

qui est globale, strictement positive et bornée sur $(0, +\infty)$. P n'explose donc ni en temps fini ni en temps infini.

On introduit les fonctions propres $(\varphi_j)_{j\geq 0}$ et les valeurs propres positives ou nulles $(\lambda_j)_{j\geq 0}$ pour le problème

$$\begin{aligned} -d\,\triangle\varphi_j &= \lambda_j\varphi_j, \quad x\in\Omega, \\ d\,\nabla\varphi_j\cdot\eta &= 0 \qquad x\in\partial\Omega, \end{aligned} \tag{4.2.9}$$

puis on linéarise le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) autour de l'état (B^*, C^*).
Posons $B(x,t) = u(x,t) + B^*$ et $C(x,t) = v(x,t) + C^*$, on obtient le système linéaire

$$\begin{aligned} \partial_t u - d\triangle u &= (2-r_b)u - \mu v, \\ \partial_t v - d\triangle v &= \tfrac{r_c}{\mu}\,u - r_c v, \end{aligned} \tag{4.2.10}$$

On cherche maintenant des solutions de (4.2.10) de la forme

$$\begin{pmatrix} u(x,t) \\ v(x,t) \end{pmatrix} = \sum_{j\geq 0} \begin{pmatrix} u_j \\ v_j \end{pmatrix} e^{\rho_j t}\,\varphi_j(x)$$

Après substitution dans (4.2.10) avec (4.2.9), on obtient que les ρ_j sont les valeurs propres de

$$\begin{pmatrix} 2-r_b-\lambda_j & \mu \\ \frac{r_c}{\mu} & -r_c-\lambda_j \end{pmatrix} \tag{4.2.11}$$

Rappelons que $\lambda_j \geq 0$, $j\geq 0$. On en déduit que chaque valeur propre ρ_j est strictement négative car $r_b > 1$ et $r_c > 1$ impliquent $r_b + r_c > 2$. ■

4.3 Dynamique plus complexe

Dans les régions (IV) et (V), une analyse plus précise des systèmes d'équations différentielles (4.2.1) ou (4.2.3) nous donne des résultats partiels pour notre système de réaction-diffusion.

THÉORÈME 4.3.1
Sous les hypothèses HYP 4.0.4, HYP 4.0.5 *et* HYP 4.1.6.
Supposons que $r_c < 1$ *et* $r_c < r_b$. *Alors, pour tout jeu de conditions initiales* (B_0, C_0) *tel que*

$$P_0(x) = \frac{C_0(x)}{B_0(x)} \geq P^{**} = \frac{1}{\mu}\,\frac{r_b - r_c}{1-r_c},\ x\in\Omega, \tag{4.3.1}$$

les solutions du système (4.1.6)-(4.1.7)-(4.1.8) explosent en temps fini. On en déduit que le système (4.0.4)-(4.0.2)-(4.0.3) n'admet aucune solution à composantes strictement positives définie pour tout temps.

Preuve. On a toujours $0 < z_-(t) \leq P(x,t)$, où z_- est une solution de (4.2.1). Des conditions $r_c < 1$, $r_c < r_b$ et (4.3.1), on déduit que z_- explose en temps fini et par suite, il en est de même pour P. ■

Lorsque la condition (4.3.1) n'est pas vérifiée, i.e. $P_0(x) < P^{**} = \frac{1}{\mu}\frac{r_b - r_c}{1 - r_c}$, $x \in \Omega$, tout porte à penser que le comportement des solutions du système (4.1.6)-(4.1.7)-(4.1.8) peut être déterminé à partir de celui des solutions du modèle sans structuration spatiale. On aurait donc existence de solutions au système (4.1.6)-(4.1.7)-(4.1.8) sur un cylindre $(0, T_{max}(B_0, C_0)) \times \Omega$ avec $T_{max}(B_0, C_0)$ fini ou infini, et ce en fonction des conditions initiales B_0 et C_0. Dans le cas $T_{max}(B_0, C_0) = +\infty$, le comportement en temps long serait lui aussi dépendant des conditions initiales.
Ce résultat reste néanmoins à prouver et pourra faire l'objet de travaux ultérieurs.

Chapitre 5

Méthodes de régularisation

Dans ce chapitre, nous présentons une étude préliminaire à la mise en place d'une méthode numérique adaptée à nos modèles structurés en espace.
Pour les modèles faiblements structurés, nous avons vu que pour un changement de variable approprié, nous pouvons nous ramener à un système différentiel régulier, ce qui rend plus aisées les simulations numériques pour ces modèles. Pour le modèle BC, voir système (1.0.1), nous avons considéré le ratio prédateur/proie $P = C/B$.

Ce même changement de variables s'est avéré pertinent pour l'étude théorique du modèle BC avec structuration spatiale, cf chapitre précédent. Cependant, l'opérateur différentiel spatial devient beaucoup plus complexe pour le système de réaction-diffusion en variables B et P. Nous verrons dans les chapitres suivants que cela augmente à la fois la complexité du problème numérique ainsi que le temps de calcul nécessaire pour les simulations numériques.
Nous avons donc envisagé plusieurs régularisations numériques pour le modèle en variables B et C, afin de contourner cette difficulté.

Le chapitre précédent a également mis en évidence un lien étroit entre la dynamique du modèle BC faiblement structuré et celle du modèle spatial associé. Aussi, nous allons centrer ce chapitre sur les diverses possibilités pour régulariser le modèle prédateur-proie non-structuré et en absence de compétiteurs, modèle BC. Nous présentons 3 régularisations pour le modèle BC et dans chaque cas, nous comparons les dynamiques obtenues avec celles du modèle initial, cf étude du système (1.0.1), chapitre 1.

5.1 Modèle régularisé 1 : suppression de la singularité.

Une première idée, assez intuitive, consiste à éliminer la singularité de l'équation en C. Nous allons montrer que ce choix n'est finalement pas judicieux pour la suite de l'étude.
Soit $\varepsilon > 0$, on considère le système

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C, & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1 - \dfrac{\mu C}{B+\varepsilon}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{5.1.1}$$

Biologiquement, l'introduction du terme numérique $\varepsilon > 0$ consiste à considérer qu'il existe une capacité d'accueil minimale $\frac{\varepsilon}{\mu}$ pour la population des prédateurs, i.e. qu'en l'absence des proies natives, la densité des prédateurs tend vers $\frac{\varepsilon}{\mu}$ quand t tend vers l'infini.
Après le changement de variables $P = \frac{C}{B}$, le modèle (5.1.1) devient

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = B\left[r_b - r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\right], & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dP}{dt} = P\left[r_c - r_b + r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\left(r_c\dfrac{B}{B+\varepsilon} - 1\right)\right], & P(0) = \frac{C_0}{B_0} > 0 \end{cases} \tag{5.1.2}$$

5.1.1 Analyse de stabilité locale

Dans le cas présent, la perturbation numérique considérée nous permet d'étudier directement la stabilité du système (5.1.1).

PROPOSITION 5.1.1
Le système (5.1.1) possède deux états semi-triviaux

$$(B = 0, C = 0) \text{ et } (B = K, C = 0)$$

qui sont toujours instables, et deux états persistants $(B_1^\# > 0, C_1^\# > 0)$ *et* $(B_2^\# > 0, C_2^\# > 0)$ *qui existent ssi* $r_b \geq 1 + \frac{2\varepsilon}{K}\left(1 + \sqrt{1 + \frac{K}{\varepsilon}}\right)$ *avec*

$$B_1^\# = \frac{r_b - 1 + \sqrt{\Delta}}{2\frac{r_b}{K}},\ B_2^\# = \frac{r_b - 1 - \sqrt{\Delta}}{2\frac{r_b}{K}} \text{ où } \Delta = (1 - r_b)^2 - 4\varepsilon\frac{r_b}{K}$$

$$\textit{et } C_i^{\#} = \frac{B_i^{\#} + \varepsilon}{\mu} \quad i = 1..2$$

De plus, l'état persistant $(B_2^{\#}, C_2^{\#})$ *est toujours instable et l'état* $(B_1^{\#}, C_1^{\#})$ *est L.A.S. ssi* $1 - r_c - \sqrt{\Delta} < 0$.

Preuve. Les états semi-triviaux s'obtiennent par simple résolution de

$$B\left[r_b - r_b\frac{B}{K}\right] - \mu C = 0,$$
$$Cr_c\left[1 - \frac{\mu C}{B+\varepsilon}\right] = 0.$$

Pour l'état persistant, il faut résoudre

$$r_b\frac{B^2}{K} - r_b B + \mu C = 0, \tag{5.1.3}$$
$$\mu C = B + \varepsilon. \tag{5.1.4}$$

En injectant le résultat (5.1.4) dans (5.1.3), on obtient

$$B^2\frac{r_b}{K} + (1 - r_b)B + \varepsilon = 0 \tag{5.1.5}$$

qui a pour discriminant $\Delta = (1 - r_b)^2 - 4\varepsilon\frac{r_b}{K}$. On a

$$\Delta < 0 \Leftrightarrow r_b^2 - 2r_b\left(1 + \frac{2\varepsilon}{K}\right) + 1 > 0 \tag{5.1.6}$$
$$\Leftrightarrow r_b > r_+ \text{ ou } r_b < r_- \tag{5.1.7}$$

avec $r_+ = 1 + \frac{2\varepsilon}{K}\left(1 + \sqrt{1 + \frac{K}{\varepsilon}}\right) > 0$ et $r_- = 1 + \frac{2\varepsilon}{K}\left(1 - \sqrt{1 + \frac{K}{\varepsilon}}\right) > 0$. Or on a $r_b > 0$, par suite, si $r_b > r_+$, ce qui implique $r_b > 1$, alors (5.1.5) admet deux solutions réelles B_1 et B_2 avec $B_1 B_2 = \frac{\varepsilon K}{r_b} > 0$ et $B_1 + B_2 = K\frac{r_b - 1}{r_b} > 0$.
En conséquence, on a deux états persistants $(B_1^{\#}, C_1^{\#})$ et $(B_2^{\#}, C_2^{\#})$ avec

$$B_1^{\#} = \frac{r_b - 1 + \sqrt{\Delta}}{2\frac{r_b}{K}},\ B_2^{\#} = \frac{r_b - 1 - \sqrt{\Delta}}{2\frac{r_b}{K}} \text{ et } C_i^{\#} = \frac{B_i^{\#} + \varepsilon}{\mu} \quad i = 1..2$$

Pour étudier la stabilité, regardons la matrice jacobienne du système (5.1.1), elle s'écrit

$$\begin{pmatrix} r_b - 2\dfrac{r_b B}{K} & -\mu \\ \dfrac{\mu r_c C^2}{(B+\varepsilon)^2} & r_c - \dfrac{2\mu r_c C}{B+\varepsilon} \end{pmatrix} \tag{5.1.8}$$

Pour chacun des états semi-triviaux, la matrice jacobienne est triangulaire avec toujours au moins une valeur propre réelle strictement positive, par suite, ces états sont instables.

Pour les états persistants $(B_i^\#, C_i^\#)$, $i = 1..2$, l'écriture de la matrice jacobienne se simplifie en utilisant (5.1.4), on obtient

$$\mathcal{J}(B_i^\#, C_i^\#) = \begin{pmatrix} r_b - 2r_b\dfrac{B_i^\#}{K} & -\mu \\ \dfrac{r_c}{\mu} & -r_c \end{pmatrix} \tag{5.1.9}$$

Par suite, l'état stationnaire $(B_i^\#, C_i^\#)$ est L.A.S. ssi $Trace(\mathcal{J}(B_i^\#, C_i^\#)) < 0$ et $Det(\mathcal{J}(B_i^\#, C_i^\#)) > 0$.

Avec $Det(\mathcal{J}(B_i^\#, C_i^\#)) = r_c\left[1 - r_b + \frac{2r_b}{K}B_i^\#\right]$. D'après les définitions des $B_i^\#$ et $C_i^\#$, on a $Det(\mathcal{J}(B_1^\#, C_1^\#)) = r_c\sqrt{\Delta} > 0$ et $Det(\mathcal{J}(B_2^\#, C_2^\#)) = -r_c\sqrt{\Delta} < 0$. Par suite, l'état $(B_2^\#, C_2^\#)$ est toujours instable.
Concernant l'état $(B_1^\#, C_1^\#)$, on a $Trace(\mathcal{J}(B_1^\#, C_1^\#)) = r_b - r_c - \frac{2r_b}{K}B_1^\# = 1 - r_c - \sqrt{\Delta}$ et donc $(B_1^\#, C_1^\#)$ est L.A.S. ssi $1 - r_c - \sqrt{\Delta} < 0$.
Le cas limite $\Delta = 0$ nous donne un état persistant instable. ■

5.1.2 Etude globale

Pour le problème de Cauchy (5.1.2), nous avons un premier résultat d'existence locale et de conservation de la positivité.

PROPOSITION 5.1.2
Le système (5.1.2) possède une unique solution maximale strictement positive définie sur un intervalle $[0, T_{max}[$ *avec*

$$\begin{aligned} & T_{max} = +\infty \\ \textit{ou} \\ & T_{max} < +\infty \quad \textit{et} \quad \lim_{t \to T_{max}} (|P(t)| + |B(t)|) = +\infty \end{aligned}$$

En outre, nous avons $0 \leq B(t) \leq \max(B_0, K)$ *pour* $t \in [0, T_{max}[$.

Preuve. Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence locale d'une solution maximale pour le système (5.1.2). En écrivant le second membre du système (5.1.2) sous la forme

$$F(B, P) = \begin{pmatrix} f_1(B, P) \\ f_2(B, P) \end{pmatrix}$$

on a les relations

$$f_1(0,P) = 0 \quad \forall A \geq 0,$$
$$f_2(B,0) = 0 \quad \forall J \geq 0.$$

Le second membre du système (5.1.2) est donc une fonction de $\mathbb{R}^2$ dans $\mathbb{R}^2$ quasi-positive. Par conséquent, l'ensemble $\Omega = \{(B,P) \in \mathbb{R}^{+2}\}$ est positivement invariant. ■

PROPOSITION 5.1.3
Soit $(B(t), P(t))$ la solution du problème de Cauchy $\mathcal{S}_{B,P}$ définie pour $t \in [0, T_{max}[$ avec $T_{max} < +\infty$, i.e.

$$P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow +\infty \quad \textit{quand} \quad t \longrightarrow T_{max}.$$

Alors le système (5.1.2) avec les conditions initiales $\widetilde{B}(0) = B(0) = B_0$ et $\widetilde{P}(0) = P(0) = P_0$ avec $B_0 > 0$ et $P_0 > 0$ admet une unique solution $\widetilde{B}(t), \widetilde{P}(t)$ définie sur l'intervalle $[0, \widetilde{T}_{max}[$ avec $\widetilde{T}_{max} < +\infty$

Preuve. La solution du problème de Cauchy (5.1.2) vérifie $0 \leq B(t)$ pour $t \in [0, T_{max}[$, on en déduit $\frac{B}{B+\varepsilon} < 1$ pour $t \in [0, T_{max}[$. Par suite, $P(t)$ vérifie

$$\frac{dP}{dt} \geq P\left[r_c - r_b - \mu P\left(r_c - 1\right)\right] \tag{5.1.10}$$

Dasn le chapitre 1, nous avons vu que la solution du problème de Cauchy $\mathcal{S}_{B,P}$ vérifie également la relation (5.1.10).
Dans les deux cas, i.e. pour les problèmes de Cauchy (5.1.2) et $\mathcal{S}_{B,P}$, nous avons $P(t) \geq y(t)$ avec y solution de l'équation différentielle

$$\begin{cases} \dfrac{dy}{dt} = (r_c - r_b + \mu(1 - r_c)y)y \\ \\ y(0) = P_0 \end{cases} \tag{5.1.11}$$

En conclusion, si $y(t)$ explose en temps fini, alors il en est de même pour $P(t) = \frac{C(t)}{B(t)}$ pour les deux problèmes de Cauchy (5.1.2) et $\mathcal{S}_{B,P}$. ■

En conclusion, pour ce modèle, nous avons extinction en temps fini d'une ou plusieurs espèces au moins aussi souvent que pour le modèle de base. Il y a donc un risque d'observer numériquement des comportements dynamiques erronés. Cette régularisation ne paraît donc pas judicieuse.

REMARQUE 5.1.1
L'utilisation d'un autre terme numérique entraîne les mêmes conclusions. En effet, écrivons le système régularisé sous la forme

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1-\dfrac{B}{K}\right) - \mu C, \quad B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1-\dfrac{\mu C}{B} f_\varepsilon(B)\right), \quad C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{5.1.12}$$

où $f_\varepsilon(B)$ est une fonction vérifiant

$$f_\varepsilon(B) < 1 \quad \textit{et} \quad f_\varepsilon(B) \longrightarrow 1 \quad \textit{quand} \quad B \longrightarrow +\infty$$

Après changement de variable $P = \frac{C}{B}$, on obtient

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = B\left[r_b - r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\right], & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dP}{dt} = P\left[r_c - r_b + r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\left(r_c f_\varepsilon(B) - 1\right)\right], & P(0) = \frac{C_0}{B_0} > 0 \end{cases} \tag{5.1.13}$$

et le même raisonnement s'applique.

5.2 Modèle régularisé 2 : modification du terme de prédation.

Cette fois, nous allons modifier le terme de prédation dans l'équation des proies ; le système considéré est

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1-\dfrac{B}{K}\right) - \mu C\dfrac{B}{B+\varepsilon}, & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1-\dfrac{\mu C}{B}\right), & C(0) = C_0 > 0 \end{cases} \tag{5.2.1}$$

On effectue le changement de variable désormais classique, $P = \frac{C}{B}$, le système (5.2.1) devient

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = B\left[r_b - r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\dfrac{B}{B+\varepsilon}\right], & B(0) = B_0 > 0 \\ \dfrac{dP}{dt} = P\left[r_c - r_b + r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\left(r_c - \dfrac{B}{B+\varepsilon}\right)\right], & P(0) = \frac{C_0}{B_0} > 0 \end{cases} \tag{5.2.2}$$

5.2.1 Analyse de stabilité locale

PROPOSITION 5.2.1
Le système (5.2.2) possède trois états semi-triviaux instables

$B = 0$, $P = 0$ *(*$\Rightarrow C = 0$*),*

$B = 0$, $P = \dfrac{r_c - r_b}{\mu r_c}$ *(*$\Rightarrow C = 0$*), qui existe pour* $r_c - r_b > 0$,

$B = K$ *et* $P = 0$ *(*$\Rightarrow C = 0$*).*

et un état persistant $(B^\# \neq 0, P^\# = \frac{1}{\mu})$ *avec*

$$B^\# = \frac{1}{2}K\frac{r_b - 1}{r_b} - \frac{1}{2}\varepsilon + \frac{1}{2}\sqrt{\left(K\frac{r_b - 1}{r_b} - \varepsilon\right)^2 + 4\varepsilon K}.$$

De plus, l'état persistant $(B^\#, P^\#)$ *est L.A.S. ssi* $2 - r_b - r_c - \varepsilon\frac{3B^\# + 2\varepsilon}{(B^\# + \varepsilon)^2} < 0$.

Preuve. Les états semi-triviaux s'obtiennent par simple résolution de

$$B\left[r_b - r_b\frac{B}{K} - \mu P\frac{B}{B+\varepsilon}\right] = 0,$$
$$P\left[r_c - r_b + r_b\frac{B}{K} - \mu P\left(r_c - \frac{B}{B+\varepsilon}\right)\right] = 0.$$

Pour l'état persistant, il faut résoudre

$$r_b - r_b\frac{B}{K} = \mu P\frac{B}{B+\varepsilon}, \tag{5.2.3}$$
$$r_c - r_b + r_b\frac{B}{K} = \mu P\left(r_c - \frac{B}{B+\varepsilon}\right). \tag{5.2.4}$$

En injectant le résultat (5.2.3) dans (5.2.4), on obtient $P^\# = \frac{1}{\mu}$. Donc pour $P = P^\#$, (5.2.3) devient

$$B^2 - \left[K\frac{r_b - 1}{r_b} - \varepsilon\right]B - \varepsilon K = 0$$

qui a pour discriminant $\left(K\frac{r_b-1}{r_b} - \varepsilon\right)^2 + 4\varepsilon K > 0$ donc on a deux solutions réelles B_1 et B_2 avec $B_1 B_2 = -\varepsilon K < 0$.

En conséquence, on a $B^\# = \frac{1}{2}K\frac{r_b-1}{r_b} - \frac{1}{2}\varepsilon + \frac{1}{2}\sqrt{\left(K\frac{r_b-1}{r_b} - \varepsilon\right)^2 + 4\varepsilon K}$.

Pour étudier la stabilité, regardons la matrice jacobienne du système (5.2.2), elle s'écrit

$$\begin{pmatrix} r_b - 2\frac{r_b B}{K} - \frac{\mu B P}{B+\varepsilon}\left(\frac{\varepsilon}{(B+\varepsilon)} + 1\right) & -\frac{\mu B^2}{B+\varepsilon} \\ \frac{r_b P}{K} + \frac{\mu \varepsilon P^2}{(B+\varepsilon)^2} & r_c - r_b + \frac{r_b B}{K} - 2\mu P\left(r_c - \frac{B}{B+\varepsilon}\right) \end{pmatrix} \tag{5.2.5}$$

Pour chacun des états semi-triviaux, la matrice jacobienne est triangulaire avec toujours au moins une valeur propre réelle strictement positive, par suite, ces états sont instables.

Pour l'état persistant $(B^\#, P^\#)$, l'écriture de la matrice jacobienne se simplifie en utilisant (5.2.3) et $\mu P^\# = 1$, on obtient

$$\mathcal{J}(B^\#, P^\#) = \begin{pmatrix} -r_b\frac{B^\#}{K} - \frac{\varepsilon B^\#}{(B^\#+\varepsilon)^2} & -\frac{\mu {B^\#}^2}{B^\#+\varepsilon} \\ \frac{r_b}{\mu K} + \frac{\varepsilon}{\mu(B^\#+\varepsilon)^2} & -r_c + \frac{B^\#}{B^\#+\varepsilon} \end{pmatrix} \tag{5.2.6}$$

Par suite, l'état stationnaire $(B^\#, P^\#)$ est L.A.S. ssi $Trace(\mathcal{J}(B^\#, P^\#)) < 0$ et $Det(\mathcal{J}(B^\#, P^\#)) > 0$.

Avec $Trace(\mathcal{J}(B^\#, P^\#)) = -r_c - r_b\frac{B^\#}{K} + \frac{{B^\#}^2}{(B^\#+\varepsilon)^2}$ qui, en utilisant le fait que $-r_b\frac{B^\#}{K} = \frac{B^\#}{B^\#+\varepsilon} - r_b$ (d'après (5.2.3) et $P^\#\mu = 1$), se réduit à $Trace(\mathcal{J}(B^\#, P^\#)) = 2 - r_b - r_c - \varepsilon\frac{3B^\#+2\varepsilon}{(B^\#+\varepsilon)^2}$.
Le déterminant est $Det(\mathcal{J}(B^\#, P^\#)) = r_c r_b\frac{B^\#}{K} + \frac{r_c\varepsilon B^\#}{(B^\#+\varepsilon)^2} > 0$.
En conclusion, l'état stationnaire persistant est LAS ssi $2 - r_b - r_c - \varepsilon\frac{3B^\#+2\varepsilon}{(B^\#+\varepsilon)^2} < 0$; $2 - r_b - r_c < 0$ est donc une condition suffisante pour avoir $(B^\#, P^\#)$ L.A.S. ■

REMARQUE 5.2.1
Regardons ce qu'il se passe pour l'état persistant quand $\varepsilon \longrightarrow 0$.
$P^\#$ ne dépend pas de ε. Réécrivons $B^\#$ sous la forme

$$B^\# = \frac{1}{2}K\frac{r_b - 1}{r_b} - \frac{\varepsilon}{2} + \frac{1}{2}\left|K\frac{r_b - 1}{r_b}\right|\left(1 + \varepsilon\left(\frac{\varepsilon r_b}{K(r_b - 1)} - 2\right)\right)^{\frac{1}{2}}$$

On effectue un développement limité en ε au premier ordre du terme $\left(1 + \varepsilon\left(\frac{\varepsilon r_b}{K(r_b-1)} - 2\right)\right)^{\frac{1}{2}}$, on obtient

$$B^\# = \frac{1}{2}K\frac{r_b - 1}{r_b} + \frac{1}{2}\left|K\frac{r_b - 1}{r_b}\right| + o(\varepsilon)$$

et on a donc pour $\varepsilon \longrightarrow 0$ *:*

si $r_b > 1$ *alors* $(B^{\#}, P^{\#}) \longrightarrow (B = K\frac{r_b-1}{r_b}, P = \frac{1}{\mu})$

si $r_b \leq 1$ *alors* $(B^{\#}, P^{\#}) \longrightarrow (B = 0, P = \frac{1}{\mu})$

où $(B = K\frac{r_b-1}{r_b}, P = \frac{1}{\mu})$ *et* $(B = 0, P = \frac{1}{\mu})$ *sont deux états stationnaires du système (1.0.1).*

5.2.2 Etude globale

PROPOSITION 5.2.2
Le problème de Cauchy (5.2.2) possède une unique solution maximale positive définie sur $[0, T_{max}[$ *avec*

$$\begin{array}{ll} & T_{max} = +\infty \\ \textit{ou} & \\ & T_{max} < +\infty \quad \textit{et} \quad \lim_{t \to T_{max}} (|P(t)| + |B(t)|) = +\infty. \end{array}$$

De plus, l'ensemble ${\mathbb{R}_+}^2$ *est positivement invariant pour le système (5.2.2).*

Preuve. Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence et unicité locale d'une solution au problème (5.2.2).
Quant à la conservation de la positivité, il suffit de voir que si on note

$$\begin{aligned} f_1(B,P) &= B\left[r_b - r_b\frac{B}{K} - \mu P\frac{B}{B+\varepsilon}\right], \\ f_2(B,P) &= P\left[r_c - r_b + r_b\frac{B}{K} - \mu P\left(r_c - \frac{B}{B+\varepsilon}\right)\right]. \end{aligned}$$

le second membre de (5.2.2), on a

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt}(0,P) &= 0 \\ \frac{dP}{dt}(B,0) &= 0 \end{aligned}$$

Par suite, l'ensemble $\Omega = \{(B,P) \in \mathbb{R}^{+2}\}$ est positivement invariant pour le système (5.2.2). ∎

Il s'agit maintenant de déterminer le comportement dynamique des solutions en fonction des paramètres et éventuellement des densités initiales de populations, et de comparer les résultats obtenus à ceux du système (1.0.1).

LEMME 5.2.1
Soit (B, P) la solution maximale du problème de Cauchy (5.2.2) définie sur $[0, T_{max}[$.
Alors on a $B(t)$ bornée et $0 \leq B(t) \leq \max(B_0, K)$ sur $[0, T_{max}[$.

Preuve. Les paramètres et les variables d'états sont positives. Il suffit maintenant de remarquer que B est majorée par la solution de l'équation logistique $\frac{dy}{dt} = r_b y \left(1 - \frac{y}{K}\right)$. ∎

Dans l'esprit de l'étude du modèle (1.0.1), on obtient le résultat qui suit.

PROPOSITION 5.2.3
Sous l'hypothèse $r_c \geq 1$, la solution du système (5.2.2) est globale ($T_{max} = +\infty$). Son comportement asymptotique en temps est le suivant :

$$B(t) \longrightarrow B^{\#}$$
$$C(t) \longrightarrow C^{\#} = \frac{B^{\#}}{\mu} \quad \text{avec} \quad P(t) = \frac{C(t)}{B(t)} \longrightarrow \frac{1}{\mu} \quad \text{quand} \quad t \longrightarrow +\infty$$

REMARQUE 5.2.2
Une étude plus approfondie de ce système nous donne les résultats suivants :

Pour $r_c < 1$, on a la zero-cline de la trace qui sépare cette zone en deux cas, un avec (B^*, P^*) instable et l'autre avec (B^*, P^*) Localement Asymptotiquement Stable, voir figure 5.2.1.

De plus, on remarque que B ne peux pas exploser (majoré par une logistique) et P explose au pire quand c'est le cas dans le modèle 1.

On a existence globale pour ce modèle à chaque fois que c'est le cas pour le modèle 1.

5.3 Modèle régularisé 3 : couplage des cas 1 et 2.

Dans cette section, nous présentons les résultats de l'étude mathématique menée sur un modèle régularisé en couplant les deux méthodes précédentes.

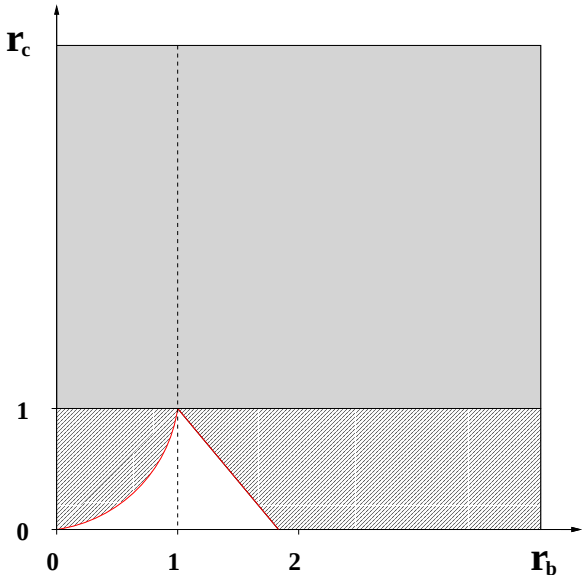


FIG. 5.2.1: Zone grise : existence globale. Zone hachurée : l'état persistant est LAS

5.3.1 Etude préliminaire : modèle à 2 paramètres.

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1-\dfrac{B}{K}\right) - \mu C\dfrac{B}{B+\varepsilon}, & B(0)=B_0>0, \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1-\dfrac{\mu C}{B+\delta}\right), & C(0)=C_0>0. \end{cases} \tag{5.3.1}$$

L'intérêt de ce modèle est de généraliser les modèles 1 et 2. En effet, on passe du modèle 3 au modèle 2 en faisant tendre δ vers 0, et du modèle 3 au modèle 1 en faisant tendre ε vers 0.
Pour ce modèle, on peut effectuer le changement de variable désormais classique $P = \dfrac{C}{B}$.

$$\begin{cases} B_t = B\left[r_b - r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\dfrac{B}{B+\varepsilon}\right], & B(0)=B_0>0, \\ P_t = P\left[r_c - r_b + r_b\dfrac{B}{K} - \mu P\dfrac{B}{B+\varepsilon}\left(r_c\dfrac{B+\varepsilon}{B+\delta}-1\right)\right], & P(0)=\frac{C_0}{B_0}>0. \end{cases} \tag{5.3.2}$$

REMARQUE 5.3.1
On peut également utiliser le changement de variable $Q = \dfrac{C}{B+\delta}$.

PROPOSITION 5.3.1
Le problème de Cauchy (5.3.1) possède une unique solution maximale positive définie sur $[0, +\infty[$.
De plus, l'ensemble ${\mathbb{R}_+}^2$ *est positivement invariant pour le système (5.3.1).*

Preuve. Cauchy-Lipschitz nous donne l'existence et unicité locale d'une solution au problème (5.3.1).
On a toujours le résultat $0 \leq B(t) \leq B_{max} = \max(B_0, K)$ sur $[0, +\infty[$. De plus, on a

$$r_c C \left(1 - \frac{\mu C}{\delta}\right) \leq \frac{dC}{dt} \leq r_c C \left(1 - \frac{\mu C}{B_{max} + \delta}\right) \tag{5.3.3}$$

Par suite, pour $t \in [0, T_{Max}[$, on a $y(t) \leq C(t) \leq z(t)$ avec $y(t) \geq 0$ et $z(t) \geq 0$ solutions des équations logistiques

$$\frac{dy}{dt} = r_c y \left(1 - \frac{\mu y}{\delta}\right), \quad y(0) = C_0, \tag{5.3.4}$$

$$\frac{dz}{dt} = r_c z \left(1 - \frac{\mu z}{B_{max} + \delta}\right), \quad z(0) = C_0. \tag{5.3.5}$$

et plus précisément, on obtient, pour $t \in [0, T_{Max}[$,

$$0 < \min\left(\frac{\delta}{\mu}, C_0\right) \leq C(t) \leq \max\left(C_0, \frac{B_{max} + \delta}{\mu}\right)$$

ce qui nous donne l'existence globale et la positivité des solutions. ■

On s'intéresse a l'analyse de stabilité du modèle à 2 paramètres.

PROPOSITION 5.3.2
Le système (5.3.1) possède trois états semi-triviaux

$B = 0, C = 0,$

$B = 0, C = \dfrac{\delta}{\mu},$

$B = K$ *et* $C = 0.$

Les états $(B = C = 0)$ *et* $(B = K, C = 0)$ *sont instables, l'état* $(B = 0, C = \frac{\delta}{\mu})$ *est L.A.S. ssi* $r_b < \frac{\delta}{\varepsilon}$.

Preuve. Ces états semi-triviaux s'obtiennent par simple résolution de

$$B\left[r_b - \frac{r_b B}{K} - \frac{\mu C}{B+\varepsilon}\right] = 0,$$
$$Cr_c\left[1 - \frac{\mu C}{B+\delta}\right] = 0.$$

Pour étudier la stabilité, regardons la matrice jacobienne du système (5.3.1), elle s'écrit

$$\begin{pmatrix} r_b - 2\frac{r_b B}{K} - \frac{\mu C\varepsilon}{(B+\varepsilon)^2} & -\frac{\mu B}{B+\varepsilon} \\ \\ \frac{r_c \mu C^2}{(B+\delta)^2} & r_c - \frac{2\mu r_c C}{B+\delta} \end{pmatrix} \tag{5.3.6}$$

Pour les états $(B = C = 0)$ et $(B = K, C = 0)$, la matrice jacobienne est triangulaire avec toujours au moins une valeur propre réelle strictement positive, par suite, ces états sont instables.
Pour l'état $(B = 0, C = \frac{\delta}{\mu})$, la jacobienne est

$$\begin{pmatrix} r_b - \frac{\delta}{\varepsilon} & 0 \\ \frac{r_c}{\mu} & -r_c \end{pmatrix}$$

et cet état est donc L.A.S. ssi $r_b - \frac{\delta}{\varepsilon} < 0$. ∎

PROPOSITION 5.3.3
Le système (5.3.1) admet entre 0 et 3 états persistants.

Preuve. Pour les état persistants, il faut résoudre

$$r_b - r_b\frac{B}{K} = \frac{\mu C}{B+\varepsilon}, \tag{5.3.7}$$
$$B + \delta = \mu C. \tag{5.3.8}$$

En injectant le résultat (5.3.8) dans (5.3.7), on obtient $r_b - r_b\frac{B}{K} = \frac{B+\delta}{B+\varepsilon}$ qui se réécrit

$$-\frac{r_b}{K}B^2 + B\left(r_b - \frac{\varepsilon r_b}{K} - 1\right) + \varepsilon r_b - \delta = 0 \tag{5.3.9}$$

qui a pour discriminant $\Delta = \left(r_b - \frac{\varepsilon r_b}{K} - 1\right)^2 + 4\frac{r_b}{K}(\varepsilon r_b - \delta)$.
Pour avoir existence d'états persistants, il faut que la condition $\Delta \geq 0$ soit vérifiée.

Traitons le cas $\Delta > 0$. Alors (5.3.9) a deux solutions réelles B_1 et B_2 avec

$$B_1 B_2 = \frac{\delta - \varepsilon r_b}{r_b} K \quad \text{et} \quad B_1 + B_2 = \frac{K + r_b\varepsilon - r_b K}{r_b}.$$

On a donc deux états persistants ssi $\delta - \varepsilon r_b > 0$ et $K + r_b\varepsilon - r_b K > 0$ i.e. ssi $r_b < \frac{\delta}{\varepsilon}$ et $r_b < \frac{K}{K-\varepsilon}$. De même, on a un unique état persistant ssi $\delta - \varepsilon r_b < 0$ i.e. ssi $r_b > \frac{\delta}{\varepsilon}$. Enfin, il n'y a pas d'état persistant quand $\delta - \varepsilon r_b > 0$ et $K + r_b\varepsilon - r_b K < 0$ i.e. ssi $r_b < \frac{\delta}{\varepsilon}$ et $r_b > \frac{K}{K-\varepsilon}$.
Pour le cas $\Delta = 0$, on a une unique solution $B = \frac{r_b(K-\varepsilon)-K}{2r_b}$ à l'équation (5.3.9) et par suite, le système (5.3.1) admet un unique état persistant ssi $r_b < \frac{K}{K-\varepsilon}$ et aucun dans le cas contraire. ■

Il faut garder à l'esprit que le but de cette régularisation est d'obtenir un système plus facile à étudier numériquement mais néanmoins restant dynamiquement proche du modèle de départ. Or dans le cas ci-dessus, l'analyse spectrale du système conduit manifestement à une situation plus complexe que celle présentée pour le modèle initial (1.0.1).

5.3.2 Modèle à un paramètre

Nous considérons maintenant le cas particulier $\varepsilon = \delta$.

$$\begin{cases} \dfrac{dB}{dt} = r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C \dfrac{B}{B+\varepsilon} \\ \dfrac{dC}{dt} = r_c C\left(1 - \dfrac{\mu C}{B+\varepsilon}\right) \end{cases} \tag{5.3.10}$$

PROPOSITION 5.3.4
Le problème de Cauchy (5.3.10) possède une unique solution maximale positive définie sur $[0, +\infty[$.
De plus, l'ensemble ${\mathbb{R}_+}^2$ *est positivement invariant pour le système (5.3.10).*

Preuve. Cas particulier de la proposition 5.3.1. ■

PROPOSITION 5.3.5
Le système (5.3.10) possède trois états semi-triviaux

$B = 0, C = 0,$

$B = 0, C = \dfrac{\varepsilon}{\mu}$,

$B = K$ *et* $C = 0$.

et un état persistant $(B^\# > 0, C^\# > 0)$ *avec* $B^\# = \frac{r_b - 1}{r_b} K$ *et* $C^\# = \frac{B^\# + \varepsilon}{\mu}$ *qui existe ssi* $r_b > 1$.
De plus, les états $(B = C = 0)$ *et* $(B = K, C = 0)$ *sont instables, l'état* $(B = 0, C = \frac{\varepsilon}{\mu})$ *est L.A.S. ssi* $r_b < 1$.
L'état persistant quant à lui est L.A.S. ssi $r_b > 1$ *et* $2 - r_b - r_c - \frac{\varepsilon r_b}{(r_b - 1)K + \varepsilon r_b} < 0$.

Preuve. Pour les états semi-triviaux, les résultats du cas $\delta \neq \varepsilon$ sont toujours valables.
Pour l'état persistant, il faut résoudre

$$r_b - r_b \frac{B}{K} = \frac{\mu C}{B + \varepsilon}, \tag{5.3.11}$$

$$B + \varepsilon = \mu C. \tag{5.3.12}$$

En injectant le résultat (5.3.12) dans (5.3.11), on obtient $r_b - r_b \frac{B}{K} = 1$ et par suite, $B^\# = \frac{r_b - 1}{r_b} K$ et $C^\# = \frac{B^\# + \varepsilon}{\mu}$. La matrice jacobienne s'écrit

$$\begin{pmatrix} r_b - 2\dfrac{r_b B}{K} - \dfrac{\mu C \varepsilon}{(B+\varepsilon)^2} & -\dfrac{\mu B}{B+\varepsilon} \\ \dfrac{r_c \mu C^2}{(B+\varepsilon)^2} & r_c - \dfrac{2\mu r_c C}{B+\varepsilon} \end{pmatrix}$$

En utilisant (5.3.12) et (5.3.11), la matrice jacobienne en $(B^\#, C^\#)$ devient

$$J(B^\#, C^\#) = \begin{pmatrix} 2 - r_b - \dfrac{\varepsilon}{B^\# + \varepsilon} & -\dfrac{\mu B^\#}{B^\# + \varepsilon} \\ \dfrac{r_c}{\mu} & -r_c \end{pmatrix}$$

et par suite, on a $(B^\#, C^\#)$ L.A.S. ssi $Trace(J(B^\#, C^\#)) < 0$ et $Det(J(B^\#, C^\#)) > 0$.
Or $Trace(J(B^\#, C^\#)) = 2 - r_b - r_c - \frac{\varepsilon r_b}{(r_b - 1)K + \varepsilon r_b}$ et $Det(J(B^\#, C^\#)) = r_c(r_b - 1)$ donc l'état persistant $(B^\#, C^\#)$ est L.A.S. ssi $r_b > 1$ et $2 - r_b - r_c - \frac{\varepsilon r_b}{(r_b - 1)K + \varepsilon r_b} < 0$.
■

REMARQUE 5.3.2
Une étude plus approfondie nous permet d'obtenir les résultats suivants (voir aussi figure 5.3.1) :

Si $r_b < 1$ et $r_c \geq 1$, alors l'état semi-trivial $B = K, C = 0$ est Globalement Asymptotiquement Stable.

Pour $r_b > 1$ et $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*)) < 0$, on a (B^*, C^*) Localement Asymptotiquement Stable. Et si de plus $r_c \geq 1$, alors (B^*, C^*) est Globalement Asymptotiquement Stable.

Pour $Tr(\mathcal{J}(B^\#, C^\#)) > 0$, tous les états stationnaires existant sont instables.

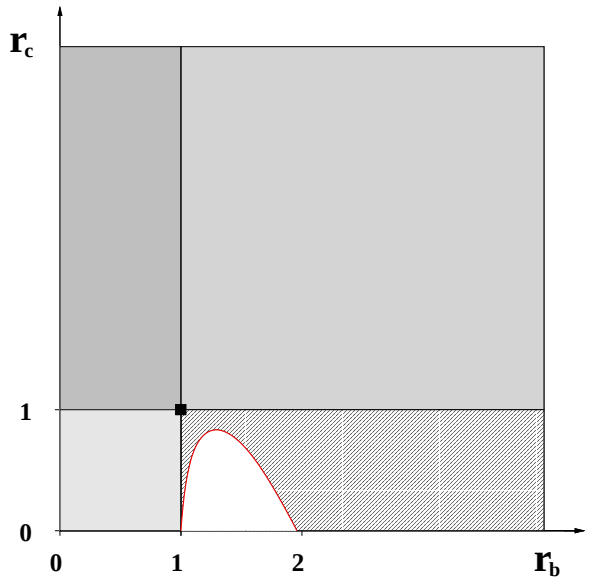


FIG. 5.3.1: Pour $r_b < 1$ et $r_c \geq 1$, l'état stationnaire semi-trivial $(B = K, C = 0)$ est G.A.S. Pour $r_b > 1$ et $r_c \geq 1$, alors l'état persistant est G.A.S. Enfin pour $r_b > 1$ et $r_c < 1$, la zerocline de $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*))$ sépare la zone en 2 : l'état persistant est L.A.S. pour $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*)) < 0$ (zone hachurée), tous les états stationnaires sont instables pour $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*)) > 0$ (zone blanche).

Chapitre 6

Simulations Numériques : conditions initiales > 0.

Les chapitres 6 et 7 reprennent et complètent les résultats présentés dans [35], [36] et [37] sur les modèles avec structuration spatiale.
Nous conservons les hypothèses biologiques posées dans la première partie, i.e. une population de prédateurs opportunistes chassant sur deux populations de proies, une espèce native et une espèce introduite. Ces espèces évoluent dans un milieu fermé, par exemple une île, que nous allons représenter dans la suite par le domaine $\Omega = [0, 1]^2$.
Dès lors, les modèles mathématiques utilisés seront du type réaction-diffusion. Il s'agira donc de déterminer l'impact de la diffusion des populations sur la dynamique spatio-temporelle du système prédateur-compétiteur-proie.

6.1 But du chapitre – Validation du modèle

Dans ce chapitre, nous poursuivons l'étude mathématique engagée précédemment sur les modèles avec structuration spatiale en proposant une méthode numérique de type Splitting d'opérateurs, voir Dautray et Lions [25], Ciarlet et Lions [16]. Nous allons montrer en quoi cette méthode numérique est particulièrement adaptée à ce type de problème.
Nous allons faire l'hypothèse de conditions initiales strictement positives pour les densités de population. Cette hypothèse, bien que naïve, va nous permettre de valider notre choix de modèle et de méthode numérique.
Dans un premier temps, on va présenter notre schéma numérique. Pour plus de lisibilité, nous ne considérerons que le cas du système prédateur-compétiteur-proie sans structuration en classes d'âge pour la population de proies.
Plusieurs séries de simulations numériques seront ensuite présentées pour mettre

en évidence les effets de la diffusion sur notre système biologique. Nous commencerons par voir que si la diffusion est nulle, les dynamiques observées sont bien celles du modèle sans structuration spatiale. Ensuite nous présenterons des dynamiques spécifiques aux modèles structurés en espace.

6.2 Méthode numérique : cas 2 espèces

On s'intéresse ici au cas du système prédateur-proie sans compétiteurs. Soient $d_b = d_b(x, y)$ et $d_c = d_c(x, y)$ les coefficients de diffusion des populations B et C. Le modèle de réaction-diffusion s'écrit

$$\begin{cases} \partial_t B - \nabla \cdot (d_b \nabla B) = r_b B \left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C \\ \\ \partial_t C - \nabla \cdot (d_c \nabla C) = r_c C \left(1 - \mu \dfrac{C}{B}\right) \end{cases} \tag{6.2.1}$$

avec les conditions initiales

$$B(x, 0) = B_0(x) > 0, \;\; C(x, 0) = C_0(x) > 0, \; x \in \Omega,$$

et des conditions de Neumann au bord de Ω

$$d_b \nabla B \cdot \eta = d_c \nabla C \cdot \eta = 0,$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$.

Nous nous plaçons dans le cas d'une diffusion isotrope et constante en temps et en espace pour les deux populations.
Le système (6.2.1) se réécrit :

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \Delta B = r_b B \left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C \\ \\ \partial_t C - d_c \Delta C = r_c C \left(1 - \mu \dfrac{C}{B}\right) \end{cases} \tag{6.2.2}$$

Nous allons maintenant décrire la méthode utilisée pour résoudre ce système.

6.2.1 Discrétisation

La première étape consiste à discrétiser l'espace, nous utilisons un maillage rectangulaire régulier :

$$\begin{array}{lllll} x_1 = 0 & , & x_N = 1 & , & x_i = x_1 + ih_x \quad \forall i = 2 \cdots N \\ y_1 = 0 & , & y_N = 1 & , & y_i = y_1 + ih_y \quad \forall i = 2 \cdots N \end{array}$$

avec $h_x = h_y = h = 1/(N-1)$.

Après avoir discrétisé B et C, on renumérote par colonnes et on obtient respectivement $\mathcal{B}$ et $\mathcal{C}$ deux vecteurs colonnes de dimension N^2.
On fait de même pour r_b, r_c, K et μ mais nous conserverons cette dénomination dans la suite.
Le système (6.2.2) devient donc

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall i = 1..N \quad \dfrac{d\mathcal{B}_i}{dt} - d_b(A\mathcal{B})_i = r_{b_i}\, \mathcal{B}_i \left(1 - \dfrac{\mathcal{B}_i}{K_i}\right) - \mu_i \mathcal{C}_i \\ \\ \forall i = 1..N \quad \dfrac{d\mathcal{C}_i}{dt} - d_c(A\mathcal{C})_i = r_{c_i}\, \mathcal{C}_i \left(1 - \mu_i \dfrac{\mathcal{C}_i}{\mathcal{B}_i}\right) \end{array} \right. \tag{6.2.3}$$

avec A la matrice du Laplacien discrétisé, contenant les conditions de Neumann, voir Lascaux et Théodor.
Pour plus de lisibilité, nous réécrivons le système (6.2.3) sous la forme

$$\left\{ \begin{array}{l} \dfrac{d\mathcal{B}}{dt} - d_b A\mathcal{B} = r_b \mathcal{B} \left(1 - \dfrac{\mathcal{B}}{K}\right) - \mu \mathcal{C} \\ \\ \dfrac{d\mathcal{C}}{dt} - d_c A\mathcal{C} = r_c \mathcal{C} \left(1 - \mu \dfrac{\mathcal{C}}{\mathcal{B}}\right) \end{array} \right. \tag{6.2.4}$$

où les seconds membres sont des fonctions vectorielles qui utilisent les opérations terme à terme.

6.2.2 Splitting

Nous utilisons une méthode de différences finies pour approcher les dérivées temporelles. Nous prenons des approximations décentrées en avant avec un pas constant h_t. A partir de maintenant, X_i et $X_{i+1/2}$ représentent respectivement les valeurs approchées de la variable X au temps $t_i = t_0 + ih_t$ et $t_{i+1/2} = t_i + h_t/2$.

Nous effectuons donc l'approximation suivante pour $\mathcal{B}$ (et pour $\mathcal{C}$) :

$$\begin{aligned}\frac{d\mathcal{B}}{dt}(t_n) &= \frac{\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_n}{h_t} \\ &= \frac{\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2}}{h_t} + \frac{\mathcal{B}_{n+1/2} - \mathcal{B}_n}{h_t}\end{aligned}$$

Nous décomposons ensuite les calculs de la façon qui suit :

1. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\frac{\mathcal{B}_{n+1/2} - \mathcal{B}_n}{h_t} - d_b A \mathcal{B}_{n+1/2} = 0$$

ou encore, $\quad \Phi_b \mathcal{B}_{n+1/2} = \mathcal{B}_n$ avec $\Phi_b = I - d_b h_t A$

I représentant la matrice identité de dimension N^2.

2. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\frac{\mathcal{C}_{n+1/2} - \mathcal{C}_n}{h_t} - d_c A \mathcal{C}_{n+1/2} = 0$$

ou encore, $\quad \Phi_c \mathcal{C}_{n+1/2} = \mathcal{C}_n$ avec $\Phi_c = I - d_c h_t A$

Nous allons supposer que les répartitions de population $\mathcal{B}_n$ et $\mathcal{C}_n$ sont strictement positives et que les valeurs $\mathcal{B}_{n+1/2}$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}$ obtenues sont également strictement positives, ce résultat fondamental de positivité fait l'objet d'une section suivante.
Intéressons nous maintenant à la résolution des parties non-linéaires.

3. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\frac{\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2}}{\Delta_t} = r_b \mathcal{B}_{n+1} \left(1 - \frac{\mathcal{B}_{n+1}}{K}\right) - \mu \mathcal{C}_{n+1/2} \frac{\mathcal{B}_{n+1}}{\mathcal{B}_{n+1/2} + \delta}$$

i.e. $\mathcal{B}_{n+1}$ solution positive de

$$\frac{r_b \Delta_t}{K} \mathcal{B}_{n+1}^2 + \left[1 - r_b \Delta_t + \mu \Delta_t \frac{\mathcal{C}_{n+1/2}}{\mathcal{B}_{n+1/2} + \delta}\right] \mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2} = 0 \qquad (6.2.5)$$

4. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\frac{\mathcal{C}_{n+1} - \mathcal{C}_{n+1/2}}{\Delta_t} = r_c \mathcal{C}_{n+1} \left(1 - \mu \frac{\mathcal{C}_{n+1}}{\mathcal{B}_{n+1}}\right)$$

i.e. $\mathcal{C}_{n+1}$ solution positive de

$$\frac{r_c \mu \Delta_t}{\mathcal{B}_{n+1}} \mathcal{C}_{n+1}^2 + \left[1 - r_c \Delta_t\right] \mathcal{C}_{n+1} - \mathcal{C}_{n+1/2} = 0 \tag{6.2.6}$$

Le terme multiplicatif $\dfrac{\mathcal{B}_{n+1}}{\mathcal{B}_{n+1/2} + \delta}$ ajouté dans l'étape 3 sert à garantir l'existence d'une racine strictement positive au trinôme (6.2.5).
En effet, d'après les hypothèses de stricte positivité de $\mathcal{B}_n$, $\mathcal{C}_n$, $\mathcal{B}_{n+1/2}$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}$, le discriminant de (6.2.5) est strictement positif, nous avons donc deux racines réelles.
De plus, le terme constant est strictement négatif, on en déduit qu'une des deux racines est strictement positive. $\mathcal{B}_{n+1}$ sera donc strictement positif. De la même manière, en utilisant les hypothèses précédentes et le résultat $\mathcal{B}_{n+1} > 0$, on obtient $\mathcal{C}_{n+1} > 0$.
En conclusion, notons que cette méthode nous permet de réduire la résolution de la partie non-linéaire à une simple recherche de racine strictement positive d'un trinôme du second degré.

6.2.3 Résultat fondamental : Conservation de la positivité

Pour établir ce résultat de conservation de la positivité, nous allons rappeler quelques définitions et propositions d'analyse matricielle, voir Lascaux et Theodor [47]

DÉFINITION 6.2.1
Soit $M = (m_{ij})$ une matrice carrée d'ordre n. M est une matrice positive si $m_{ij} \geq 0$ pour $1 \leq i, j \leq n$.

DÉFINITION 6.2.2
Soit $M = (m_{ij})$ une matrice carrée d'ordre n. M est une L-matrice si
- *$m_{ii} > 0$ pour $1 \leq i \leq n$*
- *$m_{ij} \leq 0$ pour $1 \leq i, j \leq n$ avec $i \neq j$*

DÉFINITION 6.2.3
Soit $M = (m_{ij})$ une matrice carrée d'ordre n. M est une matrice à diagonale

strictement dominante positive si $\forall i \in [\![1, n]\!]$,

$$|m_{ij}| > \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^{n} |m_{ij}|$$

PROPOSITION 6.2.1
Si A est à diagonale strictement dominante alors A est inversible.

THÉORÈME 6.2.1
Soit A une L-matrice inversible,
Alors les assertions suivantes sont équivalentes :

(i) A^{-1} est positive,

(ii) Il existe une matrice D diagonale, positive et inversible telle que $D^{-1}AD$ est à diagonale strictement dominante.

On peut trouver une preuve de ces deux résultats dans Lascaux et Théodor [47].

Nous allons maintenant montrer que dans le cas de densités initiales de populations strictement positives, i.e. $B(x, t = 0) > 0$ et $C(x, t = 0) > 0$ pour $x \in \Omega$, ou encore $\mathcal{B}, > 0$ et $\mathcal{C}, > 0$, la méthode de Splitting décrite dans la section précédente conserve la positivité.

THÉORÈME 6.2.2
Soient $\mathcal{B}, > 0$ et $\mathcal{C}, > 0$,
Alors $\forall n \in \mathbb{N}$, on a $\mathcal{B}_n > 0$ et $\mathcal{C}_n > 0$ avec $\mathcal{B}_n$ $\mathcal{C}_n$ obtenus après n itérations de notre méthode numérique.

Preuve. Nous allons montrer par récurrence que la propriété suivante est vérifiée pour tout n entier positif.

$$(\mathcal{P}_n) : \mathcal{B}_n > 0 \text{ et } \mathcal{C}_n > 0$$

Les conditions initiales B_0 et C_0 sont strictement positives donc $(\mathcal{P}_0)$ est vraie.
Supposons maintenant que $(\mathcal{P}_n)$ est vérifiée, montrons que $(\mathcal{P}_{n+1})$ l'est aussi.
Nous allons démontrer que $\mathcal{B}_{n+1} > 0$, la preuve est la même pour $\mathcal{C}_{n+1} > 0$.

Il faut voir tout d'abord que la matrice $\Phi_b = I - d_b \Delta_t A$ est à diagonale strictement dominante, d'après (6.2.1), on déduit que Φ_b est inversible.
Par conséquent, $\mathcal{B}_{n+1/2} = {\Phi_b}^{-1} \mathcal{B}_n$ existe et est unique.

Remarquons ensuite que Φ_b est une L-matrice, nous allons pouvoir utiliser le théorème (6.2.1) à Φ_b avec $D = I$, Φ_b étant à diagonale strictement dominante, on en déduit que ${\Phi_b}^{-1}$ est positive.
Il vient que $\mathcal{B}_{n+1/2} = {\Phi_b}^{-1}\mathcal{B}_n \geq 0$ car $\mathcal{B}_n \geq 0$.

Supposons maintenant qu'il existe i tel que $(\mathcal{B}_{n+1/2})_i$ soit nul, alors on a $(\mathcal{B}_n)_i = (\mathcal{B}_{n-1/2})_i = \cdots = (\mathcal{B}_0)_i = 0$. $(\mathcal{B}_0)_i = 0$ est en contradiction avec $B_0 > 0$, on en conclut donc que $\mathcal{B}_{n+1/2} > 0$.

Nous avons déjà vu dans la section précédente que sous cette condition, l'étape 3 de la méthode numérique nous garantit l'existence de $\mathcal{B}_{n+1}$ strictement positif.

La méthode utilisée garantit donc bien la conservation de la positivité des répartitions de population $\mathcal{B}$ et $\mathcal{C}$. ■

6.3 Méthode numérique : cas 3 espèces

Le but principal de cette section est de mettre en évidence la possibilité d'avoir coexistence sur le domaine spatial de différentes dynamiques obtenues sur les systèmes faiblements structurés. Plus précisement, il s'agit de simuler numériquement l'extinction d'une ou des deux proies sur certaines zones du domaine spatial et la persistence des trois espèces sur les autres zones.

Dans cette section, nous allons présenter les différences qui peuvent apparaître lorsque nous considérons le système prédateur-compétiteur-proie complet. Les notations seront similaires à celles de la section précédente. La diffusion est encore prise isotrope et indépendante des variables structurantes, pour les trois espèces.
Nous avons, après simplifications, le système réaction-diffusion suivant

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \Delta B = & r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K_b}\right) - \eta B R - \dfrac{\alpha B}{\alpha B + R}\mu_b C \\ \partial_t R - d_r \Delta R = & r_r R\left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right) - \dfrac{R}{\alpha B + R}\mu_r C \\ \partial_t C - d_c \Delta C = & r_c C\left(1 - \mu_r\mu_b \dfrac{C}{\mu_r B + \mu_b R}\right) \end{cases} \tag{6.3.1}$$

6.3.1 Discrétisation

Nous discrétisons en espace avec les mêmes conventions que dans la section précédente.
Nous utilisons un maillage rectangulaire régulier :

$$\begin{array}{lllll} x_1 = 0 & , & x_N = 1 & , & x_i = x_1 + ih_x \quad \forall i = 2 \cdots N \\ y_1 = 0 & , & y_N = 1 & , & y_i = y_1 + ih_y \quad \forall i = 2 \cdots N \end{array}$$

avec $h_x = h_y = h = 1/(N-1)$.

Après avoir discrétisé B, R et C, on renumérote par colonnes et on obtient respectivement $\mathcal{B}$, $\mathcal{R}$ et $\mathcal{C}$ trois vecteurs colonnes de dimension N^2.
On fait de même pour r_b, r_c, K et μ mais nous conserverons cette dénomination dans la suite.
Le système (6.3.1) devient donc

$$\left\{ \begin{array}{lll} \dfrac{d\mathcal{B}}{dt} - d_b A\,\mathcal{B} = & r_b\mathcal{B}\left(1 - \dfrac{\mathcal{B}}{K_b}\right) - \eta\mathcal{B}\mathcal{R} - \dfrac{\alpha\mathcal{B}}{\alpha\mathcal{B}+\mathcal{R}}\mu_b\mathcal{C} \\ \dfrac{d\mathcal{R}}{dt} - d_r A\,\mathcal{R} = & r_r\mathcal{R}\left(1 - \dfrac{\mathcal{R}}{K_r}\right) - \dfrac{\mathcal{R}}{\alpha\mathcal{B}+\mathcal{R}}\mu_r\mathcal{C} \\ \dfrac{d\mathcal{C}}{dt} - d_c A\,\mathcal{C} = & r_c\mathcal{C}\left(1 - \mu_r\mu_b\dfrac{\mathcal{C}}{\mu_r\mathcal{B}+\mu_b\mathcal{R}}\right) \end{array} \right. \tag{6.3.2}$$

avec A la matrice du Laplacien discrétisé, contenant les conditions de Neumann, voir Lascaux et Theodor [47].

6.3.2 Splitting

Nous allons décrire la méthode numérique utilisée pour résoudre le système (6.3.2).
Après avoir discrétisé le temps avec une méthode de différences finies avec un pas constant h_t, nous effectuons l'approximation suivante pour $\mathcal{X} = \mathcal{B}$, $\mathcal{R}$ ou $\mathcal{C}$:

$$\frac{d\mathcal{X}}{dt}(t_n) \quad = \frac{\mathcal{X}_{n+1} - \mathcal{X}_n}{h_t} \quad = \frac{\mathcal{X}_{n+1} - \mathcal{X}_{n+1/2}}{h_t} + \frac{\mathcal{X}_{n+1/2} - \mathcal{X}_n}{h_t}$$

La méthode est donc la suivante :

1. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\Phi_b\mathcal{B}_{n+1/2} = \mathcal{B}_n \text{ avec } \Phi_b = I - d_b h_t A$$

2. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{R}$

$$\Phi_r \mathcal{R}_{n+1/2} = \mathcal{R}_n \text{ avec } \Phi_r = I - d_r h_t A$$

3. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\Phi_c \mathcal{C}_{n+1/2} = \mathcal{C}_n \text{ avec } \Phi_c = I - d_c h_t A$$

4. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\frac{\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2}}{h_t} = r_b \mathcal{B}_{n+1} \left(1 - \frac{\mathcal{B}_{n+1}}{K_b}\right) - \frac{\alpha \mathcal{B}_{n+1}}{\alpha \mathcal{B}_{n+1/2} + \mathcal{R}_{n+1/2} + \delta_b} \mu_b \mathcal{C}_{n+1/2} - \eta \mathcal{R}_{n+1/2} \mathcal{B}_{n+1}$$

i.e. $\mathcal{B}_{n+1}$ solution strictement positive de

$$\frac{r_b h_t}{K_b} \mathcal{B}_{n+1}^2 + \left[1 - r_b h_t + \frac{\alpha \mu_b h_t \mathcal{C}_{n+1/2}}{\alpha \mathcal{B}_{n+1/2} + \mathcal{R}_{n+1/2} + \delta_b} + \eta h_t \mathcal{R}_{n+1/2}\right] \mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2} = 0$$

5. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{R}$

$$\frac{\mathcal{R}_{n+1} - \mathcal{R}_{n+1/2}}{h_t} = r_r \mathcal{R}_{n+1} \left(1 - \frac{\mathcal{R}_{n+1}}{K_r}\right) - \frac{\mathcal{R}_{n+1}}{\alpha \mathcal{B}_{n+1} + \mathcal{R}_{n+1/2} + \delta_r} \mu_r \mathcal{C}_{n+1/2}$$

i.e. $\mathcal{R}_{n+1}$ solution strictement positive de

$$\frac{r_r h_t}{K_r} \mathcal{R}_{n+1}^2 + \left[1 - r_r h_t + \frac{\mu_r h_t \mathcal{C}_{n+1/2}}{\alpha \mathcal{B}_{n+1} + \mathcal{R}_{n+1/2} + \delta_r}\right] \mathcal{R}_{n+1} - \mathcal{R}_{n+1/2} = 0$$

6. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\frac{\mathcal{C}_{n+1} - \mathcal{C}_{n+1/2}}{h_t} = r_c \mathcal{C}_{n+1} \left(1 - \frac{\mu_b \mu_r \mathcal{C}_{n+1}}{\mu_r \mathcal{B}_{n+1} + \mu_b \mathcal{R}_{n+1} + \delta_c}\right)$$

i.e. $\mathcal{C}_{n+1}$ solution strictement positive de

$$\frac{r_c \mu_r \mu_b h_t}{\mu_r \mathcal{B}_{n+1} + \mu_b \mathcal{R}_{n+1} + \delta_c} \mathcal{C}_{n+1}^2 + \left[1 - r_c h_t\right] \mathcal{C}_{n+1} - \mathcal{C}_{n+1/2} = 0$$

Cette méthode s'inspire évidemment de celle utilisée pour le modèle prédateur-proie sans compétiteurs. Cependant, cette fois-ci, aucun terme numérique n'est nécessaire pour garantir l'existence de $\mathcal{B}_{n+1}$, $\mathcal{R}_{n+1}$, $\mathcal{C}_{n+1}$ strictement positifs.
Les termes numériques δ_b, δ_r et δ_c sont introduit uniquement pour éviter les singularités dans les étapes 4, 5 et 6 ; ils pourront d'ailleurs être pris égaux à 0 dans certains cas.

Cette méthode nous assure la conservation de la positivité, la preuve est similaire à celle décrite dans la section 6.2.3.

6.4 Simulations numériques.

Dans cette section, nous allons présenter quelques résultats numériques obtenus sur les modèles BC et BRC.
Les simulations numériques ont été effectuées à l'aide du logiciel Scilab et de ses outils de calcul sur les matrices creuses. Les pas de temps et d'espace considérés sont $h_t = 0.01$, $h_x = h_y = h = 0.01$, l'unité de temps étant 1 an.

Les hétérogénéités du domaine spatial sont prises en compte en considérant des taux de croissance dépendant de la variable spatiale. Les coefficients de diffusion seront pris constant en espace et en temps, et la diffusion est prise isotrope.

6.4.1 Résultats pour le modèle BC

Pour cette première série de simulations numériques, nous avons considéré le système approché

$$\begin{cases} \partial_t B(t,x) - d_b \Delta B(t,x) = r_b(x) B(t,x) \left(1 - \dfrac{B(t,x)}{K}\right) - \mu C(t,x) \dfrac{B}{B+\delta} \\ \\ \partial_t C(t,x) - d_c \Delta C(t,x) = r_c(x) C(t,x) \left(1 - \mu \dfrac{C(t,x)}{B(t,x)+\varepsilon}\right) \end{cases} \tag{6.4.1}$$

pour $t > 0$ et $x \in \Omega$, avec des conditions de Neumann au bord

$$d_b \nabla B \cdot \eta = d_c \nabla C \cdot \eta = 0, \tag{6.4.2}$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$, et avec les conditions initiales

$$B(x,0) = B_0(x), \;\; C(x,0) = C_0(x), \; x \in \Omega.$$

Le domaine spatial est séparé en deux zones, une située au centre de l'île, l'autre en périphérie, chacune de ces zones étant caractérisée par des taux démographiques constants, voir figure 6.4.1.

Pour nos simulations numériques, nous allons prendre comme conditions initiales des densités de population strictement positives et uniformes sur le domaine Ω.

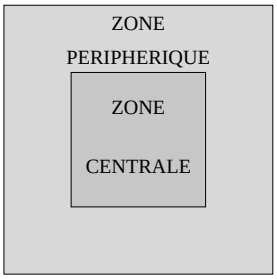


FIG. 6.4.1: Partition de l'île en 2 zones où les taux de croissance sont constants par morceaux.

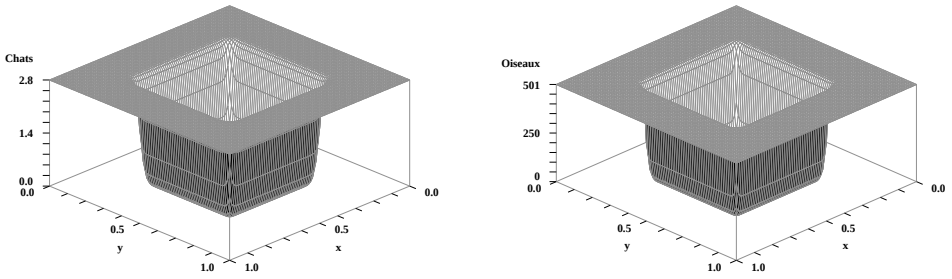
Dans une première série de simulations, nous allons montrer qu'il est possible d'obtenir des dynamiques distinctes dans chaque zone du domaine spatial considéré, voir figure (6.4.1). On prend des coefficients de diffusion $d_b = d_c = 10^{-4}$. La capacité d'accueil pour la population de proies, K, et le taux de prédation, μ sont pris constants en temps et en espace, avec $K = 1000$ et $\mu = 180$.

Dans une première simulation, les coefficients r_b et r_c ont les valeurs données dans la table 6.1.
Nous obtenons, après avoir simulé sur une durée de 50 ans, les répartitions de population données dans la figure 6.4.2. On remarque que les deux espèces ont totalement disparu dans la zone centrale alors qu'elles coexistent dans la zone périphérique.

	r_b	r_c
zone centrale	0.1	0.95
zone périphérique	2	2

TAB. 6.1: Taux de croissance pour la simulation de la figure 6.4.2.

Dans une seconde simulation, nous considérons les taux de croissance de la table 6.2.
Nous obtenons, après une simulation sur 50 ans, l'extinction des deux populations dans la zone périphérique avec coexistence dans la zone centrale, ces résultats sont décrits dans la figure 6.4.3.
Comme pour la simulation précédente, les dynamiques sont en accord avec les résultats obtenus sur les systèmes différentiels associés, voir chapitre 1.



(a) (b)

FIG. 6.4.2: Répartitions des populations de prédateurs, (a), et de proies, (b), sous les conditions de la table 6.1.

	r_b	r_c
zone centrale	2	2
zone périphérique	0.1	0.95

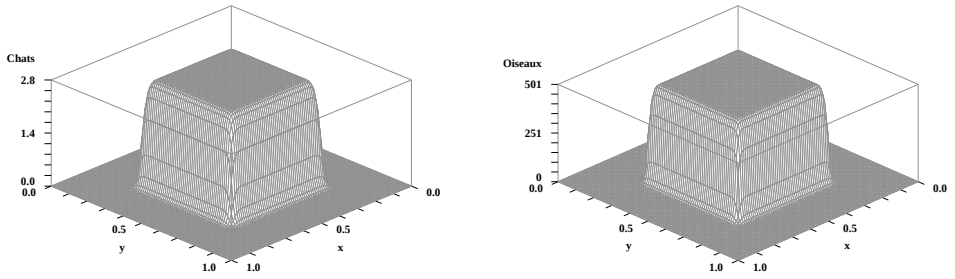
TAB. 6.2: Taux de croissance pour la simulation de la figure 6.4.3.

Dans une seconde série de simulations, nous prenons $r_b(x) > 1$ et $r_c(x) > 1$ pour x dans la zone périphérique, ce qui correspond à la coexistence stable des deux populations pour le modèle non structuré associé. Dans la zone centrale, nous considérons des taux de croissances $0 < r_b(x) < r_c(x) < 1$ ce qui, pour le modèle non structuré, entraîne l'extinction en temps fini des deux populations.

Nous allons mettre en évidence l'impact de la diffusion des populations sur la dynamique spatio-temporelle du système (6.4.1). Pour simplifier les calculs, nous allons prendre $K = \mu = 1$; on peut se ramener à un tel cas en faisant le changement d'échelle $\widetilde{B} = B/K$, $\widetilde{C} = \mu C/K$, $\widetilde{\delta} = \delta/K$ et $\widetilde{\varepsilon} = \varepsilon/K$.
Toujours dans un souci de simplification, nous prenons $d_b = d_c = d$.
Dans la figure 6.4.4, nous présentons les résultats obtenus pour les valeurs de d de la table 6.3.

$d_b = d_c = d$	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}

TAB. 6.3: Coefficients de diffusion pour la série de simulations présentée dans la figure 6.4.4.



(a) (b)

FIG. 6.4.3: Répartitions des populations de prédateurs, (a), et de proies, (b), sous les conditions de la table 6.2.

Cette série de simulations nous permet d'établir plusieurs résultats.

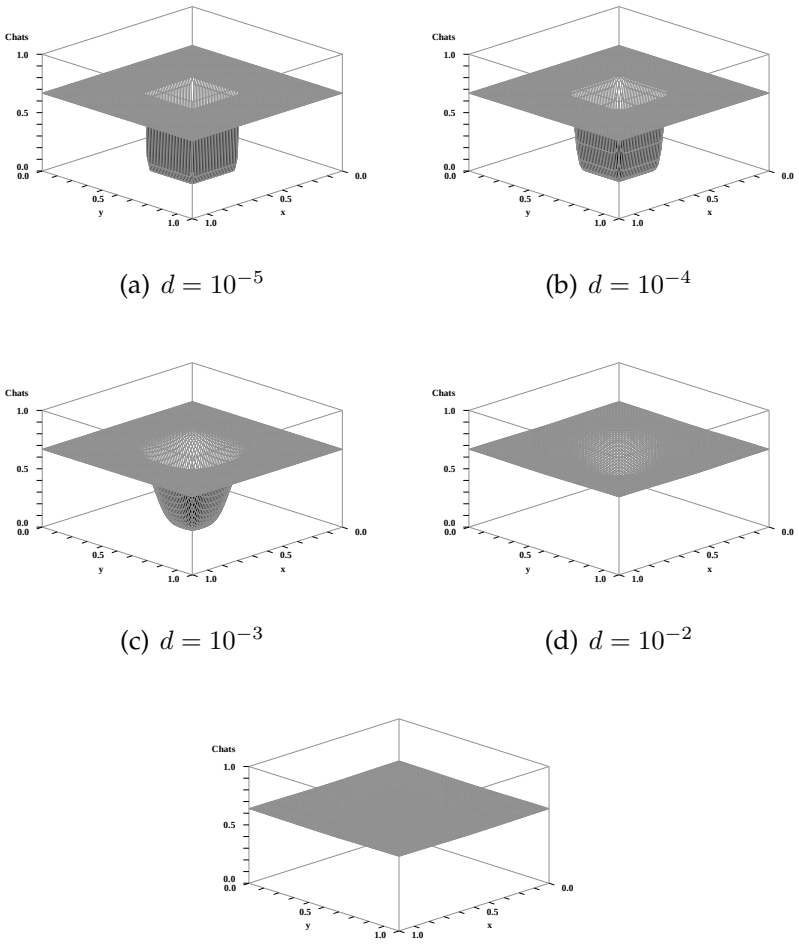
On remarque que pour des coefficients de diffusion faibles, $d \leq 10^{-3}$, on observe l'extinction des deux espèces dans une partie de la zone centrale, les deux populations cohabitant de façon stable dans le reste de l'île.
De plus, quand d décroît, la zone d'extinction s'étend jusqu'à atteindre la zone centrale entière.
Lorque la diffusion devient plus forte, $d = 10^{-2}$, $d = 10^{-1}$, nous avons encore coexistence stable dans la zone extérieure. Cependant il n'y a plus extinction dans la zone centrale ; le flux de population du patch périphérique vers le patch central étant plus important, les proies et prédateurs colonisent le centre du domaine malgré des paramètres démographiques défavorables. Toutefois, on note que les densités de population restent plus faibles dans la zone centrale que dans la zone périphérique.

Pour des valeurs extrêmes de d, $d = 1$ par exemple, le phénomène de diffusion est tel que les densités de populations atteignent un équilibre stable sur la totalité du domaine spatial.

La figure 6.4.4 présente les répartitions de la population des prédateurs obtenues après 50 ans de simulations avec les coefficients de diffusion de la table 6.3. Les résultats présentés sont stables et correspondent aux répartitions en temps long. La répartition des proies n'est pas présentée mais la dynamique suit le même profil que pour les prédateurs.

En conclusion, lorsque la diffusion est faible, pour chaque patch, le compor-

tement du système structuré en espace est celui du système sans structuration spatiale, ce qui sera confirmé dans la suite. Pour une diffusion forte, on observe un phénomène de lissage des densités de population. Enfin, pour des valeurs moyennes des coefficients de diffusion, on observe des dynamiques intermédiaires avec extinction des populations sur une partie du patch central, puis, passé une valeur critique, les populations coexistent sur l'île entière avec des densités différentes pour chaque zone.



(a) $d = 10^{-5}$ (b) $d = 10^{-4}$

(c) $d = 10^{-3}$ (d) $d = 10^{-2}$

(e) $d = 10^{-1}$

FIG. 6.4.4: Effets de la diffusion sur la dynamique du système (6.4.1).

6.4.2 Résultats pour le modèle BRC

Nous allons donc résoudre numériquement le système approché suivant

$$\begin{cases} \partial_t B - d_b \Delta B = & r_b B \left(1 - \dfrac{B}{K_b}\right) - \eta B R - \dfrac{\alpha B}{\alpha B + R + \varepsilon_b} \mu_b C \\ \partial_t R - d_r \Delta R = & r_r R \left(1 - \dfrac{R}{K_r}\right) - \dfrac{R}{\alpha B + R + \varepsilon_r} \mu_r C \\ \partial_t C - d_c \Delta C = & r_c C \left(1 - \mu_r \mu_b \dfrac{C}{\mu_r B + \mu_b R + \varepsilon_c}\right) \end{cases} \tag{6.4.3}$$

avec des conditions au bord $\partial\Omega$ de Ω de type Neumann

$$d_p(x) \nabla P(x,t) \cdot \nu(x) = 0, \ x \in \partial\Omega, \ t > 0, \ \text{ pour } \ P = B, R, C, \tag{6.4.4}$$

où ν est le vecteur unité normal à $\partial\Omega$ sur Ω, et des conditions initiales positives et bornées

$$P(x,0) = P_0(x) \geq 0, \ \text{ pour } \ P = B, R, C, \ \ x \in \Omega. \tag{6.4.5}$$

Nous allons tout d'abord donner les valeurs fixes pour nos simulations numériques.
Les coefficients de diffusion sont $d_b = d_r = d_c = 0.0001$, les capacités d'accueil sont $K_b = 1000$ et $K_r = 800$ et sont constantes dans l'espace. Les coefficients de prédation sont $\mu_b = \mu_r = 180$ et sont également constants dans l'espace.
Les populations initiales sont de 100000 oiseaux, 10000 lapins et 5000 chats uniformément réparties sur la totalité de l'île.

Comme précédemment, on considère que la géographie de l'île induit une hétérogénéité spatiale des coefficients r_b, r_r et r_c. L'île sera donc sectionnée en plusieurs zones.

	r_b	r_r	r_c
zone centrale	0.1	2	0.95
zone périphérique	2	0.1	0.95

TAB. 6.4: Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.5.

Dans une première simulation, nous considèrons la partition de l'île utilisée pour les simulations numériques sur le système BC, voir figure 6.4.1, avec les taux de croissance donnés dans la table 6.4.
Une simulation sur une durée de 50 ans nous donne les répartitions de population données dans la figure 6.4.5, les résultats donnés sont stables en temps long.

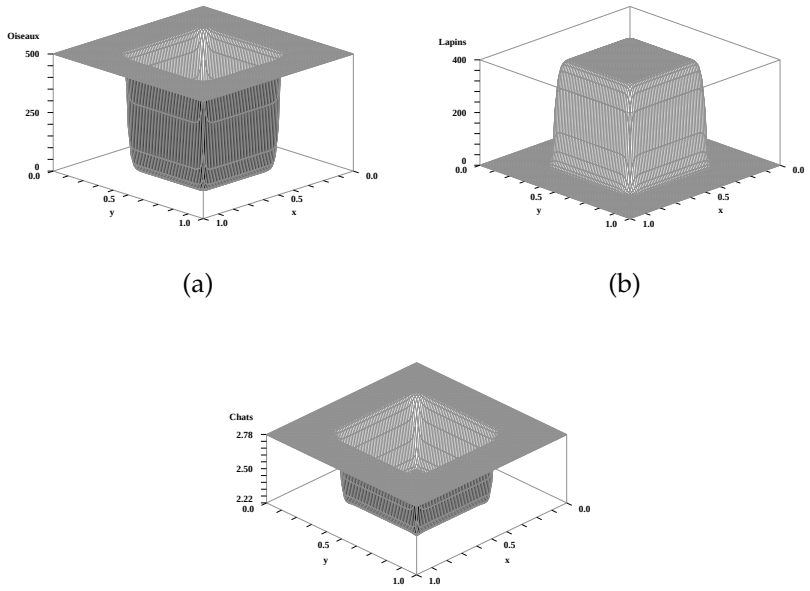


FIG. 6.4.5: Répartitions des populations des prédateurs (Chats), des compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.4.

Nous avons donc coexistence de lapins et de chats au centre, d'oiseaux et de chats en périphérie. Pour chaque zone, les résultats sont identiques à ceux des simulations sur le système (2.0.1). Ceci confirme qu'une faible diffusion n'agit pas sur l'évolution des populations.

Dans une autre série de simulations, nous séparons l'île en trois zones comme indiqué sur la figure 6.4.6.

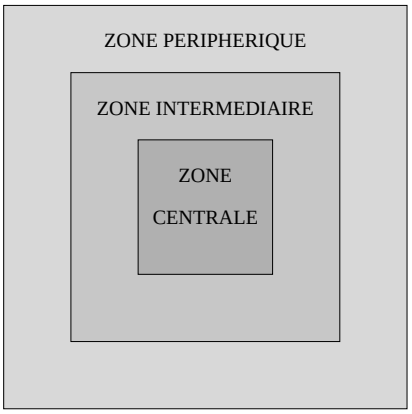
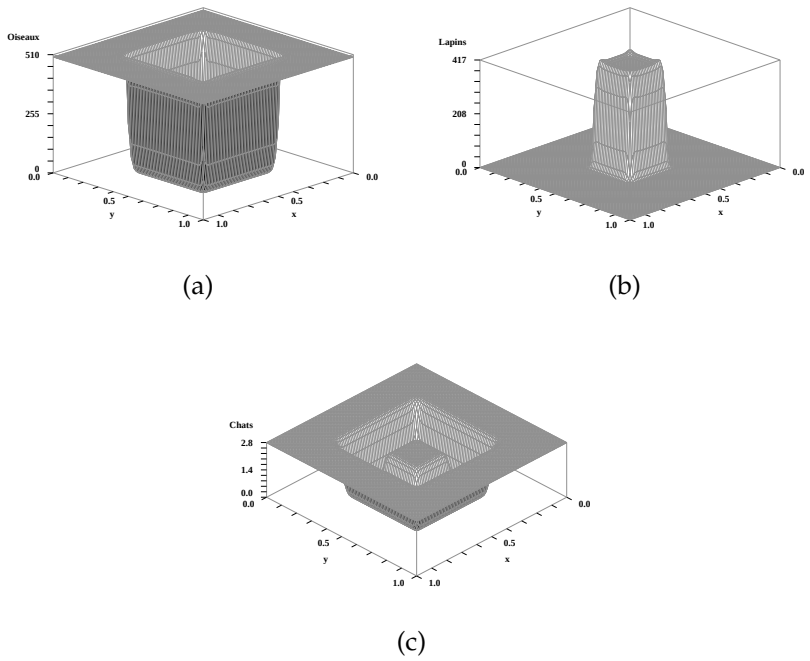


FIG. 6.4.6: Partition de l'île en 3 zones où les taux de croissance sont constants par zones.

Dans un premier temps, nous considérons les taux de croissance donnés dans la table 6.5.
Après une simulation sur une durée de 50 ans, on obtient les répartitions de population données dans la figure 6.4.7 ; ces répartitions sont stables en temps long.
Nous en concluons qu'il est possible d'avoir coexistence entre les chats et les lapins dans la zone centrale, entre les chats et les oiseaux dans la zone périphérique et d'avoir extinction des trois espèces dans la zone intermédiaire.
Pour chaque zone, les résultats sont identiques à ceux des simulations sur le système (2.0.1).

	r_b	r_r	r_c
zone centrale	0.1	2	0.95
zone intermédiaire	0.1	0.1	0.95
zone périphérique	2	0.1	0.95

TAB. 6.5: Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.7.



(a) (b)

(c)

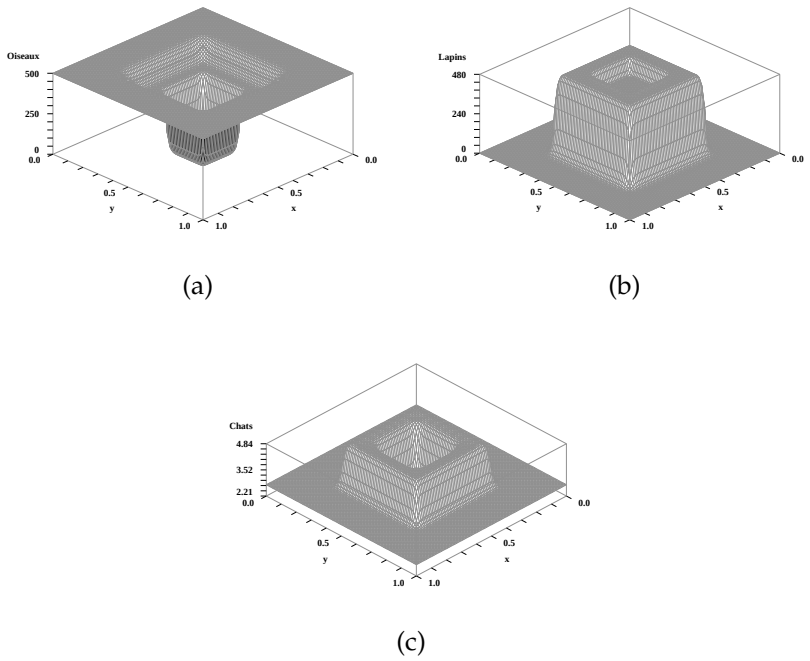
FIG. 6.4.7: Répartitions des populations de prédateurs (Chats), de compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.5.

	r_b	r_r	r_c
zone centrale	0.1	2	0.95
zone intermédiaire	2	2	0.95
zone périphérique	2	0.1	0.95

TAB. 6.6: Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.8.

Nous considérons maintenant les taux de croissance de la table 6.6.
Après une simulation sur 50 ans, nous obtenons les répartitions stables données dans la figure 6.4.8.
Pour les zones centrales et périphériques, nous avons les mêmes conclusions que pour la simulation précédente. En revanche, nous avons cette fois ci coexistence des trois populations dans la zone intermédiaire.
Cette fois encore, les simulations sur le système (2.0.1) permettent de conclure qu'une faible diffusion ne modifie pas la dynamique des populations.

C'est cette répartition des populations de chats, d'oiseaux et de lapins qui



(a) (b)

(c)

FIG. 6.4.8: Répartitions des populations de prédateurs (Chats), de compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.6.

a été observée sur l'île de Kerguelen. En effet, les oiseaux colonisent de préférence les bordures de l'île principale. Les lapins, quant à eux, peuvent s'enfoncer plus loin vers le centre de l'île. Les chats colonisent ainsi toute zone accessible où l'une des deux populations de proies est représentée. Cependant, certaines zones de l'île sont inaccessibles aux prédateurs, soit à cause de barrières physiques (montagne, glacier ..), soit parce qu'il existe une zone tampon dans laquelle aucune proie ne survit. Nous verrons dans le chapitre suivant le rôle que peuvent jouer les proies introduites dans une telle situation.

En résumé, dans le cas d'une faible diffusion des populations, tout se passe comme si nous avions une partition du domaine spatial Ω en patchs, chacun étant caractérisé par des taux de croissance fixes. La dynamique obtenue pour chaque patch est donc celle prévue par le modèle sans structuration spatiale.
Lorsque la diffusion devient plus forte, les conclusions précédentes ne sont plus valides, la diffusion tend à lisser les répartitions des populations, ce qui peut faire apparaître des dynamiques non prévues par les modèles ne tenant pas compte des hétérogénéités spatiales.

Chapitre 7

Simulations Numériques : processus d'invasion

Dans le chapitre précédent, nous avons fait l'hypothèse naïve de conditions initiales strictement positives sur Ω, i.e. $P(x,0) = P_0(x) > 0$ pour $x \in \Omega$, $P = B, R, C$. Cette hypothèse nous a permis de mettre en place notre méthode numérique et de vérifier sa validité.
Néanmoins, il paraît peu vraisemblable d'obtenir de telles conditions initiales, par exemple lorsque la topographie du domaine spatial est très hétérogène. En effet, pour chaque espèce considérée, la population va coloniser des zones géographiques où les conditions de vie sont favorables (climat, ressources, habitats potentiels ...), ce qui correspond à des capacités d'accueil élevées. La présence, pour chaque population, de zones hostiles nous laisse entrevoir la possibilité de colonies isolées, et pose donc la question de l'étude des processus d'invasion.

Dans ce chapitre, nous allons donc nous placer dans un cadre plus réaliste et considérer des conditions initiales qui peuvent être localement nulles, i.e. $P(x,0) = P_0(x) \geq 0 \quad \text{pour} \quad x \in \Omega, \quad P = B, R, C.$
Toujours dans un souci de réalisme, nous allons cette fois étendre la notion d'hétérogénéité spatiale à tous les paramètres de nos modèles, chaque paramètre peut donc maintenant dépendre de la variable spatiale.
Ces modifications nécessitent l'adaptation de notre méthode de splitting, ce qui fait l'objet de la première section de ce chapitre.
Dans la section 7.3, nous allons étudier le rôle joué par la population des proies introduites dans les processus d'invasion. Les résultats présentés font l'objet de l'article [36].
Dans la section 7.4, nous allons à nouveau considérer une structuration en 2 classes d'âges pour la population des proies natives. Nous comparerons les résultats obtenus avec ceux des modèles sans structuration en classes d'âges, cf

section 7.3. L'étude numérique présentée dans la section 7.4 a également donné lieu à une publication, voir [37].

7.1 Adaptation de la méthode numérique...

Nous allons discuter dans cette section des modifications à apporter à la méthode de splitting définie dans le chapitre précédent.
Nous allons reprendre la méthode pour les modèles BC et BRC avec structuration spatiale. Cette méthode s'étend aisément aux modèles AJC et AJRC.

7.1.1 ... pour le modèle spatial BC

Rappellons l'écriture du modèle spatial BC.

$$\begin{cases} \partial_t B - \nabla \cdot (d_b(x)\nabla B) = r_b B\left(1 - \dfrac{B}{K}\right) - \mu C \\ \\ \partial_t C - \nabla \cdot (d_c(x)\nabla C) = r_c C\left(1 - \mu\dfrac{C}{B}\right) \end{cases} \tag{7.1.1}$$

avec les conditions initiales

$$B(x,0) = B_0(x) > 0, \;\; C(x,0) = C_0(x) > 0, \; x \in \Omega,$$

et des conditions de Neumann au bord de Ω

$$d_b \nabla B \cdot \eta = d_c \nabla C \cdot \eta = 0,$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$.

Nous nous plaçons toujours dans le cas d'une diffusion isotrope et constante en temps. Cependant, cette fois les coefficients de diffusion sont des fonctions de la variable spatiale.

Nous conservons les notations introduites dans le chapitre précédent. Après discrétisation en espace et renumérotation par colonnes, le modèle spatial BC s'écrit

$$\begin{cases} \dfrac{d\mathcal{B}}{dt} - A_b\mathcal{B} = r_b\mathcal{B}\left(1 - \dfrac{\mathcal{B}}{K}\right) - \mu\mathcal{C} \\ \dfrac{d\mathcal{C}}{dt} - A_c\mathcal{C} = r_c\mathcal{C}\left(1 - \mu\dfrac{\mathcal{C}}{\mathcal{B}}\right) \end{cases} \tag{7.1.2}$$

où A_b et A_c sont les matrices des opérateurs $\nabla \cdot (d_b(x)\nabla.)$ et $\nabla \cdot (d_c(x)\nabla.)$ discrétisés, contenant les conditions de Neumann. Les seconds membres sont des fonctions vectorielles qui utilisent les opérations terme à terme.

La méthode de splitting proprement dite se résume dans ce cas à 4 étapes par pas de temps h_t :

1. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\Phi_b\mathcal{B}_{n+1/2} = \mathcal{B}_n \text{ avec } \Phi_b = I - h_t A_b$$

2. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\Phi_c\mathcal{C}_{n+1/2} = \mathcal{C}_n \text{ avec } \Phi_c = I - h_t A_c$$

I étant la matrice identité de $\mathcal{M}_{N^2}(\mathbb{R})$.

Supposons que les répartitions de population $\mathcal{B}_n$ et $\mathcal{C}_n$ sont positives ou nulles et que les valeurs $\mathcal{B}_{n+1/2}$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}$ obtenues sont également positives ou nulles, ce résultat sera montré ultérieurement.
Intéressons nous maintenant à la résolution des parties non-linéaires.

3. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$ $\mathcal{B}_{n+1}$ solution positive ou nulle de

$$\frac{r_b\Delta_t}{K}\mathcal{B}_{n+1}^2 + \left[1 - r_b\Delta_t + \mu\Delta_t\frac{\mathcal{C}_{n+1/2}}{\mathcal{B}_{n+1/2} + \delta}\right]\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2} = 0 \tag{7.1.3}$$

4. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$ $\mathcal{C}_{n+1}$ solution positive ou nulle de

$$\frac{r_c\mu\Delta_t}{\mathcal{B}_{n+1}}\mathcal{C}_{n+1}^2 + [1 - r_c\Delta_t]\,\mathcal{C}_{n+1} - \mathcal{C}_{n+1/2} = 0 \tag{7.1.4}$$

Rappellons que le terme multiplicatif $\dfrac{\mathcal{B}_{n+1}}{\mathcal{B}_{n+1/2}+\delta}$ dans l'étape 3 sert à garantir l'existence d'une racine strictement positive au trinôme (7.1.3).
En effet, si nous supposons $\mathcal{B}_n,\ \mathcal{C}_n,\ \mathcal{B}_{n+1/2},\ \mathcal{C}_{n+1/2} \geq 0$, le discriminant de (7.1.3) est positif ou nul, nous avons donc deux racines réelles distinctes ou une racine réelle double.
De plus, si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) > 0$, le terme constant est strictement négatif, on en déduit qu'il y a deux racines réelles distinctes et qu'une des deux racines est strictement positive.
Si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) = 0$, le terme constant est nul, nous avons donc une racine nulle, la seconde racine est $X(i) = -K\frac{1-r_b\Delta_t+\mu\Delta_t\frac{\mathcal{C}_{n+1/2}(i)}{\delta}}{r_b\Delta_t}$ qui peut être positive.

Concernant le trinôme (7.1.4), si $\mathcal{B}_{n+1}(i) > 0$, on obtient $\mathcal{C}_{n+1}(i) > 0$.
Si $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$, la singularité présente dans le trinôme (7.1.4) pose problème.

En résumé, lorsque il existe $1 \leq i \leq N^2$ tel que $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) = 0$ ou $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$, les étapes 3 et 4 posent un problème. Afin de pallier cette difficulté, nous allons introduire une fonction de test préalablement aux étapes 3 et 4.

Pour argumenter ce choix, il suffit de considérer ce problème d'un point de vue biologique.
Si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) = 0$, alors celà signifie qu'après la phase de diffusion, la densité des proies est nulle au point i. Par conséquent, comme il ne peut pas y avoir création d'individus, nous devons obtenir $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$.

Si $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$, regardons le trinôme (7.1.4). Si, de plus, $\mathcal{C}_{n+1/2}(i) = 0$, alors celà signifie qu'après la phase de diffusion, les densités des populations des proies et des prédateurs au point i sont nulles, par suite, la densité des prédateurs va rester nulle en ce point, i.e. $\mathcal{C}_{n+1}(i) = 0$
Enfin, si $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}(i) > 0$, la densité des proies est nulle au point i mais celle des prédateurs est strictement positive. Dans ce cas précis, 2 possibilités s'offrent à nous :

1. Les prédateurs peuvent survivre pendant une certaine durée en l'absence de proies.

2. Les prédateurs ne survivent pas en l'absence de proies.

Dans un souci de simplification, nous avons arbitrairement choisi la seconde option.
Nous avons par suite un résultat de conservation de la positivité.

THÉORÈME 7.1.1
Soient $\mathcal{B}_0 \geq 0$ et $\mathcal{C}_0 \geq 0$,
Alors $\forall n \in \mathbb{N}$, on a $\mathcal{B}_n \geq 0$ et $\mathcal{C}_n \geq 0$ avec $\mathcal{B}_n$ et $\mathcal{C}_n$ obtenus après n itérations de notre méthode numérique.

Preuve. Il suffit de prouver par récurrence que la propriété

$$(\mathcal{P}_n) : \mathcal{B}_n \geq 0 \text{ et } \mathcal{C}_n \geq 0$$

est vérifiée pour tout entier $n \geq 0$.
Supposons que $(\mathcal{P}_n)$ est vérifiée jusqu'a l'ordre n. $(\mathcal{P}_{n+1})$ est elle vérifiée ?
Nous avons $\mathcal{B}_n \geq 0$ et $\mathcal{C}_n \geq 0$.
Si $\mathcal{B}_n > 0$ et $\mathcal{C}_n > 0$ alors $\mathcal{B}_{n+1} > 0$ et $\mathcal{C}_{n+1} > 0$, voir le résultat de conservation de la positivité donné dans le chapitre précédent.
Lorsqu'il existe i tel que $\mathcal{B}_n(i) = 0$ ou $\mathcal{C}_n(i) = 0$, après les étapes de diffusion, nous avons 2 possibilités :

$\mathcal{B}_{n+1/2}(i) > 0$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}(i) > 0$ et par suite $\mathcal{B}_{n+1}(i) > 0$et$\mathcal{C}_{n+1}(i) > 0$.

$\mathcal{B}_{n+1/2}(i) = 0$ ou $\mathcal{C}_{n+1/2}(i) = 0$ et par suite,
si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) = 0$, la fonction test entraîne $\mathcal{B}_{n+1}(i) = 0$ et $\mathcal{C}_{n+1}(i) = 0$,
si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i) > 0$ et $\mathcal{C}_{n+1/2}(i) = 0$, alors nous obtenons $\mathcal{B}_{n+1}(i) > 0$ et $\mathcal{C}_{n+1}(i) = 0$,

et on conclut que $(\mathcal{P}_{n+1})$ est vérifiée. ■

7.2 ... pour le modèle spatial BRC

Le modèle en question peut s'écrire

$$\begin{cases} \partial B/\partial t - \text{div}(d_b(x)\nabla B) = r_b(x)\left(1 - B/K_b(x)\right)B - \eta BR - \frac{\alpha B}{\alpha B+R}\mu_b C, \\ \partial R/\partial t - \text{div}(d_r(x)\nabla R) = r_r(x)\left(1 - R/K_r(x)\right)R - \frac{R}{\alpha B+R}\mu_r C, \\ \partial C/\partial t - \text{div}(d_c(x)\nabla C) = r_c(x)\left(1 - \mu_b\mu_r\frac{C}{\mu_b R+\mu_r B}\right)C, \end{cases} \tag{7.2.1}$$

avec les conditions initiales

$$P(x,0) = B_0(x) > 0, \quad P = B, R, C, \ x \in \Omega,$$

et des conditions de Neumann au bord de Ω

$$d_b(x)\nabla B \cdot \eta = d_r(x)\nabla R \cdot \eta = d_c(x)\nabla C \cdot \eta = 0,$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$.

Après discrétisation et renumérotation, nous pouvons écrire le modèle spatial BRC de la façon suivante.

$$\begin{cases} \dfrac{d\mathcal{B}}{dt} - A_b\,\mathcal{B} = & r_b\mathcal{B}\left(1-\dfrac{\mathcal{B}}{K_b}\right) - \eta\mathcal{B}\mathcal{R} - \dfrac{\alpha\mathcal{B}}{\alpha\mathcal{B}+\mathcal{R}}\mu_b\mathcal{C} \\ \dfrac{d\mathcal{R}}{dt} - A_r\,\mathcal{R} = & r_r\mathcal{R}\left(1-\dfrac{\mathcal{R}}{K_r}\right) - \dfrac{\mathcal{R}}{\alpha\mathcal{B}+\mathcal{R}}\mu_r\mathcal{C} \\ \dfrac{d\mathcal{C}}{dt} - A_c\,\mathcal{C} = & r_c\mathcal{C}\left(1-\mu_r\mu_b\dfrac{\mathcal{C}}{\mu_r\mathcal{B}+\mu_b\mathcal{R}}\right) \end{cases} \tag{7.2.2}$$

où A_b, A_r et A_c sont les matrices des opérateurs $\nabla\cdot(d_b(x)\nabla.)$, $\nabla\cdot(d_r(x)\nabla.)$ et $\nabla\cdot(d_c(x)\nabla.)$ discrétisés, contenant les conditions de Neumann. Les seconds membres sont des fonctions vectorielles qui utilisent les opérations terme à terme.

La méthode de Splitting consiste en 6 étapes pour chaque pas de temps h_t :

1. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$

$$\Phi_b\mathcal{B}_{n+1/2} = \mathcal{B}_n \text{ avec } \Phi_b = I - h_tA_b$$

2. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{R}$

$$\Phi_r\mathcal{R}_{n+1/2} = \mathcal{R}_n \text{ avec } \Phi_r = I - h_tA_r$$

3. Résolution de la partie linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$

$$\Phi_c\mathcal{C}_{n+1/2} = \mathcal{C}_n \text{ avec } \Phi_c = I - h_tA_c$$

4. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{B}$: $\mathcal{B}_{n+1}$ solution positive de

$$\frac{r_bh_t}{K_b}\mathcal{B}_{n+1}^2 + \left[1 - r_bh_t + \frac{\alpha\mu_bh_t\mathcal{C}_{n+1/2}}{\alpha\mathcal{B}_{n+1/2}+\mathcal{R}_{n+1/2}+\delta_b} + \eta h_t\mathcal{R}_{n+1/2}\right]\mathcal{B}_{n+1} - \mathcal{B}_{n+1/2} = 0$$

5. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{R}$: $\mathcal{R}_{n+1}$ solution positive de

$$\frac{r_rh_t}{K_r}\mathcal{R}_{n+1}^2 + \left[1 - r_rh_t + \frac{\mu_rh_t\mathcal{C}_{n+1/2}}{\alpha\mathcal{B}_{n+1}+\mathcal{R}_{n+1/2}+\delta_r}\right]\mathcal{R}_{n+1} - \mathcal{R}_{n+1/2} = 0$$

6. Résolution de la partie non-linéaire de l'équation en $\mathcal{C}$: $\mathcal{C}_{n+1}$ solution positive de

$$\frac{r_c\mu_r\mu_b h_t}{\mu_r\mathcal{B}_{n+1}+\mu_b\mathcal{R}_{n+1}+\delta_c}\mathcal{C}_{n+1}^2+\left[1-r_c h_t\right]\mathcal{C}_{n+1}-\mathcal{C}_{n+1/2}=0$$

Comme dans la section précédente, des failles apparaissent lorsque $\mathcal{B}_{n+1/2}(i)=0$ ou $\mathcal{R}_{n+1/2}(i)=0$ ou $\mathcal{C}_{n+1/2}(i)=0$. Nous allons donc modifier la méthode en conséquence, en introduisant ici encore une fonction test.
Si $\mathcal{P}_{n+1/2}(i)=0$, alors $\mathcal{P}_{n+1}(i)=0$, $\mathcal{P}=\mathcal{B},\mathcal{R},\mathcal{C}$, i.e. que si une densité de population est nulle au point i, alors il n'y a pas création d'individus.
De plus, si $\mathcal{B}_{n+1/2}(i)+\mathcal{R}_{n+1/2}(i)=0$, i.e. $\mathcal{B}_{n+1/2}(i)=\mathcal{R}_{n+1/2}(i)=0$, alors la densité de la population totale des proies est nulle en i. Par conséquent, la question de la survie des prédateurs sans ressources se pose encore. Nous considérons encore une fois que les prédateurs ne survivent pas, par suite on a $\mathcal{B}_{n+1}(i)=\mathcal{R}_{n+1}(i)=\mathcal{C}_{n+1}(i)=0$.

Cette méthode nous assure la conservation de la positivité, la preuve est similaire à celle décrite dans la section précédente.

7.3 Impact des compétiteurs

Dans cette section, notre premier but est de discuter de la réussite ou de l'échec de l'invasion du domaine spatial par les espèces introduites, proies (Lapins) et prédateurs (Chats).
Notre deuxième objectif est de mettre en évidence le rôle de tampon joué par les proies introduites dans l'invasion d'un domaine fermé, par exemple une île, par une population de prédateurs, voir Brothers et Copson [12].
Les proies introduites constituent une nouvelle ressource pour les prédateurs. Dans les zones hostiles pour les proies natives, i.e. des zones où cette population est absente, ces proies alternatives permettent aux prédateurs de traverser ces zones auparavant hostiles, puisque sans ressources. En conséquence, les prédateurs peuvent envahir de nouveaux secteurs du domaine spatial, secteurs auparavant isolés, et induire de sérieux dommages dans des colonies d'oiseaux qui vivaient jusqu'a présent à l'abri des prédateurs.

7.3.1 Domaine spatial et paramètres démographiques.

Pour les simulations présentées dans les prochaines sections, nous allons prendre pour domaine spatial Ω, le carré unité de $\mathbb{R}^2$, séparé en trois sous-

domaines : un carré central, une zone périphérique et un domaine intermédiaire, voir figure 7.3.1. Les espèces invasives sont introduites dans le domaine Ω au temps $t = 0$ à travers un petit domaine semi-circulaire. Ceci est cohérent avec les observations qui précisent que dans une majorité des cas, lapins et chats ont été introduits accidentellement, en s'échappant de navires à quais, ou bien déposés à terre par les explorateurs.

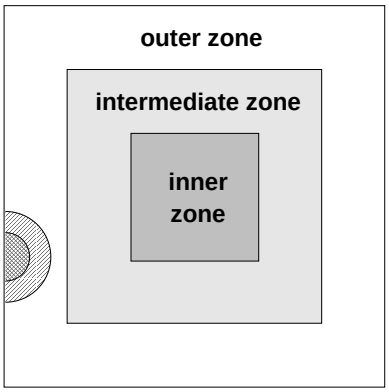


FIG. 7.3.1: Domaine spatial : les espèces invasives sont introduites dans les domaines semi-circulaires (le plus réduit concerne les prédateurs).

L'ensemble des taux de croissance utilisés dans nos simulations numériques est donné dans la table 7.1.
Dans chaque sous-domaine, le triplet (ou une paire en l'absence des proies introduites) de taux de croissance est choisi de façon à ce que les modèles BRC (ou BC) sans structuration spatiale fassent apparaitre des dynamiques distinctes telles que persistance des trois espèces, extinction d'une des deux espèces de proies ou bien encore extinction des trois populations.

Zone	Figures	r_b	r_r	r_c	η	α	μ_b	μ_r	K_b	K_r
centrale	7.3.2, 7.3.3, 7.3.4, 7.3.5	1.5	0.1	0.9	0	1.5	180	180	150	0
centrale	7.3.6, 7.3.7	0.8	0.1	0.9	0	1.5	180	180	150	0
intermédiaire	7.3.2, 7.3.3, 7.3.4, 7.3.5, 7.3.6	0.1	2.5	0.9	0	1.5	180	180	0	150
intermédiaire	7.3.7	0.1	0.8	0.9	0	1.5	180	180	0	150
périphérique	7.3.2, 7.3.3	1.5	2.5	0.9	0	1.5	180	180	100	50
périphérique	7.3.4	1.45	2.5	0.9	0	1.5	180	180	100	50
périphérique	7.3.5, 7.3.6, 7.3.7	1.8	2	0.9	0	1.5	180	180	100	50

TAB. 7.1: Paramètres démographiques pour les simulations présentées dans les figures 7.3.2 à 7.3.7.

Pour ces paramètres, les données de la littérature montrent une grande variabilité. Pour des populations de chats en environnement insulaire, on trouve les valeurs $r_c \sim 0.57 - 0.43$ dans Derenne [26] et $r_c \sim 0.233 - 0.171$ dans Van Aarde [63] ; dans Courchamp et al. [20], le taux de croissance considéré est $r_c = 0.75$.
Pour les populations de lapins, les taux sont nettement supérieurs à ceux des chats ; par exemple, dans [20], une valeur moyenne de $r_r \simeq 4$ est utilisée. Ici encore, la variabilité est grande, les changements climatiques ont une grande influence sur ces valeurs, voir Fouchet et al. [34].
Pour les proies natives (oiseaux), la valeur moyenne considérée dans [20] est de $r_b \simeq 1.5$.

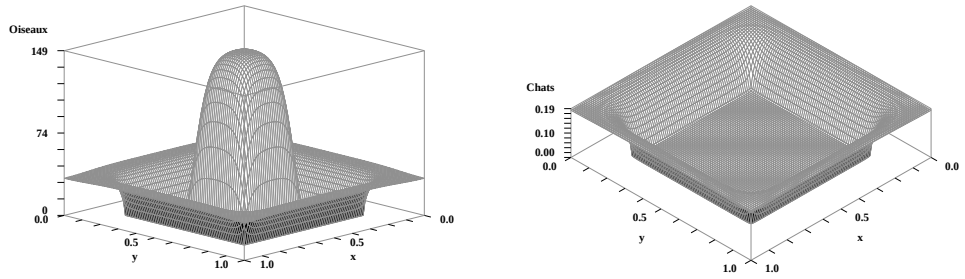
Enfin, en ce qui concerne les coefficients de diffusion, nous considérons des valeurs suffisamment faibles pour que l'effet de lissage induit par la diffusion ne masque pas les dynamiques que nous cherchons à mettre en évidence. Nous prendrons des coefficients identiques pour les trois espèces et de plus constants en temps et en espace, $d_b = d_r = d_c = d = 0.001$.

7.3.2 Modèles spatiaux : cas 2 espèces.

Nous allons tout d'abord présenter les résultats de simulations numériques sur le modèle (7.1.1). Les paramètres démographiques sont donnés dans la table 7.1, voir 7.3.2.

Pour les conditions initiales, nous prenons pour les oiseaux les capacités d'accueil dans les zones centrales et périphériques, et 0 dans la zone intermédiaire. Ces valeurs correspondent à une population d'oiseaux à l'équilibre dans la zone périphérique et une colonie isolée, à l'équilibre également, située dans la zone centrale.
Au temps initial $t = 0$, quelques chats envahissent le domaine Ω par le coté gauche (voir figure 7.3.1).

Les simulations numériques montrent que les oiseaux restent absents de la zone intermédiaire (pour des taux de diffusion suffisamment faibles). En conséquence, les chats ne peuvent coloniser la zone intermédiaire, ni même la traverser pour atteindre le centre de l'île. L'invasion de la zone centrale est donc un échec pour la population des chats : voir figure 7.3.2 pour les états asymptotiques en temps.



(a) Proies natives (b) Prédateurs introduits

FIG. 7.3.2: Echec de l'invasion des prédateurs : en temps long, aucune proie ne survit dans la zone intermédiaire, les chats ne peuvent atteindre la zone centrale.

Nous considérons maintenant le modèle spatial pour la compétition entre les lapins et les oiseaux. Rappelons son écriture.

$$\begin{cases} \partial B/\partial t - \text{div}(d_b(x)\nabla B) = r_b(x)\,(1 - B/K_b(x))\,B - \eta BR, \\ \partial R/\partial t - \text{div}(d_r(x)\nabla R) = r_r(x)\,(1 - R/K_r(x))\,R, \end{cases} \tag{7.3.1}$$

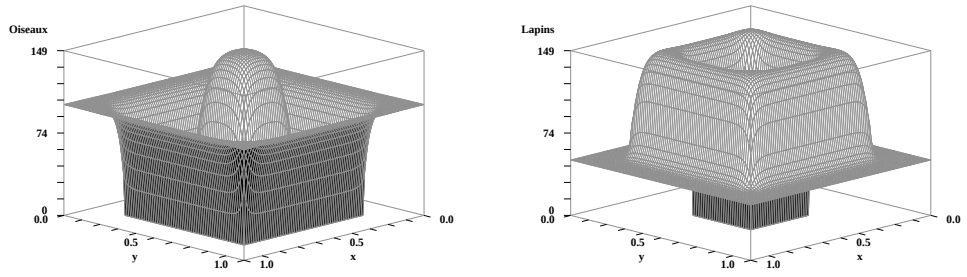
avec les conditions initiales

$$B(x,0) = B_0(x) > 0, \;\; R(x,0) = R_0(x) > 0, \; x \in \Omega,$$

et des conditions de Neumann au bord de Ω

$$d_b \nabla B \cdot \eta = d_r \nabla R \cdot \eta = 0,$$

pour $t > 0$ et $x \in \partial\Omega$, η étant le vecteur unité de la normale extérieure à Ω le long de la frontière $\partial\Omega$.
Les valeurs des paramètres sont donnés dans la table 7.1, voir 7.3.3
Concernant le modèle (7.3.1), les conditions initiales pour les oiseaux sont les capacités d'accueil pour les zones centrales et périphériques, et 0 pour le sous-domaine intermédiaire.
En $t = 0$, quelques lapins sont introduits dans le domaine Ω par le coté gauche (voir Figure 7.3.1). Les résultats numériques montrent que les oiseaux restent absents de la zone intermédiaire ; les lapins s'installent dans la périphérie de l'île avant d'envahir la zone intermédiaire. Cependant, l'invasion du centre de l'île par les lapins est un échec, cette zone étant hostile pour cette population. Voir figure 7.3.3 pour les états asymptotiques en temps.



(a) Proies natives (b) Proies introduites

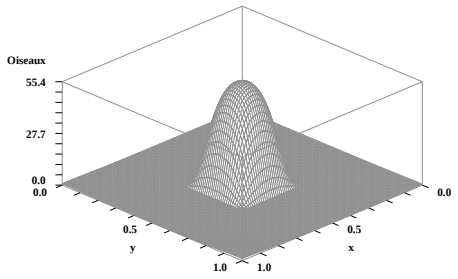
FIG. 7.3.3: Succès de l'invasion des compétiteurs : asymptotiquement en temps, les proies introduites colonisent la zone intermédiaire.

7.3.3 Modèles spatiaux : cas 3 espèces.

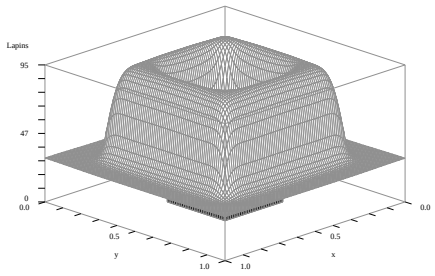
Nous nous intéressons désormais au modèle (7.2.1).
Nous allons montrer que dans ce système Chats-Lapins-Oiseaux, les lapins ont un rôle fondamental dans la dynamique du système complet, voir Paine [53]. Dans une première série de simulations numériques, nous conservons les paramètres des figures 7.3.2 et 7.3.3. Les conditions initiales sont les états stationnaires du modèle proie native-proie introduite donnés dans la figure 7.3.3 ; un petit nombre de chats envahit Ω par le coté gauche (voir Figure 7.3.1). Les résultats donnés dans la figure 7.3.4 montrent qu'asymptotiquement en temps, les chats envahissent la totalité du domaine Ω ; grâce aux ressources en lapins de la zone intermédiaire, les chats traversent cette zone pour atteindre le centre de l'île.
Si on compare ces résultats à ceux de la figure 7.3.2, la densité des chats est beaucoup plus importante, alors que nous avons l'extinction des oiseaux dans la zone périphérique. La situation des oiseaux dans la zone centrale est également préoccupante.

Dans une seconde série de simulations numériques, nous modifions les taux de croissance pour les populations de proies dans la zone périphérique : on augmente le taux de croissance des proies natives et on baisse celui des proies introduites, voir 7.1, voir 7.3.5. Les conditions initiales sont les états stationnaires obtenus pour le modèle proie native-proie introduite avec ces nouveaux taux de croissance. Qualitativement, les densités obtenues sont similaires à celles de la figure 7.3.3. Un petit nombre de chats envahit le domaine Ω en $t = 0$.
Les résultats numériques donnés dans la figure 7.3.5 montrent qu'asymptotiquement, les chats envahissent toujours la totalité du domaine spatial Ω. Si on

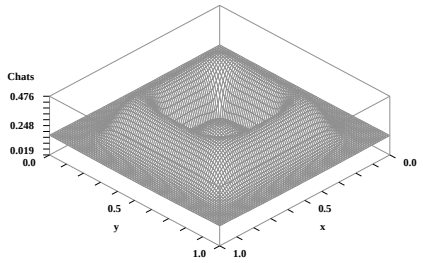
compare les figures 7.3.5-(a) et 7.3.4-(a), on remarque que les densités de la population des proies natives reste importante dans la zone périphérique et faible dans la zone centrale. Les densités pour la proie introduite restent sensiblement les mêmes entre les figures 7.3.5-(b) et 7.3.4-(b).



(a) Proies natives



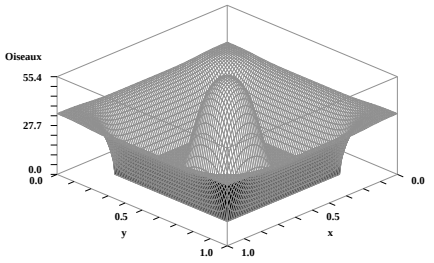
(b) Proies introduites



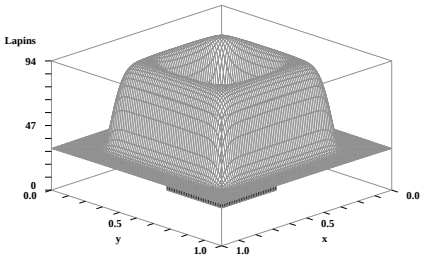
(c) Prédateurs introduits

FIG. 7.3.4: Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe l'extinction des oiseaux dans la zone périphérique, une seule population de proies survit dans les deux autres zones, la prédation des chats entraîne une forte chute de la densité des oiseaux dans la zone centrale.

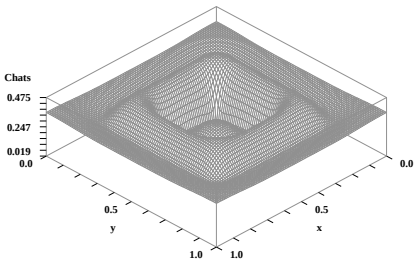
Dans une troisième série de simulations, nous diminuons les taux de croissance pour les proies natives et les prédateurs dans la zone centrale, voir 7.1, voir 7.3.6. Ici encore, les conditions initiales pour les proies sont les états stationnaires obtenus sur le système (7.3.1) ; les densités obtenues sont similaires à celles de la figure 7.3.3. Un petit nombre de chats envahit le domaine Ω en $t = 0$. Les résultats numériques mettent en évidence un état transitoire où les chats envahissent le domaine spatial dans sa totalité. Les lapins restent absents de la zone centrale. En conséquence, la prédation des chats dans la zone centrale s'effectue uniquement sur les oiseaux et asymptotiquement, les trois espèces disparaissent de la zone centrale : voir figure 7.3.6.



(a) Proies natives



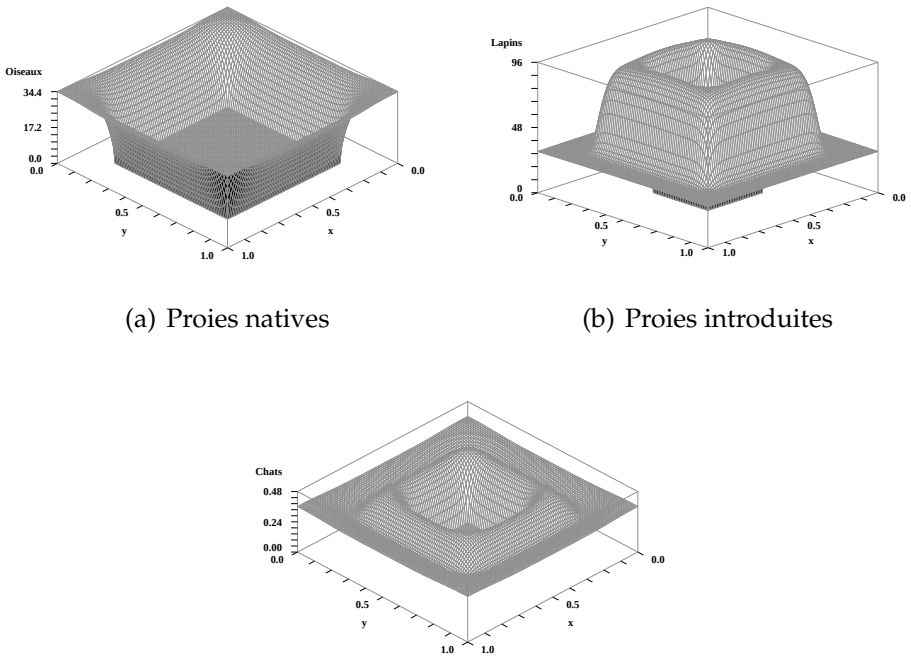
(b) Proies introduites



(c) Prédateurs introduits

FIG. 7.3.5: Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe la persistence des trois espèces dans la zone périphérique, une seule population de proies survit dans les deux autres zones. Enfin, la densité des oiseaux dans la zone centrale reste faible.

Dans une dernière série de simulations, nous baissons les taux de croissance pour les proies natives et les prédateurs dans les zones centrales et intermédiaires, voir 7.1, voir 7.3.7. Notre but est de simuler un problème de poursuite : les proies natives sont à l'équilibre dans les zones où elles sont présentes et nous introduisons les prédateurs et les compétiteurs au temps $t = 0$.
Les compétiteurs sont introduits en plus grand nombre et sur une zone plus étendue que les prédateurs, voir figure 7.3.1.
Les résultats numériques montrent une invasion des zones périphériques et intermédiaires par les lapins. Peu de temps après, les chats envahissent la totalité du domaine Ω. Par la suite, les deux populations de proies voient leurs densités chuter dans les zones centrales et intermédiaires, et celà peut entraîner l'extinction des trois espèces dans ces deux zones : voir figure 7.3.7.



(a) Proies natives

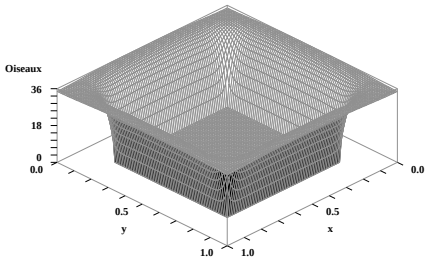
(b) Proies introduites

(c) Prédateurs introduits

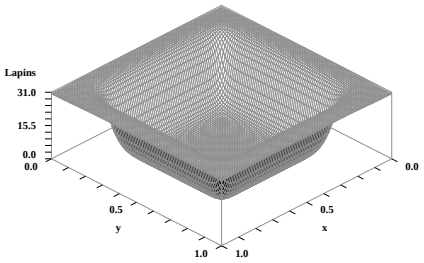
FIG. 7.3.6: Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe l'extermination des oiseaux par les chats dans la zone centrale, absence des proies natives dans la zone intermédiaire et coexistence des trois espèces dans la zone périphérique.

7.4 Impact d'une structuration en classes d'âges pour la proie native.

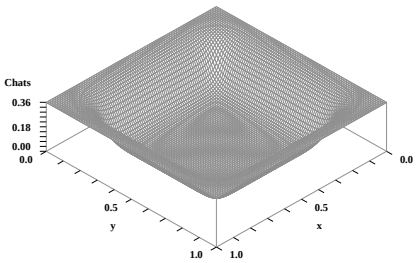
Dans cette section, nous cherchons à mettre en évidence les effets d'une structuration en juvéniles et adultes pour les proies natives. Il s'agit également de vérifier l'impact de la préférence des chats pour le stade juvénile ou le stade adulte. Nous allons focaliser notre étude sur des espèces aviaires longévives.
Parallèlement, nous allons simuler numériquement des processus d'invasion en mettant une nouvelle fois en évidence l'importance de la présence d'une population de proies introduites dans la réussite de ces processus.
Enfin, nous allons prendre des paramètres démographiques réalistes pour une population d'oiseaux marins vivant en milieu insulaire.



(a) Proies natives



(b) Proies introduites



(c) Prédateurs introduits

FIG. 7.3.7: Invasion successive des populations introduites : asymptotiquement en temps, on observe l'extinction des proies natives dans la zone centrale, extinction des deux populations de proies dans la zone intermédiaire et coexistence stable des trois espèces dans la zone périphérique.

7.4.1 Domaine spatial et paramètres démographiques.

Nous conservons le domaine spatial défini dans la section précédente, voir figure 7.3.1.
Pour nos simulations numériques, nous utilisons les paramètres démographiques decrits dans les tables 7.2 et 7.3.
Les espèces longévives sont caractérisées par un taux de fertilité b assez bas, et une longue espérance de vie, $\frac{1}{\tau} + \frac{1}{m_a}$, où $\frac{1}{\tau}$ correspond à la durée du stade juvénile et $\frac{1}{m_a}$ correspond à la durée du stade adulte.
Pour la population des proies natives, les zones favorables sont définies par des coefficients de logistique k_a et k_j faibles, les zones hostiles par des coefficients de logistique élevés.
En effet, à l'équilibre, nous avons les relations ci-dessous, voir étude du système (3.1.1).

$$k_j = \frac{bA^* - (m_j + \tau)J^*}{J^*(A^* + J^*)} \quad , \quad k_a = \frac{\tau J^* - m_a A^*}{A^*(A^* + J^*)} \tag{7.4.1}$$

Pour la population des proies introduites, une capacité d'accueil K_r élévée décrit une zone favorable, une capacité d'accueil faible étant associée à une zone hostile.

Proies natives : Juvéniles					Proies natives : Adultes			
	m_j	k_j	τ	μ_j	b	m_a	k_a	μ_a
(cen)/(pér)	0.51	$6.6 \cdot 10^{-4}$ / 10^{-3}	1	360	0.69	$3 \cdot 10^{-2}$	$6.6 \cdot 10^{-5}$ / 10^{-4}	180
(inter)	0.69	1	1	360	0.69	$5.1 \cdot 10^{-2}$	10	180

Espèces invasives				
	Proie			Prédateur
	r_r	K_r	μ_r	r_c
(cen)	1.69	1	180	0.2
(inter)	1.69	15000	180	0.2
(pér)	1.69	10000	180	0.2

TAB. 7.2: Jeux de paramètres pour une espèce aviaire longévive (proie native), et deux espèces introduites : (cen), (inter) et (pér) représentent les zones centrales, intermédiaires et périphériques.

Coefficients de diffusion				
	d_j	d_a	d_r	d_c
(pér)	10^{-3}	10^{-3}	10^{-3}	10^{-3}
(cen)/(inter)	10^{-5}	10^{-5}	10^{-5}	10^{-5}

TAB. 7.3: Coefficients de diffusion pour les 3 espèces : (cen), (inter) et (pér) représentent les zones centrales, intermédiaires et périphériques. Les valeurs faibles pour la zone intermédiaire garantissent l'isolement de la zone centrale.

Les paramètres η_a et η_j sont pris égaux à 0. Les coefficients de préférence, α pour la préférence des prédateurs pour la proie native par rapport à la proie introduite, γ pour la préférence des prédateurs pour le stade juvénile par rapport au stade adulte pour la population des proies natives, vont varier selon les simulations.
Enfin, les coefficients de diffusion sont pris hétérogènes, voir table 7.3. De plus, les coefficients de diffusion pour les stades juvéniles et adultes de la population des proies, i.e. d_a et d_j, sont pris égaux, en corrélation avec le lien existant entre les déplacements des juvéniles et ceux des leurs parents.

7.4.2 Modèles spatiaux : cas 2 espèces.

Nous allons commencer notre étude numérique avec le modèle 2 espèces JAC structuré en espace. Rappellons l'écriture du système de réaction-diffusion associé.

$$\begin{cases} \partial_t J - \text{div}(d_j(x)\nabla J) = b(x)A - (m_j(x) + k_j(x)(A+J))J \\ \qquad\qquad -\tau(x)J - \mu_j(x)C\dfrac{\gamma(x)J}{\gamma(x)J + A}, \\ \partial_t A - \text{div}(d_a(x)\nabla A) = \tau J - (m_a(x) + k_a(x)(A+J))A \\ \qquad\qquad -\mu_a(x)C\dfrac{A}{\gamma(x)J + A}, \\ \partial_t C - \text{div}(d_c(x)\nabla C) = r_c(x)\left(1 - \mu_a(x)\mu_j(x)\dfrac{C}{\mu_j(x)A + \mu_a(x)J}\right)C, \end{cases} \tag{7.4.2}$$

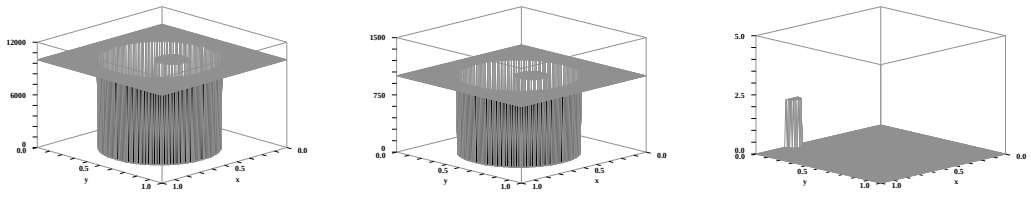
avec des conditions au bord $\partial\Omega$ de Ω de type Neumann

$$d_p(x)\nabla P(x,t)\cdot\nu(x) = 0,\ x\in\partial\Omega,\ t>0,\ \text{ pour }\ P = A, J, C, \tag{7.4.3}$$

où ν est le vecteur unité normal à $\partial\Omega$ sur Ω, et des conditions initiales positives et bornées

$$P(x,0) = P_0(x) \geq 0,\ \text{ pour }\ P = A, J, C,\ \ x\in\Omega. \tag{7.4.4}$$

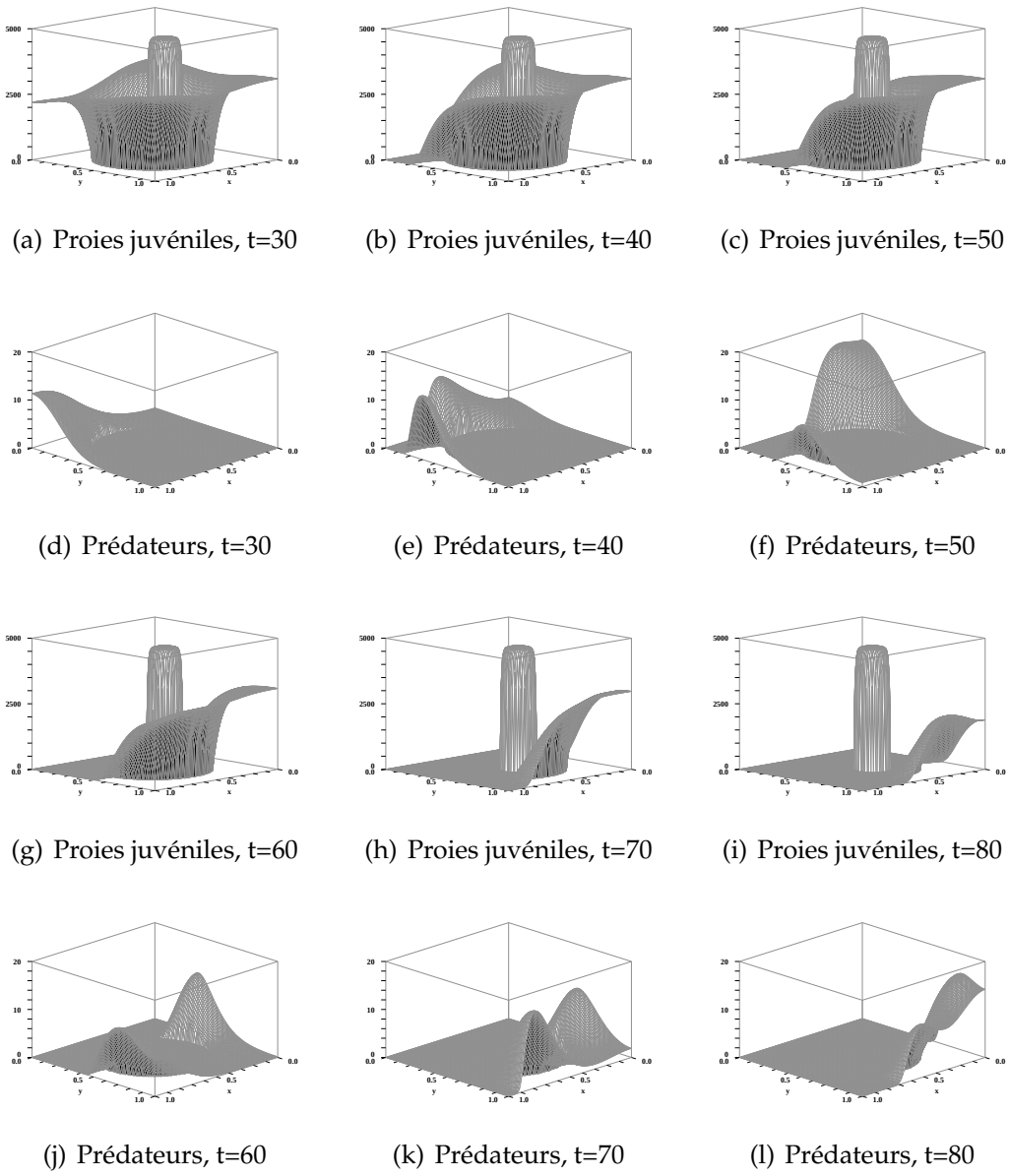
Nous allons prendre les conditions initiales décrites dans la figure 7.4.1. En $t = 0$, un petit nombre de chats envahit le domaine spatial Ω par le sous-domaine circulaire, voir figure 7.3.1.



(a) Proies adultes (b) Proies juvéniles (c) Prédateurs

FIG. 7.4.1: Conditions initiales pour le modèle (7.4.2) structuré en espace et en classes d'âges (pour la proie native).

Notre première simulation numérique traite le cas de la préférence des chats pour le stade juvénile, i.e. $\gamma > 1$, pour une population de proies natives longévives ; on observe un comportement oscillatoire pour les densités des populations de proies et de prédateurs dans la zone extérieure.



(a) Proies juvéniles, t=30 (b) Proies juvéniles, t=40 (c) Proies juvéniles, t=50

(d) Prédateurs, t=30 (e) Prédateurs, t=40 (f) Prédateurs, t=50

(g) Proies juvéniles, t=60 (h) Proies juvéniles, t=70 (i) Proies juvéniles, t=80

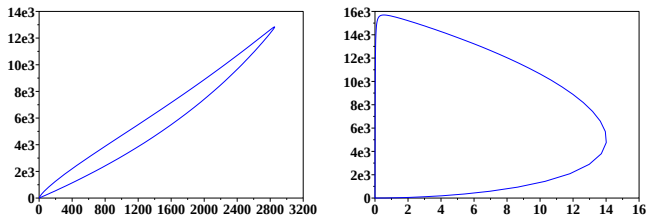
(j) Prédateurs, t=60 (k) Prédateurs, t=70 (l) Prédateurs, t=80

FIG. 7.4.2: Dynamique transitoire pour le modèle JAC structuré en espace et en classes d'âges lorsque les chats ont une forte préférence pour les juvéniles, $\gamma = 2$: dynamique oscillatoire, les oscillations se maintiennent en temps long avec une période d'environ 150 ans.

Les oiseaux sont absents de la zone intermédiaire pour des coefficients de diffusion faibles. En conséquence, les chats ne peuvent pas traverser la zone intermédiaire et survivre pour envahir la zone centrale et eventuellement co-

exister avec la population d'oiseaux présente ou bien encore causer l'extinction de celle-ci.
La figure 7.4.2 décrit le comportement dynamique transitoire ; en temps long, les oscillations se poursuivent avec une période d'environ 150 ans.

Regardons de plus près la dynamique dans la zone périphérique. Nous avons regardé les trajectoires dans les plans de phases (A, J) et (C, P), avec $P = A + J$ la population totale des proies.
La trajectoire décrite dans la figure 7.4.3(a) montre tout d'abord que les populations de juvéniles et d'adultes sont coréllées. La figure 7.4.3(b) confirme la dynamique oscillatoire observée dans la figure 7.4.2 ; en effet, dans le plan de phase (C, P), la trajectoire affiche un comportement périodique en temps.



(a) (b)

FIG. 7.4.3: Trajectoire au point de coordonnées $(x = 0.7, y = 0.03)$ dans la zone extérieure pour le modèle 7.4.2 : dans le plan de phase (A, J) (a), dans le plan de phase $(C, P = A + J)$ (b).

REMARQUE 7.4.1
Si on conserve comme conditions initiales une population de proies à forte densité et un petit nombre de prédateurs, cette dynamique périodique est fréquemment observée.

Nous avons également effectué des simulations numériques pour le cas de prédateurs chassant avec une préférence pour les adultes, i.e. $\gamma < 1$. Dans ce cas, une dynamique oscillatoire s'installe encore dans la zone périphérique et nous pouvons montrer que c'est un comportement périodique en temps.

En conclusion, l'absence d'oiseaux dans la zone intermédiaire empêche l'invasion des zones intermédiaire et centrale par les chats. Nous avons donc persistence des oiseaux dans la zone centrale. Dans la zone périphérique, une dynamique périodique apparaît quand le coefficient de préférence γ prend des valeurs moyennes.

7.4.3 Modèles spatiaux : cas 3 espèces.

Pour cette dernière série de simulations numériques, nous considérons le modèle AJRC avec structuration en espace. Les chats et les lapins sont introduits en $t = 0$ dans le domaine Ω par le coté gauche, voir figure 7.3.1.
Les conditions initiales pour la population des proies natives et des prédateurs sont les mêmes que celles décrites dans la figure 7.4.1. Les densités initiales pour la population des proies introduites sont données dans la figure 7.4.4.

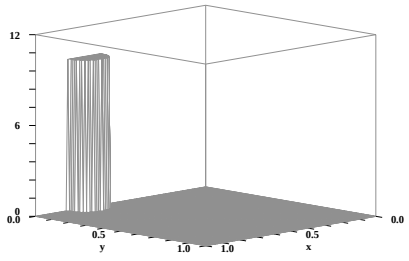
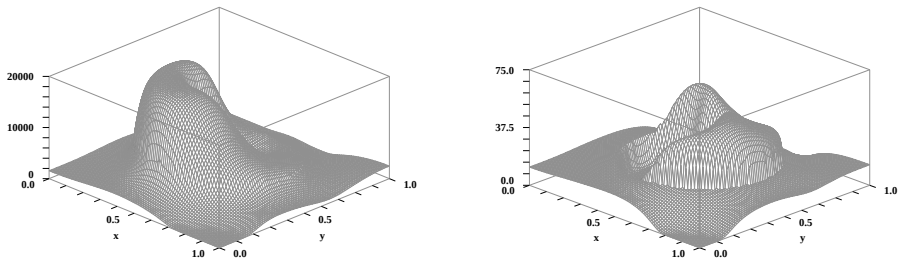


FIG. 7.4.4: Conditions initiales pour la population des proies introduites.

Nous allons tout d'abord simuler numériquement le cas d'une population de prédateurs ayant une préférence pour le stade juvénile, $\gamma = 2$. De plus, nous considérons une préférence des prédateurs pour les proies natives par rapport aux proies introduites, $\alpha = 1.5$.

Les lapins colonisent la zone intermédiaire. Par suite, les chats peuvent envahir la zone intermédiaire et atteindre la zone centrale, ce qui entraîne l'extinction de la population des oiseaux ; l'absence de proies dans la zone centrale conduit ensuite à l'extinction de la population des chats.
De plus, après l'extinction des oiseaux, un comportement oscillatoire s'installe dans la zone extérieure. Ces oscillations sont dues à la diffusion de la forte population des lapins de la zone intermédiaire. Des oscillations apparaissent ensuite dans la zone intermédiaire. La figure 7.4.5 décrit la dynamique oscillatoire qui s'installe après l'extinction des oiseaux.

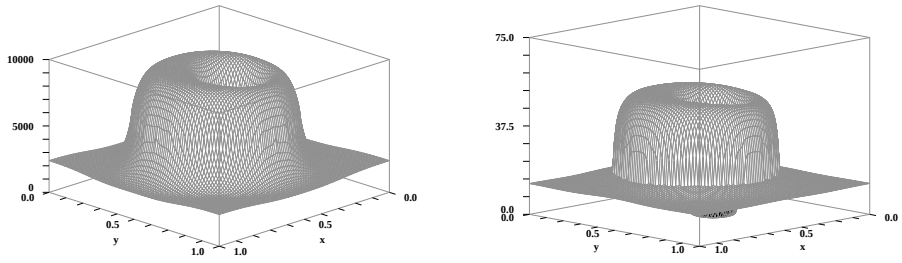
Enfin, nous considérons un taux de croissance plus élevé pour les proies introduites, i.e. $r_r = 1.89$. Les simulations numériques montrent la même dynamique d'extinction pour la proie native. Pour les proies introduites, une dynamique différente apparaît. Après l'extinction globale en espace des proies natives, on observe une coexistence stable des espèces introduites pour les zones



(a) Proies introduites (b) Prédateurs

FIG. 7.4.5: Dynamique transitoire pour le système prédateur-2 proies avec structuration en deux classes d'âges pour la proie native : extinction des trois espèces dans la zone centrale, oscillations dans les zones intermédiaires et périphériques.

intermédiaires et périphériques, voir figure 7.4.6.



(a) Proies introduites (b) Prédateurs

FIG. 7.4.6: Un autre scénario pour le système prédateur-2 proies avec structuration en deux classes d'âges pour la proie native : comportement asymptotique, extinction des proies natives sur le domaine spatial entier, les populations introduites coexistent dans les zones intermédiaire et périphérique mais ne peuvent survivre dans la zone centrale.

Tout les résultats de ce chapitre confirment l'idée qu'une bonne compréhension des liens entre les dynamiques des espèces indigènes et invasives est nécessaire comme préliminaire à tout projet de contrôle/sauvegarde, voir Allendorf et Lundquist [4], Simberloff [59].

Conclusion Générale

Dans le cadre de l'introduction d'espèces invasives au sein d'écosystèmes insulaires, la conservation de la biodiversité passe donc d'abord par la bonne compréhension des interactions entre les populations natives et les populations introduites.
Le choix de modèles pour cette étude était vaste, chacun présentant qualités et défauts. Notre choix s'est porté sur une approche permettant de modéliser l'extinction en temps fini d'une ou plusieurs populations.
Dans ce travail, nous avons considéré un système Prédateur-Compétiteur (Proie Introduite)-Proie Native formé d'une population de prédateurs introduits (Chat haret), et de deux populations de proies : les proies introduites ou compétiteurs (Lapins) et les proies natives (Oiseaux marins). Les hypothèses biologiques prises en compte sont suffisamment faibles pour permettre l'application de ces modèles à d'autres systèmes Prédateur-Proie. Le schéma d'étude et les outils mathématiques présentés dans ce travail peuvent par exemple être utilisés dans le cadre d'un système du type Super Prédateur-Mésoprédateur (Proie Introduite)-Proie Native, i.e. lorsque la proie introduite est un prédateur direct pour la proie native.

La première partie de ce travail a été consacrée à l'étude mathématique de modèles faiblement structurés, i.e. sans structuration continue en âge et/ou en espace.
Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés aux modèles BC et BRC. L'objectif principal étant de jauger les effets des populations introduites sur la dynamique des proies natives, nous avons ensuite voulu détailler ces effets dans le cadre d'une population de proies natives scindée en juvéniles et adultes. Cela nous a conduit à l'étude des systèmes AJ, AJC puis AJRC.
Nous avons mis en évidence les caractéristiques biologiques ayant un rôle prépondérant pour la dynamique en temps long du système : paramètres démographiques, prédation, préférence des prédateurs et, dans certains cas, densités initiales des populations. Les dynamiques observées vont de l'extinction en temps fini ou infini d'une ou plusieurs espèces à la coexistence stable des populations, avec la présence de dynamiques périodiques. Nous avons remarqué que la disponibilité des ressources du milieu, caractérisée par les capacités d'accueil du milieu pour les proies natives et introduites (modèles BC et BRC) ou par les coefficients logistiques (modèles JA, JAC et JARC), bien que n'ayant pas d'influence sur la dynamique en temps long, détermine toutefois les ordres de grandeur des densités de population.

Lorsque les paramètres biologiques du milieu (topographie du milieu, distribution des ressources, ...) sont homogènes, ces modèles sont efficaces. Toute-

fois, ces conditions sont rarement réunies dans un cadre insulaire comme c'est le cas pour l'archipel des Kerguelen.

Dans la seconde partie, notre objectif était donc d'introduire une dépendance continue en espace dans ces modèles faiblement structurés. Nous avons donc étudié des systèmes non linéaires d'équations aux dérivées partielles du type Réaction-Diffusion. Afin de traduire les hétérogénéités spatiales du système biologique, nous avons également considéré une dépendance en la variable spatiale pour les paramètres de nos modèles.
Dans un premier temps, l'étude mathématique menée sur le système spatial BC nous a permis d'établir des résultats similaires à ceux obtenus pour la version non structurée. Nous avons donc mis en évidence plusieurs critères à vérifier par les taux de croissance qui permettent de déterminer si les solutions sont définies globalement en temps ou non. Dans des cas plus complexes, une condition supplémentaire sur les densités initiales de population permet de conclure que le système spatial BC n'admet aucune solution définie globalement en temps. Toutefois, comme pour le modèle non structuré, il reste des zones d'ombres pour lesquelles il est difficile de conclure.

Nous nous sommes ensuite intéressés aux simulations numériques sur ces modèles structurés en espace. Forts du lien entre modèle BC non structuré et modèle BC spatial établi auparavant, nous avons proposé plusieurs régularisations numériques possibles pour les systèmes différentiels en discutant de leur validité pour la suite de notre étude.
Dans le cadre de densités initiales strictement positives, des simulations numériques sur les modèles BC et BRC ont permis de valider la méthode numérique choisie, du type splitting d'opérateurs. Nous avons également établi que pour des diffusions faibles, le modèle spatial se comporte localement en espace comme son homologue non structuré.
La structuration spatiale du milieu biologique nous a ensuite permis de considérer des colonies d'oiseaux isolées. Nous avons logiquement poursuivi notre étude en essayant de répondre à la question du succès des processus d'invasion. Pour cela, nous avons modifié la méthode numérique pour permettre de simuler l'introduction des espèces invasives sur une petite partie du domaine spatial, i.e. permettre d'autoriser les densités initiales de population nulles.
Nous avons procédé à des simulations numériques sur les modèles BC et BRC. Nous avons constaté qu'en absence de proies introduites, l'invasion d'une colonie isolée de proies natives par les prédateurs est un échec. Lorsque les compétiteurs sont présents, ils colonisent les zones vierges de ressources pour les prédateurs. Ainsi, ils permettent aux prédateurs d'atteindre les colonies isolées

avec pour incidence la coexistence stable ou l'extinction des deux espèces.
Nous avons fait des simulations similaires pour les modèles avec structuration en juvéniles et adultes des proies natives, i.e. AJC et AJRC. Les résultats confirment le rôle primordial joué par les proies introduites dans les processus d'invasion. Parallèlement, nous avons pu isoler des dynamiques oscillatoires sur tout ou partie du domaine spatial.
Les modèles avec structuration en juvéniles et adultes chez les proie natives ont une plus grande richesse dynamique que leurs homologues non structurés. Aussi, une suite logique pour ce travail serait de considérer une structuration continue en âge pour cette population.

On pourrait également tenir compte des phénomènes de saisonnalité ou plus généralement de la dépendance en temps des paramètres de nos modèles. Enfin, dans tout ces cas de figures, il serait particulièrement intéressant de tester théoriquement et numériquement diverses méthodes de contrôle sur les espèces invasives dans le but de sauver les colonies de proies natives de l'extinction.

Table des figures

1 Modèle Prédateur – Proie Native. (Figure adaptée de [20]) 14
2 Modèle Prédateur – Proie Introduite – Proie Native. (Figure adaptée de [20]) 16
3 Modèle Prédateur – Proie Introduite – Proie Native avec structuration de la population des proies natives en 2 classes d'âges : juveniles et adultes. 19

1.3.1 Diagramme de bifurcation présentant les dynamiques possibles pour le système $\mathcal{S}_{B,P}$ 42
1.4.1 Coexistence d'un centre avec une dynamique différente dans le plan (B, P) (a), et dans le plan (B, C) (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, P^*) dans (a) et (B^*, C^*) dans (b). Ici nous sommes dans le cas $r_b + r_c = 2$. 44
1.4.2 Dynamique dans le plan (B, P) pour $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.48$ (a), et $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.52$ (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, P^*). 45
1.4.3 Dynamique dans le plan (B, C) pour $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.48$ (a), et $r_b = 1.5$ et $r_c = 0.52$ (b), le carré noir représente l'état stationnaire (B^*, C^*). 45
1.4.4 Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 0,8$ et $r_c = 0,9$, (zone I) : extinction en temps fini des deux espèces. 46
1.4.5 Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 0,9$ et $r_c = 1,2$, (zone II) : extinction en temps infini des deux espèces. 47
1.4.6 Trajectoire de la solution du système (1.0.1) pour $r_b = 1,5$ et $r_c = 0,9$, (zone IV), avec $B_0 = K = 100000$ et $C_0 = 50$: coexistence stable des deux espèces. 47

2.3.1 Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 1,5$, $r_r = 2,5$ et $r_c = 0,9$ (cas (5) de la table 2.1) : coexistence stable des trois espèces. La dynamique est similaire pour les cas (6) et (7). 61

2.3.2 Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 1,5$, $r_r = 0,1$ et $r_c = 0,9$ (cas (1) de la table 2.1) : existence globale des solutions avec extinction en temps infini pour les proies introduites et coexistence stable pour les prédateurs et proies natives. 62
2.3.3 Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 0,1$, $r_r = 2,5$ et $r_c = 0,9$ (cas (3) de la table 2.1) : existence globale des solutions avec extinction en temps infini pour les proies natives et coexistence stable pour les espèces introduites. 62
2.3.4 Trajectoire de la solution du système (2.0.1) pour $r_b = 0,8$, $r_r = 0,1$ et $r_c = 0,9$ (cas (2) de la table 2.1) : extinction en temps fini des trois espèces. La dynamique est similaire pour le cas (4). . . . 63

5.2.1 Zone grise : existence globale. Zone hachurée : l'état persistant est LAS 107
5.3.1 Pour $r_b < 1$ et $r_c \geq 1$, l'état stationnaire semi-trivial $(B = K, C = 0)$ est G.A.S. Pour $r_b > 1$ et $r_c \geq 1$, alors l'état persistant est G.A.S. Enfin pour $r_b > 1$ et $r_c < 1$, la zerocline de $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*))$ sépare la zone en 2 : l'état persistant est L.A.S. pour $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*)) < 0$ (zone hachurée), tous les états stationnaires sont instables pour $Tr(\mathcal{J}(B^*, C^*)) > 0$ (zone blanche). 112

6.4.1 Partition de l'île en 2 zones où les taux de croissance sont constants par morceaux. 123
6.4.2 Répartitions des populations de prédateurs, (a), et de proies, (b), sous les conditions de la table 6.1. 124
6.4.3 Répartitions des populations de prédateurs, (a), et de proies, (b), sous les conditions de la table 6.2. 125
6.4.4 Effets de la diffusion sur la dynamique du système (6.4.1). 126
6.4.5 Répartitions des populations des prédateurs (Chats), des compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.4. 128
6.4.6 Partition de l'île en 3 zones où les taux de croissance sont constants par zones. 129
6.4.7 Répartitions des populations de prédateurs (Chats), de compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.5. 130
6.4.8 Répartitions des populations de prédateurs (Chats), de compétiteurs (Lapins) et des proies natives (Oiseaux) pour les taux de croissance donnés en table 6.6. 131

7.3.1 Domaine spatial : les espèces invasives sont introduites dans les domaines semi-circulaires (le plus réduit concerne les prédateurs). 140
7.3.2 Echec de l'invasion des prédateurs : en temps long, aucune proie ne survit dans la zone intermédiaire, les chats ne peuvent atteindre la zone centrale. 142
7.3.3 Succès de l'invasion des compétiteurs : asymptotiquement en temps, les proies introduites colonisent la zone intermédiaire. 143
7.3.4 Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe l'extinction des oiseaux dans la zone périphérique, une seule population de proies survit dans les deux autres zones, la prédation des chats entraîne une forte chute de la densité des oiseaux dans la zone centrale. 144
7.3.5 Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe la persistence des trois espèces dans la zone périphérique, une seule population de proies survit dans les deux autres zones. Enfin, la densité des oiseaux dans la zone centrale reste faible. 145
7.3.6 Invasion des espèces introduites : asymptotiquement, on observe l'extermination des oiseaux par les chats dans la zone centrale, absence des proies natives dans la zone intermédiaire et coexistence des trois espèces dans la zone périphérique. 146
7.3.7 Invasion successive des populations introduites : asymptotiquement en temps, on observe l'extinction des proies natives dans la zone centrale, extinction des deux populations de proies dans la zone intermédiaire et coexistence stable des trois espèces dans la zone périphérique. 147
7.4.1 Conditions initiales pour le modèle (7.4.2) structuré en espace et en classes d'âges (pour la proie native). 149
7.4.2 Dynamique transitoire pour le modèle JAC structuré en espace et en classes d'âges lorsque les chats ont une forte préférence pour les juvéniles, $\gamma = 2$: dynamique oscillatoire, les oscillations se maintiennent en temps long avec une période d'environ 150 ans. 150
7.4.3 Trajectoire au point de coordonnées $(x = 0.7, y = 0.03)$ dans la zone extérieure pour le modèle 7.4.2 : dans le plan de phase (A, J) (a), dans le plan de phase $(C, P = A + J)$ (b). 151
7.4.4 Conditions initiales pour la population des proies introduites. . . 152
7.4.5 Dynamique transitoire pour le système prédateur-2 proies avec structuration en deux classes d'âges pour la proie native : extinction des trois espèces dans la zone centrale, oscillations dans les zones intermédiaires et périphériques. 153

7.4.6 Un autre scénario pour le système prédateur-2 proies avec structuration en deux classes d'âges pour la proie native : comportement asymptotique, extinction des proies natives sur le domaine spatial entier, les populations introduites coexistent dans les zones intermédiaire et périphérique mais ne peuvent survivre dans la zone centrale. 153

Liste des tableaux

2.1 Taux de croissances pour le système (2.0.1). 60
2.2 Autres paramètres démographiques du système (2.0.1) et densités initiales de populations. 60

6.1 Taux de croissance pour la simulation de la figure 6.4.2. 123
6.2 Taux de croissance pour la simulation de la figure 6.4.3. 124
6.3 Coefficients de diffusion pour la série de simulations présentée dans la figure 6.4.4. 124
6.4 Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.5. . . . 127
6.5 Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.7. . . . 129
6.6 Taux de croissance pour la simulation décrite en figure 6.4.8. . . . 130

7.1 Paramètres démographiques pour les simulations présentées dans les figures 7.3.2 à 7.3.7. 140
7.2 Jeux de paramètres pour une espèce aviaire longévive (proie native), et deux espèces introduites : (cen), (inter) et (pér) représentent les zones centrales, intermédiaires et périphériques. . . . 148
7.3 Coefficients de diffusion pour les 3 espèces : (cen), (inter) et (pér) représentent les zones centrales, intermédiaires et périphériques. Les valeurs faibles pour la zone intermédiaire garantissent l'isolement de la zone centrale. 148

Bibliographie

[1] B.E. Ainseba, F. Heiser et M. Langlais. 2002. A mathematical analysis of a predator-prey system in a highly heterogeneous environment. *Differential and Integral Equations*, **15**, 385-404.

[2] B.E.Ainseba, W.Fitzgibbon, M. Langlais et J. Morgan. 2002. An application of homogenization techniques to population dynamics models. *Communications in Pure and Applied Analysis*, **1**, 19-33.

[3] H.R.R. Akçakaya, R. Arditi et L.R. Ginzburg. 1995. Ratio-dependent predation : an abstraction that works. *Ecology*, **76**, 995-1004.

[4] F.W. Allendorf et L.L. Lundquist. 2003. Introduction : population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv Biol*, **17**, 24-30.

[5] S. Aniţa. 2000. *Analysis and Control of Age-Dependent Population Dynamics*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

[6] R. Arditi et A.A. Berryman. 1991. The biological control paradox. *Trends in Ecology and Evolution*. **6**, 32.

[7] I.A.E. Atkinson. 1985. The spread of commensal species of *Rattus rattus* to oceanic islands and their effects on islands avifaunas. Conservation of Island Birds, Moors, P.J., Ed. ICPB Technical Publication **3**, 35-81

[8] A.A. Berryman, A.P. Gutierrez et R. Arditi. 1995. Credible parsimonious and useful predator-preys models : a response to Abrahms, Gleeson and Sarnelle. *Ecology*, **76**, 1980-1985.

[9] J.P. Bloomer et M.N. Bester. 1990. Diet of a declining feral cat Felis catus population on Marion Island. *South African Journal of Wildlife Research*, **20**, 1-4.

[10] F. Brauer et C. Castillo ch*á*vez. 2001. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Texts in Applied Mathematics 40. Springer.

[11] J. Bried and P. Jouventin. 2002. Site and mate choice in seabirds : an evolutionary approach. In *Biology of Marine Birds* (E.A. Schreiber and J. Burger, Eds). CRC Press, Boca Raton, FL. 263-305.

[12] N.P. Brothers et G.R. Copson. 1988. Macquarie Island flora and fauna management – interpreting progress and predictions for the future. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, **122**, 129-135.

[13] S. Busenberg et K. C. Cooke. 1993. *Vertically transmitted Diseases*, Biomathematics Series **23**, Springer Verlag, Berlin.

[14] R.S. Cantrell et C. Cosner. 1993. Should a park be an island ? *SIAM J. Appl. Math.*, **53**, 219-252.

[15] R.S. Cantrell et C. Cosner. 2003. Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. *Wiley series in Mathematical and Computational Biology*. Wiley.

[16] P.G. Ciarlet et J.L. Lions. 1990. Handbook of numerical analysis. Volume I : Finite Difference Methods, Solution of Equations in $\mathbb{R}^n$. North-Holland.

[17] J. Cooper, A.V.N. Marais, J.P. Bloomer and M.N. Berster. 1995. A success story : breeding of burrowing petrels (Procellaridae) before and after the eradication of feral cats *Felis catus* at subantartic Marion Island. *Marine Ornithology*, **23**, 33-37.

[18] J. Cooper and A. Fourie. 1991. Improved breeding success of Great winged Petrels Pterodroma macroptera following control of feral cats Felis catus at subantarctic Island. *Bird Conservation International*, **1**, 171-175.

[19] F. Courchamp and G. Sugihara. 1999. Modeling the biological control of an alien predator to protect island species from extinction. *Ecological Applications*, **9**, 112-123.

[20] F. Courchamp, M. Langlais and G. Sugihara. 1999. Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biological Conservation*, **89**, 219-225.

[21] F. Courchamp, M. Langlais and G. Sugihara. 1999. Cats protecting birds : modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 282-292.

[22] F. Courchamp, M. Langlais et G. Sugihara. 2000. Rabbits killing birds : modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 154-164.

[23] F. Courchamp, T. Clutton-Brock et B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (10), 405-410.

[24] H. Dang-Vu et C. Delcarte. 2000. *Bifurcations et chaos*. Ellipses.

[25] R. Dautray et J.L. Lions. 1988. *Analyse mathématique et calcul numérique pour les sciences et les techniques. Tome 9. Evolution : numérique, transport*. Editions Masson.

[26] P. Derenne. 1976. Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia*, **40**, 531-595.

[27] T. Ebenhard. 1988. Introduced birds and mammals and their ecological effects. *Swedish Wildlife Resarch*, **13**, 1-107.

[28] L. Edelstein-Keshet. 1988. *Mathematical Models in Biology*. Birkhäuser Mathematical Series.

[29] W.F. Fagan, R.S. Cantrell et C. Cosner. 1999. How Habitat Edges Change Species Interactions. *The American Naturalist*, **153**, 165-182.

[30] M. Fan et Y. Kuang. 2004. Dynamics of a nonautonomous predator-prey system with the Beddington-DeAngelis functional response. *J. Math. Anal. Appl.*, **295**, 15-39.

[31] M. Farkas. 1994. *Periodic Motions*. Applied Mathematical Sciences 104, Springer-Verlag.

[32] W.E. Fitzgibbon, M. Langlais et J.J. Morgan. 2001. A mathematical model of the spread of Feline Leukemia Virus (FeLV) through a highly heterogeneous spatial domain. *SIAM J. Math. Analysis*, **33**, 570-588.

[33] D.J. Forsell. 1982. Recolonization of Baker Island by seabirds. Bull. *Pacific Seabird Group*, **9**, 75-76.

[34] D. Fouchet, S. Marchandeau, M. Langlais et D. Pontier. 2003. Waning immunity, rabbit density and the impact of myxomatosis in natural populations. Manuscript.

[35] S. Gaucel and M. Langlais. 2003. Some mathematical problems arising in heterogeneous insular ecological models. *Rev. R. Acad. Cien. Serie A. Math.*, **96**, 389-400.

[36] S. Gaucel, M. Langlais and D. Pontier. 2005. Invading introduced species in insular heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, **188**, 62-75.

[37] S. Gaucel and D. Pontier. 2005. How predator food preference can change the destiny of native prey in predator-prey systems. *Biological Invasions*, **7** : 795-806.

[38] J. Hale et H. Koçak. 1992. *Dynamics and Bifurcations*. Springer-Verlag.

[39] P. Hartman. 1982. *Ordinary Differential Equations*, Second Edition. Birkhäuser.

[40] F. M. Hilker, M. Langlais, S. Petrovskii et H. Malchow. 2005. A diffusive SI model with Allee effect and application to FIV. Submitted to Math. Biosci.

[41] M. Iannelli. 1994. *Mathematical Theory of Age-Structured Population Dynamics*. Applied Mathematics Monographs No 7, C.N.R. Pisa.

[42] B.S. Keitt, C. Wilcox, B.R. Tershy, D.A. Croll and C.J. Donlan. 2002. The effect of feral Cats on the population viability of Black-vented Shearwaters (Puffinus opisthomelas) on Natividad Island. *Mexico. Anim. Conserv.*, **5**, 217-223.

[43] K. Kinezaki, K. Kawasaki, F. Takasu et N. Shigesada. 2003. Modeling biological invasions into periodically fragmented environments. *Theor. Popul. Biol.* **64**, 291-302.

[44] W.B. King. 1985. Island birds : will the future repeat the past ? in P.J. Moors, editor. *Conservation of island birds. ICBP Technical Publication*, **3**, 3-15.

[45] T. Kostova, J. Li et M. Friedman. 1999. Two models for competition between age classes. *Math. Biosciences* 157, 65-89.

[46] D. Lack. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

[47] P. Lascaux et R. Théodor. *Analyse numérique matricielle appliquée à l'art de l'ingénieur*. Masson.

[48] T.R. Malthus. 1992. *Essai sur le principe de population*, volume 2 (5e). Edition de Jean-Paul Maréchal. Paris, Garnier-Flammarion, Traduit de l'anglais par P. et G. Prévost en 1823 sur l'édition de 1817.

[49] P.J. Moors and I.A.E. Atkinson. 1984. Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. in J.P. Cohall, P.G.H. Evans and R.W. Schreiber, editors. *Status and conservation of the world's seabirds, IBCP Technical Publication* **2**, 667-690.

[50] P.J. Moors, I.A.E. Atkinson and G.H. Sherley. 1992. Reducing the rat threat to island birds. *Bird Conserv. Int.* **2** 93.114.

[51] J.J. Morgan. 1990. Boundedness and decay results for reaction diffusion systems. *SIAM J. Math. Analysis*, **21**, 1172-1184.

[52] J.D. Murray. 1989. *Mathematical Biology*, volume 19. Springer Verlag, *Biomathematics*.

[53] R.T. Paine. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, **100**, 65-75.

[54] M. Pascal. 1983. L'introduction des espèces mammaliennes dans l'archipel des Kerguelen (océan indien sud). Impact de ces espèces exogènes sur le milieu insulaire. *Comptes-Rendus de la Société Biogéographique*, **59**, 257-267.

[55] D. Pontier, L. Say, F. Debias, J. Bried, J. Thioulouse, T. Micol and E. Natoli. 2002. The diet of feral cats (Felis catus L.) at five sites on the Grande Terre, Kerguelen archipelago. *Polar Biol.*, **25**, 833-837.

[56] F. Rothe. 1984. *Global Solutions of Reaction-Diffusion Systems*. Springer Verlag.

[57] K. Shea and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasion. *Trends Ecology and Evolution*, **17**, 170-176.

[58] N. Shigesada et K. Kawasaki. 1997. Biological invasions ; Theory and Practice. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

[59] D. Simberloff. 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species ? *Conservation Biology*, **17**, 83-92.

[60] J. Smoller. 1983. *Shock wawes and reaction diffusion equations*. Springer Verlag New York.

[61] M.E. Soulé, D.T. Bolger, A.C. ALberts, J. Wright, M. Sorice and S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinction of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, **2**, 75-92.

[62] A.J. Stattersfield and D.R. Capper. 2000. Threatened birds of the world. BirdLife International and Lynx Edicions, Barcelona.

[63] R.J. van Aarde. 1980. The diet and feeding behaviour of feral cats, Felis catus at Marion Island. *S Afr J Wildl Res*, **10**, 123-128.

[64] R.J. Van Aarde. 1983. Demographic parameters of the feral cat *Felis catus* population at Marion Island. *South African Journal of Wildlife Research*, **10**, 123-128.

[65] C.R. Veitch. 1985. Methods of eradicating feral cats from offshore islands in New Zealand. Conservation of Island Birds. Moors, P.J., Ed. ICBP Technical Publication **3**, 125-141.

[66] G.F. Webb. 1985. *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics*, Marcel Dekker, New York.

[67] H. Weimerskirch, R. Zotier and P. Jouventin. 1989. The avifauna of the Kerguelen islands. Emu. **89**, 15-29

[68] H. Weimerskirch, J. Clobert and P. Jouventin. 1987. Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *J. Anim. Ecol.* **56**, 1043-1055.

[69] B.R. Wood, R. Tershy, M.A. Hermosillo, C.J. Donlan, J.A. Sanchez, B.S. Keitt, D.A. Croll, G.R. Howald and N. Biavaschi. 2002. Removing cats from islands in north-west Mexico. In *Turning the tide : the eradication of invasive species* (eds C.R. Veitch and M.N. Clout), pp. 374-380. Invasive Species Specialist Group of the World Conservation Union (IUCN), Aukland, New Zealand.

ANALYSE MATHÉMATIQUE ET SIMULATIONS D'UN MODÈLE PRÉDATEUR-PROIE EN MILIEU INSULAIRE HÉTÉROGÈNE

Résumé

L'objet de cette thèse est la construction, l'étude mathématique et numérique de modèles déterministes pour des systèmes Proie-Prédateur en milieu insulaire hétérogène. Il s'agit d'évaluer les effets de l'introduction d'espèces invasives, prédateurs et compétiteurs, sur une population de proies natives.
La première partie présente l'étude de modèles faiblement structurés, basés sur des systèmes d'E.D.O. singuliers, le dénominateur d'un des termes de réaction pouvant s'annuler. L'analyse mathématique permet d'isoler des conditions d'extinction en temps fini ou de persistance. Dans ce second cas, le comportement en temps long dépend d'hypothèses supplémentaires. Une étude similaire est menée dans le cadre d'une population de proies natives structurée en 2 classes d'âge : juvéniles et adultes.
Dans la seconde partie, on étend les modèles précédents au cadre avec structuration en espace, pour prendre en compte les hétérogénéités spatiales du milieu. On obtient des systèmes d'E.D.P. du type Réaction-Diffusion singuliers. Une analyse approfondie donne des critères d'existence globale en temps et d'existence sur un intervalle de temps fini des solutions. Parallèlement, nous mettons en place une méthode numérique du type splitting d'opérateurs dans un but double : valider les modèles spatiaux et étudier des processus d'invasion. Les simulations numériques permettent d'établir le rle fondamental des proies introduites dans le succès de l'invasion par les prédateurs de colonies isolées de proies natives. Enfin, la structuration discrète en âge pour les proies natives permet d'exhiber des dynamiques oscillatoires.

Mots-clefs : dynamique des populations, analyse mathématique, simulations numériques, extinction en temps fini, réaction-diffusion, hétérogénéités spatiales, processus d'invasion, systèmes Proie-Prédateur.

MATHEMATICAL ANALYSIS AND NUMERICAL SIMULATIONS FOR A PREDATOR-PREY MODEL IN HETEROGENEOUS INSULAR ENVIRONMENTS

Abstract

The aim of this thesis is to develop and analyse deterministic predator-prey models for species living in heterogeneous insular environments. We are interested in the evolution of a native prey population, after the introduction of alien species, predators and competitors.
In a first part we look at the spatially unstructured models; this yields singular systems of ODEs, some denominator of the RHS can be zero. The mathematical analysis gives some conditions for persistence or finite time extinction of populations. The asymptotical behaviour depends on additional hypotheses. In a similar way, we study the case of a native prey species split into 2 age stages: juveniles and adults.
The second part deals with spatial models. We derive models taking into account the spatial heterogeneities of the environment and their effects on demographic parameters. We use reaction-diffusion systems with a singular logistic right hand side. Detailed analysis of these models gives criteria for global existence versus finite time existence of the solutions. At the same time, we develop a well adapted numerical method, using splitting methods, to validate the spatial models and allow the study of invasion processes. Numerical results point out the essential role played by the introduced prey population in successful invasion of isolated native preys colonies by the predator species. Finally, the discrete age structure for the native species allows us to exhibit oscillatory behaviours.

Keywords: population dynamics, mathematical analysis, numerical simulations, finite time extinction, reaction-diffusion, spatial heterogeneities, invasion process, Predator-Prey systems.