



FACULTÉ DES SCIENCES  
DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

MEMOIRE DE MASTER  
EN MATHÉMATIQUES

Option : Perturbations, Moyennisation et Applications  
aux Biomathématiques (PeMAB)

Sujet :

**La ratio-dépendance dans les modèles de prédateurs : le  
modèle d'Arditi-Ginzburg**

Candidate : **SLIMANI Meriem**

Date : 28 juin 2017

**Membres du Jury :**

<b>Président :</b>	M. LAKRIB Mustapha,	Professeur, Université de Sidi bel Abbas
<b>Examineurs :</b>	M. MAHDJOUR Tewfik, Mme. HAKEM Amel,	MCA, Université de Tlemcen MAA, Université de Tlemcen
<b>Encadreur :</b>	M. YADI Karim,	Professeur, Université de Tlemcen

Année Universitaire 2016/2017

# DÉDICACES

A mes parents ;

A mes sœurs Fatima et Zineb ;

A mes frères Omar et Abdelrahmane.

# REMERCIEMENTS

**J**E voudrais tout d'abord exprimer mes plus profonds remerciements à **ALLAH** le tout-puissant de m'avoir donné le courage, la volonté et la patience de mener à terme ce présent travail.

Je tiens à remercier tout d'abord mon encadreur M. YADI Karim pour m'avoir proposé le thème de ce mémoire et m'avoir dirigée tout le long de mon travail, ses critiques et ces conseils m'ont été précieux.

Je remercie M. LAKRIB Mustapha pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider le jury de ce mémoire.

Je remercie également M. MAHDJOUR Tewfik et Mme HAKEM Amel membres de jury pour l'honneur qu'ils m'ont accordé en acceptant de juger mon travail.

Je remercie particulièrement et sincèrement M. Mebkhout Miloud le chef de département de mathématiques de l'université de Tlemcen pour m'avoir aidée et conseillée tout le long de mes études.

Et enfin j'adresse mes sincères remerciements à mes frères et sœurs, mes amis et à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de ce travail.

Je conclurai en remerciant de tout cœur mes parents.

Tlemcen, le 21 juin 2017.

# TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACES	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES FIGURES	iv
Liste des tableaux	v
INTRODUCTION	1
1 MODÈLE PROIE-DÉPENDANT	4
1.1 POSITIVITÉ ET BORNITUDE . . . . .	4
1.2 POINTS D'ÉQUILIBRE DU MODÈLE . . . . .	5
1.3 STABILITÉ LOCALE . . . . .	6
1.4 CYCLE LIMITE . . . . .	7
2 LE MODÈLE RATIO-DÉPENDANT D'ARDITI-GINZBURG	9
2.1 PRÉSENTATION DU MODÈLE . . . . .	9
2.2 ÉTUDE DU MODÈLE . . . . .	10
2.2.1 Bornitude et positivité . . . . .	10
2.2.2 Points d'équilibre du modèle . . . . .	10
2.2.3 Stabilité locale en dehors de l'origine . . . . .	12
2.3 A PROPOS DE L'ORIGINE . . . . .	13
2.4 L'ORIGINE COMME ATTRACTEUR . . . . .	18
2.5 QUELQUES REMARQUES . . . . .	21
2.6 DISCUSSION . . . . .	21
3 ÉTUDE PARAMÉTRIQUE DU MODÈLE RATIO DÉPENDANT	26
3.1 POINTS D'ÉQUILIBRE DU MODÈLE . . . . .	27
3.2 STABILITÉ DES POINTS D'ÉQUILIBRE $\mathcal{A}$ ET $\mathcal{B}$ . . . . .	27
3.3 LE POINT D'ÉQUILIBRE COMPLIQUÉ . . . . .	27
3.4 INTERPRÉTATION DE QUELQUES PORTRAITS DE PHASE . . . . .	34
CONCLUSION	35
BIBLIOGRAPHIE	37

# TABLE DES FIGURES

1	Réponse à l'enrichissement du milieu en densité de proie de A à B. (a) Cas du modèle proie-dépendant; (b) Cas du modèle ratio-dépendant.	3
1.1	Exemples d'isoclines du système (1.1). (a) L'équilibre intérieur existe; (b) L'équilibre intérieur n'existe pas. . . . .	6
1.2	(a) L'équilibre intérieur est globalement asymptotiquement stable. Valeurs des paramètres : $a = 25, m = 0.99, \rho = 0.1, e = 0.5, h = 0.4, k = 0.5$ ; (b) L'équilibre intérieur est instable et l'existence d'un cycle limite. Valeurs des paramètres : $a = 125, m = 0.99, \rho = 0.1, e = 0.5, h = 0.4, k = 0.5$ . . . . .	8
2.1	Isoclines du modèle ratio-dépendant. (a) si $\alpha < \rho$ , l'isocline de la proie a une asymptote verticale en $N_L$ ; (b) si $\alpha > \rho$ , l'équilibre intérieur existe; (c) si $\alpha > \rho$ , l'équilibre intérieur n'existe pas. . . . .	12
2.2	L'origine est un point-selle. . . . .	18
2.3	L'origine se comporte comme un point-selle. . . . .	18
2.4	Équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable et l'origine est un point-selle $\left[ s < q + r, s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres : $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.0$ . . . . .	22
2.5	Équilibre intérieur l.a.s et l'origine attractive $\left[ s > q + r, s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres : $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.66$ . . . . .	23
2.6	Équilibre intérieur instable et l'origine attractive $\left[ s > q + r, s > \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres : $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.78$ . . . . .	23
2.7	Équilibre intérieur instable et l'origine est globalement attractive $\left[ s > q + r, s > \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres : $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.85$ . . . . .	24
2.8	Équilibre intérieur n'existe pas et l'origine est globalement attractive $[s > q + r]$ . Valeur des paramètres : $r = 0.5, q = 0.79, s = 3$ . . . . .	24
2.9	Équilibre non trivial est toujours asymptotiquement stable et l'origine se comporte comme un point-selle $[s < r]$ . Valeurs des paramètres : $r = 0.5, q = 0.3, s = 0.4$ . . . . .	25

3.1	Structures du voisinage au voisinage de l'origine. (a) Secteur point-selle; (b) Secteur point-selle et secteur nœud attractif; (c) Secteur point-selle et secteur nœud répulsif; (d) Secteur 'elliptique'. . . . .	29
3.2	[5] Les structures du comportement des trajectoires près de l'origine. $w$ correspond à notre $M$ , $x$ à $N$ , $y$ à $P$ et $u$ à $L$ . . . . .	31
3.3	[5] Diagramme de bifurcation. . . . .	34
3.4	Les huit portraits de phase correspondant aux huit domaines. . . . .	35

## LISTE DES TABLEAUX

2.1	Conditions d'existence et de stabilité des points d'équilibre du système (2.3) en dehors l'origine. . . . .	14
2.2	Conditions d'existence et de stabilité des points d'équilibre correspondant au système (2.6). . . . .	15
3.1	Exemples des valeurs des paramètres correspondant aux huit domaines. . . . .	33
3.2	Bifurcations des domaines (1),(2),(3),(7) et (8). . . . .	35

# INTRODUCTION GÉNÉRALE

LA théorie de la prédation est l'interaction écologique essentielle en dynamique des populations puisque aucun organisme ne peut vivre, se développer et se reproduire sans avoir consommé de ressources. Ce qui suit dans cette introduction est puisé de l'excellent livre d'Arditi et Ginzburg, *How species interact : altering the standard view on trophic ecology*. Oxford University Press, 2012. Le modèle de Lotka-Volterra suivant est considéré comme le premier modèle mathématique décrivant l'interaction proie-prédateur :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \rho N - aNP \\ \frac{dP}{dt} = eaNP - mP \end{cases} \quad (1)$$

où  $N$  est la densité de la proie,  $P$  la densité du prédateur,  $\rho$  le taux de croissance de la proie,  $m$  le taux de mortalité du prédateur,  $e$  le taux de conversion de la biomasse de la proie en biomasse du prédateur. L'hypothèse centrale du modèle est le terme d'interaction  $aNP$ , qui apparaît dans les deux équations, d'abord pour quantifier les proies tuées par les prédateurs, et deuxièmement pour quantifier la création de prédateurs. Les solutions du système (1) sont des fonctions périodiques qui dépendent des conditions initiales (voir [3] pour plus de détails). Ce modèle a été critiqué parce qu'il est structurellement instable. Il a connu de ce fait une série d'améliorations, l'amélioration principale étant la généralisation de la réponse fonctionnelle aux formes non linéaires de Holling II, ainsi que l'utilisation de la forme dite logistique de croissance de la proie. Le modèle général de la prédation s'écrit en fait :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = f(N) - g(N)P \\ \frac{dP}{dt} = eg(N)P - mP \end{cases} \quad (2)$$

Il a été appelé *proie-dépendant* par Arditi et Ginzburg [1] parce que la réponse fonctionnelle  $g$  est une fonction qui dépend de la densité de la proie seulement.

Par exemple, le terme  $aN$  peut être remplacé par la réponse fonctionnelle de type Holling II :

$$g(N) = \frac{aN}{1 + ahN}$$

où  $h$  est le temps de manipulation qui est le temps passé par le prédateur à manipuler chaque proie rencontrée et pendant lequel il arrête la recherche. Le paramètre  $a$  appelé taux d'attaque peut être interprété comme la proportion de proies tuées par prédateur par unité de temps. La croissance exponentielle des proies en l'absence de prédateurs  $\rho N$  sera remplacée par la croissance logistique

$$f(N) = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N$$

Donc le système devient

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{aN}{1 + ahN} P \\ \frac{dP}{dt} = e \frac{aN}{1 + ahN} P - mP \end{cases} \quad (3)$$

L'hypothèse que la réponse fonctionnelle  $g$  dépend seulement de  $N$  était plus utilisée dans les modèles proie-prédateur ([11], [16], [15], [14]) et toute dépendance du prédateur était négligée. Par contre le fait de la compétition entre les prédateurs sur la proie est la source de la dépendance du prédateur dans la réponse fonctionnelle  $g$  ([4], [7], [13]), ainsi l'expérimentation montre que la dépendance du prédateur ne peut pas être négligée.

Le taux annuel de consommation devrait être une fonction du ratio [1]

$$g := g\left(\frac{N}{P}\right)$$

Une première critique du modèle proie-dépendant vient du fait que ce dernier admet un équilibre non trivial dont la première composante  $n^* = \frac{m}{a(e - mh)}$  dépend de paramètres présents seulement dans la deuxième équation de (3). En notant que cette composante représente la densité à l'équilibre de la proie, il est surprenant a priori que les paramètres biologiques propres à la proie, c'est-à-dire  $k$  et  $\rho$ , n'y interviennent pas! C'est une propriété irréaliste. Pour remédier à cette 'anomalie', Arditi et Ginzburg [1] ont proposé un modèle dont la réponse fonctionnelle dépend plutôt du ratio  $\frac{N}{P}$ .

$$g := g\left(\frac{N}{P}\right) = \frac{\alpha \frac{N}{P}}{1 + \alpha h \frac{N}{P}} = \frac{\alpha N}{P + \alpha h N}$$

où  $\alpha$  est le taux de prédation (taux d'attaque). Notons que les microbiologistes avaient déjà utilisé, dans la modélisation de la croissance bactérienne, ce genre de fonction (Fonction de Contois [6]).

Le modèle ratio dépendant s'est avéré plus réaliste et conforme aux résultats d'expérimentations et observations dans des laboratoires. Par ailleurs, la figure 1



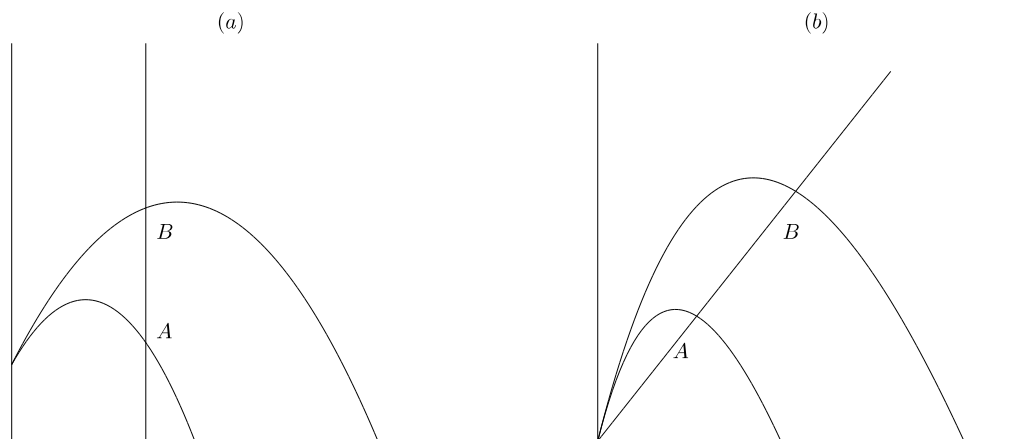


FIGURE 1 – Réponse à l'enrichissement du milieu en densité de proie de A à B. (a) Cas du modèle proie-dépendant; (b) Cas du modèle ratio-dépendant.

explique bien pourquoi le modèle ratio-dépendant est plus satisfaisant que le modèle classique de prédation avec la croissance logistique de la proie et la réponse fonctionnelle de type Holling II qui produit ce qu'on appelle *le paradoxe de l'enrichissement* : quand on augmente la capacité limite  $k$  de la proie, la densité du prédateur à l'équilibre augmente alors que celle de la proie ne change pas à cause du fait que l'isocline du prédateur n'a pas bougé. Plus encore, cet enrichissement peut déstabiliser l'équilibre intérieur en le faisant passer d'un côté du sommet de la parabole à l'autre. Cela n'arrive pas dans le modèle ratio-dépendant, la densité des deux populations augmentant simultanément et l'équilibre, au paravent stable, reste stable. Ceci est dû au fait que l'isocline du prédateur est une droite oblique passant par l'origine.

Notre mémoire est organisé comme suit :

Le premier chapitre, est consacré à l'étude du modèle proie-dépendant; nous rappelons le modèle proie-prédateur avec croissance logistique de la proie et réponse fonctionnelle de Holling II en donnant les résultats essentiels de ce modèle.

Dans le deuxième chapitre, nous étudions le modèle ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg. Dans un premier temps nous faisons une étude classique 'naïve' en termes de positivité, bornitude et stabilité locale puis nous examinons le comportement de l'origine qui est considérée comme un point 'compliqué' en présentant le travail de Jost [12].

Dans un troisième chapitre, nous donnons une étude paramétrique du modèle ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg à l'aide des travaux de Berezovskaya et ses co-auteurs [5].

### Remarques

Les simulations numériques sont réalisées à l'aide du logiciel libre Scilab. Par ailleurs, nous renvoyons le lecteur aux monographies classiques sur les équations différentielles pour les notions d'existence, d'unicité, de stabilité, d'attractivité, de cycles limites, de principes de comparaison, etc.

# MODÈLE PROIE-DÉPENDANT

# 1

Dans ce chapitre on rappelle plus rapidement les résultats de l'analyse mathématique du modèle proie-prédateur avec croissance logistique de la proie et réponse fonctionnelle de type Holling II, ce qui appelé modèle *proie-dépendant* [2], [3].

Holling propose sa réponse fonctionnelle en 1959 en mettant en évidence la saturation du prédateur, puisque les capacités physiologiques du prédateur sont limitées. Un prédateur ne peut capturer qu'un nombre fini de proies même si la quantité des proies est très élevée. Ainsi, la réponse fonctionnelle de Holling II est

$$g(N) = \frac{aN}{1 + ahN}$$

où  $h$  est le temps de manipulation,  $a$  est le taux d'attaque (voir introduction). Le modèle proie-dépendant est

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{aN}{1 + ahN} P \\ \frac{dP}{dt} = e \frac{aN}{1 + ahN} P - mP \end{cases} \quad (1.1)$$

où  $N$  : est la densité de la proie.

$P$  : la densité du prédateur.

$\rho$  : le taux de croissance de la proie.

$k$  : la capacité limite de la proie.

$m$  : le taux de mortalité du prédateur.

$e$  : le taux de conversion de la biomasse de la proie en biomasse du prédateur.

Le second membre du système (1.1) est de classe  $C^1$ , donc satisfait clairement la condition d'existence et d'unicité de la solution pour toute condition initiale préalablement fixée.

## 1.1 Positivité et bornitude

**Proposition 1** *Toute solution du système (1.1) partant d'une condition initiale  $(n_0, p_0)$  strictement positive est strictement positive.*

*Démonstration.* Les axes du modèle (1.1) sont invariants d'où la positivité des solutions.  $\square$

**Proposition 2** Les solutions du système (1.1) sont uniformément bornées.

*Démonstration.* Posons  $W(t) := N(t) + \frac{1}{e}P(t)$ , et calculons la dérivée de  $W(t)$  :

$$\frac{dW}{dt} = \frac{dN}{dt} + \frac{1}{e} \frac{dP}{dt} = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{m}{e}P$$

or

$$\frac{dW}{dt} + mW = \rho \left(m + 1 - \frac{N}{k}\right) N$$

Le maximum de  $\rho \left(m + 1 - \frac{N}{k}\right) N$  est  $\frac{\rho k(m+1)^2}{4}$ .

Ce qui donne

$$\frac{dW}{dt} + mW \leq \frac{\rho k(m+1)^2}{4}.$$

D'après le principe de comparaison on a

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} W(t) \leq \frac{\rho k(m+1)^2}{4m}$$

Ainsi, puisque  $N(t)$  et  $P(t)$  sont positives, elles sont aussi bornées.  $\square$

## 1.2 Points d'équilibre du modèle

Les points d'équilibre du système (1.1) sont l'intersection des isoclines nulles suivantes :

$$\begin{cases} \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{aN}{1+ahN}P = 0 \\ \frac{eaN}{1+ahN}P - mP = 0 \end{cases} \iff \begin{cases} N = 0 \text{ ou } P = \frac{\rho}{a}(1+ahN) \left(1 - \frac{N}{k}\right) \\ P = 0 \text{ ou } N = \frac{m}{a(e-mh)} \end{cases}$$

La figure 1.1 présente quelque graphe d'isoclines du système (1.1).

Par conséquent, il y'a deux cas possibles :

1.  $\frac{m}{a(e-mh)} > k$ , il n'y a que deux points d'équilibre  $\mathcal{O} = (0,0)$  et  $\mathcal{A} = (k,0)$ .
2.  $\frac{m}{a(e-mh)} < k$ , il y a trois points d'équilibre  $\mathcal{O} = (0,0)$ ,  $\mathcal{A} = (k,0)$  et  $\mathcal{B} = (n^*, p^*)$  où

$$n^* = \frac{m}{a(e-mh)} \text{ et } p^* = \frac{\rho}{a}(1+ahn^*) \left(1 - \frac{n^*}{k}\right)$$

La composante  $n^*$  est strictement positive si  $e - mh > 0$ .

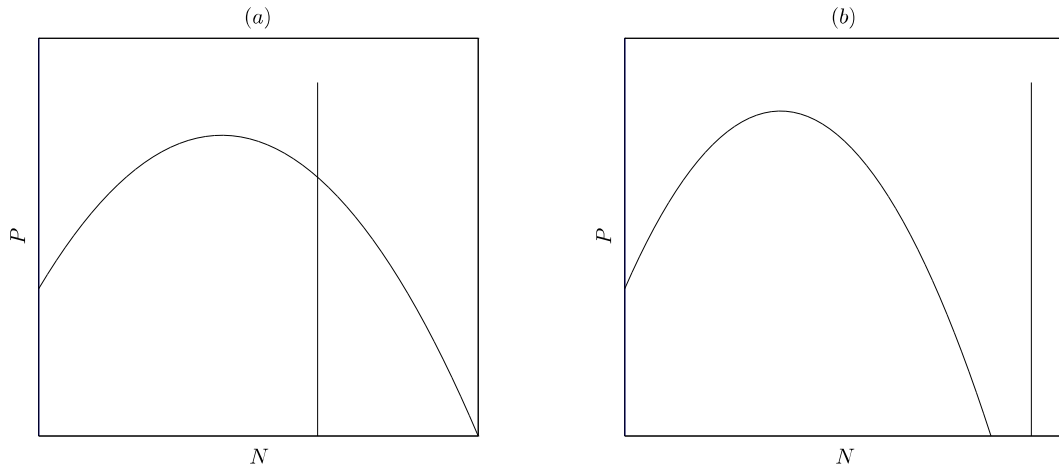


FIGURE 1.1 – Exemples d'isoclines du système (1.1). (a) L'équilibre intérieur existe; (b) L'équilibre intérieur n'existe pas.

### 1.3 Stabilité locale

Pour déterminer la stabilité locale on doit calculer la matrice jacobienne en chaque point d'équilibre

A l'origine, nous avons

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

qui montre que l'origine est un point-selle pour (1.1).

Pour le point  $\mathcal{A} = (k,0)$ , on a

$$\mathcal{J}(k,0) = \begin{pmatrix} -\rho & -\frac{ak}{1+ahk} \\ 0 & \frac{eak}{1+ahk} - m \end{pmatrix}$$

La matrice  $\mathcal{J}(k,0)$  admet deux valeurs propres :  $\lambda_1 = -\rho$  qui est strictement négative et  $\lambda_2 = \frac{eak}{1+ahk} - m$  qui change de signe.

1. Si  $k < \frac{m}{a(e-mh)}$  i.e.  $\left(\frac{eak}{1+ahk} - m < 0\right)$  alors  $\mathcal{A}$  est localement asymptotiquement stable (l.a.s) pour (1.1) (nœud).
2. Si  $k > \frac{m}{a(e-mh)}$  alors  $\mathcal{A}$  est un point-selle pour (1.1).

Enfin, pour l'équilibre intérieur, sachant que

$$\rho \left(1 - \frac{n^*}{k}\right) - \frac{a}{1 + ahn^*} p^* = 0$$

$$\frac{ean^*}{1 + ahn^*} - m = 0$$

nous avons

$$\mathcal{J}(n^*, p^*) = \begin{pmatrix} \rho - 2\rho \frac{n^*}{k} - \frac{ap^*}{(1 + ahn^*)^2} & -\frac{an^*}{1 + ahn^*} \\ \frac{eap^*}{(1 + ahn^*)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

Le déterminant est toujours strictement positif puisque,  $n^*$  et  $p^* > 0$

$$\det \mathcal{J}(n^*, p^*) = \frac{ea^2 n^* p^*}{(1 + ahn^*)^3} > 0$$

La trace s'écrit

$$\text{tr} \mathcal{J}(n^*, p^*) = \rho - 2\rho \frac{n^*}{k} - \frac{ap^*}{(1 + ahn^*)^2}$$

En injectant la valeur de  $p^*$  dans l'expression de la trace,

$$\text{tr} \mathcal{J}(n^*, p^*) = \rho - 2\rho \frac{n^*}{k} - \frac{\rho}{(1 + ahn^*)} + \frac{\rho n^*}{k(1 + ahn^*)}$$

Après calcul cette quantité devient

$$\text{tr} \mathcal{J}(n^*, p^*) = \frac{\rho n^*}{k} \frac{ahk - 1 - 2ahn^*}{(1 + ahn^*)}$$

Ainsi, l'équilibre intérieur  $\mathcal{B}$  est localement asymptotiquement stable pour (1.1) si

$$ahk - 1 - 2ahn^* < 0 \quad \text{i.e.} \quad n^* > \frac{ahk - 1}{2ah}$$

Notons par  $\hat{n} = \frac{ahk - 1}{2ah}$  l'abscisse du sommet de l'isocline de la proie. En d'autres termes, l'équilibre non trivial est stable s'il se trouve à droite du sommet de la parabole (figure 1.2(a)), et il est instable s'il se trouve à gauche du sommet (figure 1.2(b)).

## 1.4 Cycle limite

Il est connu que le système (1.1) présente une bifurcation de Hopf, puisque le point d'équilibre intérieur  $\mathcal{B}$  change de stabilité selon la valeur de la trace de la

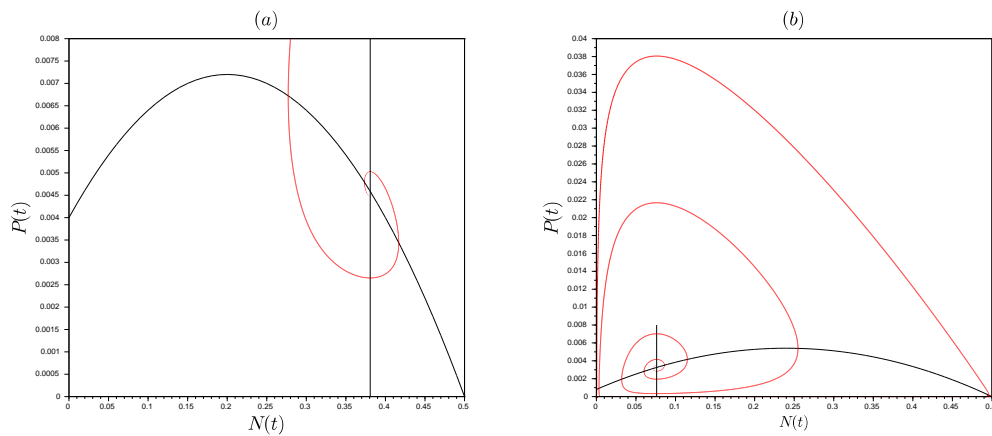


FIGURE 1.2 – (a) L'équilibre intérieur est globalement asymptotiquement stable. Valeurs des paramètres :  $a = 25$ ,  $m = 0.99$ ,  $\rho = 0.1$ ,  $e = 0.5$ ,  $h = 0.4$ ,  $k = 0.5$ ; (b) L'équilibre intérieur est instable et l'existence d'un cycle limite. Valeurs des paramètres :  $a = 125$ ,  $m = 0.99$ ,  $\rho = 0.1$ ,  $e = 0.5$ ,  $h = 0.4$ ,  $k = 0.5$ .

matrice jacobienne, or la trace change de signe lorsque la droite de l'isocline du prédateur traverse le sommet de la parabole isocline de la proie. Dans le cas où le point  $\mathcal{B}$  devient instable, il existe un cycle limite stable entourant ce point, et il est unique.

On peut aussi utiliser le théorème de Poincaré-Bendixson pour l'existence d'un tel cycle.

# LE MODÈLE RATIO-DÉPENDANT D'ARDITI-GINZBURG

# 2

Nous proposons dans ce chapitre d'examiner le modèle comme suit : d'abord nous menons une étude classique `naïve` en termes de positivité, bornitude et stabilité locale. Nous nous heurterons cependant à la particularité des modèles ratio-dépendants, à savoir le fait que l'origine est considérée comme un point d'équilibre `compliqué` non analytique. La diversité du comportement des solutions au voisinage de ce point sera alors partiellement examinée en présentant le travail de Christian Jost, Ovide Arino et Roger Arditi [12] sur l'extinction déterministe dans les modèles de prédation ratio-dépendants. Cette étude se fait d'abord par réduction du nombre de paramètres et par des changements de variables consistant en fait à désingulariser le système autour de l'origine (éclatements).

## 2.1 Présentation du modèle

La forme générale d'un modèle proie-prédateur ratio-dépendant [1] est :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = f(N)N - g\left(\frac{N}{P}\right)P \\ \frac{dP}{dt} = eg\left(\frac{N}{P}\right)P - mP \end{cases} \quad (2.1)$$

avec  $N(t)$  la densité de la proie à l'instant  $t$ ,  $P(t)$  la densité du prédateur,  $e$  le taux de conversion de la biomasse de proie en biomasse du prédateur et  $m$  le taux de mortalité du prédateur. Nous utilisons donc la forme logistique pour la fonction de croissance  $f$  de la proie, et la fonction ratio-dépendante d'Arditi-Ginzburg pour la réponse fonctionnelle  $g$ . Ainsi,

$$g\left(\frac{N}{P}\right) := \frac{\alpha \frac{N}{P}}{1 + \alpha h \frac{N}{P}} = \frac{\alpha N}{P + \alpha h N} =: \bar{g}(N, P), \quad \forall N, P \in ]0, +\infty[. \quad (2.2)$$

Notons que  $g$  n'est définie que pour  $P > 0$ . Dans le cas de  $P = 0$  et  $N > 0$  nous pouvons, selon (2.2) définir  $\bar{g}(N, 0) = \frac{1}{h} \left( i.e. \lim_{\frac{N}{P} \rightarrow +\infty} g\left(\frac{N}{P}\right), \frac{N}{P} \rightarrow +\infty \right)$ .

Le modèle proie-prédateur ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg est donc le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha N}{P + \alpha h N} P \\ \frac{dP}{dt} = \frac{e\alpha N}{P + \alpha h N} P - mP \end{cases} \quad (2.3)$$

## 2.2 Étude du modèle

### 2.2.1 Bornitude et positivité

**Proposition 3** *Les solutions du modèle (2.3) sont positives et bornées.*

*Démonstration.* Les axes du modèle (2.3) sont invariants d'où la positivité des solutions.

Calculons la dérivée

$$\frac{d}{dt} \left( N + \frac{1}{e} P \right) = \rho N - \frac{\rho}{k} N^2 - \frac{m}{e} P$$

Soit  $b, c > 0$  tels que  $\frac{(\rho + b)^2 k}{4\rho} < c$  ( pour n'importe quel  $b$ , une telle constante  $c$  peut être trouvée )

$$\begin{aligned} \frac{(\rho + b)^2 k}{4\rho} < c &\Leftrightarrow (\rho + b)^2 - 4\frac{\rho}{k}c < 0 \\ &\Leftrightarrow 0 < \frac{\rho}{k}N^2 - N(\rho + b) + c \quad \forall N \end{aligned} \quad (2.4)$$

donc

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left( N + \frac{1}{e} P \right) &\stackrel{(2.4)}{<} -bN - \frac{m}{e} P + c \\ &< -d \left( N + \frac{1}{e} P \right) + c \end{aligned}$$

avec  $d := \min(b, m)$ .

On peut conclure que  $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \left( N(t) + \frac{1}{e} P(t) \right) < \frac{c}{d}$ .

Ainsi, puisque  $N(t)$  et  $P(t)$  sont positives, elles sont aussi bornées.  $\square$

### 2.2.2 Points d'équilibre du modèle

Les isoclines nulles du système (2.3) sont :

$$\begin{cases} N = 0 \quad \text{ou} \quad P = \frac{\rho\alpha h(k - N)N}{k(\alpha - \rho) + \rho N} \quad \text{si} \quad N \neq N_L \\ P = 0 \quad \text{ou} \quad P = \frac{\alpha(e - mh)}{m} N \end{cases}$$



avec  $N_L = k \left(1 - \frac{\alpha}{\rho}\right)$ .

Les points  $\mathcal{A} = (k, 0)$  et  $\mathcal{B} = (n^*, p^*)$  sont des points d'équilibre avec  $n^* = k \left(1 - \frac{\alpha(e - mh)}{e\rho}\right)$  et  $p^* = \frac{\alpha(e - mh)}{m}n^*$ . La composante  $n^*$  est positive pour  $\alpha < \frac{e\rho}{e - mh}$ , ce qui implique que  $e - mh > 0$  et donc la composante  $p^*$  est positive. Ainsi,  $\mathcal{B}$  existe si :

$$\begin{cases} \alpha < \frac{e\rho}{e - mh} \\ e - mh > 0 \end{cases} \quad (2.5)$$

Notons que l'origine  $\mathcal{O}$  est un point d'équilibre. En effet, posons :

$$\begin{cases} F_1(N, P) := \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha N}{P + \alpha h N} P \\ F_2(N, P) := \frac{e\alpha N}{P + \alpha h N} P - mP \end{cases}$$

Calculons la limite de  $F_1$  et  $F_2$  lorsque  $(N, P) \rightarrow (0, 0)$ .

$$\begin{aligned} \lim_{(N,P) \rightarrow (0,0)} F_1(N, P) &= \lim_{(N,P) \rightarrow (0,0)} \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha NP}{P + \alpha h N} \\ &= \lim_{(N,P) \rightarrow (0,0)} \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha NP}{NP \left(\frac{1}{N} + \frac{\alpha h}{P}\right)} \\ &= \lim_{(N,P) \rightarrow (0,0)} \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha}{\frac{1}{N} + \frac{\alpha h}{P}} \\ &= 0. \end{aligned}$$

De même on montre que  $\lim_{(N,P) \rightarrow (0,0)} F_2(N, P) = 0$ . D'où le modèle (2.3) admet au plus trois points d'équilibre :

$$\mathcal{O} = (0, 0), \quad \mathcal{A} = (k, 0) \quad \text{et} \quad \mathcal{B} = (n^*, p^*)$$

La figure 2.1 présente les graphes des isoclines du modèle (2.3). L'isocline du prédateur est une droite oblique passant par l'origine. L'isocline de la proie est une hyperbole si  $\alpha < \rho$ , et par conséquent l'équilibre intérieur existe toujours dans ce cas de figure 2.1(a).

Si  $\alpha > \rho$  l'isocline de la proie est une parabole. Donc l'équilibre intérieur existe dans le cas où la pente de la tangente à l'origine de l'isocline de la proie est plus grande que celle de l'isocline du prédateur.

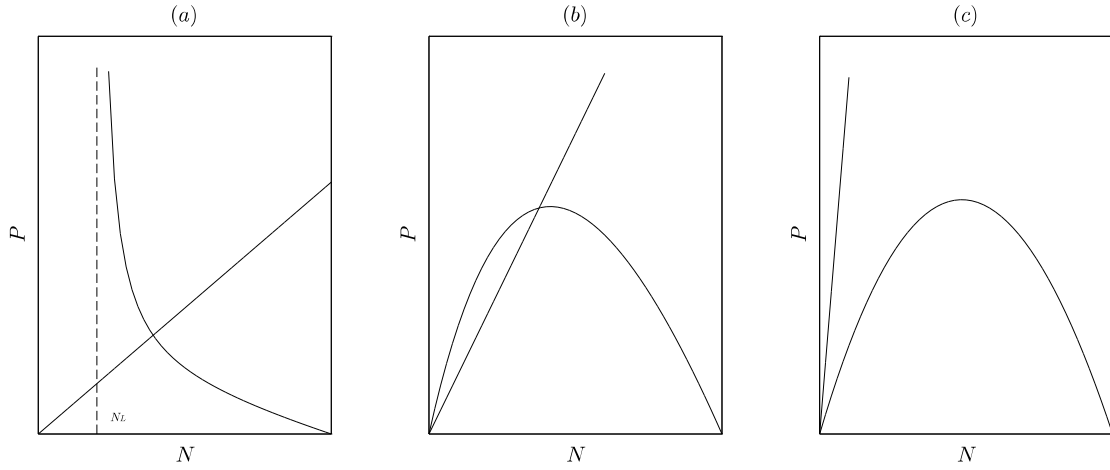


FIGURE 2.1 – Isoclines du modèle ratio-dépendant. (a) si  $\alpha < \rho$ , l'isocline de la proie a une asymptote verticale en  $N_L$ ; (b) si  $\alpha > \rho$ , l'équilibre intérieur existe; (c) si  $\alpha > \rho$ , l'équilibre intérieur n'existe pas.

### 2.2.3 Stabilité locale en dehors de l'origine

La matrice jacobienne est donnée par :

$$\mathcal{J}(N, P) = \begin{pmatrix} \rho\left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{\alpha}{P + \alpha h N} P - \rho \frac{N}{k} + \frac{\alpha^2 h N P}{(P + \alpha h N)^2} & -\frac{\alpha^2 h N^2}{(P + \alpha h N)^2} \\ \frac{e \alpha P^2}{(P + \alpha h N)^2} & \frac{e \alpha N}{P + \alpha h N} - m - \frac{e \alpha N P}{(P + \alpha h N)^2} \end{pmatrix}$$

Pour le point  $\mathcal{A}$  nous avons :

$$\mathcal{J}(k, 0) = \begin{pmatrix} -\rho & -\frac{1}{h} \\ 0 & \frac{e}{h} - m \end{pmatrix}$$

dont les valeurs propres sont :  $\lambda_1 = -\rho$  qui est toujours strictement négative, et  $\lambda_2 = \frac{e}{h} - m$ , qui change de signe en fonction des valeurs des paramètres.

1. si  $e - mh > 0$  alors  $\lambda_2 > 0$  et l'équilibre  $\mathcal{A}$  est un point-selle pour (2.3).
2. si  $e - mh < 0$  alors  $\lambda_2 < 0$  et l'équilibre  $\mathcal{A}$  est un nœud stable pour (2.3).

Remarquons que si l'équilibre intérieur existe alors le point  $\mathcal{A}$  est toujours un point-selle, d'après (2.5).

Pour l'équilibre intérieur  $\mathcal{B}$ , sachant que :

$$\begin{cases} \rho \left(1 - \frac{n^*}{k}\right) - \frac{\alpha}{p^* + \alpha h n^*} p^* = 0 \\ \frac{e \alpha n^*}{p^* + \alpha h n^*} - m = 0 \end{cases}$$

nous avons

$$\mathcal{J}(n^*, p^*) = \begin{pmatrix} -\rho \frac{n^*}{k} + \frac{\alpha^2 h n^* p^*}{(p^* + \alpha h n^*)^2} & -\frac{\alpha^2 h n^{*2}}{(p^* + \alpha h n^*)^2} \\ \frac{e \alpha p^{*2}}{(p^* + \alpha h n^*)^2} & -\frac{e \alpha n^* p^*}{(p^* + \alpha h n^*)^2} \end{pmatrix}$$

Le déterminant de cette matrice est

$$\det \mathcal{J}(n^*, p^*) = \frac{e \alpha \rho n^{*2} p^*}{k (p^* + \alpha h n^*)^2}.$$

Il est clair qu'il est strictement positif.

La trace vaut :

$$\begin{aligned} \operatorname{tr} \mathcal{J}(n^*, p^*) &= -\rho \frac{n^*}{k} + \frac{\alpha^2 h n^* p^*}{(p^* + \alpha h n^*)^2} - \frac{e \alpha n^* p^*}{(p^* + \alpha h n^*)^2} \\ &= -\rho \frac{n^*}{k} + \frac{\alpha n^* p^*}{(p^* + \alpha h n^*)^2} (\alpha h - e) \\ &= -\left[ \frac{e \rho - \alpha(e - mh)}{e} + \frac{m(e - mh)(e - \alpha h)}{e^2} \right] \\ &= -\frac{1}{e^2} (e^2(\rho + m - \alpha) + m^2 h (\alpha h - e)). \end{aligned}$$

1. Si  $\alpha < \frac{e^2(\rho + m) - em^2h}{e^2 - m^2h^2}$  alors  $\operatorname{tr} \mathcal{J}(N^*, P^*) < 0$  et le point d'équilibre  $\mathcal{B}$  est localement asymptotiquement stable pour (2.3).
2. Si  $\alpha > \frac{e^2(\rho + m) - em^2h}{e^2 - m^2h^2}$ , l'équilibre  $\mathcal{B}$  est instable pour (2.3).

Toutes ces conditions sont résumées dans le tableau 2.1.

## 2.3 A propos de l'origine

Dans cette partie nous étudions le comportement au voisinage de l'origine du modèle ratio-dépendant. Jost [12] montre que cet équilibre peut être un point-selle ou bien peut être attractif pour certaines trajectoires, selon les paramètres. Ce fait a des implications importantes concernant le comportement global du modèle, par exemple existence de cycles limites stables. Jost affirme que le modèle ratio-dépendant n'a pas de comportement dynamique pathologique sur les axes et à l'origine, contrairement aux énoncés de certains auteurs [12]. Il propose le changement de variables suivant pour diminuer le nombre de paramètres :

$$\hat{N} = \frac{\alpha h N}{ek}, \quad \hat{P} = \frac{\alpha h P}{e^2 k}, \quad r = \frac{\rho h}{e}$$

Conditions	résultats
$\alpha < \frac{e\rho}{e - mh}$ et $e - mh > 0$	L'équilibre intérieur $\mathcal{B}$ existe.
$e - mh > 0$	L'équilibre $\mathcal{A}$ est un point-selle.
$e - mh < 0$	L'équilibre $\mathcal{A}$ est l.a.s (nœud).
$\alpha < \frac{e^2(\rho + m) - em^2h}{e^2 - m^2h^2}$	Le point $\mathcal{B}$ est l.a.s.
$\alpha > \frac{e^2(\rho + m) - em^2h}{e^2 - m^2h^2}$	Le point d'équilibre $\mathcal{B}$ est instable.

TABLE 2.1 – Conditions d'existence et de stabilité des points d'équilibre du système (2.3) en dehors l'origine.

$$q = \frac{mh}{e}, \quad s = \frac{\alpha h}{e} \quad \text{et} \quad \hat{t} = \frac{et}{h}$$

Le système (2.3) devient :

$$\begin{cases} \frac{d\hat{N}}{dt} = r \left(1 - \frac{\hat{N}}{s}\right) \hat{N} - \frac{s\hat{N}}{\hat{P} + s\hat{N}} \hat{P} \\ \frac{d\hat{P}}{dt} = \frac{s\hat{N}}{\hat{P} + s\hat{N}} \hat{P} - q\hat{P} \end{cases} \quad (2.6)$$

Nous omettrons l'accent circonflexe sur les variables dans le reste du travail.

Le système (2.6) admet au plus trois points d'équilibre :  $\mathcal{O} = (0, 0)$ ,  $\mathcal{A} = (s, 0)$  et l'équilibre non trivial  $\mathcal{B} = (n^*, p^*) = \left(\frac{s(r + (q - 1)s)}{r}, \frac{s(1 - q)}{q}n^*\right)$  correspondant aux points d'équilibre  $\mathcal{O}$ ,  $\mathcal{A}$  et  $\mathcal{B}$  du modèle (2.3). Pour les conditions d'existence et de stabilité locale des points d'équilibre du modèle (2.6) autres que l'origine, voir tableau 2.2.

Remarquons qu'à l'équilibre  $\mathcal{O} = (0, 0)$ , la matrice jacobienne ne peut pas se calculer directement à cause du ratio  $\frac{N}{P}$ . Pour comprendre le comportement au voisinage de ce point, nous effectuons deux éclatements le long des axes en examinant les systèmes transformés  $\left(\frac{N}{P}, P\right)$  et  $\left(N, \frac{P}{N}\right)$ .

Notre but n'est pas d'étudier les systèmes transformés  $\left(\frac{N}{P}, P\right)$  et  $\left(N, \frac{P}{N}\right)$  systé-

Conditions	résultats
$s < \frac{r}{1-q}$ et $q < 1$	L'équilibre intérieur $\mathcal{B}$ existe.
$q < 1$	L'équilibre $\mathcal{A}$ est un point-selle.
$q > 1$	L'équilibre $\mathcal{A}$ est l.a.s (nœud).
$s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2}$	Le point $\mathcal{B}$ est l.a.s.
$s > \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2}$	Le point $\mathcal{B}$ est instable.

TABLE 2.2 – Conditions d'existence et de stabilité des points d'équilibre correspondant au système (2.6).

matiquement, mais seulement le comportement des points d'équilibre sur les axes  $\frac{N}{P}$  et  $\frac{P}{N}$ .

Soit  $L := \frac{N}{P}$ . Alors le système (2.6) se transforme en

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = L \left( r + q - \frac{r}{s}LP \right) - s \frac{L(1+L)}{1+sL} \\ \frac{dP}{dt} = \left( s \frac{L}{1+sL} - q \right) P \end{cases} \quad (2.7)$$

Il existe deux points d'équilibre sur l'axe des L :

$$E_0 = (0,0), \quad \text{et} \quad E_1 = \left( \frac{s - q - r}{s(q + r - 1)}, 0 \right)$$

$E_1$  existe si

$$\begin{cases} s < q + r \\ q + r < 1 \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} s > q + r \\ q + r > 1 \end{cases}$$

Il peut exister en fait un autre équilibre non trivial correspondant à  $\mathcal{B}$  mais on ne s'y intéresse pas. On notera aussi que l'équilibre  $\mathcal{A}$  de (2.6) est renvoyé à l'infini dans ce cas.

La matrice jacobienne en  $E_0$  est :

$$\begin{pmatrix} r + q - s & 0 \\ s & -q \end{pmatrix}$$

1. L'équilibre  $E_0$  est un point-selle pour  $s < q + r$ .
2. L'équilibre  $E_0$  est localement asymptotiquement stable (nœud attractif) pour  $s > q + r$ .

**Proposition 4** *L'équilibre  $E_1$  est instable lorsque l'équilibre non trivial du système (2.6) existe.*

*Démonstration.* La matrice jacobienne en  $E_1$  est :

$$\begin{pmatrix} \frac{sq + r - s + q + sr - (r + q)^2}{s - 1} & -\frac{r(s - q - r)^2}{s^3(q + r - 1)^2} \\ 0 & \frac{s(1 - q) - r}{s - 1} \end{pmatrix}$$

dont les valeurs propres sont :

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{sq + r - s + q + sr - (r + q)^2}{s - 1} \\ \lambda_2 = \frac{s(1 - q) - r}{s - 1} \end{cases}$$

1. Soit  $s < 1$ . Si l'équilibre non trivial du système (2.6) existe *i.e.*  $\left(s < \frac{r}{1 - q}\right)$  alors  $\lambda_2 > 0$ , donc l'équilibre  $E_1$  est instable.
2. Soit  $s > 1$ . La valeur propre  $\lambda_2$  sera négative. L'existence de l'équilibre intérieur assure dans ce cas que

$$r + q > 1.$$

La positivité de la première coordonnée de  $E_1$  implique alors que

$$s > q + r. \tag{2.8}$$

D'où

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{1}{s - 1}(s(q - 1) + (q + r) - (r + q)^2 + sr) \\ &\stackrel{(2.8)}{>} \frac{1}{s - 1}((q + r)(q - 1 + 1 - r - q) + sr) \\ &= \frac{1}{s - 1}(r(s - (q + r))) \stackrel{(2.8)}{>} 0 \end{aligned}$$

$E_1$  est donc instable (point-selle).

□

Soit à présent la transformation  $M = \frac{P}{N}$ ; le système (2.6) devient

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N \left( r - \frac{rN}{s} - \frac{sM}{s+M} \right) \\ \frac{dM}{dt} = \frac{M(s(rN - (q+r-1)s) + M(rN + s(s-q-r)))}{s(s+M)} \end{cases} \quad (2.9)$$

Le système (2.9) admet au plus quatre points d'équilibre  $E_0^* = (0,0)$ ,  $E_1^* = \left(0, \frac{s(q+r-1)}{s-q-r}\right)$ ,  $E_2^* = (s,0)$  correspondant à  $\mathcal{A}$  de (2.6) et éventuellement un autre point d'équilibre intérieur correspondant à  $\mathcal{B}$  de (2.6).

Donc les points d'équilibre  $E_0^*$  et  $E_1^*$  sont sur l'axe  $M$ .

La matrice jacobienne en  $E_0^*$  est :

$$\begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & 1 - q - r \end{pmatrix}$$

1. Le point  $E_0^*$  est un point-selle si  $r + q > 1$ .
2. Le point  $E_0^*$  est nœud instable si  $r + q < 1$ .

Donc, dans ce cas l'origine est toujours instable.

La matrice jacobienne en  $E_1^*$  est donné par

$$\begin{pmatrix} \frac{s(1-q)-r}{s-1} & 0 \\ \frac{r}{s} \frac{s(q+r-1)}{s-q-r} & \frac{sq+r-s+q+sr-(r+q)^2}{s-1} \end{pmatrix}$$

les valeurs propres sont

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{s(1-q)-r}{s-1} \\ \lambda_2 = \frac{sq+r-s+q+sr-(r+q)^2}{s-1} \end{cases}$$

L'équilibre  $E_1^*$  est instable lorsque le point d'équilibre du système (2.6) existe (voir la démonstration de la proposition 4).

On peut conclure pour le système  $(N, P)$  que pour  $s < r + q$  l'origine  $(0,0)$  se comporte comme un point-selle.

Pour  $s > r + q$  nous avons vu que le système (2.7) a un équilibre attractif en son origine. Interprété dans le plan de variables  $N$  et  $P$ , ceci signifie que l'origine peut être atteinte par une trajectoire pour laquelle  $N(t)$  tend plus vite vers 0 que  $P(t)$ .

Les figures 2.2 et 2.3 expliquent par exemple comment interpréter le comportement des solutions du système de départ  $(N, P)$  au voisinage de l'origine à l'aide des systèmes  $(L, P)$  et  $(N, M)$ .

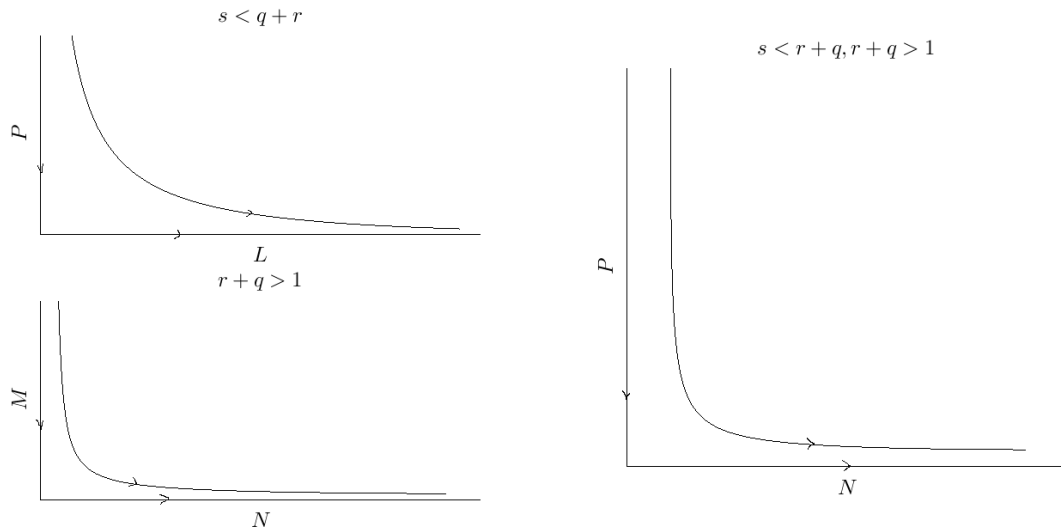


FIGURE 2.2 – L'origine est un point-selle.

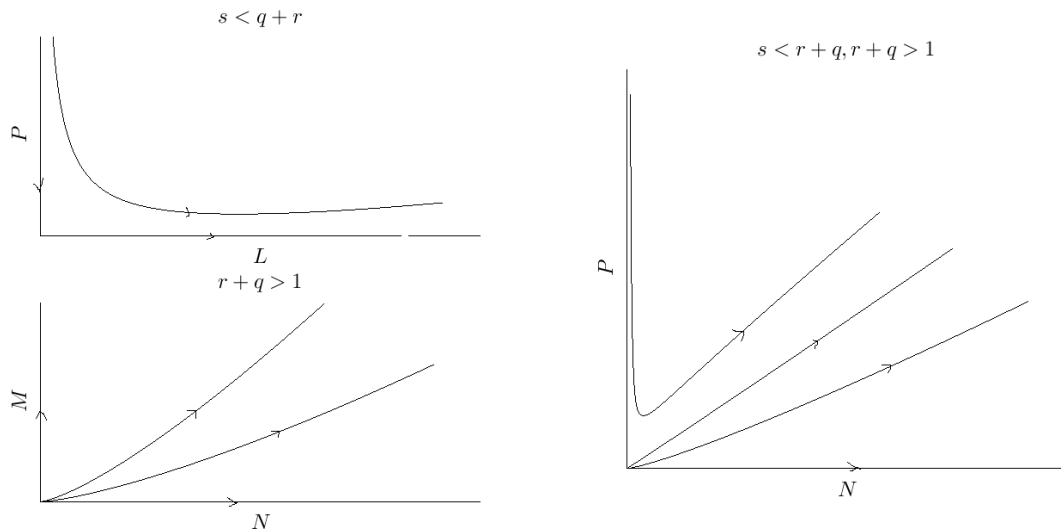


FIGURE 2.3 – L'origine se comporte comme un point-selle.

## 2.4 L'origine comme attracteur

Nous portons notre intérêt au cas où l'origine peut être attractive dans un cas général. Nous donnons une preuve pour n'importe quelle fonction de croissance  $f$  et n'importe quelle réponse fonctionnelle  $g$  dans la forme générale du modèle (2.6)

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = f(N)N - g\left(\frac{N}{P}\right)P \\ \frac{dP}{dt} = g\left(\frac{N}{P}\right)P - qP \end{cases} \quad (2.10)$$

où  $f$  et  $g$  ont les propriétés suivantes :

1.  $f$  et  $g$  sont des fonctions continument dérivables et bornées dans  $\mathbb{R}^+$ .
2.  $0 < f(N) < f(0) \quad \forall N > 0$



3.  $g(0) = 0$ ,  $g'(v)$  existe et est strictement positive pour tout  $v \geq 0$

**Proposition 5** [12] *Supposons  $f(0) < g'(0) - q$ . Alors, toute trajectoire de (2.10) de condition initiale  $(n_0, p_0)$ , avec  $n_0$  suffisamment petit comparé à  $p_0$ , converge vers l'origine  $(0,0)$ .*

*Démonstration.* Notons d'abord que la condition  $f(0) < g'(0) - q$  correspond à la condition  $q + r < s$  pour (2.6).

Considérons le système  $(N, L)$  avec  $L := \frac{N}{P}$

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = f(N)N - g(L)\frac{N}{L} \\ \frac{dL}{dt} = f(N)L - (1+L)g(L) + qL \end{cases}$$

Pour  $L > 0$  nous avons, d'après l'hypothèse 2

$$\frac{dL}{dt} < f(0)L - (1+L)g(L) + qL.$$

Puisque  $Lg(L) > 0$

$$\frac{dL}{dt} < L(f(0) - \frac{g(L)}{L} + q).$$

D'après l'hypothèse  $f(0) < g'(0) - q$ , nous avons, pour tout  $\epsilon \in ]0, g'(0) - q - f(0)[$  l'inégalité :

$$f(0) < g'(0) - q - \epsilon. \quad (2.11)$$

Puisque  $\lim_{L \rightarrow 0} \frac{g(L)}{L} = g'(0)$ , il existe  $\eta > 0$  tel que

$$\left| \frac{g(L)}{L} - g'(0) \right| < \epsilon \quad \text{pour } 0 < L < \eta \quad (2.12)$$

Nous avons ainsi

$$f(0) - \frac{g(L)}{L} + q \stackrel{(2.11)}{<} g'(0) - \frac{g(L)}{L} - \epsilon \stackrel{(2.12)}{<} 0 \quad \text{pour } 0 < L < \eta \quad (2.13)$$

$$\Rightarrow \frac{dL}{dt} < 0 \quad \text{pour } 0 < L < \eta$$

Donc, s'il existe un  $t_0$  avec  $L(t_0) \leq \eta$ , alors  $L(t) \leq \eta \quad \forall t \geq t_0$ .

D'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} L(t) = 0$$

De là, nous pouvons conclure que

$$\frac{dN}{dt} \leq N \left( f(0) - \frac{g(L)}{L} \right) \stackrel{(2.13)}{<} 0 \quad \text{pour tout } t \geq t_0$$

Donc  $\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = 0$ .

Finalement, considérons l'équation  $\frac{dP}{dt} = P(g(L) - q)$ . Puisque  $L(t) \rightarrow 0$  et  $g(0) = 0$  il existe un  $t^*$  tel que

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &< 0 \quad \text{pour tout } t > t^* \\ &\Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} P(t) = 0. \end{aligned}$$

Ceci prouve la proposition.  $\square$

**Proposition 6** [12] *Pour  $s < q + r$  l'équilibre non trivial, s'il existe, est asymptotiquement stable.*

*Démonstration.* Rappelons que l'équilibre non trivial existe et qu'il est asymptotiquement stable (voir tableau 2.2) si

$$\left\{ \begin{array}{l} s < \frac{r}{1-q} \\ s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \end{array} \right. \quad (2.14)$$

Notons que

$$\frac{r}{1-q} < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \Leftrightarrow r + q < 1.$$

(a) Pour  $r + q < 1$  alors l'équilibre non trivial est asymptotiquement stable dès qu'il existe.

(b) Pour  $r + q > 1$ , nous avons

$$\begin{aligned} r &= r(1 - q^2 + q^2) \stackrel{r > 1-q}{>} r(1 - q^2) + (1 - q)q^2 \\ &\Rightarrow r > (1 - q)(r + q^2 + rq) \\ &\Rightarrow \frac{r}{1 - q} > (r + q^2 + rq) \\ &\Rightarrow \frac{r}{1 - q} > (q + r)(1 + q) - q \\ &\Rightarrow \frac{r}{1 - q} + q > (q + r)(1 + q) \\ &\Rightarrow \frac{r + q(1 - q)}{(1 - q)} > (q + r)(1 + q) \\ &\Rightarrow \frac{r + q(1 - q)}{(1 - q)(1 + q)} = \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} > q + r > s \\ &\Rightarrow \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} > q + r > s \end{aligned}$$

et d'après le critère (2.14) l'équilibre non trivial est asymptotiquement stable.  $\square$

## 2.5 Quelques remarques

1. Fredman et Mathsen [8] étudient le modèle (2.6) en excluant le cas  $s > r + q$  de leur analyse de persistance du modèle ratio-dépendant. Ceci impliquerait qu'il existe des solutions  $(N(t), P(t)) \rightarrow (0, +\infty)$  quand  $t \rightarrow +\infty$ . Ceci contredit la bornitude des solutions; la proposition de Fredman et Mathsen est erronée [12].

2. Si l'équilibre non trivial était instable et l'origine est un point-selle, alors nous pourrions construire facilement un ensemble invariant qui contient ces deux équilibres et appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson pour prouver l'existence d'un cycle limite. Nous montrons que cette situation ne se présente pas.

D'après la proposition précédente si l'équilibre non trivial est instable alors  $s > q + r$ , et par conséquent l'origine n'est pas un point-selle. La construction d'un ensemble invariant dans ce cas est compliquée, l'application du théorème de Poincaré-Bendixson est moins évidente.

3. Getz [10] a donné une preuve de l'existence d'un cycle limite stable pour un modèle ratio-dépendant qui ne diffère du modèle d'Arditi-Ginzburg que par sa fonction de croissance de la proie  $\frac{a\rho}{bN + \rho} - c$  au lieu de  $\rho \left(1 - \frac{N}{k}\right)$ .

Il n'a pas étudié rigoureusement le comportement de l'origine, en indiquant simplement que le graphe de l'isocline démontre qu'il s'agit d'un point-selle (comme l'exige le théorème de Poincaré-Bendixson, puisque l'origine fait partie de l'ensemble invariant qu'il a construit). Cependant, l'analyse générale dans le paragraphe précédent s'applique également à son système et montre que l'origine peut être attractive. Son interprétation graphique est donc incorrecte.

On peut voir numériquement qu'il existe des cas pour lesquels l'origine devient globalement attractive au lieu d'avoir un cycle limite stable autour de l'équilibre non trivial comme dans la figure 2.7. Notez bien qu'il s'agit d'attractivité globale et non de stabilité.

## 2.6 Discussion

L'origine du modèle d'Arditi-Ginzburg est un point compliqué, autour duquel le comportement des solutions dépend des valeurs des paramètres. La séquence des figures 2.4-2.8 illustre le comportement de l'origine. Fixons les deux paramètres  $r$  et  $q$  et faisons augmenter le paramètre  $s$ .

**Figure 2.4 :** l'origine est un point-selle et les trajectoires convergent vers le point d'équilibre non trivial globalement attractif. Les deux populations coexistent.

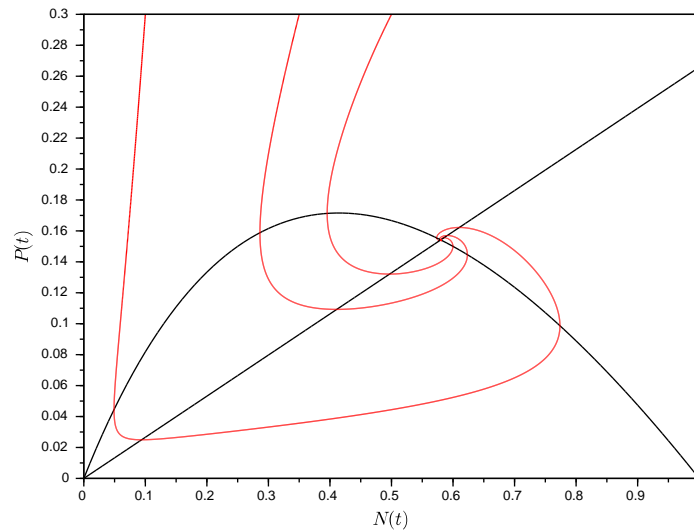


FIGURE 2.4 – Équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable et l'origine est un point-selle  $\left[ s < q + r, s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres :  $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.0$ .

**Figure 2.5 :** il existe deux attracteurs : le point d'équilibre non trivial et l'origine chacun avec son bassin d'attraction. Nous avons une coexistence ou 'co-extinction' selon la condition initiale.

**Figure 2.6 :** il existe deux attracteurs : l'origine et un cycle limite autour du point d'équilibre non trivial qui est instable. La coexistence est donnée par un cycle limite stable et dépend de la condition initiale sinon, il y a la 'co-extinction'.

**Figure 2.7 :** l'origine devient globalement attractive (mais visiblement instable). Nous avons l'extinction des deux populations.

**Figure 2.8 :** si on augmente la valeur de  $s$  l'équilibre non trivial disparaît et donc il est clair que l'origine devient globalement attractive.

**Remarque** Dans le cas de la figure 2.9 l'équilibre non trivial est globalement asymptotiquement stable. Les deux populations coexistent mais ce cas est moins intéressant car il exige une grande densité du prédateur pour garder une petite densité de la proie.

L'extinction d'une ou des deux populations dans les systèmes proie-prédateur a occupé les écologistes depuis les expériences classiques de Gause [9], en essayant de reproduire dans le laboratoire, les cycles prédits par les équations proie-prédateur de Lotka-Volterra. Cependant, au lieu de la coexistence souhaitée, le résultat le plus fréquent était que les populations disparaissaient soit immédiatement, soit après quelques oscillations.

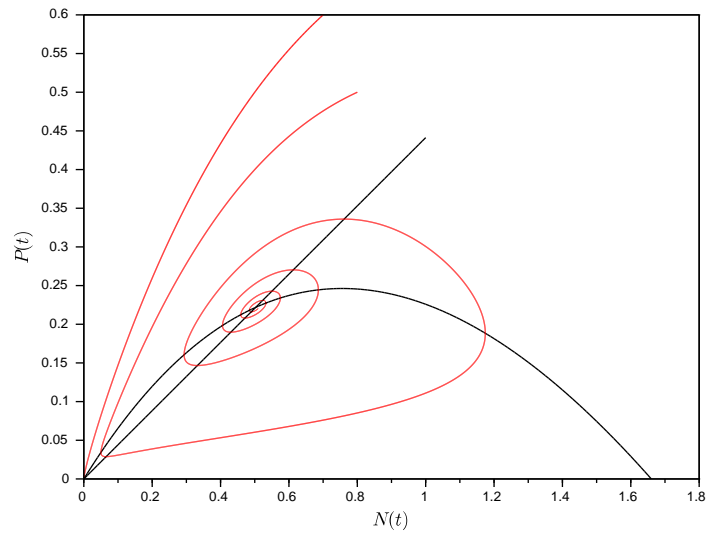


FIGURE 2.5 – Équilibre intérieur l.a.s et l'origine `attractive'  $\left[ s > q + r, s < \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres :  $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.66$ .

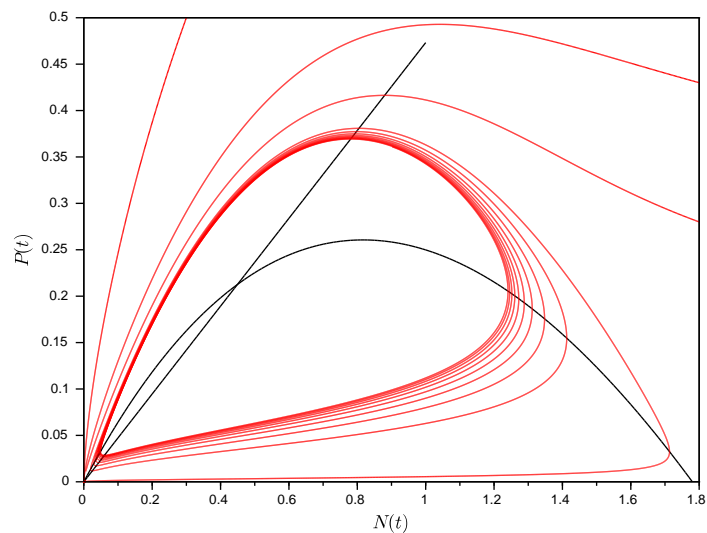


FIGURE 2.6 – Équilibre intérieur instable et l'origine `attractive'  $\left[ s > q + r, s > \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres :  $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.78$ .

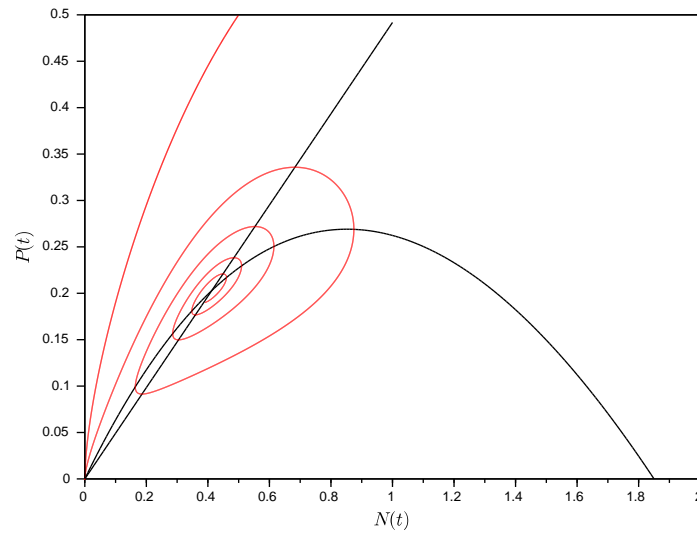


FIGURE 2.7 – Équilibre intérieur instable et l'origine est globalement attractive  $\left[ s > q + r, s > \frac{q - q^2 + r}{1 - q^2} \right]$ . Valeurs des paramètres :  $r = 0.5, q = 0.79, s = 1.85$ .

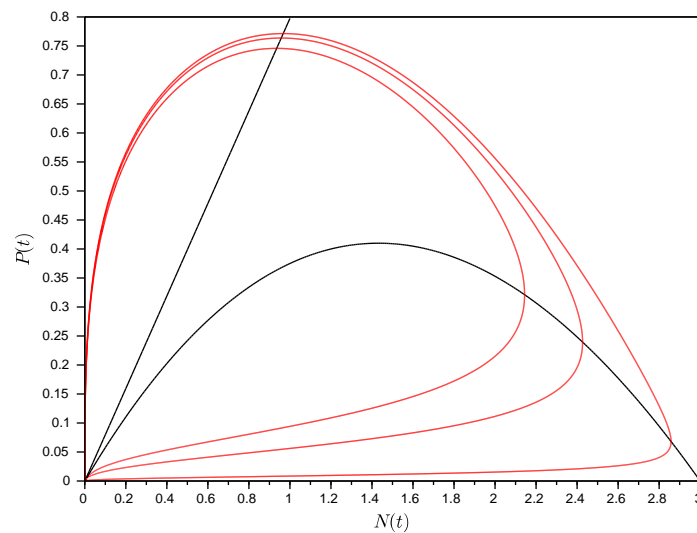


FIGURE 2.8 – Équilibre intérieur n'existe pas et l'origine est globalement attractive  $[s > q + r]$ . Valeur des paramètres :  $r = 0.5, q = 0.79, s = 3$ .

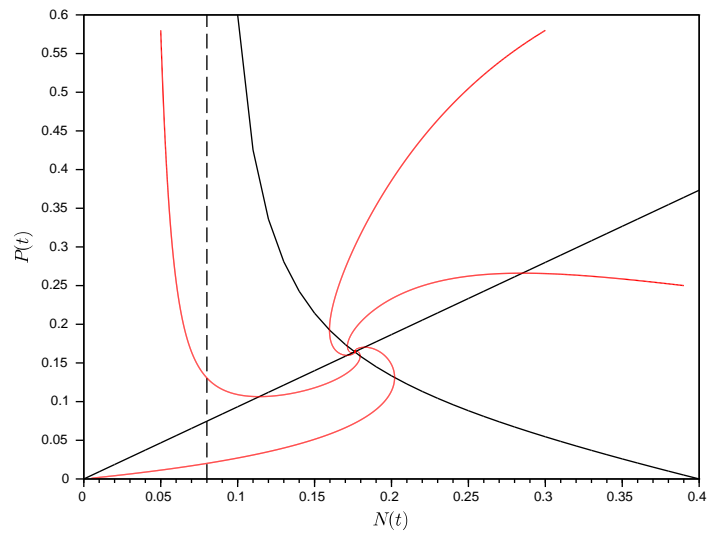


FIGURE 2.9 – Équilibre non trivial est toujours asymptotiquement stable et l'origine se comporte comme un point-selle [ $s < r$ ]. Valeurs des paramètres :  $r = 0.5$ ,  $q = 0.3$ ,  $s = 0.4$ .

# ÉTUDE PARAMÉTRIQUE DU MODÈLE RATIO DÉPENDANT

# 3

Dans ce chapitre nous faisons une étude paramétrique du modèle ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg, à l'aide des travaux de Beresovskaya et ses co-auteurs [5]. Beresovskaya [5] subdivise l'espace des paramètres en huit domaines correspondant aux différents portraits de phases. Ainsi, elle donne les structures topologiques des trajectoires près de l'origine qui déterminent les propriétés générales du modèle.

Rappelons que le modèle d'Arditi-Ginzburg est

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \rho \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{\alpha N}{P + \alpha h N} P \\ \frac{dP}{dt} = \frac{e \alpha N}{P + \alpha h N} P - m P \end{cases} \quad (3.1)$$

Berezovskaya et ses co-auteurs proposent le changement de variables suivant :

$$N = k\hat{N}, \quad P = k\alpha h\hat{P}, \quad t = \frac{\hat{t}}{\rho}$$

avec les paramètres qui caractérisent les relations trophiques :

$$\nu = \frac{\alpha}{\rho}, \quad \mu = \frac{e}{\rho h}, \quad \gamma = \frac{m}{\rho}$$

$\gamma$  : représente le taux de mortalité du prédateur.

$\nu$  : le taux maximal asymptotique de mortalité de la proie dû à la prédation pour un nombre fini de prédateurs appelé la capacité de consommation.

$\mu$  : le taux maximal de croissance du prédateur pour un nombre fini de proies appelé la capacité de croissance du prédateur.

Le système devient :

$$\begin{cases} \frac{d\hat{N}}{d\hat{t}} = \hat{N}(1 - \hat{N}) - \frac{\nu \hat{N} \hat{P}}{\hat{N} + \hat{P}} \\ \frac{d\hat{P}}{d\hat{t}} = \frac{\mu \hat{N} \hat{P}}{\hat{N} + \hat{P}} - \gamma \hat{P} \end{cases} \quad (3.2)$$

Nous omettrons l'accent circonflexe sur les variables dans le reste du travail.



### 3.1 Points d'équilibre du modèle

Le système est équivalent bien sûr à celui étudié dans le chapitre précédent, mais nous préférons redonner certains résultats pour nous habituer aux nouveaux paramètres.

**Lemme 7** *Le système (3.2) admet au plus 3 points d'équilibre :*

$$\mathcal{O} = (0,0), \quad \mathcal{A} = (1,0) \quad \text{et} \quad \mathcal{B} = (n^*, p^*)$$

avec

$$\begin{cases} n^* = 1 - \frac{v(\mu - \gamma)}{\mu} \\ p^* = \frac{((\mu - \gamma)(\mu - v(\mu - \gamma)))}{\mu\gamma} \end{cases}$$

L'équilibre  $\mathcal{B}$  est dans le quadrant positif si

$$\begin{cases} \mu > \gamma \\ v < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

### 3.2 Stabilité des points d'équilibre $\mathcal{A}$ et $\mathcal{B}$

La stabilité locale des points d'équilibre  $\mathcal{A}$  et  $\mathcal{B}$  est donné par :

**Lemme 8** *Le point d'équilibre  $\mathcal{A}$  est un point-selle pour (3.2) si  $\mu > \gamma$ , et est localement asymptotiquement stable pour (3.2) si  $\mu < \gamma$ .*

**Lemme 9** *Le point d'équilibre  $\mathcal{B}$  est localement asymptotiquement stable pour (3.2) si*

$$n^* > \frac{\gamma(v - \mu)(\mu - \gamma)}{\mu^2}$$

*et instable pour (3.2) si*

$$n^* < \frac{\gamma(v - \mu)(\mu - \gamma)}{\mu^2}.$$

### 3.3 Le point d'équilibre compliqué

Nous avons déjà dit que l'origine est un point 'compliqué'. Les structures au voisinage de l'origine, et l'asymptotique des trajectoires pour  $N, P \rightarrow 0$  dépendent des valeurs des paramètres et changent de manière essentielle avec le changement de ces paramètres (voir figure 3.1).

**Lemme 10** *Pour différentes valeurs des paramètres  $\gamma, \mu$  et  $v$ , il existe quatre différents types de structures topologiques au voisinage du point  $\mathcal{O}$  :*

1. Un secteur point-selle, borné par les droites séparatrices  $N = 0$  et  $P = 0$  (figure 3.1(a)), pour les valeurs de paramètres :

$$\begin{cases} 0 < \nu < \gamma + 1 \\ 0 < \mu < \gamma + 1 \end{cases}$$

2. Un secteur point-selle ayant la séparatrice  $P = 0$ , et un secteur nœud attractif (contenant les trajectoires qui tendent vers  $\mathcal{O}$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , (figure 3.1(b)) pour les valeurs de paramètres :

$$\begin{cases} \gamma < \mu < \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu < \gamma \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

3. Un secteur point-selle ayant la séparatrice  $N = 0$  et un secteur nœud répulsif (contenant des trajectoires qui proviennent de  $\mathcal{O}$ , c'est à dire, qui tendent vers  $\mathcal{O}$  lorsque  $t \rightarrow -\infty$ ), (figure 3.1(c)). Pour les valeurs de paramètres correspondant sont :

$$\begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu < \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

4. Un secteur elliptique composé par les trajectoires qui tendent vers  $\mathcal{O}$  lorsque  $t \rightarrow \mp\infty$ , figure 3.1(d) pour des valeurs de paramètres :

$$\begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \gamma < \mu < \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu < \gamma \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu < \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

*Démonstration.* Cette preuve n'est pas exactement celle de Berezovskaya car nous y avons trouvé des erreurs que nous avons rectifiées.

Le système (3.2) est analytique dans tous les points du plan  $(N, P)$  sauf l'origine. Faisons le changement d'échelle de temps suivant :

$$dt = (N + P)d\tau$$

Il vient

$$\begin{cases} \frac{dN}{d\tau} = N(1 - N)(N + P) - \nu NP \\ \frac{dP}{d\tau} = \mu NP - \gamma P(N + P) \end{cases} \quad (3.3)$$

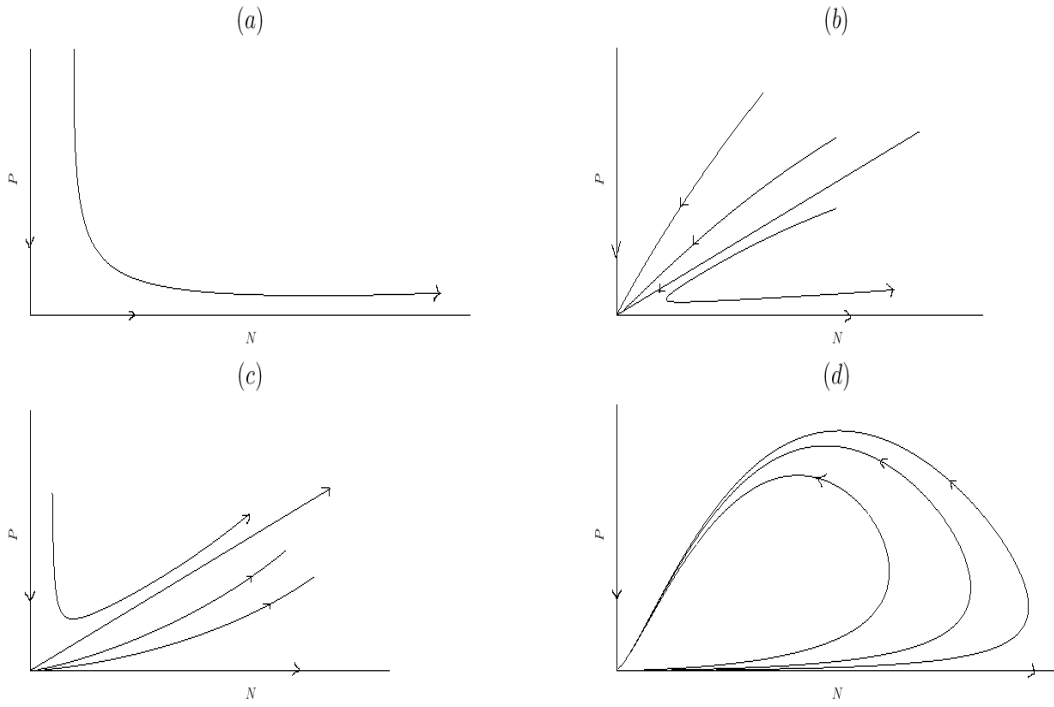


FIGURE 3.1 – Structures du voisinage au voisinage de l'origine. (a) Secteur point-selle; (b) Secteur point-selle et secteur nœud attractif; (c) Secteur point-selle et secteur nœud répulsif; (d) Secteur elliptique.

On simplifie

$$\begin{cases} \frac{dN}{d\tau} = N^2 + (1 - \nu)NP - N^2(N + P) \\ \frac{dP}{d\tau} = (\mu - \gamma)NP - \gamma P^2 \end{cases} \quad (3.4)$$

Nous remarquons que les points d'équilibre du système (3.4) sont les mêmes que le système (3.2). Pour éviter le problème de l'origine nous faisons deux éclatements :

Premièrement, considérons le changement de variables suivant

$$N = N, \quad M = \frac{P}{N}, \quad d\tau = Nds$$

Le système (3.4) se transforme en

$$\begin{cases} \frac{dN}{ds} = N(1 + (1 - \nu)M - N(1 + M)) \\ \frac{dM}{ds} = -(\gamma + 1 - \nu)M^2 + (\mu - \gamma - 1)M + NM(1 + M) \end{cases} \quad (3.5)$$

Le système (3.5) admet au plus quatre points d'équilibre qui sont  $E_0 = (0, 0)$ ,  $E_1 = \left(0, \frac{\mu - \gamma - 1}{\gamma + 1 - \nu}\right)$ ,  $E_2 = (1, 0)$  correspondant au point d'équilibre  $\mathcal{A}$  du système

(3.4), et éventuellement un autre point d'équilibre intérieur correspondant à le point d'équilibre intérieur du système (3.4).

Le point d'équilibre  $E_1$  existe si

$$\begin{cases} \mu < \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu < \gamma + 1 \end{cases}$$

Intéressons-nous seulement aux points d'équilibre sur l'axe  $M$  i.e.  $E_0$  et  $E_1$ .

Il est facile de voir par linéarisation que

- a.  $E_0$  est un point-selle si  $\mu < \gamma + 1$ .
- b.  $E_0$  est un nœud instable si  $\mu > \gamma + 1$ .

De même,

- a.  $E_1$  est un nœud répulsif si

$$\begin{cases} \mu < \gamma \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \gamma < \mu < \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

- b.  $E_1$  est un nœud attractif si

$$\begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu < \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

- c.  $E_1$  est un point-selle si l'un des ces condition est vérifier

$$\begin{cases} \gamma < \mu < \gamma + 1 \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu < \gamma \\ \nu > \gamma + 1 \\ \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases} \quad \text{ou} \quad \begin{cases} \mu > \gamma + 1 \\ \nu < \gamma + 1 \\ \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma} \end{cases}$$

A présent, effectuons le changement de variables suivant

$$L = \frac{N}{P}, \quad P = P \quad d\tau = P ds$$

Le système (3.4) se transforme en

$$\begin{cases} \frac{dL}{ds} = (\gamma + 1 - \mu)L^2 + (\gamma + 1 - \nu)L - L^2P(1 + L) \\ \frac{dP}{ds} = P(-\gamma + (\mu - \gamma)L) \end{cases} \quad (3.6)$$

Les seuls points d'équilibre sur les axes sont

$$E_0^* = (0,0) \quad \text{et} \quad E_1^* = \left(0, \frac{\gamma + 1 - \nu}{\mu - \gamma - 1}\right)$$

Notons que le point d'équilibre  $\mathcal{A}$  du système (3.4) est renvoyé à l'infini dans ce cas, et qu'il peut aussi exister un point d'équilibre intérieur correspondant à l'équilibre intérieur du système (3.4).

Par linéarisation,

- a.  $E_0^*$  est un point-selle si  $\nu < \gamma + 1$ .
- b.  $E_0^*$  est un nœud stable si  $\nu > \gamma + 1$ .

L'étude de la stabilité du point d'équilibre  $E_1^*$  se fait de manière analogue que celle de  $E_1$ .

La figure 3.2 montre comment interpréter le comportement des solutions du système de départ  $(N, P)$  au voisinage de l'origine à l'aide des systèmes  $(L, P)$  et  $(N, M)$ .

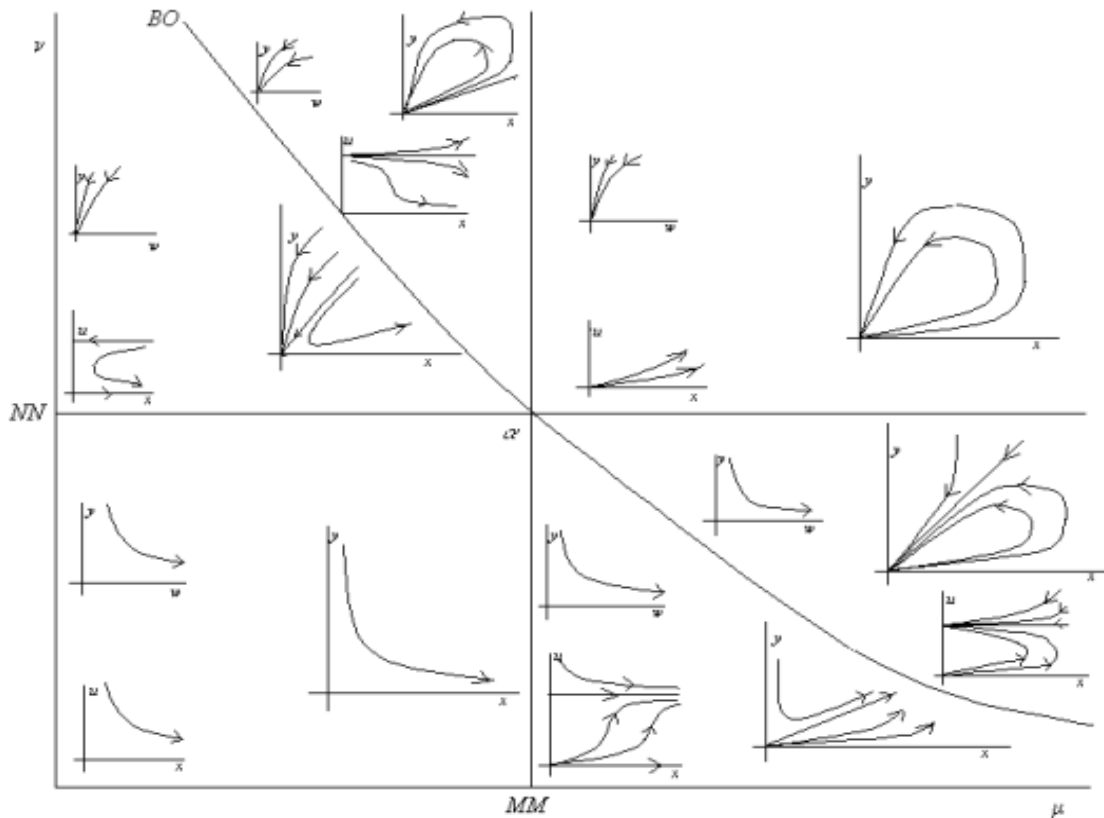


FIGURE 3.2 – [5] Les structures du comportement des trajectoires près de l'origine.  $w$  correspond à notre  $M$ ,  $x$  à  $N$ ,  $y$  à  $P$  et  $u$  à  $L$

□

Par ailleurs, Berezovskaya et ses co-auteurs ont calculé l'expression analytique des trajectoires caractéristiques (ayant une asymptote définie pour  $N, P \rightarrow 0$ ) dans

le cas non-dégénéré

$$(\mu - \gamma - 1)(\gamma + 1 - \nu)\left(\nu - \frac{\mu}{\mu - \gamma}\right) \neq 0$$

Notons que ces asymptotes ne sont pas nécessairement droites, elles peuvent être curvilignes. A partir de maintenant, nous donnons certains des résultats sans démonstration et uniquement à titre indicatif, pour relevé la richesse des portraits de phases comparativement au cas proie-dépendant.

**Lemme 11** [5] Si  $\mu \neq \gamma + 1$ ,  $\nu \neq \gamma + 1$ , alors chaque trajectoire caractéristique du point  $\mathcal{O}$  a une asymptote qui appartient à un des trois types suivants. (Les formes des deux premiers types dépendent d'une constante positive arbitraire  $c$ ).

**Type 1 :**

$$P = cN^{\frac{\gamma}{\nu-1}}(1 + o(1))$$

existe si  $\nu > \gamma + 1$  et correspond aux trajectoires qui tendent vers l'origine quand  $t \rightarrow +\infty$ , (figures 3.1(b) et 3.1(d)).

**Type 2 :**

$$P = cN^{\mu-\gamma}(1 + o(1))$$

existe si  $\mu > \gamma + 1$  et correspond aux trajectoires qui tendent vers l'origine quand  $t \rightarrow -\infty$ , (figures 3.1(c) et 3.1(d)).

Le système (3.2) a plusieurs trajectoires asymptotiques du troisième type :

**Type 3 :**

$$P = c_1N(1 + o(1)), \quad c_1 = \frac{\mu - \gamma - 1}{\gamma + 1 - \nu} \quad (3.7)$$

qui existe si  $c_1 > 0$ .

La séparatrice de l'origine (voir figures 3.1(b) et 3.1(c)) est de la forme (3.7) dans le domaine des paramètres où  $\gamma + 1 < \nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma}$ ; la caractéristique des trajectoires de figure 3.1(d) est de la forme (3.7) dans le domaine de paramètres

$$\begin{cases} \nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma}, & \gamma < \mu < \gamma + 1 \\ \frac{\mu}{\mu - \gamma} < \nu < \gamma + 1, & \mu > \gamma + 1 \end{cases}$$

Le théorème suivant donne de manière exhaustive les différents portraits de phase du modèle ratio-dépendant ainsi que les courbe de bifurcations de passage d'un portrait à un autre.

**Théorème 12** [5] L'espace des paramètres  $(\gamma, \mu, \nu)$  est subdivisé en huit domaines de différents portraits de phase ( voir figures 3.3, 3.4). Les frontières des surfaces entre les domaines correspondent aux bifurcations suivantes :

Apparition ou disparition du point d'équilibre  $\mathcal{B}$

$$\mathbf{BO} : v = \frac{\mu}{\mu - \gamma}$$

$$\mathbf{BA} : \mu = \gamma$$

Changement de la structure topologique de l'origine, dans lequel un secteur nœud apparait-disparait

$$\mathbf{MM} : \begin{cases} \mu = \gamma + 1 \\ v < \gamma + 1 \end{cases}$$

$$\mathbf{NN} : \begin{cases} v = \gamma + 1 \\ \mu < \gamma + 1 \end{cases}$$

Bifurcation supercritique d'Andronov Hopf

$$\mathbf{H} : \begin{cases} v = \frac{\mu \left( \gamma + \frac{\mu}{\mu - \gamma} \right)}{\mu + \gamma} \\ \gamma < \mu < \gamma + 1 \end{cases}$$

$\mathbf{L}$  : Hétéroclines formées par les séparatrices des points d'équilibre  $\mathcal{A}$  et  $\mathcal{O}$  (cette courbe a été obtenue numériquement).

Le système (3.2) admet une intégrale première de la forme :

$$(\gamma + 1) \ln \left( \frac{N + P}{N} \right) - P \left( 1 + \frac{\gamma}{N} \right) = c$$

où  $c$  est une constante arbitraire.

$$\alpha : v = \gamma + 1 = \mu$$

Figure 3.3 représente le portrait de paramètres de dimension 3 du système (3.2) dans le plan  $(\mu, v)$  pour un valeur arbitraire de  $\gamma$  fixée.

La table 3.1 contient des exemples de valeurs des paramètres  $(\mu, v)$  pour  $\gamma = 1.5$  fixé (voir les huit domaines dans les figures 3.3, 3.4).

Domaine	1	2	3	4	5	6	7	8
$\mu$	3	3	2	2	2.1	2.2	1	1
$v$	2	1	1	2.7	2.92	2.92	2.7	1

TABLE 3.1 – Exemples des valeurs des paramètres correspondant aux huit domaines.

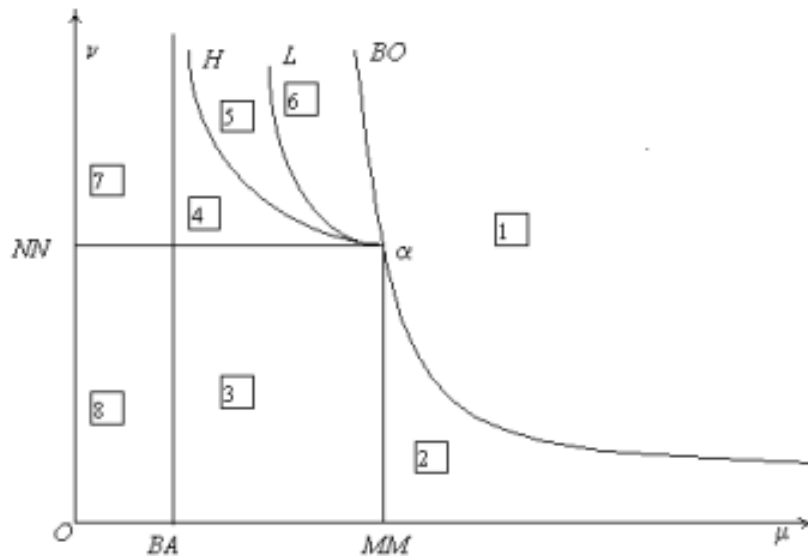


FIGURE 3.3 – [5] Diagramme de bifurcation.

### 3.4 Interprétation de quelques portraits de phase

Dans cette partie on interprète quelques portraits de phase figure 3.4 domaines (1), (2), (3), (7) et (8).

**Une petite capacité de croissance du prédateur**  $0 < \mu < \gamma$

On discute les portraits de phase domaines (7) et (8). On a l'extinction du prédateur car l'origine et le point  $\mathcal{A}$  sont les seuls points d'équilibre. De plus l'équilibre  $\mathcal{A}$  est stable.

Les prédateurs ne peuvent pas se reproduire plus vite pour compenser leur mortalité  $\gamma$ . Notons une différence importante entre les deux portraits de phase (7) et (8). Dans le portrait de phase (8)  $\nu < \gamma + 1$ . D'où la capacité de consommation est faible; par conséquent la population de la proie peut exister. En revanche le portrait (7)  $\nu > \gamma + 1$ . Les deux populations pouvait disparaître.

**Une capacité de croissance intermédiaire**  $\gamma < \mu < \gamma + 1$

Ceci correspond au portrait (3), si de plus la capacité de consommation  $0 < \nu < \gamma + 1$  alors les deux populations coexistent à l'équilibre  $\mathcal{B}$ .

**Une grande capacité de croissance**  $\mu > \gamma + 1$

En fait ils y a deux portraits de phase : (1) et (2). Dans le portrait (1) les deux populations disparaissent à cause du fait que les prédateurs croissent plus rapidement et sont très efficaces puisque la capacité de consommation est très élevée

$$\nu > \frac{\mu}{\mu - \gamma}.$$

Dans le portrait (2) la population coexiste. Notant que la différence entre les



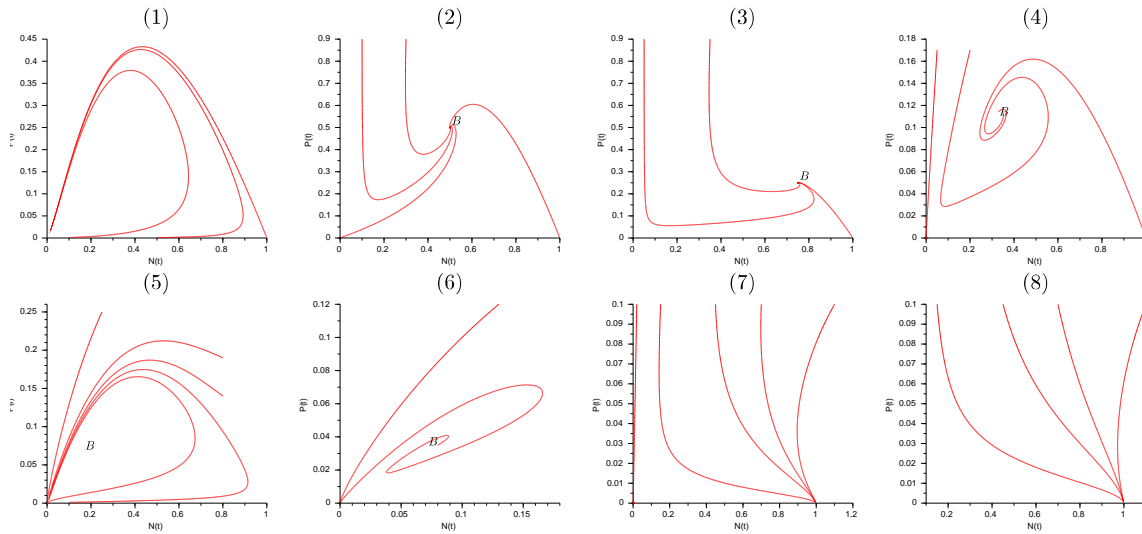


FIGURE 3.4 – Les huit portraits de phase correspondant aux huit domaines.

portraits (1) et (2) est que dans le domaine (2) la capacité de consommation n'est pas grande  $\nu < \frac{\mu}{\mu - \gamma}$ .

Nous avons deux types d'extinction. D'abord il y'a un secteur elliptique dans lequel les trajectoires convergent vers l'origine quand  $t \rightarrow \mp\infty$ ; ceci veut dire que les deux populations avec une condition initiale petite augmentent et après un instant diminuent jusqu'à la disparition des proies et des prédateurs. Pour l'autre type d'extinction (portraits (7) et (8)) la population de la proie converge vers sa capacité limite mais celle du prédateur diminue jusqu'à s'annuler.

La table 3.2 montre les différentes bifurcations entre les domaines (1),(2),(3),(7) et (8).

Domaines	bifurcations
(1) et (2)	Existence d'un secteur elliptique.
(2) et (3)	Apparition/disparition d'un secteur nœud répulsif.
(3) et (8)	Apparition/disparition du point d'équilibre $\mathcal{B}$ .
(7)et (8)	Apparition/disparition d'un secteur nœud attractif.

TABLE 3.2 – Bifurcations des domaines (1),(2),(3),(7) et (8).

# CONCLUSION

Dans ce mémoire nous avons étudié le modèle proie-prédateur ratio-dépendant. En premier temps nous avons rappelé le modèle proie-prédateur classique, puis nous avons, à titre comparatif, proposé d'examiner le modèle proie-prédateur ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg comme suit : d'abord nous avons mené une étude classique `naïve` en termes de positivité, bornitude et stabilité locale. Nous nous sommes heurtés cependant à la particularité des modèles ratio-dépendants, à savoir le fait que l'origine est considérée comme un point d'équilibre `compliqué` non analytique. La diversité du comportement des solutions au voisinage de ce point a été alors partiellement examinée en présentant le travail de Christian Jost, Ovide Arino et Roger Arditi [12] sur l'extinction déterministe dans les modèles de prédation ratio-dépendants. Cette étude s'est faite d'abord par réduction du nombre de paramètres et par des changements de variables consistant en fait à désingulariser le système autour de l'origine (éclatements). Puis nous avons présenté une étude paramétrique du modèle, à l'aide des travaux de Beresovskaya et ses co-auteurs [5] en donnant les structures topologiques au voisinage de l'origine et l'expression analytique des trajectoires caractéristiques. Nous avons présenté les différents portraits de phase du modèle ratio-dépendant. En conclusion, nous devons reconnaître la richesse du modèle d'Arditi-Ginzburg et sa réponse positive aux paradoxes relevés classiquement pour les modèles proie-dépendants.

# BIBLIOGRAPHIE

- [1] Arditi. R., Ginzburg. L. R. Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. *Journal of theoretical biology*, 139(3) : 311-326, 1989.
- [2] Arditi. R., Ginzburg. L. R. *How species interact : altering the standard view on trophic ecology*. Oxford University Press, 2012.
- [3] Auger. P., Lett. C., Poggiale. J. C. *Modélisation mathématique en écologie : Cours et exercices corrigés*. Dunod, 2010.
- [4] Beddington. J. R. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *The Journal of Animal Ecology*, 331-340, 1975.
- [5] Berezovskaya. F., Karev. G., Arditi. R. Parametric analysis of the ratio-dependent predator-prey model. *Journal of Mathematical Biology*, 43(3) : 221-246, 2001.
- [6] Contois. D. E. Kinetics of bacterial growth : relationship between population density and specific growth rate of continuous cultures. *Microbiology*, 21(1) : 40-50, 1959.
- [7] DeAngelis. L. D., Goldstein. R. A., O'neill. R. V. A model for trophic interaction. *Ecology*, 56(4) : 881-892, 1975.
- [8] Freedman. H. I., Mathsen. R. M. Persistence in predator-prey systems with ratio-dependent predator influence. *Bulletin of Mathematical Biology*, 55(4) : 817-827, 1993.
- [9] Gause. G. F. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals. *Journal of Experimental Biology*, 12(1) : 44-48, 1935.
- [10] Getz. W. M. Population dynamics : a per capita resource approach. *Journal of Theoretical Biology*, 108(4) : 623-643, 1984.
- [11] Holling. C. S. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91(5) : 293-320, 1959.
- [12] Jost. C., Arino. O., Arditi. R. About deterministic extinction in ratio-dependent predator-prey models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61(1) : 19-32, 1999.
- [13] Kuno. E. Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural population systems. *Advances in Ecological Research*, 16 :249-337, 1987.

- [14] May. R. M. Complexity and stability in model ecosystems. *Princeton Univ. Press, Princeton. Montague, JR, and Jaenike, J.*(1985). *Nematode parasitism in natural populations of mycophagous Drosophilids. Ecology*, 66 : 624-626, 1973.
- [15] Rosenzweig. M. L. Paradox of enrichment : destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171 : 385-387, 1971.
- [16] Rosenzweig. M. L., MacArthur. R. H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895) : 209-223, 1963.
- [17] Wiens. J. A., Addicott. J. F., Case. T. J., Diamond. J. Overview : the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations *Community ecology*, 665 : 27, 1986.

## ملخص

في هذه المذكرة ندرس نموذج فريسة-مفترس نسبي تابع 'لأرديتي' و 'جينزبيرغ'. نلاحظ من خلال دراسة هذا النموذج خصوصية نماذج النسبية التابعة وهي ان المبدأ نقطة معتدة. سلوك نقطة المبدأ لنموذج النسبي التابع تكمل الخصائص العامة للنموذج.

## Résumé

Dans ce mémoire, nous étudions le modèle proie-prédateur ratio-dépendant d'Arditi-Ginzburg. La particularité mathématique des modèles ratio-dépendants est que l'origine est un point dit 'compliqué'. Le comportement des solutions au voisinage de l'origine du modèle ratio-dépendant en détermine les propriétés globales et riches.

## Abstract

In this dissertation we study the ratio-dependent model of Arditi-Ginzburg. First of all, we note that peculiarity of ratio-dependent models is that the origin is so-called 'complicated' point. The behavior of the solutions in the neighborhood of the origin of these models determines their global properties .