



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE ABOU-BEKR BELKAID - TLEMCCEN

THÈSE

Présentée à :

FACULTE DES SCIENCES – DEPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

Pour l'obtention du diplôme de :

DOCTORAT EN MATHÉMATIQUES

Spécialité: Equations Différentielles Ordinaires

Par :

M^{me} BASSAID SIHAM

Sur le thème

Etude mathématique de quelques problèmes de dynamique des populations

Soutenue publiquement le 29 Avril 2017 à Tlemcen devant le jury composé de :

Mr S. M Bouguima	Professeur	Université de Tlemcen	Président
Mr A. Moussaoui	Professeur	Université de Tlemcen	Directeur de thèse
Mr M.A .Aziz Alaoui	Professeur	Université du Havre, France	Examineur
Mr R. Yafia	Professeur	Université du Ouarzazette, Maroc	Examineur
Mr K. Yadi	Professeur	Université de Tlemcen	Examineur
Mr M.T. Touaoula	Professeur	Université de Tlemcen	Examineur

Remerciements

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

J'adresse mes remerciements par un grand respect et gratitude en particulier à mon directeur de thèse M. le Professeur **A. Moussaoui** qui a dirigé ce travail, de m'avoir encadré et proposé un sujet aussi passionnant et intéressant. Sa disponibilité permanente et son aide m'ont été d'un soutien dont je lui suis particulièrement reconnaissant. Sa compétence et ses conseils m'ont été d'un grand secours.

Je tiens à remercier M. le Professeur **M. Bouguima Sidi Mohamed**, pour l'honneur qu'il me fait en présidant le jury de cette thèse.

Je tiens aussi à remercier les Professeurs **M.A. Aziz Alaoui, Yafia Redoune, Touaoula Mohamed Tarik** et **Yadi Karim** d'avoir accepter de participer au jury qui examinera ce manuscrit.

D'autre part, j'adresse une chaleureuse pensée à toute l'équipe pédagogique du département de Mathématiques surtout le Chef du Département monsieur **M. Mebkhout** pour son soutien pendant les années des études.

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

Bassaid Siham

Table des Matières

Liste des figures	5
Notations	6
INTRODUCTION	7
1 QUELQUES MODÈLES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS	11
1.1 Modèle de dynamique d'une seule population	11
1.1.1 Modèle de croissance linéaire (Le modèle de Malthus)	12
1.1.2 Modèle de croissance logistique	13
1.1.3 Modèle de Gompertz	14
1.1.4 Modèle de croissance avec "Effet Allee"	15
1.2 Modèles avec deux populations	16
1.2.1 Modèle de Lotka-Volterra	17
1.2.2 Différentes formulations de la fonction réponse du prédateur	19
2 PRÉLIMINAIRES	22
2.1 Généralités sur les systèmes dynamiques	22
2.2 Résultats fondamentaux pour les systèmes autonomes	23
2.2.1 Stabilité des points d'équilibre	24
2.2.2 Notions sur la stabilité dans \mathbb{R}^2 :	24
2.2.3 La théorie de stabilité de Lyapunov	25
2.2.4 Critère de Dulac	26

2.2.5	Permanence	27
2.3	Généralités sur les équations différentielles à retard	27
2.4	Autour du théorème de continuation	29
2.4.1	Préliminaires	30
2.4.2	Quelques notions algébriques	31
2.4.3	Degré topologique et ses propriétés	34
2.4.4	Théorème de continuation	35
3	EFFETS DES VARIATIONS DES NIVEAUX D’EAU D’UN LAC ARTIFICIEL SUR LES INTERACTIONS DES ESPÈCES	36
3.1	Introduction	36
3.2	Le modèle proie-prédateur	37
3.3	Résultats mathématiques	39
3.3.1	Positivité de la solution	39
3.3.2	Existence de solutions périodiques positives	40
3.4	Permanence du système et stabilité globale de solution	51
3.4.1	Permanence du système	51
3.4.2	Stabilité globale de la solution 1-périodique positive	54
3.4.3	Extinction des espèces	62
3.5	Exemples numérique	63
3.6	Conclusion	66
4	ÉTUDE MATHÉMATIQUE D’UN MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR AVEC FLUCTUATION	67
4.1	Introduction et modèle mathématique	67
4.2	Positivité et bornitude des solutions	68
4.3	Modèle Proie-prédateur en l’absence des variations des niveaux des eaux	70
4.3.1	Modèle réduit et permanence	70
4.3.2	Analyse d’état d’équilibre	73
4.4	Effet du niveau des eaux	81

4.5 Conclusion	85
Bibliographies	86

Liste des figures

- 1 : Lac de Pareloup.
- 1.2 : Représentation des solutions de l'équation logistique.
- 1.3 : Comparaison des chroniques de l'équation de Gompertz et l'équation logistique.
- 1.4 : Chroniques de l'équation de croissance d'une population avec "Effet Allee".
- 1.5 : Champs de vitesse pour le modèle de Lotka-Volterra .
- 1.6 : Les trajectoires des solutions pour le modèle de Lotka-Volterra.
- 1.7 : Fonction réponse de Lotka-Volterra et Holling.
- 3.1 : Comportement dynamique du système (3.2)
- 3.2 : Permanence et Periodicité de la solution positive du système (3.2)
- 3.3 : Comportement dynamique du système (3.2) $r_1 < \gamma_G$
- 4.1 : Séries chronologiques pour la solution stable
- 4.2 : Solution numérique du système (4.5)
- 4.3 : Illustration de l'application $P : \Delta_+ \rightarrow \Delta_+$
- 4.4 : Comportement dynamique du système à commutation (4.1)-(4.2)

Notations

- \mathbb{R} : Ensemble des nombres réels.
 \mathbb{R}^n : $\mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \dots \times \mathbb{R}$ n fois.
 \mathbb{R}^+ : Ensemble des nombres réels positifs.
 \in : Appartient.
 \subset : Inclus.
 x' : Dérivée de la variable x par rapport au temps t .
 Ω : Ensemble ouvert de \mathbb{R}^n .
 $\partial\Omega$: Frontière de Ω .
 \det : Dètèrminant d'une matrice.
 Tr : Ttrace d'une matrice.
 \max : Maximum.
 \min : Minimum.
 $Ker(A)$: Noyau d'un opérateur linéaire A .
 $Im(A)$: Image d'un opérateur linéaire A .

INTRODUCTION

Comprendre le fonctionnement d'un écosystème est un enjeu majeur pour la gestion des ressources et de l'environnement. Cependant ce but reste difficile à atteindre vue la complexité des systèmes naturels, en particulier dans le milieu aquatique où de très nombreux processus de toutes natures interagissent avec des organismes vivants. Plusieurs questions intéressantes peuvent être posées à propos des écosystèmes, notamment :

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

Pour répondre à ces questions, différentes approches méthodologiques existent. On peut citer l'observation directe du milieu, l'expérimentation *in vitro* et *in situ*, la modélisation mathématique et informatique. Mon travail se situe dans cette dernière direction et consiste en l'élaboration et l'étude, essentiellement théorique, de modèles mathématiques.

La modélisation mathématique est avant tout, l'expression d'une démarche visant à expliquer des relations: dans des phénomènes mettant en jeu des relations entre les abondances de plusieurs populations, elle fournit un système théorique capable de combiner ces quantités suivant des mécanismes connus ou supposés provenant de problèmes écologiques.

Dans la première partie de cette thèse, nous allons étudier l'existence des solutions périodiques pour un système proie-prédateur à retard qui décrit l'interaction entre les espèces

de deux populations de poissons dans le lac de Pareloup dans le sud de la France. Le lac de Pareloup est l'un des cinq plus gros lacs artificiels en France, situé entre Rodez et Millau (1260ha, $168 \times 106m^3$). Sa profondeur maximale est de 37m, et la profondeur moyenne est de 12,5m, ce qui permet de stocker l'eau pendant les saisons de forte demande d'électricité.

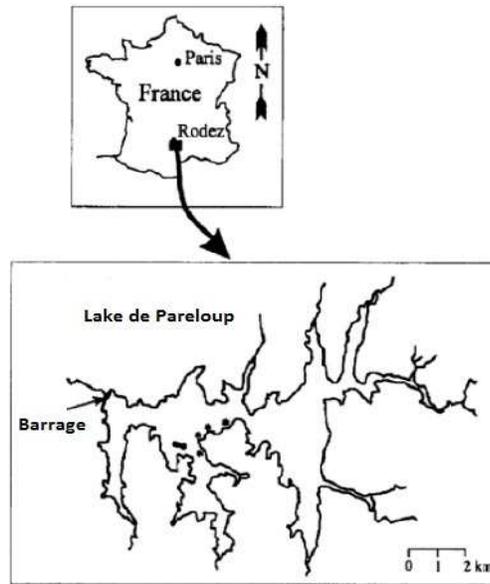


Figure 1: Le lac de Pareloup

La gestion de ce lac est d'une importance écologique considérable. Des variations significatives du niveau des eaux du lac peuvent avoir un fort impact sur la persistance de certaines espèces. En fait, l'augmentation du volume d'eau empêche la capture de la proie par le prédateur. Le même raisonnement est appliqué quand il y a une diminution du volume d'eau, ce qui favorise la capture des proies par le prédateur.

Afin d'être plus réaliste, nous devons prendre en compte ces variations des niveaux des eaux du lac dans les modèles proie-prédateur classiques. Nous proposons un modèle proie-prédateur à retard qui tient compte de ces variations des niveaux des eaux, les résultats obtenus confirment qu'il existe un seuil pour les niveaux des eaux bas et un seuil pour les niveaux des eaux élevés;

entre ces deux seuils, les espèces peuvent coexister, ces deux seuils dépendent des paramètres biologiques du modèle.

Dans la deuxième partie de cette thèse, contrairement à la première partie où nous avons utilisé comme taux de prédation une fonction continue périodique de période annuelle, nous faisons l'hypothèse qu'il y a seulement deux périodes chaque année. Par conséquent, on obtient un système à commutation qui modélise les deux situations avec des niveaux d'eau élevé et faibles. Le taux le plus grand, correspondant au niveau d'eau faible survient au cours de l'automne et l'hiver, alors que le plus petit, correspondant au niveau d'eau élevé résulte à la fois pendant le printemps et l'été. Ainsi, nous considérons que la périodicité se produit dans les taux de prédation qui dépend des niveaux des eaux.

Notre travail est réparti de la manière suivante :

Dans le premier chapitre de cette thèse intitulé : *Quelques modèles de la dynamique des populations*, nous rappelons quelques modèles classiques de la dynamique des populations: modèle de dynamique d'une seule population, modèles avec deux populations sur lesquels on s'est basé pour la construction de notre modèle.

Le deuxième chapitre intitulé : *Préliminaires*, est consacré aux outils mathématiques utilisés dans notre thèse, on donne un rappel sur quelques notions fondamentales des équations différentielles ordinaires et les équations différentielles à retard et on cite le théorème de continuation de Mawhin basé sur le degré topologie de Brower.

Le troisième chapitre intitulé : *Effets des variations des niveaux d'eau d'un lac artificiel sur les interactions des espèces*, nous allons étudier l'existence des solutions périodiques pour un système proie-prédateur à retard qui décrit l'interaction entre deux espèces de poissons dans le lac de Pareloup : le Brochet (prédateur) et le Gardon (proie) qui sont les principales espèces peuplant ce lac, nous montrons que sous certaines conditions, ce système est persistant. De plus, il admet au moins une solution 1- périodique. Ensuite, en construisant une fonction de Lyapunov appropriée, nous obtenons des conditions suffisantes pour la stabilité globale de cette solution.

Dans le dernier chapitre intitulé : *Étude mathématique d'un modèle proie-prédateur avec fluctuation*, nous considérons le cas où la périodicité se produit dans les taux de prédation en

commutant entre deux niveaux comme suit :

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

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

Chapitre 1

QUELQUES MODÈLES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Dans ce chapitre, on se propose d'étudier quelques modèles classiques utilisés en biomathématique pour modéliser l'évolution de populations d'espèce animales. Ces modèles sont élémentaires mais permettent de mettre en évidence quelques phénomènes intéressants. Nous désignons par $N(t)$ la population d'une espèce animale donnée à l'instant t .

La loi d'évolution de la population considérée sera toujours décrite par une équation différentielle (ou aux dérivées partielles) qui exprime une loi de conservation :

$$\frac{dN(t)}{dt} = \textit{naissance} - \textit{décés} + \textit{migrations}.$$

Le processus dit de modélisation consiste à donner un sens au second membre de l'équation précédente.

1.1 Modèle de dynamique d'une seule population

De nombreux modèles de dynamique d'une seule population ont été développés. Cette section présente une revue des modèles les plus classiques. Dans le cas d'une population isolée, la

variable d'état est l'effectif de la population, c'est-à-dire le nombre d'individus $N(t)$ de cette population à un instant t . Parfois, la variable utilisée est la densité d'individus qui représente le nombre d'individus par unité de surface. La forme générale de la loi de croissance de la population est la suivante :

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

avec la condition initiale $N(t_0) = N_0$.

1.1.1 Modèle de croissance linéaire (Le modèle de Malthus)

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

$$\underbrace{Variation}_{N'(t)} = \underbrace{\text{nombre de naissances}}_{N_n} - \underbrace{\text{nombre de morts}}_{N_m}.$$

À la fin du XVIII^e siècle, Malthus prédisait que les populations évoluaient de façon exponentielle. Son analyse consistait à dire que le nombre de naissances ainsi que le nombre de décès sont proportionnels au nombre d'individus dans la population, ainsi :

$$N_n = \lambda N(t), \quad N_m = \mu N(t),$$

où λ et μ représentent respectivement le taux de natalité et le taux de mortalité. Ceci se traduit par l'équation différentielle très simple :

$$N'(t) = a N(t),$$

où $a = \lambda - \mu$ est le taux d'accroissement naturel,

ou encore :

$$N(t) = N(t_0) e^{a(t - t_0)}.$$

Ce modèle se traduit par trois types de comportement possibles selon les valeurs des taux de natalité et mortalité. En effet, si le taux d'accroissement naturel est positif $\lambda > \mu$, on observera une croissance exponentielle aboutissant à un développement infini. S'il est nul, $\lambda = \mu$, on

verra une stagnation à $N(t) = N_0$. S'il est négatif $\lambda < \mu$, il se produira un décroissement exponentiel jusqu'à extinction d'espèce.

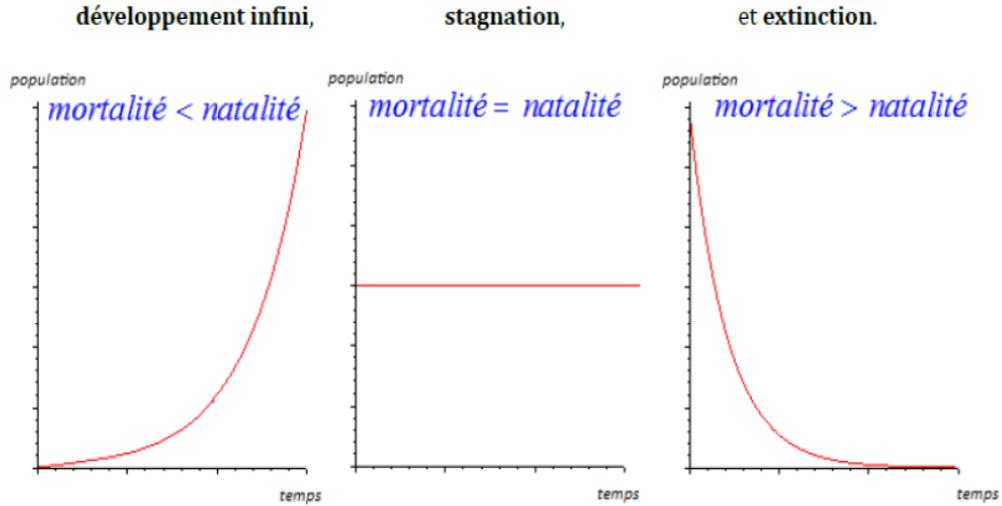


Figure 1.1 : Les évolutions possibles du modèle linéaire

1.1.2 Modèle de croissance logistique

En 1836, Verhulst proposa de modifier le modèle précédent de manière à modérer la croissance de la population décrite par le modèle de Malthus. Il proposa alors l'équation différentielle suivante :

$$\frac{d N}{d t} = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right) = f(N).$$

r et K désignant deux constantes strictement positives.

Ce modèle est dit de croissance logistique. La constante K est la charge utile de l'environnement (elle est fonction de la capacité du milieu en nourriture de soutien). Ce modèle présente deux points d'équilibre: l'origine et K . Pour déterminer la stabilité des équilibres, calculons la dérivée de la fonction $f(N)$:

$$\frac{d f}{d N} = r - 2 r \frac{N}{K}.$$

La valeur de cette dérivée à l'origine est r , et $-r$ en K . Par conséquent, l'origine est instable

et K est un équilibre stable. Pour toute condition initiale strictement positive, nous avons :

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

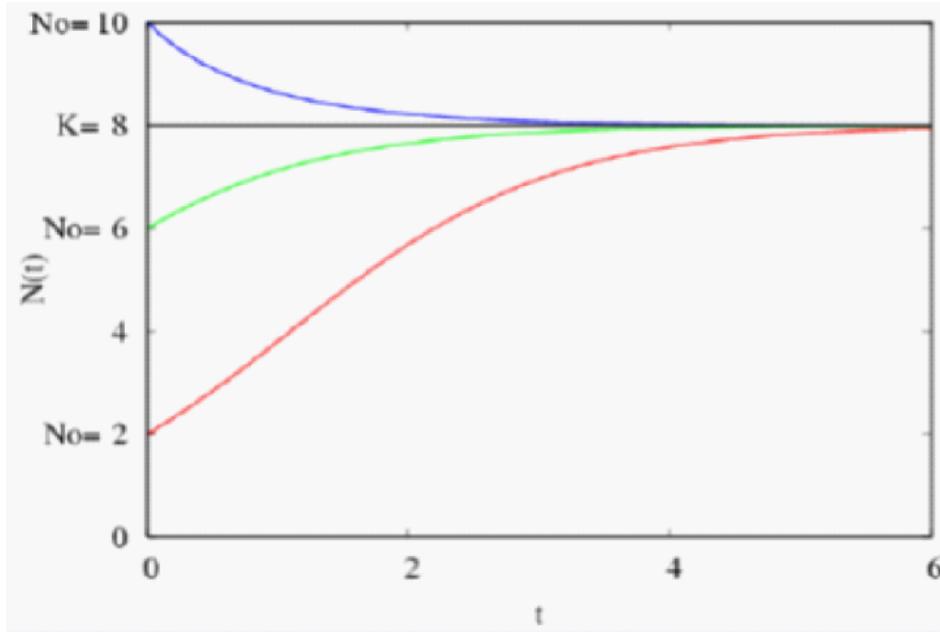


Figure 1.2 : Représentation des solutions de l'équation logistique

1.1.3 Modèle de Gompertz

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

$$\frac{dN}{dt} = a N \ln\left(\frac{K}{N}\right) = f(N),$$

où a et K sont des constantes strictement positives, a est le taux de croissance intrinsèque et K est la capacité limite du milieu. Cette équation possède également deux équilibres, l'origine et la capacité limite K . La dérivée de la fonction $f(N)$ s'écrit dans ce cas :

$$\frac{df}{dN} = a\left(\ln\left(\frac{K}{N}\right) - 1\right).$$

La dérivée vaut $-a$ en K , ce qui montre que K est stable. Par contre, la dérivée n'est pas définie à l'origine. Dans ce cas, il est utile d'étudier la fonction $f(N)$. Cette fonction est strictement positive pour $0 < N < K$ et tend vers $+\infty$ lorsque $N \rightarrow 0^+$. Par conséquent, la population croît pour toute valeur, $0 < N < K$. La vitesse de croissance devient infinie à l'origine. Il est clair que l'origine est instable car toute condition initiale proche de l'origine et positive donne lieu à une augmentation de l'effectif et donc à une solution qui s'éloigne de 0. L'équation de Gompertz possède un comportement dynamique qualitativement équivalent à celui de l'équation logistique.

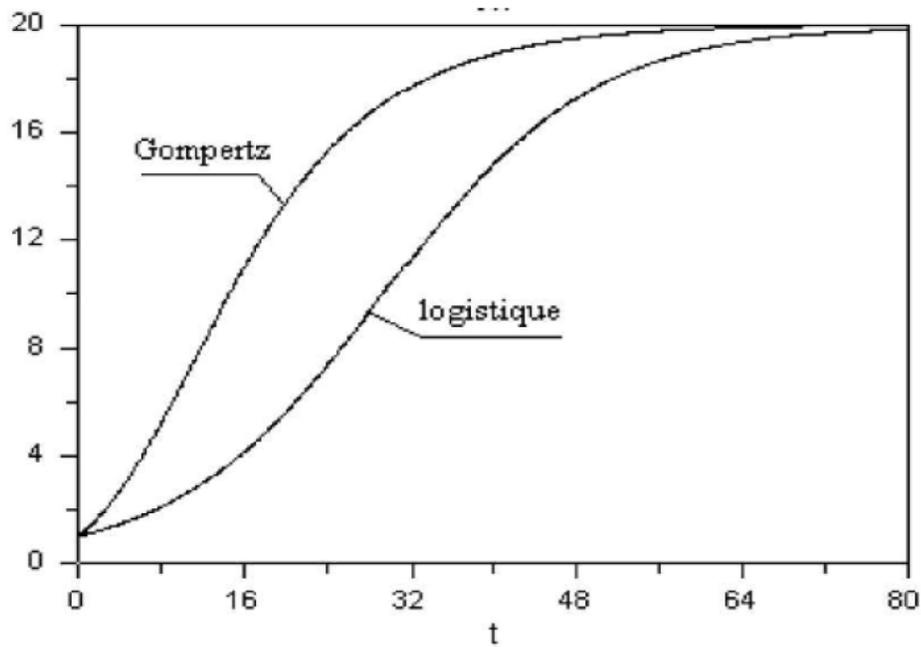


Figure 1.3 : Comparaison des chroniques de l'équations de Gompertz et de l'équation logistique

1.1.4 Modèle de croissance avec "Effet Allee"

Le modèle est exprimé par l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = r N (N - M)(K - N) = f(N),$$

avec $0 < M < K$. Cette équation admet trois points d'équilibre, l'origine, M et K . La dérivée de la fonction $f(N)$ est la suivante :

$$\frac{df}{dN} = r(-3N^2 + 2(M + K)N - M K).$$

A l'origine, cette dérivée vaut $-rMK < 0$. Elle prend les valeurs $rM(K - M) > 0$ en M et $rK(M - K) < 0$ en K . En conséquence, l'origine et K sont stables, alors que l'équilibre intermédiaire M est instable.

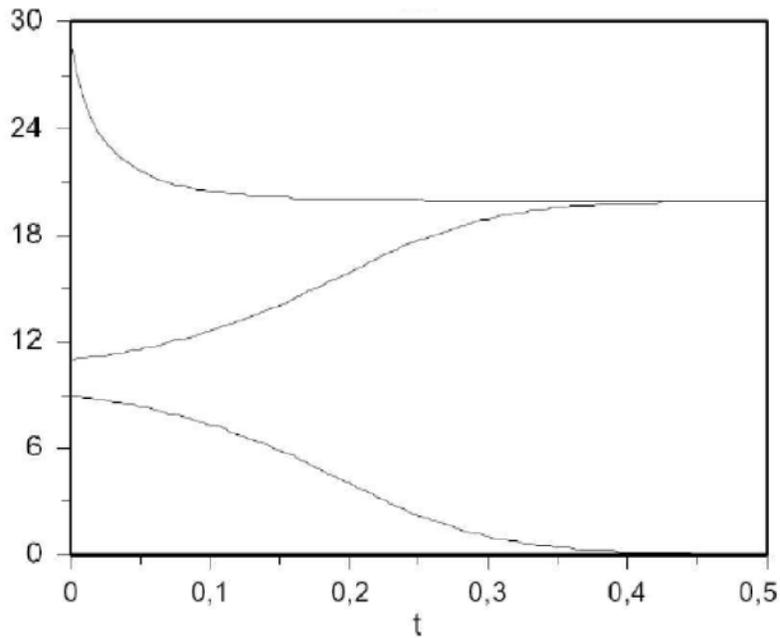


Figure 1.4 : Chroniques de l'équation de croissance d'une population avec "Effet Allee"

1.2 Modèles avec deux populations

D'une manière générale, la structure d'un modèle écologique qui dépend continûment du temps et qui décrit les interactions entre un prédateur et sa proie en tenant compte du fait que l'évolution des espèces par unité de temps, est la différence entre le nombre de naissances et le

nombre de décès, est la suivante :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = F_1(N) N - F(N, P) P, \\ \frac{dP}{dt} = e F(N, P) P - F_2(P) P, \end{cases} \quad (1.1)$$

où N , représente la densité de la population des proies et P , la densité de celle des prédateurs. $F_1(N)$ est le taux de croissance de la proie en l'absence du prédateur. $F(N, P)$ représente **la réponse fonctionnelle** du prédateur à la proie, quand elle figure dans l'équation de la proie, i.e. le nombre de proies consommées par un prédateur par unité de temps. $F(N, P)$ modélise **la réponse numérique** du prédateur, i.e. le taux de croissance du prédateur quand elle est dans l'équation de ce dernier. Dans la première équation, $F(N, P)$ décrit comment varie le taux de consommation du prédateur en fonction de la densité des proies et dans la seconde, comment le taux de reproduction de ce dernier change en fonction de la densité des proies. e est un taux de conversion: il mesure le nombre de proies consommées nécessaires pour avoir un nouveau prédateur, $F_2(P)$ est le taux de mortalité du prédateur en absence de la proie.

1.2.1 Modèle de Lotka-Volterra

La première tentative majeure pour modéliser l'existence et l'évolution des espèces est due au physico-chimiste américain Lotka (1925) et indépendamment, au mathématicien italien Volterra (1926). Ces modèles, connus sous le nom de Lotka- Volterra, constituent le thème dominant de la théorie de la dynamique des populations en biomathématiques, et, restent toujours d'actualité. Le système classique de Lotka-Volterra qui traduit la dynamique de l'interaction entre une population de proies N et celle des prédateurs P , est un cas particulier du système (1.1). Il se présente comme suit :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r N - a N P, \\ \frac{dP}{dt} = b N P - m P, \end{cases} \quad (B1)$$

Les différents termes de l'équation (B1) ont les définitions suivantes :

- rN mesure le taux de croissance de la population des proies en l'absence du prédateur, r représente le taux instantané de croissance net par individu au sein de la population des proies.

- aNP représente le taux de consommation des proies, ou le taux de mortalité de celles-ci dû à l'attaque des prédateurs; $a > 0$, qui a un effet négatif sur la croissance de la population des proies, est le taux instantané de consommation des prédateurs.

- bNP est le taux de régénérescence de la progéniture des prédateurs; il est directement proportionnel au nombre de proies consommées (où $b = ea$ et e est la constante qui mesure la conversion des proies consommées en nouveaux prédateurs).

- mP représente le taux de mortalité des prédateurs en l'absence des proies; m est le taux instantané de mortalité des prédateurs en l'absence des proies.

L'analyse mathématique permet de démontrer que le système (B1) admet deux points d'équilibres: l'origine $(0,0)$ et l'équilibre intérieur $(\frac{m}{b}, \frac{r}{a})$.

Il a été expliqué dans plusieurs ouvrages (Murray [36], Auger [2]) que l'origine $(0,0)$ est instable et que tous les solutions strictement positives sont périodiques; (voir figures 1.5, 1.6).

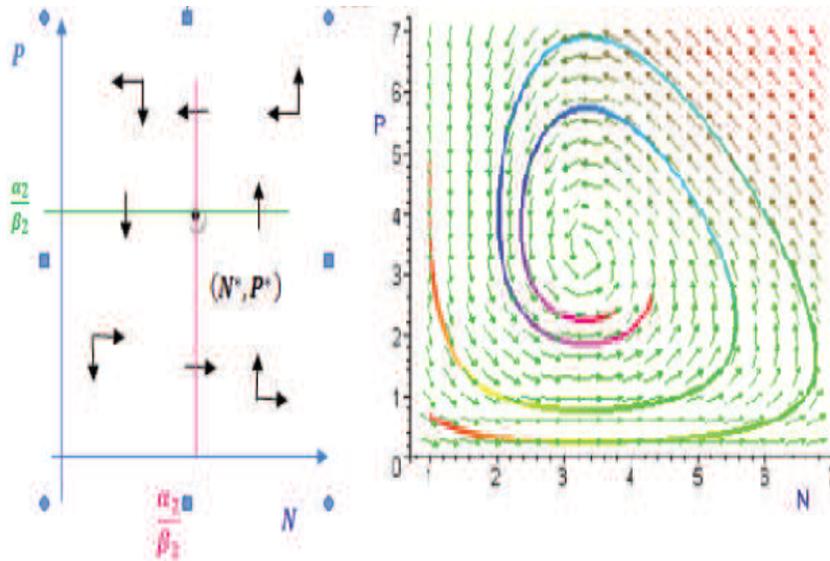


Figure 1.5 : Champs de vitesse pour le modèle de Lotka-Volterra

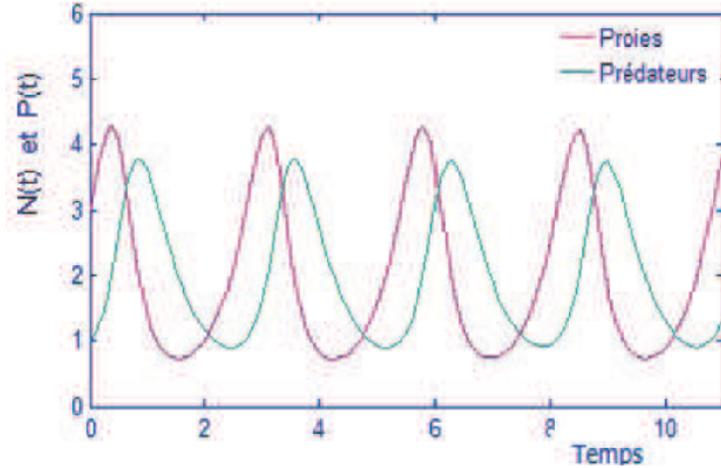


Figure 1.6 : Les trajectoires des solutions pour le modèle de Lotka-Volterra

1.2.2 Différentes formulations de la fonction réponse du prédateur

Depuis le modèle de Lotka-Volterra, de nombreuses études ont contribué à exprimer de différentes manières les taux de croissance des populations et leurs interactions. Les systèmes prédateur-proie ainsi générés exhibent des dynamiques très variées. Différentes expressions relatives à la réponse fonctionnelle du prédateur sont présentées dans le Tableau 1. Un aspect biologique important de ces systèmes dynamiques est la manière avec laquelle les prédateurs interagissent. Selon Holling, l'alimentation est composée de deux types d'activité: la recherche de proies et leur capture. Holling suppose:

- (i) que le temps total dédié à l'alimentation est la somme du temps de recherche t_r et du temps de capture t_h , et
- (ii) que le temps de capture de chaque proie t_h est une constante.

Soit a le taux d'attaques réussies; c'est le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps de recherche. On peut écrire

$$F = \frac{\text{Nombre de proies consommées par prédateur}}{\text{Temps total d'alimentation}} = \frac{at_r}{t_r + at_r t_h}.$$

La réponse fonctionnelle du prédateur peut donc finalement être exprimée sous la forme suivante:

$$F = \frac{a}{1 + a t_h},$$

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

L'hypothèse la plus simple pour la formulation du taux d'attaque des proies, et qui correspond à la réponse fonctionnelle de type I de Holling, est une simple proportionnalité avec le nombre de proies présentes dans le milieu: $a = bN$, avec b une constante positive. cette réponse fonctionnelle s'appelle aussi la fonction de réponse de Lotka-Voltéra.

Cependant, il est évident que cette fonction réponse est irréaliste. En effet, F est proportionnelle à N , cela veut dire que le nombre de proies ingurgitées par un seul prédateur peut être très grand si N est grand. On doit plutôt s'attendre à une limitation du nombre de proies tuées et ingurgitées par un prédateur même si la densité des proies est grande. Les capacités physiologiques d'absorption de proies par un prédateur sont limitées, et même si un grand nombre de proies sont disponibles, un prédateur ne pourra pas absorber un nombre de proies supérieur à cette limite. Il est donc plus réaliste de concevoir une fonction réponse présentant un effet de saturation avec la densité des proies, comme le montre la figure (1.7).

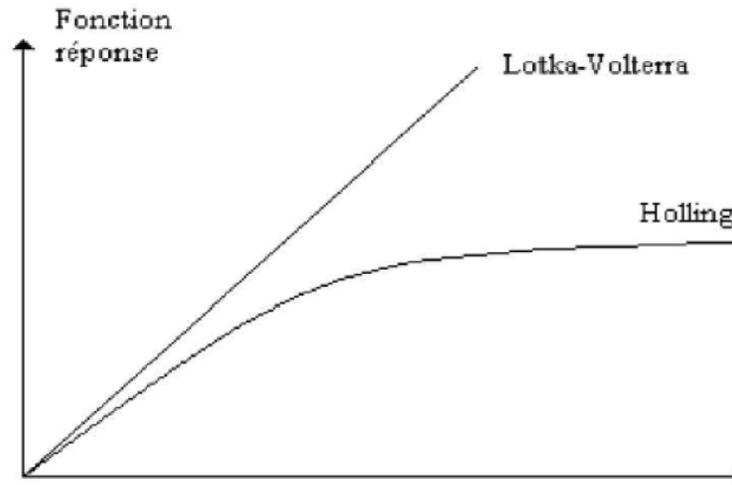


Figure 1.7 : Fonction réponse de Lotka-Volterra et Holling

Une telle fonction réponse présentant un plateau pour les grandes densités de proies est dite fonction réponse de type *II*. La fonction de type *II* dite de Holling est la suivante :

$$F = \frac{bN}{N + D},$$

où D est une constante positive.

La réponse fonctionnelle de type *III* correspondant à un taux d'attaque proportionnel à N^2 tend à représenter le fait que les prédateurs sont moins efficaces dans la capture des proies lorsque celles-ci sont en faible effectif. Une deuxième famille de modèles suppose l'existence d'une interférence entre les prédateurs, telle que la compétition trophique, la compétition reproductrice (recherche de reproducteurs, de sites de ponte), la transmission de maladies, le cannibalisme, l'émigration densité-dépendante, le comportement territorial . Dans cette catégorie, la réponse fonctionnelle la plus fréquente utilisée est peut être celle de Hassel et Varley. Elle implique que le taux d'attaque décroît lorsque P augmente et que pour une densité donnée de proies N , plus le nombre de prédateurs P est élevé, plus le taux de consommation F par prédateur est faible (Tableau 1). Cette formulation très générale de réponse fonctionnelle avec interférence permet son application à un grand nombre de systèmes prédateurs proie.

Hypothèses	Taux d'attaque	Réponse fonctionnelle	Références
Pas d'interactions entre les prédateurs ("laisser-faire")	$a = bN$	$F = \frac{bN}{1 + bt_h N}$	type II, Holling 1959
	$a = bN^2$	$F = \frac{bN^2}{1 + bt_h N^2}$	type III, Holling 1959
Interférences entre les prédateurs	$a = \frac{QN^n}{P^m}$	$F = \frac{t_h^{-1} N^n}{(Qt_h)^{-1} P^m + N^n}$	Hassel et Varley 1969
	$a = Q\left(\frac{N}{P_0 + P}\right)$	$F = \frac{t_h^{-1} N}{(Qt_h)^{-1} (P_0 + P) + N}$	De Angelis <i>et col.</i> 1975
	$a = Q\left(\frac{N}{N + P}\right)$	$F = \frac{Q(1 + t_h)^{-1} N}{(1 + t_h)^{-1} P + N}$	Getz 1984
Interférence et ratio dépendance	$a = Q\left(\frac{N}{P}\right)$	$F = \frac{QN}{P + Qt_h N}$	Arditi et Ginzburg 1989

Tableau 1

Chapitre 2

PRÉLIMINAIRES

Dans ce chapitre, on rappelle quelques notions générales qui seront utilisées dans la suite.

2.1 Généralités sur les systèmes dynamiques

Soit U un ouvert de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ et

$$f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$$

une application continue. On considère l'équation différentielle

$$x' = f(t, x), \quad (t, x) \in U. \tag{2.1}$$

Définition 2.1 (Solution locale) Une solution de (2.1) sur un intervalle $I \subset \mathbb{R}$ est une fonction dérivable $x : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ telle que

1. $(\forall t \in I) \quad (t, x(t)) \in U,$
2. $(\forall t \in I) \quad x'(t) = f(t, x(t)).$

Définition 2.2 (Problème de Cauchy) Etant donné un point $(t_0, x_0) \in U$, le problème de Cauchy consiste à trouver une solution $x : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ de (2.1) sur un intervalle I contenant t_0 dans son intérieur, telle que $x(t_0) = x_0$.

Définition 2.3 On dira que l'application $f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$ est localement lipschitzienne si et seulement si, quelque soit $(t_0, y_0) \in U$, il existe un voisinage ouvert $U_0 \subset U$ de (t_0, y_0) , tel qu'il existe une constante $L > 0$ vérifiant:

$$\forall (t, y), (t, x) \in U_0, \quad \|f(t, y) - f(t, x)\| < L \|y - x\|.$$

Théorème 2.1 (Cauchy-Lipschitz) [7]

Si $f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$ est localement lipschitzienne en x , alors il existe $a > 0$, tel que pour tout $(t_0, x_0) \in U$, le problème de Cauchy

$$\begin{cases} x' = f(t, x), \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (2.2)$$

admet une unique solution dans $[t_0 - a, t_0 + a]$.

Définition 2.4 (Solution périodique) Soit $x(t)$ une solution de (2.1). On dit que $x(t)$ est une solution périodique s'il existe $T > 0$ tel que $x(t + T) = x(t)$ pour tout $t \in \mathbb{R}$.

Théorème 2.2 (Théorème du point fixe de Brouwer) [44]

Soit M un compact, convexe non vide de \mathbb{R}^n et $g : M \rightarrow M$ une application continue. Alors g admet au moins un point fixe dans M .

Définition 2.5 (Ensemble invariant) Un sous-ensemble $D \subset \mathbb{R}^n$ est dit **positivement invariant** pour (2.2) si chaque fois que $x_0 \in D$, $x(t)$ reste dans D pour tout $t \geq t_0$.

2.2 Résultats fondamentaux pour les systèmes autonomes

On considère le système autonome:

$$\dot{x} = f(x), \quad (2.3)$$

avec $f : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ localement lipschitzienne sur D pour assurer l'existence et l'unicité locale. Une première approche pour l'étude des systèmes dynamiques consiste à rechercher les points d'équilibre. En pratique, on s'intéresse aux points d'équilibre qui possèdent certaines propriétés de stabilité.

Définition 2.6 (Point d'équilibre) On appelle point critique ou point d'équilibre du système (2.3), tout point $x^* \in \mathbb{R}^n$ tel que

$$f(x^*) = 0.$$

2.2.1 Stabilité des points d'équilibre

Soit x^* un point d'équilibre de (2.3)

Définition 2.7 L'équilibre x^* est dit stable si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\eta > 0$ tel que pour toute solution $x(t)$ de (2.3) on a

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

Définition 2.8 Le point d'équilibre x^* est dit instable s'il n'est pas stable.

Définition 2.9 L'équilibre x^* est dit asymptotiquement stable s'il est stable, et il existe $r > 0$ tel que pour toute solution $x(t)$ de (2.3) on a

$$\|x(0) - x^*\| < r \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} \|x(t) - x^*\| = 0.$$

2.2.2 Notions sur la stabilité dans \mathbb{R}^2 :

Dans ce paragraphe, on se restreint au plan réel. Toutes les définitions et propositions qui vont suivre seront énoncées pour la dimension $n = 2$.

Définition 2.10 Le système linéarisé de

$$\dot{x} = f(x),$$

autour d'un point d'équilibre x^* est défini par

$$\dot{y}(t) = D_f(x^*) y(t), \tag{2.4}$$

où $D_f(x^*)$ est la différentielle de f au point x^* .

Remarque 2.1 Dans la pratique, dans le cas des systèmes non linéaires, souvent nous étudions la stabilité locale d'un point d'équilibre en linéarisant le système autour de ce point.

Théorème 2.3 [31]

Soit le système différentiel linéaire (2.4) et soit $\delta = \det D_f(x^*)$ et $\tau = \text{tr } D_f(x^*)$

a) Si $\delta < 0$ alors le point d'équilibre x^* est un point-selle .

b) Si $\delta > 0$ et $\tau^2 - 4\delta \geq 0$, alors le point d'équilibre x^* est un noeud, il est stable si $\tau < 0$ et instable si $\tau > 0$.

c) Si $\delta > 0$ et $\tau^2 - 4\delta < 0$, alors le point critique $x = x^*$ est un foyer ; il est stable si $\tau < 0$ et instable si $\tau > 0$.

d) Si $\delta > 0$ et $\tau = 0$, on peut rien dire.

2.2.3 La théorie de stabilité de Lyapunov

Les fonctions de Lyapunov jouent un rôle très important dans l'étude des systèmes dynamiques. Elles permettent dans le cas où le théorème de linéarisation ne s'applique pas de montrer qu'un point d'équilibre est asymptotiquement stable. L'idée développée par A. M. Lyapunov a été d'introduire des fonctions réelles et étudier leur variation le long des trajectoires du système (2.3).

Soit $V : D \rightarrow \mathbb{R}^2$ une fonction de classe C^1 sur un domaine D contenant l'origine. On notera par \dot{V} la fonction définie par :

$$\dot{V}(x) = \sum_{i=1}^2 \frac{\partial V}{\partial x_i} f_i(x).$$

C'est la dérivée de V le long des solutions de (2.3)

Théorème 2.4 (Lyapunov) [9]

Soit $x^* = 0$ un point d'équilibre de (2.3) (sans perte de généralité on prend l'équilibre exactement l'origine). Soit $D \subset \mathbb{R}^2$ un domaine contenant l'origine x^* et $V : D \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction de classe C^1 telle que

1. $V(0) = 0$,

2. $\forall x \in D - \{0\}, V(x) > 0$,

3. $\forall x \in D, \dot{V}(x) \leq 0$.

Alors 0 est stable. Si de plus $\dot{V}(x) < 0$ et $\dot{V}(0) = 0$ pour tout $x \in D - \{0\}$, alors 0 est asymptotiquement stable.

Théorème 2.5 [9]

Soit $x^* = 0$ un point d'équilibre de (2.3) et soit $V : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction de classe C^1 vérifiant :

1. $\forall x \neq 0 \quad V(x) > 0, \quad V(0) = 0,$

2. $\forall x \neq 0, \dot{V}(x) < 0$ et $\dot{V}(0) = 0,$

3. $\|x\| \rightarrow +\infty \Rightarrow V(x) \rightarrow +\infty.$

Alors 0 est globalement asymptotiquement stable.

2.2.4 Critère de Dulac

Dans ce paragraphe, nous nous intéressons aux systèmes dynamiques dans le plan. Nous allons présenter un résultat significatif sur la non-existence des solutions périodiques: le critère de Dulac. Ce critère est un outil très important qui assure la non-existence des solutions périodiques. Soit le système planaire

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f(x_1, x_2), \\ \dot{x}_2 = g(x_1, x_2), \\ x(0) = x_0 = (x_1(0); x_2(0)) \end{cases} \quad (2.5)$$

Théorème 2.6 (Critère de Dulac) [44]

Supposons que $D \subset \mathbb{R}^2$ est simplement connexe. Si la divergence $\frac{\partial f}{\partial x_1} + \frac{\partial g}{\partial x_2}$ n'est pas identiquement nulle et de signe constant sur D , alors (2.5) n'admet pas des solutions périodiques dans D .

Théorème 2.7 (Poincaré-Bendixson) Soit $K \subset \mathbb{R}^2$ un compact. Supposons que la solution $x(t)$ du système (2.5) reste dans K , pour tout $t \geq 0$, alors

i) ou bien $x(t)$ est une orbite périodique de (2.5).

- ii) ou bien $x(t)$ converge vers une solution périodique de (2.5).
- iii) ou bien $x(t)$ converge vers un point d'équilibre de (2.5) .

2.2.5 Permanence

Dans ce paragraphe, nous rappelons la définition de la permanence.

Définition 2.11 [10]

Pour un système différentiel, une composante $x(t)$ est dite permanente s'il existe $0 < \alpha < \beta$, tels que pour toute condition initial $x(0) > 0$, on a :

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

Un système est permanent si toutes ses composantes sont permanentes.

2.3 Généralités sur les équations différentielles à retard

Dans ce paragraphe, nous rappelons les résultats essentiels de la théorie des équations différentielles à retard.

Supposons $r \geq 0$ est un nombre réel donné. $\mathbb{R} =] - \infty, +\infty[$, $C([a, b])$ l'espace de Banach des fonctions continues de l'intervalle $[a, b]$ dans \mathbb{R}^n muni de la topologie de la convergence uniforme. Si $[a, b] = [-r, 0]$, nous posons $C = C([-r, 0], \mathbb{R}^n)$ et nous désignons la norme d'un élément ϕ dans C par $\|\phi\| = \sup_{a \leq \theta \leq b} |\phi(\theta)|$. Si

$$\sigma \in \mathbb{R}, A \geq 0, x \in C([\sigma - r, \sigma + A], \mathbb{R}^n),$$

alors pour tout $t \in [\sigma, \sigma + A]$, on définit $x_t \in C$ de la manière suivante :

$$x_t(\theta) = x(t + \theta), \theta \in [-r, 0].$$

Soit D est un sous ensemble de $\mathbb{R} \times C$ et $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction donnée.

Définition 2.12 On appelle équation différentielle avec retards (ou à arguments retardés) $RDDE(f)$ ou encore équation différentielle fonctionnelle avec retards $RFDE(f)$ sur D l'équation

suivante:

$$x'(t) = f(t, x_t). \quad (2.6)$$

Définition 2.13 Une fonction x est appelée solution de (2.6) sur $[\sigma - r, \sigma + A]$ s'il existe $\sigma \in \mathbb{R}$, $\phi \in C$ tels que, si $x \in C([\sigma - r, \sigma + A], \mathbb{R}^n)$, $(t, x_t) \in D$ et x_t satisfait l'équation (2.6) pour tout $t \in [\sigma, \sigma + A]$. Etant donné $\sigma \in \mathbb{R}$, $\phi \in C$, on dit que $x(\sigma, \phi)$ est solution de l'équation (2.6) avec les valeurs initiales ϕ et σ , s'il existe $A \geq 0$ de telle sorte que $x(\sigma, \phi)$ est une solution de (2.6) sur $[\sigma - r, \sigma + A]$ et $x_\sigma(\sigma, \phi) = \phi$.

Si la solution de l'équation (2.6) est unique, alors, nous pouvons définir, pour tout $t \geq 0$ et pour tout $(\sigma, \phi) \in \mathbb{R} \times C$

$$T(t) : \phi \rightarrow x_t(\sigma, \phi).$$

On appelle $T(t)$ la solution de

$$\begin{aligned} x'(t) &= f(t, x_t) \quad t \geq \sigma, \\ x_\sigma &= \phi. \end{aligned}$$

Définition 2.14 On dit que l'équation (2.6) est linéaire si $x'(t) = L(t, x_t) + h(t)$ où $L(t, x_t)$ est linéaire en x_t ; linéaire et homogène si $h \equiv 0$ et linéaire non homogène si $h(t) \neq 0$.

Définition 2.15 On dit que l'équation (2.6) est autonome si $f(t, x_t) = g(x_t)$ où g ne dépend pas de t . Dans le cas contraire, on dit que (2.6) est non autonome.

Remarque 2.2 Trouver une solution de l'équation (2.6) avec les données initiales (σ, ϕ) , $\sigma \in \mathbb{R}$, $\phi \in C$ revient à résoudre l'équation intégrale suivante

$$\begin{aligned} x(t) &= \phi(0) + \int_\sigma^t f(t, x_t) \quad \text{pour } t \geq \sigma, \\ x_\sigma &= \phi. \end{aligned}$$

Pour montrer l'existence de la solution relativement à $(\sigma, \phi) \in \mathbb{R} \times C$, on considère $\alpha > 0$ et toute fonction continue x sur $[\sigma - r, \sigma + \alpha]$ qui coïncide avec ϕ sur $[\sigma - r, \sigma + \alpha]$. Les valeurs des fonctions x définies sur $[\sigma - r, \sigma + \alpha]$ doivent satisfaire $|x(t) - \phi(0)| \leq \beta$. L'application usuelle

T obtenue à partir de l'équation intégrale correspondante est définie, en outre, on peut choisir α et β de telle sorte que T envoie cette classe de fonction sur elle-même et soit complètement continue (c'est à dire, que l'application T est continue et transforme tout ensemble borné en ensemble relativement compact). On obtient l'existence en appliquant le théorème du point fixe de Schauder[10].

Théorème 2.8 (Existence)[10]

Dans l'équation (2.6), Supposons que D est un sous ensemble ouvert de $\mathbb{R} \times C$ et f une fonction continue sur D .

Si $(\sigma, \phi) \in D$, alors, il existe une solution de (2.6) passant par (σ, ϕ) .

Définition 2.16 *On dit que $(t, \phi) \rightarrow f(t, \phi)$ est de Lipschitz par rapport à ϕ dans l'ensemble K de $\mathbb{R} \times C$ s'il existe une constante $k > 0$ telle que, pour tout $(\sigma, \phi_i) \in K, i = 1, 2$, on a:*

$$|f(t, \phi_1) - f(t, \phi_2)| \leq k|\phi_1 - \phi_2|.$$

Théorème 2.9 (unicité)[10]

Supposons que D est un ensemble ouvert de $\mathbb{R} \times C$, que $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ est continue et lipschizienne dans tout sous ensemble compact de D par rapport à ϕ . Si $(\sigma, \phi) \in D$ alors il existe une solution unique de l'équation (2.6) relativement à (σ, ϕ) .

Dans ce qui suit, nous présentons un résultat fondamental : Le théorème de continuation de Mawhin qui est utilisé dans cette thèse pour démontrer l'existence de solutions périodiques.

2.4 Autour du théorème de continuation

La théorie du degré de coïncidence a été introduit par les mathématiciens R.Gaines et J. Mawhin dans les années 1970. Quelque temps plus tard, Mawhin continua à développer la théorie afin de proposer une technique sur l'existence de solutions d'équations non linéaires ce qui lui confère le nom du **théorème de continuation de Mawhin**. La théorie du degré de coïncidence a fourni d'importants résultats dans le domaine de l'analyse fonctionnelle et des équations différentielles.

2.4.1 Préliminaires

Soit X et Y deux espaces vectoriels, $L : X \rightarrow Y$, une application linéaire et $N : X \rightarrow Y$ une application continue. On s'intéresse dans cette partie à l'existence et au nombre de solutions de l'équation

$$Lx = Nx. \quad (2.7)$$

Il est évident que dans le cas où N est linéaire, si le déterminant du jacobien de L est non nul alors l'équation (2.7) admet une et une seule solution. Ces conditions sont suffisantes mais pas nécessaires. Si le déterminant du jacobien de L est nul, l'équation (2.7) peut avoir plusieurs solutions.

Pour le cas non linéaire, nous définissons la notion du degré topologique à la place du déterminant. Nous étudions l'existence de solutions de (2.7) dans un ouvert borné Ω de X .

Définition 2.17 *Équicontinuité*

Une famille de fonctions F définie sur un espace métrique (X, d) est dite équicontinue si:

$$\forall x \in X, \forall \varepsilon > 0, \exists \delta > 0, \text{ tel que } \forall y \in X \text{ avec } d(x, y) < \delta,$$

$$\text{on a } |f(x) - f(y)| < \varepsilon.$$

Définition 2.18 *Espace métrique compact*

On dit qu'un espace métrique (E, d) est compact si toute suite d'éléments de (E, d) admet une suite extraite qui converge vers un élément de E . Une partie de A est compacte si le sous-espace (A, d) est compact.

Définition 2.19 *Ensemble relativement compact*

Soit X un espace topologique et A une partie de X . On dit que A est relativement compact si son adhérence notée \bar{A} est compacte.

Théorème 2.10 *Arzela-Ascoli [46]*

Soit K un espace compact, (E, d) un espace métrique et $C(K, F)$ l'ensemble des fonctions continues, définies sur K à valeurs dans F . Une partie A de $C(K, F)$ est relativement compacte si et seulement si les deux assertions suivantes sont vérifiées

- 1) A est équicontinue.
- 2) A est uniformément bornée .

Définition 2.20 Opérateur compact [46]

Soit X et Y deux espaces de Banach et Ω un ouvert de X , l'application

$$f : \Omega \rightarrow Y,$$

est dite compacte si pour tout sous ensemble Ω' de Ω , $f(\Omega')$ est précompact (ie: $\overline{f(\Omega')}$ est un compact de Y).

Théorème 2.11 [46]

Soit X et Y deux espaces normés et $T : X \rightarrow Y$ un opérateur linéaire alors :

1. Si T est borné et $\dim(\text{Im}T) < \infty$, alors T est compact.
2. Si $\dim X < \infty$, alors T est continu et compact.

Théorème 2.12 [46]

Soit X et Y deux espaces normés et $T : X \rightarrow Y$ un opérateur compact et $S : X \rightarrow Y$ un opérateur linéaire borné. Alors les opérateurs ST et TS sont aussi compacts.

2.4.2 Quelques notions algébriques

Nous allons rappeler ici quelques notions algébriques fondamentales pour l'élaboration du théorème de continuation de Gaines et Mawhin.

Soit X et Y deux espaces normés, $N : X \rightarrow Y$ une application continue et $L : \text{Dom}L \subset X \rightarrow Y$, une application linéaire avec $\text{Dom}L$ est le domaine de L .

Définition 2.21 La codimension

Soit un sous espace vectoriel fermé A de X . La codimension de A dans X est la dimension de l'espace vectoriel quotient X/A . On la notera $\text{codim}_X A$ ou simplement $\text{codim}A$ si aucune confusion n'est à craindre.

Définition 2.22 Projecteur

Soit X un espace vectoriel donné, une transformation linéaire P de X dans lui-même telle que $P^2 = P$ est appelée **projecteur**.

Définition 2.23 Application de Fredholm d'indice zéro

L'application L est dite une application de **Fredholm d'indice zéro** si les trois conditions suivantes sont vérifiées :

1. $\text{Ker}L$ est de dimension finie.
2. $\text{Im}L$ est fermé dans Y et de codimension finie.
3. $\dim\text{Ker}L = \text{codim}\text{Im}L$.

Si L est une application de Fredholm d'indice zéro, alors il existe deux projecteurs P et Q

$$P : X \rightarrow X \quad \text{et} \quad Q : Y \rightarrow Y,$$

tels que :

$$\text{Im}P = \text{Ker}L, \quad \text{Im}L = \text{Ker}Q = \text{Im}(I - Q)$$

On note par L_p la restriction de L sur $\text{Dom}L \cap \text{Ker}P$.

Lemme 2.1 L 'application $L_p : \text{Dom}L \cap \text{Ker}P \rightarrow \text{Im}L$ est un isomorphisme.

Preuve: Divisons la preuve en deux parties

On montre d'abord que L_p est une application injective.

Soit

$$x \in \text{Ker}L_p \subset \text{Ker}L = \text{Im}P,$$

alors il existe

$$y \in \text{Dom}P \quad \text{tel que} \quad P(y) = x.$$

Puisque P est un projecteur alors on obtient :

$$x = P(y) = P(P(y)) = P(x) = 0.$$

Alors

$$\text{Ker}L_p = \{0\},$$

ce qui dit que L_p est injective.

Montrons maintenant que l'application L_p est surjective. Puisque $P : X \rightarrow X$ est un projecteur, alors l'espace vectoriel X peut s'écrire comme somme directe

$$X = \text{Ker}P \oplus \text{Im}P.$$

Alors

$$X = \text{Ker}P \oplus \text{Im}L.$$

Posons $z \in \text{Im}L$ alors il existe $x \in \text{Dom}L$ tel que $z = L(x)$. Puisque $X = \text{Ker}P \oplus \text{Im}L$ alors il existe un unique élément $e \in \text{Ker}P$ et $f \in \text{Im}L$ telle que $x = e + f$. On obtient :

$$z = L(x) = L(e + f) = L(e) + L(f) = L(e) + 0 = L(e).$$

ce qui signifie que

$$e \in \text{Dom}L \text{ et } L(e) = z.$$

L_p est alors surjective. ■

On note maintenant par K_p l'application inverse de L_p , alors

$$K_p : \text{Im}L \rightarrow \text{Dom}L \cap \text{Ker}P \text{ est une application bijective}$$

Lemme 2.2 *On donne les résultats suivants*

1. Sur $\text{Dom}L$ on a : $K_p L = I - P$.
2. Sur $\text{Im}L$, on a : $L K_p = I$.

Comme $\text{Im}Q$ est isomorphe à $\text{Ker}L$, il existe un isomorphisme

$$J : \text{Im}Q \rightarrow \text{Ker}L.$$

Définition 2.24 Application L-compacte

Pour tout ouvert Ω borné de X , l'application N est dite L-compact si les assertions suivantes sont satisfaites.

1. $QN(\bar{\Omega})$ est borné,
2. L'opérateur $K_p(I - Q)N : \bar{\Omega} \rightarrow Y$ est compact.

2.4.3 Degré topologique et ses propriétés

Définition 2.25 Soit $f \in C^1(\bar{\Omega})$, $p \in \text{Im } f$ avec $p \notin f(\partial\Omega)$, le degré de f au point p sur Ω noté $\text{deg}(f, \Omega, p)$ est défini par :

$$\text{deg}(f, \Omega, p) = \sum_{x \in f^{-1}(\{p\})} \text{sgn } J_f(x).$$

où $J_f(x)$ est le déterminant du Jacobien de f au point x et

$$\text{sgn}(a) = \begin{cases} 1 & \text{si } a \geq 0 \\ -1 & \text{si } a \leq 0, \end{cases}$$

pour tout $a \in \mathbb{R}^*$.

L'invariance par homotopie est une propriété très utile. Elle permet d'obtenir le degré topologique de fonctions complexes en se ramenant à des fonctions plus simples.

Définition 2.26 Homotopie

Soit X et Y deux espaces métriques, f et $g : X \rightarrow Y$ deux applications continues. On dit que f est homotope à g s'il existe une application continue $H : X \times [0, 1] \rightarrow Y$ telle que $H(x, 0) = f(x)$ et $H(x, 1) = g(x)$ pour tout $x \in X$. On dit que l'application H est une homotopie entre f et g . De plus la relation f **homotope à** g est une relation d'équivalence.

Proposition 2.1 *Invariance par homotopie*

Soit $H : \bar{\Omega} \times [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}^n$, une fonction continue et $b \notin H(\partial\Omega \times [0, 1])$. Alors pour tout $t \in [0, 1]$, on a :

$$\deg\{H(., t), \Omega, b\} = \deg\{H(., 0), \Omega, b\} .$$

C'est cette proposition que nous allons utiliser pour calculer le degré de Brouwer dans la preuve du théorème de l'existence de solutions périodiques positives du système (4.4).

2.4.4 Théorème de continuation

Nous sommes maintenant en mesure de présenter le théorème de continuation de Mawhin.

Théorème 2.13 (*Théorème de continuation*) [42]

Soit L une application de Fredholm d'indice zéro et N une application L -compact sur $\bar{\Omega}$.

On suppose que:

- (a) pour tout $\lambda \in]0, 1[$, toute solution u de $Lu = \lambda Nu$ est telle que $u \notin \partial\Omega \cap \text{Dom}L$,
- (b) $QNu \neq 0$ pour tout $u \in \partial\Omega \cap \ker L$,
- (c) $\deg\{JQN, \Omega \cap \ker L, 0\} \neq 0$,

Alors l'équation $Lu = Nu$ admet au moins une solution dans $\text{Dom}L \cap \bar{\Omega}$.

On se base sur ce théorème pour mettre en évidence l'existence de solution périodique positive.

Chapitre 3

EFFETS DES VARIATIONS DES NIVEAUX D'EAU D'UN LAC ARTIFICIEL SUR LES INTERACTIONS DES ESPÈCES

3.1 Introduction

L'impact des fluctuations du niveau des eaux sur les communautés d'espèces a été largement étudié dans les rivières, les lacs et les réservoirs [5, 11]. En fonction de l'extension spatiale et temporelle les fluctuations du niveau des eaux peuvent influencer la dynamique et la structure de la communauté des poissons. Récemment, dans [12], les auteurs ont examiné comment les variations saisonnières du niveau des eaux affectent les interactions proies-prédateurs dans le lac de Pareloup dans le sud de la France. Ils ont obtenu des conditions suffisantes qui assurent l'existence d'une solution 1-périodique positive d'un système proie-prédateur en utilisant le théorème de continuation basé sur la théorie du degré de coïncidence. Les résultats obtenus confirment l'hypothèse que les fluctuations du niveau d'eau jouent un rôle majeur sur le comportement dynamique du système proie- prédateur.

Afin de refléter le comportement dynamique des modèles en fonction de l'information passée

du système, May [16] a proposé en 1973 brièvement le système proie-prédateur avec retard :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(t) (a_1 - a_{11}x(t - \tau) - a_{12}y(t)), \\ \dot{y} = y(t) (-a_2 + a_{21}x(t) - a_{22}y(t)), \end{cases} \quad (3.1)$$

où $x(t)$ et $y(t)$ sont les densités de population de la proie et le prédateur à l'instant t , respectivement, les paramètres a_i et a_{ij} ($i, j = 1, 2$) sont tous des constantes positives.

Depuis ce travail, les modèles proie-prédateur avec retard ont été largement étudiés par des nombreux chercheurs, et des dynamiques très riches ont été observées (voir, par exemple [19, 40] et les références qui y sont citées).

Dans ce chapitre, nous sommes préoccupés par les effets du retard et du niveau des eaux sur la dynamique globale des systèmes proie-prédateur. On cherche des conditions qui garantissent l'existence d'une solution périodique positive d'un système proie-prédateur dans le lac de Pareloup. Une telle solution garantit la survie des deux espèces. Les solutions périodiques d'un système non autonome joue le même rôle que les points d'équilibre d'un système autonome. Dans ce chapitre, les conditions sont liées aux valeurs de la fonction d'accessibilité $r(t)$ qui dépend directement du niveau des eaux du lac.

3.2 Le modèle proie-prédateur

Soit $G(t)$ et $B(t)$ les densités respectives de la proie et du prédateur à l'instant t .

Quand un prédateur attaque une proie, il a accès à une certaine quantité de nourriture dépendant du niveau d'eau. Quand le niveau d'eau est bas, le prédateur est plus en contact avec la proie. Soit $r(t)$ la fonction d'accessibilité à la proie. Supposons que la fonction $r(t)$ est continue et périodique de période 1, i.e, r est 1-périodique. Le minimum r_1 est atteint au printemps et le maximum r_2 est atteint pendant l'automne. Nous notons aussi par γ_G et γ_B , le taux de consommation maximum de la ressource par le prédateur et la proie, par unité de temps et m_G , le taux de consommation des proies, par le métabolisme, par unité de temps et m_B , le taux de mortalité des prédateurs. Un prédateur a besoin d'une quantité γ_B pour se nourrir mais il aura accès à une quantité :

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

Ici D mesure d'autres causes de mortalité autre que le métabolisme et la prédation. Si

$$\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D} \geq \gamma_B,$$

alors le prédateur sera satisfait de la quantité:

$$\gamma_B,$$

pour se nourrir. Sinon, le prédateur va se contenter de

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

Par conséquent, la quantité de nourriture que reçoit un prédateur par unité de temps est

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

Par conséquent, le modèle proie-prédateur avec retard peut être exprimé comme suit

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))) - \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.2)$$

où e_B est le taux de conversion.

Les conditions initiales du système (3.2) sont de la forme :

$$\begin{aligned} G(\theta) &= \phi_1(\theta), \quad B(\theta) = \phi_2(\theta), \quad \theta \in [-\tau^M, 0], \quad \phi(0) > 0, \\ \phi_i &\in C([-\tau^M, 0], \mathbb{R}^+), \quad i = 1, 2. \end{aligned} \quad (3.3)$$

3.3 Résultats mathématiques

Notons par $B_0 = B(0)$ et $G_0 = G(0)$ et faisons les hypothèses suivantes :

$$(H_1) : r_2 < \min \left(\frac{\gamma_B (B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_B m_G D \gamma_B e^{-\gamma_G \tau^M}}{(\gamma_G + m_B)^2} \right),$$

$$(H_2) : e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) > D > 0,$$

(H₃) : $\tau(t)$ est une fonction continue, positive, différentiable et périodique de période 1 telle que $\min_{t \in [0,1]} (1 - \dot{\tau}(t)) > 0$ (où $\dot{\tau}(t) = \frac{d\tau(t)}{dt}$).

Pour simplifier notre représentation, nous introduisons les notations suivantes :

$$\bar{f} = \int_0^1 f(t) dt, \quad f^L = \min_{t \in [0,1]} f(t), \quad f^M = \max_{t \in [0,1]} f(t),$$

où f est une fonction continue périodique de période 1 et \bar{f} est la moyenne de f sur l'intervalle $[0, 1]$.

3.3.1 Positivité de la solution

Dans cette partie, nous montrons que la solution du système (3.2) existe et qu'elle est positive.

Lemme 3.1 *Toute solution du système (3.2) avec les conditions initiales (3.3) existe sur $[0, +\infty[$ et elle reste positives pour tout $t > 0$.*

Preuve: Nous allons montrer par l'absurde que $G > 0$ pour tout $t \in 0, \alpha[$, où $0 < \alpha \leq +\infty$. Supposons qu'il existe un $t_1 \in 0, \alpha[$ telle que $G(t_1) = 0$, $\frac{dG}{dt}(t_1) < 0$ et $G(t) > 0$ pour tout $t \in -\tau^M, t_1[$.

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

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

Donc,

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

D'où

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

Ceci est une contradiction. Donc, $B(t) > 0$ pour tout $t \in [0, t_1)$. Dans l'autre cas, nous avons :

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

ce qui implique que :

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

D'où

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

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

3.3.2 Existence de solutions périodiques positives

Dans cette section, notre but est de mettre en évidence des conditions suffisantes qui assurent l'existence globale des solutions périodiques positives pour le système (3.2). Premièrement, nous allons écrire notre modèle (3.2) sous une forme simplifiée, deuxièmement, nous allons utiliser la méthode de degré de coïncidence, développée par Gaines et Mawhin, pour chercher les solutions périodiques positives du système simplifié.

Théorème 3.1 (*Théoreme principal*)

Sous les conditions (H1), (H2) et (H3), le système (3.2) admet au moins une solution positive et 1-périodique.

Avant de démontrer le théorème 3.1, nous allons écrire le système sous une forme simplifiée.

Proposition 3.1 *Supposons que les hypothèses (H1) et (H2) sont vérifiées, alors pour tout*

$t \geq 0$:

$$r_2 G(t) < \gamma_B (B(t) + D).$$

Preuve: Soit

$$u(t) = r_2 G(t) - \gamma_B (B(t) + D).$$

Dans cette proposition, nous voulons montrer que si les hypothèses (H1) et (H2) sont vérifiées, alors $u(t)$ est strictement négatif pour tout $t \geq 0$, pour cela nous faisons un raisonnement par l'absurde. D'après l'hypothèse (H1), $u(0) < 0$. Supposons qu'il existe un t_0 positif tel que

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

La condition $u(t_0) = 0$ implique que :

$$B(t_0) = \frac{r_2 G(t_0)}{\gamma_B} - D.$$

D'après la première équation du système (3.2), nous avons :

$$\frac{du}{dt}(t_0) = r_2 \frac{dG}{dt}(t_0) - \gamma_B \frac{dB}{dt}(t_0),$$

et

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt}(t_0) = & -r(t_0) [r_2 + e_B \gamma_B] \frac{B(t_0)}{B(t_0) + D} G(t_0) + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D \\ & - r_2 m_G G(t_0) G(t_0 - \tau(t_0)). \end{aligned}$$

Il suit que :

$$\frac{du}{dt}(t_0) \leq -r_2 m_G G(t_0) G(t_0 - \tau(t_0)) + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D.$$

D'après la première équation du système (3.2), nous avons :

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

En intégrant cette inégalité entre $t_0 - \tau(t_0)$ et t_0 , nous trouvons :

$$G(t_0) \leq G(t_0 - \tau(t_0)) e^{\gamma_G \tau^M}.$$

D'où

$$G(t_0 - \tau(t_0)) \geq G(t_0) e^{-\gamma_G \tau^M}.$$

Alors

$$\frac{du}{dt}(t_0) \leq -r_2 m_G e^{-\gamma_G \tau^M} [G(t_0)]^2 + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D.$$

L'hypothèse (H1) implique que $\frac{du}{dt}(t_0) < 0$, et ceci constitue une contradiction. Donc $u(t) < 0$ pour tout $t \geq 0$. ■

Remarque 3.1 *Sous les hypothèses de la proposition précédente, notre système s'écrit sous la forme simplifiée suivante :*

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))) - r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t)+D}, \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_{Br}(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t)+D} - m_B B(t). \end{cases} \quad (3.4)$$

Preuve: (Théorème principal)

Afin d'explorer l'existence de solutions périodiques, on transforme notre problème sous la forme abstraite du Théorème de Gaines et Mawhin, pour la recherche d'une solution d'une équation fonctionnelle de la forme

$$Lu = Nu.$$

Posons le changement de variables suivant :

$$u_1 = \ln[G(t)], \quad u_2(t) = \ln[B(t)].$$

Alors le système (3.4) s'écrit sous la forme :

$$\begin{cases} \dot{u}_1(t) &= \gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D}, \\ \dot{u}_2(t) &= e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B. \end{cases} \quad (3.5)$$

Il est clair que si le modèle (3.5) admet une solution 1-periodique $(u_1^*, u_2^*)^T$, alors $(G^*, B^*)^T = (\exp(u_1^*), \exp(u_2^*))^T$ est une solution positive 1-periodique du système (3.4). Donc, pour compléter la preuve, il suffit de montrer que le système (3.5) a au moins une solution 1-periodique. Dans le but d'appliquer le théorème de Gaines et Mawhin, nous définissons les espaces X et Y de la manière suivante :

$$X = Y = \{u = (u_1, u_2)^T \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) : u(t+1) = u(t)\},$$

et

$$\|u\| = \max_{t \in [0,1]} |u_1(t)| + \max_{t \in [0,1]} |u_2(t)|.$$

Il est clair que X et Y sont des espaces de Banach munis de la norme ci-dessus.

Prenons :

$$L : \text{Dom}L \cap X \rightarrow X, \quad L(u_1(t), u_2(t))^T = \left(\frac{du_1(t)}{dt}, \frac{du_2(t)}{dt} \right)^T,$$

où

$$\text{Dom}L = \{u(t) = (u_1(t), u_2(t))^T \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)\},$$

et

$$N \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \\ e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \end{pmatrix}.$$

On définit les projecteurs P et Q comme

$$Pu = Qu = \begin{pmatrix} \int_0^1 u_1(s) ds \\ 0 \\ \int_0^1 u_2(s) ds \\ 0 \end{pmatrix}, \quad u \in X = Y.$$

On voit immédiatement que :

$$\ker L = \{u \in X : u = c \in \mathbb{R}^2, \text{ for } t \in [0, 1]\},$$

et que

$$ImL = \{u \in X : \int_0^1 u_1(s) ds = \int_0^1 u_2(s) ds = 0\},$$

est fermée dans Y , de plus

$$\dim \ker L = \text{codim } ImL = 2,$$

P et Q sont des projecteurs continus tels que :

$$ImP = \ker L, \quad ImL = \ker Q = Im(I - Q).$$

Puisque ImL est fermée dans Y , L est un **opérateur de Fredholm d'indice zéro**. De plus, l'inverse généralisé (de L) $K_p : ImL \rightarrow Dom L \cap \ker P$ existe et il est défini par :

$$K_p u = \begin{pmatrix} \int_0^t u_1(s) ds - \int_0^1 \int_0^t u_1(s) ds dt \\ \int_0^t u_2(s) ds - \int_0^1 \int_0^t u_2(s) ds dt \end{pmatrix}.$$

Ainsi

$$QNu = \begin{pmatrix} \int_0^1 \left[\gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt \\ \int_0^1 \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \right] dt \end{pmatrix},$$

et

$$K_p(I - Q)Nu = \begin{pmatrix} \int_0^t N_1(s)ds - \int_0^1 \int_0^t N_1(s)dsdt - (t - \frac{1}{2}) \int_0^1 N_1(t)dt \\ \int_0^t N_2(s)ds - \int_0^1 \int_0^t N_2(s)dsdt - (t - \frac{1}{2}) \int_0^1 N_2(t)dt \end{pmatrix}.$$

A présent, on va chercher un sous ensemble ouvert borné approprié pour l'application du Théorème de continuation à l'équation

$$Lu = \lambda Nu, \quad \lambda \in (0, 1).$$

Soit le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = \lambda \left[\gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right], \\ \dot{u}_2 = \lambda \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \right]. \end{cases} \quad (3.6)$$

Supposons que $u = (u_1, u_2)^T \in X$ est une solution arbitraire du système (3.6) pour un certain $\lambda \in (0, 1)$.

En intégrant les deux membres du système (3.6) sur l'intervalle $[0, 1]$, on obtient :

$$\begin{cases} \gamma_G = \int_0^1 \left[m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt, \\ m_B = \int_0^1 \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt. \end{cases} \quad (3.7)$$

D'après (3.6) et (3.7), on en déduit les relations suivantes :

$$\begin{aligned} \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt &\leq \lambda \left[\int_0^1 \gamma_G dt + \int_0^1 \left(m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right) dt \right] \\ &\leq 2\gamma_G, \end{aligned}$$

$$\int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt \leq \lambda \left[\int_0^1 m_B dt + \int_0^1 e_{Br}(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} dt \right] \leq 2m_B. \quad (3.8)$$

Puisque $u \in X$, il existe $\zeta_i, \eta_i \in [0, 1]$, $i \in \{1, 2\}$, telles que

$$\begin{aligned} u_1(\zeta_1) &= \min_{t \in [0,1]} u_1(t) & u_1(\eta_1) &= \max_{t \in [0,1]} u_1(t), \\ u_2(\zeta_2) &= \min_{t \in [0,1]} u_2(t) & u_2(\eta_2) &= \max_{t \in [0,1]} u_2(t). \end{aligned} \quad (3.9)$$

On obtient, d'après (3.9) et la première équation de (3.7) :

$$\gamma_G \geq \int_0^1 m_G \exp(u_1(\zeta_1)) dt \geq m_G \exp(u_1(\zeta_1)).$$

Ce qui implique :

$$u_1(\zeta_1) \leq \ln \left(\frac{\gamma_G}{m_G} \right) := L_1. \quad (3.10)$$

A partir de (3.8), on obtient

$$u_1(t) \leq u_1(\zeta_1) + \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt < \ln \left(\frac{\gamma_G}{m_G} \right) + 2\gamma_G := H_1 \quad \text{pour } t \geq 0. \quad (3.11)$$

A partir de (3.9), (3.11) et la deuxième équation de (3.7), on obtient

$$m_B \leq \int_0^1 e_{Br}(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t))} dt \leq \frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G} \exp(2\gamma_G) \int_0^1 \frac{1}{\exp(u_2(\zeta_2))} dt,$$

ce qui conduit à :

$$u_2(\zeta_2) \leq \ln \left(\frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G m_B} \right) + 2\gamma_G := L_2. \quad (3.12)$$

Ainsi,

$$u_2(t) \leq u_2(\zeta_2) + \int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt < \ln \left(\frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G m_B} \right) + 2(\gamma_G + m_B) := H_2. \quad (3.13)$$

D'autre part, à partir de (3.9) et de la première équation de (3.7), nous remarquons que :

$$\begin{aligned}\gamma_G &= \int_0^1 \left[m_G \exp(u_1(t - \tau(t)) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt \\ &\leq \int_0^1 m_G \exp(u_1(\eta_1)) dt + r_2 ,\end{aligned}$$

par conséquent :

$$u_1(\eta_1) \geq \ln \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) := l_1. \quad (3.14)$$

De (3.8), nous avons

$$u_1(t) \geq u_1(\eta_1) - \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt > \ln \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) - 2\gamma_G := H_3. \quad (3.15)$$

On déduit, de (3.11), que :

$$\max_{t \in [0,1]} |u_1(t)| \leq \max \{ |H_1|, |H_3| \} := B_1. \quad (3.16)$$

D'autre part, à partir de (3.7), (3.15) et (3.9), nous avons :

$$m_B \geq e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) \exp(-2\gamma_G) \int_0^1 \frac{1}{\exp u_2(\eta_2) + D} dt,$$

ce qui implique :

$$u_2(\eta_2) \geq \ln \left(e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) - D \right) := l_2, \quad (3.17)$$

d'où, d'après l'hypothèse (3.8), nous avons :

$$u_2(t) \geq u_2(\eta_2) - \int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt = \ln \left(e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) - D \right) - 2m_B := H_4,$$

donc, avec l'hypothèse (3.13), il vient que

$$\max_{t \in [0,1]} |u_2(t)| \leq \max\{|H_2|, |H_4|\} := B_2. \quad (3.18)$$

Il est clair que les constantes B_1 et B_2 sont indépendantes de λ .

Pour $\mu \in [0, 1]$ considérons les équations algébriques suivantes :

$$\begin{cases} \gamma_G - m_G \exp(u_1) - \frac{\mu \bar{r} \exp(u_2)}{\exp(u_2)+D} = 0, \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2)+D} - m_B = 0, \end{cases} \quad (3.19)$$

où $(u_1, u_2)^T \in \mathbb{R}^2$. En suivant le même raisonnement que (3.10), (3.14), (3.12) et (3.17), on montre facilement que la solution $(u_1, u_2)^T$ de (3.19) satisfait :

$$l_1 \leq u_1 \leq L_1 \quad \text{et} \quad l_2 \leq u_2 \leq L_2. \quad (3.20)$$

Posons $B_4 = B_1 + B_2 + B_3$, où $B_3 > 0$ est prise suffisamment grande de telle sorte que

$$B_3 \geq |l_1| + |L_1| + |l_2| + |L_2|.$$

Considérons l'ensemble Ω défini par

$$\Omega = \{u \in X : \|(u_1, u_2)^T\| < B_4\}.$$

Maintenant, on va démontrer que N est L -compact sur $\bar{\Omega}$.

Pour tout $u \in \bar{\Omega}$, rappelons l'expression de QNu

$$QNu = \begin{pmatrix} \int_0^1 \left[\gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t))+D} \right] dt \\ \int_0^1 \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t))+D} - m_B \right] dt \end{pmatrix}$$

Ainsi

$$\|QNu\| \leq \max\{\gamma_G + m_G e^{B_1} + \frac{r_2}{D} e^{B_2}, e_B r_2 e^{B_1 - B_2} + m_B\} := M^*.$$

Alors $QN(\bar{\Omega})$ est bornée dans \mathbb{R} . Par conséquent, $QNu : \bar{\Omega} \rightarrow \mathbb{Z}$ est continue. Pour tout $z \in ImL \cap \mathbb{Z}$,

$$K_p z = \begin{pmatrix} \int_0^t z_1(s) ds - \int_0^1 \int_0^t z_1(s) ds dt \\ \int_0^t z_2(s) ds - \int_0^1 \int_0^t z_2(s) ds dt \end{pmatrix},$$

est continu et

$$\|K_p z\| \leq \frac{3}{2} \|z(t)\|,$$

$$\|K_p(I - Q)Nu\| \leq \frac{3}{2} \|Nu\| + \frac{3}{2} \|QNu\| \leq 3M^*.$$

Pour tout $u \in \bar{\Omega}$, nous avons :

$$\begin{aligned} \left\| \frac{d}{dt} K_p(I - Q)Nu \right\| &\leq 2 \|(I - Q)Nu(t)\| \\ &\leq 2(\|Nu\| + \|QNu\|) \leq 4M^*. \end{aligned}$$

Pour tout $u \in \bar{\Omega}$, $t_1, t_2 \in \mathbb{R}$ avec $t_2 < t_1$, nous avons :

$$\begin{aligned} K_p(I - Q)Nu(t_1) - K_p(I - Q)Nu(t_2) &= \int_0^{t_1} Nu(s) ds - \int_0^1 \int_0^{t_1} Nu(s) ds dt - (t_1 - \frac{1}{2}) \int_0^1 Nu(t) dt \\ &\quad - \int_0^{t_2} Nu(s) ds - \int_0^1 \int_0^{t_2} Nu(s) ds dt - (t_2 - \frac{1}{2}) \int_0^1 Nu(t) dt \\ &= \int_{t_2}^{t_1} Nu(s) ds - \int_0^1 \int_{t_2}^{t_1} Nu(s) ds dt - (t_1 - t_2) \int_0^1 (Nu(t_1) - Nu(t_2)) dt \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} \|K_p(I - Q)Nu(t_1) - K_p(I - Q)Nu(t_2)\| &\leq 4 |t_1 - t_2| \|Nu\| \\ &\leq 4M^* |t_1 - t_2| \end{aligned}$$

Donc, l'ensemble $\{K_p(I - Q)Nu/u \in \bar{\Omega}\}$ est equicontinu et uniformément borné.

Par application du Théorème d'Arsela-Ascoli, on peut déduire que N est L -compact sur $\bar{\Omega}$.

(a) Il est clair que Ω ainsi défini, vérifie la partie (a) du Théorème de Mawhin : pour $\lambda \in (0, 1)$, $u \in \partial\Omega \cap DomL$, $Lu \neq \lambda u$.

(b) Soit $(u_1, u_2)^T \in \partial\Omega \cap KerL = \partial\Omega \cap \mathbb{R}^2$, $(u_1, u_2)^T$ est donc un vecteur constant de \mathbb{R}^2 qui vérifie

$$\|(u_1, u_2)^T\| = |u_1| + |u_2| = B_4.$$

Ainsi, d'après (3.20) et la définition de B_4 , nous avons

$$QN \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1) - \bar{r} \frac{\exp(u_2)}{\exp(u_2)+D} \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2)+D} - m_B \end{bmatrix} \neq \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Ceci montre que la condition (b) du Théorème de Mawhin est vérifiée.

(c) Dans le but de calculer le degré de Brouwer, considérons l'homotopie suivante

$$H_\mu(u) = \mu QN(u) + (1 - \mu)G(u) \quad \text{pour } \mu \in [0, 1],$$

où

$$G(u) = \begin{pmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1) \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2)+D} - m_B \end{pmatrix}.$$

D'après (3.20) et la construction de Ω , $0 \notin H_\mu(\partial\Omega \cap KerL)$ pour $\mu \in [0, 1]$. Par ailleurs,

l'équation algébrique $G(u) = 0$ admet une solution unique

$$(u_1^*, u_2^*) = \left(\ln \left(\frac{\gamma_G}{m_G} \right), \ln \left(\frac{e_B \bar{r} \gamma_G}{m_G m_B} - D \right) \right) \in \mathbb{R}^2.$$

Puisque $ImQ = KerL$, On peut prendre l'application J égale à l'identité ($J = I$).

D'après les propriétés d'invariance du degré de Brouwer par homotopie

$$\deg(JQN, \Omega \cap KerL, 0) = \deg(QN, \Omega \cap KerL, 0) = \deg(G, \Omega \cap KerL, 0).$$

En outre, un calcul direct donne

$$\begin{aligned} \deg(G, \Omega \cap KerL, 0) &= \underset{(u_1^*, u_2^*) \in QN^{-1}\{0\}}{sng} \det |G(u_1^*, u_2^*)| \\ &= sng \begin{vmatrix} -m_G \exp(u_1^*) & 0 \\ \frac{e_B \bar{r} \exp(u_1^*)}{\exp(u_2^*) + D} & \frac{-e_B \bar{r} \exp(u_1^* + u_2^*)}{(\exp(u_2^*) + D)^2} \end{vmatrix} \\ &= 1 \neq 0. \end{aligned}$$

De ce fait, nous venons de montrer que Ω satisfait toutes les conditions du Théorème de Mawhin, Il s'en suit que (3.5) a au moins une solution 1–periodique. Donc, le systeme (3.4) a au moins une solution 1–periodique. Ce qui termine la démonstration. ■

3.4 Permanence du système et stabilité globale de solution

Dans cette section, nous présentons des résultats préliminaires sur la permanence du système (3.4) et la stabilité globale d'une solution périodique dont on vient de montrer l'existence.

3.4.1 Permanence du système

Dans cette partie, nous présentons des résultats préliminaires sur la bornitude des solutions et la permanence du système.

Théorème 3.2 Soit $(G^*(t), B^*(t))^T$ une solution du système (3.4) avec les conditions initiales (3.3). Supposons que

$$r_1 > \frac{m_B D}{e_B m_1}. \quad (H4)$$

Alors, il existe un $T > 0$ tel que :

$$\forall t > T, \quad m_1 \leq G(t) \leq M_1 \text{ et } m_2 \leq B(t) \leq M_2 ,$$

où

$$M_1 = \frac{\gamma_G}{m_G} \exp(\gamma_G \tau^M) \quad , M_2 = \frac{e_B r_2 M_1}{m_B} - D$$

$$m_1 = \frac{(\gamma_G - r_2)}{m_G} \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) \quad , m_2 = \frac{e_B r_1 m_1}{m_B} - D.$$

Preuve: On a, d'après la première équation du système (3.4)

$$\dot{G}(t) \leq G(t) [\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))].$$

Ce qui implique que :

$$\dot{G}(t) \leq \gamma_G G(t).$$

En intégrant cette inégalité entre les bornes $t - \tau(t)$ et t , nous trouvons :

$$G(t) \leq G(t - \tau(t)) e^{\gamma_G \tau^M} \quad \text{pour } t > \tau^M.$$

D'où

$$G(t - \tau(t)) \geq G(t) e^{-\gamma_G \tau^M} \quad \text{pour } t > \tau^M.$$

En remplaçant ceci dans la première inégalité, nous trouvons :

$$\begin{aligned} \dot{G}(t) &\leq G(t) [\gamma_G - m_G \exp(-\gamma_G \tau^M) G(t)] \quad \text{pour } t > \tau^M \\ &\leq m_G \exp(-\gamma_G \tau^M) G(t) \left[\frac{\gamma_G \exp(\gamma_G \tau^M)}{m_G} - G(t) \right] \quad \text{pour } t > \tau^M. \end{aligned}$$

En utilisant un argument de comparaison des équations différentielles, on montre que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq \frac{\gamma_G}{m_G} \exp(\gamma_G \tau^M) := M_1. \quad (3.21)$$

Par ailleurs, il existe une constante $T_1 > 0$, telle que pour $t > T_1 + \tau^M$, nous avons

$$G(t) \leq M_1. \quad (3.22)$$

D'après la deuxième équation du système (3.4), on a :

$$\begin{aligned} \dot{B}(t) &\leq B(t) \left[e_{Br_2} \frac{M_1}{B(t) + D} - m_B \right] \\ &\leq \frac{m_B B(t)}{B(t) + D} \left[\frac{e_{Br_2} M_1 - m_B D}{m_B} - B(t) \right]. \end{aligned}$$

En utilisant une autre fois un argument de comparaison des équations différentielles, on obtient:

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq \frac{e_{Br_2} M_1 - m_B D}{m_B} := M_2.$$

Par conséquent, il existe un $T_2 > T_1 + \tau^M$ telle que :

$$B(t) \leq M_2 \quad \text{pour } t > T_2. \quad (3.23)$$

D'autre part, conformément à la première équation du système (3.4), nous avons :

$$\dot{G}(t) \geq G(t)(\gamma_G - m_G G(t - \tau(t)) - r_2). \quad (3.24)$$

Ce qui entraîne

$$\dot{G}(t) \geq G(t)(\gamma_G - m_G M_1 - r_2).$$

En intégrant cette inégalité entre les bornes $t_0 - \tau(t_0)$ et t_0 , nous trouvons :

$$G(t) \geq G(t - \tau(t)) \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) \quad \text{pour } t > \tau^M.$$

D'où

$$G(t - \tau(t)) \leq G(t) \exp(-[\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) \quad \text{pour } t > \tau^M,$$

En remplaçant ceci dans l'inégalité (3.24), nous trouvons pour $t > T_2$

$$\begin{aligned} \dot{G}(t) &\geq G(t) (\gamma_G - m_G G(t) \exp(-[\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) - r_2) \\ &\geq m_G \exp - [\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L G(t) \left(\frac{(\gamma_G - r_2) \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L)}{m_G} - G(t) \right). \end{aligned}$$

Il suit que :

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t) \geq \frac{(\gamma_G - r_2)}{m_G} \exp[\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L := m_1. \quad (3.25)$$

A partir de la deuxième équation de (3.4), on a aussi l'existence d'un $T_3 > T_2$ tel que :

$$\begin{aligned} \dot{B}(t) &\geq B(t) \left[e_B r_1 \frac{m_1}{B(t) + D} - m_B \right] \quad \text{pour } t > T_3 \\ &\geq m_B \frac{B(t)}{B(t) + D} \left[\frac{e_B r_1 m_1 - m_B D}{m_B} - B(t) \right]. \end{aligned}$$

Ce qui implique en utilisant l'hypothèse (H4), que :

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t) \geq \frac{e_B r_1 m_1 - m_B D}{m_B} := m_2,$$

donc, il existe un $T > T_3$ tel que $B(t) > m_2$ pour $t > T$. ■

3.4.2 Stabilité globale de la solution 1-périodique positive

Dans cette partie, on va étudier la stabilité de la solution 1-périodique positive du système (3.4).

Définition 3.1 Une solution positive $(G(t), B(t))$ du système (3.4) est dite globalement asymptotiquement stable si, pour toute solution $(G_1(t), B_1(t))^T$ du système (3.4) avec les conditions initiales (3.3), nous avons :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (|G(t) - G_1(t)| + |B(t) - B_1(t)|) = 0$$

Le lemme suivant dû à Barbalat est utilisé dans la preuve du théorème relatif à la stabilité de la solution 1-périodique positive du système (3.4).

Lemme 3.2 [43]

Soient h un nombre réel et f une fonction strictement positive définie sur $[h; +\infty)$, intégrable et uniformément continue sur $[h; +\infty)$. Alors

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

Nous sommes en mesure d'énoncer le théorème de stabilité suivant :

Théorème 3.3 *Supposons que les hypothèses (H_1) , (H_2) et (H_4) sont vérifiées. Supposons de plus que*

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} A_i(t) > 0, i = 1, 2,$$

avec

$$\begin{aligned} A_1(t) = & m_G - m_G (\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2}) (\sigma^{-1}(t) - t) \\ & - \frac{m_G^2 M_1}{1 - \tau'(\sigma^{-1}(t))} (\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(t)) - \sigma^{-1}(t)) - \frac{e_B r_2 (D + M_2)}{D^2}, \end{aligned}$$

et

$$A_2(t) = \frac{e_B r_1 m_1}{(D + M_2)^2} - \frac{r_2}{D} - \frac{D r_2 M_1 m_G}{D^2} (\sigma^{-1}(t) - t),$$

où $\sigma^{-1}(t)$ est la fonction inverse de $\sigma(t) = t - \tau(t)$. Alors le système (3.4) admet une solution $(G(t), B(t))^T$ 1-périodique positive unique, globalement asymptotiquement stable.

Preuve: Soit $(G(t), B(t))^T$ une solution 1-périodique de (3.4), et $(G_1(t), B_1(t))^T$ une solution positive du système (3.4) avec les conditions initiales (3.3). D'après le théorème (3.2), il existe des constantes strictement positives T, m_i et M_i , telles que, pour tout $t > T$

$$m_1 \leq G(t) \leq M_1, \quad m_2 \leq B(t) \leq M_2, \tag{3.26}$$

$$m_1 \leq G_1(t) \leq M_1, \quad m_2 \leq B_1(t) \leq M_2.$$

Définissons la fonction $V_{11}(t)$ de la manière suivante :

$$V_{11}(t) = | \ln G(t) - \ln G_1(t) |. \quad (3.27)$$

La dérivée supérieure de $V_{11}(t)$ par rapport au temps, le long des solutions de (3.4), donne le résultat suivant :

$$D^+V_{11}(t) = \left(\frac{1}{G(t)} \frac{d}{dt} G(t) - \frac{1}{G_1(t)} \frac{d}{dt} G_1(t) \right) \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \quad (3.28)$$

$$= \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \left\{ -m_G(G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{B(t)}{B(t) + D} + r(t) \frac{B_1(t)}{B_1(t) + D} \right\} \quad (3.29)$$

$$= \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \left\{ -m_G(G(t) - G_1(t)) - Dr(t) \frac{(B(t) - B_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} + m_G \int_{t-\tau(t)}^t \frac{d}{du} (G(u) - G_1(u)) du \right\}$$

$$\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| + m_G \left| \int_{t-\tau(t)}^t \frac{d}{dt} (G(u) - G_1(u)) du \right|.$$

En substituant (3.4) dans (3.28), on obtient:

$$D^+V_{11}(t) \leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| + \left| m_G \int_{t-\tau(t)}^t \left\{ [\gamma_G - m_G G(u - \tau(u))] (G(u) - G_1(u)) - m_G G_1(u) (G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))) + r(u) \frac{G_1(u) B_1(u)}{B_1(u) + D} - r(u) \frac{G(u) B(u)}{B(u) + D} \right\} du \right|$$

$$\begin{aligned}
&\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{D r_2}{m_2^2} |B(t) - B_1(t)| \\
&+ \left| m_G \int_{t-\tau(t)}^t \left\{ [\gamma_G - m_G G(u - \tau(u))] (G(u) - G_1(u)) \right. \right. \\
&\quad \left. \left. - m_G G(u) (G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))) \right. \right. \\
&\quad \left. \left. - D r(u) \frac{(G(u) - G_1(u)) B(u) + G_1(u) (B(u) - B_1(u))}{(B_1(u) + D) (B(u) + D)} \right. \right. \\
&\quad \left. \left. - r(u) \frac{B(u) B_1(u) (G(u) - G_1(u))}{(B_1(u) + D) (B(u) + D)} \right\} du \right|.
\end{aligned} \tag{3.30}$$

Il suit d'après (3.26) et (3.30) que pour $t > T$

$$\begin{aligned}
D^+ V_{11}(t) &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{D r_2}{D^2} |B(t) - B_1(t)| \\
&+ m_G \int_{t-\tau(t)}^t \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&|G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \\
&\left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du.
\end{aligned} \tag{3.31}$$

Définissons la fonction $V_{12}(t)$ comme :

$$\begin{aligned}
V_{12}(t) &= \int_t^{\sigma^{-1}(t)} \int_{\sigma(s)}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&|G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \\
&\left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du ds.
\end{aligned} \tag{3.32}$$

Posons :

$$\begin{aligned}
J(t, s) &= \int_{\sigma(s)}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&|G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \\
&\left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du \\
&= \int_{\sigma(s)}^t H(t, s, u) du
\end{aligned}$$

La dérivée supérieure de $V_{12}(t)$ par rapport au temps, donne le résultat suivant :

$$\begin{aligned}
V'_{12}(t) &= \frac{d \sigma^{-1}(t)}{dt} J(t, \sigma^{-1}(t)) - J(t, t) + \int_t^{\sigma^{-1}(t)} \frac{d J(t, s)}{dt} ds \\
&= - \left[\int_{\sigma(t)}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \right. \\
&\quad \left. \left. |G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \right. \right. \\
&\quad \left. \left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du \right] \\
&\quad + m_G (\sigma^{-1}(t) - t) \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&\quad \left. |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(t) - B_1(t)| \right. \\
&\quad \left. + m_G M_1 |G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))| \right\},
\end{aligned}$$

car :

$$\begin{aligned}
\frac{d \sigma^{-1}(t)}{dt} J(t, \sigma^{-1}(t)) &= \frac{d \sigma^{-1}(t)}{dt} \int_{\sigma(\sigma^{-1}(t))}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&\quad \left. |G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \right. \\
&\quad \left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du \\
&= 0,
\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
J(t, t) &= \int_{\sigma(t)}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\
&\quad \left. |G(u) - G_1(u)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| \right. \\
&\quad \left. + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} du,
\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \frac{d J(t, s)}{dt} &= H(t, s, t) - \frac{d \sigma(s)}{dt} H(t, s, \sigma(s)) + \int_{\sigma(s)}^t \frac{d H(t, s, u)}{dt} \\ &= H(t, s, t) - 0 + 0, \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} \int_t^{\sigma^{-1}(t)} \frac{d J(t, s)}{dt} ds &= m_G (\sigma^{-1}(t) - t) \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\ &\quad \left. |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(t) - B_1(t)| \right. \\ &\quad \left. + m_G M_1 |G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))| \right\}. \end{aligned}$$

Donc, d'après (3.31) et (3.32), nous avons pour $t > T$

$$\begin{aligned} D^+ V_{11}(t) + V'_{12}(t) &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| \tag{3.33} \\ &\quad + m_G (\sigma^{-1}(t) - t) \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right] \right. \\ &\quad \left. |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(t) - B_1(t)| \right. \\ &\quad \left. + m_G M_1 |G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))| \right\}. \end{aligned}$$

Maintenant, nous définissons la fonction $V_1(t)$ comme :

$$V_1(t) = V_{11}(t) + V_{12}(t) + V_{13}(t),$$

où

$$V_{13}(t) = m_G^2 M_1 \int_{t-\tau(t)}^t \frac{\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(s)) - \sigma^{-1}(s)}{1 - \tau'(\sigma^{-1}(s))} |G(s) - G_1(s)| ds.$$

Donc la dérivée de $V_{13}(t)$ est :

$$V'_{13}(t) = m_G^2 M_1 \frac{\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(t)) - \sigma^{-1}(t)}{1 - \tau'(\sigma^{-1}(t))} |G(t) - G_1(t)| \\ - m_G^2 M_1 (\sigma^{-1}(t) - t) |G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))|.$$

Il suit d'après (3.33) que pour $t > T$

$$D^+V_1(t) \leq \left[-m_G + m_G \left(\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 [M_2]^2}{D^2} \right) \right. \\ \left. (\sigma^{-1}(t) - t) + \frac{m_G^2 M_1}{1 - \tau'(\sigma^{-1}(t))} (\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(t)) - \sigma^{-1}(t)) \right] \\ |G(t) - G_1(t)| + \left[\frac{r_2}{D} + \frac{r_2 M_1 m_G}{D} (\sigma^{-1}(t) - t) \right] |B(t) - B_1(t)|. \quad (3.34)$$

Définissons comme précédemment la fonction $V_2(t)$ par :

$$V_2(t) = | \ln B(t) - \ln B_1(t) |.$$

Le Calcul de la dérivée supérieure de $V_2(t)$ par rapport au temps, le long de la solution de (3.4), nous donne :

$$D^+V_2(t) = \left(\frac{1}{B(t)} \frac{d}{dt} B(t) - \frac{1}{B_1(t)} \frac{d}{dt} B_1(t) \right) \text{sgn}(B(t) - B_1(t)) \quad (3.35) \\ = \text{sgn}(B(t) - B_1(t)) \left\{ e_{Br}(t) \left[\frac{G(t)}{B(t) + D} + r(t) \frac{G_1(t)}{B_1(t) + D} \right] \right\} \\ \text{sgn}(B(t) - B_1(t)) \left\{ e_{Br}(t) \left[\frac{D (G(t) - G_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} \right. \right. \\ \left. \left. + \frac{B_1(t) (G(t) - G_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} - \frac{G_1(t) (B(t) - B_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} \right] \right\} \\ \leq e_{Br}(t) \left(\frac{D |G(t) - G_1(t)|}{D^2} + \frac{M_2 |G(t) - G_1(t)|}{D^2} - \frac{m_1 |B(t) - B_1(t)|}{(M_2 + D)^2} \right) \\ \leq -\frac{m_1 e_B r_1}{(M_2 + D)^2} |B(t) - B_1(t)| + \frac{e_B r_2 (M_2 + D)}{D^2} |G(t) - G_1(t)|.$$

Considérons enfin, la fonction de Lyapunov $V(t)$ définie comme suit :

$$V(t) = V_1(t) + V_2(t),$$

alors, de (3.34) et (3.35), on obtient, pour tout $t > T$:

$$D^+V(t) \leq -A_1(t) |G(t) - G_1(t)| - A_2(t) |B(t) - B_1(t)|, \quad (3.36)$$

où $A_1(t)$ et $A_2(t)$ sont définis dans le théorème.

Donc, d'après les hypothèses, il existe des constantes strictement positives α_1, α_2 et $T^* \geq T + \tau$ telles que si $t \geq T^*$

$$A_i(t) \geq \alpha_i > 0. \quad (3.37)$$

Par intégration des deux membres de l'inégalité (3.36) sur l'intervalle $[T^*, t]$, on obtient :

$$V(t) + \int_{T^*}^t A_1(s) |G(s) - G_1(s)| ds + \int_{T^*}^t A_2(s) |B(s) - B_1(s)| ds \leq V(T^*). \quad (3.38)$$

Il suit, d'après (3.37) et (3.38) que

$$V(t) + \alpha_1 \int_{T^*}^t |G(s) - G_1(s)| ds + \alpha_2 \int_{T^*}^t |B(s) - B_1(s)| ds \leq V(T^*), \text{ pour } t \geq T^* .$$

Donc, $V(t)$ est bornée dans $[T^*, \infty)$, et on a aussi :

$$\int_{T^*}^{\infty} |G(s) - G_1(s)| ds \leq \infty \quad \text{et} \quad \int_{T^*}^{\infty} |B(s) - B_1(s)| ds \leq \infty .$$

Le fait, d'une part, que $G(t)$ et $B(t)$ soient bornées et d'autre part, que $G_1(t)$ et $B_1(t)$ soient bornées pour t assez grand, entraîne que $G(t)$, $B(t)$, $G_1(t)$ et $B_1(t)$ possèdent des dérivées bornées pour $t \geq T+r$. Ceci se justifie à partir des équations que vérifient chacune d'elles. Il s'en suit alors que $[|G(t) - G_1(t)| + |B(t) - B_1(t)|]$ est uniformément continue sur $[T^*, +\infty)$. Donc d'après le lemme du Barbalat, on conclut que $\lim_{t \rightarrow \infty} |G(t) - G_1(t)| = 0$ et $\lim_{t \rightarrow \infty} |B(t) - B_1(t)| = 0$, d'où la conclusion. ■

3.4.3 Extinction des espèces

Dans le lemme suivant, nous démontrons un résultat direct sur l'extinction des espèce. Le taux de prédation est supérieur à son taux de consommation.

Lemme 3.3 *Si la condition (H_1) et la condition suivante*

$$r_1 > \gamma_G \quad (H_5),$$

sont vérifiées, alors il existe $D_0 > 0$ telle que pour tout $0 < D < D_0$, les deux espèces disparaissent.

Preuve: D'après l'argument de comparaison des équations différentielles, nous avons :

$$G(t) \leq V(t) \quad \text{pour tout} \quad t \geq 0.$$

où $V(t)$ est la solution de l'équation auxiliaire :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt}(t) &= \gamma_G V(t) - r(t) \frac{V(t)B(t)}{B(t)+D}. \\ V(0) &= G_0. \end{aligned}$$

Alors :

$$V(t) = G_0 \exp \int_0^t \left(\gamma_G - r(s) \frac{B(s)}{B(s)+D} \right) ds.$$

Quand D est très petit, la quantité $\frac{B(t)}{B(t)+D}$ est inférieure à 1 pour tout t . Pour tout $0 < \varepsilon < 1$, il existe $D_0 > 0$ telle que pour tout $0 < D < D_0$, nous obtenons :

$$\frac{B(t)}{B(t)+D} \geq 1 - \varepsilon \quad \text{pour tout } t.$$

Donc, nous avons

$$V(t) \leq G_0 \exp(\gamma_G - r_1 (1 - \varepsilon) t).$$

Puisque $r_1 > \gamma_G$, ceci implique que pour tout ε assez petit, on a

$$(\gamma_G - r_1 (1 - \varepsilon)) = \gamma_G - r_1 + r_1 \varepsilon < 0.$$

Donc, on conclut que :

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} V(t) = 0,$$

et

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) = 0,$$

et par suite

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) = 0.$$

■

3.5 Exemples numérique

Nous donnons quelques exemples numériques pour étayer nos résultats théoriques. On considère le système avec retard suivant :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (0.8 - 0.08G(t - 0.3)) - \min \left((0.6 + 0.1 \cos(2\pi t)) \frac{G(t)}{B(t)+0.4}, 30 \right) B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = \min \left((0.6 + 0.1 \cos(2\pi t)) \frac{G(t)}{B(t)+0.4}, 30 \right) B(t) - 0.5B(t), \end{cases} \quad (3.39)$$

avec les conditions initiales

(1) $G(\theta) = 3.5, B(0) = 9,$

(2) $G(\theta) = 3, B(0) = 8.7,$

(3) $G(\theta) = 2.5, B(0) = 8.2.$

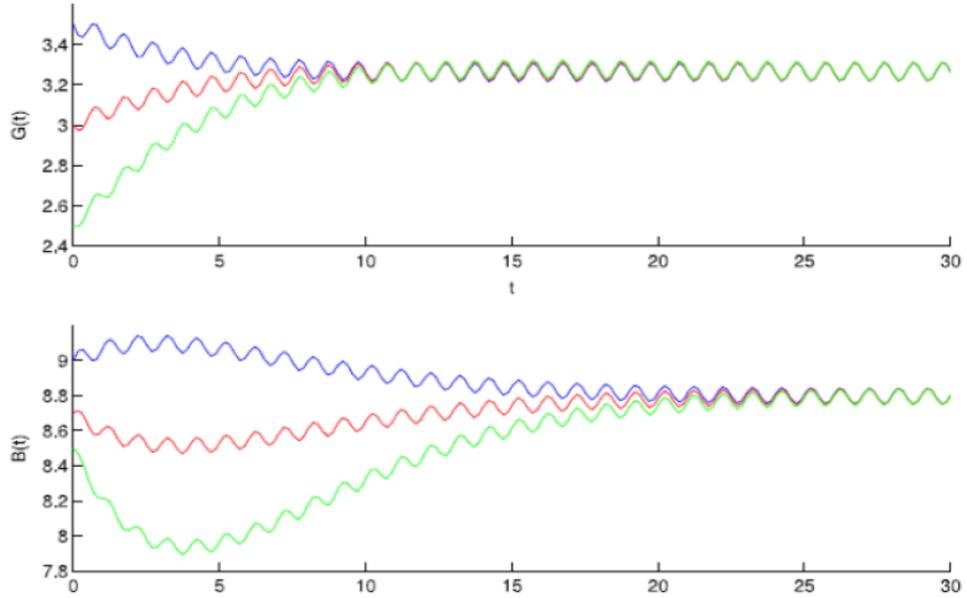


Figure 3.1: Comportement dynamique du système (3.2)

Par un calcul direct, on pourrait facilement vérifier que $(H1), (H2), (H4)$ sont satisfaites. Autrement dit, toutes les conditions des théorèmes précédents sont satisfaites, d'où le système (3.2) est permanent et admet au moins une solution 1-périodique positive. Nous obtenons également $A_1(t) \geq 0.456 > 0$ et $A_2(t) \geq 0.859 > 0$, ainsi la solution positive 1-périodique $(G(t), B(t))^T$ est unique et elle est globalement asymptotiquement stable. Dans l'exemple suivant, nous choisissons: $\gamma_G = 0.3, m_G = 0.08, m_B = 0.2, e_B = 1, D = 0.05, r(t) = 1.2 + 0.2 \cos(2\pi t)$. La figure (3.3) montre que les deux espèces vont vers l'extinction, puisque $\gamma_G < r_1$.

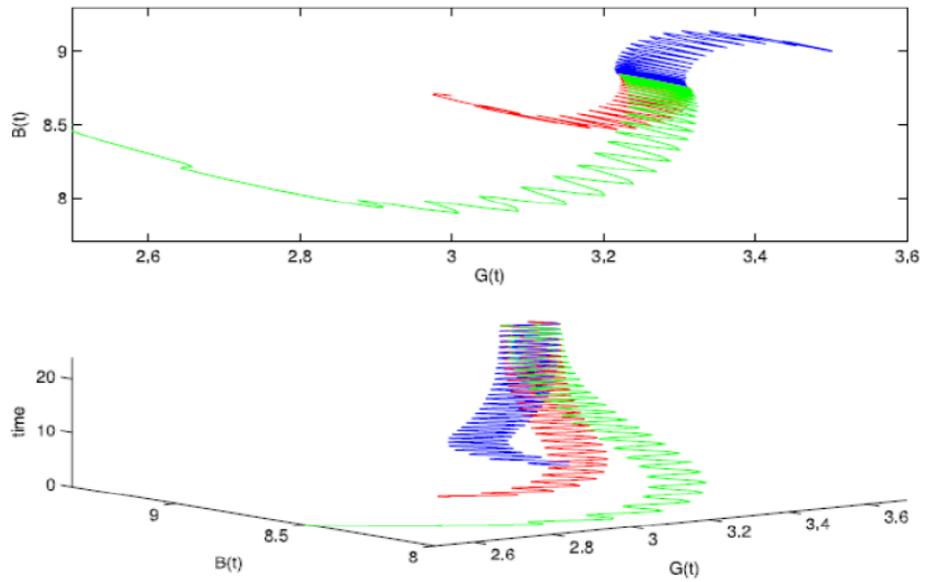


Figure 3.2 : Permanence du modèle (3.2) et périodicité de la solution positive

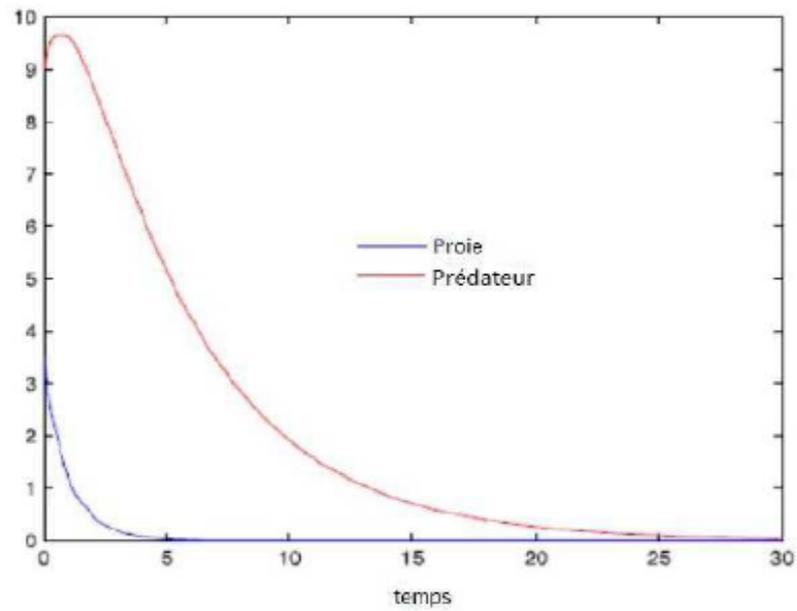


Figure 3.3 : Comportement dynamique du système (3.2): $r_1 < \gamma_G$

3.6 Conclusion

Les écosystèmes aquatiques sont souvent affectés par les activités humaines. Cette étude fournit des résultats préliminaires de l'évolution d'un écosystème basé sur la gestion des eaux. En utilisant le théorème de continuation de Gaines et Mawhin de la théorie du degré de coïncidence, nous avons établi des conditions suffisantes pour l'existence de solutions périodiques positives d'un système proie-prédateur avec retard. D'après le théorème 3.1, nous avons observé que le retard joue un rôle important dans l'existence des solutions périodiques positives. En outre, en construisant une fonction de Lyapunov, nous avons obtenu des conditions suffisantes pour la stabilité et l'unicité de la solution périodique. Notre travail a donné quelques suggestions précieuses pour sauver les deux espèces et la régulation des populations lorsque les paramètres écologiques et environnementaux sont affectés par des facteurs périodiques. D'un point de vue biologique, les résultats les plus intéressants sont les suivants : le niveau d'eau peut déformer le comportement du système, car il modifie l'équilibre écologique entre les populations des proies et prédateurs. Nous avons montré que les conditions $(H1)$, $(H2)$ jouent un rôle crucial dans la coexistence de ces deux espèces. En effet, si la fonction r qui dépend directement du niveau d'eau du lac est entre deux valeurs critiques, les deux espèces peuvent coexister et ils auront tendance à varier avec la même période que celle de l'oscillation de l'environnement. Au contraire, du lemme (3.3), si la fonction d'accessibilité est supérieure au taux de croissance intrinsèque de la proie, (si le niveau d'eau est inférieur à une valeur critique), alors la proie s'éteint et donc les prédateurs vont disparaissent. En conclusion, un programme de gestion d'eau doit être établi pour éviter la disparition des espèces.

Chapitre 4

ÉTUDE MATHÉMATIQUE D'UN MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR AVEC FLUCTUATION

4.1 Introduction et modèle mathématique

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié le modèle proie-prédateur avec retard :

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

avec les conditions initiales positives suivantes :

$$G(\theta) = \phi_1(\theta), B(\theta) = \phi_2(\theta), \quad \theta \in [-\tau^M, 0], \quad \phi(0) > 0,$$

$$\phi_i \in C([-\tau^M, 0], R^+), i = 1, 2.$$

où le taux de prédation $r(t)$ est une fonction périodique continue de période 1.

Dans ce chapitre, nous allons étudier le modèle proie-prédateur suivant :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t) - \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B \right) B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B \right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (4.1)$$

avec les conditions initiales :

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

où le taux de prédation $r(t)$ n'est pas une fonction continue 1-périodique mais est une fonction qui a seulement deux périodes chaque année c-à-d :

$$r(t) = \begin{cases} r_+ = r(1 + \delta) & \text{sur } [nT, (n + \theta)T] \\ r_- = r(1 - \delta) & \text{sur } [(n + \theta)T, (n + 1)T] \end{cases} \quad (4.2)$$

où $0 < \delta < 1$ et r est le taux de prédation moyen. Dans un premier pas, nous considérons le modèle avec $\delta = 0$, et le modèle se réduit à un système d'équations différentielles ordinaires, sur lequel nous étudions la persistance, l'extinction des prédateurs et la stabilité des équilibres. Dans le second modèle, nous prenons en compte les variations du niveau d'eau dans le lac ($\delta \neq 0$), et le modèle obtenu est un modèle à commutation; nous montrons l'existence d'un domaine invariant, qui contient toutes les solutions périodiques annuelles du système.

4.2 Positivité et bornitude des solutions

Dans cette section, nous montrons que le modèle à commutation (4.1)-(4.2) est bien posé dans le sens suivant: Pour toute paire de conditions initiales positives (G_0, B_0) , (4.1)-(4.2) a une solution unique qui reste positive et bornée. Pour cela, nous utilisons les résultats suivants (voir par exemple [4]) :

Lemme 4.1 Si $a, b > 0$ et $\frac{dX}{dt} \leq (\geq) X(t) (a - b X(t))$, avec $X(0) > 0$ alors

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} X(t) \leq \frac{a}{b} (\liminf_{t \rightarrow \infty} X(t) \geq \frac{a}{b}).$$

En effet, ce résultat est quantitativement équivalent au lemme suivant :

Lemme 4.2 Si $a, b > 0$ et $\frac{dX}{dt} \leq X(t) (a - b X(t))$, avec $X(0) > 0$, alors pour tout $t \geq 0$

$$X(t) \leq \frac{a}{b - c e^{-a t}}, \text{ avec } c = b - \frac{a}{X(0)}.$$

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

Nous établissons d'abord le résultat suivant :

Lemme 4.3 Soit $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction définie par :

$$h : (G, B) \rightarrow \min(f(G, B), \gamma_B)$$

Si f est localement lipchitzienne, alors la fonction h est localement lipchitzienne.

Preuve: Il est facile de voir que

$$h(G, B) = \frac{1}{2}(f(G, B) + \gamma_B - |f(G, B) - \gamma_B|)$$

Si f est localement lipchitzienne, alors h est aussi localement lipchitzienne d'où l'existence locale et l'unicité de la solution. ■

Proposition 4.1 (A): Toutes les solutions $(G(t), B(t))$ du système (4.1)-(4.2) sont positives, i.e $G(t) > 0, B(t) > 0$ sur un intervalle maximal du temps $[0, T)$.

(B): Toutes les solutions $(G(t), B(t))$ du système (4.1)-(4.2) sont bornées, pour tout $t \geq 0$.

Preuve: (a) Il est clair que $G = 0$ et $B = 0$ sont deux isoclines nulles. Ainsi, le quadrant positif est positivement invariant.

(b) D'après la première équation du système (4.1), nous avons

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

D'après le lemme (4.2), on suppose $G_0 \leq \frac{\gamma_G}{m_G}$ on a $G(t) \leq \frac{\gamma_G}{m_G}$

Soit $z(t) = e_B G(t) + B(t)$, donc nous avons:

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

On obtient donc le resultat suivant:

$$0 < z(G(t), B(t)) \leq \frac{\eta}{m_B}(1 - e^{-m_B t}) + z(G(0), B(0))e^{-m_B t}.$$

Quand $t \rightarrow \infty$, $0 < z \leq \frac{\eta}{m_B}$.

Ceci termine la preuve de la bornitude de la solution. Le système considéré est donc dissipatif. ■

4.3 Modèle Proie-prédateur en l'absence des variations des niveaux des eaux

4.3.1 Modèle réduit et permanence

En absence de toute action sur le lac ($\delta = 0$), on peut supposer que $r(t) = r$ pour tout t , donc le système prend la forme :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(r \frac{G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min\left(r \frac{G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (4.3)$$

Dans ce cas, nous avons le résultat suivant :

Proposition 4.2 *la population va survivre si les hypothèses suivantes sont satisfaites*

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

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

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

Preuve: Nous allons utiliser l'hypothèse (H_1) pour écrire notre système sous une forme réduite. On démontre la proposition suivante :

Proposition 4.3

$$\text{Pour tout } t \geq 0 \quad r G(t) < \gamma_B (B(t) + D).$$

En effet, considérons

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

Donc d'après l'hypothèse (H_1) , $u(0) < 0$, ce qui implique que $u(t) < 0$ pour tout $t \geq 0$. Autrement, il existe $t_0 > 0$ telle que :

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

La condition $u(t_0) = 0$ implique que :

$$B(t_0) = \frac{r_2 G(t_0)}{\gamma_B} - D.$$

En utilisant la première équation du système (4.3), nous avons :

$$\frac{du}{dt}(t_0) = r \frac{dG}{dt}(t_0) - \gamma_B \frac{dB}{dt}(t_0),$$

et

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

Il suit que :

$$\frac{du}{dt}(t_0) \leq -r m_G [G(t_0)]^2 + r(\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D.$$

D'après l'hypothèse (H1), $\frac{du}{dt}(t_0) < 0$, et ceci constitue une contradiction. Donc $u(t) < 0$ pour tout $t \geq 0$. Ainsi, notre système s'écrit sous la forme réduite suivante :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - r \frac{G(t)B(t)}{B(t)+D}, \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B r \frac{G(t)B(t)}{B(t)+D} - m_B B(t). \end{cases} \quad (4.4)$$

Maintenant on va utiliser le système (4.4). En utilisant la première équation du système, nous avons

$$\frac{dG}{dt} \geq (\gamma_G - r)G(t) - m_G(G(t))^2.$$

Donc, il existe $T > 0$ telle que pour tout $t > T$

$$G(t) \geq \frac{(\gamma_G - r)}{m_G} := \alpha.$$

D'autre part, la deuxième équation du système (4.4), nous donne, pour tout $t > T$,

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} & \geq e_B r \frac{\alpha B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t) \\ & \geq \frac{1}{B + D} ((e_B r \alpha - m_B D)B - m_B B^2). \end{aligned}$$

D'après le théorème de comparaison, il existe $T_1 > T$ telle que pour tout $t > T_1$,

$$B(t) \geq \frac{e_B r \alpha}{m_B} - D := \beta.$$

D'après (H_2) , il exist $T_2 > 0$ telle que, pour tout $t > T_2$, $\alpha \leq G(t) \leq \zeta$ et $\beta \leq B(t) \leq \zeta$, où $\zeta = \max\{\frac{\gamma_G}{m_G}, \frac{\eta}{m_B}\}$, ce qui termine la preuve. ■

Une application directe des propositions précédentes, nous donne le résultat suivant :

Corollaire 4.1 (Permanence) *Si les conditions (H_1) et (H_2) sont satisfaites, alors le système (4.4) est permanent.*

Proposition 4.4 *Si l'hypothèse (H_1) et la condition suivante*

$$(H_3) : r < \frac{m_B m_G D}{e_B \gamma_G}$$

sont satisfaites, alors $\limsup_{t \rightarrow \infty} B(t) = 0$, ie, le prédateur va à l'extinction.

Preuve: La deuxième équation du système (4.4), nous donne :

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &= e_B r \frac{G B}{B + D} - m_B B \\ &\leq (e_B r \frac{\gamma_G}{m_G D} - m_B) B . \end{aligned}$$

Ceci implique que

$$B(t) \leq B_0 e^{\left(r \frac{e_B \gamma_G}{m_G D} - m_B\right) t} .$$

La condition (H_3) implique

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} B(t) = 0 .$$

■

4.3.2 Analyse d'état d'équilibre

Les points d'équilibre pour le système (4.4) sont solutions du système algébrique suivant :

$$\begin{cases} G(t)(\gamma_G - m_G G(t) - r \frac{B(t)}{B(t)+D}) = 0, \\ B(t)(e_B r \frac{G(t)}{B(t)+D} - m_B) B(t) = 0, \end{cases} \quad (4.5)$$

Les solutions de (4.5) sont :

- (i) $E_0 = (0, 0)$ (équilibre trivial),
- (ii) $E_1 = (\frac{\gamma_G}{m_G}, 0)$ (équilibre sans prédateur),
- (iii) $E_* = (G_*, B_*)$ (équilibre positif), qui est solution du système :

$$\begin{cases} \gamma_G - m_G G_* - r \frac{B_*}{B_* + D} = 0, \\ e_B r \frac{G_*}{B_* + D} - m_B = 0. \end{cases} \quad (4.6)$$

La deuxième équation du système (4.6) nous donne :

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

En substituant B_* dans la première équation du système (4.6), nous obtenons :

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

ce qui donne

$$-m_G e_B (G_*)^2 + e_B (\gamma_G - r) G_* - D m_B = 0. \quad (4.7)$$

C'est une équation du deuxième degré, dont le discriminant est :

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

Donc les solutions de l'équation (4.7) sont

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

Comme $G_* > 0$ et $B_* > 0$, on prend seulement l'équilibre :

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

L'existence d'un état d'équilibre le plus intéressant E_* , où les deux populations proie et prédateur coexistent, exige une condition supplémentaire,

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

Stabilité locale

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

Proposition 4.5 *i) (E_0) est toujours un état d'équilibre instable.*

ii) (E_1) sous (H_3) est un nœud stable et un point selle sous (H_3^c) .

iii) L'équilibre positif (E_) est un foyer localement stable si la condition (H_3^c) et*

$$(H_4^c) : r > \frac{e_B \gamma_G^2}{4 D m_G}.$$

sont satisfaites.

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

Lemme 4.4 *sous la condition (H_3^c) , on a*

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

Preuve: D'après la condition (H_3^c) , nous avons :

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

ce qui implique que

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

c'est-à-dire

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

Il suit que

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

de là

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

donc

$$(\gamma_G - r)^2 + 4 \frac{Dm_G m_B}{e_B} < (2\gamma_G - (\gamma_G - r))^2.$$

Il suit que

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

donc

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

autrement dit :

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

c'est-à-dire

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

■

Preuve: de la proposition (4.5)

Pour connaître les propriétés de la stabilité locale des équilibres, on calcule la matrice Jacobienne du système (4.4) :

$$J = \begin{pmatrix} (\gamma_G - m_G G - r \frac{B}{B+D}) - m_G G & e_B r \frac{B}{B+D} \\ \frac{-r GD}{(B+D)^2} & (e_B r \frac{G}{B+D} - m_B) - \frac{e_B r GB}{(B+D)^2} \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne l'origine $E_0 = (0, 0)$, il vient :

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

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

Pour le second équilibre $E_1 = (\frac{\gamma_G}{m_G}, 0)$, nous avons :

$$J\left(\frac{\gamma_G}{m_G}, 0\right) = \begin{pmatrix} -\gamma_G & 0 \\ \frac{-r \gamma_G}{D m_G} & \frac{e_B r \gamma_G - D m_G m_B}{D m_G} \end{pmatrix}.$$

C'est est une matrice triangulaire qui admet donc deux valeurs propres réelles distinctes $\lambda_1 = -\gamma_G < 0$ et $\lambda_2 = \frac{e_B r \gamma_G - D m_G m_B}{D m_G}$, Il s'agit donc d'un nœud stable sous l'hypothèse (H_3) et d'un point un selle sous l'hypothèse (H_3^c) .

Concernant l'équilibre positif $E_* = (G_*, B_*)$, nous avons :

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

En utilisant le fait que

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

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

nous obtenons :

$$J(G_*, B_*) = \begin{pmatrix} -m_G G_* & e_B (\gamma_G - m_G G_*) \\ -D \frac{m_B}{e_B} \frac{1}{B_* + D} & -\frac{m_B}{r} (\gamma_G - m_G G_*) \end{pmatrix}.$$

Ainsi :

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

et

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

d'où la stabilité asymptotique locale de cet équilibre.

De plus :

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

On utilise le fait que

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

On obtient

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

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

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

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

Stabilité globale

Nous avons obtenu les conditions d'existence d'un équilibre positif et leurs conditions de stabilité locale. Nous avons observé que l'instabilité de l'équilibre E_1 implique l'existence d'un point d'équilibre intérieur positif E_* . La condition pour la stabilité asymptotique locale de E_* est donnée par (H_3^c) . Maintenant, nous analysons la stabilité globale de (E_*) . Pour cela, nous appliquons le critère de Dulac. Construisons la fonction $H(G, B) = \frac{1}{GB}$ telle que $H(G, B) > 0$ pour tout $G > 0, B > 0$.

En utilisant les définitions

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

et

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

nous obtenons,

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

Ceci montre que $\operatorname{div}(HF_1, HF_2)$ ne change pas de signe (n'est pas identiquement nulle) dans le quadrant positif. Selon le critère Bendixson- Dulac, il suit que le système (4.4) n'a aucune trajectoire fermée, et donc pas de solution périodique à l'intérieur du quadrant positif , ainsi $(G(t), B(t))$ tend soit vers $(\frac{\gamma_G}{m_B}, 0)$, soit vers (G_*, B_*) . Nous pouvons énoncer le résultat suivant :

Proposition 4.6 *Le système (4.4) ne peut pas avoir un cycle limite à l'intérieur du quadrant positif.*

En utilisant le fait que la solution est bornée, on obtient donc le résultat suivant :

Corollaire 4.2 *(i) Supposons que nous avons les conditions $(H_1); (H_2)$ et (H_3^c) , alors l'équilibre positif E_* est globalement asymptotiquement stable.*

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

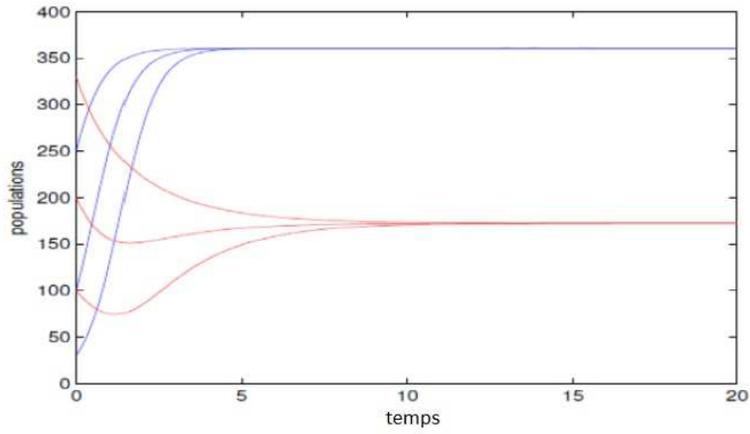


Figure 4.1 : La courbe bleue représente la population des proies,
la courbe rouge représente la population des prédateurs
 $r = 0.8, m_G = 0.005, \gamma_G = 2.6, D = 0.4, e_B = 0.3, m_B = 0.5$

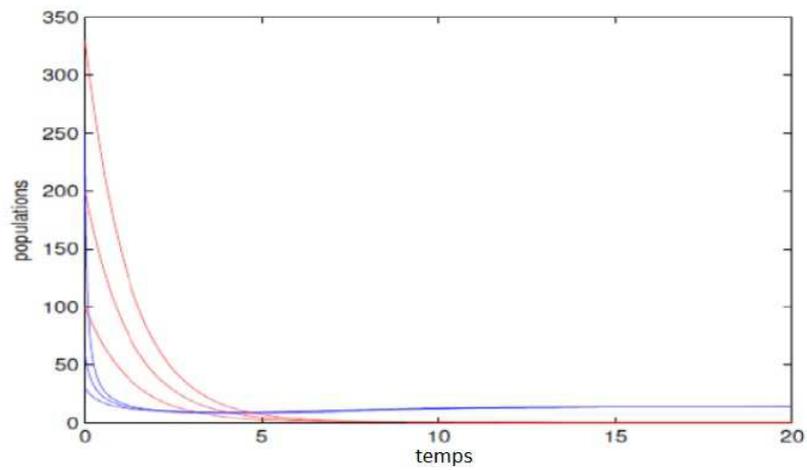


Figure 4.2 : Solution numérique du système (4.4) avec les paramètres:
 $r = 0.5, m_G = 0.07, \gamma_G = 1, D = 2, e_B = 0.2, m_B = 0.8$

4.4 Effet du niveau des eaux

La discussion ci-dessus repose sur l'hypothèse que les paramètres d'environnement sont tous des constantes par rapport au temps, pour lesquelles nous avons étudié la persistance des solutions. Dans cette section nous sommes intéressés par l'analyse du système (4.4) en prenant en compte la fluctuation des niveaux des eaux dans le lac ($\delta \neq 0$). Pour simplifier, on considère deux saisons importantes où $r(t)$ est divisé en deux cas :

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

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

Par conséquent, une trajectoire du système (4.4) est une liaison des arcs des trajectoires des systèmes suivants :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(\frac{r_+ G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right)B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min\left(\frac{r_+ G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right)B(t) - m_B B(t), \end{cases} \quad (4.8)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) - \min\left(\frac{r_- G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right)B(t), \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min\left(\frac{r_- G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right)B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (4.9)$$

La stratégie pour résoudre le système (4.4) est de calculer la solution dans les intervalles du temps entre t_n et t_{n+1} . Chaque intervalle du temps a un taux de prédation constant (i.e., soit r_+ or r_-) et les valeurs initiales G_n et B_n .

Le long de ce paragraphe, nous supposons,

$$(H_4) \quad \frac{m_G m_B D}{e_B \gamma_G} < r_- < r_+ < \min \left(\frac{\gamma_B (B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_B m_G D \gamma_B}{(\gamma_G + m_B)^2} \right).$$

Premièrement, nous réécrivons les systèmes (4.8)-(4.9) sous une forme plus simple, comme ce qui a été fait dans la section précédente. Nous avons la proposition suivante

Proposition 4.7 *Pour tout $t \geq 0$, $r_+ G(t) < \gamma_B (B(t) + D)$*

Preuve: la démonstration de cette proposition est semblable à celle de la proposition 4.3 . ■

Ainsi, sous l'hypothèse (H_4) , nous pouvons réduire les systèmes (4.8)-(4.9) sous les formes suivantes :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t)) - \frac{r_+ G(t) B(t)}{B(t)+D}, \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \frac{r_+ G(t) B(t)}{B(t)+D} - m_B B(t), \end{cases} \quad (4.10)$$

et

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t)) - \frac{r_- G(t) B(t)}{B(t)+D}, \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \frac{r_- G(t) B(t)}{B(t)+D} - m_B B(t). \end{cases} \quad (4.11)$$

Nous démontrons comme nous l'avons fait pour le système (4.4), que sous la condition

$$(H_5) : r_- > \frac{e_B \gamma_G^2}{4Dm_G},$$

les sous-systèmes (4.10) et (4.11) ont respectivement les équilibres suivants :

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

qui sont des foyers stables pour chaque système.

Maintenant, nous allons énoncer le résultat principal de ce chapitre .

Théorème 4.1 *Sous l'hypothèse (H_4) et (H_5) , il existe un domaine positivement invariant $\Gamma \subset R^+ \times R^+$ pour le système à commutation (4.1) de manière saisonnière, délimité par un arc de trajectoire du système (4.10) et un arc de trajectoire du système (4.11), et entourant les deux foyers (G_+^*, B_+^*) et (G_-^*, B_-^*) .*

Preuve: Désignons par Δ_+ et Δ_- , les segments reliant respectivement les points $(0, 0)$ et (G_+^*, B_+^*) et les points (G_-^*, B_-^*) et $(\frac{\gamma G}{m_G}, 0)$, (voir figure (4.3)).

Maintenant, nous définissons une application continue de Poincaré sur le segment Δ_+ :

$$\begin{aligned} P : \Delta_+ &\longrightarrow \Delta_+ \\ (G_0^*, B_0^*) &\longmapsto (G_2^*, B_2^*) \end{aligned}$$

où, $(G_2^*, B_2^*) \in \Delta_+$ est défini comme suit : nous considérons l'arc de la trajectoire du système (4.11) qui commence du point (G_0^*, B_0^*) et se termine au premier point d'intersection (G_1^*, B_1^*) avec Δ_- . Ensuite, nous considérons l'arc de la trajectoire du système (4.10) qui commence du point (G_1^*, B_1^*) et se termine au premier point d'intersection (G_2^*, B_2^*) avec Δ_+ . La figure 4.3 montre une illustration de l'application $P : \Delta_+ \rightarrow \Delta_+$.

Il est clair que $P(0, 0) \in \Delta_+$ et $P(G_+^*, B_+^*) \in \Delta_+$, donc $P(\Delta_+) \subset \Delta_+$, par unicité des trajectoires des systèmes (4.10) et (4.11) et d'après le théorème de point fixe , P a un point fixe unique $(G_+, B_+) \in \Delta_+$. Ensuite, la liaison de l'arc de trajectoire du système (4.10), qui commence du point (G_+, B_+) et se termine au point $(G_-, B_-) \in \Delta_-$, et l'arc de la trajectoire du système (4.11), qui commence du point (G_-, B_-) et se termine au point (G_+, B_+) , délimite le domaine Γ .

Le domaine Γ est positivement invariant par le système à commutation (4.1)-(4.2). En effet, sur la frontière $\partial\Gamma$ de Γ , le champ de vecteur défini par le système (4.1) est dirigé vers l'intérieur

de Γ où il est tangent à $\partial\Gamma$ puisque cette frontière est constituée des arcs des trajectoires.

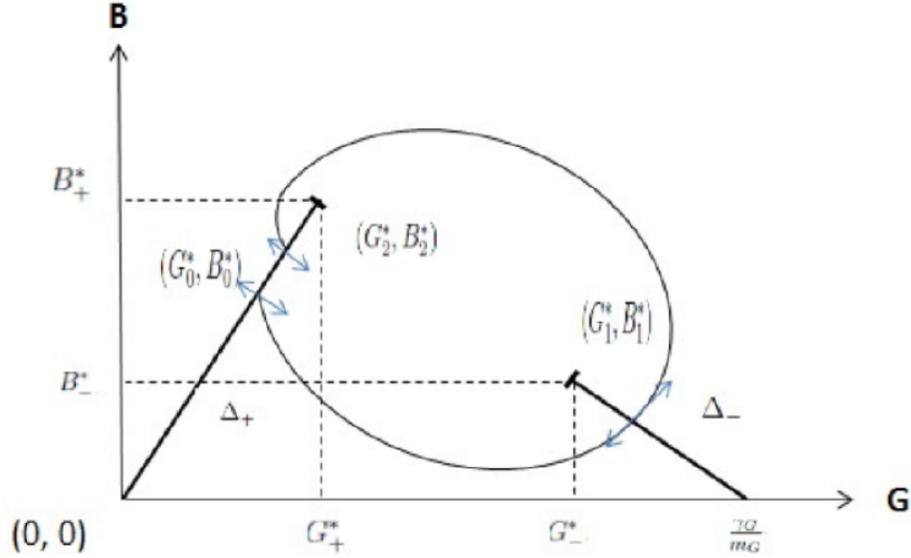


Figure 4.3 : Illustration de l'application $P : \Delta_+ \longrightarrow \Delta_+$

■

Théorème 4.2 *Sous l'hypothèse (H_4) et (H_5) , pour tout $k \in \mathbb{N}^*$, le système à commutation (4.1)-(4.2) possède au moins une solution 1-périodique sur Γ .*

Preuve: En utilisant le théorème du point fixe de Brouwer, nous montrons l'existence d'au moins une solution périodique pour le système à commutation (4.1)-(4.2) dans le domaine Γ . Nous appliquons ce théorème à l'application de Poincaré associée au système (4.1)-(4.2).

$$\begin{aligned} \Pi_k : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ &\longrightarrow \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \\ (G_0, B_0) &\longmapsto (G(k), B(k)), \end{aligned}$$

où $k \in \mathbb{N}^*$ et $(G(t), B(t))$ est la solution du système périodique (4.1)-(4.2) partant du point (G_0, B_0) à l'instant $t_0 = 0$. Cette application est évidemment une application continue. Nous avons déjà montré que Γ est un domaine compact positivement invariant pour le système (4.1)-

(4.2). Par conséquent, pour tout $k \in \mathbb{N}^*$, nous avons $\Pi_k(\Gamma) \subset \Gamma$, puis, en utilisant le théorème du point fixe de Brouwer, Π_k a au moins un point fixe (G_k^*, B_k^*) dans Γ pour tout $k \in \mathbb{N}^*$. Pour nos simulations numériques nous utiliserons un tel point comme condition initial, (voir la figure 4.4) et $r(t)$ comme suit

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

Le comportement périodique de la solution du modèle (4.1)-(4.2) est illustré sur la figure 4.4.

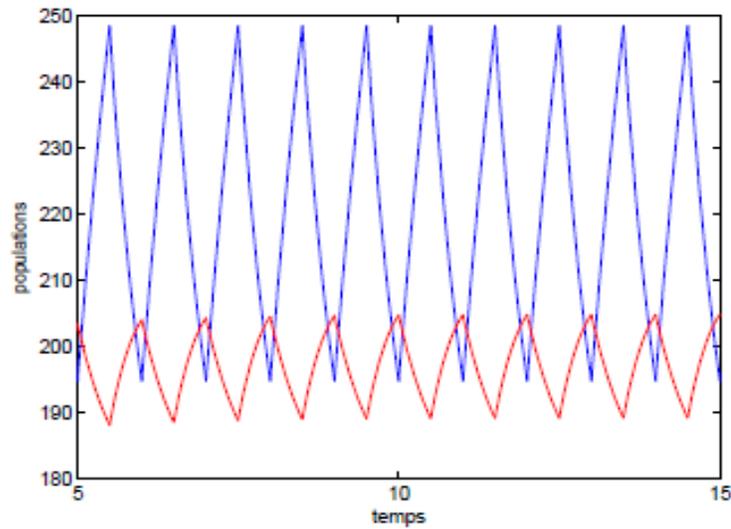


Figure 4.4 : Comportement dynamique du système à commutation
(4.1) – (4.2) : $m_G = 0.005, \gamma_G = 2.6, D = 0.4, e_B = 0.3, m_B = 0.5$

■

4.5 Conclusion

Les résultats de cette étude démontrent comment les variations du niveau des eaux peuvent influencer la répartition des espèces des poissons. En l'absence d'action sur le lac (modèle (4.4)), en utilisant la théorie de stabilité des équations différentielles ordinaires, on a démontré qu'il

existe un équilibre intérieur stable (sous certaines conditions). Le seuil entre la persistance et l'extinction dépend de façon critique du taux de prédation r . En effet, nous avons montré que si le taux de prédation n'est pas très élevé (i.e (H_1) , (H_2)), alors les deux populations coexistent. Les résultats de la stabilité globale de l'équilibre sont obtenus en prouvant la non-existence d'une solution périodique non-trivial; en appliquant le critère de Dulac et le théorème de Poincaré-Bendixon .

En revanche, si l'on tient compte de la variation des niveaux des eaux, nous avons prouvé dans certaines conditions, l'existence d'un domaine invariant Γ contenant au moins une solution 1-périodique positive. Ces conditions dépendent du taux de prédation r_+ , r_- qui dépendent directement des niveaux des eaux du lac. Ecologiquement parlant: si la fonction d'accessibilité $r(t)$ est entre deux valeurs critiques (condition (H_4)), les deux espèces peuvent coexister et ont tendance à fluctuer à la même période que l'environnement. Au contraire, à partir de la proposition (4.4), si les niveaux des eaux sont assez élevés, les interactions entre les proies et les prédateurs sont très rares et ces derniers vont disparaître. Du point de vue de l'écologie, ce phénomène n'est pas souhaitable. Donc, nous devons aussi prêter attention aux valeurs du niveau des eaux afin de continuer à développer des écosystèmes durables.

Bibliographie

- [1] H. Amann. Ordinary Differential Equations: An Introduction to Nonlinear Analysis, Walter de Gruyter, Berlin. New York. 1990.
- [2] P. Auger, Modélisation mathématique en écologie. Dunod. Paris 2010
- [3] G. Birkhoff, G.S. Rota, Ordinary Differential Equations, Ginn, Boston, 1882.
- [4] F.D. Chen, On a nonlinear non-autonomous predator-prey model with diffusion and distributed delay, *J. Comput. Appl. Math.* 180 (1) (2005) 33-49.
- [5] H. Coops, S.H. Hosper, Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands, *Lake Reservoir Manage.* 18 (2002) 293-298.
- [6] H. Coops, M. Beklioglu, T.L. Crisman, The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems workshop conclusions, *Hydrobiologia* 506 (2003) 23-27.
- [7] P. Demailly. Analyse numérique et équations différentielles. Collection Grenoble sciences, 1996.
- [8] U. Kahl, S. Hlsmann, R.J. Radke, J. Benndorf, The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach: Implications for fish stocmanagement, *Limnologia* 38 (2008) 258-268.
- [9] H . Khalil, Nonlinear Systems, Third Edition, Prentice Hall, 2002.
- [10] Y. Kuang, Delay Differential Equations, with Applications in population Dynamics, Academic Press, New York, 1993.

- [11] J.H. Wlosinski, E.R. Koljord, Effects of Water Levels on Ecosystems, an Annotated Bibliography, Long Term Resource Monitoring Program. Technical Report 96-T007, 1996.
- [12] N. Chiboub Fellah, S.M. Bouguima, A. Moussaoui, The effect of water level in a prey–predator interaction: A nonlinear analysis study, *Chaos Solitons Fractals* 45 (2012) 205–212.
- [13] A. Moussaoui, S.M. Bouguima, A prey–predator interaction under fluctuating level water, *Math. Meth. Appl. Sci.* 38 (2014) 123-137 .
- [14] A. Moussaoui, S. Bassaid, E. Ait Dads: The impact of water level fluctuations on a delayed prey-predator model. *Nonlinear Analysis Real World Applications* 01 (2015), 21:170-184.
- [15] H.I. Freedman, J. Wu, Periodic solutions of single species models with periodic delay, *SIAM J. Math. Anal. Appl.* 23 (1992) 689–701.
- [16] R.M. May, Time delay versus stability in population models with two and three trophic levels, *Ecology* 4 (1973) 315–325.
- [17] A.F.Nindjin, Etude de certains systèmes dynamiques à retards modilisant des problèmes de dynamique des populations, Thèse Doctorat Université du Havre-France.
- [18] R. Olinky, A. Huppert, L. Stone, Seasonal dynamics and thresholds governing recurrent epidemics. *J. Math. Biol.* 56 (2008) 827-839.
- [19] J. Arino, L. Wang, G.S.K. Wolkowicz, An alternative formulation for a delayed logistic equation, *J. Theoret. Biol.* 241 (2006) 109–119.
- [20] M. Bardi, Predator–prey models in periodically fluctuating environments, *J. Math. Biol.* 12 (1981) 127–140.
- [21] E. Beretta, Y. Kuang, Global analysis in some delayed ratio-dependent predator–prey systems, *Nonlinear Anal. TMA* 32 (1998) 381–408.
- [22] J.M. Cushing, Periodic time-dependent predator–prey system, *SIAM J. Appl. Math.* 32 (1977) 82–95.

- [23] X. Ding, C. Lu, M. Liu, Periodic solutions for a semi-ratio-dependent predator–prey system with nonmonotonic functional response and time delay, *Nonlinear Anal. RWA* 9 (2008) 762–775.
- [24] S. Gakkhar, S. Kumar Sahani, K. Negi, Effects of seasonal growth on delayed prey–predator model, *Chaos Solitons Fractals* 39 (2009) 230–239.
- [25] S. Gakkhar, K. Negi, S. Kumar Sahani, Effects of seasonal growth on ratio dependent delayed prey predator system, *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.* 14 (2009) 850–862.
- [26] E. Augeraud-Véron, N. Sari, Seasonal dynamics in an SIR epidemic system. *J. Math. Biol. J. Math. Biol.* 68 (2014) 701–725.
- [27] Q. Gan, R. Xu, P. Yang, Bifurcation and chaos in a ratio-dependent predator–prey system with time delay, *Chaos Solitons Fractals* 39 (2009) 1883–1895.
- [28] K. Gopalsamy, *Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*, Kluwer Academic, Dordrecht/Norwell, MA, 1992.
- [29] K. Gopalsamy, Harmless delay in Model systems, *Bull. Math. Biol.* 45 (3) (1983) 295–309.
- [30] M. Haque, S. Sarwardi, S. Preston, E. Venturino, Effect of delay in a Lotka–Volterra type predator–prey model with a transmissible disease in the predator species, *Math. Biosci.* 234 (2011) 47–57.
- [31] L. Perko, *Differential equations and dynamical systems*, Springer 3rd Edition Verlag, New York. 2001.
- [32] B. Lisena, A new contribution to periodic competition systems with delays, *Nonlinear Anal. RWA* 10 (2009) 2256–2263.
- [33] B. Liu, The existence and uniqueness of positive periodic solutions of Nicholson-type delay systems, *Nonlinear Anal. RWA* 12 (2011) 3145–3151.
- [34] N. MacDonald, *Biological Delay Systems: Linear Stability Theory*, Cambridge University Press, 2008.

- [35] N. MacDonald, Time delay in prey–predator models, *Math. Biosci.* 28 (1976) 321–330.
- [36] J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer, Berlin, NewYork, 1989.
- [37] K. Wang, Periodic solutions to a delayed predator–prey model with Hassell–Varley type functional response, *Nonlinear Anal.:RWA* 12 (2011) 137–145.
- [38] W. Wang, Z. Ma, Harmless delays for uniform persistence, *J. Math. Anal. Appl.* 158 (1991) 256–268.
- [39] Y. Song, J. Wei, Local Hopf bifurcation and global periodic solutions in a delayed predator–prey system, *J. Math. Anal. Appl.* 301 (2005) 1–21.
- [40] R. Xu, M.A.J. Chaplain, F.A. Davidson, Periodic solutions for a predator–prey model with Holling-type functional response and time delays, *Appl. Math. Comput.* 161 (2005) 637–654.
- [41] J.K. Hale, *Theory of Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1977.
- [42] R. Gaines, J. Mawhin, *Coincidence Degree and Nonlinear Differential Equations*, Springer-Verlag, Berlin, 1977.
- [43] I. Barbalat, Systems d’equations differential d’oscillations nonlineaires, *Rev. Roumaine Math. Pures Appl.* 4 (1959) 267–270.
- [44] F.Verhultst, *Nonlinear differential equations and dynamical systems*, Springer-Verlag, New-York, 1990.
- [45] D.W.Willis. Review of water level management of Kansas reservoirs. Page 100-114 in Hall and VanDen Avyls, Editors. *Reservoir Fisheries management-Strategies for the 80’s Reservoir committees of the southern Division*, American Fishery Society. 1986
- [46] K.Yosida. *Functional analysis*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New-York, 1980.

Résumé :

Les interactions proie-prédateur sont influencées par de nombreux facteurs écologiques. Dans cette thèse, on étudie un modèle de prédateur-prédateur périodique retardé avec rétroaction négative instantanée pour étudier l'impact du niveau d'eau sur la persistance de deux populations de poissons vivant dans un lac artificiel. En utilisant le théorème de la continuité de la théorie du degré de coïncidence, et en construisant des fonctionnels de Lyapunov convenables, un ensemble de conditions suffisantes vérifiables est dérivé pour l'existence, l'unicité et la stabilité globale de solutions périodiques positives au modèle

Mots clés:

Modèle de prédateur-proie, Solution périodique, Théorème de degré de coïncidence, Temps de retard, Fonction de Lyapunov, Stabilité globale.

Abstract:

Prey–predator interactions are influenced by many ecological factors. In this thesis, a delayed periodic prey–predator model with instantaneous negative feedback is investigated to study the impact of water level on persistence of two fish populations living in an artificial lake. By using the continuation theorem of coincidence degree theory, and by constructing suitable Lyapunov functionals, a set of easily verifiable sufficient conditions is derived for the existence, uniqueness and global stability of positive periodic solutions to the model.

Keywords:

Predator–prey model, Periodic solution, Coincidence degree theorem, Time delay Lyapunov functional, Global stability.

المخلص:

تتأثر تفاعلات المفترس والفريسة من قبل العديد من العوامل البيئية. في هذه الأطروحة، ندرس نموذج الدوري المفترس والفريسة مع ردود فعل سلبية لحظية تأخر لدراسة تأثير مستويات المياه على استمرار اثنين من الأسماك التي تعيش في بحيرة اصطناعية. باستخدام نظرية الاستمرارية لنظرية درجة من قبيل الصدفة، وبناء يابونوف مناسبة وظيفية لمجموعة من الشروط كافية يمكن التحقق منها مشتق من وجود والاستقرار التفرد وعالمي لحلول دورية الإيجابية للنموذج

كلمات البحث:

نموذج المفترس والفريسة، حل الدوري، نظرية درجة صدفة، تأخير الوقت، وظيفة يابونوف والاستقرار.



The impact of water level fluctuations on a delayed prey–predator model



Ali Moussaoui^{a,*}, Siham Bassaid^a, EL Hadi Ait Dads^b

^a Department of Mathematics, University of Tlemcen, Algeria

^b Department of Mathematics, Cadi Ayyad University, Marrakech, Morocco

ARTICLE INFO

Article history:

Received 20 January 2014

Received in revised form 10 July 2014

Accepted 19 July 2014

Available online 2 August 2014

Keywords:

Predator–prey model

Periodic solution

Coincidence degree theorem

Time delay

Lyapunov functional

Global stability

ABSTRACT

Prey–predator interactions are influenced by many ecological factors. In this paper, a delayed periodic prey–predator model with instantaneous negative feedback is investigated to study the impact of water level on persistence of two fish populations living in an artificial lake. By using the continuation theorem of coincidence degree theory, and by constructing suitable Lyapunov functionals, a set of easily verifiable sufficient conditions is derived for the existence, uniqueness and global stability of positive periodic solutions to the model. Numerical simulation is carried out to illustrate the feasibility of our main results.

© 2014 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The impact of water level fluctuations on the species communities has been widely studied in rivers, lakes and reservoirs [1–4]. Depending on the spatial and temporal extension water level fluctuations can influence the dynamics and structure of the fish community. Recently, in [5], the authors examine how seasonal variations in water level affect the outcome of prey–predator interactions in Pareloup lake in the south of France. The Pareloup lake is one of the five biggest artificial lakes in France, situated between Rodez and Millau (1260 ha, $168 \times 10^6 \text{ m}^3$). Its maximum depth is 37 m, and mean depth is 12.5 m, allowing to store water during seasons of high electricity demand. The management of this lake is of considerable ecological importance. Significant variations of the water level of the lake can have a strong impact on the persistence of some species. In fact, the increase of water volume hinders the capture of the prey by the predator. The same reasoning is applied when there is a decrease in the volume of water, favoring the capture of the prey by the predator. The authors propose a new model to describe the interaction between roach species as prey and pike species as predator. The obtained results indicate that the water level has a qualitative effect on the dynamic behavior of the prey–predator system. Very recently, Moussaoui et al., in [6] investigated a more complex interaction among three species living in the Pareloup lake under seasonal succession; the authors showed that the system is permanent under some appropriate conditions and obtained sufficient conditions which ensure the existence of the positive 1-periodic solution (see [6]).

As pointed out by Freedman and Wu [7] and Kuang [8], it would be of interest to study the global existence of periodic solutions for systems with periodic delays. In order to reflect the dynamical behaviors of the models depending on the past

* Corresponding author. Tel.: +213 7 71 22 34 78.

E-mail addresses: moussaouidz@yahoo.fr, ali.moussaoui@ird.fr (A. Moussaoui), sihembessaid@yahoo.fr (S. Bassaid), aitdads@ucam.ma (E.H. Ait Dads).

information of the system, May [9] first proposed and discussed in 1973 briefly the delayed predator–prey system

$$\begin{cases} \dot{x} = x(t) (a_1 - a_{11}x(t - \tau) - a_{12}y(t)) \\ \dot{y} = y(t) (-a_2 + a_{21}x(t) - a_{22}y(t)) \end{cases} \quad (1)$$

where $x(t)$ and $y(t)$ can be interpreted as the population densities of the prey and the predator at time t , respectively, τ is the feedback time delay of the prey to the growth of the species itself, the parameters a_i and a_{ij} ($i, j = 1, 2$) are all positive constants.

Since this remarkable work, delayed prey–predator models have been studied extensively by many researchers, and very rich dynamics have been observed (see, for example [10–29] and references cited therein).

Motivated by the above reasons, and considering that the delay may occur in the competition among preys; in this paper, we are concerned with the effects of the water level and time delays due to negative feedbacks on the global dynamics of the predator–prey systems. This is to look for conditions which guarantee the existence of a positive periodic solution of the system with the same period as the coefficients, such a solution describes an equilibrium situation consistent with the variability of environmental conditions and such that both populations survive. The trajectories in the phase plane of these solutions of the nonautonomous system take the place of the equilibria points of the autonomous system. The significance of the paper is that the conditions are related to the values of the accessibility function $r(t)$ which depends directly on the water level of the lake.

The organization of this paper is as follows. In the next section, a brief description of the model is presented, and the positivity of the solutions is proved. In Section 3, sufficient conditions are obtained for the existence of positive periodic solutions of the delayed prey–predator model by using Gains and Mawhin’s continuation theorem of coincidence degree theory. In Section 4, by constructing a suitable Lyapunov functional, the uniqueness and global stability of positive periodic solutions of the delayed prey–predator model is our main concern. Two examples are given in Section 5 to illustrate the feasibility of our main results. A brief discussion is presented in Section 6.

2. Prey–predator model

Let $G(t)$ and $B(t)$ be respectively the biomass of the prey and predator at time t . When a predator attacks a prey, it has access to a certain quantity of food depending on the water level. When water level is low the predator is more in contact with the prey. Let $r(t)$ be the accessibility function for the prey. It is assumed that the function $r(t)$ is annual periodic and continuous, that is, r is 1-periodic. The minimum value r_1 is reached in spring and the maximum value r_2 is attained during autumn, denoted respectively by γ_G and γ_B the maximum consumption rate of the resource by the prey and predator. Let e_B be the conversion rate of the prey in biomass and m_G, m_B be respectively the consumption rate of biomass by metabolism of the prey and predator. The predator needs a quantity $\gamma_B B(t)$ for his food, but he has access to a quantity

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

here D measures the other causes of mortality outside the metabolism and predation. It gives the extent to which environment provides protection to the prey. If

$$\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D} \geq \gamma_B$$

then the predator will be satisfied with the quantity

$$\gamma_B B(t)$$

for his food. Otherwise, i.e if

$$\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D} \leq \gamma_B$$

the predator will content himself with

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

Consequently, the quantity of food received by the predator is

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

Accordingly, the delayed prey–predator model can be expressed as

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))) - \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t) \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B \min \left(r(t) \frac{G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t) - m_B B(t). \end{cases} \quad (2)$$

The initial conditions for system (2) take the form of

$$G(\theta) = \phi_1(\theta), \quad B(\theta) = \phi_2(\theta), \quad \theta \in [-\tau^M, 0], \phi(0) > 0$$

$$\phi_i \in C([-\tau^M, 0], \mathbb{R}^+), \quad i = 1, 2. \tag{3}$$

To simplify our representation, we introduce the following notations:

$$\bar{f} = \int_0^1 f(t)dt, \quad f^L = \min_{t \in [0,1]} f(t), \quad f^M = \max_{t \in [0,1]} f(t).$$

Let B_0, G_0 be respectively the initial density of the predator and prey with $B_0 > 0$ and $G_0 > 0$. Throughout this paper, we suppose that:

- (H₁): $r_2 < \min \left(\frac{\gamma_B(B_0+D)}{G_0}, \frac{4m_B m_G D \gamma_B e^{-\gamma_G \tau^M}}{(\gamma_G + m_B)^2} \right)$;
- (H₂): $e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) > D > 0$;
- (H₃): $\tau(t)$ is a non negative and continuously differentiable periodic function with period 1, $\min_{t \in [0,1]} (1 - \dot{\tau}(t)) > 0$ (where $\dot{\tau}(t) = \frac{d\tau(t)}{dt}$).

By the theory of functional differential equations [30], it is clear that system (2) has a unique positive solution which satisfies the initial condition (3).

The following standard analysis shows that the model (2) is biologically sound.

Lemma 1. Every solution of system (2) with initial conditions (3) exists in the interval $[0, +\infty[$ and remains positive for all $t \geq 0$.

Proof. Firstly, we show that $G > 0$ for all $t \in [0, \alpha)$, where $0 < \alpha \leq +\infty$. Otherwise, there exists a $t_1 \in [0, \alpha)$ such that $G(t_1) = 0$, $\frac{dG}{dt}(t_1) < 0$ and $G(t) > 0$ for all $t \in [-\tau^M, t_1)$.

Hence, there must have $B(t) > 0$ for all $t \in [0, t_1)$. If this statement is not true, then there exists a $t_2 \in [0, t_1)$ such that $B(t_2) = 0$ and $B(t) > 0$ on $[0, t_2)$. Furthermore,

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

Then,

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

Thus

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

It is a contradiction. Hence, $B(t) > 0$ for all $t \in [0, t_1)$. On the other hand

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

Then

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

Thus

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

It is a contradiction with $G(t_1) = 0$, so $G(t) > 0$ for all $t \geq 0$. We complete the proof.

3. Existence of positive periodic solutions

In this section, using the Gains and Mawhin’s continuation theorem of coincidence degree theory, we show the existence of positive periodic solutions to system (2) with initial conditions (3). For convenience, in the following we shall summarize a few concepts and results from [31] that will be used in this section.

Let X and Y be real Banach spaces, $L : DomL \subset X \rightarrow Y$ a linear mapping, and $N : X \rightarrow Y$ a continuous mapping. The mapping L is called a Fredholm mapping of index zero if $dimKerL = codimImL < +\infty$ and ImL is closed in Y . If L is called a Fredholm mapping of index zero and there exist continuous projectors $P : X \rightarrow X$, and $Q : Y \rightarrow Y$ such that $ImP = KerL$, $KerQ = ImL = Im(I - Q)$, then the restriction L_p of L to $DomL \cap KerP : (I - P)X \rightarrow ImL$ is invertible. Denote the inverse of L_p by K_p . If Ω is an open bounded subset of X , the mapping N will be called L -compact on $\bar{\Omega}$ if $QN(\bar{\Omega})$ is bounded and $K_p(I - P)N : \Omega \rightarrow X$ is compact. Since ImQ is isomorphic to $KerL$, there exists an isomorphism $J : ImQ \rightarrow KerL$.

Lemma 2 (Continuation Theorem). Let X and Y be two Banach spaces and L be a Fredholm mapping of index zero. Assume that $N : \bar{\Omega} \rightarrow Y$ is L -compact on $\bar{\Omega}$ with Ω open bounded in X . Furthermore, assume that

- (a) For each $\lambda \in (0, 1)$, $x \in \partial\Omega \cap \text{Dom}L$, $Lx \neq \lambda Nx$,
- (b) for each $x \in \partial\Omega \cap \ker L$, $QNx \neq 0$,
- (c) $\text{deg}\{QN, \Omega \cap \ker L, 0\} \neq 0$, where $\text{deg}(\cdot, \cdot, \cdot)$, is the Brouwer degree.

Then the equation $Lx = Nx$ has at least one solution in $\text{Dom}L \cap \bar{\Omega}$.

Now we state and prove our main theorem on the existence of positive 1-periodic solutions of system (2).

Theorem 1. Assume that (H_1) and (H_2) hold, then system (2) with initial conditions (3) has at least one positive 1-periodic solution.

Before proving Theorem 1, we first rewrite system (2) in a simpler form.

Proposition 1. For all $t \geq 0$, $r_2G(t) < \gamma_B(B(t) + D)$.

Proof. Let $u(t) = r_2G(t) - \gamma_B(B(t) + D)$.

Note that $u(0) < 0$ by condition (H_1) . It is claimed that $u(t) < 0$ for all $t \geq 0$. If this were not the case, there exists $t_0 > 0$ such that:

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

The condition $u(t_0) = 0$ implies that

$$B(t_0) = \frac{r_2G(t_0)}{\gamma_B} - D.$$

From (2), we get

$$\frac{du}{dt}(t_0) = r_2 \frac{dG}{dt}(t_0) - \gamma_B \frac{dB}{dt}(t_0)$$

and

$$\frac{du}{dt}(t_0) = -r(t_0) [r_2 + e_B \gamma_B] \frac{B(t_0)}{B(t_0) + D} G(t_0) + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D - r_2 m_G G(t_0) G(t_0 - \tau(t_0)).$$

It follows that

$$\frac{du}{dt}(t_0) \leq -r_2 m_G G(t_0) G(t_0 - \tau(t_0)) + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D.$$

Integrating the first equation of (2) between the limits $t_0 - \tau(t_0)$ and t_0 , we find

$$G(t_0) \leq G(t_0 - \tau(t_0)) e^{\gamma_G \tau^M}$$

from which

$$G(t_0 - \tau(t_0)) \geq G(t_0) e^{-\gamma_G \tau^M}$$

then

$$\frac{du}{dt}(t_0) \leq -r_2 m_G e^{-\gamma_G \tau^M} [G(t_0)]^2 + r_2 (\gamma_G + m_B) G(t_0) - \gamma_B m_B D.$$

Condition (H_1) implies that $\frac{du}{dt}(t_0) < 0$ and we obtain a contradiction. This implies that $u(t) < 0$ for all $t \geq 0$. Consequently system (2) is reduced to the simple form

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))) - r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D} \\ \frac{dB}{dt}(t) = e_B r(t) \frac{G(t)B(t)}{B(t) + D} - m_B B(t). \end{cases} \tag{4}$$

Now, we come back to the proof of Theorem 1. In order to explore the existence of periodic solutions, we should embed our problem in the frame of Lemma 2.

Since solutions of (2) remained positive for all $t \geq 0$, we let

$$u_1 = \ln[G(t)], \quad u_2(t) = \ln[B(t)]. \tag{5}$$

On substituting (5) into system (4), we obtain

$$\begin{cases} \dot{u}_1(t) = \gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \\ \dot{u}_2(t) = e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B. \end{cases} \tag{6}$$

It is easy to see that if system (6) has one 1-periodic solution $(u_1^*, u_2^*)^T$, then $(G^*, B^*)^T = (\exp(u_1^*), \exp(u_2^*))^T$ is a positive 1-periodic solution of system (4). Therefore, to complete the proof, it suffices to show that system (6) has at least one 1-periodic solution.

We define

$$X = Y = \{u = (u_1, u_2)^T \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) : u(t + 1) = u(t)\}$$

and

$$\|u\| = \max_{t \in [0, 1]} |u_1(t)| + \max_{t \in [0, 1]} |u_2(t)|.$$

It is not difficult to show that X and Y are both Banach spaces when they are endowed with the above norm.

Let $L : \text{Dom}L \cap X \rightarrow X, L(u_1(t), u_2(t))^T = (\frac{du_1(t)}{dt}, \frac{du_2(t)}{dt})^T$ where $\text{Dom}L = \{u(t) = (u_1(t), u_2(t))^T \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)\}$ and $N : X \rightarrow X$

$$N \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \\ e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \end{pmatrix}.$$

Define the projectors P and Q as

$$Pu = Qu = \begin{pmatrix} \int_0^1 u_1(s) ds \\ \int_0^1 u_2(s) ds \end{pmatrix}, \quad u \in X = Y.$$

It is not difficult to show that

$$\ker L = \{u \in X : u = c \in \mathbb{R}^2, \text{ for } t \in [0, 1]\}$$

and

$$\text{Im}L = \left\{ u \in X : \int_0^1 u_1(s) ds = \int_0^1 u_2(s) ds = 0 \right\}$$

is closed in Y and

$$\dim \ker L = \text{codim} \text{Im}L = 2$$

and P and Q are continuous projectors such that

$$\text{Im}P = \ker L, \quad \text{Im}L = \ker Q = \text{Im}(I - Q).$$

Therefore, L is Fredholm mapping of index zero. Furthermore, the generalized inverse (to L) $K_p : \text{Im}L \rightarrow \text{Dom}L \cap \ker P$ exists and is given by

$$K_p u = \begin{pmatrix} \int_0^t u_1(s) ds - \int_0^1 \int_0^t u_1(s) ds dt \\ \int_0^t u_2(s) ds - \int_0^1 \int_0^t u_2(s) ds dt \end{pmatrix}.$$

Thus

$$QNu = \begin{pmatrix} \int_0^1 \left[\gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt \\ \int_0^1 \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \right] dt \end{pmatrix}$$

and

$$K_p(I - Q)Nu = \left(\int_0^t N_1(s)ds - \int_0^1 \int_0^t N_1(s)dsdt - \left(t - \frac{1}{2}\right) \int_0^1 N_1(t)dt \right) \\ \left(\int_0^t N_2(s)ds - \int_0^1 \int_0^t N_2(s)dsdt - \left(t - \frac{1}{2}\right) \int_0^1 N_2(t)dt \right).$$

Obviously, QN and $K_p(I - Q)N$ are continuous. Since X is Banach space, using the Arzela–Ascoli Theorem, it is easy to show that $K_p(I - Q)N(\overline{\Omega})$ is compact for any open bounded set $\Omega \subset X$. Moreover, $QN(\overline{\Omega})$ is bounded. Thus, N is L -compact on $\overline{\Omega}$ with any open bounded set $\Omega \subset X$.

Now, we are in the position to search for an appropriate open, bounded subset Ω for the application of the continuation theorem, Lemma 2. For the operator equation $Lu = \lambda Nu, \lambda \in (0, 1)$, we have

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = \lambda \left[\gamma_G - m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] \\ \dot{u}_2 = \lambda \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} - m_B \right]. \end{cases} \tag{7}$$

Assume that $u = (u_1, u_2)^T \in X$ is an arbitrary solution of system (7) for a certain $\lambda \in (0, 1)$. Integrating both sides of (7) over the interval $[0, 1]$, we obtain

$$\begin{cases} \gamma_G = \int_0^1 \left[m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt \\ m_B = \int_0^1 \left[e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt. \end{cases} \tag{8}$$

From (7) and (8), we get

$$\begin{aligned} \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt &\leq \lambda \left[\int_0^1 \gamma_G dt + \int_0^1 \left(m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right) dt \right] \\ &\leq 2\gamma_G \\ \int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt &\leq \lambda \left[\int_0^1 m_B dt + \int_0^1 e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t)) + D} dt \right] \\ &\leq 2m_B. \end{aligned} \tag{9}$$

Since $u \in X$, there exist $\zeta_i, \eta_i \in [0, 1], i \in [1, 2]$, such that

$$\begin{aligned} u_1(\zeta_1) &= \min_{t \in [0, 1]} u_1(t) & u_1(\eta_1) &= \max_{t \in [0, 1]} u_1(t) \\ u_2(\zeta_2) &= \min_{t \in [0, 1]} u_2(t) & u_2(\eta_2) &= \max_{t \in [0, 1]} u_2(t). \end{aligned} \tag{10}$$

From (10) and the first equation of (8), we can see

$$\gamma_G \geq \int_0^1 m_G \exp(u_1(\zeta_1)) dt \geq m_G \exp(u_1(\zeta_1))$$

which implies that

$$u_1(\zeta_1) \leq \ln \left(\frac{\gamma_G}{m_G} \right) := L_1 \tag{11}$$

and along with (9), one obtains

$$u_1(t) \leq u_1(\zeta_1) + \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt < \ln \left(\frac{\gamma_G}{m_G} \right) + 2\gamma_G := H_1 \quad \text{for all } t \geq 0. \tag{12}$$

On the other hand, from (10), (12) and the second equation of (8), we also obtain

$$m_B \leq \int_0^1 e_B r(t) \frac{\exp(u_1(t))}{\exp(u_2(t))} dt \leq \frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G} \exp(2\gamma_G) \int_0^1 \frac{1}{\exp(u_2(\zeta_2))} dt$$

which reduces to

$$u_2(\zeta_2) \leq \ln \left(\frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G m_B} \right) + 2\gamma_G := L_2 \tag{13}$$

and similar to (12) we derive from (9) that

$$u_2(t) \leq u_2(\zeta_2) + \int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt < \ln \left(\frac{e_B \gamma_G r_2}{m_G m_B} \right) + 2(\gamma_G + m_B) := H_2. \tag{14}$$

On the other hand, from (10) and the first equation of (8) we can derive that

$$\begin{aligned} \gamma_G &= \int_0^1 \left[m_G \exp(u_1(t - \tau(t))) + r(t) \frac{\exp(u_2(t))}{\exp(u_2(t)) + D} \right] dt \\ &\leq \int_0^1 m_G \exp(u_1(\eta_1)) dt + r_2 \end{aligned}$$

we get

$$u_1(\eta_1) \geq \ln \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) := l_1 \tag{15}$$

thus we derive from (9) that

$$u_1(t) \geq u_1(\eta_1) - \int_0^1 |\dot{u}_1(t)| dt > \ln \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) - 2\gamma_G := H_3 \tag{16}$$

which, together with (12), leads to

$$\max_{t \in [0,1]} |u_1(t)| \leq \max \{|H_1|, |H_3|\} := B_1. \tag{17}$$

On the other hand, from (8), (16) and (10), we also have

$$m_B \geq e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G} \right) \exp(-2\gamma_G) \int_0^1 \frac{1}{\exp u_2(\eta_2) + D} dt$$

which implies

$$u_2(\eta_2) \geq \ln \left(e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) - D \right) := l_2 \tag{18}$$

which along with (9), yields

$$u_2(t) \geq u_2(\eta_2) - \int_0^1 |\dot{u}_2(t)| dt = \ln \left(e_B r_1 \left(\frac{\gamma_G - r_2}{m_G m_B} \right) \exp(-2\gamma_G) - D \right) - 2m_B := H_4$$

which, together with (14), leads to

$$\max_{t \in [0,1]} |u_2(t)| \leq \max \{|H_2|, |H_4|\} := B_2. \tag{19}$$

Obviously, B_1 and B_2 are both independent of λ .

Next, for $\mu \in [0, 1]$, we consider the following algebraic equations:

$$\begin{cases} \gamma_G - m_G \exp(u_1) - \frac{\mu \bar{r} \exp(u_2)}{\exp(u_2) + D} = 0 \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2) + D} - m_B = 0 \end{cases} \tag{20}$$

where $(u_1, u_2)^T \in \mathbb{R}^2$. By a similar argument of (11), (15), (13) and (18), we can derive the solutions $(u_1, u_2)^T$ of (20) that satisfy

$$l_1 \leq u_1 \leq L_1 \quad \text{and} \quad l_2 \leq u_2 \leq L_2. \tag{21}$$

Denote $B_4 = B_1 + B_2 + B_3$, where $B_3 > 0$ is taken sufficiently large such that $B_3 \geq |l_1| + |L_1| + |l_2| + |L_2|$, we define $\Omega = \{u \in X : \|(u_1, u_2)^T\| < B_4\}$. Now we check the conditions of Lemma 2.

(a) From (17) and (19), one can see that for each $\lambda \in (0, 1)$, $u \in \partial\Omega \cap \text{Dom}L$, $Lu \neq \lambda u$.

(b) When $(u_1, u_2)^T \in \partial\Omega \cap \ker L = \partial\Omega \cap \mathbb{R}^2$, then $(u_1, u_2)^T$ is a constant vector in \mathbb{R}^2 with $\|(u_1, u_2)^T\| = |u_1| + |u_2| = B_4$. Then from (21) and the definition of B_4 , we have

$$QN \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1) - \bar{r} \frac{\exp(u_2)}{\exp(u_2) + D} \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2) + D} - m_B \end{bmatrix} \neq \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

(c) To compute the Brouwer degree, let us consider the homotopy

$$H_\mu(u) = \mu QN(u) + (1 - \mu)G(u) \quad \text{for } \mu \in [0, 1],$$

where

$$G(u) = \begin{pmatrix} \gamma_G - m_G \exp(u_1) \\ e_B \bar{r} \frac{\exp(u_1)}{\exp(u_2) + D} - m_B \end{pmatrix}.$$

From (21), it is easy to show that $0 \notin H_\mu(\partial\Omega \cap \text{Ker}L)$ for $\mu \in [0, 1]$. Moreover, one can easily show that the algebraic equation $G(u) = 0$ has a unique solution $(u_1^*, u_2^*) = \left(\ln\left(\frac{\gamma_G}{m_G}\right), \ln\left(\frac{e_B \bar{r} \gamma_G}{m_G m_B} - D\right) \right)$ in R^2 . By the invariance property of homotopy, direct calculation produces

$$\text{deg}(JQN, \Omega \cap \text{Ker}L, 0) = \text{deg}(QN, \Omega \cap \text{Ker}L, 0) = \text{deg}(G, \Omega \cap \text{Ker}L, 0);$$

or

$$\begin{aligned} \text{deg}(G, \Omega \cap \text{Ker}L, 0) &= \text{sng}_{(u_1^*, u_2^*) \in QN^{-1}(0)} \left[\det |G(u_1^*, u_2^*)| \right] \\ &= \text{sng} \begin{vmatrix} -m_G \exp(u_1^*) & 0 \\ e_B \bar{r} \exp(u_1^*) & -e_B \bar{r} \exp(u_1^* + u_2^*) \\ \exp(u_2^*) + D & (\exp(u_2^*) + D)^2 \end{vmatrix} = 1 \neq 0. \end{aligned}$$

By now we have proved that Ω satisfies all requirements of Lemma 2. Thus system (6) has at least one 1-periodic solution. As a consequence, system (4) has at least one positive 1-periodic solution. The proof is complete.

Remark 1. We established existence which leads to a criterion of species survival. It is based on the values of the function r which depends directly on the water level of the lake. The result given by Theorem 1 has an interesting ecological interpretation, since it illustrates that suitable water levels can be advantageous in terms of species survival.

4. Uniqueness and global stability

We now proceed to the discussion on the uniqueness and global stability of the 1-periodic solution $(G^*(t), B^*(t))^T$ in Theorem 1. It is immediate that if $(G^*(t), B^*(t))^T$ is globally asymptotically stable then $(G^*(t), B^*(t))^T$ is unique in fact. We first derive certain upper bound and lower bound estimates for solutions of system (4).

Theorem 2. Let $(G(t), B(t))^T$ denote any positive solution of (4) with initial conditions (3), assume further that

$$r_1 > \frac{m_B D}{e_B m_1} \tag{H4}$$

holds. Then there exists a $T > 0$ such that if $t > T$,

$$m_1 \leq G(t) \leq M_1, \quad m_2 \leq B(t) \leq M_2,$$

where

$$\begin{aligned} M_1 &= \frac{\gamma_G}{m_G} \exp(\gamma_G \tau^M), & M_2 &= \frac{e_B r_2 M_1}{m_B} - D, \\ m_1 &= \frac{(\gamma_G - r_2)}{m_G} \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L), & m_2 &= \frac{e_B r_1 m_1}{m_B} - D. \end{aligned}$$

Proof. It follows from the positivity of the solution of (4) that

$$\dot{G}(t) \leq G(t) [\gamma_G - m_G G(t - \tau(t))].$$

Using the fact that

$$G(t - \tau(t)) \geq G(t) \exp(-\gamma_G \tau^M) \quad \text{for } t > \tau^M$$

we get

$$\begin{aligned} \dot{G}(t) &\leq G(t) [\gamma_G - m_G \exp(-\gamma_G \tau^M) G(t)] \quad \text{for } t > \tau^M \\ &\leq m_G \exp(-\gamma_G \tau^M) G(t) \left[\frac{\gamma_G \exp(\gamma_G \tau^M)}{m_G} - G(t) \right] \quad \text{for } t > \tau^M. \end{aligned}$$

A standard comparison argument shows that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) \leq \frac{\gamma_G}{m_G} \exp(\gamma_G \tau^M) := M_1. \quad (22)$$

Hence, there exists a $T_1 > 0$ that if $t > T_1 + \tau^M$, we have

$$G(t) \leq M_1. \quad (23)$$

According to the second equation of system (4), we have

$$\begin{aligned} \dot{B}(t) &\leq B(t) \left[e_B r_2 \frac{M_1}{B(t) + D} - m_B \right] \\ &\leq \frac{m_B B(t)}{B(t) + D} \left[\frac{e_B r_2 M_1 - m_B D}{m_B} - B(t) \right]. \end{aligned}$$

Also using a standard comparison argument we can get that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t) \leq \frac{e_B r_2 M_1 - m_B D}{m_B} := M_2.$$

Therefore, there exists a $T_2 > T_1 + \tau^M$ such that

$$B(t) \leq M_2 \quad \text{for } t > T_2. \quad (24)$$

On the other hand, according to the first equation of system (4), we have

$$\dot{G}(t) \geq G(t)(\gamma_G - m_G G(t - \tau(t)) - r_2)$$

and using the fact that

$$G(t - \tau(t)) \leq G(t) \exp(-[\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) \quad \text{for } t > \tau^M,$$

therefore, for $t > T_2$, we get

$$\begin{aligned} \dot{G}(t) &\geq G(t) (\gamma_G - m_G G(t) \exp(-[\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) - r_2) \\ &\geq m_G \exp(-([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L)) G(t) \left(\frac{(\gamma_G - r_2) \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L)}{m_G} - G(t) \right) \end{aligned}$$

it follows that

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t) \geq \frac{(\gamma_G - r_2)}{m_G} \exp([\gamma_G - r_2 - m_G M_1] \tau^L) := m_1. \quad (25)$$

Along with the second equation of (4), we also get that there exists a $T_3 > T_2$ such that

$$\begin{aligned} \dot{B}(t) &\geq B(t) \left[e_B r_1 \frac{m_1}{B(t) + D} - m_B \right] \quad \text{for } t > T_3 \\ &\geq m_B \frac{B(t)}{B(t) + D} \left[\frac{e_B r_1 m_1 - m_B D}{m_B} - B(t) \right]. \end{aligned}$$

If (H_4) holds, then

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t) \geq \frac{e_B r_1 m_1 - m_B D}{m_B} := m_2 \quad (26)$$

thus, there exists $T > T_3$ such that $B(t) > m_2$ for $t > T$. We now formulate the uniqueness and global stability of the positive 1-periodic solutions of system (4).

Theorem 3. In addition to (H_1) , (H_2) and condition (H_4) , assume further that $\liminf_{t \rightarrow +\infty} A_i(t) > 0$, $i = 1, 2$ where

$$\begin{aligned} A_1(t) &= m_G - m_G \left(\gamma_G + m_G M_1 + \frac{D r_2 M_2 + r_2 (M_2)^2}{D^2} \right) (\sigma^{-1}(t) - t) \\ &\quad - \frac{m_G^2 M_1}{1 - \dot{\tau}(\sigma^{-1}(t))} (\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(t)) - \sigma^{-1}(t)) - \frac{e_B r_2 (D + M_2)}{D^2} \\ A_2(t) &= \frac{m_1 e_B r_1}{(M_2 + D)^2} - \frac{r_2}{D} - \frac{M_1 r_2}{D} (\sigma^{-1}(t) - t) \end{aligned} \quad (27)$$

in which $\sigma^{-1}(t)$ is the inverse function of $\sigma(t) = t - \tau(t)$. Then system (4) has a unique positive-periodic solution $(G(t), B(t))^T$ which is globally asymptotically stable.

Proof. Let $(G(t), B(t))^T$ be a positive 1-periodic solution of (4), and $(G_1(t), B_1(t))^T$ be any positive solution of system (4) with the initial conditions (3). It follows from Theorem 2 that there exist positive constants T, m_i and M_i , such that for all $t > T$

$$\begin{aligned} m_1 \leq G(t) \leq M_1, \quad m_2 \leq B(t) \leq M_2, \\ m_1 \leq G_1(t) \leq M_1, \quad m_2 \leq B_1(t) \leq M_2. \end{aligned} \tag{28}$$

We define

$$V_{11}(t) = |\ln G(u) - \ln G_1(u)|. \tag{29}$$

Calculating the upper right derivative of $V_{11}(t)$ along solutions of (4), it follows that

$$\begin{aligned} D^+V_{11}(t) &= \left(\frac{\dot{G}(t)}{G(t)} - \frac{\dot{G}_1(t)}{G_1(t)} \right) \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \\ &= \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \left\{ -m_G(G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))) - r(t) \frac{B(t)}{B(t) + D} + r(t) \frac{B_1(t)}{B_1(t) + D} \right\} \\ &= \text{sng}(G(t) - G_1(t)) \left\{ -m_G(G(t) - G_1(t)) - Dr(t) \frac{(B(t) - B_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} + m_G \int_{t-\tau(t)}^t (\dot{G}(u) - \dot{G}_1(u)) du \right\} \\ &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| + m_G \left| \int_{t-\tau(t)}^t (\dot{G}(u) - \dot{G}_1(u)) du \right|. \end{aligned} \tag{30}$$

On substituting (4) into (30), we derive that

$$\begin{aligned} D^+V_{11}(t) &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| \\ &\quad + m_G \left| \int_{t-\tau(t)}^t \left\{ [\gamma_G - m_G G_1(u - \tau(u))] (G(u) - G_1(u)) - m_G G(u) (G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))) \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + r(u) \frac{G_1(u)B_1(u)}{B_1(u) + D} - r(u) \frac{G(u)B(u)}{B(u) + D} du \right\} \right| \\ &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| \\ &\quad + m_G \left| \int_{t-\tau(t)}^t [\gamma_G - m_G G_1(u - \tau(u))] (G(u) - G_1(u)) - m_G G(u) (G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))) \right. \\ &\quad \left. - Dr(u) \frac{(G(u) - G_1(u))B(u) + G_1(u)(B(u) - B_1(u))}{(B(u) + D)(B_1(u) + D)} - r(u) \frac{B(u)B_1(u)(G(u) - G_1(u))}{(B(u) + D)(B_1(u) + D)} du \right|. \end{aligned} \tag{31}$$

It follows from (28) and (31) that for $t > T$

$$\begin{aligned} D^+V_{11}(t) &\leq -m_G |G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D} |B(t) - B_1(t)| \\ &\quad + m_G \left\{ \int_{t-\tau(t)}^t \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{Dr_2 M_2 + r_2 (M_2)^2}{D^2} \right] |G(u) - G_1(u)| \right. \\ &\quad \left. + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| du \right\}. \end{aligned} \tag{32}$$

Define

$$\begin{aligned} V_{12}(t) &= \int_t^{\sigma^{-1}(t)} \int_{\sigma(s)}^t m_G \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{Dr_2 M_2 + r_2 (M_2)^2}{D^2} \right] |G(u) - G_1(u)| \right. \\ &\quad \left. + \frac{r_2 M_1}{D} |B(u) - B_1(u)| + m_G M_1 |G(u - \tau(u)) - G_1(u - \tau(u))| \right\} duds. \end{aligned} \tag{33}$$

We obtain from (32) and (33) that for $t > T$

$$\begin{aligned} D^+V_{11}(t) + \dot{V}_{12}(t) \leq & -m_G|G(t) - G_1(t)| + \frac{r_2}{D}|B(t) - B_1(t)| \\ & + m_G(\sigma^{-1}(t) - t) \left\{ \left[\gamma_G + m_G M_1 + \frac{Dr_2 M_2 + r_2(M_2)^2}{D^2} \right] |G(t) - G_1(t)| \right. \\ & \left. + m_G M_1 |G(t - \tau(t)) - G_1(t - \tau(t))| + \frac{r_2 M_1}{D} |B(t) - B_1(t)| \right\}. \end{aligned} \quad (34)$$

We now define

$$V_1(t) = V_{11}(t) + V_{12}(t) + V_{13}(t),$$

where

$$V_{13}(t) = m_G^2 M_1 \int_{t-\tau(t)}^t \frac{\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(s)) - \sigma^{-1}(s)}{1 - \dot{\tau}(\sigma^{-1}(s))} |G(s) - G_1(s)| ds.$$

It then follows from (34) that for $t > T$

$$\begin{aligned} D^+V_1(t) \leq & \left[-m_G + m_G \left(\gamma_G + m_G M_1 + \frac{Dr_2 M_2 + r_2(M_2)^2}{D^2} \right) (\sigma^{-1}(t) - t) \right. \\ & \left. + \frac{m_G^2 M_1}{1 - \dot{\tau}(\sigma^{-1}(t))} (\sigma^{-1}(\sigma^{-1}(t)) - \sigma^{-1}(t)) \right] |G(t) - G_1(t)| \\ & + \left[\frac{r_2}{D} + \frac{r_2 M_1 m_G}{D} (\sigma^{-1}(t) - t) \right] |B(t) - B_1(t)|. \end{aligned} \quad (35)$$

Similarly, we define

$$V_2(t) = |\ln B(t) - \ln B_1(t)|$$

and along with (28) we get that

$$\begin{aligned} D^+V_2(t) &= \operatorname{sgn}(B(t) - B_1(t)) \left\{ e_B r(t) \left[\frac{G(t)}{B(t) + D} - \frac{G_1(t)}{B_1(t) + D} \right] \right\} \\ &= \operatorname{sgn}(B(t) - B_1(t)) \left\{ e_B r(t) \left[\frac{D(G(t) - G_1(t))}{(B_1(t) + D)(B(t) + D)} \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \frac{B_1(t)(G(t) - G_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} - \frac{G_1(t)(B(t) - B_1(t))}{(B(t) + D)(B_1(t) + D)} \right] \right\} \\ &\leq e_B r(t) \left(\frac{D|G(t) - G_1(t)|}{D^2} + \frac{M_2|G(t) - G_1(t)|}{D^2} - \frac{m_1|B(t) - B_1(t)|}{(M_2 + D)^2} \right) \\ &\leq \frac{-m_1 e_B r_1}{(M_2 + D)^2} |B(t) - B_1(t)| + \frac{e_B r_2 (M_2 + D)}{D^2} |G(t) - G_1(t)|. \end{aligned} \quad (36)$$

We now define a Lyapunov functional $V(t)$ as

$$V(t) = V_1(t) + V_2(t)$$

it then follows from (35) and (36) that for $t > T$

$$D^+V(t) \leq -A_1(t)|G(t) - G_1(t)| - A_2(t)|B(t) - B_1(t)| \quad (37)$$

where $A_1(t)$ and $A_2(t)$ are defined in (27).

By hypothesis, there exist positive constants α_1, α_2 and $T^* \geq T + \tau^M$ such that if $t \geq T^*$

$$A_i(t) \geq \alpha_i > 0. \quad (38)$$

Integrating both sides of (37) on interval $[T^*, t]$,

$$V(t) + \int_{T^*}^t A_1(s)|G(s) - G_1(s)|ds + \int_{T^*}^t A_2(s)|B(s) - B_1(s)|ds \leq V(T^*). \tag{39}$$

It follows from (38) and (39) that

$$V(t) + \alpha_1 \int_{T^*}^t |G(s) - G_1(s)|ds + \alpha_2 \int_{T^*}^t |B(s) - B_1(s)|ds \leq V(T^*) \quad \text{for } t \geq T^*.$$

Therefore, $V(t)$ is bounded on $[T^*, \infty)$, and also

$$\int_{T^*}^{\infty} |G(s) - G_1(s)|ds < \infty \quad \text{and} \quad \int_{T^*}^{\infty} |B(s) - B_1(s)|ds < \infty.$$

By Theorem 2, $|G(s) - G_1(s)|$ and $|B(s) - B_1(s)|$ are bounded on $[T^*, \infty)$. On the other hand, it is easy to see that $\dot{G}(t), \dot{B}(t), \dot{G}_1(t)$ and $\dot{B}_1(t)$ are bounded for $t \geq T^*$. Therefore, $|G(s) - G_1(s)|$ and $|B(s) - B_1(s)|$ are uniformly continuous on $[T^*, +\infty)$. By Barbalat's Lemma [32] we conclude that

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |G(t) - G_1(t)| = \lim_{t \rightarrow \infty} |B(t) - B_1(t)| = 0.$$

The proof is complete.

In the following lemma, we prove a straightforward result on the extinction of the prey. Namely, if the accessibility function for the prey is greater than its maximum consumption rate, then it will face extinction.

Lemma 3. *If (H_1) and the following hold*

$$r_1 > \gamma_G \tag{H_5}$$

then there exists $D_0 > 0$ such that for all $0 < D < D_0$, the prey species in system (4) will be driven to extinction.

Proof. By the comparison principle for differential equations, we obtain

$$G(t) \leq V(t) \quad \text{for all } t \geq 0$$

where $V(t)$ is a solution of the auxiliary equation

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt}(t) &= \gamma_G V(t) - r(t) \frac{V(t)B(t)}{B(t) + D} \\ V(0) &= G_0. \end{aligned}$$

Then

$$V(t) = G_0 \exp \int_0^t \left(\gamma_G - r(s) \frac{B(s)}{B(s) + D} \right) ds.$$

When D is small enough, the quantity $\frac{B(t)}{B(t)+D}$ is close to 1 for all t . For all $0 < \varepsilon < 1$, there exists $D_0 > 0$ such that for all $0 < D < D_0$, we will have

$$\frac{B(t)}{B(t) + D} \geq 1 - \varepsilon \quad \text{for all } t$$

then, we have

$$V(t) \leq G_0 \exp ((\gamma_G - r_1 (1 - \varepsilon)) t)$$

since $r_1 > \gamma_G$, this implies for ε small enough that

$$(\gamma_G - r_1 (1 - \varepsilon)) = \gamma_G - r_1 + r_1 \varepsilon < 0.$$

We deduce that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} V(t) = 0$$

and

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t) = 0.$$

Remark 2. As a result of decreasing water levels, prey availability may increase rapidly for existing predators. There will be extinction of the prey followed by the extinction of the predator. The last Lemma supports the adverse effect of low water levels of the lake on species survival.

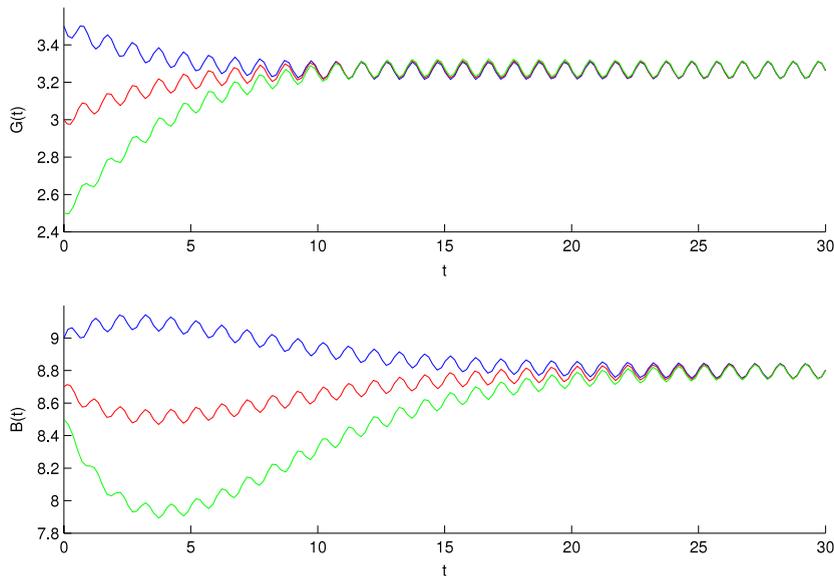


Fig. 1. Dynamic behavior of the system (2). Blue: with initial condition (1), Red: with initial condition (2), Green: with initial condition (3). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

5. Numerical examples

Now we give some numerical examples to substantiate our theoretical results. As a first example, we consider the following delayed system:

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt}(t) = G(t) (0.8 - 0.08G(t - 0.3)) - \min \left((0.6 + 0.1 \cos(2\pi t)) \frac{G(t)}{B(t) + 0.4}, 30 \right) B(t) \\ \frac{dB}{dt}(t) = \min \left((0.6 + 0.1 \cos(2\pi t)) \frac{G(t)}{B(t) + 0.4}, 30 \right) B(t) - 0.5B(t) \end{cases} \quad (40)$$

with initial conditions

- (1) $G(\theta) = 3.5, B(0) = 9;$
- (2) $G(\theta) = 3, B(0) = 8.7;$
- (3) $G(\theta) = 2.5, B(0) = 8.2,$

respectively.

By a direct computation, one could easily verify that (H_1) , (H_2) , (H_4) are satisfied. That is, all the conditions in [Theorems 1](#) and [2](#) are satisfied, hence system (2) is permanent and admits at least one positive 1-periodic solution. We also get $A_1(t) \geq 0.0456 > 0$ and $A_2(t) \geq 0.859 > 0$, then by [Theorem 3](#), system (2) has a unique positive 1-periodic solution $(G(t), B(t))^T$ which is globally stable. By applying Matlab to simulate, we can obtain [Figs. 1–2](#). From the figures, we could easily see that the solution $(G(t), B(t))$ is asymptotic to the unique, periodic solution of system (2).

In the next example, [Lemma 3](#) will be illustrated by system (2) with coefficients: $\gamma_G = 0.3, m_G = 0.08, m_B = 0.2, e_B = 1, D = 0.05, r(t) = 1.2 + 0.2 \cos(2\pi t)$. Since $\gamma_G < r_1$, that is (H_5) in [Lemma 3](#) is satisfied, indeed, [Fig. 3](#) shows that in this case, the predator and prey species will be driven to extinction.

6. Concluding remarks

Aquatic ecosystem is often altered by human activities. This study provides preliminary results of the evolution of the ecosystem based on water management of the lake. We have discussed the combined effects of periodicity of the ecological and environmental parameters and time delays due to negative feedbacks on the dynamics of a delay predator–prey system. By using Gaines and Mawhin’s continuation theorem of coincidence degree theory, we have established sufficient conditions for the existence of positive periodic solutions to a delay predator–prey system. By [Theorem 1](#), we observed that the time delay plays the important role in determining the existence of positive periodic solutions of (2). Further, by constructing a V functional and using the result of the existence of positive periodic solutions, we obtained sufficient conditions for the uniqueness and global stability of positive periodic solutions. Our work have given some valuable suggestions for saving the two species and regulating populations when the ecological and environmental parameters are affected by periodic factors. From a biological point of view the most interesting results are the following. Water level can deform the asymptotic

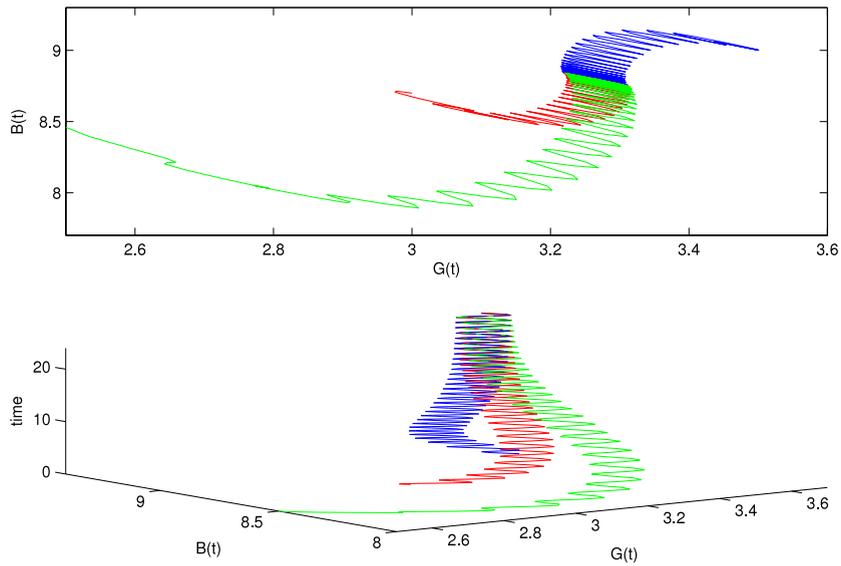


Fig. 2. Permanence and periodicity of the positive solution of system (2). Blue: with initial condition (1), Red: with initial condition (2), Green: with initial condition (3). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

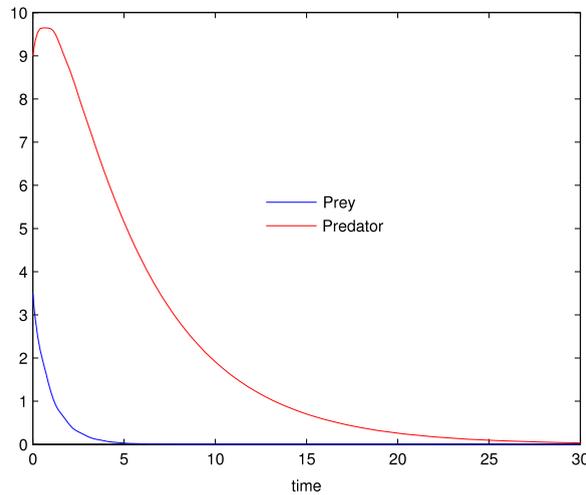


Fig. 3. Dynamic behavior of the system (2) when we take $r_1 < \gamma_c$, one can easily see the extinction of the prey and predator species, i.e., there is no positive periodic solution of the system.

behavior of the system, because it changes the ecological balance between the populations of prey and predator fish. We have shown that the conditions (H_1) , (H_2) play a crucial role in the coexistence of the two species. Hence, if the function r which depends directly on the water level of the lake is between critical values, then the two species can coexist and will tend to fluctuate with the same period as that of the environmental oscillation. On the contrary, from Lemma 3, if the accessibility function is greater than the intrinsic growth rate of the prey; that is if the water level is less than a critical value, then the prey will extinct and therefore the predator species will vanish. This disturbance caused by the change in the water level can be minimized by a better control over the water level variation in Pareloup lake, avoiding the occurrence of large disturbances on the fish species population. The analysis suggests that avoiding lowering water level too much, can increase the chance of survival. Hence water management program should be established in such a way that it does not alter the ratio of the prey–predator system. Finally, the case when all the coefficients of system (4) are continuous and 1-periodic can be handled by the same techniques.

Acknowledgments

We would like to thank the referees and the editor for their careful reading of the original manuscript and many valuable comments and suggestions that greatly improved the presentation of this work. This work was partially supported by the Franco-Algerian project: Tassili 10MDU800 and the National Research Project: PNR 08/U13/1030.

References

- [1] H. Coops, S.H. Hoser, Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands, *Lake Reservoir Manage.* 18 (2002) 293–298.
- [2] H. Coops, M. Beklioglu, T.L. Crisman, The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems workshop conclusions, *Hydrobiologia* 506 (2003) 23–27.
- [3] U. Kahl, S. Hlsmann, R.J. Radke, J. Benndorf, The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach: Implications for fish stock management, *Limnologica* 38 (2008) 258–268.
- [4] J.H. Wlosinski, E.R. Koljord, Effects of Water Levels on Ecosystems, an Annotated Bibliography, Long Term Resource Monitoring Program. Technical Report 96-T007, 1996.
- [5] N. Chiboub Fellah, S.M. Bouguima, A. Moussaoui, The effect of water level in a prey–predator interaction: A nonlinear analysis study, *Chaos Solitons Fractals* 45 (2012) 205–212.
- [6] A. Moussaoui, S.M. Bouguima, A prey–predator interaction under fluctuating level water, *Math. Meth. Appl. Sci.* (2014) <http://dx.doi.org/10.1002/mma.3055>.
- [7] H.I. Freedman, J. Wu, Periodic solutions of single species models with periodic delay, *SIAM J. Math. Anal. Appl.* 23 (1992) 689–701.
- [8] Y. Kuang, *Delay Differential Equations with Applications in Population Dynamics*, Academic Press, Boston, 1993.
- [9] R.M. May, Time delay versus stability in population models with two and three trophic levels, *Ecology* 4 (1973) 315–325.
- [10] J. Arino, L. Wang, G.S.K. Wolkowicz, An alternative formulation for a delayed logistic equation, *J. Theoret. Biol.* 241 (2006) 109–119.
- [11] M. Bardi, Predator–prey models in periodically fluctuating environments, *J. Math. Biol.* 12 (1981) 127–140.
- [12] E. Beretta, Y. Kuang, Global analysis in some delayed ratio-dependent predator–prey systems, *Nonlinear Anal. TMA* 32 (1998) 381–408.
- [13] J.M. Cushing, Periodic time-dependent predator–prey system, *SIAM J. Appl. Math.* 32 (1977) 82–95.
- [14] X. Ding, C. Lu, M. Liu, Periodic solutions for a semi-ratio-dependent predator–prey system with nonmonotonic functional response and time delay, *Nonlinear Anal. RWA* 9 (2008) 762–775.
- [15] S. Gakkhar, S. Kumar Sahani, K. Negi, Effects of seasonal growth on delayed prey–predator model, *Chaos Solitons Fractals* 39 (2009) 230–239.
- [16] S. Gakkhar, K. Negi, S. Kumar Sahani, Effects of seasonal growth on ratio dependent delayed prey predator system, *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.* 14 (2009) 850–862.
- [17] Q. Gan, R. Xu, P. Yang, Bifurcation and chaos in a ratio-dependent predator–prey system with time delay, *Chaos Solitons Fractals* 39 (2009) 1883–1895.
- [18] K. Gopalsamy, *Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*, Kluwer Academic, Dordrecht/Norwell, MA, 1992.
- [19] K. Gopalsamy, Harmless delay in Model systems, *Bull. Math. Biol.* 45 (3) (1983) 295–309.
- [20] M. Haque, S. Sarwardi, S. Preston, E. Venturino, Effect of delay in a Lotka–Volterra type predator–prey model with a transmissible disease in the predator species, *Math. Biosci.* 234 (2011) 47–57.
- [21] B. Lisena, A new contribution to periodic competition systems with delays, *Nonlinear Anal. RWA* 10 (2009) 2256–2263.
- [22] B. Liu, The existence and uniqueness of positive periodic solutions of Nicholson-type delay systems, *Nonlinear Anal. RWA* 12 (2011) 3145–3151.
- [23] N. MacDonald, *Biological Delay Systems: Linear Stability Theory*, Cambridge University Press, 2008.
- [24] N. MacDonald, Time delay in prey–predator models, *Math. Biosci.* 28 (1976) 321–330.
- [25] J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer, Berlin, NewYork, 1989.
- [26] K. Wang, Periodic solutions to a delayed predator–prey model with Hassell–Varley type functional response, *Nonlinear Anal.: RWA* 12 (2011) 137–145.
- [27] W. Wang, Z. Ma, Harmless delays for uniform persistence, *J. Math. Anal. Appl.* 158 (1991) 256–268.
- [28] Y. Song, J. Wei, Local Hopf bifurcation and global periodic solutions in a delayed predator–prey system, *J. Math. Anal. Appl.* 301 (2005) 1–21.
- [29] R. Xu, M.A.J. Chaplain, F.A. Davidson, Periodic solutions for a predator–prey model with Holling-type functional response and time delays, *Appl. Math. Comput.* 161 (2005) 637–654.
- [30] J.K. Hale, *Theory of Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1977.
- [31] R. Gaines, J. Mawhin, *Coincidence Degree and Nonlinear Differential Equations*, Springer-Verlag, Berlin, 1977.
- [32] I. Barbalat, Systems d'equations differential d'oscillations nonlineaires, *Rev. Roumaine Math. Pures Appl.* 4 (1959) 267–270.