

RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA  
RECHERCHE SCIENTIFIQUE

---

UNIVERSITÉ ABOUBEKR BELKAID- TLEMCEM



Faculté des Sciences  
Département de Mathématiques  
**MÉMOIRE DE MASTER**  
**SPÉCIALITÉ : Biomathématiques et Modélisation**

présenté par

**Meziane Mohamed**

Thème

---

**EXISTENCE DE SOLUTION PÉRIODIQUE POUR UN  
MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR**

---

Soutenue le 20/06/2019 devant les jury composé de :

---

Mr. MIRI SOFIANE EL HADI	M.C.A, Université de Tlemcen	Président
Mr. MAMCHAOUI MOHAMED	M.C.B, Université de Tlemcen	Examinateur
Mr. BENTIFOUR RACHID	M.C.B, Université de Tlemcen	Examinateur
Mr. MENOUER MOHAMMED AMINE	M.C.B, Université de Tlemcen	Encadreur

---

**Année Universitaire : 2018-2019**

# Dédicace

*Je dédie ce modeste travail à :*

*Mes chers parents, tous deux ont su m'apprendre le respect, la volonté, le courage et tant d'autres valeurs importantes.*

*Mes frères, mes soeurs et toute ma famille paternelle et maternelle.*

*Mes amis, mes collègues et toute personne qui m'a aidé de loin et de près.*

# Remerciements

Louange à **ALLAH LE TOUT PUISSANT** de m'avoir donné durant toutes ces années la santé, le courage, la force, et la volonté pour réaliser ce travail.

J'exprime ma profonde gratitude à Mr. **MENOUER Mohammed Amine**, qui m'a encadré, tout le long de ce mémoire. Je lui apporte aussi toute ma reconnaissance pour son aide consistante, ses conseils précieux et ses remarques objectives. C'est grâce à vous que ce travail a pris cette forme.

Je tiens à remercier Mr. **MIRI Sofiane El Hadi**, pour l'honneur qu'il me fait en présidant le jury de ce mémoire.

Je tiens aussi à remercier Mr. **BENTIFOUR Rachid** et Mr. **MAMCHAOUI Mohamed** d'avoir accepté de participer au jury qui examinera ce mémoire.

Tout mes sincères remerciements vont également à l'ensemble des enseignants du département de Mathématique qui m'ont aidé à m'améliorer durant mon cursus universitaire.

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>1 Préliminaires</b>	<b>5</b>
1.1 Généralités sur les équations différentielles ordinaires . . . . .	5
<b>2 Rappel de quelques Modèles de base en dynamique de population</b>	<b>9</b>
2.1 Modèle de croissance linéaire( <i>Malthus 1798</i> ) . . . . .	9
2.2 Modèle de croissance logistique ( <i>Verhulst 1838</i> ) . . . . .	10
2.3 Deux populations en interaction . . . . .	12
2.4 Modèle de Lotka-Volterra ( <i>1925</i> ) . . . . .	12
2.4.1 Les points d'équilibres . . . . .	13
2.4.2 Stabilité des points d'équilibre . . . . .	14
2.5 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique . . . . .	17
2.5.1 Les points d'équilibres . . . . .	18
2.5.2 Stabilité des points d'équilibre . . . . .	18
2.6 Modèle proie-prédateur de Holling . . . . .	21
2.6.1 Les points d'équilibres . . . . .	22
2.6.2 Stabilité des points d'équilibre . . . . .	22
<b>3 Analyse du modèle proie-prédateur</b>	<b>26</b>
3.1 Invariance positive et permanence . . . . .	26
3.2 L'extinction . . . . .	31
3.3 La stabilité . . . . .	31
3.4 La fonction d'accessibilité périodique . . . . .	34
3.5 Simulation numérique . . . . .	35
3.6 Conclusion . . . . .	37
<b>Bibliographie</b>	<b>38</b>

# Introduction

La relation dynamique entre les prédateurs et leurs proies a longtemps été l'un des thèmes dominants de l'écologie [1, 11, 12, 17–19, 26]. De façon générale, si  $x(t)$  représente la population de la proie et  $y(t)$  celle du prédateur au temps  $t$ , alors un modèle proie-prédateur a la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x, y)y, \\ \dot{y} = eg(x, y) - dy. \end{cases} \quad (1)$$

où  $f(x)$  représente le taux de croissance de la proie en l'absence de prédateur,  $g(x, y)$  représente le taux d'alimentation moyen d'un prédateur (c-à-d la réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité des proies). Le paramètre  $e$  représente l'efficacité des prédateurs à convertir les proies consommées en nouvelles progénitures. Le paramètre  $d$  représente le taux de mortalité du prédateur.

On suppose généralement que la réponse fonctionnelle augmente avec la densité des proies et diminue (ou ne changeant pas) avec la densité des prédateurs, ceci peut être classée comme suit :

- a) proie-dépendant, lorsque seule la densité de la proie détermine la réponse comme par exemple les modèles de *Holling type I II III* .
- b) prédateurs-dépendant, lorsque les populations du prédateur et de la proie affectent la réponse et comme modèle on cite celui de *DeAngelis* et *Beddington* [28] où la fonction réponse est donné par :

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

- c) ratio-dépendant, lorsque le taux d'alimentation est déterminé par le rapport de la densité des proies à la densité des prédateurs, on peut citer comme exemple le modèle de *Arditi* et *Ginzberg* [28] de réponse fonctionnelle :

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

Un compte rendu historique de la pertinence biologique de la réponse fonctionnelle est disponible dans [26].

Naturellement, la périodicité des facteurs environnementaux et les fluctuations ont une grande influence sur l'interaction entre proies et prédateurs. Ces caractéristiques nous amènent à proposer une modification du modèle (1) visant à inclure les fluctuations environnementales dans ce système d'équations différentielles. Nombreuses sont les publications dont les auteurs ont examiné des modèles d'équations différentielles ordinaires non autonomes incluant des paramètres variant de façon saisonnière voir par exemple [3, 6, 7, 9, 13, 15, 25, 27, 31, 32].

Récemment, dans [10], pour expliquer l'influence du changement des fluctuations des

niveaux d'eau dans un lac artificiel sur les interactions proie-prédateur les auteurs ont proposé une nouvelle réponse fonctionnelle. En effet, parmi les perturbations environnementales importantes pour les communautés de poisson il y a les changements dans les niveaux des eaux des lacs, qu'ils soient naturels ou artificiels [4, 5, 20, 30].

Le niveau d'eau du lac de Pareloup dans le sud de la France est régulé, principalement dans le but de générer de l'électricité, l'augmentation de la libération d'eau du barrage en hiver abaisse le niveau d'eau quand la consommation d'électricité est au plus haut, ce qui rend le contact entre la proie et le prédateur plus fréquent, et la prédation augmente. Inversement, au printemps, le contact et ainsi la prédation diminuent car le niveau d'eau est généralement gardé quasiment constant pendant l'été à un niveau haut à cause de la faible libération d'eau et la fonte des neiges. En écologie la gestion de ce lac est d'une importance considérable, l'influence des variations du niveau d'eau est très importante sur la persistance de certaines espèces.

Dans le modèle proposé, les auteurs utilisent comme proie une espèce de poisson nommée le *Gardon* et comme prédateur une espèce nommée le *Brochet* il est supposé que le taux de prédation  $r(t)$  est continue et vérifie  $r(t+1) = r(t)$  c-à-d 1-périodique, la valeur maximale  $r_2$  est atteinte pendant l'hiver et la valeur minimale  $r_1$  est atteinte pendant le printemps. La quantité de nourriture nécessaire au prédateur est  $\gamma_B$ , mais il a accès à une quantité :

$$g(x, y) = \frac{r(t)x}{y + D},$$

où  $D$  mesure les autres causes de mortalité en dehors de la prédation et le métabolisme. Si :

$$g(x, y) \leq \gamma_B,$$

alors le prédateur se contentera de la quantité  $g(x, y)$  pour sa nourriture, sinon, si :

$$g(x, y) \geq \gamma_B,$$

le prédateur sera satisfait de  $\gamma_B$ .

Au finale, le prédateur reçoit la quantité de nourriture suivante :

$$\min \left( \frac{r(t)x}{y + D}, \gamma_B \right)$$

Remplaçons à présent les notations  $x(t)$ ,  $y(t)$  par  $G(t)$ ,  $B(t)$ . Les auteurs de [10] ont étudié le modèle non autonome suivant :

$$\begin{cases} \dot{G}(t) = \gamma_G G(t) - m_G G^2(t) - \min \left( \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t), \\ \dot{B}(t) = e_B \min \left( \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}, \gamma_B \right) B(t) - m_B B(t), \\ G(0) = G_0 > 0 \quad B(0) = B_0 > 0 \end{cases} \quad (2)$$

Où  $G(t)$  et  $B(t)$  représentent les densités de la proie et du prédateur, respectivement, au temps  $t$ .  $m_G$  et  $m_B$  sont respectivement, le taux de consommation de la biomasse par le métabolisme des proies et des prédateurs.  $\gamma_G$  et  $\gamma_B$  désignent le taux maximum de consommation de la ressource par la proie et le prédateur, respectivement et  $e_B$  est le taux de conversion.

En utilisant le *théorème de continuation de Gaines et Mawhin de la théorie du degré de coïncidence* [14], les auteurs ont établi des conditions suffisantes pour l'existence des solutions périodiques positives du système 2. Une telle solution décrit une situation d'équilibre cohérente avec la variabilité des conditions environnementales et telle que les deux populations survivent. Les trajectoires dans le plan de phase de ces solutions du système non autonome se substituent aux points d'équilibre du système autonome. voir [10, 23, 24]. Dans ce mémoire, on va reprendre le modèle 2 en supposant que  $r(t)$  est une fonction continue et borne inférieurement par  $r_1$  et supérieurement par  $r_2$  tel que  $r_1$  et  $r_2$  sont des constantes positive. On va explorer les dynamiques du système 2 et présenter quelques résultats incluant l'extinction du prédateur, la permanence, l'invariance positive et la stabilité asymptotique globale. On reviendra à la fin vers l'hypothèse de périodicité de  $r(t)$  et on fera les conclusions nécessaires.

Le contenu du mémoire est comme suit :

Dans le premier chapitre : nous rappelons quelques modèles classiques de la dynamique des populations.

Le deuxième chapitre contient les principaux outils mathématiques utilisés dans notre mémoire.

Dans le dernier chapitre : nous étudions en détail la dynamique du cas général non autonome de 2 et établissons des conditions suffisantes pour la permanence, l'extinction des prédateurs et la stabilité asymptotique globale. Sous certaines conditions supplémentaires, nous concluons que la solution périodique obtenue dans [10] est unique et est globalement asymptotiquement stable. On finit par des simulations et une conclusion.

# Chapitre 1

## Préliminaires

### 1.1 Généralités sur les équations différentielles ordinaires

On considère l'équation différentielle

$$\dot{y} = f(t, y), \quad (t, y) \in U, \quad t \in \mathbb{R}, \quad y \in \mathbb{R}^m \quad (1.1)$$

où  $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$  est une application continue et  $U$  un ouvert de  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^m$ .

On appelle  $f$  le champ de vecteur sur  $U$  et  $y$  l'état du système,  $t$  désigne le temps. Si  $f$  dépend de  $t$ , (1.1) s'appelle équation non autonome, sinon on l'appelle équation autonome.

**Définition 1.** [8] Une solution de (1.1) sur un intervalle  $I \subset \mathbb{R}$  est une fonction dérivable  $y : I \rightarrow \mathbb{R}^m$  telle que

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

**Définition 2. (Problème de Cauchy)** [8]

Étant donnée un point  $(t_0, y_0) \in U$ , le problème de Cauchy consiste à trouver une solution  $y : I \rightarrow \mathbb{R}^m$  de (1.1) sur un intervalle  $I$  contenant  $t_0$  dans son intérieur, telle que  $y(t_0) = y_0$ .

**Définition 3.** [16]

Une fonction  $f(t, x)$  définie sur un domaine  $D$  de  $\mathbb{R}^{n+1}$  est dite localement lipschitzienne en  $x$  si pour toute ensemble fermée bornée  $U$  dans  $D$  il existe une constante  $k = k_U$  telle que  $\|f(t, x) - f(t, y)\| \leq k\|x - y\|$  pour tout  $(t, x), (t, y)$  dans  $U$ .

**Théorème 1. (Existence et unicité locale)** [21]

Soit  $f(t, x)$  une fonction continue par morceaux en  $t$  et satisfaisant la condition de Lipschitz

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

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

**Théorème 2. (Existence et unicité globale) [21]**

Soit  $f(t, x)$  une fonction continue par morceaux en  $t$  et satisfaisant la condition de Lipschitz

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

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

**Définition 4. [21]**

Soit  $v \in C(\mathbb{R})$ . On définit la dérivée à droite supérieure de  $v$  au point  $t$ ,  $D^+v(t)$ , par :

$$D^+v(t) = \limsup_{h \rightarrow 0^+} \frac{v(t+h) - v(t)}{h},$$

où  $\limsup_{n \rightarrow +\infty}$  (la limite supérieure) d'une suite de réels  $x_n$ , est un réel  $y$  satisfaisant deux conditions :

- pour tout  $\epsilon > 0$ , il existe un entier  $N$  tel que :  $n > N$  implique  $x_n < y + \epsilon$ .
- étant donné  $\epsilon > 0$  et  $m > 0$ , il existe un entiers  $n > m$  tel que  $x_n > y - \epsilon$ .

Si  $v$  est dérivable au point  $t_0$ , alors  $D^+v(t_0) = v'(t_0)$  (la dérivée usuelle).

**Lemme 1. (Lemme de comparaison) [21]**

Soit l'équation différentielle scalaire suivante :

$$\dot{x} = f(t, x(t)), \quad x(t_0) = x_0,$$

où  $f(t, x)$  est continue en  $t$  et localement lipschitzienne en  $x$ , pour tout  $t \geq 0$  et tout  $x \in J \subset \mathbb{R}$ . Soit  $[t_0, T)$  ( $T$  pouvant être infini) l'intervalle d'existence maximal de la solution  $x(t)$ , et supposons que  $x(t) \in J$  pour tout  $t \in [t_0, T)$ . Soit  $y(t)$  une fonction continue dont la dérivée à droite supérieure satisfait l'inégalité différentielle :

$$D^+y(t) \leq f(t, y(t)), \quad y(t_0) \leq x_0,$$

avec  $y(t) \in J$  pour tout  $[t_0, T)$ . Alors  $y(t) \leq x(t)$  pour tout  $[t_0, T)$ .

**Définition 5. [21]**

Considérons l'équation autonome

$$\dot{x} = f(x) \tag{1.2}$$

On dit que  $x^*$  est un point d'équilibre de (1.2) si  $f(x^*) = 0$ .

Le point d'équilibre  $x^* = 0$  de l'équation (1.2) est :

- stable si, pour chaque  $\epsilon > 0$ , il existe  $\delta = \delta(\epsilon) > 0$  telle que

$$\|x_0\| < \delta \implies \|x(t)\| < \epsilon, \quad \forall t \geq 0$$

- instable s'il n'est pas stable

— asymptotiquement stable s'il est stable et on peut choisir  $\delta$  telle que :

$$\|x_0\| < \delta \implies \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$$

**Définition 6. ( Cycle limite) [1]**

Un cycle limite est une trajectoire fermée isolée, au moins d'un côté.

**Définition 7. [1]**

Les isoclines zéros sont les lieux des points du plan  $(x, y)$  où l'une des composantes du vecteur vitesse est nulle.

**Définition 8. (Domaine positivement invariant) [1]**

Soit un système dynamique donné par

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases} \quad (1.3)$$

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

**Définition 9. [22]** Pour un système différentiel, une composante  $x(t)$  est dite permanente s'il existe  $0 < \alpha < \beta < +\infty$ , 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.

**Définition 10. (Intégrale première) [1]**

Une fonction  $H(x, y)$  est dite intégrale première d'un système dynamique de type (1.3) sur un domaine  $D$  du plan si  $H(x(t), y(t))$  est constante pour toute solution  $(x(t), y(t))$  du système dynamique.

**Définition 11. [29]**

Si  $f : U \rightarrow \mathbb{R}^p$  est différentiable en  $a \in U \subset \mathbb{R}^n$ , alors on appelle matrice jacobienne de  $f$  en  $a$  la matrice

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

Si  $n = p$ , alors  $J_f(a)$  est carrée. Son déterminant est appelé le jacobien de  $f$  en  $a$ .

**Proposition 1.** [29]

Soit  $A$  une matrice symétrique, de valeurs propres  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ , alors :  
 $A$  est définie positive  $\iff \lambda_i > 0 \quad \forall i$

**Proposition 2.** [29]

**Condition suffisante du second ordre**

Soit  $f$  de classe  $C^2$  sur un voisinage de  $a$ , où  $a$  est un point intérieur de  $D \subset \mathbb{R}^n$ . On note  $\text{Hess}f(a)$  la matrice hessienne de  $f$  en  $a$ .

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

**Notation**

Soit  $\Omega$  un ouvert de  $\mathbb{R}^m$  muni de la mesure de Lebesgue  $dx$ . On désigne par  $L^1(\Omega)$  (ou simplement  $L^1$  l'espace des fonctions intégrables sur  $\Omega$  à valeurs dans  $\mathbb{R}$ ) et on pose  $\|f\|_{L^1(\Omega)} = \int_{\Omega} |f(x)| dx$ .

# Chapitre 2

## Rappel de quelques Modèles de base en dynamique de population

Ce premier chapitre introductif et essentiellement inspiré de [1] et des différents cours prodigués en Master Biomathématiques et Modélisation.

De nombreux modèles de dynamique d'une seule population ont été développés. Cette section présente une revue des modèles les plus classiques. Dans le cas d'une population isolée, la variable d'état est l'effectif de la population, c'est-à-dire le nombre d'individus  $x(t)$  de cette population à un instant  $t$ . Parfois, la variable utilisée est la densité d'individus qui représente le nombre d'individus par unité de surface. La forme générale de la loi de croissance de la population est la suivante :

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

### 2.1 Modèle de croissance linéaire ( *Malthus 1798* )

Le cas le plus simple est le cas du modèle linéaire. Soit  $n$  le taux de natalité par unité de temps et par individu. Soit de même  $m$  le taux de mortalité. Les taux de natalité et de mortalité sont supposés être constants, ce qui conduit au modèle linéaire suivant :

$$\frac{dx}{dt} = nx - mx = (n - m)x = rx, \quad (2.1)$$

où  $r$  est le taux de croissance de la population.

La solution est donnée par :

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

On a trois cas :

- \* si  $r > 0$  ( $n > m$ ) la population va croître exponentiellement.
- \* si  $r < 0$  ( $n < m$ ) la population va décroître (extinction de la population).
- \* si  $r = 0$  ( $n = m$ ) la population reste constante ( $= x_0$ ).

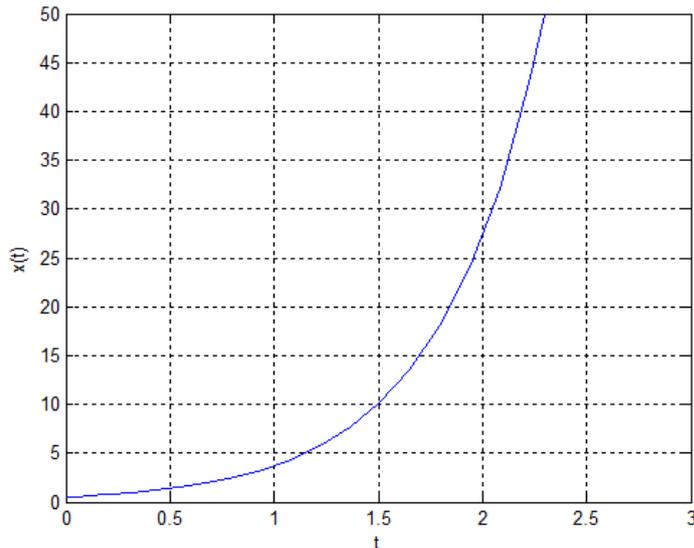


FIGURE 2.1 – La solution de l'équation linéaire avec  $r = 2$ ,  $x_0 = 0.5$ .

## 2.2 Modèle de croissance logistique (*Verhulst 1838*)

Une hypothèse plus réaliste consiste à supposer que le taux de natalité n'est pas constant mais diminue avec l'effectif. En effet, lorsque le nombre d'individus d'une population augmente, les ressources étant limitées, on peut penser que la natalité va diminuer. Dans le cas le plus simple on choisit pour le taux de natalité une fonction linéaire décroissante de l'effectif :

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

Même chose pour le taux de mortalité est une fonction linéaire croissante de l'effectif :

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

D'après (2.1) :

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

alors, on obtient l'équation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (2.2)$$

où  $r$  est le taux de croissance intrinsèque de la population, on suppose qu'il est positif ( $\alpha > \gamma$ ),  $K$  s'appelle la capacité limite du milieu qui est positif dès que  $r > 0$ .

### 1. Les états d'équilibre

Cette équation différentielle s'appelle l'équation logistique. Elle admet deux points d'équilibre, l'origine et  $K$ .

## 2. La stabilité

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

$$\frac{df}{dx} = r \left( 1 - \frac{2x}{K} \right).$$

$$\frac{df}{dx}(0) = r > 0 \implies \text{l'origine est un équilibre instable.}$$

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

La solution de l'équation différentielle 2.2 est :

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

Pour toute condition initiale positive, nous avons :

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



FIGURE 2.2 – Portrait de phase de l'équation logistique.

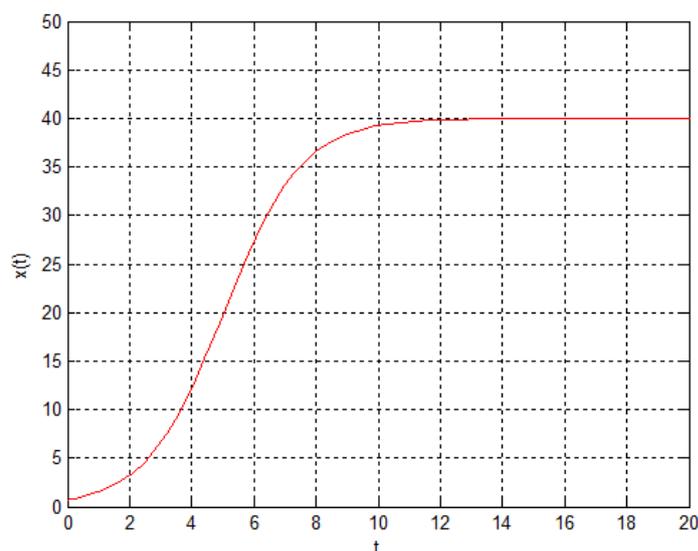


FIGURE 2.3 – La solution de l'équation logistique avec  $r = 0.8$  et  $K = 40$ .

## 2.3 Deux populations en interaction

Soit les deux populations d'effectifs respectifs  $x(t)$  et  $y(t)$  en interaction. La forme générale d'un modèle qui décrit les interactions entre deux populations peut prendre les trois aspects suivants :

- ★ Chaque espèce exerce un effet positif sur l'autre (**mutualisme**).

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y). \end{cases}$$

- ★ Une espèce exerce un effet positif sur l'autre mais l'effet inverse dans l'autre sens (**proie-prédateur**).

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

- ★ Chaque espèce exerce un effet négatif sur l'autre (**compétition**).

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x) - h(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = g(y) - k(x, y). \end{cases}$$

où les fonctions  $f(x)$  et  $g(y)$  représentent les croissances des populations isolées et ne dépendent que de l'effectif de cette population alors que les termes  $h(x, y)$  et  $k(x, y)$  qui sont positifs correspondent aux interactions entre les populations et dépendent des effectifs des deux populations.

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

## 2.4 Modèle de Lotka-Volterra (1925)

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

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - axy, \\ \frac{dy}{dt} = -my + eaxy. \end{cases}$$

tel que :

$x(t)$  : représente la population des proies,

$y(t)$  : représente la population des prédateurs,

$r$  : taux de croissance des proies en absence des prédateurs,

$a$  : taux de prédation (efficacité des prédateurs dans leurs attaque),

$m$  : taux de mortalité des prédateurs en absence des proies,

$e$  : taux de conversion des proies consommées en progénitures.

On note par  $b = ea$ , le modèle devient alors :

$$(V_1) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - axy & x(0) = x_0 > 0, \\ \frac{dy}{dt} = -my + bxy & y(0) = y_0 > 0. \end{cases}$$

On pose  $f(x, y) = rx - axy$  et  $g(x, y) = -my + bxy$ .

### 2.4.1 Les points d'équilibres

Pour trouver les points d'équilibres, il faut chercher les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 0 \\ \frac{dy}{dt} = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} f(x, y) = 0 \\ g(x, y) = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} rx - axy = 0 \\ -my + bxy = 0 \end{cases}$$

alors

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

par conséquent il y a deux points d'équilibres : l'origine  $(0, 0)$  correspondant à l'absence de proie et de prédateur, et un point  $(\frac{m}{b}, \frac{r}{a})$  non trivial et appartenant au cadran positif.

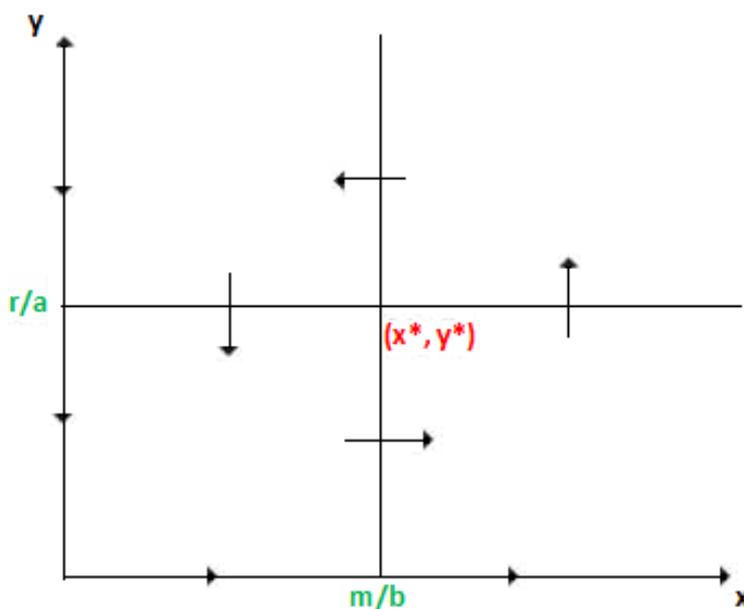


FIGURE 2.4 – Isoclines zéros du modèle classique de Lotka-Volterra.

### 2.4.2 Stabilité des points d'équilibre

Pour étudier la propriété de stabilité locale des équilibres, il faut calculer la matrice Jacobienne :

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

#### 1. Le point $(0, 0)$

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

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

#### 2. Le point $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$

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

on a

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

alors  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont des imaginaires pures. Le système prévoit donc un centre. Mais on ne peut pas conclure, par la linéarisation, quand à l'existence de solutions périodiques, il faut donc chercher une intégrale première.

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

Par séparation des variables on obtient :

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

On intègre les deux côtés :

$$-m \ln x + bx = r \ln y - ay + c \quad c \in \mathbb{R},$$

$$\implies ay + bx - r \ln y - m \ln x = c,$$

Soit  $H : \mathbb{R}^2 \longrightarrow \mathbb{R}$ , définie par :  $\forall x, y \geq 0$

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

$H$  est une intégrale première car :

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

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

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

On calcule la matrice Hessienne

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

donc

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

$$\left\{ \begin{array}{l} \lambda_1 = \frac{b^2}{m} > 0, \\ \lambda_2 = \frac{a^2}{r} > 0. \end{array} \right. \implies H\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) \text{ est définie positive,}$$

alors

$$\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right) \text{ est un minimum local de } H.$$

Les courbes se referment bien autour de ce point d'où l'existence de solutions périodiques.

Les solutions sont donc périodiques avec une période  $T$  qui est déterminée par les parties imaginaires des valeurs propres de la Jacobienne calculée à l'équilibre non trivial

$\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\right)$ . La période vérifie donc la relation suivante :

$$\frac{2\pi}{T} = \sqrt{rm}$$

*Démonstration.*

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

cherchons les valeurs propres

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

alors

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

on obtient une solution de la forme :

$$\begin{aligned} x(t) &= c_1 \cos t\sqrt{rm} + c_2 \sin t\sqrt{rm} & c_1, c_2 \in \mathbb{R} \\ y(t) &= c_3 \cos t\sqrt{rm} + c_4 \sin t\sqrt{rm} & c_3, c_4 \in \mathbb{R} \end{aligned}$$

la solution  $x(t), y(t)$  est périodique alors

$$\begin{aligned} x(0) = x(T) &\implies c_1 = c_1 \cos T\sqrt{rm} + c_2 \sin T\sqrt{rm} \\ y(0) = y(T) &\implies c_3 = c_3 \cos T\sqrt{rm} + c_4 \sin T\sqrt{rm} \end{aligned}$$

donc, il faut que

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

□

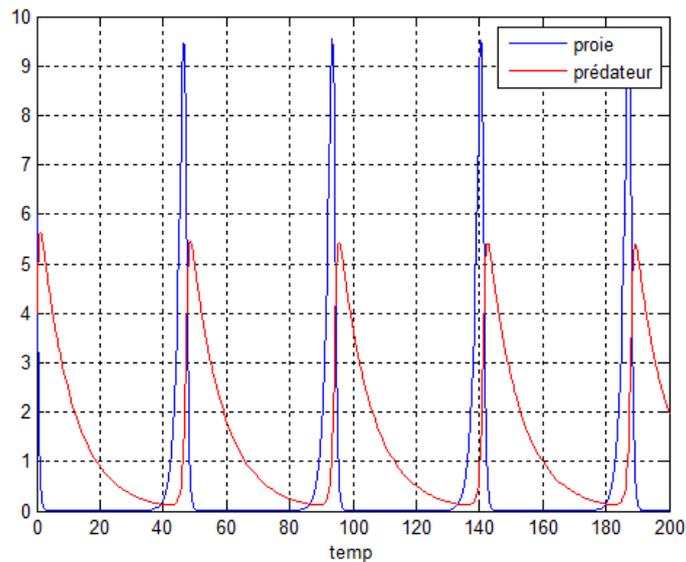


FIGURE 2.5 – La solution du modèle de Lotka-Volterra montrant un pic dans l'effectif des proies suivi d'un pic dans l'effectif des prédateurs.

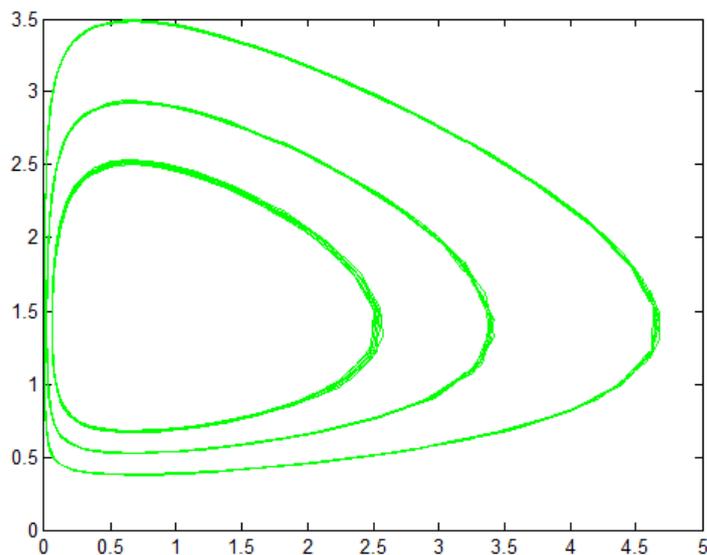


FIGURE 2.6 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra présentant des trajectoires fermées (centres) autour de l'équilibre  $(x^*, y^*)$ .

## 2.5 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique

En général si on ajoute une petites perturbation au modèle de *Lotka-Volterra*, les effectifs des proies et des prédateurs ne sont pas conservés. De plus, en absence de prédateur, la croissance des proies est illimitée ce qui est irréaliste. Par conséquent, une modification du modèle consiste à choisir une loi de croissance de type logistique pour la population

des proies, ce qui conduit au modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy, \\ \frac{dy}{dt} = -my + bxy, \end{cases} \quad (2.3)$$

telle que :

$K$  : la capacité limite de la population des proies.

### 2.5.1 Les points d'équilibres

Isoclines zéro sont données par :

— Isocline vertical :  $\frac{dx}{dt} = 0 \implies rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy = 0 \implies x = 0$  où  $y = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ ,

— Isocline horizontale :  $\frac{dy}{dt} = 0 \implies y = 0$  où  $x = \frac{m}{b}$ ,

- Si  $\frac{m}{b} > K$ , alors on a deux points fixe :  $(0, 0)$  et  $(K, 0)$ .
- Si  $\frac{m}{b} < K$ , alors on a trois points fixe :  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  et  $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\left(1 - \frac{m}{bK}\right)\right)$ .

### 2.5.2 Stabilité des points d'équilibre

La matrice Jacobienne du système (2.3) est la suivante :

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

#### 1. Le point $(0, 0)$

Évaluons la partie linéaire du modèle à l'origine. Il vient :

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

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

#### 2. Le point $(K, 0)$

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

— Si  $-m + bK > 0$  c-à-d  $K > \frac{m}{b} \implies (K, 0)$  est instable (point selle).

— Si  $-m + bK < 0$  c-à-d  $K < \frac{m}{b} \implies (K, 0)$  est stable.

3. Le point  $\left(\frac{m}{b}, \frac{r}{a}\left(1 - \frac{m}{bK}\right)\right)$

On pose

$$x^* = \frac{m}{b}$$

$$y^* = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{m}{bK}\right)$$

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

Puisque  $(x^*, y^*)$  vérifie que :

$$rx^*\left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - ax^*y^* = 0 \implies r\left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - ay^* = 0$$

$$-my^* + bx^*y^* = 0 \implies -m + bx^* = 0$$

donc la matrice Jacobienne au point  $(x^*, y^*)$  devient :

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

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

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

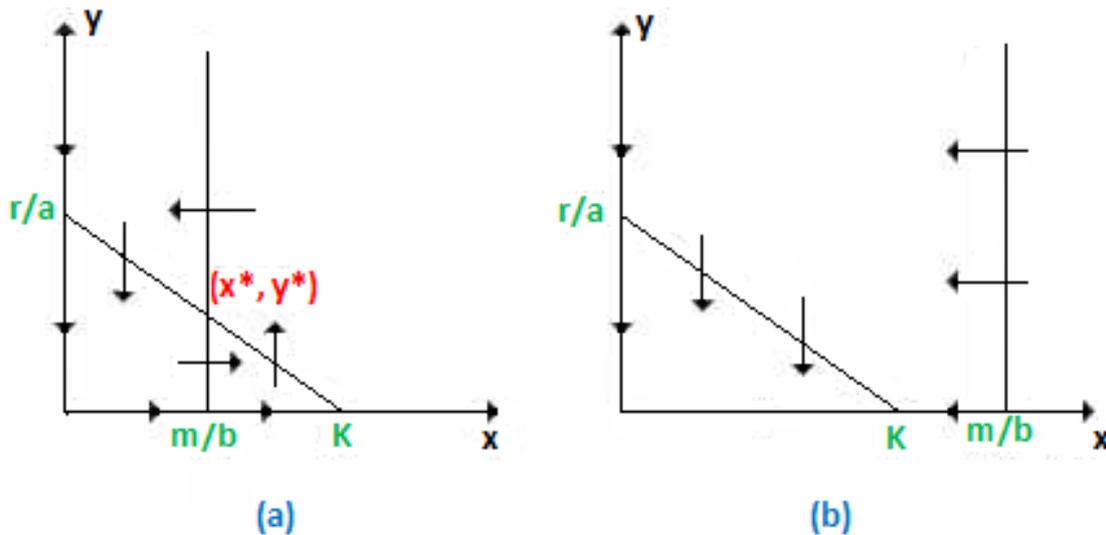


FIGURE 2.7 – Isoclines zéros du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. (a)  $Kb > m$ . (b)  $Kb < m$ .

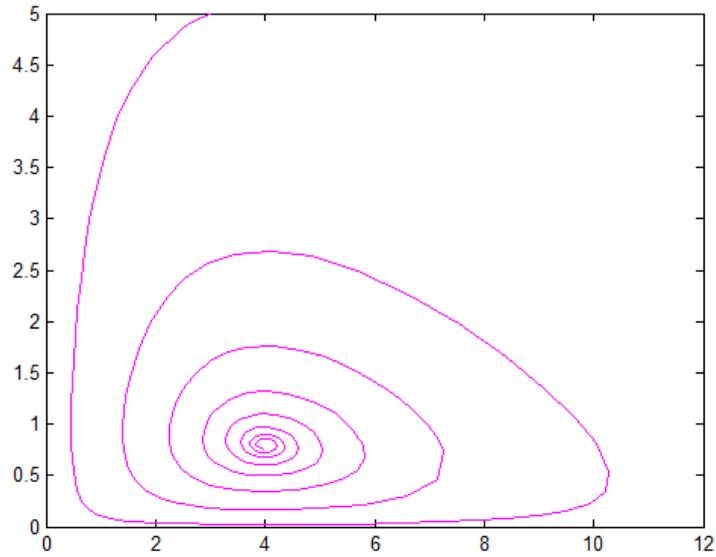


FIGURE 2.8 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a coexistence des proies et des prédateurs,  $r = 0.2$ ,  $K = 20$ ,  $a = 0.2$ ,  $m = 0.4$ ,  $b = 0.1$ .

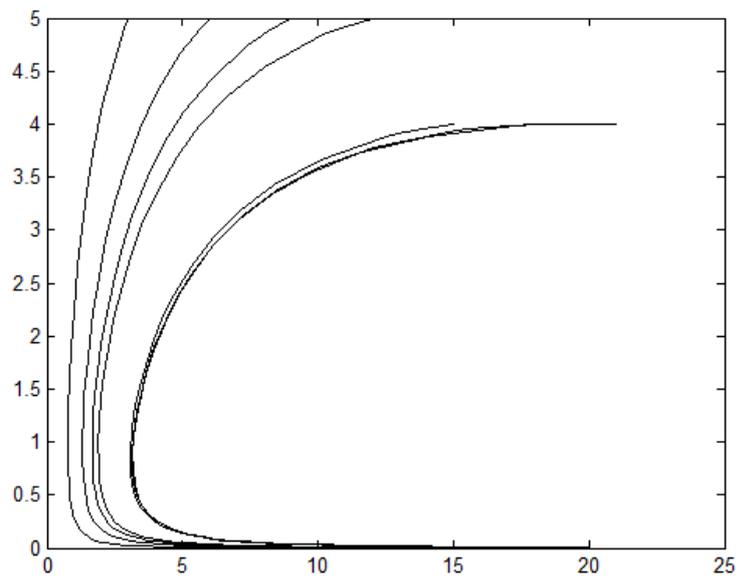


FIGURE 2.9 – Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a exclusion des prédateurs,  $r = 0.2$ ,  $K = 20$ ,  $a = 0.2$ ,  $m = 0.4$ ,  $b = 0.02$ .

## 2.6 Modèle proie-prédateur de Holling

Dans le modèle de *Lotka Volterra* la réponse fonctionnelle qui représente le nombre de proies consommées par un seul prédateur par unité de temps, nommée *Holling I*, est de la forme suivante :

$$\phi(x, y) = ax.$$

Si  $x$  est assez grand,  $\phi$  va être assez grande c-à-d un prédateur va consommer un nombre assez grand des proies ce qui n'est pas réaliste. *Holling* en 1959 a proposé une réponse fonctionnelle dite *Holling II* :

$$\phi(x, y) = \frac{ax}{x + D} \quad a > 0, D > 0.$$

$D$  : une constante positive.

Dans ce cas on obtient le modèle suivant :

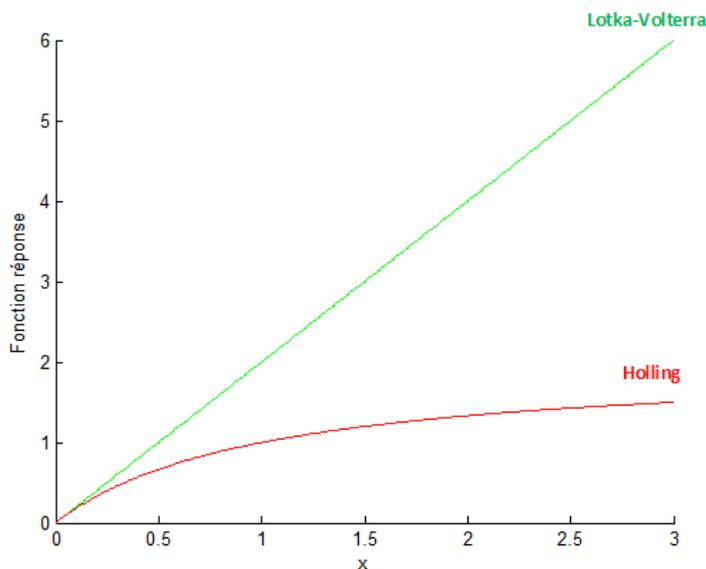


FIGURE 2.10 – Fonctions réponse de Lotka-Volterra et de Holling, cette dernière présentant un effet de saturation.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{x + D}, \\ \frac{dy}{dt} = -my + \frac{bxy}{x + D}. \end{cases} \quad (2.4)$$

### 2.6.1 Les points d'équilibres

On cherche les points d'équilibre qui sont les intersections des isoclines du système (2.4) :

- Isocline vertical :  $\frac{dx}{dt} = 0 \implies rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{x+D} = 0 \implies x = 0$  ou  $r\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ay}{x+D} = 0 \implies y = \frac{r}{a}(x+D)\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ ,
- Isocline horizontale :  $\frac{dy}{dt} = 0 \implies y = 0$  où  $-m + \frac{bx}{x+D} = 0 \implies x = \frac{mD}{b-m}$  (on suppose que  $b > m$ ),

Notons que le sommet de la parabole  $y = \frac{r}{a}(x+D)\left(1 - \frac{x}{K}\right)$  qui annule la dérivée de l'équation de la parabole se trouve à la position  $\overset{\wedge}{x}$  :

$$\overset{\wedge}{x} = \frac{K-D}{2}$$

Nous ferons l'hypothèse réaliste que  $K > D$ .

On a deux cas possibles :

- ★ Si  $\frac{mD}{b-m} < K$ , alors on a trois points fixe :  $(0,0)$ ,  $(K,0)$  et  $(x^*, y^*)$  telle que  $x^* = \frac{mD}{b-m}$ ,  $y^* = \frac{r}{a}(x^*+D)\left(1 - \frac{x^*}{K}\right)$ .

★ Si  $\frac{mD}{b-m} > K$ , il y a seulement deux points d'équilibre :  $(0,0)$ ,  $(K,0)$ , puisque le point d'équilibre  $(-D,0)$  sera supprimé, vu qu'il n'a pas de signification biologique.

### 2.6.2 Stabilité des points d'équilibre

On calcule la matrice Jacobienne du système (2.4) :

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

#### 1. Le point $(0, 0)$

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

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

#### 2. Le point $(K, 0)$

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

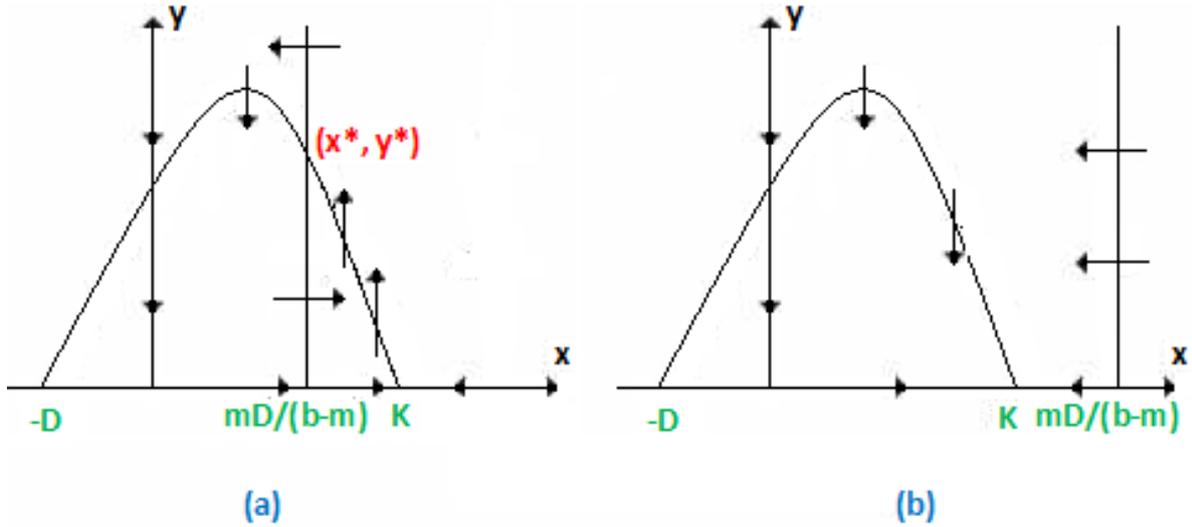


FIGURE 2.11 – Isoclines zéros du modèle de Holling. (a)  $\frac{mD}{b-m} < K$ , il existe un équilibre non trivial positif. (b)  $\frac{mD}{b-m} > K$ , aucun équilibre non trivial positif.

on a les valeurs propres  $\lambda_1 = -r < 0$  et  $\lambda_2 = -m + \frac{bK}{K+D}$ , donc la stabilité du point  $(K, 0)$  dépend du signe de  $\lambda_2$ , alors on a deux cas :

- Si  $\frac{mD}{b-m} > K$  alors  $\lambda_2 < 0 \implies (K, 0)$  est stable (un noeud stable).
- Si  $\frac{mD}{b-m} < K$  alors  $\lambda_2 > 0 \implies (K, 0)$  est instable (point selle).

### 3. Le point $(x^*, y^*)$

La Jacobienne vaut :

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

puisque  $(x^*, y^*)$  est un point d'équilibre pour les système 2.4, donc il vérifie :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 0, \\ \frac{dy}{dt} = 0. \end{cases} \implies \begin{cases} rx^*(1 - \frac{x^*}{K}) - \frac{ax^*y^*}{x^* + D} = 0, \\ -my^* + \frac{bx^*y^*}{x^* + D} = 0. \end{cases} \implies \begin{cases} r(1 - \frac{x^*}{K}) - \frac{ay^*}{x^* + D} = 0, \\ -m + \frac{bx^*}{x^* + D} = 0. \end{cases}$$

la matrice précédente devient :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}x^* - \frac{aDy^*}{(x^* + D)^2} & -\frac{ax^*}{x^* + D} \\ \frac{bDy^*}{(x^* + D)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\begin{cases} \text{tr}J(x^*, y^*) = r - \frac{2r}{K}x^* - \frac{aDy^*}{(x^* + D)^2}, \\ \det J(x^*, y^*) = \frac{abDx^*y^*}{(x^* + D)^3} > 0 \quad (x^* > 0 \text{ et } y^* > 0). \end{cases}$$

En remplaçant  $y^*$  par sa formule, il vient :

$$\text{tr}J(x^*, y^*) = r - \frac{2r}{K}x^* - \frac{Dr}{x^* + D} + \frac{Drx^*}{K(x^* + D)} = \frac{rx^*(K - D - 2x^*)}{K(x^* + D)}$$

il faut que  $\text{tr}J(x^*, y^*)$  soit de signe négatif pour assurer la stabilité de l'équilibre  $(x^*, y^*)$  :

$$\text{tr}J(x^*, y^*) < 0 \Leftrightarrow x^* > \frac{K - D}{2}.$$

si la trace est positive alors  $(x^*, y^*)$  est instable, nous pouvons conclure dans ce cas par le théorème de *Poincaré-Bendixon* qu'il existe au moins un cycle limite. Pour plus de détail voir [1, p.127].

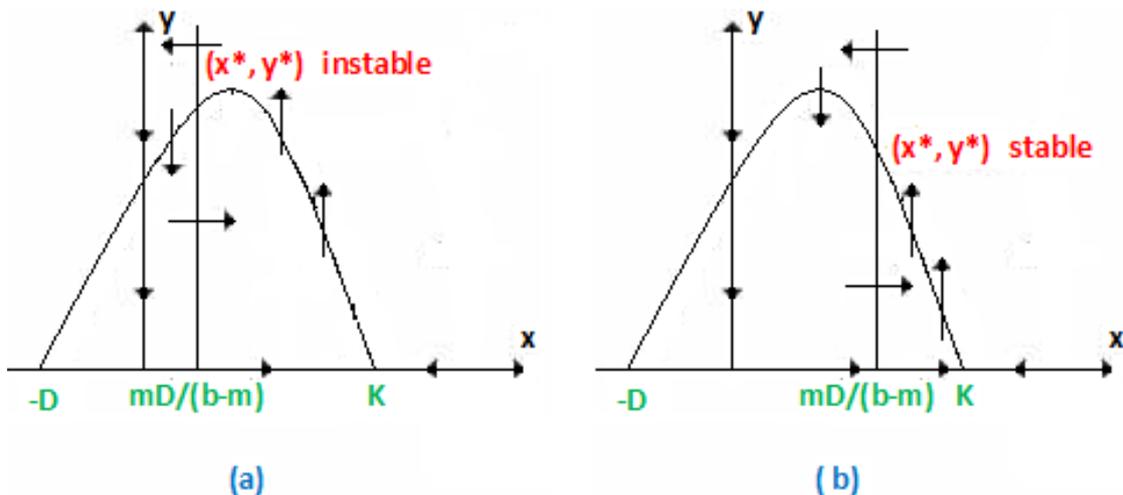


FIGURE 2.12 – Isoclines zéros du modèle de Holling. (a) Le point  $(x^*, y^*)$  est instable. (b) Le point  $(x^*, y^*)$  est stable

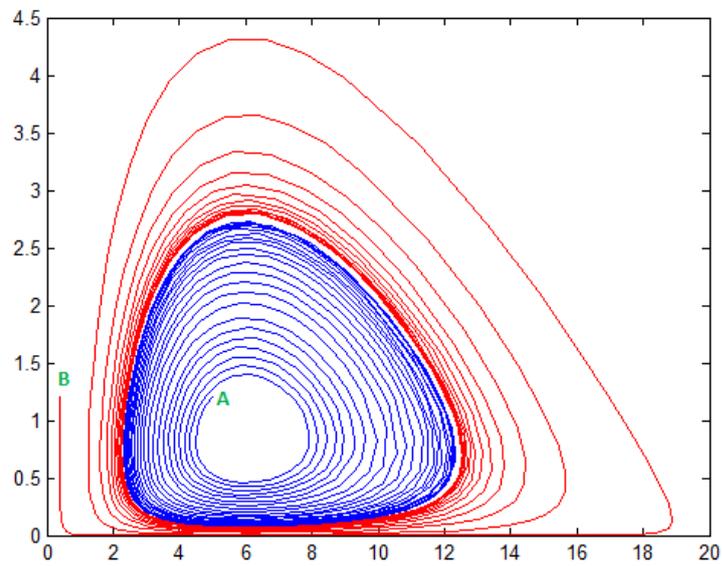


FIGURE 2.13 – Cas du cycle limite.  $r = 0.2$ ,  $K = 20$ ,  $D = 6$ ,  $a = b = 2$ ,  $m = 1$ . La trajectoire intérieure issue de A ainsi que la trajectoire extérieure issue de B spiralent vers le cycle limite.

# Chapitre 3

## Analyse du modèle proie-prédateur

Dans ce chapitre, on suppose que  $r(t)$  est une fonction continue et bornée inférieurement par  $r_1$  et supérieurement par  $r_2$  tel que  $r_1$  et  $r_2$  sont des constantes positives. On va explorer les dynamiques du système 2 et présenter quelques résultats incluant l'invariance positive, la permanence, l'extinction du prédateur et la stabilité asymptotique globale. On rappelle ici le système (2) qu'on va analyser :

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{G}(t) = \gamma_G G(t) - m_G G^2(t) - \min\left(\frac{r(t)G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right) B(t), \\ \dot{B}(t) = e_B \min\left(\frac{r(t)G(t)}{B(t)+D}, \gamma_B\right) B(t) - m_B B(t), \\ G(0) = G_0 > 0 \quad B(0) = B_0 > 0 \end{array} \right.$$

### 3.1 Invariance positive et permanence

Pour la plupart des systèmes biologiques, la permanence et la bornitudes des solutions sont très importantes, parce qu'elles donnent aux systèmes leur sens biologiques. On montre d'abord que le système 2 est bien posé dans le sens qu'il admet une unique solution pour n'importe quelle condition initiale  $(G_0, B_0)$ , cette solution reste bornée et positive donc existe globalement. On établit le résultat suivante :

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

**Lemme 2.** *Si  $f$  est localement lipschitzienne, alors la fonction  $h$  est localement lipschitzienne.*

*Démonstration.* On a :

$$\min(f(t, G, B), \gamma_B) = \frac{f(t, G, B) + \gamma_B - |f(t, G, B) - \gamma_B|}{2}.$$

$$\begin{aligned}
 |h(t, G_1, B_1) - h(t, G_2, B_2)| &= |\min(f(t, G_1, B_1), \gamma_B) - \min(f(t, G_2, B_2), \gamma_B)| \\
 &= \left| \frac{f(t, G_1, B_1) + \gamma_B - |f(t, G_1, B_1) - \gamma_B|}{2} - \left( \frac{f(t, G_2, B_2) + \gamma_B - |f(t, G_2, B_2) - \gamma_B|}{2} \right) \right| \\
 &= \left| \frac{f(t, G_1, B_1) - f(t, G_2, B_2)}{2} + \left( \frac{|f(t, G_2, B_2) - \gamma_B| - |f(t, G_1, B_1) - \gamma_B|}{2} \right) \right| \\
 &\leq \left| \frac{f(t, G_1, B_1) - f(t, G_2, B_2)}{2} + \left( \frac{|f(t, G_2, B_2) - f(t, G_1, B_1)|}{2} \right) \right| \\
 \implies |h(t, G_1, B_1) - h(t, G_2, B_2)| &\leq |f(t, G_1, B_1) - f(t, G_2, B_2)|
 \end{aligned}$$

or  $f$  est localement lipschitzienne par rapport à  $(G, B)$ , donc  $h$  l'est aussi. Ainsi, les propriétés d'existence et d'unicité local sont obtenues pour le problème de Cauchy correspondant [16]. □

L'espace des états de 2 reste dans le quadrant positif :

$$\mathbb{R}_+^2 = \{(G(t), B(t)) : G(t) \geq 0, B(t) \geq 0\}.$$

En effet, vue que  $G(t) = 0$  et  $B(t) = 0$  sont des isoclines zéros pour le système 2, aucune trajectoire ne peut couper les axes, alors l'ensemble  $\mathbb{R}_+^2$  est positivement invariant.

Maintenant, on va montrer que le système 2 est permanent. Tout d'abord on va simplifier la forme du système 2. On suppose que :

$$r_2 < \min\left(\frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0}, \frac{4m_G\gamma_B m_B D}{(\gamma_G + m_B)^2}\right), \quad (\text{H1})$$

**Proposition 3.** *Sous l'hypothèse H1, on a : pour tout  $t \geq 0$   $r_2 G(t) < \gamma_B(B(t) + D)$ .*

*Démonstration.* Soit

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

Calculons  $k(0)$  :

$$k(0) = r_2 G_0 - \gamma_B(B_0 + D) = G_0 \left( r_2 - \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0} \right),$$

à partir de H1, on obtient :

$$r_2 < \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0},$$

alors

$$k(0) < 0.$$

On va montrer, par l'absurde, que pour tout  $t \geq 0$   $k(t) < 0$ .

Supposons qu'il existe un  $t_0$  tel que :  $k(t_0) = 0$  et  $\frac{dk}{dt}(t_0) \geq 0$ .

$$k(t_0) = 0 \Rightarrow B(t_0) = \frac{r_2 G(t_0)}{\gamma_B} - D,$$

On a aussi :

$$k(t_0) = 0 \iff r_2 G(t_0) - \gamma_B (B(t_0) + D) = 0.$$

$$\implies \gamma_B = \frac{r_2 G(t_0)}{B(t_0) + D} \geq \frac{r(t_0) G(t_0)}{B(t_0) + D}$$

donc :

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

$$\begin{aligned} \frac{dk}{dt}(t_0) &= r_2 \frac{dG}{dt}(t_0) - \gamma_B \frac{dB}{dt}(t_0) \\ &= r_2 \left( \gamma_G G(t_0) - m_G G^2(t_0) - \min \left( \frac{r(t_0) G(t_0)}{B(t_0) + D}, \gamma_B \right) B(t_0) \right) \\ &\quad - \gamma_B \left( e_B \min \left( \frac{r(t_0) G(t_0)}{B(t_0) + D}, \gamma_B \right) B(t_0) - m_B B(t_0) \right) \\ &= r_2 \left( \gamma_G G(t_0) - m_G G^2(t_0) - \frac{r(t_0) G(t_0)}{B(t_0) + D} B(t_0) \right) \\ &\quad - \gamma_B \left( e_B \frac{r(t_0) G(t_0)}{B(t_0) + D} B(t_0) - m_B B(t_0) \right) \end{aligned}$$

ce qui nous donne que :

$$\begin{aligned} \frac{dk}{dt}(t_0) &= -r(t_0)(r_2 + e_B \gamma_B) \frac{B(t_0)}{B(t_0) + D} G(t_0) + r_2(m_B + \gamma_G) G(t_0) \\ &\quad - \gamma_B m_B D - r_2 m_G G^2(t_0) \\ &\leq -r_2 m_G G^2(t_0) + r_2(m_B + \gamma_G) G(t_0) - \gamma_B m_B D. \end{aligned}$$

Ceci est un polynôme de degré deux dont le discriminant est

$$\Delta = (r_2(m_B + \gamma_G))^2 - 4r_2\gamma_B m_G m_B D = (m_B + \gamma_G)^2 \left( r_2 - \frac{4r_2\gamma_B m_G m_B D}{(m_B + \gamma_G)^2} \right).$$

Vu H1 on a :

$$\Delta < 0 \implies \frac{dk}{dt}(t_0) < 0,$$

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

**Remarque 1.** A partir de l'hypothèse H1 il existe un seuil pour les niveaux d'eau bas qui dépend des paramètres biologiques du système 2. Au dessus de ce seuil, la consommation moyenne des proies par unité de temps par un prédateur est  $\frac{r(t)G(t)}{B(t) + D}$ .

Par conséquent, la forme du système 2 devient plus simple comme suit :

$$\begin{cases} \dot{G}(t) = \gamma_G G(t) - m_G G^2(t) - \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D} B(t), \\ \dot{B}(t) = e_B \frac{r(t)G(t)}{B(t) + D} B(t) - m_B B(t), \\ G(0) = G_0 > 0 \quad B(0) = B_0 > 0 \end{cases} \quad (3.1)$$

**Définition 12.** *S'il existe des constantes positives  $\delta_i$  ( $i = 1, 2$ ) tel que :*

$$\begin{aligned} \min\{\liminf_{t \rightarrow +\infty} G(t), \liminf_{t \rightarrow +\infty} B(t)\} &\geq \delta_1, \\ \max\{\limsup_{t \rightarrow +\infty} G(t), \limsup_{t \rightarrow +\infty} B(t)\} &\leq \delta_2, \end{aligned}$$

alors le système 3.1 est dit permanent.

Soit  $\epsilon \geq 0$  suffisamment petit. Posons :

$$\begin{aligned} M_1^\epsilon &:= \frac{\gamma_G}{m_G} + \epsilon, & M_2^\epsilon &:= \frac{r_2 e_B M_1^\epsilon - m_B D}{m_B} \\ m_1^\epsilon &:= \frac{\gamma_G - r_2}{m_G} - \epsilon, & m_2^\epsilon &:= \frac{r_1 e_B m_1^\epsilon - m_B D}{m_B} \end{aligned}$$

On a :

$$\begin{aligned} M_1^\epsilon - m_1^\epsilon &= \frac{\gamma_G}{m_G} + \epsilon - \left( \frac{\gamma_G - r_2}{m_G} - \epsilon \right) = \frac{r_2}{m_G} + 2\epsilon > 0. \\ M_2^\epsilon - m_2^\epsilon &= \frac{r_2 e_B M_1^\epsilon - m_B D}{m_B} - \left( \frac{r_1 e_B m_1^\epsilon - m_B D}{m_B} \right) = \frac{e_B (r_2 M_1^\epsilon - r_1 m_1^\epsilon)}{m_B} > 0 \end{aligned}$$

car par avant, on sait que :  $r_1 < r_2$  et  $m_1^\epsilon < M_1^\epsilon$ .  
alors  $M_i^\epsilon > m_i^\epsilon$  ( $i = 1, 2$ ).

**Théorème 3.** *En plus de l'hypothèse H1, supposons que le système 3.1 satisfait la condition suivante :*

$$\frac{m_B D}{e_B m_1^0} < r_1 < r_2 < \gamma_G. \quad (H2)$$

Alors pour  $\epsilon \geq 0$  suffisamment petit, tel que  $m_i^\epsilon > 0$  ( $i = 1, 2$ ), un ensemble  $\Gamma_\epsilon$  définit par :

$$\Gamma_\epsilon = \{(G(t), B(t)) \mid m_1^\epsilon \leq G(t) \leq M_1^\epsilon, m_2^\epsilon \leq B(t) \leq M_2^\epsilon\}$$

est positivement invariant pour le système 3.1.

*Démonstration.* On rappelle que l'équation :

$$\dot{X}(t) = F(t, X)X(t)[A - X(t)], \quad A \neq 0$$

a pour solution :

$$X(t) = \frac{AX_0 \exp\{\int_0^t AF(s, X(s))ds\}}{X_0[\exp\{\int_0^t AF(s, X(s))ds\} - 1] + A}$$

où  $X_0 = X(0)$ . On considère la solution du système 3.1 avec  $(G_0, B_0) \in \Gamma_\epsilon$ . La solution du système 3.1 étant positive il vient de la première équation de 3.1 que :

$$\dot{G}(t) \leq G(t)(\gamma_G - m_G G(t)) = m_G G(t)(M_1^0 - G(t)).$$

A partir du lemme 1 on trouve que :

$$G(t) \leq \frac{M_1^0 G_0 \exp\{\gamma_G t\}}{G_0[\exp\{\gamma_G t\} - 1] + M_1^0} \leq \frac{M_1^\epsilon G_0 \exp\{\gamma_G t\}}{G_0[\exp\{\gamma_G t\} - 1] + M_1^\epsilon} \leq M_1^\epsilon, \quad t \geq 0. \quad (3.2)$$

De la deuxième équation du système 3.1 on a :

$$\dot{B}(t) \leq \frac{B(t)}{B(t) + D}(e_{Br_2} M_1^\epsilon - m_B D - m_B B(t)) = \frac{m_B}{B(t) + D} B(t)(M_2^\epsilon - B(t)).$$

De même avec lemme 1, on a :

$$B(t) \leq \frac{M_2^\epsilon B_0 \exp\left\{\int_0^t M_2^\epsilon \frac{m_B}{B(s) + D} ds\right\}}{B_0 \left[\exp\left\{\int_0^t M_2^\epsilon \frac{m_B}{B(s) + D} ds\right\} - 1\right] + M_2^\epsilon} \leq M_2^\epsilon, \quad t \geq 0. \quad (3.3)$$

A partir de la première équation du système 3.1 on a :

$$\dot{G}(t) \geq G(t)(\gamma_G - r_2 - m_G G(t)) = m_G G(t)(m_1^0 - G(t)).$$

Puisque  $G_0 \geq m_1^0$ , toujours avec lemme 1, on a :

$$G(t) \geq \frac{m_1^0 G_0 \exp\{(\gamma_G - r_2)t\}}{G_0[\exp\{(\gamma_G - r_2)t\} - 1] + m_1^0} \geq m_1^\epsilon, \quad t \geq 0. \quad (3.4)$$

De la deuxième équation du système 3.1, il vient que :

$$\dot{B}(t) \geq \frac{B(t)}{B(t) + D}(e_{Br_1} m_1^\epsilon - m_B B(t) - m_B D) = \frac{m_B}{B(t) + D} B(t)(m_2^\epsilon - B(t)).$$

Toujours avec lemme 1, on obtient :

$$B(t) \geq \frac{m_2^\epsilon B_0 \exp\left\{\int_0^t m_2^\epsilon \frac{m_B}{B(s) + D} ds\right\}}{B_0 \left[\exp\left\{\int_0^t m_2^\epsilon \frac{m_B}{B(s) + D} ds\right\} - 1\right] + m_2^\epsilon} \geq m_2^\epsilon, \quad t \geq 0. \quad (3.5)$$

Les équations (3.2), (3.3), (3.4), (3.5) nous donne :  $\Gamma_\epsilon$  est positivement invariant pour le système 3.1.

□

Avec les mêmes arguments et le fait que  $\epsilon$  est arbitraire on obtient le résultat suivant :

**Corollaire 1.** *Sous l'hypothèse H2, le système 3.1 est permanent.*

## 3.2 L'extinction

On pose :

$$m_i := m_i^0, \quad M_i := M_i^0, \quad \Gamma := \Gamma_0, \quad \text{pour } i = 1, 2.$$

On donne ici une condition sous laquelle le système 3.1 est non-persistent.

**Théorème 4.** *Si  $r_2 < \frac{m_B D}{e_B M_1}$ , alors  $\lim_{t \rightarrow \infty} B(t) = 0$ , c-à-d l'extinction des prédateurs.*

*Démonstration.* Par l'équation du prédateur dans le système 3.1, si  $r_2 < \frac{m_B D}{e_B M_1}$  alors on a :

$$\dot{B}(t) \leq \left( \frac{e_B r_2 M_1 - m_B D}{D} \right) B(t),$$

donc :

$$B(t) \leq B_0 \exp \left( \frac{e_B r_2 M_1 - m_B D}{D} \right) t,$$

ce qui donne :  $\lim_{t \rightarrow \infty} B(t) = 0$  □

**Remarque 2.** *Le résultat précédent nous indique que si le niveau d'eau est élevé durant l'année, les prédateurs peuvent disparaître.*

## 3.3 La stabilité

**Définition 13.** *Soient  $(G_1(t), B_1(t))^T, (G_2(t), B_2(t))^T$  deux solutions quelconques du système (3.1) avec des conditions initiales positives. Le système (3.1) est dit globalement asymptotiquement stable, si les deux solutions vérifient la propriété suivante :*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (|G_1(t) - G_2(t)| + |B_1(t) - B_2(t)|) = 0$$

Pour démontrer la stabilité asymptotique globale du système (3.1), on utilise un lemme dû à *Barbalat* [2] qui est le suivant :

**Lemme 3.** *Soit  $f$  une fonction non-négative définie, intégrable et uniformément continue sur  $[\lambda, +\infty)$  avec  $\lambda \in \mathbb{R}$ . Alors :*

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

**Théorème 5.** *Supposons que :*

$$\lambda_1 = m_G - \frac{r_2 e_B (M_2 + D)}{D^2} > 0, \tag{H3}$$

$$\lambda_2 = \frac{r_1 m_1 e_B}{(M_2 + D)^2} - \frac{r_2}{D} > 0, \tag{H4}$$

Si les hypothèse  $H1$ ,  $H2$ ,  $H3$ ,  $H4$  sont vérifiées, alors le système 3.1 est globalement asymptotiquement stable.

*Démonstration.* Soit  $(G_1(t), B_1(t))^T$ ,  $(G_2(t), B_2(t))^T$  deux solution quelconques du système 3.1 avec des conditions initiales positives. On trouve alors du corollaire 1, qu'il existe un temps  $T > 0$  tel que :

$$\begin{aligned} m_1 \leq G_1(t) \leq M_1, & \quad m_2 \leq B_1(t) \leq M_2, \\ m_1 \leq G_2(t) \leq M_1, & \quad m_2 \leq B_2(t) \leq M_2, \end{aligned}$$

pour tout  $t \geq T$ .

On définit la fonction de *Lyapunov*  $V(t)$  comme suit :

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

tel que :

$$\begin{aligned} V_1(t) &= |\ln G_1(t) - \ln G_2(t)|, \\ V_2(t) &= |\ln B_1(t) - \ln B_2(t)|, \end{aligned}$$

Calculons maintenant les dérivées supérieures de  $V_1(t)$  et  $V_2(t)$  le long des solutions de 3.1 :

$$\begin{aligned} D^+V_1(t) &= \operatorname{sgn}(G_1(t) - G_2(t)) \left( \frac{\dot{G}_1(t)}{G_1(t)} - \frac{\dot{G}_2(t)}{G_2(t)} \right) \\ &= \operatorname{sgn}(G_1(t) - G_2(t)) \left( -r(t) \left( \frac{B_1(t)}{B_1(t) + D} - \frac{B_2(t)}{B_2(t) + D} \right) - m_G(G_1(t) - G_2(t)) \right) \\ &= -r(t) \operatorname{sgn}(G_1(t) - G_2(t)) \frac{D(B_1(t) - B_2(t))}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} - m_G |G_1(t) - G_2(t)| \\ &\leq r(t) \frac{D|B_1(t) - B_2(t)|}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} - m_G |G_1(t) - G_2(t)| \\ &\leq \frac{r_2}{D} |B_1(t) - B_2(t)| - m_G |G_1(t) - G_2(t)|. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
D^+V_2(t) &= \operatorname{sgn}(B_1(t) - B_2(t)) \left( \frac{\dot{B}_1(t)}{B_1(t)} - \frac{\dot{B}_2(t)}{B_2(t)} \right) \\
&= \operatorname{sgn}(B_1(t) - B_2(t)) e_{Br}(t) \left( \frac{G_1(t)}{B_1(t) + D} - \frac{G_2(t)}{B_2(t) + D} \right) \\
&= \operatorname{sgn}(B_1(t) - B_2(t)) e_{Br}(t) \left( \frac{D(G_1(t) - G_2(t))}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} + \frac{B_1(t)(G_1(t) - G_2(t))}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} \right. \\
&\quad \left. - \frac{G_1(t)(B_1(t) - B_2(t))}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} \right) \\
&\leq e_{Br}(t)(B_1(t) + D) \frac{|G_1(t) - G_2(t)|}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} \\
&\quad - e_{Br}(t)|B_1(t) - B_2(t)| \frac{G_1(t)}{(B_1(t) + D)(B_2(t) + D)} \\
&\leq \frac{e_{Br}r_2(M_2 + D)}{D^2} |G_1(t) - G_2(t)| - \frac{e_{Br}m_1r_1}{(M_2 + D)^2} |B_1(t) - B_2(t)|.
\end{aligned}$$

Alors d'après les calculs qu'on a fait au dessus, pour  $t \geq T$ , on a :

$$D^+V(t) \leq -(\lambda_1|G_1(t) - G_2(t)| + \lambda_2|B_1(t) - B_2(t)|),$$

où  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2$  sont définis au théorème 5. Intégrons l'inégalité précédente sur  $[T, t]$ . On trouve :

$$V(t) + \lambda_1 \int_T^t |G_1(s) - G_2(s)| ds + \lambda_2 \int_T^t |B_1(s) - B_2(s)| ds \leq V(T) < +\infty,$$

on sait que  $V(t)$  est une fonction positive, donc on peut déduire que :

$$\lambda_1 \int_T^t |G_1(s) - G_2(s)| ds + \lambda_2 \int_T^t |B_1(s) - B_2(s)| ds \leq V(T) < +\infty \quad \forall t \geq T,$$

et alors :

$$\begin{aligned}
\int_T^t |G_1(s) - G_2(s)| ds &< +\infty, \\
\int_T^t |B_1(s) - B_2(s)| ds &< +\infty.
\end{aligned}$$

Et ainsi,  $|G_1(t) - G_2(t)|$ ,  $|B_1(t) - B_2(t)| \in L^1([T, +\infty))$ . Par le corollaire 1 et le système 3.1, on a que  $G_i$ ,  $B_i$ ,  $i = 1, 2$  et leurs dérivées sont bornées sur l'intervalle  $[T, +\infty)$ , ce qui implique que  $|G_1(t) - G_2(t)|$  et  $|B_1(t) - B_2(t)|$  sont uniformément continues sur  $[T, +\infty)$ . D'après le lemme 3, on obtient :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |G_1(t) - G_2(t)| = 0,$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |B_1(t) - B_2(t)| = 0.$$

□

### 3.4 La fonction d'accessibilité périodique

**Remarque 3.** *Nous avons démontré la stabilité asymptotique globale du système 3.1 avec  $r(t)$  une fonction continue et bornée par  $r_1$  et  $r_2$ . Comme nous l'avons signalé dans l'introduction, la fonction d'accessibilité  $r(t)$  était supposée périodique et bornée par les auteurs de [10]. De même si nous supposons que  $r(t)$  est périodique de période 1-année et bornée par  $r_1$  et  $r_2$ , alors nous obtenons toujours la stabilité asymptotique globale du système 3.1. Pour l'existence d'une solution pour le système 3.1, les auteurs de [10] ont démontré, dans le théorème 1<sup>1</sup>, qu'il existe au moins une solution périodique pour le système 3.1, ce qui nous conduit au corollaire suivant :*

**Corollaire 2.** *Quand le taux de prédation dans le système proie-prédateur 3.1 est périodique, alors, sous les hypothèses H2, H3, H4 et les conditions du théorème 1 dans [10], on obtient l'unicité et la stabilité asymptotique globale de la solution périodique positive pour 3.1 démontré dans [10].*

---

1.

**Théorème.** *(Théorème 1 de [10])*

*Si :*

$$r_2 < \frac{\gamma_B(B_0 + D)}{G_0}, \quad (\text{H5})$$

$$r_2 < \frac{4\gamma_B m_G m_B D}{(\gamma_B + m_B)^2}, \quad (\text{H6})$$

$$0 < D < \frac{(\gamma_G - r_2)m_B r_1}{m_G \epsilon_B}, \quad (\text{H7})$$

*avec  $G_0 > 0$ ,  $B_0 > 0$ , alors le système 2 admet au moins une solution 1-périodique et positive.*

### 3.5 Simulation numérique

Considérons le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{G}(t) = 50G(t) - 14G^2(t) - \min\left(\frac{(2 + 0.4 \sin 2\pi t)G(t)}{B(t) + 2}, 20\right) B(t), \\ \dot{B}(t) = 6.4 \min\left(\frac{(2 + 0.4 \sin \pi t)G(t)}{B(t) + 2}, 20\right) B(t) - 16B(t), \end{cases} \quad (3.6)$$

on donne a ce système trois conditions initiales différentes :

1.  $(G_0, B_0)^T = (2.9, 1.1)^T$ ,
2.  $(G_0, B_0)^T = (3.5, 0.7)^T$ ,
3.  $(G_0, B_0)^T = (4.2, 1.8)^T$ .

avec  $\gamma_G = 50$ ,  $m_G = 14$ ,  $\gamma_B = 20$ ,  $e_B = 6.4$ ,  $m_B = 16$ ,  $D = 2$  et  $r(t) = 2 + 0.4 \sin 2\pi t$ .  
Pour cet exemple, d'après les calculs :

$$\begin{cases} r_1 = 1.6, \\ r_2 = 2.4. \end{cases} \begin{cases} m_1 = \frac{\gamma_G - r_2}{m_G} = 3.4, \\ m_2 = \frac{r_1 e_B m_1 - m_B D}{m_B} = 0.176. \end{cases} \begin{cases} M_1 = \frac{\gamma_G}{m_G} = 3.571, \\ M_2 = \frac{r_2 e_B M_1 - m_B D}{m_B} = 1.428. \end{cases}$$

On remarque que :  $r_1 < r_2$ ,  $m_1 < M_1$  et  $m_2 < M_2$ . Maintenant, il faut vérifier les hypothèses du **corollaire 2** :

- \*  $\frac{m_B D}{e_B m_1} = 1.471 < r_1 < r_2 < \gamma_G$ .
- \*  $\lambda_1 = m_G - \frac{r_2 e_B (M_2 + D)}{D^2} = 0.836 > 0$ .
- \*  $\lambda_2 = \frac{r_1 m_1 e_B}{(M_2 + D)^2} - \frac{r_2}{D} = 1.763 > 0$ .
- \* pour  $(G_0, B_0)^T = (2.9, 1.1)^T$ ,  $r_2 < \frac{\gamma_B (B_0 + D)}{G_0} = 21.379$ .
- \* pour  $(G_0, B_0)^T = (3.5, 0.7)^T$ ,  $r_2 < \frac{\gamma_B (B_0 + D)}{G_0} = 15.429$ .
- \* pour  $(G_0, B_0)^T = (4.2, 1.8)^T$ ,  $r_2 < \frac{\gamma_B (B_0 + D)}{G_0} = 18.095$ .
- \*  $r_2 < \frac{4\gamma_B m_G m_B D}{(\gamma_B + m_B)^2} = 27.654$ .
- \*  $0 < D < \frac{(\gamma_G - r_2) m_B r_1}{m_G e_B} = 13.6$ .

Puisque  $r(t)$  est périodique et les hypothèses sont réalisés, alors d'après le **corollaire 2**, le système admet une solution périodique positive unique et qui est globalement asymptotiquement stable.

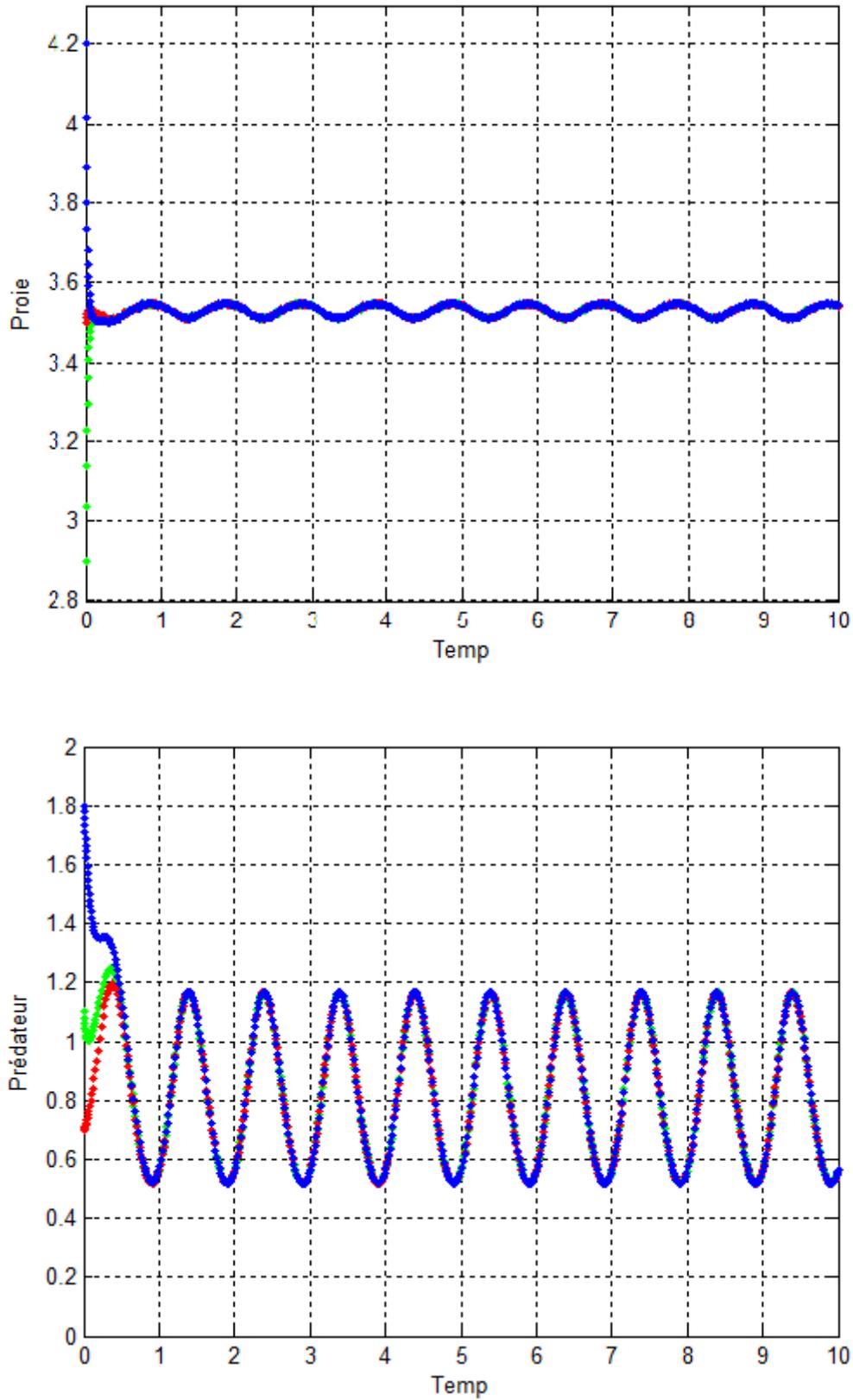


FIGURE 3.1 – Solution du système avec trois conditions initiales  $(G_0, B_0)^T = (2.9, 1.1)^T$ ,  $(G_0, B_0)^T = (3.5, 0.7)^T$ ,  $(G_0, B_0)^T = (4.2, 1.8)^T$ .

## 3.6 Conclusion

On a présenté et étudié dans ce mémoire un modèle proie-prédateur non-autonome avec un taux de prédation variant de façon périodique. On a commencé par étudier quelques modèles de base en dynamique de population, les modèles de *Malthus* et *Verhulst* pour une unique population et les modèles *Holling I*, *II* pour deux populations. On a aussi rappelé des notions essentielles à l'analyse des modèles présentés dans le dernier chapitre. Le travail Dans le chapitre 3 qui est le dernier, apporte quelques résultats à propos du comportement asymptotique d'un modèle incorporant des proies et des prédateurs dans un lac artificiel. Grâce à la théorie de Lyapunov on a montré la stabilité asymptotique globale de la solution périodique prouvée dans [10].

L'analyse mathématique présentée dans ce travail montre que, selon les valeurs des coefficients, on peut faire des prédictions convenables à propos du comportement asymptotique de tout système proie-prédateur, y compris la permanence, la périodicité, la stabilité asymptotique globale et l'extinction des espèces. Notre étude a montré que la dynamique du système dépend fortement des fluctuations des niveaux de l'eau. Ces conclusions nous avertissent pour prendre des décisions opportunes pour protéger les espèces dans ce lac artificiel.

# Bibliographie

- [1] P. Auger, C. Lett et J. C. Poggiale - *Modélisation Mathématique en Écologie, cours et exercices corrigés*, Dunod, Paris, 2015.
- [2] I. Barbatal - « Systèmes d'équations différentielles d'oscillations nonlinéaires », *Rev. Roumaine Math. Pure Appl.* (1959), p. 267-270.
- [3] G. J. Butler et H. I. Freedman - « Periodic solutions of a predator-prey system with periodic coefficients », *Math. Biosci.* (1981), no. 55, p.27-38.
- [4] H. Coops, M. Beklioglu et T. L. Crisman - « The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems workshop conclusions », *Hydrobiologia* (2003), no. 506, p. 23-27.
- [5] H. Coops et S. H. Hosper - «Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the netherlands », *Lake and Reservoir Management* (2002), no. 18, p. 293-298.
- [6] J. Cui - « Permanence of predator-prey system with periodic coefficients », *Math. Comput. Model.* (2005), no. 42, p. 87-98.
- [7] J. M. Cushing - « Periodic time-dependent predator-prey systems », *SIAM J. Appl. Math.* (1977), no. 32, p. 82-95.
- [8] P. Demailly. *Analyse numérique et équations différentielles*. Collection Grenoble sciences, 1996.
- [9] M. Fan, Q. Wang et X. Zou - « Dynamics of non-autonomous ratio-dependent predator-prey system », *Proceedings of the royal society of Edinburgh*, vol. 133A, 2003, p. 97-118.
- [10] N. C. Fellah, S. Bouguima et A. Moussaoui - « The effect of water level in a prey-predator interactions : A nonlinear analysis study », *Chaos, Solitons et Fractals* (2012), no. 45, p. 205-212.
- [11] H. I. Freedman-*Deterministic mathematical models in population ecology*, Marcel Dekker, New York, 1980.
- [12] H. I. Freedman et G. S. K. Wolkowicz - «Predator-prey systems with group defence : the paradox of enrichment revisited », *Bull. Math. Bio.* (1986), no. 27, p. 346-360.
- [13] A. Fink - *Almost Periodic Differential Equations, Lecture Notes in Mathematics*, vol. 377, Springer-Verlag, Berlin, 1974.
- [14] R. E. Gaines et J. L. Mawhin - *Coincidence Degree, and Nonlinear Differential Equations*, Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg, 1977.
- [15] S. Gakkhar et B. Singh - « Dynamics of modified leslie-gower-type prey-predator model with seasonally varying parameters », *Chaos Solitons et Fractals* (2006), no. 27, p. 1239-1255.

- [16] J. K. Hale - *Ordinary Differential Equations*, Krieger Publishing Company, Malabar Florida, 1980.
- [17] A. Hastings - « Global stability of two species systems », *J. Math. Biol.* (1978), no. 5, p. 399-403.
- [18] X. Z. He - « Stability and delays in a predator-prey system », *J. Math. Anal. Appl.* (1996), no. 198, p. 355-370.
- [19] C. S. Holling - « The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly », *Can. Entomol.* (1959), no. 91, p. 293-320.
- [20] U. Kahl, S. Hlsmann, R. J. Radke et J. Benndorf « The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach : Implications for fish stock management », *Limnologica* (2008), no. 38, p. 258-268.
- [21] H.K.Khalil-*Nonlinear Systems, Third Edition*, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey 07458, 2002.
- [22] Y. Kuang, *Delay Differential Equations, with Applications in population Dynamics*, Academic Press, New York, 1993.
- [23] A. Moussaoui - « A reaction-diffusion equation modelling the effect of fluctuating water levels on prey-predator interactions », *Appl. Math. Comput.* (2015), no. 268, p. 1110-1121.
- [24] A. Moussaoui et S. M. Bouguima - « A prey-predator interaction under fluctuating level water », *Math. Methods Appl. Sci.* (2014), no. 38, p. 123-137.
- [25] A. Moussaoui et S. M. Bouguima, « Seasonal influences on a prey-predator model », *J. Appl. Math. Comput.* (2016), no. 50, p. 39-57.
- [26] J. D. Murray - *Mathematical Biology I. An introduction, Third Edition*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2002.
- [27] M. Scheffer, S. Rinaldi, S. Moratori et Y. Kuznetsov - « Seasonality and chaos in a plankton-fish model », *Theor. Pop. Biol.* (1993), no. 43, p. 159-183.
- [28] G. T. Skalski et J. F. Gilliam - « Functional response with predator interface : Viable alternatives to the holling type ii model », *Ecology* (2001), no. 11, p. 3083-3092.
- [29] Stéphane Rossignol - *Mathématiques en économie-gestion*-Dunod (2015).
- [30] J. H. Wlosinski et E. R. Koljord - *Effects of water levels on ecosystems, an annotated bibliography, long term resource monitoring program*, 1996, 96-T007, Technical report.
- [31] Y. Xia, F. Chen, A. Chen et J. Cao - « Existence and global attractivity of an almost periodic ecological model », *Appl. Math. Comput.* (2004), no. 157, p. 449-475.
- [32] Y. Xie et X. Lie - « Almost periodic solutions of single population model with hereditary effects », *Appl. Math. Comput.* (2008), no. 203, p. 690-697.

## Résumé

On étudie dans ce sujet un modèle proie-prédateur qui évolue de façon périodique. Il a été établi que sous certaines conditions le système possède au moins une solution périodique. On va omettre le caractère périodique du système pour le considérer dans le cas général et on va analyser l'invariance, la permanence, la non-persistente et la stabilité asymptotique globale de ce système, puis, en reconsidérant le comportement périodique du système, on montrera, sous certaines conditions, que la solution périodique dont l'existence a été précédemment établie est unique.

## Abstract

We study in this subject a prey-predator model that evolves periodically. It has been established that under certain conditions the system has at least one periodic solution. We will omit the periodic character of the system to consider it in the general case and we will analyze the invariance, permanence, non-persistence and global asymptotic stability of this system, then, by reconsidering the periodic behavior of the system, we will show, under certain conditions, that the periodic solution whose existence has been previously established is unique.

## ملخص

ندرس في هذا الموضوع نموذجًا الفريسة و المفترس الذي يتطور بشكل دوري. لقد ثبت أنه في ظل ظروف معينة، يوجد لدى النظام حل دوري واحد على الأقل. سوف تتجاهل الطابع الدوري للنظام للنظر فيه في الحالة العامة وسنحلل الثبات والديمومة وعدم الثبات والاستقرار شبه المقارب الكلي لهذا النظام، ثم، من خلال إعادة النظر في السلوك الدوري للنظام، فإننا سنوضح، في ظل ظروف معينة، أن الحل الدوري الذي تم تأسيس وجوده في السابق هو الوحيد.