République Algérienne Démocratique et Populaire Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Abou Bekr Belkaid Tlemcen



Faculté des sciences Département de Mathématiques

Mémoire de Master

présenté par

Tabti Hidayat

Spécialité : Biomathématique et Modélisation

Thème :

ÉTUDE DES MODÈLES DE POPULATION EN BIOMATHÉMATIQUE

Soutenu le ../09/2022 devant le jury composé de :

Mr. Miri Sofiane Elhadi Mr. Moussaoui Ali Mr. CHEKROUN Abdennasser M^{me} Cherifi- Hadjiat Amina Professeur, Université de Tlemcen Professeur, Université de Tlemcen MCA, Université de Tlemcen MCB, Université de Tlemcen Président Examinateur Examinateur Encadrant

Année universitaire : 2021 - 2022

Dédicaces

Je dédie ce travail

À mes très chers parents qui ont toujours été là pour moi, qui m'ont encouragé, et grâce à leurs prières j'ai pu atteindre ce niveau du savoir, tout le mérite leur revient;

À mes chers frères Tabet, Farid et Amine;

À mes belles soeurs Samira et Fatima;

À mes très chères nièces Anfele, Soujoude et Meriem;

À mon très cher neveu Islam;

 \dot{A} toute ma famille.

Remerciements

En préambule à ce mémoire, je tiens à remercier en premier lieu Allah notre Créateur le Tout Puissant de m'avoir donné la force et le courage durant toutes les années d'études à l'université et de m'avoir permis de mener à bien ce modeste travail.

Mes remerciements vont particulièrement à mon encadreur Madame **Amina Cherifi-Hadjiat** pour sa disponibilité, son soutien et pour tout le temps consacré à diriger ce mémoire.

Je remercie Monsieur **Miri Sofiane Elhadi** professeur à l'université de Tlemcen pour l'honneur d'avoir accepté de présider le jury.

Mes remerciements s'adressent également à Messieurs **Moussaoui Ali** et **CHEKROUN Abdennasser** d'avoir accepter d'examiner ce mémoire et de faire partie du jury.

J'exprime également ma gratitude à **Mr. CHERIFI El-Hadi**, dont les innombrables efforts m'ont permis de mener à terme le coté simulation numérique de mon étude.

Enfin mes remerciements s'étendent aussi à tous mes enseignants durant les années d'études passées à l'université de Tlemcen.

Résumé : Étude des Modèles de population en biomathématique

Ce travail présente, dans une première étape, un aperçu des modèles mathématiques associés à la dynamique des populations en biomathématique. En effet, nous avons montré comment des modèles mathématiques de base ont été développés pour explorer une gamme de processus écologiques différents en temps continu et discret, d'une, de deux ou de plusieurs populations.

Dans une deuxième étape, nous avons repris, puis analysé en détail un nouveau modèle général de dynamique des populations incluant des interactions intraspécifiques, où nous avons montré, avec des exemples numériques, l'effet de ces interactions sur le comportement du système. En effet, nous avons procédé à l'analyse qualitative du comportement du système (solutions réalisables(solutions positives), points d'équilibre et stabilité), puis nous avons réalisé la simulation numérique de ce modèle dans le cas d'une puis de deux populations.

Mots-clés : Modèle écologique, système dynamique, population, interactions intraspécifiques, stabilité, point d'équilibre, proie-prédateur, simulation numérique.



Abstract : Study of population models in biomathematics

This study presents, in a first step, an overview of the mathematical models associated with population dynamics in biomathematics. Indeed, we showed how basic mathematical models were developed to explore a range of different ecological processes in continuous and discrete time, of one, two or several populations.

In a second step, we resumed, then analyzed in detail, a new general model of population dynamics including intraspecific interactions, where we showed, with numerical examples, the effect of these interactions on the behavior of the system. Indeed, we carried out the qualitative analysis of the behavior of the system (feasible solutions, points of equilibrium and stability), then we carried out the numerical simulation of this model in the case of one, then of two populations.

Keywords : Ecological Model, dynamic system, population, intraspecific interactions, stability, equilibrium point, prey-predator, numerical simulation.

Table des matières

Dédicaces	1
Remerciements	2
Introduction	6
1 Préliminaires	7
1.1 Introduction	7
1.2 Systèmes dynamiques	7
1.2.1 Systèmes dynamiques continus	7
1.2.2 Systèmes dynamiques discrets	17
1.3 Bifurcation	22
1.3.1 Bifurcation selle-noeud (ou bifurcation tangente)	22
1.3.2 Bifurcation par dédoublement de la période	24
2 Modèles de base de la dynamique de population	25
2.1 Introduction	25
2.2 Modèles de population en temps continu	25
2.2.1 Modèles de dynamique d'une seule population $\ldots \ldots \ldots \ldots \ldots$	25
$2.2.2$ Modèles de dynamique de deux populations en interaction \ldots \ldots	32
2.3 Modèles de population en temps discret	54
2.3.1 Modèles de dynamique d'une seule population $\ldots \ldots \ldots \ldots \ldots$	54
2.3.2 Modèle de dynamique de deux populations	67
3 Un modèle général de dynamique des populations prenant en compte	
les interactions intraspécifiques	70
3.1 Introduction	70
3.2 Nouveau modèle général incluant des termes en interaction intraspécifique	72
3.2.1 Étude qualitative du modèle	73
3.2.2 Simulation numérique	78
3.3 Conclusion	85
Conclusion et Perspectives	86
Bibiographie	86
Annexes	89

Table des figures

1.1	Typologie des systèmes planaires en dimension 2	15
1.2	Portrait de phase pour les deux cas : $\sigma < 0, \sigma = 0, \ldots, \ldots, \ldots$	23
1.3	Diagramme de bifurcation selle -noeud	23
2.1	Évolutions possibles du modèle de Malthus	27
2.2	Chroniques de l'équation logistique	29
2.3	Chronique d'une population exploitée avec effort constant	31
2.4	Isoclines Zéros du modèle classique de Lotka-Volterra	34
2.5	Trajectoires pour le système classique de Lotka-Volterra	40
2.6	Chroniques du modèle de Lotka-Volterra	41
2.7	Isoclines Zéros du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra	43
2.8	Trajectoires pour le modèle de Lotka-Volterra	46
2.9	Solutions du Modèle de Lotka-Volterra	47
2.10	Quatre cas possibles du modèle de compétition	50
2.11	Évolutions possibles du modèle de Compétition interspécifique	54
2.12	La convergence pour $\sigma < 1$ " $\sigma = 0.95$ "	60
2.13	La convergence pour $1 < \sigma < 2$ " $\sigma = 1.3$ "	61
2.14	La convergence pour $2 \le \sigma < 3$, " $\sigma = 2.5$ "	62
2.15	Solution du modèle logistique pour $1 + \sqrt{6} < \sigma < \sigma_{\infty} \approx 3.5$, " $\sigma = 1 + \sqrt{6.5}$	66
2.16	La cascade de doublement de périodes	67
2.17	Simulation du modèle de Nicholson-Bailey	69
3.1	Taux de croissance d'une population soumise à un effet Allee	80
3.2	Évolution de la population avec interaction intraspécifique	81
3.3	Nullclines et espace de phase pour un syst. antagoniste proie-prédateur	84

Introduction

L'Homme s'est de tout temps posé la question suivante :

Comment savoir (prévoir, expliquer) l'évolution des différents paramètres d'une population biologique (humaine, animale ou végétale)?

Une population biologique obéit toujours à un cycle de vie : les individus la composant naissent, croissent, se reproduisent et interagissent entre eux (coopèrent, entrent en compétition, ou s'entre-tuent) puis meurent. En outre, cette dynamique est liée aux différents éléments internes ou externes à la population elle-même (taux de croissance, existence de ressources, durée de cycle de vie, espace vital,...). Les différentes tentatives pour résoudre cette problématique ont abouties à l'élaboration de modèles mathématiques biologiques qui, à travers l'étude des interactions entre différents éléments d'un phénomène réel, ont permit de faire des prédictions sur l'évolution de ce phénomène avec cependant, l'hypothèse que la dynamique étudiée est déterminée par des mécanismes déterministes internes.

Les modèles mathématiques de population peuvent prendre plusieurs formes. Selon l'échelle de temps et la structure spatiale du problème, il peut être modélisé par des équations aux différences, des équations différentielles ordinaires (EDO), des équations différentielles à retard ou des équations différentielles partielles, ou la combinaison de ces équations. Lorsque cela est nécessaire, des effets aléatoires peuvent être pris en compte dans toutes ces équations.

Cette étude est composée de trois chapitres, en plus de l'introduction et de la conclusion, elle est organisée de la façon suivante :

- Dans le premier chapitre, nous aborderons quelques concepts fondamentaux, définitions, propositions, propriétés et outils mathématiques nécessaires pour la suite de cette étude;
- Dans le deuxième chapitre, nous présentons quelques modèles de base déterministes illustrés par des simulations numériques pour mieux comprendre l'évolution d'une ou deux populations;
- Dans le troisième chapitre, nous reprenons un modèle général incluant des termes intraspécifiques, où le changement de ces termes induit un changement important dans la dynamique des populations.

Chapitre 1 Préliminaires

Dans ce chapitre, nous passons en revue quelques concepts fondamentaux, définitions, propositions, propriétés et outils mathématiques nécessaires pour la suite de cette étude.

1.1 Introduction

Pour mieux comprendre l'évolution de l'état d'un système (biologique, physique, économique, etc..), il suffit d'étudier l'évolution dans le temps de l'ensemble des paramètres qui composent ce système. Cet état est un point $y(t) = (y_1(t), y_2(t), ..., y_d(t))$ dans \mathbb{R}^d où (d est le nombre de paramètres réels). Son évolution au fil du temps est définie par une fonction $y : t \mapsto y(t)$ à valeurs dans \mathbb{R}^d . On s'intéresse à des systèmes en temps continu régis par une loi d'évolution de type y'(t) = f(t, y(t)); i.e à travers une équation différentielle ordinaire (EDO), et à des systèmes en temps discret régis par une loi d'évolution de type : $y_{t+1} = y_t + Apports - pertes$. Où y_t désigne une grandeur à un instant t, et ce temps est discrétisé avec un certain pas.

1.2 Systèmes dynamiques

1.2.1 Systèmes dynamiques continus

1.2.1.1 Étude d'une équation différentielle ordinaire

Définition 1.1 Equation différentielle du premier ordre : Une équation différentielle du premier ordre est une équation de la forme :

$$\frac{dy}{dt} = f(y(t), t), \tag{1.1}$$

avec :

y(t): une fonction dérivable de t à valeur réelle dans $\mathbb{R}^d, y(t) \in \mathbb{R}^d$, t: une variable réelle positive « temps», $t \in I$, $I \subset \mathbb{R}_+$ et $f : \mathbb{R}^d \times I \mapsto \mathbb{R}^d$.

Remarque 1.1 • . Si f dépend de t l'équation (1.1) est dite non autonome

• . Si f ne dépend pas explicitement de t on dit que l'équation (1.1) est autonome *i.e* :

$$\frac{dy}{dt} = f(y). \tag{1.2}$$

Définition 1.2 Solution : Soit le couple (I, y(t)) et $y : I \mapsto \mathbb{R}^d$ une fonction dérivable sur I.

Une solution de l'équation (1.2) est une fonction y dérivable et définie sur cet intervalle I et qui vérifie l'équation (1.2) sur I.

Définition 1.3 La différentielle de f : on appelle différentielle de f la quantité :

$$df = \frac{df(y)}{dy}dy$$

Exemple 1.1

$$f(y) = \sin(y) \Rightarrow df = \cos(y)dy$$

La quantité df représente la variation de f(y) relativement à une variation de y (dy, différentielle de y).

Définition 1.4 Problème de Cauchy [13] :

On appelle problème de Cauchy le problème de trouver un intervalle I tels que $t_0 \in I$ et $y: I \mapsto \mathbb{R}^d$ qui vérifie :

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f(y(t), t) & t \in I \\ y(t_0) = y_0 & t_0 \in I y_0 \in \mathbb{R}^d \end{cases}$$
(1.3)

 t_0 :instant initial, $t_0 \in I$

 y_0 : une condition initiale **i.e** : la valeur de la variable y à un instant initial $t_0, y_0 = y(t_0)$

Définition 1.5 : Fonction localement K- lipschitzienne en y :

solution output de $\mathbb{R}^d \times I$, $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}^d$ et $(y_0, t_0) \in \Omega$.

Soit $V \subset \Omega$ un voisinage du point (y_0, t_0) , on dit que f est K-lipschitzienne par rapport à la variable y dans le voisinage V si il existe une constante K > 0 tels que :

$$||f(y_1,t) - f(y_2,t)|| \le K ||y_1 - y_2||.$$
(1.4)

Pour $(y_1(t), t), (y_2(t), t) \in V$

Exemple 1.2 Soit :

$$f: \mathbb{R}^+ \mapsto \mathbb{R}^+$$
$$y \mapsto f(y) = \sqrt{y}$$

f n'est pas lipschitzienne au voisinage de y = 0, en effet :

$$\lim_{(y_1,y_2)\to(0,0)} \frac{|f(y_1) - f(y_2)|}{|y_1 - y_2|} = \lim_{(y_1,y_2)\to(0,0)} \frac{\left|\sqrt{y_1} - \sqrt{y_2}\right|}{|y_1 - y_2|}$$
$$= \lim_{(y_1,y_2)\to(0,0)} \frac{1}{\left|\sqrt{y_1} + \sqrt{y_2}\right|} = +\infty$$

Donc, il n'existe aucune constante K vérifiant la condition de Lipschitz Or, f est Klipschitzienne sur tout intervalle [c, d] avec d > c > 0; en effet : Pour tout $y_1(t), y_2(t) \in [c, d]$ on a :

$$\frac{|f(y_1) - f(y_2)|}{|y_1 - y_2|} = \frac{\left|\sqrt{y_1} - \sqrt{y_2}\right|}{|y_1 - y_2|} = \frac{1}{\left|\sqrt{y_1} + \sqrt{y_2}\right|} \le \frac{1}{2\sqrt{c}}$$

La condition de Lipschitz est donc vérifiée avec $K = \frac{1}{2\sqrt{c}}$

Théorème 1.1 Cauchy Lipschitz [29] :

Soient $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}^d$ et $(y_0, t_0) \in \Omega$. Si f est continue et localement K-lipschitzienne par rapport à la variable y, alors il existe un certain T > 0 tels que le problème de Cauchy :

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f(y(t), t) \\ y(t_0) = y_0 \quad (y_0, t_0) \in \Omega \end{cases}$$

admet une solution unique $y \in C^1([t_0, t_0 + T], \mathbb{R}^d)$.

Exemple 1.3 Voici l'EDO suivante :

$$\frac{dy}{dt} = \lambda y \ \lambda \in \mathbb{R}^+ \tag{1.5}$$

avec la condition initiale : $y(t_0) = y_0, y_0 > 0$

Proposition 1.1 : Si $y(t_0) > 0$, alors pour tout temps d'existence, y(t) > 0

Démonstration (raisonnement par l'absurde) :

Si $y(t_0) > 0$ et supposons qu'il existe un $t_1 > 0$ tels que : $y(t_1) \le 0$

Pour $y(t_1) = 0$ par unicité y(t) = 0 pour tout temps d'existence, ce qui est absurde car pour $t = t_0 \ y(t_0) > 0$.

pour $y(t_1) < 0$, par hypothèse on a $:y(t_0) > 0$ d'après le théorème des valeurs intermédiaires "T.V.I" y(t) = 0, ce qui est impossible.

Cherchons la solution de l'équation (1.5) par la méthode de séparation des variables. :

$$\frac{dy}{y} = \lambda t.dt$$

On intègre entre t_0 et t:

$$\int_{t_0}^t \frac{dy}{y} = \int_{t_0}^t \lambda t dt$$
$$\ln(y(t)) - \ln(y_0) = \lambda(t - t_0)$$

 $ou\ encore$:

$$y(t) = y_0 e^{(t-t_0)},$$

Définition 1.6 Étude qualitative :

Une étude qualitative permet de décrire un phénomène (comportement du modèle) et elle se concentre sur des interprétations des résultats et leurs significations avec la réalité.

Définition 1.7 Étude quantitative (ou simulation numérique) : Une étude quantitative permet de prouver ou démontrer des faits. Elle se concentre sur des résultats exacts (recherche des solutions exactes ou approchées).

Dans notre travail nous nous intéressons à une analyse qualitative des systèmes dynamiques pour expliquer les résultats biologiquement. En plus, de notre intérêt pour l'interprétation biologique des résultats, parfois l'étude quantitative de l'équation (1.2) est plus compliquée, c'est-à-dire il est difficile de chercher des solutions exactes et leurs représentations graphiques, nous devons donc aborder l'étude qualitative de cette équation. Cette étude consiste à :

- Recherche des points d'équilibre.
- Stabilité de ces points
- Portrait de phase et trajectoires

Définition 1.8 Point d'équilibre :

Un point d'équilibre y^* vérifie : $\frac{dy^*}{dt} = f(y^*) = 0$, c'est-à-dire tout simplement un point d'équilibre est une solution constante de l'équation (1.2).

Définition 1.9 Stabilité locale :

Un point d'équilibre y^{*} est localement stable si : $\forall \varepsilon > 0, \exists$ un voisinage $\delta > 0$ tel que :

$$\mid y - y^* \mid < \delta \Rightarrow \mid y(t) - y^* \mid < \epsilon$$

L'étape suivante consiste à déterminer la stabilité d'un point d'équilibre d'une manière arithmétique.

Soit le changement de variable suivant :

 $v(t) = y(t) - y^*(t)$; y(t) une variable locale tel que si v(t) est très petite alors y(t) tend vers le point d'équilibre $y^*(t)$; en effet :

 $\frac{dv}{dt} = \frac{dy}{dt} = f(y)$ (car y^* est une solution constante de l'équation (1.2)), d'après la définition (1.9) y(t) reste au voisinage de l'équilibre y^* , par conséquent nous développons

f en série de Taylor d'ordre 1 au voisinage de y^* .

Rappel sur le développement de Taylor au voisinage de \tilde{y} d'ordre n :

$$f(y) = f(\tilde{y}) + \frac{df}{dy}(\tilde{y})(y - \tilde{y}) + \frac{1}{2!}\frac{d^2f}{dy^2}(\tilde{y})(y - \tilde{y})^2 + \dots + \frac{1}{n!}\frac{d^nf}{dy^n} + (y - \tilde{y})^n\varepsilon(y)$$

Où $\varepsilon(y)$ une fonction qui tend vers 0 lorsque y tend vers \tilde{y} . $\frac{dv}{dt} = f(y^*) + \frac{df}{dy}(y^*)(y - y^*) + (y - y^*)\varepsilon(y), \text{ comme } f(y^*) = 0 \text{ et si on néglige le terme}$ $\varepsilon(y)$ on tombe sur l'équation différentielle suivante : $\frac{dv}{dt} = \alpha^* v, \text{ avec } \alpha^* = \frac{df}{dy}(y^*) \text{ qui a pour solution } : v(t) = v(0)e^{\alpha^*(t-t_0)}. \text{ En fait, la stabilité}$ du point d'équilibre dépend du signe de α^* :

- 1. Si $\alpha^* < 0, v(t) \mapsto 0$ par conséquent y(t) tend vers y^* , dans ce cas on dit que l'équilibre est localement stable.
- 2. Si $\alpha^* > 0$, $v(t) \mapsto \pm \infty$ (en fonction du signe de v(0)), alors y(t) s'éloigne de l'équilibre y^* , dans ce cas on dit que l'équilibre est localement instable.
- 3. Si $\alpha^* = 0$, v(t) = v(0), nous n'avons aucune information sur la stabilité de l'équilibre, dans ce cas il faut passer à un développement de Taylor d'ordre supérieur (par exemple l'ordre 2).

Définition 1.10 Stabilité asymptotique :

La stabilité asymptotique c'est la stabilité locale+ l'attractivité.

Attractivité : $\lim_{t \to +\infty} y(t) = y^*(t)$

Définition 1.11 Stabilité globale :

Un point d'équilibre est globalement stable si $\forall (y_0, t_0) \in \Omega$ la solution reste au voisinage de l'équilibre y^* .

Définition 1.12 Portrait de phase :

Le portrait de phase de l'équation (1.2) est le dessin de l'ensemble des trajectoires $\{y(t), y(t) \in \mathbb{R}^d, t \in I\}$ symbolise les points d'équilibre et le sens de variation des solutions entre ces point d'équilibre.

Remarque 1.2 :

Un point d'équilibre de l'équation (1.2) est dit hyperbolique si $\frac{df}{dy}(y^*)$ est non nulle.

1.2.1.2 Étude d'un système de deux équations différentielles ordinaires

Un système de deux équations différentielles ordinaires autonomes est de la forme :

$$\begin{cases} y' = f(y, z) \\ z' = h(y, z) \end{cases}$$
(1.6)

Où f, h sont des fonctions en général non linéaires de variables y et z.

y': notation simplifiée de la dérivée de la variable y en fonction du temps t $(y' = \frac{dy}{dt})$. Nous supposons que le système vérifie les hypothèses du théorème d'existence et d'unicité des solutions "théorème (1.1)", de sorte que pour une condition initiale fixée (y_0, z_0) , il existe une unique solution (y(t), z(t)) vérifiant cette condition.

Définition 1.13 Plan de phase :

La méthode du plan de phase est une méthode graphique utilisée pour l'étude des solutions d'une équation différentielle non linéaire du seconde ordre. Le principe de cette méthode est de visualiser les solutions de l'équation différentielle dans le plan.

Elles correspondent aux trajectoires d'un système du second ordre pour différentes conditions initiale. Cette technique permet de déduire des informations qualitatives sur le comportement du système (stabilité, cycle limite) à partir de l'analyse de ses trajectoires.

Définition 1.14 L'isocline y' = 0 du système (1.6) est l'ensemble des points (y, z) dont le vecteur tangent est vertical. L'isocline y' = 0 est donc l'ensemble de solutions de l'équation f(y, z) = 0

Définition 1.15 L'isocline z' = 0 du système (1.6) est l'ensemble des points (y, z) dont le vecteur tangent est horizontale. L'isocline z' = 0 est donc l'ensemble de solutions de l'équation : h(y, z) = 0

a) Linéarisation au voisinage d'un point d'équilibre :

L'étude d'un système de deux équations différentielles est la même que celle utilisée pour une seule équation. Premièrement on cherche les point d'équilibre du système et on détermine leurs propriétés de stabilité locale. Un point d'équilibre (y^*, z^*) de système vérifie :

$$\begin{cases} f(y^*, z^*) = 0, \\ h(y^*, z^*) = 0. \end{cases}$$
(1.7)

Un système d'équations différentielles ordinaires peut admettre aucun, un, ou plusieurs points d'équilibre. Pour l'étude de la stabilité locale d'un point d'équilibre, nous devons faire la linéarisation du système au voisinage de l'équilibre (y^*, z^*) . On commence par une perturbation des variables y(t) et z(t):

$$v(t) = y(t) - y^*,$$

 $w(t) = z(t) - z^*.$

Où v(t) et w(t) représentent les variables locales au voisinage d'un point d'équilibre (y^*, z^*) , si celles-ci tendent vers 0 alors (y(t), z(t)) tendent vers (y^*, z^*) . Pour la linéarisation; on cherche le système d'équation qui gouverne les variables (v(t), w(t)) par un développement de Taylor d'ordre 1 au voisinage de l'équilibre (y^*, z^*) .

$$v'(t) = y' = f(y,z) = f(y^*,z^*) + \frac{\partial f}{\partial y}(y^*,z^*)(y-y^*) + \frac{\partial f}{\partial z}(y^*,z^*)(z-z^*) + o \|(y-y^*),(z-z^*)\|$$
(1.8)

$$w'(t) = y' = h(y, z) = h(y^*, z^*) + \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*)(y - y^*) + \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*)(z - z^*) + o ||(y - y^*), (z - z^*)|$$
(1.9)

En utilisant ces relations dans le système (1.7) et après une substitution des variables locales dans (1.8) et (1.9) en négligeant le terme $o ||(y - y^*), (z - z^*)||$, on obtient le système linéaire suivant :

$$\begin{cases} v'(t) = \frac{\partial f}{\partial y}(y^*, z^*)v + \frac{\partial f}{\partial z}(y^*, z^*)w, \\ w'(t) = \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*)v + \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*)w. \end{cases}$$
(1.10)

que nous pouvons aussi réécrire sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} v'\\ w' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial f}{\partial z}(y^*, z^*)\\ \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v\\ w \end{pmatrix}.$$

Où $A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial y} & \frac{\partial f}{\partial z}\\ \frac{\partial h}{\partial y} & \frac{\partial h}{\partial z} \end{pmatrix}$

s'appelle la matrice Jacobienne. Donc finalement pour obtenir le modèle linéaire on calcule la Jacobienne au point d'équilibre du système. Cependant ce modèle obtenu d'après une approximation d'ordre 1 du système (1.6) n'a de sens que dans un voisinage d'un point d'équilibre de ce système.

b) Stabilité locale du point d'équilibre :

Soit le système linéaire en dimension 2 :

$$\begin{pmatrix} y' \\ z' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \beta_{12} \\ \beta_{21} & \beta_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y \\ z \end{pmatrix}$$
(1.11)

Où $B = [\beta_i j]$ la matrice des coefficients constants du système linéaire ; à titre d'exemple la matrice Jacobienne au voisinage de l'équilibre. On pose **DetB** \neq **0**. Pour la résolution d'un système linéaire de dimension 2 avec une condition initiale donnée (y_0, z_0) "voir l'annexe A". L'équation caractéristique est de la forme :

$$\alpha^2 - trB\alpha + DetB = 0 \tag{1.12}$$

qui est une équation du second degré où la somme des racines est égale à trB et le produit des deux racines égale à DetB. Donc si α_1 et α_2 sont les valeurs propres de la Jacobienne B racines de l'équation (1.12) alors on a :

$$trB = \alpha_1 + \alpha_2,$$

$$DetB = \alpha_1 \cdot \alpha_2.$$

Soit Δ le discriminant correspondant à l'équation (1.12) :

$$\Delta = (trB)^2 - 4detB$$

Alors; si trB < 0, DetB > 0 alors (y^*, z^*) est stable

$$Si: \begin{cases} \Delta > 0 \ i.e \ DetB < \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ noeud \ stable \\\\ \Delta < 0 \ i.e \ DetB > \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ foyer \ stable \\\\ \Delta = 0 \ i.e \ DetB = \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ noeud \ dégénéré \ stable. \end{cases}$$

si trB > 0, DetB > 0 alors (y^*, z^*) est instable

$$Si: \begin{cases} \Delta > 0 \ i.e \ DetB < \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ noeud \ instable \\\\ \Delta < 0 \ i.e \ DetB > \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ foyer \ instable \\\\ \Delta = 0 \ i.e \ DetB = \frac{1}{4}trB^2 \ alors(y^*, z^*)est \ un \ noeud \ dégénéré \ instable. \end{cases}$$

si trB = 0, DetB > 0 alors (y^*, z^*) est un centre. si trB > 0 ou trB < 0, DetB < 0 alors (y^*, z^*) est un point selle (qui est instable).



FIGURE 1.1 – Typologie des systèmes planaires en dimension 2 en fonction de la trace et du déterminant de la matrice B dans le cas $detB \neq 0$.Nous utilisons la notation $\Delta = (trB)^2 - 4detB .$ [2]

Dans l'étude précédente on a vu que la linéarisation du système (1.6) permet de donner des informations sur la stabilité de leurs équilibres. Mais ce n'est pas toujours le cas!!! Voici un contre-exemple où la linéarisation ne marche pas :

$$\begin{cases} y' = y^2 \\ z' = z \end{cases}$$
(1.13)

Ce système admet l'origine comme point d'équilibre.

Stabilité du point d'équilibre (0, 0)

la linéarisation du système (1.13) au voisinage (0, 0) est donnée par :

$$\begin{pmatrix} v'\\ w' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0\\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v\\ w \end{pmatrix}$$
(1.14)

v(t), w(t) les solutions locales du système (1.14) données par :

$$\begin{cases} v(t) = \mu \\ w(t) = w_0 e^{(t-t_0)} \text{ où } \mu \text{ et } w_0 \text{ sont des constantes.} \end{cases}$$

Lorsque t tend vers ∞ , w(t) tend vers $\pm \infty$ en fonction du signe de w_0 , donc la trajectoire s'éloigne de l'équilibre, par contre v(t) reste constante lorsque t tend vers ∞ ; alors on

ne peut rien conclure sur la stabilité locale de cet équilibre. En conséquence, le système linéarisé ne peut pas être utilisé pour prévoir la dynamique du système non linéaire même au voisinage de l'équilibre. Donc la linéarisation échoue; alors dans ce genre de cas, on doit chercher d'autres méthodes pour étudier la stabilité locale du système non linéaire. D'abord, commençons par énoncer le théorème suivant :

Théorème 1.2 Théorème de linéarisation [2] :

Soit un système dynamique non linéaire définie sur un ouvert $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ et admettant un équilibre unique en $0 \in \Omega$. Les portraits de phase du système non linéaire et de son système linéarisé au voisinage de l'équilibre sont topologiquement équivalents si l'équilibre est hyperbolique.

Nous concluons du théorème (1.2) que la linéarisation peut donner des informations sur la stabilité locale si le système linéaire fournit un foyer, un nœud ou encore un point selle. Or elle reste insuffisante pour connaitre la dynamique du système non linéaire si le système linéaire est non hyperbolique. De plus la linéarisation même si elle marche; elle donne des informations sauf sur la stabilité locale c'est-à-dire au voisinage d'un équilibre. Donc pour avoir des informations sur la stabilité globale il faut rechercher des méthodes plus globales. Parmi ces méthodes, la stabilité dite de "Lyapunov". Nous commençons d'abord par définir "la Fonction de Lyapunov".

.Fonction de Lyapunov :

Une fonction de Lyapunov est un outil qui permet d'étudier la stabilité globale du point d'équilibre; aussi elle est utilisée pour déterminer la stabilité du point d'équilibre non hyperbolique c'est-à-dire lorsque la linéarisation échoue.

Définition 1.16 Fonction définie positive (resp. négative) :

On dit qu'une fonction est définie positive (resp. négative) une fonction L(y, z) définie, différentiable et de différentielle continue sur un ouvert D contenant l'équilibre (y^*, z^*) et vérifiant :

- $L(y^*, z^*) = 0$,
- $-\forall (y,z)\in D\backslash (y^*,z^*) \ , L(y,z)>0 \ (resp.L(y,z)<0).$

Théorème 1.3 Théorème de stabilité de Lyapunov [23] : Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{cases} y' = f(y, z), \\ z' = h(y, z). \end{cases}$$
(1.15)

admettant (y^*, z^*) comme point d'équilibre. S'il existe une fonction réelle d'une variable réelle L(y, z) définie dans un voisinage de l'équilibre tel que :

- L(y,z) est définie positive, les dérivées partielles $\frac{\partial L}{\partial y}$ et $\frac{\partial L}{\partial z}$ existent et sont continues.

- Si L' est définie négative, alors (y^*, z^*) est un équilibre asymptotiquement stable, dans ce cas on dit que L une fonction forte de Lyapunov. Si L' est définie positive, alors (y^*, z^*) est un équilibre asymptotiquement instable.

Remarque 1.3 :

Il existe des cas où on trouve seulement $L' \leq 0$ (resp $L' \geq 0$) c'est-à-dire qu'il y a des points du domaine D où L' = 0, dans ce cas on dit que la fonction de Lyapunov est faible et que l'équilibre est stable (resp. instable) mais pas forcément asymptotiquement stable.

Définition 1.17 (Cycle limite) :

un cycle limite est défini comme une trajectoire fermée dans le plan de phase. Elle est associe à un comportement oscillatoire du système.

Définition 1.18 (Intégrale première) :

On appelle la fonction H(y, z) intégrale première d'un système dynamique de type (1.6) dans un domaine D du plan si H(y, z) est constante pour tout solution (y, z) du système dynamique.

1.2.2 Systèmes dynamiques discrets

Dans cette section on s'intéresse à des grandeurs qui dépendent du temps discret c'està-dire que la variable temps est écrite d'une manière discrète à pas constant, par exemple (jours, mois, ...).

Passage du temps continue en temps discret

Parmi les techniques qui permettent le passage du domaine du temps continu au domaine du temps discret, la méthode d'Euler. En effet, partant de l'équation (1.2); l'approximation d'Euler explicite de cette équation " voir l'annexe B " donne immédiatement une réponse.

Fixons h > 0 (par exemple en prend h = 1) donc on obtient : $y_{n+1} = y_n + f(y_n, t_n)$ avec y_0 donnée, $n \ge 0$ posons $g(y_n) = y_n + f(y_n, t_n)$. Nous concluons donc :

$$y_{n+1} = g(y_n)$$

1.2.2.1 Étude d'une équation en temps discret

a) Étude d'une suite récurrente

On dit suite récurrente toute suite $(y_n)_{n \in \mathbb{N}}$ telle qu'il existe une fonction réelle $g: I \mapsto \mathbb{R}$ telle que :

$$\forall n \in \mathbb{N}; y_{n+1} = g(y_n)$$

a.1)Existence des termes de $(y_n)_{n \in \mathbb{N}}$:

Définition 1.19 Soit $g: I \mapsto \mathbb{R}$ avec $I \subset \mathbb{R}$, soit J un intervalle telle que $J \subset I$. On dit que J est stable par f si et seulement si $g(J) \subset J$, autrement dit si :

$$\forall y \in J, g(x) \in J$$

Pour montrer qu'un intervalle J est stable par g il suffit d'étudier les variation de g sur J. Supposons que g est continue sur J, et nous déduisons les valeurs minimales et maximales prises par g sur J.

1/Si J = [a, b] et que

$$\min_{x \in J} g(x) \ge a \qquad \max_{x \in J} g(x) \le b$$

alors J est stable par g

- $2/Si J =]-\infty, b]$ et $\max_{x \in J} g(x) \leq b$ alors J est stable par g
- 3/ Si $J =]a, +\infty]$ et $\min_{x \in J} g(x) \ge a$ alors J est stable par g

Proposition 1.1 Supposents que l'intervalle J est stable par g et que $y_0 \in J$. Alors $\forall n \in \mathbb{N}, y_n$ existe et $y_n \in J$

Démonstration(par récurrence) : Posons l'hypothèse de récurrence suivante :

$$P_n$$
: " y_n existe et $y_n \in J$ "

- Initialisation :

 P_0 est vraie

- Hérédité :

Supposons que P_n est vraie pour un certain n fixé et montrons que P_{n+1} est vraie. Par hypothèse P_n est vraie, alors y_n existe et $y_n \in J$, comme J est stable par gdonc $g(y_n)$ existe et $g(y_n) \in g(J) \subset J$. Donc $y_{n+1} = g(y_n)$ existe et $y_{n+1} \in J$, par conséquent P_{n+1} est vraie.

 $- \text{ Conclusion }: \\ \forall n \in \mathbb{N}, P_n \text{ est vraie}$

Définition 1.20 Monotonie des suites :

Supposons que J est un intervalle stable par g et $v_0 \in J$, pour savoir la monotonie des suite de manière générale nous étudions le signe de $v_{n+1} - v_n$: Si pour tout $y \in J, g(y) - y \ge 0$ alors la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est croissante Si pour tout $y \in J, g(y) - y \le 0$ alors la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est décroissante

 -1^{ere} cas :(g est croissante)

Proposition 1.2 : Si g est croissante sur J alors la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est monotone :

- 1. Si $v_1 \ge v_0$ alors $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est croissante.
- 2. Si $v_1 \leq v_0$ alors $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est décroissante.

La démonstration de cette proposition est aisée, il suffit pour cela d'un raisonnement par récurrence. Pour le premier cas posons : P_n : " $v_n \leq v_{n+1}$ ", et pour le seconde cas posons : P_n : " $v_n \geq v_{n+1}$ ".

 $- 2^{\text{ème}} \text{ cas } : (g \text{ est décroissante})$

Proposition 1.3 Si g est décroissante sur l'intervalle J alors les suites $(v_{2n})_{n \in \mathbb{N}}$ et $(v_{2n+1})_{n \in \mathbb{N}}$ sont monotones de sens opposées (l'une croissante et l'autre décroissante).

 $D\acute{e}monstration$:

Soit A_n et B_n deux suites définie pour tout $n \in \mathbb{N}$ par :

$$A_n = v_{2n} \quad B_n = v_{2n+1}$$

Donc on a :

$$A_{n+1} = v_{2(n+1)} = v_{2n+2} = g(v_{2n+1}) = g(g(v_{2n})) = (g \circ g)(A_n)$$

Par conséquent la suite $(A_n)_{n \in \mathbb{N}}$ vérifie une relation de récurrence donnée par :

$$\forall n \in \mathbb{N}, A_{n+1} = (g \circ g)(A_n)$$

Par hypothèse $\forall n \in \mathbb{N}, A_n = v_{2n} \in J$, si g^2 est croissante sur J donc on se ramène au premier cas (1.2). Ainsi $(A_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est :

Croissante si $A_1 \ge A_0$ c'est-à-dire $v_2 \ge v_0$

Décroissante si $A_1 \leq A_0$ c'est-à-dire $v_2 \leq v_0$

De même pour la suite $(B_n)_{n \in \mathbb{N}}$.

Si g est décroissante, nous remarquons que les deux suites (A_n) , (B_n) monotones de sens opposés. En effet, si $A_1 \ge A_0 \Leftrightarrow v_2 \ge v_0$ comme g est décroissante, $g(v_0) \ge g(v_2) \Leftrightarrow v_1 \ge v_3$, alors $B_0 \ge B_1$.

Théorème 1.4 (localisation du point fixe)

Soit g une fonction continue sur J, supposons que le segment [a,b] est stable par g. Alors g admet un point fixe appartenant à l'intervalle [a,b].

Démonstration :

Posons : h(y) = g(y) - y, h(y) est continue sur [a, b] et $h(a) = g(a) - a \ge 0, h(b) = g(b) - b \le 0$ car([a, b] est stable par g). D'après **T.V.I**, il existe $c \in [a, b]$ tel que h(c) = 0 d'où g(c) = c.

b) Point fixe, stabilité locale

Définition 1.21 Point fixe : y^* est un point fixe de l'équation (1.2.2) s'il vérifie :

$$y_{n+1} = y_n. (1.16)$$

En combinant les deux équations (1.2.2), (1.21), on voit qu'on détermine les points fixes lorsqu'on résout l'équation suivante :

$$y^* = g(y^*). (1.17)$$

Soit : $v_n = y_n - y^*$ une perturbation de y_n au voisinage du point fixe. Nous suivons la même procédure vue dans le cas d'une équation différentielle ordinaire en temps continue, c'est à dire que nous utilisons le développement de Taylor d'ordre 1 de la fonction g au voisinage du point fixe, ainsi nous obtenons :

$$v_{n+1} = \alpha v_n \tag{1.18}$$

où $\alpha = \frac{dg}{dy_n}(y^*).$

"pour le détail voir [2]

L'équation (1.18) représente un modèle linéaire local; qui n'est valable qu'au voisinage du point fixe qui est l'origine pour un modèle linéaire. Ce modèle admet comme solution : $v_n = \alpha^n v_0$ où v_0 est une condition initiale donnée. La stabilité locale du point fixe y^* dépend de la valeur de α .

1) $\alpha < -1$:

Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = (-1)^n |\alpha|^n v_0$, elle reçoit des valeurs négatives et positives et son module s'accroit avec n. Donc dans ce cas quand n tend vers ∞ la solution s'éloigne du point fixe qui est par conséquent instable.

- 2) $\alpha = -1$: Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = (-1)^n v_0$, elle reçoit des valeurs négatives $-v_0$ et positives v_0 . C'est une situation particulière.
- 3) $-1 < \alpha < 0$: Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = (-1)^n |\alpha|^n v_0$ elle reçoit des valeurs négatives et positives et son module décroit avec n. Donc dans ce cas quand n tend vers ∞ la solution tend vers le point fixe qui est par conséquent asymptotiquement stable.
- 4) $\alpha = 0$: ceci est un cas particulier dès la première itération on passe au point fixe 0.
- 5) $0 < \alpha < 1$: Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = \alpha^n v_0$, elle reçoit des valeurs négatives et positives dépend du signe de v_0 et son module décroit avec n. Donc dans ce cas quand n tend vers ∞ la solution tend vers le point fixe qui est par conséquent asymptotiquement stable.
- 6) $\alpha = 1$: Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = v_0$, donc dans ce cas toute condition initiale est un point fixe.
- 7) $\alpha > 1$: Dans ce cas la solution de (1.18) est : $v_n = \alpha^n v_0$, et s'écarte de point fixe qui par conséquent instable. Nous concluons qu'il y a une stabilité asymptotique du point fixe.

Nous concluons qu'il y a une stabilité asymptotique du point fixe quand : $|\alpha| < 1$, c'està-dire quand :

$$\left| \frac{dg}{dy_n}(y^*) \right| < 1$$
 ou encore $-1 < \frac{dg}{dy_n}(y^*) < 1$.

Définition 1.22 Point fixe répulsif (instable) :

 y^* est un point fixe instable si $|\alpha| > 1$, autrement dit, $\forall y_0, \exists \delta$ tel que si $|y^* - y_0| < \delta$ alors $|y^* - g(y_0)| >> 0$.

Remarque 1.4 Si α est nul, dans ce cas la convergence de la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est rapide;

Si $|\alpha| = 1$ dans ce cas la convergence de la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est lente;

Si $\alpha > 0$, la suite v_n est monotone d'après un certain rang (convergence dite en escalier), et contrairement, si $\alpha < 0$, les suites de termes pairs et impairs sont à monotonies opposées (convergence dite en escargot).

1.2.2.2 Étude d'un système de deux équations en temps discret

Un système de deux équations en temps discret est de la forme générale :

$$\begin{cases} y_{n+1} = g(y_n, z_n), \\ z_{n+1} = h(y_n, z_n). \end{cases}$$
(1.19)

Où g et h sont des fonctions de variables y_n , z_n ; qu'il est possible de calculer à intervalles de temps discret.

c) Linéarisation au voisinage du point fixe :

On dit que (y^*, z^*) est un point fixe du système (1.19) s'il vérifie :

$$\begin{cases} y^* = g(y^*, z^*), \\ z^* = h(y^*, z^*). \end{cases}$$
(1.20)

En suivant la même procédure de linéarisation au voisinage de l'équilibre comme dans le cas de deux équations différentielles ordinaires en temps continu, on trouve le système linéaire suivant :

$$\begin{cases} v_{n+1} = \frac{\partial g}{\partial y}(y^*, z^*)v_n + \frac{\partial g}{\partial z}(y^*, z^*)w_n \\ w_{n+1} = \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*)v_n + \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*) \end{cases}$$
(1.21)

Où (v_n, w_n) sont les variables locales au voisinage du point fixe tel que;

$$\begin{cases} v_n = y_n - y^* \\ w_n = z_n - z^* \end{cases}$$
(1.22)

On réécrit le système (1.21) sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} v_{n+1} \\ w_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial g}{\partial z}(y^*, z^*) \\ \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_n \\ w_n \end{pmatrix}$$
(1.23)

 Ou :

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial g}{\partial z}(y^*, z^*) \\ \frac{\partial h}{\partial y}(y^*, z^*) & \frac{\partial h}{\partial z}(y^*, z^*) \end{pmatrix}$$
c'est une matrice jacobienne associée au système (1.19) au point fixe

d) Stabilité locale d'un point fixe : Soit le système linéaire en dimension 2 :

$$\begin{pmatrix} y_{n+1} \\ z_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \beta_{12} \\ \beta_{21} & \beta_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_n \\ z_n \end{pmatrix}$$
(1.24)

Où $B = [\beta_{ij}]$ la matrice des coefficients constants du système linéaire (1.24) est à titre d'exemple la matrice jacobienne au voisinage du point fixe. Soit α_i , i = 1, 2 les valeurs propres qui sont des racines de l'équation caractéristique suivante :

$$\alpha^2 - trB\alpha + detB = 0 \tag{1.25}$$

A partir des résultats obtenus de l'étude d'une équation du temps discret, la stabilité asymptotique du point fixe est en fonction du module de ces valeurs propres α_i . Nous aurons donc :

 (y^*, z^*) est localement asymptotiquement stable ssi : $|\alpha_i| < 1, i = 1, 2.$ [15]

Définition 1.23 Soit X et Y deux espaces topologiques et soient $g: X \to Y$ et $h: X \to Y$ deux applications continues. Les applications g et h sont topologiquement conjuguées s'il existe un homéomorphisme $\phi: Y \to X$ tel que $g \circ \phi = \phi \circ h$

L'homéomorphisme ϕ peut être assimilé à un changement de variables. Les applications g et h jouent les rôles de deux matrices semblables A et B. Tout comme dans le cas des matrices, les applications g et h ont les mêmes propriétés dynamiques.

Donc deux applications topologiquement conjuguées ont le même comportement (points fixes, stabilité)

1.3 Bifurcation

Une bifurcation est un changement dans les points d'équilibre, des orbites périodiques ou dans les propriétés de stabilité d'un système non linéaire, quand un paramètre de système varie. Ce paramètre est appelé paramètre de bifurcation. Les valeurs auxquelles les changements qualitatifs du comportement du système se produisent sont appelées les valeurs de bifurcation.

Définition 1.24 Diagramme de bifurcation :

C'est la représentation des points d'équilibre en fonction du paramètre de bifurcation.

1.3.1 Bifurcation selle-noeud (ou bifurcation tangente)

C'est une bifurcation qui correspond à la collision entre un point selle et un noeud stable quand la valeur d'un paramètre change.

Exemple 1.4

$$\frac{dy}{dt} = g(y,\sigma) = \sigma + y^2 \quad \sigma \in \mathbb{R}$$
(1.26)

- . pour $\sigma < 0$, l'équation (1.26) admet deux points d'équilibre : $y_1^* = -\sqrt{-\sigma}, y_2^* = \sqrt{-\sigma}$
- . pour $\sigma=0,$ l'équation (1.26) admet un seule point d'équilibre non hyperbolique $y^*=0$



FIGURE 1.2 – Portrait de phase pour les deux cas : $\sigma < 0, \sigma = 0$.

. pour $\sigma > 0$, l'équation (1.26) n'admet pas de points d'équilibre réels, ce qui signifie que les trajectoires s'éloigne du point d'équilibre et tend vers l'infinie.

La figure (1.2) montre que si on fait tendre σ vers 0, nous constatons que les deux points d'équilibre y_1^* qui présentent un noeud stable, et y_2^* qui représente un point selle, se rapprochent avant la bifurcation " $\sigma < 0$ " et pour $\sigma = 0$ ils fusionnent en un point $y^* = 0$ qui est non hyperbolique.



FIGURE 1.3 – Diagramme de bifurcation selle -noeud

selon la figure (1.3), les traits discontinus représentent le point selle et les traits continus représentent un noeud stable, pour $\sigma = 0$ le graphe de g_{σ} est tangent à l'axe des y d'où l'appellation bifurcation tangente.

Remarque 1.5 En ce qui concerne la famille d'équation :

$$\frac{dy}{dt} = g(y,\sigma) = y^2 - \sigma \quad \sigma \in \mathbb{R}$$
(1.27)

on observe une bifurcation selle-noeud inverse, c'est-à-dire pour $\sigma > 0$, l'équation (1.27) admet un noeud : $y_1^* = -\sqrt{\sigma}$, et un point selle : $y_2^* = \sqrt{\sigma}$, ils fusionnent pour $\sigma = 0$ en un point non hyperbolique, ainsi pour $\sigma < 0$, toutes les solutions tendent vers l'infini.

1.3.2 Bifurcation par dédoublement de la période

Définition 1.25 Une fonction G_{σ} dépendant d'un paramètre σ admet une bifurcation par dédoublement de la période en σ_1 , " σ proche de σ_1 " s'il existe un intervalle ouvert $J \subset \mathbb{R}$ contenant un point fixe y^*_{σ} de G_{σ} tel que :

- 1) le point fixe $y^*_{\sigma < \sigma_1}$ est attractif (asymptotiquement stable) et $G_{\sigma < \sigma_1}$ n'a pas d'autres points fixes dans J;
- 2) le point fixe $y^*_{\sigma=\sigma_1}$ est neutre et G_{σ_1} n'a pas d'autres points fixes dans J;
- 3) le point fixe $y^*_{\sigma>\sigma_1}$ est répulsif(instable) et $G_{\sigma<\sigma_1}$ a un cycle de période 2 attractif dans J

Autrement dit, une bifurcation par dédoublement de la période dans un système dynamique discret est une bifurcation tel que le système adopte un nouveau comportement à deux fois la période du système initiale, c'est-à-dire, un point fixe attractif d'ordre 1, par exemple, devient répulsif en même temps la création d'un cycle d'ordre 2 attractif. Cette situation peut être résumée par :

Cycle attractif d'ordre $K \leftrightarrow$ cycle répulsif d'ordre K + cycle attractif d'ordre 2K

Définition 1.26 (point n- périodique et n-cycles)

Soit $y \in J$, un intervalle fermé borné, et l'application $g : J \to J$ continue, on dit que y est un point n-périodique s'il vérifie $:g^n(y) = y$. On dit encore l'ensemble $y(t) = \{y_0, y_1, \dots, y_{n-1}\}$ forme un cycle d'ordre n ou (une orbite périodique d'ordre n ou un ncycle), si :

$$g(y_j) = y_{j+1}$$
, pour $i = 1, 2, ..., n-1$ avec $g(y_{n-1}) = y_0$

i.e : l'image du dernier terme est le premier terme ; autrement dit, chaque point du cycle d'ordre n est un point fixe pour g^n où $g^n(y_i) = y_i$ pour j = 0, 1, ..., n - 1.

Si on a $|Df^n(y_j)| < 1$, on dit que le n-cycle est attractif. Dans ce cas si y_0 est suffisamment voisin de l'un des points du cycle, alors il existe un entier $k \in [0, n-1]$ tel que les sous suites $y_{nq}, y_{nq+1}, \dots, y_{nq+n-1}$ convergent respectivement, vers $y_k, y_{k+1}, \dots, y_{k+n-1}$, quand q tend vers l'infinie. c'est à dire, les termes de la suite se rapprochent alternativement des n valeurs des points du cycle.

Chapitre 2

Modèles de base de la dynamique de population

2.1 Introduction

Ce chapitre présente un aperçu des modèles mathématiques associés à la dynamique des populations. Depuis la création de ce genre de sujets académiques, des modèles mathématiques ont été utilisés pour prédire et comprendre les changements dans les populations. Le traitement du nombre d'individus d'une espèce ou des interactions entre espèces qui changent au fil du temps est un système dynamique. De tels systèmes incluent l'interaction entre concurrents pour limiter la nourriture, les effets de mutualistes ou les effets trophiques des interactions prédateur-proie. Ce chapitre montre comment des modèles mathématiques ont été développés pour explorer une gamme de processus écologiques différents en temps continu et discret, d'une, de deux ou de plusieurs populations.

2.2 Modèles de population en temps continu

2.2.1 Modèles de dynamique d'une seule population

Dans cette section nous présentons quelques modèles classiques dans le cas d'une population isolée. La variable N(t) dans ce cas représente l'effectif de la population, c'està-dire le nombre d'individus de cette population à un instant t. Dans certains cas, la variable utilisée représente la densité d'individus.

Densité d'individus = $\frac{\text{nombre d'individus}}{\text{unité de surface}}$.

Remarque 2.1 La loi de croissance de population est de la forme :

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

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

2.2.1.1 Modèle de croissance linéaire "Modèle de Malthus

Le modèle de Malthus (ou modèle exponentiel)[2] est l'un des premiers modèles de dynamique des populations (1792). Dans ce modèle, la croissance de la population n'est liée qu'au taux de mortalité et de naissance. Malthus, se basant sur une loi selon laquelle les décès et les naissances sont proportionnels à la population, a aboutit à l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N = f_1(N) \tag{2.2}$$

où $\lambda = \mu - \delta$ représente le taux de croissance de la population, avec μ, δ représentant respectivement le taux de naissance et le taux de mortalité.

$$\mu(taux \ des \ naissances) = \frac{nombre \ de \ naissances}{N(t)}$$
$$\delta(taux \ de \ mortalité) = \frac{nombre \ de \ décès}{N(t)}$$

L'équation (2.2) du modèle de Malthus est une EDO d'ordre 1 autonome linéaire. Nous supposons que f_1 vérifie les hypothèses du théorème 1.1.

La solution de cette équation a été obtenue dans la présentation du système dynamique en temps continue :

$$N(t) = N_0 e^{\lambda(t-t_0)},$$

avec N_0 population initiale (à l'instant t_0).

Le signe de λ permet de savoir si la population est en croissance, en extinction ou elle reste constante. En effet ;

1- si $\lambda > 0$ i.e $\mu > \delta \Rightarrow \lim_{t \to +\infty} N(t) = +\infty$ (croissance de la population),

- 2- si $\lambda < 0$ i.e $\mu < \delta \Rightarrow \lim_{t \to +\infty} N(t) = 0$ (extinction de la population),
- 3- si $\lambda = 0$ i.e $\mu = \delta \implies \lim_{t \to +\infty} N(t) = N_0$ (stagnation de la population).



FIGURE 2.1 – Évolutions possibles du modèle de Malthus

Remarque 2.2 Les données utilisées pour cette simulation sont celle de L'ONS (Annuaire statistique de l'Algérie numéro 30)

 $t_0 = 2012$ $N_0 = 34 \times 10^6$

Taux d'accroissement naturel : 2.16×10^{-2}

Du point de vue biologique, ce modèle est critiquable car, par exemple, dans le premier cas " $\lambda > 0$ ", partant d'une condition initiale N_0 , la population tend à une croissance infinie, ce qui est en contradiction avec la réalité. Nous pouvons donc deviner que ce problème s'est produit parce que le modèle n'a pas pris en compte les capacités limites "capacité de l'environnement", c'est-à-dire que les ressources sont illimitées, ce qui n'est pas réel.

2.2.1.2 Modèle de croissance logistique "Modèle de Verhulst"

Ce modèle logistique définissant une alternative au modèle exponentiel à croissance infinie "Modèle de Malthus". Verhulst [17] a supposé une hypothèse plus réaliste, consistant à assumer que le taux de naissance et le taux de mortalité sont des fonctions affines respectivement décroissante et croissante de l'effectif. Autrement dit, sous l'hypothèse de ressources limités, si le nombre d'individus d'une population augmente, son taux de naissance diminue et son taux de mortalité augmente. Pour simplifier, nous choisissons des fonctions linéaires :

$$\mu(N) = a - cN \\ \delta(N) = \rho + dN$$

où a,c, ρ et d sont des constantes positives.

Dans ce cas le taux de croissance de la population vaut : $\lambda = \mu(N) - \delta(N)$ ce qui implique que $\lambda = -(c+d)N + a - \rho$. La variation de l'effectif dN pendant la différentielle de temps dt est :

$$dN = [-(c+d)N + a - \rho]Ndt,$$

$$\Rightarrow \frac{dN}{dt} = -(d+c)N^2 + (a-\rho)N,$$

$$\Rightarrow \frac{dN}{dt} = (a-\rho)N[1 - \frac{d+c}{a-\rho}N],$$
(2.3)

posons :

$$1 \ \lambda = a - \rho$$
$$2 \ K = \frac{a - \rho}{d + c}$$

avec :

 λ : le taux de croissance intrinsèque

K: capacité limite "capacité biotique" (ou dite "Capacité de charge") c'est -à- dire la taille maximale que peut théoriquement atteindre la population.

Donc l'équation (2.3) devient :

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N [1 - \frac{N}{K}] = f_2(N) \tag{2.4}$$

Cette équation différentielle s'appelle l'équation logistique.

Notons que l'étude quantitative de ce modèle logistique (recherche des solutions exactes) est une tâche relativement fastidieuse. Alors il semble plus intéressant d'étudier simplement ses propriétés.

a) Etude qualitative du modèle (2.4) :

a.1) Points d'équilibre :

D'après la définition (1.8) des points d'équilibre, ce sont les points qui vérifient l'équation :

$$\frac{dN^*}{dt} = f_2(N^*) = 0$$

Après un simple calcul, on trouve que l'équation logistique admet deux points d'équilibre : l'origine et K.

a.2) Stabilité des points d'équilibre :

Pour avoir la stabilité de ces points d'équilibre d'après la section nous calculons la dérivée

de la fonction f_2 :

$$\frac{df_2}{dN} = \lambda - 2\lambda \frac{N}{K}$$

La valeur de cette dérivée à l'origine vaut λ et - λ en K. Nous déduisons que l'origine est un point d'équilibre instable et K est un point d'équilibre localement asymptotiquement stable, cela permet de conclure que pour toute condition initiale positive, nous avons :

$$\lim_{t \to +\infty} N(t) = N^*(t) = K$$



FIGURE 2.2 – Chroniques de l'équation logistique avec r = 0.5 et K = 10

Dans la **Figure (2.2)**, nous donnons la représentation graphique des chroniques du modèle de Verhuls. Nous remarquons que la capacité limite K correspondant à l'équilibre stable est la limite des trajectoires, ceci veut dire que si nous partons d'une condition initiale N_0 , la population tend vers sa capacité limite K.

2.2.1.3 Modèle d'une population exploitée

De nombreux modèles d'exploitation [2] ont été proposés, il sont toujours composés :

- D'une partie décrivant la croissance;
- D'une partie décrivant l'exploitation.

$$\frac{dN}{dt} = Croissance - Exploitation$$

pour simplifier, nous allons supposer une croissance de type logistique (2.4) avec un taux de croissance λ et une capacité limite K. L'exploitation d'une population (par pêche, chasse. .) consiste à ajouter un terme négatif dans l'équation logistique (2.4), ceci correspond à prélever des individus par unité de temps. Le terme mathématique pour formaliser ce prélèvement peut-être :

- 1. Constant(Quota).
- 2. Proportionnel à la taille de la population.
- 3. Non linéaire et croissant avec la taille de la population.

Passons maintenant à un exemple d'un modèle d'exploitation classique où nous nous intéressons à une exploitation exprimée avec un effort d'exploitation proportionnel à la taille de la population.

b) Modèle de p \hat{e} che à effort constant :

Ce modèle est sous la forme :

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N [1 - \frac{N}{K}] - EN, \qquad (2.5)$$

avec :

N: représente la taille de la population (par exemple le nombre des poissons).

E : effort de pêche qui est constant positif.

b.1) Étude qualitative du modèle (2.5) :

Nous simplifions d'abord l'équation du modèle (2.5) par un calcul simple, on trouve donc :

$$\frac{dN}{dt} = (\lambda - E)N[1 - \lambda \frac{N}{K(\lambda - E)}].$$

Posons :

$$\sigma = \lambda - E$$
 et $\phi = \frac{K(\lambda - E)}{\lambda}$.

L'équation du modèle (2.5) devient :

$$\frac{dN}{dt} = \sigma N[1 - \frac{N}{\phi}] = f_3(N).$$
(2.6)

b.1.1) Points d'équilibre :

Le modèle (2.6) est de type logistique que nous avons étudié auparavant. Il renferme deux points d'équilibre : $N_0^* = 0, N_1^* = \phi < K$

b.1.2) Stabilité des points d'équilibre :

Pour la stabilité, nous avons deux cas possibles :

 $-1^{\mathbf{\hat{e}r}}cas$:

 $\sigma < 0$ i.e $\lambda < E$ ceci veut dire que le taux de croissance intrinsèque inférieur à l'effort d'exploitation. Dans ce cas le point d'équilibre $N_1^* = \phi$ est négatif, biologiquement n'as

aucun sens et le point d'équilibre $N_0^* = 0$ est localement asymptotiquement stable ce qui signifie que la population tend à dispara*î*tre.

 $-2^{\mathbf{\check{e}me}}cas$:

 $\sigma < 0$ i.e $\lambda > E$ ceci veut dire que le taux de croissance intrinsèque supérieur à l'effort d'exploitation. Dans ce cas le point d'équilibre $N_0^* = 0$ est instable, et le point d'équilibre $N_1^* = \phi$ existe et il est localement asymptotiquement stable, ce qui signifie que la population tend vers ce point d'équilibre.



FIGURE 2.3 – Chronique d'une population exploitée avec effort constant E(r = 0.5, K = 10)

La Figure (2.3) représente les solutions du modèle de pêche à effort constant sans exploitation, avec un effort d'exploitation inférieur ou supérieur au taux de croissance de la population.

Dans le $2^{\text{ème}}$ cas, la population existe et tend à se stabiliser. Donc nous pouvons se poser le problème de trouver l'effort de pêche optimal pour obtenir le prélèvement le plus élevé possible tout en préservant la population (poissons).

Soit : X(E) = EN, la capture par unité de temps.

Nous cherchons la valeur de E qui maximise la capture au point d'équilibre N_1^* ($X_{max} = EN_1^*$).

Cet effort de pêche optimal doit annuler la dérivée de $X_{max}(E)$:

$$X_{max}(E) = E\phi$$

$$\frac{dX_{max}}{dE} = 0 \Leftrightarrow 1 - \frac{2E}{\lambda} = 0 \Leftrightarrow E_{opt} = \frac{\lambda}{2}$$

La capture maximale correspondante est $:X_{max}(E_{opt}) = E_{opt}N_1^*$ Par un calcul simple on trouve :

$$X_{max}(E_{opt}) = \frac{k\lambda}{4}.$$

2.2.2 Modèles de dynamique de deux populations en interaction

Les populations ne vivent pas isolées et sont donc en perpétuelle interaction entre elles. Le modèle dynamique de deux populations en interaction est un système de deux équations différentielles ordinaires couplées, où chaque équation se décompose en une somme de deux termes, le premier correspondant à la croissance de la population isolée et le seconde montre les interactions entre les deux populations :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = f(N_1) \pm g(N_1, N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = h(N_2) \pm k(N_1, N_2). \end{cases}$$

Ainsi;

 $f(N_1), h(N_2)$: représentent les croissances des populations isolées et ne dépendent que de l'effectif des ces populations.

 $g(N_1, N_2), k(N_1, N_2)$:représentent les interactions entre les populations et dépendent des effectifs des deux populations.

Parmi ces interactions certaines sont mutuellement bénéfiques pour les deux espèces (+,+)"le cas du mutualisme", ou mutuellement négatives (-,-) "le cas de la compétition interspécifique", il y a aussi des interactions qui sont positives pour une espèce et négative pour l'autre (+,-), (-,+) " le cas de proie-prédateur".

Dans cette section nous étudierons certains types de ces interactions.

2.2.2.1 Modèle de Lotka-Volterra

Le modèle classique (proie-prédateur) de Lotka-Volterra [20] s'écrit sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 - \alpha_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha_2 N_1 N_2 - \lambda_2 N_2. \end{cases}$$
(2.7)

avec :

 $N_1(t)$: densité des proies par exemple (Poissons). N_2 : densité des prédateurs par exemple (Requins). λ_1 : taux de croissance des proies. α_1 : taux d'interaction déterminant le taux auquel la prédation peut se produire. α_2 : taux d'interaction déterminant la quantité de biomasse transférée de la proie au prédateur pour chaque prédation.

 λ_2 : taux de disparition des prédateurs.

Les paramètres (λ_i, α_i) sont des données positives, (i = 1, 2)

c) Description du modèle (2.7) :

Dans la première équation de ce modèle en absence de prédateurs, ce dernier suppose que la croissance des proies est illimités, cela provoque une dynamique procéder d'une manière malthusienne de sorte que $(\frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1)$. Dans la seconde équation de ce modèle en absence de proies, les prédateurs décroit

Dans la seconde équation de ce modèle en absence de proies, les prédateurs décroit exponentiellement de sorte que $(\frac{dN_2}{dt} = -\lambda_2 N_2)$, c'est-à-dire que le modèle suppose une mortalité naturelle du prédateur qui ne peut donc pas survivre en absence de proie.

Le couplage des deux populations par les termes de prédation peut avoir des effets stabilisateurs sur la dynamique du système des deux populations en interaction.

Du point de vue mathématique, le modèle (2.7) est un système de deux équations différentielles ordinaires, auquel on ajoute des conditions initiales (population de départ de chacune des espèces) :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 - \alpha_1 N_1 N_2, & N_1(0) = N_{10} > 0, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha_2 N_1 N_2 - \lambda_2 N_2, & N_2(0) = N_{20} > 0. \end{cases}$$
(2.8)

Nous pouvons réécrire le système (2.8) en le factorisant, sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1 - \alpha_1 N_2), & N_1(0) = N_{10} > 0, \\ \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(\alpha_2 N_1 - \lambda_2), & N_2(0) = N_{20} > 0. \end{cases}$$
(2.9)

Proposition 2.1 Si $N_1(0) = 0$, alors pour tout $t \in [0, T]$, $N_1(t) = 0$ En plus, s'il existe $t_1 \in [0, T]$ tel que $N_1(t_1) = 0$, alors $\forall t \in [0, T], N_1(t) = 0$ Enfin, si $N_1(0) > 0$, alors pour tout t > 0, $N_1(t) > 0$. Nous avons les mêmes conclusions pour N_2 .

 $D\acute{e}monstration$:

Si $N_1(0) = 0$, alors la solution possible est; $(0, N_2(0)e^{-\lambda_2 t})$. Par unicité, $N_1(t) = 0$ pour tout temps d'existence.

On voit ainsi que les ensembles de la forme $\{0\} \times [N_2(0), +\infty]$ sont des trajectoires.

Pour $t_1 \in [0, T], N_1(t_1) = 0$, alors la trajectoire associée coupe l'axe des ordonnées, ce qui est en contradiction avec le théorème de Cauchy Lipschitz (1.1) qui assure l'unicité des solutions c'est-à-dire deux trajectoires ne se coupent jamais. Enfin, si $N_1(0) > 0$ et $N_1(t_1) < 0$, d'après le théorème TVI $N_1(t) = 0$, ce qui est impossible.

d) Étude qualitative du système (2.9) :

d.1) isoclines zéros :

- Les isoclines zéros verticales :

D'après la définition des isoclines (1.14) ce sont les points qui vérifient l'équation :

 $\frac{d\dot{N_1}}{dt} = 0 \Rightarrow N_1(\lambda_1 - \alpha_1 N_2) = 0 \Rightarrow N_1 = 0 \text{ où } \lambda_1 - \alpha_1 N_2 = 0, \text{ par conséquent il existe deux isoclines verticales d'équations : } N_1 = 0 \text{ et } N_2 = N_1 = 0$ $\frac{\lambda_1}{\alpha_1}$ où la première équation est une droite particulière : c'est l'axe vertical,

et la seconde est une droite horizontale coupant l'axe N_2 en $(0, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$.

- Les isoclines zéros horizontales : $\frac{dN_2}{dt} = 0 \Rightarrow N_2 = 0 \text{ où } \alpha_2 N_1 - \lambda_2 = 0, \text{ donc il existe deux isoclines}$ horizontales d'équations : $N_2 = 0$ et $N_1 = \frac{\lambda_2}{\alpha_2}$ où l'une représente l'axe

horizontal et l'autre c'est une droite verticale coupant l'axe N_1 en $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, 0)$. L'intersection entre les isoclines horizontales et verticales est un \mathbf{point} d'équilibre.



FIGURE 2.4 – Isoclines Zéros du modèle classique de Lotka-Volterra 2

La figure (2.4) représente le champ de vecteur vitesse du système (2.9) avec ces deux isoclines, ses deux points d'équilibre et le sens du vecteur vitesse dans les quatre zones.

- . Sur l'axe $N_1 = 0$ (absence des proies), le vecteur vitesse dirigé vers le bas $(\frac{dN_2}{dt} = -\lambda_2 N_2, \text{ diminution du nombre de prédateurs}).$
- . Sur l'axe $N_2 = 0$ (absence des prédateurs), le vecteur vitesse est dirigé vers le sens positif de l'axe des N_1 ($\frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 > 0$, augmentation du nombre de proies).
- d.2) Points d'équilibre et stabilité :

D'après la définition (1.8), les points d'équilibre du système (2.9) vérifient :

$$\begin{cases} \frac{dN_1^*}{dt} = 0 \Rightarrow N_1^*(\lambda_1 - \alpha_1 N_2^*) = 0 \Rightarrow N_1^* = 0 \quad \text{ou} \ N_2^* = \frac{\lambda_1}{\alpha_1} \\\\ \frac{dN_2^*}{dt} = 0 \Rightarrow N_2^*(\alpha_2 N_1^* - \lambda_2) = 0 \Rightarrow N_2^* = 0 \quad \text{ou} \ N_1^* = \frac{\lambda_2}{\alpha_2} \end{cases}$$

Par conséquent le système (2.9) admet deux points d'équilibre radicalement différents ;

Le premier point d'équilibre (0,0) : il n' y a aucune population, donc pas de signification biologique, et le second point d'équilibre $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$, du point de vue biologique correspond à une co-existence des proies et des prédateurs.

Pour étudier la stabilité locale du système (2.9), il faut calculer la matrice jacobienne :

$$B(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} \lambda_1 - \alpha_1 N_2 & -\alpha_1 N_1 \\ & & \\ & \alpha_2 N_2 & \alpha_2 N_1 - \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Pour le point (0,0) :

$$B\left(\begin{array}{cc}0,0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}\lambda_1 & 0\\ & & \\ 0 & -\lambda_2\end{array}\right),$$

qui est une matrice diagonale possédant deux valeurs propres réelles $(\lambda_1, -\lambda_2)$, de signes opposés, donc il s'agit d'un point selle (instable).

Pour l'équilibre $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$:

$$B\left(\begin{array}{cc} \frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc} 0 & \frac{-\lambda_2\alpha_1}{\alpha_2}\\ & & \\ \frac{\lambda_1\alpha_2}{\alpha_1} & & 0\end{array}\right)$$
comme trB = 0 et $detB = \lambda_2 \lambda_1 > 0$, donc le système prévoit un centre. Dans ce cas d'après le théorème de linéarisation nous ne pouvons pas affirmer l'existence des trajectoires centrées fermées entourant le point d'équilibre $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$.

Proposition 2.2 Les trajectoires du système (2.9) sont des courbes centrées fermées autour de l'équilibre $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$.

Démonstration :

Dans un premier temps, nous commençons par chercher une intégrale première du système (2.9), pour cela on effectue le calcul formel suivant :

$$\frac{dN_1}{dN_2} = \frac{N_1(\lambda_1 - \alpha_1 N_2)}{N_2(\alpha_2 N_1 - \lambda_2)}$$

Par séparations des variables on trouve :

$$\frac{dN_1(\alpha_2 N_1 - \lambda_2)}{N_1} = \frac{dN_2(\lambda_1 - \alpha_1 N_2)}{N_2}$$
$$\Rightarrow \quad dN_1(\alpha_2 - \frac{\lambda_2}{N_1}) = dN_2(\frac{\lambda_1}{N_2} - \alpha_1)$$

C'est à dire :

$$\alpha_2 N_1 - \lambda_2 \ln N_1 = \lambda_1 \ln N_2 - \alpha_1 N_2 + c, \qquad c \in \mathbb{R}(constante).$$

Ou encore :

$$\alpha_2 N_1 - \lambda_2 \ln N_1 - \lambda_1 \ln N_2 + \alpha_1 N_2 = c, \qquad c \in \mathbb{R}(constante).$$

Nous pouvons choisir comme intégrale première la fonction suivante : $H: \mathbb{R}^2 \mapsto \mathbb{R}$ définie par :

$$H(N_1, N_2) = \alpha_2 N_1 - \lambda_2 \ln N_1 - \lambda_1 \ln N_2 + \alpha_1 N_2$$

D'après la proposition (2.1), la fonction $H(N_1, N_2)$ est bien définie. Le fait que la fonction $H(N_1(t), N_2(t))$ soit intégrale première implique qu'elle vérifie la relation suivante :

$$\frac{dH(N_1(t), N_2(t))}{dt} = \frac{\partial H}{\partial N_1} \frac{dN_1}{dt} + \frac{\partial H}{\partial N_2} \frac{dN_2}{dt} = 0$$

En effet;

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial N_1} N_1 (\lambda_1 - \alpha_1 N_2) + \frac{\partial H}{\partial N_2} N_2 (\alpha_2 N_1 - \lambda_2) \\ &= (\alpha_2 - \frac{\lambda_2}{N_1}) N_1 (\lambda_1 - \alpha_1 N_2) + (\alpha_1 - \frac{\lambda_1}{N_2}) N_2 (\alpha_2 N_1 - \lambda_2) \\ &= (\alpha_2 N_1 - \lambda_2) (\lambda_1 - \alpha_1 N_2) + (\alpha_1 N_2 - \lambda_1) (\alpha_2 N_1 - \lambda_2) \\ &= 0 \end{aligned}$$

Par conséquent nous pouvons s'assurer que $H(N_1, N_2)$ reste conservée sur les solutions du système (2.9). Nous démontrons maintenant que la fonction $H(N_1, N_2)$ admet un extremum local en $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$, pour cela on énonce le théorème suivant :

Théorème 2.1 : soit $f : \mathbb{R}^2 \mapsto \mathbb{R}$.

. Si f est différentiable, et si f admet un extremum local en a, alors

$$\frac{\partial f}{\partial x}(a) = 0 \ et \ \frac{\partial f}{\partial y}(a) = 0$$

On dit alors que a est un point stationnaire ou point critique de f.

. Si f est de classe C^2 , et si a est un point stationnaire de f, on pose

$$r = \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(a)$$
 $s = \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y}(a)$ $t = \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(a)$

On distingue les cas suivants :

- . Si $rt s^2 > 0$ et r > 0, f admet un minimum local en a.
- . Si $rt s^2 > 0$ et r < 0, f admet un maximum local en a.
- . Si $rt s^2 < 0$, f n'admet pas d'extremum en a, on parle de **point col**, ou de **point selle**.
- . Si $rt s^2 = 0$, on ne peut rien conclure.

 $H(N_1, N_2)$ admet un extremum local en $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$; en effet :

$$\frac{\partial H}{\partial N_1} \left(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1} \right) = \alpha_2 - \lambda_2 \left(\frac{\alpha_2}{\lambda_2} \right) = 0$$
$$\frac{\partial H}{\partial N_2} \left(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1} \right) = \alpha_1 - \lambda_1 \left(\frac{\alpha_1}{\lambda_1} \right) = 0$$

Les dérivées secondes de $H(N_1, N_2)$ sont les suivantes :

$$\frac{\partial^2 H}{\partial N_1^2}(N_1, N_2) = \frac{\lambda_2}{N_1^2}$$
$$\frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2}(N_1, N_2) = \frac{\lambda_1}{N_2^2}$$
$$\frac{\partial^2 H}{\partial N_1 \partial N_2}(N_1, N_2) = 0$$

Posons :

$$r = \frac{\partial^2 H}{\partial N_1^2} (\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) s = \frac{\partial^2 H}{\partial N_1 \partial N_2} (\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) t = \frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2} (\frac{\lambda_1}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) t = \frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2} (\frac{\lambda_1}{\alpha_1}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) t = \frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2} (\frac{\lambda_1}{\alpha_1}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) t = \frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2} (\frac{\lambda_1}{\alpha_1}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}) t = \frac{\partial^2 H}{\partial N_2^2} (\frac{\lambda_1}{\alpha$$

Par un calcul simple on obtient :

$$r = \frac{{\alpha_2}^2}{\lambda_2}$$
$$s = 0$$
$$t = \frac{{\alpha_1}^2}{\lambda_1}$$

D'après le théorème (2.1) H admet un minimum local en $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$. Nous en concluons que les courbes de niveau de H, c'est-à-dire les courbes d'équation $H(N_1, N_2) = C^{\text{ste}}$, sont des courbes centrées fermées au voisinage de l'équilibre, et représentent les trajectoires du système (2.9).

 $\begin{aligned} & \textbf{Proposition 2.1 [25] Les solutions du modèle (2.9) sont périodiques au voisinage} \\ & du point d'équilibre <math>\left(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}\right) de période \frac{2\pi}{\sqrt{\lambda_1\lambda_2}} et s'écrivent sous la forme : \\ & \forall t \in \mathbb{R}^+ \quad \begin{cases} N_1(t) = A\cos(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + B\sin(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + \frac{\lambda_2}{\alpha_2} & A, B \in \mathbb{R} \\ N_2(t) = C\cos(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + D\sin(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + c, & C, D, c \in \mathbb{R} \end{cases} \end{aligned}$

Démonstration :

Matriciellement, le système (2.9) au voisinage de l'équilibre devient :

$$\begin{pmatrix} \frac{dN_1}{dt} \\ \frac{dN_2}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-\lambda_2\alpha_1}{\alpha_2} \\ \frac{\lambda_1\alpha_2}{\alpha_1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 - \frac{\lambda_2}{\alpha_2} \\ N_2 - \frac{\lambda_1}{\alpha_1} \end{pmatrix}$$
(2.10)

On peut réécrire le système (2.10) sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \frac{-\lambda_2 \alpha_1}{\alpha_2} N_2 + \frac{\lambda_1 \lambda_2}{\alpha_2} \\ \frac{dN_2}{dt} = \frac{\lambda_1 \alpha_2}{\alpha_1} N_1 - \frac{\lambda_1 \lambda_2}{\alpha_1} \end{cases}$$
(2.11)

Il s'agit d'un système de deux équations différentielles ordinaires non homogènes. En dérivant la première équation du système (2.11) et en remplaçant $\frac{dN_2}{dt}$ par sa $valeur, \, on \, obtient \, une \, \acute{e}quation \, différentielle \, du \, second \, ordre \, \grave{a} \, coefficients \, constants:$

$$\frac{d^2 N_1}{dt} = -\lambda_2 \lambda_1 N_1 + \frac{\lambda_1 \lambda_2^2}{\alpha_2} \tag{2.12}$$

L'équation caractéristique du (2.12) a deux solutions : $\pm i\sqrt{\lambda_2\lambda_1}$, donc l'équation homogène a pour solution :

$$N_{1g}(t) = A\cos(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + B\sin(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t)$$

nous remarquons que :

$$N_{1p} = \frac{\lambda_2}{\alpha_2}$$

est une solution particulière, par conséquent l'équation (2.12) a pour solution :

$$N_1(t) = N_{1g}(t) + N_{1p}(t)$$

$$N_1(t) = A\cos(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + B\sin(\sqrt{\lambda_2\lambda_1}t) + \frac{\lambda_2}{\alpha_2}$$

Nous en déduisons la forme de ${\cal N}_2$ sachant que :

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{\lambda_1 \alpha_2}{\alpha_1} (N_1 - \frac{\lambda_2}{\alpha_2}) = \frac{\lambda_1 \alpha_2}{\alpha_1} (A \cos(\sqrt{\lambda_2 \lambda_1} t) + B \sin(\sqrt{\lambda_2 \lambda_1} t))$$

par un calcul simple on trouve :

$$N_2(t) = C \cos(\sqrt{\lambda_2 \lambda_1} t) + D \sin(\sqrt{\lambda_2 \lambda_1} t) + c,$$
 $c(constante)$
La période est la même pour N_1 et N_2 et vaut : $T = \frac{2\pi}{\sqrt{\lambda_2 \lambda_1}}$



FIGURE 2.5 – Trajectoires pour le système classique de Lotka-Volterra



FIGURE 2.6 – Chroniques du modèle de Lotka-Volterra montrant un pic dans l'effectif des proies suivi d'un pic dans l'effectif des prédateurs

e) Une brève interprétation des résultats obtenus par la simulation numérique

En regardant les résultats de la simulation, nous pouvons voir que quand la population de proies commence à augmenter, le nombre de prédateurs commence également à augmenter jusqu'au point où les prédateurs tuent plus de proies (plus vite) qu'ils ne peuvent se reproduire. Alors les chiffres commencent à diminuer pour les proies ce qui provoque ainsi un manque de nourriture pour les prédateurs dont le nombre commence également à décliner. La solution à cette simulation est périodique ce qui signifie que le cycle se poursuivra à l'infini avec la hausse et la baisse des deux populations, ce qui n'est pas vraiment réel !

2.2.2.2 Modèle de Lotka-Volterra en croissance logistique

Lorsque nous étudions le modèle de Lotka-Volterra, nous constatons qu'il prévoit des centres qui sont structurellement instables, ce qui signifie que la dynamique de ce modèle n'est pas conservée pour des petites perturbations. De plus, en absence de prédateur, la croissance des proies est illimitée, ce qui contredit la réalité. Nous pouvons essayer d'améliorer le modèle en faisant une hypothèse plus réaliste sur la croissance naturelle des proies :

—La nourriture des proies est limitée, donc la population des proies se développent selon un modèle logistique, ce qui conduit au modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 (1 - \frac{N_1}{K}) - \alpha_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha_2 N_1 N_2 - \lambda_2 N_2. \end{cases}$$
(2.13)

avec $\lambda_1 > 0$ le taux de croissance naturelle et K la capacité biotique. Nous pouvons réécrire ce modèle sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1(1 - \frac{N_1}{K}) - \alpha_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(\alpha_2 N_1 - \lambda_2). \end{cases}$$
(2.14)

f) Étude qualitative du modèle (2.14) :

Les isoclines zéros :

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \Rightarrow N_1 = 0 \text{ où } \lambda_1 (1 - \frac{N_1}{K}) - \alpha_1 N_2 = 0 \Rightarrow N_1 = 0 \text{ où } N_2 = \frac{\lambda_1}{\alpha_1} (1 - \frac{N_1}{K})$$

Par conséquent il existe deux isoclines verticales d'équation : $N_1 = 0$ et $N_2 = \frac{\lambda_1}{\alpha_1} (1 - \frac{N_1}{K})$ où la première représente l'axe vertical et la seconde représente une droite coupant les axes N_1 et N_2 en (K, 0) et $(0, \frac{\lambda_1}{\alpha_1})$ respectivement. $\frac{dN_2}{dt} = 0 \Rightarrow N_2 = 0$ ou $\alpha_2 N_1 - \lambda_2 = 0 \Rightarrow N_2 = 0$ où $N_1 = \frac{\lambda_2}{\alpha_2}$ Par conséquent, il existe deux isoclines horizontales d'équation $:N_2 = 0$ et $N_1 = \frac{\lambda_2}{\alpha_2}$ où la première correspondante à l'axe horizontal et la deuxième est une droite verticale.

Sur l'axe $N_1 = 0$ (absence des proies) on a " $\frac{dN_2}{dt} = -\lambda_2 N_2 < 0$ ", donc la population des prédateurs diminue.

Sur l'axe $N_2 = 0$ (absence des prédateurs) " $N_1(\lambda_1(1 - \frac{N_1}{K}))$, comme nous avons déjà étudié cette équation logistique donc nous constatons que la population des proies augmente jusqu'à la capacité limite K. Les points d'équilibre possibles se trouvant à l'intersection des isoclines horizontales et verticales.



FIGURE 2.7 – Isoclines Zéros du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies (a) $K\alpha_2 > \lambda_2$, (b) $K\alpha_2 < \lambda_2$ [2]

– Points d'équilibre et stabilité :

$$\begin{cases} \frac{dN_1^*}{dt} = 0 \Rightarrow N_1^* (\lambda_1 (1 - \frac{N_1^*}{K}) - \alpha_1 N_2^*) = 0, \\ \frac{dN_2^*}{dt} = 0 \Rightarrow N_2^* (\alpha_2 N_1^* - \lambda_2) = 0. \end{cases}$$

La résolution de ce système donne 3 points d'équilibre :

$$(0,0), (K,0), (\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}(1-\frac{\frac{\lambda_2}{\alpha_2}}{K}))$$

. Si $\frac{\lambda_2}{\alpha_2} < K$, dans ce cas les trois points d'équilibre existent et sont positifs. Ils ont différentes significations biologiques telles que :

Le point (0,0) :il s'agit d'une disparition des deux populations donc pas de signification biologique, et le second point (K,0) : il correspond à la situation d'extinction de la population des prédateurs, enfin le troisième point $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}(1 - \frac{\frac{\lambda_2}{\alpha_2}}{K}))$: il correspond à une coexistence des deux populations.

. Si $\frac{\lambda_2}{\alpha_2} > K$: Dans ce cas les deux points (0,0), (K,0) existent et sont positifs,

or le point $(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}(1 - \frac{\frac{\lambda_2}{\alpha_2}}{K}))$ est refusé car il a une composante négative, donc il n'a aucun sens du point de vue biologique.

Si nous comparons les deux points d'équilibre suivants :

$$(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}\right) \tag{2.15}$$

$$(N_1^*, N_2^*) = (\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1}(1 - \frac{\frac{\lambda_2}{\alpha_2}}{K}))$$
 (2.16)

nous voyons que pour le premier terme des deux points équilibre (2.15) et (2.16)n'a pas changé, nous pouvons deviner que c'est parce que notre modification consiste à limiter la croissance des proies par la capacité biotique K. En ce qui concerne le second terme, il y a un changement tel que le second terme du point (2.16) est devenu plus petit, ceci s'explique facilement : comme les proies se multiplient moins vite, les prédateurs trouvent moins de nourriture, donc ils sont moins nombreux.

Maintenant pour avoir la stabilité de ces points, il faut calculer la matrice jacobienne associé au système (2.14):

$$B\left(\begin{array}{c}N_1, N_2\end{array}\right) = \begin{pmatrix}\lambda_1\left(1 - 2\frac{N_1}{K}\right) - \alpha_1 N_2 & -\alpha_1 N_1\\\\\alpha_2 N_2 & \alpha_2 N_1 - \lambda_2\end{pmatrix}$$

Pour le point (0,0) :

$$B_1 \left(\begin{array}{cc} 0, 0 \end{array} \right) = \left(\begin{array}{cc} \lambda_1 & 0 \\ & & \\ 0 & -\lambda_2 \end{array} \right)$$

On a $detB_1 = -\lambda_1\lambda_2 < 0$

Donc le point d'équilibre (0,0) est un point selle (qui est instable). Pour le point (K,0):

$$B_2(K,0) = \begin{pmatrix} -\lambda_1 & -\alpha_1 K \\ 0 & \alpha_2 K - \lambda_2 \end{pmatrix}$$

On a : $trB_2 = \alpha_2 K - \lambda_2 - \lambda_1$ $detB_2 = -\lambda_1(\alpha_2 K - \lambda_2)$ Si $\frac{\lambda_2}{\alpha_2} < K$ alors $detB_2 < 0$, par conséquent le point d'équilibre (K, 0) est un point selle Si $\frac{\lambda_2}{\alpha_2} > K$ alors $detB_2 > 0$ et $trB_2 < 0$, par conséquent le point d'équilibre

 $\begin{pmatrix} \alpha_2 \\ (K,0) \end{pmatrix}$ est asymptotiquement stable. Selon le signe du discriminant Δ nous pouvons savoir s'il s'agit d'un nœud, un nœud dégénéré, ou un foyer asymptotiquement stable :

$$\Delta = (trB_2)^2 - 4detB_2$$

par un calcul simple on obtient : $\Delta = (\alpha_2 K - \lambda_2 + \lambda_1)^2 > 0, \text{ donc } (K, 0) \text{ est un nœud asymptotiquement stable.}$ Enfin pour le point $(N_1^* = \frac{\lambda_2}{\alpha_2}, N_2^* = \frac{\lambda_1}{\alpha_1}(1 - \frac{\lambda_2}{\alpha_2}))$:

$$B\left(\begin{array}{cc}N_{1}^{*}, N_{2}^{*}\end{array}\right) = \begin{pmatrix} \lambda_{1}\left(1 - 2\frac{N_{1}^{*}}{K}\right) - \alpha_{1}N_{2}^{*} & -\alpha_{1}N_{1}^{*} \\ \\ \alpha_{2}N_{2}^{*} & \alpha_{2}N_{1}^{*} - \lambda_{2} \end{pmatrix}$$

Au point d'équilibre (N_1^*, N_2^*) , les calculs se compliquent. Les équations qui établissent cet équilibre sont de la forme :

$$\begin{cases} \lambda_1 (1 - \frac{N_1^*}{K}) - \alpha_1 N_2^* = 0\\ \\ N_2^* (\alpha_2 N_1^* - \lambda_2) = 0 \end{cases}$$

Nous injectons ces équations dons la matrice jacobienne, ce qui conduit à une simplification :

$$B\left(\begin{array}{cc}N_1^*, N_2^*\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}\frac{-\lambda_1 N_1^*}{K} & -\alpha_1 N_1^*\\\\ \alpha_2 N_2^* & 0\end{array}\right)$$

on a donc :
$$\begin{split} trB &= \frac{-\lambda_1 N_1^*}{K} \\ detB &= \alpha_1 \alpha_2 N_1^* N_2^* \\ \text{comme } N_1^* &> 0, N_2^* > 0 \text{ et selon le signe de } \Delta \text{ nous concluons que le point} \\ (\frac{\lambda_2}{\alpha_2}, \frac{\lambda_1}{\alpha_1} (1 - \frac{\frac{\lambda_2}{\alpha_2}}{K})) \text{ est un foyer asymptotiquement stable.} \end{split}$$



FIGURE 2.8 – Exemples de trajectoires pour le modèle de Lotka-Volterra en croissance logistique

•



FIGURE 2.9 – Solutions du Modèle de Lotka-Volterra en croissance logistique

g) Comparaison sur les résultats de la simulation numérique des deux modèle Lotka-Volterra/Lotka-Volterra en croissance logistique :

Commençons par une comparaison au niveau du plan de phase. Le champ de vecteurs présenté dans la figure (2.4) ressemble fortement au champ de vecteurs présenté dans la figure (2.7) : Les vecteurs tournent autour d'un point d'équilibre seulement les coordonnés de l'équilibre ont changées. Si nous rajoutons les trajectoires, la différence devient plus remarquée (figure (2.5))(figure (2.8)) :dans la figure (2.5) les trajectoires se referment au voisinage de l'équilibre ; or dans la figure (2.8) les trajectoires spiralent vers le point d'équilibre. Comment expliquer ce changement radical des trajectoires ?

D'après les résultats précédents, nous savons que l'équilibre non trivial du modèle de lotka- volterra est un centre, tandis que l'équilibre non trivial du modèle (2.14)est un foyer attractif, nous concluons que, quand nous remplaçons le système (2.9)par le système (2.14) on ne déplace pas seulement la position de l'équilibre, on change aussi son type, ce qui explique exactement que le modèle du Lotka-volterra est structurellement instable. La comparaison entre les (figure (2.6))(figure (2.9)) donne un résultat très important sur la dynamique du système proie-prédateur, les solutions du système (2.14) sont aussi périodiques que nous pouvons expliquer avec le même raisonnement que pour le système (2.9). Par contre la figure (2.9) montre que pour t suffisamment grand, les solutions tendent à se stabiliser tout en prévoyant l'extinction des prédateurs.

2.2.2.3 Modèle de compétition interspécifique

Ce modèle a été établi dans les années 20 [16] pour modéliser la relation entre deux espèces en compétition telle que chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre, par exemple deux espèces animales différentes exploitant les mêmes ressources. Le modèle classique de compétition interspécifique est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (1 - \frac{N_1}{K_1} - \beta_1 \frac{N_2}{K_1}), \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (1 - \frac{N_2}{K_2} - \beta_2 \frac{N_1}{K_2}). \end{cases}$$
(2.17)

où :

 N_i : densité de la population i, (i = 1, 2).

 r_i :taux de croissance de la population i, (i = 1, 2).

 K_i :capacité du milieu pour la population i, (i = 1, 2).

 β_i :coefficients qui caractérisent l'effet d'une population sur la croissance de l'autre, (i = 1, 2).

Les paramètres (r_i, K_i, β_i) sont des données positives.

Afin de simplifier l'étude mathématique de ce modèle nous optons pour le changement de variables et d'échelle de temps suivants :

$$u = \frac{N_1}{K_1} \ v = \frac{N_2}{K_2} \ \tau = r_i t$$
 avec $i = 1, 2$ Avec ces changements et ces nouvelles variables,

le système (2.17) devient :

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1 - u - av) & u(0) = u_0 > 0\\ \frac{du}{d\tau} = rv(1 - v - bu) & v(0) = v_0 > 0 \end{cases}$$
(2.18)

avec $a = \beta_1 \frac{K_2}{k_1} \ b = \beta_2 \frac{K_2}{K_1} \ r = \frac{r_2}{r_1}$ Il est évident que le système (2.18) est plus simple car ne contenant que 3 paramètres "a, b, r" au lieu de 06 dans le modèle initial " $\beta_1, \beta_2, r_1, r_2, K_1, K_2$ ". L'opération de changement de variables et d'échelle de temps s'appelle opération de "renormalisation".

h) Etude qualitative du système (2.18) :

- Les isoclines zéros horizontales et verticales sont les suivants : $\frac{du}{d\tau} = 0 \Rightarrow u(1-u-av) = 0 \Rightarrow u = 0 \text{ où } 1-u-av = 0 \Rightarrow u = 0 \text{ où } v = \frac{1-u}{a},$ par conséquent il existe deux isoclines verticales d'équation : u = 0 et $v = \frac{1-u}{a}$, où la première équation représente l'axe vertical, et la seconde équation représente une droite coupant les axes u et v en (1,0) et $(0, \frac{1}{a})$ respectivement. $\frac{dv}{d\tau} = 0 \Rightarrow rv(1 - v - bu) = 0 \Rightarrow v = 0 \text{ ou } u = \frac{1 - v}{b}, \text{donc il existe deux}$ isoclines horizontales d'équation :

v = 0 et $u = \frac{1-v}{h}$, où l'une représente l'axe horizontal et l'autre c'est une droite coupant les axes u et v en (0,1) et $(\frac{1}{h},0)$ respectivement.



FIGURE 2.10 – Les quatre cas possibles du modèle de compétition cas (a) : "a < 1, b < 1", cas (b) : "a > 1, b < 1", cas (c) : "a < 1, b > 1", cas (d) : "a > 1, b > 1". [2]

La figure (2.10) représente les isoclines zéros et le champ du vecteur vitesse (flèches) du système (2.18) :

cas 1 : (a < 1, b < 1) Le sens des flèches sur l'axe v est dirigé vers le bas au delà du point d'équilibre (0, 1) car $(\frac{dv}{d\tau} = \frac{r}{a}(\frac{a-1}{a}) < 0)$, il s'inverse au deçà de ce point, il en est de même sur la droite : $v = \frac{1-u}{a}$ (voir les règles sur les isoclines dans).

Le sens des flèches sur l'axe u est dirigé vers le sens opposé de l'axe u au delà du point d'équilibre $\operatorname{car}((\frac{dv}{d\tau} = \frac{1}{b}(\frac{b-1}{b}) < 0))$, il s'inverse au deçà de ce point. Dans les zones délimitées par les isoclines la composante et le sens du vecteur vitesse obéissent aux règles sur les vecteurs (module et sens). La même procédure est suivie pour les autres cas.

– Points d'équilibre et stabilité :

Les équilibres possibles se trouvent à l'intersection des isoclines de nature différente, il se composent de quatre points : $(0, 0), (0, 1), (1, 0), (u^*, v^*)$. Les coordonnées du dernier point sont calculées par la résolution du système d'équations suivants :

$$\begin{cases} 1 - u^* - av^* = 0\\ 1 - v^* - bu^* = 0 \end{cases}$$
(2.19)

D'après la première équation de ce système on trouve : $v^* = \frac{1-u^*}{a}$ On remplace v^* dans la seconde équation du système (2.19) on obtient : $u^* = \frac{1-a}{1-ab}$, donc la solution de ce système, et les coordonnées du 4^{ème} point d'équilibre : $(u^* = \frac{1-a}{1-ab}, v^* = \frac{1-b}{1-ab})$

Remarque 2.3 Le point d'équilibre (u^*, v^*) figuré sur le cadran positif dans deux cas suivant :

Si a < 1 et b < 1 : c'est-à-dire les coefficients de compétition sont plus petit que l'unité "compétition faible"

Si a > 1 et b > 1 : c'est-à-dire les coefficients de compétition sont supérieurs à l'unité "compétition forte"

Le cas où (u^*, v^*) n'appartenant pas au cadran positif est refusé car il n'y a aucune signification biologique à cela.

Cherchons maintenant les propriétés de stabilité des équilibres. Le modèle linéaire s'écrit :

$$B(u,v) = \begin{pmatrix} 1-2u-av & -au \\ -rbv & r-2rv-bru \end{pmatrix}$$

En ce qui concerne le point (0,0) :

$$B_1\left(\begin{array}{cc}0,0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}1&0\\&\\0&r\end{array}\right)$$

On a $:trB_1 = r > 0, detB_1 = r > 0.$

Par conséquent, il s'agit d'un point d'équilibre instable. Pour le point (1,0):

$$B_2\left(\begin{array}{cc}1,0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}-1 & -a\\ & & \\ 0 & r(1-b)\end{array}\right)$$

On a $:trB_2 = r(1-b) - 1, detB_2 = -r(1-b)$

si b < 1: $detB_2 < 0$, donc le point (1,0) est un point selle (instable).

si b > 1: $trB_2 < 0$, $detB_2 > 0$ par conséquent le point d'équilibre (1, 0) est asymptotiquement stable, selon le signe de Δ nous pouvons savoir qu'il s'agit d'un nœud asymptotiquement stable.

Pour le point (0,1) :

$$B_3(1,0) = \begin{pmatrix} 1-a & 0\\ & & \\ & -rb & -r \end{pmatrix}$$

On a $:trB_3 = (1-a) - r, detB_3 = -r(1-a)$ si $a < 1 : detB_3 < 0,$ donc (0, 1) est un point selle.

si a > 1: $trB_3 < 0$, $detB_3 > 0$, donc (0, 1) est un nœud asymptotiquement stable Enfin, pour le point d'équilibre (u^*, v^*) :

$$B_4(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - av^* & -au^* \\ & & \\ & -rbv^* & r - 2rv^* - bru^* \end{pmatrix}$$

Rappelons que les équations qui établissent cet équilibre sont les suivantes :

$$\begin{cases} 1 - u^* - av^* = 0\\ 1 - v^* - bu^* = 0 \end{cases}$$

l'introduction de ces conditions dans la matrice B_3 permet de la simplifier sous la forme suivante :

$$B_4\left(\begin{array}{cc}u^*,v^*\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}u^*&-au^*\\\\-rbv^*&-rv^*\end{array}\right)$$

On a $:trB_4 = -u^* - rv^*$, il est clair que celle ci est négative car (u^*, v^*) appartient au cadran positif.

 $detB_4 = r.u^*v^* - r.a.b.u^*v^* = r(1 - ab)u^*v^*$

si ab < 1: Dans ce cas, detB > 0; donc (u^*, v^*) est asymptotiquement stable. si ab > 1: Dans ce cas le point d'équilibre (u^*, v^*) n'appartient pas au cadran positif, cas refusé.

m) Signification des résultats obtenus du point de vue biologique

Dans le calcul précédent, nous avons trouvé quatre points d'équilibre correspondant à des situations biologiques différentes. Maintenant si nous partons d'une condition initiale (population initiale), la question qui se pose :

De quel équilibre va-t-on s'approcher à long terme ?

Nous répondons à cette question en étudiant le type de chaque équilibre, ce que nous avons fait précédemment. Nous allons maintenant donner une interprétation des quatre cas que nous avons trouvés.

si a < 1, b < 1: il s'agit d'une compétition faible (a,b sont inférieurs à l'unité). Le seul point d'équilibre asymptotiquement stable dans ce cas est (u^*, v^*) et cela correspond à une coexistence des deux populations (cf figure (2.11) en haut à gauche)).

si a < 1, b > 1: la population 2 assure une compétition forte sur la population 1 et le contraire pour la population 1. Dans le présent cas le point d'équilibre (u^*, v^*) n'appartenant pas au cadran positif, et est écarté, le point d'équilibre (0, 1) est un point selle et l'équilibre (1, 0) est asymptotiquement stable. Par conséquent il y a une disparition de l'une des deux populations. Cela signifie que si nous partons d'une condition initiale, la trajectoire tend vers l'équilibre stable, c'est-à-dire l'effectif d'équilibre qui peut survivre dans un milieu de capacité K_1 en absence de l'autre population. (cf figure (2.11) en bas à droite).

si a > 1, b < 1: la population 2 assure une compétition faible sur la population 1 et le contraire pour la population 1. Le point d'équilibre (u^*, v^*) n'appartenant pas au cadran positif dans ce cas, or le point (0, 1) est asymptotiquement stable et le point (1, 0) est instable, donc la population 1 tend à disparaitre et la population 2 tend vers sa capacité limite " K_2 ".

(cf figure (2.11) en bas à gauche).

si a > 1, b > 1: il s'agit d'une compétition forte des deux populations. Le point d'équilibre (u^*, v^*) est instable, par contre les deux points (0, 1), (1, 0)sont asymptotiquement stables. Donc il existe une séparatrice, ce qui signifie que lorsque nous partons d'une condition initiale, la trajectoire tend vers l'un des deux points (0, 1), (1, 0) c'est-à-dire elle tend vers l'effectif d'équilibre qui peut survenir dans un milieu de capacité K_1 en absence de la population 2 et elle tend vers l'autre effectif d'équilibre en absence de la population 1, c-à-d que le gagnant entre les deux populations est celui qui a l'avantage de départ (cf figure (2.11) en haut à droite).



FIGURE 2.11 – Évolutions possibles du modèle de Compétition interspécifique

2.3 Modèles de population en temps discret

2.3.1 Modèles de dynamique d'une seule population

2.3.1.1 Modèle de Malthus

Rappelons que le modèle de Malthus dans le cas continu est de la forme :

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t). \tag{2.20}$$

En appliquant l'approximation d'Euler "Méthode d'Euler" vue dans l'annexe B sur le modèle (2.20), et fixons h = 1 on obtient :

$$N_{n+1} = (\lambda + 1)N_n$$

Posons : $\alpha = \lambda + 1$

Le modèle de Malthus en temps discret est donné par :

$$\begin{cases} N_{n+1} = \alpha N_n, \\ N_0 \text{ donnée,} \end{cases}$$
(2.21)

avec :

 N_n : Effectif de la population à l'instant $n, n \in \mathbb{N}$ (n peut être mesuré en nombre d'années, de mois, de jours...)

 N_0 : Effectif de la population initiale, $(N_0 > 0)$

Nous remarquons que le modèle (2.21) est représenté par une suite géométrique de raison α . Supposons que $\alpha > 0$, constant, alors la solution du système linéaire (2.21) est : $N_n = N_0 \alpha^n$. On distingue 3 cas possibles :

 $1^{\text{ercas}} (0 < \alpha < 1)$:

Dans ce cas la suite (N_n) est décroissante ce qui signifie que la population tend à disparaitre;

 $2^{\text{ème}}$ cas ($\alpha = 1$) : La population est constante ($N_n = N_0$);

 $3^{\text{ème}}$ cas ($\alpha > 1$) :

La suite (N_n) est croissante et la population tend à l'infini (ceci n'est pas raisonnable car les ressources "nourriture par exemple" sont illimitées).

2.3.1.2 modèle logistique

Ce modèle a été proposé en 1838 par Pierre François verhulst [4]. Comme dans le cas continu, ce modèle vient en réaction au modèle de Malthus qui prévoit une évolution infinie de la population. En appliquant une approximation d'Euler sur le modèle logistique en temps continue (2.4) nous obtenons : fixons h = 1,

$$N_{n+1} = N_n((1+\lambda) - \frac{\lambda}{K}N_n)$$

Posons :

 $\sigma = 1 + \lambda$, $\delta = \frac{\lambda}{K}$

$$N_{n+1} = \sigma N_n (1 - \frac{\delta}{\sigma} N_n)$$

Comme N_n doit rester ≥ 0 ; il faut que $N_n \leq \frac{\sigma}{\delta}$

 $N_n = \frac{\sigma}{\delta}$: la population maximale est atteinte lorsque toute la nourriture est épuisée. Si on note v_n le rapport entre la population N_n et la population maximale :

$$v_n = \frac{\delta}{\sigma} N_n$$

Par un calcul simple, on trouve l'équation logistique standard :

$$v_{n+1} = \sigma v_n (1 - v_n) \tag{2.22}$$

Comme v_n est le rapport entre la population N_n et la population maximale, donc v_n doit rester compris entre 0 et 1.

Dans tout ce qui suit nous travaillons sur le domaine J = [0, 1]

b) Étude qualitative de l'équation logistique (2.22) :

Dans cette équation, il s'agit d'une suite $(v_n)_{n\in\mathbb{N}}$ définie par récurrence, d'une autre manière on parle aussi de l'étude du système dynamique définie par la fonction $g_{\sigma}(y) = \sigma y(1-y)$ i.e l'étude de la suite des itérés $(y, g(y), g^2(y), ..., g^n(y))$ pour $y \in J$.

b.1) Existence des termes de $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$:

Calculons la dérivée de $g_{\sigma}(y)$:

$$\frac{dg_{\sigma}}{dy} = \sigma(1 - 2y)$$

au point $y = \frac{1}{2}; \quad \frac{dg_{\sigma}}{dy} = 0$

Le signe de la dérivée étant positif pour $y \in [0, \frac{1}{2}]$ et négatif pour $y \in [\frac{1}{2}, 1]$, la fonction g_{σ} admet un maximum au point $(\frac{1}{2}, \frac{\sigma}{4})$ On a :

$$g_{\sigma}(0) = g_{\sigma}(1) = 0; g_{\sigma}(\frac{1}{2}) = \frac{\sigma}{4}$$

. Supposons que $0 < \sigma \leq 4$, sous cette hypothèse, l'intervalle J est stable $(g_{\sigma}(J) \subset J)$, comme $v_0 \in J$ donc d'après la proposition (1.1) v_n existe et $v_n \in J$.

b.2) Points fixes de g_{σ} et stabilité :

L'application g_{σ} admet deux points fixes : $y_1^* = 0$, $y_2^* = 1 - \frac{1}{\sigma}$. Ce dernier est dans J si $\sigma > 1$.

En ce qui concerne la stabilité de ces points on a :

Pour le point fixe $y_1^* = 0$:

 $\frac{dg_{\sigma}}{dy}(0)=\sigma.$ Si $\sigma<1,0$ est attractif. Ce dernier est répulsif si $\sigma>1$ et neutre pour $\sigma=1$

Pour le point fixe : $y_2^* = 1 - \frac{1}{\sigma}$: On a :

$$\frac{dg_{\sigma}}{dy}(1-\frac{1}{\sigma}) = 2 - \sigma$$

Au point $\sigma = 2, \frac{dg_{\sigma}}{dy}(y_2^*) = 0$. Le signe de cette dérivée reste positif pour $\sigma < 2$, négatif pour $\sigma > 2$.

On a :

$$\left| \frac{dg_{\sigma}}{dy}(y_2^*) \right| = \left| 2 - \sigma \right| < 1 \Rightarrow 1 < \sigma < 3$$

Donc le point y_2^* est attractif si $1<\sigma<3,$ neutre si $\sigma=1$ ou $\sigma=3,$ répulsif si $\sigma>3.$

Remarquons que σ est une valeur de bifurcation.

Proposition 2.3 [3] L'application g_{σ} a une bifurcation en σ_0 si et seulement s'il existe un point fixe y^* de g_{σ_0} tel que $\frac{dg_{\sigma_0}}{dy}(y_2^*) = \pm 1$.

Démonstration :

Afin de simplifier la démonstration de cette proposition, il faut introduire une application h_a de sorte que les deux applications seront topologiquement conjuguées. L'idée c'est de chercher un homéomorphisme ϕ qui conjugue les deux applications g_{σ} et h_a :

Proposition 2.4 [3] Soient $a \in \mathbb{R}$ donnée, et l'application h_a définie par :

$$h_a: [\frac{-\sigma}{2}, \frac{\sigma}{2}] \to [\frac{-\sigma}{2}, \frac{\sigma}{2}]$$
$$y \to y^2 + a$$

Les applications g_{σ} et h_a sont topologiquement conjuguées par l'homéomorphisme ϕ définie par :

$$\phi: [0,1] \to \left[\frac{-\sigma}{2}, \frac{\sigma}{2}\right]$$
$$y \to \frac{\sigma}{2}(1-2y)$$

Les paramètres σ et a sont liés par $a = \frac{\sigma}{2}(1 - \frac{\sigma}{2})$

Démonstration :

Il suffit de vérifier que

$$h_a \circ \phi = \phi \circ g_a$$

$$h_a \circ \phi(y) = h_a(\phi(y)) = \left(\frac{\sigma}{2}(1-2y)\right)^2 + a$$
$$= \frac{\sigma^2}{4}(4y^2 + 1 - 4y) + a$$
$$= \sigma^2 y^2 + \frac{\sigma^2}{4} - \sigma^2 y + a$$

$$\phi \circ g_a = \phi(g_a(y)) = \frac{\sigma}{2}(1 - 2(\sigma y(1 - 2y)))$$
$$= -\sigma^2 y + \sigma^2 y^2 + \frac{\sigma}{2}$$

D'où

$$\sigma^2 y^2 + \frac{\sigma^2}{4} - \sigma^2 y + a = -\sigma^2 y + \sigma^2 y^2 + \frac{\sigma}{2} \Rightarrow a = \frac{1}{2}\sigma(1 - \frac{\sigma}{2})$$

Donc pour cette valeur de a

$$\phi: [0,1] \to \left[\frac{-\sigma}{2}, \frac{\sigma}{2}\right]$$
$$y \to \frac{\sigma}{2}(1-2y)$$

conjugue les applications h_a et g_{σ} .

Revenons à la proposition (2.3), et considérons maintenant h_a au lieu de g_a . Soit Jun intervalle compact et $h: J \to J$ une fonction continue, différentiable, bornée, on considère $E = C^1([0, 1], [0, 1])$ l'espace des applications continues différentiables sur [0, 1] à valeurs dans [0, 1] muni de la norme :

$$|| h ||_{\infty} := \sup_{y \in [0,1]} | f(y) |$$

Une limite uniforme d'une suite de fonctions continues et différentiables peut n'être pas différentiable. Si une suite de fonctions h_i continument différentiables converge uniformément ainsi que sa suite de dérivées, alors sa limite h est continument différentiable et $\frac{dh}{dy}$ est la limite des $\frac{dh_i}{dy}$, cela suggère que (cf [12] pp. 10-14) :

$$|| h ||_{C^1} = || h ||_{\infty} + || \frac{dh}{dy} ||_{\infty}$$

est une bonne norme sur l'espace E, tandis que || . $||_{\infty}$ est une norme qui n'est pas adaptée.

Nous commençons par démontrer l'implication :

"
$$h_a$$
 a une bifurcation en $a_0 \Rightarrow$ il existe un point fixe y^* de h_{a_0} tel que
$$\frac{dh_{a_0}}{dy}(y^*) = \pm 1$$
"

Démonstration 1(par contraposée) :

Pour tout point fixe y^* de h_{a_0} tel que $\frac{dh_{a_0}}{dy}(y^*) \neq \pm 1 \Rightarrow a_0$ n'est pas une bifurcation

soit : y^* point fixe de h_{a_0} donc $h_{a_0}(y^*) = y^*$ et $\frac{dh_{a_0}}{dy}(y^*) \neq \pm 1$ soit *a* proche de a_0 : $|a_0 - a| < \epsilon, \epsilon > 0$

Dans un premier temps, nous calculons la norme C^1 de l'application $h_{a_0} - h_a$

$$h_{a_0} - h_a = y^2 + a_0 - y^2 - a = a_0 - a$$
$$\frac{dh_{a_0}}{dy}(y) - \frac{dh_a}{dy}(y) = 2y - 2y = 0$$

donc :

$$||h_{a_0} - h_a||_{C^1} = ||h_{a_0} - h_a||_{\infty} + ||\frac{dh_{a_0}}{dy}(y) - \frac{dh_a}{dy}(y)||_{\infty} = |a_0 - a|$$

Comme *a* est proche de a_0 , donc h_{a0} et h_a sont C^1 proches : $|| h_{a_0} - h_a ||_{C^1} < \epsilon$, cela signifie que les deux applications h_a et h_{a0} et leurs dérivées sont proches, donc il existe un \tilde{y} tel que $\frac{dh_{a_0}}{dy}(y^*)$ et $\frac{dh_a}{dy}(\tilde{y})$ soient proches. Par hypothèse on a $\frac{dh_{a_0}}{dy}(y^*) \neq \pm 1$, donc : $\frac{dh_a}{dy}(\tilde{y}) \neq \pm 1$, donc pour montrer que les applications h_{a0} et h_a ont le même comportement pour les points fixes, il suffit de montrer qu'il existe un point \tilde{y} proche de y^* tel que : $h_a(\tilde{y}) = \tilde{y}$. Pour cela nous montrons qu'il existe un z suffisamment petit tel que :

$$h_a(y^* - z) = y^* - z$$

nous avons $h_{a_0}(y^*) = y^*$, calculons $h_a(y^* - z) = y^* - z$

$$h_a(y^* - z) - h_{a_0}(y^*) = (y^* - z)^2 + a - y^{*2} - a_0 = z^2 - 2y^*z + a - a_0$$

Cherchons z tel que : $h_a(y^* - z) - h_{a_0}(y^*) = -z$, nous obtenons donc :

$$z^{2} - 2y^{*}z + a - a_{0} + z = 0$$

-z² + (2y^{*} - 1)z + a_{0} - a = 0
$$\Delta = (2y^{*} - 1)^{2} - 4(-1)(a_{0} - a)$$

 Δ est positif car a_0 est proche de a, les solutions sont :

$$z = \frac{2y^* - 1 \pm \sqrt{(2y^* - 1)^2 + 4(a_0 - a)}}{2}$$

Puisque a est proche de a_0 , donc $a - a_0$ est proche de 0, donc on trouve

$$z \approx \frac{2y^* - 1 \pm \sqrt{(2y^* - 1)^2 + 4(a_0 - a)}}{2}$$
$$z \approx 0 \quad z \approx 2y^* - 1$$

Prenons $z \approx 0$, nous avons trouvé un z suffisamment petit tel que $h_a(y^*-z) = y^*-z$ Par conséquent h_a a le même comportement des points fixes que h_{a0} , ce qui implique que a_0 n'est pas une bifurcation.

Démonstration 2:

Il nous reste à démontrer l'implication inverse :

"il existe un point fixe
$$y^*$$
 de h_{a0} tel que $\frac{dh_{a0}}{dy}(y^*) = \pm 1 \Rightarrow h_a a_0$ admet une bifurcation en a_0 "

soit y^* tel que $h_{a0}(y^*) = y^*$ et $\frac{dh_{a0}}{dy}(y^*) = \pm 1$ soit c proche de c_0 , nous avons déjà que h_{a0} et h_a sont C^1 proches, donc il existe \tilde{y} tel que $h_a(\tilde{y}) = \tilde{y}$. Mais dans ce cas on a $\frac{dh_{a0}}{dy}(y^*) = \pm 1$, $\frac{dh_a}{dy}(\tilde{y})$ sera proche de 1 ou -1 mais ne sera pas égal à ces deux valeurs. En effet $\frac{dh_{a0}}{dy}(y^*) = 2y^* = \pm 1, \frac{dh_a}{dy}(\widetilde{y}) = 2\widetilde{y}, \widetilde{y} \text{ proche de } y^*, \text{ n'étant pas égale à } y^* (\widetilde{y} = y^* - z, \ z \neq 0), \frac{dh_a}{dy}(\widetilde{y}) \neq \pm 1), \text{ donc les deux applications } h_a, h_{a0} \text{ ont des comportement différents pour les points fixes, par conséquent l'application } h_a \text{ admet une bifurcation en } a_0.$

Proposition 2.5 L'application g_{σ} admet une bifurcation selle-næud en σ_0 si et seulement s'il existe un point fixe y^* de g_{σ_0} tel que $\frac{dg_{\sigma_0}}{du}(y^*) = 1$

Proposition 2.6 L'application g_{σ} admet une bifurcation par doublement de période en σ_1 si et seulement s'il existe un point fixe y^* de g_{σ_1} tel que $\frac{dg_{\sigma_1}}{dy}(y^*) = -1$ Notons : $g_{\sigma} = g$

b.2) Convergence de la suite $(v_n)_{n\in\mathbb{N}}$ pour chaque cas :

 $1^{\rm er}$ cas $\,\sigma < 1$:

Dans ce cas le seul point qui est dans J est l'origine qui est attractif. Soit $v_0 \in J$:

si $v_0 \in [0, \frac{1}{2}], (v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ décroit et converge vers 0

si $v_0 \in [\frac{1}{2}, 1]$, on a $v_1 \in [0, \frac{1}{2}]$, on se ramène au cas précédent. La figure ci-dessous montre la convergence de la suite pour deux conditions initiales différentes.



FIGURE 2.12 – La convergence pour $\sigma < 1$ " $\sigma = 0.95$ "

 $2^{\rm ème} {\rm cas} \ 1 \leq \sigma < 2$:

si $\sigma = 1$, la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ converge vers 0 mais avec une convergence lente si $1 < \sigma < 2$ (donc $0 < y_2^* < \frac{1}{2}$):

dans ce cas le seul point fixe attractif est y_2^* , par conséquent la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ converge vers ce point.

soit $v_0 \in J$ si $v_0 \in [0, \frac{1}{2}]$, la suite $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est croissante sur $[0, y_2^*]$ et décroissante sur $[y_2^*, \frac{1}{2}]$ si $v_0 \in [\frac{1}{\sigma}, 1](resp.v_0 \in [\frac{1}{2}, \frac{1}{\sigma}])$, on a $v_1 \in [0, y_2^*](resp.v_0 \in [y_2^*, \frac{1}{2}])$, on se ramène au cas précédent. Voici la figure ci-dessous montrant la convergence de la suite pour de différente valeurs de v_0 .



FIGURE 2.13 – La convergence pour $1 < \sigma < 2$ " $\sigma = 1.3$ "

 $3^{\rm \acute{e}me}{\rm cas}~2\leq\sigma<3:$ si $\sigma~=~2,~\frac{dg}{dy_2^*}$ donc y_2^* est un point super-attractif (convergence rapide). Si $2<\sigma~<3:$ Dans ce cas le point fixe y_2^* est attractif, mais avec une dérivée négative i.e : $\frac{dg}{dy_2^*}<0.$ Il s'agit dans ce cas d'une convergence dite en escargot au voisinage de ce point.



FIGURE 2.14 – La convergence pour $2 \le \sigma < 3$, " $\sigma = 2.5$ "

Proposition 2.7 Soit $v_0 \in]0, 1[$, la suite converge $(v_n)_{n \in \mathbb{N}}$ vers y_2^* .

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration:\\ \text{posons } \hat{y_2} = \frac{1}{\sigma}, \text{ on a } g(\frac{1}{\sigma}) = y_2^*, \text{ sous l'hypothèse sur } \sigma, \text{ on a :}\\ 0 < \hat{y_2}. < \frac{1}{2} < y_2^* < 1. \text{ L'objectif est de montrer que la suite } (v_n)_{n\in\mathbb{N}} \text{ converge vers } y_2^* \text{ avec un comportement en escargot au voisinage de ce point. L'idée est de montrer que les deux suites paires <math>(v_{2n})_{n\in\mathbb{N}}$, impaires $(v_{2n+1})_{n\in\mathbb{N}}$ sont monotones opposées (l'une croissante et l'autre décroissante) au voisinage du point y_2^* . Dans un premier temps nous supposons que $u_0 \in J = [\hat{y_2}, y_2^*]$ et nous montrons que $[\frac{1}{2}, y_2^*]$ est stable par g^2 : d'après l'étude précédente nous savons que la fonction g atteint son maximum en $\frac{1}{2}$, Donc $g(J) = [y_2^*, \frac{\sigma}{4}]$ avec $y_2^* < \frac{\sigma}{4}$; par conséquent $g^2(J) = g([y_2^*, \frac{\sigma}{4}]) = [g(\frac{\sigma}{4}), y_2^*]$ car g est décroissante sur $[\frac{1}{2}, 1]$. Reste à vérifier que $g(\frac{\sigma}{4}) \geq \frac{1}{2}$. Pour cela, calculons g au point $\frac{\sigma}{4}$ ce qui donne :

$$g(\frac{\sigma}{4}) = \frac{\sigma^2}{4}(1 - \frac{\sigma}{4})$$

 $Donc \ :$

$$\begin{split} g(\frac{\sigma}{4}) &\geq \frac{1}{2} \\ \Leftrightarrow g(\frac{\sigma}{4}) - \frac{1}{2} &\geq 0 \\ \Leftrightarrow -\sigma^3 + 4\sigma^2 - 8 &\geq 0 \end{split}$$

Une simple étude de cette inégalité vérifie que $g(\frac{\sigma}{4}) \geq \frac{1}{2}$. Par conséquent $g^2(J) \subset [\frac{1}{2}, y_2^*]$. Nous vérifions d'abord que si $v_0 \in J$; la suite v_{2n} converge vers y_2^* . En effet, comme l'intervalle $[\frac{1}{2}, y_2^*]$ est stable par g^2 on a $v_2 \in [\frac{1}{2}, y_2^*]$, et g^2 est croissante sur cet intervalle, donc d'après la proposition (1.2) la suite (v_{2n}) est croissante majorée par y_2^* , par conséquent elle converge vers le point fixe y_2^* . Nous concluons ensuite que (v_{2n+1}) converge vers y_2^* . En effet comme g est décroissante sur $[\frac{1}{2}, y_2^*]$, d'après la proposition (1.3), la suite (v_{2n+1}) est décroissante sur cet intervalle, majorée par y_2^* , donc elle converge vers ce point. Finalement comme les deux suites (v_{2n}) , (v_{2n+1}) convergent vers y_2^* et sont monotones opposées, donc (v_n) converge vers y_2^* avec un comportement en escargot.

Maintenant nous supposons que $v_0 \in]0, \hat{y_2}]$ et nous montrons qu'il existe m tel que v_m soit dans J. Ce qui prouve que la suite v_m converge vers y_2^* . En effet, d'après ce qui précède, nous constatons que g(y) > y pour $y < y_2^*$, par conséquent la suite v_m est croissante pour $y < y_2^*$.

Si $v_m < \hat{y}_2$ donc v_m est croissante, majorée par \hat{y}_2 , elle converge. Or cela ne peut être que vers y_2^* (car c'est le seul point fixe attractif dans ce cas), ce qui est absurde. Sinon,soit m-1 le dernier indice tel que $v_{m-1} < \hat{y}_2$, alors $g(v_{m-1}) < g(\hat{y}_2)$ car g est croissante sur $[0, \frac{1}{2}]$ donc :

$$\hat{y}_2 \le v_m = g(v_{m-1}) < g(\hat{y}_2) = y_2^*,$$

par conséquent $v_m \in J$ d'après le cas précédent, v_n converge vers y_2^* . Enfin nous supposons que $v_0 \in]y_2^*, 1]$, puisque g est décroissante sur cet intervalle donc $v_1 = g(v_0) \in g(]y_2^*, 1]) =]g(1), g(y_2^*)[=]0, y_2^*[$ par conséquent la comme suite v_n est décroissante, majorée par 1, donc elle converge vers y_2^*

 $4^{\text{ème}}$ cas $\sigma \geq 3$:

Si $\sigma = 3$, on a $\left| \frac{dg}{dy}(y_2^*) \right| = 1$, donc la suite (v_n) converge vers y_2^* lentement Si $\sigma > 3$:

Dans ce cas les deux points fixes sont répulsifs.

Le point fixe y_2^* change de nature en 3 : attractif pour $\sigma < 3$, neutre pour $\sigma = 3$, et répulsif pour $\sigma > 3$. Il y a donc une bifurcation, comme $\frac{dg_{\sigma}}{dy}(y_2^*) = -1$ alors $\sigma = 3$ une bifurcation par doublement de la période, ce qui donne la naissance des points de période 2 (ou de cycle d'ordre 2) "points fixes de f^2 ".

b.3) Points de période 2 :

D'après la définition (1.26) les points de période 2 sont solutions de l'équation :

$$g^{2}(y) = y$$

$$\sigma g(y)[1 - g(y)] = y$$

$$\sigma(\sigma y(1 - y))[1 - (\sigma y(1 - y))] - y = 0$$

par une simplification on obtient :

$$y[\sigma^3 y^3 + \sigma^2 (1+\sigma)y - 2\sigma^3 y^2 - (\sigma^2 - 1)] = 0$$

Une solution évidente du membre de gauche est la valeur 0, et comme on sait que $y_2^* = 1 - \frac{1}{\sigma}$ est un point fixe de g donc :

$$g^{2}(y_{2}^{*}) = g(g(y_{2}^{*})) = g(y_{2}^{*}) = y_{2}^{*}$$

Cependant y_2^* est une racine du polynôme du troisième degré. Nous pouvons donc diviser ce dernier par $(y - y_2^*)$, et l'équation à résoudre devient :

$$\sigma(y-y_2^*)(\sigma^2y^2 - \sigma(\sigma+1)y + \sigma + 1)$$

Les points de g^2 autres que 0 et y_2^* sont les solutions de l'équation du second degré :

$$\sigma^2 y^2 - \sigma(\sigma+1)y + \sigma + 1$$

Le discriminant correspondant à cette équation est :

$$\Delta = [\sigma(\sigma+1)]^2 - 4\sigma^2(\sigma+1)$$
$$\Delta = \sigma(\sigma+1)$$

Par conséquent, pour $\sigma > 3$ on a deux racines réelles :

$$y_3^* = \frac{(\sigma+1) - \sqrt{(\sigma+1)(\sigma-3)}}{2\sigma}$$
(2.23)

$$y_4^* = \frac{(\sigma+1) + \sqrt{(\sigma+1)(\sigma-3)}}{2\sigma}$$
(2.24)

on peut facilement vérifie que ces points sont dans Jb.4) Stabilité du cycle d'ordre 2 :

Pour savoir maintenant l'attractivité du 2-cycle $:y_3^*, y_4^*$ il suffit de déterminer les valeurs de σ tels que $\mid \frac{dg^2}{dy}(y_3^*) \mid$ et $\mid \frac{dg^2}{dy}(y_4^*) \mid$ sont inférieurs strictement à 1. Cela signifie que la sous suite d'itération paires $(v_{2n})_{n\in\mathbb{N}}$ (resp des termes impaires $((v_{2n})_{n\in\mathbb{N}})$) se rapprochent alternativement vers les points du cycle $y_3^* \ y_4^*.$ La formule de dérivation des fonctions composées :

$$\frac{dg^2}{dy}(y) = \frac{d(g \circ g)}{dy}(y) = \frac{dg}{dy}(y) \cdot \frac{dg}{dy}(g(y))$$

En reprenant la formule $\frac{dg}{dy}(y) = \sigma(1-2y)$ Donc :

$$\begin{aligned} \frac{dg^2}{dy}(y_3^*) &= \frac{dg}{dy}(y_3^*) \cdot \frac{dg}{dy}(g(y_3^*)) \\ &= \frac{dg}{dy}(y_3^*) \cdot \frac{dg}{dy}(y_4^*) \\ &= \sigma^2(1 - 2y_3^*)(1 - 2y_4^*) \\ &= \sigma^2[1 - 2y_4^* - 2y_3^* + 4y_3^*y_4^*] \\ &= \sigma^2[1 - 2(y_3^* + y_4^*) + 4y_3^*y_4^*] \end{aligned}$$

D'après (2.23) et (2.24) on a :

$$y_{3}^{*} + y_{4}^{*} = \frac{\sigma + 1}{\sigma}$$
$$y_{3}^{*} \cdot y_{4}^{*} = \frac{\sigma + 1}{\sigma^{2}}$$

Par conséquent :

$$\frac{dg^2}{dy}(y_3^*) = -\sigma^2 + 2\sigma + 4 \tag{2.25}$$

L'équation (2.25) est nulle pour $\sigma = 1 + \sqrt{5} \simeq 3,236$ et elle est <1 pour $3 < \sigma < 1 + \sqrt{5}$, par conséquent on a un 2-cycle attractif, pour $\sigma = 1 + \sqrt{5}$ formé de $\frac{1}{2}, \frac{1 + \sqrt{5}}{4}$, d'autre part l'équation (2.25) est de signe négative pour $\sigma > 1 + \sqrt{5}$ et elle est >-1 si $\sigma < 1 + \sqrt{6} \simeq 3,449$

Donc finalement : le cycle d'ordre 2 est attractif pour $3 < \sigma < 1 + \sqrt{6}$ car sous cette condition on a $\left| \frac{dg^2}{dy}(y_3^*) \right| < 1$; d'où l'attractivité du cycle, par conséquent les sous suites (v_{2n}) et (v_{2n+1}) converge vers les points du cycle. $5^{\text{ème}}$ cas $1 + \sqrt{6} < \sigma < 4$:

Proposition 2.8 l'application g^2 a une bifurcation par doublement de période en $1 + \sqrt{6}$

$D\acute{e}monstration$:

Les points y_3^*, y_4^* sont des points fixes pour g^2 , lorsque σ est supérieure à $1+\sqrt{6}$ le 2-cycle : y_3^*, y_4^* cesse d'être attractif ce qui signifie que ces deux points change de stabilité, et nous avons

$$\frac{dg_{\sigma=1+\sqrt{6}}^2}{dy}(y_3^*) = -1$$

De même pour y_4^* , donc il y a une bifurcation par doublement de période pour $\sigma = 1 + \sqrt{6}$. Par conséquent il y a une création d'un cycle d'ordre 2 pour g^2 donc d'ordre 4 pour g qui est attractif, mais devient répulsif quand σ dépasse une certain valeur. Nous remarquons donc, en augmentant les valeurs de σ , les trajectoires associées à l'application g finit par osciller entre 8 valeurs, puis 16, 32 (la période 8, 16, 32, etc...)

D'après les résultats précédents, on assiste à toute une série de doublement de période. On parle de "cascade de doublement de périodes". Cette cascade continue jusqu'à atteindre une valeur limite du paramètre de bifurcation " $\sigma_{\infty} \simeq$ 3,569..." tel que au-delà de cette valeur, la suite entre dans le cadre de la dynamique dite chaotique [11].



FIGURE 2.15 – Solution du modèle logistique pour $1+\sqrt{6}<\sigma<\sigma_\infty\approx 3.5$, " $\sigma=1+\sqrt{6.5}$



FIGURE 2.16 – La cascade de doublement de périodes

2.3.2 Modèle de dynamique de deux populations

Dans le cas de deux populations, nous présentons Le modèle de "Nicholson-Bailey".[22] En effet, ce modèle fait la description d'un système "hôte-parasite" d'une génération à l'autre. Le modèle d'interaction "hôte parasite" est un cas particulier du système "proieprédateur", sauf que dans ce dernier cas, l'objectif des prédateurs consiste à tuer les proies et les consommer pour assurer leur survie, alors que dans le système de type "hôteparasite" l'intérêt du parasite est de conserver l'hôte pour l'exploiter au maximum possible. On constate que dans ce type de système, la relation entre les espèces est durable car l'hôte devient l'habitat du parasite.

Le premier modèle de ce type d'interaction est dû au biologiste entomologiste Alexander john Nicholson et le physicien Victor Albert Bailey en 1935. Le modèle se base sur les hypothèses suivantes :

- 1. La croissance de la population des hôtes est limitée par la présence des parasites
- 2 Le nombre d'attaques par parasite dans la population (i.e la réponse fonctionnelle) est proportionnelle au nombre d'hôtes avec un coefficient de proportionnalité "a" Le modèle de Nicholson Bailey s'écrit :

$$\begin{cases}
H_{n+1} = rH_n e^{-aP_n} \\
P_{n+1} = cH_n (1 - e^{-aP_n})
\end{cases}$$
(2.26)

avec :

 H_n : la densité des hôtes P_n : la densité des parasites r: le taux de croissance intrinsèque des hôtes e^{-aP_n} : représente la fraction des hôtes qui ne sont pas exploités par des parasites a: paramètre positif qui quantifie l'effet du parasite sur son hôte

 $1 - e^{-aP_n}$: représente la fraction des hôtes qui sont exploités par des parasites.

c) Points fixes du système (2.26) :

D'après la définition (1.21) ce sont les points qui vérifient :

$$\begin{cases} H^* = rH^*e^{-aP^*} \\ P^* = cH^*(1 - e^{-aP^*}) \end{cases}$$
(2.27)

La résolution de ce système donne deux points fixes : $(H^*, P^*) = (0, 0)$ qui signifie l'extinction des deux populations, et le point non triviale $(H^*, P^*) = (\frac{r \ln r}{ac(r-1)}, \frac{\ln r}{a})$, l'existence biologique de ce point, impose $H^* > 0, P^* > 0$, c'est-à-dire r > 1. c.1) Stabilité de ces points fixes :

La matrice jacobienne de ce système s'écrit :

$$J(H_n, P_n) = \begin{pmatrix} re^{-ap_n} & -raH_n e^{-aP_n} \\ c(1 - e^{-aP_n}) & acH_n e^{-aP_n} \end{pmatrix}$$

En ce qui concerne le point (0,0) :

$$J\left(\begin{array}{cc}0,0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}r&0\\0&0\\\end{array}\right)$$

On a : det J = 0 et tr J = r > 1, par conséquent le point (0, 0) est instable. En ce qui concerne le point (H^*, P^*) :

$$J(H^*, P^*) = \begin{pmatrix} re^{-ap^*} & -raH^*e^{-aP^*} \\ c(1 - e^{-aP^*}) & acH^*e^{-aP^*} \end{pmatrix}$$

On a : $trJ == 1 + \frac{\ln r}{r-1}$, comme r > 1, trJ > 1.

 $detJ=\frac{r\ln r}{r-1}, detJ>1.$ En effet : $detJ>1\Leftrightarrow r\ln r-r+1>0.$ On se donne la fonction $G(r)=r\ln r-r+1,$ dont on va chercher à montrer qu'elle est strictement positive pour r>1:

$$G(1) = 0$$

$$\frac{dG(r)}{dr} = \ln r > 0(carr > 1)$$

G(r) est croissante pour r > 1. Comme G(1) = 0, $G(r) > 0 \forall r > 1$, on a donc det J > 1, le point fixe (H^*, P^*) est instable.



FIGURE 2.17 – Simulation du modèle de Nicholson-Bailey avec r = 2, c = 1, a = 0.068

La figure (2.17) montre un début d'oscillation d'amplitude croissante, puis soudain les deux populations tendent à l'extinction. Ce modèle prévoit donc l'impossibilité de coexister pour un hôte et son parasite. Pour cela, plusieurs modifications ont été proposé, par exemple :

Beddington et al. [26], proposèrent une modification à apporter au modèle de Nicholson-Bailey en utilisant une croissance de type logistique pour la population des hôtes en absence de parasites, selon le système suivant :

$$\begin{cases} H_{n+1} = rH_n \exp[(\ln r)(1 - \frac{H_n}{K})] \exp(-aP_n) \\ P_{n+1} = cH_n(1 - \exp(-ap_n)) \end{cases}$$
(2.28)

Avec K est la capacité biotique de la population d'hôtes.

D'après les valeurs des paramètres, ce modèle prévoit :

- La coexistence des deux populations "hôtes et parasites" avec un point fixe attractif;

- Des solutions périodiques ou encore une dynamique chaotique.

Chapitre 3

Un modèle général de dynamique des populations prenant en compte les interactions intraspécifiques

Dans ce chapitre, nous étudierons en détail un nouveau modèle général de dynamique des populations incluant des interactions intraspécifiques, et nous montrons avec des exemples numériques l'effet de ces interactions sur le comportement du système.

3.1 Introduction

A l'époque du coronavirus, de nombreux journaux télévisés et magazines tentent d'expliquer comment la taille de la population infectée évolue, en montrant des courbes exponentielles des populations infectées en fonction du temps. Ces communications tentent de prédire l'évolution temporelle de la taille de cette population dans le futur. Derrière ces prédictions, il y a toujours un modèle d'équation différentielle. Ces modèles polynomiaux ont des termes linéaires, mais pour tenir compte d'interactions plus complexes, ils peuvent ajouter des termes d'ordre supérieur, comme des fonctions quadratiques, cubiques, ou même, analytiquement plus complexes, comme des termes hyperboliques décroissants. Le problème du choix d'un modèle complexe ou simple dépend de l'équilibre entre la représentation correcte des résultats qui correspondent à la réalité et la capacité à comprendre la réponse du modèle. Dans de nombreux cas, le modèle le plus simple peut suffire à comprendre les repères dans l'ensemble, mais parfois, nous avons besoin de plus de complexité pour représenter des aspects importants de notre problème, et donc, nous avons besoin de modèles plus complexes et plus difficiles. Dans le cadre de l'étude de la dynamique des populations, Lotka [19] et Volterra [28] ont été les premiers à modéliser les interactions trophiques afin d'étudier les relations proie-prédateur au sein de deux (ou plus) populations :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (r_1 - b_{12}N_2)N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} = (-r_2 + b_{21}N_1)N_2, \end{cases}$$
(3.1)

où les termes b_{ij} représentent le taux des interactions entre les deux populations N_i et N_j et le r_i représente leurs taux de croissance effectif. Dans ces équations, des signes sont incorporés pour donner une signification claire à chaque terme, en considérant tous les paramètres comme des nombres réels positifs. Ce modèle simple utilise un terme linéaire pour représenter l'interaction avec l'environnement et un terme de second ordre par paire pour montrer l'interaction antagoniste entre les populations de deux espèces différentes. Il était nécessaire d'introduire un terme d'ordre supérieur, pour représenter cette interaction. Bien que la plupart des modèles de dynamique des populations aient d'abord traité des relations antagonistes, les interactions mutualistes sont largement répandues, par exemple [6],[7]. Garcia-Algarra et al. [14] ont proposé un modèle logistique-mutualiste. Leur formulation était basée sur l'écriture d'un taux de croissance effectif comme la somme du taux de croissance intrinsèque (r_i) plus le bénéfice mutualiste $(b_{ij}N_j)$ et, associé à eux, d'inclure un terme d'ordre supérieure de limitation pour l'ensemble du terme de croissance effectif. Le modèle a été représenté comme suit

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (r_1 + b_{12}N_2)N_1 - (a_1 + c_1b_{12}N_2)N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} = (r_2 + b_{21}N_1)N_2 - (a_2 + c_2b_{21}N_1)N_2^2. \end{cases}$$
(3.2)

Le terme $a_i N_i^2$ représente la compétition intraspécifique pour les ressources, et le terme $c_i b_{ij} N_j N_i^2$ joue le rôle de la limitation. Avec c et a sont positives. Pour le bénéfice mutualiste. Ce modèle a besoin d'atteindre un terme de troisième ordre pour empêcher la croissance illimitée et décrit un système qui se comporte bien, avec suffisamment de richesse pour modéliser de grands ensembles de réseaux mutualistes et leur comportement. D'autres auteurs se sont penchés sur différentes stratégies pour introduire l'interaction mutualiste. Par exemple, Dean [10] a introduit une dépendance exponentielle de la capacité de charge, K, ce qui entraîne des termes non linéaires dans les équations. Pour éviter la croissance non limitée, les auteurs de [30][8] ont proposé des restrictions utilisant une réponse fonctionnelle de Holling de type II. Le terme mutualiste peut être inclus comme réponse fonctionnelle de type II :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \alpha_1 N_1^2 + \frac{abN_1 N_2}{1 + aN_2 T_H} \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - \alpha_2 N_2^2 + \frac{abN_1 N_2}{1 + aN_1 T_H} \end{cases}$$
(3.3)

Cette fonctionnelle laisse la possibilité d'introduire un terme polynomial avec une fonction hyperbolique. Aujourd'hui, plusieurs études se sont attachées à ajouter des termes d'ordre supérieur pour expliquer des interactions écologiques plus complexes. Letten et Stouffer [18] ont étudié l'influence des interactions interspécifiques en tant que termes non additifs dépendant de la densité uniquement pour les communautés compétitives. Bairey et al. [5] ont étudié les nouvelles solutions qu'une troisième espèce ajoute dans les interactions par paires, en ajoutant des termes de troisième degré avec les trois différentes populations différentes, $b_{ijk}N_iN_jN_k$. Il est bien connu qu'une augmentation de l'ordre d'un terme polynomial introduit de nouvelles solutions aux solutions aux équations, mais comme l'ont montré AlAdwani et Saavedra [1], ces nouveaux termes ne produisent pas toujours des solutions réalisables(positives).
Nous utilisons donc un nouveau modèle général dans lequel toute interaction écologique peut être incluse de manière simple, nous nous restreignons dans cette étude d'interactions intraspécifiques [24] (voir définition ci-dessous). Dans un premier temps, nous généralisons le modèle proposé par Garcia-Algarra et al. [14] en surmontant les restrictions du signe des paramètres; dans un deuxième temps, nous réorganisons les interactions intraspécifiques en permettant des interactions positives et négatives, et enfin, nous introduisons un terme de troisième ordre pour freiner toute interaction par paire non limitée. Nous commençons d'abord par définir les deux principaux types d'interactions qui peuvent exister entre les populations.

Définition 3.1 Il existent, en dynamique des populations, deux types d'interactions :

- 1 Interactions intraspécifiques : Se sont les interactions entre des individus d'une même espèce, parmi ces interactions : "compétition (-,-)", par exemple, lorsque deux mâles veulent se reproduire avec la même femelle, ils vont souvent combattre et le vainqueur aura accès à la reproduction. Aussi il y a la "coopération (+,+)" par exemple les relations entre les fourmis.
- 2 Interactions interspécifiques : se sont les interactions entre des individus de différentes espèces, par exemple "prédation (+,-)", "compétition(-,-)", "symbiose"...

3.2 Nouveau modèle général incluant des termes en interaction intraspécifique

Nous reprenons dans cette section le nouveau modèle général proposé par proposé par Luciano Stucchi et al. ([24]). L'équation (3.4) ci-dessous représente la dynamique de la population de l'espèce N_i pilotée par un taux de croissance effectif (première parenthèse de l'équation (3.4)) et limitée par un frein logistique (deuxième parenthèse de l'équation (3.4)). La vue du modèle est simple et similaire à l'idée originale de Verhulst [27], où les termes d'ordre inférieur représentent l'augmentation de la population et les termes d'ordre supérieur le frein. Les différences avec les autres modèles résident dans les termes inclus dans le taux de croissance effectif et le frein logistique.

En ce qui concerne le modèle mutualiste (équation (3.2)), nous introduisons deux différences : premièrement, les paramètres de l'équation, r_i et b_{ij} , peuvent être positifs ou négatifs, ce qui représente les différentes interactions écologiques, et deuxièmement, nous incluons l'effet de la population dans son propre taux de croissance effectif en ajoutant simplement l'indice j = i dans la somme des termes d'interaction, de sorte que le modèle peut être représenté comme suit :

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[\left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} N_j \right) - \left(a_i + c_i \sum_{j=1}^n b_{ij} N_j \right) N_i \right], \tag{3.4}$$

où l'indice *i* va de 1 à *n*, y compris l'interaction intraspécifique (j = i). Avec ce terme, on prend en compte l'interaction entre des individus de mêmes espèce. Les nouveaux termes donnent de nouvelles solutions et un espace de phase différent. En particulier, l'inclusion du terme $-c_i b_{ii} N_i^3$ est la clé de l'émergence de nouvelles solutions alors qu'il existait déjà un terme du même ordre dans le modèle logistique mutualiste (équation (3.2)), $c_i b_{ij} N_j N_i^2$.

3.2.1 Étude qualitative du modèle

Nous supposons que le seconde membre du modèle (3.4) vérifie les hypothèses du théorème de Cauchy Lipschitz (cf Théorème (1.1)), par conséquent l'existence et l'unicité de la solution sont assurées.

3.2.1.1 Modèle avec une seule population.

En général, le système d'équations (3.4) ne peut pas être résolu analytiquement. Cependant, l'étude d'une seule population peut être résolue et illustre les possibilités du modèle. En considérant l'équation (3.4) pour une seule population, nous aurons :

$$\frac{dN}{dt} = N \left[(r + bN) - (a + cbN)N \right] = f(N), \tag{3.5}$$

où nous avons supprimé les indices pour simplifier la formulation.

a) Recherche des points d'équilibre de l'équation (3.5) :

Ce sont les points qui nous donnent les clés pour comprendre le comportement de l'évolution temporelle de la taille des populations. Ces points vérifient l'équation :

$$f(N) = N[(r + bN) - (a + cbN)N] = 0$$

La résolution de cette équation donne un point d'équilibre trivial "N = 0" et deux autres points qui sont les solutions de l'équation de degré 2 :

$$-N^{2}cb + (b-a)N + r = 0 (3.6)$$

Le discriminant correspondant à cette équation est :

$$\Delta = (b-a)^2 + 4cbr$$

L'existence des solutions réelles nous impose deux conditions :

. Si r et b ont le même signe, il existe deux solutions :

$$N_{\pm}^{*} = \frac{(b-a) \pm \sqrt{(b-a)^{2} + 4rbc}}{2cb}$$

. Si r et b sont de signe différent, il existe deux solutions, tant que la condition $c \leq \frac{(b-a)^2}{4 \mid rb \mid}$ est vérifiée.

L'existence biologique de ces solutions impose que les deux solutions soient positives :

- . Si b < 0: la solution $N_{-}^{*} = \frac{(b-a) \sqrt{(b-a)^2 + 4rbc}}{2cb}$ est positive, donc elle existe au sens biologique
- . Si b > 0: dans ce cas pour obtenir une solution réalisable, il faut que cette condition remplie; b > a, d'où la solution : $N_{+}^{*} = \frac{(b-a) + \sqrt{(b-a)^{2} + 4rbc}}{2cb}$ aura un sens biologique.

b) Stabilité des points d'équilibre :

Pour effectuer l'analyse de stabilité linéaire des points d'équilibre, nous dérivons l'équation (3.5) en ces points :

$$\frac{df}{dN}(N) = r + 2N(b-a) - 3cbN^2$$

En ce qui concerne le point trivial on a :

$$\frac{df}{dN}(N^*=0) = r;$$

donc :

- . Si r > 0, la solution triviale est instable,
- . Si r < 0, la solution triviale est stable.

En ce qui concerne le point N_{\pm}^* , nous obtenons :

$$\frac{df}{dN}(N_{\pm}^{*}) = r + 2(b-a)N_{\pm} - 3cbN_{\pm}^{2}$$
(3.7)

Pour avoir la stabilité de ces deux solutions stationnaires, il faut que :

$$\frac{df}{dN}(N_{\pm}) < 0$$

Selon l'équation (3.25) et la formule (3.6) on trouve :

$$\frac{df}{dN}(N_{\pm}) < 0 \Leftrightarrow (b-a)N_{\pm} - 2cbN_{\pm}^{2} < 0 \tag{3.8}$$

$$\Leftrightarrow (b-a) - 2cbN_{\pm} < 0 \tag{3.9}$$

En remplaçant par l'expression de (N_+, N_-) on trouve :

$$\left(-\sqrt{(b-a)^2+4rbc},+\sqrt{(b-a)^2+4rbc}\right)$$
 respectivement.

Donc la solution positive est toujours stable et la solution négative est toujours instable.

a- Si r > 0, b > 0, dans ce cas le point trivial est instable, et le seul point attractif est N_+ , donc la population tend vers sa capacité limite à N_+ ;

- b- Si r > 0, b < 0, dans ce cas, la seule solution stationnaire positive est N_{-} et elle est instable. Remarquons qu'avec une interaction intraspécifique "compétition" qu'une nouvelle solution stationnaire N_{-} , immerge à des valeurs plus élevées que N_{+} , la population n'atteint une valeur inférieure qu'au point stable N_{+} , ce qui signifie que cette interaction a une capacité limite plus faible.
- c- Si r < 0, le point trivial est stable.
 - c.1 Si b < 0, la solution N_{-} est instable
 - c.2 Si b > 0, c'est-à-dire sous la condition b > a, la solution N_+ est stable, dans ce cas N_+ immerge à des valeurs plus élevées que N_- . Remarquons que N_- marque la population seuil, en effet au dessus, l'interaction intraspécifique positive "coopération" fait progresser la population à tendre vers sa capacité limite, et en dessous de cette valeur, la population tend à disparaitre. Ce scénario appelé "effet -Alee"

3.2.1.2 Modèle avec deux populations.

Dans le cas de deux populations, le modèle général s'écrit comme suit :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1[(r_1 + b_{11}N_1 + b_{12}N_2) - (a_1 + c_1b_{11}N_1 + c_1b_{12}N_2)N_1] = f_1(N_1, N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2[(r_2 + b_{22}N_2 + b_{21}N_1) - (a_2 + c_2b_{22}N_2 + c_2b_{21}N_1)N_2] = f_2(N_1, N_2). \end{cases}$$
(3.10)

On pose :

$$F(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} f_1(N_1, N_2) \\ \\ f_2(N_1, N_2) \end{pmatrix}$$

a) Recherche des points d'équilibre :

Ce sont les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} N_1[(r_1 + b_{11}N_1 + b_{12}N_2) - (a_1 + c_1b_{11}N_1 + c_1b_{12}N_2)N_1] = 0\\ N_2[(r_2 + b_{22}N_2 + b_{21}N_1) - (a_2 + c_2b_{22}N_2 + c_2b_{21}N_1)N_2] = 0 \end{cases}$$

Pour deux populations, nous trouvons également une solution triviale, ce qui signifie l'extinction totale des deux populations $(N_1^* = 0, N_2^* = 0)$ et des solutions qui représentent l'extinction partielle des populations. On les trouve en résolvant le système suivant :

$$\begin{cases} (r_1 + b_{11}N_1 + b_{12}N_2) - (a_1 + c_1b_{11}N_1 + c_1b_{12}N_2)N_1 = 0, \\ (r_2 + b_{22}N_2 + b_{21}N_1) - (a_2 + c_2b_{22}N_2 + c_2b_{21}N_1)N_2 = 0. \end{cases}$$
(3.11)

Posons :

$$g(N_i) = r_i + (b_{ii} - a_i)N_i - c_i b_i i N_i^2$$

D'après l'équation (3.6), $g(N_i^*) = 0$, donc les solutions qui représentent l'extinction partielle sont les solutions du système suivant :

$$\begin{cases} b_{12}N_2 - c_1b_{12}N_2N_1 = 0\\ b_{21}N_1 - c_2b_{21}N_1N_2 = 0 \end{cases}$$

En résolvant ce système, on obtient $(\frac{1}{c_1}, 0), (0, \frac{1}{c_2})$. Les solutions de coexistence peuvent être obtenues après la résolution de équation (3.10). Ces équations peuvent présenter jusqu'à 6 nouvelles solutions stationnaires. Concernant les solutions stationnaires finies, le terme intraspécifique rend plus difficile l'obtention d'une expression analytique de l'équation suivante :

$$\begin{cases} (r_1 + b_{11}N_1 + b_{12}N_2) - (a_1 + c_1b_{11}N_1 + c_1b_{12}N_2)N_1 = 0\\ (r_2 + b_{22}N_2 + b_{21}N_1) - (a_2 + c_2b_{22}N_2 + c_2b_{21}N_1)N_2 = 0 \end{cases}$$
(3.12)

Deux de ces six solutions sont de nouveaux points d'équilibre, en raison des nouveaux termes intraspécifiques.

b) Stabilité des points d'équilibre

Pour avoir la stabilité linéaire des solutions stationnaires du modèle, nous calculons la matrice jacobienne associée à ces solutions :

$$\frac{\partial f_1}{\partial N_1}(N_1^*, N_2^*) = g(N_1^*) + (b_{11} - a_1)N_1 - 2c_1b_{11}N_1^2 - 2c_1b_{12}N_2N_1 + b_{12}N_2$$
$$\frac{\partial f_1}{\partial N_2}(N_1^*, N_2^*) = b_{12}N_1(1 - c_1N_1)$$

pour f_2 la même chose

En ce qui concerne le point (0,0) :

,

$$J\left(\begin{array}{cc}0,0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}r_1 & 0\\ 0 & r_2\end{array}\right)$$

on a deux valeurs propres r_1 et r_2 .

Si r_1, r_2 sont négatifs, donc le point d'équilibre (0, 0) est asymptotiquement stable. Ceci signifie l'extinction de la population, si r_1, r_2 sont positifs, (0, 0) est instable.

En ce qui concerne les solutions qui représentent l'extinction partielle de la population on a :

$$J(N_1^*, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 - c_1 b_{11} N_1^{*2} & b_{12} N_1^* [1 - c_1 N_1^*] \\ 0 & -r_2 - b_{21} N_1^* \end{pmatrix}$$

Pour le point $(\frac{1}{c_1}, 0)$:

$$J\left(\begin{array}{c} \frac{1}{c_1}, 0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{ccc} -r_1 - \frac{b_{11}}{c_1} & 0\\ 0 & -r_2 - \frac{b_{21}}{c_1} \end{array}\right)$$

On a donc :

$$trJ = -r_1 - \frac{b_{11}}{c_1} - r_2 - \frac{b_{21}}{c_1}$$
$$detJ = (-r_1 - \frac{b_{11}}{c_1})(r_2 - \frac{b_{21}}{c_1})$$

Pour avoir la stabilité il faut que :

$$r_1 + \frac{b_{11}}{c_1} > 0$$
 et $r_2 + \frac{b_{21}}{c_1} > 0$

Il en est de même pour la solution symétrique $(0, N_2^*)$. En ce qui concerne le point (N_1^*, N_2^*) :

$$J\left(\begin{array}{c}N_{1}^{*}, N_{2}^{*}\end{array}\right) = \begin{pmatrix} -r_{1} - b_{12}N_{2}^{*} - c_{1}b_{11}N_{1}^{*2} & b_{12}N_{1}^{*}[1 - c_{1}N_{1}^{*}] \\ b_{12}N_{2}^{*}[1 - c_{2}N_{2}^{*}] & -r_{2} - b_{21}N_{1}^{*} - c_{2}b_{22}N_{2}^{*2} \end{pmatrix}$$

Dans ce cas, les deux entrées diagonales incluent le terme intraspécifique avec un signe négatif. Cela signifie qu'une interaction directe intraspécifique positive améliore la stabilité de cette solution stationnaire, tandis qu'une interaction directe intraspécifique négative contribue à la déstabiliser.

Nous pouvons aussi déterminer la stabilité de ces solutions stationnaires en analysant les nullclines : $F(N_1, N_2) = 0$

La résolution de cette équation donnent deux solutions : $N_1 = 0$ ou

$$h_1(N_1 \neq 0) = r_1 + (b_{11} - a_1)N_1 + b_{12}N_2 - c_1b_{11}N_1^2 - c_1b_{12}N_2N_1 = 0$$

Nous écrivons N_2 en fonction de N_1 :

$$N_2(h_1 = 0) = \frac{c_1 b_{11} N_1^2 - (b_{11} - a_1) N_1 - r_1}{b_{12} (1 - c_1 N_1)}$$
$$N_2(h_1 = 0) = \frac{r + (b_{11} - a_1) N_1 - c_1 b_{11} N_1^2}{b_{12} (c_1 N_1 - 1)}$$

Cette expression présente une discontinuité en $N_1 = \frac{1}{c_1}$, pour le f_1 - nullcline et en $N_2 = \frac{1}{c_2}$ pour le nullcline f_2 . A ce point de discontinuité, le taux de croissance de la population 1 est :

$$h_1(N_1 = \frac{1}{c_1}) = r_1 - \frac{a_1}{c_1}$$

Pour avoir une croissance bornée, il faut que : $c_1 \leq \frac{a_1}{r_1}$

Nous remarquons que le paramètre $\frac{1}{c_1}$ joûe le rôle de la capacité limite comme pour le modèle logistique. La même condition doit être vérifiée pour la population 2 i.e : $c_2 \leq \frac{a_2}{r_2}$

Sous ces conditions on peut définir un rectangle limité par : $N_1 = 0, N_2 = 0, N_1 = \frac{1}{c_1}, N_2 = \frac{1}{c_2}$, tels que les vecteurs de flux ne pointent jamais hors du rectangle, et par conséquent la croissance est limité. L'intersection des deux nullclines définit la solution stationnaire, comme l'équation (3.12) a des expressions non linéaires, il peut y avoir plusieurs solutions à l'intérieur du rectangle.

3.2.2 Simulation numérique

3.2.2.1 Modèle avec une population

Considérons l'équation suivante :

$$\frac{dN}{dt} = N[(r+bN) - (a+cbN)N]$$

On donne à cette équation deux conditions initiales différentes :

- 1. $N_1(0) = 15$
- 2. $N_1(0) = 5$

Avec : r = 0.1, b = 0.015, c = 0.05, a = 0.005

Comme r et b sont du même signe, donc d'après la section précédente, les deux solutions stationnaires existent : N_{-}, N_{+} . Pour cet exemple, on obtient après calculs :

$$N_- = -6.667$$
$$N_+ = 2 \times 10^1$$

La seule solution positive dans ce cas est N+. Comme r = 0.1 > 0, d'après les hypothèses sur la stabilité énoncées dans la section précédente : le point trivial est instable et la solution stationnaire N_+ est stable.

Nous introduisons maintenant un changement dans l'interaction intraspécifique b: b = -0.015, . Dans ce cas r et b sont de signe différent, d'après l'hypothèse précédente, il faut vérifier la condition suivante :

$$c \le \frac{(b-a)^2}{4 \mid rb \mid}$$

Pour cet exemple, cette condition est vérifiée. En effet :

$$0.005 \le 4 \times 10^{-2}$$

Donc les deux solutions stationnaires existent, par un calcul simple on obtient :

$$N_{-} = 2 \times 10^1 \tag{3.13}$$

$$N_{+} = 6.667 \tag{3.14}$$

On remarque que $N_+ < N_-$

On voit que le changement dans le signe de l'interaction intraspécifique "b" fait un changement dans la dynamique du système. En effet pour une interaction intraspécifique positive "coopération", la population tend vers sa capacité limite, et avec une interaction intraspécifique négative "compétition" nous avons une nouvelle solution stationnaire N_- , " $N_+ < N_-$ ", par conséquent la population tend vers sa capacité limite avec des valeurs inférieures.

Considérons maintenant la même équation avec un changement suivant :

$$N_1(0) = 13N_2(0) = 50$$

$$r = -0.1, b = 0.005, c = 0.005, a = 0.0005$$

pour cet exemple, d'après les calculs :

$$N_{-} = 2.597 \times 10^1 \tag{3.15}$$

$$N_{+} = 1.54 \times 10^2 \tag{3.16}$$

La seule solution existe au sens biologique est N_- , comme r = -0.1 < 0, donc le point trivial est stable, et N_- est instable. Nous introduisons encore un changement pour le signe de l'interaction intraspésifique "b" : b = -0.005 avec . Après calculs on obtient :

$$N_{-} = 2.369 \times 10^2 \tag{3.17}$$

$$N_{+} = -1.689 \times 10^{1} \tag{3.18}$$

Nous remarquons, une nouvelle solution N_+ , avec des valeurs supérieures à N_- . Par conséquent, la population tend vers sa capacité limite au dessus de la solution stationnaire N_- , et elle tend à disparaître au dessous de cette solution.

Dans ce cas, cet exemple représente un scénario dit "effet Allee" (cf figure (3.1)).



FIGURE 3.1 – Taux de croissance d'une population soumise à un effet Allee. L'effet Allee faible n'entraine pas de taux de croissance négatif en petite densité. L'effet Allee fort va amener un taux de croissance négatif pour une densité de population inférieure au seuil Allee ρ (cf [9]).

Remarquons que le changement du signe de l'interaction intraspécifique "b" crée un changement radical dans le comportement du système. Nous concluons que b est un paramètre de bifurcation.



FIGURE 3.2 – Évolution de la population pour une population avec interaction intraspécifique. Taux de croissance négatif (a et b), r = -0, 1, avec une interaction intraspécifique positive b = 0,005 et c = 0,005. Taux de croissance positif (c et d), r = 0, 1, avec intra- interaction spécifique b = -0,015 et c = 0,05

Dans la figure (3.2) nous représentants en haut le vecteur vitesse $\frac{dN_1}{dt}$, et en bas l'évolution temporelle de la taille de la population $N_1(t)$ en fonction de t. Les points oranges et verts représentent la condition initiale de chaque évolution dans le graphe inférieure.

Dans la figure (3.2) à gauche en haut le taux de croissance r est négatif et le coefficient d'interaction intraspécifique b est positif. Dans ce cas, la solution stationnaire intermédiaire N_{-} joue le rôle d'un seuil de population, car en dessous de cette solution, la population s'éteint (population bleu sur la figure (3.2) à gauche en bas), tandis que au dessus de cette solution, la population tend à sa capacité limite (population en orange (figure (3.2) à gauche en bas))

Dans la figure (3.2 à droite en haut), le taux de croissance r est positif, et le taux d'interaction b est négatif, dans ce cas, le système évolue vers la solution stationnaire intermédiaire N_+ à cause de l'interaction intraspécifique négative.(figure(3.2) à droite en bas)

3.2.2.2 Modèle avec deux populations

Considérons le système "proie-prédateur" suivant :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 [(0.15 + 0.0028N_1 - 0.0034N_2) - (a_1 + 1.4 \times 10^{-5} \ N_1 - 1.7 \times 10^{-5} \ N_2)N_1] \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 [(-0.15 + 0.0005N_2 + 0.0072N_1) - (a_2 + 2.5 \times 10^{-6} \ N_2 + 3.6 \times 10^{-5} \ N_1)N_2] \\ (3.19) \end{cases}$$

Nous donnons à cet exemple deux conditions initiales différentes :

$$N_1(0) = 40 \ et \ N_2(0) = 50$$

avec :

$$r_1 = 0.15, r_2 = -0.15, b_{11} = 0.0028, b_{12} = -0.0034, b_{21} = 0.0072$$

 $b_{22} = 0.0005, a_1 = 0.0007, a_1 = 0.0008, a_2 = 0.00075, c_1 = c_2 = 0.005$

Le modèle (3.19), comme nous l'avons déjà mentionné admet un point stationnaire trivial correspondant à l'extinction (0,0), et deux solutions stationnaires qui correspondent à l'extinction partielle : $(\frac{1}{c_1}, 0) (0, \frac{1}{c_2})$. Pour cet exemple, concernant la stabilité de ces points on trouve :

Pour l'origine on a :

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} 0.15 & 0 \\ 0 & -0.15 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres sont donc de signes différents ($\lambda_1 = 0.15 > 0, \lambda_2 = -0.15 < 0$), par conséquent le point (0,0) est un point selle.

Pour les deux points $(\frac{1}{0.005}, 0), (0, \frac{1}{0.005})$ on a :

$$J\left(\begin{array}{cc} \frac{1}{0.005}, 0\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc} -7.4 \times 10^{-2} & 0\\ 0 & -1.29\end{array}\right)$$

Par conséquent $(\frac{1}{0.005}, 0)$ est un point asymptotiquement stable.

$$J\left(\begin{array}{c}0,\frac{1}{0.005}\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc}-8.3\times10^{-1}&0\\0&5\times10^{-2}\\\end{array}\right)$$

Par conséquent $(0, \frac{1}{0.005})$ est un point selle(instable).

Concernant les solutions stationnaires correspondant à la coexistence, le modèle (3.19) peut admettre plusieurs solutions deux de ces solutions sont des solutions stationnaires à cause de l'introduction des deux interaction intraspécifiques

$$b_{11} = 0.0028, b_{22} = 0.0005$$

qui sont soit des points selles ou des nœuds stables.

Pour la valeur de $a_1 = 0.0008$ la condition de bornitude de la croissance de la population est vérifiée. En effet :

$$0.005 \le \frac{0.0008}{0.15} = 0.0053$$

De même pour $a_2 = -0.00075$. Or concernant $a_1 = 0.0007$ cette condition n'est pas vérifiée, en effet :

$$0.005 \le \frac{0.0007}{0.15} = 0.0046$$



FIGURE 3.3 – Nullclines et espace de phase pour un syst. antagoniste proie-prédateur où les deux populations coopèrent de manière intraspécifique. Les lignes pointillées représentent Ni = 1/ci, et les traits pleins sont les nullclines (orange pour N_2 et noir pour N_1). (a) $a_1 = 0,0008$ remplit la condition $a_1 > c_1r_1$, et le flux, les lignes à l'intérieur du rectangle, ne pointent pas hors de cette région. (b) $a_1 = 0,0007 < c_1r_1$, et certaines lignes de flux sortent du rectangle. $r_1 = 0,15, r_2 = -0,15, b_{11} = 0,0028, b_{12} = -0,0034, b_{21} = 0,0072, b_{22} = 0,0005, a_2 = 0,00075$; $c_1 = c_2 = 0,005$. (cf. [24])

En analysant cette simulation à partir de la figure (3.3), nous remarquons que l'intersection des nullclines (lignes noires pour la population N_1 et les lignes oranges pour la population N_2) représente le point stationnaire sous forme de points rouges, peu d'entre eux sont stables, séparés par un point selle. Pour la figure (3.3)(a), les conditions pour la bornitude de la croissance de la population sont vérifiées, par conséquent les lignes de flux pointent à l'intérieur du rectangle.

Pour la figure (3.3)(b), les conditions de bornitude ne sont plus satisfaites, ce système de "proie prédateur", comme nous l'avons étudié dans le chapitre 2, admet une solution stationnaire spirale stable on $(N_1 = 42 \ et \ N_2 = 79)$, ainsi nous remarquons que l'interaction intraspécifique "coopération" émerge une nouvelle solution stable à une population plus élevée $(N_1 = 200 \ et \ N_2 = 164)$, nous notons donc que même si la condition de bornitude pour la croissance de la population n'est pas satisfaite, le système est également borné et stable à l'extérieur du rectangle. Remarquons que lorsque nous avons étudié ce genre de modèle dans le chapitre 2, nous avons constaté que ce dernier admet trois solutions stationnaires : un point trivial instable , un point stationnaire corespond à l'extinction partielle et un foyer attractif, or l'introduction des interactions intraspécifiques, provoque un changement dans la dynamique du système ,telle que nous avons constaté l'émergence de nouvelles solutions, qui peuvent être stables, ce qui conduit à la stabilité du système.

3.3 Conclusion

Au début de ce chapitre, nous nous demandions jusqu'à quel point un modèle de dynamique des populations devrait être simple. Pour aborder la discussion nous avons introduit les interactions intraspécifiques pour inclure de nouveau termes. Cette modification a introduit deux nouveaux termes $(b_{ii}N_i^2)$ et $(-c_ib_{ii}N_i^3)$ représentant les interactions intraspécifiques. Nous avons ensuite généralisé le modèle autorisant les paramètres d'interactions (b_{ij}) , comme étant des interactions positives ou négatives.

Le terme cubique offre une compréhension intéressante concernant le comportement du point de vue mathématique. En effet, des termes d'ordre élevé peuvent introduire de nouvelles solutions stationnaires, mais il est nécessaire que ces solutions soient réalisables, et bien sûr avec une signification écologique claire. Le principal avantage de ce modèle général est qu'il peut être utilisé pour décrire n'importe quel régime écologique.

Conclusion et Perspectives

Nous avons présenté dans cette étude les différents modèles de dynamique des populations en biomathématique, où nous avons soulevé la problématique du choix du modèle "simple ou complexe", "discret ou continu", tout dépend de la signification réelle des résultats.

Nous avons expliqué cela plus dans le chapitre 3 où nous nous somme intéressés à un modèle générique avec des interactions intraspécifiques. Nous avons procédé à l'analyse qualitative du comportement du système (solutions réalisables, points d'équilibre et stabilité), puis nous avons réalisé la simulation numérique de ce modèle dans le cas d'une population, et de deux populations.

Comme perspectives, il serait intéressant d'étudier notre système dynamique général en incluant :

- les interactions interspécifiques;
- des facteurs externes, représentant les paramètres de l'environnement écologique, ce qui conduit à introduire des équations différentielles stochastiques dans le système dynamique.

Nous comptant également généraliser ce modèle pour le cas de n populations avec $n \geq 3$.

Bibliographie

- M. Aladwani and S. Saavedra, Is the addition of higher-order interaction in ecological models increasing the understanding of ecological dynamics Mathematical biosciences, vol 315, 10822, 2019.
- [2] P. Auger, Ch.Lett et J. Poggiale, Modélisation mathématique en écologie : cours et exercices corrigés, Dunod, Paris, 2010.
- [3] Seigneur Agathe, Les bifurcations de l'application logistique, Septembre 2012
- [4] N. Bacaër, Verhulst et l'équation logistique en dynamique des populations, European Communications in Mathematical and Theoretical Biology 10 (2008), pp 24-26, 2008.
- [5] E. Bairey, E. D. Kelsic, and R. Kishony, High-order species interactions shape ecosystem diversity, Nature communications, Vol 7, no 1, pp 1-37, 2016.
- [6] J. Bascompte, Disentangling the web of life, Science, vol 325, no 5939, pp 416-419, 2009.
- [7] J. Bascompte, Mutualistic networks, frontiers in ecology and the environment, vol 7, no.8, pp 429-436, 2009.
- [8] U. Bastolla and al., the architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity, Nature, vol 458, no 7241, pp 1018-1020, 2009.
- [9] Courchamp, Franck, Ludek Berec, and Joanna Gascoigne, Allee Effects in Ecology and Conservation (Oxford, 2008; online edn, Oxford Academic, 1 May 2008), https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001, accessed 7 Sept. 2022.
- [10] A. M. Dean, A simple model of mutualism, the american naturalist, vol 121, no 3, pp 332-343, 2014.
- [11] R. L. Devaney, An introduction to chaotic dynamical systems, Addison-Wesley, 1989.
- [12] G. S. De Souza, A. Abebe, E. Kwessi, Mini-course of Functional analysis, Auburn University, 2011.
- [13] H. O. Fattorini, The Cauchy problem, University of California, Los Angeles, 1984.
- [14] J. Garcia-algarra, J. galeano, J.M. Pastor, J.M. Iriondo, and J. J. Rarnasco, Rethinking the logistic approach for population dynamics of mutualistic interactions, Journal of theoretical biology, vol 363, pp. 332-343, 2014.
- [15] H. Hammouri and J.C. Marques, Stabilization of homogeneous bilinear systems, Appl. Math. Letters, 7, pp. 23-28, 1994.
- [16] O. Henaoui, Étude d'un modèle mathématique modélisant la compétition entre deux sous populations, Université de Tlemcen, Janvier 2013.

- [17] G. Julia, Le modèle de verhulst, 2020, https ://gjmaths.pagespersoorange.fr/contenu/modeleverhulst.pdf (accédé le 11/06/2021).
- [18] A. D. Letten and D.B. Stouffer, The mechanistic basis for higher-order interactions and non-additivity in competitive communities, Ecology Letters, Vol. 22-no.3, pp.423-436, 2019.
- [19] A. J. Lotka, Elements of physical biology, Williams and Wilkis company, Baltimore, MD. USA, 1925.
- [20] Gh. Mdjidi, I.Rahal, Système d'équations Lotka-volterra et modèle prédateurproie, Faculté des sciences exactes, Université HAMMA LAKHDAR D'EL OUED, 2018/2019.
- [21] O. Perru, Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, Philosophia Scientiæ, 15 (3), pp 223–251, 2011.
- [22] M. N. Qureshi, A. Q. Khan, and Q. Din, Asymptotic behavior of a Nicholson-Bailey model. Advances in Difference Equations, 2014(1), 1-11.
- [23] J. P. Raymond, Systèmes différentiels, résumé de cours, Université Paul Sabatier, 1999.
- [24] L. Stucchi, Juan Manuel Pastor, Javier Garcı´a-Algarra, and Javier Galeano, A General Model of Population Dynamics Accounting for Multiple Kinds of Interaction, Volume 2020, Wiley, Article ID 7961327, https://doi.org/10.1155/2020/79613
- [25] K.Tribut, Yvan Duron, Dossier de modélisation, Modèles proie-prédateur, 7 mai 2013,
- [26] U. Ufuktepe, O. Akmn, S. Kapçak, Stability analysis of the beddington Model with allee effect, Applied mathematics et information sciences, january 2015.
- [27] P. F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, Correspondance Mathématique et Physique, vol. 10, pp. 113–117, 1838.
- [28] V. Volterra, fluctuations in the abundance of a species considered mathematically, Nature, Vol. 118, No 2972, pp. 558-560, 1926.
- [29] G. N. Watson, Complex integration and Cauchy's theorem, New york, 2013.
- [30] D. H. Wright, A simple stable model of mutualism incorporating handling time, the american naturalist, vol 134, No 4, pp 664-667, 1989.

Annexes

Annexe A

Solutions d'un système linéaire en dimension 2

Soit un système de deux équations différentielles ordinaires :

$$\begin{cases} \frac{dy_1}{dt} = a_{11}y_1 + a_{12}y_2\\ \frac{dy_2}{dt} = a_{21}y_1 + a_{22}y_2 \end{cases}$$
(3.20)

Nous pouvons réécrire ce système sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} \frac{dy_1}{dt} \\ \frac{dy_2}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}$$

Avec

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ & & \\ & a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

Nous allons rechercher la solution de ce système pour une condition initiale donnée :

$$y_1(0) = y_{10}$$

 $y_2(0) = y_{20}$

La méthode utilisée ci-après se base sur 3 étapes :

- $1^{\rm \acute{e}re}$ étape : mise sous la forme de Jordan de la matrice A après un changement de base convenable
- $2^{\grave{\mathsf{e}}\mathsf{me}}$ étape : résolution de la matrice dans la nouvelle base
- 3^{eme} étape : retour dans la base initiale

Rappelons que les valeurs propres d'une matrice A vérifient l'équation suivante :

 $Av = \lambda v$

Avec λ est la valeur propre de la matrice A et v est un vecteur propre associé à cette valeur propre. Les valeurs propres sont solutions de l'équation suivante :

$$det(A - \lambda I) = 0 \Leftrightarrow \begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{vmatrix} = 0 \Leftrightarrow (a_{11} - \lambda)(a_{22} - \lambda) - a_{12}a_{21} = 0$$

Après un simplification nous obtenons :

$$\lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0$$

 $\operatorname{Posons}\,:\,$

$$trA = a_{11} + a_{22}$$
$$detA = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

Par conséquent :

$$det(A - \lambda I) = 0 \Leftrightarrow \lambda^2 - trA + detA = 0$$

Le discriminant associé à cette équation est :

$$\Delta = (trA)^2 - 4detA$$

La mise de la matrice A sous l'une des quatre formes réelles dites de Jordan est possible en fonction du signe du discriminant Δ et avec un changement de base convenable.

Formes réelles de Jordan des matrices de dimension 2

Si
$$\Delta > 0, J = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ & & \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$$

Dans ce cas, la matrice est diagonalisable, elle admet deux valeurs propres réelles distinctes $(\lambda_1 \neq \lambda_2)$. La matrice de changement de base à utiliser est la suivante :

$$p = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ & & \\ & m_{21} & m_{22} \end{pmatrix}$$

Avec:

$$m_1 = \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix}, \qquad m_2 = \begin{pmatrix} m_{12} \\ m_{22} \end{pmatrix}$$

 (m_1, m_2) sont les vecteurs propres associées aux valeurs propres (λ_1, λ_2) respectivement. La relation entre la matrice J sous la forme de Jordan et la matrice A est donc la relation habituelle pour un changement de base d'une application linéaire :

$$J = p^{-1}Ap$$

Dans la nouvelle base, le système s'écrit sous la forme suivante :

$$\left(\begin{array}{c} \frac{du}{dt}\\\\ \frac{dv}{dt}\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc} \lambda_1 & 0\\\\ 0 & \lambda_2\end{array}\right) \left(\begin{array}{c} u\\\\ v\end{array}\right)$$

Ce qui implique :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \lambda_1 u\\ \frac{dv}{dt} = \lambda_2 v \end{cases}$$

La solution de ce système est :

$$\begin{cases} u(t) = u_0 e^{\lambda_1 t} \\ v(t) = v_0 e^{\lambda_2 t} \end{cases}$$

Où u_0, v_0 sont des constantes.

Revenons à la base de départ, la solution du système (3.20) est :

$$\begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

Après développement on obtient :

$$y_1(t) = m_{11}u_0e^{\lambda_1 t} + m_{12}v_0e^{\lambda_2 t}$$

$$y_2(t) = m_{21}u_0e^{\lambda_1 t} + m_{22}v_0e^{\lambda_2 t}$$

que nous pouvons écrire sous forme matricielle suivante :

$$\begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \end{pmatrix} = u_0 \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix} e^{\lambda_1 t} + v_0 \begin{pmatrix} m_{12} \\ m_{22} \end{pmatrix} e^{\lambda_2 t}$$

avec u_0, v_0 sont des constantes déterminées par les conditions initiales y_{10} et y_{20} $\begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \end{pmatrix}$

Si
$$\Delta = 0, J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$$

Dans ce cas, la matrice peut être mise sous forme triangulaire, elle admet une valeur propre réelle et double λ_0 . La matrice de changement de base à utiliser est la suivante :

$$p = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix}$$
avec $m_0 = \begin{pmatrix} m_{10} \\ m_{20} \end{pmatrix}$
 $m = \begin{pmatrix} m_1 \\ m_2 \end{pmatrix}$
 m_0 est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_0

 m_0 est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_0 , et m est un vecteur propre linéairement indépendant de m_0 .

Dans cette nouvelle base, le système s'écrit :

$$\left(\begin{array}{c} \frac{du}{dt}\\\\\frac{dv}{dt}\end{array}\right) = \left(\begin{array}{cc} \lambda_0 & 1\\\\0 & \lambda_0\end{array}\right) \left(\begin{array}{c} u\\\\v\end{array}\right)$$

Ce qui implique :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \lambda_0 u + v \\ \frac{dv}{dt} = \lambda_0 v \end{cases}$$
(3.21)

La seconde équation du système (3.21) peut être résolue facilement :

$$v(t) = \gamma e^{\lambda_0 t} \tag{3.22}$$

Avec γ est une constante.

En remplaçant l'équation (3.22) dans la première équation du système (3.21) on obtient :

$$\frac{du}{dt} = \lambda_0 u + \gamma e^{\lambda_0 t}$$
$$\Leftrightarrow \frac{du}{dt} - \lambda_0 u = \gamma e^{\lambda_0 t}$$

La solution de cette dernière équation est :

$$u(t) = (\gamma t + \delta)e^{\lambda_0 t}$$

La solution du système (3.20) s'obtient par retour dans la base d'origine :

$$\begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (\gamma t + \delta)e^{\lambda_0 t} \\ \gamma e^{\lambda_0 t} \end{pmatrix}$$

Après développement on obtient :

$$\begin{cases} y_1(t) = e^{\lambda_0 t} (m_{10}(\gamma t + \delta) + m_1 \gamma) \\ y_2(t) = e^{\lambda_0 t} (m_{20}(\gamma t + \delta) + m_2 \gamma) \end{cases}$$

Où γ et δ sont des constantes.

Si
$$\Delta < 0, J = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

Dans ce cas, la matrice n'est pas diagonalisable, elle admet deux valeurs propres conjuguées $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$. La matrice de changement de base à utiliser est la suivante :

$$\left(\begin{array}{cc} b_1 & a_1 \\ & & \\ b_2 & a_2 \end{array}\right)$$

Avec $m_{1,2} = a \pm ib$ les vecteurs propres associés aux valeurs propres $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$, où :

$$a = \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix}$$

sont deux vecteurs à composantes réelles qui sont respectivement les parties réelles et conjuguées des vecteurs propres

Le système d'équations dans la base de Jordan s'écrit donc :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \alpha u - \beta v, \\ \frac{dv}{dt} = \beta u + \alpha v. \end{cases}$$

Pour la résolution de ce système, nous avons besoin d'un changement de variable. La méthode largement utilisée consiste à passer des coordonnées cartésiennes (u, v)aux coordonnées polaires (ρ, θ)

Posons :

$$\rho = \sqrt{u^2 + v^2} \tag{3.23}$$

$$\tan \theta = \frac{v}{u} \tag{3.24}$$

D'après (3.23) on a :

$$\rho^2 = u^2 + v^2$$

En dérivant cette équation nous obtenons :

$$2\rho \frac{d\rho}{dt} = 2u \frac{du}{dt} + 2v \frac{dv}{dt}$$
$$= u(\alpha u - \beta v) + v(\beta u + \alpha v)$$
$$= \alpha (u^2 + v^2) = \alpha \rho^2$$

En dérivant de la même manière l'équation (3.24) par rapport à t, on trouve :

$$\frac{d(\tan\theta)}{dt} = \frac{\frac{d\theta}{dt}}{\cos^2\theta} = \frac{\frac{dv}{dt}u - \frac{du}{dt}v}{u^2} = \frac{u(\beta u + \alpha v) - (\alpha u - \beta v)v}{u^2} = \frac{\beta(u^2 + v^2)}{u^2}$$
$$= (1 + \tan^2\theta)\beta$$

Par conséquent :

$$\beta = \frac{d\theta}{dt}$$

Donc le système de coordonnées polaires s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{d\rho}{dt} = \alpha\rho\\ \frac{d\theta}{dt} = \beta \end{cases}$$

Les solutions de ce système sont :

$$\begin{cases} \rho(t) = \rho_0 e^{\alpha t} \\ \theta(t) = \beta t + c \end{cases}$$

Avec ρ_0 et c sont des constantes. Les solutions (u(t), v(t)) dans la base de Jordan sont :

$$\begin{cases} u(t) = \rho(t)cos\theta(t) \\ v(t) = \rho(t)\sin\theta(t) \end{cases} \implies \begin{cases} u(t) = \rho_0 e^{\alpha t}cos(\beta t + c) \\ v(t) = \rho_0 e^{\alpha t}sin(\beta t + c) \end{cases}$$

La solution du système initial est :

$$\begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \rho_0 e^{\alpha t} \cos(\beta t + c) \\ \rho_0 e^{\alpha t} \sin(\beta t + c) \end{pmatrix}$$

Annexe. B

Méthode d'Euler explicite

Considérons le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f(y(t), t) & t \in [t_0, t_0 + T] \\ y(t_0) = y_0 & , y_0 \ donn\acute{e} \end{cases}$$
(3.25)

Nous supposons que ce système admet une solution unique $y \in C^1([t_0, t_0 + T], \mathbb{R}^d)$ Considérons une subdivision de l'intervalle de temps $[t_0, t_0 + T]$:

$$t_0 < t_1 < t_2 < \ldots < t_n < t_{n+1} < t_N = t_0 + T$$

Avec : $h = \frac{t_N - t_0}{N}$ représente la distance entre deux points successifs de la subdivision de l'intervalle $[t_0, t_0 + T]$. On a alors :

$$t_0 = t_0, t_1 = t_0 + h, t_2 = t_0 + 2h, \dots, t_n = t_0 + nh,$$

avec $0 \le n \le N$

L'objectif est de calculer des valeurs $(y_n)_{0 \le n \le N}$ qui soient de "bonnes" approximations de $(y(t_n))_{0 \le n \le N}$

a) Intégration de l'équation du système (3.25) :

$$\int_{t_n}^{t_{n+1}} \frac{dy}{dt} = \int_{t_n}^{t_{n+1}} f(y(t), t) dt$$
$$\Rightarrow y(t_{n+1}) - y(t_n) = \int_{t_n}^{t_{n+1}} f(y(t), t) dt$$

Nous procédons maintenant à une approximation en utilisant la méthode des rectangles à gauche :

$$y(t_{n+1}) \simeq y(t_n) + hf(y(t_n), t_n)$$

Nous pouvons poser comme formule de récurrence pour calculer les termes $(y_n)_{0 \le n \le N}$:

$$y_{n+1} = y_n + hf(y_n, t_n),$$

avec y_0 , donnée

b) Schéma d'Euler explicite :

$$\begin{cases} y_{n+1} = y_n + hf(y_n, t_n) \\ y(t_0) = y_0 \end{cases}$$