

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET  
POPULAIRE

UNIVERSITE ABOU BEKR BELKAID - TLEMCEM -

\*\*\*\*\*

Faculté des Sciences  
Département de Mathématiques

**Mémoire de Master**

**Option : Systèmes Dynamiques et Application à la Dynamique  
des Populations**

Stabilité d'un Modèle de  
Méta-population Structurée en âge

Présenté par :

*Mlle* **DIB FATIMA**

Soutenu le : 08/02/2015 devant la commission d'examen :

<i>M<sup>r</sup></i> <b>Moussaoui</b>	MCA à l'U.A.B.B-Tlemcen	<b>Président</b>
<i>M<sup>r</sup></i> <b>Miri</b>	MCA à l'U.A.B.B-Tlemcen	<b>Examineur</b>
<i>Mlle</i> <b>Benosman</b>	MCB à l'U.A.B.B-Tlemcen	<b>Encadreur</b>

Année universitaire : 2014 – 2015

## Remerciements

Je remercie mon Dieu qui m'a donné la volonté, la patience, et surtout la santé durant toutes mes années d'étude.

Mes profonds remerciements à mes parents qui m'ont encouragé, qui m'ont appris à travailler honnêtement, et m'ont réalisé tous les moyens afin d'apprendre.

J'exprime ma gratitude et ma reconnaissance à mes professeurs :

- Mlle Benosman mon encadreur pour son soutien incessant, pour ses conseils, sa patience, et surtout pour tout ce qui m'a appris. Je la remercie encore pour le sujet qu'elle m'a proposé.

- Mr Moussaoui pour son aide considérable qui m'a énormément touché, pour le courage qu'il m'a porté.

- Mr Miri pour son soutien inoubliable, ses indications, et ses idées claires et constructives qu'il m'a apprises.

Un grand merci aussi à tous mes collègues de l'option : Systèmes Dynamiques et Application à la Dynamique des Populations.

## Dedicace

Je dédie ce mémoire :  
A mes très chères parents.  
A ma soeur : Chahinèz.  
A mon frère : Ibrahim.  
A toute ma famille, surtout a mon mari : Zakarya  
A toutes mes amis est mes collègues  
A tous mes enseignants.

# Table des matières

1)	Modèle avec un seul patch . . . . .	3
2)	Modèle de Métapopulation . . . . .	3
3)	Modèle linéaire . . . . .	4
3.1)	Le modèle linéaire avec un seul patch : points d'équilibre et stabilité	6
3.2)	Le modèle linéaire multi-patch : points d'équilibre et stabilité . . . . .	7
4)	Un modèle non linéaire . . . . .	9
4.1)	Le modèle non linéaire avec un seul patch : points d'équilibre et stabilité . . . . .	11
4.2)	La stabilité de l'équilibre trivial . . . . .	11
4.3)	La stabilité de l'équilibre non trivial . . . . .	12
5)	Conclusion . . . . .	15
<b>Bibliographie</b>		<b>17</b>

## Introduction

L'étude présentée dans ce mémoire est une partie de l'article de M.L. de Castro, J.A.L. Silva, D.A.R. Just [4]. La survie et le mouvement des individus peuvent être en corrélation avec l'âge. Les modèles structurés en âge et en temps discret ont été bien étudiés depuis les travaux de Leslie. Une analyse de ces modèles est présentée par Caswell [2], tandis que certaines questions fondamentales de la stabilité, la bifurcation et l'oscillation des solutions ont été étudiées par Cushing [3], Levin et Goodyear [12], Silva et Hallam [16, 17], Wilkan et Majolhas [18]. Malgré la considération de la reproduction, la survie en fonction de l'âge et les mécanismes densité-dépendants, la formulation de ces modèles manque une caractéristique essentielle : la dispersion. Au cours des dernières années, plusieurs modèles de dynamique des populations incluent le mouvement spatial. Dans un modèle de métapopulation spatialement explicite, la population est répartie en patchs. La migration entre les patchs peut se réaliser avant ou après la reproduction des individus. Le rôle de la migration dans la dynamique des métapopulations a été bien étudié par Hastings [10], Lloyd [13], et Doebeli [5]. La dispersion a été mise en corrélation avec la persistance dans les modèles hôte-parasitoïde [8], et coexistence dans les systèmes d'espèces concurrentes [9]. Rohani et al. [15] ont montré que la migration ne joue aucun rôle dans la stabilité de l'état homogène, dans certains modèles de métapopulation d'une seule espèce. Maintenant, quelle est le rôle de la dispersion dans la dynamique des populations lorsque l'âge est un facteur du déclenchement des mouvements migratoires. Hastings [10] a étudié un modèle simple de 2-patch, où la fécondité dépend de la densité de la population, et la dispersion dépend de l'âge des individus. Dans ce mémoire, on présente un cadre général pour une espèce unique, dans un modèle de métapopulation structurée en âge. On étudie les propriétés de stabilité de ce modèle linéaire. Ensuite on présente un modèle non linéaire, en ajoutant le recrutement densité-dépendant.

## 1) Modèle avec un seul patch

On commence par présenter un modèle général. Pour simplifier, on considère les intervalles d'âge et de temps de même longueur, utiliser  $t = 1, 2, 3, \dots$  pour le temps et  $i = 1, 2, \dots, N$  pour marquer les classes d'âge.

Soit  $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction décrivant la dynamique de la population locale.

$$X_{t+1} = F(X_t) \quad (1)$$

où  $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^N)^T$ . La variable  $x_t^k$  représente la population de classe d'âge  $k$ , à l'instant  $t$ .

## 2) Modèle de Métapopulation

**Métapopulation** : c'est un concept écologique qui définit un ensemble d'individus, d'une même espèce, séparé spatialement et étant interconnecté par la dispersion.

Pour le modèle général de métapopulation, on considère un environnement composé de  $n$  patches identiques, étiquetés de 1 à  $n$ , et reliés par le mouvement migratoire. Chaque site est l'habitat d'une population structurée en âge, avec la dynamique décrite par l'équation (1) en l'absence de la dispersion (appelée parfois la population locale). On considère qu'à chaque pas de temps, un processus de migration commence dans chaque site. Ce processus est modélisé comme suit :

Une fraction  $\mu_k$  des individus, de classe d'âge  $k$ , d'un site donné  $i$  migre vers d'autres sites.

Le pourcentage de ces individus qui migrent du site  $i$  vers un site  $j$  est  $a_{ij}$ , autrement dit, une fraction  $a_{ij}\mu_k$  des individus, de classe d'âge  $k$ , migre d'un site  $i$  vers un site  $j$ .

Ainsi, la matrice  $A$  définit la matrice de connectivité, où  $a_{jj} = 0$  et  $\sum_{j=1}^n a_{ij} = 1$  pour tous

$i = 1, 2, \dots, n$ . Si on note le vecteur de la population du site  $j$  par  $X_t^j = (x_t^{1j}, x_t^{2j}, \dots, x_t^{Nj})^T$ , avec  $x_t^{kj}$  représente la population, de classe d'âge  $k$ , à l'instant  $t$ , alors le modèle de métapopulation peut être écrit comme suit :

$$X_{t+1}^j = (I - M)F(X_t^j) + \sum_{i=1}^n a_{ij}MF(X_t^i) \quad (2)$$

avec  $M = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_N)$ ;  $0 \leq \mu_k \leq 1$ ,  $k = 1, 2, \dots, N$ .

On définit  $B = A - I$ , alors l'équation (2) peut être réécrite comme suit :

$$X_{t+1}^j = F(X_t^j) + \sum_{i=1}^n b_{ij} MF(X_t^i). \quad (3)$$

Notons que  $\sum_{j=1}^n b_{ij} = 0$  pour tous  $i = 1, 2, \dots, n$ , par conséquent  $\lambda = 0$  est une valeur propre de la matrice  $B$  associée au vecteur propre  $[1, \dots, 1]^T$ .

Soient  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  les valeurs propres de  $B$ , avec  $\lambda_1 = 0$ .

Par une application du théorème de Gershgorin [11], toutes les valeurs propres de  $B$  se trouvent dans le disque de centre  $Z = -1$  et de rayon 1 dans le plan complexe, c'est-à-dire

$$\lambda_j \in \{\lambda \in \mathbb{C} : |\lambda + 1| \leq 1\}.$$

De plus, si on suppose que  $B$  est symétrique, cette écriture devient  $-2 \leq \lambda_j \leq 0$ . L'équation (3) peut être réécrite sous la forme matricielle suivante :

$$X_{t+1} = \phi(X_t) + M\phi(X_t)B \quad (4)$$

où

$$X_t = [x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n]$$

est la matrice de la population et

$$\phi(X_t) = [F(x_t^1), \dots, F(x_t^j), \dots, F(x_t^n)]$$

est l'opérateur de la dynamique locale.

### 3) Modèle linéaire

Comme exemple d'un modèle linéaire, on considère une espèce dominante femelles, on retrouve deux processus fondamentaux : la survie et la reproduction. La survie est le passage de l'individu d'une classe d'âge à la suivante, et elle est caractérisée par la probabilité  $P_i$ ,  $0 < P_i \leq 1$ , où  $i = 1, 2, \dots, N$ .  $P_i$  représente la probabilité qu'une femelle d'âge  $i$  atteigne la classe d'âge  $i + 1$ . Cette probabilité peut être dépendante de plusieurs facteurs. Dans cette partie, on considère qu'elle est constante. Par conséquent,

$$x_{t+1}^{i+1} = P_i x_t^i, \quad i = 1, 2, \dots, N - 1 \quad (5)$$

où  $x_t^i$  représente le nombre de femelles, de classe d'âge  $i$ , à l'instant  $t$ .

Pour estimer la densité dans la première classe d'âge, on étudie le processus de reproduction.

Soit  $f_i$  le taux de fécondité d'une classe d'âge  $i$ , c'est-à-dire le nombre de naissances produites par chaque femelle de classe d'âge  $i$ , alors

$$x_{t+1}^1 = \sum_{i=1}^N f_i x_t^i. \quad (6)$$

On considère que le taux de fécondité  $f_i$  est constant, alors les équations (5) et (6) peuvent s'écrire sous la forme matricielle suivante :

$$x_{t+1} = Lx_t \quad (7)$$

où  $x_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^N)^T$  et  $L$  est la matrice  $(N \times N)$  de Leslie suivante

$$L = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_{N-1} & f_N \\ P_1 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & P_{N-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (8)$$

La matrice  $L$  contient des éléments non nuls uniquement dans la première ligne et dans la sous diagonale. Pour simplifier, on suppose que  $f_N \neq 0$ . Concernant la version de la métapopulation présentée par l'équation 3, on peut prendre  $F(x) = Lx$ .

Maintenant, on définit quelques paramètres importants, associés à la matrice de Leslie. On note  $L_i$  la possibilité qu'un nouveau-né atteigne la classe d'âge  $i$

$$L_i = \prod_{j=1}^{i-1} P_j, \quad i = 2, \dots, N. \quad (9)$$

Par définition  $L_1 = 1$ . On exprime mathématiquement le nombre de reproduction de base  $R_0$  :

$$R_0 = \sum_{i=1}^N f_i L_i. \quad (10)$$



On démontrera que  $R_0$  joue un rôle important sur la stabilité du système (7).

En utilisant les paramètres  $L_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, N$  et  $R_0$ , on obtient la distribution de l'âge de fécondité, caractérisée par les constantes :

$$m_i = \frac{f_i L_i}{R_0}, \quad i = 1, \dots, N. \quad (11)$$

On peut vérifier que  $\sum_{i=1}^N m_i = 1$ .

### 3.1) Le modèle linéaire avec un seul patch : points d'équilibre et stabilité

Dans cette partie, on indique les propriétés de stabilité du modèle linéaire avec un seul patch. L'équilibre trivial  $(0, 0, \dots, 0)$  est le seul point d'équilibre de ce système.

La relation

$$Lv = \sigma v \quad (12)$$

où  $v = (v_1, v_2, \dots, v_N)^T$  est le vecteur propre, lié à la valeur propre  $\sigma$  de  $L = J(X^*)$ . On a l'équation caractéristique suivante, vérifiée par les valeurs propres de  $L$  :

$$\sum_{k=1}^N \frac{L_k f_k}{\sigma^k} = 1. \quad (13)$$

En utilisant l'équation ci-dessus, on obtient la condition de stabilité de l'équilibre trivial :

**Théorème 1.** *L'équilibre trivial  $X^* = (0, 0, \dots, 0)^T$  du modèle linéaire avec un seul patch  $X_{t+1} = LX_t$  est asymptotiquement stable si et seulement si  $R_0 < 1$ .*

**Preuve :**

Considérons la fonction auxiliaire

$$f(\sigma) = \sum_{k=1}^N \frac{L_k f_k}{\sigma^k}, \quad 0 < \sigma < \infty \quad (14)$$

$f$  est une fonction continue, monotone et décroissante sur  $(0, +\infty)$ , avec

$$\lim_{\sigma \rightarrow 0} f(\sigma) = \infty \text{ et } \lim_{\sigma \rightarrow \infty} f(\sigma) = 0.$$

Alors, par le théorème des valeurs intermédiaires, il existe un réel positif  $\sigma_1$  tel que  $f(\sigma_1) = 1$ . Comme  $\sigma_1$  est une valeur propre de  $J(X^*)$ , le système est stable seulement si  $\sigma_1 < 1$ . Si cette condition est satisfaite, on a

$$1 = f(\sigma_1) > f(1) = R_0,$$

D'autre part, soit  $R_0 < 1$  et  $\sigma = e^{\alpha+i\beta}$  une valeur propre de  $L$ , où  $\beta > 0$ , alors

$$\left| \sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha - ik\beta} \right| = 1.$$

Puisque

$$\left| \sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha - ik\beta} \right| \leq \left| \sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha} \right|$$

alors

$$\left| \sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha} \right| \geq 1.$$

Divisons l'expression ci-dessus par  $R_0$ , pour avoir

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right| \geq \frac{1}{R_0} > 1.$$

Comme  $\sum_{k=1}^N m_k = 1$ , il est nécessaire que  $e^{-\alpha} > 1$ , donc  $|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1$ , ce qui complète la preuve.

### 3.2) Le modèle linéaire multi-patch : points d'équilibre et stabilité

Dans ce cas, l'équation (3) devient

$$X_{t+1} = LX_t + MLX_t B. \quad (15)$$

Supposons que  $B$  est régulière, il existe une matrice inversible  $P$  telle que  $B = P\Lambda P^{-1}$ , où  $\Lambda = \text{diag}(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n)$  est la matrice des valeurs propres de  $B$ . On note que  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  sont des réels, par la symétrie de  $B$ .

On fait le changement de variables :

$$Y_t = X_t P \quad (16)$$

on obtient le système découplé

$$Y_{t+1} = LY_t + MLY_t \Lambda \quad (17)$$

qui s'écrit sous la forme vectorielle

$$y_{t+1}^j = (I + \lambda_j M) L y_t^j \quad (18)$$

où  $y_t^j$  est le vecteur représentant la population du site  $j$ , dans les nouvelles coordonnées.

L'analyse de stabilité du système (15) est équivalente à celle du système (17). Par conséquent, on peut supposer que  $B$  est une matrice diagonale.

La dynamique du modèle de Leslie, suivant la version de métapopulation, est donnée par :

$$X_{t+1}^j = (I + \lambda_j M) L X_t^j \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (19)$$

où  $X_t^j$  est le vecteur de la population du site  $j$ , défini dans la section 3. Notons que

$$I + \lambda_j M = \text{diag}(1 + \lambda_j \mu_1, \dots, 1 + \lambda_j \mu_N)$$

alors  $I + \lambda_j M$  est une matrice de Leslie. On définit

$$f_k = (1 + \lambda_j \mu_k) f_k; \quad k = 1, 2, \dots, N$$

$$L_1^j = L_1$$

et

$$L_k^j = L_k \prod_{i=2}^k (1 + \lambda_j \mu_i) \quad k = 2, \dots, N. \quad (20)$$

On définit par ailleurs

$$R_0^j = \sum_{k=1}^N f_k^j L_k^j, \quad j = 1, \dots, n. \quad (21)$$

Notons que les variables ci-dessus peuvent être négatives ou même complexes sans autre hypothèse sur  $B$ . On peut vérifier que les valeurs propres du  $j^{\text{me}}$  système dans (19) sont données par

$$\sum_{k=1}^N \frac{L_k^j f_k^j}{\sigma^k} = 1. \quad (22)$$

En remarquant que

$$|f_k^j| \leq f_k, \quad |L_k^j| \leq L_k, \quad |R_0^j| \leq R_0$$

où l'égalité est vérifiée pour  $j = 1$ , on énonce le résultat suivant :

**Théorème 2.** *La stabilité de l'équilibre homogène trivial, du modèle de métapopulation de Leslie (15), ne dépend que de la stabilité du modèle avec un seul patch. Autrement dit, l'équilibre homogène trivial est asymptotiquement stable si et seulement si  $R_0 < 1$ .*

**Preuve :**

Comme on l'observe, l'analyse de la stabilité des points d'équilibre de (15) est équivalente à celle du système (19), puisque on suppose que  $B$  est diagonalisable. Admettons que l'équilibre homogène est asymptotiquement stable.

Cela n'est possible que si le vecteur nul de dimension  $N$  est un équilibre stable pour chaque système en (19). Mais pour  $j = 1$ , cela se produit uniquement si  $R_0 < 1$ . Donc  $R_0 < 1$  est une condition nécessaire de stabilité asymptotique des équilibres triviaux. D'autre part, soit  $R_0 < 1$  et  $e^{\alpha+i\beta}$  une valeur propre du  $j^{me}$  système dans (19), où  $\beta > 0$ , alors

$$\left| \sum_{k=1}^N L_k^j f_k^j e^{-k\alpha - ik\beta} \right| = 1.$$

Comme

$$1 = \left| \sum_{k=1}^N L_k^j f_k^j e^{-k\alpha - ik\beta} \right| \leq \sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha}$$

alors

$$\sum_{k=1}^N L_k f_k e^{-k\alpha} \geq 1.$$

La division de l'expression ci-dessus par  $R_0$  donne :

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \geq \frac{1}{R_0} > 1.$$

Puisque  $\sum_{k=1}^N m_k = 1$ , il est nécessaire que  $e^{-\alpha} > 1$ , et il s'ensuit que

$$|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1.$$

#### 4) Un modèle non linéaire

Dans ce modèle, on considère l'existence d'une classe supplémentaire des nouveau-nés. Selon les espèces considérées, cette classe peut représenter les oeufs ou les larves. Cette répartition est effectuée parce que la croissance au cours de cette période est particulière, et sa durée aussi diffère des autres classes. Nous supposons que les individus de cette classe sont affectés par un recrutement densité-dépendant. C'est-à-dire que le taux de survie dans

cette classe dépend de la densité, représentée par une fonction  $g$ . La dynamique locale de ce système est donnée par

$$x_{t+1} = F(x_t) \quad (23)$$

où  $F$  est définie par

$$\begin{cases} F : \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}^N \\ x \rightarrow (F_1(x), \dots, F_N(x))^T, \end{cases} \quad (24)$$

où

$$\begin{aligned} F_1(x) &= \omega g(\omega) \\ F_k(x) &= \rho_{k-1} x^k; \quad k = 2, \dots, N \end{aligned} \quad (25)$$

et  $\omega$  représente la densité des nouveau-nés, qui est donnée par :

$$\omega = \sum_{k=1}^N f_k x^k.$$

On suppose que  $g$  vérifie les propriétés suivantes :

- 1)  $g(0) = 1$  ;
- 2)  $\lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$  ;
- 3)  $g'(x) < 0$  ;
- 4)  $\left(-\frac{xg'(x)}{g(x)}\right)' > 0$

Les trois premiers points indiquent que la probabilité de recrutement d'un individu est une fonction décroissante du nombre des individus de la classe  $\omega$ . Le quatrième point facilitera l'analyse de stabilité. Plusieurs exemples correspondent à ce genre de restrictions, comme le recrutement de Ricker [14]

$$g(x) = e^{-\alpha x} \quad , \quad \alpha > 0;$$

le recrutement de Hassell [7]

$$g(x) = \frac{1}{(1 + \alpha x)^\beta}, \quad \alpha, \beta > 0$$

Le recrutement de Beverton-Holt [1]

$$g(x) = \frac{1}{1 + \alpha x} \quad , \quad \alpha > 0.$$

Pour une meilleure compréhension des effets de dispersion par le modèle métapopulation, nous allons étudier la stabilité des équilibres dans le modèle avec un seul patch (23).

#### 4.1) Le modèle non linéaire avec un seul patch : points d'équilibre et stabilité

On peut vérifier que le système (23) possède deux points d'équilibre : le trivial, avec  $\omega^* = 0$  et  $x^* = (0, 0, \dots, 0)^T$ , et un non trivial, donné par

$$x^* = \omega^* g(\omega^*) (L_1, L_2, \dots, L_N)^T$$

ou  $\omega^*$  satisfait

$$g(\omega^*) = \frac{1}{R_0}. \quad (26)$$

Puisque  $g(x) \leq 1$ , on obtient  $R_0 > 1$ . L'égalité  $R_0 = 1$  implique  $g(\omega^*) = 1 \Rightarrow \omega^* = 0$ . Il en résulte que le système (23) admet un point d'équilibre non trivial si seulement si

$$R_0 > 1. \quad (27)$$

La matrice jacobienne de (23) est de la forme

$$J(x) = \begin{pmatrix} f_1 h'(\omega) & f_2 h'(\omega) & \cdots & f_{N-1} h'(\omega) & f_N h'(\omega) \\ P_1 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & P_{N-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (28)$$

où  $h(x) = xg(x)$ .

#### 4.2) La stabilité de l'équilibre trivial

Pour l'équilibre trivial, on peut vérifier que la matrice jacobienne prend la forme d'une matrice de Leslie [6]. Par conséquent, les propriétés de stabilité de l'équilibre trivial, pour ce modèle non linéaire, sont les mêmes que les propriétés de stabilité du modèle linéaire présenté précédemment.

**Théorème 3.** *L'équilibre trivial  $x^* = (0, 0, \dots, 0)^T$  du modèle non linéaire (23) est asymptotiquement stable si et seulement si  $R_0 < 1$ .*

### 4.3) La stabilité de l'équilibre non trivial

Pour l'équilibre non trivial  $x^* = \omega^* g(\omega^*)(L_0, L_1, \dots, L_{N-1})^T$ , en utilisant la relation (12), l'équation caractéristique devient

$$h'(\omega^*) \sum_{k=1}^N \frac{L_k f_k}{\sigma^k} = 1.$$

En divisant l'équation ci-dessus par  $R_0 h'(\omega^*)$ , on obtient

$$\frac{1}{R_0} \sum_{k=1}^N \frac{L_k f_k}{\sigma^k} = \frac{1}{R_0 h'(\omega^*)}.$$

Rappelons que

$$m_k = \frac{L_k f_k}{R_0},$$

on a

$$\sum_{k=1}^N \frac{m_k}{\sigma^k} = \frac{1}{R_0 h'(\omega^*)}. \quad (29)$$

En multipliant l'équation ci-dessus par  $-R_0 h'(\omega^*) \sigma^N$ , on obtient le polynôme caractéristique suivant

$$\rho(\sigma) = \sigma^N - \sum_{k=1}^N m_k R_0 h'(\omega^*) \sigma^{N-k}. \quad (30)$$

On peut prédire que les propriétés de stabilité des équilibres dépendent de

$$R_0 h'(\omega^*) = R_0 g'(\omega^*) \omega^* + 1$$

puisque  $R_0 h'(\omega^*)$  apparait presque dans tous les termes du polynôme caractéristique. Toutefois, étant donné une fonction de recrutement  $h$ , le paramètre qui définit la région de stabilité est  $R_0$ ; pour cette raison, l'utilisation de  $R_0 h'(\omega^*)$  ne convient pas au problème, puisque  $R_0 h'(\omega^*)$  est une fonction décroissante en  $R_0$ , et appartient à l'intervalle  $(-\infty, 1]$ , tandis que  $R_0$  est un paramètre dans  $(0, \infty)$ . On décrit les propriétés de stabilité à l'aide d'un paramètre  $H = H(R_0)$ , une fonction croissante dans  $(0, \infty)$ . On définit

$$H = -R_0 g'(\omega^*) \omega^*. \quad (31)$$

Les propriétés suivantes sont satisfaites :

-)  $H > 0$  puisque  $g'(x) < 0$  par hypothèse ;

-)  $H = H(R_0)$ ;

-)  $H$  est une fonction croissante, car on a supposé que

$$H'(\omega^*) = \left( -\frac{\omega^* g'(\omega^*)}{g(\omega^*)} \right)' > 0$$

ce qui implique que  $H$  est une fonction croissante en  $\omega^*$ , donc une fonction croissante en  $R_0$ . Par exemple, on peut vérifier que dans le cas du recrutement de Ricker ( $g(x) = e^{-\alpha x}$ ,  $\alpha > 0$ ) on a :  $H = \ln R_0$ .

De cette façon,  $R_0 h'(\omega^*) = 1 - H$ , et il sera possible d'établir la condition de stabilité pour  $x^* = \omega^* g(\omega^*) (L_1, L_2, \dots, L_N)^T$ , à l'aide du paramètre  $H$ , comme indiqué dans le résultat ci-dessous.

**Théorème 4.** *Soit  $R_0 > 1$ . Si  $0 < H < 2$ , l'équilibre non trivial  $x^* = \omega^* g(\omega^*) (L_1, L_2, \dots, L_N)^T$ , du modèle non linéaire (23) est asymptotiquement stable. Si  $0 < H < 1$  et  $m_k \neq 0$  pour deux classes consécutives, l'approche à l'équilibre est monotone, tandis que si  $1 < H < 2$  l'approche à l'équilibre est oscillatoire.*

**Preuve :**

Supposons que  $0 < H < 2$ . En utilisant (29) et représentant une valeur propre arbitraire de  $J(x^*)$  par  $e^{\alpha+i\beta}$ , il s'ensuit que

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha - ik\beta} \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| > 1.$$

Mais

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha - ik\beta} \right| \leq \left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right|$$

ainsi

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right| > 1.$$

Rappelons que  $\sum_{k=1}^N m_k = 1$ , il est nécessaire que  $e^{-\alpha} > 1$ , donc  $|e^{\alpha+i\beta}| = e^\alpha < 1$ , ce qui garantit la stabilité de l'équilibre non trivial. Maintenant,

- Supposons que  $0 < H < 1$ . On définit la fonction auxiliaire  $f$  par

$$f(\sigma) = \sum_{k=1}^N \frac{m_k}{\sigma^k}.$$



Ainsi  $\sigma_1$  est une valeur propre réelle de  $J(x^*)$  si seulement si  $f(\sigma_1) = \frac{1}{1-H}$ . Dans ce cas, on a  $\frac{1}{1-H} > 0$ ; puisque  $f(\sigma)$  est continue, monotone et décroissante sur  $(0, \infty)$ , avec

$$\lim_{\sigma \rightarrow 0} f(\sigma) = \infty \text{ et } \lim_{\sigma \rightarrow \infty} f(\sigma) = 0$$

il existe un unique  $\sigma_1$  tel que  $f(\sigma_1) = \frac{1}{1-H}$ . De plus,  $\sigma_1$  est la valeur propre dominante de  $J(x^*)$  : notons  $\sigma_1$  par  $e^\gamma$ , et  $e^{\alpha+i\beta}$  toute autre valeur propre de  $J(x^*)$ , où  $\beta > 0$  et  $\beta \neq 2\pi, 4\pi, \dots$ . La partie réelle de  $f(e^{\alpha+i\beta})$  doit satisfaire

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta = \frac{1}{1-H}.$$

De même

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} = \frac{1}{1-H}.$$

Ainsi

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| = \left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \right|.$$

Comme

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta \right| \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} |\cos k\beta| \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha},$$

alors

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \Rightarrow e^\alpha \leq e^\gamma.$$

Un dernier détail doit être mentionné : l'égalité est satisfaite si seulement si  $\alpha = \gamma$  et  $\beta = \pi, 3\pi, \dots$ . Dans ce cas,  $e^{\gamma+i\beta}$  représente une valeur propre réelle négative de  $J(x^*)$ , avec une valeur absolue égale à  $\sigma_1$ . Mais puisque  $m_{k+1} > 0$  pour un certain  $k$ , la valeur  $\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \cos k\beta \right|$  est différente de  $\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma}$  et donc différente de  $\frac{1}{1-H}$ .

Supposons maintenant que  $1 < H < 2$ . Dans ce cas,  $\frac{1}{1-H} < -1$ . Puisque  $f$  est strictement positive pour  $\sigma > 0$ , les valeurs propres de  $J(x^*)$  sont complexes ou négatives, ce qui implique que l'approche à l'équilibre est oscillatoire.

Notez que si les femelles donnent naissance une seule fois, alors  $m_k = 1$ , pour un  $k$  donné, et  $m_i = 0$ , pour  $i \neq k$ . L'équation caractéristique (29) devient

$$\frac{1}{\sigma^k} = \frac{1}{1-H},$$

ce qui implique  $|\sigma| < 1 \Leftrightarrow 0 < H < 2$ . Cela montre que le théorème 2 ne peut être développé sans d'autre information sur les paramètres  $m_1, m_2, \dots, m_N$ . Il est intéressant

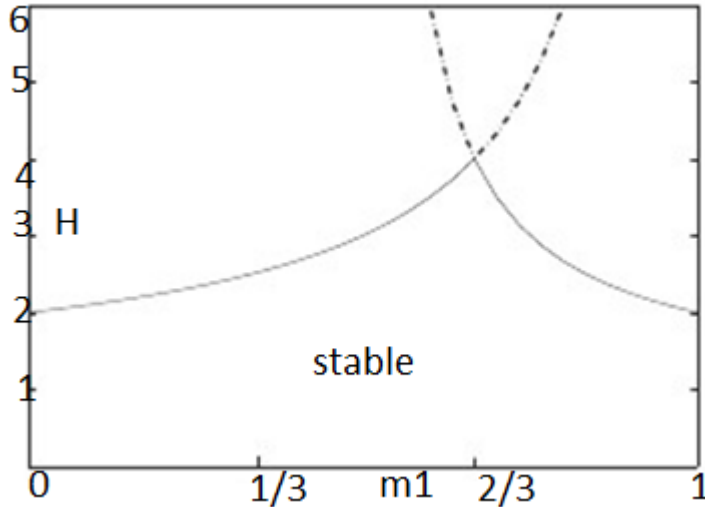


FIGURE 1 – Région de stabilité de l'équilibre non trivial avec deux classes d'âge, limitée par les courbes  $H = 0$ ,  $H = 1 + \frac{1}{1-m}$  et  $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$ .

de remarquer dans le cas de recrutement de Beverton-Holt ( $g(x) = \frac{1}{1+\alpha x}$ ,  $\alpha > 0$ ) que  $0 < H < 1$ , ce qui assure la stabilité de l'équilibre non trivial.

Si on considère peu de classes d'âge, la détermination de la région de stabilité de l'équilibre non trivial serait plus facile. En effet, pour deux classes d'âge, on peut vérifier que la région

$$H < 1 + \frac{1}{1-m_1} \text{ et } H < 1 + \frac{1}{2m_1-1} \quad (32)$$

est la région de stabilité d'équilibre non trivial  $w^*g(w^*)(L_1, L_2)$ , représentée dans la figure 1.

## 5) Conclusion

Dans ce mémoire, on a présenté un modèle de métapopulation, structurée par âge. Deux versions principales sont proposées : un modèle linéaire, et un modèle non linéaire qui représente l'interaction entre les classes d'âge, ou bien entre les patches. On a supposé que cette interaction se produit de façon linéaire, ce qui signifie que la migration, d'une classe vers une autre, est indépendante de la densité des individus. Le modèle de métapopulation linéaire, avec un seul patch ou multi-patch, admet seulement l'état d'équilibre trivial. Cet état est asymptotiquement stable si  $R_0 < 1$ . Le modèle de métapopulation non

linéaire, avec un seul patch ou multi-patch, admet deux états d'équilibre. Un état d'équilibre trivial, qui est asymptotiquement stable si  $R_0 < 1$ . Un état d'équilibre non trivial, qui est asymptotiquement stable si  $R_0 > 1$  et  $0 < H < 2$ . Par ailleurs, lorsque  $0 < H < 1$ , l'approche à cet état d'équilibre serait monotone, sous certaines conditions. Dans le cas  $1 < H < 2$ , l'approche à cet état d'équilibre serait oscillatoire.

# Bibliographie

- [1] Beverton, R.J.A., Holt, S.J. : On the dynamics of exploited fish populations Fish. Invest.Minist. Agric. Fish Food (UK) Ser II 19, 1-533 (1957)
- [2] Caswel, H. : Matrix population models : construction, analysis, and interpretation. Sinauer, Sunderland-MA, 1989.
- [3] Cushing, J.M. : Nonlinear matrix models and population dynamics. Nat. Resour. Model 2, 539-580 (1988).
- [4] de Castro, M.L. , Silva, J.A.L., Just, D.A.R. : Stability in an age-structured metepopulation model. J. Math. Biol. 52, 183-208 (2006)
- [5] Doebeli, M. : Dispersal and dynamics. Theor. Pop. Biol. 47, 82-106 (1995)
- [6] Hanski, I., Gilpin, M.E. : Metapopulation Biology : Ecology Genetics and Evolution. Academic Press, London, 1997.
- [7] Hassell, M.P. : Density-dependence in single species populations. J. Anim. Ecol. 44, 283-295 (1975)
- [8] Hassell, M.P., Commins, H.N., May, R.M. : Spatial structure and chaos in insect population dynamics. Nature 364, 229-232 (1991)
- [9] Hassell, M.P., Commins, H.N., May, R.M. : Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. Nature 370, 290-292 (1994)
- [10] Hastings, A. : Complex interactions between dispersal and dynamics : lessons from coupled logistic equations. Ecology 74(5), 1362-1372 (1993)
- [11] Lancaster, P., Tismenetsky, M. : The Theory of Matrices. Academic Press, London, 1985.

- [12] Levin, S.A., Goodyear, C.P. : Analysis of an age-structured fishery model. *J. Math. Biol.* 9, 245-274 (1980)
- [13] Lloyd, A.L. : The coupled logistic map : a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics. *Theor. Pop. Biol.* 173, 217-230 (1995)
- [14] Ricker, W.E. : Stock and recruitment. *J. Fish Res. Board Can* 11, 559-623 (1954)
- [15] Rohani, P., May, R.M., Hassel, M.P. : Metapopulation and equilibrium stability : the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* 181, 97-109 (1996)
- [16] Silva, J.A.L., Hallam, T.G. : Compensation and Stability in Nonlinear Matrix Models *Mathematical Biosciences* 110, 67-101 (1992)
- [17] Silva, J.A.L., Hallam, T.G. : Effects of delay, truncations and density dependence in reproduction schedules on stability of nonlinear Leslie matrix models. *J. Math. Biol.*
- [18] Wilkan, A., Mjølhas, E. : Periodicity of 4 in age structured population models with density dependence. *J. Theor. Biol.* 173, 109-119 (1995)