

**REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE**  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

UNIVERSITE MOHAMED ASADDIK BEN YAHIA DE JIJEL

Faculté des Sciences Exactes et Informatique  
Département de Mathématiques

## Mémoire

Pour l'obtention du diplôme de : **Master**

**Spécialité** : Mathématiques Appliquées

**Option** : EDP et applications

## Thème

**Dynamique d'un modèle proie-prédateur  
avec une réponse fonctionnelle  
de type Holling-Tenner**

**Présenté par :**

Khiat Hanane

Bourihane Ibtissem

Devant le jury :

**Président** : T. Haddad

**Encadreur** : W. Khellaf

**Examineur** : A. Boussayoud  
S. Saidi

**Promotion 2017**

# Remerciements

En préambule à ce mémoire nous remercions **ALLAH** qui nous a aidé et nous a donné la patience et le courage durant ces longues années d'étude.

Nous souhaitons adresser nos remerciements les plus sincères aux personnes qui nous ont apporté leur aide et qui ont contribué à l'élaboration de ce mémoire ainsi qu'à la réussite de cette formidable année universitaire et particulièrement notre encadreur **W. Khellaf**. D'avoir voulu proposer et assurer la direction de ce mémoire, pour sa confiance et ses conseils judicieux et sa totale disponibilité.

Nous tenons à remercier sincèrement les membres de jury **T. Haddad**, **A. Boussayoud** et **S. Saidi** qui ont accepté de jurer notre travail.

On n'oublie pas nos parents, membres de nos familles pour leur contribution, leur soutien et leur patience.

Enfin, nous adressons nos plus sincères remerciements à tous nos proches et amis, qui nous ont toujours encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire.

# Dédicace

*Je dédie ce travail de fin d'études*

*A mes chers parents ★ Nour-eddine et Salima ★ pour leurs soutien moral*

*et pour leurs encouragements ...*

*Que Dieu vous protège*

*A mon frère, Houssam, Khalil, Ibrahim*

*A mes soeurs Hasna et Rayhana*

*À mes chères Hala, Asma et Ibtissem*

*A mes amies de ma promotion*

*A tous mes enseignants depuis le primaire jusqu'à maintenant*

*Enfin, je dédie ce mémoire à ceux qui m'aiment et surtout ceux que j'aime*

**Hanane**

# Dédicace

*Je dédie ce travail de fin d'études*

*A mes chers parents ★ Belkecem et Djamila ★ qui m'ont accompagné et soutenu durant toute ma vie. Ce travail est le fruit de leurs sacrifices consentis et leurs énormes efforts, qu'ALLAH le tout puissant le préserve et accorde santé, longue vie et bonheur...*

*A mon cher mari Nabil qui m'a aidé et m'a encouragé pour accomplir mes dernières années d'étude, ainsi que toute sa famille*

*A mes frères, Fouzi, Abd Alghani, Badre-eddine, Farouk, et Toufik*

*A ma petite soeur Hayat*

*A mes amies de ma promotion*

*A tous qui m'on a aidé de prés ou de loin*

*A tous mes enseignants depuis le primaire jusqu'à maintenant*

*Enfin, je dédie ce mémoire à ceux qui m'aiment et surtout ceux que j'aime*

**Zbtissem**

---

# TABLE DES MATIÈRES

<b>Introduction</b>	<b>5</b>
<b>1 Préliminaires</b>	<b>9</b>
1.1 Théorème d'existence et d'unicité . . . . .	9
1.1.1 Notations et définitions . . . . .	9
1.2 Portrait de phases et stabilité . . . . .	12
1.2.1 Définitions . . . . .	12
1.2.2 Stabilité des systèmes linéaires . . . . .	14
1.2.3 Linéarisation . . . . .	16
1.2.4 Fonction de Lyapunov . . . . .	17
1.3 Bifurcations locales . . . . .	17
1.3.1 Sous-variété centrale et formes normales . . . . .	18
1.3.2 Sous-variété centrale . . . . .	19
1.3.3 Types de bifurcations . . . . .	22
1.4 Cycle limite . . . . .	26
<b>2 Dynamique d'un modèle proie-prédateur de type Holling-Tenner de dimension deux</b>	<b>27</b>
2.1 Introduction et modèle mathématique . . . . .	27
2.2 Bornage du modèle et existence d'un ensemble positivement invariant et attracteur	29
2.2.1 Points d'équilibre du système . . . . .	33
2.2.2 Etude de la stabilité des points d'équilibre triviaux . . . . .	34
2.2.3 Bifurcation au point $E_2$ . . . . .	36
2.3 Permanence . . . . .	41
2.3.1 Existence et Stabilité locale et globale du point d'équilibre intérieur $E^*(x^*, y^*)$	43
2.3.2 Etude de la stabilité globale du point d'équilibre intérieur . . . . .	45
2.4 Cycle limite . . . . .	47

2.4.1	Absence de cycle limite . . . . .	47
2.4.2	Existence de cycle limite . . . . .	48
<b>3</b>	<b>Dynamique d'un modèle du type Holling-Tenner de dimension trois</b>	<b>51</b>
3.1	Description du modèle . . . . .	51
3.2	Bornage du modèle . . . . .	53
3.3	Stabilité et bifurcation . . . . .	59
3.3.1	Étude des points d'équilibre triviaux . . . . .	60
3.3.2	Étude des points d'équilibre intérieurs . . . . .	77
	<b>Bibliographie</b>	<b>82</b>

---

## TABLE DES FIGURES

1.1	Singularités (portrait de phase, stabilité.) . . . . .	15
1.2	Portrait de phase d'un système linéaire hyperbolique, $\frac{dx}{dt} = Ax$ , de dimension 3 à partir des espaces vectoriels rentrant $E^s$ et sortant $E^i$ . . . . .	19
1.3	Diagramme de la bifurcation fourche. . . . .	23
1.4	Diagramme de la bifurcation noeud-col . . . . .	24
1.5	Diagramme de la bifurcation transcritique . . . . .	24
1.6	Diagramme de la bifurcation de Hopf . . . . .	25
2.1	Noeud instable. . . . .	35
2.2	Portrait de phase du système (2.1) avec $\lambda_1 = -1$ , $\lambda_2 = b$ . . . . .	36
2.3	Portrait de phase du système (2.1) avec $e_1 = 0.6$ , $b = 0.5$ , $a = 0.2$ , $e_2 = 0.2$ . . . . .	49
2.4	Portrait de phase du système (2.1) avec $e_1 = 0.1$ , $b = 0.1$ , $a = 0.2$ , $e_2 = 0.2$ . . . . .	50

---

# INTRODUCTION

D'une manière générale, les modèles mathématiques constituent des outils de compréhension du fonctionnement de systèmes naturels, et de prédiction de leurs évolutions. Nous nous intéresserons ici au traitement de systèmes dynamiques continus et déterministes, c'est-à-dire régis par des systèmes d'équations différentielles ordinaires. Ces modèles sont essentiellement utilisés dans le cadre d'études de dynamique de populations et des écosystèmes, mais les techniques sont également applicables à des systèmes moléculaires, ou, en élargissant le champ, à des modèles spatiaux, d'épidémiologie notamment [1,4].

## Les systèmes proie-prédateur

Nous allons nous intéresser à certains systèmes d'équations différentielles ordinaires autonomes (EDA) modélisant des problèmes bio-écologiques de type Kolmogorov :

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i F_i(X, \alpha_i), \quad i = 1, \dots, n,$$

où  $n$  désigne le nombre d'espèces considérées,  $X_i$  est la densité de la  $i$ ème espèce,  $X = (X_1, \dots, X_n)$ ,  $F_i$  décrit le taux de croissance de la  $i$ ème espèce et  $\alpha_i$  un vecteur de paramètre de contrôle. Les modèles proie-prédateur qui vont être étudiés sont régis par deux principes. Le premier est que la dynamique de la population peut être décomposée en processus de naissance ou en processus de mortalité,

$$\frac{dX}{dt} = \text{croissance-mortalité.}$$

Le deuxième principe est la conservation de la masse (Linzburg 1998) qui dit que la croissance du prédateur est une fonction directe de ce qu'il a mangé. Par ailleurs nous supposons que l'espèce du niveau  $i$  est l'unique prédateur de l'espèce du niveau  $i - 1$ .

## Modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra

Une des premières descriptions de la dynamique d'une population se trouve vers la fin du 18 ème siècle quand Maltus (1798) introduisit ce qui est connu aujourd'hui sous le nom de



"croissance Maltusienne" : une population augmente exponentiellement tant que ses ressources ne sont pas limitantes. En désignant par  $X(t)$  l'abondance de la population au temps  $t$  cette croissante peut-être décrite par l'équation différentielle,

$$\frac{dX(t)}{dt} = rX(t),$$

où  $r$  est le taux de croissance.

L'idée qu'une ressource limitante peut arrêter la croissance d'une population a été introduite empiriquement par Verhulst (1838) dans ce qui est appelé aujourd'hui le modèle de croissance logistique,

$$\frac{dX}{dt} = rX\left(1 - \frac{X}{K}\right).$$

La capacité de soutien  $K$  désigne une abondance limite au dessus de laquelle la croissance de la population devient négative, tandis qu'au dessous, la croissance est positive.  $K$  représente donc une valeur d'équilibre vers laquelle l'abondance de la population converge.  $K$  peut aussi être interprété comme une mesure des ressources disponibles.

En faite, il existe autre mécanisme qui empêche la population de croître exponentiellement : le cas où elle est consommée par une autre population excédant son taux de croissance. Une telle interaction proie-prédateur a été décrite originellement par deux chercheurs travaillant indépendamment, Lotka (1924) et Volterra (1926). En désignant par  $Y(t)$  l'abondance de cette deuxième population, le prédateur, l'interaction est décrite par les équations différentielles,

$$\frac{dX}{dt} = rX - aXY,$$

$$\frac{dY}{dt} = eaXY - \mu Y,$$

où  $a$  représente le taux d'attaque,  $e$  l'efficacité de conversion (pourcentage de la biomasse consommée qui est convertie en biomasse de prédateur), et  $\mu$  le taux de mortalité du prédateur. Ce système va faire des cycles éternels qui passent périodiquement par les valeurs initiales des abondances de la proie et du prédateur.

### Formulation générale d'un système proie-prédateur

Depuis le modèle de Lotka-volterra, de nombreuses études ont contribué à exprimer de différentes manières les taux de croissance des populations et leurs interactions. Les systèmes proie-prédateur ainsi générés exhibent des dynamiques très variées.

Soit la formulation très générale d'un système proie-prédateur

$$\frac{dX}{dt} = f(X) - YF(X, Y),$$

$$\frac{dY}{dt} = YG(X, Y),$$

où  $X(t)$  et  $Y(t)$  désignent respectivement les densités de proies et de prédateurs à l'instant  $t$ .

Dans un système généralisé, trois fonctions sont à spécifier :

- $f(X)$  : le taux de croissance de la population de la proie en l'absence de prédateurs.
- $F(X, Y)$  : la réponse fonctionnelle du prédateur, c'est à dire le nombre de proies consommées par unité de temps par un prédateur.
- $G(X, Y)$  : la réponse numérique du prédateur décrivant la production de prédateur, c'est à dire le taux de conversion de la proie en prédateur.

Les formes particulières choisies pour ces trois fonctions contiennent une quantité importante d'informations biologiques et sont déterminantes pour la dynamique du système étudié.

En 1959, Holling proposa une classification de la réponse fonctionnelle :

Hypothèses	Taux d'attaque	Réponse fonctionnelle	Références
Pas d'interaction entre les prédateurs ("laisser-faire")	$a = bX$	$F = \frac{bX}{1 + bt_h X}$	type II, Holling 1959
	$a = bX^2$	$F = \frac{bX^2}{1 + bt_h X^2}$	type III, Holling 1959

Dans notre étude, nous considérons un modèle de Holling-Tenner avec une réponse fonctionnelle de type II, c'est-à-dire :

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = X(1 - X) - \frac{aXY}{X + e_1}, \\ \frac{dY}{dt} = bY(1 - \frac{Y}{X + e_2}), \end{cases}$$

Ce modèle a été proposé par Tenner en 1975.

Le but de l'analyse de ces modèles est l'étude de la survie des espèces (ce qu'on appelle **persistance** ou plus souvent **permanence**) du bornage du système ou du système **dissipatif** (pour que le modèle soit biologiquement réaliste), de la coexistence stable ou instable (cycle limite) et le l'extinction d'une ou plusieurs espèces. Le concept de la persistance est un concept important des modèles proie-prédateur, il implique la survie à long terme des espèces pour des données initiales quelconques.

### Présentation du travail

Ce mémoire est constitué de trois chapitres. Dans le premier chapitre, nous regroupons quelque outils classiques à l'étude du problème. En fait, nous rappelons le lemme de Gronwall et le théorème d'existence et d'unicité qui seront utilisés dans l'étude de bornage du modèle. Nous introduisons aussi, la notion de la stabilité au sens de Lyapunov et la forme normale qui est d'une grande utilité dans l'étude qualitative au voisinage des points d'équilibre. Partant de l'idée que dans la réalité la plupart des systèmes écologiques sont soit sur une solution d'équilibre soit en approchent une ; notre étude sera basée sur la recherche des solutions d'équilibre et sera réduite à  $\mathbb{R}_+^n$  pour des considérations biologiques évidentes. Nous nous intéresserons essentiellement à la stabilité des points d'équilibre, l'existence de cycle limite en dimension deux et aux bifurcations.

Dans le second chapitre, nous considérons une chaîne alimentaire de deux espèces, c'est à dire une population de proies et une population de prédateurs dont la dynamique est de type Holling-Tenner. Dans ce chapitre, nous établirons le bornage du modèle en construisant

un ensemble invariant attracteur. Ensuite, nous analyserons la stabilité locale en étudiant les valeurs propres et la stabilité globale en construisant une fonction de Lyapunov appropriée. Nous donnons aussi des conditions sous lesquelles le modèle est permanent et nous terminons notre étude par l'existence de cycle limite (voir [2]).

Le dernier chapitre est consacré à l'étude d'une chaîne alimentaire de trois espèces : une proie, un prédateur et un super-prédateur. Comme dans le chapitre 2, la dynamique est de type Holling-Tenner, nous montrerons que les solutions du système sont bornées. Nous étudions aussi la stabilité locale et globale des points d'équilibre et les bifurcations locales (voir [3]).

---

---

# CHAPITRE 1

---

## PRÉLIMINAIRES

Ce premier chapitre comporte deux parties. Nous allons consacrer la première partie à rappeler quelques notions fondamentales, qui seront souvent citées dans les chapitres suivants. On introduit dans ces rappels des définitions concernant :

- La stabilité d'un système continu de dimension finie décrit par une équation différentielle vectorielle non-linéaire du premier ordre, ainsi que des définitions sur la fonction de Lyapunov et la stabilité au sens de Lyapunov.
- La Stabilité des systèmes linéaires.
- L'étude qualitative au voisinage d'un point singulier des trajectoires d'un système différentiel autonome dans le cas linéaire.

On rappelle une classification des trajectoires au voisinage d'un point singulier.

Nous faisons aussi, un rappel sur les modèles paramétrés et l'intérêt de l'analyse de la bifurcation dans le cas de ces modèles, ainsi que les différentes types de bifurcations.

Pour les preuves des théorèmes et des propositions énoncés dans ce chapitre, le lecteur peut consulter par exemple [5,10,11].

### 1.1 Théorème d'existence et d'unicité

#### 1.1.1 Notations et définitions

On note  $E = \mathbb{R}^n$ ,  $n \geq 1$  et  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  un élément de  $E$ , sa norme  $\|x\|_E$  sera l'une quelconque des normes usuelles sur  $E$ .

Soit  $D$  un ouvert de  $\mathbb{R} \times E$  et  $f : D \rightarrow E$  une fonction **continu**.

Pour tout  $(t, x) \in D$ , on notera  $f(t, x) = (f_1(t, x), \dots, f_n(t, x))$  où chaque fonction  $f_i$  est continue de  $D$  dans  $\mathbb{R}$ .

La notation  $(a, b)$  recouvre tous les intervalles de  $\mathbb{R}$  de la forme  $[a, b], ]a, b], [a, b[$  ou  $]a, b[$ .

**Définition 1.1.1.** On appelle système dynamique un système (physique) représentable par une équation différentielle de la forme (cas continu) :

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad x \in E, \quad (1.1)$$

ou par des applications (cas discret) :

$$x_{k+1} = f(x_k), \quad x \in E, \quad k = 1, n. \quad (1.2)$$

L'espace  $\mathbb{R}^n$  est dit espace des phases.

Ce mémoire concerne seulement le cas continu.

**Définition 1.1.2.** 1) Une solution de l'équation (1.1) est un couple  $(\varphi, J)$  où  $J$  est un intervalle de  $\mathbb{R}$  et  $\varphi = (\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_n)$  est une fonction dérivable sur  $J$  à valeurs dans  $E$  telle que  $(t, \varphi(t)) \in D$  pour tout  $t \in J$  et

$$\frac{d\varphi_i(t)}{dt} = f_i(t, \varphi(t)), \quad \forall t \in J, \quad \forall i = 1, \dots, n.$$

2) Soient  $x : I_x \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $\tilde{x} : \tilde{I}_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  des solutions de (1.1). On dit que  $\tilde{x}$  est un prolongement de  $x$  si  $I_x \subset \tilde{I}_x$  et  $\tilde{x}|_{I_x} = x$ .

3) On dit qu'une solution  $x : I_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  est maximale si  $x$  n'admet pas de prolongement  $\tilde{x} : \tilde{I}_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  avec  $I_x \subsetneq \tilde{I}_x$ .

**Remarque 1.1.1.** On remarque que  $f$  et  $\varphi$  étant deux fonctions continues, par composition  $\varphi' = (\varphi'_1, \varphi'_2, \dots, \varphi'_n)$  est également continue sur  $J$  et  $\varphi$  est de classe  $C^1$  sur  $J$ .

**Définition 1.1.3.** Soit  $(t_0, x_0) \in D$ . Résoudre le problème de Cauchy

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

consiste à déterminer un couple  $(\varphi, J)$  où  $J$  est un intervalle de  $\mathbb{R}$  contenant  $t_0$  et  $\varphi$  est une fonction dérivable de  $J$  dans  $E$ , telle que

- i)  $(t, \varphi(t)) \in D$  pour tout  $t \in J$ .
- ii)  $\frac{d}{dt}\varphi(t) = f(t, \varphi(t))$ , pour tout  $t \in J$  et  $\varphi(t_0) = x_0$ .

**Remarque 1.1.2.** Si on suppose que  $\varphi$  est une solution de (PC) alors on peut l'obtenir à l'aide d'une équation intégrale

$$\varphi(t) = x_0 + \int_{t_0}^t f(s, \varphi(s)) ds. \quad (1.3)$$

Réciproquement, toute fonction  $\varphi$  vérifiant (1.3) est bien une solution de classe  $C^1$  de (PC).  
Donc l'équivalence entre les deux formulations (PC) et (1.3).

On donne maintenant le théorème d'existence et l'unicité suivant

**Théorème 1.1.1. ( Cauchy-Lipschitz)**

Soit  $(t_0, x_0) \in D$  et soient  $a > 0$  et  $b > 0$  tels que le cylindre  
 $C = \{|t - t_0| \leq a, \|x - x_0\|_E \leq b\}$  soit inclus dans  $D$ . on note

$$M = \sup_{(t,x) \in C} \|f(t,x)\|_E \text{ et } \alpha = \min(a, \frac{b}{M}),$$

telle que  $f$  lipschitzienne en  $x$ .

Alors il **existe** une unique solution  $\varphi$  du problème de Cauchy (PC) sur l'intervalle  
 $[t_0 - \alpha, t_0 + \alpha]$ .

On donne aussi un lemme technique qui sera très utile dans la suite.

**Lemme 1.1.2. (Lemme de Gronwall)** Soit  $\phi$  une fonction absolument continue vérifiant  
l'inégalité différentielle suivante :

$$\frac{d\phi}{dt} + \alpha_1 \phi(t) \leq \alpha_2, \quad t > 0, \quad ((\alpha_1, \alpha_2) \in \mathbb{R}^2, \alpha_1 \neq 0),$$

alors, pour tout  $t \geq \tilde{T} \geq 0$ , on a :

$$\phi(t) \leq \frac{\alpha_2}{\alpha_1} - (\frac{\alpha_2}{\alpha_1} - \phi(\tilde{T}))e^{-\alpha_1(t-\tilde{T})}.$$

**Démonstration**

On a :

$$\frac{d\phi}{dt} + \alpha_1 \phi(t) \leq \alpha_2, \quad t > 0,$$

multiplions de deux côtés par  $e^{\alpha_1 t}$

$$(\frac{d\phi}{dt} + \alpha_1 \phi(t))e^{\alpha_1 t} \leq \alpha_2 e^{\alpha_1 t},$$

ainsi,

$$(\frac{d\phi}{dt} + \alpha_1 \phi(t) - \alpha_2)e^{\alpha_1 t} \leq 0,$$

donc,

$$\frac{d\phi}{dt}e^{\alpha_1 t} + \alpha_1 \phi(t)e^{\alpha_1 t} - \alpha_2 e^{\alpha_1 t} \leq 0,$$

alors,

$$\frac{d}{dt}(\phi(t)e^{\alpha_1 t}) - \frac{d}{dt} \frac{\alpha_2}{\alpha_1} e^{\alpha_1 t} \leq 0,$$

ou de manière équivalente

$$\frac{d}{dt} \left( \left( \phi(t) - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right) e^{\alpha_1 t} \right) \leq 0.$$

Donc, la fonction  $\left( \left( \phi(t) - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right) e^{\alpha_1 t} \right)$  a une dérivée négative et elle est donc décroissante pour  $t \geq 0$ . Par conséquent, pour tout  $t \geq \tilde{T} \geq 0$ .

$$\left( \phi(t) - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right) e^{\alpha_1 t} \leq \left( \phi(\tilde{T}) - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} \right) e^{\alpha_1 \tilde{T}},$$

d'où, il résulte

$$\phi(t) \leq \frac{\alpha_2}{\alpha_1} - \left( \frac{\alpha_2}{\alpha_1} - \phi(\tilde{T}) \right) e^{-\alpha_1(t-\tilde{T})},$$

pour  $\tilde{T} = 0$ , cette expression devient :

$$\phi(t) \leq \frac{\alpha_2}{\alpha_1} (1 - e^{-\alpha_1 t}) + \phi(0) e^{-\alpha_1 t}.$$

■

## 1.2 Portrait de phases et stabilité

### 1.2.1 Définitions

Dans cette partie, nous présentons la théorie générale des équations différentielles autonomes, qui sont de la forme

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t)). \quad (1.4)$$

Une telle application  $f : D \subset \mathbb{K}^n \rightarrow \mathbb{K}^n$  est appelée un champ de vecteurs : à tout point  $x$  dans  $D$ , elle associe un vecteur  $f(x)$  dans  $\mathbb{K}^n$ .

#### Définition 1.2.1. (*Flot, portrait de phases*)

*En particulier, les solutions sont invariantes par translation du temps : si  $x(\cdot)$  est solution,  $x(t_0 + \cdot)$  l'est aussi.*

*L'application  $(t, x) \mapsto \phi(t, x)$  est appelée le flot du champ de vecteurs  $f$  (ou de l'équation (1.4)) telle que, l'application partielle à  $x$  fixé,  $t \mapsto \phi(t, x)$  est une solution maximale de l'équation.*

*Pour une étude qualitative de l'équation différentielle, il est important d'étudier plutôt l'autre application partielle,  $\phi : x \mapsto \phi(t, x)$ , pour  $t$  fixé. De façon imagée,  $\phi_t(x)$  est la position à l'instant  $t$  d'un corps transporté par l'équation différentielle qui se trouvait à la position  $x$  en  $t = 0$ .*

**Remarque 1.2.1.** Si  $f$  est linéaire, i.e,  $f(x)=Ax$ ,  $A \in \mathbb{M}_n(\mathbb{R})$ , le flot est donné par l'exponentielle de  $A$  :

$$\phi_t(x) = e^{tA}x, \quad \forall(t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n.$$

Ainsi, le flot est une généralisation de l'exponentielle de matrice. Il possède des propriétés similaires.

**Proposition 1.2.1. (Formule du flot)**

Si  $t_1 \in I_x$  et  $t_2 \in I_x$ , alors  $t_1 + t_2 \in I_x$ , et l'on a

$$\phi_{t_1+t_2}(x) = \phi_{t_1} \circ \phi_{t_2}(x).$$

En particulier, si  $t \in I_x$ , on a

$$\phi_{-t} \circ \phi_t(x) = x.$$

**Proposition 1.2.2.** La formule du flot peut aussi se lire de la façon suivante :

Si  $x(\cdot)$  est une solution de (1.4), alors

$$x(t) = \phi_{t-t_0}(x(t_0));$$

pour tout  $t_0$  et  $t$  dans l'intervalle de définition de  $x(\cdot)$ .

**Proposition 1.2.3.** Pour tous  $t, s \in \mathbb{R}$

- 1)  $\phi_{-t} \circ \phi_t = id$ , c'est -à-dire  $(\phi)^{-1} = \phi_{-t}$ ,
- 2)  $\phi_0 = id$ ,
- 3)  $\frac{\partial \phi_t}{\partial t} = f \circ \phi_t$ .

**Définition 1.2.2.** On appelle orbite d'un point  $x_0 \in D$  (ou trajectoire passant par  $x_0$ ) l'ensemble

$$\vartheta_{x_0} = \{\phi_t(x_0) : t \in I_x\}.$$

Autrement dit, l'orbite de  $x_0$  est la courbe tracée sur  $\mathbb{R}^n$  par la solution maximale de l'équation (1.4) passant par  $x_0$  en  $t = 0$ .

La propriété d'invariance par translation du temps implique que, pour tout point  $x \in \vartheta_{x_0}$ , on a  $\vartheta_x = \vartheta_{x_0}$ . En effet, dans ce cas, il existe un instant  $t_0$  tel que  $x = \phi_{t_0}(x_0)$ . Deux orbites sont distinctes et ne peuvent pas se croiser. Chaque point de  $D$  en orbites s'appelle le portrait



de phase du champ de vecteurs.

On trouve deux sortes d'orbites :

- Des points, c'est-à-dire  $\vartheta_{x_0} = \{x_0\}$  : un tel point vérifie nécessairement  $f(x_0) = 0$ . C'est ce que l'on appelle un point d'équilibre ou point singulier.
- Des courbes fermées : il existe alors un point  $x$  dans l'orbite et un temps  $T > 0$  tels que  $\phi_T(x) = x$ . Ceci implique  $\phi_{t+T}(x) = \phi_t(x)$  pour tout  $t \in \mathbb{R}$ , c'est-à-dire que la solution maximale  $\phi(\cdot, x)$  est  $T$ -périodique. On parlera dans ce cas d'orbites périodiques.

**Définition 1.2.3. (Ensemble invariant).**

Une partie  $A$  de  $D$  est dite positivement invariante si et seulement si :  $\forall t > 0, \phi_t(A) \subset A$ .

**Définition 1.2.4. Ensemble limite**

Soit un intervalle maximal  $[a, b]$  :

- L'ensemble limite de  $p$  noté  $\omega(p)$  est défini par  
si  $b = +\infty$ ,  $\omega(p) = \{q \in U \in \mathbb{R}^n, \text{ il existe une suite } b_n \rightarrow +\infty, \lim_{t \rightarrow +\infty} \phi(t_n) = q\}$ .
- L'ensemble limite de  $p$  noté  $\alpha(p)$  est défini par  
si  $a = -\infty$ ,  $\alpha(p) = \{q \in U \in \mathbb{R}^n, \text{ il existe une suite } b_n \rightarrow +\infty, \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi(t_n) = q\}$ .

Dans ce paragraphe  $t_0 = 0$  et on notera  $\phi(t, x_0) = \phi(t, t_0, x_0)$ , la solution maximale de

$$\frac{dx}{dt} = f(x).$$

**Définition 1.2.5. (Notion de stabilité)**

i) Nous dirons qu'un équilibre  $\bar{x}$  est stable si pour tout  $\varepsilon > 0, \forall t_0$  il existe  $\sigma_{t_0}, \varepsilon$  tel que

$$\|x_0 - \bar{x}\| \leq \sigma_{t_0} \Rightarrow \|\phi(t_0, x_0) - \bar{x}\| \leq \varepsilon, \forall t \geq t_0.$$

ii) Nous dirons qu'un équilibre  $\bar{x}$  est uniformément asymptotiquement stable s'il est stable et s'il existe un voisinage de  $\bar{x}$  où  $\phi(t, x_0)$  a pour limite  $\bar{x}$ , c'est-à-dire qu'il existe  $\rho > 0 : \|x_0 - \bar{x}\| \leq \rho \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} (\phi(t, t_0, x_0)) = \bar{x}$ .

iii) Un équilibre qui n'est pas uniformément stable est dit instable.

## 1.2.2 Stabilité des systèmes linéaires

Considérons le cas particulier d'une équation différentielle autonome linéaire

$$\frac{dx(t)}{dt} = Ax(t), \quad x \in \mathbb{K}^n,$$

où  $A \in M_n(\mathbb{K})$ . L'origine est toujours un équilibre de cette équation (mais il peut y en avoir d'autres : tout élément de  $\text{Ker}(A)$  est un équilibre).

**Théorème 1.2.4.** Soit  $\frac{dx(t)}{dt} = Ax(t)$ , soient  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  les valeurs propres distinctes de  $A$ .

i) L'origine est un équilibre uniformément stable si et seulement si  $\text{Re}(\lambda_i) \leq 0, \forall i = \overline{1, n}$ .

ii) L'origine est un équilibre uniformément asymptotiquement stable si et seulement si  $\text{Re}(\lambda_i) < 0, \forall i = \overline{1, n}$ .

iii) S'il existe une valeur propre  $\lambda$  telle que  $\text{Re}(\lambda) > 0$ , l'origine est instable.

**Le cas affine**

Considérons maintenant l'équation

$$\frac{dx(t)}{dt} = Ax(t) + B, \tag{1.5}$$

où  $A \in M_n(\mathbb{K})$  et  $B \in \mathbb{K}^n$  un vecteur constant.

**Proposition 1.2.5.** La stabilité et la stabilité asymptotique d'un équilibre de l'équation (1.5) sont équivalentes respectivement à celles de l'origine pour l'équation  $\frac{dy(t)}{dt} = Ay(t)$ .

Par exemple le portrait de phase dans le plan.

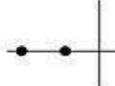
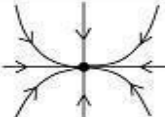
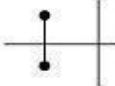

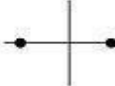
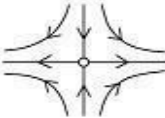

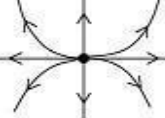
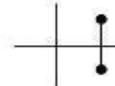

Valeurs propres	Portrait de phase	Stabilité
 <p>Deux valeurs propres réelles négatives</p>	 <p>Noeud (puit)</p>	<p>Asymptotiquement Stable (Attracteur)</p>
 <p>Deux valeurs propres complexes conjuguées de partie réelle strictement négative</p>	 <p>Foyer</p>	
 <p>Deux valeurs propres réelles de signe opposé</p>	 <p>Point selle ou col</p>	<p>Instable (Répulseur)</p>
 <p>Deux valeurs propres réelles positives</p>	 <p>Noeud (Source)</p>	<p>Instable (Répulseur)</p>
 <p>Deux valeurs propres complexes conjuguées de partie réelle strictement positive</p>	 <p>Foyer</p>	

FIGURE 1.1 – Singularités (portrait de phase, stabilité.)

Dans la pratique pour un système de dimension deux, on a la remarque suivante

**Remarque 1.2.2.** Pour une équation différentielle  $\frac{dx}{dt} = Ax$  dans  $\mathbb{R}^2$ , le signe des parties réelles des valeurs propres se déduit directement des signes du déterminant et de la trace de  $A$ . En effet,  $\det A$  est le produit des valeurs propres de  $A$  et  $\operatorname{tr} A$  est la somme de leurs parties réelles. Ainsi, en notant  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  les valeurs propres de  $A$ , on a

i) Si  $\det A < 0$ , alors  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont réelles de signe opposé (elles ne peuvent être complexes, car dans ce cas  $\det A = |\lambda|^2$ ).

ii) Si  $\det A > 0$ , alors  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont réelles de même signe, soit complexes conjuguées, dans les deux cas, les parties réelles de  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont de même signe, qui est celui de  $\operatorname{tr} A$ .

Notons que, si  $\operatorname{tr} A = 0$ ,  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont forcément complexes conjuguées de partie réelle nulle.

iii) Si  $\det A = 0$ , l'une des valeurs propres est nulle, l'autre étant égale à  $\operatorname{tr} A$ .

### 1.2.3 Linéarisation

Soit  $\dot{x} = f(x)$ ,  $f \in C^1(\mathbb{K}^n, \mathbb{K}^n)$ , un système d'équations différentielles sur  $\mathbb{K}^n$  et  $\bar{x} \in \mathbb{K}^n$ . Le système linéarisé au voisinage du point d'équilibre  $\bar{x}$  est le système d'équations différentielles

$$\dot{x} = df(\bar{x})(x - \bar{x}).$$

On note  $df(\bar{x})$  (ou  $J(\bar{x})$ ) la matrice jacobienne au point  $\bar{x}$ . On peut énoncer le théorème suivant

**Théorème 1.2.6. (Hartman-Grobman).** Soit  $D$  un ouvert de  $E$  contenant 0 et  $f$  une fonction de classe  $C^1$  sur  $D$  à valeurs dans  $E$ . Pour tout  $x \in D$ , on note  $\phi(t, x)$  la solution de l'équation autonome

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t)),$$

qui vérifie  $\phi(t, \bar{x}) = \bar{x}$ . On suppose que  $f(\bar{x}) = 0$  et que pour toute valeur propre  $\lambda$  de la matrice  $A = df(\bar{x})$ ,  $\operatorname{Re}(\lambda) \neq 0$ . Alors il existe deux ouverts  $U$  et  $V$  de  $E$  contenant  $\bar{x}$  et un homéomorphisme  $H$  de  $U$  dans  $V$  tel que, pour tout  $x \in U$

$$H(\phi(t, x)) = e^{tA}H(x), \quad \forall t \in I_x,$$

où  $I_x$  est un intervalle ouvert de  $\mathbb{R}$  contenant  $\bar{x}$ . En particulier  $H$  envoie les trajectoires du système  $\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t))$  sur les trajectoires du système linéaire à coefficients constants

$$\frac{dx(t)}{dt} = A(x(t) - \bar{x}(t)).$$

**Corollaire 1.2.7. (Stabilité en première approximation)**

Soit  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  un système d'équations différentielles,  $f \in C^1(\mathbb{K}^n, \mathbb{K}^n)$ . Soit  $\bar{x} \in \mathbb{R}$  un équilibre

de  $f$ . Si  $\bar{x}$  est un équilibre asymptotiquement stable du système linéarisé  $\dot{x} = df(\bar{x})(x - \bar{x})$ , alors c'est un équilibre asymptotiquement stable du système  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ .

Si on suppose que  $df(\bar{x})$  a une valeur propre de partie réelle strictement positive. Alors,  $\bar{x}$  n'est pas un équilibre stable pour le système  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ .

### 1.2.4 Fonction de Lyapunov

**Théorème 1.2.8.** Soit  $\dot{x} = f(x)$  un système d'équations différentielles,  $f \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$ . On suppose que 0 est un point d'équilibre du système possédant une fonction de Lyapunov stricte, c'est-à-dire : il existe une boule ouverte  $B$  centrée en 0, il existe  $V \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R})$  et  $\alpha > 0$  tels que :

- $V(0) = 0$  et  $V(x) > 0$  pour tout  $x \in B$  (i.e. 0 est un minimum strict de  $V$  sur  $B$ ).
- $\forall x \in B, dV(x)(f(x)) \leq -\alpha(V(x) - V(0))$ .

Alors, 0 est asymptotiquement stable.

## 1.3 Bifurcations locales

On s'intéresse ici aux changements qualitatifs du portrait de phases d'un système dynamique dépendant de paramètres. De tels changements sont appelés bifurcations. Pour les systèmes continus dérivant d'un potentiel, le mathématicien René Thom emploie, au lieu de bifurcation, le terme qui a connu une fortune médiatique importante.

Pour les valeurs des paramètres auxquelles de tels changements qualitatifs apparaissent, valeurs dites de bifurcation, la construction du portrait de phases nécessite des outils adaptés. Nous nous intéressons ici aux bifurcations dites locales, c'est à dire relatives à un point d'équilibre. L'étude de ce type de bifurcation repose sur deux méthodes importantes, présentées dans cette partie et qui se ramènent à l'utilisation de bonnes coordonnées :

1. la méthode de la sous-variété centrale qui permet d'isoler la partie non hyperbolique, dite centrale, du système ;
2. la méthode des formes normales de Poincaré où ne subsistent que les vraies non linéarités, i.e., celles que l'on ne peut pas faire disparaître par changement régulier de coordonnées.

La théorie des bifurcation s'intéresse aux familles d'équations différentielles dépendant de paramètres  $\mu$  :

$$\frac{dx}{dt} = f_\mu(x), \quad x \in U \subset \mathbb{R}^n, \quad \mu \in \mathbb{R}^k. \quad (1.6)$$

Le terme bifurcation a été introduit pour la première fois par H. Poincaré pour décrire l'apparition ou la disparition, pour certaines valeurs du paramètres  $\mu$ , de points d'équilibre du système(1.6).

Prenons l'exemple du système mono-dimensionnel suivant,

$$\frac{dx}{dt} = \mu x - x^3. \quad (1.7)$$

Dépendant du paramètre scalaire  $\mu$ . Pour  $\mu < 0$ , l'équation (1.7) possède un seul point d'équilibre  $x = 0$ , asymptotiquement stable et d'exposant caractéristique  $\mu$ . Pour  $\mu > 0$ , c'est un peu plus compliqué. L'équation (1.7) possède alors 3 points d'équilibre,  $x = -\sqrt{\mu}$ ,  $x = 0$  et  $x = \sqrt{\mu}$  d'exposants caractéristique  $-\sqrt{\mu}$ ,  $\mu$  et  $-\sqrt{\mu}$ , respectivement. Résume la situation dans l'espace, produit cartésien entre l'espace des phases, ici  $\mathbb{R}$ , est l'espace des paramètres. Lorsque  $\mu \rightarrow 0^+$ , les 3 points d'équilibre ont tendance à se confondre en un seul et les 3 branches d'équilibre se rejoignent. Ce diagramme de bifurcation correspond à ce que l'on appelle une "bifurcation fourche" pour des raisons évidentes (voir fig.1.3). La valeur  $\mu = 0$  est appelée valeur de bifurcation du paramètre  $\mu$ . Le point  $(x = 0, \mu = 0)$  est appelé point de bifurcation du système.

Lorsque  $\mu$  passe de  $0^-$  à  $0^+$  le point d'équilibre  $x = 0$ , perd sa stabilité au profit des deux nouveaux points d'équilibre  $x = \pm\sqrt{\mu}$  apparaissant pour  $\mu > 0$ . La bifurcation en  $\mu = 0$  correspond à un changement qualitatif dans le portrait de phases du système. Par petites perturbations du type  $\pm\epsilon x$  du système en  $\mu = 0$ , on peut faire apparaître ou faire disparaître deux points d'équilibre. Ainsi, en  $\mu = 0$  le système n'est pas structurellement stable car de petites perturbations du champ de vitesse peuvent modifier la structure topologique du portrait de phases. C'est ce qui motive la définition générale suivante d'une bifurcation.

**Définition 1.3.1. (Valeur de bifurcation)** Une valeur  $\mu_0$  du paramètre pour laquelle le système (1.6) n'est pas structurellement stable est appelée valeur de bifurcation  $\mu$ .

### 1.3.1 Sous-variété centrale et formes normales

Cette sous section est consacrée aux méthodes qui permettent d'étudier le portrait de phases autour d'un point d'équilibre, ou d'un point fixe, non hyperbolique. Considérons le système continu  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  et supposons qu'il admet un point d'équilibre non hyperbolique  $\bar{x}$ . Voyons d'abord ce que l'on peut dire sur le linéarisé tangent en  $\bar{x}$  et plus généralement sur tout système linéaire non hyperbolique.

**Proposition 1.3.1.** Tout système linéaire continu,  $\frac{dx}{dt} = Ax$  est décomposable (changement de base sur  $x$  lié à la décomposition par blocs de Jordan) de la façon suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c, \\ \frac{dx^h}{dt} = A^h x^h. \end{cases} \quad (1.8)$$

Avec  $x = (x^c, x^h)$ ,  $A = \begin{pmatrix} A^c & 0 \\ 0 & A^h \end{pmatrix}$  et où  $A^h$  correspond aux valeurs propres à partie réelle non nulle (la partie hyperbolique de  $A$ ) et  $A^c$  aux valeurs propres sur l'axe imaginaire (la partie

centrale de  $A$ ). Les ensembles (espaces vectoriels) définis par  $x^c = 0$  (resp.  $x^h = 0$ ) sont invariants par le flot de (1.8). L'ensemble  $x^c = 0$  n'est autre que la somme directe des espaces vectoriels rentrant et sortant,  $E^s \oplus E^i$  (cf. figure 1.2).

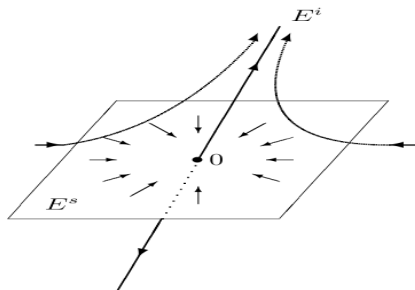


FIGURE 1.2 – Portrait de phase d'un système linéaire hyperbolique,  $\frac{dx}{dt} = Ax$ , de dimension 3 à partir des espaces vectoriels rentrant  $E^s$  et sortant  $E^i$ .

### Remarque 1.3.1.

(1) Une telle séparation entre la partie hyperbolique et la partie centrale du linéarisé tangent se prolonge également au non linéaire, de la même façon que les espaces vectoriels stable et instable,  $E^s$  et  $E^i$ , s'étendent aux sous-variétés invariantes stable et instable,  $W_{loc}^s$  et  $W_{loc}^i$ . Comme pour le linéaire, si la partie hyperbolique est stable asymptotiquement, la stabilité autour de  $\bar{x}$  peut être directement analysée à partir de la dynamique sur une sous-variété (non nécessairement unique comme nous le verrons plus loin), appelée sous-variété centrale, dont l'espace tangent en  $\bar{x}$  est égal à  $E^c$ .

(2) En linéaire, tous les calculs, changement de base et matrices  $A^c$  et  $A^h$ , sont explicites et reposent sur la décomposition d'une matrice en sa forme de Jordan. En non linéaire, les calculs sont nécessairement approchés et donnent, de manière itérative, les termes des développements limités autour de  $\bar{x}$  des équations de la sous-variété centrale et de la dynamique sur cette sous-variété. En pratique, on arrête les calculs à l'ordre à partir duquel le portrait de phases n'est plus modifié de manière qualitative par les termes d'ordre supérieur.

## 1.3.2 Sous-variété centrale

Nous énonçons d'abord les résultats généraux, dont les démonstration se trouvent, pour l'essentiel.

Le théorème de décomposition en sous-variétés stable et instable autour d'un point d'équilibre hyperbolique, ainsi que le théorème de Grobman-Hartman se généralise comme suit aux points d'équilibre non hyperboliques. [6].

**Théorème 1.3.2.** (*Sous-variété centrale pour les systèmes continus*) Soient un champ de vecteurs  $f$  sur un ouvert  $U$  de  $\mathbb{R}^n$ ,  $r$  fois continûment dérivable s'annulant en  $\bar{x} \in U$ , et  $V$  un petit voisinage de  $\bar{x}$  dans  $U$ . Notons  $\phi_t$  le flot dont  $f$  est le générateur infinitésimal. Considérons  $E^s$ ,  $E^c$  et  $E^i$ , les espaces propres généralisés correspondants aux valeurs propres de  $df(\bar{x})$  à partie réelle strictement négative, nulles et strictement positive, respectivement :  $E^s$ ,  $E^c$  et  $E^i$  sont des espaces vectoriels stable par  $df(\bar{x})$  et  $\mathbb{R}^n = E^s \oplus E^c \oplus E^i$ .

Alors, les sous-espaces rentrant,

$$W_{loc}^s = \{x \in V : \lim_{t \rightarrow +\infty} \phi_t(x) = \bar{x} \text{ et } \forall t \geq 0 \quad \phi_t(x) \in V\},$$

et sortant,

$$W_{loc}^i = \{x \in V : \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi_t(x) = \bar{x} \text{ et } \forall t \leq 0 \quad \phi_t(x) \in V\},$$

possèdent des structures de sous-variétés différentiables de classe  $C^r$  autour de  $\bar{x}$  et admettent pour espaces vectoriels tangentes en  $\bar{x}$ ,  $E^s$  et  $E^i$ , respectivement. Il existe aussi une sous-variété différentiable de classe  $C^{r-1}$ ,  $W_{loc}^c$ , (non nécessairement unique contrairement à  $W_{loc}^s$  et  $W_{loc}^i$ ), invariante par le flot, et dont l'espace tangent en  $\bar{x}$  est égal à  $E^c$ .  $W_{loc}^c$  est appelée sous-variété centrale. Elle est définie localement autour de  $\bar{x}$ .

Soient  $x^c$  des coordonnées locales sur  $W_{loc}^c$  et  $f^c(x^c)$  le champ de vecteurs induit par  $f$  sur  $W_{loc}^c$  (cela a un sens car  $f$  est tangent à  $W_{loc}^c$ ). Alors  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  est, autour de  $\bar{x}$ , topologiquement équivalent au système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c), \\ \frac{dx^s}{dt} = -x^s, \\ \frac{dx^i}{dt} = x^i, \end{cases}$$

où les dimensions de  $x^s$  et  $x^i$  sont égales à celles de  $E^s$  et  $E^i$ .

**Remarque 1.3.2.** En particulier, le théorème précédent implique que, si  $df(\bar{x})$  n'a pas de valeurs propres à partie réelle strictement positive, la stabilité de  $\bar{x}$  est alors conditionnée par celle la dynamique sur la sous-variété centrale, plus précisément :

- Si  $\frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c)$ , est stable (resp. asymptotiquement stable) au sens de Lyapounov en  $\bar{x}$ , alors le système complet  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  est aussi stable (asymptotiquement stable) au sens de Lyapounov ;
- Si  $\frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c)$  n'est pas stable au sens de Lyapounov en  $\bar{x}$ , alors le système complet

$\frac{dx}{dt} = f(x)$  n'est pas stable au sens de Lyapounov.

**Approximation de la partie centrale** Il ne reste plus qu'à compléter les résultats précédents par le calcul de  $f^c$  sur la sous-variété centrale. Pour cela, il suffit de connaître les équations de  $W_{loc}^c$ , étant donné que le champ de vecteurs  $f$  restreint à  $W_{loc}^c$  n'est autre que  $f^c$ . Il est, en général, impossible d'obtenir les équations exactes définissant  $W_{loc}^c$ , d'autant plus que cette sous-variété n'est pas unique. Mais cela n'est très gênant. En effet, l'étude est locale autour de  $\bar{x}$  et les objectifs poursuivis sont de nature qualitative, par exemple savoir si  $\bar{x}$  est stable ou pas. Ainsi, on peut se contenter d'une connaissance approximative, au sens des développements limités, des équations de  $W_{loc}^c$  et donc de  $f^c$ .

Considérons donc le système régulier ( $C^\infty$  par exemple)  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ , pour  $x \in U$ , ouvert de  $\mathbb{R}^n$  et un point d'équilibre  $\bar{x}$ . On note  $A = df(\bar{x})$  la matrice jacobienne de  $f$  en  $\bar{x}$ . La décomposition en blocs de Jordan de  $A$  conduit à la factorisation suivante

$$A = P \begin{pmatrix} A^c & 0 & 0 \\ 0 & A^s & 0 \\ 0 & 0 & A^i \end{pmatrix} P^{-1},$$

où  $A^c$  a ses valeurs propres sur l'axe imaginaire,  $A^s$  a ses valeurs propres stables,  $A^i$  a ses valeurs propres instables et  $P$  est une matrice inversible. Le changement affine de coordonnées,

$$x \longrightarrow P^{-1}(x - \bar{x}),$$

permet de se ramener au voisinage de 0 et de découpler le linéarise tangent. Sans changer de notation, on peut donc supposer que  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  s'écrit, au voisinage du point d'équilibre  $\bar{x} = 0$ , de la manière suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, (x^s, x^i)), \\ \frac{dx^s}{dt} = A^s x^s + g^s(x^c, (x^s, x^i)), \\ \frac{dx^i}{dt} = A^i x^i + g^i(x^c, (x^s, x^i)). \end{cases} \quad (1.9)$$

Avec  $x = (x^c, x^s, x^i)$  et où  $g^c, g^s, g^i$  sont des fonctions régulières de  $x$ , nulles ainsi que leurs dérivées en 0. On note  $x^h = (x^s, x^i)$  (partie "hyperbolique" de  $x$ ) et

$$A = \begin{pmatrix} A^c & 0 \\ 0 & A^h \end{pmatrix},$$

(partie "hyperbolique" de  $A$ ), le système (1.9) s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, x^h), \\ \frac{dx^h}{dt} = A^h x^h + g^h(x^c, x^h). \end{cases} \quad (1.10)$$



Avec  $g^h = (g^s, g^i)$ .

$W_{loc}^c$  est, par définition, tangente en 0 à  $E^c$ , l'espace vectoriel d'équation  $x^h = 0$ . Il est donc normal de chercher une équation de  $W_{loc}^c$  sous la forme de  $x^h = h(x^c)$  avec  $h(0) = 0$  ( $0 \in W_{loc}^c$ ) et  $dh(0) = 0$  ( $E^c$  tangente en 0 à  $W_{loc}^c$ ). La dynamique sur la sous-variété centrale est alors, dans les coordonnées locales  $x^c$ , donnée par :

$$\frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c)) = f^c(x^c).$$

comme  $h(x^c) = O(\|x^c\|^2)$  et  $g^c(x^c, x^h) = O(\|x^c\|^2 + \|x^h\|^2)$ , on a

$$f^c(x^c) = A^c x^c + g^c(x^c, 0) + O(\|x^c\|^3).$$

Ainsi, la projection de  $f$  sur la plan  $x^h = 0$  fournit une approximation jusqu'à l'ordre 2 inclus de dynamique sur la sous-variété centrale.

C'est le moment d'utiliser une propriété essentielle de la sous-variété centrale, celle d'être invariante par le flot, i.e. le vecteur  $f$  est tangent à  $W_{loc}^c$  cette condition de tangence s'exprime par les égalités suivantes où intervient le Jacobien  $dh$  de  $h$  :

$$\frac{dx^h}{dt} = \frac{d}{dt}(h(x^c)) = dh(x^c) \frac{dx^c}{dt} = dh(x^c)(A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c))),$$

$$\frac{dx^h}{dt} = A^h x^h + g^h(x^c, x^h) = A^h h(x^c) + g^h(x^c, h(x^c)).$$

Ainsi,  $h$  vérifie l'équation aux dérivées partielles suivantes

$$\mathcal{N}(h(x^h)) = dh(x^c)(A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c))) - A^h h(x^c) - g^h(x^c, h(x^c)) = 0. \quad (1.11)$$

Cette équation aux dérivées partielles ne peut pas, en général, être résolue de manière exacte. En revanche, elle permet de calculer de façon récurrence les termes successifs du développement limité de  $h$  en  $x^c = 0$  grâce au résultat d'approximation suivant.

**Théorème 1.3.3. (Approximation de la sous-variété centrale)** *Si une fonction  $\rho(x^c)$ , telle que  $\rho(0) = 0$  et  $d\rho(0) = 0$ , est autour de  $x^c$  de l'équation aux dérivées partielles(1.11)*

$$\mathcal{N}(\rho(x^c)) = O(\|x^c\|^k),$$

alors  $\rho$  est également une approximation à l'ordre  $k$  de  $h$  :

$$h(x^c) = \rho(x^c) + O(\|x^c\|^k).$$

### 1.3.3 Types de bifurcations

Il existe quatre types de bifurcation de codimension 1, qui correspondent toutes à des comportements génériques, avec des formes normales.

### 1) Bifurcation fourche

La forme normale

$$\dot{x} = G(x, \mu) = x(G_{\mu x}\mu + \frac{1}{6}G_{xx}x^2) + o(\mu^2),$$

avec  $x \sim \mu^{\frac{1}{2}}$ , et

$$G_{\mu}(0, 0) = G_{xx}(0, 0) = 0.$$

#### Exemple

l'équation générique d'une bifurcation fourche est :

$$\dot{x} = f(x) = \mu x - x^3.$$

On donne le diagramme de cette bifurcation

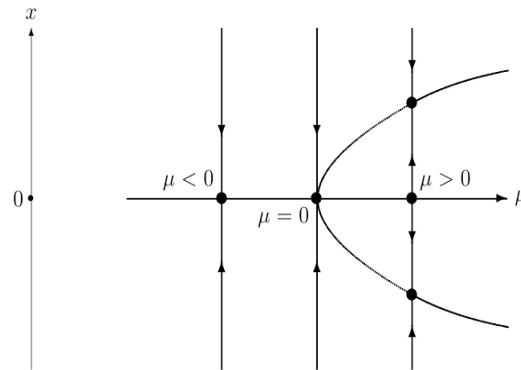


FIGURE 1.3 – Diagramme de la bifurcation fourche.

### 2) Bifurcation "noeud-col"

Sous les hypothèses  $G(0, 0) = G_x(0, 0) = 0$ , on a une Bifurcation noeud-col avec la forme normale

$$\dot{x} = G(x, \mu) = G_{xx}x + G_{\mu x}\mu + o(\mu^2),$$

où

$$G_{\mu} \neq 0 \text{ et } G_{xx} \neq 0.$$

#### Exemple

l'équation générique d'une bifurcation noeud-col est :

$$\dot{x} = f(x) = \mu + \alpha x^2.$$

On donne le diagramme de cette bifurcation

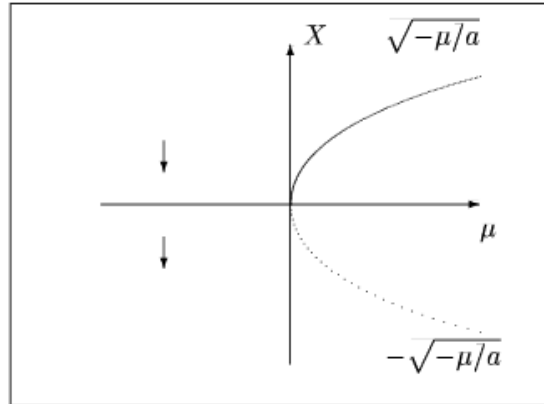


FIGURE 1.4 – Diagramme de la bifurcation noeud-col

### 3) Bifurcation transcritique

La forme normale est

$$\dot{x} = G(x, \mu) = \frac{1}{2}(G_{xx}x^2 + G_{\mu x}\mu x + G_{\mu\mu}\mu^2 + o(\mu^3)),$$

avec

$$G_{\mu} = 0 \text{ et } G_{xx} \neq 0.$$

#### Exemple

L'équation générique d'une bifurcation transcritique est :

$$\dot{x} = f(x) = \mu x - x^2.$$

On donne le diagramme de cette bifurcation

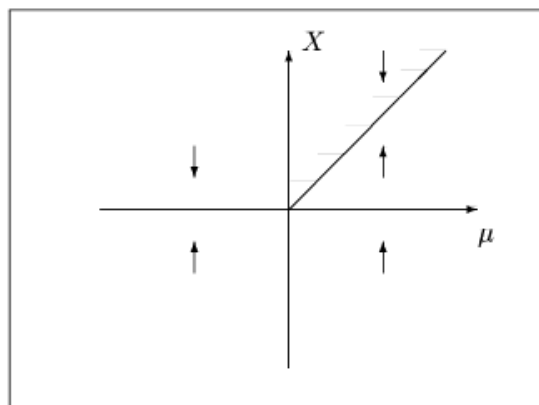


FIGURE 1.5 – Diagramme de la bifurcation transcritique

#### 4) Bifurcation de Hopf

Supposons que le système dynamique

$$\dot{z} = f(z, \mu), \quad z \in \mathbb{C}^n, \quad n \geq 3, \quad \mu : \text{paramètre réel},$$

ait un point stationnaire  $z = z^*(\mu)$  et que

- la matrice jacobienne

$$A(\mu) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial z_j} \right)_{z=z^*},$$

possède une paire de valeurs propres complexes conjuguées  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ ,

$$\lambda_{1,2}(\mu) = \alpha(\mu) \pm i\omega(\mu),$$

telles que :

- 1) pour une certaine valeur  $\mu = \mu_c$ ,

$$\alpha(\mu_c) = 0 \quad \text{et} \quad \frac{d}{d\mu} \alpha(\mu) \Big|_{\mu=\mu_c} \neq 0,$$

- 2) Les  $(n - 2)$  autres valeurs propres de  $A(\mu_c)$  aient leur partie réelle strictement négative. Alors, il existe une bifurcation de Hopf.

#### Exemple

L'équation générique d'une bifurcation de Hopf est :

$$\dot{z} = f(z) = \mu z - |z|^2 z.$$

On donne le diagramme de cette bifurcation

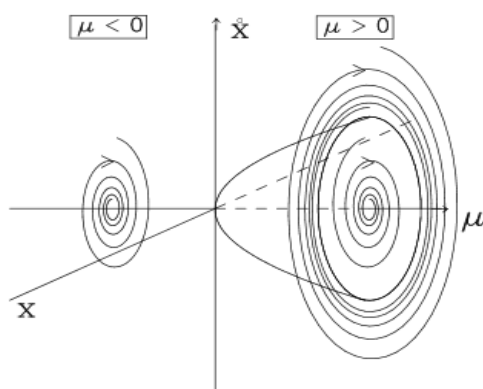


FIGURE 1.6 – Diagramme de la bifurcation de Hopf

## 1.4 Cycle limite

**Définition 1.4.1.** *Un cycle limite est une trajectoire fermée isolée.*

Une **trajectoire fermée** est une orbite (i.e, une solution  $t \rightarrow x(t)$ ) non réduite à un point qui revient à la condition initiale après un certain temps. **Isolée** signifie que les trajectoires voisines ne sont pas fermées, elles spiralent autour du cycle limite en s'en éloignant ou en s'en approchant.

Si toutes les trajectoires voisines s'approchent du cycle limite, le cycle est dite **stable** ou **attractif**, sinon, il est dit **instable** ou dans de rares cas, **semi stable**.

**Théorème 1.4.1. (Poincaré-Bendixon)**

Supposons qu'une orbite  $x(x_0, t)$  du système autonome de deux équations.

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad x = (x_1, x_2)^T, \quad f = (f_1, f_2)^T, \quad (1.12)$$

reste dans un domaine compact  $D \subset \mathbb{R}^2$  pour  $t \geq 0$ , alors

i) ou bien  $x(x_0, t)$  est une solution périodique de (1.12),

ii) ou bien  $x(x_0, t)$  tend vers une solution périodique de (1.12),

iii) ou bien  $x(x_0, t)$  tend vers un point fixe de (1.12).

**Théorème 1.4.2. (Critère de Bendixon)**

Si dans un domaine simplement connexe (c'est-à-dire, il n'y a pas de trou dans  $D$ )  $D \subset \mathbb{R}^2$ , l'expression  $Div f \equiv \sum_{i=1}^2 \frac{\partial f_i}{\partial x_i}$  n'est pas identiquement nulle et ne change pas de signe, alors le système (1.12) n'a pas d'orbite périodique contenue dans  $D$ .

### Démonstration

Soit  $\Gamma, x = x(t), 0 \leq t \leq T$ , un orbite périodique de période  $T$  contenue entièrement dans  $D$ . Si  $S$  désigne l'intérieure de  $\Gamma$ , on a d'après le théorème de Green :

$$\begin{aligned} \int \int_S Div f dx_1 dx_2 &= \int_{\Gamma} (f_1 dx_2 - f_2 dx_1) \\ &= \int_0^T (f_1 \dot{x}_2 - f_2 \dot{x}_1) dt \\ &= 0. \end{aligned}$$

Si  $Div f$  n'est pas identiquement nul et ne change pas de signe alors l'intégrale double précédente est soit positive soit négative, d'où la contradiction.

---

---

## CHAPITRE 2

---

# DYNAMIQUE D'UN MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR DE TYPE HOLLING-TENNER DE DIMENSION DEUX

Le but de ce chapitre est l'étude d'un système proie-prédateur avec un réponse fonctionnelle de type Holling-Tenner. On cherche à connaître le plus possible l'allure de son portrait de phase. Bien entendu, cette étude est beaucoup plus délicate que celle de système de Lotka-Volterra. Par rapport à la stabilité et le type des points d'équilibres. De même, l'existence ou la non existence d'un ou plusieurs cycles limites dépend des paramètres du système. On a alors des phénomènes de bifurcation qui se produisent par variation des paramètres. En particulier, des conclusions différentes apparaissent alors d'un point de vue biologique sur l'évolution des deux populations en présence au cours du temps.

### 2.1 Introduction et modèle mathématique

Le modèle que nous allons étudier décrit une population proie de densité  $X$  qui sert d'unique ressource à un prédateur de densité  $Y$ . La proie suit une croissance logistique. La réponse fonctionnelle du prédateur à la proie est de forme Holling type II. Les équations décrivant les densités de ces deux populations sont données par le système :

$$\begin{cases} \frac{dX}{dT} = (r_1 - b_1X - \frac{a_1Y}{X + k_1})X, \\ \frac{dY}{dT} = (r_2 - \frac{a_2Y}{X + k_2}), \end{cases} \quad (\text{HT})$$

avec  $X(0) \geq 0, Y(0) \geq 0$  et  $r_1, a_1, b_1, k_1, r_2, a_2, k_2$ , sont les paramètres du modèle et ne prennent que des valeurs strictement positives. Ces paramètres sont définis de la manière suivante :

$r_1$  est le taux de croissance de la proie  $X$ ,

$b_1$  mesure la mortalité due à la compétition entre les individus de l'espèce  $X$ ,

$a_1$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $X$  peut atteindre,

$k_1$  (respect.  $k_2$ ) mesure la protection dont la proie  $X$  (respect. le prédateur  $Y$ ) bénéficie grâce à l'environnement,

$r_2$  décrit le taux de croissance de  $Y$ , et  $a_2$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $Y$  peut atteindre. Pour simplifier le système (HT) et réduire le nombre de paramètres, nous introduisons les changements de variables suivants :

$$t = r_1 T, \quad x(t) = \frac{b_1}{r_1} X(T), \quad y(t) = \frac{a_2 b_1}{r_1 r_2} Y(T),$$

$$a = \frac{a_1 r_2}{a_2 r_1}, \quad b = \frac{r_2}{r_1}, \quad e_1 = \frac{b_1 k_1}{r_1}, \quad e_2 = \frac{b_1 k_2}{r_1}.$$

Ce qui donne, à partir du système (HT)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{d}{dt} \left( \frac{b_1}{r_1} X(T) \right) \\ &= \frac{b_1}{r_1} \frac{dX(T)}{dT} \frac{dT}{dt} \\ &= \frac{b_1}{r_1^2} \frac{dX(T)}{dT} \\ &= \frac{b_1}{r_1^2} \left( r_1 - b_1 X - \frac{a_1 Y}{X + k_1} \right) X. \end{aligned}$$

Alors, on trouve

$$\frac{dx}{dt} = x(1 - x) - \frac{axy}{x + e_1}.$$

D'autre part,

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= \frac{d}{dt} \left( \frac{a_2 b_1}{r_1 r_2} Y(T) \right) \\ &= \frac{a_2 b_1}{r_1 r_2} \frac{dY(T)}{dT} \frac{dT}{dt} \\ &= \frac{a_2 b_1}{r_1^2 r_2} \frac{dY}{dT} \\ &= \frac{a_2 b_1}{r_1 r_2} \left( r_2 - \frac{a_2 Y}{X + k_2} \right) \\ &= by \left( 1 - \frac{y}{x + e_2} \right). \end{aligned}$$

Le système (HT) devient :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{axy}{x+e_1}, \\ \frac{dy}{dt} = by(1 - \frac{y}{x+e_2}), \\ x(0) > 0, y(0) > 0. \end{cases} \quad (2.1)$$

## 2.2 Bornage du modèle et existence d'un ensemble positivement invariant et attracteur

Notons  $\mathbb{R}_+^2$  le quadrant positif, et  $Int(\mathbb{R}_+^2)$  le quadrant strictement positif.

**Lemme 2.2.1.** *Le quadrant strictement positif  $Int(\mathbb{R}_+^2)$  est invariant pour le système (2.1).*

### Démonstration

Remarquons, tout d'abord, que les frontières du quadrant positif  $\mathbb{R}_+^2$  sont invariantes, cela est immédiat à partir des équations du système (2.1). De plus, les densités  $x(t)$  et  $y(t)$  sont strictement positives : pour  $t \geq 0$ , si  $x(0) > 0$  et  $y(0) > 0$  alors  $x(t) > 0$  et  $y(t) > 0$  car le théorème d'existence et d'unicité des équations différentielles assure que les solutions sont strictement positives et les axes ne peuvent se couper. ■

Nous montrerons que, sous certaines conditions, les solutions du système (2.1) issues de  $\mathbb{R}_+^2$  sont bornées pour  $t$  suffisamment grand.

**Définition 2.2.1.** *Une solution  $\phi(t, t_0, x_0, y_0)$  du système (2.1) est dite bornée dans  $\mathbb{R}_+^2$  s'il existe une région compacte  $\mathcal{A} \in \mathbb{R}_+^2$  et un temps fini  $T$  ( $T = T(t_0, x_0, y_0)$ ) tels que, pour tous  $(t_0, x_0, y_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^2$ ,  $\phi(t, t_0, x_0, y_0) \in \mathcal{A}$  pour tout  $t > T$ .*

**Théorème 2.2.2.** *Soit  $\mathcal{A}$  l'ensemble défini par :*

$$\mathcal{A} = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2; 0 \leq x \leq 1, 0 \leq x + y \leq L_1\},$$

$$L_1 = \frac{1}{4b}(5b + (1+b)^2(1+e_2)). \quad (2.2)$$

Alors :

a)  $\mathcal{A}$  est positivement invariant,

b) toutes les solutions de (2.1) issues de  $\mathbb{R}_+^2$  sont bornées dans  $\mathbb{R}_+^2$  et convergent vers l'ensemble attracteur  $\mathcal{A}$ .



**Démonstration**

a) Soient  $(x(0), y(0)) \in \mathcal{A}$ , nous allons montrer que  $(x(t), y(t)) \in \mathcal{A}$  pour tout  $t \geq 0$ .

Il est évident, à partir du Lemme 2.2.1, que  $(x(t), y(t))$  restent positifs, puisque  $(x(0), y(0)) \in \mathcal{A}$ .

Nous devons donc montrer que pour tout  $t \geq 0$ ,  $x(t) \leq 1$  et  $x(t) + y(t) \leq L_1$ .

(a1) Montrons d'abord que  $x(t) \leq 1$ , pour tout  $t \geq 0$ . Puisque  $x > 0$  et  $y > 0$  dans  $Int(\mathbb{R}_+^2)$ , vérifie l'inéquation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} \leq x(t)(1 - x(t)), \quad (2.3)$$

cela est immédiat si on considère la première équation de (2.1). Donc  $x(t)$  peut être comparé avec le solution de

$$\frac{du}{dt} = u(t)(1 - u(t)), \quad u(0) = x_0 > 0,$$

qui est une équation de Bernoulli pour cela on pose

$$u(t) = \frac{1}{z(t)},$$

d'où

$$u'(t) = \frac{-z'(t)}{z(t)^2},$$

Si on remplace dans l'équation précédente on trouve :

$$\frac{-z'(t)}{z(t)^2} = \frac{1}{z(t)} \left(1 - \frac{1}{z(t)}\right),$$

alors

$$\frac{-z'(t)}{z(t)} = 1 - \frac{1}{z(t)},$$

donc

$$z'(t) = -z(t) + 1.$$

On cherche premièrement la solution de l'équation homogène associée :

$$z'(t) = -z(t),$$

on trouve

$$z(t) = ce^{-t}, \quad c \in \mathbb{R}.$$

Pour résoudre l'équation non-homogène, on pose

$$z(t) = c(t)e^{-t}.$$

On dérive et on reporte dans l'équation non-homogène, on trouve

$$c'(t)e^{-t} = 1,$$

donc

$$c(t) = e^t + c, \quad c \in \mathbb{R},$$

alors

$$z(t) = ce^{-t} + 1,$$

qui donne

$$0 < u(t) = \frac{1}{1 + ce^{-t}} \leq 1,$$

avec

$$c = \frac{1}{u(0)} - 1.$$

On a  $0 < u(0) \leq 1$ , puisque  $(x_0, y_0) \in A$ , donc  $c \geq 0$ .

Il en découle que toute solution positive  $x(t)$  de (2.3) vérifie  $x(t) \leq 1$ , pour tout  $t \geq 0$ .

**(a2)** Montrons maintenant que  $x(t) + y(t) \leq L_1$ , pour tout  $t \geq 0$ .

Posons

$$\sigma(t) = x(t) + y(t),$$

dont la dérivée est :

$$\begin{aligned} \frac{d\sigma}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{dy}{dt} \\ &= \left(1 - x - \frac{ay}{x + e_1}\right)x + by\left(1 - \frac{y}{x + e_2}\right). \end{aligned}$$

Puisque tous les paramètres sont strictement positifs et que toutes les solutions issues de  $\mathbb{R}_+^2$  restent dans le quadrant positif, alors on a :

$$\frac{d\sigma}{dt} \leq (1 - x)x + by\left(1 - \frac{y}{x + e_2}\right).$$

On pose

$$f(x) = (1 - x)x,$$

donc

$$f'(x) = 1 - 2x.$$

On remarque que  $f$  est croissante dans l'intervalle  $[0, \frac{1}{2}]$  et décroissante dans  $[\frac{1}{2}, 1]$ . Alors,  $f$  admet une valeur maximal pour  $x = \frac{1}{2}$  telle que :

$$\max_{\mathbb{R}_+} (1 - x)x = f\left(\frac{1}{2}\right) = \frac{1}{4},$$

on en déduit que

$$\frac{d\sigma}{dt} \leq \frac{1}{4} - \sigma + x + y + by\left(1 - \frac{y}{x + e_2}\right),$$

d'où

$$\frac{d\sigma}{dt} + \sigma \leq \frac{1}{4} + x + y\left(1 + b - \frac{y}{x + e_2}\right).$$

On vient de montrer que pour tout  $t \geq 0, 0 \leq x \leq 1$ . On obtient alors :

$$\frac{d\sigma}{dt} + \sigma \leq \frac{1}{4} + 1 + y(1 + b - \frac{by}{x + e_2}).$$

On pose

$$g(y) = (1 + b - \frac{by}{1 + e_2})y,$$

donc

$$g'(y) = 1 + b - \frac{2by}{1 + e_2},$$

on a

$$g'(y) = 0 \text{ pour } y = \frac{(1 + e_2)(b + 1)}{2b} = y_0,$$

on remarque que  $g$  est croissante dans l'intervalle  $[0, y_0]$  et décroissante dans  $[y_0, \infty[$ . Alors,  $g$  admet une valeur maximale pour  $y = y_0$ , donc

$$\max_{\mathbb{R}_+} [(1 + b - \frac{y}{1 + e_2})y] = g(y_0) = \frac{(1 + b)^2(1 + e_2)}{4b}.$$

Par conséquent,

$$\frac{d\sigma}{dt} + \sigma \leq L_1,$$

où

$$L_1 = \frac{5}{4} + \frac{(1 + b)^2(1 + e_2)}{4b}.$$

En utilisant le lemme 1.1.2 (de Gronwall), (avec  $\alpha_1 = 1$  et  $\alpha_2 = L_1$ ), nous obtenons, pour tout  $t \geq \tilde{T} \geq 0$ .

$$\sigma(t) \leq L_1 - (L_1 - \sigma(\tilde{T}))e^{-(t-\tilde{T})}. \quad (2.4)$$

Pour  $\tilde{T} = 0$ , on obtient

$$\sigma(t) \leq L_1 - (L_1 - \sigma(0))e^{-t}.$$

Finalement, il reste juste à remarquer que  $L_1 - \sigma(0) \geq 0$  car  $(x(0), y(0)) \in A$  et on conclut que pour tout  $t \geq 0$ ,

$$\sigma(t) = x(t) + y(t) \leq L_1. \quad (2.5)$$

**b)** Il nous reste à montrer que, pour  $(x(0), y(0)) \in \mathbb{R}_+^2$ ,  $(x(t), y(t)) \rightarrow A$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ . Nous allons montrer que  $\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1$  et  $\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} (x(t) + y(t)) \leq L_1$ .

**b1)** Tout d'abord, le résultat  $\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1$  vient directement de **(a1)** et du Lemme 1.1.2 (de Gronwall), puisque toutes les solution du problème aux valeurs initiales

$$\frac{dx}{dt} = x(t)(1 - x(t)), x(0) \geq 0,$$

vérifient  $\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1$ .

**b2)** Pour le second résultat, soit  $\varepsilon > 0$ , alors il existe  $T_1 > 0$  tel que  $x(t) \leq 1 + \frac{\varepsilon}{2}$  pour tout  $t \geq T_1$ . De l'expression (2.4) avec  $\tilde{T} = T_1$ , nous obtenons, pour tout  $t \geq T_1 \geq 0$ ,

$$\begin{aligned} \sigma(t) = x(t) + y(t) &\leq L_1 - (L_1 - \sigma(T_1))e^{-(t-T_1)} \\ &\leq L_1 - [L_1 e^{T_1} - (x(T_1) + y(T_1))e^{T_1}]e^{-t} \\ &\leq L_1 - [L_1 - (x(T_1) + y(T_1))e^{T_1}]e^{-t}. \end{aligned}$$

Alors

$$\sigma(t) = x(t) + y(t) \leq (L_1 + \frac{\varepsilon}{2}) - [(L_1 + \frac{\varepsilon}{2}) - (x(T_1) + y(T_1))e^{T_1}]e^{-t}.$$

Pour tout  $t \geq T_1 \geq 0$ .

Posons  $T_2 \geq T_1$  tel que,

$$|(L_1 + \frac{\varepsilon}{2}) - (x(T_1) + y(T_1))e^{T_1}|e^{-t} \leq \frac{\varepsilon}{2},$$

Pour tout  $t \geq T_2$ , alors

$$x(t) + y(t) \leq L_1 + \varepsilon \quad \text{pour tout } t \geq T_2.$$

Donc

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} (x(t) + y(t)) \leq L_1.$$

Ce qui termine la démonstration. ■

### 2.2.1 Points d'équilibre du système

Les points d'équilibre sont les solutions du système algébrique suivant :

$$\begin{cases} x(1 - x - \frac{ay}{x + e_1}) = 0, \\ by(1 - \frac{y}{x + e_2}) = 0, \end{cases} \quad (2.6)$$

avec  $(x, y) \in \mathcal{A} = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2; 0 < x \leq 1, 0 < x + y \leq L_1\}$  et  $a, b, e_1, e_2 > 0$ ,

On résout d'abord l'équation :

$$by(1 - \frac{y}{x + e_2}) = 0,$$

on trouve

$$y = 0 \quad \text{ou} \quad y = x + e_2.$$

On se reporte à l'équation :

$$x(1 - x) - \frac{axy}{x + e_1} = 0.$$

On a donc trois points triviaux  $E_0 = (0, 0)$ ,  $E_1 = (1, 0)$ ,  $E_2 = (0, e_2)$  et d'autres points non triviaux  $E^* = (x^*, y^*)$  vérifient

$$\begin{cases} y^* = x^* + e_2, \\ x^{*2} + (a - 1 + e_1)x^* - e_1 + ae_2 = 0. \end{cases}$$

L'équation

$$x^2 + (a - 1 + e_1)x - e_1 + ae_2 = 0,$$

a comme discriminant

$$\Delta = (a + e_1 - 1)^2 - 4(ae_2 - e_1) > 0.$$

Si  $ae_2 < e_1$ ,

elle possède deux racines :

$$x_1 = \frac{1 - a - e_1 + \sqrt{(a + e_1 - 1)^2 - 4(ae_2 - e_1)}}{2},$$

$$x_2 = \frac{1 - a - e_1 - \sqrt{(a + e_1 - 1)^2 - 4(ae_2 - e_1)}}{2},$$

comme  $x_1 x_2 = (ae_2 - e_1) < 0$ , si  $ae_2 < e_1$  on sait qu'une de ses racines est positive et l'autre négative. Par conséquent il existe un seul point intérieur  $E^* = (x^*, y^*)$ .

### 2.2.2 Etude de la stabilité des points d'équilibre triviaux

Nous allons analyser la stabilité locale des points d'équilibre  $E_0$ ,  $E_1$  et  $E_2$ .

La matrice jacobienne à un point d'équilibre  $E(x, y)$  est donnée grâce au champ (2.1) par

$$\frac{df_1}{dx} = 1 - 2x - \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2},$$

$$\frac{df_1}{dy} = -\frac{ax}{x + e_1},$$

$$\frac{df_2}{dx} = \frac{by^2}{(x + e_2)^2},$$

$$\frac{df_2}{dy} = b - 2\frac{by}{x + e_2}.$$

Donc

$$df(x, y) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2} & -\frac{ax}{x + e_1} \\ \frac{by^2}{(x + e_2)^2} & b - 2\frac{by}{x + e_2} \end{pmatrix}.$$

Pour le point trivial  $E_0$ , on a

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & b \end{pmatrix}.$$

On a  $df(E_0)$  est diagonale donc il y a deux valeurs propres :

$$\lambda_1 = 1, \lambda_2 = b > 0,$$

donc  $E_0$  est un point d'équilibre hyperbolique de type noeud instable, avec la variété instable (voir figure (2.1)).

Donc

$$E^i = E_{\lambda_1} \cup E_{\lambda_2},$$

avec  $E_{\lambda_i}$  est le sous espace propre associé à la valeur propre  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2$ , i.e ;

$$E_{\lambda_1} = \ker(J - \lambda_1 I) = \{v \in \mathbb{R}^2, (J - \lambda_1 I)v = 0\}.$$

D'où, on a

$$E_{\lambda_1} = \langle (1, 0) \rangle.$$

De la même manière on trouve

$$E_{\lambda_2} = \ker(J - \lambda_2 I) = \langle (0, 1) \rangle.$$

Donc la variété instable est la fonction du quadrant positif, qui donne la figure

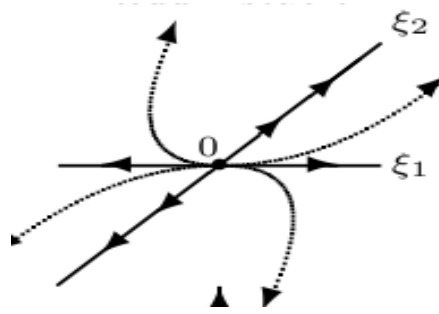


FIGURE 2.1 – Noeud instable.

Pour le point trivial  $E_1$ , on a

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{a}{e_1 + 1} \\ 0 & b \end{pmatrix}.$$

$df(E_1)$  est triangulaire donc il y a deux valeurs propres  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = b$ , sont réelles et non nulles donc  $E_1$  est un point d'équilibre hyperbolique. De plus  $\lambda_1 < 0$  et  $\lambda_2 > 0$  donc c'est un point d'équilibre hyperbolique de type selle. et on a :

$$E^s = E_{\lambda_1} = \ker(J - \lambda_1 I) = \{v \in \mathbb{R}^2, (J + I)v = 0\} = \langle (1, 0) \rangle.$$

$$E^i = E_{\lambda_2} = \ker(J - \lambda_2 I) = \{v \in \mathbb{R}^2, (J - bI)v = 0\} = \langle (0, 1) \rangle.$$

Alors, la sous variété stable est l'axe  $(ox)$  et la variété instable est l'axe  $(oy)$ . (voir la figure suivante).

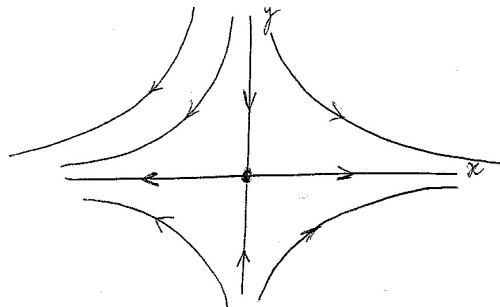


FIGURE 2.2 – Portrait de phase du système (2.1) avec  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = b$ .

Enfin, pour le point  $E_2$ , on a

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{ae_2}{e_1} & 0 \\ b & -b \end{pmatrix}.$$

Au point  $E_2$ , les valeurs propres sont  $\lambda_1 = 1 - \frac{ae_2}{e_1}$  et  $\lambda_2 = -b < 0$ , et nous avons donc trois cas à traiter :

- i) Si  $ae_2 > e_1$ , alors  $\lambda_1 < 0$ , et  $E_2$  est un noeud stable,
- ii) Si  $ae_2 < e_1$ , alors  $\lambda_1 > 0$ , et donc  $E_2$  est un col dont la variété stable est l'axe  $(oy)$ ,
- iii) Si  $ae_2 = e_1$ , alors  $\lambda_1 = 0$ . Une bifurcation locale apparaît et nous allons déterminer son type en étudiant la sous variété centrale.

### 2.2.3 Bifurcation au point $E_2$

La bifurcation au point  $E_2$  est établie grâce au théorème suivant :

**Théorème 2.2.3.** *Si  $a + e_1 \neq 1$ , alors le système présente une bifurcation transcritique au point  $E_2$ . Si  $a + e_1 = 1$ , alors on a une bifurcation fourche au point  $E_2$ .*

#### Démonstration

Prenons le changement de variables suivant, pour transposer le système à l'origine,

$$x \longrightarrow x, \quad y \longrightarrow y + e_2,$$

et posons

$$\mu = 1 - \frac{ae_2}{e_1}.$$

En ajoutant au système l'équation triviale  $\frac{d\mu}{dt} = 0$ , nous obtenons :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x\left(\mu + \frac{ae_2}{e_1} - x\right) - \frac{ax(y + e_2)}{x + e_1}, \\ \frac{dy}{dt} = b(y + e_2)\left(1 - \frac{y + e_2}{x + e_2}\right), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (2.7)$$

Au point d'équilibre  $(x, y, \mu) = (0, 0, 0)$ , le comportement des solutions de (2.7) est le même que celui de la variété centrale au point  $E_2$ . Étudions le système (2.7) au voisinage de  $\mu = 0$ . Nous allons mettre la matrice jacobienne de ce champ de vecteur sous la forme de Jordan.

On a :

$$df(x, y, \mu) = \begin{pmatrix} \mu + \frac{ae_2}{e_1} - 2x - \frac{ae_1(y + e_2)}{(x + e_1)^2} & -\frac{ax}{x + e_1} & x \\ \frac{b(y + e_2)^2}{(x + e_2)^2} & b - \frac{2b(y + e_2)}{x + e_2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix},$$

d'où

$$df(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ b & -b & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

qui admet une valeur propre double  $\lambda_1 = 0$  et une valeur propre simple  $\lambda_2 = -b$ .

De plus, on a :

$$E_{\lambda_1} = \langle (1, 1, 0) \rangle.$$

Donc,  $\dim E_{\lambda_1} = 1 < 2$ , et

$$E_{\lambda_2} = \langle (0, 1, 0) \rangle.$$

Comme  $E_{\lambda_1}$  est engendré par un seul vecteur, on va compléter par un vecteur canonique tel que :

$$\det(v_1, v_2, v_3) \neq 0.$$

On prend,  $v_3 = e_3$ , ainsi la matrice de passage de la base canonique à cette nouvelle base

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Prenons le changement de variables suivant :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ \mu \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u \\ v \\ \varepsilon \end{pmatrix}, \text{ et } \begin{pmatrix} u \\ v \\ \varepsilon \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix},$$



tel que

$$P^{-1} = \frac{1}{\det P} C^t.$$

On a  $\det P = 1$  et

$$C^t = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ -1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

donc

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ -1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Alors

$$\begin{cases} u = x, \\ v = -x + y, \\ \varepsilon = \mu, \end{cases}$$

ou

$$\begin{cases} x = u, \\ y = u + v, \\ \mu = \varepsilon, \end{cases}$$

Ce qui nous permet d'écrire le système suivant, en gardant la notation en  $\mu$

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u\left(\mu + \frac{ae_2}{e_1} - u\right) - \frac{au(u+v+e_2)}{u+e_1} = f(u, v, \mu), \\ \frac{dv}{dt} = b(u+v+e_2)\left(1 - \frac{u+v+e_2}{u+e_2}\right) - u\left(\mu + \frac{ae_2}{e_1} - u\right) + \frac{au(u+v+e_2)}{u+e_1} = g(u, v, \mu), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (2.8)$$

Avant de chercher la variété centrale associée à  $E_2$ , nous devons écrire chaque équation du système (2.8) sous la forme d'un développement de Taylor, pour trouver la forme normale. Rappelons l'expression du développement de Taylor.

**Proposition 2.2.4. (Développement de Taylor)**

Pour une fonction  $f : \mathbb{R}^p \rightarrow \mathbb{R}$  deux fois différentiable en  $a \in \mathbb{R}^p$ , on a le développement de Taylor de  $f$  :

$$f(a+h) = f(a) + \nabla f(a) \cdot h + \frac{1}{2} h^T \mathbb{H}(a) h + o(\|h\|^2),$$

où  $\nabla f$  est le gradient de  $f$  et  $\mathbb{H}(a)$  est la matrice hermitienne évaluée en  $a$ .

Dans le cas  $p = 2$  :

$f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ , 2 fois différentiable en  $(a, b) \in \mathbb{R}^2$ .

$$f(a+h, b+k) = f(a, b) + \frac{\partial f}{\partial x}(a, b)h + \frac{\partial f}{\partial y}(a, b)k + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(a, b)h^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(a, b)k^2 + \frac{\partial f}{\partial x \partial y}(a, b)hk + o(h^2 + k^2).$$

telle que

$$\mathbb{H}(f) = (H_{ij}(f)), \quad H_{ij} = \frac{\partial^2 f}{\partial x_i \partial x_j}, \quad \forall i, j = \overline{1, 2}.$$

On a pour la première équation :

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} = & \alpha_{000} + \alpha_{100}u + \alpha_{200}u^2 + \alpha_{110}uv + \alpha_{101}u\mu + \alpha_{010}v + \alpha_{020}v^2 \\ & + \alpha_{011}v\mu + \alpha_{001}\mu + \alpha_{001}\mu^2 + o(\mu^3), \end{aligned}$$

tels que :

$$\begin{aligned} \alpha_{000} = f(0, 0, 0) = 0, \quad \alpha_{100} = \frac{\partial f}{\partial u}|_{0,0,0} = 0, \\ \alpha_{200} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial u^2}|_{0,0,0} = \frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} - 1, \quad \alpha_{110} = \frac{\partial^2 f}{\partial v \partial u}|_{0,0,0} = \frac{-a}{e_1}, \\ \alpha_{101} = \frac{\partial^2 f}{\partial \mu \partial u}|_{0,0,0} = 1, \quad \alpha_{010} = \frac{\partial f}{\partial v}|_{0,0,0} = 0, \\ \alpha_{020} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial v^2}|_{0,0,0} = 0, \quad \alpha_{011} = \frac{\partial f^2}{\partial \mu \partial v}|_{0,0,0} = 0, \\ \alpha_{001} = \frac{\partial f}{\partial \mu}|_{0,0,0} = 0, \quad \alpha_{011} = \frac{1}{2} \frac{\partial f^2}{\partial \mu^2}|_{0,0,0} = 0, \end{aligned}$$

pour la seconde équation, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & \beta_{000} + \beta_{100}u + \beta_{200}u^2 + \beta_{110}uv + \beta_{101}u\mu + \beta_{010}v + \beta_{020}v^2 \\ & + \beta_{011}v\mu + \beta_{001}\mu + \beta_{002}\mu^2 + o(\mu^3), \end{aligned}$$

où les coefficients sont donnés par :

$$\begin{aligned} \beta_{000} = g(0, 0, 0) = 0, \quad \beta_{100} = \frac{\partial g^2}{\partial \mu^2}|_{0,0,0} = 0, \\ \beta_{200} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 g}{\partial u^2}|_{0,0,0} = \frac{a(e_1 - e_2)}{e_1^2} + 1, \quad \beta_{110} = \frac{\partial^2 g}{\partial v \partial u}|_{0,0,0} = \frac{a}{e_1}, \\ \beta_{101} = \frac{\partial^2 g}{\partial \mu \partial u}|_{0,0,0} = 1, \quad \beta_{010} = \frac{\partial g}{\partial v}|_{0,0,0} = -b, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\beta_{020} &= \frac{1}{2} \frac{\partial^2 g}{\partial v^2} \Big|_{0,0,0} = -\frac{b}{e_2}, & \beta_{011} &= \frac{\partial g^2}{\partial \mu \partial v} \Big|_{0,0,0} = 0, \\ \beta_{001} &= \frac{\partial g}{\partial \mu} \Big|_{0,0,0} = 0, & \beta_{011} &= \frac{1}{2} \frac{\partial g^2}{\partial \mu^2} \Big|_{0,0,0} = 0.\end{aligned}$$

Ce développement nous conduit au système :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \left( \frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} - 1 \right) u^2 - \frac{a}{e_1} uv + u\mu + o(\mu^3), \\ \frac{dv}{dt} = -bv + \frac{a}{e_1} uv + \left( \frac{a(e_1 - e_2)}{e_1^2} + 1 \right) u^2 - \frac{b}{e_2} v^2 - u\mu + o(\mu^3), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (2.9)$$

Nous savons que la variété centrale est l'ensemble :

$$W^c = \{(u, v, \mu) \in \mathbb{R}^3 / v = h(u, \mu), |v| < \delta_1, |u| < \delta_2, h(0, 0) = \partial_u h(0, 0) = 0\}, \text{ où}$$

$$v = h(u, \mu) = \alpha u^2 + \beta u\mu + \gamma \mu^2 + o(\mu^3).$$

Puisque  $\frac{d\mu}{dt} = 0$ , on a :

$$\frac{dv}{dt} = \frac{dh(u, \mu)}{du} \frac{du}{dt}.$$

Cette équation nous permet de calculer les coefficients  $\alpha, \beta$  et  $\gamma$ . On a :

$$\begin{aligned}\frac{dv}{dt} - \frac{dh(u, \mu)}{du} \frac{du}{dt} &= 0, \\ \frac{dh(u, \mu)}{du} &= 2\alpha u + \beta \mu + o(\mu^2).\end{aligned}$$

Après simplifications et identifications, on obtient les valeurs ci-après pour les coefficients  $\alpha, \beta$  et  $\gamma$  :

$$\begin{cases} \alpha = \frac{1}{b} \left( 1 - \frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} \right), \\ \beta = -\frac{1}{b}, \\ \gamma = 0. \end{cases}$$

Ce qui nous donne :

$$v = h(u, \mu) = \frac{1}{b} \left( 1 - \frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} \right) u^2 - \frac{1}{b} u\mu + o(\mu^3).$$

En portant la valeur obtenue de  $v$  dans la première équation de (2.9), on obtient la dérivée de  $u$  le long de la variété centrale et donc le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \left( \frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} - 1 \right) u^2 + u\mu + o(3) = G(u, \mu), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (2.10)$$

On a les conditions suivantes :

$$G(0, 0) = \frac{\partial G}{\partial u}(0, 0) = 0,$$

la variété centrale est tangente à l'axe ( $ou$ ) à l'origine ; de plus

$$\frac{\partial G}{\partial \mu}(0, 0) = 0,$$

$$\frac{\partial^2 G}{\partial^2 u}(0, 0) = 2\left(\frac{a(e_2 - e_1)}{e_1^2} - 1\right),$$

lorsque  $\mu = 0$ ,  $ae_2 = e_1$ . On a

$$\frac{\partial^2 G}{\partial^2 u}(0, 0) = 2\left(\frac{1 - (a - e_1)}{e_1}\right),$$

donc :

$$\frac{\partial^2 G}{\partial^2 u}(0, 0) \neq 0 \text{ si } a + e_1 \neq 1,$$

et

$$\frac{\partial^2 G}{\partial^2 u}(0, 0) = 0 \text{ si } a + e_1 = 1.$$

D'où le résultat ■

## 2.3 Permanence

La permanence signifie persistance plus dissipativité, en plus de la survie à long terme, elle tient compte aussi des limites de la croissance des espèces. En 1986, Butler, Freedman et Waltman ont donné des définitions pour la persistance faible, forte et uniforme, pour les systèmes dynamiques, dans un espace métrique localement compact.

On peut trouver chez Freedman et Waltman(1984), Waltman(1989), Freedman et Moson(1990) et Huston et Schmilt(1992), toute une théorie sur la persistance/permanence des systèmes autonomes.

Nous rappelons les définitions analytiques suivantes :

**Définition 2.3.1.** Une espèce de densité  $X_i$  est dite faiblement persistante si

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) > 0.$$

**Définition 2.3.2.** Une espèce de densité  $X_i$  est dite fortement persistante si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) > 0.$$

**Définition 2.3.3.** Une espèce de densité  $X_i$  est dite uniformément persistante si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) \geq \varepsilon > 0.$$

Il est évident, à partir de ces définitions, que la persistance uniforme implique la persistance fort et que celle-ci implique la persistance faible. En règle générale, quand on parle de persistance il s'agit de la persistance forte. On dit qu'une population de densité  $X_i$  persiste si  $X_i(0) > 0$  et s'il y a persistance forte. Et on dit qu'un système persiste lorsque chaque composante du système persiste.

Un système est dit **dissipatif** lorsque toutes les espèces qui le composent sont uniformément bornées par leur environnement, c'est à dire :

**Définition 2.3.4.** *Un système est dit **dissipatif** lorsque pour toute population  $X_i$ , il existe  $M_i > 0$ , fini, tel que*

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) \leq M_i.$$

**Définition 2.3.5.** *Un système est dit **permanent** s'il est uniformément persistant et dissipatif.*

Avant d'étudier la permanence du système (2.1), nous introduisons quelques définitions nécessaires. Supposons que  $F$  soit un espace métrique complet avec  $F = F_0 \cup \partial F_0$  pour un ensemble ouvert  $F_0$ . Nous prendrons comme  $F_0$  le quadrant strictement positif dans  $\mathbb{R}^2$ .

**Définition 2.3.6.** *Un flot ou un semi flot sur  $F$  sous lequel  $F_0$  et  $\partial F_0$  sont invariants est dit permanent s'il est dissipatif et s'il existe un nombre  $\epsilon > 0$  tel que toute trajectoire issue de  $F_0$  soit au moins à une distance  $\epsilon$  de  $\partial F_0$  pour  $t$  suffisamment grand.*

**Définition 2.3.7.** *L'ensemble  $\omega$ -limite  $\omega(\partial F_0)$  est dit isolé s'il possède un recouvrement  $M = \cup_{k=1}^N M_k$  d'ensembles disjoints  $M_k$  qui sont isolés et invariants.*

*L'ensemble  $\omega(\partial F_0)$  est dit acyclique s'il existe un recouvrement isolé  $\cup_{k=1}^N M_k$  pour lequel aucun ensemble de  $M_k$  n'est un cycle.*

**Théorème 2.3.1** (Hale § Waltman 1989). *Supposons qu'un semi flot sur  $F$  rende  $F_0$  et  $\partial F_0$  invariant, soit borné dans  $F$  pour  $t > 0$  et qu'il soit dissipatif. Si de plus :*

- i)  $\omega(\partial F_0)$  est isolé et acyclique,
- ii)  $W^s(M_k) \cap F_0 = \emptyset$  pour tout  $k$ , où  $\cup_{k=1}^N M_k$  est le recouvrement isolé utilisé dans la définition d'acyclicité de  $\partial F_0$  et  $W^s$  la variété stable.

*Alors le semi flot est permanent.*

**Théorème 2.3.2.** *Supposons que la condition suivante soit vérifiée :*

$$ae_2 < e_1, \tag{2.11}$$

*alors, le système (2.1) est permanent.*

### Démonstration

Si nous prenons pour  $F_0$  le quadrant strictement positif, alors  $\omega(\partial F_0)$  consiste en les points  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$  et  $(0, e_2)$ . Le point  $(0, 0)$  est un noeud instable, le point  $(1, 0)$  est un col dont la variété stable est l'axe  $(ox)$  et la variété instable est parallèle à l'axe  $(oy)$ ; De plus si  $ae_2 < e_1$ , le point  $(0, e_2)$  est un col dont la variété stable est l'axe  $(oy)$  et la variété instable est l'axe  $(ox)$ . Ainsi, toutes les trajectoires sur l'axe  $(ox)$  autre que  $(0, 0)$  approchent le point  $(1, 0)$  et toutes les trajectoires sur l'axe  $(oy)$  autre que  $(0, 0)$  approchent le point  $(0, e_2)$ . Il s'en suit, de cette configuration, que le flot sur  $\partial F_0$  est acyclique. Donc  $\omega(\partial F_0)$  est isolé et acyclique. La variété stable de  $(1, 0)$  est l'axe  $(ox)$  et la variété stable de  $(0, e_2)$  est l'axe  $(oy)$ , et nous savons, depuis le Théorème 2.2.2, que ces variétés stables ne peuvent coup l'intérieur de  $F_0$ .

Par conséquent, le théorème 2.3.1 implique la permanence du flot donné par (2.1) ■

### 2.3.1 Existence et Stabilité locale et globale du point d'équilibre intérieur $E^*(x^*, y^*)$

Nous allons montrer que le système (2.1) possède un unique point d'équilibre intérieur lorsqu'il est permanent. Nous établirons la stabilité locale de ce point en utilisant le critère de Routh-Hurwitz et sa stabilité globale à l'aide d'une fonction de Lyapunov.

**Théorème 2.3.3.** *Si la condition (2.11) est acquise, alors le système (2.1) possède un unique point d'équilibre intérieur  $E^*(x^*, y^*)$ .*

### Démonstration

A partir du système (2.1), un tel point vérifie,

$$ay^* = (1 - x^*)(e_1 + x^*), \quad (2.12)$$

$$y^* = x^* + e_2. \quad (2.13)$$

On tire de ces équations

$$x^{*2} + (e_1 + a - 1)x^* + ae_2 - e_1 = 0, \quad (2.14)$$

d'où

$$x_{\pm}^* = \frac{1}{2}(1 - (e_1 + a) \pm \Delta^{\frac{1}{2}}), \quad (2.15)$$

avec

$$\Delta = (e_1 + a - 1)^2 - 4(ae_2 - e_1). \quad (2.16)$$

Le discriminant  $\Delta$  est positif si on a la condition (2.11).

De plus, on a  $x_+^*x_-^* = (\frac{1}{2}(1 - a - e_1 + \Delta^{\frac{1}{2}}))(\frac{1}{2}(1 - a - e_1 - \Delta^{\frac{1}{2}})) = -(e_1 - ae_2)$  sous la condition (2.11),  $x_+^*x_-^* < 0$ , donc  $x_+^* > 0$  et  $x_-^* < 0$ .

Par conséquent, si  $ae_2 < e_1$ , alors le système (2.1) possède un unique point d'équilibre intérieur  $E^*(x^*, y^*)$  donné par :

$$x^* = x_+^* = \frac{1}{2}(1 - (e_1 + a) + \Delta^{\frac{1}{2}}), \quad (2.17)$$

et

$$y^* = x^* + e_2.$$

■

Remarquons que si  $ae_2 = e_1$ , alors le système (2.1) possède un unique point d'équilibre strictement positif si  $a + e_1 < 1$ .

Ce point que nous noterons  $E_2^* = (1 - (e_1 + a), 1 - (a + e_1) + e_2)$  émerge du point  $E_2$ , sous la bifurcation donnée par le théorème 2.2.3.

Au point  $E^*(x^*, y^*)$  à partir de la matrice jacobienne, on a :

$$\det J(x, y) = \left(1 - 2x - \frac{ae_1y}{(x + e_1)^2}\right)\left(b - \frac{2by}{x + e_2}\right) + \left(\frac{ax}{x + e_1}\right)\left(\frac{by^2}{(x + e_2)^2}\right),$$

si on remplace dans le premier terme  $ay^* = (1 - x^*)(x^* + e_1)$  et dans le deuxième terme  $y^* = x^* + e_2$  on obtient :

$$\begin{aligned} \det J(x^*, y^*) &= \left(1 - 2x^* - \frac{e_1(1 - x^*)(e_1 + x^*)}{(e_1 + x^*)^2}\right)\left(b - \frac{2b(x^* + e_2)}{x^* + e_2}\right) + \left(\frac{ax^*}{x^* + e_1}\right)\left(\frac{b(x^* + e_2)^2}{(x^* + e_2)^2}\right) \\ &= b\left[\frac{-(1 - 2x^*)(x^* + e_1) + e_1(1 - x^*) + ax^*}{x^* + e_1}\right] \\ &= \frac{b}{x^* + e_1}[2x^{*2} + (e_1 + a - 1)x^*] \\ &= \frac{bx^*}{x^* + e_1}[2x^* + (e_1 + a - 1)]. \end{aligned}$$

Comme  $x^* = \frac{1}{2}[1 - (e_2 + a) + \Delta^{\frac{1}{2}}]$ , on a  $x^* > \frac{1}{2}[1 - (a + e_1)]$ , et donc

$$\det J(x^*, y^*) > 0.$$

La trace est donnée par :

$$\text{tr} J(x^*, y^*) = 1 - 2x^* - \frac{ae_1y^*}{(x^* + e_1)^2} + b - \frac{2by^*}{x^* + e_2},$$

si on remplace dans le premier terme  $ay^* = (1 - x^*)(x^* + e_1)$  et dans le deuxième terme  $y^* = x^* + e_2$  on obtient :

$$\begin{aligned} \text{tr} J(x^*, y^*) &= 1 - 2x^* - \frac{(1 - x^*)(x^* + e_1)}{(x^* + e_1)^2} + b - \frac{2b(x^* + e_1)}{x^* + e_1} \\ &= (1 - 2x^*) - \frac{e_1(1 - x^*)}{(x^* + e_1)} - b \\ &= \frac{1}{x^* + e_1}[(1 - 2x^*)(x^* + e_1) - e_1(1 - x^*) - b(x^* + e_1)] \\ &= -\frac{1}{x^* + e_1}[2x^{*2} + (e_1 + b - 1)x^* + be_1]. \end{aligned}$$

Posons

$$p(x) = 2x^2 + (b + e_1 - 1)x + be_1. \quad (2.18)$$

Grâce au critère de Routh-Hurwitz, nous obtenons directement le lemme :

**Lemme 2.3.4.** *Le point d'équilibre  $E^*(x^*, y^*)$  est localement asymptotiquement stable si  $P(x^*) > 0$ . C'est un point instable si  $P(x^*) < 0$ .*

Il est clair que si  $b + e_1 \geq 1$  ou si  $b + e_1 < 1$  et  $(1 - (b + e_1))^2 - 8be_1 < 0$ , alors  $P(x) > 0$ . Si  $b + e_1 < 1$  et  $(1 - (b + e_1))^2 - 8be_1 > 0$ , alors  $P(x)$  a deux zéros strictement positifs  $0 < \alpha_1 < \alpha_2 < 1$  avec :

$$\alpha_{1,2} = \frac{(1 - (b + e_1)) \mp \Delta^{\frac{1}{2}}}{4}, \quad (2.19)$$

où

$$\Delta = (1 - (b + e_1))^2 - 8be_1. \quad (2.20)$$

$P(x) > 0$  si  $0 < x < \alpha_1$  ou  $\alpha_2 < x < 1$ , et  $P(x) < 0$  si  $\alpha_1 < x < \alpha_2$ . Ainsi, nous obtenons les résultats suivants :

**Lemme 2.3.5.** (a) *Si  $b + e_1 \geq 1$ , ou  $0 < x^* < \alpha_1$  ou  $\alpha_2 < x^* < 1$ , alors  $E^*(x^*, y^*)$  est asymptotiquement stable.*

(b) *Si  $b + e_1 < 1$  et  $\alpha_1 < x^* < \alpha_2$ , alors  $E^*(x^*, y^*)$  est instable.*

### 2.3.2 Etude de la stabilité globale du point d'équilibre intérieur

Nous allons, maintenant, montrer que, sous certaines conditions, ce point d'équilibre est globalement asymptotiquement stable.

**Théorème 2.3.6.** *Si  $e_1 \geq 1$ , alors le point d'équilibre intérieur  $E^*(x^*, y^*)$  est globalement asymptotiquement stable.*

#### Démonstration

La démonstration est basée sur la construction d'une fonction de Lyapunov. Posons :

$$V(x, y) = \int_{x^*}^x \frac{\eta - x^*}{(\eta + e_2)p(\eta)} d\eta + \frac{x^* + e_2}{by^*} \int_{y^*}^y \frac{\eta - y^*}{\eta} d\eta,$$

où

$$p(\eta) = \frac{a\eta}{\eta + e_1}.$$

Cette fonction est définie et continue sur  $\text{Int}(\mathbb{R}_+^2)$ . On voit rapidement que cette fonction  $V(x, y)$  est nulle au point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  et qu'elle est positive pour toutes autres valeurs



positives de  $x$  et  $y$ . Le point  $E^*(x^*, y^*)$  est donc un minimum global de  $V$ . Puisque toutes les solutions du système sont bornées et convergent vers l'ensemble  $\mathcal{A}$  pour  $t$  suffisamment grand, nous restreindrons notre étude à cet ensemble. La dérivée orbitale de  $V$  le long des solutions du système (2.1) est :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{d}{dx}V(x, y)\dot{x} + \frac{d}{dy}V(x, y)\dot{y}. \\ \frac{dV}{dt} &= \frac{(x - x^*)}{(x + e_2)p(x)}(xg(x) - p(x)y) + \frac{x^* + e_2}{by^*}\left(\frac{y - y^*}{y}\right)by\left(1 - \frac{y}{x + e_2}\right) \\ &= \frac{(x - x^*)}{x + e_2}\left(\frac{xg(x)}{p(x)} - y\right) + \frac{x^* + e_2}{y^*}(y - y^*)\left(1 - \frac{y}{x + e_2}\right) \\ &= \frac{(x - x^*)}{x + e_2}\left(\frac{xg(x)}{p(x)} - y^*\right) - \frac{(x - x^*)}{x + e_2}(y - y^*) + \frac{x^* + e_2}{y^*}(y - y^*)\left(\frac{y^*}{x^* + e_2} - \frac{y}{x + e_2}\right). \end{aligned}$$

Où  $g(x) = 1 - x$ .

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{(x - x^*)}{x + e_2}\left(\frac{x(1 - x)(e_1 + x)}{ax} - y^*\right) - \frac{(x - x^*)}{x + e_2}(y - y^*) + \frac{x^* + e_2}{y^*}(y - y^*)\left(\frac{xy^* - yx^* + e_2(y^* - y)}{(x + e_2)(x^* + e_2)}\right) \\ &= \frac{(x - x^*)}{a(x + e_2)}\left((1 - x)(x + e_1) - ay^*\right) - \frac{(x - x^*)}{x + e_2}(y - y^*) \\ &+ \frac{(y - y^*)}{y^*}\left(\frac{y^*(x - x^*) - x^*(y - y^*) - e_2(y - y^*)}{x + e_2}\right). \end{aligned}$$

En utilisant l'équation :  $ay^* = (1 - x)(x^* + e_1)$ .

Alors

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{x - x^*}{a(x + e_2)}\left((1 - x)(x + e_1) - (1 - x^*)(x^* + e_1)\right) - \frac{(x - x^*)(y - y^*)}{x + e_2} \\ &+ \frac{y - y^*}{y^*}\left(\frac{y^*(x - x^*) - (x^* + e_2)(y - y^*)}{x + e_2}\right) \\ &= \frac{(x - x^*)}{a(x + e_2)}(x + e_1 - x^2 - e_1x - x^* - e_1 + x^{*2} + e_1x^*) - \frac{(x^* + e_2)(y - y^*)^2}{y^*(x + e_2)} \\ &= \frac{(x - x^*)}{a(x + e_2)}(x - x^* - e_1(x - x^*) - (x - x^*)(x + x^*)) - \frac{(x^* + e_2)(y - y^*)^2}{y^*(x + e_2)} \\ &= \frac{1}{a(x + e_2)}(1 - e_1 - x - x^*)(x - x^*)^2 - \frac{(x^* + e_2)(y - y^*)^2}{y^*(x + e_2)} \\ &= -(x + x^* + e_1 - 1)\frac{1}{a(x + e_2)}(x - x^*)^2 - \frac{(x^* + e_2)(y - y^*)^2}{y^*(x + e_2)}. \end{aligned}$$

Puisque  $y^* = x^* + e_2$ ,

$$\frac{dV}{dt} = -(x + x^* + e_1 - 1)\frac{1}{a(x + e_2)}(x - x^*)^2 - \frac{1}{(x + e_2)}(y - y^*)^2.$$

Il s'en suit que, si  $e_1 \geq 1$  alors  $\frac{dV}{dt} < 0$  le long des trajectoires issues du quadrant strictement positif, excepté  $(x^*, y^*)$ , donc  $E^*(x^*, y^*)$  est globalement asymptotiquement stable.

## 2.4 Cycle limite

Rappelons que les cycles limites sont des phénomènes non linéaires. Ils ne peuvent apparaître que dans les systèmes linéaires.

Nous déduirons dans la suite les conditions pour lesquelles le système admet au moins un cycle limite, en utilisant le théorème fondamental de Poincaré-Bendixon sur les différentes possibilités des ensembles  $\alpha$ -limites et  $\omega$ -limites des équations différentielles autonomes.

### 2.4.1 Absence de cycle limite

Rappelons le critère de Dulac.

**Théorème 2.4.1** (Critère de Dulac). *Soit  $D \subseteq \mathbb{R}^2$  un ensemble ouvert simplement connexe et  $B(x, y)$  une fonction à valeurs réelles de classe  $C^1$  dans  $D$ . Si la fonction  $\operatorname{div} Bf = \frac{\partial(Bf_1)}{\partial x} + \frac{\partial(Bf_2)}{\partial y}$  est de signe constant et non-identiquement nulle dans  $D$ , alors*

$$\frac{dU}{dt} = f(U), \quad \text{où } U = (x, y) \text{ et } f(U) = (f_1(x, y), f_2(x, y)),$$

*n'a aucune orbite périodique à l'intérieur de la région  $D$ .*

**Théorème 2.4.2.** *Si  $b + e_1 \geq 1$ , alors le système (2.1) n'a aucun cycle limite.*

#### Démonstration

Posons  $B(x, y) = \left(\frac{e_1 + x}{ax}\right) \frac{1}{y^2}$ ,  $x > 0$ ,  $y > 0$ . Nous avons :

$$\begin{aligned} \operatorname{div} Bf &= B \frac{\partial f_1}{\partial x} + f_1 \frac{\partial B}{\partial x} + B \frac{\partial f_2}{\partial y} + f_2 \frac{\partial B}{\partial y} \\ &= B \left( \frac{\partial f_1}{\partial x} + \frac{\partial f_2}{\partial y} \right) + f_1 \frac{\partial B}{\partial x} + f_2 \frac{\partial B}{\partial y}. \end{aligned}$$

Ce qui nous donne, à partir du système (2.1) :

$$\frac{\partial f_1}{\partial x} = 1 - 2x - \frac{(e_1 + x)ay - axy}{(e_1 + x)^2} = 1 - 2x - \frac{ae_1y}{(e_1 + x)^2},$$

et

$$\frac{\partial f_2}{\partial y} = b \left( 1 - \frac{2y}{x + e_2} \right).$$

Par ailleurs

$$\frac{\partial B}{\partial x} = \frac{1}{y^2} \frac{ax - a(x + e_1)}{(ax)^2} = -\frac{ae_1}{(ax)^2 y^2} = -\frac{e_1}{ax^2 y^2},$$

et

$$\frac{\partial B}{\partial y} = \left(\frac{e_1 + x}{ax}\right) \frac{-2y}{y^4} = -\frac{2}{y^3} \left(\frac{e_1 + x}{ax}\right).$$

D'où,

$$\begin{aligned} \operatorname{div} Bf &= B(x, y) \left[ 1 - 2x - \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2} + b \left( 1 - \frac{2y}{x + e_2} \right) \right] - \frac{e_1}{ax^2 y^2} \left( x(1 - x) - \frac{axy}{x + e_1} \right) \\ &\quad - \frac{2}{y^3} \left( \frac{x + e_1}{ax} \right) by \left( 1 - \frac{y}{x + e_2} \right). \end{aligned}$$

Comme  $B(x, y) = \left(\frac{x + e_1}{ax}\right) \frac{1}{y^2}$ , on obtient

$$\begin{aligned} \operatorname{div} Bf &= B(x, y) \left[ 1 - 2x - \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2} + b \left( 1 - \frac{2y}{x + e_2} \right) - \frac{e_1}{x(x + e_1)} \left( x(1 - x) - \frac{axy}{(x + e_1)} \right) - 2b \left( 1 - \frac{y}{x + e_2} \right) \right] \\ &= B(x, y) \left[ 1 - 2x - \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2} + b - \frac{2by}{x + e_2} - \frac{e_1(1 - x)}{(x + e_1)} + \frac{ae_1 y}{(x + e_1)^2} - 2b + \frac{2y}{x + e_2} \right]. \end{aligned}$$

Après simplification,

$$\begin{aligned} \operatorname{div} Bf &= B(x, y) \left[ 1 - 2x - b - \frac{e_1(1 - x)}{x + e_1} \right] \\ &= \frac{B(x, y)}{x + e_1} \left[ (1 - 2x - b)(x + e_1) - e_1(1 - x) \right] \\ &= \frac{B(x, y)}{x + e_1} \left[ -2x^2 + (1 - e_1 - b)x - be_1 \right] \\ &= -\frac{B(x, y)}{x + e_1} \left[ 2x^2 + (b + e_1 - 1)x + be_1 \right]. \end{aligned}$$

Il est clair que, si  $b + e_1 \geq 1$ , alors  $\operatorname{div} Bf$  est de signe constant (strictement négatif).

Grâce au critère de Dulac, donné par le théorème 2.4.1, nous concluons que le système (2.1) ne possède aucun cycle limite sous la condition  $b + e_1 \geq 1$ .

## 2.4.2 Existence de cycle limite

Grâce au théorème suivant, voir Hale (1964), nous pourrons établir, sous certaines conditions, l'existence d'au moins un cycle limite pour le système (2.1).

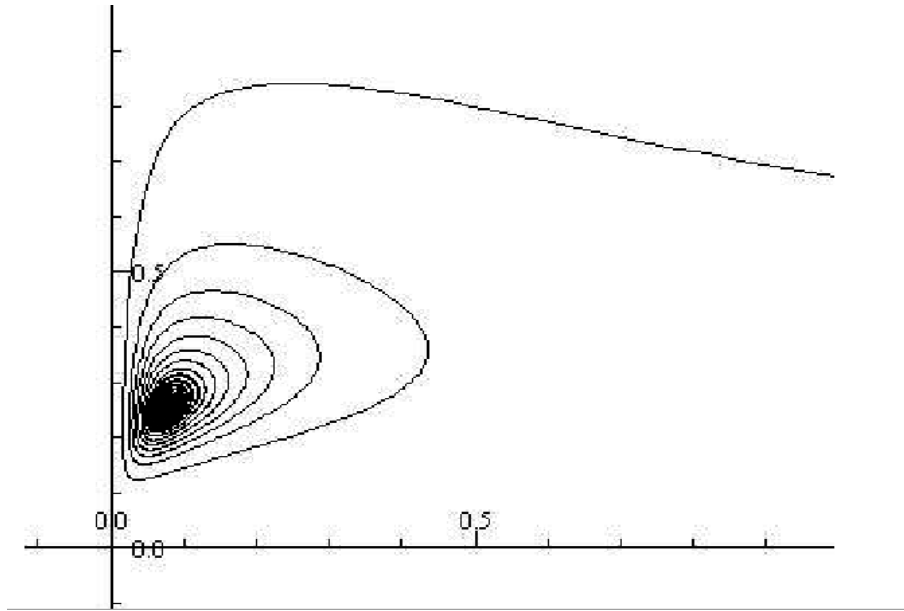


FIGURE 2.3 – Portrait de phase du système (2.1) avec  $e_1 = 0.6$ ,  $b = 0.5$ ,  $a = 0.2$ ,  $e_2 = 0.2$ .

**Théorème 2.4.3.** *Supposons que  $\frac{dU}{dt} = f(U)$  soit un système avec un nombre fini de points d'équilibre. Si l'orbite positive  $\delta^+(U_0)$  de  $U_0$  est bornée, alors un des trois résultats suivants est vrai :*

- (i) *l'ensemble  $\omega$ -limite,  $\omega(U_0)$ , est un point  $\bar{U}$  qui est un point d'équilibre du système et  $\delta^+(t, U_0) \rightarrow \bar{U}$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ ,*
- (ii)  *$\omega(U_0)$  est une orbite périodique  $\Gamma$  et soit  $\delta^+(U_0) = \omega(U_0) = \Gamma$  soit  $\delta^+(U_0)$  spirale d'un côté de  $\Gamma$ , lorsque que le temps  $T$  croit,*
- (iii)  *$\omega(U_0)$  consiste en points d'équilibre et orbite dont les ensembles  $\alpha$ -limite et  $\omega$ -limite sont les points d'équilibre.*

**Théorème 2.4.4.** *Si*

$$b + e_1 < 1, \quad (2.21)$$

et

$$\alpha_1 < x^* < \alpha_2, \quad (2.22)$$

où  $\alpha_{1,2}$  sont données par la formule (2.19), alors le système (2.1) a au moins un cycle limite.

#### Démonstration

Si  $b + e_1 < 1$  et  $\alpha_1 < x^* < \alpha_2$ , alors, grâce au Lemme 2.3.5,  $E^*(x^*, y^*)$  est instable.

Nous avons aussi grâce au Théorème 2.3.2 que si la condition (2.11) est acquise, alors le système (2.1) est permanent. La permanence implique que le système (2.1) a un attracteur compact à l'intérieur du quadrant positif qui globalement attire pour les solutions positives (l'ensemble  $\mathcal{A}$ ). Donc les trajectoires quittant le voisinage de  $E^*(x^*, y^*)$  doivent avoir des ensembles  $\omega$ -limite dans l'attracteur mais distincts de  $E^*(x^*, y^*)$ , puisqu'il est instable. Le Théorème 2.4.3 assure que ces ensembles  $\omega$ -limite sont des orbites périodiques. Et par conséquent, le système (2.1) possède au moins un cycle limite.

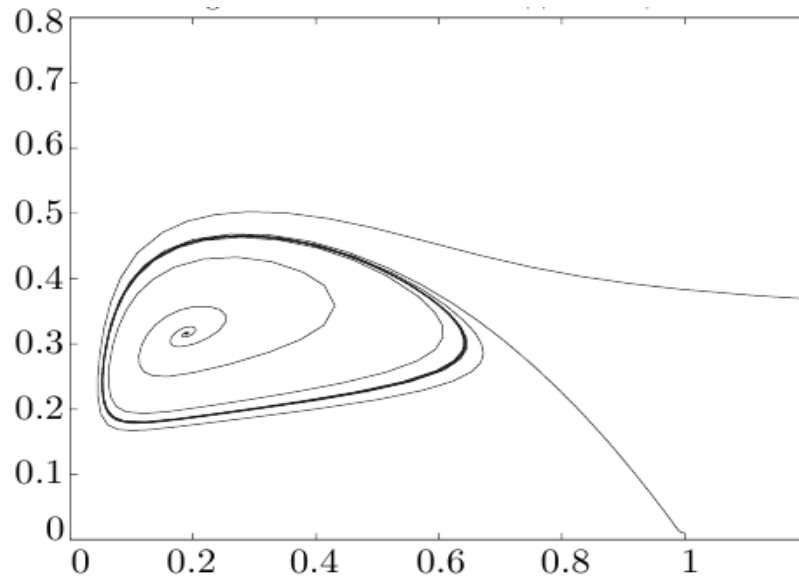


FIGURE 2.4 – Portrait de phase du système (2.1) avec  $e_1 = 0.1$ ,  $b = 0.1$ ,  $a = 0.2$ ,  $e_2 = 0.2$ .

---

---

## CHAPITRE 3

---

# DYNAMIQUE D'UN MODÈLE DU TYPE HOLLING-TENNER DE DIMENSION TROIS

Dans ce chapitre nous présentons un système dynamique continu de dimension trois, modélisant une chaîne alimentaire, et basée sur une version modifiée de l'équation de Holling type II. Nous analyserons le bornage des solutions positives, l'existence, la stabilité locale et globale des points d'équilibre positifs. Nous étudierons, ensuite, les bifurcations locales.

### 3.1 Description du modèle

Le modèle qui nous intéresse décrit une population proie  $X$  qui sert d'unique ressource à un prédateur  $Y$ . Ce prédateur spécialiste (ou intermédiaire)  $Y$  est, à son tour, l'unique proie d'un super-prédateur  $Z$ . Les interactions entre les espèces  $X$  et  $Y$  sont modélisées par un schéma de type Lotka-Volterra (la population prédatrice meurt exponentiellement en l'absence de sa proie). Mais, les interactions entre l'espèce  $Z$  et sa proie  $Y$  sont modélisées par un schéma de type Holling type II (la perte de la population prédatrice  $Z$  est proportionnelle à la réciproque de sa proie favorite  $Y$ ). Les équations décrivant les densités de trois composantes de la chaîne alimentaire peuvent être écrites sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \frac{dX}{dT} = (a_0 - b_0X - \frac{v_0Y}{X + d_0})X, \\ \frac{dY}{dT} = (-a_1 + \frac{v_1X}{X + d_0} - \frac{v_2Z}{Y + d_2})Y, \\ \frac{dZ}{dT} = (c_3 - \frac{v_3Z}{Y + d_3})Z. \end{cases} \quad (3.1)$$

Avec  $X(0) \geq 0$ ,  $Y(0) \geq 0$  et  $Z_0 \geq 0$ , où  $X$ ,  $Y$  et  $Z$  représentent l'abondance des populations

au temps  $T$ ;  $a_0, b_0, v_0, d_0, a_1, v_1, v_2, d_2, c_3, v_3$  et  $d_3$  sont les paramètres du modèle et sont supposés strictement positives. Ces paramètres sont définis de la manière suivante :

$a_0$  est le taux de croissance de la proie  $X$ ,

$b_0$  mesure la mortalité due à la compétition entre les individus de l'espèce  $X$ ,

$v_0$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $X$  peut atteindre,

$d_0$  mesure la protection dont la proie  $X$  et le prédateur intermédiaire  $Y$  bénéficie grâce à l'environnement,

$a_1$  représente le taux de mortalité de  $Y$  en l'absence de  $X$ ,

$v_1$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $X$  peut atteindre.

$v_2$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $Y$  peut atteindre.

$v_3$  est la valeur maximale que le taux de réduction par individu  $Z$  peut atteindre.

$d_2$  est la valeur de  $Y$  pour laquelle le taux d'élimination par l'individu  $Y$  devient  $\frac{v_2}{2}$ ,

$c_3$  décrit le taux de croissance de  $Z$ , en supposant qu'il y ait le même nombre de mâles et de femelles, et  $d_3$  représente la perte résiduelle, causée par une forte rareté de la proie  $Y$  des individus de l'espèce  $Z$ .

Pour simplifier le système (3.1) et réduire le nombre de paramètres, nous faisons certaines transformations de variables. Posons

$$T = \frac{t}{a_0}, \quad X = \frac{a_0}{b_0}x, \quad Y = \frac{a_0^2}{b_0v_0}y, \quad Z = \frac{a_0^3}{b_0v_0v_2}z,$$

$$a = \frac{b_0}{d_0}, \quad b = \frac{a_1}{a_0}, \quad c = \frac{v_1}{a_0}, \quad d = \frac{b_0v_0d_2}{a_0^2}, \quad p = \frac{c_3}{a_0}, \quad q = \frac{v_3}{v_2}, \quad r = \frac{b_0v_0d_0}{a_0^2}.$$

Il est évident que tous ces paramètres ne prennent que des valeurs strictement positives, ce qui donne, à partir du système (3.1)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{d}{dt}\left(\frac{b_0}{a_0}X(T)\right) = \frac{b_0}{a_0} \frac{dX(T)}{dT} \frac{dT}{dt} \\ &= \frac{b_0}{a_0^2} \frac{dX(T)}{dt}, \end{aligned}$$

alors

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{xy}{x+a},$$

et

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= \frac{d}{dt}\left(\frac{b_0v_0}{a_0^2}Y(T)\right) \\ &= \frac{b_0v_0}{a_0^2} \frac{dY(T)}{dT} \frac{dT}{dt} \\ &= \frac{b_0v_0}{a_0^3} \frac{dY}{dT} \\ &= -by + \frac{cxy}{x+a} - \frac{yz}{y+d}. \end{aligned}$$

D'autre part

$$\begin{aligned}
 \frac{dz}{dt} &= \frac{d}{dt} \left( \frac{b_0 v_0 v_2}{a_0^3} Z(T) \right) \\
 &= \frac{b_0 v_0 v_2}{a_0^3} \frac{dZ(T)}{dT} \frac{dT}{dt} \\
 &= \frac{b_0 v_0 V_2}{a_0^4} \frac{dZ}{dT} \\
 &= pz - \frac{qz^2}{y+r}.
 \end{aligned}$$

Après ces changements, Le système (3.1) devient :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{xy}{x+a}, \\ \frac{dy}{dt} = -by + \frac{cxy}{x+a} - \frac{yz}{y+d}, \\ \frac{dz}{dt} = pz - \frac{qz^2}{y+r}. \end{cases} \quad (3.2)$$

**Remarque 3.1.1.** *Nous utiliserons les notations suivantes :*

$$\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}_3, x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\},$$

$$Int(\mathbb{R}_+^3) = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}_3, x > 0, y > 0, z > 0\},$$

$$\mathbb{R}_{xy}^+ = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x \geq 0, y \geq 0\},$$

$$\mathbb{R}_{xz}^+ = \{(x, z) \in \mathbb{R}^2, x \geq 0, z \geq 0\}.$$

## 3.2 Bornage du modèle

Dans ce paragraphe, nous allons construire un ensemble positivement invariant et attracteur, qui nous garantira la dissipativité du système.

**Lemme 3.2.1.** *Le cône strictement positif  $Int\mathbb{R}_+^3$  est invariant pour le système (3.2).*

### Démonstration

Remarquons, tout d'abord, que les frontières du Cône non-négatif  $\mathbb{R}_+^3$  sont invariantes, cela est immédiat à partir des équations du système (3.2). De plus, les densités  $x(t)$ ,  $y(t)$  et  $z(t)$  sont strictement positives ; pour  $t \geq 0$ , si  $x(0) > 0$ ,  $y(0) > 0$  et  $z(0) > 0$  alors  $x(t) > 0$ ,  $y(t) > 0$  et  $z(t) > 0$  car le théorème d'existence et d'unicité des équations différentielles assure que les



solutions strictement positives et les axes ne peuvent se couper. ■

Nous allons montrer que, sous certaines conditions, les solutions du système (3.2) issues de  $\mathbb{R}_+^3$  sont bornées, pour  $t$  suffisamment grand.

**Définition 3.2.1.** Une solution  $\phi(t, t_0, x_0, y_0, z_0)$  du système (3.2) est dite bornée dans  $\mathbb{R}_+^3$ , pour  $t$  suffisamment grand s'il existe une région compacte  $A \in \mathbb{R}_+^3$  et un temps fini  $T(T = T(t_0, x_0, y_0, z_0))$  tels que, pour tous  $(t_0, x_0, y_0, z_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^3$ ,  $\phi(t, t_0, x_0, y_0, z_0) \in A$  pour tout  $t > T$ .

**Théorème 3.2.2.** Soit  $A$  l'ensemble défini par :

$$A = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}_+^3; 0 \leq x \leq 1, 0 \leq x + \frac{y}{c} \leq 1 + \frac{1}{4b}, 0 \leq x + \frac{y}{c} + \alpha z \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}\},$$

où

$$\alpha = \frac{1}{(b+p)^2(c + \frac{c}{4b} + r)} \quad \text{et} \quad M = \frac{1}{4b}. \quad (3.3)$$

Alors :

- a)  $A$  est positivement invariant par le champ (3.2),
- b) toutes les solutions de (3.2) issues de  $\mathbb{R}_+^3$  sont bornées dans  $\mathbb{R}_+^3$  et convergent vers l'ensemble attracteur  $A$ ,
- c) le système (3.2) est dissipatif.

### Démonstration

**a)** Soient  $(x(0), y(0), z(0)) \in A$ , nous allons montrer que  $(x(t), y(t), z(t)) \in A$  pour tout  $t \geq 0$ .

A partir du Lemme 2.2.1, il est clair que, comme  $(x(0), y(0), z(0)) \in A$ , alors  $(x(t), y(t), z(t))$  est strictement positif. Nous devons donc montrer que pour tout temps  $t \geq 0$ ,

$$x(t) \leq 1,$$

$$x(t) + \frac{y(t)}{c} \leq 1 + \frac{1}{4b},$$

et

$$x(t) + \frac{y(t)}{c} + \alpha z(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}.$$

**(a1)** Montrons d'abord que  $x(t) \leq 1$ , pour tout  $t \geq 0$ . puisque  $x > 0$ ,  $y > 0$ , et  $z > 0$  dans  $Int(\mathbb{R}_+^3)$ , toute solution  $\phi(t) = (x(t), y(t), z(t))$  de (3.2), issue de  $Int(\mathbb{R}_+^3)$ , vérifie l'équation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} \leq x(t)(1 - x(t)),$$

ceci est immédiat en considérant la première équation de (3.2). Donc,  $x(t)$  peut être comparée avec a solution de

$$\frac{du}{dt} \leq u(t)(1 - u(t)), \quad u(0) = x(0) > 0,$$

qui est

$$u(t) = \frac{1}{1 + c_0 e^{-t}} \quad \text{avec} \quad c_0 = \frac{1}{u(0)} - 1.$$

$c_0 \geq 0$  car  $u(0) \leq 1$ . Il s'en suit que toute solution positive  $\phi(t)$  de (3.2) vérifie

$$x(t) \leq 1,$$

pour tout temps  $t \geq 0$ .

(a2) Nous allons montrer maintenant que  $x(t) + y(t) \leq 1 + \frac{1}{4b}$ , pour tout  $t \geq 0$ . Posons :

$$\sigma(t) = x(t) + \frac{1}{c}y(t),$$

sa dérivée par rapport au temps :

$$\begin{aligned} \frac{d\sigma}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{1}{c} \frac{dy}{dt} \\ &= x(1 - x - \frac{y}{x+a}) + \frac{1}{c}y(-b + \frac{cx}{x+a} - \frac{z}{y+d}) \\ &= x(1 - x) - \frac{b}{c}y - \frac{1}{c} \frac{yz}{cy+d}. \end{aligned}$$

Puisque tous les paramètres sont positifs et que les solutions issues de  $\mathbb{R}_+^3$  restent dans le cône positif on a alors :

$$\frac{d\sigma}{dt} \leq x(1 - x) - \frac{b}{c}y$$

pour toutes solutions  $x, y$  et  $z$  strictement positives. Donc,

$$\frac{d\sigma}{dt} \leq x(1 - x) + bx - bx - \frac{b}{c}y,$$

alors

$$\frac{d\sigma}{dt} \leq x(1 - x) + bx - b\sigma(t),$$

et comme

$$\max_{\mathbb{R}_+} (1 - x)x = \frac{1}{4}, \quad \text{et} \quad x(t) \leq 1,$$

par conséquent

$$\frac{d\sigma}{dt} + b\sigma(t) \leq \frac{1}{4} + b.$$

En utilisant le Lemme 1.1.2 ( **Lemme de Gronwall** ) (avec  $\alpha_1 = b$  et  $\alpha_2 = b + \frac{1}{4}$ ), pour tout  $t \geq \tilde{T} \geq 0$ ,

$$\sigma(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} - (1 + \frac{1}{4b} - \sigma(\tilde{T}))e^{-b(t-\tilde{T})}. \quad (3.4)$$

Alors, si  $\tilde{T} = 0$ , on trouve

$$\sigma(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} - \left(1 + \frac{1}{4b} - \left(x(0) + \frac{y(0)}{c}\right)\right)e^{-bt}.$$

Comme  $(x(0), y(0), z(0)) \in A$ , il résulte

$$\sigma(t) = x(t) + \frac{1}{c}y(t) \leq 1 + \frac{1}{4b}, \quad \text{pour tout } t \geq 0. \quad (3.5)$$

**(a3)** Enfin, nous allons montrer que  $x + \frac{1}{c}y + \alpha z \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}$ . La démonstration est analogue à celle utilisée précédemment. Prenons la fonction définie par :

$$\eta(t) = x(t) + \frac{1}{c}y + \alpha z(t),$$

dérivons par rapport au temps,

$$\begin{aligned} \frac{d\eta}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{1}{c}\frac{dy}{dt} + \alpha\frac{dz}{dt} \\ &= x(1-x) - \frac{1}{c}y - \frac{1}{c}\frac{yz}{y+d} + \alpha\left(p - \frac{qz}{y+r}\right)z. \end{aligned}$$

De même que dans **(a2)**, à partir du moment où toute solution issue de  $\mathbb{R}_+^3$  reste strictement positive, tous les paramètres sont positifs,  $0 \leq x \leq 1$  et  $\max_{\mathbb{R}_+}(1-x)x = \frac{1}{4}$ , nous avons,

$$\begin{aligned} \frac{d\eta(t)}{dt} &\leq \frac{1}{4} - bx + bx - \frac{b}{c}y + \alpha\left(p - \frac{qz}{c + \frac{c}{4b} + r}\right)z + \alpha bz - \alpha bz \frac{d\eta}{dt} \\ &\leq \frac{1}{4} + bx - b\eta(t) + \alpha bz + \alpha\left(p - \frac{qz}{y+r}\right)z \\ &\leq \frac{1}{4} + b - b\eta(t) + \alpha bz + \alpha\left(p - \frac{qz}{y+r}\right)z. \end{aligned}$$

Par conséquent, comme dans **a**, on a  $y < c + \frac{c}{4b}$ , alors

$$\frac{d\eta(t)}{dt} \leq \frac{1}{4} + b - b\eta(t) + \alpha bz + \alpha\left(p - \frac{qz}{c + \frac{c}{4b} + r}\right)z.$$

Ainsi,

$$\frac{d\eta(t)}{dt} + b\eta(t) \leq \frac{1}{4} + b + M, \quad (3.6)$$

où

$$\begin{aligned} M &= \max_{\mathbb{R}_+}\left(\alpha bz + \alpha\left(p - \frac{qz}{c + \frac{c}{4b} + r}\right)z\right) \\ &= \max_{\mathbb{R}_+}\left(-\frac{\alpha q}{c + \frac{c}{4b} + r}z^2 + \alpha(b+p)z\right). \end{aligned}$$

Ce maximum existe puisque  $-\frac{\alpha q}{c + \frac{c}{4b} + r} < 0$ . Quelques calculs algébriques simples

On pose :

$$f(z) = \alpha bz + \alpha \left( p - \frac{qz}{c + \frac{c}{4b} + r} \right) z,$$

donc

$$f'(z) = -\frac{2\alpha q}{c + \frac{c}{4b} + r} z + \alpha(b + q),$$

$$f'(z) = 0 \text{ pour } z = \alpha(b + p) \frac{c + \frac{c}{4b} + r}{2\alpha q} = z_1,$$

on remarque que  $g$  est croissante dans l'intervalle  $[0, z_1]$  et décroissante dans  $[z_1, \infty[$ . Alors,  $f$  admet une valeur maximale pour  $z = z_1$ , donc

$$f(z_1) = M = \frac{(b + p)^2 (c + \frac{c}{4b} + r)}{4q}.$$

Si on prend

$$\alpha = \frac{1}{(b + p)^2 (c + \frac{c}{4b} + r)},$$

on trouve

$$M = \frac{1}{4q}.$$

De l'équation (3.6), et en utilisant lemme de Gronwall (avec  $\alpha_1 = b$  et  $\alpha_2 = \frac{1}{4} + b + M$ ), nous obtenons pour tout  $t \geq \tilde{T} \geq 0$ ,

$$\eta(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - \left( 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - \eta(\tilde{T}) \right) e^{-b(t-\tilde{T})}, \quad (3.7)$$

En posant  $\tilde{T} = 0$ ,

$$\eta(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - \left( 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - \eta(0) \right) e^{-bt}.$$

Et donc, puisque  $(x(0), y(0), z(0)) \in A$ ,

$$x(t) + \frac{y(t)}{c} + \alpha z(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} \text{ pour tout } t \geq 0.$$

**b)** Il nous reste à montrer que, si  $(x(0), y(0), z(0)) \in \mathbb{R}_+^3$ ,  $(x(t), y(t), z(t)) \rightarrow A$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ . Nous allons donc montrer que :

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1,$$

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} \left( x(t) + \frac{1}{c} y(t) \right) \leq 1 + \frac{1}{4b},$$

et

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} \left( x(t) + \frac{y(t)}{c} + \alpha z(t) \right) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b},$$

**(b1)** on a : d'après **(a1)**

$$\frac{dx}{dt} \leq x(t)(1 - x(t)), \quad x(0) \geq 0,$$

où est  $x$  la solution du problème aux conditions initiales :

$$u(t) = \frac{1}{1 + c_0 e^{-t}} \quad \text{avec } c_0 = \frac{1}{u(0)} - 1,$$

d'ou

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) = \overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{1 + c_0 e^{-t}} \leq 1,$$

donc

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1.$$

**(b2)** Ensuite, pour le second résultat, soit  $\varepsilon > 0$  donné, alors il existe un temps  $T_1 > 0$  tel que  $x(t) \leq 1 + \frac{\varepsilon}{2}$  pour  $t \geq T_1$ . De l'équation(3.4) avec  $\tilde{T} = T_1$ , nous avons, pour tout  $t \geq T_1 \geq 0$ ,

$$\begin{aligned} \sigma(t) &= x(t) + \frac{1}{c}y(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} - (1 + \frac{1}{4b} - (x(T_1) + \frac{1}{c}y(T_1)))e^{-b(t-T_1)} \\ &\leq 1 + \frac{1}{4b} - [(1 + \frac{1}{4b})e^{bT_1} - (x(T_1) + \frac{1}{c}y(T_1))e^{bT_1}]e^{-bt} \\ &\leq 1 + \frac{1}{4b} - [(1 + \frac{1}{4b}) - (x(T_1) + \frac{1}{c}y(T_1))e^{bT_1}]e^{-bt}. \end{aligned}$$

Alors,

$$x(t) + \frac{1}{c}y(t) \leq (1 + \frac{1}{4b} + \frac{\varepsilon}{2}) - [(1 + \frac{1}{4b}) - (x(T_1) + \frac{1}{c}y(T_1))e^{bT_1}]e^{-bt}, \quad \text{pour tout } t \geq T_1 \geq 0.$$

Soit  $T_2 \geq T_1$  tel que,

$$|(1 + \frac{1}{4b}) - (x(T_1) + \frac{1}{c}y(T_1))e^{bT_1}|e^{-bt} \leq \frac{\varepsilon}{2}, \quad \text{pour tout } t \geq T_2.$$

Alors,

$$x(t) + \frac{1}{c}y(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \varepsilon, \quad \text{pour tout } t \geq T_2.$$

Donc

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} (x(t) + \frac{1}{c}y(t)) \leq 1 + \frac{1}{4b}.$$

**(b3)** On procède de la même manière que pour **(b2)**. Soit  $\varepsilon > 0$ , un réel donné. Alors, il existe  $T_3$  tel que :

$$(x(t) + \frac{1}{c}y(t)) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{\varepsilon}{2},$$

pour tout  $t \geq T_3$ . A partir de l'équation (3.7) avec  $\tilde{T} = T_3$ , on a, pour tout  $t \geq T_3 \geq 0$ ,

$$\begin{aligned} \eta(t) &= x(t) + \frac{1}{c}y(t) + \alpha z(t) \\ &\leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - (1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - \eta(T_3))e^{-b(t-T_3)} \\ &\leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - [(1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b})e^{bT_3} - \eta(T_3)e^{bT_3}]e^{-bt} \\ &\leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} - [(1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}) - \eta(T_3)e^{bT_3}]e^{-bt}. \end{aligned}$$

Alors,

$$\eta(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} + \frac{\varepsilon}{2} - [(1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}) + \frac{\varepsilon}{2} - \eta(T_3)e^{bT_3}]e^{-bt}.$$

Soit  $T_4 \geq T_3$  tel que

$$|(1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}) + \frac{\varepsilon}{2} - \eta(T_3)e^{bT_3}e^{-bt}| \leq \frac{\varepsilon}{2}, \quad \text{Pour tout } t \geq T_4.$$

Par conséquent,

$$\eta(t) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b} + \varepsilon, \quad \text{pour tout } t \geq T_4.$$

Donc, on déduit que

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} (x(t) + \frac{1}{c}y(t) + \alpha z(t)) \leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{b}.$$

(c) Il est évident que le système (3.2) est dissipatif dans  $\mathbb{R}_+^3$ , car toutes les solutions positives sont bornées. ■

### 3.3 Stabilité et bifurcation

Dans cette partie nous allons étudier l'existence et la stabilité des points d'équilibre, qu'ils soient triviaux (i.e. appartenant à la frontière de  $\mathbb{R}_+^3$ ) ou intérieure (i.e appartenant à  $Int(\mathbb{R}_+^3)$ ). Les différents points fixes sont donnés par le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} x(1 - x - \frac{y}{x+a}) = 0, \\ y(\frac{cx}{x+a} - b - \frac{z}{y+d}) = 0, \\ z(p - \frac{qz}{y+r}) = 0. \end{cases} \quad (3.8)$$

Nous obtenons six points fixes triviaux qui sont :

$$\begin{aligned}
 E_0 &= (0, 0, 0), \quad E_1 = (1, 0, 0), \\
 E_2 &= (\theta, (1 - \theta)(a + \theta), 0) \quad \text{où } \theta = \frac{ab}{c - d}, \\
 E_3 &= (0, 0, \frac{pr}{q}), \quad E_4 = (1, 0, \frac{pr}{q}), \\
 \text{et } E_5 &= (0, -\frac{bdq + pr}{p + bq}, \frac{b(bdq + pr)}{p + bq} - bd).
 \end{aligned}$$

Rappelons la définition de point d'équilibre intérieur :

**Définition 3.3.1.** *Un point d'équilibre  $E$  du système (3.2) est dit non trivial ou intérieur s'il appartient au cône strictement positif  $\text{Int}(\mathbb{R}_{xyz}^+)$ .*

Les coordonnées  $(x, y, z)$  des points d'équilibre intérieurs sont données par les équations suivantes :

$$\begin{aligned}
 \frac{cx}{x + a} - b - \frac{z}{y + d} &= 0, \\
 y &= (1 - x)(x + a), \\
 \text{et } z &= \frac{p(y + r)}{q}.
 \end{aligned} \tag{3.9}$$

La matrice jacobienne au voisinage d'un point d'équilibre est la suivante :

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - \frac{ay}{(x + a)^2} & -\frac{ax}{x + a} & 0 \\ \frac{acy}{(x + a)^2} & \frac{cx}{x + a} - b - \frac{dz}{(y + d)^2} & -\frac{y}{y + d} \\ 0 & \frac{qz^2}{(y + r)^2} & p - \frac{2qz}{y + r} \end{pmatrix}.$$

Avant de définir les points fixes intérieurs, nous allons d'abord étudier les points fixes triviaux. Nous allons établir les conditions pour leur existence, leur stabilité locale, globale, et les bifurcations qui apparaissent au niveau des points d'équilibre dont la Jacobienne présente au moins une valeur propre nulle.

### 3.3.1 Étude des points d'équilibre triviaux

Le système (3.2) possède six points d'équilibre triviaux qui sont donnés par (3.9).  $E_0$ ,  $E_1$  et  $E_2$  appartiennent au plan  $XY$ . Les points  $E_3$ ,  $E_4$  sont dans le plan  $XZ$ .  $E_5$  appartient au plan  $YZ$  mais ne peut être pris en considération car sa deuxième coordonnée est négative et il n'a donc pas de signification biologique. Par conséquent, nous allons étudier  $E_0$ ,  $E_1$  et  $E_2$  dans le plan  $XY$  et les points  $E_3$  et  $E_4$  dans le plan  $XZ$ .

### 3.3.1.1 Etude sur le plan XY

Dans ce paragraphe, nous allons étudier le système (3.2) dans le cas où il y a absence ou extinction du prédateur généraliste  $Z$  puisqu'il y a interaction entre les espèces  $X$  et  $Y$ . Nous allons voir sous quelles conditions la coexistence entre  $X$  et  $Y$  est possible. Cela nous conduit à une étude sur le plan  $XY$ , au système de dimension deux suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - x - \frac{y}{x+a}), \\ \frac{dy}{dt} = y(\frac{cx}{x+a} - b). \end{cases} \quad (3.10)$$

Le comportement des solutions est connu. Cependant, pour la clarté de l'étude et les résultats dont nous aurons besoin pour le système en dimension trois, nous ferons une analyse du problème sur le plan  $XY$ . Les points d'équilibre de ce système sont :

$$\tilde{E}_0 = (0, 0), \tilde{E}_1 = (1, 0) \text{ et } \tilde{E}_2 = (\theta, (1 - \theta)(a + \theta)), \quad (3.11)$$

où

$$\theta = \frac{ab}{c - b}, \quad (3.12)$$

qui sont les restrictions de  $E_0, E_1, E_2$  au plan  $XY$ .

La stabilité locale de ces points fixes est déterminée grâce à l'étude du signe des valeurs propres de la matrice Jacobienne associée à chaque point. La Jacobienne au point fixe  $(x^*, y^*)$  est la suivante :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2x^* - \frac{ay^*}{(x^* + a)^2} & -\frac{ax^*}{x^* + a} \\ \frac{acy^*}{(x^* + a)^2} & \frac{cx^*}{x^* + a} - b \end{pmatrix}.$$

Pour les points  $\tilde{E}_0$  et  $\tilde{E}_1$ , nous avons :

$$J_{XY}(\tilde{E}_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -b \end{pmatrix}.$$

et

$$J_{XY}(\tilde{E}_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{c(1+a)} \\ 0 & \frac{1}{1+a} - b \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres associées à  $\tilde{E}_0$  sont 1 et  $-b$ . Ce point est bien évidemment hyperbolique instable, c'est un col dans le plan  $XY$ .

En ce qui concerne le point  $\tilde{E}_1$ , nous avons :  $\lambda_1 = -1$  et  $\lambda_2 = \frac{c}{1+a} - b = \frac{c - b - ab}{1+a}$ . Ce qui nous conduit aux trois possibilités suivantes :



**i) Cas 1 : si  $c - b > ab$ .**

i.e;  $0 < \theta < 1$ , qui par ailleurs est une condition nécessaire pour l'existence de  $\tilde{E}_2$ , alors  $\tilde{E}_1$  est un col.

**ii) Cas 2 : si  $c - b < ab$ .**

Dans ce cas le point  $\tilde{E}_2$  n'aura plus d'intérêt puisque forcément une de ses composantes sera négative : si  $c < b$  la première composante  $\theta < 0$  et si  $c > b$  la deuxième composante qui est négative  $(1 - \theta)(a + \theta) < 0$ , alors  $\tilde{E}_1$  est localement asymptotiquement stable. Et on a aussi sa stabilité globale, établie par le théorème suivant :

**Théorème 3.3.1.** *Si  $c < b$ , alors  $\tilde{E}_1$  est globalement asymptotiquement stable.*

**Démonstration.** Notons, tout d'abord, que si la condition  $c < b$  est satisfaite, alors le système (3.10) possède uniquement deux points fixes positifs qui sont  $\tilde{E}_0$  et  $\tilde{E}_1$ , puisque, sous cette condition, le point  $\tilde{E}_2$  n'appartient pas à  $\mathbb{R}_{xy}^+$  ( $c < b \implies \theta < 0$ ). Puisque tous les paramètres utilisés sont strictement positifs,  $c < b$  et  $(x, y) \in \mathbb{R}_{xy}^+$ , de la seconde équation du système (3.10), on tire :

$$\frac{dy}{dt} \leq \frac{cxy}{x+a} - by,$$

d'où

$$\frac{dy}{dt} \leq -\frac{cxy}{x+a},$$

et donc il existe  $K_1 > 0$  tel que  $\frac{dy}{dt} \leq K_1 y$ , puisque  $x(t)$  est bornée dans  $\mathbb{R}_+$ . On en déduit que  $y(t) \leq y(0)e^{-K_1 t}$ . Ainsi toute solution  $y(t)$ , de condition initiale dans  $\mathbb{R}_{xy}^+$ , tend vers zéro lorsque  $t$  tend vers  $+\infty$ . Donc l'ensemble  $\omega$ -limite,  $D$ , de toute solution avec condition initiale positive, est contenu dans l'ensemble  $\{(x, 0), x \geq 0\}$ . Par ailleurs, la première équation de (3.10) vérifie,

$$\frac{dx}{dt} \leq x(1-x) - \frac{xy}{x+a} \leq x(1-x).$$

Pour  $x > 1$  nous avons  $\frac{dx}{dt} \leq 0$ , donc  $D \subset \{(x, 0), 0 \leq x \leq 1\}$ . Sachant que  $\tilde{E}_0 \notin D$  ( $\tilde{E}_0$  est un col dont la variété instable est l'axe  $(ox)$ ) et que  $D$  est un ensemble non-vide fermé et invariant, on a  $D = \{\tilde{E}_0\}$ . ■

**iii) Cas 3 : si  $c - b = ab$ .**

Notons que sous cette condition les points  $\tilde{E}_1$  et  $\tilde{E}_2$  sont confondus. Dans ce cas, le point  $\tilde{E}_1$  possède une première valeur propre négative  $\lambda_1 = -1$  et la seconde est nulle. Et nous ne pourrions conclure qu'après étude de la **variété centrale**. Pour cela, procédons au changement de coordonnées suivant :

$$x \longrightarrow x + 1, \quad y \longrightarrow y,$$

et posons

$$\mu = \frac{c}{1+a} - b.$$

En ajoutant l'équation triviale  $\frac{d\mu}{dt} = 0$  et en notant que  $b = \frac{c}{1+a} - \mu$ , on obtient le système :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x(1-x) - \frac{(x+1)y}{x+1+a}, \\ \frac{dy}{dt} = \frac{c(x+1)y}{x+1+a} - \left(\frac{c}{1+a} - \mu\right)y, \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (3.13)$$

Nous allons étudier la dynamique de (3.13) au voisinage de  $\mu = 0$ , puisque les  $\mu > 0$  et  $\mu < 0$  ont été analysés plus haut aux points (i) et (ii). Nous allons commencer par mettre la matrice Jacobienne du champ de vecteur sous la forme de Jordan. On a :

$$J(x, y, \mu) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - \frac{ay}{(x+1+a)^2} & -\frac{x+1}{x+1+a} & 0 \\ \frac{acy}{(x+1+a)^2} & \frac{c(x+1)}{x+1+a} - \frac{c}{(1+a) - \mu} & -y \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

D'où

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{1+a} & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont :  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = 0$ ,  $\lambda_3 = 0$ . Les vecteurs propres associés à ces valeurs propres sont les suivants :

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad v_2 = \begin{pmatrix} -\frac{1}{1+a} \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \text{et } v_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Posons

$$P = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{1}{1+a} & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

la matrice de passage à la base  $\{v_1, v_2, v_3\}$ . Prenons le changement de variable suivant :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ \mu \end{pmatrix} = p \begin{pmatrix} u \\ v \\ \varepsilon \end{pmatrix}, \quad \text{et } \begin{pmatrix} u \\ v \\ \varepsilon \end{pmatrix} = p^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \\ \mu \end{pmatrix},$$

où

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{1}{1+a} & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

donc

$$\begin{cases} u = x + \frac{1}{1+a}y, \\ v = y, \\ \varepsilon = \mu, \end{cases}$$

où

$$\begin{cases} x = u - \frac{1}{1+a}v, \\ y = v, \\ \mu = \varepsilon, \end{cases}$$

ce qui nous permet d'écrire le système, en gardant la notation en  $\mu$  :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -(u - \frac{1}{1+a}v)(u - \frac{1}{1+a}v + 1) - \frac{(u - \frac{1}{1+a}v + 1)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} \\ \quad + \frac{1}{1+a}[\frac{c(u - \frac{1}{1+a}v + 1)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} - (\frac{c}{1+a} - \mu)v] = f(u, v, \mu), \\ \frac{dv}{dt} = \frac{c(u - \frac{1}{1+a}v + 1)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} - (\frac{c}{1+a} - \mu)v = g(u, v, \mu), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (3.14)$$

Avant de chercher la variété centrale associée à  $\tilde{E}_1$ , nous allons écrire chaque équation du système (3.14) sous la forme d'un développement de Taylor, ensuite, on calcule la forme normale.

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \alpha_{000} + \alpha_{100}u + \alpha_{200}u^2 + \alpha_{110}uv + \alpha_{101}u\mu + \alpha_{010}v + \alpha_{020}v^2 \\ &\quad + \alpha_{011}v\mu + \alpha_{001}\mu + \alpha_{001}\mu^2 + o(3), \end{aligned}$$

où après calculs, on obtient :

$$\begin{aligned} \alpha_{000} &= f(0, 0, 0) = 0, & \alpha_{100} &= \frac{\partial f}{\partial u}|_{0,0,0} = -1, \\ \alpha_{200} &= \frac{\partial^2 f}{\partial u^2}|_{0,0,0} = -1, & \alpha_{110} &= \frac{\partial^2 f}{\partial v \partial u}|_{0,0,0} = \frac{1}{1+a} + \frac{1}{(1+a)^2} + \frac{ac}{(1+a)^3}, \\ \alpha_{101} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \mu \partial u}|_{0,0,0} = 0, & \alpha_{010} &= \frac{\partial f}{\partial v}|_{0,0,0} = 0, \\ \alpha_{020} &= \frac{\partial^2 f}{\partial v^2}|_{0,0,0} = +\frac{1}{(1+a)^3} + \frac{ac}{(1+a)^4}, & \alpha_{011} &= \frac{\partial f^2}{\partial \mu \partial v}|_{0,0,0} = \frac{ac}{(1+a)}, \\ \alpha_{001} &= \frac{\partial f}{\partial \mu}|_{0,0,0} = 0, & \alpha_{011} &= \frac{\partial f^2}{\partial \mu^2}|_{0,0,0} = 0, \end{aligned}$$

pour la seconde équation, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & \beta_{000} + \beta_{100}u + \beta_{200}u^2 + \beta_{101}uv + \beta_{101}u\mu + \beta_{010}v + \beta_{020}v^2 \\ & + \beta_{011}v\mu + \beta_{001}\mu + \beta_{002}\mu^2 + o(\mu^3), \end{aligned}$$

où les coefficients sont donnés par :

$$\begin{aligned} \beta_{000} &= g(0, 0, 0) = 0, & \beta_{100} &= \frac{\partial g^2}{\partial \mu^2} \Big|_{0,0,0} = 0, \\ \beta_{200} &= \frac{\partial^2 g}{\partial u^2} \Big|_{0,0,0} = 0, & \beta_{110} &= \frac{\partial^2 g}{\partial v \partial u} \Big|_{0,0,0} = \frac{ac}{(1+a)^2}, \\ \beta_{101} &= \frac{\partial^2 g}{\partial \mu \partial u} \Big|_{0,0,0} = 0, & \beta_{010} &= \frac{\partial g}{\partial v} \Big|_{0,0,0} = 0, \\ \beta_{020} &= \frac{\partial^2 g}{\partial v^2} \Big|_{0,0,0} = -\frac{ac}{(1+a)^3}, & \beta_{011} &= \frac{\partial g^2}{\partial \mu \partial v} \Big|_{0,0,0} = 0, \\ \beta_{001} &= \frac{\partial g}{\partial \mu} \Big|_{0,0,0} = 0, & \beta_{011} &= \frac{\partial g^2}{\partial \mu^2} \Big|_{0,0,0} = 0. \end{aligned}$$

Ce développement nous conduit au système :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{du}{dt} = -u - u^2 + \left( \frac{1}{1+a} + \frac{1}{(1+a)^2} + \frac{ac}{(1+a)^3} \right) uv + \\ \quad \left( \frac{1}{(1+a)^3} + \frac{ac}{(1+a)^4} \right) v^2 + \frac{1}{1+a} v\mu + o(3), \\ \frac{dv}{dt} = \frac{ac}{(1+a)^2} uv - \frac{ac}{(1+a)^3} v^2 + v\mu + o(3), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{array} \right. \quad (3.15)$$

Nous savons que la variété centrale est l'ensemble

$$W^c = \{(u, v, \mu) \in \mathbb{R}^3 / u = h(v, \mu), |v| < \delta_1, |\mu| < \delta_2, h(0, 0) = \partial_v h(0, 0) = 0\}, \text{ où}$$

$$u = h(v, \mu) = \alpha v^2 + \beta v\mu + \gamma \mu^2 + o(\mu^3).$$

Puisque  $\frac{d\mu}{dt} = 0$ , on a :

$$\frac{du}{dt} = \frac{dh(v, \mu)}{dv} \frac{dv}{dt}.$$

Cette équation suivante nous permet de calculer les coefficients  $\alpha, \beta$  et  $\gamma$  on a :

$$\frac{dh(v, \mu)}{dv} \frac{dv}{dt} - \frac{du}{dt} = 0,$$

où

$$\frac{dh(v, \mu)}{dv} = 2\alpha v + \beta \mu + o(\mu^2).$$

Après simplification et identification, on obtient les valeurs ci-après pour les coefficients  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  :

$$\begin{cases} \alpha = \frac{1}{(1+a)^3} - \frac{ac}{(1+a)^4}, \\ \beta = -\frac{1}{1+a}, \\ \gamma = 0. \end{cases}$$

Ce qui nous donne :

$$u = h(v, \mu) = \left( \frac{1}{(1+a)^3} - \frac{ac}{(1+a)^4} \right) v^2 - \frac{1}{1+a} v\mu + o(\mu^3).$$

En reportant la valeur obtenue de  $u$  dans la deuxième équation de (3.15), on obtient la dérivée de  $v$  le long de la variété centrale et donc le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = \frac{ac}{(1+a)^2} v^2 + v\mu + o(\mu^3) = G(v, \mu), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (3.16)$$

On a les conditions suivantes :

$$G(0, 0) = \frac{\partial G}{\partial u}(0, 0) = 0,$$

la variété centrale est tangente à l'axe  $(ov)$  à l'origine ; de plus

$$\frac{\partial G}{\partial \mu}(0, 0) = 0, \text{ et } \frac{\partial^2 G}{\partial^2 v}(0, 0) = -\frac{2ac}{(1+a)^3} \neq 0.$$

Ainsi, nous avons démontré le théorème suivant :

**Théorème 3.3.2.** *Si  $c - b = ab$  (ou  $\theta = 1$ ) alors le système (3.12) présente une bifurcation transcritique au point  $\tilde{E}_1$  ; sous cette bifurcation émerge le point  $\tilde{E}_2$ .*

Passons, maintenant, à la stabilité du point  $\tilde{E}_2$ . Nous avons :

$$df_{XY}(\tilde{E}_2) = \begin{pmatrix} -\frac{2\theta^2 - (a-1)\theta}{a+\theta} & -\frac{\theta}{a+\theta} \\ \frac{ac(1-\theta)}{a+\theta} & 0 \end{pmatrix},$$

rappelons que  $\theta = \frac{ab}{c-b}$ .

Les valeurs propres de cette matrice annulent le polynôme suivant :

$$P(\lambda) = \lambda^2 + \frac{2\theta^2 + (a-1)\theta}{a+\theta} \lambda + \frac{ac(1-\theta)\theta}{(a+\theta)^2},$$

d'où

$$\lambda_{1,2} = \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left( -\frac{2\theta^2 + \theta(a-1)}{a+\theta} \pm \sqrt{\Delta(\theta)} \right), \quad (3.17)$$

avec

$$\Delta(\theta) = \frac{1}{(a+\theta)^2} [(2\theta^2 + (a-1)\theta)^2 - 4ac\theta(1-\theta)].$$

On vérifie facilement que les valeurs propres  $\lambda_{1,2}$  ont des parties réelles négatives si et seulement si :

$$\frac{1-a}{2} < \theta < 1. \quad (3.18)$$

Il est évident que, si cette condition est acquise,  $\tilde{E}_2$  est localement asymptotiquement stable.

**Théorème 3.3.3.** *Soient  $\theta$  et  $a$  tels que  $0 < \theta < 1$  et  $a < 1$ . Alors, le point d'équilibre  $\tilde{E}_2$  présente une bifurcation de Hopf pour  $\theta = \theta_0 = \frac{1-a}{2}$ .*

#### Démonstration

Les valeurs associées à  $\tilde{E}_2$  sont données par (3.17). Il est clair que  $Re(\lambda_{1,2}(\theta)) > 0$  (resp.  $< 0$ ) si  $\theta < \theta_0$  (resp.  $\theta > \theta_0$ ). Si  $\theta = \theta_0$ , alors, les valeurs propres deviennent : ( $0 < a < 1$ )

$$\lambda_{1,2}(\theta_0) = \lambda_{\pm}(\theta_0) = \pm \frac{i}{2(a+1)} (ac(1-a^2))^{\frac{1}{2}},$$

qui sont imaginaires pures et conjuguées. De plus, les valeurs propres traversent l'axe imaginaire de façon transverse, c'est-à-dire,

$$\left( \frac{d}{d\theta} [Re(\lambda_{1,2}(\theta))] \right)_{\theta=\theta_0} \neq 0.$$

En effet,

$$\frac{d}{d\theta} Re(\lambda_{\pm}(\theta)) = -1 + \frac{a^2 + a}{2(a+\theta)^2},$$

d'où

$$\left( \frac{d}{d\theta} [Re(\lambda_{\pm}(\theta))] \right)_{\theta=\theta_0} = -1 + \frac{2a}{1+a} = \frac{a-1}{a+1},$$

qui est non nulle puisque  $a < 1$ . Donc, pour  $\theta = \theta_0$ , le point fixe  $\tilde{E}_2$  donne naissance à une bifurcation de Hopf. ■

#### 3.3.1.2 Etude sur le plan XZ

Notons que du point de vue écologique, il n'y a aucun intérêt à restreindre le modèle sur le plan  $(XZ)$ . Il n'y a aucune interaction entre les espèces  $X$  et  $Z$ . Mais l'étude sur ce plan nous

servira dans le paragraphe suivant lorsque nous analyserons la stabilité globale du point  $E_4$ . Sur le plan  $(XZ)$ , le système (3.2) s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x), \\ \frac{dz}{dt} = z(p - \frac{qz}{r}). \end{cases} \quad (3.19)$$

Ce système possède quatre points fixes :  $(0,0)$ ,  $(1,0)$ ,  $(0, \frac{pr}{q})$  et  $(1, \frac{pr}{q})$ . Ces points sont les restrictions de  $E_0$ ,  $E_1$ ,  $E_3$  et  $E_4$  donnés par (3.9), à  $\mathbb{R}_{xz}^+$ . Les deux premiers ont été étudiés sur le plan  $(XZ)$ . Nous allons étudier les deux autres, que nous noterons :

$$\tilde{E}_3 = (0, \frac{pr}{q}), \quad \text{et} \quad \tilde{E}_4 = (1, \frac{pr}{q}).$$

Voici la matrice Jacobienne associée à ce système, évaluée au point d'équilibre  $(x^*, z^*)$  :

$$J(x^*, z^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2x^* & 0 \\ 0 & p - \frac{2qz^*}{r} \end{pmatrix}.$$

Aux points  $\tilde{E}_3$  et  $\tilde{E}_4$ , on a :

$$J_{XZ}(\tilde{E}_3) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -p \end{pmatrix},$$

et

$$J_{XZ}(\tilde{E}_4) = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -p \end{pmatrix}.$$

Par conséquent le point  $\tilde{E}_3$  est un col, donc instable et le point  $\tilde{E}_4$  est localement asymptotiquement stable.

**Remarque 3.3.1.**  $\tilde{E}_4$  est toujours globalement asymptotiquement stable. En effet, les solutions du système (3.19). sont :

$$\begin{aligned} x(t) &= \frac{1}{1 + C_1 e^{-t}}, \\ z(t) &= \frac{pr/q}{1 + C_2 e^{-pt}}, \end{aligned}$$

où

$$\begin{aligned} C_1 &= \frac{1 - x(0)}{x(0)}, \\ C_2 &= \frac{pr/q - z(0)}{z(0)}. \end{aligned}$$

Il résulte que ces solutions tendent vers  $\tilde{E}_4 = (1, \frac{pr}{q})$  lorsque  $t$  tend vers l'infini. D'où  $\tilde{E}_4$  est toujours globalement asymptotiquement stable.

### 3.3.1.3 Étude de $E_0, E_1, E_2, E_3$ et $E_4$ points d'équilibre triviaux en dimension trois

Rappelons la valeur de ces points :

$$E_0 = (0, 0, 0), E_1 = (1, 0, 0), E_2 = (\theta, (1 - \theta)(a + \theta), 0) \quad \text{où} \quad \theta = \frac{ab}{c - b},$$

$$E_3 = (0, 0, \frac{pr}{q}), \quad \text{et} \quad E_4 = (1, 0, \frac{pr}{q}).$$

Pour étudier la stabilité locale de ces points, nous allons chercher les valeurs propres de la matrice Jacobienne associée à chacun de ces points.

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -b & 0 \\ 0 & 0 & p \end{pmatrix}.$$

$E_0$  est donc un point hyperbolique instable. D'autre part :

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{1+a} & 0 \\ 0 & \frac{c}{1+a} - b & 0 \\ 0 & 0 & p \end{pmatrix}.$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = \frac{c}{1+a} - b, \quad \lambda_3 = p.$$

Le point  $E_1$  est toujours instable puisque  $\lambda_3 = p > 0$ . Si  $c - b \neq ab$ , alors  $E_1$  est un point hyperbolique instable, et si  $c - b = ab$ , alors une valeur propre est nulle,  $E_1$  est alors un point non-hyperbolique instable. Pour  $E_2$ , nous avons :

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} 1 - 2\theta - \frac{a(1-\theta)}{a+\theta} & -\frac{\theta}{a+\theta} & 0 \\ \frac{ac(1-\theta)}{a+\theta} & 0 & -\frac{(1-\theta)(a+\theta)}{d+(1-\theta)(a+\theta)} \\ 0 & 0 & p \end{pmatrix},$$

après simplification

$$df(E_2) = \begin{pmatrix} -\frac{2\theta^2 - (a-1)\theta}{a+\theta} & -\frac{\theta}{a+\theta} & 0 \\ \frac{ac(1-\theta)}{a+\theta} & 0 & -\frac{(1-\theta)(a+\theta)}{d+(1-\theta)(a+\theta)} \\ 0 & 0 & p \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont celles données par  $J_{XY}(E_2)$  et  $\lambda_3 = p$ . Le point  $E_2$  est donc instable. Ensuite, pour  $E_3$  :

$$df(E_3) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -b - \frac{pr}{dq} & 0 \\ 0 & \frac{p^2}{q} & -p \end{pmatrix},$$



$\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = -(b + \frac{pr}{dq})$ ,  $\lambda_3 = -p$ .

$E_3$  est un point hyperbolique instable. Enfin, pour  $E_4$  :

$$df(E_4) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{1+a} & 0 \\ 0 & \frac{c}{1+a} - b - \frac{pr}{dq} & 0 \\ 0 & \frac{p^2}{q} & -p \end{pmatrix}.$$

$\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = \frac{c}{1+a} - (b + \frac{pr}{dq})$ ,  $\lambda_3 = -p$ .

Nous avons deux valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_3$  toujours négatives. Et il faut étudier le signe de  $\lambda_2$ . Plusieurs cas se présentent :

**i) Cas 1 :** Si  $\frac{c}{1+a} < b + \frac{pr}{dq}$ .

Dans ce cas, le point  $E_4$  est localement asymptotiquement stable, car les trois valeurs propres sont négative et non nulles. Pour la stabilité globale, on a le théorème suivant :

**Théorème 3.3.4.** *Si  $c - b < ab$ , alors  $E_4$  est globalement asymptotiquement stable.*

#### Démonstration

Prenons la seconde équation de (3.2) :

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= y\left(\frac{cx}{x+a} - b - \frac{z}{y+d}\right) \\ &\leq y\left(\frac{c}{1+a} - b\right) \\ &\leq -Ky, \end{aligned}$$

où  $K > 0$ , car  $c - b < ab$ . D'où

$$y(t) \leq y(0)e^{-Kt}.$$

Par conséquent, toute solution  $y(\cdot)$  issue de  $\mathbb{R}_+^3$  tend vers zéro lorsque  $t$  tend vers  $+\infty$ . Donc, l'ensemble  $\omega$ -limite de toute solution  $(x(t), y(t), z(t))$  aux conditions initiales strictement positives, est contenu dans  $\mathbb{R}_{xz}^+$ . Puisque  $\tilde{E}_4$  est globalement asymptotiquement stable dans  $\mathbb{R}_{xz}^+$  et que  $E_4$  restreint à  $\mathbb{R}_{xz}^+$  est  $\tilde{E}_4$ , alors  $E_4$  est globalement asymptotiquement stable, (le prédateur intermédiaire  $Y$  va vers l'extinction). ■

**ii) Cas 2 :** Si  $\frac{c}{1+a} > b + \frac{pr}{dq}$ .

Alors  $\lambda_2 > 0$  et donc  $E_4$  est instable.

**iii) Cas 3 :** Si  $\frac{c}{1+a} = b + \frac{pr}{dq}$ .

Alors nous allons étudier la **variété centrale** correspondant à la valeur propre nulle, pour juger la stabilité de  $E_4$ .

Procédons au changement de coordonnées suivant :

$$x \longrightarrow x + 1, \quad y \longrightarrow y, \quad z \longrightarrow z + \frac{pr}{q},$$

et posons

$$\mu = \frac{c}{1+a} - \left(b + \frac{pr}{dq}\right).$$

En ajoutant l'équation triviale  $\frac{d\mu}{dt} = 0$  et en notant que  $b = \frac{c}{1+a} - \frac{pr}{qd} - \mu$ , on obtient :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x(1-x) - \frac{(x+1)y}{x+1+a}, \\ \frac{dy}{dt} = \frac{c(x+1)y}{x+1+a} - \left(\frac{c}{1+a} - \frac{pr}{dq} - \mu\right)y - \frac{(z + \frac{pr}{q})}{y+d}, \\ \frac{dz}{dt} = p\left(z + \frac{pr}{q}\right) - \frac{q\left(z + \frac{pr}{q}\right)^2}{y+r}, \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{cases} \quad (3.20)$$

Étudions ce système au voisinage de  $\mu = 0$ ; pour cela écrivons la matrice jacobienne au point  $(0, 0, 0, 0)$  et cherchons les valeurs propres et les vecteurs propres qui leur sont associés.

$$df(x, y, z, \mu) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - \frac{ay}{(x+a)^2} & -\frac{x+1}{x+1+a} & 0 & 0 \\ \frac{acy}{(x+a+1)^2} & \frac{c(x+1)}{x+a+1} - \left(\frac{c}{1+a} - \frac{pr}{qd} - \mu\right) - \frac{d\left(z + \frac{pr}{q}\right)}{(y+d)^2} & -\frac{y}{y+d} & y \\ 0 & \frac{q\left(z + \frac{pr}{q}\right)^2}{(y+r)^2} & p - \frac{2q\left(z + \frac{pr}{q}\right)}{y+r} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

D'où

$$df(0, 0, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{1+a} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{p^2}{q} & -p & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont :

$$\lambda_1 = -1, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = -p, \lambda_4 = 0.$$

Comme vecteurs propres, nous prendrons les vecteurs suivants :

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, v_2 = \begin{pmatrix} -\frac{1}{1+a} \\ 1 \\ \frac{p}{q} \end{pmatrix}, v_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \text{ et } v_4 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Posons

$$P = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{c}{1+a} & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{p}{q} & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

la matrice de passage à la base  $v_1, v_2, v_3, v_4$ . Prenons le changement de variables suivant :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \\ \mu \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u \\ v \\ \omega \\ \varepsilon \end{pmatrix}, \text{ et } \begin{pmatrix} u \\ v \\ \omega \\ \varepsilon \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \\ \mu \end{pmatrix},$$

telle que

$$P^{-1} = \frac{1}{\det P} C^t.$$

Donc

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{1+a} & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -\frac{p}{q} & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Donc

$$\begin{cases} u = x + \frac{1}{1+a}y, \\ v = y, \\ \omega = -\frac{p}{q}y + z, \\ \varepsilon = \mu, \end{cases}$$

où

$$\begin{cases} x = u - \frac{1}{1+a}v, \\ y = v, \\ z = \frac{p}{q}v + \omega, \\ \mu = \varepsilon. \end{cases}$$

Ceci nous permet d'écrire le système suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{du}{dt} = -\left(u - \frac{1}{1+a}v\right)\left(u - \frac{1}{1+a}v + 1\right) - \frac{\left(u - \frac{1}{1+a}v + 1\right)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} \\ \quad + \frac{1}{1+a} \left[ \frac{c\left(u - \frac{1}{1+a}v + 1\right)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} - \left(\frac{c}{1+a} - \frac{pr}{dq} - \varepsilon\right)v - \frac{v\left(\frac{p}{q}v + \omega + \frac{pr}{q}\right)}{v+d} \right] \\ \quad = f(u, v, \omega, \varepsilon), \\ \frac{dv}{dt} = \frac{c\left(u - \frac{1}{1+a}v + 1\right)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} - \left(\frac{c}{1+a} - \frac{pr}{dq} - \varepsilon\right)v - \frac{v\left(\frac{p}{q}v + \omega + \frac{pr}{q}\right)}{v+d} = g(u, v, \omega, \varepsilon), \\ \frac{d\omega}{dt} = -\frac{p}{q} \left[ \frac{c\left(u - \frac{1}{1+a}v + 1\right)v}{u - \frac{1}{1+a}v + 1 + a} - \left(\frac{c}{1+a} - \frac{pr}{dq} - \varepsilon\right)v - \frac{v\left(\frac{p}{q}v + \omega + \frac{pr}{q}\right)}{v+d} \right] \\ \quad + p\left(\frac{p}{q}v + \omega + \frac{pr}{q}\right) - \frac{q\left(\frac{p}{q}v + \omega + \frac{pr}{q}\right)^2}{v+r} = h(u, v, \omega, \varepsilon), \\ \frac{d\varepsilon}{dt} = 0. \end{array} \right. \quad (3.21)$$

Avant de chercher la variété centrale associée à  $E_4$ , nous allons écrire chaque équation du système (3.21) sous la forme d'un développement de Taylor.

Pour trouver la forme normale. On a pour la première équation :

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \alpha_{0000} + \alpha_{1000}u + \alpha_{2000}u^2 + \alpha_{1100}uv + \alpha_{1010}u\omega + \alpha_{1001}u\varepsilon + \alpha_{0100}v + \alpha_{0200}v^2 \\ &\quad + \alpha_{0110}v\omega + \alpha_{0101}V\varepsilon + \alpha_{0010}\omega + \alpha_{0020}\omega^2 + \alpha_{0011}\omega\varepsilon + \alpha_{0010}\varepsilon + \alpha_{0002}\varepsilon^2 + o(3), \end{aligned}$$

où les coefficients du développement sont donnés par

$$\begin{aligned} \alpha_{0000} &= f(0, 0, 0, 0) = 0, \quad \alpha_{1000} = \frac{\partial f}{\partial u}\Big|_{0,0,0,0} = -1, \\ \alpha_{2000} &= \frac{\partial^2 f}{\partial u^2}\Big|_{0,0,0,0} = -1, \quad \alpha_{1100} = \frac{\partial^2 f}{\partial v \partial u}\Big|_{0,0,0,0} = \frac{2}{1+a} - \frac{a}{(1+a)^2} + \frac{ac}{(1+a)^3}, \\ \alpha_{1010} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \omega \partial u}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \quad \alpha_{1001} = \frac{\partial^2 f}{\partial \varepsilon \partial u}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \\ \alpha_{0100} &= \frac{\partial f}{\partial v}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \quad \alpha_{0200} = \frac{\partial^2 f}{\partial v^2}\Big|_{0,0,0,0} = -\frac{1}{(1+a)^3} - \frac{1p(r-d)}{d^2q(1+a)}, \\ \alpha_{0110} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \omega \partial v}\Big|_{0,0,0,0} = -\frac{1}{d(1+a)}, \quad \alpha_{0101} = \frac{\partial^2 f}{\partial \varepsilon \partial v}\Big|_{0,0,0,0} = \frac{1}{(1+a)}, \\ \alpha_{0110} &= \frac{\partial f}{\partial \omega}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \quad \alpha_{0020} = \frac{\partial f^2}{\partial \omega^2}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \\ \alpha_{0011} &= \frac{\partial f^2}{\partial \omega \partial \varepsilon}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \quad \alpha_{0001} = \frac{\partial f}{\partial \varepsilon}\Big|_{0,0,0,0} = 0, \\ \alpha_{0020} &= \frac{\partial f^2}{\partial \varepsilon^2}\Big|_{0,0,0,0} = 0. \end{aligned}$$

Passons maintenant à la seconde équation de (3.21) :

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & \beta_{0000} + \beta_{1000}u + \beta_{2000}u^2 + \beta_{1100}uv + \beta_{1010}u\omega + \beta_{1001}u\varepsilon + \beta_{0100}v + \beta_{0200}v^2 \\ & + \beta_{0110}v\omega + \beta_{0101}v\varepsilon + \beta_{0010}\omega + \beta_{0020}\omega^2 + \beta_{0011}\omega\varepsilon + \beta_{0001}\varepsilon + \beta_{0002}\varepsilon^2 + o(3), \end{aligned}$$

où les coefficients sont donnés par :

$$\begin{aligned} \beta_{0000} &= g(0, 0, 0, 0) = 0, & \beta_{1000} &= \frac{\partial g}{\partial u}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \beta_{2000} &= \frac{\partial^2 g}{\partial u^2}|_{0,0,0,0} = 0, & \beta_{1100} &= \frac{\partial^2 g}{\partial v \partial u}|_{0,0,0,0} = \frac{ac}{(1+a)^2}, \\ \beta_{1010} &= \frac{\partial^2 g}{\partial \omega \partial u}|_{0,0,0,0} = 0, & \beta_{1001} &= \frac{\partial^2 g}{\partial \varepsilon \partial u}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \beta_{0100} &= \frac{\partial g}{\partial v}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \beta_{0200} &= \frac{\partial^2 g}{\partial v^2}|_{0,0,0,0} = -\frac{p(r-d)}{d^2q}, & \beta_{0110} &= \frac{\partial g^2}{\partial \omega \partial v}|_{0,0,0,0} = -\frac{1}{d}, \\ \beta_{0101} &= \frac{\partial g^2}{\partial \varepsilon \partial v}|_{0,0,0,0} = 1, & \beta_{0010} &= \frac{\partial g}{\partial \omega}|_{0,0,0,0} = 0, & \beta_{0020} &= \frac{\partial g^2}{\partial \omega^2}|_{0,0,0,0} = 0. \\ \beta_{0011} &= \frac{\partial g^2}{\partial \omega \partial \varepsilon}|_{0,0,0,0} = 0, & \beta_{0001} &= \frac{\partial g}{\partial \varepsilon}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \beta_{0002} &= \frac{\partial g^2}{\partial \varepsilon^2}|_{0,0,0,0} = 0. \end{aligned}$$

Pour la troisième équation, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{d\omega}{dt} = & \gamma_{0000} + \gamma_{1000}u + \gamma_{2000}u^2 + \gamma_{1100}uv + \gamma_{1010}u\omega + \gamma_{1001}u\varepsilon + \gamma_{0100}v + \gamma_{0200}v^2 \\ & + \gamma_{0110}v\omega + \gamma_{0101}v\varepsilon + \gamma_{0010}\omega + \gamma_{0020}\omega^2 + \gamma_{0011}\omega\varepsilon + \gamma_{0001}\varepsilon + \gamma_{0002}\varepsilon^2 + o(3), \end{aligned}$$

où les coefficients sont donnés par :

$$\begin{aligned} \gamma_{0000} &= g(0, 0, 0, 0) = 0, & \gamma_{1000} &= \frac{\partial h}{\partial u}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \gamma_{2000} &= \frac{\partial^2 h}{\partial u^2}|_{0,0,0,0} = 0, & \gamma_{1100} &= \frac{\partial^2 h}{\partial v \partial u}|_{0,0,0,0} = -\frac{acp}{q(1+a)^2}, \\ \gamma_{1010} &= \frac{\partial^2 h}{\partial \omega \partial u}|_{0,0,0,0} = 0, & \gamma_{1001} &= \frac{\partial^2 h}{\partial \varepsilon \partial u}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \gamma_{0100} &= \frac{\partial h}{\partial v}|_{0,0,0,0} = 0, \\ \gamma_{0200} &= \frac{\partial^2 h}{\partial v^2}|_{0,0,0,0} = -\frac{p^2(r-d)}{d^2q^2}, & \gamma_{0110} &= \frac{\partial^2 h}{\partial \omega \partial v}|_{0,0,0,0} = \frac{p}{dq}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\gamma_{0101} &= \frac{\partial h^2}{\partial \varepsilon \partial v} \Big|_{0,0,0,0} = -\frac{p}{q}, \quad \gamma_{0010} = \frac{\partial h}{\partial \omega} \Big|_{0,0,0,0} = -p, \quad \gamma_{0020} = \frac{\partial h^2}{\partial \omega^2} \Big|_{0,0,0,0} = -\frac{q}{r}, \\ \gamma_{0011} &= \frac{\partial h^2}{\partial \omega \partial \varepsilon} \Big|_{0,0,0,0} = 0, \quad \gamma_{0001} = \frac{\partial h}{\partial \varepsilon} \Big|_{0,0,0,0} = 0, \\ \gamma_{0002} &= \frac{\partial h^2}{\partial \varepsilon^2} \Big|_{0,0,0,0} = 0.\end{aligned}$$

Le système qui résulte de ces différents calculs est le suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{du}{dt} = -u - u^2 + \left( \frac{2}{1+a} - \frac{a}{(1+a)^2} + \frac{ac}{(1+a)^3} \right) uv \\ \quad - \left( \frac{1}{(1+a)^3} + \frac{p(r-d)}{d^2 q (1+a)} \right) v^2 - \frac{1}{d(1+a)} v\omega + \frac{1}{(1+a)} v\varepsilon + o(3), \\ \frac{dv}{dt} = \frac{ac}{(1+a)^2} uv + \frac{p(r-d)}{d^2 q} v^2 - \frac{1}{d} v\omega + v\varepsilon + o(3), \\ \frac{d\omega}{dt} = -\frac{acp}{q(1+a)^2} uv - \frac{p(r-d)}{d^2 q^2} v^2 + \frac{p}{dq} v\omega - \frac{p}{q} v\varepsilon \\ \quad - p\omega - \frac{q}{r} \omega^2 + o(3), \\ \frac{d\mu}{dt} = 0. \end{array} \right. \quad (3.22)$$

La variété centrale associée à  $E_4$  est donnée par :

$$\begin{aligned}W^c &= \{(u, v, \omega, \varepsilon) \in \mathbb{R}^4 / u = l_1(v, \varepsilon), w = l_2(v, \varepsilon), |v| < \delta_1, |\varepsilon| < \delta_2, \\ &\quad l_1(0, 0) = \partial_v l_1(0, 0) = 0, l_2(0, 0) = \partial_v l_2(0, 0) = 0\},\end{aligned}$$

où

$$u = l_1(v, \varepsilon) = \alpha_1 v^2 + \beta_1 v\varepsilon + \gamma_1 \varepsilon^2 + o(3),$$

et

$$w = l_2(v, \varepsilon) = \alpha_2 v^2 + \beta_2 v\varepsilon + \gamma_2 \varepsilon^2 + o(3).$$

Comme

$$\frac{d\varepsilon}{dt} = 0,$$

on a :

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= \frac{dl_1(v, \varepsilon)}{dv} \frac{dv}{dt}, \\ \frac{dw}{dt} &= \frac{dl_2(v, \varepsilon)}{dv} \frac{dv}{dt}.\end{aligned}$$

Les équations suivantes nous permettent de calculer les coefficients  $\alpha_i, \beta_i$  et  $\gamma_i$  pour  $i = 1, 2$  :

$$\frac{dl_2(v, \varepsilon)}{dv} \frac{dv}{dt} - \frac{du}{dt} = 0,$$

et

$$\frac{dl_1(v, \varepsilon)}{dv} \frac{dv}{dt} - \frac{dw}{dt} = 0,$$

où

$$\frac{dl_1(v, \varepsilon)}{dv} = 2\alpha_1 v + \beta_1 \varepsilon + o(2),$$

et

$$\frac{dl_2(v, \varepsilon)}{dv} = 2\alpha_2 v + \beta_2 \varepsilon + o(2).$$

Après simplification et identification, on obtient les valeurs ci-après pour les coefficients  $\alpha_i, \beta_i$  et  $\gamma_i, i = 1, 2$  :

$$\begin{cases} \alpha_1 = -\frac{2}{(1+a)^3} - \frac{2q(r-d)}{d^2 q(1+a)}, \\ \beta_1 = \frac{1}{1+a}, \\ \gamma_1 = 0. \end{cases}$$

et

$$\begin{cases} \alpha_2 = -\frac{2q(r-d)}{d^2 q^2}, \\ \beta_2 = \frac{1}{q}, \\ \gamma_2 = 0. \end{cases}$$

Nous en déduisons donc que :

$$u = l_1(v, \varepsilon) = -\left(\frac{2}{(1+a)^3} - \frac{2q(r-d)}{d^2 q(1+a)}\right)v^2 + \frac{1}{1+a}v\varepsilon + o(3),$$

et

$$w = l_2(v, \varepsilon) = -\frac{2q(r-d)}{d^2 q^2}v^2 - \frac{1}{q}v\varepsilon + o(3).$$

En portant les valeurs obtenues de  $u$  et  $w$  dans la deuxième équation de(3.22), on obtient le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = \frac{2p(r-d)}{d^2 q}v^2 + v\varepsilon + o(3) = G(v, \varepsilon), \\ \frac{d\varepsilon}{dt} = 0. \end{cases} \quad (3.23)$$

On a les conditions suivantes :

$$G(0, 0) = \frac{\partial G}{\partial v}(0, 0) = 0, \quad (3.24)$$

qui expriment que la variété centrale (qui est dans ce cas-ci une courbe) est tangente à l'axe des  $v$  à l'origine. De plus de, nous avons :

$$\begin{aligned} \frac{\partial G}{\partial \varepsilon}(0, 0) &= 0, \\ \frac{\partial^2 G}{\partial^2 v}(0, 0) &= \frac{4p(r-d)}{d^2 q} \Rightarrow \end{aligned}$$

$$\begin{cases} \frac{\partial^2 G}{\partial^2 v}(0,0) \neq 0 & \text{si } r \neq d, \\ \text{et } \frac{\partial^2 G}{\partial^2 v}(0,0) = 0 & \text{si } r = d. \end{cases}$$

D'où le théorème suivant :

**Théorème 3.3.5.** *Si  $r \neq d$ , alors le système (3.2) présente une bifurcation transcritique au point  $E_4$ .*

*Si  $r = d$ , il présente une bifurcation fourche.*

### 3.3.2 Étude des points d'équilibre intérieurs

Réécrivons le système (3.2) :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{xy}{x+a}, \\ \frac{dy}{dt} = -by + \frac{cxy}{x+a} - \frac{yz}{y+d}, \\ \frac{dz}{dt} = pz - \frac{qz^2}{y+r}. \end{cases}$$

Pour trouver les points d'équilibre intérieurs, nous devons résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} 1 - x - \frac{y}{x+a} = 0, \\ \frac{cx}{x+a} - b - \frac{z}{y+d} = 0, \\ p - \frac{qz}{y+r} = 0. \end{cases}$$

Ce qui revient à la résolution de l'équation en  $x$  suivante :

$$\begin{cases} \frac{cx}{x+a} - b - \frac{z}{y+d} = 0, \\ y = (1-x)(x+a), \\ z = \frac{p(y+r)}{q}. \end{cases} \quad (3.25)$$

Nous allons résoudre cette équation suivant  $d = r$  ou  $d \neq r$  dans le système (3.2). On a alors  $d_0 = d_2$  ou  $d_0 \neq d_2$  dans le système de départ (3.1) ;  $d_0 = d_2$  signifie que la perte résiduelle des individus de l'espèce  $Z$ , causée par une forte rareté de la proie  $Y$ , est égale à valeur de  $Y$  pour laquelle le taux d'élimination par individu  $Y$  devient  $\frac{v_2}{2}$ .

**Cas où  $d = r$**

Dans ce cas, la première équation de (3.25) entraîne :

$$\frac{cx}{x+a} - b - \frac{p}{q} = 0,$$



d'où

$$x = \frac{a(bq + p)}{qc - (bq + p)},$$

avec

$$qc - (bq + p) \neq 0.$$

**i) Si**  $qc - (bq + p) = 0$ , alors il n'y a aucun point fixe intérieur, puisque ce cas entrainerait que  $a(bq + p) = 0$  ce qui impossible.

**ii) Si**  $qc - (bq + p) < 0$ , alors  $x < 0$  et il n'y a aucun point fixe intérieur strictement négatif.

**iii) Si**  $qc - (bq + p) > 0$ , alors il existe un unique point d'équilibre intérieur dans  $\mathbb{R}_+^3$  que nous noterons :  $E_1^*(x_1^*, y_1^*, z_1^*)$  avec

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{a(bq + p)}{qc - (bq + p)}, \\ y_1^* &= (1 - x_1^*)(x_1^* + a), \\ z_1^* &= \frac{p(y_1^* + r)}{q}. \end{aligned} \quad (3.26)$$

**Cas où**  $d \neq r$

**Si**  $r \neq d$ , la première équation de (3.2) s'écrit :

$$(1 - x)(x + a) - \frac{x(bdq + pr - cdq) + abdq + apr}{x(qc - bq - p)} = 0.$$

D'où :

$$\begin{aligned} &(bq + p - qc)x^3 + [(2a - 1)(bq + p - qc) + aqc]x^2 \\ &+ [(a^2 - 2a - d)(bq + p - qc) + dp + a^2qc - aqc - pr]x \\ &- a[a(bq + p - qc) + aqc + bdq + pr] = 0. \end{aligned} \quad (3.27)$$

**Si, de plus** de  $r \neq d, bq + p - qc = 0$ , alors l'équation (3.27) devient :

$$aqcx^2 + [dp + a^2qc - aqc - pr]x - a[aqc + bdq + pr] = 0,$$

avec le discriminant,

$$\Delta = (dp + a^2qc - aqc - pr)^2 + 4a^2qc(aqc + bdq + pr) > 0.$$

Donc, on a deux valeurs de  $x$  réelles et de signe contraire puisque leur produit est négatif. D'où un unique point fixe intérieur positif, que nous noterons  $E_2^* = ((x_2^*, y_2^*, z_2^*))$  avec :

$$\begin{aligned} x_2^* &= \frac{-(dp + a^2qc - aqc - pr) + \sqrt{\Delta}}{2aqc}, \\ y_2^* &= (1 - x_2^*)(x_2^* + a), \\ z_2^* &= \frac{p(y_2^* + r)}{q}. \end{aligned} \quad (3.28)$$

ii) Si  $r \neq d$  et  $pq + p - qc \neq 0$ .

Dans ce cas, nous arrivons à l'équation suivante :

$$x^3 + \rho x^2 + \sigma x + \zeta = 0,$$

où

$$\begin{aligned}\rho &= \frac{(2a-1)(bq+p-qc) + aqc}{bq+p-qc}, \\ \sigma &= \frac{(a^2-2a-d)(bq+p-qc) + dp + a^2qc - aqc - pr}{bq+p-qc}, \\ \zeta &= \frac{-a[a(bq+p-qc) + aqc + bdq + qr]}{bq+p-qc}.\end{aligned}$$

En posant  $x = \zeta + h$ , cela nous conduit à :

$$\zeta^3 + P\zeta + Q = 0,$$

Où

$$\begin{aligned}P &= \sigma - \frac{\rho^2}{3}, \\ Q &= \frac{2\rho^3}{27} - \frac{\rho\sigma}{3} + \zeta.\end{aligned}$$

On a d'après les formules de Cardan, trois possibilités :

a) Si  $4P^3 + 27Q^2 > 0$ , alors on a une racine réelle

$$x_3^* = \sqrt[3]{-\frac{Q}{2} + \sqrt{\frac{Q^2}{4} + \frac{P^3}{27}}} + \sqrt[3]{-\frac{Q}{2} - \sqrt{\frac{Q^2}{4} + \frac{P^3}{27}}} - \frac{\rho}{3}.$$

b) Si  $4P^3 + 27Q^2 < 0$ , alors on a trois racines réelles,

$$\begin{aligned}x_4^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4P^3}}\right)\right] - \frac{\rho}{3}, \\ x_5^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4P^3}} + \frac{2\pi}{3}\right)\right] - \frac{\rho}{3}, \\ x_6^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4P^3}} + \frac{4\pi}{3}\right)\right] - \frac{\rho}{3}.\end{aligned}$$

c) Si  $4P^3 + 27Q^2 = 0$ , alors on a deux racines réelles, une double et une simple,

$$x_7^* = 2\sqrt[3]{-\frac{Q}{2}} - \frac{\rho}{3}, \quad \text{racine simple,}$$

$$x_8^* = -\sqrt[3]{-\frac{Q}{2}} - \frac{\rho}{3}, \quad \text{racine double.}$$

Les coordonnées  $y$  et  $z$ , correspondant à chaque valeur de  $x$  sont données par(3.25). Il est clair que si  $0 < x < 1$ , alors  $y$  et  $z$  sont positifs. Nous venons de voir qu'il y a plusieurs valeurs possibles pour la première coordonnée  $x$ , et les deux autres coordonnées sont découlent des équations (3.25). Nous avons noté ces points  $E_i^*(x_i^*, y_i^*, z_i^*), i = 1, 2, \dots, 8$ , avec

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{a(bq + p)}{qc - (bq + p)}, \\ x_2^* &= \frac{-(dp + a^2qc - aqc - pr) + \sqrt{\Delta}}{2aqc}, \\ x_3^* &= \sqrt[3]{-\frac{Q}{2} + \sqrt{\frac{Q^2}{4} + \frac{P^3}{27}}} + \sqrt[3]{-\frac{Q}{2} - \sqrt{\frac{Q^2}{4} + \frac{P^3}{27}}} - \frac{\rho}{3}, \\ x_4^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4p^3}}\right)\right] - \frac{\rho}{3}, \\ x_5^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4p^3}} + \frac{2\pi}{3}\right)\right] - \frac{\rho}{3}, \\ x_6^* &= 2\sqrt{-\frac{P}{3}} \sin\left[\frac{1}{3} \arcsin\left(-\sqrt{-\frac{27Q^2}{4p^3}} + \frac{4\pi}{3}\right)\right] - \frac{\rho}{3}, \\ x_7^* &= 2\sqrt[3]{-\frac{Q}{2}} - \frac{\rho}{3}, \\ x_8^* &= -\sqrt[3]{-\frac{Q}{2}} - \frac{\rho}{3}, \end{aligned}$$

et pour tout  $i = 1, \dots, 8$ , on a :

$$y_i^* = (1 - x_i^*)(x_i^* + a),$$

et

$$z_i^* = \frac{p(y_i^* + r)}{q}.$$

### Stabilité globale du point fixe intérieur

Le théorème ci-après établi, sous certaines conditions, la stabilité globale du point d'équilibre intérieur  $E_i^*$ , lorsqu'on a l'existence et l'unicité de ce point. Pour les points  $E_1^*$  et  $E_2^*$ , les conditions qui assurent leur existence, garantissent aussi leur unicité.

**Théorème 3.3.6.** *Si le point  $E_i^*(x_i^*, y_i^*, z_i^*)$  existe et est unique et si les conditions suivantes sont vérifiées,*

$$b < c, \tag{3.29}$$

$$1 - a < x_i^* < \frac{ab}{c - d}, \quad (3.30)$$

$$z_i^* < d(c - b). \quad (3.31)$$

Alors,  $E_i^*(x_i^*, y_i^*, z_i^*)$  est globalement asymptotiquement stable.

### Démonstration

Pour montrer ce théorème, nous allons construire une fonction de Lyapunov appropriée. Posons :

$$V(x, y, z) = \int_{x_i^*}^x \frac{\eta - x_i^*}{\eta} d\eta + \int_{y_i^*}^y \frac{(\eta - y_i^*)(\eta + d)}{\eta} d\eta + \int_{z_i^*}^z \frac{\eta - z_i^*}{\eta} d\eta. \quad (3.32)$$

On voit aisément que cette fonction est nulle au point  $(x_i^*, y_i^*, z_i^*)$  et qu'elle est strictement positive pour toutes autres valeurs de  $x$ ,  $y$  et  $z$ . La dérivée orbitale de  $V(x, y, z)$  est donnée par :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{dV}{dx} \frac{dx}{dt} + \frac{dV}{dy} \frac{dy}{dt} + \frac{dV}{dz} \frac{dz}{dt}, \\ &= \frac{x - x_i^*}{x} x \left(1 - x - \frac{y}{x + a}\right) + \frac{(y - y_i^*)(y + d)}{y} y \left(\frac{cx}{x + a} - b - \frac{z}{y + d}\right) \\ &\quad + \frac{z - z_i^*}{z} z \left(p - \frac{qz}{y + r}\right) \\ &= \frac{x - x_i^*}{x + a} \left((1 - x)(x + a) - y\right) + \frac{y - y_i^*}{x + a} (cx(y + d) - b(x + a)(y + d) - z(x + a)) \\ &\quad + (z - z_i^*) \left(p - \frac{qz}{y + r}\right). \end{aligned}$$

Sachant que

$$y_i^* = (1 - x_i^*)(x_i^* + a),$$

et

$$z_i^* = \frac{p(y_i^* + r)}{q},$$

on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{x - x_i^*}{x + a} \left((1 - x)(x + a) - y + y_i^* - (1 - x_i^*)(x_i^* + a)\right) \\ &\quad + \frac{y - y_i^*}{x + a} [cx(y + d) - b(x + a)(y + d) - z(x + a) - cx_i^*(y_i^* + d) \\ &\quad - b(x_i^* + a)(y_i^* + d) - z_i^*(x_i^* + a)] + (z - z_i^*) \left(\frac{qz_i^*}{y_i^* + r} - \frac{qz}{y + r}\right). \end{aligned}$$

Après simplification, on a :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{x - x_i^*}{x + a}(-(y + y_i^*) - (1 - x_i^*)(x + x_i^* + a - 1)) + \frac{y - y_i^*}{x + a}[((c - d)(y + d) - z_i^*)(x - x_i^*) \\ &- (ab - (c - d)x_i^*)(y - y_i^*) - (x + a)(z - z_i^*)] + (z - z_i^*)\left(\frac{p}{y + r}(y - y_i^*) - \frac{q}{y + r}(z - z_i^*)\right), \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= -\frac{x - x_i^* + a - 1}{x + a}(x - x_i^*)^2 - \frac{1}{x + a}(x - x_i^*)(y - y_i^*) \\ &- \frac{z_i^* - (c - d)(y + d)}{x + a}(x - x_i^*)(y - y_i^*) - \frac{ab - (c - d)x_i^*}{x + a}(y - y_i^*)^2 \\ &- (y - y_i^*)(z - z_i^*) + \frac{p}{y + r}(y - y_i^*)(z - z_i^*) - \frac{q}{y + r}(z - z_i^*)^2. \end{aligned}$$

On déduit que :

$$\frac{dV}{dt} = -(x - x_i^*, y - y_i^*, z - z_i^*)B(x - x_i^*, y - y_i^*, z - z_i^*)^T,$$

avec

$$B = \begin{pmatrix} \frac{x - x_i^* + a - 1}{x + a} & \frac{z_i^* - (c - d)(y + d)}{x + a} & 0 \\ \frac{1}{x + a} & \frac{ab - (c - d)x_i^*}{x + a} & -\frac{p}{y + r} \\ 0 & 1 & \frac{q}{y + r} \end{pmatrix},$$

La dérivée orbitale de  $V$  est strictement négative si la matrice  $B$  est définie positive. Cette matrice est définie positive si et seulement si pour toute suite de sous-matrices principales données, le déterminant de chaque sous-matrice est positif.

Si les conditions(3.29),(3.30), et (3.31) sont acquises, chaque déterminant est positif, donc la matrice  $B$  est définie positive, et par conséquent  $\frac{dV}{dt} < 0$ .

D'où, on déduit que  $E_i^*(x_i^*, y_i^*, z_i^*)$  est globalement asymptotiquement stable. ■

---

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] A. Abdallaoui., Modélisation et étude mathématique de quelques problèmes de dynamique des populations, Thèse de doctorat, université de Rabat(2007).
- [2] M.A. Alaoui, M.Daher Okiye., Boundeness and Global Stability for a predator-prey Model with Modified leslie-Grower and Holling-type II Schemes, Applied Mathematics Letters **16** (2003).
- [3] M.A. Alaoui, M.Daher Okiye., On the Dynamics of a predator-prey Model with Holling-Tanner Functional Reponse, 5th ESMTB confernce (2002).
- [4] Colin.w.Clark., Mathematical Bioeconomics, A Wiley-interscience publication, New York(1990).
- [5] E.A. Conddington and N.Levinson., Theory of ordinary differtial equations, Mc Graw-Hill book Company, New York (1995).
- [6] Dang-vu, G. Delcarte., Bifurcation et chaos, Ellipes (2000).
- [7] H.I. Freedman, S. Ruan., Uniform persistence in functional equations, J. Differential equation, **1115** (1995).
- [8] H.I. Freedman, P. Waltman., Persistence in models of three interacting Predator-Prey population, Math. Biosc **68** (1984).
- [9] W. Khellaf, N. Hamri., Boundedness and Global Stability for a predator-Prey System with the Beddington-De Angelis Functional Response, DENM, (2010).
- [10] L. Perko., Differential equations and dynamical systèms, Springer New York (2000).
- [11] H. Reinhard., Equations différentielles fondements et applications, Bords, Paris (1989).
- [12] Système dynamique et modélisation. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, disponible sur le lien [Cas.ensmp. fr/~rouchon/Mines 93/SD93. pdf.](http://Cas.ensmp.fr/~rouchon/Mines_93/SD93.pdf)
- [13] Systèmes dynamiques et application à la biologie, disponible sur le lien [www-ima-U-strasbag. fr/~fock/memoires -2014/Dettweiler. pdf.](http://www-ima-U-strasbag.fr/~fock/memoires-2014/Dettweiler.pdf)