

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République algérienne démocratique et populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique
جامعة عين تموشنت بلحاج بوشعيب
Université Ain Temouchent Belhadj Bouchaib
Faculté des Sciences et de Technologie
Département Mathématiques et Informatique



MÉMOIRE

Pour l'obtention du diplôme de Master en Mathématiques
Domaine : Mathématiques et Informatique
Filière : Mathématiques
Spécialité : Biomathématiques

Modélisation Mathématique des Populations en Interactions

Présenté Par :

Melle LECHLECHE Safaa

Devant le jury composé de :

Dr. SAKHI Hanane	MCB	UAT.B.B (Ain Temouchent)	Présidente
Dr. MAMMAR Imane	MCB	UAT.B.B (Ain Temouchent)	Examinatrice
Dr. BOUKHALFA Fatima	MCB	UAT.B.B (Ain Temouchent)	Encadrante

Année Universitaire 2025/2026

Dédicaces

Avec toute ma gratitude et une profonde émotion, je dédie ce modeste travail :

*A mes chers parents,
qui m'ont aidé de
près et de loin.*

*A mes chers sœurs
Soulef, Maroua, Aicha.
À mon frère Oussama.*

*À ceux et celles qui m'ont
honorés de leurs soutiens
durant ces années d'étude.*

M^{elle} L. Safaa.

"Ça semble toujours impossible jusqu'à ce que ce soit fait."

— Nelson Mandela

Remerciements

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer ma profonde gratitude et mes sincères remerciements à toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à l'élaboration de ce mémoire.

Mon premier remerciement va à Allah soubhanaho wa tahala pour tout puissant de nous avoir donné la santé et la volonté d'entamer et de terminer ce mémoire, ainsi que l'audace pour dépasser toutes les difficultés.

*Je remercie tout particulièrement mon encadrante, Madame **BOUKHALFA Fatima** qui a su guider mon travail avec compétence et merci pour votre gentillesse, votre disponibilité, pour votre patience, vos conseils avisés et votre rigueur qui m'ont permis de mener à bien ce travail.*

*Mes vifs remerciements s'adressent également aux membres du jury, Madame **SAKHI Hanane**, et madame **MAMMAR Imane**, qui ont accepté d'évaluer ce travail. Je leur suis profondément reconnaissante pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes recherches.*

*Je tiens à remercier l'ensemble des enseignants du Département de **Mathématique et Informatique** de l'Université **BELHADJ Bouchaib-Ain Témouchent**, pour la qualité de leur enseignement et leur dévouement tout au long de mon parcours universitaire.*

Je ne saurais oublier mes parents, qui m'ont toujours soutenue et encouragé par leur amour inconditionnel et leurs sacrifices, leur confiance en moi a été ma plus grande force.

Mes remerciements vont aussi à mes sœurs, mon frère et à toute ma famille, pour leur affection et leurs encouragements constants.

Enfin, je remercie mes amies et mes camarades de promotion pour les moments de partage, d'entraide et de complicité qui ont égayé ces années d'étude.

Que tous ceux qui m'ont aidé trouvent ici l'expression de ma gratitude la plus sincère.

M^{elle} L. Safaa.

Résumé :

L'objet de ce mémoire est l'étude mathématique de la dynamique des populations en interaction. Nous utilisons les équations différentielles ordinaires comme principal outil de modélisation pour analyser la stabilité locale et globale des modèles fondamentaux de Lotka-Volterra (proie-prédateur), de compétition et de mutualisme, puis un système de trois populations (lapins, moutons, loups). Nous étendons ensuite cette étude à des systèmes plus complexes intégrant la dimension épidémiologique.

Abstract :

The purpose of this thesis is the mathematical study of the dynamics of interacting populations. We use ordinary differential equations as the main modeling tool to analyze the local and global stability of fundamental models of Lotka-Volterra (predator prey), competition and mutualism, then a system of three populations (rabbits, sheep, wolves). Then we extend this study to more complex systems integrating the epidemiological dimension.

ملخص :

الغرض من هذه الأطروحة هو الدراسة الرياضية لديناميكيات السكان المتفاعلين. نحن نستخدم المعادلات التفاضلية العادية كأداة نمذجة رئيسية لتحليل الاستقرار المحلي والعالمي للنماذج الأساسية للوتكا-فولتيرا (الفريسة المفترسة)، والمنافسة والتكافل، ثم نظام من ثلاث مجموعات سكانية (الأرانب والأغنام والذئاب)، ثم نقوم بتوسيع هذه الدراسة لتشمل أنظمة أكثر تعقيدا تدمج البعد الوبائي.

Table des matières

Introduction	8
1 Préliminaire	11
1.1 Système dynamique	11
1.2 Existence et unicité de la solution	11
1.3 Notion de stabilité et points d'équilibre	12
1.4 Stabilité d'un système non linéaire	13
1.4.1 Méthode de linéarisation	13
1.5 Critère de Routh–Hurwitz	15
1.6 Système conservatif, intégrale première	17
1.7 Stabilité au sens de Lyapunov	17
1.8 Principe d'invariance de LaSalle	18
1.9 Modèles classiques en épidémiologie	18
1.9.1 Modèle SI	18
1.9.2 Modèle SIS	18
1.10 Nombre de reproduction de base R_0	19
2 Modélisation des populations en interactions	21
2.1 Systèmes proie-prédateur	21
2.1.1 Modèle de Lotka-Volterra	22
2.1.2 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique	25
2.2 Deux espèces en compétition	27
2.3 Modèles de mutualisme ou de symbiose	29
2.4 Introduction d'une troisième espèce	31
2.4.1 Présentation du modèle	31
2.4.2 Recherche points d'équilibre du système	33
2.4.3 Analyse de stabilité locale	35
2.4.4 Analyse de stabilité globale	37
2.5 Simulation numérique	39
3 Dynamique de la transmission des maladies infectieuses dans un écosystème proie-prédateur	42
3.1 Les hypothèses du modèle	42
3.2 Présentation du modèle	43
3.3 Taux de reproduction de base R_0	45
3.3.1 Cas sans prédateurs ($P = 0$)	45

3.3.2	Cas avec prédateurs	45
3.4	Points d'équilibre de système	46
3.5	Analyse de stabilité locale	47
3.6	Analyse de stabilité globale	49
3.7	Interprétation biologique synthétique	51
3.8	Simulation numérique	52
Conclusion		54

Liste des figures

1	Compétition sur la nourriture	8
2	Mutualisme entre le buffle africain et le pique-bœuf	9
3	Prédation entre léopard et gazelle	9
1.1	Représentation des points d'équilibres en fonction de $\text{tr}(A)$ et $\det(A)$: centre, foyer (spiral), nœuds (node) et point selle (saddle point). [5]	15
1.2	Schéma compartimental du modèle SI.	18
1.3	Schéma compartimental du modèle SIS.	19
1.4	Schéma des flux entrant et sortant d'un compartiment j	20
2.1	Isoclines zéro du modèle classique de lotka-volterra.	23
2.2	Solutions du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra (2.2) avec $\alpha = \beta =$ $\gamma = \delta = 1$, dans le plan de phase et en fonction du temps.	24
2.3	Isoclines zéros du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique. (a) $\frac{\gamma}{\delta} <$ K , (b) $\frac{\gamma}{\delta} > K$	25
2.4	Solutions du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra (2.3) avec $K = 20$, $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.2$, $\gamma = 0.4$, $\delta = 0.1$, dans le plan de phase et en fonction du temps.	26
2.5	Cas de mutualisme faible, $b_1 b_2 < 1$. Les deux populations coexistent. $b_1 =$ 0.1 , $b_2 = 0.2$, $\rho = 1$	30
2.6	Cas de mutualisme fort, $b_1 b_2 > 1$. La croissance des populations tend vers l'infini. $b_1 = 1$, $b_2 = 1.5$, $\rho = 1$	31
2.7	lapins-moutons, loups éteints (le point d'équilibre E_3)	39
2.8	Portrait de phase 3D du point E_3	39
2.9	moutons-loups, lapins éteints	40
2.10	Portrait de phase du point E_4	40
2.11	coexistence des trois espèces	41
2.12	Portrait de phase 3D du point E^*	41
3.1	Évolution temporelle des populations N_S (proies saines), N_I (proies infec- tées) et P (prédateurs) pour différentes valeurs de la force d'infection λ . . .	52

Introduction

La modélisation mathématique est aujourd’hui indispensable dans de nombreux domaines de la biologie : écologie, dynamique des populations, génétique, épidémiologie, etc. Ces problèmes nécessitent la collaboration de spécialistes de différentes disciplines (biologie, mathématiques, informatique) au sein d’une science unificatrice : les biomathématiques. Au cours des dernières décennies, la modélisation mathématique s’est imposée comme un outil largement utilisé en biologie ; la plupart des articles des grandes revues biologiques intègrent désormais des modèles mathématiques. Aussi peut-on la considérer comme une étape essentielle dans la recherche biologique ?

Le début du XXe siècle a marqué l’âge d’or de l’écologie théorique, une période caractérisée par un essor considérable de la modélisation mathématique des interactions interspécifiques. Au sein d’un écosystème, la dynamique de chaque population est intimement liée à ces relations, qui influencent directement son évolution. On distingue fondamentalement trois grands types d’interactions (voir par exemple[27][26][25][24]).

Modèles de compétition entre espèces : on dit qu’on est en présence de compétition, lorsque les espèces interagissent entre elle et que cette interaction entraîne la décroissance du taux de reproduction ou du taux de croissance de chaque espèce. Chez les animaux (figure (1)), les rencontres entre espèces différentes peuvent provoquer des comportements agressifs (combats pour le territoire, la nourriture, l’espace), cette compétition nuit aux deux espèces : perte d’énergie, blessures, morts. Exemple : hyènes et lions volent les proies des lycaons (chiens sauvages africains) [29].



FIGURE 1 – Compétition sur la nourriture

Modèles de mutualisme entre espèces (symbiose) : lorsque les interactions entre espèces profitent à toutes deux (mutualisme ou symbiose), elles augmentent leur croissance

ou reproduction. Exemple : les poissons lumineux (Gonostomidae) possèdent des organes contenant des bactéries qui émettent de la lumière, ces bactéries vivent dans les cellules de l'hôte et aident le poisson, par exemple, à reconnaître les partenaires de son espèce (voir [28]). Le mutualisme est aussi entre certains mammifères et oiseaux ((2)).



FIGURE 2 – Mutualisme entre le buffle africain et le pique-bœuf

Le mutualisme entre espèces figure parmi les interactions directes les plus courantes dans la nature et joue un rôle clé dans la survie et l'évolution des espèces.

Modèles de prédation (proie-prédateur) : la prédation désigne la situation où la croissance d'une ou plusieurs espèces diminue tandis que celle d'autres espèces augmente. Il s'agit simplement de la consommation d'une proie encore vivante quand le prédateur l'attaquait. Un exemple de ce type d'interaction illustre dans (la figure (3)).



FIGURE 3 – Prédation entre léopard et gazelle

Ce mémoire vise à étudier mathématiquement des systèmes d'équations différentielles non linéaires décrivant des interactions écologiques et aussi épidémiologiques.

Dans le **chapitre 1**, nous rappelons les concepts fondamentaux de la théorie des systèmes dynamiques, et dans le **chapitre 2**, nous présentons les systèmes proie-prédateur, en particulier le modèle de Lotka-Volterra et ses extensions avec croissance logistique. On nous étudions ensuite les modèles de compétition entre deux espèces, puis le modèle de mutualisme ou symbiose. Ensuite, nous modélisons une chaîne alimentaire à trois niveaux

trophiques : deux espèces en compétition pour les ressources alimentaires (les lapins et les moutons) et une espèce prédatrice (les loups) qui se nourrit de l'une d'elles, On va procéder à une étude qualitative complète du système appuyée par des simulations numériques, Enfin le **chapitre 3** est consacré à la dynamique de la transmission des maladies infectieuses dans un écosystème proie-prédateur, nous réalisons une investigation qualitative du modèle, ce qui inclut le calcul du taux de reproduction de base R_0 , un seuil critique qui détermine si l'infection se maintient ou disparaît.

Dans ce premier chapitre, nous présentons les principaux outils mathématiques nécessaires à l'analyse du comportement et de l'évolution des systèmes dynamiques. Ces systèmes sont généralement modélisés à l'aide d'équations différentielles ordinaires (EDO), qui permettent de décrire leur évolution temporelle.

1.1 Système dynamique

En général, les équations différentielles ordinaires constituent un moyen efficace de modéliser des systèmes dynamiques dans $\mathbb{R}^n$, en décrivant l'évolution des variables au cours du temps selon des règles mathématiques bien définies.

Définition 1.1.1 (Équation différentielle). [1]

On note Ω un ouvert de $\mathbb{R}^n$ ($n \geq 1$), I un intervalle ouvert de $\mathbb{R}$, et $D = I \times \Omega$. Soit $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction continue. Pour tout $(t, x) \in D$, on écrit

$$f(t, x) = (f_1(t, x), \dots, f_n(t, x)),$$

où chaque f_i est continue de D dans $\mathbb{R}$.

Une équation différentielle du premier ordre s'écrit sous la forme générale

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

1.2 Existence et unicité de la solution

Définition 1.2.1 (Problème de Cauchy). [9]

On appelle problème de Cauchy le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t)), \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (1.1)$$

où $f : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction continue définie sur un ouvert Ω , $t_0 \in I$ et $x_0 \in \Omega$.

Théorème 1.2.1 (Cauchy-Lipschitz (Picard-Lindelöf)). [9]

Si f est continue et localement lipschitzienne par rapport à x sur Ω , alors pour tout $(t_0, x_0) \in I \times \Omega$, le problème de Cauchy (1.1) admet une unique solution maximale $x(t)$ définie sur un intervalle ouvert $J \subset I$ contenant t_0 . Si f est de classe C^1 , alors elle est localement lipschitzienne.

Théorème 1.2.2 (Prolongement des solutions). [9]

Soit $f : I \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ continue et localement lipschitzienne par rapport à x . Soit $(J =]\alpha, \beta[, x)$ une solution maximale de $x' = f(t, x)$.

1. Si $\beta < \sup I$, alors x sort de tout compact de Ω au voisinage de β : pour tout compact $K \subset \Omega$, il existe $\varepsilon > 0$ tel que $x(t) \notin K$ pour tout $t \in]\beta - \varepsilon, \beta[$.
2. Si $\inf I < \alpha$, alors x sort de tout compact de Ω au voisinage de α .

En particulier, si la solution maximale reste dans un compact $K \subset \Omega$ pour tout $t \in [t_0, \beta[$, alors nécessairement $\beta = \sup I$ (la solution est globale).

1.3 Notion de stabilité et points d'équilibre

Définition 1.3.1 (Point d'équilibre). [2]

Un point $x^* \in \Omega$ est dit **point d'équilibre** du système (1.1) si $f(x^*) = 0$.

Définition 1.3.2. [2]

Le point d'équilibre x^* est dit **stable** si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\eta > 0$ tel que

$$\|x_0 - x^*\| \leq \eta \implies \|x(t) - x^*\| \leq \varepsilon \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

Définition 1.3.3. [2]

Le point d'équilibre x^* est dit **instable** s'il n'est pas stable, c'est-à-dire s'il existe $\varepsilon > 0$ tel que pour tout $\eta > 0$, il existe une condition initiale x_0 avec $\|x_0 - x^*\| < \eta$ et un temps $t \geq 0$ tels que $\|x(t) - x^*\| \geq \varepsilon$.

Définition 1.3.4. [2]

Le point d'équilibre x^* est dit **asymptotiquement stable** s'il est stable et s'il existe $\eta_0 > 0$ tel que

$$\|x_0 - x^*\| \leq \eta_0 \implies \lim_{t \rightarrow +\infty} \|x(t) - x^*\| = 0.$$

Définition 1.3.5. [2]

Le point d'équilibre x^* est dit **globalement asymptotiquement stable** s'il est asymptotiquement stable et si, pour toute condition initiale $x_0 \in \mathbb{R}^n$,

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

Définition 1.3.6 (Portrait de phase). [1]

On appelle portrait de phase l'ensemble des trajectoires dans le plan (x, y) d'un système de deux équations différentielles ordinaires

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(x, y), \end{cases} \quad (1.2)$$

où f et g sont des fonctions (en général non linéaires). En pratique, pour déterminer l'allure des trajectoires, on recherche les isoclines zéros. Le portrait de phase offre une vision globale du comportement qualitatif du système : points d'équilibre, cycles limites, stabilité, etc.

1.4 Stabilité d'un système non linéaire

Un point d'équilibre (x^*, y^*) du système (1.2) satisfait

$$\begin{cases} f(x^*, y^*) = 0, \\ g(x^*, y^*) = 0. \end{cases}$$

1.4.1 Méthode de linéarisation

Pour obtenir des informations sur la stabilité locale d'un point d'équilibre, on linéarise le système au voisinage de celui-ci. On pose

$$u(t) = x(t) - x^*, \quad v(t) = y(t) - y^*.$$

Si $u(t) \rightarrow 0$ et $v(t) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, alors la trajectoire $(x(t), y(t))$ tend vers (x^*, y^*) .

On effectue un développement limité de Taylor au premier ordre des fonctions f et g au voisinage de (x^*, y^*) :

$$\begin{aligned} f(x, y) &\approx f(x^*, y^*) + \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*), \\ g(x, y) &\approx g(x^*, y^*) + \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*). \end{aligned}$$

Comme (x^*, y^*) est un point d'équilibre, $f(x^*, y^*) = g(x^*, y^*) = 0$.

En posant $u = x - x^*$ et $v = y - y^*$, on obtient le système linéarisé :

$$\begin{cases} \dot{u} = a_{11}u + a_{12}v, \\ \dot{v} = a_{21}u + a_{22}v, \end{cases}$$

où

$$a_{11} = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*), \quad a_{12} = \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*), \quad a_{21} = \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*), \quad a_{22} = \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*).$$

Le système s'écrit matriciellement

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad \text{où} \quad A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix}.$$

La matrice A est la **matrice jacobienne** du système évaluée au point d'équilibre (x^*, y^*) [1].

Théorème 1.4.1 (Hartmann-Grobman). [13]

Soit x^* un point d'équilibre du système $\dot{x} = f(x)$ avec f de classe $\mathcal{C}^1$. Soit $A = Df(x^*)$ la matrice jacobienne évaluée en x^* .

1. Si toutes les valeurs propres de A ont une partie réelle strictement négative, alors x^* est asymptotiquement stable.
2. Si A possède au moins une valeur propre à partie réelle strictement positive, alors x^* est instable.

Remarque 1.4.1 (Critère basé sur la trace et le déterminant). [1]

Il est souvent plus simple d'utiliser la trace $\text{tr}(A)$ et le déterminant $\det(A)$ de la matrice jacobienne.

1. Si $\det(A) < 0$, l'équilibre est un **point selle**.
2. Si $\text{tr}(A) = 0$ et $\det(A) > 0$, l'équilibre est un **centre**.
3. Si $\text{tr}(A) \neq 0$ et $\det(A) > \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$:
 - foyer stable si $\text{tr}(A) < 0$,
 - foyer instable si $\text{tr}(A) > 0$.
4. Si $0 < \det(A) < \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$:
 - nœud stable si $\text{tr}(A) < 0$,
 - nœud instable si $\text{tr}(A) > 0$.
5. Si $\det(A) = \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$, on obtient un **nœud dégénéré**.

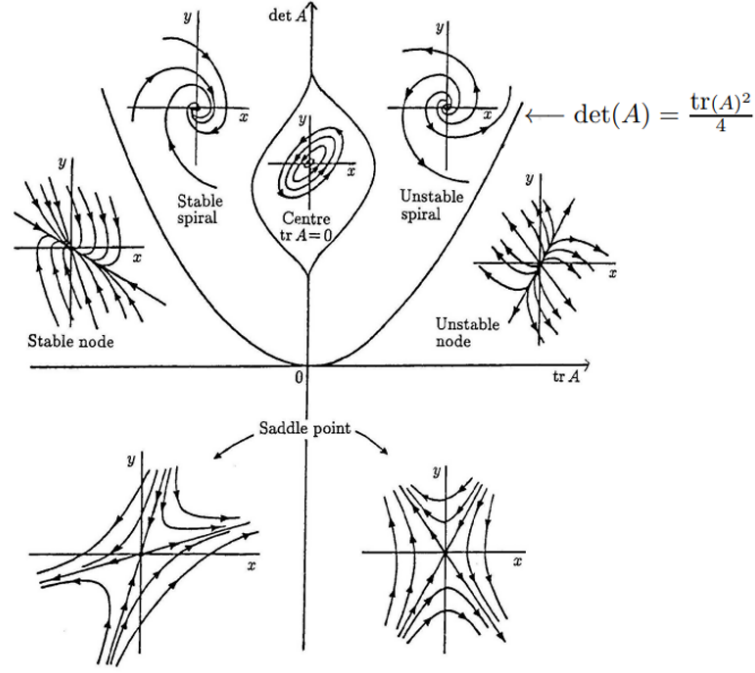


FIGURE 1.1 – Représentation des points d'équilibres en fonction de $\text{tr}(A)$ et $\det(A)$: centre, foyer (spiral), nœuds (node) et point selle (saddle point). [5]

1.5 Critère de Routh–Hurwitz

Le critère de Routh–Hurwitz [1] fournit des conditions nécessaires et suffisantes pour que toutes les racines d'un polynôme aient une partie réelle strictement négative.

Considérons le système linéaire autonome de dimension n :

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j, \quad i = 1, \dots, n,$$

où $A = (a_{ij})$ est une matrice carrée réelle $n \times n$. On suppose $\det(A) \neq 0$, ce qui implique que l'origine est l'unique point d'équilibre.

Les valeurs propres de A sont les solutions de l'équation caractéristique

$$\det(\lambda I - A) = 0,$$

que l'on écrit sous la forme

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0.$$

On définit les déterminants de Hurwitz :

$$H_1 = a_1, \quad H_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix}, \quad H_3 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix},$$

et, plus généralement,

$$H_k = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \cdots & 0 \\ 1 & a_2 & a_4 & \cdots & 0 \\ 0 & a_1 & a_3 & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & a_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & a_k \end{vmatrix}, \quad k = 1, \dots, n,$$

avec la convention $a_j = 0$ pour $j > n$.

Théorème 1.5.1 (Critère de Routh–Hurwitz). [1] *Toutes les racines du polynôme caractéristique ont une partie réelle strictement négative si et seulement si*

$$H_k > 0, \quad k = 1, \dots, n.$$

Par conséquent, l'équilibre du système linéaire est asymptotiquement stable si et seulement si tous les déterminants de Hurwitz sont strictement positifs.

En dimension deux, l'équation caractéristique s'écrit

$$\lambda^2 - \operatorname{tr}(A)\lambda + \det(A) = 0.$$

On identifie $a_1 = -\operatorname{tr}(A)$, $a_2 = \det(A)$, $a_3 = 0$. Les conditions de Routh–Hurwitz donnent

$$H_1 = -\operatorname{tr}(A) > 0 \quad \implies \quad \operatorname{tr}(A) < 0,$$

et

$$H_2 = (-\operatorname{tr}(A))\det(A) > 0 \quad \implies \quad \det(A) > 0.$$

Ainsi, l'équilibre est asymptotiquement stable si et seulement si

$$\operatorname{tr}(A) < 0 \quad \text{et} \quad \det(A) > 0.$$

1.6 Système conservatif, intégrale première

Théorème 1.6.1 (Intégrale première). [1]

Une fonction $H(x, y)$ est dite *intégrale première* d'un système dynamique de type (1.2) sur un domaine D si H est constante le long de toute solution $(x(t), y(t))$ du système.

Cela équivaut à

$$\frac{dH}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y} \dot{y} = 0.$$

L'existence d'une intégrale première permet de trouver les trajectoires comme courbes de niveau de H . En éliminant le temps, on obtient

$$\frac{dy}{dx} = \frac{g(x, y)}{f(x, y)}.$$

Définition 1.6.1 (Système conservatif). [1]

Un système dynamique qui admet une intégrale première est appelé *système conservatif*.

1.7 Stabilité au sens de Lyapunov

Définition 1.7.1 (Fonction définie positive). [3]

Soit $V : Z \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$.

1. V est dite **définie positive** si $V(0) = 0$ et $V(x) > 0$ pour tout $x \in Z \setminus \{0\}$.
2. V est dite **définie négative** si $-V$ est définie positive.
3. V est dite **semi-définie positive** si $V(0) = 0$ et $V(x) \geq 0$ pour $x \neq 0$.
4. V est dite **semi-définie négative** si $-V$ est semi-définie positive.

Définition 1.7.2 (Fonction de Lyapunov). [1]

Une fonction $V : Z \rightarrow \mathbb{R}$ est une fonction de Lyapunov pour le système (1.1) si :

1. V est définie positive,
2. $\dot{V}(x) < 0$ pour tout $x \in Z \setminus \{0\}$.

Théorème 1.7.1 (Stabilité de Lyapunov). [4]

Soit $x^* = 0$ un point d'équilibre du système (1.1) et V une fonction de Lyapunov de classe $\mathcal{C}^1$ définie positive au voisinage de x^* .

- Si $\dot{V}(x) \leq 0$ pour tout $x \neq 0$, alors x^* est stable.
- Si $\dot{V}(x) < 0$ pour tout $x \neq 0$, alors x^* est asymptotiquement stable.

1.8 Principe d'invariance de LaSalle

Théorème 1.8.1. [6, 7]

Soit $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ un ouvert positivement invariant pour le système (1.1). Soit $V : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$ telle que :

1. $\dot{V}(x) \leq 0$ pour tout $x \in \Omega$,
2. $E = \{x \in \Omega \mid \dot{V}(x) = 0\}$ et L est le plus grand ensemble invariant contenu dans E .

Alors toute solution bornée commençant dans Ω tend vers L lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Corollaire 1.8.1. [6, 7]

Sous les hypothèses du théorème précédent, si $L = \{x^*\}$, alors x^* est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.1) défini dans Ω .

1.9 Modèles classiques en épidémiologie

L'épidémiologie, qui est l'étude des maladies infectieuses, constitue un domaine important où la modélisation a produit des résultats significatifs. L'objectif est de prévoir l'évolution et la propagation des maladies, ainsi que de choisir les stratégies d'éradication.

1.9.1 Modèle SI

Ce modèle suppose une transmission directe entre individus sains S et infectés I , avec un taux d'infection β .

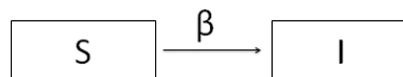


FIGURE 1.2 – Schéma compartimental du modèle SI.

Le système s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{S} = -\beta SI, \\ \dot{I} = \beta SI, \end{cases}$$

avec $S(t) + I(t) = N$ constante.

1.9.2 Modèle SIS

Dans ce modèle, l'individu infecté guérit et redevient immédiatement susceptible.

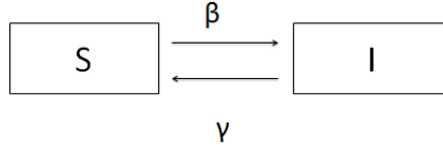


FIGURE 1.3 – Schéma compartimental du modèle SIS.

Le système devient :

$$\begin{cases} \dot{S} = -\beta SI + \gamma I, \\ \dot{I} = \beta SI - \gamma I, \end{cases}$$

avec $S(t) + I(t) = N$ constante.

1.10 Nombre de reproduction de base R_0

Le nombre de reproduction de base R_0 représente le nombre moyen de cas secondaires engendrés par un individu infecté dans une population entièrement susceptible. Sa méthode de calcul par la matrice de la prochaine génération a été établie par Diekmann, Heesterbeek et Metz [16], puis formalisée par Watmough et Van Den Driessche [8].

Méthode de la matrice de la prochaine génération

La population est divisée en n compartiments. Le vecteur $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ représente l'état du système, où x_j est le nombre d'individus dans le compartiment j . Les k premiers compartiments ($1 \leq j \leq k$) sont les classes non infectées, les $n - k$ derniers ($k + 1 \leq j \leq n$) sont les classes infectées (latentes, infectieuses, etc.).

On note $\mathcal{F}_j(x)$ le taux d'apparition de nouvelles infections dans le compartiment j , $\mathcal{V}_j^+(x)$ le taux d'entrée dans ce compartiment par tout autre processus (mortalité, guérison, migration...), et $\mathcal{V}_j^-(x)$ le taux de sortie. La dynamique du compartiment j s'écrit alors

$$\frac{dx_j}{dt} = \mathcal{F}_j(x) + \mathcal{V}_j^+(x) - \mathcal{V}_j^-(x) = \mathcal{F}_j(x) + \mathcal{V}_j(x),$$

Soit $X_s = \{x \geq 0 \mid x_j = 0 \text{ pour tout } j > k\}$ l'ensemble des états sans maladie (c'est-à-dire où tous les compartiments infectés sont vides). Un point $x_0 \in X_s$ est appelé *équilibre sans maladie* (DFE) s'il est stationnaire pour le système complet.

Pour que la méthode de la prochaine génération soit valide, on suppose que les fonctions $\mathcal{F}_j$, $\mathcal{V}_j^+$ et $\mathcal{V}_j^-$ satisfont les quatre hypothèses suivantes (voir [8]) :

- (H1) : Pour tout $x \geq 0$ et tout j , on a $\mathcal{F}_j(x) \geq 0$, $\mathcal{V}_j^+(x) \geq 0$ et $\mathcal{V}_j^-(x) \geq 0$ (tous les flux sont positifs ou nuls).
- (H2) : Si $x_j = 0$, alors $\mathcal{V}_j^-(x) = 0$. En particulier, si $x \in X_s$, alors $\mathcal{V}_j^-(x) = 0$ pour tout j (rien ne peut sortir d'un compartiment vide).

- (H3) : Pour tout $j \leq k$ (compartiments non infectés), on a $\mathcal{F}_j(x) = 0$ (l'incidence de l'infection est nulle dans les classes saines).
- (H4) : Si x_0 est un DFE, alors $\mathcal{F}_j(x_0) = 0$ pour tout j , et pour tout $j > k$ (compartiments infectés), on a $\mathcal{V}_j^+(x_0) = 0$ (le sous-espace sans maladie est invariant).

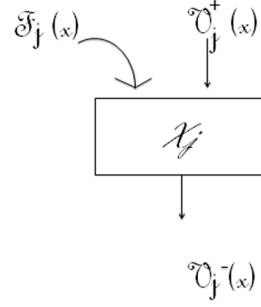


FIGURE 1.4 – Schéma des flux entrant et sortant d'un compartiment j .

Lemme 1.10.1. [8]

Si les fonctions $f_j = \mathcal{F}_j + \mathcal{V}_j$ satisfont les hypothèses (H1), (H4) et si x_0 est un DFE, alors les matrices jacobienues de $\mathcal{F}$ et $\mathcal{V}$ en x_0 ont la structure par blocs suivante :

$$D\mathcal{F}(x_0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & F \end{pmatrix}, \quad D\mathcal{V}(x_0) = \begin{pmatrix} J_1 & J_2 \\ 0 & V \end{pmatrix},$$

où F est une matrice positive (tous ses éléments sont ≥ 0) et V est une matrice de Metzler (ses éléments extra-diagonaux sont ≥ 0). Les matrices J_1 et J_2 sont de tailles respectives $k \times k$ et $k \times (n - k)$.

La matrice de la prochaine génération est définie comme $-FV^{-1}$.

Définition 1.10.1. Le nombre de reproduction de base R_0 est le rayon spectral de la matrice de la prochaine génération :

$$R_0 = \rho(-FV^{-1}).$$

Théorème 1.10.1. [8]

Si x_0 est un DFE du modèle, alors :

- si $R_0 < 1$, x_0 est localement asymptotiquement stable ;
- si $R_0 > 1$, x_0 est instable.

CHAPITRE 2

Modélisation des populations en interactions

Dans ce chapitre, nous intéressons à l'étude des phénomènes biologiques et écologiques fondamentaux que sont les interactions entre populations. On commence par étudier l'interaction entre deux populations $x(t)$, $y(t)$. Soit le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y) \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y) \end{cases} \quad (2.1)$$

où $f(x)$ et $g(y)$ sont des fonctions continuellement différentiables qui représentent la croissance de la population isolée. Les termes $h(x, y)$ et $k(x, y)$ sont également des fonctions continuellement différentiables de $\mathbb{R}^2$ dans $\mathbb{R}$; ils décrivent l'interaction entre les deux populations.

Conformément aux signes des fonctions $h(x, y)$ et $k(x, y)$, plusieurs cas sont possibles :

- $(-, +)$ ou $(+, -)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur.
- $(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre, c'est le cas de la compétition.
- $(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population, c'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

2.1 Systèmes proie-prédateur

Parmi les interactions entre populations, celle qui présente la dynamique la plus intéressante la relation proie-prédateur. On appelle prédation l'interaction biologique par laquelle un prédateur se nourrit d'une proie [11]. La forme générale d'un système proie-prédateur est s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) + a h(x, y). \end{cases}$$

Où le signe négatif qui précède $h(x, y)$ traduit l'effet défavorable de l'interaction avec les prédateurs sur la dynamique de la population de proies, le paramètre a est le taux de conversion de la biomasse des proies en biomasse des prédateurs.

2.1.1 Modèle de Lotka-Volterra

Le modèle de Lotka-Volterra est l'un des premiers modèles dans la littérature d'interaction entre une population de proie et une population de prédateur, ce modèle a été proposé indépendamment par '**Vito Volterra**' (mathématicien et physicien italien) en 1926 et '**Alfred James Lotka**' (statisticien américain) en 1925, d'où le nom Lotka-Volterra [14].

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

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \beta xy \\ \dot{y} = -\gamma y + \delta xy \end{cases} \quad (2.2)$$

avec : $\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0$

Paramètre	Interprétation
$x(t)$	représente la population des proies.
$y(t)$	représente la population des prédateurs.
α	taux de croissance de la population des proies en l'absence de prédateurs.
β	taux de prédation des prédateurs sur les proies.
γ	taux de mortalité des prédateurs en absence des proies.
δ	taux de conversion des proies x à des prédateurs y .
xy	représente le nombre de rencontres possibles entre proies et prédateurs.

Analyse du modèle

L'analyse mathématique de ce système permet d'obtenir les résultats suivants :

En posant $\dot{x} = 0$ et $\dot{y} = 0$, on trouve que les points d'équilibre de (2.2) sont le point d'équilibre trivial $(0, 0)$ et le point de coexistence $(x^*, y^*) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$.

Le premier point signifie l'absence des deux populations, tandis que le second point (x^*, y^*) exprime la coexistence des deux populations.

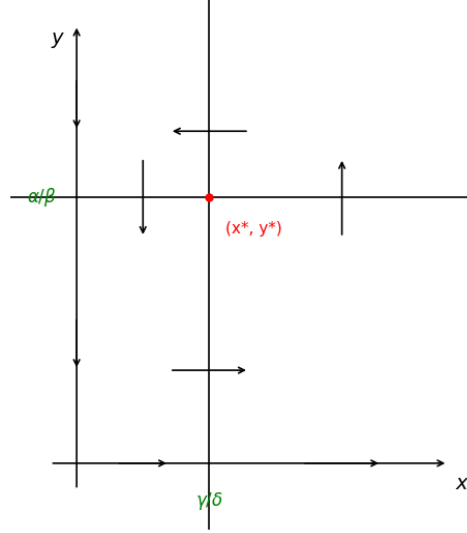


FIGURE 2.1 – Isoclines zéro du modèle classique de lotka-volterra.

La matrice jacobienne du système (2.2) est donnée par :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & -\gamma + \delta x \end{pmatrix}.$$

- le point $(0, 0)$ est instable car les valeurs propres associées à $J(0, 0)$ sont de signes opposés : $\lambda_1 = \alpha > 0$ et $\lambda_2 = -\gamma < 0$.
- Pour le point $(x^*, y^*) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ on a : $tr(J) = 0$, et $det(J) = \alpha\gamma > 0$ alors le point d'équilibre (x^*, y^*) est un centre pour le système linéaire. Pour le système non-linéaire (2.2), on considère l'intégrale première suivante (voir le théorème (1.6)) :
En divisant les deux équations :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(-\gamma + \delta x)}{x(\alpha - \beta y)}.$$

$$\alpha \ln y - \beta y = -\gamma \ln x + \delta x + C.$$

On définit donc :

$$H(x, y) = -\gamma \ln x + \delta x - \alpha \ln y + \beta y.$$

On trouve $\frac{dH}{dt} = 0$, ainsi H est constante le long de toute trajectoire : c'est une intégrale première.

L'intégrale première admet un extremum au point (x^*, y^*) . En effet, le développement limité de Taylor au second ordre de $H(x, y)$ au voisinage de (x^*, y^*) est :

$$H(x, y) = H(x^*, y^*) + \frac{\delta^2}{2\gamma}(x - x^*)^2 + \frac{\beta^2}{2\alpha}(y - y^*)^2.$$

On voit que :

$$\frac{\partial H}{\partial x}(x^*, y^*) = \frac{\partial H}{\partial y}(x^*, y^*) = \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y}(x^*, y^*) = 0,$$

et

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x^*, y^*) = \frac{\delta^2}{\gamma}, \quad \frac{\partial^2 H}{\partial y^2}(x^*, y^*) = \frac{\beta^2}{\alpha}.$$

Sa dérivée par rapport au temps est :

$$\frac{dH}{dt}(x, y) = 0,$$

c'est-à-dire $H(x, y) = k$, $k \in \mathbb{R}$. Donc :

$$H(x, y) - H(x^*, y^*) = \frac{\delta^2}{2\gamma} \left(x - \frac{\gamma}{\delta}\right)^2 + \frac{\beta^2}{2\alpha} \left(y - \frac{\alpha}{\beta}\right)^2.$$

Puisque $H(x, y) - H(x^*, y^*)$ reste constante et positive, ce qui indique que la fonction $H(x, y)$ présente un minimum local à cet endroit. Les trajectoires autour de cet équilibre correspondent aux courbes de niveau de la première intégrale, ce qui signifie qu'elles se referment autour de ce point. En conséquence, nous pouvons conclure que le comportement central est préservé dans le modèle de Lotka-Volterra.

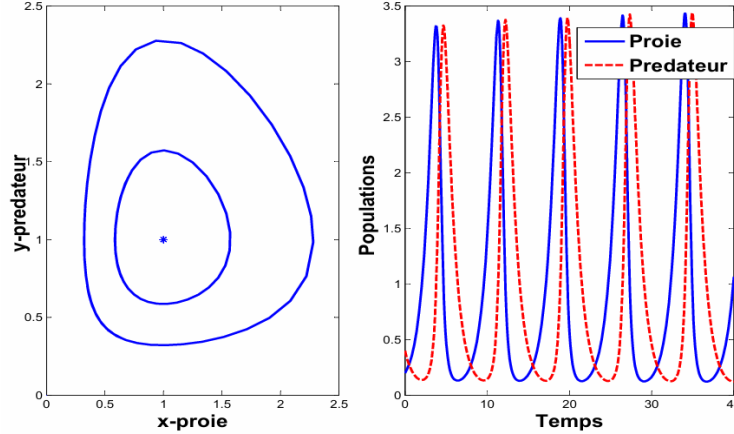


FIGURE 2.2 – Solutions du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra (2.2) avec $\alpha = \beta = \gamma = \delta = 1$, dans le plan de phase et en fonction du temps.

La figure (2.2) présente le portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec des trajectoires fermées autour de l'équilibre non trivial et les solutions $x(t)$ et $y(t)$ montrant un pic des proies suivi d'un pic des prédateurs et ainsi de suite. Les solutions sont donc périodiques.

2.1.2 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique

Le modèle de Lotka-Volterra (2.2) est construit sous l'hypothèse que les proies ont la capacité de croître exponentiellement. Cependant, dans la nature, les populations sont souvent limitées par leur environnement. De ce fait, on considère le modèle de Lotka-Volterra régularisé en remplaçant la loi de croissance exponentielle de Malthus des proies par la croissance logistique de Verhulst [15], ce modèle gagne en stabilité comme le démontre son étude. ce qui conduit au modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \beta xy, \\ \dot{y} = y(\delta x - \gamma). \end{cases} \quad (2.3)$$

où $K > 0$ la capacité limite du milieu.

Recherche des points d'équilibres

Les isoclines zéros sont données par :

$$\text{Isocline vertical : } \frac{dx}{dt} = 0 \implies x = 0 \quad \text{ou} \quad y = \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

$$\text{Isocline horizontale : } \frac{dy}{dt} = 0 \implies y = 0 \quad \text{ou} \quad x = \frac{\gamma}{\delta}.$$

- Si $\frac{\gamma}{\delta} > K$, alors on a deux points fixes : $(0, 0)$ et $(K, 0)$.
- Si $\frac{\gamma}{\delta} < K$, alors on a trois points fixes : $(0, 0)$, $(K, 0)$ et $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)\right)$.

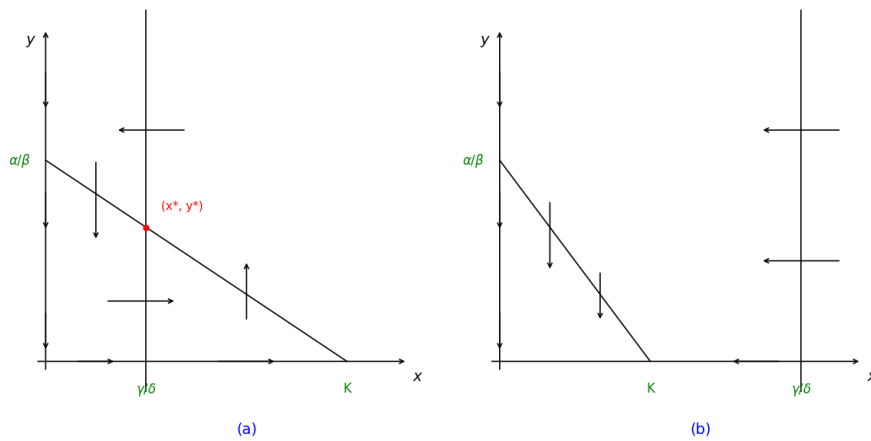


FIGURE 2.3 – Isoclines zéros du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique. (a) $\frac{\gamma}{\delta} < K$, (b) $\frac{\gamma}{\delta} > K$.

Etude de stabilité

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

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha - \frac{2\alpha}{K}x - \beta y & -\beta x \\ \delta y & -\gamma + \delta x \end{pmatrix}.$$

1. Le point $(0, 0)$ on a deux valeurs propres $\lambda_1 = \alpha > 0$ et $\lambda_2 = -\gamma < 0$ sont de signes opposés, l'équilibre $(0, 0)$ est instable (point selle).

2. Le point $(K, 0)$ on a deux valeurs propres $\lambda_1 = -\alpha < 0$, $\lambda_2 = -\gamma + \delta K$

- Si $-\gamma + \delta K > 0$ c-à-d $K > \frac{\gamma}{\delta}$ alors $(K, 0)$ est instable (point selle).
- Si $-\gamma + \delta K < 0$ c-à-d $K < \frac{\gamma}{\delta}$ alors $(K, 0)$ est stable.

3. Le point $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)\right)$ la matrice jacobienne au point (x^*, y^*) devient :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\frac{\alpha}{K}x^* & -\beta x^* \\ \delta y^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Si $K > \frac{\gamma}{\delta}$ on a :

$$\begin{cases} \text{tr}(J) = -\frac{\alpha}{K}x^* < 0, \\ \det(J) = \alpha\beta x^* y^* > 0, \end{cases}$$

donc (x^*, y^*) est stable.

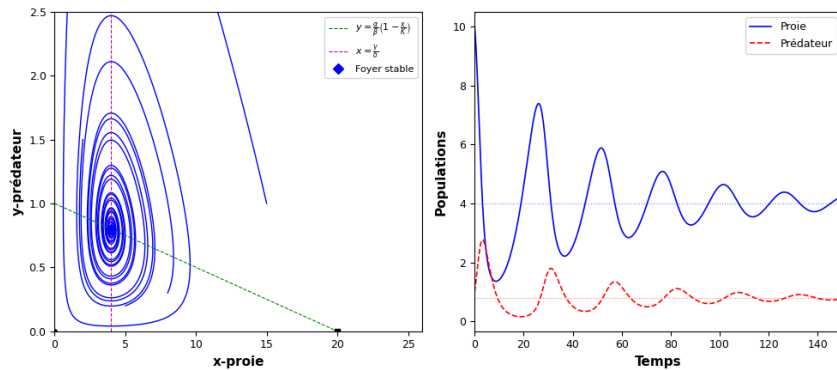


FIGURE 2.4 – Solutions du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra (2.3) avec $K = 20$, $\alpha = 0.2$, $\beta = 0.2$, $\gamma = 0.4$, $\delta = 0.1$, dans le plan de phase et en fonction du temps.

La figure (2.4) montre le portrait de phase avec les trajectoires obtenues par simulation numérique dans le cas $K > \frac{\gamma}{\delta}$, où les proies et les prédateurs coexistent à terme avec des

effectifs constants (x^*, y^*) , et montre la coexistence stable dans le modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra avec croissance logistique. Les trajectoires convergent en spirale et les oscillations temporelles sont amorties.

2.2 Deux espèces en compétition

Lorsque l'interaction entre deux espèces réduit leurs taux de croissance ou de reproduction (concurrence pour la nourriture, l'espace, etc.), on parle de compétition [1]. Un modèle qui décrit deux espèces en compétition est de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) - k(x, y). \end{cases}$$

Prenons comme exemple le système qui est donné par :

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - a_1 xy \\ \dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) - a_2 xy \end{cases} \quad (2.4)$$

où $a_1, a_2, r_1, r_2, k_1, k_2 > 0$

Paramètres	signification
r_1 et r_2	sont les taux de croissance des deux populations x et y respectivement.
k_1 et k_2	sont les capacités de charge qui limitent la croissance de chaque population.
a_1 et a_2	sont les taux de compétition.

Recherche des points d'équilibres du système (2.4)

Les points d'équilibre sont solutions de $\dot{x} = 0$ et $\dot{y} = 0$, donc le système a quatre points d'équilibre :

$$(0, 0), \quad (k_1, 0), \quad (0, k_2), \quad (x^*, y^*) = \left(\frac{\beta_1 k_2 - k_1}{\beta_1 \beta_2 - 1}, \frac{\beta_2 k_1 - k_2}{\beta_1 \beta_2 - 1} \right),$$

où $\beta_i = \frac{k_i a_i}{r_i}$ pour $i = 1, 2$.

Les deux points d'équilibre $(k_1, 0)$ et $(0, k_2)$ décrivent une situation dans laquelle une espèce survit mais l'autre espèce perd la lutte pour l'existence et s'éteint. Le dernier

équilibre (x^*, y^*) décrit la coexistence des deux espèces et ne se produit que lorsque

$$\left(k_1 > \frac{r_2}{a_2} \text{ et } k_2 > \frac{r_1}{a_1}\right) \quad \text{ou} \quad \left(k_1 < \frac{r_2}{a_2} \text{ et } k_2 < \frac{r_1}{a_1}\right).$$

Etude de stabilité

La matrice Jacobienne associée au système (2.4) est donnée par

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{k_1}x - a_1y & -a_1x \\ -a_2y & r_2 - \frac{2r_2}{k_2}y - a_2x \end{pmatrix}.$$

— Pour l'équilibre $(0, 0)$, on a

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix},$$

de toute évidence, c'est un nœud instable.

— Pour l'équilibre $(k_1, 0)$, on a

$$J(k_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -a_1k_1 \\ 0 & r_2 - a_2k_1 \end{pmatrix},$$

il y a deux cas : si $k_1 > r_2/a_2$, alors l'équilibre $(k_1, 0)$ est stable, sinon instable.

— Pour l'équilibre $(0, k_2)$, on a

$$J(0, k_2) = \begin{pmatrix} r_1 - a_1k_2 & 0 \\ -a_2k_2 & -r_2 \end{pmatrix},$$

il y a deux cas : si $k_2 > r_1/a_1$, alors l'équilibre $(0, k_2)$ est stable, sinon instable.

— Pour le point d'équilibre intérieur (x^*, y^*) , on a

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{k_1}x^* & -a_1x^* \\ -a_2y^* & -\frac{r_2}{k_2}y^* \end{pmatrix},$$

la trace correspondante est $\text{tr}(J) = -\left(\frac{r_1}{k_1}x^* + \frac{r_2}{k_2}y^*\right)$.

Le déterminant $\det(J) = \left(\frac{r_1r_2}{k_1k_2} - a_1a_2\right)x^*y^*$ est positif si $k_1 < \frac{r_2}{a_2}$ et $k_2 < \frac{r_1}{a_1}$, dans ce cas là, l'équilibre (x^*, y^*) est asymptotiquement stable.

2.3 Modèles de mutualisme ou de symbiose

Il existe des situations dans lesquelles l'interaction entre les espèces est mutuellement bénéfique, par exemple, les systèmes plante-pollinisateur. L'interaction peut être facultative, ce qui signifie que les deux espèces pourraient survivre séparément, ou obligatoire, ce qui signifie que chaque espèce s'éteindra sans l'aide de l'autre [17]. Un modèle qui décrit deux espèces en mutualisme est de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y), \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y). \end{cases}$$

Le modèle classique de mutualisme s'écrit sous la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{k_1} + a_1 \frac{y}{k_1} \right), \\ \dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{k_2} + a_2 \frac{x}{k_2} \right), \end{cases} \quad (2.5)$$

où r_1, r_2, k_1, k_2, a_1 et a_2 sont toutes des constantes positives. En utilisant le changement de variables suivant :

$$u_1 = \frac{x}{k_1}, \quad v = \frac{y}{k_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad b_1 = a_1 \frac{k_2}{k_1}, \quad b_2 = a_2 \frac{k_1}{k_2},$$

le modèle (2.5) devient

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1 - u + b_1 v), \\ \frac{dv}{d\tau} = \rho v(1 - v + b_2 u). \end{cases} \quad (2.6)$$

Les états stationnaires et les singularités du plan de phase sont :

$$(u_0, v_0) = (0, 0), \quad (u_1, v_1) = (1, 0), \quad (u_2, v_2) = (0, 1), \quad (u^*, v^*) = \left(\frac{1 + b_1}{1 - b_1 b_2}, \frac{1 + b_2}{1 - b_1 b_2} \right).$$

Le point d'équilibre (u^*, v^*) admet une signification biologique si $u^* > 0, v^* > 0$ avec $1 - b_1 b_2 \neq 0$.

La stabilité des états stationnaires de (2.6) est encore déterminée par la matrice de jacobienne suivante :

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2u + b_1 v & b_1 u \\ \rho b_2 v & \rho(1 - 2v + b_2 u) \end{pmatrix}$$

- Le premier (u_0, v_0) est instable car les valeurs propres de la matrice jacobienne

$\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = \rho$ sont positifs.

- Le deuxième état (u_1, v_1) est un point selle car la matrice de jacobienne a une valeur propre positive $\lambda_2 = \rho(1 + b_2)$.
- De même, pour le troisième équilibre (u_2, v_2) est un point selle puisque la matrice jacobienne admet une valeur propre positive $\lambda_2 = 1 + b_1$.
- Enfin, le point d'équilibre (u^*, v^*) , lorsqu'elle existe dans le quadrant positif, la matrice J est :

$$J(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} -u^* & b_1 u^* \\ \rho b_2 v^* & -\rho v^* \end{pmatrix}.$$

Clairement la trace est négative, le signe du déterminant dépend des valeurs des paramètres :

- Si $b_1 b_2 < 1$, le mutualisme est faible dans le sens où les deux paramètres de mutualisme sont plus petits que l'unité. L'équilibre (u^*, v^*) est asymptotiquement stable. Les deux populations coexistent avec des effectifs constants à l'équilibre (2.5).
- Si $b_1 b_2 > 1$, le mutualisme est fort. L'équilibre (u^*, v^*) est instable ainsi que les deux équilibres (u_1, v_1) et (u_2, v_2) . Aucun équilibre n'étant stable, les trajectoires partent à l'infini (2.6). Ce résultat provient du fait que chaque population exerce un effet positif sur la croissance de l'autre, dans le cas d'un trop fort mutualisme, les deux populations croissent sans limite. Bien sûr si l'on admet que le milieu est limité, ce dernier résultat est irréaliste, et on devrait imaginer de compléter le modèle en ajoutant des termes de limitation de la croissance à haute densité.

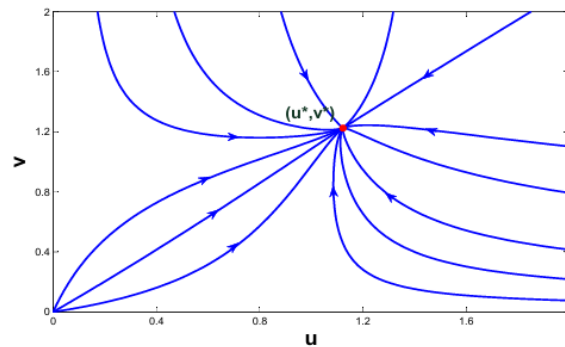


FIGURE 2.5 – Cas de mutualisme faible, $b_1 b_2 < 1$. Les deux populations coexistent. $b_1 = 0.1$, $b_2 = 0.2$, $\rho = 1$.

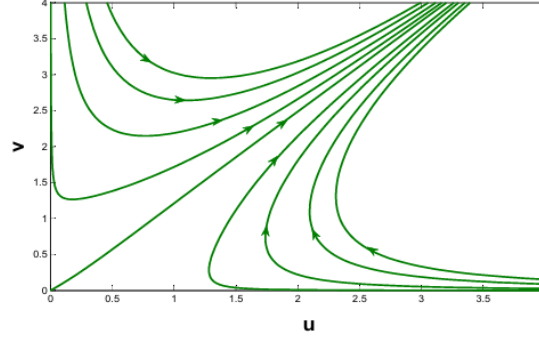


FIGURE 2.6 – Cas de mutualisme fort, $b_1 b_2 > 1$. La croissance des populations tend vers l'infini. $b_1 = 1, b_2 = 1.5, \rho = 1$.

2.4 Introduction d'une troisième espèce

Nous allons désormais enrichir le modèle de compétition de base en y intégrant une troisième population, ce qui nous permet de nous approcher d'avantage de la complexité des écosystèmes naturels où de nombreuses espèces interagissent simultanément. Nous proposons de modéliser une chaîne alimentaire à trois niveaux trophiques : deux espèces en compétition pour les ressources alimentaires (les lapins et les moutons) et une espèce prédatrice (les loups) qui se nourrit de l'une d'elles [12]. L'introduction de ce prédateur joue un rôle régulateur sur les populations de proies et le maintient de l'équilibre écologique.

2.4.1 Présentation du modèle

Le modèle que nous allons présenter est donc un mélange entre le modèle de compétition et de prédation de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a - bx - cy) \\ \dot{y} = y(d - ey - fx - gz) \\ \dot{z} = z(ky - jz - h) \end{cases} \quad (2.7)$$

où $a, b, c, d, e, f, g, k, j$ et h sont des constantes positives.

x désigne la population des lapins à l'instant t , y la population des moutons, et z la population des loups. Les deux premières équations sont des équations de compétition. On retranche à la deuxième un terme en z , puisque les moutons sont chassés par les loups. La troisième représente le fait que les loups chassent les moutons.

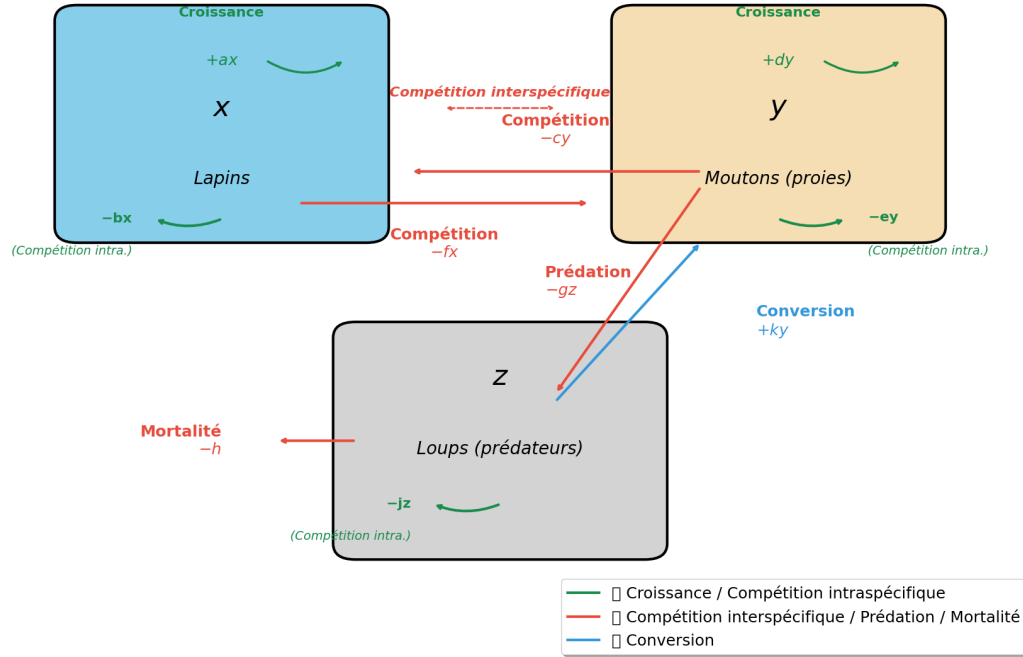


Diagramme des interactions du modèle de compétition et de prédation à trois espèces

Représentation des interactions entre lapins (x), moutons (y) et loups (z)

Paramètre	Interprétation
a, d	taux de croissance des lapins et des moutons
b, e	taux de compétition intra-spécifique chez les lapins et les moutons respectivement
c, f	taux de compétition interspécifique chez les lapins et les moutons respectivement
g	taux de prédation des loups sur les moutons
k	efficacité de conversion des moutons en loups
j	coefficient de compétition intra-spécifique des loups
h	mortalité naturelle des loups (en l'absence de proies)

1. Existence et unicité locale

Le second membre du système (2.7) est polynomial en (x, y, z) : chaque composante est une somme de monômes du second degré au plus. Il est donc de classe $\mathcal{C}^1$ (et même $\mathcal{C}^\infty$) sur $\mathbb{R}^3$. En particulier, il est localement lipschitzien. D'après le théorème (1.2.1), pour toute condition initiale $(x(0), y(0), z(0)) \in \mathbb{R}^3$, il existe un intervalle de temps maximal $I \subset \mathbb{R}$ contenant 0 et une unique solution maximale $(x(t), y(t), z(t))$ définie sur I .

2. Prolongement et solution globale pour $t \geq 0$

Théorème 2.4.1 (Existence et unicité globale pour $t \geq 0$). *Pour toute condition initiale (x_0, y_0, z_0) avec $x_0 > 0, y_0 > 0, z_0 > 0$, le système (2.7) admet une unique solution définie sur $[0, +\infty[$, à valeurs dans $\mathbb{R}_+^3$, et cette solution est bornée.*

Pour montrer que la solution peut être prolongée à tout temps futur ($t \rightarrow +\infty$), on établit que les trajectoires restent bornées et ne quittent pas le domaine D .

Bornitude de $x(t)$: on a $\dot{x} \leq x(a - bx)$ (car $-cy \leq 0$), on déduit que $x(t)$ est majorée par la solution de l'équation logistique $\dot{u} = u(a - bu)$ avec $u(0) = x_0$. Celle-ci converge vers a/b et reste bornée par $\max(x_0, a/b)$. Ainsi

$$x(t) \leq M_x \quad \text{pour tout } t \geq 0, \quad \text{où } M_x = \max\left(x_0, \frac{a}{b}\right).$$

Bornitude de $y(t)$: de la même façon on trouve que :

$$y(t) \leq M_y \quad \text{avec } M_y = \max\left(y_0, \frac{d}{e}\right).$$

Bornitude de $z(t)$: On a $\dot{z} = z(ky - jz - h) \leq z(kM_y - jz - h)$. Si $kM_y - h \leq 0$, alors $\dot{z} \leq -jz^2 \leq 0$ et z décroît ; sinon, z est majorée par la logistique $\dot{v} = v((kM_y - h) - jv)$. Dans tous les cas, il existe M_z tel que $z(t) \leq M_z$ pour tout $t \geq 0$.

Montrons que $x(t) > 0$: quelle que soit t on a $\dot{x}/x = a - bx - cy$ est borné sur tout intervalle fini, donc $x(t) = x_0 \exp\left(\int_0^t (a - bx - cy) ds\right) > 0$. De même $y(t) > 0$ et $z(t) > 0$.

Ainsi, la trajectoire reste dans le compact $\overline{D} \cap [0, M_x] \times [0, M_y] \times [0, M_z]$ pour $t \geq 0$. Sur ce compact, F est globalement lipschitzienne. Par le théorème du prolongement des solutions, la solution maximale est définie sur $[0, +\infty[$.

2.4.2 Recherche points d'équilibre du système

Théorème 2.4.2. *Le système (2.7) admet six points d'équilibre qui sont $E_0(0, 0, 0)$, $E_1\left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$, $E_2\left(0, \frac{d}{e}, 0\right)$, $E_3(x_3, y_3, 0)$, $E_4(0, y_4, z_4)$ et $E^*(x^*, y^*, z^*)$.*

Preuve :

Les points d'équilibre sont solutions du système :

$$\begin{cases} x(a - bx - cy) = 0 \\ y(d - ey - fx - gz) = 0 \\ z(ky - jz - h) = 0 \end{cases}$$

Le système possède plusieurs points d'équilibre :

Equilibres d'extinction d'au moins une espèce

$$E_0 = (0, 0, 0), \quad E_1 = \left(\frac{a}{b}, 0, 0\right), \quad E_2 = \left(0, \frac{d}{e}, 0\right)$$

Biologiquement, E_0 correspond à un écosystème mort sans vie. Il n'est jamais atteint naturellement. E_1 seuls les lapins survivent, les moutons et les loups sont absents, $\frac{a}{b}$ représente la capacité limite de l'environnement pour les lapins en l'absence de compétition et de prédation. E_2 seuls les moutons survivent, les lapins et les loups sont absents, $\frac{d}{e}$ représente la capacité limite de l'environnement des moutons.

Equilibres à deux espèces

— Seulement lapins et moutons : $E_3 = (x_3, y_3, 0)$ avec

$$x_3 = \frac{ae - cd}{be - cf}, \quad y_3 = \frac{bd - af}{be - cf}$$

où $x_3, y_3 > 0$. Ce point d'équilibre signifie la coexistence des lapins et des moutons en compétition, en l'absence de loups.

— Moutons et loups sans lapins : $E_4 = (0, y_4, z_4)$ avec

$$y_4 = \frac{dj + gh}{ej + gk}, \quad z_4 = \frac{kd - eh}{ej + gk}$$

sous la condition $kd > eh$ pour que $z_4 > 0$. Dans cas, on a coexistence des moutons et des loups (système proies-prédateur classique), les lapins sont absents. $kd > eh$ est la condition de survie des loups.

Equilibre de coexistence $E^* = (x^*, y^*, z^*)$ solution du système (2.7), avec

$$x^* = \frac{a - cy^*}{b}, \quad y^* = \frac{d - \frac{af}{b} + \frac{gh}{j}}{e - \frac{cf}{b} + \frac{gk}{j}}, \quad z^* = \frac{ky^* - h}{j},$$

sous les conditions $x^* > 0$, $y^* > 0$ et $ky^* > h$ pour que $z^* > 0$. E^* représente la coexistence des trois espèces.

2.4.3 Analyse de stabilité locale

La matrice jacobienne du système (2.7) est donnée par :

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx & 0 \\ -fy & d - 2ey - fx - gz & -gy \\ 0 & kz & -2jz + ky - h \end{pmatrix}.$$

Théorème 2.4.3. *La nature de chaque point d'équilibre du système (2.7) :*

1. E_0 est toujours **instable**. L'extinction totale n'est jamais stable.
2. E_1 est **stable** si $\lambda_2 < 0 \iff d < \frac{fa}{b}$. C'est-à-dire lorsque les lapins sont assez compétitifs pour empêcher la présence des moutons. Sinon, E_1 est instable.
3. E_2 est **stable** si $\lambda_1 < 0 \iff a < \frac{cd}{e}$ et $\lambda_3 < 0 \iff \frac{kd}{e} < h$. Les moutons dominant les lapins ($a < cd/e$), mais les loups ne peuvent pas s'installer car leur mortalité excède leur gain sur les moutons ($h > kd/e$). Si $kd/e > h$, alors E_2 est **instable** : les loups peuvent envahir l'écosystème.
4. La stabilité du point E_3 dépend des paramètres b, e, f et du signe de $ky_3 - h$. Si $be > cf$ et $ky_3 < h$ E_3 est **stable**. Les loups ne peuvent pas envahir.
5. E_4 est **stable** si $\lambda_1 < 0 \iff a < cy_4$, c'est-à-dire si les lapins ne peuvent pas s'installer en présence des moutons.
6. le point E^* , d'après le critère de Routh-Hurwitz est **localement asymptotiquement stable** si et seulement si :

$$\alpha_1 > 0, \quad \alpha_3 > 0, \quad \alpha_1\alpha_2 - \alpha_3 > 0.$$

Preuve

1. Pour $E_0 = (0, 0, 0)$ il est clair qu'on a les valeurs propres de la matrice $J(0, 0, 0)$: $\lambda_1 = a > 0$, $\lambda_2 = d > 0$, $\lambda_3 = -h < 0$. E_0 est toujours **instable**. L'extinction totale n'est jamais stable.
2. Pour $E_1 = \left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$ on voit qu'on a les valeurs propres de la matrice $J\left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$: $\lambda_1 = -a < 0$, $\lambda_2 = d - \frac{fa}{b}$, $\lambda_3 = -h < 0$. Alors E_1 est **stable** si $\lambda_2 < 0 \iff d < \frac{fa}{b}$. C'est-à-dire lorsque les lapins sont assez compétitifs pour empêcher l'installation des moutons. Sinon, E_1 est instable.

3. Pour $E_2 = \left(0, \frac{d}{e}, 0\right)$ on trouve les valeurs propres de la matrice $J\left(0, \frac{d}{e}, 0\right)$: $\lambda_1 = a - \frac{cd}{e}$, $\lambda_2 = -d < 0$, $\lambda_3 = \frac{kd}{e} - h$, alors E_2 est **stable** si $\lambda_1 < 0 \iff a < \frac{cd}{e}$ et $\lambda_3 < 0 \iff \frac{kd}{e} < h$. les moutons dominent les lapins ($a < cd/e$), mais les loups ne peuvent pas s'installer car leur mortalité excède leur gain sur les moutons ($h > kd/e$). Si $kd/e > h$, alors E_2 est **instable** : les loups peuvent envahir l'écosystème.
4. Pour $E_3 = (x_3, y_3, 0)$: En utilisant les conditions d'équilibre : $(a - bx_3 - cy_3 = 0, d - ey_3 - fx_3 = 0)$, on obtient :

$$J(x_3, y_3, 0) = \begin{pmatrix} -bx_3 & -cx_3 & 0 \\ -fy_3 & -ey_3 & -gy_3 \\ 0 & 0 & ky_3 - h \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $\lambda_3 = ky_3 - h$ et celles de la sous-matrice

$$M = \begin{pmatrix} -bx_3 & -cx_3 \\ -fy_3 & -ey_3 \end{pmatrix}.$$

On a $\text{tr}(M) = -(bx_3 + ey_3) < 0$ et $\det(M) = (be - cf)x_3y_3 > 0$. Alors on a :

- Si $be > cf$ et $ky_3 < h$: E_3 est **stable**. Les loups ne peuvent pas envahir.
- Si $be < cf$: E_3 est un **point selle** même dans le plan xy (instable).
- Si $ky_3 > h$: E_3 est un **point selle** dans $\mathbb{R}^3$ (les loups peuvent envahir).

5. Pour $E_4 = (0, y_4, z_4)$

$$J(0, y_4, z_4) = \begin{pmatrix} a - cy_4 & 0 & 0 \\ -fy_4 & -ey_4 & -gy_4 \\ 0 & kz_4 & -jz_4 \end{pmatrix}.$$

On a les valeurs propres suivant : $\lambda_1 = a - cy_4$ et celles de la sous-matrice

$$M = \begin{pmatrix} -ey_4 & -gy_4 \\ kz_4 & -jz_4 \end{pmatrix}.$$

On a $\text{tr}(M) = -(ey_4 + jz_4) < 0$ et $\det(M) = (ej + gk)y_4z_4 > 0$. E_4 est **stable** si $\lambda_1 < 0 \iff a < cy_4$. c'est-à-dire si les lapins ne peuvent pas s'installer en présence des moutons. Sinon, E_4 est instable.

6. Pour le point de coexistence $E^* = (x^*, y^*, z^*)$:

$$J(x^*, y^*, z^*) = \begin{pmatrix} -bx^* & -cx^* & 0 \\ -fy^* & -ey^* & -gy^* \\ 0 & kz^* & -jz^* \end{pmatrix}.$$

Le polynôme caractéristique s'écrit : $P(\lambda) = \lambda^3 + \alpha_1\lambda^2 + \alpha_2\lambda + \alpha_3$, avec

$$\begin{aligned}\alpha_1 &= bx^* + ey^* + jz^* > 0, \\ \alpha_2 &= be x^*y^* + bj x^*z^* + ej y^*z^* + gk y^*z^* - cf x^*y^*, \\ \alpha_3 &= x^*y^*z^* (bej + bgk - cfj).\end{aligned}$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz (1.5), E^* est localement asymptotiquement stable si et seulement si :

$$\alpha_1 > 0, \quad \alpha_3 > 0, \quad \alpha_1\alpha_2 - \alpha_3 > 0.$$

La condition $\alpha_3 > 0$ équivaut à $j(be - cf) + bgk > 0$. Elle est automatiquement satisfaite si $be > cf$. Si $be < cf$, il faut que la prédation compense suffisamment : $bgk > j(cf - be)$.

Interprétation biologique

- **Principe de l'exclusion compétitive** : si $be < cf$, la compétition entre lapins et moutons est trop forte pour permettre une coexistence stable à deux sans l'intervention des loups.
- **Contrôle par le prédateur** : l'introduction des loups (z) peut stabiliser l'écosystème à trois espèces lorsque les conditions de Routh-Hurwitz sont remplies. Les loups régulent les moutons, ce qui peut indirectement favoriser les lapins.
- **Bistabilité possible** : selon les paramètres, plusieurs équilibres peuvent être simultanément stables (par exemple E_1 et E_4 , ou E_3 et E_5), rendant le système sensible aux conditions initiales.

2.4.4 Analyse de stabilité globale

Théorème 2.4.4. *Les points d'équilibre $E_1 = \left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$, $E_2 = \left(0, \frac{d}{e}, 0\right)$, $E_3(x_3, y_3, 0)$, $E_4(0, y_4, z_4)$ et $E^*(x^*, y^*, z^*)$ sont globalement asymptotiquement stables.*

Preuve

1. Soit la fonction de Lyapunov pour le cas E_3 :

$$V(x_3, y_3) = c \left(x - x_3 - x_3 \ln \frac{x}{x_3} \right) + f \left(y - y_3 - y_3 \ln \frac{y}{y_3} \right)$$

la dérivée de V par rapport à t est :

$$\begin{aligned}\dot{V} &= c \left(\frac{x - x_3}{x} \right) \dot{x} + f \left(\frac{y - y_3}{y} \right) \dot{y} \\ \dot{V} &= -b(x - x_3)^2 - c(x - x_3)(y - y_3) - c(y - y_3)^2 - f(x - x_3)(y - y_3) \\ V' &\leq - \left[b + \frac{1}{2}(c + f) \right] (x - x_3)^2 - \left[e + \frac{1}{2}(c + f) \right] (y - y_3)^2 \leq 0\end{aligned}$$

La dérivée est nulle si et seulement si $x = x_3$ et $y = y_3$. Dans le plan invariant $x_3 = 0$, le seul ensemble invariant contenu dans $\{X = x_3, y = y_3\}$ est le point E_3 lui-même. Par le théorème de LaSalle (1.8), E_2 est globalement asymptotiquement stable.

2. Soit la fonction de Lyapunov pour le cas E_4 :

$$V(y_4, z_4) = c \left(y - y_4 - y_4 \ln \frac{y}{y_4} \right) + \frac{cg}{k} \left(z - z_4 - z_4 \ln \frac{z}{z_4} \right)$$

La dérivée V par rapport à t est :

$$\begin{aligned}\dot{V} &= c \left(\frac{y - y_4}{y} \right) \dot{y} + \frac{cg}{k} \left(\frac{z - z_4}{z} \right) \dot{z} \\ \dot{V} &= -ce(y - y_4)^2 - cg(z - z_4)(y - y_4) - \frac{cg}{k} j(z - z_4)^2 + cg(z - z_4)(y - y_4) \\ \dot{V} &= -ce(y - y_4)^2 - \frac{cg}{k} j(z - z_4)^2 \leq 0\end{aligned}$$

La dérivée est nulle si et seulement si $y = y_4$ et $z = z_4$. Dans le plan invariant $y_4 = 0$, le seul ensemble invariant contenu dans $\{y = y_4, z = z_4\}$ est le point E_4 lui-même. Par le théorème de LaSalle (1.8), E_4 est globalement asymptotiquement stable.

3. Pour le point d'équilibre de coexistence, considérons la fonction de Lyapunov suivante :

$$V(x^*, y^*, z^*) = f \left(x - x^* - x^* \ln \frac{x}{x^*} \right) + c \left(y - y^* - y^* \ln \frac{y}{y^*} \right) + \frac{cg}{k} \left(z - z^* - z^* \ln \frac{z}{z^*} \right)$$

La dérivée V par rapport à t est :

$$\begin{aligned}\dot{V} &= f \left(\frac{x - x^*}{x} \right) \dot{x} + c \left(\frac{y - y^*}{y} \right) \dot{y} + \frac{cg}{k} \left(\frac{z - z^*}{z} \right) \dot{z} \\ \dot{V} &= -bf(x - x^*)^2 - 2cf(x - x^*)(y - y^*) - ef(y - y^*)^2 - \frac{cg}{k} j(z - z^*)^2 \\ \dot{V} &\leq -(bf + cf)(x - x^*)^2 - (fe + cf)(y - y^*)^2 - \frac{cg}{k} j(z - z^*)^2 \leq 0\end{aligned}$$

strictement négative sauf à l'équilibre. On peut donc appliquer le théorème de LaSalle ((1.8)) et en déduire que toute trajectoire converge vers le plus grand ensemble

invariant Q contenu dans :

$$S = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}_+^3 \mid x = x^*, y = y^*, z = z^*\}.$$

Donc $E^*(x^*, y^*, z^*)$ est globalement asymptotiquement stable.

4. L'étude de la stabilité globale des équilibres E_1 et E_2 suit la même démarche que celle adoptée pour les autres équilibres du système, et sa vérification est immédiate.

2.5 Simulation numérique

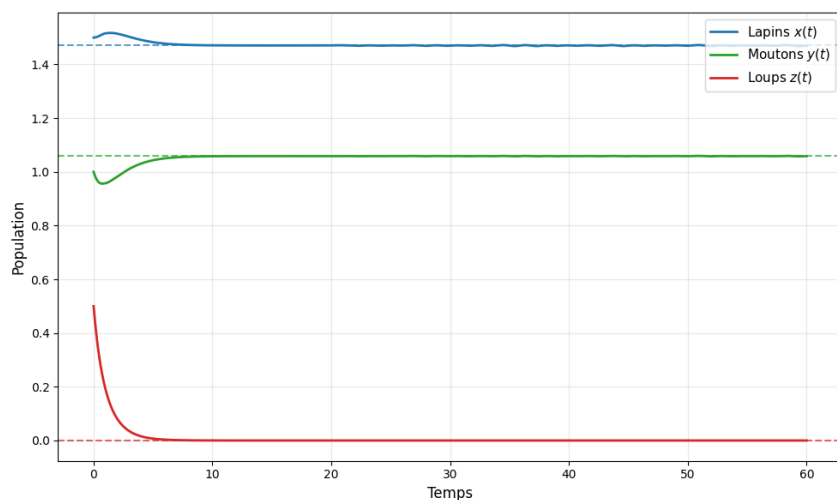


FIGURE 2.7 – lapins–moutons, loups éteints (le point d'équilibre E_3)

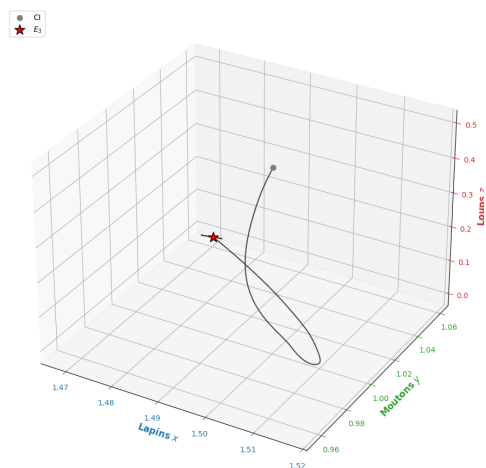


FIGURE 2.8 – Portrait de phase 3D du point E_3

Conditions de la figure (2.7) à satisfaire :

- . $be > cf$: coexistence stable lapins–moutons sans loups.

. $ky_3 < h$: les loups ne peuvent pas se maintenir sur les moutons seuls.

Paramètre choisi :

$$a = 2, b = 1, c = 0.5, d = 1.5, e = 1, f = 0.3, g = 0.4, h = 1, j = 0.5, k = 0.2$$

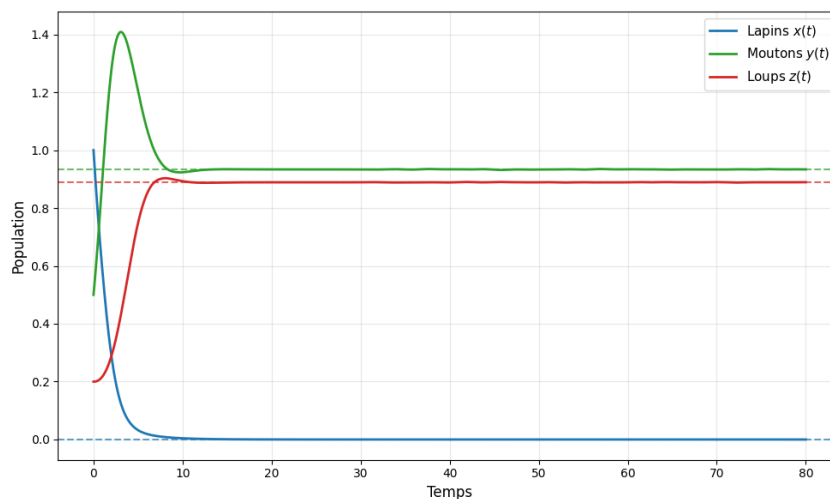


FIGURE 2.9 – moutons–loups, lapins éteints

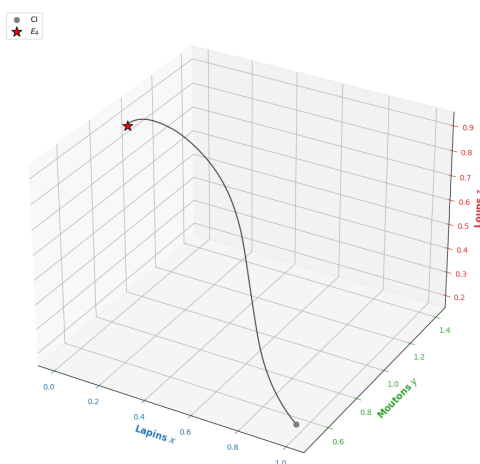


FIGURE 2.10 – Portrait de phase du point E_4

Conditions de la figure (2.9) à satisfaire :

- . $g > k$ (prédation suffisamment forte)
- . $a < cy$ (les lapins sont exclus par la compétition des moutons)

Paramètre choisi :

$$a = 0.4, b = 0.5, c = 0.8, d = 2, e = 1, f = 0.6, g = 1.2, h = 0.2, j = 0.3, k = 0.5$$

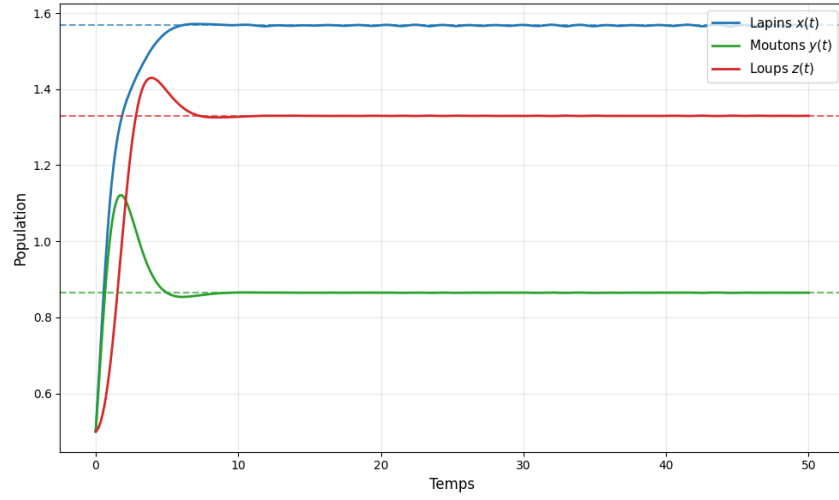


FIGURE 2.11 – coexistence des trois espèces

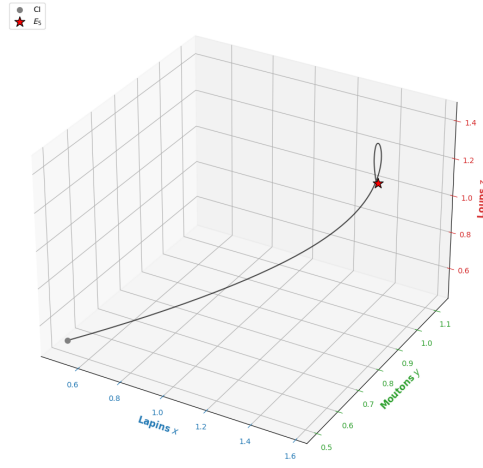


FIGURE 2.12 – Portrait de phase 3D du point E^*

Condition de la figure(2.11) à satisfaire :

$$. \ x^*y^*z^* > 0$$

$$. \ \alpha_1 > 0, \quad \alpha_3 > 0, \quad \alpha_1\alpha_2 - \alpha_3 > 0.$$

Paramètre choisis :

$$a = 2, b = 1, c = 0.5, d = 2, e = 1, f = 0.3, g = 0.5, h = 0.2, j = 0.5, k = 1$$

CHAPITRE 3

Dynamique de la transmission des maladies infectieuses dans un écosystème proie-prédateur

La plupart des modèles de transmission des maladies infectieuses dérivent du modèle SIR classique de Kermack et McKendrick (1927) [21]. L'étude éco-épidémiologique est devenue importante car cela implique le seuil de persistance ou d'extinction de chaque population dans les systèmes de deux espèces (voir [20] [18] [23]). Dans ce chapitre, nous considérons un système proie-prédateur où la proie est soumise à une maladie infectieuse avec différents taux de prédation sur les proies infectées et non infectées [19]. Cela est conforme au fait que les proies infectées peuvent être attrapées plus facilement [22]. Nous avons un système écologique à deux espèces :

1. Les proies, dont la densité totale de population est notée N .
2. Le prédateur, dont la densité de population est notée P .

3.1 Les hypothèses du modèle

On fait les hypothèses suivantes :

- (H1) : En l'absence de maladies, la population des proies suit la loi de croissance logistique avec une capacité de charge K ($K > 0$) avec un taux de croissance constant a ($a > 0$) :

$$\dot{N} = aN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (3.1)$$

- (H2) : En présence de la maladie, la population totale de proies est divisée en deux classes, à savoir, proies susceptible N_S et proies infectées N_I .
- (H3) : Nous supposons que seules les proies susceptibles sont capables de se reproduire selon la loi logistique (3.1).
- (H4) : Nous supposons également que les proies infectées ne grandissent pas, ne se rétablissent pas et ne se reproduisent pas.
- (H5) : Nous supposons que la maladie se propage uniquement parmi les proies et la population de prédateurs n'est pas affecté en raison de la prédation des proies infectées.
- (H6) : Une proie susceptible N_S devient infectée sous l'attaque de proie infectée (voir [30]).

3.2 Présentation du modèle

On considère le modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{N}_S = N_S(a - bN_S - cP - \lambda N_I) \\ \dot{N}_I = N_I(\lambda N_S - kP - \gamma) \\ \dot{P} = P(-d + eN_S - fP + hN_I) \end{cases}$$

avec les conditions initiales suivantes :

$$N_S(0) \geq 0, \quad N_I(0) \geq 0, \quad P(0) \geq 0.$$

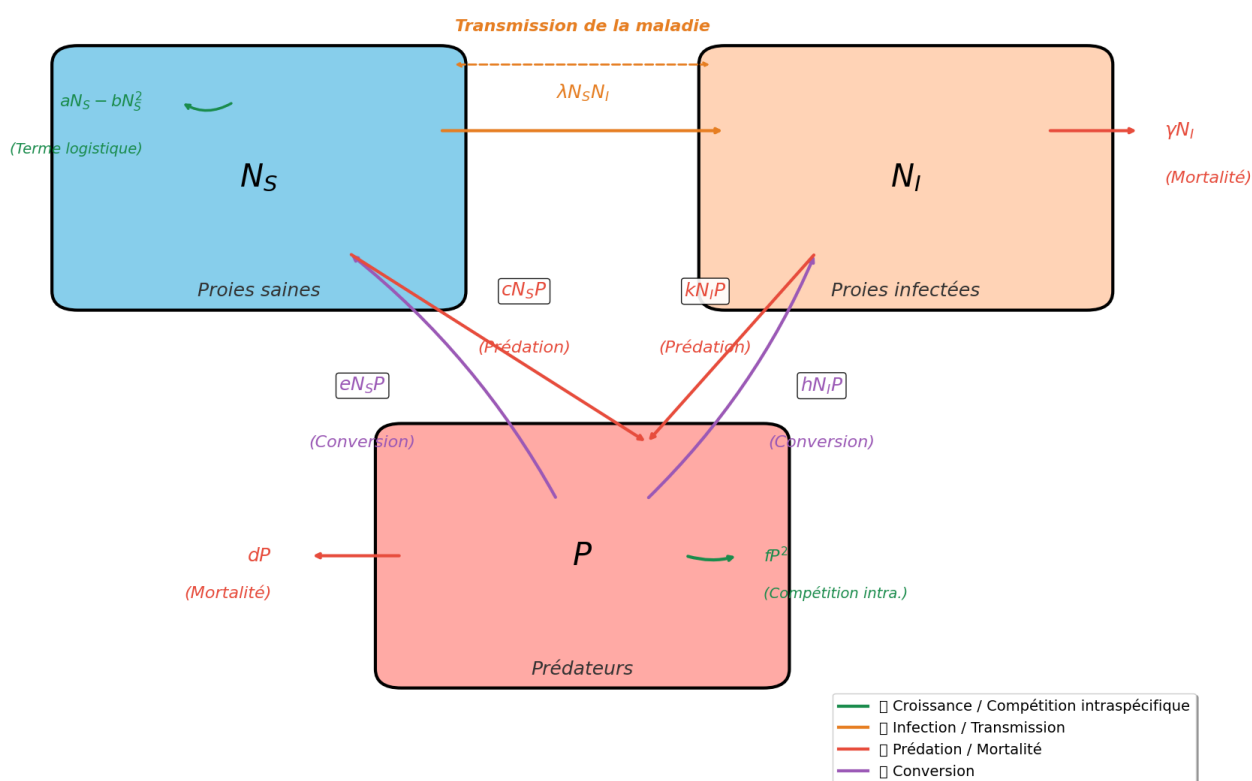


Diagramme des interactions du modèle éco-épidémiologique

Modèle proie-prédateur avec infection (N_S, N_I, P)

Paramètre	Interprétation
N_S	densité de la population des proies susceptibles au temps t
N_I	densité de la population des proies infectées au temps t .
P	densité de la population des prédateurs au temps t .
a	représente le taux d'augmentation des proies susceptibles en l'absence des prédateurs.
d	représente le taux de mortalité des prédateurs.
b et f	représentent les taux d'effets d'entassement des proies susceptibles et des prédateurs respectivement. (coefficients d'effet de sur population (logistique))
c et k	sont les taux de capture des proies susceptibles et des proies, infectées respectivement par les prédateurs.
e ($\leq c$) et h ($\leq k$)	sont les taux de croissance des prédateurs dû à la prédation respectivement sur les proies susceptibles et infectées.
λ	représente la force d'infection entre les populations des proies susceptibles et infectées.
γ	représente le taux de mortalité des proies infectées.

Existence et unicité des solutions

Le champ de vecteurs du système (3.2) est polynomial, donc de classe $\mathcal{C}^1$ sur $\mathbb{R}^3$. En particulier, il est localement Lipschitzien. D'après le théorème (1.2.1), pour toute condition initiale $(N_S(0), N_I(0), P(0)) \in \mathbb{R}^3$, il existe un intervalle de temps maximal $[0, T)$ et une unique solution $(N_S(t), N_I(t), P(t))$ définie sur cet intervalle. Ainsi, l'existence et l'unicité sont directement vérifiées.

La bornitude du système

Lemme 3.2.1. *Toutes les solutions du système (3.2) qui débutent dans $\mathbb{R}_+^3$ sont uniformément bornées.*

Preuve 3.2.1. *Définissons $W = N_S + N_I + P$. En dérivant le long des trajectoires :*

$$\frac{dW}{dt} = N_S(a - bN_S) + (e - c)PN_S - \gamma N_I - P(d + fP) + PN_I(h - k).$$

Puisque $e \leq c$ et $h \leq k$, on a $(e - c)PN_S \leq 0$ et $PN_I(h - k) \leq 0$. Donc

$$\frac{dW}{dt} \leq N_S(a - bN_S) - \gamma N_I - dP - fP^2.$$

Pour tout $\mu > 0$, ajoutons μW

$$\frac{dW}{dt} + \mu W \leq N_S(a - bN_S + \mu) + N_I(\mu - \gamma) + P(\mu - d - fP).$$

Choisissons $\mu \leq \gamma$, alors

$$\frac{dW}{dt} + \mu W \leq \frac{(\mu + a)^2}{4b} + \frac{(\mu - d)^2}{4f} \equiv M.$$

Ainsi

$$\frac{dW}{dt} \leq -\mu W + M.$$

En intégrant, on obtient

$$W(t) \leq e^{-\mu t} W(0) + \frac{M}{\mu} (1 - e^{-\mu t}) \leq \max(W(0), \frac{M}{\mu}).$$

Donc toutes les solutions sont bornées. De plus, pour t assez grand, $W(t) \leq \frac{M}{\mu} + \varepsilon$.

3.3 Taux de reproduction de base R_0

3.3.1 Cas sans prédateurs ($P = 0$)

Le sous-système (N_S, N_I) admet l'équilibre sans maladie $E_1 = (a/b, 0)$. La linéarisation donne la valeur propre $\lambda a/b - \gamma$. On définit :

$$R_{01} = \frac{a\lambda}{b\gamma}$$

Ainsi :

- $R_{01} < 1$ ($\lambda < \frac{b\gamma}{a}$) : l'infection disparaît.
- $R_{01} > 1$ ($\lambda > \frac{b\gamma}{a}$) : l'infection se propage.

3.3.2 Cas avec prédateurs

L'équilibre proie-prédateur sans infection est $E_2 = (N_{S2}, 0, P_2)$ avec

$$N_{S2} = \frac{af + cd}{ec + bf}, \quad P_2 = \frac{ae - bd}{ec + bf}, \quad (\text{existe si } ae > bd).$$

En posant $N_I = 0$, le système devient :

$$\begin{cases} \frac{dN_S}{dt} = N_S(a - bN_S - cP), \\ \frac{dP}{dt} = P(-d + eN_S - fP). \end{cases}$$

Les équations d'équilibre donnent

$$a - bN_S - cP = 0, \quad \text{et} \quad -d + eN_S - fP = 0.$$

On obtient :

$$N_{S2} = \frac{af + cd}{bf + ce}, \quad \text{et} \quad P_2 = \frac{ae - bd}{bf + ce}.$$

La deuxième équation du modèle s'écrit :

$$\frac{dN_I}{dt} = N_I(\lambda N_S - kP - \gamma).$$

Au voisinage de E_2 ,

$$\frac{dN_I}{dt} = N_I(\lambda N_{S2} - kP_2 - \gamma).$$

On définit alors

$$R_{02} = \frac{\lambda N_{S2}}{kP_2 + \gamma}$$

Ainsi,

$$\lambda N_{S2} - kP_2 - \gamma = (kP_2 + \gamma)(R_{02} - 1).$$

Alors :

- Si $R_{02} < 1$ ($\lambda < \lambda_c^{(2)}$) : l'infection est contrôlée par les prédateurs.
- Si $R_{02} > 1$ ($\lambda > \lambda_c^{(2)}$) : l'infection s'établit (endémie).

Les deux seuils critiques de λ sont :

$$\lambda_c^{(1)} = \frac{b\gamma}{a}, \quad \lambda_c^{(2)} = \frac{kP_2 + \gamma}{N_{S2}}.$$

On remarquera que $\lambda_c^{(2)} > \lambda_c^{(1)}$ car les prédateurs augmentent la mortalité des infectés.

3.4 Points d'équilibre de système

Théorème 3.4.1. *Le système (3.2) admet quatre points d'équilibre :*

$$E_0(0, 0, 0), \quad E_1\left(\frac{a}{b}, 0, 0\right), \quad E_2\left(\frac{af + cd}{ec + bf}, 0, \frac{ae - bd}{ec + bf}\right), \quad E_3\left(\frac{\gamma}{\lambda}, \frac{a\lambda - b\gamma}{\lambda^2}, 0\right),$$

et l'équilibre de coexistence $E^(N_S^*, N_I^*, P^*)$.*

où

$$N_S^* = \frac{\lambda\gamma f - \lambda kd + ahk + c\gamma h}{A_2},$$

$$N_I^* = \frac{a\lambda f - aek - b\gamma f + c\lambda d - c\gamma e + bkd}{A_2},$$

$$P^* = \frac{-\lambda^2 d + \lambda e \gamma + a \lambda h - b h \gamma}{A_2},$$

avec

$$A_2 = \lambda^2 f + c \lambda h - \lambda k e + b k h.$$

L'équilibre E_2 existe seulement si $\frac{a}{d} > \frac{b}{e}$ (capacité de charge suffisante). Le point d'équilibre E_3 existe seulement si $\frac{\gamma}{\lambda} < \frac{a}{b}$, c'est-à-dire si $R_{01} > 1$. $E^* = (N_S^*, N_I^*, P^*)$ est l'équilibre intérieur du système. Une condition nécessaire à son existence est $R_{02} > 1$. De plus, les coordonnées de cet équilibre doivent vérifier $N_S^* > 0, N_I^* > 0, P^* > 0$, lorsque ces conditions sont satisfaites, les trois populations coexistent.

3.5 Analyse de stabilité locale

La matrice jacobienne du système (3.2) est donnée par :

$$J(N_S, N_I, P) = \begin{pmatrix} a - 2bN_S - cP - \lambda N_I & -\lambda N_S & -cN_S \\ \lambda N_I & \lambda N_S - kP - \gamma & -kN_I \\ eP & hP & -d + eN_S - 2fP + hN_I \end{pmatrix}.$$

Théorème 3.5.1. *La stabilité locale des points d'équilibre du système (3.2) :*

- E_0 est toujours instable.
- E_1 est asymptotiquement stable si $R_{01} < 1$ et $ea/b < d$, alors toutes les valeurs propres sont négatives (les proies saines survivent, la maladie et les prédateurs disparaissent). E_1 est instable si $R_{01} > 1$ ou $ea/b > d$.
- E_2 est localement asymptotiquement stable si $R_{02} < 1$, c'est-à-dire si $\lambda N_{S2} - kP_2 - \gamma < 0$. Dans ce cas, l'infection ne peut pas envahir la population. Si $R_{02} > 1$, alors l'équilibre E_2 devient instable et l'infection s'établit dans la population.
- E_3 est stable si $\mu_3 < 0$ (i.e. $eN_{S3} + hN_{I3} < d$). Cette condition équivaut à ce que les prédateurs ne puissent pas survivre en se nourrissant uniquement des proies infectées. E_3 est instable si $\mu_3 > 0$.
- L'équilibre de coexistences E^* est localement asymptotiquement stable sous l'hypothèse 1 : $\frac{e}{c} = \frac{h}{k} = m$ (avec $0 \leq m \leq 1$).

Preuve :

1. **Equilibre** $E_0(0, 0, 0)$: pour ce point d'équilibre on trouve les valeurs propres de la matrice $J(0, 0, 0)$: $\lambda_1 = a > 0$, $\lambda_2 = -\gamma < 0$, $\lambda_3 = -d < 0$. E_0 est toujours instable (point selle).
2. **Equilibre** $E_1\left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$: dans ce point d'équilibre on a les valeurs propres de la matrice $J\left(\frac{a}{b}, 0, 0\right)$: $\lambda_1 = -a < 0$, $\lambda_2 = \lambda a/b - \gamma = \gamma(R_{01} - 1)$, et $\lambda_3 = -d + ea/b$. Ainsi :
 - Si $R_{01} < 1$ et $ea/b < d$, alors toutes les valeurs propres sont négatives donc E_1 est asymptotiquement stable (les proies saines survivent, la maladie et les prédateurs disparaissent).
 - Si $R_{01} > 1$ ou $ea/b > d$, alors E_1 est instable.
3. **Equilibre** $E_2\left(\frac{af + cd}{ec + bf}, 0, \frac{ae - bd}{ec + bf}\right)$: pour cet équilibre, on note $N_{S2} = \frac{af + cd}{ec + bf}$, $P_2 = \frac{ae - bd}{ec + bf}$ et $N_{I2} = 0$. La matrice jacobienne en E_2 se simplifie grâce aux relations d'équilibre :

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -bN_{S2} & -\lambda N_{S2} & -cN_{S2} \\ 0 & \lambda N_{S2} - kP_2 - \gamma & 0 \\ eP_2 & hP_2 & -fP_2 \end{pmatrix}.$$

La première valeur propre associée à cette matrice :

$$\mu = \lambda N_{S2} - kP_2 - \gamma = \gamma(R_{02} - 1).$$

Les deux autres valeurs propres sont déterminé apartir de la matrice :

$$M = \begin{pmatrix} -bN_{S2} & -cN_{S2} \\ eP_2 & -fP_2 \end{pmatrix}.$$

Elles ont une partie réelle négative, car $tr(M) < 0$ et $det(M) > 0$ donc :

- Si $R_{02} < 1$ ($\lambda < \lambda_c^{(2)}$) ($\mu < 0$) E_2 est asymptotiquement stable (les prédateurs contrôlent la maladie).
 - Si $R_{02} > 1$ ($\lambda > \lambda_c^{(2)}$) ($\mu > 0$) E_2 devient instable ; l'infection s'installe.
4. **Equilibre** $E_3\left(\frac{\gamma}{\lambda}, \frac{a\lambda - b\gamma}{\lambda^2}, 0\right)$ la jacobienne en E_3 s'écrit :

$$J(E_3) = \begin{pmatrix} -bN_{S3} & -\lambda N_{S3} & -cN_{S3} \\ \lambda N_{I3} & 0 & -kN_{I3} \\ 0 & 0 & -d + eN_{S3} + hN_{I3} \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de cette matrice sont :

— Les valeurs propres du bloc 2×2 supérieur gauche :

$$B = \begin{pmatrix} -bN_{S3} & -\lambda N_{S3} \\ \lambda N_{I3} & 0 \end{pmatrix}, \quad \text{tr}(B) = -bN_{S3} < 0, \quad \det(B) = \lambda^2 N_{S3} N_{I3} > 0,$$

donc elles ont une partie réelle négative.

— La troisième valeur propre : $\mu_3 = -d + eN_{S3} + hN_{I3}$.

Par conséquent, E_3 est localement asymptotiquement stable ssi $\mu_3 < 0$.

5. Équilibre de coexistence $E^*(N_S^*, N_I^*, P^*)$

Nous faisons l'hypothèse suivante (biologiquement réaliste) : $\frac{e}{c} = \frac{h}{k} = m$ (avec $0 \leq m \leq 1$), ce qui signifie que les proies infectées ont le même effet que les proies sensibles sur la croissance du prédateur.

la jacobienne en E^* devient :

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} -bN_S^* & -\lambda N_S^* & -cN_S^* \\ \lambda N_I^* & 0 & -kN_I^* \\ mcP^* & mkP^* & -fP^* \end{pmatrix}.$$

le polynôme caractéristique correspondant est

$$\mu^3 + d_1\mu^2 + d_2\mu + d_3 = 0,$$

avec

$$d_1 = bN_S^* + fP^* > 0,$$

$$d_2 = bfN_S^*P^* + khN_I^*P^* + \lambda^2 N_I^*N_S^* + ceN_S^*P^* > 0,$$

$$d_3 = khbN_S^*N_I^*P^* + \lambda^2 fN_S^*N_I^*P^* - ke\lambda N_S^*N_I^*P^* + c\lambda kN_S^*N_I^*P^*.$$

Les conditions nécessaires et suffisantes pour que toutes les racines aient une partie réelle négative (Routh-Hurwitz (1.5)) sont :

$$d_1 > 0, \quad d_3 > 0, \quad d_1d_2 - d_3 > 0.$$

Ici $d_1 > 0$ est évidente, et les deux dernières conditions sont satisfaites sous l'hypothèse. Par conséquent, l'équilibre positif E^* est localement asymptotiquement stable.

3.6 Analyse de stabilité globale

Théorème 3.6.1. *Les points d'équilibre E_1 , E_2 , E_3 et E^* sont globalement asymptotiquement stables.*

Preuve

Stabilité globale de E_2 (équilibre proie-prédateur sain)

Considérons la fonction de Lyapunov :

$$V_2 = \left(N_S - N_{S2} - N_{S2} \ln \frac{N_S}{N_{S2}} \right) + \frac{c}{e} \left(P - P_2 - P_2 \ln \frac{P}{P_2} \right).$$

Sa dérivée le long des solutions du système est :

$$\dot{V}_2 = (N_S - N_{S2})(a - bN_S - cP) + \frac{c}{e}(P - P_2)(-d + eN_S - fP).$$

Les relations d'équilibre $a = bN_{S2} + cP_2$, $d = eN_{S2} - fP_2$, permettent d'obtenir

$$\dot{V}_2 = -b(N_S - N_{S2})^2 - \frac{cf}{e}(P - P_2)^2 \leq 0.$$

De plus, $\dot{V}_2 = 0$ si et seulement si $N_S = N_{S2}$, $P = P_2$.

Le plus grand ensemble invariant contenu dans $\left\{ (N_S, P) : \frac{dV_2}{dt} = 0 \right\}$ est réduit au point E_2 . Ainsi d'après le principe d'invariance de LaSalle (1.8), E_2 est globalement asymptotiquement stable dans le plan invariant $N_I = 0$.

Stabilité globale de E_3 (équilibre épidémique sans prédateur)

Considérons la fonction de Lyapunov :

$$V_3 = \left(N_S - N_{S3} - N_{S3} \ln \frac{N_S}{N_{S3}} \right) + \left(N_I - N_{I3} - N_{I3} \ln \frac{N_I}{N_{I3}} \right),$$

cette fonction est définie positive dans le plan invariant $P = 0$.

Sa dérivée le long des solutions est :

$$\dot{V}_3 = (N_S - N_{S3})(a - bN_S - \lambda N_I) + (N_I - N_{I3})(\lambda N_S - \gamma).$$

En utilisant $a = bN_{S3} + \lambda N_{I3}$, $\gamma = \lambda N_{S3}$, on obtient :

$$\dot{V}_3 = -b(N_S - N_{S3})^2 \leq 0.$$

On observe que $\dot{V}_3 = 0$ est vérifiée uniquement lorsque $N_S = N_{S3}$.

Le plus grand ensemble invariant contenu dans cet ensemble est le point E_3 . Par le théorème de LaSalle (1.8), E_3 est globalement asymptotiquement stable dans le plan invariant $P = 0$.

Stabilité globale de l'équilibre intérieur E^*

Considérons la fonction de Lyapunov :

$$V = \left(N_S - N_S^* - N_S^* \ln \frac{N_S}{N_S^*} \right) + \left(N_I - N_I^* - N_I^* \ln \frac{N_I}{N_I^*} \right) + \frac{c}{e} \left(P - P^* - P^* \ln \frac{P}{P^*} \right).$$

Sa dérivée le long des solutions du système est :

$$\begin{aligned} \dot{V} &= (N_S - N_S^*)(a - bN_S - cP - \lambda N_I) + (N_I - N_I^*)(\lambda N_S - kP\gamma) \\ &\quad + \frac{c}{e}(P - P^*)(-d + eN_S - fP + hN_I). \end{aligned}$$

En utilisant les équations d'équilibre vérifiées par E^* , on obtient :

$$\dot{V} = -b(N_S - N_S^*)^2 - \frac{ke - ch}{e}(N_I - N_I^*)(P - P^*) - \frac{cf}{e}(P - P^*)^2.$$

Sous l'hypothèse $\frac{e}{c} = \frac{h}{k} = m$, on a $ke - ch = 0$. Ainsi,

$$\dot{V} = -b(N_S - N_S^*)^2 - \frac{cf}{e}(P - P^*)^2 \leq 0.$$

La dérivée est donc négative semi-définie.

L'ensemble où $\dot{V} = 0$ est donné par $N_S = N_S^*$, $P = P^*$. Sur cet ensemble, le système devient

$$\dot{N}_I = N_I(\lambda N_S^* - kP^* - \gamma).$$

Or, comme E^* est un point d'équilibre intérieur, $\lambda N_S^* - kP^* - \gamma = 0$. Par conséquent, le seul ensemble invariant contenu dans $\{N_S = N_S^*, P = P^*\}$ est le point d'équilibre E^* .

D'après le principe d'invariance de LaSalle (1.8), toute trajectoire converge vers E^* .

Ainsi, l'équilibre intérieur positif E^* est globalement asymptotiquement stable sous l'hypothèse $\frac{e}{c} = \frac{h}{k}$.

L'étude de la stabilité globale de l'équilibre E_1 suit la même démarche que celle adaptée pour les autres équilibres du système, et sa vérification est immédiate.

3.7 Interprétation biologique synthétique

- Le seuil $R_{01} = 1$ sépare les régimes sans prédateurs : en-dessous, la maladie s'éteint ; au-dessus, elle envahit la population de proies.
- La présence de prédateurs élève le seuil : $R_{02} = 1$ correspond à $\lambda = \lambda_c^{(2)} > \lambda_c^{(1)}$. Les prédateurs consomment les proies infectées, ce qui augmente leur mortalité effective.
- Pour $R_{02} < 1$, l'équilibre E_2 (proies saines + prédateurs) est stable ; l'infection ne

peut s'installer.

- Pour $R_{02} > 1$, E_2 devient instable et l'équilibre intérieur E^* (coexistence) apparaît et est globalement stable. La maladie devient endémique mais ne perturbe pas la stabilité.
- La stabilité globale de E^* est garantie quelles que soient les conditions initiales (positives), le système converge vers le même état d'équilibre.

3.8 Simulation numérique

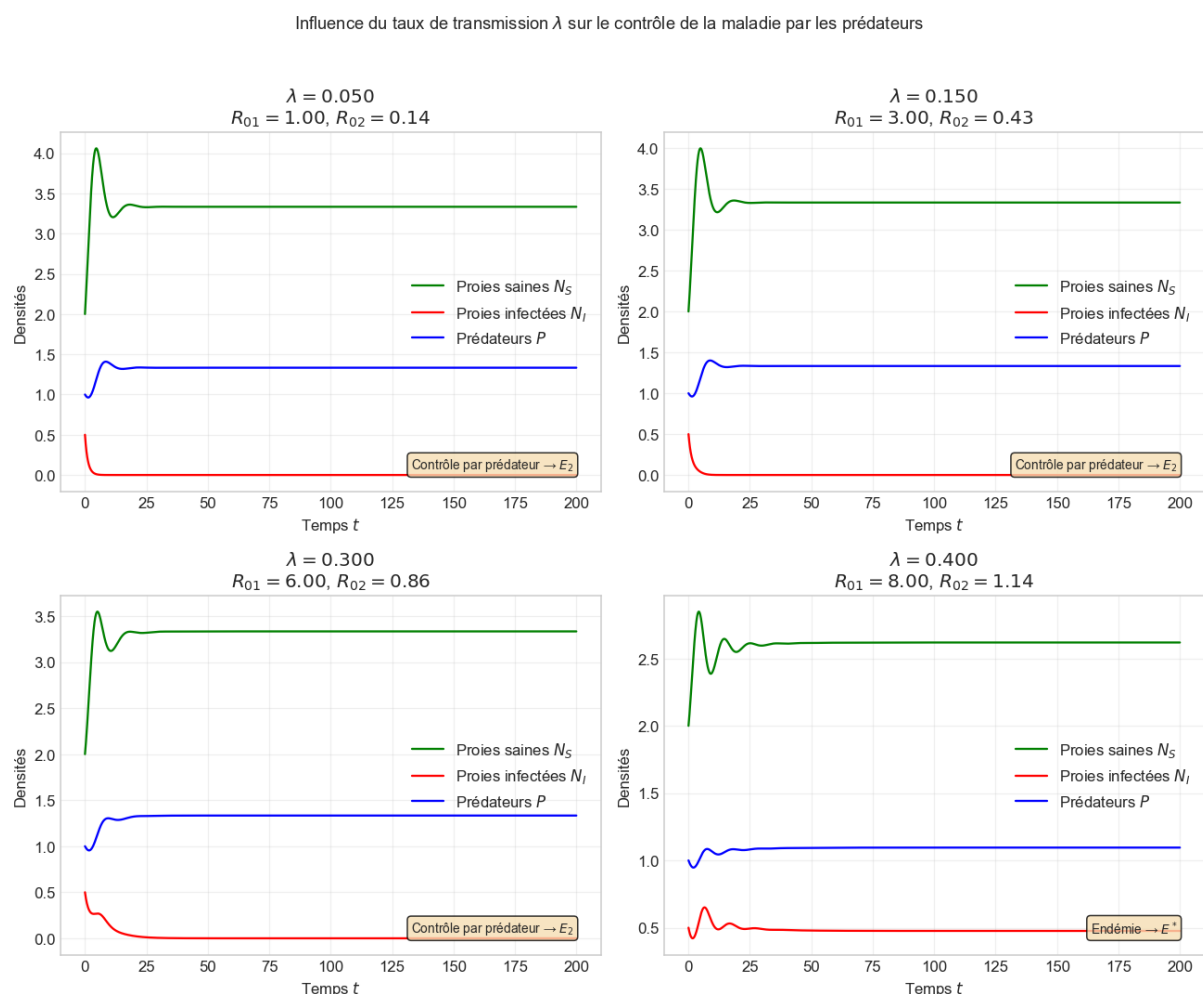


FIGURE 3.1 – Évolution temporelle des populations N_S (proies saines), N_I (proies infectées) et P (prédateurs) pour différentes valeurs de la force d'infection λ .

Les figures ci-dessus montrent l'évolution temporelle de la population des proies saines pour différentes valeurs du taux de transmission λ . Les résultats sont résumés dans les courbes correspondantes.

- **Pour λ faible** ($\lambda = 0.05$) la maladie ne se propage pas, la population des proies saines se stabilise rapidement vers l'équilibre $N_S = a/b$ (en l'absence de prédateurs)

ou vers l'équilibre E_2 si les prédateurs sont présents. On observe une convergence monotone, sans oscillations.

- **Pour λ modérée** ($\lambda = 0.15$ à 0.30) la transmission augmente, mais reste inférieure au seuil critique $\lambda_c^{(2)}$. La maladie tente d'envahir, mais la prédation sur les individus infectés la contrôle. Le système présente des oscillations amorties, avec des pics de population de proies de plus en plus marqués à mesure que λ augmente. On note ainsi pour $\lambda = 0.30$ une première oscillation dont l'amplitude atteint environ 3.40 unités, puis les fluctuations s'atténuent.
- **Pour λ proche du seuil** ($\lambda = 0.40$ à 0.60) les valeurs de R_{02} dépassent 1. L'infection devient endémique. Le système converge vers l'équilibre E^* , mais avec des oscillations résiduelles de faible amplitude. Les pics restent stables autour de 3.30–3.40.

les résultats confirment l'existence d'un seuil $\lambda_c^{(2)}$, estimé ici entre 0.30 et 0.40, au-delà duquel la maladie persiste et les populations oscillent. Pour λ inférieur à ce seuil, les prédateurs contrôlent efficacement l'infection, conduisant à un retour à l'équilibre E_2 (proies saines + prédateurs). Ces observations sont en parfait accord avec l'analyse théorique des nombres de reproduction R_{01} et R_{02} .

Conclusion

Les résultats de ce mémoire montrent l'importance des interactions biologiques dans la dynamique des populations. L'étude des modèles de prédation, de compétition et de mutualisme a mis en évidence leur rôle dans la coexistence ou la disparition des espèces.

L'analyse de la chaîne alimentaire à trois populations montre que le prédateur joue un rôle régulateur essentiel, favorisant parfois une coexistence stable des espèces. Dans le modèle éco-épidémiologique, l'introduction d'une maladie modifie fortement la dynamique, et sa persistance dépend des paramètres de transmission et des seuils épidémiques (R_{01}) et (R_{02}), la prédation peut aussi contribuer au contrôle de l'infection.

Ainsi, les modèles mathématiques constituent un outil important pour comprendre les interactions écologiques et l'impact des maladies, et ouvrent la voie à des études plus réalistes et approfondies.

Bibliographie

- [1] P. Auger, C. Lett, J.-C. Poggiale, *Modélisation mathématique en écologie : Cours et exercices corrigés*, Éditions Tec & Doc, 2010.
- [2] A. El Jai et E. Zerrik, *Stabilité des systèmes dynamiques*, Presses Universitaires de Perpignan, 2013.
- [3] X. Liao, L. Wang, P. Yu, *Stability of Dynamical Systems*, Elsevier, première édition, 2007.
- [4] E. Moulay, *Stabilité des équations différentielles ordinaires*.
- [5] J.D. Murray, *Mathematical biology*, Springer, 2002.
- [6] J.P. LaSalle, *The Stability of Dynamical Systems*, Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, PA, Regional Conference Series in Applied Mathematics, 1976.
- [7] J. Dieudonné, *Éléments d'analyse. Tome I. Fondements de l'analyse moderne*, 3^e édition, Paris Gauthier-Villars, 1979.
- [8] P. van den Driessche and J. Watmough, *Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission*, Mathematical Biosciences, Vol. 180, pp. 29–48, 2002.
- [9] Matthieu Alfaro, *Équations différentielles*, Université de Rouen Normandie, LMRS, 2023–2024.
- [10] J. D. Murray, *Mathematical Biology I : An Introduction*, 3rd Edition, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2001.
- [11] C. S. Chou and A. Friedman, *Introduction to Mathematical Biology : Modeling, Analysis, and Simulations*, Springer International Publishing, Switzerland, 2016.
- [12] M.H. Rahmani Doust, *An Analysis on The Lotka-Volterra Food Chain Model : Stability*, Caspian Journal of Mathematical Sciences, vol. 4, no. 1, pp. 87-94, 2015.
- [13] P. Hartman, *Ordinary Differential Equations*, John Wiley & Sons, New York, 1964.
- [14] Bacaër, N. *A short history of mathematical population dynamics*. Springer Science & Business Media, 2011.
- [15] Rosenzweig, M. L. *Paradox of Enrichment : Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time*. Science, vol. 171, no. 3969, pp. 385-387, 1971.

-
- [16] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek and J. A. J. Metz, *On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations*, Journal of Mathematical Biology, Vol. 28, No. 4, pp. 365–382, 1990.
 - [17] F. Brauer and C. C. Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg, London, 2010.
 - [18] J. Chattopadhyay and O. Arino, A predator-prey model with disease in the prey, *Nonlinear Analysis*, **36**, 747–766, 1999.
 - [19] Chattopadhyay, J., Pal, S. and El Abdllaoui, A. *Classical predator–prey system with infection of prey population—a mathematical model*. Mathematical Methods in the Applied Sciences, vol. 26, no. 14, pp. 1211-1222, 2003.
 - [20] K. P. Hadeler and H. I. Freedman, Predator-prey population with parasite infection, *J. Math. Biol.*, **27**, 609–631, (1989).
 - [21] W. O. Kermack and A. G. McKendrick, Contributions to the mathematical theory of epidemics, Proceedings of the Royal Society of London, Series A, 115, 700-721, (1927).
 - [22] R.O. Peterson and R.E. Page, Wolf density as a predictor of predation rate, Swedish wildlife Research Suppl. 1 ; 771-773, (1987).
 - [23] E. Venturino, Epidemics in predator-prey models : disease in the prey, in Mathematical Population Dynamics : Analysis of Heterogeneity, Vol 1 (O. Arino, D. Axelrod, M. Kimmel and M. Langlais, ea.) pp. 381-393, 1995.
 - [24] Yodzis, P. *Predator-Prey theory and management of multispecies fisheries*. Ecol. Appl., 4(1) : 51-58 (1994).
 - [25] Murray, J.D. *Mathematical Biology*. Springer Verlag, New York (1989).
 - [26] Pielou, E.C. *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York (1977).
 - [27] Combes, C. *Intéractions durables. Ecologie et évolution du parasitisme* (1995). éd. Masson.
 - [28] Combes, C. Pour la science, N 297, Juillet(2002).
 - [29] Creel, S., Spong, G., and Creel, N. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores(2001).
 - [30] M.C.M. De Jong, O. Diekmann and J.A.P. Heesterbeek, How does infection transmission depend on population, in *Epidemic Models : Their Structure and Relation to Data*, ed. by D. Mollison, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 84–94, (1994).