

Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

Université Badji Mokhtar- Annaba



جامعة باجي مختار - عنابة

FACULTÉ DES SCIENCES

DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

THÈSE

EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE DOCTORAT

OPTION : EQUATIONS DIFFÉRENTIELLES

PRÉSENTÉE PAR

MAHIÉDDINE KOUCHÉ

*Analyse Mathématique de Certains Modèles
Intervenants en Dynamique des Populations :
Applications et Simulations Numériques*

SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE / / DEVANT LE JURY COMPOSÉ DE

Président	SAID MAZOUZI	PROFESSEUR	UNIV DE ANNABA
Rapporteur	NASSER-EDDINE TATAR	MAÎTRE DE CONFÉRENCES	KFUPM
Examinateur	FOUZIA REBBANI	PROFESSEUR	UNIV DE ANNABA
Examinateur	BEDR'EDDINE AINSEBA	PROFESSEUR	UNIV DE BORDEAUX
Examinateur	LAMINE NISSE	MAÎTRE DE CONFÉRENCES	UNIV DE ANNABA
Examinateur	SALIM MESSAOUDI	PROFESSEUR	KFUPM

A ma femme et à ma fille Inès,

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu mon directeur de thèse, Nasser-eddine Tatar. Si j'ai mené cette thèse à terme en y prenant beaucoup de plaisir, c'est grâce à lui. Il a su me transmettre sa motivation et son intérêt pour la recherche mathématique. J'ai beaucoup appris de lui, la façon de formuler et de résoudre les problèmes ainsi que la rédaction d'articles en anglais. Il a été à l'origine de mes progrès pendant ces cinq dernières années. Pendant toutes ses années il n'a cessé de me pousser à aller de l'avant montrant une grande rigueur dans tout ce qu'il entreprend, ce fut un réel plaisir de travailler avec lui. Je tiens à lui exprimer toute ma reconnaissance pour son aide, son soutien, ses conseils ainsi que la confiance qu'il m'a fait en acceptant de m'encadrer.

Je voudrai ensuite remercier monsieur Bedr'Eddine Ainseba d'avoir accepté de faire partie du jury et de m'y avoir consacré une partie de son temps malgré un emploi du temps chargé. Je voudrai le remercier pour m'avoir accepté dans l'équipe de Dynamique des Populations de l'UFR Sciences & Modélisation qu'il dirige à l'Université Bordeaux 2. Je le remercie de m'avoir présenté aux meilleurs spécialistes de dynamique des populations et de m'avoir introduit dans le domaine de l'épidémiologie mathématique qui est actuellement mon nouvel axe de recherche. Ce fut un réel plaisir de discuter avec lui pendant des heures sur la façon de construire un modèle, sa validité et sa consistance. Je tiens aussi à le remercier de m'avoir accepté comme membre dans l'équipe ANUBIS de l'INRIA Futurs.

Je tiens également à remercier monsieur Said Mazouzi qui m'a fait l'honneur de présider le jury ainsi que madame Fouzia Rebbani et messieurs Salim Messaoudi et Lamine Nisse pour avoir accepté de faire partie du jury et d'y avoir consacré une partie de leurs temps.

Mes remerciements vont aussi à l'équipe du laboratoire de Mathématiques Appliquées de Bordeaux (MAB), en particulier à madame Elisabeth Cure, secrétaire du MAB, pour sa gentillesse sa disponibilité et son aide. Je remercie également mon collègue et ami monsieur Pierrick Legrand, Maitre de Conférences à l'Université Bordeaux 2, pour les discussions fructueuses que j'ai eu avec lui sur les simulations numériques ainsi que ces conseils sur le choix des logiciels à utiliser. Je remercie également mes amis doctorants avec qui j'ai partagé une année entière, en particulier Delphine Picart et Abdelwahab Bourrassi pour leur compagnie quotidienne.

Enfin je remercie ma famille en particulier mes parents pour leur soutien et leurs conseils. Je remercie également ma femme Sihem, pour ses encouragements, son soutien moral et sans

qui je n'aurai pu mener ce travail à terme.

AVANT PROPOS...

Une partie de cette thèse a été réalisée au laboratoire de Mathématiques Appliquées de Bordeaux (MAB) UMR CNRS 5466 de l'Université Victor Segalen à Bordeaux.

J'ai bénéficié d'une bourse de finalisation de thèse d'une année octroyée par le ministère algérien de l'enseignement supérieur pendant l'année 2005/2006. Mon séjour à l'université de Bordeaux a permis le développement d'une collaboration avec l'équipe du MAB sous la direction du Professeur Bedr'Eddine Ainseba et également l'équipe ANUBIS «Outils de l'Automatique pour le Calcul Scientifique, Modèles et Méthodes en Bio-Mathématiques» de l'INRIA Futurs sous la direction du Professeur Jacques Henry et à laquelle j'appartiens.

«Les sciences n'essaient pas d'expliquer; c'est tout juste si elles tentent d'interpréter; elles font essentiellement des modèles. Par modèle, on entend une construction mathématique qui, à l'aide de certaines interprétations verbales, décrit les phénomènes observés. La justification d'une telle construction mathématique réside uniquement et précisément dans le fait qu'elle est censée fonctionner»

John Von Neumann

Table des matières

Introduction	1
1 Rappel de Quelques Notions de Base	10
1.1 Propriétés des Matrices Positives	10
1.2 Systèmes de Lotka-Volterra	11
1.3 Equations Différentielles à Retards	14
1.4 Théorie des Semiflots	17
1.4.1 Semiflots Discrets	18
1.4.2 Semiflots Autonomes	19
1.4.3 Semiflots Nonautonomes	20
1.5 Théorème de Gaines & Mawhin	21
2 Comportement des Solutions d'un Système dérivant de la Biologie	23
2.1 Le Modèle	23
2.2 Existence et Unicité	26
2.3 Extinction	28
2.4 Stabilité Asymptotique dans le Cas Autonome	32
3 Etude d'un Modèle Structuré en Stades à Retard Distribué	44
3.1 Introduction	44
3.2 Préliminaires	48
3.3 Permanence et Extinction	53
3.3.1 Le Cas Non Périodique	54
3.3.2 Le Cas Périodique	62
3.4 Le Cas Autonome	75
3.5 Simulations Numériques	80

3.6	Conclusion	84
4	Existence d'une Solution Périodique pour un Système à Dispersion	86
4.1	Introduction	86
4.2	Existence d'une Solution Périodique	89
4.3	Attractivité Globale	97
4.4	Simulations Numériques	102
4.5	Conclusion	105
	Bibliographie	107
	Annexe	117

Introduction

La dynamique des populations est une partie de la biologie mathématique qui a pour but la description, en termes de modèles mathématiques, de l'interaction entre différents types de populations dans un milieu donné (ex : populations animales en écologie, populations cellulaires en biologie, populations virales en épidémiologie). Ces modèles sont gouvernés par des équations d'évolutions telles par exemple des équations aux différences, fonctionnelles, à retards, aux dérivées partielles ou stochastiques. Un problème central est l'étude du comportement asymptotique des solutions des équations ou des systèmes modélisant ces phénomènes.

L'interaction entre populations a lieu généralement dans un environnement fluctuant dans le temps. Par exemple la température, l'humidité, la disponibilité du nutriment ou de l'eau, sont des paramètres physiques qui varient dans le temps avec la variation des saisons. Certains auteurs proposent, pour modéliser cette périodicité saisonnière, de considérer des systèmes nonautonomes périodiques (cf. Kuang [72], Cushing [26-29], Mottoni & Schiaffino [93], Rosenblatt [99], Vance [123]). Mathématiquement, ces modèles sont décrits par des systèmes de la forme

$$\frac{dx}{dt}(t) = f(t, x), \quad t > 0, \quad x = (x_1, \dots, x_n), \quad (0.1)$$

où $f : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une certaine fonction supposée continue en (t, x) . Le paramètre quantitatif $x_i(t)$ représente la densité de population à l'instant t définie comme étant le nombre d'individus d'une population i par unité de temps. Étant donné que la densité de population est une quantité positive, on ne s'intéresse qu'aux solutions positives du système (0.1).

Il existe en dynamique des populations plusieurs types d'interactions entre populations (prédateur-proie, compétition, mutualisme, migration, etc.). Par exemple, plusieurs populations peuvent entrer en compétition pour exploiter les ressources de l'environnement. On dit alors que l'interaction est compétitive. Inversement, il existe dans la nature un autre type

d'interaction celui par exemple où les différentes populations coopèrent entre elles pour leur survie. On dit dans ce cas que l'interaction est coopérative. Mathématiquement on dira que le système (0.1) est compétitif (resp : coopératif) si $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(t, x) \leq 0$, (resp : $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(t, x) \geq 0$) pour tout $t > 0$ et $x > 0$, $i \neq j$. Un exemple classique est le système suivant introduit par Lotka [85] et Volterra [125] dans le but de modéliser l'interaction de n populations animales dans un écosystème donné

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \left(b_i - \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j(t) \right), \quad t > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (0.2)$$

Dans ce modèle $b_i \geq 0$ représente le taux de croissance de la population de type i , a_{ij} ($i \neq j$), est le terme dû à l'interaction entre les populations i et j et $a_{ii} > 0$ étant le coefficient d'inhibition de la population de type i qui décrit le ralentissement du processus de croissance suite à la limitation des ressources de l'environnement. Le terme $\frac{b_i}{a_{ii}}$ est appelé capacité de charge de la population i qui est généralement déterminé par les ressources de l'écosystème. Le système (0.2) est compétitif si $a_{ij} \geq 0$, ($i \neq j$) et coopératif si $a_{ij} \leq 0$, ($i \neq j$).

Dans le modèle (0.2), l'interaction entre populations est supposée instantanée alors qu'en réalité cette interaction se fait toujours avec un temps retard dû par exemple au temps de maturation ou au temps de gestation de la population (cf. Murray [94]). Pour tenir compte de «l'histoire biologique» de la population Volterra [125], Caperon [20] et Cushing [25] ont suggéré d'introduire un retard distribué dans le système (0.2) en proposant le modèle suivant

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \left(b_i - \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j(t) - \sum_{j=1}^n \int_{-\infty}^0 k_{ij}(s)x_j(t+s)ds \right), \quad t > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (0.3)$$

Le modèle (0.3) a été utilisé pour décrire avec succès l'interaction de certaines espèces, comme par exemple la croissance d'un certain type d'algues marines (Caperon [20]).

D'une manière générale les modèles à retards sont gouvernés par des systèmes de la forme

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = f(t, x_t), & t > t_0, \\ x_t = \varphi_0 \geq 0, & t = t_0, \end{cases} \quad (0.4)$$

avec $x_t(s) = (x_1(t+s), \dots, x_n(t+s))$, $s \in (-\tau, 0)$, $\varphi_0 \in C = C([-\tau, 0]; \mathbb{R}^n)$ où le retard τ peut être fini ou infini et $f : \mathbb{R}_+ \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction supposée continue par rapport à (t, x) et continûment différentiable en x .

Le problème de survie à long terme de populations animales en écologie ou de populations virales en épidémiologie nous amène à introduire la notion de permanence.

On dira que la composante x_i de la solution est permanente s'il existe $M_i > 0$ tel que pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)$ du système (0.4) on a $0 < \liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq M_i$. On dira que la solution x est permanente si toutes ses composantes sont permanentes. S'ils existent M_i, δ_i , ($M_i > \delta_i > 0$) tels que pour toute solution positive x de (0.4) on a $\delta_i < \liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq M_i$, alors x_i est dite uniformément permanente. On dira que la solution x est uniformément permanente si toutes ses composantes sont uniformément permanentes. Si les solutions du système (0.4) sont uniformément permanentes et si on désigne par U l'ensemble compact $U = \prod_{i=1}^n [\delta_i, M_i] \subset \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$, alors pour toute solution positive x de (0.4) on a $d(x(t), U) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, où d désigne la distance d'un point à un ensemble dans \mathbb{R}^n . On dit alors que U est un attracteur du système (0.4). La permanence uniforme est donc équivalente à l'existence d'un attracteur (compact) contenue à l'intérieur du cone positif \mathbb{R}_+^n .

La notion de permanence est un outil mathématique qui permet à la fois de donner un sens mathématique à la notion de survie à long terme de populations en biologie, et aussi d'obtenir des propriétés importantes sur le comportement asymptotique des solutions telles l'existence de points d'équilibres attractifs ou l'existence de solutions périodiques attractives. Dans le cas d'un système autonome, Butler et al [15] et Hale & Waltman [52] ont montré que s'il n'y a pas de connections orbitales cycliques entre les points d'équilibre du système situés sur le bord du cône positif, alors les solutions sont uniformément permanentes. Freedman & Moson [32] ont montré que pour une large classe de systèmes autonomes la permanence entraîne la permanence uniforme. Récemment, Thieme [116] a montré que ce résultat reste vrai pour des systèmes nonautonomes. Zhao [136] a montré que la permanence uniforme d'un système nonautonome périodique de type (0.4) à retard fini entraîne l'existence de solutions périodiques positives. Waltman [126], Hsu et al [62] ont généralisé la notion de permanence pour un semiflow défini sur un Banach ordonné ou un espace métrique. D'une manière générale les techniques utilisées pour montrer la permanence uniforme sont basées sur l'utilisation de théorèmes de comparaisons (Kamke [64]) qui permettent de comparer les solutions d'un système donné avec celles d'une équation ou d'un système de référence dont les solutions sont permanentes (cf. Cantrell & Cosner [17]). On renvoie le lecteur à l'article de Hutson & Mischaikov [63] pour un exposé complet sur la théorie de la permanence en dynamique des populations.

Le problème de l'interaction entre populations invasives et populations existantes dans

un écosystème en écologie nous amène à la question suivante (cf. Cantrell & Ward [19]) : L'introduction d'une population «exotique» dans un écosystème occupé par des populations existantes affecte-t-elle la survie des différentes populations ? Dans le cas du modèle de Lotka-Volterra (0.2) à deux populations ($n = 2$), Ahmad [3] montra que si $\frac{a_{12}}{a_{11}} = \frac{a_{21}}{a_{22}}$, ce qui signifie que les deux populations exploitent la même ressource, alors l'une des deux populations tend vers 0, lorsque $t \rightarrow +\infty$ alors que la seconde est uniformément permanente. Ce mécanisme naturel, bien connu en biologie sous le nom de «*principe d'exclusion concurrentielle*», énonce que si deux populations se concurrencent pour exploiter la même ressource, alors l'une des deux populations tend vers l'extinction alors que la seconde est permanente. Ce cas particulier a amené à la notion de coexistence et d'extinction. Plus généralement, étant donné un entier r ($1 \leq r \leq n$), on dit que les r premières populations coexistent si pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)$ les r premières composantes x_1, \dots, x_r sont uniformément permanentes, et on dit que la composante i tend vers l'extinction si pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)$ on a $x_i(t) \rightarrow 0$, lorsque $t \rightarrow +\infty$. Ahmad [4], Ahmad & Montes de Oca [5], Zeeman [143] ont généralisé le principe d'exclusion concurrentielle dans le cas de n ($n > 2$) populations compétitives. Ils ont montré que si n populations exploitent r ressources ($1 \leq r \leq n$) alors $n - r$ populations tendent vers l'extinction. Montes de Oca & Zeeman [91-92] ont montré que ce principe reste valable pour un système de Lotka-Volterra nonautonome.

La stabilité asymptotique est une autre question centrale en dynamique des populations. Bien que la littérature sur la stabilité des systèmes autonome est extrêmement abondante, la plupart des travaux parus avant les années 1980 portaient sur différents systèmes dérivant de la biologie, l'écologie ou l'épidémiologie. Il faut attendre les travaux de Hirsch [54-58] à partir des années 1980 pour voir apparaître le cadre mathématique abstrait de la théorie de la stabilité asymptotique des systèmes autonomes. Hirsch a appliqué la théorie des systèmes dynamiques à une classe de systèmes coopératifs autonomes. Il montra en particulier que si un système coopératif autonome admet un attracteur (compact) U contenue dans le cone positif alors, si U contient un seul point d'équilibre ce point d'équilibre est attractif. Ce critère permet d'isoler les points d'équilibres et de savoir lequel est attractif en choisissant judicieusement le compact U . En particulier, si les solutions sont uniformément permanentes alors comme on l'a vu plus haut l'ensemble $U = \prod_{i=1}^n [\delta_i, M_i]$ est un attracteur pour le système, il contient donc un point d'équilibre attractif. Dans le cas du modèle de Lotka-Volterra (0.2) coopératif, càd si $a_{ij} \leq 0$, $i \neq j$, l'existence d'un point d'équilibre attractif est équivalente à la permanence uniforme des solutions. Ceci ramène donc la question de la stabilité globale à celle de la permanence uniforme.

Dans le cas compétitif les résultats obtenus par Hirsch ne peuvent pas s'appliquer puisque les dérivées partielles $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(t, x)$, $i \neq j$ ne sont pas positives. Certains travaux (cf. Gopalsamy [40], Zeeman [144]) ont montré que les solutions de ces systèmes peuvent osciller autour de points d'équilibres et qu'on n'a pas toujours de point d'équilibre attractif. Un exemple nous est fourni par les systèmes prédateur-proie qui admettent en général des solutions oscillatoires engendrés par des bifurcations de Hopf. Cependant, pour des systèmes de type Lotka-Volterra (0.2), des techniques ont été élaborées basées sur l'utilisation du principe d'invariance de LaSalle, de théorèmes de comparaisons (cf. Gopalsamy [40], Gopalsamy & Ahlip [43], Tineo [118-120]) ou d'une fonctionnelle de Lyapunov (cf. Kuang & Smith [68], Kuang [70], Goh [39], He [53], Lakshmikantham et al [74], Leung & Zhou [75], Wörz-Busekros [130]). Dans le cas du système (0.2) compétitif, c'est à dire $a_{ij} \geq 0$, ($i \neq j$) ces techniques ont montré qu'une condition suffisante pour l'existence d'un point d'équilibre attractif est la suivante :

$$b_i > \sum_{j=1, j \neq i}^n b_j \frac{a_{ij}}{a_{jj}}, \quad i = 1, \dots, n.$$

En d'autres termes si les coefficients d'inhibition a_{ii} sont suffisamment grands par rapport aux termes d'interaction compétitives a_{ij} , ($i \neq j$) alors le système admet un point d'équilibre attractif. Dans le cas de systèmes de type Lotka-Volterra à retards, certains auteurs ont montré que l'attractivité du point d'équilibre est obtenue en supposant en plus que les retards soient suffisamment petits. Des résultats similaires ont été obtenus pour des systèmes de type Lotka-Volterra compétitifs avec retards continues ou distribués (cf. Freedman & Gopalsamy [33], Gopalsamy [42], He [53], Hofbauer & Sigmund [60], Leung & Zhou [75]).

Dans le cas nonautonome le système n'admet pas en général d'états stationnaires (voir l'exemple donné par Kuang [71] d'un système nonautonome qui admet un point d'équilibre attractif). Gopalsamy [41,44] introduit la notion de solution globalement attractive. On dira que le système (0.4) admet une solution globalement attractive $x^*(t)$, si $x^*(t)$ est une solution de (0.4) et que pour toute autre solution $x(t)$ de (0.4) on a $(x(t) - x^*(t)) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$. La solution $x^*(t)$ «attire» toutes les autres solutions du système et le comportement asymptotique de celui-ci se trouve donc réduit à celui de la solution attractive $x^*(t)$. Cette notion est équivalente à la notion de solution globalement asymptotiquement stable. On dira que les solutions du système (0.4) sont globalement asymptotiquement stables si pour deux solutions quelconques $x(t)$ et $y(t)$ de (0.4) on a $(x(t) - y(t)) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$. Différentes techniques basées sur l'utilisation d'une fonctionnelle de Lyapunov ont été utilisées pour montrer la stabilité asymptotique globale des solutions (cf. Bereketoglu & Gyori [10], Freedman & Gopalsamy [33], Redheffer [97-98], Teng [108], Teng & Yu [111]).

Plus généralement, la méthode de la fonctionnelle de Lyapunov est utilisée surtout pour des systèmes de type Kolmogorov.

Le cas périodique est un cas particulier important du cas nonautonome. On dira que le système (0.4) est périodique si $f(t, \cdot)$ est périodique en t . Dans ce cas le système admet-il au moins une solution périodique ? La solution périodique est-elle unique, attractive ? On peut montrer que si la solution périodique est attractive alors elle est unique (cf. Burton [16]). L'attractivité globale est donc une condition suffisante pour obtenir l'unicité. En terme de semiflot le système (0.4) est dit périodique (de période $\omega > 0$) si son semiflot nonautonome $x(t, t_0, \varphi)$ est périodique c'est à dire si $x(t + n\omega, t_0 + n\omega, \varphi) = x(t, t_0, \varphi)$ pour tout $t > t_0$, $n \geq 1$ et $\varphi \in C$, où C est l'espace des phases du système (0.4).

La théorie des semiflots périodiques a été développée successivement par Hirsch [59], Smith [102-103], Thieme [112-115, 117] et Zhao [135-138]. Elle consiste à étudier l'existence et l'attractivité des solutions périodiques. Si on désigne par ω la période du semiflot, alors l'existence et l'unicité d'une solution périodique est équivalente à l'existence et l'unicité du point fixe de l'application de Poincaré $S : C \rightarrow C$ associée au semiflot $x(t, t_0, \varphi)$ et définie par $S(\varphi) = x(\omega, 0, \varphi)$, où $\varphi \in C$. Différentes méthodes, basées sur l'utilisation des théorèmes de points fixes asymptotiques tels ceux de Hale-Lunel [50], Sadovski [51], ont été utilisées pour montrer l'existence de solutions périodiques. Zhao [136] a montré que tout semiflot nonautonome périodique uniformément permanent à puissance compacte et qui laisse invariante une partie du cône positif admet un attracteur global à l'intérieur de cette partie contenant un point fixe de l'application de Poincaré S . Généralement le problème de l'existence de solutions périodiques est ramené à la compacité de l'application de Poincaré. Citons également la méthode du degré topologique qui est basée sur le célèbre Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin [38] qui est utilisé généralement pour des systèmes de type Kolmogorov (cf. Alvarez & Lazer [7], Li & Kuang [77-78], Xu et al [133], Kouche & Tatar [66]).

L'attractivité globale d'une solution périodique est par contre beaucoup plus délicate à obtenir. Dans certains cas, notamment pour des systèmes de type Kolmogorov, il est possible de recourir à l'utilisation d'une fonctionnelle de type Lyapunov pour montrer l'attractivité globale, mais cette technique s'avère inadaptée pour certains systèmes par exemple diffusifs (cf. Teng & Lu [110], Wendi et al [129], Zhang & Chen [140]) ou structurés en stades (cf. Liu et al [81-84], Xu & Zhao [132]). Zhao [135] a montré que le comportement asymptotique d'un semiflot nonautonome périodique est équivalent à celui du semiflot discret engendré par son application de Poincaré. En utilisant la théorie des opérateurs monotones concaves, Zhao [138] a montré que si l'application de Poincaré associée à un semiflot monotone périodique est fortement positive et concave sur l'espace des phases, alors l'existence et l'attractivité d'une

solution périodique sont entièrement déterminées par le rayon spectral de la différentielle de l'application de Poincaré. Ces résultats montrent qu'un semiflot monotone périodique admet où bien une solution positive périodique et globalement attractive ou la solution triviale $x = 0$ comme solution attractive. Étant donné que la plupart des modèles en dynamiques des populations sont gouvernés par des systèmes compétitifs et que ceux-ci engendrent des semiflots non monotones, la condition de monotonie apparaît ici comme «trop» restrictive. Vue l'importance du concept de semiflot monotone, certains auteurs ont généralisé la notion de semiflot monotone, semiflot permanent, processus continu, semiflot produit, dans un espace de Banach ordonné (cf. Thieme [112-115]) ou dans un espace métrique (cf. Zhao [137,139]).

Dans ce projet de thèse on s'intéresse à l'étude mathématique de trois modèles différents. Le premier modèle provient de la biologie et décrit la croissance et la division de cellules hépatocytes dans le foie. Le second et le troisième modèles proviennent de l'écologie et décrivent la dynamique évolutive de populations animales.

Ce travail est constitué de trois parties indépendantes.

Dans la première partie on s'intéresse au comportement asymptotique des solutions d'un système intégrodifférentiel compétitif de type Kolmogorov. Il s'agit d'un modèle construit par Bass, Bracken, Holmåker & Jefferies [8] modélisant la croissance de deux types de cellules hépatocytes constituant la paroi d'une capillaire du foie. La densité de population est ici une fonction à la fois du temps t et de la position x dans la capillaire représentée par un segment de droite $(0, L)$. On propose une généralisation de ce modèle dans le cas multi-cellulaires ($n > 2$) et avec des coefficients dépendants du temps. On montre en particulier que si les coefficients vérifient certaines relations, alors les $n - r$ ($r \leq n$) dernières composantes de la solution tendent vers l'extinction. Dans le cas autonome on montre que si la matrice des coefficients compétitifs est V-L stable, les r premières composantes de la solution sont uniformément permanentes et convergent vers leurs composantes stationnaires associées. Les résultats obtenus dans cette partie généralisent ceux obtenus par Holmåker [61] dans le cas $n = 2$.

La seconde partie est consacrée à l'analyse mathématique d'un système différentiel nonautonome à retard distribué, dit système «structuré en stades». Il s'agit d'une classe de systèmes différentiels à retards de type Lotka-Volterra introduite au début des années 1990 par Aiello & Freedman [1] pour modéliser la croissance de n populations animales ayant deux stades d'évolutions distincts. Chacun des deux stades correspond à une dynamique évolutive distincte. Chaque population de type i passe du premier stade au second après avoir vécue

un temps de longueur τ_i appelé temps de maturation de la population. En utilisant une technique basée sur le principe de comparaison, on établit une série de critères portant sur les coefficients du système assurant la permanence uniforme ainsi que l'extinction des $(n - 1)$ dernières composantes des solutions. Lorsque les coefficients du système sont périodiques avec la même période, on montre en utilisant la théorie des semiflots monotones périodiques que la condition de permanence peut être exprimée en fonction du rayon spectral de l'application de Poincaré associée à l'équation linéarisée du système. Enfin, lorsque les coefficients du système sont constants, on montre que la condition de permanence entraîne l'existence d'un point d'équilibre globalement attractif. Une simulation numérique avec MATLAB ainsi qu'une interprétation des résultats sont proposées à la fin du chapitre.

Dans la troisième partie de la thèse on s'intéresse à l'existence et la stabilité globale d'une solution positive périodique d'un système périodique à retard infini avec dispersion. Ce système a été introduit pour modéliser le phénomène de migration d'une population dans un milieu composé de n compartiments distincts. La migration de la population du compartiment i vers le compartiment j est représentée par le terme $d_{ij}(t)(x_j(t) - x_i(t))$, où x_i et x_j désignent les densités de population dans les compartiments i et j respectivement et d_{ij} , ($i \neq j$) étant les taux de dispersions de j vers i . En utilisant le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin, on établit une condition en moyenne, portant sur les taux de croissances et les taux de dispersions, sous laquelle le système admet une solution périodique positive. En construisant une fonctionnelle de Lyapunov appropriée on montre que la solution périodique est globalement attractive. Une partie simulation numérique avec MATLAB illustre les résultats obtenus.

- Le deuxième chapitre de la thèse a fait l'objet d'un article paru sous le titre : «*M. Kouche and N.-e. Tatar, Extinction and asymptotic behavior of solutions to a system arising in biology. Zeit. Anal. Anwen., 23 (2004), 17-38*».
- Une partie du troisième chapitre a fait l'objet d'une publication parue sous le titre : «*S. Liu, M. Kouche and N.-e. Tatar, Permanence, extinction and global asymptotic stability in a stage-structured system with distributed delays. J. Math., Anal. Appl., 301 (2005), 187-207*».
- Le quatrième chapitre a été publié sous le titre : «*M. Kouche and N.-e. Tatar, Existence and global attractivity of a periodic solution to a nonautonomous dispersal system with delays. Appl. Math. Modelling., 31 (2007), 780-793*».

Ces trois revues sont de renommées internationales et sont citées dans ISI. Les trois publications sont regroupées en annexe à la fin de la thèse.

Chapitre 1

Rappel de Quelques Notions de Base

Dans ce chapitre on rappelle de façon succincte quelques définitions et résultats sur les matrices positives et les équations différentielles à retards qu'on utilisera ultérieurement. Dans ce qui suit on désignera par \mathbb{R}_+^n le cône positif $\{(x_1, \dots, x_n)^T \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$. On utilisera également les notations suivantes :

$$f^l = \inf_{t>0} f(t), \quad f^m = \sup_{t>0} f(t).$$

1.1 Propriétés des Matrices Positives

Commençons par rappeler quelques propriétés importantes des matrices positives ainsi que leurs liens avec les systèmes différentiels linéaires. Pour plus de détails, on renvoie aux monographies de Gopalsamy [40] et Berman & Plemmons [14].

Définition 1.1.1. Soit $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ une matrice à éléments réels tel que $a_{ij} \leq 0$ pour tout $i, j = 1, \dots, n$ et $i \neq j$. On dit que A est une M-matrice s'il existe un vecteur $\gamma = (\gamma_1, \dots, \gamma_n)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$, tel que $\sum_{j=1}^n a_{ij} \gamma_j > 0$, $i = 1, \dots, n$.

On a alors les propriétés suivantes des M-matrices.

Théorème 1.1.1. (Gopalsamy [40]). *Soit $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ une matrice à éléments réels tel que $a_{ij} \leq 0$, $i \neq j$. Les assertions suivantes sont équivalentes :*

a) *A est une M-matrice.*

b) *Les déterminants de tous les mineurs sont tels que*

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1r} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{r1} & \dots & a_{rr} \end{vmatrix} > 0, \text{ pour tout } r \in \{1, \dots, n\}$$

$$1 \leq r \leq n.$$

c) A admet une matrice inverse $A^{-1} = (\alpha_{ij})_{i,j=1}^n$ tel que $\alpha_{ij} \geq 0$, $i, j = 1, \dots, n$.

Considérons le système algébrique suivant :

$$Ax = b, \quad (1.1)$$

où $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ est une matrice à coefficients réels et $b = (b_1, \dots, b_n)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ un vecteur positif. Si A est une M-matrice, alors d'après c) du théorème précédent le système (1.1) admet une solution positive unique $x \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$. Le théorème suivant nous donne une autre condition suffisante pour que (1.1) ait une solution positive.

Théorème 1.1.2. (Gopalsamy [40]). *Soient A une matrice à coefficients non-négatifs tel que $a_{ii} > 0$, $i = 1, \dots, n$, et $b = (b_1, \dots, b_n)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ un vecteur positif. Supposons que*

$$b_i > \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{a_{ij}}{a_{jj}} b_j, \quad i = 1, \dots, n,$$

alors le système (1.1) admet une solution positive unique $x = (x_1, \dots, x_n)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$.

Le théorème suivant nous donne un critère de positivité pour les systèmes différentiels linéaires.

Théorème 1.1.3. (Gopalsamy [40]). *Soient A une matrice dont les coefficients non diagonaux sont non-négatifs et $x : (0, +\infty) \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction continûment différentiable telle que*

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} \geq Ax(t), & t > 0, \\ x(0) > 0, \end{cases}$$

alors $x(t) > 0$ pour tout $t > 0$.

1.2 Systèmes de Lotka-Volterra

Considérons le système différentiel nonautonome suivant :

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad t > 0, \quad (1.2)$$

où $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ et $f : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est supposée continue par rapport à (t, x) et continûment différentiable par rapport à x .

Définition 1.2.1.

- (i) On dira que la composante x_i des solutions de (1.2) est permanente s'il existe $M_i > 0$ tel que pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ de (1.2) on a $0 < \liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq M_i$. On dira que x est permanente si toutes ses composantes sont permanentes.
- (ii) x_i est dite uniformément permanente s'il existe $M_i > \delta_i > 0$ tel que pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ de (1.2) on a $\delta_i < \liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq M_i$. La solution x est dite uniformément permanente si toutes ses composantes x_i sont uniformément permanentes.
- (iii) On dira que la composante x_i tend vers l'extinction si pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ de (1.2) on a $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$.

Définition 1.2.2. Le système (1.2) est dit compétitif (resp : coopératif) si $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(t, x) \leq 0$, $i \neq j$ (resp : $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(t, x) \geq 0$, $i \neq j$) pour tout $x \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ et $t > 0$.

Un cas particulier important est le système suivant dit de type Lotka-Volterra

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(b_i(t) - \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)x_j \right), \quad t > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (1.3)$$

Les fonctions b_i , a_{ij} sont continues et bornées tel que $a_{ii}^l > 0$, $i = 1, \dots, n$. Ce système est compétitif si $a_{ij}(t) \geq 0$ et coopératif si $a_{ij}(t) \leq 0$ pour tout $t > 0$ et $i \neq j$. Dans tous les cas on supposera toujours que $a_{ii}^l > 0$. Historiquement le système (1.3) a été introduit par Lotka [85] et Volterra [125] dans le but de modéliser l'interaction de n populations animales dans un écosystème donné.

Le théorème suivant nous donne une condition suffisante pour obtenir la permanence uniforme des solutions.

Théorème 1.2.1. (Liu & Chen [79]). *Supposons que les coefficients b_i , a_{ij} du système (1.3) soient nonnégatifs continues et bornés tels que $a_{ii}^l > 0$. Si les conditions suivantes*

- i) *La matrice $A = (a_{ij}^m)_{i,j=1}^n$ est inversible, le système algébrique $Ax = b$ où $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ et $b = (b_1, \dots, b_n)^T$ a une solution positive $(x_1^0, \dots, x_n^0)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$*
- ii) *la matrice inverse $A^{-1} = (\beta_{ij})_{i,j=1}^n$ est telle que $\beta_{ii} > 0$ et $\beta_{ij} \leq 0$, $i, j = 1, \dots, n$ et $i \neq j$,*

sont satisfaites, alors les solutions de (1.3) sont uniformément permanentes.

Dans le cas particulier d'une seule population ($n = 1$), le système (1.2) se réduit à l'équation logistique nonautonome suivante

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

a et b sont des fonctions nonnégatives continues et bornées. Le résultat suivant nous donne un critère de comparaison important.

Théorème 1.2.2. (Vance & Coddington [124]). *Supposons que les fonctions a, b soient continues nonnegatives et bornées et que $\liminf_{t \rightarrow +\infty} a(t) > 0$. Alors :*

- i) a) Il existe une constante $M > 0$ telle que pour toute fonction positive et continûment différentiable x vérifiant : $\frac{dx(t)}{dt} \leq x(t)(b(t) - a(t)x(t))$ pour tout $t > 0$, avec $x(0) > 0$, on a $\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq M$ pour tout $t > 0$.
- b) Si $\liminf_{t \rightarrow \infty} b(t) > 0$, alors il existe une constante positive $m > 0$ telle que pour toute fonction positive et continûment différentiable x vérifiant $\frac{dx(t)}{dt} \geq x(t)(b(t) - a(t)x(t))$ pour tout $t > 0$, avec $x(0) > 0$, on a $\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq m$ pour tout $t > 0$.
- ii) Si $\lim_{t \rightarrow \infty} b(t) = 0$, alors pour toute fonction positive et continûment différentiable x telle que $\frac{dx(t)}{dt} \leq x(t)(b(t) - a(t)x(t))$ avec $x(0) > 0$, on a $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

Considérons le système autonome suivant

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad t > 0. \quad (1.4)$$

On a la définition suivante sur les points d'équilibres attractifs.

Définition 1.2.3. On dit qu'un point $x^* \in \mathbb{R}_+^n$ est un point d'équilibre de (1.4) si $f(x^*) = 0$. x^* est dit attractif ou globalement attractif si pour toute solution positive x de (1.4) on a $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$.

Considérons la version autonome du système de Lotka-Volterra (1.3) càd le système suivant

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(b_i - \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \right), \quad t > 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.5)$$

où b_i, a_{ii} sont des constantes positives. Dans [39], Goh a introduit la notion de matrice V-L stable et a montré que si la matrice des coefficients compétitifs $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ est V-L stable et que si le système (1.5) admet un unique point d'équilibre positif, alors ce point d'équilibre

est globalement attractif. Hofbauer & Sigmund [60] ont généralisé la notion de V-L stabilité introduite par Goh.

Définition 1.2.4. (Hofbauer & Sigmund [60]). Soit $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ une matrice à coefficients réels. On dira que A est V-L (Volterra-Lyapunov) stable s'il existe une matrice diagonale positive $D = \text{diag}(d_1, \dots, d_n)$ et un vecteur $\gamma = (\gamma_1, \dots, \gamma_n)^T \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$, tels que

$$\frac{1}{2}x(DA + A^T D)x^T = \sum_{i,j=1}^n d_i a_{ij} x_i x_j \geq \sum_{i=1}^n \gamma_i x_i^2,$$

pour tout $x = (x_1, \dots, x_n)^T \in \mathbb{R}^n$.

Le théorème suivant nous donne une condition suffisante pour obtenir l'attractivité globale des points d'équilibres.

Théorème 1.2.3. (Goh [39]). *Supposons que la matrice des coefficients compétitifs $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ soit V-L stable dans le sens de la définition précédente et que le système (1.5) admet un unique point d'équilibre positif $x^* \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$. Alors x^* est un point d'équilibre globalement attractif.*

1.3 Equations Différentielles à Retards

Dans cette partie on rappelle certains résultats sur les équations différentielles à retards. Pour plus de détails on renvoie le lecteur aux monographies de Hale [48] et Smith [103].

Soit $r > 0$ un réel positif. On désignera par $C_r = C([-r, 0]; \mathbb{R})$ l'espace de Banach des fonctions continues sur l'intervalle $[-r, 0]$ à valeurs dans \mathbb{R} muni de la norme de la convergence uniforme. On notera par C_r^+ le cone positif $\{x \in C_r : x \geq 0\}$ et par $\hat{\cdot}$ l'inclusion canonique $\mathbb{R} \rightarrow C_r$ définie par $x \mapsto \hat{x}; \hat{x}(\theta) = x, \theta \in [-r, 0]$. Soient $t_0 \in \mathbb{R}$, $A \geq 0$ et $x \in C([-t_0 - r, t_0 + A], \mathbb{R})$. Pour tout $t \in [t_0, t_0 + A]$, on définira $x_t \in C_r$ par $x_t(\theta) = x(t + \theta), -r \leq \theta \leq 0$.

Soit $(\tau_1, \dots, \tau_n) \in \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$, posons $\tau = \max_{1 \leq i \leq n} \tau_i$ et considérons l'espace produit $C = \prod_{i=1}^n C_{\tau_i}$ muni de son cone positif $C^+ = \{\phi = (\phi_1, \dots, \phi_n)^T \in C : \phi_i \geq 0\}$. Considérons le système différentiel à retard suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(t, x_t), & t > t_0, \\ x_t = \varphi, & t = t_0, \end{cases} \quad (1.6)$$

où $f : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$ et $\varphi \in C$ est une fonction continue. On désignera par $x_t(t_0, f, \varphi)$ ou

simplement $x_t(t_0, \varphi)$ si aucune confusion n'est possible, la solution de (1.6) pour $t \geq t_0$. Remarquons que $x_{t_0}(t_0, \varphi) = \varphi$ pour tout $t_0 \in \mathbb{R}$. Le théorème suivant nous donne une condition suffisante sur f pour que le système (1.6) admette une solution unique pour tout $t > t_0$.

Théorème 1.3.1. (Hale [48]). *Supposons que $f(t, \phi)$ soit continue par rapport à (t, ϕ) et continûment différentiable par rapport à ϕ . Alors pour tout $t_0 \in \mathbb{R}$ et $\varphi \in C$, le système (1.6) admet une solution unique pour tout $t > t_0$. De plus pour tout $t > t_0$ fixé, la solution $x_t(t_0, \varphi)$ est continûment différentiable par rapport à φ .*

Un outil de base important en théorie des équations différentielles à retards est le principe de comparaison. Soit $f : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction continue par rapport à (t, ϕ) et continûment différentiable par rapport à ϕ . Considérons l'hypothèse suivante :

(H) Pour tout $(t, \varphi), (t, \psi) \in \mathbb{R} \times C$ tel que $\varphi \leq \psi$ et $\varphi_i(0) = \psi_i(0)$ pour un certain i alors $f_i(t, \varphi) \leq f_i(t, \psi)$.

Théorème 1.3.2. (Smith [103]). (1) Supposons que f vérifie l'hypothèse (H).

(i) Si $\phi, \psi \in C$ avec $\varphi \leq \psi$ alors

$$x_t(t_0, f, \varphi) \leq x_t(t_0, f, \psi), \quad t > t_0.$$

(ii) Supposons que y soit une fonction continûment dérivable telle que $\frac{dy(t)}{dt} \leq f(t, y_t)$, avec $y_{t_0} \leq \phi$, alors $y(t) \leq x_t(t_0, f, \phi)$, pour tout $t > t_0$. De plus si $\frac{dy(t)}{dt} \geq f(t, y_t)$, avec $y_{t_0} \geq \phi$, alors $y(t) \geq x_t(t_0, f, \phi)$ pour tout $t > t_0$.

(2) Supposons que l'une au moins des deux fonctions f ou g satisfait l'hypothèse (H) et que $f(t, \psi) \leq g(t, \psi)$ pour tout $(t, \psi) \in \mathbb{R} \times C$. Alors pour tout $\phi \in C$, on a $x_t(t_0, f, \psi) \leq x_t(t_0, g, \psi)$, $\forall t > t_0$.

Remarque 1.3.1. (i) Supposons que f satisfait l'hypothèse suivante :

(H)' $\forall (t, \varphi), (t, \psi) \in \mathbb{R} \times C$ tel que $\varphi < \psi$ et $\varphi_i(0) = \psi_i(0)$ pour un certain i alors $f_i(t, \varphi) < f_i(t, \psi)$.

On montre alors que si $\phi, \psi \in C$ avec $\varphi < \psi$ on a $x_t(t_0, f, \varphi) < x_t(t_0, f, \psi)$, $t > t_0$ (voir Smith [103]).

(ii) Si l'une au moins des deux fonctions f ou g satisfait (H)' avec $f(t, \psi) < g(t, \psi)$ pour tout $(t, \psi) \in \mathbb{R} \times C$, alors pour tout $\psi \in C$ on a $x_t(t_0, f, \psi) < x_t(t_0, g, \psi)$, $\forall t > t_0$ (voir Smith [103]).

Étant donné qu'en dynamique des populations on s'intéresse uniquement aux solutions

positives, il est utile d'avoir un critère de positivité des solutions. Le résultat suivant est un cas particulier du théorème précédent.

Théorème 1.3.3. (Smith [103]). *Supposons que f satisfait :*

$\forall \varphi \in C^+, \text{ avec } \varphi_i(0) = 0 \text{ pour un certain } i, \text{ alors } f_i(t, \varphi) \geq 0, t > t_0.$

Alors pour tout $\varphi \in C^+$ on a $x_t(t_0, f, \varphi) \geq 0$ pour tout $t > t_0$.

L'hypothèse (H) est une hypothèse de monotonie sur f . En particulier si les composantes f_i de f sont monotones croissantes par rapport à φ , alors on peut appliquer le principe de comparaison (Théorème 1.3.2). Cependant il existe d'autres hypothèses qui sont en pratique plus réalisables que l'hypothèse (H). Soit $\phi_0 \in C^+$ et définissons la différentielle de f au point ϕ_0 par $L(t, \cdot) = D_{\phi_0}f(t, \phi_0)$. En utilisant la représentation de Riesz, on a la décomposition suivante (Smith [103])

$$L_i(t, \phi) = \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 \phi_j(\theta) d\eta_{ij}(\theta, t), \quad i = 1, \dots, n, \quad \phi = (\phi_1, \dots, \phi_n),$$

où $\eta_{ij} : \mathbb{R} \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ sont des fonctions à variations bornées en θ satisfaisants les conditions suivantes

$$\begin{aligned} \eta_{ij}(\theta, t) &= \eta_{ij}(0, t), \quad \theta \geq 0, \\ \eta_{ij}(\theta, t) &= 0, \quad \theta \leq -\tau_j. \end{aligned}$$

On a alors le théorème suivant.

Théorème 1.3.4. (Smith [103]). *Supposons que :*

(A1) *Pour tout $\phi \in C^+$, tel que $\phi_i(0) = 0$ on a $L_i(t, \phi) \geq 0$ pour tout $t \in \mathbb{R}$.*

(A2) *La matrice $A(t)$ définie par*

$$A(t) = \text{col} (L(t, \hat{e}_1), \dots, L(t, \hat{e}_n)),$$

est irréductible pour tout $t \in \mathbb{R}$, où $\{e_1, \dots, e_n\}$ est la base canonique de \mathbb{R}^n .

(A3) *Pour tout j il existe i tel que pour tout $t > 0$ et $\epsilon > 0$ assez petit on a $\eta_{ij}(-\tau_j + \epsilon, t) > 0$.*

(A4) *Si $\phi \equiv 0$, alors $x_t(t_0, f, \phi) = 0$ pour tout $t > t_0$.*

Alors la condition (H) est satisfaite. De plus pour tout $\phi \in C^+$, $\phi \not\equiv 0$ et $t_0 \in \mathbb{R}$ on a $x_t(t_0, f, \phi) > 0$ pour tout $t > t_0$.

Dans le cas périodique on a le résultat suivant sur l'existence de solutions périodiques.

Théorème 1.3.5. (Wendi [129]). *Supposons que $f(t, \phi)$ soit périodique par rapport à t de période $\omega > 0$, et que les hypothèses (A1)-(A4) sont vérifiées. Supposons de plus que :*

(A5) Il existe a, b ($0 < a < b$) tel que

$$\begin{aligned} f(t, \widehat{A_s}) &> 0, \quad t \in \mathbb{R}, \quad 0 < s \leq 1, \\ f(t, \widehat{B_\xi}) &< 0, \quad t \in \mathbb{R}, \quad \xi \geq 1, \end{aligned}$$

où $A_s = (sa, \dots, sa)$ et $B_\xi = (\xi b, \dots, \xi b)$. Alors les fonctions $x(t, 0, \widehat{A_s})$ et $x(t, 0, \widehat{B_\xi})$ convergent vers une solution positive ω -périodique du système (1.6) lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Définition 1.3.1. On dit qu'une solution positive x^* de (1.6) est globalement attractive si pour toute solution positive x de (1.6) on a :

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

Le théorème suivant nous donne des conditions suffisantes pour l'existence d'une solution globalement attractive dans le cas périodique.

Théorème 1.3.6. (Wendi [129]). *Supposons que $f(t, \phi)$ soit périodique par rapport à t de période $\omega > 0$, et que les hypothèses (A1)-(A5) sont vérifiées. Supposons de plus que :*

(A6) Pour tout $\psi > 0$ et $t \in \mathbb{R}$, on a

$$f(t, \psi) - D_\psi f(t, \psi)\psi > 0.$$

Alors le système (1.6) admet une solution positive, ω -périodique et globalement attractive.

Remarque 1.3.2. On peut montrer que si le système (1.6) admet une solution périodique globalement attractive, alors cette solution périodique est unique (cf. Burton [16]). Les hypothèses (A1)-(A6) sont des conditions suffisantes pour l'existence et l'unicité d'une solution périodique. Notons que sous les hypothèses (A1)-(A5), on peut montrer que l'unicité d'une solution périodique est équivalente à son attractivité globale (Wendi [129]).

1.4 Théorie des Semiflots

Dans ce paragraphe on donne une interprétation des solutions du système (1.6) en terme de semiflots. Pour plus de détails, on renvoie aux monographies de Hale & Lunel [50] et Zhao [137].

Dans toute la suite on désignera par (X, K) un espace de Banach muni d'un cône positif K càd d'une partie fermé convexe K de X telle que : $\text{int}(K) \neq \emptyset$, $\alpha K \subset K$ pour tout $\alpha > 0$, $K + K \subset K$ et $K \cap (-K) = \{0\}$. On écrira $x \succ y$ (resp : $x \gg y$) si et seulement si $x - y \in K$, (resp : $x - y \in \text{int}(K)$). Il est facile de vérifier que \succ est une relation d'ordre.

Soit $f : X \rightarrow X$ une application continue. On dira que f est monotone (resp : fortement monotone) si pour tous $x, y \in X$ tel que $x \succ y$ (resp : $x \gg y$) on a $f(x) \succ f(y)$, (resp : $f(x) \gg f(y)$). On dira que f est fortement positive si pour tout $x \gg 0$ on a $f(x) \gg 0$.

On notera par $d(x, A)$ la distance dans X d'un point $x \in X$ à un ensemble $A \subset X$.

1.4.1 Semiflots Discrets

Définition 1.4.1. Soit $S : K \rightarrow K$ une application continue telle que $S(0) = 0$.

- (i) On appelle semiflot discret engendré par l'application S l'ensemble $\{S^n\}_{n \geq 1}$, où $S^n = S \circ \dots \circ S$, n fois.
- (ii) On dira que $x_0 \in K$ est un point d'équilibre du semiflot discret $\{S^n\}_{n \geq 1}$, si x_0 est un point fixe de S .
- (iii) Un point d'équilibre x_0 est dit globalement attractif pour le semiflot discret $\{S^n\}_{n \geq 1}$ si $S^n(x) \rightarrow x_0$ pour tout $x \gg 0$, lorsque $n \rightarrow +\infty$.

Avant d'énoncer le théorème principal de ce paragraphe, on aura besoin de la définition suivante.

Définition 1.4.2. Soit U une partie fermé et convexe de X . On dira d'une application continue $S : U \rightarrow U$ qu'elle est sub-homogène si $S(\lambda x) \succ \lambda S(x)$, pour tout $x \in U$ et $\lambda \in [0, 1]$; Strictement sub-homogène si $S(\lambda x) \gg \lambda S(x)$ pour tout $x \in U$, $x \gg 0$ et $\lambda \in (0, 1)$.

Théorème 1.4.1. (Hale & Lunel [50]) *Supposons que $f : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$ vérifie les conditions du Théorème 1.3.1. Si $f(t, \phi)$ est strictement sub-homogène en ϕ pour tout t fixé, alors pour tout $t > t_0$, l'application $\phi \rightarrow x_t(t_0, f, \phi)$ est strictement sub-homogène.*

Le théorème suivant assure l'existence de points d'équilibres globalement attractifs.

Théorème 1.4.2. (Zhao [137]) *Soit $S : K \rightarrow K$ une application continûment différentiable telle que $S(0) = 0$. Supposons que S satisfait les hypothèses suivantes :*

- (1) S est fortement monotone et strictement sub-homogène.
- (2) $DS(0)$ est compacte et fortement positive.

Alors :

- (a) *Si $r(DS(0)) \leq 1$, $x = 0$ est globalement attractif pour le semiflow discret $\{S^n\}_{n \geq 1}$.*

(b) Si $r(DS(0)) > 1$, le semiflow discret $\{S^n\}_{n \geq 1}$ admet un point d'équilibre positif et globalement attractif $x^* \gg 0$, où $r(DS(0))$ désigne le rayon spectral de l'application linéaire compacte $DS(0)$.

1.4.2 Semiflots Autonomes

Définition 1.4.3. On dira qu'une famille de fonctions continues $T(t) : X \rightarrow X$, $t \geq 0$, est un semiflot autonome si elle vérifie les conditions suivantes :

- i) L'application $(x, t) \rightarrow T(t)x$ est continue.
- ii) $T(0) = I$, où I est l'identité dans X .
- iii) $T(t+s) = T(t) \circ T(s)$, pour tout $t, s \geq 0$.

Définition 1.4.4. Un semiflot $T(t) : X \rightarrow X$, $t \geq 0$ est dit monotone (resp : fortement monotone), si $T(t)x \succ T(t)y$ (resp : $T(t)x \gg T(t)y$), pour tout x et y tels que $x \succ y$ (resp : $x \gg y$) et $t > 0$.

Définition 1.4.5. Soit $T(t)$, $t \geq 0$ un semiflot autonome sur un Banach X . On dira que $x_0 \in X$ est un point d'équilibre pour le semiflow $T(t)$ si $T(t)x_0 = x_0$ pour tout $t \geq 0$. On dira d'une partie non vide compact $A \subset X$ est un attracteur pour le semiflot $T(t)$ si A est invariante (càd $T(t)A \subset A$, $t \geq 0$) et s'il existe un voisinage ouvert V de A tel que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \sup_{x \in V} d(T(t)x, A) = 0$.

Le résultat fondamental suivant dû à Hirsch nous donne un critère sur l'existence de points d'équilibres globalement attractifs pour les semiflots monotones.

Théorème 1.4.3. (Hirsch [55]). *Soit $T(t)$, $t \geq 0$, un semiflot monotone sur un Banach ordonné X . Supposons que $T(t)$ admet un attracteur A contenant un point d'équilibre unique p . Alors p est un point d'équilibre attractif (càd $\lim_{t \rightarrow +\infty} T(t)x = p$, pour tout $x \in V$).*

Dans le Théorème 1.4.3 la monotonie du semiflot assure l'attractivité globale du point d'équilibre. Étant donné que les systèmes compétitifs engendrent des semiflots non monotones il est indispensable de remplacer l'hypothèse de monotonie dans le Théorème 1.4.3 par une autre condition moins restrictive. Avant d'énoncer une généralisation du Théorème 1.4.3, on aura besoin de la notion de semiflot dissipatif.

Définition 1.4.6. On dira que le semiflot autonome $T(t)$, $t \geq 0$, est dissipatif sur un Banach X , s'il existe un ensemble borné $B_0 \subset X$ tel que $\lim_{t \rightarrow +\infty} d(T(t)x, B_0) = 0$, pour tout $x \in X$.

Le résultat suivant du à Zhao est une généralisation du Théorème 1.4.3 pour les semiflows non monotones.

Théorème 1.4.4. (Zhao [137]). *Soient $T(t) : X \rightarrow X$, $t \geq 0$, un semiflot autonome et X_0 une partie de $\text{int}(K)$ tel que $T(t)X_0 \subset X_0$ pour tout $t \geq 0$. Supposons que*

- 1) *$T(t)$ est dissipatif;*
 - 2) *Il existe $N \geq 1$, tel que l'application $(T(t))^N$ est compacte pour tout $t > 0$;*
 - 3) *$T(t)$ est uniformément permanent càd il existe $\eta > 0$ tel que $\liminf_{t \rightarrow +\infty} d(T(t)x, X_0^c) \geq \eta$ pour tout $x \in X_0$, où X_0^c désigne l'ensemble complémentaire $X \setminus X_0$;*
- Alors le semiflot $T(t)$ admet un attracteur global A_0 dans X_0 , de plus A_0 contient un point d'équilibre x_0 , càd $T(t)x_0 = x_0$, pour tout $t \geq 0$.*

L'hypothèse de monotonie dans le Théorème 1.4.3 a été remplacé par une condition de compacité du semiflow. En pratique on montre que cette condition est toujours vérifiée pour des systèmes différentiels à retards finis (Hale [48]). Il existe cependant une version du Théorème 1.4.4 où la compacité du semiflow est remplacée par la notion «d'application α -condensante» (Hale & Lunel [50]).

1.4.3 Semiflots Nonautonomes

Définition 1.4.7. Soit $\Delta = \{(t, s) : 0 \leq t \leq s\}$. On dit qu'une famille de fonctions continues $\Phi : \Delta \times X \rightarrow X$ est un semiflot nonautonome si

- i) $\Phi(s, s, x) = x$, pour tout $s \geq 0$ et $x \in X$;
- ii) $\Phi(t, s, \Phi(s, r, x)) = \Phi(t, r, x)$, pour tout $t \geq s \geq r \geq 0$ et $x \in X$.

La notion de solution périodique nous amène à définir la notion de semiflot périodique.

Définition 1.4.8. On dit qu'un semiflot nonautonome Φ est ω -périodique si

$$\Phi(t + n\omega, t_0 + n\omega, x) = \Phi(t, t_0, x) \text{ pour tout } t \geq t_0, n \geq 1 \text{ et } x \in X.$$

Si Φ est un semiflot nonautonome ω -périodique, on définit l'application de Poincaré $S : X \rightarrow X$ associée au semiflot Φ par $S(x) = \Phi(\omega, 0, x)$, $x \in X$.

Remarque 1.4.1. On peut montrer que si f vérifie les conditions du Théorème 1.3.1, alors la famille de fonctions définie par $\Phi(t, s, \phi) = x_t(s, \phi)$, $(t, s) \in \Delta$, $\phi \in C$ forme un semiflot nonautonome sur l'espace des phases C , où $x_t(s, \phi)$ désigne la solution du système (1.6) correspondante à la donnée initiale ϕ (Hale [48]). En particulier si la fonction $f(t, \phi)$ est périodique par rapport à t de période $\omega > 0$, alors on peut montrer que le semiflot nonautonome Φ est ω -périodique. S'il existe $\varphi^* \in C$ tel que $S(\varphi^*) = \Phi(\omega, 0, \varphi^*) = \varphi^*$, alors la solution $x_t(0, \varphi^*), t \geq 0$ est une solution périodique du

système (1.6). L'existence de solutions périodiques est donc équivalente à l'existence de points fixes de l'application de Poincaré $S : C \rightarrow C$ définie par $S(\phi) = \Phi(\omega, 0, \phi)$, $\phi \in C$, où Φ est le semiflow nonautonome du système périodique (1.6).

Le théorème suivant réduit l'étude du comportement asymptotique d'un semiflow nonautonome périodique Φ , à celui du semiflow discret engendré par son application de Poincaré.

Théorème 1.4.5. (Zhao [137]). *Soit $\Phi : \Delta \times X \rightarrow X$ un semiflow nonautonome ω -périodique. Définissons un semiflow autonome $T(t)$ par $T(t)x = \Phi(t, 0, x)$, $t \geq 0$ et $x \in X$ et soit A un ensemble compact et T -invariant dans X , c'est à dire que $T(\omega)A = A$. Si pour un certain $y \in X$, $\lim_{n \rightarrow +\infty} d(\Phi(n\omega, 0, y), A) = 0$ alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} d(\Phi(t, 0, y), T(t)A) = 0$.*

1.5 Théorème de Gaines & Mawhin

Le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin est un puissant outil en théorie des équations différentielles pour montrer l'existence de solutions périodiques. Ce théorème utilise la notion de degré topologique (degré de Brouwer) d'une application ou d'un opérateur. On renvoie pour plus de détails à la monographie de Gaines & Mawhin [38].

Soient X et Y deux espaces de Banach réels, $L : \text{Dom}(L) \subset X \rightarrow Y$ une application linéaire de domaine $\text{Dom}(L) \subset X$ et $N : X \rightarrow Y$ une application continue.

Définition 1.5.1. On dit que L est une application de Fredholm d'indice zero si $\dim \ker L = \text{codim } \text{Im } L < \infty$ et que $\text{Im } L$ est fermé dans Y .

Soient $P : X \rightarrow X$, $Q : Y \rightarrow Y$ deux projecteurs continues et L une application de Fredholm d'indice zero telle que $\text{Im } P = \ker L$ et $\ker Q = \text{Im } L = \text{Im } (I - Q)$. Alors on peut montrer que la restriction L_p de L à $\text{Dom}(L) \cap \ker P$ est inversible. On notera cet inverse pat K_p . Soit $\Omega \subset X$ un ouvert borné de X .

Définition 1.5.2. On dit que l'application continue $N : X \rightarrow Y$ est L -compacte sur $\overline{\Omega}$ si $QN(\overline{\Omega})$ est borné et $K_p(I - Q)N : \overline{\Omega} \rightarrow X$ compacte.

Il est clair que $\text{Im } Q$ est isomorphe à $\ker L$. Dans ce qui suit on désignera par $J : \text{Im } Q \rightarrow \ker L$ cet isomorphisme.

Soient U un ouvert de X et $f : \overline{U} \rightarrow \mathbb{R}^n$ une application différentiable. Désignons par $J_f(x)$ le Jacobien de f au point $x \in \overline{U}$. Dans ce qui suit on définie la notion de degré topologique (dit aussi degré de Brouwer) d'une application différentiable.

Définition 1.5.3. On définit le degré de Brouwer de f au point $x \in \mathbb{R}^n$ par

$$\deg(f, U, x) = \sum_{y \in f^{-1}(x)} \operatorname{sgn} J_f(y)$$

où $\operatorname{sgn} J_f(y)$ désigne le signe du Jacobien de f au point y . Si $f^{-1}(x) = \emptyset$ on posera $\deg(f, U, x) = 0$.

Quelques propriétés importantes du degré de Brouwer sont données dans le théorème suivant.

Théorème 1.5.1. (Gaines & Mawhin [38]).

- i) $\deg(\mathbb{I}, U, y) = 1$ pour tout $y \in U$, où \mathbb{I} désigne l'application identité dans \mathbb{R}^n .
- ii) Soient $y_0 \in \mathbb{R}^n$ et $\phi : [0, 1] \times \overline{U} \rightarrow \mathbb{R}^n$, $(t, y) \mapsto \phi(t, y)$ une application continue par rapport à t et différentiable par rapport à y . Si $\phi(t, y) \neq y_0$ pour tout $t \in [0, 1]$ et $y \in \partial U$ alors

$$\deg(\phi(0, y), U, y_0) = \deg(\phi(1, y), U, y_0).$$

Remarque 1.5.1. La propriété (ii) montre que le degré de Brouwer d'une application différentiable est invariant par homotopie.

On est maintenant en mesure d'énoncer le théorème principal de ce paragraphe.

Théorème 1.5.2. (Gaines & Mawhin [38]). Soient $\Omega \subset X$ un ouvert borné de X , L un opérateur de Fredholm d'indice zéro et N une application L -compacte sur $\overline{\Omega}$. Supposons que :

- 1) Pour tout $\lambda \in (0, 1)$, toute solution de l'équation $Lx = \lambda Nx$ est tel que $x \notin \partial\Omega$.
- 2) Pour tout $x \in \partial\Omega \cap \ker L$, $QNx \neq 0$.
- 3) $\deg(JQN, \Omega \cap \ker L, 0) \neq 0$.

Alors l'équation $Lx = Nx$ admet au moins une solution $x \in \overline{\Omega} \cap \operatorname{Dom} L$.

Chapitre 2

Comportement Asymptotique des Solutions d'un Système Dérivant de la Biologie

2.1 Le Modèle

Il est bien connu en biologie que le foie exécute ses fonctions métaboliques à l'aide d'enzymes fixés à l'intérieur de certain types de cellules appelées hépatocytes. Ces cellules immobiles sont fixées à la paroi de certaines capillaires du foie véhiculant le flux sanguin qui transporte l'oxygène, ainsi que d'autres substances, nécessaires à leurs survie.

On a observé que les fonctions métaboliques du foie sont réparties spatialement en différentes zones d'activités enzymatiques, en relation avec la direction du flux sanguin parcourant le foie, de tel sorte que certaines zones sont situées en amont les unes des autres. Cette répartition spatiale des zones d'activité enzymatiques est due à la répartition des cellules hépatocytes à l'intérieur des capillaires. Dans le cas le plus simple de deux enzymes, on a deux types d'hépatocytes à l'intérieur de chaque capillaire. Deux zones d'activité enzymatiques séparées apparaissent donc lorsque chacun des deux types d'hépatocytes est localisé en amont de l'autre type. Bass, Bracken, Holmåker & Jefferies [8] ont construit un modèle mathématique dans le cas de deux enzymes, décrivant le mécanisme par lequel la structure en deux zones d'activités enzymatiques du foie apparaît. Ce mécanisme est formulé en terme d'exclusion concurrentielle entre les deux types d'hépatocytes. Cette interaction compétitive entre les deux types de cellules, se fait par la consommation de l'oxygène transporté par le flux sanguin le long de la capillaire, ce qui détermine à la fois le taux de croissance ainsi

que le taux de mortalité de chaque type de cellules. Si on désigne par $\varrho_i(t, x)$ la densité des cellules de type i ($i = 1, 2$) comme étant une fonction du temps t et de la position x , le processus est modélisé par le système intégrodifférentiel suivant

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varrho_i(t, x)}{\partial t} &= \varrho_i(t, x) \\ &\times \left\{ k_i (\sigma - \varrho_1(t, x) - \varrho_2(t, x)) - \mu_i - \frac{\mu_i}{f} \int_0^x (k_1 \varrho_1(t, \xi) + k_2 \varrho_2(t, \xi)) d\xi \right\}. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Dans ce modèle l'axe des x est pris le long de la capillaire dans le sens du flux sanguin avec l'entrée en $x = 0$ et la sortie en $x = l$. σ désigne la densité cellulaire maximale $\varrho_1 + \varrho_2$, $k_i \varrho_i$ est le taux de consommation de l'oxygène par les cellules de type i , f est la vitesse du flux sanguin, μ_i est le taux de mortalité des cellules de type i . Il est facile de vérifier que si le taux de croissance $k_i \sigma$ est plus petit que le taux de mortalité μ_i , alors la densité de population $\varrho_i \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$. Les cellules de type i tendent donc vers l'extinction. On supposera alors que $k_i \sigma > \mu_i$.

Il est intéressant de noter ici la présence dans le modèle (2.1) de la variable spatiale x . Cette dépendance spatiale est dû au fait que le taux de croissance dépend en chaque point x de la capillaire, de l'accumulation de la consommation de l'oxygène par les cellules situées en amont du point x .

Le système (2.1) peut être réduit à l'aide d'un changement de variable, à la forme plus simplifiée suivante (cf. Holmåker [61])

$$\begin{cases} \frac{\partial v_1}{\partial t} &= v_1 \left\{ 1 - v_1 - v_2 - \int_0^x (v_1 + \theta v_2) d\xi \right\}, \quad t > 0, \quad x \in [0, L] \\ \frac{\partial v_2}{\partial t} &= \gamma v_2 \left\{ \lambda - v_1 - v_2 - \eta \int_0^x (v_1 + \theta v_2) d\xi \right\}, \quad t > 0, \quad x \in [0, L], \end{cases} \quad (2.2)$$

avec les données initiales

$$v_i(x, 0) = v_{i0}(x), \quad x \in [0, L], \quad i = 1, 2.$$

Dans le système (2.2) v_1 et v_2 sont proportionnelles à ϱ_1 et ϱ_2 respectivement. Les coefficients λ, γ, η et θ sont des constantes positives. Les données initiales $v_{i0}(x)$ sont des fonctions positives mesurables et bornées sur $[0, L]$ tel que $v_{i0}(x) \geq \delta$ pour tout $x \in [0, L]$, où $\delta > 0$ est une constante positive. On notera que le système (2.2) admet comme solutions stationnaires non triviales les fonctions suivantes : $(e^{-x}, 0)$ et $(0, \lambda e^{-\eta \theta x})$. Dans [61], Holmåker a montré le résultat suivant.

Théorème 2.1.1. (Holmåker [61]). *i) Supposons que $\lambda < \min(1, \eta)$, alors il existe $\beta, \omega > 0$*

et un $T > 0$ suffisamment grand tel que :

$$\begin{aligned} |v_1(t, x) - e^{-x}| &\leq \beta e^{-\omega t}, \quad x \in [0, L], \quad t > T, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} v_2(t, x) &= 0, \quad x \in [0, L]. \end{aligned}$$

ii) Si $\lambda > \max(1, \eta)$, alors il existe $\beta', \omega' > 0$ et un $T' > 0$ suffisamment grand tel que

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} v_1(t, x) &= 0, \quad x \in [0, L], \\ |v_2(t, x) - \lambda e^{-\eta \theta x}| &\leq \beta' e^{-\omega' t}, \quad x \in [0, L], \quad t > T'. \end{aligned}$$

Le Théorème 2.1.1 montre que pour certaines valeurs des paramètres du système, l'une des deux populations cellulaires tend vers l'extinction alors que l'autre population se stabilise à sa solution stationnaire (non triviale) correspondante. Ce résultat montre l'impossibilité de la coexistence des deux types d'hépatocytes dans une même capillaire. Ce mécanisme d'exclusion concurrentielle entre les deux types de cellules explique en partie la structure spatiale en zones observée dans le foie.

Une généralisation de ce modèle dans le cas de n enzymes a été décrite par les mêmes auteurs dans le dernier chapitre de leur article (Bass et al. [8] ; p 193). Dans cette partie de la thèse on propose une généralisation de ce modèle dans le cas nonautonome càd lorsque les paramètres du modèle sont dépendants du temps, en considérant le modèle suivant

$$\begin{cases} \frac{\partial u_i}{\partial t} = u_i \left\{ a_i(t) - \sum_{j=1}^n b_{ij}(t) u_j - \sum_{j=1}^n c_{ij}(t) \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right\}, & t > 0, \quad x \in [0, L] \\ u_i(0, x) = u_{0i}(x), & x \in [0, L]. \end{cases} \quad (2.3)$$

On supposera tout au long de ce chapitre que :

- (H1) $a_i(t), b_{ij}(t)$ et $c_{ij}(t)$ sont des fonctions positives, continues et bornées pour $t > 0$, $i, j = 1, \dots, n$.
- (H2) Les données initiales u_{0i} sont positives, mesurables et bornées sur $[0, L]$ tel que $u_{0i}(x) \geq \delta$ pour tout $x \in [0, L]$ et $i = 1, \dots, n$, où $\delta > 0$ est une constante positive.

Le système (2.3) possède une certaine similitude avec les systèmes de type Lotka-Volterra compétitifs nonautonomes (cf. [3-6], [68], [70], [91-92], [111], [118-119]). La particularité de ce système est la présence de la variable spatiale x dans le modèle, on prendra donc comme espace des phases X l'espace des fonctions mesurables et bornées sur $[0, L]$ muni de la norme de la convergence uniforme. Comme tout modèle de dynamique des populations, on s'intéressera à l'extinction, la permanence et la stabilité asymptotique des solutions. En

adaptant les techniques développées par Montes de Oca et Zeeman [91-92] pour des systèmes de type Lotka-Volterra, on établira un critère algébrique simple portant sur les coefficients du système donnant l'extinction des $n - r$ ($r \leq n$) dernières composantes de la solution en tout point de l'intervalle $[0, L]$. En développant une idée de Holmåker [61], on montre dans le cas autonome, càd lorsque les coefficients sont constants, que les solutions permanentes convergent vers leurs solutions stationnaires correspondantes. Dans le cas où $n = 2$, on montrera que les résultats obtenus coïncident avec ceux de Holmåker.

Ce chapitre est organisé comme suit : Dans le paragraphe 2 on montre que le système (2.3) admet une solution positive, unique, globale et bornée. Dans le troisième paragraphe on établit un critère algébrique portant sur les coefficients a_i, b_{ij}, c_{ij} du système (2.3) donnant l'extinction des $n - r$ dernières composantes x_{r+1}, \dots, x_n de la solution. Le dernier paragraphe est consacré au cas autonome. On montre que si la matrice des coefficients compétitifs $(a_{ij})_{i,j=1}^n$ est V-L stable, alors les r premières composantes x_1, \dots, x_r de la solution convergent vers les solutions stationnaires correspondantes. L'exemple donné à la fin du chapitre montre que le Théorème 2.1.1 est un cas particulier des résultats obtenus lorsque $n = 2$.

2.2 Existence et Unicité

Soit X l'espace de Banach des fonctions mesurables et bornées $u : (0, L) \rightarrow \mathbb{R}^n$, muni de la norme de la convergence uniforme et X^+ le cone positif défini par

$X^+ = \{u = (u_1, \dots, u_n) \in X : u_i > 0, i = 1, \dots, n\}$. On dira d'une fonction $u : I_0 \times (0, L) \rightarrow \mathbb{R}^n$, $u = (u_1, \dots, u_n)$, où $I_0 \subset \mathbb{R}_+$ est un intervalle de \mathbb{R}_+ contenant le temps initial $t = 0$, est une solution de (2.3) si $u(t, x)$ est continûment dérivable par rapport à t pour tout x fixé, mesurable par rapport à x pour tout t fixé tel que $\int_0^x u_i(t, \xi) d\xi$, ($i = 1, \dots, n$) soit fini, continue par rapport à t pour tout $x \in (0, L)$ et satisfaisant (2.3).

Soit $f = (f_1, \dots, f_n) : \mathbb{R}_+ \times X \rightarrow X$ la fonction définie par

$$f_i(t, u) = u_i \left\{ a_i(t) - \sum_{j=1}^n b_{ij}(t)u_j - \sum_{j=1}^n c_{ij}(t) \int_0^x u_j(\xi) d\xi \right\}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Considérons le problème de Cauchy suivant

$$\begin{cases} \frac{du}{dt}(t) = f(t, u), & t > 0 \\ u(0) = u_0, \end{cases} \quad (2.4)$$

où $u_0 = (u_{01}, \dots, u_{0n}) \in X^+$. Une solution de (2.4) est une fonction $u : I_0 \rightarrow X$ continûment différentiable sur un certain intervalle I_0 contenant le temps initial $t = 0$ et satisfaisant (2.4). On peut montrer que toute solution du système (2.3) est une solution de (2.4). Puisque la fonction f est continue par rapport à $(t, u) \in \mathbb{R}_+ \times X$ et localement Lipschitzienne par rapport à u , alors d'après le théorème fondamental sur l'existence des solutions des équations différentielles (Coddington & Levinson [21]), le système (2.4) admet une solution locale unique u définie sur un certain intervalle I_0 contenant le temps initial $t = 0$. Désignons par u une telle solution et définissons la fonction à valeurs réelles suivante

$$u(t, x) = (u(t))(x), \quad (2.5)$$

où $t \in I_0$ et $x \in [0, L]$. On veut montrer que $u(t, x)$ définie dans (2.5) est une solution du système (2.3).

Proposition 2.2.1. *La fonction u définie par (2.5) est une solution positive du système (2.3). De plus cette solution est unique et globale.*

Preuve. Il suffit de montrer que $u(t, x)$ est continûment dérivable par rapport à t pour chaque x fixé et satisfait le système (2.3). Soit $x \in [0, L]$ fixé, et considérons l'application linéaire et continue suivante : $p_x : X \rightarrow \mathbb{R}^n$, $u \mapsto u(x)$. On a alors

$$u(t, x) = p_x \circ u(t). \quad (2.6)$$

Comme $p_x \in C^\infty(X; \mathbb{R}^n)$, il s'en suit que $u(t, x)$ est continûment dérivable par rapport à t comme composée de deux fonctions continûments dérивables $t \mapsto u(t)$ et $u \mapsto p_x(u)$. De plus en calculant la dérivée des deux membres de (2.6) on obtient

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \frac{dp_x}{du} \circ \frac{du}{dt}(t) = p_x \circ \frac{du}{dt}(t) = \frac{du}{dt}(t)(x),$$

$u(t, x)$ satisfait donc (2.3). L'unicité de la solution du système (2.4) découle de celle de (2.3). Pour montrer la positivité, écrivons le système (2.3) sous la forme

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = u_i(t, x) f_i(t, x), \quad i = 1, \dots, n$$

où f_i est une fonction continue en t . Puisque $u_{0i} > 0$ on obtient que

$$u_i(t, x) = u_{0i}(x) \exp \left(\int_0^t f_i(s, x) ds \right) > 0, \quad t > 0.$$

Finalement l'inégalité $u_i(t, x) \leq u_{0i}(x) \exp\left(\int_0^t a_i(s)ds\right)$ et les théorèmes de prolongement entraînent que la solution u est définie pour tout $t > 0$. ■

2.3 Extinction

Dans cette partie on commence par montrer la bornitude des solutions du système (2.3). Pour cela on utilisera le principe de comparaison. Dans tout le reste de ce chapitre on utilisera les notations suivantes :

$$f^l = \inf_{t>0} f(t), \quad f^m = \sup_{t>0} f(t).$$

Proposition 2.3.1. *Supposons que $b_{ii}^l > 0$, $i = 1, \dots, n$. Alors il existe une constante positive $M_i > 0$ telle que pour toute solution positive $u = (u_1, \dots, u_n)$ du système (2.3) on a*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{x \in (0, L)} u_i(t, x) \leq M_i.$$

De plus si $\lim_{t \rightarrow \infty} a_i(t) = 0$ alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} u_i(t, x) = 0$, $\forall x \in [0, L]$, ($i = 1, \dots, n$) .

Preuve. Puisque les coefficients du système (2.3) sont positifs on a

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} \leq u_i \{a_i(t) - b_{ii}(t)u_i\}, \quad t > 0. \quad (2.7)$$

Soit w_i la solution du problème suivant

$$\begin{cases} \frac{dw_i}{dt} = w_i \{a_i(t) - b_{ii}(t)w_i\}, & t > 0 \\ w_i(0) = \max_{x \in [0, L]} u_{i0}(x). \end{cases}$$

L'inégalité (2.7) et le théorème de comparaison entraînent $u_i(t, x) \leq w_i(t)$ pour tout $t > 0$ et $x \in [0, L]$. D'après le Théorème 1.2.2 il existe une constante $M_i > 0$ tel que $\limsup_{t \rightarrow \infty} w_i(t) \leq M_i$ d'où $\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{x \in (0, L)} u_i(t, x) \leq M_i$.

La seconde partie de la proposition découle directement de la partie *ii)* du Théorème 1.2.2. ■

Soit r ($1 \leq r \leq n$) un entier et considérons l'hypothèse suivante :

(H3) *i) $b_{ii}^l > 0$, $i = 1, \dots, n$.*

ii) Pour tout entier $k > r$ il existe un $i_k < k$ tel que :

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} a_{i_k}(t) > 0, \quad \liminf_{t \rightarrow +\infty} b_{i_k j}(t) > 0, \quad \liminf_{t \rightarrow +\infty} c_{i_k j}(t) > 0, \quad j = 1, \dots, k.$$

et

$$\begin{aligned}\liminf_{t \rightarrow +\infty} \frac{a_k(t)}{a_{i_k}(t)} &< \liminf_{t \rightarrow +\infty} \frac{b_{kj}(t)}{b_{i_{kj}}(t)}, \quad j = 1, \dots, k, \\ \liminf_{t \rightarrow +\infty} \frac{a_k(t)}{a_{i_k}(t)} &< \liminf_{t \rightarrow +\infty} \frac{c_{kj}(t)}{c_{i_{kj}}(t)}, \quad j = 1, \dots, k.\end{aligned}$$

Théorème 2.3.1. Supposons qu'il existe r ($1 \leq r \leq n$) tel que l'hypothèse (H3) est vérifiée.

Alors on a pour tout $i = r+1, \dots, n$:

- a) $\lim_{t \rightarrow \infty} u_i(t, x) = 0, \forall x \in [0, L]$;
- b) $\int_0^L \int_0^\infty u_i(t, x) dt dx < \infty$.

De plus la convergence en a) est exponentielle dans X .

Preuve. La preuve se fait par récurrence sur k . Montrons d'abord que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u_n(t, x) = 0, \quad \int_0^\infty u_n(s, x) ds < \infty, \quad \forall x \in (0, L).$$

De (H3)/(ii) ils existent des réels positifs $T_n, \alpha_n, \eta_n, \epsilon_n > 0$ pour lesquels

$$a_{i_n}(t) > \eta_n, \quad b_{i_n j}(t) > \eta_n, \quad c_{i_n j}(t) > \eta_n, \quad j = 1, \dots, n$$

et

$$\frac{a_n(t)}{a_{i_n}(t)} < \alpha_n - \epsilon_n, \quad \frac{b_{n_j}(t)}{b_{i_n j}(t)} > \alpha_n, \quad \frac{c_{n_j}(t)}{c_{i_n j}(t)} > \alpha_n,$$

pour tout $t \geq T_n$, $j = 1, \dots, n$. Ceci entraîne que

$$\begin{aligned}a_n(t) - \alpha_n a_{i_n}(t) &< -\epsilon_n \eta_n =: -\delta_n, \\ \alpha_n b_{i_n j}(t) - b_{n_j}(t) &< 0, \\ \alpha_n c_{i_n j}(t) - c_{n_j}(t) &< 0,\end{aligned} \tag{2.8}$$

pour tout $t \geq T_n$ et $j = 1, \dots, n$. Définissons la fonction suivante

$$V_n(t, x) = u_n(u_{i_n})^{-\alpha_n}, \quad t > 0, \quad x \in [0, L].$$

De l'hypothèse (H2) et la première équation du système (2.3) il s'en suit que

$$\begin{aligned}u_{i_n}(t, x) &= u_{0 i_n}(x) \\ &\times \exp \left(\int_0^t \left[a_{i_n}(s) - \sum_{j=1}^n b_{i_n j}(s) u_j - \sum_{j=1}^n c_{i_n j}(s) \int_0^x u_j(s, \xi) d\xi \right] ds \right) \\ &\geq \delta \exp \left(- \sum_{j=1}^n \|b_{i_n j}\|_X M_j t - \sum_{j=1}^n L \|c_{i_n j}\|_X M_j t \right) =: \delta'_{i_n} > 0,\end{aligned} \tag{2.9}$$

où la constante δ'_{i_n} est indépendante de x . La fonction V_n est donc définie continue et dérivable par rapport à t pour tout x fixé. En calculant la dérivé de $V_n(t, x)$ par rapport à t et en utilisant (2.3) on obtient

$$\frac{\partial V_n}{\partial t} = -\alpha_n (u_{i_n})_t (u_{i_n})^{-\alpha_n - 1} u_n + (u_{i_n})^{-\alpha_n} (u_n)_t = V_n(t, x) \\ \times \left\{ (a_n - \alpha_n a_{i_n}) + \sum_{j=1}^n (\alpha_n b_{i_n j} - b_{n j}) u_j + \sum_{j=1}^n (\alpha_n c_{i_n j} - c_{n j}) \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right\}.$$

Les inégalités (2.8) impliquent

$$\frac{\partial V_n}{\partial t} \leq -\delta_n V_n(t, x); \quad t \geq T_n, \quad x \in [0, L].$$

Le Lemme de Gronwall appliqué à cette dernière inégalité donne

$$V_n(t, x) \leq V_n(T_n, x) \exp(-\delta_n(t - T_n)), \quad \text{pour } t \geq T_n.$$

On déduit de (2.9) que $V_n(T_n, x) \leq M_n (\delta'_{i_n})^{-\alpha_n} =: \delta_n^*$, où δ_n^* est indépendant de x , d'où

$$V_n(t, x) \leq \delta_n^* \exp(-\delta_n(t - T_n)).$$

En revenant à u_n , il apparaît que

$$u_n(t, x) \leq (M_{i_n})^{\alpha_n} \delta_n^* \exp(-\delta_n(t - T_n)) = R_n \exp(-\delta_n(t - T_n)), \quad (2.10)$$

pour tout $t \geq T_n$ et $x \in [0, L]$. L'inégalité (2.10) entraîne alors que $\lim_{t \rightarrow +\infty} u_n(t, x) = 0$, pour tout $x \in [0, L]$. Finalement en intégrant les deux membres de (2.10) sur $(T_n, +\infty)$ on conclut que

$$\int_{T_n}^{+\infty} u_n(t, x) dt \leq C_n,$$

pour tout $x \in [0, L]$ où C_n est indépendant de x .

Supposons qu'on a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u_i(t, x) = 0 \quad \text{et} \quad \int_0^\infty u_i(s, x) ds < C, \quad (2.11)$$

pour tout $i > k$, où C est indépendant de x . On veut montrer que $\lim_{t \rightarrow \infty} u_k(t, x) = 0$ et $\int_0^\infty u_k(s) ds < \infty$. En utilisant l'hypothèse (H3) une deuxième fois, il existe $i_k < k$,

$\alpha_k > 0$ et $\delta_k > 0$ tels que

$$\begin{aligned} a_k(t) - \alpha_k a_{i_k}(t) &< -\delta_k, \\ \alpha_k b_{i_k j}(t) - b_{k j}(t) &< 0, \\ \alpha_k c_{i_k j}(t) - c_{k j}(t) &< 0, \end{aligned} \quad (2.12)$$

où $j = 1, \dots, k$ et $t > T_k$. Considérons la fonction $V_k(t, x) = u_k(u_{i_k})^{-\alpha_k}$ pour $x \in [0, L]$ et $t > 0$. On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial V_k}{\partial t} = & V_k(t, x) \times (a_k - \alpha_k a_{i_k}) + V_k(t, x) \times \left(\sum_{j=1}^k (\alpha_k b_{i_k j} - b_{k j}) u_j \right) \\ & + V_k(t, x) \times \left\{ \sum_{j=1}^k (\alpha_k c_{i_k j} - c_{k j}) \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi + f_k(t, x) \right\}, \end{aligned} \quad (2.13)$$

où $f_k(t, x)$ est définie par

$$f_k(t, x) = \sum_{j=k+1}^n (\alpha_k b_{i_k j} - b_{k j}) u_j + \sum_{j=k+1}^n (\alpha_k c_{i_k j} - c_{k j}) \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi.$$

Les inégalités (2.12) et (2.13) assurent que

$$\frac{\partial V_k}{\partial t} \leq V_k \{-\delta_k + f_k(t, x)\}. \quad (2.14)$$

D'un autre coté l'hypothèse de récurrence (2.11) fournit

$$\begin{aligned} \int_{T_k}^t |f_k(s, x)| ds &\leq \sum_{j=k+1}^n (\alpha_k \|b_{i_k j}\|_X + \|b_{k j}\|_X) \int_{T_k}^t u_j ds + \\ &\quad + \sum_{j=k+1}^n (\alpha_k \|c_{i_k j}\|_X + \|c_{k j}\|_X) \int_{T_k}^t \int_0^x u_j d\xi ds \\ &< \beta_k, \end{aligned} \quad (2.15)$$

où β_k est indépendant de t et x . Il s'en suit des inégalités (2.14), (2.15) et le Lemme de Gronwall que

$$V_k(t, x) \leq V_k(T_k, x) \exp(-\delta_k(t - T_k) + \beta_k), \quad t \geq T_k.$$

D'où

$$u_k(t, x) \leq R_k \exp(-\delta_k(t - T_k) + \beta_k), \quad t \geq T_k.$$

Finallement on obtient

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u_k(t, x) = 0 \quad \text{et} \quad \int_0^L \int_0^{+\infty} u_k(t, x) dt dx < \infty,$$

ceci complète la preuve du théorème. ■

Corollaire 2.3.1. *Supposons qu'il existe un entier r ($1 \leq r \leq n$) tel que :*

(H3)' $b_{ii}^l > 0$, ($1 \leq i \leq n$) et à chaque $k > r$ correspond un $i_k < k$ tel que $a_{i_k}^l > 0$, $b_{i_k j}^m > 0$, $c_{i_k j}^m > 0$ et

$$\frac{a_k^m}{a_{i_k}^l} < \frac{b_{kj}^l}{b_{i_k j}^m}, \quad j = 1, \dots, k, \quad (2.16)$$

$$\frac{a_k^m}{a_{i_k}^l} < \frac{c_{kj}^l}{c_{i_k j}^m}, \quad j = 1, \dots, k. \quad (2.17)$$

Alors pour toute solution positive $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ les composantes x_{r+1}, \dots, x_n tendent vers l'extinction exponentiellement dans X .

Remarque 2.3.1. Notons que si l'un des deux coefficients $b_{i_k j}^m$ ou $c_{i_k j}^m$ s'annule, la conclusion du Théorème 2.3.1 reste vraie puisque les inégalités (2.12) sont satisfaites.

Remarque 2.3.2. Si $c_{ij} \equiv 0$, $i, j = 1, \dots, n$, alors le système (2.3) se réduit au système de Lotka-Volterra nonautonome suivant :

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = u_i \left\{ a_i(t) - \sum_{j=1}^n b_{ij}(t) u_j \right\}.$$

Si (2.16) est vérifiée alors les composantes x_{r+1}, \dots, x_n de toute solution positive tendent vers l'extinction lorsque $t \rightarrow +\infty$. Ce résultat qui est ici un cas particulier du Théorème 2.3.1 a été prouvé par Ahmad [3].

2.4 Stabilité Asymptotique dans le Cas Autonome

Ce paragraphe est consacré à la version autonome du système (2.3) càd le système à coefficients constants suivant :

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = u_i \left\{ a_i - \sum_{j=1}^n b_{ij} u_j - \sum_{j=1}^n c_{ij} \int_0^x u_j d\xi \right\}, \quad 1 \leq i \leq n, \quad t > 0. \quad (2.18)$$

On supposera tout au long de cette partie que les coefficients $a_i, b_{ij}, c_{ij}, i, j = 1, \dots, n$ sont positifs. Dans le paragraphe 3 on a montré que si l'hypothèse (H3)' a lieu, les composantes x_{r+1}, \dots, x_n de toute solution positive tendent vers 0 en tout point de $[0, L]$ lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Dans cette partie on cherche à établir des conditions suffisantes sur les coefficients du système (2.18) pour que les r premières composantes u_1, \dots, u_r convergent vers leurs solutions stationnaires (non triviales) correspondantes. Désignons par $u^* = (u_1^*, \dots, u_n^*)^T$ la solution stationnaire associée au système (2.18). Si l'hypothèse (H3)' a lieu alors $x_{r+1}, \dots, x_n \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, d'où $u_{r+1}^* \equiv \dots \equiv u_n^* \equiv 0$. On ne s'intéressera donc qu'aux premières composantes u_1^*, \dots, u_r^* . Dans ce cas u_1^*, \dots, u_r^* vérifient le système stationnaire suivant

$$a_i - \sum_{j=1}^r b_{ij} u_j^*(x) - \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_0^x u_j^*(\xi) d\xi = 0, \quad x \in [0, L], \quad 1 \leq i \leq r. \quad (2.19)$$

Définissons les deux matrices suivantes $B = (b_{ij})_{i,j=1}^r$ et $C = (c_{ij})_{i,j=1}^r$. La proposition suivante assure l'existence d'une solution stationnaire pour le système (2.19).

Proposition 2.4.1. *Supposons qu'il existe r ($1 \leq r \leq n$) tel que :*

- i) *La matrice B est inversible, les éléments non diagonaux de la matrice $B^{-1}C$ sont non positifs.*
- ii) *$a_i > \sum_{j=1}^r \frac{b_{ij}}{b_{jj}} a_j$, pour tout $i = 1, \dots, r$.*

Alors le système stationnaire (2.19) admet une solution positive unique $u_i^ > 0$ ($1 \leq i \leq r$). De plus cette solution est continue et bornée sur $[0, L]$.*

Preuve. Il est facile de vérifier que le système (2.19) est équivalent au système suivant

$i = 1, \dots, n$:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^r b_{ij} (u_j^*)_x(x) + \sum_{j=1}^r c_{ij} u_j^*(x) = 0, & 0 < x \leq L \\ \sum_{j=1}^r b_{ij} u_j^*(0) = a_i, \end{cases}$$

qu'on peut écrire sous la forme matricielle suivante :

$$\begin{cases} (u^*)_x + B^{-1}Cu^* = 0, & 0 < x \leq L \\ u^*(0) = B^{-1}A, \end{cases} \quad (2.20)$$

où $u^* = (u_1^*, \dots, u_r^*)^T$ et $(u^*)_x$ désigne la dérivée de u^* par rapport à x . Les théorèmes d'existences et d'unicité des systèmes différentiels ordinaires (cf. [21]) entraînent l'existence d'une solution unique u^* de (2.20). L'hypothèse ii) de la Proposition 2.4.1 et le Théorème 1.1.2 impliquent que $B^{-1}A > 0$, d'où $u^*(0) > 0$. Le théorème de positivité

des solutions des systèmes linéaires (Théorème 1.1.3) implique $u^*(x) > 0$ pour tout $x \in [0, L]$. ■

Soit r ($1 \leq r \leq n$) un entier et considérons l'hypothèse suivante :

(H4) *i)* A chaque entier $k > r$ correspond un $i_k < k$ tel que $a_{i_k} > 0$, $b_{i_k j} > 0$, $c_{i_k j} > 0$ et

$$\frac{a_k}{a_{i_k}} < \frac{b_{kj}}{b_{i_k j}}, \quad \frac{a_k}{a_{i_k}} < \frac{c_{kj}}{c_{i_k j}}, \quad j = 1, \dots, k.$$

ii) $a_i > \sum_{j=1}^r \frac{b_{ij}}{b_{jj}} a_j$, pour tout $i = 1, \dots, r$.

iii) La matrice B est V-L stable, inversible avec une matrice inverse $B^{-1} = (\beta_{ij})_{r \times r}$ telles que $\beta_{ij} \leq 0$ pour $i \neq j$ et $\beta_{ii} > 0$ pour tout $i = 1, \dots, r$.

iv) La matrice C est diagonale.

On a alors le théorème suivant :

Théorème 2.4.1. *Supposons qu'il existe un entier r ($1 \leq r \leq n$) tel que l'hypothèse (H4) est vérifiée. Alors il existe des constantes $\beta, \omega > 0$ et un $T > 0$ suffisamment grand tels que pour toute solution positive $u = (u_1, \dots, u_n)$ de (2.18) on a*

$$\sum_{i=1}^r |u_i(t, x) - u_i^*(x)| \leq \beta e^{-\omega t}, \quad t > T, \quad x \in [0, L], \quad (2.21)$$

alors que les composantes u_{r+1}, \dots, u_n tendent vers l'extinction exponentiellement lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Idée de la preuve. Remarquons que si $x = 0$ le système (2.18) se réduit à un système de type Lotka-Volterra dont on dispose d'un critère de permanence (Théorème 1.2.1). Par continuité on montre alors que les solutions de ce système sont permanentes sur un intervalle $(0, x_1)$ de longueur assez petite. L'idée consiste alors de discréteriser l'intervalle $(0, L)$ en N sous-intervalles $I_i = (x_i, x_{i+1})$ de longueur assez petite de sorte qu'on peut passer par récurrence de la permanence sur I_i à la permanence sur I_{i+1} . Enfin en utilisant une fonctionnelle de Lyapunov appropriée dans chacun des sous-intervalles I_i on montre que la solution du système (2.18) converge vers sa solution stationnaire correspondante u^* .

Preuve. Posons

$$\underline{u}_i^* = \min_{x \in [0, L]} u_i^*(x) \text{ et } \bar{u}_i^* = \max_{x \in [0, L]} u_i^*(x). \quad (2.22)$$

D'après l'hypothèse (H4)/(ii)-(iii) et la proposition 2.4.1 on a $\underline{u}_i^* > 0$. Notons par M_i une borne supérieure de u_i (voir Proposition 2.3.1). Étant donné que le système

algébrique $\sum_{j=1}^r b_{ij}x_j = \sum_{j=1}^r b_{ij}\underline{u}_j^*$, $i = 1, \dots, r$, admet une solution positive $x_i = \underline{u}_i^* > 0$, alors par continuité il existe $\delta, \varepsilon > 0$ suffisamment petits tels que le système

$$\sum_{j=1}^r b_{ij}x_j = \sum_{j=1}^r b_{ij}\underline{u}_j^* - \delta \sum_{j=1}^r c_{ij}M_j - \varepsilon \quad (2.23)$$

admet également une solution positive $(x_1^0, \dots, x_r^0)^T \in \text{int } (\mathbb{R}_+^n)$. Divisons l'intervalle $[0, L]$ en N parties $[x_k, x_{k+1}]$, $k = 1, \dots, N$ telles que $x_k - x_{k+1} = \delta$ et $x_N \geq L$. On montre le Théorème 2.4.1 par récurrence sur k . Supposons qu'il existe $\beta_{k-1}, \omega_{k-1} > 0$ et $T_{k-1} > 0$ tels que

$$|u_i(t, x) - u_i^*(x)| \leq \beta_{k-1}e^{-\omega_{k-1}t}, \quad i = 1, \dots, r \quad (2.24)$$

pour tout $t > T_{k-1}$ et $x \in [0, x_{k-1}]$. On veut montrer qu'il existe $\beta_k > \beta_{k-1}, \omega_k > \omega_{k-1}$ et $T_k > T_{k-1}$ tel que $\sum_{i=1}^r |u_i(t, x) - u_i^*(x)| \leq \beta_k e^{-\omega_k t}$ pour tout $t > T_k$ et $x \in [0, x_k]$. Soit $x \in [x_{k-1}, x_k]$ et écrivons que

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} = & u_i \left\{ a_i - \sum_{j=1}^r b_{ij}u_j - \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_0^{x_{k-1}} u_j(t, \xi) d\xi - \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_{x_{k-1}}^x u_j(t, \xi) d\xi \right\} \\ & - u_i \left\{ \sum_{j=r+1}^n b_{ij}u_j + \sum_{j=r+1}^n c_{ij} \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right\}, \end{aligned}$$

pour tout $t > T_{k-1}$. De l'hypothèse (H4)/(i) et le Théorème 2.3.1 il existe deux constantes positives C_1, γ (indépendantes de x) et un temps T' suffisamment grand tels que

$$\sum_{j=r+1}^n b_{ij}u_j + \sum_{j=r+1}^n c_{ij} \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \leq C_1 e^{-\gamma t}, \quad (2.25)$$

pour tout $t > T'$ et $x \in [0, L]$. Posons $T'_{k-1} = \max(T_{k-1}, T')$, les inégalités (2.19), (2.24), (2.25) et la définition de \underline{u}_i^* entraînent

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} \geq & u_i \\ & \times \left\{ a_i - \sum_{j=1}^r b_{ij}u_j - \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_0^{x_{k-1}} u_j^*(\xi) d\xi \right. \\ & \left. - \sum_{j=1}^r c_{ij}x_{k-1}\beta_{k-1}e^{-\omega_{k-1}t} - \delta \sum_{j=1}^r c_{ij}M_j - C_1 e^{-\gamma t} \right\} \end{aligned}$$

$$\geq u_i \left\{ \sum_{j=1}^r b_{ij} \underline{u}_j^* - \delta \sum_{j=1}^r c_{ij} M_j - \sum_{j=1}^r c_{ij} x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} - \sum_{j=1}^r b_{ij} u_j - C_1 e^{-\gamma t} \right\},$$

pour tout $t > T'_{k-1}$. Choisissons $T_k > T'_{k-1}$ suffisamment grand pour lequel

$$\sum_{j=1}^r c_{ij} x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} + C_1 e^{-\gamma t} < \varepsilon,$$

pour tout $t > T_k$, où ε est définie dans (2.23). On obtient alors

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} \geq u_i \left\{ \sum_{j=1}^r b_{ij} \underline{u}_j^* - \delta \sum_{j=1}^r c_{ij} M_j - \varepsilon - \sum_{j=1}^r b_{ij} u_j \right\}, \quad (2.26)$$

pour tout $t > T_k$ et $x \in [x_{k-1}, x_k]$. D'après l'inégalité (2.9) il existe $\delta'_i > 0$ indépendant de x tel que $u_i(T_k, x) \geq \delta'_i$ pour tout $x \in [0, L]$. L'hypothèse (H4) et le Théorème 1.2.1 entraînent alors que les solutions u_i sont uniformément permanentes pour $i = 1, \dots, r$. Il existe alors $\alpha'_k > 0$ (indépendant de x) tel que

$$u_i(t, x) > \alpha'_k, \quad 1 \leq i \leq r, \quad t > T_k, \quad x \in [x_{k-1}, x_k]. \quad (2.27)$$

Définissons maintenant la fonctionnelle de Lyapunov suivante

$$V(t) = \sum_{i=1}^r d_i \int_{x_{k-1}}^{x_k} \left\{ (u_i - u_i^*) - u_i^* \ln \left(\frac{u_i}{u_i^*} \right) \right\} dx,$$

et posons $w_i(t, x) = u_i(t, x) - u_i^*(x)$. Comme la fonction

$$f(v, v_0) = \frac{\left(v - v_0 - v_0 \ln \left(\frac{v}{v_0} \right) \right)}{(v - v_0)^2}, \quad v \neq v_0, \quad v > 0, \quad v_0 > 0,$$

est décroissante par rapport à v pour tout v_0 fixé et décroissante par rapport à v_0 pour tout v fixé et $u_i > \alpha'_k$ pour tout $t > T_k$, on a

$$0 < f(M_i, \bar{u}_i^*) \leq f(u_i, u_i^*) \leq f(\alpha'_k, \underline{u}_i^*).$$

Cette dernière inégalité implique l'existence de constantes positives c_k dépendantes de

α'_k et $d > 0$ telles que

$$d \sum_{i=1}^r \gamma_i w_i^2 \leq \sum_{i=1}^r d_i \left\{ (u_i - u_i^*) - u_i^* \ln \left(\frac{u_i}{u_i^*} \right) \right\} \leq c_k \sum_{i=1}^r \gamma_i w_i^2, \quad t > T_k, \quad (2.28)$$

où γ_i est donné dans la définition de la V-L stabilité. Intégrant les trois membres de (2.28) sur (x_{k-1}, x_k) on obtient

$$d \sum_{i=1}^r \gamma_i \int_{x_{k-1}}^{x_k} w_i^2 dx \leq V(t) \leq c_k \sum_{i=1}^r \gamma_i \int_{x_{k-1}}^{x_k} w_i^2 dx. \quad (2.29)$$

En calculant la dérivée de $V(t)$ par rapport à t le long des solutions u_i on a

$$\begin{aligned} V'(t) = & \sum_{i=1}^r \int_{x_{k-1}}^{x_k} d_i (u_i - u_i^*) \left\{ a_i - \sum_{j=1}^r b_{ij} u_j - \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right\} dx \\ & - \sum_{i=1}^r \int_{x_{k-1}}^{x_k} d_i (u_i - u_i^*) \left\{ \sum_{j=r+1}^n b_{ij} u_j + \sum_{j=r+1}^n c_{ij} \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right\} dx. \end{aligned}$$

En utilisant la définition de u_i^* et puisque la matrice $C = (c_{ij})_{i,j=1}^r$ est diagonale on obtient

$$\begin{aligned} V'(t) \leq & - \int_{x_{k-1}}^{x_k} \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r d_i b_{ij} (u_i - u_i^*) (u_j - u_j^*) dx \\ & - \sum_{i=1}^r d_i c_{ii} \int_{x_{k-1}}^{x_k} (u_i - u_i^*) \int_0^{x_{k-1}} (u_i - u_i^*) d\xi - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^r d_i c_{ii} \left(\int_{x_{k-1}}^{x_k} (u_i - u_i^*) d\xi \right)^2 \\ & - \int_{x_{k-1}}^{x_k} \sum_{i=1}^r d_i (u_i - u_i^*) \left(\sum_{j=r+1}^n b_{ij} u_j \right) dx \\ & - \int_{x_{k-1}}^{x_k} \sum_{i=1}^r d_i (u_i - u_i^*) \left(\sum_{j=r+1}^n c_{ij} \int_0^x u_j(t, \xi) d\xi \right) dx. \end{aligned}$$

Les inégalités (2.24), (2.25) et la définition de la V-L stabilité assurent que

$$\begin{aligned} V'(t) \leq & - \sum_{i=1}^r \gamma_i \|u_i - u_i^*\|_{L^2(x_{k-1}, x_k)}^2 + \sum_{i=1}^r d_i c_{ii} \delta K_i x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} \\ & + \delta \sum_{i=1}^r d_i K_i C_1 e^{-\gamma t}, \end{aligned}$$

où K_i est tel que $|u_i - u_i^*| \leq K_i$ pour tout $x \in [0, L]$ et $t > T_k$. En utilisant le membre

droit de (2.29)

$$V'(t) \leq -\frac{1}{c_k} V(t) + \sum_{i=1}^r d_i c_{ii} \delta K_i x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} + \delta \sum_{i=1}^r d_i K_i C_1 e^{-\gamma t}.$$

Par le Lemme de Gronwall et le membre gauche de (2.29) il s'en suit qu'il existe $C', \omega' > 0$ tels que

$$\|u_i - u_i^*\|_{L^2(x_{k-1}, x_k)}^2 \leq C' e^{-\omega' t}, \quad t > T_k, \quad 1 \leq i \leq r. \quad (2.30)$$

Définissons ensuite la fonction

$$W(t, x) := \sum_{i=1}^r d_i \left\{ (u_i - u_i^*) - u_i^* \ln \left(\frac{u_i}{u_i^*} \right) \right\}, \quad x \in (0, L), \quad t > 0. \quad (2.31)$$

En dérivant la fonction $W(t)$ par rapport à t on obtient en utilisant une seconde fois la V-L stabilité et (2.25)

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial t} &\leq -\sum_{i=1}^r \gamma_i (u_i - u_i^*)^2 + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} \int_0^{x_{k-1}} |u_i - u_i^*| dx \\ &\quad + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} \int_{x_{k-1}}^x |u_i - u_i^*| dx + \sum_{i=1}^r d_i K_i C_1 e^{-\gamma t}, \end{aligned}$$

où $t > T_k$. Utilisant le membre droit de (2.29), (2.24) et l'inégalité de Hölder on arrive à

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial t} &\leq -\frac{1}{c_k} W(t, x) + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} \\ &\quad + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} \sqrt{\delta} \|u_i - u_i^*\|_{L^2(x_{k-1}, x_k)} + \sum_{i=1}^r d_i K_i C_1 e^{-\gamma t}. \end{aligned}$$

Ceci donne avec (2.30)

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial t} &\leq -\frac{1}{c_k} W(t, x) + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} \\ &\quad + \sum_{i=1}^r d_i K_i c_{ii} \sqrt{\delta C'} e^{-\frac{1}{2}\omega' t} + \sum_{i=1}^r d_i K_i C_1 e^{-\gamma t}. \end{aligned}$$

Appliquant le Lemme de Gronwall à cette dernière inégalité on arrive à

$$W(t, x) \leq C'' e^{-\omega'' t}, \quad (2.32)$$

pour tout $t > T_k$ et $x \in [x_{k-1}, x_k]$ où C'' et ω'' sont des constantes positives. Les

inégalités (2.32) et le membre gauche de (2.28) entraînent

$$\sum_{i=1}^r \gamma_i w_i^2 \leq \frac{C''}{d} e^{-\omega'' t}.$$

Finalement, on peut choisir $\beta_k > \beta_{k-1}$ et $\omega_k < \omega_{k-1}$ tels que

$$\sum_{i=1}^r |w_i| \leq \beta_k e^{-\omega_k t},$$

pour $t > T_k$ et $x \in [x_{k-1}, x_k]$.

Le cas $k = 1$ résulte du fait que u_i est permanente sur $[0, x_1]$, pour x_1 suffisamment petit. Ceci complète la preuve du théorème. ■

Proposition 2.4.2. *Supposons qu'il existe un entier r ($1 \leq r \leq n$) tel que :*

- i) *La matrice B est diagonale.*
- ii) *$a_i > L \sum_{j=1}^r \frac{a_j}{b_{jj}} c_{ij}$, pour tout $i = 1, \dots, r$.*

Alors le système (2.19) admet une solution positive et unique $u_i^(x) > 0$, pour tout $x \in [0, L]$, et $i = 1, \dots, n$.*

Preuve. Puisque la matrice $B = \text{diag}(b_{11}, \dots, b_{rr})$ est diagonale, le système (2.19) prend la forme suivante

$$b_{ii} u_i^*(x) + \sum_{j=1}^r c_{ij} \int_0^x u_j^* d\xi = a_i, \quad x \in [0, L], \quad 1 \leq i \leq r. \quad (2.33)$$

Définissons l'ensemble suivant

$$X = \left\{ z = (z_1, \dots, z_r)^T \in C([0, L]; \mathbb{R}^r) : 0 \leq z_i(x) \leq \frac{a_i}{b_{ii}}, \quad x \in [0, L] \right\}$$

et l'opérateur $A : C([0, L]; \mathbb{R}^r) \rightarrow C([0, L]; \mathbb{R}^r)$, $Az = (A_1 z, \dots, A_r z)$ par

$$A_i z(x) = \frac{a_i}{b_{ii}} - \frac{1}{b_{ii}} \int_0^x \sum_{j=1}^r c_{ij} z_j(\xi) d\xi, \quad x \in [0, L], \quad 1 \leq i \leq r.$$

On peut vérifier que X est une partie fermée, bornée et convexe dans $C([0, L]; \mathbb{R}^r)$ et que A est un opérateur borné sur $C([0, L]; \mathbb{R}^r)$. Soit $z \in X$, alors $A_i z(x) \leq \frac{a_i}{b_{ii}}$, en

utilisant la condition *ii)* de la Proposition 2.4.2 on obtient

$$A_i z \geq \frac{a_i}{b_{ii}} - \frac{1}{b_{ii}} \int_0^x \sum_{j=1}^r c_{ij} \frac{a_j}{b_{jj}} d\xi = a_i - L \sum_{j=1}^r \frac{a_j}{b_{jj}} c_{ij} > 0, \quad (2.34)$$

d'où $Az \in X$. Comme A est un opérateur compact et l'ensemble X est fermé, borné et convexe, alors d'après le Théorème de Schauder A admet un point fixe $u^* \in X$ càd que $Au^* = u^*$. u^* est donc une solution de (2.33). De plus on a d'après (2.34)

$$\begin{aligned} u_i^*(x) &= (A_i u_i^*)(x) = \frac{a_i}{b_{ii}} - \frac{1}{b_{ii}} \int_0^x \sum_{j=1}^r c_{ij} u_j^*(\xi) d\xi \\ &\geq a_i - L \sum_{j=1}^r \frac{a_j}{b_{jj}} c_{ij} > 0, \end{aligned}$$

pour tout $x \in [0, L]$. u^* est donc positive. L'unicité de la solution du système (2.33) découle directement de la Proposition 2.4.1. ■

Le théorème suivant complète le Théorème 2.4.1.

Théorème 2.4.2. *Supposons qu'il existe un entier r ($1 \leq r \leq n$) tel que :*

(H4)' i) *A chaque $k > r$ correspond un $i_k < k$ tel que $a_{i_k} > 0$, $b_{i_k j} > 0$, $c_{i_k j} > 0$ et*

$$\frac{a_k}{a_{i_k}} < \frac{b_{kj}}{b_{i_k j}}, \quad \frac{a_k}{a_{i_k}} < \frac{c_{kj}}{c_{i_k j}} \quad j = 1, \dots, k.$$

ii) $a_i > L \sum_{j=1}^r \frac{a_j}{b_{jj}} c_{ij}$ pour tout $i = 1, \dots, r$.

iii) La matrice $B = \text{diag}(b_{11}, \dots, b_{rr})$ est diagonale, la matrice C est symétrique et définie positive.

Alors ils existent $\bar{\beta}, \bar{\omega} > 0$ et un temps $\bar{T} > 0$ suffisamment grand tels que

$$\sum_{i=1}^r |u_i(t, x) - u_i^*(x)| \leq \bar{\beta} e^{-\bar{\omega}t}, \quad t > \bar{T}, \quad x \in [0, L],$$

de plus les composantes u_{r+1}, \dots, u_n tendent vers l'extinction lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Preuve. La preuve de ce théorème est essentiellement la même que celle du Théorème 2.4.1 avec quelques changements mineurs. Comme la matrice $B = \text{diag}(b_{11}, \dots, b_{rr})$ est diagonale, l'inégalité (2.26) se réduit à l'équation logistique. Choisissons δ et ϵ suffisamment petits, il existe d'après le Théorème 1.2.2, $\alpha''_k > 0$ tel que $u_i > \alpha''_k$ ($1 \leq i \leq r$) pour $t > T_{k-1}$ et $x \in [x_{k-1}, x_k]$. Posons $T_k = \max(T_{k-1}, T')$, où T' est le

même que celui dans (2.25). Considérons la fonctionnelle de Lyapunov suivante

$$V(t) = \sum_{j=1}^r \int_{x_{k-1}}^{x_k} \left\{ (u_i - u_i^*) - u_i^* \ln \left(\frac{u_i}{u_i^*} \right) \right\} dx,$$

en procédant comme dans la preuve du Théorème 2.4.1, en utilisant l'inégalité (2.25) le fait que $\sum_{j=1}^r c_{ij} \xi_i \xi_j \geq 0$ et l'inégalité (2.24) on obtient

$$\begin{aligned} V'(t) &\leq - \sum_{i=1}^r b_{ii} \int_{x_{k-1}}^{x_k} (u_i - u_i^*)^2 dx \\ &+ \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^r c_{ij} (\int_0^{x_{k-1}} |u_i - u_i^*| d\xi) (\int_0^{x_{k-1}} |u_j - u_j^*| d\xi) + \delta \sum_{i=1}^r K_i C_1 e^{-\gamma t}, \\ &\leq - \sum_{i=1}^r b_{ii} \int_{x_{k-1}}^{x_k} (u_i - u_i^*)^2 dx + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r c_{ij} x_{k-1}^2 \beta_{k-1}^2 e^{-2\omega_{k-1} t} + \delta \sum_{i=1}^r K_i C_1 e^{-\gamma t}, \end{aligned} \quad (2.35)$$

où $t > T_k$. Comme $f(u_i, u_i^*)$ est monotone décroissante par rapport à chacunes de ses variables, il existe $d' > 0$ et $c'_k > 0$ (dépendant de α''_k) tels que

$$d' \sum_{i=1}^r b_{ii} w_i^2 \leq \sum_{i=1}^r \left\{ (u_i - u_i^*) - u_i^* \ln \left(\frac{u_i}{u_i^*} \right) \right\} \leq c'_k \sum_{i=1}^r b_{ii} w_i^2. \quad (2.36)$$

En intégrant les trois membres de (2.36) sur (x_{k-1}, x_k) on arrive à

$$d' \sum_{i=1}^r b_{ii} \int_{x_{k-1}}^{x_k} w_i^2 dx \leq V(t) \leq c'_k \sum_{i=1}^r b_{ii} \int_{x_{k-1}}^{x_k} w_i^2 dx. \quad (2.37)$$

de (2.35) et le membre droit de (2.37) on déduit que

$$V'(t) \leq - \frac{1}{c'_k} V(t) + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^r c_{ij} x_{k-1}^2 \beta_{k-1}^2 e^{-2\omega_{k-1} t} + \delta \sum_{i=1}^r K_i C_1 e^{-\gamma t}.$$

Finalement en appliquant le Lemme de Gronwall à cette dernière inégalité et en utilisant le membre gauche de (2.37) il apparaît que

$$\|u_i - u_i^*\|_{L^2(x_{k-1}, x_k)}^2 \leq C_2 e^{-\omega_1 t}, \quad t > T_k, \quad 1 \leq i \leq r, \quad (2.38)$$

où C_2 et $\omega_1 > 0$ sont des constantes positives. Définissons $W(t, x)$ comme dans la preuve du Théorème 2.4.1 avec $d_i = 1$. En calculant la dérivé $\frac{\partial W}{\partial t}$, et en tenant compte du fait que la matrice $(b_{ij})_{i,j=1}^r$ est diagonale, on obtient de (2.36), (2.38), (2.24) et l'inégalité

de Hölder

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial t} &\leq -\sum_{i=1}^r b_{ii} (u_i - u_i^*)^2 + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r c_{ij} K_i x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} \\ &\quad + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r c_{ij} K_i \sqrt{L} \|u_j - u_j^*\|_{L^2(x_{k-1}, x_k)} \\ &\leq -\frac{1}{c'_k} W + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r c_{ij} K_i x_{k-1} \beta_{k-1} e^{-\omega_{k-1} t} + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r c_{ij} K_i \sqrt{LC_2} e^{-\frac{1}{2}\omega_1 t}. \end{aligned}$$

En utilisant le Lemme de Gronwall une autre fois et le membre gauche de (2.36), il existe des constantes $\beta_k > \beta_{k-1}$ et $\omega_k < \omega_{k-1}$ tels que $\sum_{i=1}^r |w_i| \leq \beta_k e^{-\omega_k t}$ pour $t > T_k$ et $x \in [x_{k-1}, x_k]$. La conclusion est alors la même que celle du théorème précédent. ■

Le corollaire suivant découle directement du Théorème 2.4.1 en prenant $r = 1$.

Corollaire 2.4.1. *Supposons que pour chaque $k \geq 2$*

$$\frac{a_k}{a_1} < \frac{b_{kj}}{b_{1j}}, \quad \frac{a_k}{a_1} < \frac{c_{kj}}{c_{1j}}, \quad j = 1, \dots, k, \quad (2.39)$$

alors les composantes u_2, \dots, u_n tendent vers l'extinction, alors que $u_1 \rightarrow u_1^(x) = \frac{a_1}{b_{11}} e^{-\frac{c_{11}}{b_{11}} x}$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ uniformément dans X .*

S'il existe une permutation ϕ des indices $\{1, \dots, n\}$ telle que les coefficients a_i, b_{ij}, c_{ij} satisfont (2.39), alors $u_{\phi^{-1}(1)} \rightarrow u_{\phi^{-1}(1)}^$, tandis que les composantes restantes tendent vers l'extinction.*

L'exemple suivant montre que le Théorème 2.1.1 est un cas particulier des résultats obtenus.

Exemple. Revenons au système (2.2). Si $\lambda < \min(1, \eta)$, alors il est clair que l'inégalité (2.39) est vérifiée ($n = 2$) avec $a_1 = 1, b_{11} = 1, c_{11} = 1$, d'où $v_1(t, x) \rightarrow e^{-x}$ et $v_2(t, x) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ pour tout $x \in [0, L]$.

Dans le cas $\lambda > \max(1, \eta)$, la permutation $\phi(1) = 2, \phi(2) = 1$ montre que l'inégalité (2.39) est vérifiée. D'après le Corollaire 2.4.1 on déduit que $v_1(t, x) \rightarrow 0$ et $v_2(t, x) \rightarrow \lambda e^{-\eta \theta x}$, lorsque $t \rightarrow +\infty$ pour tout $x \in [0, L]$.

Remarque. Les Théorèmes 2.4.1 et 2.4.2 sont une généralisation du Théorème 2.1.1 de l'introduction dans le cas d'un modèle à n enzymes. Une autre généralisation du modèle (2.3) serait de considérer le cas où l'intervalle $(0, L)$ est une boule de \mathbb{R}^m ($m \geq 2$). Le problème pourrait être ramené au cas unidimensionnel en considérant par exemple des solutions radiales.

Notons enfin que le modèle (2.3) peut être utilisé pour décrire d'autres types d'interac-

tions de populations par exemple, la croissance de certaines espèces végétales (plantes) situées le long d'une rivière et dont le nutriment est transporté par l'eau.

Chapitre 3

Etude Mathématique d'un Modèle Structuré en Stades à Retard Distribué

3.1 Introduction

Il existe dans la nature certaines espèces (animales ou végétales) qui passent au cours de leurs évolutions par différents stades spécialisés. Par exemple, il est bien connu que chez les populations mammifères chaque espèce passe par deux stades de développements distincts au cours de sa vie. Le premier stade est le stade immature, le second étant le stade mature. Pendant le stade immature cette population est protégée par leurs géniteurs qui leurs procurent nutriment et les protègent de la predation d'autres espèces. Après un certain temps plus ou moins long, cette population immature devient mature et protège à son tour ses propres petits. Le développement de cette population est donc composé de deux stades : immature et mature. Le stade mature se distingue par la capacité de la population à se reproduire.

Différents types de modèles décrivant la dynamique d'une telle population ont été proposé (voir Liu et al [81], Bence & Nisbet [9], Cushing [30]). Ces modèles sont décrits mathématiquement par un système de deux équations différentielles à retards appelés systèmes structurés en stades. Chaque équation décrit la dynamique d'une des deux populations mature ou immature. Le modèle le plus intéressant est celui décrit par Aiello & Freedman [1] dans le cas d'une seule espèce. Dans ce modèle Aiello et Freedman supposent que la population mature a une croissance de type logistique. Le temps de maturation, càd le temps au cours duquel un individu immature passe au stade mature est représenté un retard $\tau > 0$. Le modèle est

décrit par le système à retard suivant

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = \alpha e^{-\gamma\tau}x(t-\tau) - \beta x^2(t), & t > 0 \\ \frac{dy}{dt}(t) = \alpha x(t) - \gamma y(t) - \alpha e^{-\gamma\tau}x(t-\tau), & t > 0, \end{cases} \quad (3.1)$$

où $x(t)$ et $y(t)$ représentent les densités des populations matures et immatures à l'instant t respectivement. Ce modèle est construit à partir des hypothèses suivantes :

- Seules les populations matures peuvent produire des populations immatures, un individu immature qui survit un temps de longueur τ passe au stade mature.
- La croissance de la population immature est proportionnelle à la densité de population mature avec un coefficient α .
- La mortalité de la population immature est proportionnelle à la densité de population immature avec un coefficient γ .
- La population mature a une croissance de type logistique.

τ est appelé le temps de maturation de l'espèce. On associe au système (3.1) les données initiales suivantes :

$$x(t) = \varphi(t) \geq 0, \quad y(t) = \xi(t) \geq 0, \quad -\tau \leq t \leq 0. \quad (3.2)$$

Aiello et Freedman ont montré que le modèle (3.1)-(3.2) admet un point d'équilibre positif et globalement attractif (x^*, y^*) .

Bien que ce modèle décrit assez précisément la dynamique d'une telle population, il n'explique cependant pas la nature oscillatoire de la densité de population observée expérimentalement. Ceci a amené certains auteurs à généraliser le modèle (3.1) pour tenir compte d'autres paramètres tels la compétition entre populations matures, la périodicité de l'environnement ou l'effet de migration des espèces dans un environnement compartimenté. Citons parmi ces travaux ceux de Freedman & Wu [37] qui ont décrit un modèle dans lequel la population se disperse entre plusieurs compartiments dans un environnement compartimenté. Ils ont montré en particulier que l'hétérogénéité de l'environnement peut changer le point d'équilibre, mais n'a aucun effet sur sa stabilité asymptotique globale. Freedman et al. [35] ont construit un modèle dit à «cannibalisme» dans lequel les individus matures entrent en compétition avec leurs propres petits. Aiello et al. [2] ont considéré le cas où le temps de maturation τ dépend lui-même de la densité de population mature.

Liu et al. [81] se sont intéressés au cas de deux espèces compétitives. Cette compétition

se limite uniquement aux individus matures, les immatures étant épargnés de cette compétition. Dans [82] Liu et al ont généralisé ce modèle au cas n -espèces compétitives. Leurs résultats montrent que ces systèmes admettent, sous certaines hypothèses, un point d'équilibre globalement attractif et que le temps de maturation (càd le retard du système) peut affecter la dynamique du modèle. On renvoie le lecteur pour plus de détails à l'article très complet de Liu et al. [80] sur la dynamique des populations structurées en stades.

Tous ces modèles sont construits dans le cas autonome et ne tiennent pas compte de la fluctuation de l'environnement. Pour tenir compte de la variation saisonnière des paramètres liés à l'environnement tels l'humidité, la température, la disponibilité du nutriment etc, on considère généralement des systèmes avec des coefficients périodiques (cf. Kuang [72]). Ce cas a été étudié par Liu & Chen [83], qui ont proposé le modèle suivant

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt}(t) = b_i(t - \tau_i)e^{-\int_{t-\tau_i}^t d_i(s)ds}x_i(t - \tau_i) - x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)x_j(t), & t > 0, \\ \frac{dy_i}{dt}(t) = b_i(t)x_i(t) - d_i(t)y_i(t) - b_i(t - \tau_i)e^{-\int_{t-\tau_i}^t d_i(s)ds}x_i(t - \tau_i), & t > 0. \end{cases} \quad (3.3)$$

x_i et y_i représentent les densités des populations matures et immatures de type i respectivement et τ_i est le temps de maturation de la population i . Dans [83] les auteurs ont établi une série de conditions suffisantes sur les coefficients du système (3.3) pour obtenir la permanence, l'extinction et l'existence d'une solution périodique attractive. Les deux théorèmes suivants résument ces résultats.

Théorème 3.1.1. (Liu & Chen [83]). *Supposons que les coefficients $b_i(t), d_i(t), a_{ij}(t)$ sont des fonctions positives continues et bornées pour $t > 0$.*

i) *Si $b_i^l e^{-d_i^m \tau_i} > \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{a_{ij}^m}{a_{jj}^l} b_j^m e^{-d_j^l \tau_j}$, $i = 1, \dots, n$, alors les solutions positives du système (3.3) sont uniformément permanentes.*

ii) *Supposons de plus que les fonctions b_i, d_i, a_{ij} soient périodiques de même période $\omega > 0$. Si*

$$b_1^l e^{-d_1^m \tau_1} > \sum_{j=2}^n \frac{a_{1j}^m}{a_{jj}^l} b_j^m e^{-d_j^l \tau_j}, \quad \frac{b_1^l e^{-d_1^m \tau_1}}{a_{11}^m} > \frac{b_j^m e^{-d_j^l \tau_j}}{a_{j1}^l}, \quad j = 2, \dots, n,$$

alors pour toute solution positive (x_i, y_i) , du système (3.3) on a $x_i(t) \rightarrow 0$, $y_i(t) \rightarrow 0$, lorsque $t \rightarrow +\infty$ pour tout $i = 2, \dots, n$, alors que $x_1(t) - x^(t) \rightarrow 0$, $y_1(t) - y^*(t) \rightarrow 0$*

lorsque $t \rightarrow +\infty$, où (x^*, y^*) est la solution périodique positive du système suivant

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = b_1(t - \tau_1)e^{-\int_{t-\tau_1}^t d_1(s)ds}x(t - \tau_1) - a_{11}(t)x^2(t), & t > 0 \\ \frac{dy}{dt}(t) = b_1(t)x(t) - d_1(t)y(t) - b_1(t - \tau_1)e^{-\int_{t-\tau_1}^t d_1(s)ds}x(t - \tau_1), & t > 0. \end{cases}$$

Dans le cas autonome on a le résultat suivant.

Théorème 3.1.2. (Liu et al [82]). *Supposons que les coefficients b_i, d_i, a_{ij} du système (3.3) sont des constantes positives. Si*

$$b_i e^{-d_i \tau_i} > \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{a_{ij}}{a_{jj}} b_j e^{-d_j \tau_j}, \quad i = 1, \dots, n,$$

alors le système autonome (3.3) admet un point d'équilibre positif et globalement attractif.

Certains biologistes (Murray [94], May [90]) ont montré que dans la nature l'effet de compétition entre deux populations à un instant donné peut avoir un effet important sur la dynamique de ces populations en des instants postérieurs à l'instant donné. Cet effet du passé de la population sur son présent est appelé réponse de rétroaction ou «feedback response» en anglais. Pour modéliser cet effet de rétroaction, certains auteurs proposent de rajouter au terme compétitif $a_{ij}(t)x_i(t)x_j(t)$ un retard distribué. Volterra [125], Caperon [20], Cushing [25] ont suggéré d'introduire un terme du type $x_i(t) \int_{-\sigma_{ij}}^0 x_j(t+s)dh_{ij}(s)$, qui représente l'interaction entre les espèces x_i et x_j en tenant compte de «l'histoire biologique» de x_j pendant l'intervalle de temps $(t - \sigma_{ij}, t)$. Ce retard distribué sera biologiquement plus réaliste pour modéliser une interaction entre plusieurs populations (voir Gopalsamy & He [47]).

Dans cette partie de la thèse on propose d'introduire dans le système structuré en stades (3.3), une réponse de rétroaction en considérant le système nonautonome structuré en stades suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = b_i(t - \tau_i)e^{-\int_{t-\tau_i}^t d_i(s)ds}x_i(t - \tau_i) - x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)x_j(t), \\ -x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s)dh_{ij}(s), \\ \frac{dy_i}{dt} = b_i(t)x_i(t) - d_i(t)y_i(t) - b_i(t - \tau_i)e^{-\int_{t-\tau_i}^t d_i(s)ds}x_i(t - \tau_i), & t > 0 \end{cases} \quad (3.4)$$

avec les données initiales suivantes

$$x_i(t) = \varphi_i(t), \quad y_i(t) = \xi_i(t), \quad -\tau_i \leq t \leq 0. \quad (3.5)$$

Le système (3.4) peut être considéré comme une généralisation du système (3.3) auquel cas il se réduit lorsque $h_{ij} \equiv C^{te}$, $i, j = 1, \dots, n$. On supposera tout au long de ce chapitre que :

- (H1) Les fonctions b_i, d_i, a_{ij} , ($i, j = 1, \dots, n$) sont positives, continues et bornées sur $(0, +\infty)$, les constantes τ_i , ($i = 1, \dots, n$) sont positives.
- (H2) Les fonctions h_{ij} sont à variations bornées sur $(-\tau, 0)$ où $\tau = \max_{1 \leq i \leq n} \{\tau_i\}$.
- (H3) Les données initiales φ_i, ξ_i sont positives continues et bornées sur $(-\tau_i, 0)$, $i = 1, \dots, n$.

Pour obtenir la continuité et la positivité de y_i on supposera que

$$(H4) \quad y_i(0) = \int_{-\tau_i}^0 b_i(s) \varphi_i(s) e^{-\int_s^0 d_i(u) du} ds, \text{ pour tout } i = 1, \dots, n.$$

Ce chapitre est organisé comme suit : Dans le paragraphe 2 on montre que le système (3.4)-(3.5) admet une solution positive unique et bornée pour tout $t > 0$. Dans le troisième paragraphe on établira deux critères : Le premier donnant la permanence uniforme des solutions et le second l'extinction des $(n-1)$ dernières composantes de la solution du système (3.4). Comme conséquence de ce dernier résultat, on montrera que si les coefficients du système sont des fonctions périodiques ayant la même période alors le système peut admettre une solution périodique globalement attractive. Le quatrième paragraphe est consacré au cas autonome. Le Théorème 3.4.1 nous donne une condition suffisante sur les coefficients du système pour que ce dernier admet un point d'équilibre globalement attractif. Les résultats obtenus dans ce chapitre généralisent les Théorèmes 3.1.1 et 3.1.2 de l'introduction. Une simulation numérique à l'aide du package `dde23` du MATLAB illustre les résultats obtenus. Une interprétation des résultats, ainsi qu'une application à la protection des espèces en voie de disparition sont proposées à la fin du chapitre.

3.2 Préliminaires

Dans ce paragraphe on établit un critère d'existence et d'unicité pour le système (3.4)-(3.5). Commençons d'abord par donner quelques définitions et notations que nous utiliserons

ultérieurement. Posons pour tous $i, j = 1, \dots, n$

$$\begin{aligned} H_{ij}(t) &= \text{Var} (h_{ij} |_{[-\tau, t]}), \\ h_{ij}^-(t) &= \frac{1}{2} (H_{ij} - h_{ij})(t), \\ h_{ij}^+(t) &= \frac{1}{2} (H_{ij} + h_{ij})(t), \end{aligned}$$

où $t \in [-\tau, 0]$, $\tau = \max_{1 \leq i \leq n} \{\tau_i\}$ et $\text{Var} (g |_{[-\tau, t]})$ désigne la variation totale d'une fonction g à variation bornée sur l'intervalle $[-\tau, t]$. On peut vérifier facilement que les fonctions $H_{ij}, h_{ij}^+, h_{ij}^-$ sont non-décroissantes. On a alors des relations précédentes

$$h_{ij}(t) = h_{ij}^+(t) - h_{ij}^-(t), \quad -\tau \leq t \leq 0.$$

Définissons les constantes positives C_{ij}^- et C_{ij}^+ par

$$C_{ij}^+ = \int_{-\tau_j}^0 dh_{ij}^+(s) \geq 0, \quad C_{ij}^- = \int_{-\tau_j}^0 dh_{ij}^-(s) \geq 0, \quad i, j = 1, \dots, n,$$

et désignons par $B_i(t)$ l'expression $b_i(t - \tau_i) e^{- \int_{t-\tau_i}^t d_i(s) ds}$. Le système (3.4) prend alors la forme suivante

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{dx_i}{dt} = B_i(t)x_i(t - \tau_i) - x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)x_j(t) \\ -x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s)dh_{ij}^+(s) + x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s)dh_{ij}^-(s), & t > 0 \\ \frac{dy_i}{dt} = b_i(t)x_i(t) - d_i(t)y_i(t) - B_i(t)x_i(t - \tau_i), & t > 0, \end{array} \right. \quad (3.6)$$

$i = 1, \dots, n$. Désignons par $C_\tau = C([-\tau, 0], \mathbb{R})$ l'espace de Banach défini dans le Chapitre 1 et C l'espace produit $C = \prod_{i=1}^n C_{\tau_i}$ muni de son cône positif $C^+ = \{(\phi_1, \dots, \phi_n) \in C : \phi_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$. Considérons l'hypothèse suivante :

(H5) $a_{ii}^l > \sum_{j=1}^n C_{ij}^-$ pour tout $i = 1, \dots, n$.

Proposition 3.2.1. *Sous les hypothèses (H1)-(H5) le système (3.5)-(3.6) admet une solution positive, unique et bornée (x_i, y_i) , $i = 1, \dots, n$ pour tout $t > 0$.*

Preuve. Définissons la fonction suivante : $f = (f_1, \dots, f_n)$, $f : \mathbb{R}_+ \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$ par

$$\begin{aligned} f_i(t, \phi) = & B_i(t)\phi_i(-\tau_i) - \phi_i(0) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)\phi_j(0) \\ & - \phi_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 \phi_j(s)dh_{ij}^+(s) \\ & + \phi_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 \phi_j(s)dh_{ij}^-(s), \end{aligned}$$

où $t > 0$ et $\phi \in C$. Il est clair que f est continue de $\mathbb{R}_+ \times C$ vers \mathbb{R}^n . De plus en désignant par $D_\phi f_i(t, \phi)$ la différentielle de f_i en ϕ on obtient

$$\begin{aligned} D_\phi f_i(t, \phi)(h) = & B_i(t)h_i(-\tau_i) - h_i(0) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)\phi_j(0) \\ & - \phi_i(0) \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)h_j(0) - \phi_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 h_j(s)dh_{ij}^+(s) \\ & + h_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 \phi_j(s)dh_{ij}^-(s) - h_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 \phi_j(s)dh_{ij}^+(s) \\ & + \phi_i(0) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 h_j(s)dh_{ij}^+(s), \end{aligned}$$

où $h = (h_1, \dots, h_n) \in C$. f est donc continûment différentiable en ϕ . D'après le Théorème 1.3.1 du Chapitre 1, la première équation du système (3.6) admet une solution unique $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$, pour tout $t > 0$. Il s'en suit d'après le théorème fondamental sur l'existence des solutions des équations différentielles ordinaires (cf. [21]) ainsi que l'hypothèse (H4), que la seconde équation du système (3.6) admet également une solution unique $y(t) = (y_1(t), \dots, y_n(t))$, pour tout $t > 0$.

Soit maintenant $\phi_i \in C^+$ tel que $\phi_i(0) = 0$ pour un certain i . Par conséquent $f_i(t, \phi) = B_i(t)\phi_i(-\tau_i) \geq 0$. D'après le Théorème 1.3.3 la solution $x = (x_1, \dots, x_n)$ du système (3.5)-(3.6) satisfait $x_i(t) \geq 0$ pour tout $t > 0$.

On veut maintenant montrer que $x_i(t) > 0$ pour tout $t > 0$ et $i = 1, \dots, n$. D'après l'hypothèse (H3) $\phi_i, \xi_i > 0$ sur $[-\tau_i, 0]$. Supposons qu'il existe un $t_1 > 0$ tel que $x_i(t_1) = 0$ et définissons t_0 comme suit $t_0 = \inf \{t > 0 : x_i(t) = 0\}$, (H3) entraîne que $t_0 > 0$ et $x_i(t_0) = 0$. De la première équation de (3.6) il apparaît que

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt}(t_0) &= B_i(t_0)x_i(t_0 - \tau_i) > 0, \quad \text{si } t_0 > \tau_i \\ \frac{dx_i}{dt}(t_0) &= B_i(t_0)\varphi_i(t_0 - \tau_i) > 0, \quad \text{si } t_0 < \tau_i. \end{aligned}$$

Dans les deux cas $\frac{dx_i}{dt}(t_0) > 0$, ce qui est une contradiction puisque par définition de t_0 on a $\frac{dx_i}{dt}(t_0) \leq 0$.

Montrons maintenant le bornage des solutions du système (3.5)-(3.6). L'hypothèse (H5) permet de définir $M > 0$ tel que

$$M = \max_{1 \leq i \leq n} \left\{ \frac{B_i^m}{a_{ii}^l - \sum_{j=1}^n C_{ij}^-}, \sup_{s \in [-\tau_i, 0]} \varphi_i(s) \right\}.$$

On veut montrer que $x_i(t) \leq M$ pour tout $t > 0$ et $i = 1, \dots, n$. Supposons le contraire. Il existe alors un $\tilde{t} > 0$ et un $i_0 \in \{1, \dots, n\}$ tel que $x_{i_0}(\tilde{t}) = M$, $\frac{dx_{i_0}}{dt}(\tilde{t}) \geq 0$ et $x_i(t) \leq M$ pour tout $t \leq \tilde{t}$ et $i = 1, \dots, n$. On a de (3.6)

$$\begin{aligned} \frac{dx_{i_0}}{dt}(\tilde{t}) &\leq B_{i_0}(\tilde{t})x_{i_0}(\tilde{t} - \tau_{i_0}) - a_{i_0 i_0}(\tilde{t})x_{i_0}^2(\tilde{t}) \\ &\quad + x_{i_0}(\tilde{t}) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(\tilde{t} + s) dh_{i_0 j}^-(s) \\ &\leq M \left\{ B_{i_0}^m - M \left(a_{i_0 i_0}^l - \sum_{j=1}^n C_{i_0 j}^- \right) \right\} < 0, \end{aligned}$$

ce qui est une contradiction. ■

On aura besoin tout au long de ce chapitre du critère de comparaison suivant.

Lemme 3.2.1. *Soient a, b, c et d des constantes positives et x une fonction positive et continue dérivable tel que :*

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) \leq bx(t - \tau) - cx(t) + dx(t) - ax^2(t), & t > 0 \\ x(t) = \varphi(t), & -\tau \leq t \leq 0, \end{cases}$$

où φ est tel que $\varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\} = \{\phi \in C_\tau : \phi > 0\}$. On a

- 1) (i) Si $b > c - d$, alors pour tout $\epsilon > 0$ suffisamment petit, il existe $T_\varepsilon > 0$ tel que $x(t) < \frac{b - c + d}{a} + \varepsilon$ pour tout $t > T_\varepsilon$.
- (ii) De plus si $\frac{dx}{dt}(t) \geq bx(t - \tau) - cx(t) + dx(t) - ax^2(t)$ pour $t > 0$, alors pour tout $\varepsilon > 0$ (suffisamment petit) il existe $T'_\varepsilon > 0$ tel que $x(t) > \frac{b - c + d}{a} - \varepsilon$ pour tout $t > T'_\varepsilon$.
- 2) Si $b < c - d$, alors $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

Preuve. Définissons la fonction suivante $g : \mathbb{R}_+ \times C_\tau \rightarrow \mathbb{R}$ par

$$g(t, \phi) = b\phi(-\tau) - c\phi(0) + d\phi(0) - a\phi(0)^2, \quad (t, \phi) \in \mathbb{R}_+ \times C_\tau,$$

en calculant la différentielle $D_\phi g(t, \phi)(.)$ de g en $\phi \in C_\tau$ on a

$$D_\phi g(t, \phi)(h) = bh(-\tau) - ch(0) + dh(0) - 2a\phi(0)h(0),$$

où $h \in C_\tau$. Montrons que g vérifie les hypothèses du Théorème 1.3.4 :

- (A1) Pour tout $h \geq 0$ et $\phi \in C_\tau$ tel que $\phi(0) = 0$, on a $D_\phi g(t, \phi)(h) = bh(-\tau) \geq 0$.
- (A2) $A(t) = b \neq 0$ est irréductible pour tout $t > 0$.
- (A3) $\eta(-\tau + \varepsilon, t) > 0$, pour ε assez petit.
- (A4) Si $\phi \equiv 0$, d'après le Théorème 1.3.1, l'unique solution de l'équation

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt}(t) = g(t, y_t), & t > 0, \\ y(s) = \phi(s), & s \in (-\tau, 0), \end{cases} \quad (3.7)$$

est $y \equiv 0$.

D'après le Théorème 1.3.4, le semiflow de l'équation (3.7) est monotone. On peut donc appliquer le principe de comparaison (Théorème 1.3.2).

Supposons que (i) est vérifiée et désignons par $x^* = \frac{b-c+d}{a}$ l'unique point d'équilibre positif de (3.7). Soit $\varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$ et désignons par $y(t, \varphi)$ la solution de l'équation (3.7) correspondante. Choisissons ε et L ($0 < \varepsilon < L$) tels que

$$\begin{aligned} \varepsilon < \varphi(s) < L, & \quad s \in [-\tau, 0], \\ b\varepsilon - c\varepsilon + d\varepsilon - a\varepsilon^2 > 0, & \quad bL - cL + dL - aL^2 < 0, \end{aligned} \quad (3.8)$$

et désignons par $y_\varepsilon(t)$ et $y_L(t)$ les solutions de l'équation (3.7) telles que $y_\varepsilon(s) = \varepsilon$, $y_L(s) = L$, $s \in [-\tau, 0]$. Les inégalités (3.8) et le Théorème 1.3.2 entraînent

$$\varepsilon < y_\varepsilon(t) \leq y(t, \varphi) \leq y_L(t) < L, \quad t > 0, \quad (3.9)$$

de plus y_ε et y_L sont respectivement strictement croissante et strictement décroissante. Posons $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_\varepsilon(t) = u_\varepsilon$ et $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_L(t) = u_L$ où $u_\varepsilon \in (0, x^*]$ et $u_L \in [x^*, L)$. Considérons le semiflow autonome $T(t) : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $t \geq 0$ défini par $T(t)\xi = y_\xi(t)$, $\xi \in \mathbb{R}$, où y_ξ désigne la solution de l'équation (3.7) correspondante à la donnée initiale ξ càd $y_\xi(s) = \xi$, $s \in [-\tau, 0]$ et désignons par U l'ensemble compact $U = \{\xi \in \mathbb{R} : u_\varepsilon \leq \xi \leq u_L\}$. Le

Théorème 1.3.2 et les inégalités

$$0 = \frac{du_\varepsilon}{dt} \leq bu_\varepsilon - cu_\varepsilon + du_\varepsilon - au_\varepsilon^2 \geq 0, \quad \frac{du_L}{dt} = 0 \geq bu_L - cu_L + du_L - au_L^2 \leq 0,$$

impliquent $u_\varepsilon \leq y_\xi(t) \leq u_L$, pour tout $t > 0$. D'où $T(t)\xi \in U$, $\forall \xi \in U$ et $t > 0$. U est donc un attracteur pour le semiflow $T(t)$. Comme le seul point d'équilibre de (3.7) contenu dans U est x^* , le Théorème 1.3.8 entraîne que x^* est attractif càd que $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_\xi(t) = \frac{b-c+d}{a}$, $\forall \xi \in (\varepsilon, L)$. L'inégalité (3.9) assure que $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t, \varphi) = \frac{b-c+d}{a}$. Soit maintenant x tel que

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt}(t) &\leq bx(t-\tau) - cx(t) + dx(t) - ax^2(t), \quad t > 0 \\ x(t) &= \varphi(t), \quad -\tau \leq t \leq 0. \end{aligned}$$

D'après le Théorème 1.3.2, $x(t) \leq y(t, \varphi)$, pour tout $t > 0$. Soit $\varepsilon > 0$ assez petit, il existe alors $T_\varepsilon > 0$ tel que

$$y(t, \varphi) < \frac{b-c+d}{a} + \varepsilon, \quad t > T_\varepsilon,$$

on conclut que

$$x(t) \leq y(t, \varphi) < \frac{b-c+d}{a} + \varepsilon,$$

pour tout $t > T_\varepsilon$. De la même manière on montre l'assertion (ii) de la Proposition 3.2.1.

Supposons maintenant que $b-c+d < 0$, et choisissant $L > 0$ tel que $bL - cL + dL - aL^2 < 0$. Si $\xi \in U' = \{\xi \in \mathbb{R} : 0 \leq \xi \leq L\}$ alors le Théorème 1.3.2 entraîne que $0 \leq y_\xi(t) \leq L$, pour tout $t > 0$, d'où $T(t)\xi \in U'$, $t > 0$. U' est donc invariant par le semiflow $T(t)$ de l'équation (3.7), il contient donc, d'après le Théorème 1.3.8 un point d'équilibre attractif. Comme le seul point d'équilibre de l'équation (3.7) contenu dans U' est 0 on déduit que $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_L(t) = 0$, d'où $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$. ■

3.3 Permanence et Extinction

Ce paragraphe est consacré à l'étude de la permanence et l'extinction des solutions du système (3.6). On distinguera le cas périodique du cas non périodique.

3.3.1 Le Cas Non Périodique

Le théorème suivant nous donne une condition suffisante pour obtenir la permanence uniforme des solutions du système (3.6). On commencera d'abord par un lemme qui nous donne le bornage asymptotique des solutions.

Lemme 3.3.1. *Supposons que l'hypothèse (H5) est vérifiée et soit $(\varepsilon^{(k)})_{k \geq 0}$ une suite décroissante telle que $\varepsilon^{(k)} > 0$ pour tout $k \geq 0$ et $\lim_{k \rightarrow +\infty} \varepsilon^{(k)} = 0$. Choisissons $\gamma^{(0)}$ tel que $\gamma^{(0)} > \frac{B_i^m}{a_{ii}^l - \sum_{j=1}^n C_{ij}^-}$, $i = 1, \dots, n$ et définissons la suite suivante pour $i = 1, \dots, n$*

$$\begin{cases} \gamma_i^{(0)} = \gamma^{(0)}, \\ \gamma_i^{(k)} = \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_j^{(k-1)} \right) + \varepsilon^{(k-1)}, \quad k \geq 1. \end{cases} \quad (3.10)$$

Si $\varepsilon^{(0)}$ est suffisamment petit, alors la suite $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ est décroissante en k et converge quand $k \rightarrow +\infty$ vers $\gamma_i > 0$, $i = 1, \dots, n$ où γ_i est l'unique solution de l'équation

$$\gamma_i = \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.11)$$

Preuve. On a de (3.10) pour tout $k \geq 2$ et $i = 1, \dots, n$

$$\gamma_i^{(k)} - \gamma_i^{(k-1)} = \frac{1}{a_{ii}^l} \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \left(\gamma_j^{(k-1)} - \gamma_j^{(k-2)} \right) + \varepsilon^{(k)} - \varepsilon^{(k-1)}. \quad (3.12)$$

Si $\varepsilon^{(0)}$ est assez petit et puisque $\gamma^{(0)} > \frac{B_i^m}{a_{ii}^l - \sum_{j=1}^n C_{ij}^-}$, on a alors

$$\gamma_i^{(1)} - \gamma_i^{(0)} = \frac{1}{a_{ii}^l} \left[B_i^m + \left(\sum_{j=1}^n k_{ij}^m C_{ij}^- - a_{ii}^l \right) \gamma^{(0)} + a_{ii}^l \varepsilon^{(0)} \right] < 0. \quad (3.13)$$

Étant donné que la suite $(\varepsilon^{(k)})_{k \geq 0}$ est décroissante on déduit de (3.12)-(3.13) que la suite $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ est également décroissante pour tout $i = 1, \dots, n$. D'autre part, il est clair de (3.10) et puisque $\gamma^{(0)}, \varepsilon^{(k)} > 0$, que $\gamma_i^{(k)} > 0$ pour tout $k \geq 0$ et $i = 1, \dots, n$. La suite $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ converge donc vers un $\gamma_i \geq 0$, càd que $\lim_{k \rightarrow +\infty} \gamma_i^{(k)} = \gamma_i$, $i = 1, \dots, n$. En prenant la limite dans (3.10) lorsque $k \rightarrow +\infty$ on obtient que γ_i est solution de

l'équation (3.11). Supposons maintenant que pour un certain i_0 , $\gamma_{i_0} = 0$, on aura alors de (3.11) que $B_{i_0}^m = 0$, ce qui est une contradiction. ■

Théorème 3.3.1. *Supposons que les hypothèses (H1)-(H5) sont vérifiées et que*

$$B_i^l > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (3.14)$$

où γ_i est l'unique solution positive de l'équation (3.11). Alors les solutions positives du système (3.6) sont uniformément permanentes.

Preuve. Soit $\varphi \in C$, $\varphi > 0$ et désignons par $x_i(t)$ la solution du système (3.6) correspondante. D'après la Proposition 3.2.1 il existe $M_i > 0$ pour lequel $x_i(t) < M_i$, $i = 1, \dots, n$, $t > 0$. Définissons $\gamma^{(0)}$ par $\gamma^{(0)} = \max_{1 \leq i \leq n} \left(\frac{B_i^m}{a_{ii}^l - \sum_{j=1}^n k_{ij}^m C_{ij}^-}, M_i \right)$. Il existe alors $T_i^{(0)} > 0$ assurant

$$x_i(t) < \gamma^{(0)}, \quad t > T_i^{(0)}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Soit $(\varepsilon^{(k)})_{k \geq 0}$ une suite positive et décroissante tel que $\varepsilon^{(k)} \rightarrow 0$ quand $k \rightarrow +\infty$ et définissons la nouvelle suite $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ par (3.10). On a alors de la première équation de (3.6) ainsi que de la positivité de x_i

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &\leq B_i^m x_i(t - \tau_i) - a_{ii}^l x_i^2(t) + x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s) dh_{ij}^-(s) \\ &\leq B_i^m x_i(t - \tau_i) - a_{ii}^l x_i^2(t) + x_i(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_j^{(0)}, \end{aligned} \quad (3.15)$$

pour tout $t > T_i^{(0)} + \tau$, où $\tau = \max_{1 \leq i \leq n} \{\tau_i\}$. Soit $\varepsilon^{(0)} > 0$ assez petit. Il s'en suit de (3.15) et du Lemme 3.2.1 qu'il existe $T_i^{(1)} > T_i^{(0)} + \tau$ garantissant

$$x_i(t) \leq \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_j^{(0)} \right) + \varepsilon^{(1)} = \gamma_i^{(1)} > 0,$$

pour tout $t > T_i^{(1)}$. En répétons le processus précédent k -fois pour $\varepsilon^{(1)} > \varepsilon^{(2)} > \dots > \varepsilon^{(k)}$, on obtient deux suites $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ et $(T_i^{(k)})_{k \geq 0}$ vérifiant

$$x_i(t) \leq \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_i^{(k-1)} \right) + \varepsilon^{(k)} = \gamma_i^{(k)}, \quad k \geq 1, \quad (3.16)$$

pour tout $t > T_i^{(k)}$. On aura alors de (3.16) que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \gamma_i^{(k)}, \quad (3.17)$$

pour tout $k \geq 0$ et $i = 1, \dots, n$. En prenant la limite dans (3.17) quand $k \rightarrow +\infty$ on obtient d'après le Lemme 3.3.1

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \gamma_i, \quad (3.18)$$

pour tout $i = 1, \dots, n$ où γ_i est la solution de l'équation (3.11). D'après l'hypothèse (3.14) du Théorème 3.3.1, on peut choisir un $\varepsilon > 0$ pour lequel

$$B_i^l - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m(\gamma_j + \varepsilon) - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\gamma_j + \varepsilon) > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.19)$$

L'inégalité (3.18) entraîne l'existence d'un $T_i > 0$ tel que

$$x_i(t) \leq \gamma_i + \varepsilon, \quad t > T_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.20)$$

Posons $T' = \max_{1 \leq i \leq n} T_i$. On a alors de la première équation de (3.6) et (3.20)

$$\frac{dx_i}{dt} \geq B_i^l x_i(t - \tau_i) - x_i \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m(\gamma_j + \varepsilon) - x_i \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\gamma_j + \varepsilon) - a_{ii}^m x_i^2, \quad (3.21)$$

pour tout $t > T' + \tau$. Soit $\varepsilon' > 0$ suffisamment petit. Le Lemme 3.2.1 et les inégalités (3.19) et (3.21) entraînent l'existence d'un $T''_i > T'$ satisfaisant

$$x_i(t) \geq \frac{1}{a_{ii}^m} \left(B_i^l - \sum_{j \neq i}^n a_{ij}^m(\gamma_j + \varepsilon) - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\gamma_j + \varepsilon) \right) - \varepsilon',$$

pour tout $t > T''_i$. Puisque ε et ε' sont arbitrairement petits, on obtient en prenant la limite dans l'inégalité précédente lorsque $t \rightarrow +\infty$ et compte tenue de (3.14)

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \frac{1}{a_{ii}^m} \left(B_i^l - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j \right) = \delta_i > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Il reste à prouver la permanence de y_i . Réécrivons la seconde équation du système (3.6)

sous la forme

$$\frac{dy_i}{dt} = -d_i(t)y_i(t) + f_i(t), \quad (3.22)$$

où $f_i(t) = b_i(t)x_i(t) - b_i(t-\tau_i)e^{-\int_{t-\tau_i}^t d_i(s)ds}x_i(t-\tau_i)$. En intégrant l'équation (3.22) sur $(0, t)$ on obtient en utilisant l'hypothèse (H4) (voir [81])

$$y_i(t) = y_i(0)e^{-\int_0^t d_i(s)ds} + \left(\int_{t-\tau_i}^t b_i(s)x_i(s)e^{\int_0^s d_i(u)du}ds \right) \times e^{-\int_0^t d_i(s)ds}, \quad (3.23)$$

d'où

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} y_i(t) \geq b_i^l \tau_i \delta_i e^{-\tau_i d_i^m} > 0.$$

Les solutions y_i , $i = 1, \dots, n$ sont donc uniformément permanentes. ■

Définissons la matrice suivante : $N = \left(\frac{C_{ij}^-}{a_{ii}^l} \right)_{i,j=1}^n$. L'hypothèse (H5) donne alors

$$\|N\| = \max_{1 \leq i \leq n} \left(\frac{1}{a_{ii}^l} \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \right) < 1, \quad (3.24)$$

la matrice $(I - N)$ est donc inversible, si on désigne par $(\alpha_{ij})_{i,j=1}^n$ la matrice inverse $(I - N)^{-1}$, alors $\alpha_{ij} \geq 0$, pour tout $i, j = 1, \dots, n$. On peut donc expliciter γ_i comme suit $\gamma_i = \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \frac{B_j^m}{a_{jj}^l}$, $i = 1, \dots, n$.

Si l'hypothèse (H5) est vérifiée on peut alors définir deux suites $(v_i^{(m)})_{m \geq 0}$, $i = 2, \dots, n$ et $(u^{(m)})_{m \geq 1}$ de la manière suivante :

$$\begin{aligned} v_i^{(m+1)} &= \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m - a_{i1}^l u^{(m+1)} + \sum_{j=2}^n C_{ij}^- v_j^{(m)} + C_{i1}^- \gamma_1 \right), \quad m \geq 0, \quad i = 2, \dots, n \\ u^{(m+1)} &= \frac{1}{a_{11}^m} \left(B_1^l - \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) v_j^{(m)} - C_{11}^+ \gamma_1 \right), \quad m \geq 0. \end{aligned} \quad (3.25)$$

avec $v_i^{(0)} = \gamma_i$, $i = 2, \dots, n$. Avant d'énoncer le théorème principal sur l'extinction partielle des solutions, on aura d'abord besoin des deux lemmes suivants.

Lemme 3.3.2. *Supposons que (H5) est vérifiée et que*

- i) $B_1^l > \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) \gamma_j + C_{11}^+ \gamma_1$
- ii) $\frac{B_i^m + C_{i1}^- \gamma_1}{a_{i1}^l} < \frac{B_1^l - C_{11}^+ \gamma_1}{a_{11}^m}$, $i = 2, \dots, n$.

Alors il existe i_0 , $2 \leq i_0 \leq n$ et $m_{i_0} \geq 1$ tel que

$$v_{i_0}^{(m_{i_0})} < 0, \quad v_i^{(m_{i_0}-1)} > 0 \quad i = 2, \dots, n. \quad (3.26)$$

Preuve. On a de (3.25) pour $m \geq 1$ et $i = 2, \dots, n$

$$\begin{aligned} v_i^{(m+1)} - v_i^{(m)} &= \frac{1}{a_{ii}^l} \left(-a_{i1}^l (u^{(m+1)} - u^{(m)}) + \sum_{j=2}^n C_{ij}^- (v_j^{(m)} - v_j^{(m-1)}) \right), \\ u^{(m+1)} - u^{(m)} &= -\frac{1}{a_{11}^m} \left(\sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) (v_j^{(m)} - v_j^{(m-1)}) \right). \end{aligned} \quad (3.27)$$

De plus, l'hypothèse (i) du lemme entraîne

$$u^{(1)} = \frac{1}{a_{11}^m} \left(B_1^l - \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) \gamma_j + C_{11}^+ \gamma_1 \right) > 0,$$

d'où

$$\begin{aligned} v_i^{(1)} - v_i^{(0)} &= -\frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} u^{(1)} < 0, \quad i = 2, \dots, n, \\ u^{(2)} - u^{(1)} &= -\frac{1}{a_{11}^m} \left(\sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) (v_j^{(1)} - v_j^{(0)}) \right) > 0. \end{aligned} \quad (3.28)$$

Les relations (3.27)-(3.28) et le principe de récurrence montrent que les suites $(v_i^{(m)})_{m \geq 0}$ et $(u^{(m)})_{m \geq 1}$ sont strictement décroissante et strictement croissante respectivement. Il y a donc deux cas à distinguer :

1^{er} Cas : $\lim_{m \rightarrow +\infty} u^{(m)} = +\infty$. La première équation de (3.23) donne $\lim_{m \rightarrow \infty} v_i^{(m)} = -\infty$, $i = 2, \dots, n$. Puisque $v_i^{(0)} > 0$, $i = 2, \dots, n$ on peut définir i_0 et $m_{i_0} \geq 1$ comme suit :

$$m_{i_0} = \min_{2 \leq i \leq n} \left(m_i = \min \left\{ m \geq 1 : v_i^{(m)} < 0 \right\} \right) \geq 1. \quad (3.29)$$

2^{ème} Cas : $\lim_{m \rightarrow +\infty} u^{(m)} = u < \infty$. On a de (3.24), $\|N\| < 1$, l'application linéaire $v = (v_2, \dots, v_n) \mapsto \left(\frac{1}{a_{11}^l} \sum_{j=2}^n C_{1j}^- v_j, \dots, \frac{1}{a_{nn}^l} \sum_{j=2}^n C_{nj}^- v_j \right)$ est donc une contraction, il s'en suit de la première équation de (3.25) que la suite $v_i^{(m)}$ converge vers un réel v_i (fini) lorsque $m \rightarrow +\infty$. En substituant la seconde équation de (3.25) dans la première on

obtient

$$\begin{aligned} v_i^{(m+1)} &= \frac{B_i^m + C_{i1}^- \gamma_1}{a_{ii}^l} - \frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \left[\frac{B_1^l - C_{11}^+ \gamma_1}{a_{11}^m} - \frac{1}{a_{11}^m} \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) v_j^{(m)} \right] + \frac{1}{a_{ii}^l} \sum_{j=2}^n C_{ij}^- v_j^{(m)} \\ &= \frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \left(\frac{B_i^m + C_{i1}^- \gamma_1}{a_{ii}^l} - \frac{B_1^l - C_{11}^+ \gamma_1}{a_{11}^m} \right) + \sum_{j=2}^n \left(\frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \frac{C_{1j}^+}{a_{11}^m} + \frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \frac{a_{1j}^m}{a_{11}^m} + \frac{C_{ij}^-}{a_{ii}^l} \right) v_j^{(m)}. \end{aligned} \quad (3.30)$$

Posons

$$\begin{aligned} v^{(m)} &= (v_2^{(m)}, \dots, v_n^{(m)})^T, \quad m \geq 0, \\ \beta &= \left(\frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \left(\frac{B_i^m + C_{i1}^- \gamma_1}{a_{ii}^l} - \frac{B_1^l - C_{11}^+ \gamma_1}{a_{11}^m} \right) \right)_{2 \leq i \leq n}^T, \\ C &= \left(\frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \frac{C_{1j}^+}{a_{11}^m} + \frac{a_{i1}^l}{a_{ii}^l} \frac{a_{1j}^m}{a_{11}^m} + \frac{C_{ij}^-}{a_{ii}^l} \right)_{i,j=2}^n. \end{aligned}$$

La relation (3.30) peut alors être réécrite sous la forme matricielle suivante

$$v^{(m+1)} = \beta + Cv^{(m)}, \quad m \geq 0, \quad (3.31)$$

d'où $v^{(m)} - v^{(m+1)} = C(v^{(m-1)} - v^{(m)}) = \dots = C^m(v^{(0)} - v^{(1)})$ pour tout $m \geq 0$. Puisque $v^{(m)} - v^{(m+1)} \rightarrow 0$ lorsque $m \rightarrow +\infty$, alors $C^m(v^{(0)} - v^{(1)}) \rightarrow 0$ quand $m \rightarrow +\infty$. Posons $\xi = (v^{(0)} - v^{(1)})^T$. D'après (3.28), $\xi > 0$. Comme $C^m \xi \rightarrow 0$ lorsque $m \rightarrow +\infty$, on déduit que $\sigma(C) < 1$, où $\sigma(C)$ désigne le rayon spectral de la matrice C (cf. Berman & Plemmons [14]). D'où $C^m \zeta \rightarrow 0$ lorsque $m \rightarrow +\infty$ pour tout vecteur positif $\zeta \in \text{int}(\mathbb{R}_+^{n-1})$. La relation (3.31) entraîne par récurrence

$$\begin{aligned} v^{(m)} &= \beta + Cv^{(m-1)} = \beta + C\beta + C^2v^{(m-2)} \\ &= \dots = \beta + C\beta + \dots + C^{m-1}\beta + C^m v^{(0)}. \end{aligned}$$

D'après l'hypothèse (ii) du lemme, $\beta_i < 0$, d'où $C^k \beta < 0$ pour tout $k \geq 1$, la relation précédente implique

$$v^{(m)} < \beta + C^m v^{(0)}, \quad (3.32)$$

pour tout $m \geq 1$. En prenant la limite dans (3.32) quand $m \rightarrow +\infty$ et puisque $v^{(m)} \rightarrow v$ et $C^m v^{(0)} \rightarrow 0$ on obtient que $v < \beta < 0$. On peut donc définir i_0 , $2 \leq i_0 \leq n$ et $m_{i_0} \geq 1$ par la relation (3.29), tel que (3.26) soit satisfaite. ■

Lemme 3.3.3. *Supposons que les hypothèses (H1)-(H5) sont vérifiées. Supposons de plus que les conditions (i) et (ii) du Lemme 3.3.2 sont satisfaites. Alors toute solution*

positive $(x_1(t), \dots, x_n(t))$ de la première équation du système (3.6) vérifie $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_{i_0}(t) = 0$, où i_0 est donné par le Lemme 3.3.2.

Preuve. L'hypothèse (i) du Lemme 3.3.2 entraîne l'existence d'un $\varepsilon > 0$ assez petit tel que

$$B_1^l > \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) (\gamma_j + \varepsilon) + C_{11}^+ (\gamma_1 + \varepsilon). \quad (3.33)$$

Il existe alors $T_1 > 0$ tel que pour tout $t > T_1$

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &\geq B_1^l x_1(t - \tau_1) - x_1(t) \sum_{j=2}^n a_{1j}^m (\gamma_j + \varepsilon) - x_1(t) \sum_{j=2}^n C_{1j}^+ (\gamma_j + \varepsilon) \\ &\quad - a_{11}^m x_1^2(t) - x_1(t) C_{11}^+ (\gamma_1 + \varepsilon). \end{aligned}$$

Le Lemme 3.2.1 et l'inégalité (3.33) entraînent l'existence de $T'_1 > T_1$ et $\varepsilon_1 > 0$ (assez petit) satisfaisant

$$x_1(t) \geq \frac{1}{a_{11}^m} \left(B_1^l - \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) (\gamma_j + \varepsilon) - C_{11}^+ (\gamma_1 + \varepsilon) \right) - \varepsilon_1, \quad t > T'_1$$

d'où

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_1(t) \geq u^{(1)} > 0.$$

Supposons que $v_i^{(1)} > 0$ pour tout $i = 2, \dots, n$. Choisissons un $\varepsilon' > 0$ pour lequel on a

$$\begin{aligned} u^{(1)} - \varepsilon' &> 0, \\ B_i^m - a_{i1}^l (u^{(1)} - \varepsilon') + \sum_{j=2}^n C_{ij}^- (\gamma_j + \varepsilon') + C_{i1}^- (\gamma_1 + \varepsilon') &> 0, \quad i = 2, \dots, n. \end{aligned}$$

Il existe alors $T_i^{(1)}$ tel que

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &\leq B_i^m x_i(t - \tau_i) - a_{i1}^l x_i (u^{(1)} - \varepsilon') + x_i \sum_{j=2}^n C_{ij}^- (\gamma_j + \varepsilon') \\ &\quad + x_i C_{i1}^- (\gamma_1 + \varepsilon') - a_{ii}^l x_i^2, \end{aligned}$$

pour tout $t > T_i^{(1)}$. En utilisant le Lemme 3.2.1 une seconde fois, il existe $\varepsilon'' > 0$ (assez petit) et $\bar{T}_i^{(1)} > T_i^{(1)}$ assurant

$$x_i(t) \leq \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m - a_{i1}^l (u^{(1)} - \varepsilon') + \sum_{j=2}^n C_{ij}^- (\gamma_j + \varepsilon') + C_{i1}^- (\gamma_1 + \varepsilon') \right) + \varepsilon'',$$

pour tout $t > \bar{T}_i^{(1)}$. On obtient alors

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq v_i^{(1)}, \quad i = 2, \dots, n.$$

Procédant par récurrence jusqu'à l'étape $(m_{i_0} - 1)$, où m_{i_0} est donné par le Lemme 3.3.2, on arrive à

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq v_i^{(m_{i_0}-1)}, \quad \liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq u^{(m_{i_0})}, \quad i = 2, \dots, n.$$

Puisque $v_{i_0}^{(m_{i_0})} < 0$ (voir Lemme 3.3.2), on peut alors choisir $\varepsilon_{m_0} > 0$ tel que

$$B_{i_0}^m - a_{i_0 1}^l (u^{(m_0)} - \varepsilon_{m_0}) + \sum_{j=2}^n C_{i_0 j}^- (v_j^{(m_0-1)} + \varepsilon_{m_0}) + C_{i_0 1}^- (\gamma_1 + \varepsilon_{m_0}) < 0. \quad (3.34)$$

Il existe alors $T_{i_0}^{(m_0)}$ satisfaisant

$$\begin{aligned} \frac{dx_{i_0}}{dt}(t) &\leq B_{i_0}^m x_{i_0}(t - \tau_{i_0}) - a_{i_0 1}^l x_{i_0}(u^{(m_0)} - \varepsilon_{m_0}) + x_{i_0} \sum_{j=2}^n C_{i_0 j}^- (v_j^{(m_0-1)} + \varepsilon_{m_0}) \\ &\quad + x_{i_0} C_{i_0 1}^- (\gamma_1 + \varepsilon_{m_0}) - a_{i_0 i_0}^l x_{i_0}^2, \end{aligned}$$

pour tout $t > T_{i_0}^{(m_0)}$. La partie (2) du Lemme 3.2.1 et (3.34) donnent alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_{i_0}(t) = 0$. ■

On est maintenant en mesure d'énoncer le résultat d'extinction partielle suivant.

Théorème 3.3.2. *Supposons que les hypothèses du Lemme 3.3.3 sont vérifiées. Pour toute solution positive (x_i, y_i) du système (3.5)-(3.6), on a $(x_i(t), y_i(t)) \rightarrow (0, 0)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ pour tout $i = 2, \dots, n$, alors que $(x_1(t), y_1(t))$ est uniformément permanente.*

Preuve. D'après le Lemme 3.3.3, il existe un i_0 , $(2 \leq i_0 \leq n)$ tel que $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_{i_0}(t) = 0$. Par une permutation des indices $\{2, \dots, n\}$, on peut supposer que $i_0 = n$, c'est à dire $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_n(t) = 0$. Définissons les nouvelles suites suivantes :

$$\begin{aligned} v_i'^{(m+1)} &= \frac{1}{a_{ii}^l} \left(B_i^m - a_{i1}^l u'^{(m+1)} + \sum_{j=2}^{n-1} C_{ij}^- v_j'^{(m)} + C_{i1}^- \gamma_1 \right), \quad i = 2, \dots, n \\ u'^{(m+1)} &= \frac{1}{a_{11}^m} \left(B_1^l - \sum_{j=2}^{n-1} (C_{1j}^+ + a_{1j}^l) v_j'^{(m)} - C_{11}^+ \gamma_1 \right). \end{aligned}$$

On peut montrer comme dans la preuve du Lemme 3.3.2, que les suites $v_i'^{(m)}$ et $u'^{(m)}$

sont strictement décroissante et strictement croissante respectivement, et qu'il existent i_1 , ($2 \leq i_1 \leq n - 1$) et $m_{i_1} \geq 1$, tel que $v_i'^{(m_{i_1}-1)} > 0$ pour $i = 2, \dots, n - 1$, et $v_{i_1}'^{(m_{i_1})} < 0$. Un raisonnement analogue à celui donné dans la preuve du Lemme 3.3.3 permet de montrer que $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_{i_1}(t) = 0$. Par récurrence, on obtient après un nombres finis d'étapes que $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$ pour tout $i = 2, \dots, n$. Enfin l'inégalité (3.23) entraîne que $\lim_{t \rightarrow +\infty} y_i(t) = 0$ pour tout $i = 2, \dots, n$ et $\liminf_{t \rightarrow +\infty} y_1(t) \geq b_1^l \tau_1 u^{(1)} e^{-\tau_1 d_1^n} > 0$. ■

3.3.2 Le Cas Périodique

Ce paragraphe est consacré au cas nonautonome périodique. En utilisant la théorie des semiflots monotones périodiques ainsi que la théorie spectrale des opérateurs, on établira des critères de permanence, d'extinction et de stabilité globale en terme de rayon spectral de l'application de Poincaré de l'équation linéarisé associée au système (3.6). Dans tout le reste de ce paragraphe on supposera que :

(H1)' Les fonctions $b_i(t), d_i(t), a_{ij}(t), i, j = 1, \dots, n$ sont positives, continues et périodiques de même périodique $\omega > 0$.

Analyse Spectrale de la Dynamique de L'équation Singulière

Dans cette partie on s'intéresse à l'étude de la dynamique globale de l'équation singulière associée au système (3.6) en utilisant la théorie des semiflots monotones périodiques.

Soient $B(t), b(t), a(t)$ des fonctions continues et ω -périodique tel que $B(t) > 0, a(t) > 0$ pour tout $t \in [0, \omega]$. Soit $\tau > 0$, et considérons l'équation suivante

$$\frac{dx}{dt}(t) = B(t)x(t - \tau) - b(t)x(t) - a(t)x^2(t), \quad t > 0, \quad (3.35)$$

où l'espace des phases est $C_\tau = C([-\tau, 0]; \mathbb{R})$. Dans toute la suite on munira C_τ de son cone positif $C_\tau^+ = \{\varphi \in C_\tau : \varphi(s) \geq 0, s \in [-\tau, 0]\}$, on notera par $C_\tau^+ \setminus \{0\}$ l'intérieur non vide de C_τ^+ et on écrira $\phi > \psi$ si et seulement si $\phi - \psi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$. Il est facile de vérifier que l'équation (3.35) engendre un semiflot autonome qu'on notera $x_t(\varphi), t > 0$. Considérons l'application de Poincaré S associée à l'équation (3.35) et définie par

$$\begin{aligned} S : C_\tau &\rightarrow C_\tau \\ \varphi &\mapsto S(\varphi), \end{aligned}$$

avec $S(\varphi)(s) = x_\omega(\varphi)(s) = x(\omega + s, \varphi)$, $s \in [-\tau, 0]$, où $x(., \varphi)$ est la solution de l'équation (3.35) correspondante. D'après le Théorème 1.3.1, S est continûment différentiable en φ . Désignons par $P = DS(0)$ la différentielle de S en $\varphi = 0$ et par $r = r(P)$ le rayon spectral de l'application linéaire P .

Le résultat suivant décrit la dynamique globale de l'équation (3.35) en fonction du rayon spectral r .

Théorème 3.3.3. *i) Si $r \leq 1$, alors la solution triviale $x \equiv 0$ de l'équation (3.35) est globalement attractive.*

ii) Si $r > 1$, alors l'équation (3.35) admet une solution positive, ω -périodique et globalement attractive.

Avant de donner la preuve de ce théorème on aura besoin du lemme suivant.

Lemme 3.3.4. *On a $r > 0$, de plus r est une valeur propre simple de P correspondante à un vecteur propre $\varphi_0 \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$.*

Preuve. Soit $m \geq 1$ un entier tel que $m\omega \geq 2\tau$. On a alors $S^m(\varphi) = x_{m\omega}(\varphi)$ pour tout $\varphi \in C_\tau$. En linéarisant l'équation (3.35) en $x = 0$, on obtient

$$\frac{dx}{dt}(t) = B(t)x(t - \tau) - b(t)x(t). \quad (3.36)$$

L'équation (3.36) est une équation différentielle linéaire à retard, l'application de Poincaré correspondante est $DS(0) = P$. Puisque le retard de l'équation (3.36) est fini, on déduit que l'application P^m , ($m\omega \geq 2\tau$) est compacte (voir Hale [48]), il s'en suit alors que l'application linéaire $DS^m(0) = (DS(0))^m = P^m$ est également compacte. D'autre part puisque $B(t) > 0$, pour tout $t \in [0, \omega]$, d'après la Remarque 1.3.1/(i), le semiflot de l'équation (3.36) est positivement invariant, en particulier, $P^m(\varphi) \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$ pour tout $\varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$. Ceci entraîne que l'application P^m est fortement positive. D'après le Théorème de Krein-Rutman (voir Zeidler [145]), on a $r_m = r(P^m) > 0$ et r_m est une valeur propre simple de P^m correspondante à un vecteur propre $\varphi_0^m \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$. D'autre part puisque P est une application linéaire continue $r_m = r(P^m) = (r(P))^m = r^m > 0$. Comme P^m est compacte, son spectre est constitué des valeurs propres de P^m avec peut être 0 comme point d'accumulation. r est donc une valeur propre positive de P . Soit φ_0 un vecteur propre de P , tel que $P\varphi_0 = r\varphi_0$, d'où $P^m\varphi_0 = r^m\varphi_0 = r_m\varphi_0$, puisque r^m est une valeur propre simple de P^m on conclut que $\varphi_0 = c\varphi_0^m \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$, d'où r est une valeur propre simple de P correspondante à un vecteur propre $\varphi_0 \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$. ■

Preuve du Théorème 3.3.3. Fixons $m_0 \geq 1$ tel que $m_0\omega \geq 2\tau$, et soit $f : \mathbb{R} \times C_\tau \rightarrow C_\tau$

la fonction définie par

$$f(t, \phi) = B(t)\phi(-\tau) - b(t)\phi(0) - a(t)\phi^2(0), \quad t > 0, \quad \phi \in C_\tau.$$

Soient $\phi, \psi \in C_\tau$ tel que $\phi > \psi$ et $\phi(0) = \psi(0)$. On a alors

$$f(t, \phi) - f(t, \psi) = B(t)(\phi(-\tau) - \psi(-\tau)) > 0, \quad t > 0.$$

La fonction f satisfait donc l'hypothèse (H)' de la Remarque 1.3.1. D'après la partie (i) de cette même remarque $x_t(\phi) > x_t(\psi)$ pour tout $\phi > \psi$ avec $\phi, \psi \in C_\tau$ et $t > 0$. Le semiflot $x_t(\cdot)$ de l'équation (3.35) est donc fortement monotone. Il en est donc de même de l'application de Poincaré S^{m_0} . D'autre part, on a pour tout $\alpha \in (0, 1)$, $\phi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$ et $t > 0$,

$$\begin{aligned} f(t, \alpha\phi) &= \alpha B(t)\phi(-\tau) - \alpha b(t)\phi(0) - \alpha^2 a(t)\phi^2(0) \\ &> \alpha B(t)\phi(-\tau) - \alpha b(t)\phi(0) - \alpha a(t)\phi^2(0) \\ &= \alpha f(t, \phi). \end{aligned}$$

L'application f est donc strictement sub-homogène. Il en est donc de même de S (voir Théorème 1.4.1) et a fortiori de S^{m_0} . D'après la preuve du Lemme 3.3.4, DS^{m_0} est fortement positive et compacte. De plus on a $r\{(DS(0))^{m_0}\} = (r(DS(0)))^{m_0} = r^{m_0}$ et $S^{m_0}(0) = 0$. En appliquant le Théorème 1.4.2 à S^{m_0} , on obtient que :

- 1) Si $r > 1$ (donc $r^{m_0} > 1$), alors S^{m_0} admet un point fixe unique $\varphi^* \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$ globalement attractif pour le semiflot discret engendré par S^{m_0} .
- 2) Si $r \leq 1$ (donc $r^{m_0} \leq 1$), alors 0 est un point fixe globalement attractif pour le semiflot discret engendré par S^{m_0} .

Montrons dans le cas 1) que l'équation (3.35) admet une solution positive ω -périodique et globalement attractive. Désignons par $\varphi^* \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$ le point fixe de S^{m_0} càd que $S^{m_0}(\varphi^*) = \varphi^*$. Posons $A_0 = \{\varphi^*\}$, d'où $S^{m_0}(A_0) = A_0$. A_0 est donc compact et S^{m_0} -invariant. Notons par $x(t, t_0, \varphi)$ le semiflot nonautonome engendré par l'équation (3.35). Puisque les coefficients de l'équation (3.35) sont ω -périodiques, le semiflot $x(t, t_0, \varphi)$ est périodique (voir Remarque 1.4.1) càd que $x(t + m\omega, m\omega, \varphi) = x(t, 0, \varphi)$, pour tout $m \geq 1$, $t \geq 0$ et $\varphi \in C_\tau$. De plus étant donné que φ^* est globalement attractif, on a

$$S^{m_0 m}(\varphi) \rightarrow \varphi^*, \quad m \rightarrow +\infty, \quad \forall \varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}. \quad (3.37)$$

D'autre part, on a par définition $S^{m_0 m}(\varphi) = x(m m_0 \omega, 0, \varphi)$, la condition (3.37) peut

donc être réécrite comme suit

$$d(x(mm_0\omega, 0, \varphi), A_0) \rightarrow 0, \quad m \rightarrow +\infty, \quad \forall \varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}.$$

En appliquant le Théorème 1.4.5 au semiflot discret $x(mm_0\omega, 0, \varphi)$, on déduit que

$$d(x(t, 0, \varphi), x(t, 0, \varphi^*)) \rightarrow 0, \quad t \rightarrow +\infty, \quad \forall \varphi \in C_\tau^+ \setminus \{0\}.$$

La solution $x(t, 0, \varphi^*)$ est donc globalement attractive. De plus, puisque φ^* est un point fixe de S^{m_0} alors $x(t, 0, \varphi^*)$ est $m_0\omega$ -périodique. Montrons maintenant que $x(t, 0, \varphi^*)$ est ω -périodique. D'après le Lemme 3.3.4, il existe un vecteur propre $\varphi_0 \in C_\tau^+ \setminus \{0\}$, tel que

$$DS(0)(\varphi_0) = r\varphi_0. \quad (3.38)$$

Soit $\varepsilon > 0$. Puisque la fonction S est continûment différentiable en 0 et $S(0) = 0$, on a en utilisant un développement limité d'ordre 1 et (3.38)

$$\begin{aligned} S(\varepsilon\varphi_0) &= S(0) + DS(0)(\varepsilon\varphi_0) + o(\varepsilon) \\ &= \varepsilon r\varphi_0 + o(\varepsilon), \end{aligned}$$

d'où $S(\varepsilon\varphi_0) - \varepsilon\varphi_0 = \varepsilon(r - 1)\varphi_0 + o(\varepsilon)$. Étant donné que $o(\varepsilon) \rightarrow 0$ quand $\varepsilon \rightarrow 0$, et puisque $\varepsilon(r - 1)\varphi_0 > 0$, il existe un $\varepsilon_0 > 0$ assez petit vérifiant

$$S(\varepsilon_0\varphi_0) > \varepsilon_0\varphi_0. \quad (3.39)$$

Comme la fonction S est fortement monotone, on déduit de (3.39) que la suite $0 < \varepsilon_0\varphi_0 < S(\varepsilon_0\varphi_0) < \dots < S^m(\varepsilon_0\varphi_0) < \dots$ est fortement monotone. De (3.37) on a que $S^{m_0 m}(\varepsilon_0\varphi_0) \rightarrow \varphi^*$ lorsque $m \rightarrow +\infty$. La sous-suite $\{S^{m_0 m}(\varepsilon_0\varphi_0)\}_{m \geq 0}$ est une sous-suite convergente d'une suite fortement monotone $\{S^m(\varepsilon_0\varphi_0)\}_{m \geq 0}$ qui converge donc vers φ^* . Il en résulte alors que φ^* est un point fixe de S . $x(t, 0, \varphi^*)$ est donc une solution ω -périodique.

Dans le cas où $r \leq 1$, on montre de la même manière que 0 est une solution globalement attractive pour l'équation (3.35). ■

Permanence Uniforme des Solutions du Système (3.6)

Revenons au système (3.6), et supposons que (H1)'-(H5) sont vérifiées. Considérons l'équation singulière suivante :

$$\frac{dz_i}{dt}(t) = B_i(t)z_i(t - \tau_i) - z_i(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j - z_i(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j - a_{ii}(t)z_i^2(t), \quad t > 0, \quad (3.40)$$

où γ_i est défini dans le Lemme 3.3.1. Désignons par $S_i : C_{\tau_i} \rightarrow C_{\tau_i}$ l'application de Poincaré associée à l'équation (3.40) et par r_i le rayon spectral de $DS_i(0)$. Puisque les coefficients $B_i(t), a_{ij}(t)$ sont des fonctions périodiques de même période $\omega > 0$, d'après le Lemme 3.3.4 on a $r_i > 0$ pour tout $i = 1, \dots, n$. Le résultat suivant exprime la permanence uniforme des solutions du système (3.6) en fonction du rayon spectral r_i .

Théorème 3.3.4. *Supposons que les conditions (H1)'-(H5) sont vérifiées et que $r_i > 1$, $i = 1, \dots, n$. Alors les solutions du système (3.6) sont uniformément permanentes.*

Preuve. Soit $\varphi \in C_{\tau_i}^+ \setminus \{0\}$ et désignons par $x_i(t)$ la solution du système (3.6) correspondante à la donnée initiale φ . D'après la preuve du Lemme 3.3.1 et l'inégalité (3.16) ils existent deux suites $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ et $(T_i^{(k)})_{k \geq 0}$ telles que $\gamma_i^{(k)} \rightarrow \gamma_i$ lorsque $k \rightarrow +\infty$ et vérifiant

$$x_i(t) \leq \gamma_i^{(k)}, \quad t \geq T_i^{(k)}, \quad k \geq 1, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.41)$$

On a de la première équation de (3.6) et (3.41) pour tout $t > T^{(k)} = \max_{1 \leq i \leq n} T_i^{(k)}$

$$\frac{dx_i}{dt}(t) \geq B_i(t)x_i(t - \tau_i) - x_i(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j^{(k)} - x_i(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j^{(k)} - a_{ii}(t)x_i^2(t). \quad (3.42)$$

Désignons par $z_i^{(k)}(t, \varphi)$, $t > T^{(k)}$, la solution de l'équation singulière suivante $i = 1, \dots, n$,

$$\begin{cases} \frac{dz_i^{(k)}}{dt}(t) = B_i(t)z_i^{(k)}(t - \tau_i) - z_i^{(k)}(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j^{(k)} - \\ \quad - z_i^{(k)}(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ - a_{ii}(t) \left(z_i^{(k)} \right)^2(t), & t > T^{(k)}, \\ z_i^{(k)}(t, \varphi) = x_i(t, \varphi), & t \in (T^{(k)} - \tau_i, T^{(k)}). \end{cases} \quad (3.43)$$

L'inégalité (3.42) et le principe de comparaison (Théorème 1.3.2) nous donnent

$$x_i(t, \varphi) \geq z_i^{(k)}(t, \varphi), \quad t > T^{(k)}. \quad (3.44)$$

En linéarisant les équations (3.40) et (3.43) en 0, on obtient respectivement

$$\frac{dw_i}{dt}(t) = B_i(t)w_i(t - \tau_i) - w_i(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j - w_i(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad t > 0, \quad (3.45)$$

$$\frac{dw_i^{(k)}}{dt}(t) = B_i(t)w_i^{(k)}(t - \tau_i) - w_i^{(k)}(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j^{(k)} - w_i^{(k)}(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad t > 0. \quad (3.46)$$

Désignons par P_i et $P_i^{(k)}$ les applications de Poincaré associées aux équations (3.45) et (3.46) respectivement et soit $m \geq 1$ tel que $m\omega \geq 2\tau_i$, $i = 1, \dots, n$. D'après la preuve du Lemme 3.3.4, les applications linéaires $(P_i^{(k)})^m$ et P_i^m sont compactes. De plus et compte tenu de la dépendance continue des solutions par rapport à un paramètre (en l'occurrence $\gamma_i^{(k)}$) et puisque $\gamma_i^{(k)} \rightarrow \gamma_i$ lorsque $k \rightarrow +\infty$, on a $P_i^{(k)}(\varphi) \rightarrow P_i(\varphi)$ lorsque $k \rightarrow +\infty$, pour tout $\varphi \in C_{\tau_i}$ (voir Hale [48]). D'autre part puisque la suite $(\gamma_i^{(k)})_{k \geq 0}$ est strictement décroissante, le principe de comparaison (Remarque 1.3.1/(ii)) appliqué une nouvelle fois à l'équation (3.46) nous donne que $P_i^{(k+1)}(\varphi) > P_i^{(k)}(\varphi)$ pour tout $\varphi \in C_{\tau_i}$ et $k \geq 1$. D'où

$$(P_i^{(k)})^m \rightarrow (P_i)^m, \quad k \rightarrow +\infty, \quad (3.47)$$

où la convergence a lieu dans $\mathcal{K}(C_{\tau_i})$ l'espace des opérateurs linéaires et compacts munie de la norme de la convergence uniforme. Si on désigne par $r_i^{(k)}$ le rayon spectral de l'application linéaire $P_i^{(k)}$ et par r_i celui de P_i , alors on a d'après les propriétés du rayon spectral des opérateurs compacts (voir Smith [103]) et (3.47) que

$$(r_i^{(k)})^m \rightarrow (r_i)^m, \quad k \rightarrow +\infty. \quad (3.48)$$

Puisque $r_i > 1$, ($i = 1, \dots, n$), d'après (3.48), il existe un $k_0 \geq 1$ satisfaisant $r_i^{(k_0)} > 1$ pour tout $i = 1, \dots, n$. D'après le Théorème 3.3.3, l'équation (3.43) admet, pour $k = k_0$, une solution positive ω -périodique et globalement attractive. Les solutions $z_i^{(k)}(t, \varphi)$ sont donc uniformément permanentes. L'inégalité (3.44) entraîne alors que les solutions $x_i(t)$ sont uniformément permanentes. ■

Le Théorème 3.3.4 nous donne un critère de permanence uniforme des solutions en fonction du rayon spectral de l'application de Poincaré associée à l'équation singulière (3.40). Le lemme suivant fait le lien entre le rayon spectral de l'équation singulière et ses coefficients.

Lemme 3.3.5. *Supposons que les hypothèses (H1)' et (H5) sont vérifiées.*

i) *Si pour un certain i , la condition suivante*

$$B_i^l > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad (3.49)$$

est satisfaite, alors $r_i > 1$.

ii) *Supposons que $\tau_i = k_i \omega$, pour un certain entier $k_i \geq 1$. Si la condition suivante*

$$\overline{B}_i > \sum_{j=1, j \neq i}^n \overline{a_{ij}} \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad (3.50)$$

est satisfaite, alors $r_i > 1$.

Preuve. Posons $\lambda_0 = \frac{1}{\omega} \ln r_i$. Pour toute solution $w_i(t)$ de l'équation (3.45) on définit $v_i(t)$ par

$$w_i(t) = e^{\lambda_0 t} v_i(t), \quad t > 0. \quad (3.51)$$

$v_i(t)$ est alors solution de l'équation différentielle linéaire à retard suivante

$$\frac{dv_i}{dt}(t) = -B_i(t) e^{-\lambda_0 \tau_i} v_i(t - \tau_i) - v_i(t) \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t) \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j - \lambda_0 \right]. \quad (3.52)$$

Soit P_i l'application de Poincaré associée à l'équation linéaire (3.45). D'après le Lemme 3.3.4, r_i est une valeur propre simple de P_i et il existe $\varphi_i^0 \in C_{\tau_i}^+ \setminus \{0\}$ tel que

$$P_i(\varphi_i^0) = r_i \varphi_i^0. \quad (3.53)$$

Désignons par $w_i(t, \varphi_i^0)$, $t > 0$, la solution de l'équation (3.45) correspondante à la donnée initiale φ_i^0 et par $v_i(t, \psi_i^0)$, $t > 0$, celle de l'équation (3.52) correspondante à la donnée initiale ψ_i^0 , où $\psi_i^0(s) = e^{-\lambda_0 s} \varphi_i^0(s)$, $s \in (-\tau_i, 0)$. Considérons l'application de Poincaré $Q_i : C_{\tau_i}^+ \rightarrow C_{\tau_i}^+$ associée à l'équation (3.52) et définie par $Q_i(\psi_i)(s) =$

$v_i(s + \omega, \psi_i)$, $s \in (-\tau_i, 0)$. On a de (3.51), (3.53)

$$\begin{aligned} Q_i(\psi_i^0)(s) &= v_i(s + \omega, \psi_i^0) = e^{-\lambda_0(s+\omega)} w_i(s + \omega, \varphi_i^0) \\ &= e^{-\lambda_0(s+\omega)} P_i(\varphi_i^0)(s) = e^{-\lambda_0(s+\omega)} r_i \varphi_i^0(s) = e^{-\lambda_0(s+\omega)} r_i e^{\lambda_0 s} \psi_i^0(s) \\ &= \psi_i^0(s), \end{aligned}$$

pour tout $s \in (-\tau_i, 0)$. ψ_i^0 est donc un point fixe de Q_i . Comme $\psi_i^0 > 0$, il en résulte que $v_i(t, \psi_i^0)$ est une solution positive et ω -périodique de l'équation (3.52). D'autre part $w_i(t, \varphi_i^0)$ est une solution positive de (3.45), d'où

$$\begin{aligned} \frac{dw_i}{dt}(t) &= B_i(t)w_i(t - \tau_i) - w_i(t) \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t)\gamma_j - w_i(t) \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j \\ &\geq B_i^l w_i(t - \tau_i) - w_i(t) \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j \right], \quad t > 0. \end{aligned} \quad (3.54)$$

Soit $u_i(t)$ la solution de l'équation suivante

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt}(t) = B_i^l u_i(t - \tau_i) - u_i(t) \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j \right], & t > 0, \\ u_i(t) = w_i(t), & t \in (-\tau_i, 0). \end{cases}$$

Supposons que la condition (i) du Lemme 3.3.5 est vérifiée, on a alors $u_i(t, \varphi) \rightarrow +\infty$, lorsque $t \rightarrow +\infty$ pour toute $\varphi \in C_{\tau_i}^+ \setminus \{0\}$. En utilisant le principe de comparaison et (3.54) on obtient que $w_i(t, \varphi_i^0) \geq u_i(t, \varphi_i^0) \rightarrow +\infty$, lorsque $t \rightarrow +\infty$. Comme $w_i(t, \varphi_i^0) = e^{\lambda_0 t} v_i(t, \psi_i^0)$ et puisque $v_i(t, \psi_i^0)$ est périodique donc bornée, on obtient alors que $\lambda_0 > 0$, d'où $r_i > 1$.

Supposons maintenant qu'il existe un entier $k_i \geq 1$ tel que $\tau_i = k_i \omega$. Puisque $v_i(t, \psi_i^0)$ est une solution périodique de (3.52) on a $v_i(t - \tau_i, \psi_i^0) = v_i(t - k_i \omega, \psi_i^0) = v_i(t, \psi_i^0)$, pour tout $t > 0$. L'équation (3.53) peut donc être réécrite comme suit

$$\frac{\dot{v}_i(t, \psi_i^0)}{v_i(t, \psi_i^0)} = B_i(t) e^{-\lambda_0 \tau_i} - \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(t) \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j - \lambda_0 \right], \quad t > 0.$$

En intégrant les deux membres de l'équation précédente sur $(0, \omega)$, on obtient, compte tenu de la périodicité de $v_i(t)$

$$\overline{B}_i e^{-\lambda_0 \tau_i} - \sum_{j=1, j \neq i}^n \overline{a}_{ij} \gamma_j + \sum_{j=1}^n \overline{C}_{ij}^+ \gamma_j = \lambda_0.$$

Posons $G(\lambda) = \overline{B_i}e^{-\lambda\tau_i} - \sum_{j=1, j \neq i}^n \overline{a_{ij}}\gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j$. $G(\lambda)$ est une fonction continue et strictement décroissante, de plus $G(\lambda_0) = \lambda_0$. λ_0 est donc l'unique point fixe de G . Par conséquent $\lambda_0 G(0) > 0$, càd que

$$\ln r_i \left(\overline{B_i} - \sum_{j=1, j \neq i}^n \overline{a_{ij}}\gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j \right) > 0. \quad (3.55)$$

Si (3.50) est vérifiée, (3.55) entraîne $r_i > 1$. ■

Le Théorème 3.3.4 et le Lemme 3.3.5 entraînent les corollaires suivants.

Corollaire 3.3.1. *Supposons que les conditions (H1)'-(H5) sont satisfaites et que*

$$B_i^l > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^m \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad i = 1, \dots, n.$$

Alors les solutions du système (3.6) sont uniformément permanentes.

Corollaire 3.3.2. *Supposons que les conditions (H1)'-(H5) sont satisfaites et que pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$ il existe un entier $k_i \geq 1$ tel que $\tau_i = k_i \omega$. Alors si les inégalités en moyenne*

$$\overline{B_i} > \sum_{j=1, j \neq i}^n \overline{a_{ij}}\gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad i = 1, \dots, n,$$

sont vérifiées, les solutions du système (3.6) sont uniformément permanentes.

Remarques 3.3.1. Le Théorème 3.3.4 montre que dans le cas périodique la condition de permanence uniforme peut être exprimée en terme de rayon spectral de l'application de Poincaré associée à l'équation linéarisée. Le Corollaire 3.3.2 montre quant à lui que si le retard τ_i est multiple de la période, alors la condition de permanence uniforme peut être exprimée en terme de moyennes des coefficients du système. Les Corollaires 3.3.1 et 3.3.2 montrent que le Théorème 3.3.4 est une généralisation dans le cas périodique du Théorème 3.3.1.

Existence d'une Solution Périodique Globalement Attractrice

Dans cette partie on montre que sous les conditions d'extinction partielles du Théorème 3.3.2, et si les coefficients du système (3.6) sont périodiques alors le système (3.6) admet une solution périodique globalement attractive.

Considérons pour cela le système limite du système (3.6) càd le système suivant

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = B_1(t)x(t - \tau_1) - a_{11}(t)x^2(t), \\ \frac{dy}{dt}(t) = b_1(t)x(t) - d_1(t)y(t) - B_1(t)x(t - \tau_1), \end{cases} \quad t > 0. \quad (3.56)$$

Lemme 3.3.6. *Supposons que les fonctions $b_1(t), d_1(t), a_{11}(t)$ soient continues, positives et périodiques de même période $\omega > 0$. Alors le système (3.56) admet une solution $(x^*(t), y^*(t))$ positive, ω -périodique et globalement attractive.*

Preuve. Considérons d'abord la première équation du système (3.56) càd l'équation suivante

$$\frac{dx}{dt}(t) = B_1(t)x(t - \tau_1) - a_{11}(t)x^2(t), \quad t > 0, \quad (3.57)$$

et désignons par r_1 le rayon spectral de l'application de Poincaré associée à l'équation linéarisé de l'équation (3.57). Puisque $B_1^l > 0$, d'après le Lemme 3.3.5/(i) on a $r_1 > 1$. Le Théorème 3.3.3 entraîne l'existence d'une solution positive, ω -périodique et globalement attractive $x^*(t)$ de l'équation (3.57).

Montrons maintenant que la seconde équation du système (3.56) admet également une solution positive et périodique y^* . Pour cela considérons l'équation suivante

$$\frac{dy}{dt}(t) = b_1(t)x^*(t) - B_1(t)x^*(t - \tau_1) - d_1(t)y(t), \quad t > 0, \quad (3.58)$$

où x^* est la solution périodique de l'équation (3.57). En intégrant l'équation (3.58) sur $(0, t)$ et tenant compte de $(x^*)^l = \inf_{(0, \omega)} x^*(t) > 0$ et $y(0) > 0$ on obtient

$$\begin{aligned} y(t) &= y(0)e^{-\int_0^t d_1(s)ds} + \left(\int_{t-\tau_1}^t b_1(s)x(s)e^{\int_0^s d_1(u)du} ds \right) \times e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \\ &\geq \frac{b_1^l (x^*)^l}{d_1^m} \left(1 - e^{-\int_{t-\tau_1}^t d_1(s)ds} \right) \\ &= \eta > 0. \end{aligned} \quad (3.59)$$

D'un autre côté on a en utilisant l'hypothèse (H4) de l'introduction

$$\begin{aligned} y(t) &= e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \left(\int_{-\tau_1}^0 b_1(s)\varphi_1^*(s)e^{-\int_s^0 d_1(u)du} ds \right) \\ &\quad + e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \left(\int_{t-\tau_1}^t b_1(s)x^*(s)e^{\int_0^s d_1(u)du} ds \right) \\ &\leq b_1^m (\varphi_1^*)^m \tau_1 + b_1^m (x^*)^m \tau_1 \\ &= \varrho, \end{aligned} \quad (3.60)$$

où $(x^*)^m = \sup_{(0,\omega)} x^*(t) > 0$. Désignons par $P : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ l'application de Poincaré associée à l'équation (3.58) et définie par $P(\xi) = y_\xi(\omega)$, où y_ξ est la solution de l'équation (3.58) correspondante à la donnée initiale $y_\xi(0) = \xi$. On a de (3.59) et (3.60)

$$P(\mathbb{R}_+) \subset [\eta, \varrho].$$

Puisque la solution y_ξ dépend continûment de la donnée initiale ξ , P est une application continue. D'après le Théorème du point fixe de Schauder il existe $\xi_0 > 0$ tel que $P(\xi_0) = \xi_0$. D'où $y_{\xi_0}(\omega) = y_{\xi_0}(0)$, la solution y_{ξ_0} est donc une solution périodique de l'équation (3.58). Désignons cette solution par y^* .

Montrons maintenant que (x^*, y^*) est une solution globalement attractive du système (3.56). Soit (x, y) une solution positive du système (3.56). Étant donné que $x(t) - x^*(t) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, il suffit de montrer que $y(t) - y^*(t) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$. On a de (3.59)

$$\begin{aligned} y(t) - y^*(t) = & (y(0) - y^*(0))e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \\ & + \left(\int_{t-\tau_1}^t b_1(s)(x(s) - x^*(s))e^{\int_0^s d_1(u)du}ds \right) \times e^{-\int_0^t d_1(s)ds}, \quad t > 0, \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} |y(t) - y^*(t)| \leq & |y(0) - y^*(0)| e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \\ & + \left(\int_{t-\tau_1}^t b_1(s) |x(s) - x^*(s)| e^{\int_0^s d_1(u)du}ds \right) \times e^{-\int_0^t d_1(s)ds} \\ \leq & |y(0) - y^*(0)| e^{-\int_0^t d_1(s)ds} + \int_{t-\tau_1}^t b_1(s) |x(s) - x^*(s)| ds, \quad t > 0. \end{aligned} \tag{3.61}$$

Puisque la fonction $|x(s) - x^*(s)|$ est continue, bornée et $|x(s) - x^*(s)| \rightarrow 0$, lorsque $s \rightarrow +\infty$, on obtient, en prenant la limite dans (3.61) lorsque $t \rightarrow +\infty$, que $y(t) - y^*(t) \rightarrow 0$.

■

Théorème 3.3.5. *Supposons que les hypothèses (H1)'-(H5) sont satisfaites et que $C_{11}^- = C_{11}^+ = 0$. Alors sous les hypothèses du Théorème 3.3.2 le système (3.6) admet une solution positive, ω -périodique et globalement attractive.*

Preuve. Remarquons d'abord que $(x^*, y^*, 0, 0, \dots, 0, 0)$ est une solution ω -périodique du système (3.6), où (x^*, y^*) est la solution périodique globalement attractive du système (3.56). Montrons maintenant que $(x^*, y^*, 0, 0, \dots, 0, 0)$ est globalement attractive. Soit $(x_1, y_1, \dots, x_n, y_n)$ une solution positive quelconque de (3.6). D'après le Théorème 3.3.2 on a $(x_i(t), y_i(t)) \rightarrow (0, 0)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, pour tout $i = 2, \dots, n$. Il reste donc à

prouver que $x_1(t) - x^*(t) \rightarrow 0$ et $y(t) - y^*(t) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$. Montrons d'abord que $x_1(t) - x^*(t) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Définissons la suite de fonctions suivante :

$$f_m(t) = x_1(t + m\omega), \quad t > 0, \quad m \geq 1.$$

Puisque $\frac{df_m}{dt}(t)$ est uniformément bornée en m , la suite $(f_m)_{m \geq 1}$ est équicontinue sur les intervalles compacts de $(0, +\infty)$. D'après le Théorème d'Ascoli il existe une sous-suite $(f_{m_k})_{k \geq 1}$ et une fonction différentiable $\bar{x}(t)$ tel que

$$f_{m_k} \rightarrow \bar{x}, \quad \frac{df_{m_k}}{dt} \rightarrow \frac{d\bar{x}}{dt}, \quad \text{uniformément lorsque } k \rightarrow +\infty, \quad (3.62)$$

où la convergence a lieu sur tout interval compact de $(0, +\infty)$. Puisque $f_{m_k}(t)$ est solution de la première équation du système (3.6) pour $i = 1$, on a :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt}(t + m_k\omega) = & B_1(t + m_k\omega)x_1(t + m_k\omega - \tau_1) - a_{11}(t + m_k\omega)x_1^2(t + m_k\omega) - \\ & - x_1(t + m_k\omega) \sum_{j=2}^n a_{1j}(t + m_k\omega)x_j(t + m_k\omega) - \\ & - x_1(t + m_k\omega) \sum_{j=2}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t + m_k\omega + s)dh_{1j}^+(s) + \\ & + x_1(t + m_k\omega) \sum_{j=2}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t + m_k\omega + s)dh_{1j}^-(s). \end{aligned} \quad (3.63)$$

En prenant la limite dans (3.63) lorsque $m_k \rightarrow +\infty$, en tenant compte de $x_i(t + m_k\omega) \rightarrow 0$ pour tout $i = 2, \dots, n$ de (3.62) et la périodicité de $B_1(t)$, $a_{11}(t)$ on obtient

$$\frac{d\bar{x}}{dt}(t) = B_1(t)\bar{x}(t - \tau_1) - a_{11}(t)\bar{x}^2(t), \quad t > 0,$$

$\bar{x}(t)$ est donc une solution positive de (3.57). Soit $\varepsilon > 0$ fixé. Puisque $x^*(t)$ est une solution globalement attractive de (3.57), il existe T_ε tel que

$$|\bar{x}(t) - x^*(t)| < \varepsilon, \quad t \geq T_\varepsilon. \quad (3.64)$$

D'autre part d'après (3.62) il existe $k_\varepsilon \geq 1$ tel que

$$|x_1(T_\varepsilon + m_k\omega) - \bar{x}(T_\varepsilon + m_k\omega)| < \varepsilon, \quad k \geq k_\varepsilon. \quad (3.65)$$

les relations (3.64), (3.65) et la périodicité de $x^*(t)$ nous donnent

$$\begin{aligned} |x_1(T_\varepsilon + m_k \omega) - x^*(T_\varepsilon + m_k \omega)| &= |x_1(T_\varepsilon + m_k \omega) - x^*(T_\varepsilon)| \\ &\leq |x_1(T_\varepsilon + m_k \omega) - \bar{x}(T_\varepsilon)| + |\bar{x}(T_\varepsilon) - x^*(T_\varepsilon)| \\ &\leq 2\varepsilon, \end{aligned}$$

pour tout $k \geq k_\varepsilon$. Puisque la fonction $x_1(t) - x^*(t)$ est uniformément continue sur $(0, +\infty)$, on obtient

$$x_1(t) - x^*(t) \rightarrow 0, \quad t \rightarrow +\infty.$$

La convergence $y_1(t) - y^*(t) \rightarrow 0$ se démontre de la même manière que dans celle de la preuve du Lemme 3.3.6. Finalement on obtient que $(x^*, y^*, 0, 0, \dots, 0, 0)$ est une solution positive périodique et globalement attractive du système (3.6). ■

Corollaire 3.3.3. *Supposons que les hypothèses (H1)'-(H5) sont vérifiées et que $C_{11}^+ = C_{i1}^- = 0$, $i = 1, \dots, n$. Alors si les temps de maturations τ_i , $i = 2, \dots, n$ sont suffisamment grands, les solutions (x_i, y_i) , $i = 2, \dots, n$ tendent vers l'extinction, alors que (x_1, y_1) converge vers la solution périodique globalement attractive du système (3.56).*

Preuve. Supposons que $C_{11}^+ = C_{i1}^- = 0$, $i = 1, \dots, n$. Les hypothèses (i) et (ii) du Lemme 3.3.2 se réduisent à

$$b_1^l e^{-\tau_1 d_1^m} > \sum_{j=2}^n (C_{1j}^+ + a_{1j}^m) \gamma_j, \quad \frac{b_i^m e^{-\tau_i d_i^l}}{a_{i1}^l} < \frac{b_1^l e^{-\tau_1 d_1^m}}{a_{11}^m}, \quad i = 2, \dots, n, \quad (3.66)$$

où γ_i est donné par

$$\gamma_i = \frac{1}{a_{ii}^l} \left(b_i^m e^{-\tau_i d_i^l} + \sum_{j=2}^n C_{ij}^- \gamma_j \right). \quad (3.67)$$

Si on fait tendre $\tau_i \rightarrow +\infty$, pour tout $i = 2, \dots, n$, (τ_1 étant maintenu constant), alors $b_i^m e^{-\tau_i d_i^l} \rightarrow 0$, (3.67) entraîne que $\gamma_i \rightarrow 0$, $i = 2, \dots, n$. Si on choisit donc les τ_i , $i = 2, \dots, n$ suffisamment grands, les inégalités (3.66) sont vérifiées. D'après le Théorème 3.3.5, $(x_i(t), y_i(t)) \rightarrow (0, 0)$ alors que $x_1(t) - x^*(t) \rightarrow 0$, $y_1(t) - y^*(t) \rightarrow 0$, lorsque $t \rightarrow +\infty$, où (x^*, y^*) est la solution périodique globalement attractive du système (3.56). ■

Remarque 3.3.2. Supposons que $C_{ij}^- = C_{ij}^+ = 0$, $i, j = 1, \dots, n$. L'inégalité (3.14) du Théorème 3.3.1 se réduit à

$$B_i^l > \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{a_{ij}^m}{a_{jj}^l} B_j^m, \quad i = 1, \dots, n, \quad (3.68)$$

et les inégalités (i)-(ii) du Lemme 3.3.2 se réduisent à

$$B_1^l > \sum_{j=2}^n \frac{a_{1j}^m}{a_{jj}^l} B_j^m, \quad \frac{B_i^m}{a_{i1}^l} < \frac{B_1^l}{a_{11}^m}, \quad i = 2, \dots, n. \quad (3.69)$$

Si (3.68) est vérifiée, alors les solutions du système (3.6) sont uniformément permanentes. Si les inégalités (3.69) sont vérifiées, d'après le Théorème 3.3.5 le système (3.6) admet comme solution périodique globalement attractive la solution $(x^*, y^*, 0, 0, \dots, 0, 0)$. Ces résultats généralisent le Théorème 3.1.1 de l'Introduction.

3.4 Le Cas Autonome

Dans ce paragraphe on s'intéresse au cas où les coefficients du système (3.6) sont constants. Considérons l'hypothèse suivante :

(H1)" Les coefficients b_i, d_i, a_{ij} sont des constantes positives.

Réécrivons le système (3.6) comme suit

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = b_i e^{-d_i \tau_i} x_i(t - \tau_i) - x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(t) \\ \quad - x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s) dh_{ij}^+(s) \\ \quad + x_i(t) \sum_{j=1}^n \int_{-\tau_j}^0 x_j(t+s) dh_{ij}^-(s), \quad t > 0, \\ \frac{dy_i}{dt} = -d_i y_i(t) + b_i x_i(t) - b_i e^{-d_i \tau_i} x_i(t - \tau_i), \quad t > 0, \end{cases} \quad (3.70)$$

Si (H5) a lieu, alors on peut définir $\gamma_i > 0$ par

$$\gamma_i = \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \gamma_j \right), \quad i = 1, \dots, n.$$

Définissons également les matrices suivantes : $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$, $C^+ = (C_{ij}^+)_{i,j=1}^n$, $C^- = (C_{ij}^-)_{i,j=1}^n$.

Théorème 3.3.6. *Supposons que les hypothèses (H1)"-(H5) sont vérifiées. Supposons de plus que*

$$B_i > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \gamma_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \gamma_j, \quad 1 \leq i \leq n. \quad (3.71)$$

Alors le système (3.70) admet un point d'équilibre positif et globalement attractif (x^, y^*) .*

Preuve. Posons $\bar{w}_i^{(0)} = \gamma_i$ et $\underline{w}_i^{(0)} = \delta_i$, où γ_i et δ_i sont définies par le Lemme 3.3.1 et le Théorème 3.3.1 respectivement. L'inégalité (3.71) permet de choisir un $\varepsilon^{(0)} > 0$ pour lequel on a

$$B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.72)$$

Le Théorème 3.3.1 entraîne l'existence d'un $T_i^{(0)} > 0$ satisfaisant

$$\underline{w}_i^{(0)} - \varepsilon^{(0)} \leq x_i(t) \leq \bar{w}_i^{(0)} + \varepsilon^{(0)}, \quad t > T_i^{(0)}.$$

Ces relations impliquent

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &\geq B_i x_i(t - \tau_i) - a_{ii} x_i^2 - x_i \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) \\ &\quad - x_i \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) + x_i \sum_{j=1}^n C_{ij}^-(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)}), \end{aligned} \quad (3.73)$$

et

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &\leq B_i x_i(t - \tau_i) - a_{ii} x_i^2 - x_i \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)}) \\ &\quad - x_i \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)}) + x_i \sum_{j=1}^n C_{ij}^-(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}), \end{aligned} \quad (3.74)$$

pour $t > T^{(0)} = \max_{1 \leq i \leq n} (T_i^{(0)}) + \tau$. Soit $\varepsilon^{(1)} > 0$ assez petit. En utilisant le Lemme 3.2.1 on déduit de (3.72), (3.73) et (3.74) qu'il existe $T_i^{(1)} > T^{(0)}$ tel que

$$\frac{x_i \geq B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)}) + \sum_{j=1}^n C_{ij}^-(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)})}{a_{ii}} - \varepsilon^{(1)},$$

et

$$\frac{x_i \leq B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)}) - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+(\underline{w}_j^{(0)} - \varepsilon^{(0)}) + \sum_{j=1}^n C_{ij}^-(\bar{w}_j^{(0)} + \varepsilon^{(0)})}{a_{ii}} + \varepsilon^{(1)},$$

pour $t > T_i^{(1)}$. En prenant la limite dans les inégalités précédentes lorsque $t \rightarrow +\infty$ et

puisque $\varepsilon^{(0)}, \varepsilon^{(1)}$ sont arbitrairement petits on arrive à

$$\underline{w}_i^{(1)} \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \overline{w}_i^{(1)},$$

où $\underline{w}_i^{(1)}$ et $\overline{w}_i^{(1)}$ sont définis par

$$\begin{aligned}\underline{w}_i^{(1)} &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \overline{w}_j^{(0)} - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \overline{w}_j^{(0)} + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \underline{w}_j^{(0)} \right) > 0 \\ \overline{w}_i^{(1)} &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \underline{w}_j^{(0)} - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \underline{w}_j^{(0)} + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \overline{w}_j^{(0)} \right) > 0.\end{aligned}$$

De plus compte tenu des définitions de $\underline{w}_i^{(1)}, \overline{w}_i^{(1)}, \gamma_i$ et δ_i on peut écrire

$$\overline{w}_i^{(1)} - \overline{w}_i^{(0)} = \frac{1}{a_{ii}} \left(- \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \delta_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \delta_j \right) < 0, \quad (3.75)$$

et

$$\underline{w}_i^{(1)} - \underline{w}_i^{(0)} = \frac{1}{a_{ii}} \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \delta_j > 0. \quad (3.76)$$

En procédant par récurrence on obtient deux suites $(\underline{w}_i^{(k)})_{k \geq 0}, (\overline{w}_i^{(k)})_{k \geq 0}$ telles que

$$\underline{w}_i^{(k)} \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \overline{w}_i^{(k)}, \quad k \geq 0, \quad (3.77)$$

où

$$\begin{aligned}\overline{w}_i^{(k)} &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \underline{w}_j^{(k-1)} - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \underline{w}_j^{(k-1)} + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \overline{w}_j^{(k-1)} \right), \\ \underline{w}_i^{(k)} &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \overline{w}_j^{(k-1)} - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \overline{w}_j^{(k-1)} + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \underline{w}_j^{(k-1)} \right),\end{aligned} \quad (3.78)$$

pour tout $i = 1, \dots, n$. On a de (3.78)

$$\begin{aligned}\overline{w}_i^{(k)} - \overline{w}_i^{(k-1)} &= \\ -\frac{1}{a_{ii}} \left(\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \left(\underline{w}_j^{(k-1)} - \underline{w}_j^{(k-2)} \right) + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \left(\underline{w}_j^{(k-1)} - \underline{w}_j^{(k-2)} \right) \right)\end{aligned}$$

$$+ \frac{1}{a_{ii}} \left(\sum_{j=1}^n C_{ij}^- \left(\bar{w}_j^{(k-1)} - \bar{w}_j^{(k-2)} \right) \right), \quad (3.79)$$

et

$$\begin{aligned} & \underline{w}_i^{(k)} - \underline{w}_i^{(k-1)} = \\ & - \frac{1}{a_{ii}} \left(\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \left(\bar{w}_j^{(k-1)} - \bar{w}_j^{(k-2)} \right) + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \left(\bar{w}_j^{(k-1)} - \bar{w}_j^{(k-2)} \right) \right) \\ & + \frac{1}{a_{ii}} \left(\sum_{j=1}^n C_{ij}^- \left(\underline{w}_j^{(k-1)} - \underline{w}_j^{(k-2)} \right) \right). \end{aligned} \quad (3.80)$$

Les inégalités (3.75), (3.76), (3.79), (3.80) et le principe de récurrence nous permettent de conclure que les suites $(\bar{w}_i^{(k)})_{k \geq 0}$ et $(\underline{w}_i^{(k)})_{k \geq 0}$ sont respectivement strictement décroissante et strictement croissante. De (3.77) on déduit que ces suites sont convergentes. Posons $\alpha_i = \lim_{k \rightarrow \infty} \underline{w}_i^{(k)}$ et $\beta_i = \lim_{k \rightarrow \infty} \bar{w}_i^{(k)}$, $i = 1, \dots, n$, on a de (3.77)

$$\alpha_i \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \beta_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

où α_i et β_i sont données par

$$\begin{aligned} \beta_i &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \alpha_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \alpha_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \beta_j \right), \quad i = 1, \dots, n, \\ \alpha_i &= \frac{1}{a_{ii}} \left(B_i - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \beta_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ \beta_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- \alpha_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

Si on pose $w_i = \beta_i - \alpha_i$ on obtient

$$w_i = \frac{1}{a_{ii}} \left(\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} w_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^+ w_j + \sum_{j=1}^n C_{ij}^- w_j \right), \quad i = 1, \dots, n.$$

Définissons la matrice suivante

$$M_{ij} = \begin{cases} a_{ii} - C_{ii}^+ - C_{ii}^-, & i = j \\ -a_{ij} - C_{ij}^+ - C_{ij}^-, & i \neq j, \end{cases}$$

d'où $Mw = 0$, où $w = (w_1, \dots, w_n)^T$. On a de la définition de γ_i et de (3.71)

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^n M_{ij}\gamma_j &= a_{ii}\gamma_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}^-\gamma_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+\gamma_j - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}\gamma_j \\ &= B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}^+\gamma_j - \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}\gamma_j > 0. \end{aligned} \quad (3.81)$$

Comme $M_{ij} \leq 0$ pour $i \neq j$ et $\gamma_i > 0$ ($i = 1, \dots, n$) on déduit de (3.81) que M est une M -matrice (voir Théorème 1.1.1), d'où $\det M > 0$ et donc $w = 0$. Ceci entraîne alors que $\beta_i = \alpha_i$ pour tout $i = 1, \dots, n$.

Pour montrer l'unicité de x^* , il suffit de montrer que la matrice $A + C^+ - C^-$ est inversible. Pour cela remarquons que (3.81) entraîne

$$(a_{ii} - C_{ii}^+ - C_{ii}^-) \gamma_i > \sum_{j=1, j \neq i}^n (a_{ij} + C_{ij}^+ + C_{ij}^-) \gamma_j$$

d'où

$$\begin{aligned} (a_{ii} + C_{ii}^+ - C_{ii}^-) \gamma_i &> (a_{ii} - C_{ii}^+ - C_{ii}^-) \gamma_i \\ &> \sum_{j=1, j \neq i}^n (a_{ij} + C_{ij}^+ + C_{ij}^-) \gamma_j \\ &> \sum_{j=1, j \neq i}^n |a_{ij} + C_{ij}^+ - C_{ij}^-| \gamma_j. \end{aligned}$$

$(A + C^+ - C^-)$ est à diagonale strictement dominante, elle est donc inversible.

On veut maintenant montrer que y_i possède un point d'équilibre globalement attractif.

La seconde équation de (3.70) entraîne que

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} f_i(t) &= \lim_{t \rightarrow \infty} (b_i x_i(t) - b_i e^{-d_i \tau_i} x_i(t - \tau_i)) \\ &= b_i x_i^* - b_i e^{-d_i \tau_i} x_i^* \\ &= b_i x_i^* (1 - e^{-d_i \tau_i}) > 0. \end{aligned}$$

En utilisant les résultats sur les équations différentielles ordinaires, il existe $y_i^* > 0$ tel que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y_i(t) = y_i^*,$$

pour tout $i = 1, \dots, n$. ■

Remarque 3.4.1. Si $C_{ij}^- = C_{ij}^+ = 0$, $i, j = 1, \dots, n$, le système (3.70) se réduit à celui étudié

par Liu et al. [82]. L'inégalité (3.71) se réduit à

$$b_i e^{-d_i \tau_i} > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} \frac{b_j e^{-d_j \tau_j}}{a_{jj}}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.82)$$

Si (3.82) a lieu, alors d'après le Théorème 3.3.6 le système (3.70) admet un point d'équilibre positif et globalement attractif. Le Théorème 3.3.6 généralise donc le Théorème 3.1.2 de l'Introduction.

3.5 Simulations Numériques

Cette partie est consacrée à la réalisation d'une simulation numérique des solutions du système (3.6). Il existe une fonction spéciale dans le MATLAB (version ≥ 5) appelée «ODE's function» (cf. [89]) qui permet d'évaluer numériquement les solutions des équations différentielles ordinaires et de construire leurs graphes. Cependant il n'existe pas dans les versions actuelles du MATLAB (jusqu'à la version 6.5) de fonctions permettant d'effectuer une simulation numérique des équations différentielles à retards. Récemment les américains Shampine et Thompson [100] ont développé un package spécial appelé `dde23` «delay differential equation» qui permet d'effectuer une telle simulation. Ce package est basé sur un algorithme utilisant la méthode de Runge-Kutta d'ordre 2 et 3 et, s'il est rajouté à n'importe quelle version du MATLAB, le rend capable de simuler des équations différentielles à retards. Le package `dde23` est composé d'un ensemble de quatres fichiers Matlab : `dde23.m`, `ddeval.m`, `ddeset.m`, `ddeget.m`. Ces fichiers sont disponible à l'url suivante : www.radford.edu/~thompson/webddes/. On renvoie le lecteur pour plus de détails sur l'utilisation du package `dde23` à l'article de Shampine & Thompson [100].

Avant d'effectuer une simulation numérique, on prendra comme noyau $h_{ij}(s)$ une fonction gamma d'ordre $n \geq 0$, càd une fonction du type

$$h_{ij}(s) = \frac{\mu^{n+1} s^n}{n!} e^{\mu s}, \quad s \leq 0, \quad \mu > 0.$$

Ces noyaux de types gaussiens sont ceux qui décrivent le mieux la dynamique de beaucoup de phénomènes biologiques (voir Volterra [125], Cushing [25] et MacDonald [88] pour une littérature abondante sur le choix de ce type de noyaux). Posons $n = 0$ et $\mu = 1$ et considérons

le système suivant qui est un cas particulier du système (3.6)

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= (2 + \sin(t - \tau_1))e^{-\tau_1}x(t - \tau_1) - 15x^2 - (1.2 + \cos 2t)xy - x \int_{-\tau_2}^0 e^s y(t + s)ds \\ \frac{dy(t)}{dt} &= (2 + \cos(t - \tau_2))e^{-\tau_2}y(t - \tau_2) - 20y^2 - (1.3 + \sin 2t)xy - y \int_{-\tau_1}^0 e^s x(t + s)ds,\end{aligned}\quad (3.83)$$

pour $t > 0$. Les coefficients de ce système sont des fonctions continues, positives et périodiques de période 2π . Les conditions (H1)'-(H2) sont donc satisfaites. Donnant au retards τ_1 et τ_2 les valeurs suivantes :

$$\tau_1 = 0.1, \quad \tau_2 = 0.2,$$

on a alors le tableau suivant

$d_1^l = 1,$	$d_1^m = 1,$	$d_2^l = 1,$	$d_2^m = 1,$
$b_1^l = 1,$	$b_1^m = 3,$	$b_2^l = 1,$	$b_2^m = 3,$
$a_{11}^l = 15,$	$a_{11}^m = 15,$	$a_{22}^l = 20,$	$a_{22}^m = 20,$
$a_{12}^l = 0.2,$	$a_{12}^m = 2.2,$	$a_{21}^l = 0.3,$	$a_{21}^m = 2.3,$
$C_{11}^- = 0,$	$C_{12}^- = 0,$	$C_{21}^- = 0,$	$C_{22}^- = 0,$
$C_{11}^+ = 0,$	$C_{12}^+ = 0.18,$	$C_{21}^+ = 0.095,$	$C_{22}^+ = 0.$

Ce tableau montre que la condition (H5) est également satisfaite. En calculant les valeurs de γ_1 et γ_2 on obtient : $\gamma_1 = 0.18$ et $\gamma_2 = 0.12$. La condition du Corollaire 3.3.1 est vérifiée. En prenant comme valeur initiales les fonctions constantes suivantes

$$x(t) = 0.01, \quad y(t) = 0.02, \quad -0.2 \leq t \leq 0,$$

une simulation numérique à l'aide du package `dde23` nous donne le graphique de la figure 3.1 qui montre que les solutions x et y du système (3.83) s'approchent d'une solution 2π -périodique (voir plus bas).

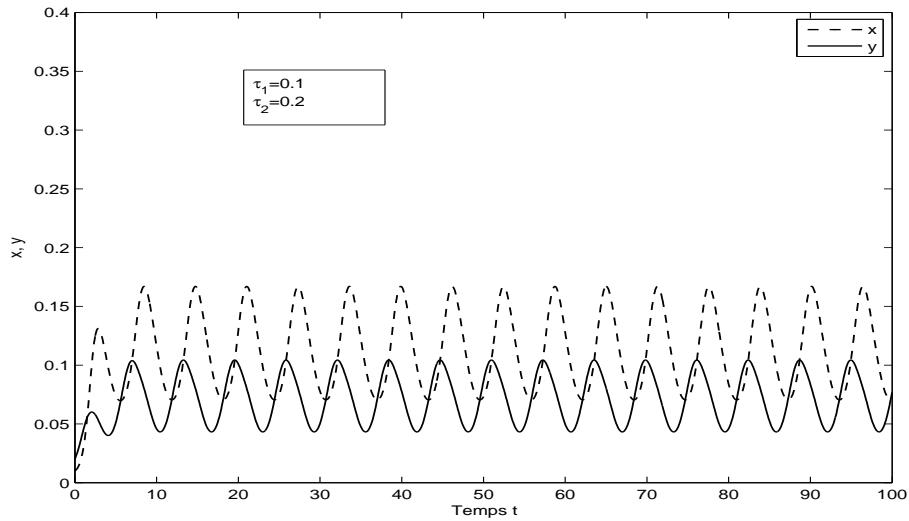
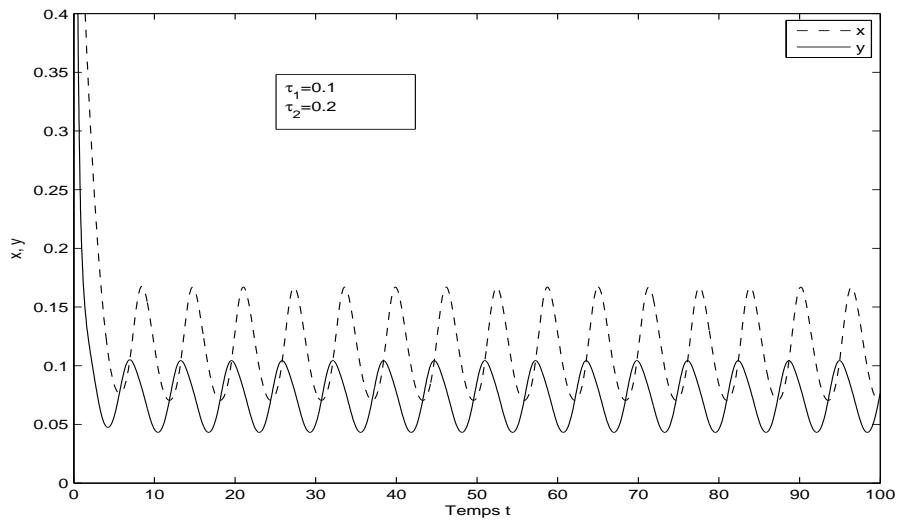
Une seconde simulation avec les nouvelles données initiales suivantes

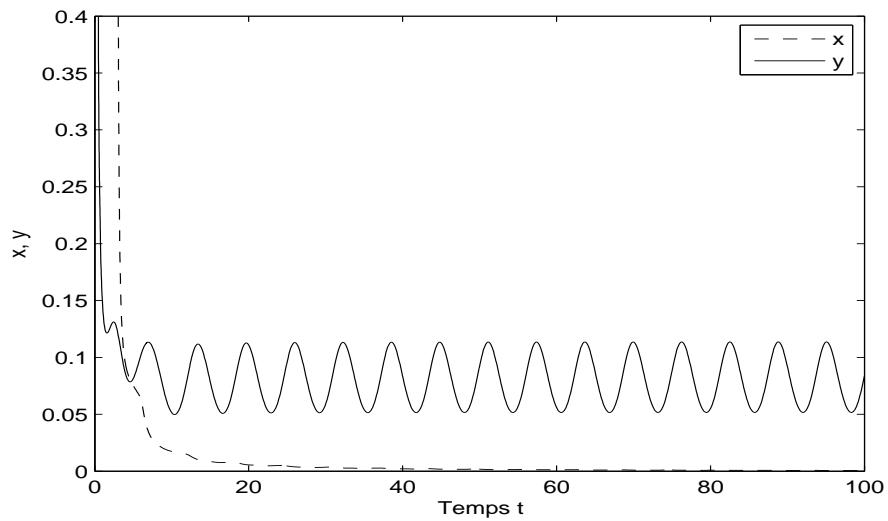
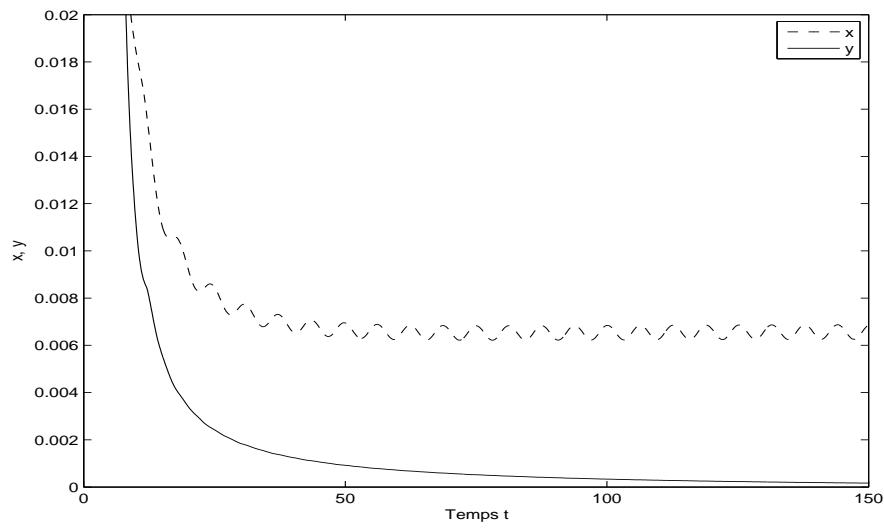
$$x(t) = 50, \quad y(t) = 70, \quad -70 \leq t \leq 0,$$

nous donne le graphique de la figure 3.2 qui montre que les solutions x et y s'approchent de la même solution 2π -périodique. Ces deux graphiques reflètent la permanence uniforme des solutions du système (3.83).

Pour voir l'effet du retard sur la dynamique du système (3.83) agrandissant τ_1 en prenant les valeurs suivantes

$$\tau_1 = 3, \quad \tau_2 = 0.2.$$

FIG. 3.1 – Solutions du système (3.83) : $\varphi_1 \equiv 0.01$, $\varphi_2 \equiv 0.02$.FIG. 3.2 – Solutions du système (3.83) : $\varphi_1 \equiv 50$, $\varphi_2 \equiv 70$.

FIG. 3.3 – Solutions du système (3.83) : $\tau_1 = 3$, $\tau_2 = 0.2$.FIG. 3.4 – Solutions du système (3.83) : $\tau_1 = 3$, $\tau_2 = 6$.

Une nouvelle simulation numérique, avec les mêmes valeurs initiales précédentes, nous donne le graphique de la figure 3.3 qui montre que x tend vers 0 alors que y s'approche d'une solution 2π -périodique.

Si on agrandit τ_2 en prenant les valeurs suivantes :

$$\tau_1 = 3, \quad \tau_2 = 6,$$

une dernière simulation numérique donne le graphique de la figure 3.4 qui montre que y tend vers 0 alors que x s'approche d'une solution 2π -périodique. Ces simulations numériques confirment les résultats énoncés par les Corollaires 3.3.1 et 3.3.3.

3.6 Conclusion

Le système (3.6) considéré dans ce chapitre généralise celui étudié par Liu & Chen dans [83]. Le Théorème 3.3.1 nous donne une condition suffisante pour obtenir la permanence uniforme des solutions, alors que le Théorème 3.3.2 nous donne une condition d'extinction partielle des solutions. Le Théorème 3.3.4 montre que si les coefficients du système sont périodiques avec la même période, alors la condition de permanence peut être exprimée en fonction du rayon spectral de l'application de Poincaré associée à l'équation linéarisée du système (3.6). Comme conséquence de ce dernier résultat on a montré que si les retards τ_i sont des multiples de la période ω , alors l'hypothèse de permanence peut être exprimée en terme de moyennes des coefficients du système. Le Théorème 3.3.5 montre quant à lui que si les coefficients du système (3.6) sont périodiques avec la même période et sous les conditions d'extinction partielles du Théorème 3.3.2, alors le système admet une solution périodique globalement attractive. Le Théorème 3.4.1 montre enfin que dans le cas autonome, c'est-à-dire si les coefficients sont constants, la condition de permanence uniforme entraîne l'existence d'un point d'équilibre globalement attractif. Les résultats obtenus dans ce chapitre généralisent les travaux de Liu et al [81-83] sur les systèmes structurés en stades.

La relation (3.11) et la condition de permanence (3.14) du Théorème 3.3.1 peuvent être interprétées comme suit : Si les valeurs minimales des coefficients d'inhibitions a_{ii}^l sont suffisamment grands par rapport aux valeurs maximales des taux d'interactions compétitifs a_{ij}^m , ($i \neq j$) et si les retards τ_i sont suffisamment petits, alors les populations matures et immatures x_i et y_i sont uniformément permanentes. Ce principe, bien connu pour des systèmes de types Lotka-Volterra (cf. [33], [39-45], [60], [68], [75], [118-119]), a été prouvé récemment par Gopalsamy & He [47] pour des systèmes de types Lotka-Volterra avec retards distribués.

Ils ont montré que si les coefficients d'interactions intra-spécifiques a_{ii}^l sont suffisamment grands comparés aux termes d'interactions inter-spécifiques a_{ij}^m , ($i \neq j$) et si les retards distribués sont suffisamment petits alors les solutions positives du système convergent vers une même solution périodique positive. Le Théorème 3.3.1 est une généralisation partielle de ce principe pour des systèmes de Lotka-Volterra structurés en stades. Dans le cas où les coefficients du système (3.6) sont constants, le Théorème 3.4.1 montre que ce principe entraîne que les solutions positives convergent vers un même point d'équilibre positif.

La question de l'existence d'une solution périodique globalement attractive reste par contre entièrement ouverte. Les graphiques des figures 3.1 et 3.2 montrent que les solutions x et y s'approchent d'un même graphique 2π -périodique lorsque $t \rightarrow +\infty$. Ceci laisse supposer l'existence d'une solution périodique globalement attractive. Les techniques utilisées dans ce chapitre ne permettent pas de montrer l'attractivité d'une telle solution, la difficulté est principalement dû au fait que le semiflow du système (3.83) n'est pas monotone.

L'hypothèse en moyenne du Corollaire 3.3.2 est beaucoup plus naturelle que l'hypothèse (3.14) du Théorème 3.3.1. En effet, si une population de type i ne se reproduit pas pendant un très court interval de temps au cours de l'année, alors $B_i^l = 0$. L'hypothèse de permanence (3.14) n'étant alors plus satisfaite. Dans l'inégalité en moyenne du Corollaire 3.3.2 les valeurs minimales des taux de reproductions sont remplacés par leurs valeurs moyennes. Une question ouverte est alors la suivante : Peut-on obtenir des conditions de permanence en moyennes lorsque les retards τ_i ne sont pas multiples de la période ?

Le Corollaire 3.3.3 montre l'effet de l'accroissement du temps de maturation τ_i sur la permanence et l'extinction des solutions. D'après ce corollaire si on accroît le temps de maturation de certaines populations, ceci a pour effet de favoriser leurs extinction et d'assurer la permanence des populations compétitives. Ce résultat peut être utilisé pour la protection de certaines espèces rares ou en voie d'extinction. Cette protection peut se faire dans des réserves pour espèces protégées, en sélectionnant par exemple les espèces compétitives avec l'espèce à protéger :

- Pour protéger une population en extinction il faut accroître le temps de maturation des populations en compétition avec cette même population, ce qui entraîne l'extinction des populations compétitives mais assure la permanence donc la survie de la population à protéger.
- On peut également accroître le taux de mortalité des populations immature d_i , mathématiquement ceci a le même effet que celui d'accroître le temps de maturation.

Chapitre 4

Existence et Attractivité d'une Solution Périodique pour un Système Nonautonome à Dispersion

4.1 Introduction

La dynamique d'une population dépend en général de la nature de l'environnement ou du milieu qui l'abrite. Comme on l'a déjà vu au Chapitre 3, une périodicité de l'environnement (succession des saisons) entraîne souvent une périodicité de la densité de population. Il existe un autre phénomène important en dynamique des populations, c'est celui de la migration des espèces ou dispersion.

Les activités humaines (industrialisation, exploitation du milieu physique, pollution des sols, déforestation, etc) engendrent une compartimentation de l'environnement. L'environnement ou la niche écologique abritant certaines espèces, se trouve alors subdivisée en plusieurs compartiments séparés entre eux par des barrières que les différentes espèces qui occupent ce milieu peuvent franchir, ou migrer d'un compartiment à un autre. Ce phénomène de dispersion a pour conséquence un changement de la dynamique évolutive des espèces (voir Levin [76]). Les systèmes modélisant ce phénomène de migration sont appelés systèmes à dispersions.

Il existe deux types de systèmes à dispersions. Les premiers sont les systèmes à dispersion discrète où l'environnement est composé de n compartiments entre lesquels la population migre d'un compartiment à un autre avec des taux de dispersions dépendant de chacun des deux compartiments. Les seconds sont les systèmes diffusifs où la population est répartie de

façon continue dans l'espace, dans ce cas la géométrie de l'environnement a un effet important sur la dynamique de cette population.

Le premier système à dispersion discrète a été introduit par Skellam [101]. Le flux migratoire entre les compartiments i et j est modélisé par la différence entre les densités de populations $d_{ij}(x_j - x_i)$, où x_i et x_j désignent les densités de populations dans les compartiments i et j respectivement et d_{ij} étant les taux de dispersions de j vers i . D'une manière générale les systèmes à dispersions discrètes ont la forme suivante :

$$\frac{dx_i}{dt}(t) = x_i f(t, x) + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)(x_j - x_i), \quad t > 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad x = (x_1, \dots, x_n).$$

Le terme $x_i f(t, x)$ décrit la croissance et la mortalité de la population x dans le compartiment i . Beaucoup de travaux sur les systèmes à dispersions ont pour but l'étude de l'effet des taux de dispersions d_{ij} sur l'extinction, la permanence ou la stabilité asymptotique des solutions. Citons parmi ces travaux ceux de Takeuchi & Lu [107] qui ont étudié la permanence et la stabilité asymptotique d'un système nonautonome modélisant un seul type de population. Takeuchi [105] a montré l'existence et la stabilité globale d'un système coopératif dans un environnement à n compartiments. Freedman [31] s'est intéressé à l'extinction et la permanence dans le cas d'un environnement composé de deux compartiments. Wang et al [127] ont montré l'existence d'une solution attractive pour un système nonautonome dont l'environnement est composé de deux compartiments. Cui & Chen [22-23] ont étudié l'effet des coefficients de dispersions sur l'existence d'une solution périodique pour un système nonautonome à coefficients périodiques. Freedman & Peng [34] ont étudié la permanence et la stabilité asymptotique dans le cas d'un système nonautonome dans un environnement composé de n compartiments.

Certains auteurs ont introduit le retard temporel dans les systèmes à dispersions. Ce retard modélise l'effet de rétroaction du passé de la population sur son présent. Beretta & Takeuchi [12] se sont intéressés à la stabilité asymptotique d'un système nonautonome à dispersion. Yang et al [134] ont étudié l'existence d'une solution périodique d'un système nonautonome périodique à dispersion avec un retard discret. Zhang & Chen [140] se sont intéressés à l'existence d'une solution périodique du même système avec un retard continu. Beaucoup d'autres travaux ont été consacrés à des systèmes à dispersions à plusieurs populations, citons parmi eux Cantrell & al [18], Freedman & Takeuchi [36], Kuang & Takeuchi [73], Wang & Ma [128], Beretta et al [11], Lu & Takeuchi [86-87], Takeuchi [104], Zhang & Wang [142].

Pour tenir compte à la fois de la périodicité saisonnière de l'environnement, du temps

de gestation et de l'effet de migration de la population, Teng & Lu [110] ont considéré le système nonautonome périodique à dispersion suivant

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt}(t) = & x_i(t) \{ a_i(t) - b_i(t)x_i(t) - c_i(t)x_i(t - \tau(t)) \\ & - \int_{-\sigma}^0 k_i(t, s)x_i(t + s)ds \} + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)(x_j(t) - x_i(t)), \end{aligned} \quad (4.1)$$

$t > 0$. Les coefficients a_i, b_i, c_i, d_{ij} sont des fonctions nonnégatives continues et périodiques de même période $\omega > 0$ telles que $d_{ii} \equiv 0, i = 1, \dots, n$. La fonction $k_i(t, s)$ est supposée nonnégative, continue et ω -périodique par rapport à t et intégrable par rapport à $s \in (-\sigma, 0)$. La fonction τ est supposée ω -périodique et continûment dérivable, tel que $\inf_{t \in (0, \omega)} (1 - \frac{d\tau}{dt}(t)) > 0$.

Ce système modélise la dispersion d'une seule population x dans un environnement composé de n compartiments distincts. Les termes $c_i(t)x_i(t - \tau(t))$, et $\int_{-\sigma}^0 k_i(t, s)x_i(t + s)ds$ représentent l'effet dû à la gestation et la réponse de rétroaction de la population x dans le compartiment i , respectivement. Dans ce modèle le retard $\tau(t)$ dû à la gestation de la population x est le même dans tous les compartiments.

Désignons par \bar{f} la moyenne d'une fonction f , càd $\bar{f} = \frac{1}{\omega} \int_0^\omega f(t)dt$. Dans [110], Teng & Lu ont montré le résultat suivant.

Théorème 4.1.1. (Teng & Lu [110]). *En plus des hypothèses précédentes, supposons que $d_{ij}^l > 0$, pour tout $i, j = 1, \dots, n$. Si la condition*

$$\overline{a_i} > \sum_{i=1}^n \overline{d_{ij}}, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.2)$$

est satisfaite, alors :

- a) *Les solutions positives du système (4.1) sont uniformément permanentes.*
- b) *Le système (4.1) admet au moins une solution ω -périodique positive.*

Le Théorème 4.1.1 montre que sous l'hypothèse (4.2), la périodicité des coefficients du système (4.1) entraîne l'existence d'une solution périodique positive. D'un point de vue biologique ceci explique la périodicité de la densité de population, de même période que les saisons, observée expérimentalement.

Dans ce chapitre on propose une généralisation du système (4.1) en considérant le cas d'un retard distribué infini et avec des retards de gestations $\tau_i(t)$ différents. Le système qu'on

se propose d'étudier est le suivant

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt}(t) = & x_i(t) \{ a_i(t) - b_i(t)x_i(t) - c_i(t)x_i(t - \tau_i(t)) \\ & - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)x_i(t + s)ds \} + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)(x_j(t) - x_i(t)), \end{aligned} \quad (4.3)$$

pour $t > 0$. On supposera tout au long de ce chapitre que :

- (H1) Les fonctions a_i, b_i, c_i, d_{ij} , sont nonnegatives, continues et périodiques de même période $\omega > 0$, tel que $\inf_{t \in (0, \omega)} b_i(t) > 0$, et $d_{ii} \equiv 0$ pour tout $i = 1, \dots, n$.
- (H2) La fonction $k_i(t, s)$ est supposée nonnegative, continue et ω -périodique par rapport à t , intégrable par rapport à $s \in (-\infty, 0)$ tel que $\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds$ est continue sur $[0, \omega]$.
- (H3) Les fonctions τ_i sont supposées, continûments dérивables et périodiques de période ω tel que : $\inf_{t \in (0, \omega)} (1 - \dot{\tau}_i(t)) = \tau_i^l > 0$, où $\dot{\tau}_i(t) = \frac{d\tau_i}{dt}(t)$, $i = 1, \dots, n$.

Posons $\psi_i(t) = t - \tau_i(t)$, $t \geq 0$. Puisque $\frac{d\psi_i}{dt}(t) = 1 - \frac{d\tau_i}{dt}(t) \geq \tau_i^l > 0$, pour tout $t > 0$, ψ_i est strictement croissante. La fonction ψ_i admet donc un inverse ψ_i^{-1} continûment dérivable tel que $\frac{d\psi_i^{-1}}{dt}(t) = \frac{1}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(t))}$, $t \geq 0$. On désignera tout au long de ce chapitre par \bar{f} , f^l et f^m la moyenne, la borne inférieure et la borne supérieure d'une fonction ω -périodique f sur $[0, \omega]$ respectivement, et on posera

$$\bar{k}_i(s) = \frac{1}{\omega} \int_0^\omega k_i(t, s)dt, \quad s \in (-\infty, 0), \quad \bar{k}_i = \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s)ds.$$

Dans le paragraphe suivant on montre, en utilisant le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin, que si l'inégalité (4.2) est satisfaite, alors le système (4.3) admet au moins une solution périodique positive. Dans le paragraphe 3 on s'intéresse à la stabilité globale de la solution périodique. En utilisant une fonctionnelle de Lyapunov appropriée, on établit certaines conditions sous lesquelles cette solution périodique est globalement attractive. Dans le paragraphe 4 on propose une simulation numérique des solutions pour illustrer les résultats obtenus. Une conclusion ainsi qu'une interprétation des résultats sont proposées en fin de chapitre.

4.2 Existence d'une Solution Périodique

Dans ce paragraphe on montre, en utilisant le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin, l'existence d'une solution périodique positive du système (4.3). Le premier théorème principal de ce chapitre est le suivant.

Théorème 4.2.1. *Supposons que les conditions (H1)-(H3) sont satisfaites. Alors si l'hypothèse (4.2) est vérifiée, le système (4.3) admet au moins une solution périodique positive de période ω .*

Avant de donner la preuve de ce théorème on aura besoin du lemme suivant.

Lemme 4.2.1. *Supposons que l'inégalité (4.2) a lieu et soit $y = (y_1, \dots, y_n)^T$ une solution du système algébrique suivant*

$$\bar{a}_i - \bar{b}_i e^{y_i} - \mu \bar{c}_i e^{y_i} - \mu e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds + \mu \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} = 0, \quad (4.4)$$

où $i = 1, \dots, n$, et $\mu \in [0, 1]$. On a alors

$$r_1 \leq y_i \leq r_2, \quad i = 1, \dots, n,$$

avec

$$r_1 = \ln \left(\frac{\min_{1 \leq i \leq n} \left(\bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} \right)}{\max_{1 \leq i \leq n} (\bar{b}_i + \bar{c}_i + \sigma \bar{k}_i)} \right), \quad r_2 = \ln \left(\max_{1 \leq i \leq n} \left(\frac{\bar{a}_i}{\bar{b}_i} \right) \right).$$

Preuve. Supposons que (4.4) a une solution $y = (y_1, \dots, y_n)^T$, alors

$$\begin{aligned} \bar{b}_i e^{y_i} &= \bar{a}_i - \mu \bar{c}_i e^{y_i} - \mu e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds + \mu \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} \\ &\geq \bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} - \mu \bar{c}_i e^{y_i} - \mu e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds, \end{aligned}$$

d'où

$$\left(\bar{b}_i + \mu \bar{c}_i + \mu \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds \right) e^{y_i} \geq \bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij}.$$

Puisque $\mu \leq 1$, on obtient que

$$y_i \geq r_1, \quad i = 1, \dots, n.$$

D'un autre côté, il est clair que

$$\bar{b}_i e^{y_i} \leq \bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} + e^{-y_i} \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j}.$$

Si on pose $e^{y_{i_0}} = \max_{1 \leq i \leq n} e^{y_i}$, il s'en suit que

$$\begin{aligned}\overline{b_{i_0}}e^{y_{i_0}} &\leq \overline{a_{i_0}} - \sum_{j=1}^n \overline{d_{i_0 j}} + e^{-y_{i_0}} \sum_{j=1}^n \overline{d_{i_0 j}} e^{y_{i_0}} \\ &\leq \overline{a_{i_0}} - \sum_{j=1}^n \overline{d_{i_0 j}} + \sum_{j=1}^n \overline{d_{i_0 j}} = \overline{a_{i_0}}.\end{aligned}$$

D'où finalement

$$y_i \leq r_2, \quad i = 1, \dots, n.$$

■

Preuve du Théorème 4.2.1. Posons $x_i(t) = e^{y_i(t)}$, le système (4.3) prend alors la forme qui suit

$$\begin{aligned}\frac{dy_i}{dt} &= a_i(t) - b_i(t)e^{y_i(t)} - c_i(t)e^{y_i(t-\tau_i(t))} - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t+s)}ds \\ &\quad + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)e^{y_j(t)-y_i(t)} - \sum_{j=1}^n d_{ij}(t),\end{aligned}\tag{4.5}$$

pour $i = 1, \dots, n$. Montrer que le système (4.3) admet une solution périodique positive revient donc à montrer que le système (4.5) admet au moins une solution périodique y_i^* , $i = 1, \dots, n$. Pour cela on utilisera le Théorème de Gaines & Mawhin (Théorème 1.4.2).

Définissons les espaces suivants

$$X := Y := \{(y_1(t), \dots, y_n(t))^T \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^n) : y_i(t + \omega) = y_i(t), \quad t \in \mathbb{R}, \quad i = 1, \dots, n\}$$

munis de la norme $\|(y_1, \dots, y_n)^T\|_X = \sum_{i=1}^n \max_{[0, \omega]} |y_i(t)|$, ensuite l'opérateur L par

$$\begin{aligned}L : \text{Dom } L &\rightarrow X \\ (y_1, \dots, y_n)^T &\mapsto \left(\frac{dy_1}{dt}, \dots, \frac{dy_n}{dt} \right)^T\end{aligned}\tag{4.6}$$

où $\text{Dom } L = \{(y_1, \dots, y_n)^T \in X \cap C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}^n)\}$. Définissons l'application $N : X \rightarrow X$ par $Ny = (N_1 y, \dots, N_n y)^T$ avec

$$\begin{aligned}N_i y &= a_i - b_i e^{y_i} - c_i e^{y_i(t-\tau_i(t))} - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t+s)}ds \\ &\quad + \sum_{j=1}^n d_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n d_{ij},\end{aligned}$$

et $y = (y_1, \dots, y_n)^T$. Il est clair que N est continue. De plus étant donné la périodicité de τ_i et k_i , N envoie X vers lui même. Définissons deux projecteurs P et Q comme suit $P, Q : X \rightarrow X$, $Py = Qy = (P_1y, \dots, P_ny)$ où

$$P_iy = Q_iy = \frac{1}{\omega} \int_0^\omega y_i(t)dt, \quad i = 1, \dots, n.$$

On a

$$\ker L = \{(y_1, \dots, y_n) \in X : y_i = C^{te}\}$$

et

$$\text{Im } L = \left\{ y \in X : \int_0^\omega y(t)dt = 0 \right\}.$$

On déduit que $\dim \ker L = \text{codim Im } L = n < \infty$ et $\text{Im } L$ est fermé dans X . L est donc une application de Fredholm d'indice zéro. De plus, P et Q sont continues avec $\text{Im } P = \ker L$ et $\ker Q = \text{Im } L = \text{Im } (I - Q)$. Désignons par L_p la restriction de L à $\text{dom}(L) \cap \ker P$. L_p est alors inversible (cf. Chapitre 1). Notons par K_P cet inverse, on peut alors expliciter K_P comme suit

$$K_P(y) = \int_0^t y(s)ds - \frac{1}{\omega} \int_0^\omega \int_0^t y(s)dsdt.$$

Les applications, $QN : X \rightarrow X$ et $K_P(I - Q)N : X \rightarrow X$ prennent alors la forme suivante

$$\begin{aligned} QNy &= \frac{1}{\omega} \int_0^\omega \left\{ a_i(t) - b_i(t)e^{y_i(t)} - c_i(t)e^{y_i(t-\tau_i(t))} - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t+s)}ds \right. \\ &\quad \left. + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)e^{y_j(t)-y_i(t)} - \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) \right\} dt, \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} K_P(I - Q)Ny &= \int_0^t Ny(s)ds - \frac{1}{\omega} \int_0^\omega \int_0^t Ny(s)dsdt \\ &\quad - \left(\frac{t}{\omega} - \frac{1}{2} \right) \int_0^\omega Ny(s)ds, \end{aligned}$$

respectivement. Il apparaît des relations précédentes que QN et $K_P(I - Q)N$ sont continûments dérivables et ayant des dérivées uniformément bornées. Le Théorème d'Ascoli entraîne, pour tout ouvert borné $\Omega \subset X$, que les ensembles $QN(\overline{\Omega})$ et $K_P(I - Q)(\overline{\Omega})$ sont relativement compacts dans X . L'application N est donc L -compacte sur $\overline{\Omega}$.

Appliquons maintenant le Théorème 1.4.2 du Chapitre 1. Montrons que (i) est vérifiée. Soit y une solution de l'équation $Ly = \lambda Ny$ où $\lambda \in (0, 1)$. On a

$$\begin{aligned} \frac{dy_i}{dt} &= \lambda \left\{ a_i(t) - b_i(t)e^{y_i(t)} - c_i(t)e^{y_i(t-\tau_i(t))} - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t+s)}ds \right. \\ &\quad \left. + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)e^{y_j(t)-y_i(t)} - \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) \right\}. \end{aligned} \quad (4.7)$$

En intégrant les deux membres de (4.7) sur $(0, \omega)$ on obtient

$$\begin{aligned} &\int_0^\omega b_i(t)e^{y_i(t)}dt + \int_0^\omega c_i(t)e^{y_i(t-\tau_i(t))}dt + \int_0^\omega \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t+s)}dsdt \\ &= \sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t)e^{y_j(t)-y_i(t)}dt - \sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t)dt + \int_0^\omega a_i(t)dt. \end{aligned} \quad (4.8)$$

Posons $y_i(\bar{t}_i) = \max_{[0, \omega]} y_i(t)$ et $y_i(\underline{t}_i) = \min_{[0, \omega]} y_i(t)$. On a de (4.8)

$$\omega \bar{b}_i e^{y_i(\bar{t}_i)} + \omega \bar{c}_i e^{y_i(\bar{t}_i)} + \omega e^{y_i(\bar{t}_i)} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s)ds \geq \omega \bar{a}_i - \omega \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij},$$

d'où

$$e^{y_i(\bar{t}_i)} \geq \frac{\min_{1 \leq i \leq n} \left\{ \bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} \right\}}{\max_{1 \leq i \leq n} \left\{ \bar{b}_i + \bar{c}_i + \bar{k}_i \right\}} = m_1 > 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.9)$$

D'autre part, en multipliant (4.7) par $e^{y_i(t)}$, on obtient après une intégration sur $(0, \omega)$

$$\begin{aligned} \int_0^\omega b_i(t)e^{2y_i(t)}dt &= \int_0^\omega a_i(t)e^{y_i(t)}dt - \int_0^\omega c_i(t)e^{y_i(t)}e^{y_i(t-\tau_i(t))}dt \\ &\quad - \int_0^\omega \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)e^{y_i(t)}e^{y_i(t+s)}dsdt + \sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t)e^{y_j(t)}dt \\ &\quad - \sum_{j=1}^n \int_0^\omega e^{y_i(t)}d_{ij}(t)dt. \end{aligned}$$

L'inégalité de Hölder appliquée à cette dernière relation donne compte tenu de $b_i^l > 0$

$$\frac{b_i^l}{\omega} \left(\int_0^\omega e^{y_i(t)}dt \right)^2 \leq \int_0^\omega b_i(t)e^{2y_i(t)}dt \leq a_i^m \int_0^\omega e^{y_i(t)}dt + \sum_{j=1}^n d_{ij}^m \int_0^\omega e^{y_j(t)}dt.$$

Soit $\int_0^\omega e^{y_{i_0}(t)} dt = \max_{1 \leq i \leq n} \int_0^\omega e^{y_i(t)} dt$, d'où

$$\frac{b_{i_0}^l}{\omega} \left(\int_0^\omega e^{y_{i_0}(t)} dt \right)^2 \leq a_{i_0}^m \int_0^\omega e^{y_{i_0}(t)} dt + \left(\int_0^\omega e^{y_{i_0}(t)} dt \right) \sum_{j=1}^n d_{i_0 j}^m,$$

on conclut que

$$\int_0^\omega e^{y_{i_0}(t)} dt \leq \omega \frac{\max_{1 \leq i \leq n} \left\{ a_i^m + \sum_{j=1}^n d_{ij}^m \right\}}{\min_{1 \leq i \leq n} \{ b_i^l \}} = M_1 > 0.$$

Finalement,

$$\int_0^\omega e^{y_i(t)} dt \leq M_1, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.10)$$

En tenant compte du fait que y_i est périodique et que $(1 - \dot{\tau}_i(t)) \geq \tau_i^l > 0$, il apparaît que

$$\begin{aligned} \int_0^\omega e^{y_i(t-\tau_i(t))} dt &= \int_{-\tau_i(0)}^{\omega-\tau_i(0)} e^{y_i(s)} \frac{1}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(s))} ds \\ &\leq \frac{1}{\tau_i^l} \int_{-\tau_i(0)}^{\omega-\tau_i(0)} e^{y_i(s)} ds \\ &= \frac{1}{\tau_i^l} \int_0^\omega e^{y_i(s)} ds, \end{aligned} \quad (4.11)$$

et

$$\begin{aligned} \int_0^\omega \int_{-\infty}^0 k_i(t, s) e^{y_i(t+s)} ds dt &= \int_{-\infty}^0 \int_0^\omega k_i(t, s) e^{y_i(t+s)} dt ds \\ &= \int_{-\infty}^0 \int_0^\omega k_i(t, s) e^{y_i(t)} dt ds \\ &= \int_0^\omega e^{y_i(t)} \int_{-\infty}^0 k_i(t, s) ds dt. \end{aligned} \quad (4.12)$$

Les relations (4.10), (4.11) et (4.12) entraînent

$$\sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t) e^{y_j(t) - y_i(t)} dt \leq b_i^m M_1 + \frac{c_i^m}{\tau_i^l} M_1 + \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s) ds \right)^m M_1 + \omega \sum_{j=1}^n \overline{d_{ij}},$$

pour $i = 1, \dots, n$. Il existe alors $M_2 > 0$ (indépendant de λ) tel que

$$\sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t) e^{y_j(t) - y_i(t)} dt \leq M_2, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.13)$$

Les relations (4.7), (4.10)-(4.13) impliquent

$$\int_0^\omega |y'_i| dt \leq \int_0^\omega a_i(t) dt + b_i^m M_1 + \frac{c_i^m}{\tau_i^l} M_1$$

$$+ \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s) ds \right)^m M_1 + M_2 + \sum_{j=1}^n \int_0^\omega d_{ij}(t) dt,$$

il existe donc $M_3 > 0$ (indépendant de λ) satisfaisant

$$\int_0^\omega |y'_i| dt \leq M_3, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.14)$$

Le théorème de la moyenne ainsi que les inégalités (4.9) et (4.10) entraînent

$$\begin{aligned} y_i(\bar{t}_i) &\geq \ln \left(\frac{m_1}{\omega} \right), \\ y_i(\underline{t}_i) &\leq \ln \left(\frac{M_1}{\omega} \right). \end{aligned} \quad (4.15)$$

Puisque $y_i(t) \leq y_i(\underline{t}_i) + \int_0^\omega |y'_i| dt$ et $y_i(t) \geq y_i(\bar{t}_i) - \int_0^\omega |y'_i| dt$ pour tout $i = 1, \dots, n$ et $t \in [0, \omega]$, on a alors de (4.14) et (4.15)

$$\ln \left(\frac{m_1}{\omega} \right) - M_3 \leq y_i(t) \leq \ln \left(\frac{M_1}{\omega} \right) + M_3.$$

Par conséquent, il apparaît de la dernière inégalité qu'il existe $M_4 > 0$ (indépendant de λ) tel que

$$\|y\|_X = \sum_{j=1}^n \max_{[0, \omega]} |y_j(t)| \leq M_4, \quad y = (y_1, \dots, y_n)^T. \quad (4.16)$$

Considérons l'ensemble Ω défini comme suit : $\Omega := \{y \in X : \|y\| < M\}$, où $M = \max\{M_4, n|r_1|, n|r_2|\} + 1 > 0$. Ω est un ouvert borné de X . (4.16) implique que $y \notin \partial\Omega$ pour tout $\lambda \in (0, 1)$. L'hypothèse (i) est donc vérifiée.

Soit $y \in \partial\Omega \cap \ker L$, $y = (y_1, \dots, y_n)^T$ est alors un vecteur constant vérifiant $\|y\| = \sum_{i=1}^n |y_i| = M$. Supposons que $QNy = 0$, on a

$$\bar{a}_i - \bar{b}_i e^{y_i} - \bar{c}_i e^{y_i} - e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i ds + \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

En appliquant le Lemme 4.2.1 avec $\mu = 1$ on obtient

$$\|y\| = \sum_{i=1}^n |y_i| \leq \max \{n|r_1|, n|r_2|\} < M,$$

ce qui est une contradiction, d'où $QNy \neq 0$. L'hypothèse (ii) du Théorème 1.4.2 est satisfaite.

Pour montrer (iii) définissons l'application $\phi : \text{Dom}L \times [0, 1] \rightarrow X$, $\phi(y, \mu) = (\phi_1(y, \mu), \dots, \phi_n(y, \mu))$ par

$$\begin{aligned}\phi_i(y, \mu) &= \bar{a}_i - \bar{b}_i e^{y_i} - \mu \bar{c}_i e^{y_i} - \mu e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds \\ &+ \mu \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij},\end{aligned}$$

où $y = (y_1, \dots, y_n)^T \in X$ et μ est un paramètre. Il est clair que ϕ est continue en y et μ . On veut montrer que pour tout $y \in \partial\Omega \cap \ker L$, $\phi(y, \mu) \neq 0$ pour tout $\mu \in [0, 1]$. Supposons qu'il existe $y \in \partial\Omega \cap \ker L$, tel que

$$\bar{a}_i - \mu \bar{c}_i e^{y_i} - \bar{b}_i e^{y_i} - \mu e^{y_i} \int_{-\infty}^0 \bar{k}_i(s) ds + \mu \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} e^{y_j - y_i} - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Le même raisonnement que dans (ii) donne à l'aide du Lemme 4.2.1

$$\|y\| = \sum_{i=1}^n |y_i| \leq \max \{n |r_1|, n |r_2|\} < M.$$

Ce qui est une contradiction, d'où $\phi(y, \mu) \neq 0$ pour tout $y \in \partial\Omega \cap \ker L$ et $\mu \in [0, 1]$. En utilisant le Théorème 1.4.1 (cf. Chapitre 1) sur l'invariance du degré topologique par homotopie on a alors

$$\begin{aligned}\deg(JQN(y), \Omega \cap \ker L, 0) &= \deg(\phi(y, 1), \Omega \cap \ker L, 0) \\ &= \deg(\phi(y, 0), \Omega \cap \ker L, 0) \\ &= \deg\left(\left(\bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} - \bar{b}_i e^{y_i}\right)^T, \Omega \cap \ker L, 0\right).\end{aligned}$$

En vertu de (4.2) le système algébrique

$$\bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij} - \bar{b}_i e^{y_i} = 0, \quad i = 1, \dots, n$$

admet une solution unique $y^* = (y_1^*, \dots, y_n^*)^T$ définie par $y_i^* = \ln \left(\frac{\bar{a}_i - \sum_{j=1}^n \bar{d}_{ij}}{\bar{b}_i} \right)$, $i = 1, \dots, n$. L'inégalité $r_1 \leq y_i^* \leq r_2$ entraîne que $y^* \in \Omega \cap \ker L$. La définition du degré de

Brouwer entraîne

$$\begin{aligned} \deg(JQN(y), \Omega, 0) &= \deg\left(\left(\overline{a_i} - \sum_{j=1}^n \overline{d_{ij}} - \overline{b_i} e^{y_i}\right)^T, \Omega \cap \ker L, 0\right) \\ &= \text{sign} \begin{vmatrix} -\overline{b_1} e^{y_1^*} & \dots & 0 \\ 0 & \dots & -\overline{b_n} e^{y_n^*} \end{vmatrix} = (-1)^n e^{y_1^* + \dots + y_n^*} \prod_{i=1}^n \overline{b_i} \neq 0. \end{aligned}$$

L'hypothèse (iii) du Théorème 1.4.2 est donc vérifiée. D'après ce théorème, il s'en suit que le système (4.5) admet au moins une solution périodique y_i^* . La fonction définie par $x_i^*(t) = e^{y_i^*(t)}$, $i = 1, \dots, n$ est donc une solution périodique positive du système (4.3). Ceci achève la preuve du Théorème 4.2.1. ■

4.3 Attractivité Globale

Ce paragraphe est consacré à l'étude de la stabilité globale de la solution périodique du système (4.3). Avant d'énoncer le second théorème principal du chapitre, on aura besoin des deux lemmes suivants sur la bornitude et la permanence uniforme des solutions.

Lemme 4.3.1. *Il existe $B_i > 0$, tel que pour toute solution positive x_i du système (4.3) on*

a

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq B_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

$$\text{où } B_i = \sup_{t \in (0, \omega)} \left(\frac{a_i(t) + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)}{b_i(t)} \right), \quad i = 1, \dots, n.$$

Preuve. Définissons la fonction $V(t) = \max_{1 \leq i \leq n} \{x_i(t)\}$ pour $t > 0$. A chaque t correspond un $i = i(t)$ tel que $V(t) = x_i(t)$. En calculant la dérivée à droite de $V(t)$ le long des

solutions x_i on a

$$\begin{aligned} D^+V(t) &= \frac{dx_i}{dt}(t) = x_i \left\{ a_i(t) - b_i(t)x_i(t) - c_i(t)x_i(t - \tau_i(t)) \right. \\ &\quad \left. - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)x_i(t + s)ds - \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) \right\} + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)x_j(t) \\ &\leq x_i(t) \left\{ a_i(t) + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) \right\} - b_i(t)x_i^2(t) \\ &= V(t) \left\{ a_i(t) + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) - b_i(t)V(t) \right\}, \end{aligned}$$

pour tout $t > 0$. Le Théorème de comparaison (Théorème 1.2.2) assure que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} V(t) \leq \sup_{(0, \omega)} \left(\frac{a_i(t) + \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)}{b_i(t)} \right) = B_i.$$

■

Lemme 4.3.2. *Supposons que*

$$a_i^l > c_i^m B_i + B_i \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds \right)^m + \sum_{j=1}^n d_{ij}^m, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.17)$$

Alors il existe $\delta > 0$, tel que pour toute solution positive x_i du système (4.3) on a

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \delta, \quad i = 1, \dots, n$$

où

$$\delta = \min_{1 \leq i \leq n} \left(\frac{1}{b_i^m} \left[a_i^l - \sum_{j=1}^n d_{ij}^m - c_i^m B_i - B_i \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds \right)^m \right] \right) > 0.$$

Preuve. Soit $\varepsilon > 0$ assez petit. Le Lemme 4.3.1 entraîne l'existence d'un $T_i > 0$ tel que

$x_i(t) \leq B_i + \varepsilon$ pour $t > T_i$. D'où

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &\geq x_i \left\{ a_i - \sum_{j=1}^n d_{ij} - c_i(t)x_i(t - \tau_i(t)) \right. \\ &\quad \left. - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s)x_i(t + s)ds \right\} - b_i x_i^2 \\ &\geq x_i \left\{ a_i^l - \sum_{j=1}^n d_{ij}^m - c_i^m (B_i + \varepsilon) \right. \\ &\quad \left. - (B_i + \varepsilon) \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds \right)^m \right\} - b_i^m x_i^2. \end{aligned}$$

Le Théorème 1.2.2 du Chapitre 1 entraîne

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \frac{1}{b_i^m} \left[a_i^l - \sum_{j=1}^n d_{ij}^m - c_i^m B_i - B_i \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds \right)^m \right] \geq \delta > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

■

Le théorème suivant nous donne des conditions suffisantes assurant l'attractivité globale de la solution périodique du Théorème 4.2.1.

Théorème 4.3.1. *Supposons que*

$$1) \quad a_i^l > c_i^m B_i + B_i \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s)ds \right)^m + \sum_{j=1}^n d_{ij}^m, \quad i = 1, \dots, n.$$

2) Il existe un vecteur constant $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n)^T > 0$ et $T_0 > 0$ tels que $\beta_i(t) \geq 0$ pour tout $t > T_0$, et pour toutes suites $(\gamma_k)_{k \geq 1}$, $(\zeta_k)_{k \geq 1}$ telles que $\gamma_k - \zeta_k = \gamma_m - \zeta_m > 0$, $k, m \geq 1$ et $(\gamma_k, \zeta_k) \cap (\gamma_m, \zeta_m) = \emptyset$ pour $k \neq m$ on a

$$\sum_{k=1}^{\infty} \int_{\gamma_k}^{\zeta_k} \beta_i(t) dt = \infty, \quad i = 1, \dots, n,$$

où $\beta_i(t)$ est donné par

$$\beta_i(t) = \alpha_i b_i(t) - \alpha_i \frac{c_i(\psi_i^{-1}(t))}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(t))} - \alpha_i \int_{-\infty}^0 k_i(t - s, s) ds - \sum_{j=1}^n \frac{\alpha_j}{\delta} d_{ji}(t),$$

$$i = 1, \dots, n.$$

Alors le système (4.3) admet une solution positive périodique et globalement attractive x_i^* , $i = 1, \dots, n$.

Preuve. La preuve de ce théorème est basée sur l'utilisation d'une fonctionnelle de Lyapunov appropriée. Étant donné que la condition (1) du théorème implique (4.2), alors

d'après le Théorème 4.2.1, le système (4.3) admet au moins une solution positive périodique x_i^* . Montrons que x_i^* est globalement attractive. Soit x_i une solution positive quelconque de (4.3). D'après le Lemme 4.3.2 il existe δ et $T_i > 0$ tels que

$$x_i(t) > \delta, \quad x_i^*(t) > \delta, \quad t > T_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.17)$$

Définissons la fonctionnelle suivante

$$\begin{aligned} V(t) = \sum_{i=1}^n \alpha_i & \left\{ |\ln x_i(t) - \ln x_i^*(t)| + \int_{t-\tau_i(t)}^t \frac{c_i(\psi_i^{-1}(s))}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(s))} |x_i(s) - x_i^*(s)| ds \right. \\ & \left. + \int_{-\infty}^0 \int_{t+s}^t k_i(\theta - s, s) |x_i(\theta) - x_i^*(\theta)| d\theta ds \right\}, \end{aligned}$$

pour $t > T'$ où $T' = \max_{1 \leq i \leq n} (T_0, T_i)$. En calculant la dérivée à droite de $V(t)$ le long des solutions, on a pour tout $t > T'$

$$\begin{aligned} D^+V(t) = & \sum_{i=1}^n \alpha_i \left\{ -b_i \varepsilon_i (x_i(t) - x_i^*(t)) - \varepsilon_i c_i (x_i(t - \tau_i(t)) - x_i^*(t - \tau_i(t))) \right. \\ & - \varepsilon_i \int_{-\infty}^0 k_i(t, s) |x_i(t + s) - x_i^*(t + s)| ds + \varepsilon_i \sum_{j=1}^n d_{ij}(t) \left(\frac{x_j(t)}{x_i(t)} - \frac{x_j^*(t)}{x_i^*(t)} \right) \\ & + \frac{c_i(\psi_i^{-1}(t))}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(t))} |x_i(t) - x_i^*(t)| - c_i(t) |x_i(t - \tau_i(t)) - x_i^*(t - \tau_i(t))| \\ & + \int_{-\infty}^0 k_i(t - s, s) |x_i(t) - x_i^*(t)| ds - \int_{-\infty}^0 k_i(t, s) |x_i(t + s) - x_i^*(t + s)| ds \Big\} \\ \leq & \sum_{i=1}^n \alpha_i \left\{ -b_i(t) + \frac{c_i(\psi_i^{-1}(t))}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(t))} + \int_{-\infty}^0 k_i(t - s, s) ds \right\} |x_i(t) - x_i^*(t)| \\ & + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha_i D_{ij}(t), \end{aligned} \quad (4.18)$$

où $D_{ij}(t) = \varepsilon_i d_{ij}(t) \left(\frac{x_j(t)}{x_i(t)} - \frac{x_j^*(t)}{x_i^*(t)} \right)$ et $\varepsilon_i = \operatorname{sgn}(x_i(t) - x_i^*(t))$. Fixons i et t , on a alors trois cas possibles :

Cas 1 : $x_i(t) > x_i^*(t)$, (4.17) donne alors pour tout $j \neq i$

$$\begin{aligned} D_{ij}(t) = d_{ij}(t) \left(\frac{x_j(t)}{x_i(t)} - \frac{x_j^*(t)}{x_i^*(t)} \right) & \leq \frac{d_{ij}(t)}{x_i^*(t)} (x_j(t) - x_j^*(t)) \\ & \leq \frac{d_{ij}(t)}{x_i^*(t)} |x_j^*(t) - x_j(t)| \\ & \leq \frac{d_{ij}(t)}{\delta} |x_j(t) - x_j^*(t)|. \end{aligned}$$

Cas 2 : $x_i(t) < x_i^*(t)$, la même inégalité implique pour $j \neq i$

$$\begin{aligned} D_{ij}(t) = d_{ij}(t) \left(\frac{x_j^*(t)}{x_i^*(t)} - \frac{x_j(t)}{x_i(t)} \right) &\leq \frac{d_{ij}(t)}{x_i(t)} (x_j^*(t) - x_j(t)) \\ &\leq \frac{d_{ij}(t)}{x_i(t)} |x_j^*(t) - x_j(t)| \\ &\leq \frac{d_{ij}(t)}{\delta} |x_j(t) - x_j^*(t)|. \end{aligned}$$

Cas 3 : $x_i(t) = x_i^*(t)$, on a $D_{ii}(t) = 0$ pour tout $i = 1, \dots, n$.

Dans tous les cas il apparaît que

$$D_{ij}(t) \leq \frac{d_{ij}(t)}{\delta} |x_j(t) - x_j^*(t)|, \quad t > T', \quad i, j = 1, \dots, n. \quad (4.19)$$

Les inégalités (4.18) et (4.19) permettent d'écrire

$$\begin{aligned} D^+V(t) &\leq \sum_{i=1}^n \left\{ -\alpha_i b_i(t) + \alpha_i \frac{c_i(\psi_i^{-1}(t))}{1 - \dot{\tau}_i(\psi_i^{-1}(t))} + \alpha_i \int_{-\infty}^0 k_i(t-s, s) ds \right. \\ &\quad \left. + \sum_{j=1}^n \alpha_j \frac{d_{ji}(t)}{\delta} \right\} |x_i(t) - x_i^*(t)| \\ &= - \sum_{i=1}^n \beta_i(t) |x_i(t) - x_i^*(t)|. \end{aligned} \quad (4.20)$$

Intégrant les deux membres de (4.20) sur (T', t) on arrive à

$$V(t) + \sum_{i=1}^n \int_{T'}^t \beta_i(s) |x_i(s) - x_i^*(s)| ds \leq V(T'), \quad t > T'. \quad (4.21)$$

Comme $V(t) \geq 0$, (4.21) implique

$$\int_{T'}^t \beta_i(s) |x_i(s) - x_i^*(s)| ds \leq V(T'), \quad t > T', \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.22)$$

Puisque les dérivées $\frac{dx_i}{dt}(t), \frac{dx_i^*}{dt}(t)$ sont bornées sur (T', ∞) , les fonctions $|x_i(t) - x_i^*(t)|$ sont uniformément continues et bornées sur (T', ∞) . Supposons qu'il existe une suite $(t_k)_{k \geq 1}$, $t_k \rightarrow +\infty$ quand $k \rightarrow +\infty$, $t_k \geq T'$ pour $k \geq 1$ et $\eta > 0$ tels que

$$|x_i(t_k) - x_i^*(t_k)| \geq \eta,$$

pour un certain i . Par continuité, il existe $\varrho > 0$ (indépendant de t_k) satisfaisant

$$|x_i(t) - x_i^*(t)| \geq \frac{1}{2}\eta,$$

pour tout $t \in (t_k - \rho, t_k + \rho)$. On peut supposer (sinon on considère une sous-suite de la suite t_k) que $(t_k - \rho, t_k + \rho) \cap (t_m - \rho, t_m + \rho) = \emptyset$ pour $k \neq m$. Si on pose $\gamma_k = t_k - \rho$ et $\zeta_k = t_k + \rho$, on déduit de l'hypothèse (2) du théorème que

$$\begin{aligned} \int_{T'}^\infty \beta_i(t) |x_i(t) - x_i^*(t)| dt &\geq \sum_{k=1}^\infty \int_{\gamma_k}^{\zeta_k} \beta_i(t) |x_i(t) - x_i^*(t)| dt \\ &\geq \frac{1}{2}\eta \sum_{k=1}^\infty \int_{\gamma_k}^{\zeta_k} \beta_i(t) dt = \infty. \end{aligned}$$

Ce qui contredit (4.22), d'où $\lim_{t \rightarrow +\infty} |x_i(t) - x_i^*(t)| = 0$, $i = 1, \dots, n$. ■

Le corollaire suivant est une conséquence immédiate du Théorème 4.3.1.

Corollaire 4.3.1. *Supposons que*

- a) $a_i^l > c_i^m B_i + B_i \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s) ds \right)^m + \sum_{j=1}^n d_{ij}^m$, $i = 1, \dots, n$.
- b) $b_i^l > \frac{c_i^m}{\tau_i^l} + \left(\int_{-\infty}^0 k_i(t, s) ds \right)^m + \sum_{j=1}^n \frac{d_{ji}^m}{\delta}$, $i = 1, \dots, n$.

Alors le système (4.3) admet une solution positive périodique et globalement attractive.

Remarque 4.3.1. Supposons que $k_i(t, s) = 0$, pour tout $s \geq \sigma$ et $\tau_i(t) = \tau(t)$, pour $t \in (0, \omega)$ et $i = 1, \dots, n$. Le système (4.3) se réduit au système (4.1) étudié par Teng & Lu [110]. Sous l'hypothèse (4.2) le système (4.1) admet une solution positive périodique. Le Théorème 4.2.1 généralise donc le Corollaire 2 dans [110].

Notons enfin que la condition (4.2) n'assure pas la permanence des solutions du système (4.3) comme on va le voir dans le paragraphe suivant.

4.4 Simulations Numériques

Dans cette partie on propose une simulation numérique des solutions du système (4.3). Considérons le système périodique à retards suivant qui est un cas particulier du système

(4.3)

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt}(t) = (2.5 + \sin t)x_1(t) - (1.2 + \cos t)x_1^2(t) - 0.1(1.3 + \sin 2t)x_1(t)x_1(t - 0.5 \sin(t)) \\ \quad - x_1(t) \int_{-\infty}^0 e^s x_1(t+s) ds + (1.1 + \sin t)(x_2(t) - x_1(t)), \\ \frac{dx_2}{dt}(t) = (2.2 + \cos t)x_2(t) - (2.2 + 2 \cos t)x_2^2(t) - (2.2 + \cos t)x_2(t)x_2(t - 0.2 \cos(t)) \\ \quad - x_2(t) \int_{-\infty}^0 e^s x_2(t+s) ds + (1 + \cos t)(x_1(t) - x_2(t)), \end{cases} \quad (4.23)$$

où $t > 0$. Les coefficients du système (4.23) ainsi que les retards τ_1 et τ_2 sont des fonctions continues et périodiques de période 2π . Les conditions (H1)-(H3) sont vérifiées. On a dans ce cas les valeurs suivantes

$$\overline{a_1} = 2.5, \quad \overline{a_2} = 2.2, \quad \overline{d_{12}} = 1.1, \quad \overline{d_{21}} = 1.$$

La condition (4.2) est donc satisfaite. Considérons les données initiales suivantes : $\varphi_1(s) = 2$, $\varphi_2(s) = 1$, $s \in (-\infty, 0)$. Une simulation numériques avec le package `ddesd` nous donne le graphique de la figure 4.1 qui montre l'existence d'une solution positive périodique de période 2π .

Reprenons le même système avec des retards constants en considérant le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt}(t) = (2.5 + \sin t)x_1(t) - (1.2 + \cos t)x_1^2(t) - 0.1(1.3 + \sin 2t)x_1(t)x_1(t - 5) \\ \quad - x_1(t) \int_{-\infty}^0 e^s x_1(t+s) ds + (1.1 + \sin t)(x_2(t) - x_1(t)), \\ \frac{dx_2}{dt}(t) = (2.2 + \cos t)x_2(t) - (2.2 + 2 \cos t)x_2^2(t) - (2.2 + \cos t)x_2(t)x_2(t - 5) \\ \quad - x_2(t) \int_{-\infty}^0 e^s x_2(t+s) ds + (1 + \cos t)(x_1(t) - x_2(t)), \end{cases} \quad (4.24)$$

Pour $t > 0$. Les retards τ_1 et τ_2 sont constants tels que $\tau_1 = 5$, $\tau_2 = 5$. La condition (4.2) est toujours satisfaite. Considérons les valeurs initiales suivantes :

$$\varphi_1(s) = 80, \quad \varphi_2(s) = 40, \quad s \in (-\infty, 0).$$

Une simulation numérique avec le package `dde23` nous donne le graphique de la figure 4.2, qui montre que les solutions tendent vers 0. Les solutions du système (4.24) ne sont donc pas permanentes.

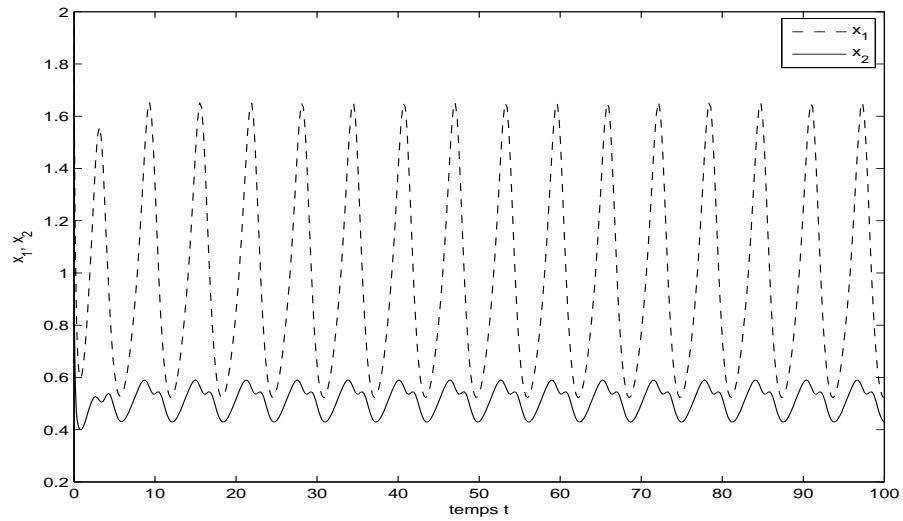


FIG. 4.1 – Solutions du système (4.23)

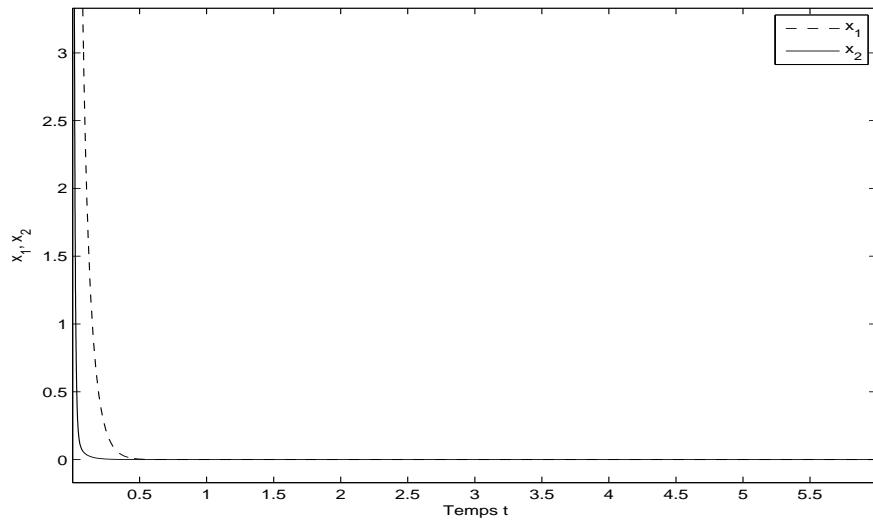


FIG. 4.2 – Solutions du système (4.24)

4.5 Conclusion

L'existence de solutions périodiques d'un système à coefficients périodiques est équivalente à l'existence de points fixes de l'application de Poincaré associée à ce système (Hale [48]). Les techniques utilisées pour l'obtention de ces points fixes sont basées sur l'utilisation de théorèmes de points fixes asymptotiques tels que ceux de Horn [51], Sadowskii [50] ou Hale-Lunel [50]. Ces théorèmes supposent une condition de compacité sur l'application de Poincaré qui est généralement satisfaite si le retard du système est fini (Hale [48]). D'autre part la positivité de la solution périodique est obtenue en supposant l'existence d'une partie fermée convexe, bornée du cône positif et invariante par l'application de Poincaré. On peut montrer que cette condition est satisfaite si les solutions du système sont uniformément permanentes (Hale & Waltman [52], Thieme [116], Waltman [126]).

Dans ce chapitre on a utilisé le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin pour montrer l'existence d'une solution périodique positive. Cette technique n'exige aucune condition de compacité sur l'application de Poincaré ni la permanence uniforme des solutions et peut être appliquée aussi bien aux systèmes à retards infinis qu'aux systèmes à retards dépendants du temps. Une généralisation de cette technique, dans le cas d'un système de type Kolmogorov, peut être obtenue en utilisant une fonctionnelle de type Lyapunov afin d'avoir la condition de dissipativité des solutions (inégalité (4.16)). En construisant une fonctionnelle de Lyapunov appropriée, on a montré que cette solution périodique est globalement attractive fournissant ainsi une réponse positive à la question de la stabilité globale posée par les auteurs dans [110].

La condition (4.2) du Théorème 4.2.1 peut être interprétée comme suit. Rappelons que $a_i(t)$ représente le taux de croissance de la population dans le compartiment i à l'instant t . Si on considère que le taux de croissance d'une population est directement lié aux ressources disponibles, et si on tient compte du flux migratoire total des populations vers le compartiment i , le taux de croissance «net» est alors $a_i(t) - \sum_{j=1}^n d_{ij}(t)$. La condition (4.2) signifie donc que la moyenne du taux de croissance net dans le compartiment i est strictement positif. On dit alors que le compartiment i est «riche en ressources» (cf. Cui et al [24]). En d'autres termes, la condition (4.2) signifie que le compartiment i est suffisamment riche en ressources pour pouvoir accueillir toutes les populations qui migrent vers ce compartiment. Teng & Lu ont donc montré que si tous les compartiments sont riches en ressources et si les populations peuvent migrer d'un compartiment à un autre à tout instant ($d_{ij}^l > 0$), alors la population est permanente dans tous les compartiments et la densité de population est périodique de même période que les saisons. Le Théorème 4.2.1 montre que les barrières

entre compartments n'ont aucun effet sur l'oscillation de la densité de population. Par contre les simulations numériques du paragraphe 4 montrent qu'une séparation totale entre les compartiments (rappelons que $d_{21}(\pi) = 0$ ce qui signifie que la migration est impossible du compartiment 1 vers le compartiment 2 à l'instant $t = \pi$), peut entraîner l'extinction de l'espèce.

Le Théorème 4.3.1 nous donne des conditions suffisantes sous lesquelles les solutions positives du système (4.3) convergent vers une solution périodique unique. D'un point de vue biologique ceci montre que lorsque l'environnement (ou les paramètres liés à l'environnement) est périodique, la densité de population s'approche d'une solution périodique de même période que celle de l'environnement. Celui-ci imprime donc ses variations (périodiques) à celle de la population avec un certain retard. Nicholson [95-96] réalisa une expérience célèbre sur une espèce d'insecte dite *Lucilia Cuprina*, en faisant varier périodiquement la provision d'alimentation et montra que si la population exécute des oscillations de type cycle limite en l'absence de variations périodiques de l'environnement, elle abandonne cette périodicité «intrinsèque» pour une périodicité égale à celle de l'environnement ou à une fraction de celle ci lorsque cet environnement est périodique. Ce phénomène de synchronisation entre la densité de population et l'environnement est un mécanisme de survie qui permet à la population de s'adapter à son environnement en maximisant son taux de reproduction lorsque les ressources de l'environnement sont abondantes et en minimisant son taux de reproduction quand celles ci sont rares. Les espèces qui possèdent cette capacité d'adaptabilité ont un avantage sélectif et une probabilité de survie supérieure à celles des espèces qui ne synchronisent pas leurs variations avec celles de l'environnement (voir Krukonis & Schaffer [67]). Le Théorème 4.3.1 nous donne donc des conditions suffisantes pour qu'une population migratoire synchronise sa périodicité avec celle de l'environnement.

Notons enfin que les systèmes à dispersions de type (4.3) demeurent un outil fondamental en écologie mathématique pour la modélisation des problèmes de migrations des espèces, leurs interactions avec les espèces d'origine ainsi que la relation entre leur dynamique et la nature du milieux qui les abrite. Ces modèles pourraient nous fournir des éléments d'informations sur la façon de protéger certaines espèces en voie d'extinction ou la meilleure façon d'exploiter un écosystème sans porter atteinte à son équilibre écologique.

Bibliographie

- [1] W. G. Aiello and H. I. Freedman, *A time delay model of single species growth with stage structure*. Math. Biosci. 101 (1990), 139-153.
- [2] W. G. Aiello, H. I. Freedman and J. Wu, *Analysis of a species representing stage structure populations growth with state dependent time delay*. SIAM. J. Appl. Math. 52 (1992), 855-869.
- [3] S. Ahmad, *On the nonautonomous Volterra-Lotka competition equations*. Proc. Amer. Math. Soc., 117 (1993), 199-205.
- [4] S. Ahmad, *Extinction of species in nonautonomous Lotka-Volterra systems*. Proc. Amer. Math. Soc., 127 (1999), 2905-2910.
- [5] S. Ahmad and F. Montes de Oca, *Extinction in nonautonomous T-periodic competitive Lotka-Volterra systems*. Appl. Math. Comput., 90 (1998), 155-166.
- [6] S. Ahmad and I. M. Stamova, *Almost necessary and sufficient conditions for survival of species*. Nonl. Anal., 5 (2004), 219-229.
- [7] C. Alvarez and A. C. Lazer, *An application of topological degree to the periodic competing species problem*. J. Austral. Math. Soc. (Ser. B) 28 (1986), 202-219.
- [8] L. Bass, A. J. Bracken, K. Holmåker and B. Jefferies, *Integrodifferential equations for the self organization of liver zones by competitive exclusion of cell types*. J. Austral. Math. Soc. (ser. B) 29 (1987), 359-368.
- [9] J. R. Bence and R. M. Nisbet, *Space limited recruitment in open systems. The importance of time delay*. Ecology, 70 (1989), 1434-1431.
- [10] H. Bereketoglu and I. Gyori, *Global asymptotic stability in a nonautonomous Lotka-Volterra type system with infinite delays*. J. Math. Anal. Appl., 210 (1997), 279-291.
- [11] E. Beretta, F. Solimano and Y. Takeuchi, *Global stability and periodic orbits for two patch predator-prey diffusion delay models*. Math. Biosci., 85 (1987), 153-183.

- [12] E. Beretta and F. Solimano, *A generalization of Volterra models with continuous time delay in population dynamics*. SIAM. J. Appl. Math., 48 (1988), 607-626.
- [13] E. Beretta and Y. Takeuchi, *Global asymptotic stability of Lotka-Volterra diffusion models with continuous time delay*. SIAM. J. Appl. Math., 48 (1988), 627-651.
- [14] A. Berman and R. J. Plemmons, *Nonnegative matrices in the mathematical sciences*. Academic Press, New-York (1979).
- [15] G. Butler, H. I. Freedman and P. Waltman, *Uniformly persistent system*. Proc. Amer. Math. Soc., 96 (1986), 425-430.
- [16] T. A. Burton, *Stability and periodic solution of ordinary and functional differential equations*. Academic Press, N-Y (1985).
- [17] R. S. Cantrell and C. Cosner, *Practical persistence in ecological models via comparaison methods*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh., 126 (1996), 247-272.
- [18] R. S. Cantrell, C. Cosner and V. Hutson, *Permanence in ecological systems with spatial heterogeneity*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh., 123 (1993), 539-559.
- [19] R. S. Cantrell and J. Ward, *On competition-mediated coexistence*. SIAM. J. Appl. Math., 57 (1997), 1311-1327.
- [20] J. Caperon, *Time lag in population growth response of Isochrysis Galbana to a variable nitrate environment*, Ecology, 50 (1969), 188-192.
- [21] E. A. Coddington and N. Levinson, *Theory of ordinary differential equations*. McGraw-Hill, N-Y (1955).
- [22] J. Cui and L. Chen, *The effect of diffusion on the time varying logistic population growth*. Compt. Math. Applic., 36 (1998), 1-9.
- [23] J. Cui and L. Chen, *The effects of habitat fragmentation and ecological invasion on population sizes*. Compt. Math. Applic. 38 (1999), 1-11.
- [24] J. Cui, Y. Takeuchi and Z. Lin, *Permanence and extinction for dispersal population systems*. J. Math. Anal. Appl., 298 (2004), 73-93.
- [25] J. M. Cushing, *Integrodifferential equations and delay models in population dynamics*. Springer, N-Y (1977).
- [26] J. M. Cushing, *Oscillatory population growth in periodic environments*. Theor. Pop. Biol., 30 (1986), 289-308.
- [27] J. M. Cushing, *Two species competition in a periodic environment*. J. Math. Biol., 10 (1980), 385-400.

- [28] J. M. Cushing, *Periodic Kolmogorov systems*. SIAM. J. Math. Anal., 13 (1982), 811-827.
- [29] J. M. Cushing, *Periodic Lotka-Volterra competition equations*. J. Math. Biol., 24 (1986), 381-403.
- [30] J. M. Cushing, *An introduction to structured population dynamics*. SIAM. Philadelphia, PA, (1998).
- [31] H. I. Freedman, *Persistence and extinction in models of two habitat migration*. Math. Comput. Modelling., 12 (1989), 105-112.
- [32] H. I. Freedman and P. Moson, *Persistence definitions and their connections*. Proc. Amer. Math. Soc., 109 (1990), 1025-1033.
- [33] H. I. Freedman and K. Gopalsamy, *Global stability in time-delayed single-species dynamics*. Bull. Math. Biol., 48 (1986), 485-492.
- [34] H. I. Freedman and Q. L. Peng, *Uniform persistence and global asymptotic stability in periodic single species models of dispersal in a patchy environment*. Nonl. Anal. 36 (1999), 981-996.
- [35] H. I. Freedman, J. W. So and J. Wu, *A model for the growth of a population exhibiting stage structure : cannibalism and cooperation*. J. Compt. Appl. Math. 52 (1994), 177-198.
- [36] H. I. Freedman and Y. Takeuchi, *Global stability and predator dynamics in a model of prey dispersal in a patchy environment*. Nonlinear. Anal., 13 (1989), 993-1002.
- [37] H. I. Freedman and J. Wu, *Persistence and global asymptotic stability of single species dispersal models with stage structure*. Quart. Appl. Math. (1991), 351-371.
- [38] R. E. Gaines & J. L. Mawhin, *Coincidence degree and nonlinear differential equations*. Springer-Verlag, Berlin (1977).
- [39] B. S. Goh, *Global stability in many species systems*. Am. Nat., 111 (1977), 135-143.
- [40] K. Gopalsamy, *Stability and oscillations in delay differential equations of population dynamics*. Kluwer Academic Publisher, (1992).
- [41] K. Gopalsamy, *Global asymptotic stability in an almost periodic Lotka-Volterra system*. J. Austral. Math. Soc. (Ser B), 27 (1986), 66-72.
- [42] K. Gopalsamy, *Time lags and global stability in two species competition*. Bull. Math. Biol., 42 (1980), 729-737.
- [43] K. Gopalsamy and R. A. Ahlip, *Time delays in n-species competition-I : Global stability in constant environments*. Bull. Austral. Math. Soc., 27 (1983), 427-441.

- [44] K. Gopalsamy, *Globally asymptotic stability in a periodic Lotka-Volterra system.* J. Math. Anal. Appl., 159 (1985), 44-50.
- [45] K. Gopalsamy, *Persistence in periodic and almost periodic Lotka-Volterra systems.* J. Math. Biol., 21 (1984), 145-148.
- [46] K. Gopalsamy and X. Z. He, *Dynamics of an almost periodic logistic integrodifferential equation.* Meth. Appl. Math., 2 (1995), 38-66.
- [47] K. Gopalsamy and X. Z. He, *Oscillations and convergence in an almost periodic competition system.* Acta. Appl. Math., 46 (1997), 247-266.
- [48] J. K. Hale, *Theory of functional differential equations.* Springer-Verlag N-Y (1977).
- [49] J. K. Hale and J. Kato, *Phase space for retarded equations with infinite delay.* Funkcial. Ekvac. 21 (1978), 14-41.
- [50] J. K. Hale and S. M. Verduyn Lunel, *Introduction to functional differential equations.* Springer-Verlag N-Y (1993).
- [51] J. K. Hale, *Asymptotic behavior of dissipative systems.* Amer. Math. Soc., Providence, RI, (1988).
- [52] J. K. Hale and P. Waltman, *Persistence in infinite dimensional systems.* SIAM. J. Math. Anal., 20 (1986), 388-395.
- [53] X.-Z. He, *The Lyapunov functionals for delay Lotka-Volterra type models.* SIAM. J. Appl. Math., 58 (1998), 1222-1236.
- [54] M. W. Hirsch, *Systems of differential equations which are competitive or cooperative, I : Limit sets.* SIAM. J. Math. Anal., 13 (1982), 161-197.
- [55] M. W. Hirsch, *The dynamical systems approach to differential equations.* Bull. Amer. Math. Soc., 11 (1984), 1-64.
- [56] M. W. Hirsch, *Systems of differential equations that are competitive or cooperative, II : Convergence almost everywhere.* SIAM. J. Math. Anal., 16 (1985), 423-439.
- [57] M. W. Hirsch, *Systems of differential equations that are competitive or cooperative. III : Competing species.* Nonlinearity 1 (1988), 51-71.
- [58] M. W. Hirsch, *Stability convergence in strongly monotone dynamical systems.* J. Reine. Angew., 383 (1988), 1-53.
- [59] M. W. Hirsch, *Positive equilibria and convergence in subhomogeneous monotone dynamics.* In Comparisons Methods and Stability Theory, 169-187, Lecture Notes in Pure and Applied Math., N° 162, Marcel Dekker, NY, 1994.

- [60] J. Hofbauer and K. Sigmund, *The theory of evolution and dynamical systems*. Cambridge. Univ. Press, Cambridge, (1988).
- [61] K. Holmåker, *Global stability for a stationary solution of a system of integrodifferential equations describing the formation of liver zones*. SIAM. J. Math. Anal., 24 (1993), 116-128.
- [62] S. B. Hsu, H. L. Smith and P. Waltman, *Competitive exclusion and coexistence for competitive systems on ordered Banach spaces*. Trans. Amer. Math. Soc., 348 (1996), 4083-4094.
- [63] V. Hutson and K. Mischaikow, *An approach to practical persistence*. J. Math. Biol., 37 (1998), 447-466.
- [64] E. Kamke, *Zur theorie der systeme gewöhnlicher differentialgichungen. II*, Acta Math., 58 (1932), 57-85.
- [65] M. Kouche and N.-e.Tatar, *Extinction and asymptotic behavior of solutions to a system arising in biology*. Zeit. Anal. Anwen., 23 (2004), 17-38.
- [66] M. Kouche and N.-e.Tatar, *Existence and global attractivity of a periodic solution to a nonautonomous dispersal system with delays*. Appl. Math. Modelling., 31 (2007), 780-793.
- [67] G. Krukonis and W. M. Schaffer, *Population cycles in mammals and birds : does periodicity scale with body size ?* J. Theor. Biol. 148 (1991), 469-493.
- [68] Y. Kuang and H. L. Smith, *Global stability for infinite delay Lotka-Volterra type systems*. J. Diff. Eqns., 103 (1993), 221-246.
- [69] Y. Kuang, *Delay differential equations with applications in population dynamics*. New-York Academic Press, 1993.
- [70] Y. Kuang, *Global stability in delay differential systems without dominating instantaneous negative feedbacks*. J. Diff. Eqs. 119 (1995), 503-532.
- [71] Y. Kuang, *Global stability in delayed nonautonomous Lotka-Volterra type systems without saturated equilibria*. Differential Integral equations, 9 (1996), 557-567.
- [72] Y. Kuang, *Basic properties of mathematical population models*. J. Biomath. 17 (2002), 129-142.
- [73] Y. Kuang & Y. Takeuchi, *Predator-prey dynamics in models of prey dispersal in two patch environment*. Math. Biosc., 120 (1994), 77-98.
- [74] V. Lakshmikantham, M. Matrosov and S. Sivasundaram, *Vector Lyapunov functions and stability analysis of nonlinear systems*. Dordrecht et al. : Kluwer. Acad. Publ. (1991).

- [75] A. W. Leung and Z. Zhou, *Global stability for large systems of Volterra-Lotka type integrodifferential population delay equations*. Non. Anal. TMA., 12 (1988), 495-505.
- [76] S. A. Levin, *Dispersion and Population interactions*. Amer. Nat., 108 (1974), 207-228.
- [77] Y. Li and Y. Kuang, *Periodic solutions of periodic delay Lotka-Volterra equations and systems*. J. Math. Anal. Appl. 255 (2001), 260-280.
- [78] Y. Li and Y. Kuang, *Periodic solutions in periodic state dependent delay equations and population models*. Proc. Amer. Math. Soc. 5 (2001), 1345-1353.
- [79] S. Liu and L. Chen, *Permanence, extinction and balancing survival in noautonomous competitive Lotka-Volterra systems with delays*. Appl. Math. Comp., 129 (2002), 481-499.
- [80] S. Liu, L. Chen and R. Agarwal, *Recent progress on stage-structured population dynamics*. Math. Compt. & Modelling, Vol 36 (2002), 1319-1360.
- [81] S. Liu, L. Chen, G. Luo and Y. Jiang, *Asymptotic behavior of competitive Lotka-Volterra system with stage structure*. J. Math. Anal. Appl. 271 (2002), 124-138.
- [82] S. Liu, L. Chen and G. Luo, *Extinction and permanence in competitive stage structured system with time delays*. Nonl. Anal., 51 (2002), 1347-1361.
- [83] S. Liu, L. Chen and Z. Liu, *Extinction and permanence in nonautonomous competitive system with stage structure*. J. Math. Anal. Appl. 274 (2002), 667-684.
- [84] S. Liu, M. Kouche and N.-e. Tatar, *Permanence, extinction and global asymptotic stability in a stage-structured system with distributed delays*. J. Math. Anal. Appl., 301 (2005), 187-207.
- [85] A. J. Lotka, *Undamped oscillations derived from the law of mass action*. J. Amer. Chem. Soc., 42 (1920), 1595-1598.
- [86] Z. Lu and Y. Takeuchi, *Global asymptotic behavior in single-species discrete diffusion systems*. J. Math. Biol. 32 (1993), 67-77.
- [87] Z. Lu and Y. Takeuchi, *Permanence and global stability for cooperative Lotka-Volterra diffusion systems*. Nonl. Anal. TMA., 19 (1992), 963-975.
- [88] N. MacDonald, *Time lags in biological models*. Cambridge. Univ. Press., Cambridge, (1989).
- [89] MATLAB 6.1, The MathWorks, Inc., 1, Apple Hill Dr., Natick, MA 2001.
- [90] R. M. May, *Stability and complexity in model ecosystem*. Princeton. Univ. Press, NJ, (1975).

- [91] F. Montes de Oca and M. L. Zeeman, *Balancing survival and extinction in nonautonomous competitive Lotka-Volterra systems*. J. Math. Anal. Appl., 192 (1995), 360-370.
- [92] F. Montes de Oca and M. L. Zeeman, *Extinction in nonautonomous competitive Lotka-Volterra systems*. Proc. Amer. Math. Soc., 124 (1996), 3677-3687.
- [93] P. de Mottoni and A. Schiaffino, *Competition systems with periodic coefficients : A geometric approach*. J. Math. Biol., 11 (1981), 319-335.
- [94] J. D. Murray, *Mathematical biology*. Springer-Verlag, (1989).
- [95] A. J. Nicholson, *An outline of the dynamics of animal populations*. Austral. J. Zool. 2 (1954), 9-65.
- [96] A. J. Nicholson, *The self adjustment of populations to change*. In : Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22 (1957), 153-173.
- [97] R. Redheffer, *Nonautonomous Lotka-Volterra systems. I* J. Diff. Eqns., 127 (1996), 519-541.
- [98] R. Redheffer, *Nonautonomous Lotka-Volterra systems. II* J. Diff. Eqns., 132 (1996), 1-20.
- [99] S. Rosenblatt, *Population models in a periodically fluctuating environment*. J. Math. Biol., 9 (1980), 23-36.
- [100] L. F. Shampine and S. Thompson, *Solving DDEs in MATLAB*. Appl. Numer. Math., 37 (2001), 441-458.
- [101] J. D. Skellam, *Random dispersal in theoretical population*. Biometrika, 38 (1951), 196-218.
- [102] H. Smith, *Monotone semiflows generated by functional differential equations*. J. Diff. Equus., 66 (1987), 420-442.
- [103] H. Smith, *Monotone dynamical systems, an introduction to the theory of competitive and cooperative systems*. Math. Surv. Monog., Vol 41 A.M.S (1995).
- [104] Y. Takeuchi, *Diffusion effect on stability of Lotka-Volterra models*. Bull. Math. Biol., 48 (1986), 585-601.
- [105] Y. Takeuchi, *Cooperative systems theory and global stability of diffusion models*. Acta. Appl. Math., 14 (1989), 49-57.
- [106] Y. Takeuchi, *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems*. World Scientific, Singapore, (1996).

- [107] Y. Takeuchi and Z. Lu, *Permanence and global stability for competitive Lotka-Volterra diffusion systems.* Nonl. Anal. 24 (1995), 91-104.
- [108] Z. Teng, *Nonautonomous Lotka-Volterra systems with delays.* J. Diff. Equ., 179 (2002), 538-561.
- [109] Z. Teng and L. Chen, *Uniform persistence and existence of strictly positive solutions in non-autonomous Lotka-Volterra competitive systems with delays.* Comput. Math. Applic., 37 (1999), 61-71.
- [110] Z. Teng and Z. Lu, *The effect of dispersal on single species nonautonomous dispersal models with delays.* J. Math. Biol. 42 (2001), 439-454.
- [111] Z. Teng and Y. Yu, *Some new results of nonautonomous Lotka-Volterra competitive systems with delay.* J. Math. Appl. 241 (2000), 254-275.
- [112] H. R. Thieme & H. L. Smith, *Monotone semiflows in scalar non-quasi monotone functional differential equations.* J. Math. Anal. Appl., 150 (1990), 289-306.
- [113] H. R. Thieme & H. L. Smith, *Quasiconvergence and stability for strongly ordered preserving semiflows.* SIAM J. Math. Anal., 21 (1990), 673-692.
- [114] H. R. Thieme & H. L. Smith, *Convergence for strongly order preserving semiflows.* SIAM J. Math. Anal., 22 (1991), 1081-1101.
- [115] H. R. Thieme & H. L. Smith, *Strongly order preserving semiflows generated by functional differential equations.* J. Diff. Equ., 93 (1991), 332-363.
- [116] H. R. Thieme, *Uniform persistence and permanence for non-autonomous semiflows in population biology.* Math. Biosci., 166 (2000), 173-201.
- [117] H. R. Thieme, K. Mischaikow and H. L. Smith, *Asymptotically autonomous semiflows : chain recurrence and Lyapunov functions.* Trans. Amer. Math. Soc., 347 (1995), 1669-1685.
- [118] A. Tineo, *On the asymptotic behavior of some population models.* J. Math. Anal. Appl., 167 (1992), 516-529.
- [119] A. Tineo, *On the asymptotic behavior of some population models II.* J. Math. Anal. Appl., 197 (1996), 249-258.
- [120] A. Tineo, *An iterative scheme for the N-competing species problem.* J. Diff. Equ., 116 (1995), 1-15.
- [121] A. Tineo, *Persistence of a class of periodic Kolmogorov systems.* J. Math. Anal. Appl., 246 (2000), 89-99.
- [122] A. Tineo, *Existence of global attractors for a class of periodic Kolmogorov systems.* J. Math. Anal. Appl., 279 (2003), 365-371.

- [123] R. R. Vance, *Population growth in a time varying environment.* Theor. Pop. Biol., 37 (1990), 438-454.
- [124] R. R. Vance and E. A. Coddington, *A nonautonomous model of population growth.* J. Math. Biol., 27 (1989), 491-506.
- [125] V. Volterra, *Leçons sur la théorie mathématiques de la lutte pour la vie.* Gauthier-Villars, Paris, (1931).
- [126] P. Waltman, *A brief survey of persistence in dynamical systems.* in Delay. Diff. Eqns. Dyna. Syst., 1475 (1991), 31-40.
- [127] W. Wang, L. Chen and Z. Lu, *Global stability of a population dispersal in a two patch environment.* Dynamic. Sys. Appl., 6 (1997), 207-216.
- [128] W. Wang and Z. Ma, *Asymptotic behavior of a predator prey system with diffusion.* J. Math. Anal. Appl., 206 (1997), 191-204.
- [129] W. Wendi, P. Fergola and C. Tonneriello, *Global attractivity of periodic solutions of population models.* J. Math. Anal. Appl., 211 (1997), 498-511.
- [130] A. Wörz-Busekros, *Global stability in ecological systems with continuous time delay.* SIAM. J. Appl. Math., 35 (1978), 123-134.
- [131] J. Wu and X.-Q. Zhao, *Permanence and convergence in multi-species competition systems with delay.* Proc. Amer. Math. Soc., 126 (1998), 1709-1714.
- [132] D. S. Xu and X. Q. Zhao, *Dynamics in a periodic competitive model with stage structure.* J. Math. Anal. Appl., 311 (2005), 417-438.
- [133] R. Xu, M. Chaplain and F. Davidson, *Periodic solutions for a delayed predator prey model of prey dispersal in two patch environments.* Nonl. Anal. 5 (2004), 183-206.
- [134] X. Yang, L. Chen and J. Chen, *Permanence and positive periodic solution for the single species nonautonomous delay diffusive models.* Computers Math. Applic. 32 (1996), 109-116.
- [135] X.-Q. Zhao, *Asymptotic behavior for asymptotically periodic semiflows with applications.* Comm. Appl. Nonl. Anal., 3 (1996), 43-66.
- [136] X.-Q. Zhao, *Uniform persistence and periodic coexistence states in infinite-dimensional periodic semiflows with applications.* Canad. Appl. Math. Quart., 3 (1995), 473-495.
- [137] X.-Q. Zhao, *Dynamical systems in population biology.* Springer, Berlin (2003).
- [138] X.-Q. Zhao, *Global attractivity and stability in some monotone discrete dynamical systems.* Bull. Austral. Math. Soc., 53 (1996), 305-324.

-
- [139] X.-Q. Zhao, *Uniform persistence in processes with application to nonautonomous competitive models.* J. Math. Anal. Appl., 258 (2001), 87-101.
 - [140] J. Zhang and L. Chen, *Periodic solutions of single species nonautonomous diffusion models with continuous time delays.* Math. Comput. Modelling. 23 (1996), 17-27.
 - [141] J. Zhang, L. Chen and X. D. Chen, *Persistence and global stability for two-species non-autonomous competition Lotka-Volterra patch system with time delay.* Nonlinear. Anal., 37 (1999), 1019-1028.
 - [142] Z. Zhang & Z. Wang, *Periodic solutions for nonautonomous predator-prey system with diffusion and time delay.* Hiroshima. Math. J., 31 (2001), 371-381.
 - [143] M. L. Zeeman, *Extinction in competitive Lotka-Volterra systems.* Proc. Amer. Math. Soc., 123 (1995), 87-96.
 - [144] M. L. Zeeman, *Hopf bifurcations in competitive three-dimensional Lotka-Volterra systems.* Dynamics Stability Systems, 8 (1993), 189-217.
 - [145] E. Zeidler, *Nonlinear functional analysis and its applications I. Fixed-point theory.* Springer, N-Y (1986).

Annexe

Résumé

Dans cette thèse on s'intéresse à l'étude du comportement asymptotique des solutions de trois systèmes intégrodifférentiels intervenant en dynamiques des populations. Le premier système provient de la biologie et décrit la croissance et la division de cellules hépatocytes dans le foie. Le second et le troisième systèmes proviennent de l'écologie ; le premier système décrit la dynamique d'une population animale ayant deux stades d'évolutions distincts, et le troisième système décrit la dispersion d'une population dans un environnement compartimenté.

On développe un certain nombre de techniques, basées sur les critères de comparaison en théorie des équations différentielles, donnant l'extinction et la permanence uniforme des solutions. En utilisant le Théorème du point fixe de Gaines & Mawhin on montre l'existence de solutions périodiques. En construisant une fonctionnelle de Lyapunov appropriée on montre leur stabilité globale. Quelques simulations numériques avec MATLAB sont proposées ainsi qu'une interprétation des résultats.

Cette thèse apporte une contribution substantielle à la théorie des équations différentielles ainsi que leurs applications aux problèmes de dynamique des populations.

Mots-Clés : Extinction, Permanence, Retard distribué, Stabilité globale, Solution périodique, Théorème de Gaines & Mawhin.

Classifications AMS : 45K05, 34D23, 92B05, 34C25, 34K13, 92D15, 92D40, 92D50, 92D15, 45M05.