

# TABLE DES MATIERES

<b>Introduction</b>	5
<b>I - Méthodes d'agrégation</b>	11
I.1 Définitions et notations	11
I.2 Le modèle en fréquences	12
I.3 Equilibre rapide	16
I.4 Oscillations rapides	22
I.4.1 La moyennisation	24
I.4.2 Réduction à une variété centrale	27
I.4.3 Comparaison des deux procédés	30
I.5 Exemples de dynamiques rapides	31
I.5.1 Exemple 1 : modèle de migrations	31
I.5.2 Exemple 2 : Modèle du réplicateur	32
<b>II - Perturbations du modèle de Lotka-Volterra</b>	34
II.1 Le modèle et sa réduction	35
II.2 Développement et étude sur une variété centrale	37
II.3 Bifurcation sur la variété centrale	42
II.4 Interprétation écologique	47
II.5 Développement de la fonction déplacement	48
<b>III - Exemples d'applications</b>	52
III.1 Croissance d'une population	53
III.1.1 Croissance logistique	53
III.1.2 Croissance logistique avec seuil	56
III.2 La compétition	57
III.2.1 Rappels sur le modèle de Lotka-Volterra	57
III.2.2 Présentation et réduction du modèle	59
III.2.3 Effets de la migration	61
III.3 La prédation	68
III.3.1 Emergence de propriétés : la réponse fonctionnelle	68
III.3.2 Bifurcation de la dynamique globale	73
III.3.3 Exemple d'oscillations rapides	75
<b>Références Bibliographiques</b>	83

## INTRODUCTION

C'est en 1798 qu'apparut le premier travail théorique définitif de la dynamique des populations avec "Essay on the Principle of Population", de Thomas Malthus ([Be]). Quarante ans plus tard, Verhulst en tire le premier modèle mathématique que l'on nomme habituellement *équation logistique* :

$$\frac{dN}{dt} = aN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

où  $N$  désigne la densité de biomasse de la population étudiée,  $a$  est le taux de reproduction et  $K$  est la capacité limite de l'environnement.

Actuellement, on trouve de nombreux modèles pour décrire la croissance d'une population ou l'interaction entre plusieurs populations ([EK],[M],[Mu]). Un exemple bien connu est le modèle de Lotka et Volterra (1925-1928). Les auteurs étudient l'interaction entre deux populations, l'une de proies et l'autre de prédateurs. Ils reprennent l'idée qui a guidé Verhulst dans l'équation logistique : lorsque deux individus se rencontrent, ils réagissent. Dans le modèle de croissance logistique, la réaction est de type compétition, dans le modèle de Lotka-Volterra, elle est de type prédation. Ce dernier modèle donne d'ailleurs quelques résultats en chimie où deux molécules qui se rencontrent réagissent de façon quasi-systématique. Cependant, lorsque l'entité que l'on considère est un être vivant, la réaction attendue au cours de la rencontre n'est pas toujours la même. En outre, en chimie, lors de l'étude d'une réaction, les molécules sont généralement placées dans un milieu homogène, par exemple en solution. Mais un milieu écologique est clairement hétérogène. Cette hétérogénéité est un facteur essentiel qui nuit à la validité des modèles cités précédemment.

On trouve actuellement dans les publications sur la dynamique des populations, des modèles qui prennent en compte cette hétérogénéité du milieu. Dans [I] par exemple, Ives introduit des sous-milieus et des migrations entre ceux-ci. Un inconvénient de ce genre de modèles est que le nombre de paramètres et de variables augmente beaucoup.

Les modèles que l'on doit étudier sont donc complexes. Face à ces modèles, qui contiennent alors une grande quantité de variables couplées dans des équations différentielles généralement non linéaires, l'étude analytique est rendue impossible et l'utilisation de l'ordinateur ne suffit pas toujours. Il est alors nécessaire de mettre au point des méthodes qui permettent de réduire ces systèmes. En fait, parmi cet "amas" de variables, souvent, seules quelques-unes présentent un intérêt parce qu'elles caractérisent l'état complet du système : on les appelle des *variables globales*. Les méthodes de réduction, appelées alors méthodes *d'agrégation de variables*, doivent permettre de donner des systèmes plus simples qui donnent la dynamique de ces variables globales. Plusieurs auteurs ([GCN], [GNC], [IAL], [ILA], [L]) ont proposé des méthodes d'agrégation de variables. Par exemple, Iwasa et coll. dans [IAL], proposent des méthodes d'agrégation parfaite. Ils font des hypothèses de dépendance entre les variables initiales, de sorte que le modèle initial se simplifie. Ils proposent des applications en écologie, mais les hypothèses émises sur le modèle initial sont souvent trop fortes pour être réalisables. Ces auteurs, dans [ILA], proposent également des méthodes d'agrégation approchées. Dans [G], Gard propose une méthode dans le cadre des modèles stochastiques.

Le choix des variables globales est souvent associé à une structure hiérarchique du système que l'on étudie. Un système hiérarchique est un système qui se subdivise en sous-systèmes correspondant à des niveaux d'organisation différents. L'individu, la population et le peuplement sont des exemples de différents niveaux au sein d'un écosystème. Les systèmes hiérarchiques ont été décrits par plusieurs auteurs, en biologie en particulier (voir [Au1],..., [Au4], [AS], [W]). Ils présentent un intérêt du point de vue de l'agrégation de variables. En effet, la structure hiérarchique est généralement accompagnée d'un jeu de différentes échelles de temps. Par exemple, les interactions microscopiques dans un système thermodynamique sont plus fortes que les interactions macroscopiques. Par analogie, on peut considérer une dynamique au niveau des individus plus rapide que la dynamique au niveau des populations. Ce sont ces différences d'échelle de temps, associées à des techniques mathématiques telles que les théorèmes de variétés invariantes ([HPS]), qui permettent sous des hypothèses adéquates, la réduction des systèmes initiaux. Auger et Roussarie, dans [AR], décrivent une méthode d'agrégation de variables. Cette méthode, utilise la structure hiérarchique des systèmes qu'ils étudient, ainsi que les différentes échelles de temps.

La prise en compte de l'hétérogénéité spatiale, temporelle et des comportements permet de mettre en évidence et de comprendre les mécanismes de la dynamique globale du système. A l'aide d'une étude analytique du système complet, par l'intermédiaire du

modèle réduit, on doit voir émerger dans ce dernier les propriétés dues à l'hétérogénéité. Ce type d'approche peut permettre de comprendre la croissance d'une population isolée, l'interaction entre plusieurs populations ou la dynamique engendrée par ces interactions.

Dans ce travail, on propose une généralisation de la méthode décrite dans [AR]. L'utilisation de cette méthode est simple en général, mais il y a quelques cas plus difficiles. On les décrit et on en étudie un plus en détail. Enfin, cette méthode permet de faire émerger les propriétés de l'hétérogénéité dans les modèles globaux. Ce sont ces propriétés que l'on étudie dans divers types de problèmes de dynamique des populations : la croissance, la compétition et la prédation.

## La réduction

La méthode de réduction décrite dans [AR], est fondée sur un théorème de variété centrale. Le fait qu'il y ait différentes échelles de temps en jeu a pour conséquence que certaines variables sont lentes, d'autres sont rapides. Si les variables rapides convergent rapidement vers un attracteur, modulo des termes lents, alors on peut espérer obtenir une réduction où les variables globales seront les variables lentes. Le choix des variables globales est facilité par le fait que les modèles que l'on considère ont des intégrales premières pour la dynamique rapide. Ces intégrales premières constituent de bons candidats pour devenir les variables globales, qui sont donc lentes.

Dans [AR], les auteurs supposent que la dynamique rapide converge rapidement vers un équilibre, et que cet équilibre ne dépend pas des variables lentes. Ils en déduisent que la dynamique globale est une perturbation d'une dynamique topologiquement équivalente à la dynamique lente.

On montre que le raisonnement qu'ils utilisent fonctionne encore si l'équilibre rapide dépend des variables lentes. L'intérêt de ceci est que la dynamique que l'on obtient après réduction n'est plus une perturbation d'une dynamique topologiquement équivalente à la dynamique lente : il y a émergence de propriétés du niveau rapide au niveau lent.

D'autre part, l'attracteur de la dynamique rapide peut être plus compliqué qu'un équilibre. Nous étudions le cas où l'attracteur est un cycle limite. Nous donnons alors une méthode de réduction lorsque la dynamique rapide oscille. On montre que l'on peut supposer que le cycle limite dépend des variables lentes. Si on considère un système écologique, les oscillations rapides peuvent être provoquées par un phénomène extérieur au système : la périodicité journalière du soleil par exemple. Ceci se traduit par le fait que le

modèle est donné par un système non autonome, c'est-à-dire qui dépend explicitement du temps. Nous donnons des hypothèses suffisantes pour que la méthode fonctionne avec des systèmes non autonomes : ces hypothèses consistent simplement à supposer que le cycle limite est fortement attractant, dans un sens que l'on précise.

## **Les effets de l'hétérogénéité**

De nombreux auteurs ont montré que l'hétérogénéité du milieu ne peut pas être évitée, et qu'elle doit être prise en compte dans les modèles. En particulier, dans [B], Barbault explique la théorie de la compétition en conditions homogènes. Ensuite, il donne quelques exemples où cette théorie ne suffit plus à expliquer comment un grand nombre d'espèces en compétition peuvent coexister.

Nous montrons sur des exemples très simples, en utilisant notre modèle, comment la prise en compte de l'hétérogénéité peut conduire à la coexistence de deux espèces en compétition, alors que toutes les conditions sont réunies pour que la première des deux espèces disparaisse. Ceci met en évidence un fait maintenant bien connu : l'hétérogénéité spatiale est un facteur de stabilité.

Si on étudie les changements de comportements d'un individu, ses changements d'activité, ses déplacements à travers des milieux aux caractéristiques différentes, on met en évidence qu'elle en est l'influence sur la croissance et sur les interactions de l'espèce avec son milieu. Par exemple, le fait qu'un prédateur affamé chasse plus qu'un prédateur repus, entraîne que la réponse fonctionnelle du système prédateurs-proies dont ils font partie n'est plus une réponse de type Lotka-Volterra. Elle n'est pas proportionnelle au nombre de proies : on voit apparaître un terme de saturation. On obtient cette transformation du modèle grâce à l'émergence de propriétés de la dynamique rapide dans la dynamique lente.

## **Problèmes ouverts**

Nous donnons dans ce travail des applications de nos méthodes de réduction à l'étude de la croissance de populations, ou bien à celle de l'interaction entre plusieurs populations. Il serait intéressant de pouvoir généraliser le procédé à l'étude de peuplements, voire d'un écosystème. La question qu'il reste à élucider est, dans un premier temps, de trouver une intégrale première au niveau du peuplement ou de l'écosystème.

Nous avons signalé que notre modèle permettait de faire émerger des propriétés d'un certain niveau, au niveau supérieur dans la structure hiérarchique. Ceci provient du fait

que l'attracteur de la dynamique rapide dépend des variables lentes, et lorsqu'on réduit le système initial, on remplace les variables rapides par des grandeurs qui ne dépendent que de l'attracteur, donc éventuellement des variables lentes. Il est alors naturel de supposer que l'attracteur, qui dépend de variables lentes, se modifie lentement au cours du temps, et qu'il finisse par changer d'état (passage d'un attracteur à un répulseur par exemple). En d'autres termes, la propriété d'émergence est naturellement accompagnée d'une propriété d'immersion. Dans [Ne], l'auteur donne des théorèmes qui pourraient permettre dans certains cas de décrire ces propriétés d'immersion.

## Plan du travail

Cette thèse est composée de trois chapitres. La réduction des systèmes que l'on propose est fondée sur des théorèmes et techniques de la Théorie des perturbations ([Ar], [H], [Ho], [N]). Dans le premier chapitre, nous présentons le modèle général sur lequel nous travaillons dans toute la thèse. Nous le mettons sous une forme appropriée à l'application des théorèmes. Ensuite nous le réduisons dans deux cas : si la dynamique rapide converge vers un équilibre, et si cette dynamique converge vers un cycle limite. Dans ce dernier cas, on propose deux méthodes. La première est une application d'un théorème de moyennisation : elle permet d'obtenir une dynamique réduite continue, mais elle présente le défaut de n'être a priori valable que pendant une durée limitée. L'autre méthode est fondée sur un théorème de variété centrale de difféomorphismes. On applique ce théorème à l'application retour de Poincaré ([P], [W]) du système, qui est définie dans un voisinage du cycle limite de la dynamique rapide. Cette méthode donne une dynamique réduite qui approxime la dynamique globale sans limitation de durée. En contre partie, c'est une dynamique discrète, donc plus difficile à étudier que la dynamique continue obtenue par moyennisation en général. C'est pourquoi nous montrons que la discrétisation de la dynamique obtenue par moyennisation est une perturbation de la dynamique obtenue avec le théorème de réduction à la variété centrale. On en conclut que si cette dernière est structurellement stable, alors la dynamique obtenue par moyennisation est valable sans limitation de durée. Enfin, on propose deux exemples de dynamique rapide : une dynamique de migrations, et une dynamique de comportements.

Dans le deuxième chapitre, nous appliquons la méthode de réduction dans le cas d'un équilibre de la dynamique rapide à un modèle de prédation, dont la dynamique lente est de type Lotka-Volterra. Le modèle obtenu sur la variété centrale est une perturbation d'un système non structurellement stable ([PS],[T]). Nous donnons donc son développement

afin de supprimer cette dégénérescence. On montre alors comment une bifurcation de Hopf apparaît dans la dynamique globale, lorsque les paramètres de la dynamique rapide varient. En termes écologiques, on met en évidence l'influence de la dynamique de comportement des individus sur la dynamique globale des populations. En fait, on choisit un chemin dans l'espace des paramètres de la dynamique rapide (celle des comportements), et on montre que lorsqu'on suit ce chemin, la dynamique globale subit une bifurcation de Hopf sous-critique ([MMC]) : les densités convergent initialement vers un équilibre stable, et brusquement se mettent à osciller autour de cet équilibre avec une amplitude bornée.

Le troisième chapitre est consacré aux applications des méthodes décrites dans le premier chapitre. On met l'accent sur l'influence de l'hétérogénéité du milieu. On montre comment ce facteur permet d'obtenir simplement les modèles classiques de croissance ou d'interaction (compétition et prédation), à partir de la loi d'action de masse appliquée aux classes quasi-homogènes de population. On suppose l'existence de divers types de milieux, avec des migrations, et on essaie d'expliquer quels doivent être ces migrations pour obtenir un type de modèle donné. On montre également que si l'on connaît les migrations (par des mesures par exemple), on obtient un modèle unique. Enfin, on donne un exemple où la dynamique rapide converge vers un cycle limite ([MC]).

æ

## CHAPITRE I METHODES D'AGREGATION

On donne dans ce chapitre deux méthodes d'agrégation de variables, chacune correspondant à un cas différent. Les systèmes hiérarchiques que l'on considère ont des échelles de temps différentes pour chacun de leurs niveaux. On étudie le cas où il y a deux niveaux, et par conséquent deux échelles de temps, l'une rapide, l'autre lente. La dynamique rapide peut être très complexe, mais on suppose dans ce travail, soit qu'elle possède un équilibre, soit qu'elle oscille. On propose une méthode pour chacun des deux cas. La première méthode est fondée sur un théorème de variété centrale, la deuxième méthode est une combinaison de moyennisation et de variété centrale. Ces théorèmes et techniques sont ceux de la Théorie des perturbations. Par conséquent, après avoir fixé les notations et

donné une forme générale du modèle que l'on propose dans cette thèse, nous mettons ce dernier sous une forme adaptée à la Théorie des perturbations. Cette forme est appelée *modèle en fréquences*.

## I.1 Définitions et notations

Etant donné un ensemble de plusieurs populations, appelé *système*, on subdivise chaque population en sous-populations appelées *états*. Chaque état correspond par exemple à un site dans l'espace, ou bien à une activité, à un type de comportement. Ainsi, cette subdivision nous permet de prendre en compte l'hétérogénéité du milieu et/ou des comportements.

On note  $n^\alpha$  la densité globale de la population  $\alpha$ , où  $\alpha \in [1, \dots, A]$ , si  $A$  est le nombre de populations. On dit que  $n^\alpha$  est une *variable globale*. Soit  $N^\alpha$  le nombre d'états de la population  $\alpha$ , on note  $n_i^\alpha$ , la densité de l'état  $i$  de la population  $\alpha$ . On dit que  $n_i^\alpha$  est une *variable d'état*. Ces deux types de variables étant des densités, ce sont des nombres réels positifs ou nuls. On note  $\mathbf{n}^\alpha$ , le vecteur dont les composantes sont les densités des états de la population  $\alpha$ . Enfin, on note  $\bar{\mathbf{n}}$ , le vecteur  $(n_1^1, \dots, n_{N^1}^1, \dots, n_1^A, \dots, n_{N^A}^A)$  et  $\mathbf{n}$  le vecteur  $(n^1, \dots, n^A)$ .

La dynamique des états, donnée par la dérivée des variables d'états, est supposée rapide par rapport à la dynamique des populations, donnée par la dérivée des variables globales. Ceci signifie que l'on suppose que les *migrations*, c'est-à-dire les changements de milieux, ou d'activités, se font rapidement par rapport à la croissance globale des populations, et à l'effet des interactions entre celles-ci. Autrement dit, il y a un *facteur d'échelle* de temps que l'on note  $R$ .

En utilisant ces notations, on propose alors un modèle sous une forme assez générale, qui est la suivante :

$$(I.1) \quad \frac{dn_i^\alpha}{dt} = R \cdot f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) + \sum_{\beta \neq \alpha} F_i^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta)$$

où  $R \gg 1$  et les fonctions  $f_i^\alpha$  et  $F_i^{\alpha\beta}$  sont  $\mathcal{C}^\infty$  pour tout  $i$  dans  $[1, \dots, N^\alpha]$  et pour tout  $\alpha$  dans  $[1, \dots, A]$ . L'hypothèse d'infinie différentiabilité n'est pas une hypothèse trop forte dans le sens où la plupart des modèles classiques la vérifient.

Le membre de droite de (I.1) se décompose en deux termes, l'un est rapide (celui où  $R$  est en facteur), l'autre est lent. De plus, on fait l'hypothèse suivante :

$$(I.2) \quad \forall \alpha \in [1, \dots, A], \quad \sum_{i=1}^{N^\alpha} f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) = 0$$



Cette hypothèse signifie que si on oublie le terme lent, les variables globales sont constantes. En effet, la dérivée de  $n^\alpha$  par rapport à  $t$  est la somme des dérivées des  $n_i^\alpha$ , et dans cette somme, d'après (I.2), la partie rapide disparaît, donc les variables globales sont lentes. Autrement dit, pendant une courte période par rapport aux croissances de populations et aux effets des interactions entre ces dernières, leurs densités globales respectives restent les mêmes. C'est pourquoi nous dirons que la partie rapide est une dynamique *interne* : elle ne modifie pas la densité des populations, mais simplement celle des sous-populations. Par opposition, le second terme donne la dynamique *externe* : c'est celle qui contient les informations concernant les interactions entre les différentes populations et qui montre comment varie la densité globale d'une population en fonction des densités des autres.

## I.2 Le modèle en fréquences

Dans ce paragraphe, nous donnons une autre forme du modèle (I.1), qui lui est équivalente, mais qui est mieux adaptée à la Théorie des perturbations. Ce modèle en fréquences est obtenu du modèle (I.1) simplement par un changement de variables.

Considérons les variables  $u_i^\alpha = \frac{n_i^\alpha}{n^\alpha}$  qui sont définies pour  $n^\alpha > 0$ . Si  $n^\alpha \neq 0$ , on a évidemment le système suivant :

$$(I.3) \quad \begin{cases} \frac{dn^\alpha}{dt} &= \sum_{i=1}^{N^\alpha} \frac{dn_i^\alpha}{dt} \\ \frac{du_i^\alpha}{dt} &= \frac{1}{n^\alpha} \left( \frac{dn_i^\alpha}{dt} - u_i^\alpha \frac{dn^\alpha}{dt} \right) \end{cases}$$

En remplaçant les dérivées des densités d'états par rapport au temps  $t$  par leur expression (I.1) dans le système (I.5), en remplaçant les variables  $n_i^\alpha$  par les expressions  $u_i^\alpha n^\alpha$ , et en utilisant les relations (I.3), on obtient alors le système suivant :

$$(I.4) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_i^\alpha}{dt} = R \frac{1}{n^\alpha} f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) + \frac{1}{n^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \left( F_i^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) - u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} F_j^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) \right) \\ \text{avec } f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) = f_i^\alpha(n^1 \cdot u_1^1, \dots, n^1 \cdot u_{N^1}^1, \dots, n^A \cdot u_1^A, \dots, n^A \cdot u_{N^A}^A, \mathbf{n}) \\ \quad \quad \quad = \bar{f}_i^\alpha(u_1^1, \dots, u_{N^A}^A, \mathbf{n}) \\ \text{et } F_i^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) = \bar{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \end{array} \right.$$

où les fonctions  $\bar{f}_i^\alpha$  et  $\bar{F}_i^{\alpha\beta}$  sont  $\mathcal{C}^\infty$ .

Remarquons de plus que si pour un certain  $\alpha_0$ ,  $n^{\alpha_0} = 0$ , alors  $n_i^{\alpha_0} = 0$  pour tout  $i$  entre 1 et  $N^{\alpha_0}$ . Les fréquences ne sont alors pas définies a priori. Dans ce cas la dynamique gouvernant cette population est triviale :  $\frac{dn_i^{\alpha_0}}{dt} \equiv 0$  pour tout  $i$ . Du fait que  $R \gg 1$ , il est clair que si  $f_i^{\alpha_0}(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) \neq 0$ , alors :

$$R|f_i^{\alpha_0}(\bar{\mathbf{n}})| \gg \left| \sum_{\beta \neq \alpha_0} F_i^{\alpha_0 \beta}(\mathbf{n}^{\alpha_0}, \mathbf{n}^\beta) \right|$$

Ainsi l'égalité  $n^{\alpha_0} = 0$  implique le système suivant :

$$(I.5) \quad \begin{cases} f_i^{\alpha_0}(\mathbf{n}^1, \dots, \mathbf{n}^{\alpha_0-1}, 0, \mathbf{n}^{\alpha_0+1}, \dots, \mathbf{n}^A, \bar{\mathbf{n}}) = 0 & i \in [1, \dots, N^{\alpha_0}] \\ \sum_{\beta \neq \alpha_0} F_i^{\alpha_0 \beta}(0, \mathbf{n}^\beta) = 0 \end{cases}$$

Ces hypothèses ajoutées à celle de continue différentiabilité des fonctions  $f_i^\alpha$  et  $F_i^{\alpha\beta}$ , nous permettent d'écrire, pour tout  $(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}})$  :

$$f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) = \sum_{j=1}^{N^\alpha} n_j^\alpha \int_0^1 \frac{\partial f_i^\alpha}{\partial n_j^\alpha}(n_1^1, \dots, n_{N^{\alpha-1}}^{\alpha-1}, tn_1^\alpha, \dots, tn_{N^\alpha}^\alpha, n_1^{\alpha+1}, \dots, n_{N^A}^A, \bar{\mathbf{n}}) dt$$

On note par  $f_{ij}^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}})$  les intégrales de l'expression précédente. En procédant de la même façon avec les fonctions  $F$ , on obtient le système suivant :

$$(I.6) \quad \begin{cases} f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) = \sum_{j=1}^{N^\alpha} n_j^\alpha \cdot f_{ij}^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) \\ \sum_{\beta \neq \alpha} F_i^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) = \sum_{\beta \neq \alpha} \sum_{j=1}^{N^\beta} n_j^\beta F_{ij}^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) \end{cases}$$

où les fonctions  $f_{ij}^\alpha$  et  $F_{ij}^{\alpha\beta}$  sont  $\mathcal{C}^\infty$ . Le système (I.6) peut alors être écrit dans les coordonnées en fréquences, ce qui donne le système suivant :

$$(I.7) \quad \begin{cases} f_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{n}}) = n^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} u_j^\alpha \cdot \bar{f}_{ij}^\alpha(u_1^1, \dots, u_{N^A}^A, \mathbf{n}) \\ = n^\alpha \tilde{f}_i^\alpha(u_1^1, \dots, u_{N^A}^A, \mathbf{n}) \\ \sum_{\beta \neq \alpha} F_i^{\alpha\beta}(\mathbf{n}^\alpha, \mathbf{n}^\beta) = n^\alpha \sum_{\beta \neq \alpha} \sum_{j=1}^{N^\beta} u_j^\beta F_{ij}^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha}^\alpha, u_1^\beta, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \\ = n^\alpha \sum_{\beta \neq \alpha} \tilde{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha}^\alpha, u_1^\beta, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \end{cases}$$

D'autre part, nous considérons un autre temps,  $\tau$ , défini par  $t = \varepsilon \cdot \tau$  où  $\varepsilon = \frac{1}{R} \ll 1$ . On est alors en mesure de donner un modèle équivalent au modèle (I.1), dans les nouvelles coordonnées.

$$(I.8) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_i^\alpha}{d\tau} = \tilde{f}_i^\alpha(u_1^1, \dots, u_{N^A}^A, \mathbf{n}) \\ \quad + \varepsilon \sum_{\beta \neq \alpha} \tilde{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha}^\alpha, u_1^\beta, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \\ \quad - \varepsilon u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \tilde{F}_j^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha}^\alpha, u_1^\beta, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \\ \frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon \cdot n^\alpha \sum_{i=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \tilde{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha}^\alpha, u_1^\beta, \dots, u_{N^\beta}^\beta) \end{array} \right.$$

Ce système contient  $A + \sum_{\alpha=1}^A N^\alpha$  équations, soit  $A$  équations de plus que le système (I.1). Cette augmentation du nombre d'équations provient du fait que pour tout  $\alpha$ , on a l'égalité :

$$\sum_{i=1}^{N^\alpha} u_i^\alpha = 1$$

De cette dernière égalité, qui est valable pour toute valeur de  $\alpha$  dans  $[1, \dots, A]$ , on peut déduire les fréquences  $u_{N^\alpha}^\alpha$  des autres, ce qui donne les égalités suivantes.

$$(I.9) \quad u_{N^\alpha}^\alpha = 1 - \sum_{i=1}^{N^\alpha-1} u_i^\alpha$$

Ceci signifie que la connaissance de  $N^\alpha - 1$  fréquences suffit pour les connaître toutes. Par conséquent, pour chaque  $\alpha$ , on peut oublier une équation dans (I.8) sans perdre d'information. On obtient un système à  $\sum_{\alpha=1}^A N^\alpha$  équations, en supprimant par exemple les équations donnant  $\frac{du_{N^\alpha}^\alpha}{d\tau}$  et en remplaçant dans les autres équations les variables  $u_{N^\alpha}^\alpha$  par leur expression (I.9). On pose :

$$k_1 = \sum_{\alpha=1}^A (N^\alpha - 1)$$

$$k_2 = A$$

Afin de simplifier les expressions, on désigne par  $\mathbf{u}^\alpha$  le vecteur  $(u_1^\alpha, \dots, u_{N^\alpha-1}^\alpha)$ . Le système obtenu est celui que nous utilisons dans les prochains paragraphes; il s'écrit de la manière suivante :

$$(I.10) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_i^\alpha}{d\tau} = \underline{f}_i^\alpha(\mathbf{u}^1, \dots, \mathbf{u}^A, \mathbf{n}) + \varepsilon \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \quad - \varepsilon u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_j^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon \cdot n^\alpha \sum_{i=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \frac{d\varepsilon}{d\tau} = 0 \end{array} \right.$$

où  $i$  varie maintenant entre 1 et  $(N^\alpha - 1)$  pour tout  $\alpha \in [1, \dots, A]$ . Ce système définit un champ de vecteurs  $X$ ,  $\mathcal{C}^\infty$ , sur  $\mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \mathbb{R}$ .

### I.3 Equilibre rapide

Lorsque  $\varepsilon$  est nul dans le système (I.10), les variables globales sont constantes, et sont donc des paramètres pour le système (I.10) restreint à l'espace  $\mathbb{R}^{k_1}$  des fréquences. En d'autres termes, étant données des densités globales  $n^\alpha$ , alors  $\mathbb{R}^{k_1} \times \{(n^1, \dots, n^A)\} \times \{0\}$  est invariant par le champ défini par (I.10), c'est-à-dire que  $X$  est alors une famille de champs de vecteurs sur  $\mathbb{R}^{k_1}$ , avec  $\mathbf{n} \in \mathbb{R}^{k_2}$  pour paramètre. On peut alors parler de matrice jacobienne de la partie rapide puisque l'application de composantes  $\underline{f}_i^\alpha$  est dans ce cas une application à paramètres, de  $\mathbb{R}^{k_1}$  dans lui-même. Par conséquent, on peut parler de matrice jacobienne pour la partie rapide de (I.10) restreinte à cet espace invariant.

Dans ce paragraphe, on suppose que la partie rapide, obtenue lorsque  $\varepsilon$  est nul dans le système (I.10), admet un équilibre hyperbolique stable, autrement dit que la matrice jacobienne de la partie rapide au point d'équilibre n'a que des valeurs propres de parties réelles strictement négatives. Ceci signifie que les densités des états varient très vite jusqu'à un équilibre, pour lequel même si les migrations continuent de manière rapide, la proportion dans chaque état est presque constante. L'idée de la méthode que l'on propose, est la suivante : si les proportions sont quasiment constantes, alors on peut supposer que les variables  $u_i^\alpha$  sont des constantes dans les équations lentes du système (1.10), la valeur de ces constantes est obtenue en cherchant l'équilibre de la partie rapide. On obtient de cette manière une approximation de la dynamique des variables globales. Un problème

important reste posé : les variables d'états ne sont pas réellement des constantes et continuent de varier lentement, par conséquent notre approximation n'est a priori valable que pendant une durée limitée, et que l'on ne connaît pas.

Dans ce paragraphe, nous formalisons ce raisonnement heuristique à l'aide d'un théorème de variété centrale que nous rappelons. Ce formalisme nous permettra de voir combien de temps notre approximation est valable. Dans le chapitre II, nous verrons en particulier comment la méthode nous permet d'avoir une bonne approximation aussi longtemps que l'on veut, même dans les cas "défavorables".

La version du théorème de variété centrale que nous utilisons est due à Fénichel. Avant de l'énoncer, nous faisons un bref rappel d'algèbre linéaire.

Soit  $X$  un champ de vecteur sur  $\mathbb{R}^N$  où  $N = k_1 + k_2 + 1$ , de classe  $\mathcal{C}^\infty$ . On suppose que  $M = \{\mathbf{0}\} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \{0\}$  est un ensemble de points d'équilibre de  $X$ . Pour tout  $\mathbf{n}$  dans  $\mathbb{R}^{k_2}$ , on note  $DX(\mathbf{n})$  la partie linéaire de  $X$  en  $(\mathbf{0}, \mathbf{n}, 0) \in M$ . On suppose que  $DX(\mathbf{n})$  possède  $k_1$  valeurs propres de parties réelles strictement négatives, et que 0 est une valeur propre de multiplicité  $k_2 + 1$ . En tout point  $(\mathbf{0}, \mathbf{n}, 0) \in M$ , il existe une décomposition de  $\mathbb{R}^N$  sous la forme  $E_n^s \times E_n^c$ ,  $E_n^s$  est appelé espace stable et  $E_n^c$  est l'espace central, et  $\dim(E_n^s) = k_1$ ,  $\dim(E_n^c) = k_2 + 1$ . Toutes les valeurs propres de la restriction de  $DX(\mathbf{n})$  à l'espace stable ont une partie réelle strictement négative. En utilisant ces hypothèses et ces notations, on peut énoncer le théorème de variété centrale sous la forme suivante ([C], [F], [HPS], [K]) :

**Théorème I.3.1** *Pour tout compact  $\Delta \subset \mathbb{R}^{k_2}$ , et pour tout entier naturel  $K$ , il existe un réel strictement positif  $\varepsilon_0$  et une application  $\mathbf{h}$  de classe  $\mathcal{C}^K$  définie de  $\Delta \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]$  dans  $\mathbb{R}^{k_1}$ , dont le graphe est noté  $\mathcal{W}$ , tels que :*

- i )  $\mathbf{h}(\mathbf{n}, 0) = \mathbf{0}$ .*
- ii )  $\mathcal{W}$  est tangent à  $E_n^c$  en tout point de  $M$ .*
- iii )  $\mathcal{W}$  est invariante sous l'action de  $X$ .*

L'invariance de  $\mathcal{W}$  sous l'action de  $X$  signifie qu'en tout point  $(\mathbf{u}, \mathbf{n}, \varepsilon) \in \mathcal{W}$  le champ  $X$  est tangent à  $\mathcal{W}$ .

Nous allons montrer maintenant comment appliquer ce théorème au système (1.10) qui définit un champ de vecteur  $\mathcal{C}^\infty$ . On suppose que la partie rapide de (1.10) a un équilibre noté  $\mathbf{U} = (\mathbf{U}^1, \dots, \mathbf{U}^A)$ . Cet équilibre est solution du système suivant :

$$(I.11) \quad \begin{cases} \underline{f}_i^\alpha(\mathbf{n}, U^1, \dots, U^A) & = & 0 \\ \mathbf{n} & = & \mathbf{C}^{\text{te}} \\ \varepsilon & = & 0 \end{cases}$$

Il est clair que la solution  $\mathbf{U}$  de ce système dépend des valeurs de  $(n^1, \dots, n^A) = \mathbf{n}$ , c'est-à-dire que  $U_i^\alpha = U_i^\alpha(\mathbf{n})$ . Le théorème des fonctions implicites nous permet de dire que les  $U_i^\alpha$  dépendent de  $\mathbf{n}$  de manière  $\mathcal{C}^\infty$ . On introduit alors les *fréquences relatives*.

Elles sont définies par :

$$(I.12) \quad \bar{u}_i^\alpha = u_i^\alpha - U_i^\alpha.$$

Ces fréquences relatives donnent un système de coordonnées dans lequel le système (I.10) se met sous une forme adaptée au théorème. En effet, l'équilibre de la partie rapide est atteint pour des fréquences relatives nulles. Or l'espace des fréquences relatives est l'espace  $\mathbb{R}^{k_1}$  du théorème, l'espace des variables globales est l'espace  $\mathbb{R}^{k_2}$  du théorème.

De l'équation (I.12) découle évidemment l'expression de la variation des fréquences relatives en fonction de celles des fréquences et des fréquences d'équilibre.

Cette expression est la suivante :

$$(I.13) \quad \frac{d\bar{u}_i^\alpha}{d\tau} = \frac{du_i^\alpha}{d\tau} - \frac{dU_i^\alpha}{d\tau}$$

On a remarqué précédemment que  $U_i^\alpha$  est une fonction de  $\mathbf{n}$ , ce qui entraîne que les fréquences d'équilibre sont des fonctions de la variable  $\tau$ , par composition. En utilisant la formule de dérivation d'une composée, on déduit l'expression des dérivées des fréquences d'équilibre par rapport à  $\tau$  :

$$(I.14) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dU_i^\alpha}{d\tau} = \sum_{\delta=1}^A \frac{\partial U_i^\alpha}{\partial n^\delta} \cdot \frac{dn^\delta}{d\tau} \\ = \varepsilon \cdot \sum_{\delta=1}^A \sum_{j=1}^{N^\delta} \sum_{\beta \neq \delta} n^\delta \frac{\partial U_i^\alpha}{\partial n^\delta} F_j^{\delta\beta}(n^\delta, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\delta + \mathbf{U}^\delta, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \end{array} \right.$$

Dans les systèmes, on écrit  $\mathbf{U}^\alpha$  pour  $\mathbf{U}^\alpha(\mathbf{n})$ , mais les fréquences d'équilibres sont des fonctions et non des variables, c'est pourquoi dans les systèmes qui suivent, on n'écrit pas les équations donnant les dérivées de ces fréquences d'équilibres en fonction de  $\tau$ . Cependant, nous exprimons les équations en explicitant les fréquences d'équilibre dans les expressions pour mettre en évidence le fait que la dynamique interne joue un rôle, même si elle arrive très vite à un équilibre.

On considère alors le champ défini par le système (I.10) dans le système de coordonnées  $(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}, \varepsilon)$  où  $\bar{\mathbf{u}}$  désigne le vecteur  $(\bar{\mathbf{u}}^1, \dots, \bar{\mathbf{u}}^A)$ . On obtient finalement un système toujours équivalent au système initial (I.1), en remplaçant dans (I.10) la variation de  $\bar{u}_i^\alpha$

par son expression (I.13), et la variation de  $\mathbf{U}_i^\alpha$  par son expression (I.14), ce qui donne :

$$(I.15) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{d\bar{u}_i^\alpha}{d\tau} = \underline{f}_i^\alpha(\mathbf{n}, \bar{\mathbf{u}}^1 + \mathbf{U}^1, \dots, \bar{\mathbf{u}}^A + \mathbf{U}^A) \\ \quad + \varepsilon \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ \quad - \varepsilon u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_j^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ \quad - \varepsilon \cdot \sum_{\delta=1}^A \sum_{j=1}^{N^\delta} \sum_{\beta \neq \delta} n^\delta \frac{\partial U_i^\alpha}{\partial n^\delta} \underline{F}_j^{\delta\beta}(n^\delta, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\delta + \mathbf{U}^\delta, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ \\ \frac{dn^\alpha}{dt} = \varepsilon \cdot n^\alpha \sum_{i=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ \\ \frac{d\varepsilon}{d\tau} = 0 \end{array} \right.$$

On peut simplifier l'expression de (I.15), en utilisant les notations suivantes : on désigne par  $f$  l'application de  $\mathbb{R}^{k_2} \times \mathbb{R}^{k_1}$  dans  $\mathbb{R}^{k_1}$ , dont les composantes sont les fonctions  $\underline{f}_i^\alpha$ ; on désigne par  $g^\alpha$  les fonctions définies par :

$$g^\alpha(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}) = n^\alpha \sum_{i=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta)$$

et par  $g$  l'application de  $\mathbb{R}^{k_2} \times \mathbb{R}^{k_1}$  dans  $\mathbb{R}^{k_2}$ , dont les composantes sont les  $g^\alpha$ . Enfin on désigne par  $F_i^\alpha$  les fonctions définies par :

$$\begin{aligned} F_i^\alpha(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}) &= \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ &\quad - u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_j^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\alpha + \mathbf{U}^\alpha, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \\ &\quad - \sum_{\delta=1}^A \sum_{j=1}^{N^\delta} \sum_{\beta \neq \delta} n^\delta \frac{\partial U_i^\alpha}{\partial n^\delta} \underline{F}_j^{\delta\beta}(n^\delta, n^\beta, \bar{\mathbf{u}}^\delta + \mathbf{U}^\delta, \bar{\mathbf{u}}^\beta + \mathbf{U}^\beta) \end{aligned}$$

et par  $F$  l'application de  $\mathbb{R}^{k_2} \times \mathbb{R}^{k_1}$  dans  $\mathbb{R}^{k_1}$ , dont les composantes sont les  $F_i^\alpha$ .

æ

Avec ces notations, le système (I.15) s'écrit sous la forme condensée suivante :

$$(I.16) \quad \begin{cases} \frac{d\bar{\mathbf{u}}}{d\tau} &= f(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \varepsilon F(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \\ \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} &= \varepsilon \cdot g(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \\ \frac{d\varepsilon}{d\tau} &= 0 \end{cases}$$

Nous allons vérifier maintenant, que le champ de vecteurs  $X$ , défini par le système (I.16) satisfait aux hypothèses du théorème I.3.1. Tout d'abord, par construction du modèle, et comme les changements de variables effectués sont  $\mathcal{C}^\infty$ ,  $X$  est  $\mathcal{C}^\infty$ . D'autre part, l'ensemble  $M = \{(\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{n}, \varepsilon) \in \mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \mathbb{R} ; \bar{\mathbf{u}} = \mathbf{0}, \varepsilon = 0\}$  est un ensemble de points singuliers de  $X$ , par construction. La partie linéaire de  $X$  en un point de  $M$ , notée  $DX(\mathbf{n})$ , s'écrit sous la forme matricielle suivante :

$$DX(\mathbf{n}) = \begin{pmatrix} \left( \begin{array}{ccc} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & \frac{\partial f_i^\alpha}{\partial \bar{u}_j}(\mathbf{0}, \mathbf{n}) & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{array} \right) & * & * \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & * \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Comme nous avons supposé que la partie rapide a un équilibre hyperbolique stable, il est clair que la matrice de  $DX(\mathbf{n})$  a  $k_1$  valeurs propres de parties réelles strictement négatives, et que la valeur propre 0 est de multiplicité  $k_2 + 1$ . On peut donc appliquer le théorème I.3.1. : soit un compact  $\Delta$  de  $\mathbb{R}^{k_2}$ , pour  $\varepsilon$  assez petit, il existe une application  $\mathbf{h}$  de  $\Delta$  dans  $\mathbb{R}^{k_1}$ , dont les composantes sont notées  $h_i^\alpha$ ,  $i \in [1, \dots, N^\alpha]$ ,  $\alpha \in [1, \dots, A]$  telle que :

$$\begin{aligned} \bar{u}_i^\alpha &= h_i^\alpha(\mathbf{n}, \varepsilon) \\ &= \varepsilon \cdot \omega_{i1}^\alpha(\mathbf{n}) + O(\varepsilon^2) \end{aligned}$$

On note  $\omega_{il}^\alpha(\mathbf{n})$  le coefficient de  $\varepsilon^l$  dans le développement en  $\varepsilon$  de  $h_i^\alpha(\mathbf{n}, \varepsilon)$ . Nous montrons plus loin comment calculer ces coefficients. Pour une condition initiale dans  $\mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \{\varepsilon\}$ , la trajectoire solution du système (I.16) partant de cette condition initiale est très vite  $\varepsilon$ -proche de la trajectoire issue de la projection de la même condition initiale sur  $\{\mathbf{0}\} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \{\varepsilon\}$ , et solution du système :

$$(I.17) \quad \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} = \varepsilon g(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \varepsilon^2 \cdot \frac{Dg}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \cdot \frac{\partial \bar{\mathbf{u}}}{\partial \varepsilon} + o(\varepsilon^2)$$

où

$$\frac{Dg}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) = \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & \frac{\partial g^\alpha}{\partial n^\beta}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$$



Ceci signifie que pour connaître la dynamique des variables globales, il suffit de déterminer une variété centrale, c'est-à-dire l'application  $\mathbf{h}$ , et de remplacer les fréquences relatives dans les équations de (I.16) qui donnent la dynamique globale, par  $\mathbf{h}$ . De plus, puisque  $\mathbf{h}$  est aussi différentiable que l'on veut en  $\varepsilon$ , on peut en écrire un développement à l'ordre voulu; on obtient une dynamique globale définie par le système (I.17). En revenant au temps  $t = \varepsilon\tau$ , le système (I.17) s'écrit :

$$(I.18) \quad \frac{d\mathbf{n}}{dt} = g(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \varepsilon \cdot \frac{Dg}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \cdot \frac{\partial \bar{\mathbf{u}}}{\partial \varepsilon} + o(\varepsilon)$$

Finalement, si la partie principale de (I.18), obtenue en posant  $\varepsilon = 0$ , est structurellement stable, alors pour  $\varepsilon$  assez petit, la dynamique de (I.18) est qualitativement la même. En d'autres termes, la méthode consiste à remplacer dans les équations des variables globales de (I.10), les fréquences par leur valeur d'équilibre; si la dynamique obtenue est structurellement stable, alors elle est qualitativement semblable et quantitativement  $\varepsilon$ -proche de la dynamique globale. Par contre, lorsque la dynamique obtenue en remplaçant les fréquences par leur valeur d'équilibre n'est pas structurellement stable, il faut faire un développement en  $\varepsilon$  de la variété centrale; nous décrivons le procédé.

### Calcul des coefficients du développement de la variété centrale :

Il y a deux manières de calculer la dérivée de  $\bar{\mathbf{u}}$  par rapport à  $\tau$ . C'est en identifiant les coefficients des développements obtenus par chacune des dérivations de  $\bar{\mathbf{u}}$  qu'on obtient les  $\omega_{ii}^\alpha$ . En effet, puisque  $\bar{\mathbf{u}} = \mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon)$  sur la variété centrale, on a les égalités suivantes :

$$\frac{d\bar{\mathbf{u}}}{d\tau} = f(\mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon), \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \varepsilon \cdot F(\mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon), \mathbf{n}, \mathbf{U})$$

$$= \sum_{\alpha=1}^A \frac{\partial \bar{\mathbf{u}}}{\partial n^\alpha} \frac{dn^\alpha}{d\tau}$$

Calculons les  $\omega_{ii}^\alpha$ . On peut écrire d'une part :

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{\mathbf{u}}}{d\tau} &= f(\mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon), \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \varepsilon F(\mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon), \mathbf{n}, \mathbf{U}) \\ &= f(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \frac{Df}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \cdot \frac{\partial \mathbf{h}}{\partial \varepsilon}(\mathbf{n}, 0) + O(\varepsilon) \end{aligned}$$

et d'autre part :

$$\frac{d\bar{\mathbf{u}}}{d\tau} = \sum_{\alpha=1}^A \frac{\partial \bar{\mathbf{u}}}{\partial n^\alpha} \frac{dn^\alpha}{d\tau} = O(\varepsilon)$$

Par unicité du développement en  $\varepsilon$ , on en déduit l'égalité entre les coefficients d'ordre 0, c'est-à-dire que :

$$(I.19) \quad f(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) + \frac{Df}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \cdot \frac{\partial \mathbf{h}}{\partial \varepsilon}(\mathbf{n}, 0) = 0$$

Or le vecteur  $\frac{\partial \mathbf{h}}{\partial \varepsilon}(\mathbf{n}, 0)$  n'est autre que le vecteur dont les composantes sont  $(\omega_{11}^1, \dots, \omega_{N^1-1,1}^1, \dots, \omega_{11}^A, \dots, \omega_{N^A-1,1}^A)$ .

De plus, puisque les valeurs propres de la matrice de  $\frac{Df}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U})$  ont une partie réelle strictement négative, cette matrice est inversible, et on a :

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \omega_{i1}^\alpha \\ \vdots \end{pmatrix} = \frac{Df}{D\bar{\mathbf{u}}}(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U}) \cdot f(\mathbf{0}, \mathbf{n}, \mathbf{U})$$

Nous verrons dans le prochain chapitre un exemple d'utilisation de ces paramètres. Si la dynamique obtenue en utilisant ces paramètres est structurellement stable, alors on peut oublier les termes qui correspondent à une puissance de  $\varepsilon$  supérieure ou égale à deux dans (I.18), mais dans le cas contraire, il faut calculer les  $\omega_{i2}^\alpha$ , et ainsi de suite. Ceci étant dit, nous verrons pourquoi dans la plupart des cas que nous étudions (interactions entre deux populations, deux peuplements, etc...), il n'y a pas besoin de calculer les  $\omega_{i1}^\alpha$  : la partie principale de (I.18) est structurellement stable.

Il faut également noter que le modèle (I.18), obtenu sur la variété centrale, fait intervenir les fréquences d'équilibre dès l'ordre 0 en  $\varepsilon$ . Si la partie rapide de (I.16) ne dépend pas de  $\mathbf{n}$ , alors les fréquences d'équilibre sont constantes et la partie principale du modèle (I.18) donne une dynamique du même type que celle de la partie lente de (I.16). Par contre, si la partie rapide de (I.16) dépend de  $\mathbf{n}$ , alors les fréquences d'équilibre sont des fonctions de  $\mathbf{n}$  (comme nous l'avons vu). Dans ce cas la dynamique rapide donne naissance à une nouvelle dynamique globale. Dans le modèle (I.10) initial, on met une dynamique lente qui caractérise la dynamique à longue échéance, et la densité-dépendance de la dynamique rapide modifie le modèle initial : il y a *émergence* de propriétés dont l'effet se voit à long terme.

Nous regardons maintenant le cas où les variables d'états oscillent rapidement.

## I.4 Oscillations rapides

Il existe des cas où la dynamique rapide ne converge pas vers un équilibre, comme nous le verrons dans le troisième chapitre. En effet, on peut supposer que les fréquences

dans le système (I.10), avec  $\varepsilon$  nul, oscillent. De plus, dans certaines situations écologiques, ces oscillations peuvent être forcées par un facteur extérieur; par exemple, elles peuvent être la conséquence de l'apparition et de la disparition successives du soleil, c'est-à-dire que la périodicité des migrations peut être provoquée par celle du soleil : c'est le cas de l'exemple traité dans le troisième chapitre. Si les populations considérées ont une durée de vie de quelques mois au moins, on peut supposer que la période du soleil, et donc celle des comportements, est courte par rapport à la dynamique de la population.

Dans le cas où les oscillations sont forcées, il faut supposer que le système (I.10) est non autonome, c'est-à-dire, dans le cas qui nous intéresse, que les fonctions  $\underline{f}_i^\alpha$  dépendent explicitement du temps. Cette dépendance par rapport au temps est périodique, modulo un terme qui tend exponentiellement vite vers 0 quand le temps augmente. Dans toute la suite, lorsque l'on considère un système non autonome, on fait deux hypothèses :

- le cycle limite de la partie rapide ne dépend pas explicitement du temps. On peut montrer (voir le troisième chapitre) que cette hypothèse entraîne que la périodicité des migrations ne dépend pas de la répartition initiale des populations entre les différents milieux.
- toute trajectoire issue d'une condition initiale contenue dans un compact donné entre dans  $\varepsilon$ -voisinage du cycle limite après un temps  $t$  de l'ordre de  $\varepsilon|\ln(\varepsilon)|$ . Cette hypothèse, apparemment complexe, signifie simplement que l'orbite périodique attire fortement les trajectoires, c'est-à-dire que très rapidement, les fréquences se mettent à osciller. Les ordres de grandeurs évoqués dans cette hypothèse seront justifiés plus loin.

On part donc du modèle suivant :

$$(I.20) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_i^\alpha}{d\tau} = \underline{f}_i^\alpha(\mathbf{u}^1, \dots, \mathbf{u}^A, \mathbf{n}, \tau) + \varepsilon \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \quad - \varepsilon u_i^\alpha \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_j^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \frac{dn^\alpha}{d\tau} = \varepsilon \cdot n^\alpha \sum_{i=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha} \underline{F}_i^{\alpha\beta}(n^\alpha, n^\beta, \mathbf{u}^\alpha, \mathbf{u}^\beta) \\ \frac{d\varepsilon}{d\tau} = 0 \end{array} \right.$$

et on suppose que si  $\varepsilon$  est nul, alors pour tout vecteur de variables globales  $\mathbf{n}$ , les fréquences  $u_i^\alpha$  viennent rapidement osciller autour d'un cycle limite, que nous notons  $\gamma_{\mathbf{n}}$ .

Rappelons une définition : on dit qu'un cycle limite est *hyperboliquement stable* si l'application retour qu'il induit a une partie linéaire dont toutes les valeurs propres sont

de modules strictement inférieurs à 1. Nous supposons dans la suite soit que le système (I.20) est non autonome, soit que pour tout  $\mathbf{n}$ , le cycle  $\gamma_{\mathbf{n}}$  est hyperboliquement stable.

Dans ce paragraphe, nous allons montrer que l'on peut également réduire le système initial (I.20), en un système plus simple qui donne la dynamique des variables globales. Cette réduction est fondée tout d'abord sur un théorème de moyennisation. Le principe est le suivant : chaque fréquence qui intervient dans les équations des variables globales oscille très vite autour "d'un" cycle limite, on peut alors la remplacer par sa valeur moyenne sur "le" cycle. Le problème est que "le" cycle n'existe que si  $\varepsilon$  est nul, mais lorsque  $\varepsilon$  est positif, il y a une dérive de l'oscillation, c'est-à-dire qu'on peut imaginer que le cycle se déplace lentement, à une vitesse de l'ordre de  $\varepsilon$ . Ceci signifie que l'on fait une petite erreur de l'ordre de  $\varepsilon$  à chaque instant, et au bout d'une durée de l'ordre de  $\frac{1}{\varepsilon}$ , l'erreur globale est a priori de l'ordre de 1, c'est-à-dire non négligeable.

On peut procéder d'une autre manière : l'existence de cycle limite entraîne l'existence d'une application retour. Autrement dit, on peut remplacer la dynamique continue définie par (I.20), par une dynamique discrète (on décrit plus loin le procédé). Il existe une version du théorème de variété centrale que l'on a utilisé dans le paragraphe précédent, qui s'applique aux systèmes discrets. Ce théorème nous permet d'avoir la dynamique globale à intervalles de temps réguliers, simplement avec les variables globales, et pendant une durée aussi longue que l'on veut, puisque la dynamique obtenue sur la variété centrale est exacte et exponentiellement attractante.

Il faut cependant noter que si la dynamique discrète est valable sans limitation de durée, elle est en général plus difficile à étudier qu'une dynamique continue. C'est pour cette raison qu'après avoir décrit les deux procédés de réduction, nous les comparons : si on considère une discrétisation convenable de la dynamique globale obtenue par moyennisation, le difféomorphisme qu'elle définit est une perturbation du difféomorphisme sur la variété centrale. Ceci permet de conclure que sous de bonnes hypothèses (de stabilité structurelle...), le difféomorphisme sur la variété centrale se plonge dans un champ de vecteurs, c'est-à-dire que l'on récupère une dynamique globale continue, qui est maintenant valable pendant une durée aussi longue que l'on veut.

### **I.4.1 La moyennisation**

Nous débutons ce sous-paragraphe par la transformation du système (I.20) : nous mettons ce système sous la forme adaptée à un théorème de moyennisation que nous rappelons.

On a supposé que si le système (I.20) est autonome, alors pour tout  $\mathbf{n}$ , il existe un

cycle limite  $\gamma_{\mathbf{n}}$  hyperboliquement stable. Dans cette situation, pour une condition initiale donnée dans un compact fixé (contenant les  $\gamma_{\mathbf{n}}$  dans l'espace des phases  $\mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2}$ ), on peut appliquer le théorème suivant :

**Théorème I.4.1** *Etant donnée une condition initiale  $(\mathbf{u}_0, \mathbf{n}_0)$  dans un voisinage de  $\gamma_{\mathbf{n}_0}$ , la solution  $(\mathbf{u}(\tau), \mathbf{n}(\tau))$  du système (I.20) reste à une distance inférieure à  $\varepsilon$  du cycle  $\gamma_{\mathbf{n}(\varepsilon\tau)}$  à partir d'un instant  $\tau_0$  de l'ordre de  $|\ln(\varepsilon)|$ , c'est-à-dire d'un instant  $t_0$  de l'ordre de  $\varepsilon \cdot |\ln(\varepsilon)|$ .*

Ce théorème est du à Zvonkin et Shubin (voir [ZS]). Il signifie que pour  $\varepsilon$  fixé, si on se donne une condition initiale  $(\mathbf{u}_0, \mathbf{n}_0)$  pas trop éloignée du cycle limite  $\gamma_{\mathbf{n}_0}$ , la trajectoire issue de cette condition initiale et solution de (I.20), est à l'instant  $t = \varepsilon\tau$  proche de  $\gamma_{\mathbf{n}(t)}$  après un temps très court, qui tend vers 0 avec  $\varepsilon$ . Ce théorème nous permet de justifier la deuxième hypothèse dans le cas des champs non autonomes. On en conclut que les trajectoires solutions du système (I.20), avec les hypothèses émises, se comportent de la même façon dans le cas autonome et dans le cas non autonome : après un temps  $t$  relativement court (qui tend vers 0 avec  $\varepsilon$ ), les trajectoires sont proches “d'un” cycle limite, c'est-à-dire qu'elles se mettent rapidement à osciller avec une dérive lente.

D'autre part, on note  $\mathcal{S}^1$  le quotient de  $\mathbb{R}$  par  $[0, 2\pi]$ . Si on considère un  $\varepsilon$ -voisinage de  $\gamma_{\mathbf{n}}$ , pour  $\mathbf{n}$  quelconque dans  $\mathbb{R}^{k_2}$ , il existe un changement  $\mathcal{C}^\infty$  de coordonnées sur ce voisinage, qui transforme  $\mathbf{u}$  en  $(\mathbf{z}, \varphi)$  : tout point de  $\mathbb{R}^{k_1}$  peut être repéré par une valeur  $\varphi$  de la paramétrisation de  $\gamma_{\mathbf{n}}$ , et par une coordonnée rectangulaire  $\mathbf{z}$  sur un hyperplan de  $\mathbb{R}^{k_1}$  passant par le point  $\varphi$  de l'orbite périodique, et transverse à cette orbite. De cette manière, l'équation de  $\gamma_{\mathbf{n}}$  est  $\mathbf{z} = \mathbf{0}$  pour tout  $\mathbf{n}$ .

Remarque : l'existence d'un tel changement de coordonnées est due à des théorèmes d'existence, et n'est pas issue d'un procédé constructif, ce qui signifie que dans la pratique, il peut être très difficile à expliciter. Nous donnerons cependant un exemple où sa détermination est assez simple dans le troisième chapitre.

Dans le nouveau système de coordonnées, (I.20) se met sous la forme vectorielle sui-

vante :

$$(I.21) \quad \begin{cases} \frac{d\mathbf{z}}{d\tau} &= a(\varphi, \mathbf{n}) \cdot \mathbf{z} + O(\|\mathbf{z}\|^2) + O(\varepsilon) \\ \frac{d\varphi}{d\tau} &= \omega(\mathbf{n}) + O(\|\mathbf{z}\|) + O(\varepsilon) \\ \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} &= \varepsilon \cdot \bar{g}(\mathbf{z}, \varphi, \mathbf{n}, \varepsilon) \end{cases}$$

où  $\omega(\mathbf{n}) \neq 0$ .

Nous montrons maintenant pourquoi le temps n'apparaît plus explicitement dans les équations. D'après la deuxième égalité, si  $\|\mathbf{z}\| = O(\varepsilon)$ , il découle que :

$$\varphi(\tau) = \varphi_0 + \omega(\mathbf{n})\tau + O(\varepsilon)$$

si  $\tau \ll \frac{1}{\varepsilon}$ . Par conséquent, si  $\varphi_0 = 0$  on peut considérer le changement de variables :

$$\tau = \frac{\varphi}{\omega(\mathbf{n})}$$

On peut alors considérer le temps comme proportionnel à l'angle, à un terme de l'ordre de  $\varepsilon$  près. C'est pourquoi le temps n'apparaît plus explicitement dans les équations. On traite dorénavant le cas autonome comme le cas non autonome.

L'application  $a(\varphi, \mathbf{n})$  est linéaire pour tout  $(\varphi, \mathbf{n}) \in \mathcal{S}^1 \times \mathbb{R}^{k_2}$ . Enfin, toutes les dépendances par rapport à  $\varphi$  sont  $2\pi$ -périodiques. La première égalité de (I.21) vient du fait que si  $\varepsilon$  est nul, l'orbite périodique  $\gamma_{\mathbf{n}}$ , d'équation  $\{\mathbf{z} = \mathbf{0}\}$ , est invariante par le champ défini par (I.20), autrement dit si  $\varepsilon$  est nul, la dérivée de  $\mathbf{z}$  par rapport au temps  $\tau$  est nulle en  $\mathbf{z} = \mathbf{0}$ ; Taylor nous permet de conclure. Enfin, puisque le changement de variables  $\mathbf{u} \mapsto (\mathbf{z}, \varphi)$  se fait sur un  $\varepsilon$ -voisinage de  $\gamma_{\mathbf{n}}$ , on a  $\mathbf{z} = O(\varepsilon)$ . Donc (I.21) se met sous la forme suivante :

$$(I.22) \quad \begin{cases} \frac{d\varphi}{d\tau} &= \omega(\mathbf{n}) + \varepsilon \cdot f(\varphi, \mathbf{n}, \varepsilon) \\ \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} &= \varepsilon \cdot g(\varphi, \mathbf{n}, \varepsilon) + O(\varepsilon^2) \end{cases}$$

Énonçons maintenant le théorème de moyennisation. Cette version du théorème est dans [Ar] :

**Théorème I.4.2** *Soit le système différentiel perturbé :*

$$\begin{cases} \dot{\varphi} &= \omega(\mathbf{n}) + \varepsilon f(\mathbf{n}, \varphi, \varepsilon) \\ \dot{\mathbf{n}} &= \varepsilon g(\mathbf{n}, \varphi, \varepsilon) \end{cases}$$

où  $f$  et  $g$  sont des fonctions  $2\pi$ -périodiques en  $\varphi \in \mathcal{S}^1$ , et où  $\mathbf{n} \in \mathcal{D} \subset \mathbb{R}^{k_2}$  et soit l'équation moyennisée :

$$\dot{\mathbf{p}} = \varepsilon G(\mathbf{p}) \quad \text{avec} \quad G(\mathbf{p}) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{p}, 0) d\varphi$$

Supposons que la fréquence de rotation  $\omega$  ne s'annule pas dans le domaine  $\mathcal{D}$ , et supposons également que la solution  $\mathbf{p}(\tau)$  de l'équation moyennisée reste dans  $\mathcal{D}$  pendant le temps lent  $t = T$  où  $T \ll 1$ . Alors l'écart entre la valeur de la solution de l'équation moyennisée  $\mathbf{p}(\tau)$  et la  $\mathbf{n}$ -composante de la solution du système perturbé vérifiant la condition initiale  $\mathbf{n}(0) = \mathbf{p}(0)$  reste petit pendant le temps  $\tau \in [0, \frac{T}{\varepsilon}]$ , pourvu que  $\varepsilon$  soit suffisamment petit :

$$\|\mathbf{n}(\tau) - \mathbf{p}(\tau)\| \leq C\varepsilon$$

où la constante  $C$  ne dépend pas de  $\varepsilon$ .

Dans le but d'appliquer ce théorème, on définit la fonction  $G$  sur un domaine  $\mathcal{D} \subset \mathbb{R}^{k_2}$  par :

$$G(\mathbf{n}) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}, 0) d\varphi$$

et on considère le système défini par :

$$(I.23) \quad \frac{d\mathbf{p}}{d\tau} = \varepsilon G(\mathbf{p})$$

D'après le théorème I.4.2, il existe un temps  $T \ll 1$ , tel que :

$$\forall \tau \in [0, T/\varepsilon], \quad \|\mathbf{n}(\tau) - \mathbf{p}(\tau)\| \leq C\varepsilon$$

où  $C$  est une constante indépendante de  $\varepsilon$ .

Le système (I.23) est un système qui gouverne les variables globales, et qui est en dimension  $\mathbb{R}^{k_2}$ , donc a priori plus simple à étudier que le système (I.20). On propose maintenant l'autre méthode.

#### I.4.2 Réduction à une variété centrale

Dans ce sous-paragraphe, on propose un procédé de réduction semblable à celui décrit dans le paragraphe I.3, mais appliqué à l'application retour induite par un cycle limite. Comme nous l'avons vu dans le paragraphe I.3, la dynamique du système initial converge

très vite vers la dynamique sur la variété centrale, et sur celle-ci, la dynamique est exacte. Par conséquent, le modèle réduit est valable pendant une durée quelconque.

æ

L'hypothèse d'existence pour tout  $\mathbf{n}$  d'un cycle limite  $\gamma_{\mathbf{n}}$  quand  $\varepsilon = 0$  entraîne l'existence pour tout  $\mathbf{n}$  d'une application retour  $P_{\mathbf{n}}$  définie sur une section  $\Sigma_{\mathbf{n}}$  transverse à  $\gamma_{\mathbf{n}}$ . On peut choisir les sections transverses de sorte que leur réunion  $\Sigma$  sur un compact  $\Delta$  de  $\mathbb{R}^{k_2}$  soit une sous-variété différentiable de  $\mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2}$  et que l'application  $P : \Sigma \rightarrow P(\Sigma)$  soit définie par  $P(\mathbf{u}, \mathbf{n}) = P_{\mathbf{n}}(\mathbf{u})$ , pour tout vecteur  $\mathbf{n}$ .

Soit  $\varepsilon_0$  fixé dans un voisinage de 0, on note  $\tilde{T}_{\varepsilon_0}(\mathbf{u}, \mathbf{n})$  le temps écoulé entre un point  $(\mathbf{u}, \mathbf{n})$  de  $\Sigma$  et son premier retour sur celle-ci. L'existence de  $\tilde{T}_{\varepsilon_0}$  est assurée par le théorème des fonctions implicites, si  $\varepsilon_0$  est assez proche de zéro. On considère alors le difféomorphisme suivant:

$$(I.24) \quad \begin{aligned} F : \Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0] &\longrightarrow F(\Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]) \\ (\mathbf{u}_0, \mathbf{n}_0, \varepsilon) &\longmapsto (\mathbf{u}(\tilde{T}_{\varepsilon}(\mathbf{u}_0, \mathbf{n}_0)), \mathbf{n}(\tilde{T}_{\varepsilon}(\mathbf{u}_0, \mathbf{n}_0)), \varepsilon) \end{aligned}$$

Comme nous l'avons vu dans le sous-paragraphe I.4.1, la trajectoire d'une condition initiale donnée entre très vite dans un  $\varepsilon$ -voisinage de  $\Sigma$ . Nous pouvons alors effectuer le changement de coordonnées  $\mathbf{u} \mapsto (\mathbf{z}, \varphi) \in \mathbb{R}^{k_1-1} \times \mathcal{S}^1$  de sorte que dans l'espace des phases  $\mathbb{R}^{k_1-1} \times \mathcal{S}^1 \times \mathbb{R}^{k_2}$ , la sous-variété  $\Sigma$  est  $\mathbb{R}^{k_1-1} \times \{0\} \times \mathbb{R}^{k_2}$ .

Après quelques rappels d'algèbre linéaire, nous énonçons le théorème de variété centrale dans le cadre de la réduction de difféomorphismes.

Soit  $F$  un difféomorphisme sur  $\mathbb{R}^N$  où  $N = (k_1 - 1) + k_2 + 1$ , de classe  $\mathcal{C}^\infty$ . On suppose que  $M = \{\mathbf{0}\} \times \mathbb{R}^{k_2} \times \{0\}$  est un ensemble de points fixes de  $F$ . Pour tout  $\mathbf{n}$  dans  $\mathbb{R}^{k_2}$ , on note  $DF(\mathbf{n})$  la partie linéaire de  $F$  en  $(\mathbf{0}, \mathbf{n}, 0) \in M$ . On suppose que  $DF(\mathbf{n})$  possède  $k_1 - 1$  valeurs propres de modules strictement inférieurs à 1, et que 1 est une valeur propre de multiplicité  $k_2 + 1$ . En tout point  $(\mathbf{0}, \mathbf{n}, 0) \in M$ , il existe une décomposition de  $\mathbb{R}^N$  sous la forme  $E_n^s \times E_n^c$ ,  $E_n^s$  est appelé espace stable et  $E_n^c$  est l'espace central, et  $\dim(E_n^s) = k_1 - 1$ ,  $\dim(E_n^c) = k_2 + 1$ . Toute les valeurs propres de la restriction de  $DF(\mathbf{n})$  à l'espace stable ont un module strictement inférieur à 1. En utilisant ces hypothèses et ces notations, on peut énoncer le théorème de variété centrale sous la forme suivante ([C], [F], [K]) :

**Théorème I.4.3** *Pout tout compact  $\Delta \subset \mathbb{R}^{k_2}$ , et pour tout entier naturel  $K$ , il existe un réel strictement positif  $\varepsilon_0$  et une application  $\mathbf{h}$  de classe  $\mathcal{C}^K$  définie de  $\Delta \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]$  dans*



$\mathbb{R}^{k_1}$ , dont le graphe est noté  $\mathcal{W}$ , tels que :

- i )  $\mathbf{h}(\mathbf{n}, 0) = \mathbf{0}$ .
- ii )  $\mathcal{W}$  est tangent à  $E_n^c$  en tout point de  $M$ .
- iii)  $\mathcal{W}$  est invariante sous l'action de  $F$ .

L'invariance de  $\mathcal{W}$  par  $F$  signifie que le graphe contient son image par  $F$ , ce qui se note :  $F(\mathcal{W}) \subset \mathcal{W}$ .

Vérifions que le difféomorphisme défini par (I.24) satisfait aux hypothèses du théorème. Dans les coordonnées  $(\mathbf{z}, \varphi, \mathbf{n}, \varepsilon)$ , ce difféomorphisme se met sous la forme suivante :

$$(I.25) \quad \begin{aligned} F : \Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0] &\longrightarrow F(\Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]) \\ (\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0, \varepsilon) &\longmapsto (\mathbf{z}(\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0)), \mathbf{n}(\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0)), \varepsilon) \end{aligned}$$

où  $\bar{T}_\varepsilon$  est la composée de  $\tilde{T}_\varepsilon$  et du changement de coordonnées. Examinons la deuxième composante de ce difféomorphisme :

$$(I.26) \quad \mathbf{n}(\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0)) = \mathbf{n}_0 + \int_0^{\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0)} \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} d\tau$$

où  $\frac{d\mathbf{n}}{d\tau}$  est définie par le système (I.21), donc c'est un terme de l'ordre de  $\varepsilon$ . D'autre part, si  $\mathbf{z}_0$  est dans un  $\varepsilon$ -voisinage du cycle  $\gamma_{\mathbf{n}_0}$ , alors on a :  $\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0) = T_\varepsilon(\mathbf{n}_0) + O(\varepsilon)$  où  $T_\varepsilon(\mathbf{n}_0)$  désigne la période du cycle  $\gamma_{\mathbf{n}_0}$ . Ceci signifie que dans (I.26), on intègre une expression de l'ordre de  $\varepsilon$  sur un intervalle de temps négligeable devant  $1/\varepsilon$ , donc le résultat est de l'ordre de  $\varepsilon$ . Finalement, le difféomorphisme (I.25) peut s'écrire :

$$(I.27) \quad \begin{aligned} F : \Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0] &\longrightarrow F(\Sigma \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]) \\ (\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0, \varepsilon) &\longmapsto (\mathbf{z}(\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{z}_0, \mathbf{n}_0)), \mathbf{n}_0 + O(\varepsilon), \varepsilon) \end{aligned}$$

Pour tout  $\mathbf{n}_0$  dans  $\mathbb{R}^{k_2}$ , le point  $(\mathbf{0}, \mathbf{n}_0, 0)$  est un point fixe pour le difféomorphisme  $F$  défini par (I.27). Explicitons la partie linéaire du difféomorphisme, notée  $DF(\mathbf{n}_0)$  en un tel point fixe :

$$(I.28) \quad DF(\mathbf{n}_0) = \begin{pmatrix} \frac{DF}{D\mathbf{z}}(0, \mathbf{n}_0, 0) & * & * \\ \mathbf{0} & \mathbf{1} & * \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

L'hypothèse de stabilité hyperbolique des cycles  $\gamma_{\mathbf{n}}$ , pour tout  $\mathbf{n}$ , quand  $\varepsilon$  est nul, nous assure que toutes les valeurs propres de  $\frac{DF}{Dz}(0, \mathbf{n}, 0)$  sont strictement inférieures à 1, pour tout  $\mathbf{n}$ . Donc les hypothèses du théorème I.4.3 sont vérifiées par le difféomorphisme (I.24).

Ce théorème nous assure de l'existence d'une variété centrale de dimension  $k_2 + 1$ , sur laquelle on a la dynamique des variables globales. Cette dynamique est donnée par le difféomorphisme :

$$(I.29) \quad \begin{aligned} \phi : \Delta \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0] &\longrightarrow \phi(\Delta \times [-\varepsilon_0, \varepsilon_0]) \\ (\mathbf{n}_0, \varepsilon) &\longmapsto (\mathbf{n}(\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{h}(\mathbf{n}_0, \varepsilon), \mathbf{n}_0)), \varepsilon) \end{aligned}$$

Ce difféomorphisme laisse invariant les sous-variétés de la variété centrale qui ont pour équations  $\varepsilon = C^{te}$ . Donc on peut le voir comme une famille de difféomorphismes  $\phi_\varepsilon$  définis sur  $\Delta$  par :

$$(I.30) \quad \begin{aligned} \phi_\varepsilon(\mathbf{n}) &= \mathbf{n} + \int_0^{\bar{T}_\varepsilon(\mathbf{h}(\mathbf{n}, \varepsilon), \mathbf{n})} \frac{d\mathbf{n}}{d\tau} d\tau \\ &= \mathbf{n} + \varepsilon \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} \bar{g}(\mathbf{h}(\mathbf{n}(\tau), \varepsilon), \varphi(\tau), \mathbf{n}(\tau), 0) d\tau + O(\varepsilon^2) \\ &= \mathbf{n} + \varepsilon \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} \bar{g}(\mathbf{0}, \varphi(\tau), \mathbf{n}(\tau), 0) d\tau + O(\varepsilon^2) \end{aligned}$$

La dernière égalité s'obtient en utilisant le fait que  $\mathbf{h}$  s'écrit sous la forme  $\varepsilon \cdot \tilde{\mathbf{h}}$  et en utilisant Taylor.

D'autre part, par construction de  $T_\varepsilon(\mathbf{n})$ , on a l'égalité :

$$\omega(\mathbf{n}) \cdot T_\varepsilon(\mathbf{n}) = 2\pi$$

Par conséquent, si  $\varphi_0 = 0$  on peut considérer le changement de variables :

$$\tau = \frac{\varphi}{\omega(\mathbf{n})}$$

Ceci nous permet de conclure que le difféomorphisme  $\phi_\varepsilon$  peut se mettre sous la forme :

$$(I.31) \quad \phi_\varepsilon(\mathbf{n}) = \mathbf{n} + \varepsilon \int_0^{2\pi} \frac{g(\varphi, \mathbf{n}(\varphi), 0)}{\omega(\mathbf{n}(\varphi))} + O(\varepsilon^2)$$

### I.4.3 Comparaison des deux procédés

Afin de comparer les deux procédés que nous avons présenté précédemment, nous discrétisons la dynamique obtenue par moyennisation. Il s'agit de ne prendre sur les trajectoires solutions du système (I.22), à partir d'une condition initiale donnée, uniquement des points à intervalle de temps régulier. Si  $(\varphi, \mathbf{n})$  est la condition initiale, l'intervalle de temps est  $T_\varepsilon(\mathbf{n})$ . La dynamique obtenue par discrétisation de (I.22) est donc la suivante :

$$\begin{aligned}
 \bar{\phi}_\varepsilon(\mathbf{n}) &= \mathbf{n} + \varepsilon \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} G(\mathbf{n}(\tau)) d\tau + O(\varepsilon^2) \\
 &= \mathbf{n} + \frac{\varepsilon}{2\pi} \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}(\tau), 0) d\varphi d\tau + O(\varepsilon^2)
 \end{aligned}
 \tag{I.32}$$

Comme  $T_\varepsilon(\mathbf{n}) \ll \frac{1}{\varepsilon}$  pour tout  $\mathbf{n} \in \Delta$ , alors pour  $\tau$  dans  $[0, T_\varepsilon(\mathbf{n})]$ , on a :

$$\mathbf{n}(\tau) = \mathbf{n}(0) + O(\varepsilon)$$

et on note  $\mathbf{n} = \mathbf{n}(0)$ . Ceci implique que l'expression (I.32) peut se mettre sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}
 \bar{\phi}_\varepsilon(\mathbf{n}) &= \mathbf{n} + \frac{\varepsilon}{2\pi} \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}, 0) d\varphi d\tau + O(\varepsilon^2) \\
 &= \mathbf{n} + \frac{\varepsilon}{2\pi} \left( \int_0^{T_\varepsilon(\mathbf{n})} d\tau \right) \left( \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}, 0) d\varphi \right) + O(\varepsilon^2) \\
 &= \mathbf{n} + \frac{\varepsilon}{2\pi} \left( \int_0^{2\pi} \frac{1}{\omega(\mathbf{n})} d\varphi \right) \left( \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}, 0) d\varphi \right) + O(\varepsilon^2) \\
 &= \mathbf{n} + \frac{\varepsilon}{\omega(\mathbf{n})} \int_0^{2\pi} g(\varphi, \mathbf{n}, 0) d\varphi + O(\varepsilon^2)
 \end{aligned}
 \tag{I.33}$$

Enfin, en utilisant à nouveau Taylor, on met l'expression (I.31) du difféomorphisme sur la variété centrale sous la forme :

$$\begin{aligned}
 \phi_\varepsilon(\mathbf{n}) &= \mathbf{n} + \varepsilon \int_0^{2\pi} \frac{g(\varphi, \mathbf{n}(\varphi), 0)}{\omega(\mathbf{n})} + O(\varepsilon^2) \\
 &= \bar{\phi}_\varepsilon(\mathbf{n}) + O(\varepsilon^2)
 \end{aligned}
 \tag{I.34}$$

On a donc montré que le difféomorphisme sur la variété centrale est une  $\varepsilon^2$ -perturbation du difféomorphisme obtenu par discrétisation du système moyennisé. Si cette discrétisation est structurellement stable à l'ordre 1 en  $\varepsilon$  alors les deux dynamiques discrètes sont qualitativement les mêmes. Comme la dynamique sur la variété centrale est exacte, elle est valable pendant une durée quelconque, et il en est donc de même pour l'autre dynamique discrète. Par conséquent, la moyennisation est dans ce cas valable sans limitation de durée.

Finalement, si on considère un système écologique dans lequel les individus ont des migrations périodiques rapides par rapport à la dynamique de leur population, on peut utiliser un modèle du type (I.20), auquel on applique l'un des procédés décrits ci-dessus. Une manière intéressante de procéder, est la suivante : on utilise la moyennisation, et on discrétise la dynamique obtenue. Si elle est structurellement stable au premier ordre en  $\varepsilon$ , alors la dynamique continue est valable sans limitation de durée.

Pour terminer ce chapitre, nous donnons deux exemples types de dynamiques rapides; le premier des deux est celui qui est utilisé dans toute la suite de la thèse.

## I.5 Exemples de dynamiques rapides

Le premier exemple que l'on décrit dans ce paragraphe est appelé *modèle de migrations*. Il traduit les échanges entre les différents états. Le second exemple est issue de la théorie des jeux, et sera appelé *modèle du réplicateur*, puisque c'est ainsi que les équations qu'il contient ont été baptisée dans [S]. Dans les deux cas, après avoir donné le modèle, nous explicitons sa transformation en fréquences.

### I.5.1 Exemple 1 : Modèle de migrations

Le modèle est de la forme générale suivante :

$$(I.35) \quad \frac{dn_i^\alpha}{d\tau} = \sum_{j=1}^{N^\alpha} k_{ij}^\alpha n_j^\alpha - \sum_{j=1}^{N^\alpha} k_{ji}^\alpha n_i^\alpha + O(\varepsilon)$$

où les  $k_{ij}^\alpha$  sont appelés *taux de passage de l'état  $j$  à l'état  $i$* . Ce sont dans le cas général, des fonctions des densités d'états, et des densités globales. Il est clair que pour un groupe d'états (ou population)  $\alpha$  donné, la somme des variations des densités des états de ce groupe est nulle si  $\varepsilon$  est nul :

$$\sum_{i=1}^{\alpha} \frac{dn_i^\alpha}{d\tau} = O(\varepsilon)$$

donc ce modèle de dynamique rapide vérifie bien (I.2).

L'expression de ce modèle en fréquences est déterminée de la façon suivante : on remplace dans les taux de passage les  $n_i^\alpha$  par  $u_i^\alpha n^\alpha$ , ce qui donne :

$$\frac{du_i^\alpha}{d\tau} = \sum_{j=1}^{N^\alpha} k_{ij}^\alpha u_j^\alpha - \sum_{j=1}^{N^\alpha} k_{ji}^\alpha u_i^\alpha + O(\varepsilon)$$

Il ne reste plus qu'à supprimer les variables  $u_{N^\alpha}^\alpha$  en utilisant (I.9). On obtient finalement :

$$\frac{du_i^\alpha}{d\tau} = k_{iN^\alpha}^\alpha + \sum_{j=1}^{N^\alpha-1} (k_{ij}^\alpha - k_{iN^\alpha}^\alpha) u_j^\alpha - \sum_{j=1}^{N^\alpha} k_{ji}^\alpha u_i^\alpha + O(\varepsilon), \quad i \in [1, \dots, N^\alpha - 1]$$

### I.5.2 Exemple 2 : Modèle du réplicateur

Etant donnée une famille finie de fonctions sur  $\mathbb{R}^{k_1} \times \mathbb{R}^{k_2}$ , notées  $f_i^\alpha$  et appelées *stratégies*, on pose :

$$\phi(\bar{\mathbf{n}}, \mathbf{n}) = \sum_{i=1}^{\alpha} \frac{n_i^\alpha}{n^\alpha} f_i^\alpha(\bar{\mathbf{n}}, \mathbf{n})$$

Le modèle du réplicateur s'écrit de la manière suivante :

$$\frac{dn_i^\alpha}{d\tau} = n_i^\alpha (f_i^\alpha(\bar{\mathbf{n}}, \mathbf{n}) - \phi(\bar{\mathbf{n}}, \mathbf{n})) + O(\varepsilon)$$

Par définition de  $\phi$ , ce modèle vérifie l'égalité (I.2). On peut également le mettre sous forme de modèle en fréquences, ce qui donne :

$$\frac{du_i^\alpha}{d\tau} = u_i^\alpha (\tilde{f}_i^\alpha(\dots, u_i^\alpha, \dots, \mathbf{n}) - \tilde{\phi}(\dots, u_i^\alpha, \dots, \mathbf{n})) + O(\varepsilon)$$

et  $\tilde{\phi}$  vérifie légalité :

$$\tilde{\phi}(\dots, u_i^\alpha, \dots, \mathbf{n}) = \sum_{j=1}^{\alpha} u_j^\alpha f_j^\alpha(\dots, u_i^\alpha, \dots, \mathbf{n})$$

Nous terminons ce paragraphe en signalant que la dynamique rapide dans le cas où les fonctions  $f_i^\alpha$  sont linéaires par rapport aux fréquences a été étudiée par Zeeman dans [Z].

Dans le troisième chapitre, nous utilisons les deux méthodes de réduction que nous venons de décrire, en utilisant un modèle rapide de migrations. Les dynamiques lentes sont des modèles de croissance dans le cas d'une population ( $k_2 = 1$ ), ou des modèles

de prédation ou de compétition entre deux populations ( $k_2 = 2$ ). Dans tous les cas, la dynamique obtenue sur la variété centrale est structurellement stable dès l'ordre 0 en  $\varepsilon$ . Le second chapitre est consacré à l'étude d'un exemple où la dynamique obtenue sur la variété centrale n'est pas structurellement stable à l'ordre 0 en  $\varepsilon$ .

æ

## CHAPITRE II

### PERTURBATIONS DU MODELE CLASSIQUE DE LOTKA-VOLTERRA PAR DES SEQUENCES DE COMPORTEMENTS

Ce chapitre est consacré à l'étude d'un modèle, au cours de laquelle on utilise la première méthode décrite dans le chapitre précédent. Ce modèle est celui de l'interaction entre une population de proies et une population de prédateurs. On suppose que les ressources de la proie sont très abondantes, de sorte qu'en l'absence de prédateurs, on peut considérer que la croissance de la proie est exponentielle. On suppose que les deux populations ont plusieurs types d'activités et que les changements d'activités sont rapides par rapport à la dynamique des interactions et de la croissance : les individus changent d'activités (recherche de nourriture, s'occuper des petits, reproduction, repos ...), plusieurs fois dans la journée, mais les influences de la prédation, de la croissance due à la reproduction, de la mortalité, se voient à plus longue échéance (plusieurs semaines). On suppose que l'interaction entre deux sous-populations, considérées comme ayant un comportement homogène, est de type Lotka-Volterra (voir le paragraphe (III.3) pour une interprétation écologique plus rigoureuse).

Dans le premier paragraphe, on propose le modèle explicite, et on lui applique la méthode de réduction. On constate alors que la dynamique obtenue sur la variété centrale est une perturbation du modèle classique de prédation de Lotka-Volterra, qui est non structurellement stable. C'est pourquoi dans un second paragraphe, on développe la variété centrale pour déterminer la dynamique, au moins d'un point de vue qualitatif. On introduit la fonction déplacement pour déterminer l'existence de cycles. Dans le troisième paragraphe, on étudie l'influence de la variation d'un paramètre de la dynamique rapide sur la dynamique globale; en d'autres termes, on montre comment les changements de comportement individuel peuvent engendrer des bifurcations au niveau de la dynamique des populations. Dans le quatrième paragraphe, on interprète les résultats obtenus. Enfin

le cinquième paragraphe est consacré à l'exposé d'un algorithme permettant de déterminer le premier coefficient non identiquement nul dans le développement en  $\varepsilon$  de la fonction déplacement introduite précédemment.

## II.1 Le modèle et sa réduction

Il est possible de considérer un cadre général où le nombre d'états de chaque population est quelconque. Cependant, puisque la réduction générale a été faite dans le premier chapitre, nous supposons dans celui-ci que chaque population est divisée en deux sous-populations pour des raisons de simplicité, ceci ne provoquant aucune perte de généralités. On reprend les notations du premier chapitre :  $n^1$  désigne la densité des proies,  $n^2$  celle des prédateurs. On propose donc le modèle suivant :

$$(II.1) \quad \begin{cases} \frac{dn_1^1}{dt} &= R(k_{12}^1 n_2^1 - k_{21}^1 n_1^1) + n_1^1(a^1 - b_{11}^{12} n_1^2 - b_{12}^{12} n_2^2) \\ \frac{dn_2^1}{dt} &= R(k_{21}^1 n_1^1 - k_{12}^1 n_2^1) + n_2^1(a^1 - b_{21}^{12} n_1^2 - b_{22}^{12} n_2^2) \\ \frac{dn_1^2}{dt} &= R(k_{12}^2 n_2^2 - k_{21}^2 n_1^2) - n_1^2(a^2 - b_{11}^{21} n_1^1 - b_{12}^{21} n_2^1) \\ \frac{dn_2^2}{dt} &= R(k_{21}^2 n_1^2 - k_{12}^2 n_2^2) - n_2^2(a^2 - b_{21}^{21} n_1^1 - b_{22}^{21} n_2^1) \end{cases}$$

Les coefficients  $a^\alpha$  sont les taux de croissance des populations; ils sont supposés indépendants de l'activité dans ce chapitre. Le coefficient  $b_{ij}^{12}$  est le taux de proie en activité  $i$  qui disparaît à cause de la prédation exercée par prédateur en activité  $j$  à chaque instant et par unité de temps. Le coefficient  $b_{ij}^{21}$  est le taux de prédateurs en activité  $i$ , "produit" par la prédation sur des proies en activité  $j$ . Enfin  $R \gg 1$  est le facteur d'échelle de temps qui traduit la rapidité des changements d'activité. Dans tout ce chapitre, on suppose que les taux de passage de l'activité  $i$  à l'activité  $j$  de chaque population est constant, et non nul.

Le système en fréquence correspondant à (II.1) est :

$$(II.2) \quad \begin{cases} \frac{du_i^1}{d\tau} &= k_{12}^1 u_2^1 - k_{21}^1 u_1^1 + \varepsilon u_1^1 \cdot \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} u_i^1 u_j^2 - (b_{11}^{12} u_1^2 + b_{12}^{12} u_2^2) \right) n^2 \\ \frac{du_i^2}{d\tau} &= k_{12}^2 u_2^2 - k_{21}^2 u_1^2 - \varepsilon u_1^2 \cdot \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} u_i^2 u_j^1 - (b_{11}^{21} u_1^1 + b_{12}^{21} u_2^1) \right) n^1 \\ \frac{dn^1}{d\tau} &= \varepsilon n^1 \left( a^1 - \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} u_i^1 u_j^2 \right) n^2 \right) \\ \frac{dn^2}{d\tau} &= -\varepsilon n^2 \left( a^2 - \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} u_i^2 u_j^1 \right) n^1 \right) \end{cases}$$

où  $\varepsilon = 1/R \ll 1$  et  $t = \varepsilon\tau$  (voir chapitre I).



Dans ce cas la dynamique rapide a un équilibre hyperboliquement stable. Il est solution du système d'équations linéaires suivant :

$$(II.3) \quad \begin{cases} k_{12}^1 u_2^1 - k_{21}^1 u_1^1 & = & 0 \\ u_2^1 & = & 1 - u_1^1 \\ k_{12}^2 u_2^2 - k_{21}^2 u_1^2 & = & 0 \\ u_2^2 & = & 1 - u_1^2 \end{cases}$$

Donc les valeurs d'équilibre  $U_i^\alpha$  sont :

$$(II.4) \quad \begin{cases} U_1^\alpha & = & \frac{k_{12}^\alpha}{k_{12}^\alpha + k_{21}^\alpha} \\ U_2^\alpha & = & \frac{k_{21}^\alpha}{k_{12}^\alpha + k_{21}^\alpha} \end{cases}$$

et un simple calcul permet de vérifier que les valeurs propres de la partie rapide en ( $U_1^\alpha$ ) sont  $-(k_{12}^\alpha + k_{21}^\alpha)$ , c'est-à-dire deux réels strictement négatifs. On peut donc utiliser la méthode décrite au chapitre I.

On introduit les fréquences relatives  $\bar{u}_i^\alpha = u_i^\alpha - U_i^\alpha$ , de sorte que l'équilibre des fréquences est maintenant en zéro. Le modèle (II.2) se transforme dans les nouvelles coordonnées, en :

$$(II.5) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{d\bar{u}_i^1}{d\tau} = k_{12}^1 \bar{u}_2^1 - k_{21}^1 \bar{u}_1^1 \\ \quad \quad \quad + \varepsilon(\bar{u}_1^1 + U_1^1) \cdot \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} (\bar{u}_i^1 + U_i^1)(\bar{u}_j^2 + U_j^2) - \sum_{j=1}^2 b_{1j}^{12} (\bar{u}_j^2 + U_j^2) \right) n^2 \\ \frac{d\bar{u}_i^2}{d\tau} = k_{12}^2 \bar{u}_2^2 - k_{21}^2 \bar{u}_1^2 \\ \quad \quad \quad - \varepsilon(\bar{u}_1^2 + U_1^2) \cdot \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} (\bar{u}_i^2 + U_i^2)(\bar{u}_j^1 + U_j^1) - \sum_{i=1}^2 b_{1i}^{21} (\bar{u}_i^1 + U_i^1) \right) n^1 \\ \frac{dn^1}{d\tau} = \varepsilon n^1 \left( a^1 - \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} (\bar{u}_i^1 + U_i^1)(\bar{u}_j^2 + U_j^2) \right) n^2 \right) \\ \frac{dn^2}{d\tau} = -\varepsilon n^2 \left( a^2 - \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} (\bar{u}_i^2 + U_i^2)(\bar{u}_j^1 + U_j^1) \right) n^1 \right) \end{array} \right.$$

On pose alors :

$$b^1 = \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} U_i^1 U_j^2$$

$$b^2 = \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} U_i^2 U_j^1$$

D'après le théorème de variété centrale, la dynamique des variables globales dans (II.5) est très rapidement proche de celles données par le système suivant :

$$(II.6) \quad \begin{cases} \frac{dn^1}{dt} = n^1(a^1 - b^1 n^2) + n^1 O(\varepsilon) \\ \frac{dn^2}{dt} = -n^2(a^2 - b^2 n^1) + n^2 O(\varepsilon) \end{cases}$$

Comme les taux de passage sont constants, les fréquences d'équilibre sont constantes; on en conclut que si  $\varepsilon$  est nul, le système (II.6) est le modèle classique de prédation de Lotka-Volterra. Ce modèle bien connu présente un centre dans le quadrant positif et par conséquent, il est non structurellement stable. Pour connaître la dynamique des variables globales, il est donc nécessaire de développer la variété centrale au moins à l'ordre 1 en  $\varepsilon$ .

## II.2 Développement et étude du champ sur une variété centrale :

Nous utilisons ici le procédé décrit dans le chapitre I. On a sur la variété centrale :  $\bar{u}_i^\alpha = \varepsilon \omega_{i1}^\alpha(n^1, n^2) + O(\varepsilon)$ , pour tout  $(n^1, n^2)$  dans un compact  $\Delta$  du plan. On remplace  $u_i^\alpha$  par son expression dans les équations de (II.5), ce qui donne :

$$(II.7) \quad \begin{cases} \frac{d\bar{u}_1^1}{d\tau} = \varepsilon \left( k_{12}^1 \omega_{21}^1 - k_{21}^1 \omega_{11}^1 + U_1^1 [b^1 - (b_{11}^{12} U_1^2 + b_{12}^{12} U_2^2)] n^2 \right) + O(\varepsilon^2) \\ \frac{d\bar{u}_1^2}{d\tau} = \varepsilon \left( k_{12}^2 \omega_{21}^2 - k_{21}^2 \omega_{11}^2 - U_1^2 [b^2 - (b_{11}^{21} U_1^1 + b_{12}^{21} U_2^1)] n^1 \right) + O(\varepsilon^2) \end{cases}$$

D'autre part, d'après la formule de dérivation d'une composée, on a les égalités suivantes :

$$\frac{d\bar{u}_i^\alpha}{d\tau} = \frac{\partial \bar{u}_i^\alpha}{\partial n^1} \frac{dn^1}{d\tau} + \frac{\partial \bar{u}_i^\alpha}{\partial n^2} \frac{dn^2}{d\tau} = O(\varepsilon^2)$$

Par conséquent, puisque  $\omega_{21}^\alpha = -\omega_{11}^\alpha$ , on peut conclure que :

$$(II.8) \quad \begin{cases} \omega_{11}^1 = \frac{U_1^1 (b^1 - (b_{11}^{12} U_1^2 + b_{12}^{12} U_2^2))}{k_{12}^1 + k_{21}^1} n^2 \\ \omega_{11}^2 = -\frac{U_1^2 (b^2 - (b_{11}^{21} U_1^1 + b_{12}^{21} U_2^1))}{k_{12}^2 + k_{21}^2} n^1 \end{cases}$$

Finalement, en remplaçant les  $\omega_{i1}^\alpha$  par leur expression dans les deux dernières équations de (II.5), et en développant en  $\varepsilon$ , on déduit que le système (II.6) s'écrit sous la forme

suivante :

$$(II.9) \quad \begin{cases} \frac{dn^1}{dt} &= n^1 \left[ a^1 - n^2 (b^1 + \varepsilon(c^{11}n^1 + c^{12}n^2)) \right] + O(\varepsilon^2) \\ \frac{dn^2}{dt} &= -n^2 \left[ a^2 - n^1 (b^2 + \varepsilon(c^{21}n^1 + c^{22}n^2)) \right] + O(\varepsilon^2) \end{cases}$$

où les  $c^{\alpha\beta}$  sont donnés par les égalités suivantes :

$$(II.10) \quad \begin{cases} c^{11} &= -\frac{U_1^2(b^2 - (b_{11}^{21}U_1^1 + b_{12}^{21}U_2^1))}{k_{12}^2 + k_{21}^2} [(b_{11}^{12} - b_{12}^{12})U_1^1 + (b_{21}^{12} - b_{22}^{12})U_2^1] \\ c^{12} &= +\frac{U_1^1(b^1 - (b_{11}^{12}U_1^2 + b_{12}^{12}U_2^2))}{k_{12}^1 + k_{21}^1} [(b_{11}^{12} - b_{21}^{12})U_1^2 + (b_{12}^{12} - b_{22}^{12})U_2^2] \\ c^{21} &= -\frac{U_1^2(b^2 - (b_{11}^{21}U_1^1 + b_{12}^{21}U_2^1))}{k_{12}^2 + k_{21}^2} [(b_{11}^{21} - b_{21}^{21})U_1^1 + (b_{12}^{21} - b_{22}^{21})U_2^1] \\ c^{22} &= +\frac{U_1^1(b^1 - (b_{11}^{12}U_1^2 + b_{12}^{12}U_2^2))}{k_{12}^1 + k_{21}^1} [(b_{11}^{21} - b_{12}^{21})U_1^2 + (b_{21}^{21} - b_{22}^{21})U_2^2] \end{cases}$$

Nous étudions dans ce paragraphe, le champ  $X_\varepsilon$  défini par (II.9) sur un compact du quadrant positif dans le cas dit *générique*, c'est-à-dire pour un ouvert dense  $\Lambda$  dans l'espace des paramètres. Le paragraphe suivant est consacré à l'étude d'un exemple où les paramètres traversent transversalement le complémentaire de  $\Lambda$ .

Lorsque  $\varepsilon$  est nul dans (II.9), le champ  $X_0$  a un centre non dégénéré. Etant donné un compact  $\Delta$  du quadrant positif, pour  $\varepsilon$  assez petit, le champ  $X_\varepsilon$  n'a qu'une singularité dans  $\Delta$ , et cette singularité est proche de celle de  $X_0$ . Etudions cette singularité. Puisqu'on se restreint au quadrant positif, dont nous rappelons que le bord est invariant par  $X_\varepsilon$ , la fonction  $f : (n^1, n^2) \mapsto \frac{1}{n^1 n^2}$  est définie et non nulle, donc le champ  $\tilde{X}_\varepsilon = f \cdot X_\varepsilon$  a les mêmes orbites que  $X_\varepsilon$ . Pour des raisons techniques, nous étudions le champ  $\tilde{X}_\varepsilon$ . Pour  $\varepsilon$  nul, ce champ est un champ hamiltonien, c'est-à-dire qu'il existe une fonction  $H$  telle que le champ s'écrive :

$$\begin{cases} \frac{dn^1}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial n^2}(n^1, n^2) \\ \frac{dn^2}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial n^1}(n^1, n^2) \end{cases}$$

Dans la suite de ce chapitre, nous notons la dérivation par rapport à  $t$  d'une fonction de  $t$ , par cette fonction surmontée d'un point.

L'expression de  $\tilde{X}_\varepsilon$  est la suivante :

$$(II.11) \quad \begin{cases} \dot{n}^1 &= \frac{a^1}{n^2} - (b^1 + \varepsilon(c^{11}n^1 + c^{12}n^2)) + O(\varepsilon^2) \\ &= -\frac{\partial H}{\partial n^2}(n^1, n^2) + O(\varepsilon) \\ \dot{n}^2 &= -\frac{a^2}{n^1} + (b^2 + \varepsilon(c^{21}n^1 + c^{22}n^2)) + O(\varepsilon^2) \\ &= \frac{\partial H}{\partial n^1}(n^1, n^2) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

où  $H(n^1, n^2) = b^1 n^2 - a^1 \ln(n^2) + b^2 n^1 - a^2 \ln(n^1) + C^{te}$ , la constante peut être choisie de telle sorte que  $H$  soit nulle au point singulier du champ non perturbé.

Notons  $(\bar{n}^1, \bar{n}^2)$  les coordonnées de la singularité de  $\tilde{X}_0$ . Un simple calcul permet de constater que :

$$\bar{n}^1 = \frac{a^2}{b^2} \text{ et } \bar{n}^2 = \frac{a^1}{b^1}$$

On désigne par  $(\bar{n}_\varepsilon^1, \bar{n}_\varepsilon^2)$  les coordonnées du point singulier  $C_\varepsilon$  de  $\tilde{X}_\varepsilon$ . Le théorème des fonctions implicites nous permet de dire que ces coordonnées dépendent de  $\varepsilon$  de façon au moins  $\mathcal{C}^1$ , et d'après Taylor, on a :

$$\begin{cases} \bar{n}_\varepsilon^1 &= \bar{n}^1 + O(\varepsilon) \\ \bar{n}_\varepsilon^2 &= \bar{n}^2 + O(\varepsilon) \end{cases}$$

Examinons la partie linéaire de  $\tilde{X}_\varepsilon$  en  $C_\varepsilon$ ; on la note  $D\tilde{X}_\varepsilon(C_\varepsilon)$ , et elle est donnée par :

$$(II.12) \quad \begin{cases} \dot{n}^1 &= -\varepsilon c^{11} n^1 - \left(\frac{a^1}{(\bar{n}^2)^2} + O(\varepsilon)\right) n^2 + O(\varepsilon^2) \\ \dot{n}^2 &= -\left(\frac{a^2}{(\bar{n}^1)^2} + O(\varepsilon)\right) n^1 + \varepsilon c^{22} n^2 + O(\varepsilon^2) \end{cases}$$

On en déduit que si  $\varepsilon$  est assez petit,  $C_\varepsilon$  est soit un foyer attractant, soit un foyer répulsif, soit un centre. En fait, si la trace de la partie linéaire est positive, c'est un foyer répulsif. Si cette trace est négative, c'est un foyer attractant. Si elle est nulle, la singularité est un centre pour la partie linéaire, mais on ne peut rien dire a priori pour le champ  $\tilde{X}_\varepsilon$ .

La trace de la partie linéaire est notée  $Tr(\tilde{X}_\varepsilon)$ . Son expression est de la forme :

$$Tr(\tilde{X}_\varepsilon) = d_1 \cdot \varepsilon + O(\varepsilon^2)$$

où  $d_1 = (-c^{11} + c^{22})$ . Or les coefficients  $c^{ij}$  sont des fonctions des paramètres du système (II.2), et ils dépendent en particulier des taux de passage, c'est-à-dire du comportement (des changements d'activité). Il y a trois cas :

- i*)  $d_1 > 0$  : dans ce cas, pour  $\varepsilon$  suffisamment petit, le point  $C_\varepsilon$  est un foyer répulsif.
- ii*)  $d_1 < 0$  : dans ce cas, pour  $\varepsilon$  assez petit, c'est un foyer attractant.
- iii*)  $d_1 = 0$  : dans ce cas on ne peut rien dire a priori.

Le coefficient  $d_1$  est une fonction analytique des paramètres, donc son lieu d'annulation a un complémentaire ouvert et dense dans l'ensemble des paramètres. En d'autres termes, si  $\Lambda$  est l'ensemble des paramètres de (II.1) tels que  $d_1 \neq 0$ , alors  $\Lambda$  est un ouvert dense, et pour tout vecteurs de paramètres dans  $\Lambda$ , on peut donner la nature du point d'équilibre de  $\tilde{X}_\varepsilon$ , si  $\varepsilon$  est assez petit.

Ceci termine l'étude locale au voisinage du point d'équilibre, lorsque le vecteur des paramètres est dans  $\Lambda$ . Passons à l'étude globale (recherche de cycles limites).

Nous commençons l'étude globale par quelques rappels de Théorie des perturbations, dans le cas de la perturbation d'un centre non dégénéré.

Soit  $H$  une fonction analytique sur un voisinage  $U$  de 0 dans  $\mathbb{R}^2$ , telle que les courbes de niveaux de  $H$  soient difféomorphes à des cercles sur  $U$ . On suppose que  $H$  est de *Morse*, c'est-à-dire qu'avec les hypothèses données précédemment, elle peut se mettre sous la forme :

$$(x, y) \mapsto \frac{x^2 + y^2}{2}$$

dans un système de coordonnées adapté. Soient deux formes différentielles  $\omega_\varepsilon$  et  $\eta$ , telles que :

$$\omega_\varepsilon = dH + \varepsilon \cdot \eta + o(\varepsilon)$$

On note  $\Sigma$  une section transverse aux courbes de niveaux de  $H$ , avec  $0 \in \Sigma$ . On peut définir une application retour  $P_\varepsilon$  de  $\Sigma$  dans  $P_\varepsilon(\Sigma)$ . Supposons que  $\Sigma$  soit paramétrée par les niveaux de  $H$ . Avec ces notations, l'existence d'un cycle est donnée par l'annulation de la fonction  $h \mapsto P_\varepsilon(h) - h$ . Or on a :

$$\begin{aligned} P_\varepsilon(h) - h &= \Delta H \\ &= \int_{\gamma_\varepsilon} dH \end{aligned}$$

où  $\gamma_\varepsilon$  désigne la portion de courbe intégrale de  $\omega_\varepsilon$  entre un point  $h$  de  $\Sigma$  et son premier retour  $P_\varepsilon(h)$ . Par définition de  $\gamma_\varepsilon$ , il vient  $\int_{\gamma_\varepsilon} \omega_\varepsilon = 0$ , et par conséquent, on peut écrire :

$$\int_{\gamma_\varepsilon} dH = - \int_{\gamma_\varepsilon} \eta + o(\varepsilon)$$

Ceci implique le lemme de Poincaré :

$$P_\varepsilon(h) - h = -\varepsilon \int_{\{H=h\}} \eta + o(\varepsilon)$$

On note  $I_1(h)$  l'expression  $-\int_{\{H=h\}} \eta$ . Le signe de  $I_1$  donne le signe de l'application déplacement  $\delta(h, \varepsilon) = P_\varepsilon(h) - h$ , si  $\varepsilon$  est suffisamment petit.

Rappelons également que si  $X$  est un champ de vecteurs du plan  $(x, y)$ , dont les composantes sont notées  $(X_1, X_2)$ , on définit la forme *duale*  $\omega$  du champ  $X$  par :

$$\omega(x, y) = X_2(x, y)dx - X_1(x, y)dy$$

Avec ces notations, les courbes intégrales de  $\omega$ , définies comme étant les solutions de  $\omega = 0$ , sont les orbites de  $X$ . En d'autres termes, pour étudier la topologie (la forme) des orbites de  $X$ , il suffit d'étudier les courbes intégrales de  $\omega$ .

Revenons à l'étude du champ  $\tilde{X}_\varepsilon$ . On lui associe sa forme duale notée  $\omega_\varepsilon$ . D'après (II.11), l'expression de cette forme duale est :

$$(II.13) \quad \omega_\varepsilon(n^1, n^2) = dH(n^1, n^2) + \varepsilon\eta(n^1, n^2) + o(\varepsilon)$$

avec  $\eta$  définie par :

$$\eta(n^1, n^2) = (c^{21}n^1 + c^{22}n^2)dn^1 + (c^{11}n^1 + c^{12}n^2)dn^2$$

L'application  $H$  est celle définie à la suite de (II.11). C'est une fonction de Morse. D'après le rappel ci-dessus, on peut définir une application déplacement  $\delta$ , de telle sorte que le problème de l'existence des cycles de  $\tilde{X}_\varepsilon$  est ramené au problème de l'étude des racines de  $\delta$ . D'après le rappel, on a :

$$\delta(h, \varepsilon) = -\varepsilon \int_{\{H=h\}} \eta + o(\varepsilon)$$

On note  $I_1(h)$  le premier coefficient du développement en  $\varepsilon$ ; on a vu que le signe de  $I_1(h)$  donne, pour  $\varepsilon$  assez petit, le signe de  $\delta$ . Déterminons le signe de  $I_1(h)$  :

$$\begin{aligned} I_1(h) &= - \int_{\{H=h\}} (c^{21}n^1 + c^{22}n^2)dn^1 + (c^{11}n^1 + c^{12}n^2)dn^2 \\ &= - \iint_{\{H \leq h\}} (c^{11} - c^{22})dn^1 \wedge dn^2 \\ &= d_1 \iint_{\{H \leq h\}} dn^1 \wedge dn^2 \end{aligned}$$

La deuxième égalité ci-dessus est une application directe du théorème de Stokes. On pose :

$$A(h) = \iint_{\{H \leq h\}} dn^1 \wedge dn^2$$

$A(h)$  désigne la surface du disque topologique  $\{H \leq h\}$ , donc  $c$ 'est un réel strictement positif, pour toute valeur de  $h$ . Par conséquent, le signe de  $I_1(h)$  est celui de  $d_1$  et ne dépend pas de  $h$ . On en conclut que si  $d_1$  est strictement positif et si  $\varepsilon$  est assez proche de zéro, les trajectoires sortent de tout voisinage du point d'équilibre contenu dans le compact  $\Delta$ . Si  $d_1$  est strictement négatif et si  $\varepsilon$  est assez petit, les trajectoires convergent toutes

vers le point d'équilibre :  $\Delta$  est son bassin d'attraction. Si  $d_1$  est nul, on ne peut rien dire a priori.

Supposons maintenant que l'on puisse faire varier l'un des paramètres du modèle (II.1) de façon continue, de telle sorte que pour la valeur initiale du paramètre,  $d_1$  soit strictement négatif, et que pour la valeur finale du paramètre,  $d_1$  soit strictement positif, tout ceci se faisant pour une valeur de  $\varepsilon$  donnée. D'après le théorème des valeurs intermédiaires, il y a une valeur du paramètre pour laquelle  $d_1$  s'annule. Nous traitons ce cas dans le paragraphe suivant.

### II.3 Bifurcation sur la variété centrale

Dans ce paragraphe, nous mettons en évidence une bifurcation de Hopf sur la variété centrale. Nous montrons la généricité de cette bifurcation sous-critique : pour cela, il suffit de considérer une sous-famille à un paramètre de champs de vecteurs de la famille définie par le système (II.1). Lorsque le paramètre de cette sous-famille augmente, nous montrons que l'équilibre contenu dans le quadrant positif de chacun des champs de vecteurs, passe d'un état stable à un état instable, et qu'il y a naissance d'une orbite périodique. Ainsi, les densités globales convergent tout d'abord vers un équilibre. Lorsque le paramètre augmente, les densités se mettent à osciller autour de cette équilibre, avec une amplitude croissante mais bornée. La démonstration est constituée de deux étapes. Dans un premier temps, on montre que la trace de la partie linéaire du champ dépendant d'un paramètre, au point fixe, change de signe. Dans un second temps, on montre que la bifurcation est la conséquence de l'apparition d'une orbite périodique stable, en montrant que la dérivée troisième de la fonction déplacement est non nulle au moment de la bifurcation.

On définit alors le chemin choisi dans l'espace des paramètres : on suppose que tous les paramètres de (II.1) sont fixés sauf le taux de passage du prédateur de l'activité 2 vers l'activité 1.

æ

L'exemple que l'on propose est le suivant :

$$(II.14) \quad \begin{cases} \frac{dn_1^1}{d\tau} &= [n_2^1 - 2n_1^1] & + \varepsilon \cdot n_1^1 [2 - 2.93n_1^2 - 0.2n_2^2] \\ \frac{dn_1^2}{d\tau} &= [2n_1^1 - n_2^1] & + \varepsilon \cdot n_2^1 [2 - n_1^2 - 0.5n_2^2] \\ \frac{dn_2^1}{d\tau} &= [(1 + \lambda)n_2^2 - 3n_1^2] & - \varepsilon \cdot n_1^2 [3 - 0.59n_1^1 - 0.2n_2^1] \\ \frac{dn_2^2}{d\tau} &= [3n_1^2 - (1 + \lambda)n_2^2] & - \varepsilon \cdot n_2^2 [3 - n_1^1 - 0.3n_2^1] \end{cases}$$

C'est un modèle du type (II.1), et il se réduit donc à un modèle du type (II.9). Le paramètre  $\lambda$  est libre de varier entre  $-1$  et l'infini. C'est en faisant varier ce paramètre que l'on obtient une bifurcation de la dynamique globale. Un simple calcul permet de vérifier que les paramètres du système sur la variété centrale sont :

$$a^1 = 2, \quad a^2 = 3, \quad b^1 = \frac{145.05 + 83.85\lambda}{51(4 + \lambda)}, \quad b^2 = \frac{98.4 + 16.8\lambda}{51(4 + \lambda)}$$

D'après le paragraphe précédent, il suffit de connaître  $c^{11}$  et  $c^{22}$ , pour connaître le premier coefficient  $d_1(\lambda)$  du développement en  $\varepsilon$  de la divergence. Ces coefficients se calculent à l'aide de (II.10), et on trouve :

$$\begin{cases} c^{11}(\lambda) &= -\frac{659.88(1 + \lambda)}{867(4 + \lambda)^3} \\ c^{22}(\lambda) &= -\frac{659.88 + 1503.09\lambda + 527.25\lambda^2 + 48.18\lambda^3}{867(4 + \lambda)^3} \end{cases}$$

On en déduit  $d_1(\lambda)$  :

$$d_1(\lambda) = \lambda \cdot \frac{1503.09 + 527.25\lambda + 48.18\lambda^2}{867(4 + \lambda)^3}$$

Par conséquent,  $d_1(0) = 0$ . Etudions brièvement le comportement de  $d_1(\lambda)$  pour  $\lambda$  proche de zéro.

$$\frac{d(d_1(\lambda))}{d\lambda} \Big|_{\lambda=0} = d_1^1 = \frac{1503.09}{3468} > 0$$

On en conclut que si  $\lambda$  est proche de zéro et négatif, alors  $d_1(\lambda) < 0$ , et si  $\lambda$  est proche de zéro et positif, alors  $d_1(\lambda) > 0$ .

On note  $Tr(\lambda, \varepsilon)$  la trace de la partie linéaire du champ sur la variété centrale, au point singulier contenu dans le quadrant positif. Si cette trace change de signe quand  $\lambda$  varie, cela signifie que le point singulier passe d'un état attractant à un état répulsif (ou inversement), et on a une bifurcation de Hopf. On montre que si  $\varepsilon$  est fixé proche de zéro, et si  $\lambda$  varie dans un voisinage de zéro, alors on a une bifurcation de Hopf. C'est en fait une conséquence immédiate du théorème des fonctions implicites. En effet, on a :

$$Tr(\lambda, \varepsilon) = \varepsilon \cdot (d_1(\lambda) + O(\varepsilon))$$

Donc le signe de  $Tr(\lambda, \varepsilon)$  est le même que celui de  $\tilde{Tr}(\lambda, \varepsilon)$  où :

$$\tilde{Tr}(\lambda, \varepsilon) = d_1(\lambda) + O(\varepsilon)$$



Or, nous avons vu que :

$$\begin{cases} \tilde{T}r(0,0) & = 0 \\ \frac{\partial \tilde{T}r}{\partial \lambda}(0,0) & = \frac{d(d_1(\lambda))}{d\lambda}|_{\lambda=0} \neq 0 \end{cases}$$

Le théorème des fonctions implicites nous permet de conclure que dans un voisinage de  $(0,0)$  dans l'espace des paramètres  $(\lambda, \varepsilon)$ , la fonction  $\tilde{T}r$ , s'annule sur une courbe qui est le graphe d'une fonction  $\varepsilon \mapsto \lambda(\varepsilon)$ . Il en est donc de même pour la fonction  $Tr$ , si  $\varepsilon$  est non nul.

Si  $\varepsilon_0 \neq 0$  est fixé dans un voisinage de zéro, il existe une unique valeur de  $\lambda$ , disons  $\lambda_0$  telle que  $Tr(\varepsilon, \lambda_0)$  s'annule. Ceci signifie que lorsque  $\lambda$  varie dans un voisinage de zéro et qu'il traverse la valeur  $\lambda_0$ , on a une bifurcation de Hopf; si  $\lambda$  passe par  $\lambda_0$  en croissant, alors le point d'équilibre passe de l'état stable à l'état instable.

D'un point de vue écologique, cela signifie que lorsque  $\lambda < \lambda_0$ , les deux espèces voient leur densité se rapprocher d'un équilibre. Si le paramètre  $\lambda$  augmente et passe la valeur  $\lambda_0$ , alors cet équilibre devient répulsif, c'est-à-dire que les densités de population se mettent à osciller autour de la valeur d'équilibre. Il est alors important de savoir si l'amplitude de ces oscillations augmente avec le temps ou bien si elle est bornée. Nous allons voir maintenant comment l'amplitude de ces oscillations dépend de  $\lambda$  quand ce paramètre est proche de  $\lambda_0$  (appelée *valeur de bifurcation*).

Pour résoudre ce problème, considérons à nouveau la fonction déplacement, que nous notons  $\delta(h, \lambda, \varepsilon)$ . Les changements de signe de cette fonction lorsque  $h$  varie indique la présence de cycles, c'est-à-dire la présence d'oscillations d'amplitudes bornées sur le portrait de phase. On peut résumer l'ensemble des situations de la manière suivante : fixons  $\varepsilon$  et  $\lambda$  dans un voisinage de  $(0,0)$ , alors on distingue quatre cas.

- i* ) Si  $\delta(h, \lambda, \varepsilon) > 0$ , l'amplitude des oscillations augmente.
- ii* ) Si  $\delta(h, \lambda, \varepsilon) < 0$ , l'amplitude des oscillations diminue.
- iii*) Si  $\delta(h, \lambda, \varepsilon) \equiv 0$ , toutes les trajectoires sont périodiques : l'amplitude est constante.
- iv* ) Si  $\delta(h, \lambda, \varepsilon) = 0$  pour une certaine valeur  $h_0$  de  $h$ , la trajectoire  $\gamma_{h_0}$  passant par  $h_0$  est périodique, et les trajectoires passant par  $h < h_0$  oscillent avec une amplitude bornée par celle de  $\gamma_{h_0}$ .

Etudions la fonction  $\delta$  du champ obtenu sur la variété centrale. On a vu que lorsque  $\lambda$  est proche de zéro, le premier coefficient,  $I_1(h, \lambda)$  est proche de zéro (voir le paragraphe précédent), il est possible que le reste du développement de  $\delta$  soit prédominant. Nous faisons un changement de paramètre pour contourner ce problème.

Puisque  $\varepsilon$  est fixé à une valeur non nulle  $\varepsilon_0$  proche de zéro, on pose  $\delta = \mu\varepsilon$ , et on note  $\mu_0 = \frac{\lambda_0}{\varepsilon_0}$ . Avec ces notations la forme duale du champ sur la variété centrale, après

multiplication par la fonction  $(n^1, n^2) \mapsto \frac{1}{n^1 n^2}$ , s'écrit :

$$\omega_\varepsilon = dH + \varepsilon\eta_1 + \varepsilon^2\eta_2 + o(\varepsilon^2)$$

Comme nous l'avons vu précédemment, on peut écrire :

$$\begin{aligned} \eta_1 &= (c^{21}n^1 + c^{22}n^2)dn^1 + (c^{11}n^1 + c^{12}n^2)dn^2 \\ &= d\left[\frac{c^{21}(n^1)^2 + c^{12}(n^2)^2}{2}\right] + c^{22}n^2dn^1 + c^{11}n^1dn^2 \\ &= d\left[\frac{c^{21}(n^1)^2 + c^{12}(n^2)^2}{2}\right] + c^{22}(n^2dn^1 + n^1dn^2) - d_1n^1dn^2 \\ &= d\left[\frac{c^{21}(n^1)^2 + c^{12}(n^2)^2}{2} + c^{22}n^1n^2\right] + d_1n^1dn^2 \end{aligned}$$

Posons  $H'(n^1, n^2) = \frac{c^{21}(n^1)^2 + c^{12}(n^2)^2}{2} + c^{22}n^1n^2 + C^{te}$ . On choisit la constante de telle sorte que  $H'(\bar{n}^1, \bar{n}^2) = 0$ , et on pose :

$$H_\varepsilon(n^1, n^2) = H(n^1, n^2) + \varepsilon H'(n^1, n^2)$$

On paramétrise alors la section transverse  $\Sigma$  par les niveaux de  $H_\varepsilon$ . On peut donc écrire la forme duale  $\omega_\varepsilon$  de la manière suivante :

$$\omega_\varepsilon = dH_\varepsilon + \varepsilon d_1(\lambda)n^1dn^2 + \varepsilon^2\eta_2 + o(\varepsilon^2)$$

Or, on a montré que  $d_1(\lambda) = \lambda d_1^1 + o(\lambda)$ , avec  $d_1^1 > 0$ . Par conséquent, on a :

$$\omega_\varepsilon = dH_\varepsilon + \varepsilon \lambda d_1^1 n^1 dn^2 + \varepsilon o(\lambda) + \varepsilon^2 \eta_2 + o(\varepsilon^2)$$

Avec le changement de paramètre que l'on a considéré, la forme duale s'écrit finalement :

$$\omega_\varepsilon = dH_\varepsilon + \varepsilon^2 \mu d_1^1 n^1 dn^2 + \varepsilon^2 \eta_2 + o(\varepsilon^2)$$

D'après le rappel fait dans le chapitre II.2, l'application déplacement s'écrit :

$$\begin{aligned} \delta(h, \lambda, \varepsilon_0) &= -\varepsilon_0^2 \int_{\{H_{\varepsilon_0}=h\}} (\mu d_1^1 n^1 dn^2 + \eta_2) + o(\varepsilon_0^2) \\ &= -\varepsilon_0^2 \int_{\{H=h\}} (\mu d_1^1 n^1 dn^2 + \eta_2) + o(\varepsilon_0^2) \end{aligned}$$

Déterminons  $\eta_2$ . Pour cela, on doit calculer les coefficients  $\omega_{ij}^\alpha$  à l'aide du procédé décrit au premier chapitre. Nous donnons le résultat :

$$(II.15) \quad \left\{ \begin{array}{l} \omega_{12}^1 = \frac{n^2}{k_{12}^1 + k_{21}^1} \left[ U_1^1 \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{12} (\omega_{i1}^1 U_j^2 + \omega_{j1}^2 U_i^1) - \sum_{j=1}^2 b_{1j}^{12} \omega_{j1}^2 \right) \right. \\ \qquad \qquad \qquad \left. + \omega_{11}^1 (b^1 - \sum_{j=1}^2 b_{1j}^{12} U_j^2) \right] \\ \omega_{12}^2 = -\frac{n^1}{k_{12}^2 + k_{21}^2} \left[ U_1^2 \left( \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^{21} (\omega_{i1}^2 U_j^1 + \omega_{j1}^1 U_i^2) - \sum_{i=1}^2 b_{1i}^{21} \omega_{i1}^1 \right) \right. \\ \qquad \qquad \qquad \left. + \omega_{11}^2 (b^2 - \sum_{i=1}^2 b_{1i}^{21} U_i^1) \right] \end{array} \right.$$

et on a  $\omega_{22}^\alpha = -\omega_{12}^\alpha$ . La forme  $\eta_2$  s'écrit en fonction de ces coefficients, et son expression est la suivante :

$$\begin{aligned} \eta_2 = & \left[ \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^2 (\omega_{j2}^1 U_i^2 + \omega_{j1}^1 \omega_{i1}^2 + U_j^1 \omega_{i2}^2) \right] dn^1 \\ & + \left[ \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 b_{ij}^1 (\omega_{i2}^1 U_j^2 + \omega_{i1}^1 \omega_{j1}^2 + U_i^1 \omega_{j2}^2) \right] dn^2 \end{aligned}$$

On peut alors remplacer les paramètres par leur valeur, et on trouve une expression de  $\eta_2$  de la forme suivante :

$$(II.16) \quad \eta_2(n^1, n^2) = \left( a_{20}^1 (n^1)^2 + a_{11}^1 n^1 n^2 + a_{02}^1 (n^2)^2 \right) dn^1 + \left( a_{20}^2 (n^1)^2 + a_{11}^2 n^1 n^2 + a_{02}^2 (n^2)^2 \right) dn^2$$

C'est donc une forme polynômiale, dont les coefficients  $a_{ij}^\alpha$  sont des réels (positifs ou négatifs), qui dépendent de la valeur du paramètre  $\lambda$  (ou de  $\mu$ , ce qui revient au même). On est alors en mesure de donner une expression générale de la fonction déplacement. Cette expression est la suivante :

$$(II.17) \quad \begin{aligned} \delta(h, \lambda, \varepsilon_0) &= -\varepsilon_0^2 \int_{\{H=h\}} (\mu d_1^1 n^1 dn^2 + \eta_2) + o(\varepsilon_0^2) \\ &= -\varepsilon_0^2 \iint_{\{H \leq h\}} (\mu d_1^1 dn^1 \wedge dn^2 + d\eta_2) + o(\varepsilon_0^2) \\ &= -\varepsilon_0^2 \iint_{\{H \leq h\}} (\mu d_1^1 + (2a_{20}^2 - a_{11}^1) n^1 + (a_{11}^2 - 2a_{02}^1) n^2) dn^1 \wedge dn^2 + o(\varepsilon_0^2) \end{aligned}$$

Si  $\varepsilon_0$  est suffisamment petit, le signe de  $\delta$  est le même que celui du premier coefficient dans le développement en  $\varepsilon$ . Notons  $I(h, \lambda) = \tilde{I}(h, \mu)$  ce coefficient : on peut en faire un

développement en  $h$ , pour  $h$  dans un voisinage de 0, c'est-à-dire près du point d'équilibre du champ de vecteurs  $\tilde{X}_{\varepsilon_0}$ .

Le procédé consiste dans un premier temps à se mettre dans le système de coordonnées le mieux adapté, c'est-à-dire celui où la fonction  $H$  se met sous la forme :

$$(x, y) \mapsto x^2 + y^2$$

Dans ce système de coordonnées, en posant :

$$\begin{cases} x &= r \cos(\theta) \\ y &= r \sin(\theta) \end{cases}$$

l'intégrale sur le domaine  $\{H \leq h\}$  devient une intégrale sur le disque centré en 0, et de rayon  $\rho = \sqrt{h}$ . On développe alors cette intégrale, qui dépend de  $\rho$  et de  $\mu$ , en  $\rho$ . Dans notre exemple, on montre que ce développement est de la forme suivante :

$$I(\rho, \mu) = c_2(\mu)\rho^2 + c_4(\mu)\rho^4 + o(\rho^4)$$

avec :

*i*)  $c_2(\mu) > 0$  et  $c_4(\mu) > 0$  lorsque  $\mu < \mu_0$

*ii*)  $c_2(\mu) < 0$  et  $c_4(\mu) > 0$  lorsque  $\mu > \mu_0$

$\mu$  restant dans un voisinage de  $\mu_0$ . Dans le cas *i*), l'intégrale est positive pour tout  $\rho$  voisin de zéro. Dans le cas *ii*), l'intégrale s'annule pour  $\rho$  voisin de  $\rho_0 = \sqrt{-\frac{c_2(\mu)}{c_4(\mu)}}$ , qui est proche de zéro si  $\mu$  est proche de  $\mu_0$ .

La fonction déplacement  $\delta$  est une  $\varepsilon_0$ -perturbation de l'intégrale  $I$  calculée ci-dessus. Par conséquent, le nombre de fois que  $\delta$  s'annule est égal au nombre de fois que  $I$  s'annule (pour  $\rho$  proche de zéro), si la dérivée de  $I$  par rapport à  $\rho$  aux points d'annulation est non nulle, et si  $\varepsilon_0$  est assez petit (théorème des fonctions implicites).

Cette bifurcation de Hopf est donc générique : il n'y a pas de cycle au voisinage de l'équilibre quand le paramètre est inférieur à la valeur de bifurcation, et l'équilibre est attractant. Dès que le paramètre passe la valeur de bifurcation, il apparaît un cycle limite attractant dont le rayon augmente avec le paramètre. Nous voyons l'application de ceci dans l'interprétation écologique, au paragraphe suivant.

## II.4 Interprétation écologique

Dans ce paragraphe, nous donnons une interprétation écologique. Il est clair que l'exemple numérique choisi n'a pas de sens écologique, mais il faut plutôt le considérer

comme un support qui permet de comprendre comment fonctionne la méthode dans les cas plus délicats.

Nous avons vu dans un premier temps que lorsque les paramètres de (II.1) sont fixés, et si  $\varepsilon$  est assez petit, on peut presque toujours (dans un sens que l'on a précisé) donner la dynamique globale.

Dans un second temps, nous avons étudié la dynamique lorsque l'un des paramètres de la dynamique rapide varie, et passe par une valeur dite de bifurcation. Si ce paramètre varie en croissant, d'après le modèle (II.14), cela signifie que les prédateurs vont plus dans la sous-population 1, et on remarque (toujours sur le modèle II.14), que les prédateurs de cette sous-population sont plus efficaces dans la prédation que les prédateurs de l'autre sous-population.

D'autre part, d'un point de vue dynamique, lorsque le paramètre qui varie est en dessous de la valeur de bifurcation, les densités de populations globales convergent vers un équilibre. Dès que le paramètre franchit la valeur de bifurcation, l'équilibre devient instable. Les densités se mettent alors à osciller, mais l'amplitude des oscillations est bornée et elle tend vers celle d'un cycle limite apparu pendant la bifurcation.

On en conclut que lorsque la prédation devient trop forte (valeur de bifurcation), les densités ne convergent plus vers une valeur d'équilibre, mais se mettent à osciller avec une amplitude bornée.

## II.5 Développement de la fonction déplacement

Nous avons vu dans les deuxième et troisième paragraphes de ce chapitre, que l'on pouvait avoir besoin de développer la fonction déplacement, et que le premier coefficient permet de connaître le signe de cette fonction, si  $\varepsilon$  est assez petit.

Les coefficients de ce développement s'appellent les *intégrales de Melnikov*, et nous avons donné l'expression de la première en utilisant le lemme de Poincaré. Si cette première intégrale de Melnikov est identiquement nulle, elle ne donne aucune information sur le signe de la fonction déplacement, et il est utile de calculer la seconde, et ainsi de suite. Dans ce paragraphe, nous donnons un algorithme permettant de calculer la première intégrale non identiquement nulle. Cet algorithme est une adaptation de celui développé dans [Fr], par J.P. Francoise, au cadre qui nous intéresse, c'est-à-dire lorsque la forme duale du champ de vecteurs que l'on étudie est du type suivant :

$$\omega_\varepsilon = dH + \varepsilon\omega_1 + \dots + \varepsilon^k\omega_k + o(\varepsilon^k)$$

On suppose que les  $\omega_i$  sont analytiques sur un voisinage  $U$  de 0 dans  $\mathbb{R}^2$  et que  $H$  est une

fonction de Morse admettant un minimum en 0. On note  $I_j(h)$  le coefficient de  $\varepsilon^j$  dans le développement. On montre alors la :

**Proposition II.5.1** *Sous les hypothèses et notations précédentes, et si  $I_j(h) \equiv 0$  pour tout  $j$  inférieur ou égal à  $k$ , alors il existe  $k$  fonctions analytiques sur  $U$ , notées  $g_i$ , telles que :*

$$I_{k+1} = \int_{\{H=h\}} \left( \sum_{i=1}^k g_i \cdot \omega_{k+1-i} - \omega_{k+1} \right)$$

Remarque : la construction des  $g_i$ , dont la définition est donnée dans la preuve, est algorithmique.

Pour prouver la proposition, nous utilisons le résultat suivant.

**Lemme II.5.2** *Soit  $\omega$  une 1-forme différentielle analytique sur un voisinage  $U$  de 0 dans  $\mathbb{R}^2$  et soit  $H$  une fonction analytique de Morse admettant un minimum en 0 sur ce voisinage, noté  $U$ . Si :*

$$\int_{\{H=h\}} \omega \equiv 0$$

*alors il existe deux fonctions analytiques sur  $U$ ,  $g$  et  $R$ , telles que :  $\omega = g.dH + dR$ .*

Preuve du lemme : on peut supposer, quitte à faire un changement analytique de coordonnées, que  $H(x, y) = \frac{x^2+y^2}{2}$ . Pour des facilités techniques, on utilisera les expressions complexes : on pose  $z = \frac{x+\sqrt{-1}y}{2}$  et  $\bar{z} = \frac{x-\sqrt{-1}y}{2}$ . On définit alors la forme différentielle homogène de degré  $d$  par :

$$\omega_d = \sum_{i+j=d} (a_{ij} z^i \bar{z}^j dz + b_{ij} z^i \bar{z}^j d\bar{z})$$

où les  $a_{ij}$  et  $b_{ij}$  sont les coefficients du développement de  $\omega$ . Ainsi, on peut écrire :

$$\omega = \sum_{d=1}^{+\infty} \omega_d$$

L'hypothèse du lemme implique que l'intégrale de chacune des formes homogènes sur les niveaux de  $H$  est identiquement nulle. En effet, on a :

$$\int_{\{H=h\}} \sum_{d=1}^{+\infty} \omega_d = \sum_{d=1}^{+\infty} \int_{\{H=h\}} \omega_d \equiv 0.$$

Or chaque terme de la dernière série est un polynôme homogène de degré  $d+1$ . La série est identiquement nulle donc chaque terme est identiquement nul. D'après [Fr], on a :

$$\left( \int_{\{H=h\}} \omega_d \equiv 0 \right) \Leftrightarrow (\omega_d = g_{d-1}.dH + d(R_{d+1}))$$

où  $g_{d-1}$  et  $(R_{d+1})$  sont des polynomes homogènes de degrés respectifs :  $d-1$  et  $d+1$ .

On peut calculer les coefficients de  $g$  à l'aide des formules suivantes (voir [Fr]) :

$$g(z, \bar{z}) = \sum_{d=0}^{+\infty} \sum_{i+j=d} g_{ij} z^i \bar{z}^j$$

$$g_{ij} = \frac{(i+1)b_{i+1,j} - (j+1)a_{i,j+1}}{(i-j)} \quad \text{si } i \neq j$$

$$g_{ii} = 0$$

La série  $\sum_{d=1}^{+\infty} g_{d-1}$  est clairement convergente et on note  $g$  sa somme. On peut identifier la série convergente de  $\omega$  à la somme de série suivante :

$$\sum_{d=1}^{+\infty} g_{d-1}.dH + \sum_{d=1}^{+\infty} d(R_{d+1})$$

Dans cette somme, la première série converge, et la somme est formellement égale à une série convergente, donc la seconde série converge. Sa somme est notée  $dR$ . Par conséquent, on a :  $\omega = g.dH + dR$ .

Ceci termine la preuve du lemme.

Preuve de la proposition : on démontre le résultat par récurrence sur l'indice de la première intégrale de Melnikov non identiquement nulle.

La forme perturbée s'écrit :

$$\omega_\varepsilon = dH + \varepsilon\omega_1 + \varepsilon^2\omega_2 + o(\varepsilon^2)$$

La première intégrale de Melnikov est identiquement nulle si et seulement s'il existe deux fonctions analytiques au voisinage de 0 dans  $\mathbb{R}^2$ ,  $g_1$  et  $R_1$ , telles que  $\omega_1 = g_1.dH + d(R_1)$ . On en déduit l'égalité suivante :

$$(1 - \varepsilon g_1)\omega_\varepsilon = d(H + \varepsilon R_1) + \varepsilon^2(\omega_2 - g_1\omega_1) + o(\varepsilon^2)$$

D'où, en reparamétrant  $\Sigma$  par les niveaux de  $H + \varepsilon R_1$ , et en utilisant le lemme de Poincaré, on déduit le résultat de la proposition dans le cas où  $k$  vaut 1.

Faisons alors l'hypothèse de récurrence suivante : il existe  $g_1, g_2 \dots g_{k-1}$ ,  $k-1$  fonctions analytiques sur  $U$ , un voisinage de 0 dans  $\mathbb{R}^2$ , qui vérifient :

$$I_j(h) = \int_{\{H=h\}} \left( \sum_{i=1}^{j-1} g_i \omega_{j-1} - \omega_j \right)$$

$$I_j(h) \equiv 0$$

pour tout  $j$  appartenant à  $\{1, \dots, k\}$ .

En utilisant cette hypothèse pour  $j=k$ , et en appliquant le lemme, on obtient l'existence de deux fonctions analytiques  $g_k$  et  $R_k$ , analytiques sur  $U$ , telles que :

$$-\left( \sum_{i=1}^{k-1} g_i \cdot \omega_{k-i} \right) + \omega_k = g_k \cdot dH + dR_k$$

$$\text{Donc } \omega_k - g_k \cdot dH = \sum_{i=1}^{k-1} g_i \cdot \omega_{k-i} + dR_k$$

Un calcul simple montre que :

$$\left( 1 - \sum_{i=1}^k g_i \cdot \varepsilon^i \right) \omega_\varepsilon = d(H + \sum_{i=1}^k \varepsilon^i R_i) + \varepsilon^{k+1} (\omega_{k+1} - \sum_{i=1}^k g_i \cdot \omega_{k+1-i}) + o(\varepsilon^{k+1}).$$

Il suffit alors de reparamétriser  $\Sigma$  pour en déduire le résultat, ce qui termine la preuve de la proposition.

Remarque : nous n'avons pas eu besoin de cette proposition dans le troisième paragraphe, bien que dans ce cas  $I_1(h, 0) \equiv 0$ , parce que dans notre exemple la fonction  $g$  du lemme II.5.2 était évidente à trouver. L'intérêt de cette proposition réside essentiellement dans le fait qu'elle présente un algorithme, qui peut être programmé sur un ordinateur.

Nous concluons ce chapitre en insistant sur le fait que le modèle (II.1) est à prendre comme un exemple où l'approximation qui consiste à remplacer les fréquences par leur valeur d'équilibre n'est pas bonne : il faut nécessairement développer la dynamique globale sur la variété centrale. Nous signalons également que l'ensemble des champs de vecteurs du plan qui sont structurellement stables est dense dans l'espace des champs de vecteurs muni d'une topologie usuelle (la topologie de Whitney). En d'autres termes, pour la plus grande partie des modèles à deux populations, les techniques utilisées dans ce chapitre



servent peu. Cependant, elles deviennent plus courantes lorsqu'on étudie plus de deux populations.

æ

### CHAPITRE III

#### EXEMPLES D'APPLICATIONS

Dans ce chapitre, on applique les méthodes décrites dans le premier chapitre à divers problèmes d'écologie. Tous les problèmes que l'on considère ont pour dénominateur commun l'hétérogénéité, mais celle-ci est considérée dans plusieurs contextes.

Dans le premier paragraphe, on s'intéresse à la croissance d'une population isolée, c'est-à-dire en l'absence d'autres populations qui pourraient interagir avec elle d'une manière quelconque (mutualisme, compétition, prédation, parasitisme...). On montre par exemple que si l'espèce dispose de deux milieux différents sur lesquels elle peut migrer, en supposant que l'un des milieux est très favorable (croissance exponentielle) et que l'autre est très défavorable (décroissance exponentielle), alors les migrations peuvent engendrer une croissance logistique pour la population globale.

Le second paragraphe est consacré aux interactions de type compétition entre deux espèces, pour une même ressource. Supposons que l'on crée un milieu en laboratoire sur lequel les deux espèces sont en compétition, de telle sorte que la compétition soit défavorable à l'espèce 1. Supposons également que la même expérience soit faite avec un milieu aux caractéristiques différentes, de telle sorte que l'espèce 2 disparaisse. Il est alors logique de penser que des migrations adaptées entre les deux milieux expérimentaux précédents, vont conduire à la coexistence des deux espèces. Une façon de raisonner consiste à dire que lorsque l'espèce 1 a presque disparu sur le milieu 1, alors elle migre sur le milieu 2 qui lui est plus favorable, de sorte que finalement les deux espèces se partagent les ressources. Mais si le deuxième milieu est également défavorable à l'espèce 1, c'est-à-dire que sur les deux milieux séparément l'espèce 1 disparaît, on peut penser que l'espèce 1 est condamnée. Nous allons montrer que les migrations entre les deux milieux peuvent suffire à conduire à la coexistence des deux espèces, c'est-à-dire que l'hétérogénéité du milieu amène une certaine stabilité.

Le troisième paragraphe est consacré aux modèles de prédation. Il est composé de trois

parties distinctes. Dans la première nous appliquons la méthode d'agrégation dans le cas d'un équilibre à l'étude des réponses fonctionnelles : dans un modèle de prédation décrite par des équations différentielles ordinaires, il y a une fonction qui caractérise le nombre de proies mangées par prédateur et par unité de temps à chaque instant. Cette fonction s'appelle *réponse fonctionnelle*, elle traduit la réponse de la densité de la proie en présence du prédateur. Dans la seconde partie, on montre comment la dynamique rapide peut provoquer des bifurcations de la dynamique globale, même lorsque celle-ci est généralement structurellement stable au premier ordre en  $\varepsilon$ . Dans la troisième partie, on utilise la deuxième méthode d'agrégation pour modéliser un système prédateur-proie aquatique. Le prédateur et la proie vivent en milieu aquatique et migrent de façon périodique et rapide dans la colonne d'eau.

### III.1 Croissance d'une population

#### III.1.1 Croissance logistique

Le modèle classique de croissance logistique, proposé par Verhulst en 1838 pour donner une formulation mathématique de "*Essay on the Principle of population*" de Thomas Malthus (1798) (voir [Be]), se met généralement sous la forme suivante :

$$(III.1) \quad \frac{dn}{dt} = an\left(1 - \frac{n}{K}\right)$$

Le paramètre  $a$  est le taux de croissance maximale (natalité moins mortalité),  $K$  est la capacité limite du milieu. Lorsque  $K$  est élevé, par exemple dans le cas de ressources abondantes, la croissance est quasi-exponentielle. Ce modèle décrit essentiellement le fait que la population entre en compétition avec elle-même (compétition *intra-spécifique*), lorsque les ressources sont insuffisantes. Nous allons montrer dans un premier temps que ce type de croissance logistique peut s'interpréter de différentes façons. Supposons que l'espèce puisse migrer sur deux milieux de telle sorte que sur le premier milieu (milieu 1), elle ait une croissance exponentielle (natalité supérieure à la mortalité), alors que le deuxième milieu (milieu 2) lui est défavorable (natalité inférieure à la mortalité) : elle y décroît exponentiellement. Supposons également que les migrations soient rapides par rapport à la croissance ou à la décroissance de la population; par exemple, on considère une population qui migre plusieurs fois par jour, alors que l'effet de sa croissance devient sensible au bout

de quelques semaines. Dans ce cas, on propose le modèle suivant :

$$(III.2) \quad \begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} &= k_{12}n_2 - k_{21}n_1 + \varepsilon r_1 n_1 \\ \frac{dn_2}{d\tau} &= k_{21}n_1 - k_{12}n_2 - \varepsilon r_2 n_2 \end{cases}$$

où  $k_{ij}$  désigne le passage du milieu  $j$  vers le milieu  $i$ ,  $n_i$  désigne la densité sur le milieu  $i = 1$  ou  $2$ ,  $r_i$  désigne le taux de croissance (c'est-à-dire qu'il donne une mesure de la différence entre la natalité et la mortalité), il est positif sur le milieu 1 et négatif sur le milieu 2. Notons  $n$  la densité globale,  $n = n_1 + n_2$ , et définissons les fréquences de population par  $u_i = \frac{n_i}{n}$ . On peut alors écrire la variation totale de population :

$$(III.3) \quad \frac{dn}{d\tau} = \varepsilon(r_1 u_1 - r_2 u_2)n$$

Si les taux de passage  $k_{ij}$  sont non nuls simultanément (le contraire n'aurait aucun intérêt), alors les fréquences tendent rapidement vers un équilibre hyperboliquement stable, que l'on note  $(U_1, U_2)$ . En effectuant le changement d'échelle de temps  $t = \varepsilon \cdot \tau$ , le système (III.3) s'écrit :

$$(III.4) \quad \frac{dn}{dt} = (r_1 U_1 - r_2 U_2)n + O(\varepsilon)$$

Si la partie principale (obtenue en posant  $\varepsilon = 0$  dans (III.4)) est structurellement stable, alors le système (III.4) est topologiquement équivalent à sa partie principale, c'est-à-dire que d'un point de vue qualitatif, on peut oublier la perturbation.

Considérons les taux de passage suivant :

$$(III.5) \quad \begin{cases} k_{21} &= \frac{r}{K} \cdot n + r_1 - r \\ k_{12} &= r_2 + r - \frac{r}{K} \cdot n \end{cases}$$

avec l'hypothèse  $(H_1)$   $r_1 \geq r$ , que nous justifierons plus loin. Dans ce cas,  $k_{21}$  est positif pour tout  $n \geq 0$ , et  $k_{12}$  est positif pour tout  $n \leq n_s = (1 + \frac{r_2}{r}) \cdot K$ . Lorsque  $n$  ne satisfait pas cette dernière hypothèse, on suppose que  $k_{12} = 0$ , de sorte que les taux de passage sont continus, ainsi que les fréquences d'équilibre. On peut interpréter ces taux de passage de la façon suivante : si la densité de population augmente mais reste inférieure

au seuil  $n_s$ , les individus migrent de plus en plus vers le milieu 2, qui leur est défavorable. Lorsque la densité atteint le seuil  $n_s$ , tous les individus vont sur le milieu 2 et ne reviennent vers le milieu 1 que lorsque la densité globale redescend en dessous du seuil  $n_s$ ; cependant nous verrons que ce cas ne peut arriver que si l'on introduit des individus.

Déterminons les fréquences d'équilibre. Elles sont solutions de :

$$\begin{cases} k_{12}U_2 - k_{21}U_1 = 0 \\ U_1 + U_2 = 1 \end{cases}$$

ce qui est équivalent à :

$$(III.6) \quad \begin{cases} U_1 = \frac{k_{12}}{k_{12} + k_{21}} = \frac{r_2 + r(1 - x/K)}{r_1 + r_2} \\ U_2 = \frac{k_{21}}{k_{12} + k_{21}} = 1 - \frac{r_2 + r(1 - x/K)}{r_1 + r_2} \end{cases}$$

si  $n \leq n_s$ . Dans le cas contraire, on a  $U_1 = 0$  et  $U_2 = 1$ . L'équation (III.4) devient alors :

$$(III.7) \quad \frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right)$$

On obtient donc une croissance logistique. C'est un système structurellement stable, donc on peut négliger la perturbation d'un point de vue qualitatif. L'hypothèse ( $H_1$ ) a bien un sens : elle signifie que le taux de croissance global est inférieur au taux de croissance sur le milieu favorable. Notre modèle est donc bien adapté pour montrer comment la logistique peut provenir de l'hétérogénéité du milieu. Remarquons tout de même que les taux de passage choisis ne sont peut être pas réalistes : le but de ce premier exemple est de montrer que la croissance logistique peut s'obtenir à partir de la migration entre différents milieux sur lesquels la croissance est exponentielle. D'autres exemples de migrations donnent une dynamique de type logistique, en particulier :

$$\begin{cases} k_{12} = \alpha \\ k_{21} = \beta n \end{cases}$$

Ces taux de passage donnent une équation différentielle qui est le produit de celle de croissance logistique par une fonction positive, donc les trajectoires solutions sont les mêmes. Nous terminons avec ces deux exemples en remarquant que dans les deux cas, ce sont les densités globales qui interviennent dans la migration, au lieu des densités locales. Tout d'abord, signalons que la migration étant rapide, les individus ont rapidement

une connaissance des densités globales des populations, celles-ci peuvent donc avoir une influence sur les migrations. Cependant, il est légitime de penser que des taux de passage dépendants de ces densités globales et des densités locales également, seraient plus réalistes. Nous ne traitons pas cette situation dans cette partie car les calculs sont un peu plus compliqués et n'apporteraient des résultats supplémentaires que si les taux de passage étaient réalistes. Il serait donc intéressant d'avoir des taux de passages expérimentaux, et de déterminer à partir de ceux-ci la dynamique globale.

Par ailleurs, nous avons montré ci-dessus que la croissance logistique pouvait être la conséquence de l'hétérogénéité spatiale. Or, sur un milieu quasiment homogène, une population peut avoir une croissance logistique. C'est pourquoi nous proposons maintenant un mécanisme de croissance logistique fondé sur le changement de comportement de l'individu et non sur l'hétérogénéité du milieu : on considère une population sur un milieu quasiment homogène. Supposons que plus les individus sont nombreux sur le site, plus ils passent de temps à chercher des ressources, et moins ils passent de temps à se reproduire. On considère alors que la sous-population des individus qui cherchent des ressources a une croissance négative : il semble évident qu'une population dont les individus n'ont pour unique activité que la recherche de ressources est condamnée à disparaître. On subdivise alors la population en deux sous-populations qui correspondent aux diverses activités. L'activité 2 est la recherche de ressources et on met dans la sous-population 1 l'ensemble des autres activités (se nourrir, s'occuper des petits, etc...). On suppose également que chaque individu peut changer plusieurs fois d'activité dans la journée, mais que la croissance de la population globale est en moyenne de l'ordre de plusieurs semaines. Sous ces hypothèses, on propose le modèle (I.2), qui nous l'avons vu, donne une croissance logistique.

### III.1.2 Croissance logistique avec seuil

Dans [EK], les auteurs proposent un modèle de croissance d'une population qui suit une logistique si la densité initiale de population est suffisante, et qui s'éteint dans le cas où la densité initiale est inférieure à un certain seuil. Ce modèle est le suivant :

$$(III.8) \quad \frac{dn}{dt} = r \cdot n \cdot (K - n)(n - M) \text{ où } K > M$$

$K$  est la capacité limite de la population, c'est-à-dire que si la densité initiale est supérieure à  $K$ , alors elle décroît, si la densité initiale est entre  $M$  et  $K$  alors elle croît vers la valeur  $K$ , et si la densité initiale est inférieure à  $M$  alors elle décroît vers 0.

Considérons une population qui puisse migrer sur deux milieux, de manière rapide comme dans les exemples précédents. On suppose également que le milieu 1 est favorable

alors que le milieu 2 est défavorable. On propose alors un modèle du type (III.2), avec des taux de passage différents. On considère dans cet exemple, les taux de passage suivant :

$$(III.9) \quad \begin{cases} k_{21} &= r_1 + r(K - n)(M - n) \\ k_{12} &= r_2 - r(K - n)(M - n) \end{cases}$$

où les constantes  $K$ ,  $M$  et  $r$ , vérifient les hypothèses :

$$(H_2) : K > M, \frac{r_2}{KM} \leq r \leq \frac{4r_1}{(K - M)^2}$$

Les hypothèses  $(H_2)$  impliquent que l'équation  $k_{12} = 0$  a une solution positive et une solution négative. On note  $n_s$  la solution positive. Avec ces hypothèses et notations,  $k_{21}$  est toujours strictement positif, alors que  $k_{12}$  n'est positif que si  $n \leq n_s$ . On pose alors  $k_{12} = 0$  si  $n > n_s$ , ce qui implique que les taux de passage sont continus et toujours positifs. Interprétons ces taux de passage. Si la densité initiale est inférieure à  $M$  mais qu'elle est de plus en plus élevée, alors  $k_{21}$  augmente, c'est-à-dire que les individus ont tendance à migrer vers le milieu défavorable. Si la densité initiale passe la valeur  $M$  mais reste inférieure à la valeur  $K$  alors les individus auront tendance à migrer vers le milieu favorable. Enfin, si la densité initiale devient supérieure à  $K$ , plus elle est élevée et plus les individus auront tendance à revenir sur le milieu défavorable.

Les conditions d'existence de fréquences d'équilibre sont satisfaites, et un simple calcul donne le système suivant :

$$(III.11) \quad \begin{cases} U_1 &= \frac{k_{12}}{k_{12} + k_{21}} = \frac{r_2 + r(K - x)(x - M)}{r_1 + r_2} \\ U_2 &= \frac{k_{21}}{k_{12} + k_{21}} = 1 - \frac{r_2 + r(K - x)(x - M)}{r_1 + r_2} \end{cases}$$

En remplaçant les fréquences d'équilibre dans le système (III.4), on obtient le modèle de croissance logistique avec seuil (III.8), qui est structurellement stable, et on peut là encore oublier la perturbation, d'un point de vue qualitatif.

Il est également possible d'interpréter ce résultat en terme de changements d'activités, en supposant que si la densité initiale est trop faible, l'activité essentielle des individus est la recherche d'un partenaire pour la reproduction par exemple, et donc la croissance est négative. Si la densité initiale est supérieure à  $M$ , on se retrouve dans le cas du premier exemple : nous obtenons une croissance logistique.

Signalons à nouveau que dans cette partie, les taux de passage ne dépendent que des densités globales. Les mêmes remarques que dans le cadre de l'équation logistique sont valables ici.

## III.2 - La compétition

Au cours de la compétition entre deux espèces, il y a généralement deux scénarii possibles : soit l'une des deux espèces disparaît (compétition forte), soit les deux espèces coexistent, en général à densités constantes (compétition faible). Le modèle classique de Lotka-Volterra, sur lequel nous proposons un rappel dans le paragraphe suivant, permet de décrire assez simplement les deux cas précédents, en tenant compte de la compétition intra-spécifique et de la compétition inter-spécifique. Un inconvénient majeur de ce modèle est que les paramètres qu'il contient sont des constantes. On peut les déterminer par des méthodes statistiques par exemple, en fonction du milieu. Ils sont alors fixés pour un milieu donné. Ainsi le modèle classique de Lotka-Volterra de compétition, ne prend pas en compte l'hétérogénéité du milieu et des comportements des individus.

Ce paragraphe est composé de trois sous-paragrapes. Dans le premier, nous faisons un bref rappel sur le modèle classique de Lotka-Volterra. Dans le second nous proposons un modèle construit à partir du modèle de Lotka-Volterra, et dans lequel on ajoute l'hétérogénéité du milieu et des comportements, nous décrivons ce modèle et nous l'étudions. Le troisième sous-paragraphe est consacré à la mise en évidence des effets de l'hétérogénéité spatiale ou comportementale. On traite respectivement les cas où les migrations sont constantes, ratio-dépendantes et densités-dépendantes. Le dernier exemple est la construction, à partir du modèle de Lotka-Volterra sur deux milieux, d'un modèle de compétition qui présente deux équilibres stables dans le quadrant positif. Il y a alors deux points de coexistence : un point à basses densités, un point à hautes densités.

### III.2.1 - Rappels sur le modèle de Lotka-Volterra

Ce modèle a été développé sur la base de la croissance logistique. Le terme de compétition est quadratique, ce qui signifie que son effet est proportionnel au nombre de rencontres. Les équations sont données par le système suivant :

$$(III.12) \quad \begin{cases} \dot{x} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} - \frac{b_1}{K_1} y\right) \\ \dot{y} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2} - \frac{b_2}{K_2} x\right) \end{cases}$$

Il y a quatre portraits de phases possibles (à équivalence topologique près).

i)  $\frac{1}{K_1} < \frac{b_2}{K_2}$  et  $\frac{1}{K_2} > \frac{b_1}{K_1}$  : dans ce cas, l'espèce 1 élimine l'espèce 2. Il n'y a pas d'équilibre dans le quadrant positif. La compétition inter-spécifique de l'espèce 2 sur l'espèce 1 a un effet inférieur à celui de la compétition intra-spécifique de l'espèce 2. La

compétition inter-spécifique de l'espèce 1 sur l'espèce 2 est supérieure à la compétition intra-spécifique de l'espèce 1. Par conséquent, l'espèce 2 subit une forte compétition inter-spécifique et finit par disparaître.

ii)  $\frac{1}{K_1} > \frac{b_2}{K_2}$  et  $\frac{1}{K_2} < \frac{b_1}{K_1}$  : dans ce cas, l'espèce 2 élimine l'espèce 1. Il n'y a pas d'équilibre dans le quadrant positif. Le mécanisme est le même que celui décrit précédemment.

iii)  $\frac{1}{K_1} < \frac{b_2}{K_2}$  et  $\frac{1}{K_2} < \frac{b_1}{K_1}$  : dans ce cas, l'une des deux espèces disparaît, selon les conditions initiales. Il y a un équilibre instable dans le quadrant positif : c'est un point selle. Pour les deux espèces, la compétition inter-spécifique exerce une forte pression, et, en gros, l'espèce la plus importante initialement, résiste jusqu'à l'extinction de l'autre espèce.

iv)  $\frac{1}{K_1} > \frac{b_2}{K_2}$  et  $\frac{1}{K_2} > \frac{b_1}{K_1}$  : dans ce cas, les deux espèces coexistent. Il y a un équilibre stable dans le quadrant positif qui est tout entier le bassin d'attraction. Pour les deux espèces, la compétition inter-spécifique exerce une faible pression.

Il est intéressant de faire le changement de coordonnées suivant :

$$(III.13) \quad \begin{cases} X &= \frac{x}{K_1} \\ Y &= \frac{y}{K_2} \end{cases}$$

qui permet une étude plus facile du modèle. En effet, dans ces nouvelles coordonnées, le modèle s'écrit :

$$(III.14) \quad \begin{cases} \dot{x} &= r_1 X(1 - X - c_1 \cdot Y) \\ \dot{y} &= r_2 Y(1 - Y - c_2 \cdot X) \end{cases}$$

avec  $c_i = \frac{b_i K_j}{K_i}$ , pour  $j \neq i$ .

Le cas i) correspond donc à  $c_1 < 1$  et  $c_2 > 1$ , le cas ii) correspond à  $c_1 > 1$  et  $c_2 < 1$ , le cas iii) correspond à  $c_i > 1$ , pour  $i=1,2$ , et le cas iv) correspond à  $c_i < 1$ , pour  $i=1,2$ . Cette transformation s'appelle la *renormalisation* du modèle de compétition.

Nous ne nous attarderons pas plus sur ce modèle qui est bien connu et dont l'analyse est dans [Mu] par exemple. Nous proposons maintenant un modèle qui tient compte des hétérogénéités.

### III.2.2 - Présentation du modèle et réduction

Comme précédemment, on considère des populations que nous subdivisons pour pren-



dre en compte l'hétérogénéité. Nous proposons le modèle complet suivant :

$$(III.15) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{d\tau} = k_{12}^1 x_2 - k_{21}^1 x_1 + \varepsilon r_1 x_1 (1 - x_1 - c_{11} y_1) \\ \frac{dx_2}{d\tau} = k_{21}^1 x_1 - k_{12}^1 x_2 + \varepsilon r_1 x_2 (1 - x_2 - c_{12} y_2) \\ \frac{dy_1}{d\tau} = k_{12}^2 y_2 - k_{21}^2 y_1 + \varepsilon r_2 y_1 (1 - y_1 - c_{21} x_1) \\ \frac{dy_2}{d\tau} = k_{21}^2 y_1 - k_{12}^2 y_2 + \varepsilon r_2 y_2 (1 - y_2 - c_{22} x_2) \end{array} \right.$$

où  $x_i$  et  $y_i$  désignent les densités des espèces 1 et 2 respectivement sur les sites 1 et 2. On a supposé dans ce modèle, où l'hétérogénéité considérée est spatiale, qu'un individu sur le milieu 1 n'interagit pas avec un individu du milieu 2.

On note  $x$  la densité totale de la population 1,  $y$  celle de la population 2,  $u_i = \frac{x_i}{x}$  et  $v_i = \frac{y_i}{y}$  les fréquences de sous-populations sur chaque site. Supposons que la partie rapide (donnée par (III.15) et  $\varepsilon = 0$ ) admette un équilibre hyperbolique en fréquence, que nous noterons  $(U_1, U_2, V_1, V_2)$ . D'après le théorème de Variété Centrale, on a :

$$(III.16) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} - \frac{b_1}{K_1} y\right) + O(\varepsilon) \\ \frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2} - \frac{b_2}{K_2} x\right) + O(\varepsilon) \end{array} \right.$$

où les paramètres sont donnés par le système suivant :

$$(III.17) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{K_1} = (U_1)^2 + (U_2)^2 \\ \frac{1}{K_2} = (V_1)^2 + (V_2)^2 \\ \frac{b_1}{K_1} = c_{11} U_1 V_1 + c_{12} U_2 V_2 \\ \frac{b_2}{K_2} = c_{21} U_1 V_1 + c_{22} U_2 V_2 \end{array} \right.$$

et  $t = \varepsilon \tau$ .

Il est évident que lorsque les taux de passage du système (III.15) sont constants, c'est-à-dire lorsque la dynamique rapide est linéaire alors les fréquences d'équilibre, qui sont des fonctions de ces taux de passage, sont constantes. Il en résulte que la dynamique globale (donnée par le système (III.16)) est structurellement identique à la dynamique lente, c'est-à-dire celle qui existe sur chaque site séparément. Par conséquent, dans ce cas particulier, notre modèle n'est rien de plus qu'un modèle de Lotka-Volterra dont les

paramètres dépendent de la migration. Les taux de passage peuvent aussi dépendre des fréquences (nous verrons le sens biologique qu'il faut donner à cette hypothèse théorique), on peut imaginer qu'il y ait plusieurs fréquences d'équilibre stables. Dans ce cas, les conditions initiales de répartition des espèces sur chaque milieu auront une importance fondamentale sur la dynamique globale des populations. Enfin, il est possible que les taux de passage dépendent des densités totales comme nous l'avons vu pour les modèles de croissance d'une population. C'est pour cette raison que nous n'effectuons pas a priori de renormalisation du modèle sur la variété centrale, les coefficients qui apparaissent dans ce modèle ne sont pas systématiquement des constantes. Dans le paragraphe qui suit nous montrons les conséquences de chacun de ces cas sur la dynamique globale.

æ

### III.2.3 - Effets de la migration

#### Migrations aléatoires

Considérons un système de deux populations en compétition, pouvant migrer chacune sur deux sites, tels que sur chacun pris séparément, les deux espèces peuvent coexister. Dans cet exemple, on suppose que les migrations sont aléatoires, c'est-à-dire que les taux de passage sont constants et par conséquent les fréquences d'équilibre sont constantes. L'hypothèse de coexistence se traduit par le fait que les coefficients  $c_{ij}$  sont strictement inférieurs à 1. Pour avoir la coexistence avec les migrations, il faut et il suffit d'avoir les conditions suivantes :

$$(III.18) \quad \begin{cases} (U_1)^2 + (U_2)^2 > c_{21}U_1V_1 + c_{22}U_2V_2 \\ (V_1)^2 + (V_2)^2 > c_{11}U_1V_1 + c_{12}U_2V_2 \end{cases}$$

Or, même lorsque  $c_{ij} < 1$  pour tout  $(i, j)$ , le système (III.18) n'est pas toujours vérifié. La preuve en est l'exemple numérique suivant :

$$(III.19) \quad \begin{cases} c_{11} = 0.1 \\ c_{21} = 0.9 \\ c_{12} = 0.2 \\ c_{22} = 0.9 \end{cases}$$

avec les taux de passages constants suivants :

$$(III.20) \quad \begin{cases} k_{12}^1 = 3 \\ k_{21}^1 = 1 \\ k_{12}^2 = 0.9 \\ k_{21}^2 = 1 \end{cases}$$

Ces taux de passage donnent une dynamique rapide avec une fréquence d'équilibre pour chaque espèce. Les fréquences d'équilibre sont hyperboliquement stables et leur valeur est :

$$(U_1, U_2) = (0.75, 0.25)$$

pour la population 1, et :

$$(V_1, V_2) = (0.9, 0.1)$$

pour la population 2.

En utilisant les résultats rappelés dans le paragraphe III.2.1, appliqués à ces paramètres, on en conclut que si les deux espèces sont complètement sur le site 1, sans migration, alors elles coexistent; on conclut de même si elles sont toutes les deux complètement sur le site 2, sans migration. Dès lors que les migrations interviennent, les résultats sont modifiés. En effet, un simple calcul consistant à remplacer dans (III.18), les paramètres par leur valeur, montre que la première inégalité de (III.18) est inversée, ce qui signifie l'extinction de l'espèce 2. Ainsi, si lors d'expérience en laboratoire, on crée un milieu du même type que le milieu 1, on constate que les deux espèces coexistent, et si on crée un milieu semblable au milieu 2, on aboutit aux mêmes conclusions. Mais en milieu naturel, qui est une combinaison des différents milieux homogènes, il peut y avoir extinction de l'une des deux espèces.

D'autre part, si on considère l'exemple numérique précédent, en inversant les taux de migrations de l'espèce 1, alors les fréquences d'équilibre sont inversées. Dans ce cas, le même petit calcul que précédemment montre que les deux espèces peuvent coexister, même avec les migrations.

Sur le même principe, on peut avoir deux espèces en compétition sur un milieu supposé homogène (en laboratoire, par exemple) tel que l'espèce 1 disparaît. Sur un deuxième milieu supposé homogène également, mais différent du premier, la compétition entre les deux espèces conduit encore à l'extinction de l'espèce 1. Il semble alors évident que l'espèce 1 va disparaître, puisque tous les milieux lui sont défavorables. Pourtant, si les deux espèces peuvent migrer rapidement entre les deux milieux, alors il peut y avoir coexistence. En effet, l'extinction de l'espèce 1 sur chaque milieu séparément se traduit par :

$$c_{11} > 1, c_{12} > 1, c_{21} < 1, c_{22} < 1$$

Or ces conditions ne sont pas incompatibles avec le système (III.18), qui assure la coexistence avec les migrations. La preuve en est l'exemple numérique suivant :

$$(III.21) \quad \begin{cases} c_{11} & = & 1.2 \\ c_{12} & = & 1.1 \\ c_{21} & = & 0.5 \\ c_{22} & = & 0.6 \end{cases}$$

avec les migrations aléatoires suivantes :

$$(III.22) \quad \begin{cases} k_{12}^1 & = & 0.9 \\ k_{21}^1 & = & 0.1 \\ k_{12}^2 & = & 0.1 \\ k_{21}^2 & = & 0.9 \end{cases}$$

Ces taux de passage donnent les fréquences d'équilibre suivantes :  $(U_1, U_2) = (0.9, 0.1)$  et  $(V_1, V_2) = (0.1, 0.9)$ , c'est-à-dire que les deux espèces se partagent pratiquement l'espace, c'est-à-dire les ressources, et un simple calcul permet de voir que le système (III.7) est vérifié, c'est-à-dire qu'il y a coexistence.

### Migrations ratio-dépendantes

Dans cette partie, on utilise des taux de passage ratio-dépendants, c'est-à-dire qui dépendent de la proportion des sous-populations sur les sites : si un individu d'une espèce dominée au cours d'une compétition arrive sur un milieu où l'espèce dominatrice est plus abondante que dans le milieu d'où elle vient, alors elle peut avoir tendance à retourner dans le premier milieu. Dans cette situation, la migration dépend de la proportion des espèces sur chaque milieu. Il y a d'autres exemples possibles. Nous en donnons un.

Considérons deux populations sur deux milieux différents, de telle sorte que l'espèce 2 migre aléatoirement, alors que l'espèce 1 a une migration donnée par les taux de passage suivants :

$$(III.23) \quad \begin{cases} k_{12}^1 & = & C^{te} = \delta \\ k_{21}^1 & = & (u_1)^2 - \alpha \cdot u_1 + \beta \end{cases}$$

Les fréquences d'équilibre sont alors solutions de :

$$(III.24) \quad \begin{cases} U_1^3 - \alpha \cdot U_1^2 + (\delta + \beta)U_1 + \delta & = & 0 \\ U_2 & = & 1 - U_1 \end{cases}$$

Il est clair que la première équation de (III.24) peut avoir trois solutions, dont deux stables et une instable. Dans ce cas, la répartition initiale des populations sur les deux milieux aura une grande importance. En effet, on a vu dans le sous paragraphe précédent, que les fréquences d'équilibre jouaient un rôle déterminant sur la dynamique globale. Illustrons ceci par l'exemple suivant :

$$(III.25) \quad \begin{cases} \delta & = & \frac{3}{32} \\ \alpha & = & \frac{3}{2} \\ \beta & = & \frac{19}{2} \end{cases}$$

qui correspond à un scénario que nous décrivons ci-après. Si initialement la proportion d'espèce 1 sur le milieu 1 est plus élevée que sur le milieu 2, les individus de cette espèce ont tendance à rester sur le milieu 1. Par contre, si la proportion initiale d'espèce 1 est plus élevée sur le milieu 2 que sur le milieu 1, les individus de cette espèce ont tendance à aller sur le milieu 2. En résumé, les individus ont un comportement aggrégatif indépendant du milieu.

Dans cet exemple, les fréquences d'équilibre sont au nombre de trois pour l'espèce 1, avec deux équilibres stables qui sont  $(U_1, U_2) = (0.25, 0.75)$  et  $(U_1, U_2) = (0.75, 0.25)$ , et un équilibre instable qui est  $(U_1, U_2) = (0.5, 0.5)$ . Si les taux de passage de l'espèce 2 sont tels que  $(V_1, V_2) = (0.9, 0.1)$ , et les  $c_{ij}$  sont ceux de (III.19), comme dans le sous-paragraphe précédent, on en conclut que si initialement, la proportion d'individus de l'espèce 1 est plus importante sur le milieu 1 alors l'espèce 2 disparaît. Mais si initialement, la proportion d'individus de l'espèce 1 est plus importante sur le milieu 2 alors il y a coexistence. On voit donc bien comment intervient la répartition initiale des populations sur chaque milieu dans la dynamique globale.

### Migrations densité-dépendantes

Dans ce sous-paragraphe, on montre l'influence de la densité-dépendance des taux de passage, c'est-à-dire de la dépendance des taux de passage par rapport aux densités totales. Nous rappelons que ceci sous-entend que les individus qui migrent ont une connaissance des densités globales, ce que l'on peut admettre puisqu'on suppose que les migrations sont rapides, et par conséquent que les individus peuvent rapidement avoir une connaissance régulière des différents milieux, et finalement des densités globales. On suppose également que chaque milieu est quasiment homogène, c'est-à-dire que la compétition peut y être modélisée par un système de Lotka-Volterra.

On considère deux populations qui sont en compétition et qui peuvent migrer rapidement sur deux milieux, de telle sorte que les fréquences arrivent à un équilibre. Si les taux de passage sont densité-dépendants, il en est de même pour les fréquences d'équilibre, et donc pour les paramètres qui sont définis par (III.6). On obtient donc un modèle qui n'est plus semblable au modèle de Lotka-Volterra.

A partir de ces hypothèses, on montre comment les migrations peuvent conduire à un double équilibre dans le quadrant positif. Ceci signifie une coexistence à basses densités, et une coexistence à haute densités.

Pour les deux populations en compétition, on propose un modèle du type (III.15). Les migrations de l'espèce 2 sont supposées constantes, de sorte que les fréquences d'équilibre

$(V_1, V_2)$  sont constantes. Quelles que soient les migrations de l'espèce 1, on obtient un modèle réduit du type (III.16), où le paramètre  $K_2$  est constant et ne dépend que des fréquences d'équilibre de l'espèce 2, ainsi que l'indique son expression dans (III.17). On suppose également que les coefficients  $c_{ij}$  vérifient :

$$(III.26) \quad \left\{ \begin{array}{l} 0 < c_{11} < \frac{1}{V_1 \cdot K_2} \\ 0 < c_{21} < \frac{1}{V_1} \\ 0 < c_{12} < \frac{1}{V_2 \cdot K_2} \\ 0 < c_{22} < \frac{1}{V_2} \end{array} \right.$$

Avec ces hypothèses, si  $c_{11} \cdot V_1 > c_{12} \cdot V_2$  et  $c_{21} \cdot V_1 < c_{22} \cdot V_2$ , alors on a la double inégalité suivante :

$$(III.27) \quad 0 < \frac{K_2 c_{11} V_1 - 1}{K_2 c_{21} V_1 - 1} < \frac{k_2 c_{12} V_2 - 1}{K_2 c_{22} V_2 - 1}$$

On peut alors supposer qu'il existe deux réels  $\bar{x}$  et  $\tilde{x}$  tels que :

$$(III.28) \quad 0 < \frac{K_2 c_{11} V_1 - 1}{K_2 c_{21} V_1 - 1} < \bar{x} < \tilde{x} < \frac{k_2 c_{12} V_2 - 1}{K_2 c_{22} V_2 - 1}$$

Soient les taux de passage de l'espèce 1 définis par :

$$(III.29) \quad \left\{ \begin{array}{lll} k_{12}^1 & = & C^{te} = \alpha \\ k_{21}^1 & = & C^{te} = \beta \text{ si } x \leq \bar{x} \\ k_{21}^1 & = & \beta + k \cdot e^{\left(\frac{1}{\bar{x}-x}\right)} \text{ si } x > \bar{x} \end{array} \right.$$

Ainsi définis, les taux de passage sont  $\mathcal{C}^\infty$ . Les paramètres  $\alpha, \beta, k$  et  $c$  sont supposés vérifier la double inégalité :

$$(III.30) \quad \beta \ll \alpha \ll \beta + k \exp\left(\frac{c}{\bar{x} - x}\right)$$

où la deuxième inégalité n'est valable que si  $x > \bar{x}$ . Avec ces hypothèses, que nous interprétons plus loin, le modèle réduit peut présenter au moins deux équilibres, à des densités différentes. Nous le démontrons après avoir introduit une dernière notation.

Soient  $\eta_1 = \frac{\beta}{\alpha}$  et  $\eta_2(x) = \frac{\alpha}{\beta + k \exp(\frac{c}{\bar{x}-x})}$ .

Remarquons que si  $x > \tilde{x}$  alors on a  $\eta_2(x) < \eta_2(\tilde{x}) = \eta_2$ .

Il y a deux cas distincts :

i )  $x < \bar{x}$  : dans ce cas,  $k_{21}^1 = \beta$  et par conséquent les fréquences d'équilibre de l'espèce 1 sont données par les expressions :

$$(III.31) \quad \begin{cases} U_1 &= \frac{\alpha}{\alpha + \beta} = 1 - O(\eta_1) \\ U_2 &= 1 - U_1 = O(\eta_1) \end{cases}$$

Le système (III.17) nous permet de calculer les paramètres du modèle réduit, qui est du type (III.16). Leur expression est :

$$(III.32) \quad \begin{cases} \frac{1}{K_1} &= 1 + O(\eta_1) \\ \frac{1}{K_2} &= (V_1)^2 + (V_2)^2 \\ \frac{b_1}{K_1} &= c_{11}V_1 + O(\eta_1) \\ \frac{b_2}{K_2} &= c_{21}V_1 + O(\eta_1) \end{cases}$$

Il en découle que l'expression du champ  $X$  sur la variété centrale est défini par :

$$(III.33) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r_1x(1 - x - c_{11}V_1y) + O(\eta_1) + O(\varepsilon) \\ \frac{dy}{dt} &= r_2y(1 - \frac{1}{K_2}y - c_{21}V_1x) + O(\eta_1) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

D'après les hypothèses du système (III.15), on déduit que le champ  $X_1$ , obtenu en posant  $\varepsilon = \eta_1 = 0$  dans (III.22), admet un point fixe dont l'abscisse est :

$$\bar{x}_1 = \frac{K_2c_{11}V_1 - 1}{K_2c_{21}V_1 - 1}$$

Cet équilibre, qui est dans la région  $\{x < \bar{x}\}$  est hyperboliquement stable. Par conséquent, si  $\eta_1$  et  $\varepsilon$  sont suffisamment petits, le champ  $X$  a un équilibre hyperboliquement stable dans la région :

$$R_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / y \geq 0, 0 \leq x < \bar{x}\}$$

ii)  $x > \tilde{x}$  : dans ce cas, les fréquences de l'espèce 1 sont :

$$(III.34) \quad \begin{cases} U_1 &= O(\eta_2) \\ U_2 &= 1 - O(\eta_2) \end{cases}$$

Le système (III.17) nous permet de calculer les paramètres du modèle réduit, qui est du type (III.16). Leur expression est :

$$(III.35) \quad \begin{cases} \frac{1}{K_1} &= 1 + O(\eta_2) \\ \frac{1}{K_2} &= (V_1)^2 + (V_2)^2 \\ \frac{b_1}{K_1} &= c_{12}V_2 + O(\eta_2) \\ \frac{b_2}{K_2} &= c_{22}V_2 + O(\eta_2) \end{cases}$$

Il en découle que l'expression du champ  $X$  sur la variété centrale est défini par :

$$(III.36) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r_1x(1 - x - c_{12}V_2y) + O(\eta_2) + O(\varepsilon) \\ \frac{dy}{dt} &= r_2y(1 - \frac{1}{K_2}y - c_{22}V_2x) + O(\eta_2) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

D'après les hypothèses du système (III.26), on déduit que le champ  $X_2$ , obtenu en posant  $\varepsilon = \eta_2 = 0$  dans (III.33), admet un point fixe dont l'abscisse est :

$$\bar{x}_2 = \frac{K_2 c_{12} V_2 - 1}{K_2 c_{22} V_2 - 1}$$

Cet équilibre, qui est dans la région  $\{x > \tilde{x}\}$  est hyperboliquement stable. Par conséquent, si  $\eta_2$  et  $\varepsilon$  sont suffisamment petits, le champ  $X$  a un équilibre hyperboliquement stable dans la région :

$$R_2 = \{(x, y, ) \in \mathbb{R}^2 / y \geq 0, x > \tilde{x}\}$$

Finalement, on en conclut que le champ de vecteurs obtenu sur la variété centrale a au moins deux équilibres attractants, dont l'un est dans  $R_1$  et l'autre est dans  $R_2$ . Dans chacune de ces deux régions, l'équilibre est unique. D'autre part, plus  $\eta_1$  et  $\eta_2$  sont proches de zéro, plus la distance entre  $R_1$  et  $R_2$  peut être choisie petite.

De cette manière, on a un modèle de compétition avec coexistence des deux espèces, mais les densités à l'équilibre dépendent des conditions initiales.

Remarque : pour des raisons de simplicité, on a choisi de travailler avec des taux de passage qui se modifient au voisinage d'une droite (dont l'équation est  $x = \bar{x}$ ). On peut



faire le même type de raisonnement pour une courbe d'équation  $f(x, y) = 0$  par exemple, en procédant comme suit : étant donné un réel positif proche de zéro, noté  $\delta$ , on construit un équilibre positif dans la région  $f(x, y) > \delta$  et un équilibre dans la région  $f(x, y) < 0$  en utilisant la même technique que dans l'exemple ci-dessus. Ceci nous permet d'avoir à nouveau un équilibre à hautes densités, et un équilibre à basses densités, mais avec des taux de passage certainement plus réalistes.

### III.3 La prédation

Nous donnons dans ce paragraphe trois applications des méthodes de réduction aux modèles de prédation. Les deux premières se situent dans le cadre d'un équilibre pour la dynamique rapide, la troisième est un exemple d'oscillations rapides.

#### III.3.1 Emergence de propriétés : la réponse fonctionnelle

La réponse fonctionnelle d'un système prédateurs-proies est le nombre de proies mangées par prédateur et par unité de temps. C'est une grandeur qu'on interprète généralement comme la conséquence d'un phénomène de comportement (voir [A1]).

Dans ce sous-paragraphe, on montre comment l'émergence de propriétés de la dynamique individuelle peut être appliquée à la construction de réponses fonctionnelles globales ([Mi]). En effet, il est difficile de construire cette réponse fonctionnelle sans tenir compte du comportement des individus. Dans le modèle de Lotka-Volterra, les auteurs supposent que le nombre de proies mangées par unité de temps à chaque instant, est proportionnel au nombre de rencontres prédateur-proie, ce qui sous-entend deux choses : la probabilité, pour un prédateur, de rencontrer une proie est partout la même, et d'autre part, dès qu'un prédateur rencontre une proie, il la mange.

Ce raisonnement ne tient évidemment pas compte de l'hétérogénéité du milieu. En outre, comme le fait remarquer Holling dans [Hol], le raisonnement précédent ne tient pas compte de la saturation physiologique du prédateur. En d'autres termes, il ne prend pas en compte l'hétérogénéité des comportements : un prédateur ne se comporte pas avec une proie de la même manière lorsqu'il est affamé et lorsqu'il est repu. Holling propose une réponse fonctionnelle qui sature lorsque le nombre de proies augmente.

De plus, on peut supposer, comme dans [Bed], que la réponse fonctionnelle sature également lorsque le nombre de prédateurs augmente, c'est-à-dire que lorsqu'il y a de plus en plus de prédateurs, ceux-ci se partagent les proies.

On propose un modèle tenant compte des effets de l'hétérogénéité spatiale, des com-

portements individuels, des échelles de temps différentes pour la dynamique individuelle (plus rapide) et la dynamique globale (plus lente). On divise à nouveau les populations en sous-populations qui correspondent à une division de l'espace en milieux quasi-homogènes, et à des classes de comportements homogènes. Pour chaque sous-population, on prend le modèle de Lotka-Volterra. On suppose également que les changements d'activités ou de milieux sont rapides par rapport à la dynamique globale de la population.

Pour des raisons de simplicité, on se limite encore une fois au cas où chaque population se divise en une ou deux sous-populations. On utilise les notations suivantes :  $n$  désigne la densité des proies,  $p$  est celle des prédateurs,  $n_i$  est la densité des proies dans la sous-population  $i$ ,  $p_j$  celle des prédateurs dans la sous-population  $j$ . Dans notre exemple, les sous-populations correspondent à différents milieux. On considère le modèle suivant :

$$(III.37) \quad \begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} &= k_{12}^n n_2 - k_{21}^n n_1 + \varepsilon \cdot n_1 (f(n, n_1, n_2) - b_1 p_1) \\ \frac{dn_2}{d\tau} &= k_{21}^n n_1 - k_{12}^n n_2 + \varepsilon \cdot n_2 (f(n, n_1, n_2) - b_2 p_2) \\ \frac{dp_1}{d\tau} &= k_{12}^p p_2 - k_{21}^p p_1 - \varepsilon \cdot p_1 (\mu - e \cdot b_1 n_1) \\ \frac{dp_2}{d\tau} &= k_{21}^p p_1 - k_{12}^p p_2 - \varepsilon \cdot p_2 (\mu - e \cdot b_2 n_2) \end{cases}$$

où  $f(n, n_1, n_2)$  est le taux de croissance de la proie : il n'intervient pas dans la réponse fonctionnelle.  $\mu$  désigne le taux de mortalité du prédateur,  $k_{ij}^n$  est le taux de passage des proies du milieu  $j$  vers le milieu  $i$ ,  $k_{ij}^p$  est celui des prédateurs,  $e$  est l'efficacité de conversion de proies en prédateurs.

D'après le théorème de variété centrale, la dynamique globale est donnée par le système suivant :

$$(III.38) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} &= n(\bar{f}(n, U_1, U_2) - (b_1 U_1 V_1 + b_2 U_2 V_2)p) + O(\varepsilon) \\ \frac{dp}{dt} &= -p(\mu - e \cdot (b_1 U_1 V_1 + b_2 U_2 V_2)n) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

où  $U_i$  est la fréquence d'équilibre de la proie sur le milieu  $i$  et  $V_i$  est celle du prédateur. Par conséquent, la réponse fonctionnelle totale, à des termes d'ordre  $\varepsilon$  près, est :

$$g(n, p) = (b_1 U_1 V_1 + b_2 U_2 V_2)n$$

Les fréquences d'équilibre s'expriment à l'aide des taux de passage de la même manière que dans les paragraphes précédents :

$$\begin{cases} U_1 &= \frac{k_{12}^n}{k_{12}^n + k_{21}^n} \\ V_1 &= \frac{k_{12}^p}{k_{12}^p + k_{21}^p} \\ U_2 &= 1 - U_1 \\ V_2 &= 1 - V_1 \end{cases}$$

Par conséquent, si les taux de passage sont constants (migrations aléatoires), alors les fréquences d'équilibre sont des constantes, et la réponse fonctionnelle est proportionnelle à la densité des proies : c'est celle de Lotka-Volterra.

Supposons que les changements de milieu soient densité-dépendants : la réponse fonctionnelle est alors modifiée. Nous allons voir quels types de taux de passage donnent les réponses fonctionnelles de Holling, de Beddington et de Arditi ([A1]...[A4]).

æ Il existe bien sur d'autres réponses fonctionnelles, c'est-pourquoi nous donnons un procédé de constructions de ces réponses assez général. Etant donnée une réponse fonctionnelle  $g(n, p)$ , on considère l'équation :

$$(III.39) \quad g(n, p) = b_1 U_1 V_1 + b_2 U_2 V_2$$

où les inconnues sont  $U_1$  et  $V_1$ . Posons  $k^\alpha = \frac{k_{21}^\alpha}{k_{12}^\alpha}$  avec  $\alpha$  dans  $\{n, p\}$ . Les inconnues sont alors les  $k^\alpha$ . On a dans ce cas un système contenant une équation et deux inconnues, il peut alors y avoir plusieurs solutions. De plus, si le nombre de sous-populations augmente, il en est de même pour le nombre d'inconnues. Donc il peut y avoir plusieurs scénarii possibles pour une même réponse fonctionnelle.

Cependant, si l'on est capable de mesurer les taux de passage, alors pour ces taux, il y a unicité de la réponse fonctionnelle correspondante. Nous traitons maintenant quelques réponses fonctionnelles classiques.

### La réponse fonctionnelle de Holling

La réponse fonctionnelle de Holling ([Hol]) est définie par l'expression suivante :

$$g(n, p) = \frac{an}{c + dn}$$

L'équation (III.39) s'écrit alors :

$$b_2(1 - U_1 - V_1) + (b_1 + b_2)U_1 V_1 = \frac{a}{c + dn}$$

ce qui est équivalent à :

$$(III.40) \quad \frac{b_1 + b_2 k^n k^p}{(1 + k^n)(1 + k^p)} = \frac{a}{c + dn}$$

Comme on l'a remarqué précédemment, le nombre d'inconnues est plus grand que le nombre d'équations : il faut donc faire un choix. On propose par exemple le scénario suivant : le milieu 1 est un milieu où la proie est soumise au prédateur, alors que le

milieu 2 est un refuge pour la proie. La sous-population 2 du prédateur est constituée des prédateurs qui ne chassent pas : on a donc  $b_2 = 0$

Supposons de plus, dans un premier temps, que la migration de la proie soit aléatoire, c'est-à-dire que  $k^n$  soit une constante. L'équation (III.40) devient alors :

$$\frac{A}{1 + k^p} = \frac{a}{c + dn}$$

où la constante  $A$  est définie par  $A = \frac{b_1}{1+k^n}$ . On en déduit que si  $k^p$  est de la forme :

$$(III.41) \quad k^p = \alpha + \beta n_1$$

où les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont positifs, alors la réponse fonctionnelle est une réponse fonctionnelle de Holling. Or les variations de  $k^p$  indiquent comment les prédateurs se répartissent entre leur refuge et le terrain de chasse. Si  $k^p$  augmente, la proportion de prédateurs qui ne chassent pas, augmente : les prédateurs chassent de moins en moins. D'après l'expression (III.41), on constate que lorsque la densité des proies accessibles augmente, le prédateur chasse de moins en moins : il n'a pas de difficulté à trouver de proies. Dans cet exemple, la migration dépend des densités locales.

On retrouve également l'idée de Holling sur la saturation physiologique du prédateur : dans l'état 1 (chasse), le prédateur rencontre de plus en plus de proies et mange toutes les proies qu'il rencontre, donc s'il sature, il cesse de chasser (état 2).

Enfin, cette réponse fonctionnelle peut être interprétée comme la conséquence d'une défense de groupe : l'augmentation de la densité des proies dissuade le prédateur de chasser.

Il y a bien sûr d'autres manières d'obtenir cette réponse fonctionnelle, mais nous nous bornerons à un dernier exemple car il nous paraît simple : supposons que le prédateur ne puisse pas aller sur le milieu 2, qui est un refuge pour la proie, c'est-à-dire que  $k^p = 0$ . Si  $k^n = \alpha + \beta n$  alors la réponse fonctionnelle est de type Holling, mais l'interprétation est très différente de celles que nous avons vues précédemment, et elle est plus discutable. En effet, les taux de passage précédents signifient que lorsque la densité des proies augmente, celles-ci ont tendance à rentrer au refuge, ce que l'on pourrait expliquer par le fait que lorsqu'elles sont nombreuses, les proies sont plus visibles par le prédateur. Elles sont plus vulnérables sur le milieu 2 et restent donc sur le milieu 1.

Nous insistons à nouveau sur le fait que les taux de passage que nous proposons sont des exemples théoriques qui permettent de retrouver exactement, à partir de l'hétérogénéité et de la loi d'action de masse, des réponses fonctionnelles classiques. Il est très souhaitable par la suite d'utiliser des migrations expérimentales afin de tester le modèle de la dynamique globale.

## La réponse fonctionnelle de Beddington

La réponse fonctionnelle de Beddington ([Bed]) est donnée par l'expression suivante :

$$g(n, p) = \frac{an}{c + dn + kp}$$

Comme dans l'exemple précédent, on traite deux exemples. Le premier est un cas où la migration de la proie est aléatoire entre les deux états; dans le deuxième, c'est celle du prédateur qui est aléatoire. On suppose toujours que l'état 1 du prédateur est la chasse, tandis que dans l'état 2, le prédateur ne chasse pas. Le milieu 2 est un refuge pour la proie; sur le milieu 1, la proie est chassée.

Dans ces deux exemples, puisque  $b_2 = 0$ , l'équation (III.39) s'écrit :

$$\frac{b_1}{(1 + k^n)(1 + k^p)} = \frac{a}{c + dn + kp}$$

Si la migration de la proie est aléatoire, et si la migration du prédateur est telle que :

$$k^p = \alpha + \beta n_1 + \gamma p$$

alors on obtient une réponse fonctionnelle de Beddington. L'expression de  $k^p$  s'interprète de la façon suivante : lorsque le nombre de proies accessibles augmente, le prédateur chasse de moins en moins, on en revient à l'exemple précédent (réponse fonctionnelle de Holling). Si la densité de prédateurs augmente, ceux-ci se partagent la proie : ils chassent moins.

Si la migration du prédateur est aléatoire, et si celle de la proie est telle que :

$$k^n = \alpha + \beta n + \gamma p$$

alors on obtient également une réponse fonctionnelle de Beddington. Dans ce cas, on doit interpréter la migration de la proie. Plus la densité de la proie est élevée, plus celle-ci reste au refuge (voir la réponse de Holling ci-dessus). Si la densité du prédateur augmente, alors la proie reste au refuge : en fait elle sort souvent (migrations rapides) mais constate la présence importante de prédateurs, et rentre rapidement au refuge.

## La réponse fonctionnelle de Arditi

La réponse fonctionnelle de Arditi ([A1]) est donnée par l'expression suivante :

$$g(n, p) = \frac{an}{dn + kp}$$

On remarque que cette réponse est un cas particulier de celle de Beddington (cas où  $b$  est nul). Ceci signifie que l'on peut la voir comme un cas limite où  $b$  est négligeable devant  $dn + kp$ . On peut alors reprendre les taux de passage de l'exemple précédent, en prenant  $\alpha$  négatif, mais négligeable devant  $\beta n + \gamma p$  et tel que  $1 + \alpha$  soit négligeable devant  $\beta n + \gamma p$ . De cette manière, à un terme négligeable près, on obtient la réponse fonctionnelle de Arditi. On peut l'obtenir de manière exacte en posant  $\alpha = -1$ .

L'intérêt de cette réponse fonctionnelle, est qu'elle n'est fonction que d'une seule variable :  $\frac{n}{p}$ . Ceci intervient de façon intéressante si l'on s'intéresse à des réseaux trophiques ([A1], [A2], [A3]), où le nombre de populations devient élevé, et où il est nécessaire de faire de telles simplifications.

On en conclut que la réponse fonctionnelle de Arditi est la traduction d'un phénomène de partage de la proie par le prédateur, comme dans le cas de la réponse de Beddington.

Nous ne développons pas d'autres exemples ici bien que le nombre de réponses que donne notre modèle soit élevé : il est plus intéressant de construire ces réponses à partir de taux de passage connus. Cependant notre méthode permet de comprendre quels doivent être les types de comportements des populations que l'on étudie, pour que la réponse fonctionnelle ait une forme donnée.

### III.3.2 Bifurcation de la dynamique globale

Ce second exemple est une illustration de l'influence de la répartition des populations dans les différentes sous populations. On montre que lorsque ces répartitions varient continûment, on peut avoir une bifurcation de Hopf sur la variété centrale. La différence essentielle avec l'exemple du deuxième chapitre est qu'ici, le modèle obtenu sur la variété centrale, pour  $\varepsilon$  nul, est structurellement stable en général.

Les notations sont les mêmes que dans le sous-paragraphe précédent. On suppose que la proie et le prédateur migrent sur 2 milieux différents. Le modèle que l'on considère est le suivant :

$$(III.42) \quad \begin{cases} \frac{dn_i}{d\tau} = \sum_{j=1}^2 k_{ij}^n n_j - \sum_{j=1}^2 k_{ji} n_i + \varepsilon n_i \left( r \left( 1 - \frac{n_i}{K_i} \right) - b_i p_i \right) \\ \frac{dp_i}{d\tau} = \sum_{j=1}^2 k_{ij}^p p_j - \sum_{j=1}^2 k_{ji} p_i - \varepsilon p_i (\mu - e b_i n_i) \end{cases}$$

On suppose que les migrations donnent un équilibre pour la dynamique rapide. On applique la méthode de réduction, qui nous permet d'obtenir sur la variété centrale, le modèle prédateurs-proies suivant :

$$(III.43) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} &= rn(1 - \frac{n}{K} - bp) + O(\varepsilon) \\ \frac{dp}{dt} &= -p(\mu - ebn) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

où les paramètres  $K$  et  $b$  sont donnés en fonction des fréquences d'équilibre  $(U_i, V_i)$ , par :

$$\begin{cases} \frac{1}{K} &= \sum_{i=1}^2 \frac{(U_i)^2}{K_i} \\ b &= \sum_{i=1}^2 b_i U_i V_i \end{cases}$$

Supposons que les migrations de la proie soient aléatoires et que les migrations du prédateur soient données par les taux de passage suivants :

$$k_{12}^p = \alpha n_2 \quad \text{et} \quad k_{21}^p = \beta = C^{te}$$

On suppose également que le milieu 1 est un refuge pour la proie, c'est-à-dire que  $b_1 = 0$ . Les taux de passage s'interprètent alors de la façon suivante : plus les proies accessibles sont nombreuses, moins le prédateur passe de temps à chasser (voir le paragraphe sur la réponse fonctionnelle de Holling). On peut alors vérifier que le modèle (III.43) est un modèle prédateurs-proies avec une croissance logistique pour la proie, et une réponse fonctionnelle de type Holling. On peut le mettre sous la forme explicite suivante :

$$(III.44) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} &= rn(1 - \frac{n}{K}) - \frac{kn p}{n + D} \\ \frac{dp}{dt} &= -p(\mu - \frac{k'n}{D + n}) \end{cases}$$

où  $k = \frac{b_2 U_2 \beta}{\alpha U_1}$ ,  $D = \frac{\beta}{\alpha U_1}$  et  $k' = ek$ .

Ce modèle est connu (voir [EK]), et une analyse simple de la partie linéaire au point d'équilibre du quadrant positif montre que son déterminant est strictement positif mais que la trace peut changer de signe. En effet, si on note  $(\bar{n}, \bar{p})$  les coordonnées du point d'équilibre, il est facile de voir que :

$$\begin{cases} \bar{n} &= \frac{\mu D}{k' - \mu} \\ \bar{p} &= r(1 - \frac{\bar{n}}{K})(\frac{D + \bar{n}}{k}) \end{cases}$$

La trace de la partie linéaire  $L$  en  $(\bar{n}, \bar{p})$  est donnée par :

$$Tr(L) = \frac{r\bar{n}}{K(D + \bar{n})}(K - D - 2\bar{n})$$

Un choix judicieux des paramètres de la dynamique rapide peut permettre d'obtenir l'annulation de cette trace. Par exemple, si on fixe tous les paramètres de la dynamique rapide sauf un, que l'on note  $\lambda$ , alors pour un choix judicieux de  $\lambda$ , la trace de  $L$  peut être nulle. Si pour cette valeur de  $\lambda$ , disons  $\lambda_0$ , la dérivée de la trace par rapport à  $\lambda$  est non nulle, alors il existe une valeur voisine de  $\lambda_0$  telle que la trace de la partie linéaire du champ obtenu sur la variété centrale (avec  $\varepsilon$  non nul, mais proche de zéro) s'annule. On obtient ainsi une bifurcation de Hopf sur la variété centrale. On peut se référer à [AP], pour des exemples numériques.

### III.3.3 Exemple d'oscillations rapides

Nous nous intéressons dans ce sous-paragraphe au cas d'un système prédateur-proie aquatique. On propose ici un modèle tenant compte des migrations des individus au cours d'une période de 24 heures. D'après [MC] (p. 149-181), on constate chez certaines espèces aquatiques, des migrations verticales (dans la colonne d'eau) pendant la journée. Pour fixer les idées, nous nous intéressons plus particulièrement à deux espèces que l'on trouve dans le lac de Babine (Colombie Britannique). Ces deux espèces sont l'*Hétérocope* (prédateur) et la *Bosmina* (proie). Le jour, le prédateur est en bas de la colonne d'eau tandis que la proie est en haut, c'est le contraire la nuit.

Ces migrations se font donc à l'échelle de la journée. On peut s'intéresser également à plus long terme à l'effet de l'interaction prédateur-proie. A priori, rien ne permet de penser que les migrations sont dues à la prédation puisque le cycle est de 24 heures. En effet, il est apparemment plus clair que la lumière solaire est la cause de ces migrations périodiques. C'est pourquoi dans le modèle que nous proposons, aucun terme de prédation quel qu'il soit n'intervient dans la dynamique rapide.

On propose deux exemples de dynamique rapide. Le deuxième exemple nous semble plus adéquat que le premier pour modéliser la situation proposée dans [MC]. Cependant, il m'a paru utile d'exposer le premier parce qu'il permet de mieux comprendre la construction du second.

#### La dynamique rapide

On divise chaque population (*Hétérocope* et *Bosmina*) en deux états correspondant au bas et au haut de la colonne d'eau. On notera avec l'indice 1 l'état de la population en



haut et avec l'indice 2 celui du bas. La forme générale du modèle rapide est la suivante :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dn_1}{d\tau} = k_{12}^N n_2 - k_{21}^N n_1 \\ \frac{dn_2}{d\tau} = k_{21}^N n_1 - k_{12}^N n_2 \\ \frac{dp_1}{d\tau} = k_{12}^P p_2 - k_{21}^P p_1 \\ \frac{dp_2}{d\tau} = k_{21}^P p_1 - k_{12}^P p_2 \end{array} \right.$$

Les  $k_{ij}^\alpha$  sont les taux de passage du haut vers le bas et du bas vers le haut. Dans l'exemple que l'on considère, ils sont fonction du temps. On passe maintenant au système en fréquences. Le système précédent devient alors :

$$(III.45) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_1}{d\tau} = k_{12}^N - (k_{12}^N + k_{21}^N)u_1 \\ \frac{du_2}{d\tau} = k_{21}^N - (k_{12}^N + k_{21}^N)u_2 \\ \frac{dv_1}{d\tau} = k_{12}^P - (k_{12}^P + k_{21}^P)v_1 \\ \frac{dv_2}{d\tau} = k_{21}^P - (k_{12}^P + k_{21}^P)v_2 \end{array} \right.$$

Les migrations sont sinusoïdales, donc on peut supposer que les taux de migrations le sont (bien que ce ne soit pas nécessaire). Supposons par exemple que les taux de passage soient :

$$(III.46) \quad \left\{ \begin{array}{l} k_{12}^N = \frac{a + \cos(t)}{b} \\ k_{21}^N = \frac{c - \cos(t)}{b} \\ k_{12}^P = \frac{a + \sin(t)}{b} \\ k_{21}^P = \frac{c - \sin(t)}{b} \end{array} \right.$$

De (III.45) et (III.46), on déduit le système suivant :

$$(III.47) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{du_1}{d\tau} = \frac{a + \cos(t)}{b} - \frac{a + c}{b}u_1 \\ \frac{dv_1}{d\tau} = \frac{a + \sin(t)}{b} - \frac{a + c}{b}v_1 \end{array} \right.$$

Ce système est résoluble, et les solutions sont :

$$(III.48) \quad \left\{ \begin{array}{l} u_1(\tau) = \frac{a}{a+c} + \frac{b(a+c \cos(t) + \sin(t))}{b^2 + (a+c)^2} \\ \quad + (u_1(0) - \frac{a}{a+c} - \frac{a+c}{b^2 + (a+c)^2}) \exp[-\frac{a+c}{b}\tau] \\ v_1(\tau) = \frac{a}{a+c} + \frac{b(a+c \sin(t) - \cos(t))}{b^2 + (a+c)^2} \\ \quad + (v_1(0) - \frac{a}{a+c} + \frac{b}{b^2 + (a+c)^2}) \exp[-\frac{a+c}{b}\tau] \end{array} \right.$$

Remarque : il est clair que lorsque  $\tau$  devient grand, les troisièmes termes des membres de droite deviennent petits, et les solutions se comportent comme une constante ajoutée à un terme oscillant, qui ne dépend pas de la condition initiale. En fait, dès que  $t \geq \frac{b}{a+c} \varepsilon |\ln(\varepsilon)|$ , alors  $\tau \geq \frac{b}{a+c} |\ln(\varepsilon)|$ . Dans ce cas, on a :

$$\exp(-\frac{a+c}{b}\tau) \leq \varepsilon$$

Si l'on pose  $u = u_1 - \frac{a}{a+c}$  et  $v = v_1 - \frac{a}{a+c}$ , on remarque que :

$u^2(\tau) + v^2(\tau) = C^{te} + R(\tau)$  où  $R(\tau)$  tend exponentiellement vite vers 0 quand  $\tau$  tend vers  $+\infty$ .

Le modèle précédent présente bien sûr certains défauts. En particulier, les paramètres de la proie et du prédateur sont les mêmes, ce qui sous entend une influence de la relation de prédation sur les migrations. D'autre part, et c'est sur ce point que nous reprendrons le modèle, lorsque la population de proies est maximale en haut, celle des prédateurs n'est pas minimale, ce qui n'est pas en accord avec les observations données dans [CM]. Ceci vient du fait que le cycle rapide vers lequel tendent les fréquences est un cercle. Pour supprimer ce défaut, nous devons transformer ce cercle en ellipse dans le plan  $(u_1, v_1)$  de telle sorte que sur l'ellipse, la valeur maximale de  $u_1$  corresponde approximativement à la valeur minimale de  $v_1$  et réciproquement. C'est pourquoi nous proposons un autre modèle de dynamique rapide. En fait nous modifions seulement les taux de passage.

$$(III.49) \quad \left\{ \begin{array}{l} k_{12}^N = a - (r_1\omega + r_2)\sin(\omega\tau) + (r_1 - r_2\omega)\cos(\omega\tau) \\ k_{21}^N = 1 - a + (r_1\omega + r_2)\sin(\omega\tau) - (r_1 - r_2\omega)\cos(\omega\tau) \\ k_{12}^P = b - (r_1\omega - r_2)\sin(\omega\tau) + (r_1 + r_2\omega)\cos(\omega\tau) \\ k_{21}^P = 1 - b + (r_1\omega - r_2)\sin(\omega\tau) - (r_1 + r_2\omega)\cos(\omega\tau) \end{array} \right.$$

Avec ces taux de passage, on obtient un système (III.45) qui s'intègre, et dont les solutions sont :

$$(III.50) \quad \begin{cases} u_1(\tau) &= a(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\omega\tau) - r_2 \sin(\omega\tau) + R_1(\tau) \\ v_1(\tau) &= b(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\omega\tau) + r_2 \sin(\omega\tau) + R_2(\tau) \end{cases}$$

Les termes  $R_i$  tendent exponentiellement vers 0 en  $+\infty$  : si  $t > \varepsilon |\ln(\varepsilon)|$ , alors il existe des constantes  $M_i$  telles que  $R_i(t/\varepsilon) < M_i \varepsilon$ , pour  $i = 1, 2$ . et par conséquent, les fréquences tendent très vite vers une ellipse, centrée en  $(a(1 + \omega^2), b(1 + \omega^2))$ .

### La dynamique lente et le modèle complet

La dynamique lente est donnée par les termes de croissance et de prédatons. On utilise un modèle classique avec une croissance exponentielle (par souci de simplicité), pour la proie et une réponse fonctionnelle de type Lotka-Volterra, car on fait l'hypothèse que sur chaque subdivision de l'espace (haut et bas), le milieu écologique est à peu près homogène.

$$(III.51) \quad \begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} &= \varepsilon r . n_1 [1 - b_1 . p_1] \\ \frac{dn_2}{d\tau} &= \varepsilon r . n_2 [1 - b_2 . p_2] \\ \frac{dp_1}{d\tau} &= -\varepsilon p_1 [\mu - e . b_1 . n_1] \\ \frac{dp_2}{d\tau} &= -\varepsilon p_2 [\mu - e . b_2 . n_2] \end{cases}$$

Pour le modèle complet, il suffit maintenant d'ajouter le système lent et le système rapide, ce qui donne le système suivant :

$$(III.52) \quad \begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} &= k_{12}^N n_2 - k_{21}^N n_1 + \varepsilon r . n_1 [1 - b_1 . p_1] \\ \frac{dn_2}{d\tau} &= k_{21}^N n_1 - k_{12}^N n_2 + \varepsilon r . n_2 [1 - b_2 . p_2] \\ \frac{dp_1}{d\tau} &= k_{12}^P p_2 - k_{21}^P p_1 - \varepsilon p_1 [\mu - e . b_1 . n_1] \\ \frac{dp_2}{d\tau} &= k_{21}^P p_1 - k_{12}^P p_2 - \varepsilon p_2 [\mu - e . b_2 . n_2] \end{cases}$$

On passe au système en fréquences, afin de pouvoir utiliser la méthode décrite au

premier chapitre, ce qui donne :

$$(III.53) \quad \begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} &= k_{12}^N - (k_{12}^N + k_{21}^N)u_1 + \varepsilon r \cdot u_1 \left( \left( \frac{1}{K} - \frac{u_1}{K_1} \right) n + (b_1 u_1 v_1 + b_2 u_2 v_2 - b_1 v_1) p \right) \\ \frac{dv_1}{d\tau} &= k_{12}^P - (k_{12}^P + k_{21}^P)v_1 - \varepsilon v_1 \left( e(b_1 u_1 v_1 + b_2 u_2 v_2 - b_1 u_1) p \right) \\ \frac{dn}{d\tau} &= \varepsilon r \cdot n [1 - (b_1 u_1 v_1 + b_2 u_2 v_2) p] \\ \frac{dp}{d\tau} &= -\varepsilon p [\mu - e(b_1 u_1 v_1 + b_2 u_2 v_2) n] \end{cases}$$

où  $u_2 = 1 - u_1$ ,  $v_2 = 1 - v_1$ .

## Réduction du modèle et dynamique globale

Le système (III.53) est du même genre que le système (I.20). Cela signifie que pour appliquer la méthode du premier chapitre, il faut trouver un changement de variables  $(u_1, v_1) \mapsto (z, \varphi)$ . L'équation paramétrique de l'ellipse autour de laquelle les fréquences oscillent, d'après le système (III.50), est la suivante :

$$\begin{cases} u_1 &= a(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\varphi) - r_2 \sin(\varphi) \\ v_1 &= b(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\varphi) + r_2 \sin(\varphi) \end{cases}$$

On considère en chaque point  $p$  de l'ellipse, une demi-droite issue du centre de l'ellipse et passant par  $p$ .  $z$  est la paramétrisation de cette demi-droite, de telle sorte que  $p$  corresponde à  $z = 0$ . æ Fixons un compact  $K \times S^1 \times \Delta$  dans l'espace des phases. D'après (I-3), il existe un temps (relativement court)  $\bar{t}_0$  tel que si on considère une condition initiale dans le compact et si on regarde la trajectoire pour un temps  $t > \bar{t}_0$ , elle est dans  $z = O(\varepsilon)$ . D'autre part, on a :

$$\dot{\varphi} = \omega + O(\varepsilon)$$

d'où

$$\varphi = \omega\tau + O(\varepsilon) \text{ si } \tau \ll \frac{1}{\varepsilon}$$

On obtient donc les égalités suivantes :

$$\begin{cases} \cos(\varphi) &= \cos(\omega\tau) + O(\varepsilon) \\ \sin(\varphi) &= \sin(\omega\tau) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

Notons  $\varepsilon g_1(\varphi, n, p, \varepsilon)$  et  $\varepsilon g_2(\varphi, n, p, \varepsilon)$  les expressions respectives de  $\frac{dn}{d\tau}$  et  $\frac{dp}{d\tau}$  dans (III.53). Il reste à calculer leur moyennisée sur l'ellipse limite. On note  $G_i$  la moyennisée

de  $g_i$ , les  $G_i$  sont données par les formules suivantes :

$$G_i(n, p) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g_i(\varphi, n, p, 0) d\varphi$$

Dans le nouveau système de coordonnées, on peut mettre les fréquences  $u_1$  et  $v_1$  sous les formes suivantes :

$$\begin{cases} u_1 = a(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\varphi) - r_2 \sin(\varphi) + O(\varepsilon) \\ v_1 = b(1 + \omega^2) + r_1 \cos(\varphi) + r_2 \sin(\varphi) + O(\varepsilon) \end{cases}$$

En remplaçant dans (III.53), les fréquences par leur expression ci-dessus, on en déduit que :

$$(III.54) \quad \begin{cases} G_1(n, p) & = & rn(1 - \tilde{b}p) \\ G_2(n, p) & = & -p(\mu - \tilde{e}bn) \end{cases}$$

avec

$$\tilde{b} = b_2(1 - (a + b)(1 + \omega^2)) + (b_1 + b_2) \left( ab(1 + \omega^2)^2 + \frac{(r_1)^2 + (r_2)^2}{2} \right)$$

Finalement, la dynamique globale est donnée par le système suivant :

$$(III.55) \quad \begin{cases} \frac{dn}{dt} & = & G_1(n, p) \\ \frac{dp}{dt} & = & G_2(n, p) \end{cases}$$

On constate que les paramètres de la dynamique rapide apparaissent dans les équations (III.55). Ceci signifie, comme dans le cas d'un équilibre rapide ([AP]), que la méthode permet de voir comment les propriétés du comportement individuel émergent au niveau populationnel. Si les paramètres qui apparaissent dans les taux de passage, donnés par (III.49), sont des constantes, alors le modèle (III.55) est un modèle de Lotka-Volterra (non structurellement stable). Si ces paramètres dépendent des densités globales, alors on peut encore appliquer la méthode, et on obtient un champ non topologiquement équivalent au champ de Lotka-Volterra.

Si on discrétise la dynamique définie par le champ de vecteurs donné par (III.55), selon le procédé décrit au premier chapitre, on obtient un difféomorphisme  $F$ , qui est une perturbation du difféomorphisme que l'on aurait obtenu par la méthode de la variété centrale (voir premier chapitre). Si  $F$  est structurellement stable, la dynamique (III.55) est valable sans limitation de durée. Sinon la validité est effective pendant un temps  $\tau \ll \frac{1}{\varepsilon}$ .

Dans notre exemple, si les paramètres de la dynamique rapide dépendent des densités globales, alors on peut espérer obtenir un champ (III.55) structurellement stable, puisque

les champs structurellement stables sur le plan constituent un ouvert dense dans l'espace des champs de vecteurs sur le plan. En outre, on observe à nouveau l'émergence des propriétés de la dynamique rapide au niveau des populations.

Enfin, on a supposé au début de ce travail, que pour chaque valeur des variables lentes, et pour  $\varepsilon = 0$ , les variables rapides tendent vers un cycle limite hyperboliquement stable. Supposons maintenant que cette hypothèse soit vraie, mais seulement sur un compact de l'espace des variables lentes, et que sur le bord de ce compact, il y ait une valeur de  $(n, p)$  pour laquelle le cycle perd sa stabilité ([Ne]). Les trajectoires qui, avant que  $(n, p)$  ne sorte du compact, allait sur l'orbite périodique, peuvent maintenant se diriger sur un autre attracteur. Ceci signifie que les individus ont un comportement complètement différent de celui qu'ils avaient avant. Autrement dit, les individus ont un comportement qui engendre une dynamique globale. Celle-ci, de par son évolution, peut également contraindre les individus à modifier leur comportement en fonction des densités globales. Les modèles du type (I.1), traités comme dans ([AP], [AR]) ou comme dans ce travail permettent donc de mettre en évidence un phénomène d'émergence-immersion.

## Conclusion

Nous proposons dans cette thèse, des méthodes permettant d'écrire des modèles de dynamique de population en tenant compte du comportement individuel et de l'hétérogénéité spatiale. Ces méthodes, décrites dans le premier chapitre, sont utilisées dans les deux chapitres suivants. Le deuxième chapitre montre que lorsque l'on considère un modèle dégénéré comme celui de Lotka-Volterra sur plusieurs milieux homogènes, et que l'on introduit des migrations aléatoires entre ceux-ci, la dégénérescence disparaît. Dans le troisième chapitre, on montre analytiquement sur des exemples, comment les migrations entre différents milieux interviennent dans la dynamique globale de la population. Nous traitons le cas de la croissance d'une population isolée, de la compétition entre deux espèces et de la prédation.

Il faut remarquer que les méthodes que nous proposons ne fonctionnent que dans le cas où la dynamique de migration est plus rapide que celle de croissance. En général, les méthodes de réduction que l'on propose fonctionnent pour des systèmes ayant au moins deux échelles de temps. D'après des simulations sur ordinateur, un rapport de un dixième entre les échelles de temps donne déjà des résultats intéressants. Il serait intéressant de déterminer analytiquement la valeur maximale de ce rapport entre les échelles de temps pour laquelle les méthodes d'agrégation seraient valides.

Dans le cas de plus de deux échelles de temps, on applique les méthodes de manière

itérative, en vérifiant que les hypothèses sont satisfaites à chaque étape. En ce qui concerne les méthodes proprement dites, il serait intéressant de les appliquer maintenant à des peuplements. Ceci nécessite l'existence d'une intégrale première à courte échelle de temps. Un bon candidat pour cette intégrale première est peut-être la biomasse, si l'on admet que cette grandeur est constante pour une certaine échelle de temps. Par ailleurs, il existe d'autres types d'attracteurs que ceux que nous avons traités, comme les attracteurs étranges par exemple. La réalisation de méthodes de réduction dans ces cas est alors plus difficile. Il est indispensable de connaître la validité expérimentale de nos résultats théoriques avant d'envisager des situations plus complexes.

Revenons aux résultats énumérés au troisième chapitre. On part généralement d'un modèle local fondé sur la loi d'action de masse. On introduit des migrations spatiales rapides ou bien des changements rapides de comportements. On obtient une dynamique globale à long terme qui n'est généralement pas du même type que les dynamiques lentes locales. Nous avons essayé de retrouver certains modèles classiques à partir d'exemples de migrations. Dans ce but, nous avons parfois proposé des taux de passage qui ne dépendent que des densités globales. Ceci est évidemment discutable : nous ne l'avons fait que par souci de simplicité. Il serait intéressant à partir de là, de travailler sur des exemples de migrations expérimentales. Des taux de migrations donnés expérimentalement conduiraient à un modèle global unique.

Nous espérons que ces méthodes permettent de construire des modèles de dynamique de populations à partir de la dynamique des individus, au moins dans le cas où ceux-ci ont des migrations rapides par rapport à la dynamique de leur population; elles permettraient d'élaborer des modèles fondés davantage sur une connaissance locale que sur des arguments phénoménologiques.

Comme nous l'avons constaté à plusieurs reprises, la dynamique individuelle induit des propriétés nouvelles dans la dynamique de population. Réciproquement, cette dynamique de population a une influence sur les comportements individuels. Il est également intéressant de comprendre comment ces immergences de propriétés agissent à leur tour sur la dynamique globale. Nous espérons que les travaux de Neishtadt ([Ne]) sur le retard à la bifurcation apporteront un premier élément de réponse à ce problème.

æ

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [A1] Arditi R. (1975) Etude de modèles théoriques de l'écosystème à deux espèces proie-prédateur. Specialty Doctorate Thesis, University of Paris 7, Paris, France.
- [A2] Arditi R. Ginzburg Lev R. (1989) Coupling in Predator-Prey dynamics : ratio-dependence. *Journal of theoretical Biology* 139 : 311-326.
- [A3] Arditi R. Ginzburg Lev R. Akçakaya H.R. (1991) Variation in Plankton Densities among Lakes : a case for Ratio-Dependent Predation Models. *The American Naturalist* 138, n°5 : 1287-1296.
- [A4] Arditi R. Saïah H. (1992) Empirical Evidence of the Role of Heterogeneity in Ratio-Dependent Consumption. *Ecology* 73, n°5 : 1544-1551.
- [Ar] Arnold V. (1980) Chapitre supplémentaire sur la théorie des équations différentielles ordinaires, ed. MIR.
- [Au1] Auger P.M. (1982). Coupling between N levels of observation of a system. (Biological or physical) resulting in creation structure. *Int. J. General Systems* 8: 83-100.
- [Au2] Auger P.M. (1983). Hierarchically organized populations: interactions between individual, population and ecosystem levels. *Math.Biosci.* 65: 269-289.
- [Au3] Auger P.M. (1986). Dynamics in hierarchically organized systems: a general model applied to ecology, biology and economics. *Systems Research* 3: 41-50.
- [Au4] Auger P.M. (1989). Dynamics and thermodynamics in hierarchically organized systems. *Applications in Physics, Biology and Economics*. Pergamon Press, Oxford.
- [AP] Auger P.M. Poggiale J.C. (1995). Prey-Predator models in an heterogeneous environment with different time scales.
- [AR] Auger P.M.. Roussarie R. (1994) Complex Ecological Models With Simple Dynamics: From Individuals to Population *ActaBiotheoretica* 42 : 111-136.
- [AS] Allen T.F.H. Starr T.B. (1982). Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. University of Chicago, Chicago.
- [B] Barbault R. (1992). Ecologie des peuplements : Structure, dynamique et évolution. Masson.



- [Be] Beddington J.R. (1975). Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology* 44. : 331-440.
- [Ber] Berryman Alan A. (1992). The origins and evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology*. 73 (5). : 1530-1535.
- [C] Carr J. (1981). Applications of Centre Manifolds. *Applied Mathematical Sciences* 35. Springer Verlag, New York.
- [CNG] Cale W.G. O'Neill R.V. Gardner R.H. (1983). Aggregation error in nonlinear ecological models. *J.Theor.Biol.* 100: 539-550.
- [EK] Edelstein-Keshet L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. Random House, New York.
- [F] Fenichel N. (1971). Persistence and smoothness of invariant manifolds for flows. *Indiana Univ. Math. Journal*. 21: 193-226.
- [Fr] Françoise J.P (1993) Successive Derivatives of a First Return Map, Application To the Study of a Quadratic Vector Fields, Preprint Université Paris VI.
- [G] Gard T.C. (1988). Aggregation in stochastic ecosystem models. *Ecol. Modelling* 44: 153-164.
- [GCN] Gardner R.H. Cale W.G. O'Neill R.V. (1982). Robust analysis of aggregation error. *Ecology* 63: 1771-1779.
- [H] Hale J.K. (1969) *Ordinary Differential Equations*. Pure and Applied Mathematics, vol XX1.
- [Ha] Hanski I. (1991) The functional Response of predators : worries about scale. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 : 141-142.
- [Ho] Hoppensteadt F.C. (1966). Singular perturbations of the infinite interval. *Trans. Amer. Math. Soc.* 123: 521-535.
- [Hol] Holling C.S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91 : 385-398.
- [HPS] Hirsch M.W. Pugh C.C. Shub M. (1977). *Invariant manifolds. Lecture notes in mathematics.* 583. Springer Verlag, Berlin.
- [I] Ives A.R. (1992) Continuous-time models of host-parasitoid interactions. *American Naturalist*. Vol. 140 : 1-29.
- [IAL] Iwasa Y. Andreasen V. Levin S.A. (1987). Aggregation in model ecosystems. I. Perfect Aggregation. *Ecol. Modelling* 37: 287-302.
- [ILA] Iwasa Y. Levin S.A. Andreasen V. (1989). Aggregation in model ecosystems. II. Approximate aggregation. *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* 6: 1-23.
- [K] Kelley A. (1967). The center, center-stable, stable, center-unstable and unstable manifolds. *J.Diff. Eqns.* 3:546-570.

- [L] Luckyanov L.K. (1984) Linear aggregation and separability of models in ecology. *Ecol. Modelling* 21: 1-12.
- [MC] Mangel M., W.Clark C. (1988 ) *Dynamic Modeling Behavioral Ecology*, Princeton, New Jersey.
- [MMC] Mardsen J.E. McCracken M. (1976). *Hopf bifurcation and its applications*. Applied Mathematical Sciences. 19. Springer Verlag. New York.
- [M] May R.M. (1976). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell. Oxford.
- [Mi] Michalski J. Poggiale J.C. Arditi R. Auger P.M. Feeding rates and migration in a heterogeneous environment. *Soumis à Mathematical Biology*.
- [Mu] Murray J.D. (1989). *Mathematical Biology*. Biomathematics text 19. Springer Verlag. Berlin.
- [N] Nayfeh A.H. (1973). *Perturbations methods*. John Wiley. New York.
- [Ne] Neishtadt A.I. (1987). Persistence of stability loss for dynamical bifurcations. *Differentsial'nye Uravneniya*, Vol.23, Nø12: 2060-2067.
- [P] Palis Jr. J. De Melo W. (1982). *Geometric Theory of Dynamical Systems, an introduction*. Springer Verlag.
- [PAR] Poggiale J.C., Auger P.M., Roussarie R. (1995) Perturbations of Lotka-Volterra's system by behavioral sequences, *ActaBiotheoretica*.
- [PS] Palis J. Smale S. (1968). Structural stability theorems. *Proceeding of the A.M.S. Symposium on Global Analysis*. Berkely.
- [T] Thom R. (1972) *Stabilité Structurelle et Morphogénèse*. W.A. Benjamin, INC.
- [W] Weiss P. (1971). *Hierarchically Organized Systems in theory and practise*. Hafner publishing company. New York.
- [W] Wiggins S. (1988). *Global bifurcations and chaos*. Springer Verlag. New York.
- [ZS] Zvonkin A.K. Shubin M.A. (1984). *Usp. Mat. Nauk.* 39, Nø2: 77-127.