



# Rapport de Stage :

# Étude du comportement de prédation par analyse mathématique et simulations numériques de systèmes proies-prédateur

RICHARD Quentin

Encadré par : Antoine Perasso et Virgile Baudrot

# Table des matières

Ι	Mo Intro	odélisation avec des EDO       oduction	$\frac{4}{5}$
1	Moo 1.1 1.2 1.3 1.4 1.5 1.6 1.7	dèle EDO avec 1 proie et 1 prédateur         Système         Le modèle est bien posé         Rappels sur les bifurcations         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Lotka-Volterra         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Holling 2         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Holling 3         Comparaison entre les différentes réponses fonctionnelles	6 6 7 9 10 12 15 16
2	<ul> <li>Moo</li> <li>2.1</li> <li>2.2</li> <li>2.3</li> <li>2.4</li> </ul>	dèle EDO avec 2 proies et 1 prédateur         Système         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Lotka-Volterra         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Holling 2         Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type         Holling 3         Holling 3	<ol> <li>18</li> <li>19</li> <li>23</li> <li>27</li> </ol>
II pr	M oie Intro	Iodélisation avec des EDP structurées en âge de la	<b>29</b> 30
3	Mo 3.1 3.2 3.3	dèle étudié et quelques rappels sur les semi-groupesSystèmeRappels sur les semi-groupesRappels sur les équations d'évolution non linéaires	<b>31</b> 31 32 34
4	<b>Ana</b> 4.1 4.2 4.3	Iyse du modèle EDP avec condition aux bords homogène         Cadre de travail         Problème de Cauchy         Partie linéaire du problème	<b>36</b> 36 36 37

	4.4	Partie non-linéaire du problème	39
	4.5	Le problème est bien posé	41
<b>5</b>	Ana	lyse du modèle EDP avec condition aux bords non homogène	45
	5.1	Partie linéaire du problème	45
	5.2	Le problème est bien posé	48
6	Étu	de des équilibres du modèle EDP	51
	6.1	Les différents équilibres	51
	6.2	Rappels d'analyse spectrale	53
	6.3	Stabilité des équilibres	54
		6.3.1 Stabilité de $E_0$	57
		6.3.2 Stabilité de $E_{1,\xi}$	58
		6.3.3 Stabilité de $E_2$	60
7	Brè	ves simulations	61
	7.1	Schéma numérique	61
	7.2	Portraits de phase	62

# Remerciements

Avant toutes choses je souhaite remercier toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail et ont permis par leurs conseils, de le mener à bien.

Je remercie particulièrement mes deux encadrants Antoine Perasso et Virgile Baudrot pour leur soutien et leur grande disponibilité tout au long de ce travail.

Je remercie également Laurent Pujo-Menjouet qui m'a conseillé puis aidé à trouver ce stage.

Je tient également à remercier l'équipe du laboratoire Chrono-Environnement pour leur confiance accordée et pour avoir accepter de financer mon stage.

Pour finir je tiens à faire part de la très bonne ambiance et de la bonne humeur dans laquelle s'est déroulé ce stage au sein du laboratoire.

# Première partie Modélisation avec des EDO

## Introduction

La dynamique des populations est une branche des sciences du vivant qui s'intéresse aux variations au cours du temps du nombre d'individus composant une population. Les premiers travaux sont dus à Leonardo Fibonacci en 1202 qui a modélisé la croissance d'une population de lapins assez simplement, à l'aide de la suite de Fibonacci. Il aura fallu attendre la fin du XVIIIème siècle pour voir une véritable progression dans ce domaine, avec les travaux de Thomas Malthus sur l'évolution de la population humaine. Sa vision du futur était très pessimiste et il prédisait une augmentation exponentielle de la population humaine avec seulement une augmentation linéaire des ressources, ce qui allait mener à une catastrophe démographique. Son ouvrage de 1798 a été un grand succès et a inspiré Pierre-François Verhulst. Celui-ci a en effet proposé un modèle en 1838 qui décrit l'évolution des populations animales non plus de manière exponentielle mais logistique. Il nommera plus tard sa courbe obtenue comme étant logistique. Plus tard, Alfred Lotka et Vito Volterra se sont intéressés à la modélisation des interactions entre deux populations différentes. Ils ont proposé indépendamment ([11] et [19]) des équations qui portent désormais leurs noms. Le modèle est connu de manière plus générale sous le terme proiesprédateur. Le principe de ce modèle est très simple, il fait interagir deux espèces différentes, une dite proie et l'autre dite prédateur, avec bien entendu la deuxième qui mange la première. Ce modèle a été très utilisé pour expliciter notamment la dynamique des populations de sardines et de requins en mer Adriatique, ainsi que la prédation du lièvre d'Amérique par le lynx du Canada. Cette modélisation manquait de réalisme, en particulier pour la prédation qui était suggérée linéaire en la quantité de proies. Au milieu du XXème siècle, C.S. Holling a amélioré ce modèle [9] en considérant une prédation modélisée par une fonction non linéaire. Ces réponses fonctionnelles, telles qu'il les a nommées, prennent en compte le temps passé par le prédateur à chercher puis à s'occuper de la proie.

Dans cette partie, on analysera mathématiquement un modèle assez simple composé d'équations différentielles ordinaires (EDO) modélisant la prédation de micro mammifères par un prédateur généraliste comme le renard roux en prenant différentes réponses fonctionnelles. On commencera avec un modèle de dimension 2, c'est-à-dire avec une seule proie et un seul prédateur, puis on regardera la dimension 3 avec deux proies et un prédateur. À l'aide de simulations numériques, on effectuera une analyse de bifurcation, c'est-à-dire que l'on fera varier plusieurs paramètres (et fixant les autres), puis on regardera à quel moment on obtient des résultats asymptotiques différents.

# Chapitre 1

# Modèle EDO avec 1 proie et 1 prédateur

## 1.1 Système

On construit donc un modèle d'EDO à deux dimensions basé sur le modèle de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \phi(x(t))z(t), \\ \frac{dz}{dt}(t) = \alpha\phi(x(t))z(t) - mz(t), \ \forall t \ge 0, \\ x(0) = x_0, \ z(0) = z_0, \end{cases}$$
(1.1)

où :

- x(t) est la quantité de proies (campagnols) à l'instant t,
- z(t) est la quantité de prédateurs (renards) à l'instant t,
- rx(t)(1 x(t)/k) représente la croissance logistique des proies, avec un taux de croissance intrinsèque r et une capacité d'accueil k,
- $\phi$  est la réponse fonctionnelle, c'est-à-dire la fonction représentant la quantité de proies mangées selon la quantité de proies disponibles, ainsi  $\phi(x(t))z(t)$  est la quantité de proies mangées par les prédateurs à l'instant t,
- $\alpha$  est le coefficient d'assimilation qui représente la transformation de ce qui est ingéré en croissance de population,
- m est le taux de mortalité du prédateur.

**Hypothèses :** les paramètres k, r et m sont strictement positifs pour une raison biologique. De plus  $\alpha \in ]0, 1]$  puisque c'est en fait une proportion d'assimilation. On aura aussi des conditions initiales positives :  $x_0, z_0 \geq 0$ .

#### Réponses Fonctionnelles : on va considérer trois différentes fonctions :

(i) Lotka-Volterra (ou Holling de type 1) :  $\phi_1(x) = ax$  avec a > 0 le taux d'attaque du prédateur sur la proie. C'est la réponse fonctionnelle linéaire en la quantité de proies.

(ii) Holling de type 2 :  $\phi_2(x) = \frac{ax}{1 + ahx}$  avec h > 0 le paramètre de saturation.

On voit que  $\phi_2(x) \xrightarrow[x \to +\infty]{h} \hat{h}$  où 1/h est le taux d'ingestion maximale. C'est une réponse fonctionnelle bornée, prenant en compte la saturation du prédateur. (iii) Holling de type  $3: \phi_3(x) = \frac{ax^2}{1+ahx^2}$ . En plus de la saturation, cette réponse

(iii) Holling de type  $3 : \phi_3(x) = \frac{ax^2}{1 + ahx^2}$ . En plus de la saturation, cette réponse fonctionnelle diminue drastiquement la quantité de proies tuées lorsqu'il y en a très peu : il y a une plus grande difficulté à trouver les proies lorsqu'elles sont peu nombreuses.

La figure 1.1 montre les trois fonctions en fixant a = 0.5 et h = 1.



FIGURE 1.1 – Différentes réponses fonctionnelles

Commençons par vérifier que le modèle (1.1) est bien posé.

### 1.2 Le modèle est bien posé

Tous les paramètres sont positifs et on se place dans le cadrant  $(x \ge 0, z \ge 0)$ . Alors les trois fonctions  $\phi_i$ :  $\mathbb{R}^+ \to \mathbb{R}^+$  sont de classe  $\mathcal{C}^1$ .

 $x \mapsto \phi_i(x)$ Ainsi en posant  $u = \begin{pmatrix} x \\ z \end{pmatrix}$ , on obtient  $\frac{du}{dt} = f(u)$  avec f de classe  $\mathcal{C}^1$  et par conséquent localement Lipschitzienne. Ainsi il devient évident, avec le théorème de Cauchy-Lipschitz rappelé ci-dessous, que le problème (1.1) admet une unique solution maximale (x(t), z(t)) pour  $t \in I = [0, t_{\max}]$ . On rappelle ce théorème, ainsi qu'un lemme très classique qui permet de montrer qu'une solution est globale. On ne donne pas les preuves, celles-ci étant facilement retrouvables dans la littérature. On montrera ensuite que les solutions de (1.1) sont positives, globales et bornées. **Théorème 1.1** (Cauchy-Lipschitz). Soient E un espace de Banach,  $\Omega$  un ouvert de E, I un intervalle ouvert de  $\mathbb{R}$  et f une fonction continue de  $I \times \Omega$  dans E. On pose le problème de Cauchy :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = f(t, x(t)), \ t \ge 0, \\ x(t_0) = x_0. \end{cases}$$
(1.2)

Si la fonction f est localement lipschitzienne par rapport à la deuxième variable x, alors il existe une unique solution maximale au problème (1.2). De plus, si f est de classe  $C^p$  alors les solutions sont de classe  $C^{p+1}$ .

**Lemme 1.2** (des bouts ou de sortie de tout compact). Soit  $(]T_-, T_+[, x)$  la solution maximale du problème de Cauchy (1.2). Si  $T_+ < \sup I$  alors la solution  $\{x(t)\}$  sort de tout compact au voisinage de  $T_+$ . C'est-à-dire que  $\forall K \subset \Omega$  compact, il existe  $T_K \in ]T_-, T_+[$  tel que pour tout  $t \in [T_K, T_+[, x(t) \in \Omega \setminus K.$ 

**Proposition 1.3.** Les solutions de (1.1) restent positives si  $x_0, z_0 > 0$ .

Démonstration. On suppose  $x_0, z_0 > 0$  et qu'il existe T > 0 tel que x(t), z(t) > 0sur [0, T[, x(T) = 0 et z(T) > 0. Alors x'(T) = 0 et x(t) = 0,  $\forall t \ge T$  puisque  $x^* = 0$  est un équilibre de  $(1.1)_1$ . De plus z'(T) < 0 et même z'(t) < 0,  $\forall t \ge T$ . S'il existe  $T_2 > T$  tel que  $z(T_2) = 0$  alors  $z'(T_2) = 0$  et z(t) = 0,  $\forall t \ge T_2$  puisque  $z^* = 0$  est un équilibre de  $(1.1)_2$ . En fait cela montre que si les proies disparaissent, alors les prédateurs aussi puisqu'ils n'ont plus de quoi se nourrir. Le raisonnement inverse aboutirait à la prolifération des proies jusqu'au seuil limite k dans le cas où les prédateurs disparaissent. Les solutions restent positives de toutes manières.  $\Box$ 

**Proposition 1.4.** Les solutions de (1.1) sont globales.

Démonstration. Supposons que  $t_{\max} < +\infty$  alors  $|x(t)| + |z(t)| \xrightarrow[t \to t_{\max}]{} +\infty$  d'après le lemme (1.2). En faisant une combinaison linéaire des deux équations de (1.1), on obtient  $\frac{d(\alpha x + z)}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - mz(t) \leq rx(t) \leq C(\alpha x(t) + z(t))$  avec C une

constante. Ainsi en intégrant on a  $\alpha x(t) + z(t) \leq (\alpha x_0 + z_0) \exp(Ct), \forall t \geq 0$ . Et donc  $\alpha x(t) + z(t) \leq (\alpha x_0 + z_0) \exp(Ct_{\max}) < +\infty$ . Ainsi, on ne peut pas avoir  $|x(t)| \xrightarrow[t \to t_{\max}]{} +\infty$  ou  $|z(t)| \xrightarrow[t \to t_{\max}]{} +\infty$  d'où la contradiction puisque d'après la proposition 1.3, les solutions sont positives. Ainsi le résultat est démontré.

#### **Proposition 1.5.** Les solutions de (1.1) sont bornées.

Démonstration. On va démontrer la proposition en considérant n'importe laquelle des 3 réponses fonctionnelles en s'inspirant de [7]. On voit que si  $x(t) \ge k$  alors x'(t) < 0. Ainsi pour un temps t assez grand on a  $x(t) \in [0, k]$ . Ensuite, si  $\alpha \phi(x(t)) < m$  alors z'(t) < 0, donc pour  $x \in [0, \epsilon]$  suffisamment petit, on a z'(t) < 0. Puis, si on note  $N = \max_{x \in [\epsilon, k]} \left( \frac{rx(1 - x/k)}{\phi(x)} \right)$ , alors x'(t) < 0 lorsque z(t) > N. On a bien Nqui existe puisque la fonction à l'intérieur du maximum est continue sur le compact  $[\epsilon, k]$  donc par conséquent atteint son maximum. On peut construire ainsi une boîte dans laquelle les solutions sont piégées et donc elles sont bornées.

En fait, en reprenant le raisonnement de la preuve précédente, on se retrouve avec  $\frac{d(\alpha x+z)}{dt}(t) = rx(t)\left(1-\frac{x(t)}{k}\right) - mz(t) \le rk\left(1-\frac{x(t)}{k}\right) - mz(t) \le rk - C(\alpha x(t) + z(t))$ pour t again grand air C est une constante strictement positive. D'air en inté

z(t)) pour t assez grand, où C est une constante strictement positive. D'où en intégrant on obtient :

 $0 \le \alpha x(t) + z(t) \le (\alpha x_0 + z_0) \exp(-Ct) + \frac{K}{C} (1 - \exp(-Ct)) \le \frac{K}{C} + (\alpha x_0 + z_0)$ . Par conséquent, x étant bornée, alors z est aussi bornée.

### **1.3** Rappels sur les bifurcations

Rappelons brièvement quelques éléments sur les bifurcations. Dans le cas général on étudie le système suivant, où le paramètre que l'on veut faire varier est  $\gamma$ :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} = g(x, y, \gamma). \end{cases}$$
(1.3)

On dit qu'une bifurcation survient en une certaine valeur  $\gamma = \gamma^*$  si un petit changement de  $\gamma$  autour de  $\gamma^*$ , produit un changement majeur dans l'organisation du système. On va définir les deux bifurcations dont on va se servir plus loin.

La première est la bifurcation transcritique, où deux équilibres échangent leur stabilité. Le cas classique où cette bifurcation intervient est le suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(\gamma - x), \\ \dot{y} = -y. \end{cases}$$
(1.4)

On peut en effet voir qu'il y a deux équilibres (0,0) et  $(\gamma,0)$ . Le premier est stable pour  $\gamma < 0$  et instable pour  $\gamma > 0$ , le deuxième fait le contraire.

La deuxième est la bifurcation de Hopf super-critique, où il y a changement de stabilité d'un foyer et apparition d'un cycle limite stable. Cette bifurcation intervient par exemple dans le cas suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = y + x(\gamma - x^2 - y^2), \\ \dot{y} = -x + y(\gamma - x^2 - y^2). \end{cases}$$
(1.5)

En passant aux coordonnées polaires, en notant  $\theta$  l'angle et  $r(\theta)$  le rayon, on obtient le système plus simple :

$$\begin{cases} \dot{r} = r(\gamma - r^2), \\ \dot{\theta} = -1. \end{cases}$$
(1.6)

On obtient 2 équilibres : l'origine (0,0) qui est stable pour  $\gamma \leq 0$ , instable pour  $\gamma > 0$  et le cercle, appelé cycle limite, de rayon  $\sqrt{\gamma}$  centré à l'origine qui est stable et qui apparaît donc lorsque  $\gamma > 0$ .

**Théorème 1.6** (Bifurcation de Hopf). On considère le système (1.3) et on note  $(x^*, y^*)$  un point d'équilibre du système. On note A la matrice Jacobienne calculée au point  $(x^*, y^*)$  et on note  $\lambda_1(\gamma)$  et  $\lambda_2(\gamma)$  les deux valeurs propres conjuguées de A, avec  $\lambda_{1,2} = \alpha(\gamma) \pm i\beta(\gamma)$ . On suppose que la partie réelle des valeurs propres s'annule pour une valeur  $\gamma_c$  du paramètre :  $\alpha(\gamma_c) = 0$ . On suppose de plus que  $\beta(\gamma_c) \neq 0$  et que  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) > 0$ . Alors on peut conclure que  $\gamma = \gamma_c$  est une bifurcation de Hopf super-critique. Il existe alors  $\gamma_1 < \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_1, \gamma_c[$  l'équilibre  $(x^*, y^*)$  est un foyer stable. De plus pour tout voisinage U de  $(x^*, y^*)$ , il existe  $\gamma_2 > \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_c, \gamma_2[$ , l'équilibre  $(x^*, y^*)$  est un foyer instable entouré d'un cycle limite stable contenu dans U dont l'amplitude augmente et est de l'ordre de  $\sqrt{\gamma - \gamma_c}$ .

Analysons maintenant le modèle (1.1) avec les différentes réponses fonctionnelles en cherchant les points d'équilibres ainsi que d'éventuelles bifurcations. On fixera de manière arbitraire les paramètres suivants pour toute la suite du chapitre :

$$k = 100, \alpha = 0.75, m = 0.5 \text{ et } h = 1.$$
 (1.7)

On fera varier les autres paramètres qui semblent plus intéressants biologiquement, même si les comportements obtenus par la suite pourraient être obtenus en en faisant varier d'autres.

# 1.4 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Lotka-Volterra

La première réponse fonctionnelle étudiée est celle de Lotka-Volterra, qui est une fonction classique dans les modèles proies-prédateurs. Elle suggère une mort linéaire des proies due à la prédation. Le système (1.1) devient ainsi :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - ax(t)z(t), \\ \frac{dz}{dt}(t) = \alpha ax(t)z(t) - mz(t). \end{cases}$$
(1.8)

La recherche d'équilibres consiste à trouver des solutions  $(x^*, z^*)$  indépendantes du temps, ce qui revient à résoudre  $dx^*/dt = 0$  et  $dy^*/dt = 0$ . On obtient ainsi 3 équilibres :

- $E_1 = (0,0)$ : il y a extinction des deux populations.
- $E_2 = (k, 0)$ : les prédateurs meurent mais les proies prolifèrent.
- $E_3 = \left(\frac{2}{3a}, \frac{r}{a}\left(1 \frac{2}{300a}\right)\right)$ : il y a coexistence des deux populations.

Évidemment on ne s'intéresse qu'à des équilibres positifs, ce qui est toujours le cas de  $E_1$  et de  $E_2$ . Mais  $E_3$  est positif si et seulement si  $a > \frac{2}{300}$ . Il s'agit maintenant d'étudier la stabilité de chacun des équilibres. On calcule ainsi la matrice jacobienne

du système (1.8). On obtient  $J_{(x^*,z^*)} = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx^*}{k} - az^* & -ax^* \\ \alpha az^* & \alpha ax^* - m \end{pmatrix}$ . Il suffit de

l'évaluer en chacun des équilibres et d'étudier la partie réelle des valeurs propres : si elles sont toutes strictement négatives, l'équilibre est localement asymptotiquement stable, s'il y en a une strictement positive alors il est instable, s'il y en a une nulle alors il faut l'étudier autrement.

alors il faut l'étudier autrement. Or  $J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}$  donc l'équilibre (0,0) est un point selle, c'est-à-dire instable sauf pour la variété stable (Oz)

sauf pour la variété stable (Oz). Ensuite  $J_{(k,0)} = \begin{pmatrix} -r & -ak \\ 0 & \alpha ak - m \end{pmatrix}$  donc (k,0) est un point selle si  $a > \frac{m}{\alpha k} = \frac{2}{300}$  et asymptotiquement stable sinon.

Enfin  $J_{E_3} = \begin{pmatrix} \frac{-r}{150a} & -\frac{2}{3} \\ \frac{r(150a-1)}{200a} & 0 \end{pmatrix}$ , la trace étant négative et le déterminant étant

positif si  $a > \frac{2}{300}$  alors on en déduit que  $E_3$  est le contraire de  $E_2$ , à savoir : point selle si  $a < \frac{2}{300}$  et asymptotiquement stable sinon. Il y a ainsi une bifurcation transcritique en  $a = \frac{2}{300}$  comme on le voit figure (1.2), indépendamment de r.

Equilibres en fonction de a



FIGURE 1.2 – Bifurcations pour le modèle (1.8) avec Lotka-Volterra

On obtient ainsi deux portraits de phase différents suivant si  $a < \frac{2}{300}$  (figure 1.3) : convergence vers  $E_2$ , ou si  $a > \frac{2}{300}$  (figure 1.4) : convergence vers  $E_3$ .



FIGURE 1.3 – Trajectoires pour  $a < \frac{2}{300}$  FIGURE 1.4 – Trajectoires pour  $a > \frac{2}{300}$ 

Cette réponse fonctionnelle est réaliste dans le cas où le prédateur est passif comme l'araignée, elle capture en effet tout ce qui arrive sur sa toile. Cependant, pour les autre prédateurs en général, comme avec le renard, il y a un phénomène de satiété qui apparaît, qui est dû à la fois au temps non négligeable passé à chasser la proie, mais aussi à la tuer, digérer ou encore à se reposer. C'est pour cela que les deux autres types de réponses seront plus adaptées à notre problème de base (1.1).

# 1.5 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Holling 2

La réponse fonctionnelle de Holling 2 suggère donc une augmentation croissante de la prédation suivant la quantité de proies, jusqu'à un certain seuil. En fait le prédateur passe son temps à chercher des proies si celles-ci sont en faible quantité, mais en cas de forte quantité, il n'a plus de problèmes pour en trouver : il mange à sa guise jusqu'à saturation. Le système devient donc :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \frac{ax(t)z(t)}{1 + ahx(t)}, \\ \frac{dz}{dt}(t) = \frac{\alpha ax(t)z(t)}{1 + ahx(t)} - mz(t). \end{cases}$$
(1.9)

On obtient encore 3 équilibres :  $E_1 = (0,0), E_2 = (k,0)$  et  $E_3 = \left(\frac{2}{a}, \frac{3r(50a-1)}{50a^2}\right)$ avec  $E_3$  positif  $\Leftrightarrow a > \frac{1}{50}$ . Les matrices Jacobienne sont données par :  $J_{E_1} = \begin{pmatrix} r & 0\\ 0 & -0.5 \end{pmatrix}, J_{E_2} = \begin{pmatrix} -r & \frac{-100a}{100a+1}\\ 0 & \frac{75a}{100a+1} - 1/2 \end{pmatrix}$  et  $J_{E_3} = \begin{pmatrix} \frac{r(20a-1)}{30a} & -\frac{2}{3}\\ \frac{r(50a-1)}{200a} & 0 \end{pmatrix}$ .

Par conséquent  $E_1$  est un point selle,  $E_2$  est asymptotiquement stable si  $a < \frac{1}{50}$  et

un point selle sinon. Puis  $E_3$  est un point selle si  $a < \frac{1}{50}$ , asymptotiquement stable si  $\frac{1}{50} < a < \frac{1}{20}$ , stable si  $a = \frac{1}{20}$  et instable si  $a > \frac{1}{20}$ . Il y a donc une bifurcation transcritique en  $a = \frac{1}{50}$  et une autre bifurcation en  $a = \frac{1}{20}$  (figure 1.5), dont on va en donner la nature dans la proposition suivante.

#### Equilibres en fonction de a



FIGURE 1.5 – Bifurcations pour le modèle (1.9) avec Holling 2

**Proposition 1.7.** La bifurcation en  $a = \frac{1}{20}$  du système (1.9) est de Hopf supercritique.

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \ {\rm L'équation \ caractéristique \ de \ } J_{E_3} \ {\rm est} \ \lambda^2 - \lambda {\rm Tr}(J) + {\rm det}(J) = 0, \ {\rm avec} \\ {\rm Tr}(J) = \frac{r}{3} \left[2 - \frac{1}{10a}\right] \ {\rm et \ det}(J) = \frac{r(50a-1)}{300a}. \ {\rm On \ pose \ } a^* = \frac{1}{20}. \ {\rm Lorsque \ } a = a^*, \\ {\rm Tr}(J) = 0 \ {\rm et \ det}(J) > 0 \ {\rm donc \ les \ valeurs \ propres \ sont \ imaginaires \ pures.} \\ {\rm En \ remplaçant \ } \lambda(a) = \mu(a) + i\delta(a) \ {\rm dans \ l'équation \ caractéristique, \ on \ obtient, \ en \ séparant \ parties \ réelle \ et \ imaginaire, \ le \ système \ : \end{array}$ 

$$\begin{cases} \mu(a)^2 - \delta(a)^2 - \mu(a) \operatorname{Tr}(J) + \det(J) = 0\\ 2\mu(a)\delta(a) - \delta(a) \operatorname{Tr}(J) = 0 \end{cases}$$
(1.10)

On dérive la 2ème équation pour obtenir :

 $2\mu'(a)\delta(a) + 2\mu(a)\delta'(a) - \delta'(a)\operatorname{Tr}(J) - \delta(a)\frac{d\operatorname{Tr}(J)}{da}(a) = 0. \text{ Or } \frac{d\operatorname{Tr}(J)}{da}(a^*) = \frac{r}{30(a^*)^2}.$ De plus  $\mu(a^*) = 0$  et  $\operatorname{Tr}(J) = 0$  en  $a = a^*.$  On obtient ainsi en évaluant l'équation précédente en  $a = a^* : 2\mu'(a^*)\delta(a^*) = \delta(a^*)\frac{r}{30(a^*)^2}.$  Comme  $\delta(a^*) \neq 0$  alors  $\mu'(a^*) = 1$ 

 $\frac{r}{60(a^*)^2} > 0$ . On a ainsi une bifurcation de Hopf super-critique en  $a = \frac{1}{20}$  d'après le théorème 1.6.

Par conséquent, il y a apparition d'un cycle limite stable pour  $a > a^*$  mais dans un certain voisinage, que le théorème ne permet pas d'identifier. Heureusement, comme tous les équilibres sont instables lorsque  $a > a^*$  et que les solutions sont bornées, alors par le théorème de Poincaré-Bendixson, il y a existence d'un cycle limite stable. On obtient ainsi 4 portraits de phase différents dont un qui nous intéresse particulièrement, celui où on a des solutions périodiques (figure 1.9).



Le problème avec Holling 2 se remarque lors de faible quantité de proies : les prédateurs les mangent encore en trop grand nombre. C'est pourquoi on va maintenant analyser la réponse fonctionnelle de Holling de type 3.

# 1.6 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Holling 3

La réponse fonctionnelle de Holling de type 3 suggère une faible prédation dans le cas où les proies sont en faible quantité. Elle accentue en effet la difficulté pour le prédateur de trouver des proies à manger, les proies se cachant plus facilement lorsqu'elles sont peu nombreuses. Le nouveau système à étudier est :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \frac{ax^2(t)z(t)}{1 + ahx^2(t)}, \\ \frac{dz}{dt}(t) = \frac{\alpha ax^2(t)z(t)}{1 + ahx^2(t)} - mz(t). \end{cases}$$
(1.11)

On obtient 3 équilibres :  $E_1 = (0,0), E_2 = (k,0)$  et  $E_3 = \left(\sqrt{\frac{2}{a}}, \frac{3r}{\sqrt{2a}}\left(1 - \frac{\sqrt{2}}{100\sqrt{a}}\right)\right)$ avec  $(x^*, z^*)$  positif  $\Leftrightarrow a > \frac{2}{2}$ . Les matrices Jacobienne sont données par :

$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} r & 0\\ 0 & -0.5 \end{pmatrix}, J_{E_2} = \begin{pmatrix} -r & \frac{-10^4 a}{10^4 a + 1}\\ 0 & \frac{7500a}{10^4 a + 1} - 0.5 \end{pmatrix} \text{ et } J_{E_3} = \begin{pmatrix} \frac{r}{3} \begin{pmatrix} 1 - \frac{4\sqrt{2}}{100\sqrt{a}} \end{pmatrix} & -\frac{2}{3}\\ \frac{r}{2} \begin{pmatrix} 1 - \frac{\sqrt{2}}{100\sqrt{a}} \end{pmatrix} & 0 \end{pmatrix}$$

Par conséquent  $E_1$  est un point selle,  $E_2$  est un point selle si  $a > \frac{2}{10^4}$  et asymptotiquement stable sinon. De plus,  $E_3$  est un point selle si  $a < \frac{2}{10^4}$ , asymptotiquement stable si  $\frac{2}{10^4} < a < \frac{2}{5^4}$ , stable si  $a = \frac{2}{5^4}$  et instable si  $a > \frac{2}{5^4}$ . On obtient en fait les mêmes bifurcations qu'avec Holling 2 (figure 1.10). Les portraits de phase sont aussi qualitativement les mêmes.

Equilibres en fonction de a



FIGURE 1.10 – Bifurcations pour le modèle (1.11) avec Holling 3



# 1.7 Comparaison entre les différentes réponses fonctionnelles

On voit donc qu'il est impossible avec la réponse fonctionnelle de Lotka-Volterra, d'obtenir des solutions périodiques. L'utilisation de réponses fonctionnelles plus réalistes permet d'obtenir des solutions périodiques qui reflètent des dynamiques couramment observées dans le milieu naturel.

Ensuite, malgré les différences biologiques que l'on a précisées précédemment entre Holling 2 et Holling 3, on trouve le même comportement des solutions avec trois cas distincts :

- Soit *a* est très petit et alors il y a extinction des prédateurs : ils ne se nourrissent pas suffisamment et ils meurent donc plus vite qu'ils ne se reproduisent.
- Soit *a* est petit et il y a convergence de manière stable vers une cohabitation des deux espèces.
- Soit *a* est assez grand et on obtient des solutions périodiques et donc une régulation des deux densités de population.

On peut quand même regarder, avec les mêmes paramètres, les différences qui apparaissent entre ces deux réponses fonctionnelles.

On remarque tout d'abord que la quantité de proies se rapproche très près de 0 avec Holling 2 et reste à peu près constante sur une petite période alors que cette quantité augmente très peu de temps après avoir atteint son minimum avec Holling 3. De plus, les cycles sont presque deux fois plus rapides avec Holling 3 ce qui implique une régulation plus rapide des deux espèces (figure 1.17).





FIGURE 1.15 – Trajectoires pour Holling 2

FIGURE 1.16 – Trajectoires pour Holling 3



FIGURE 1.17 – Comparaison des solutions périodiques

Passons maintenant au cas avec deux proies et un prédateur où on verra la véritable différence entre les deux réponses fonctionnelles de Holling, qui n'apparaît qu'avec au moins deux proies.

# Chapitre 2

# Modèle EDO avec 2 proies et 1 prédateur

### 2.1 Système

Le système est basiquement le même que précédemment avec une équation en plus :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \phi_x(x(t), y(t))z(t), \\ \frac{dy}{dt}(t) = ry(t)\left(1 - \frac{y(t)}{k}\right) - \phi_y(x(t), y(t))z(t), \\ \frac{dz}{dt}(t) = \alpha\phi_x(x(t), y(t))z(t) + \beta\phi_y(x(t), y(t))z(t) - mz(t), \ \forall t \ge 0, \\ x(0) = x_0, \ y(0) = y_0, \ z(0) = z_0, \end{cases}$$

$$(2.1)$$

avec x(t) et y(t) les quantités des deux populations de proies distinctes à l'instant t et z(t) celle des prédateurs. On note  $\phi_x$  (respectivement  $\phi_y$ ) la réponse fonctionnelle des prédateurs sur les proies x (resp y).

**Hypothèses :** on suppose que les taux de reproduction r sont les mêmes pour les deux proies, ainsi que les capacités d'accueil k. Les hypothèses de la partie précédente sont toujours valables. De plus on considérera  $y_0 \ge 0$ . On supposera aussi que les coefficients d'assimilation sont égaux :  $\alpha = \beta$ .

**Modèle bien posé :** on pourrait démontrer comme dans la partie précédente qu'il y a existence et unicité de solutions qui sont de plus positives et bornées. Mais la preuve suivant la même démarche, nous ne le ferons pas ici.

On va maintenant analyser le système (2.1) avec les trois réponses fonctionnelles précédentes, adaptées au cas de la dimension 3. On mettra le même type de réponse pour les deux proies, en ne faisant varier que les paramètres d'attaque  $a_i$ , i = 1, 2. On fixera les paramètres suivants pour toute la suite du chapitre :

$$k = 100, \alpha = \beta = 0.75, m = 0.5, h = 1 \text{ et } r = 3.$$
 (2.2)

On fera varier les autres paramètres  $(a_1 \text{ et } a_2)$ .

# 2.2 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Lotka-Volterra

La réponse fonctionnelle dans le cas de Lotka-Volterra est :  $\phi_x(x,y) = a_1 x$  et  $\phi_y(x,y) = a_2 y$ . Le système ainsi étudié est le suivant :

$$\frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - a_1x(t)z(t),$$

$$\frac{dy}{dt}(t) = ry(t)\left(1 - \frac{y(t)}{k}\right) - a_2y(t)z(t),$$

$$\frac{dz}{dt}(t) = \alpha a_1x(t)z(t) + \alpha a_2y(t)z(t) - mz(t), \forall t \ge 0.$$
(2.3)

On obtient 7 équilibres différents :

- $E_1 = (0, 0, 0)$  : extinction des trois populations. Sa matrice Jacobienne est donnée par  $J_{E_1} = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & r & 0 \\ 0 & 0 & -m \end{pmatrix}$ . Ainsi  $E_1$  est instable  $\forall r > 0$ .
- $E_2 = (k, 0, 0)$ : prolifération des proies 1 mais extinction des proies 2 et des prédateurs. Sa matrice Jacobienne est  $J_{E_2} = \begin{pmatrix} -r & 0 & -a_1k \\ 0 & r & 0 \\ 0 & 0 & a_1\alpha k m \end{pmatrix}$ : instable.
- $E_3 = (0, k, 0)$ : prolifération des proies 2 mais extinction des deux autres populations. La matrice Jacobienne est :  $J_{E_3} = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & -r & -a_2k \\ 0 & 0 & a_2\beta k - m \end{pmatrix}$ : instable.
- $E_4 = (k, k, 0)$ : prolifération des deux proies mais extinction des prédateurs. Ici on a  $J_{E_4} = \begin{pmatrix} -r & 0 & -a_1k \\ 0 & -r & -a_2k \\ 0 & 0 & a_1\alpha k + a_2\beta k - m \end{pmatrix}$  et donc  $E_4$  est stable si  $a_1\alpha k + a_2\beta k - m < 0$  et est instable sinon.
- $E_5 = \left(\frac{m}{a_1\alpha}, 0, \frac{r(a_1\alpha k m)}{a_1^2\alpha k}\right)$ : coexistence des proies 1 et des prédateurs mais extinction des proies 2. L'équilibre est positif si  $a_1\alpha k - m > 0$ . La matrice Jacobienne est :  $J_{E_5} = \begin{pmatrix} -\frac{mr}{a_1\alpha k} & 0 & -\frac{m}{\alpha} \\ 0 & \frac{r(a_2m + a_1\alpha k(a_1 - a_2))}{a_1^2\alpha k} & 0 \\ \frac{r(a_1\alpha k - m)}{a_1k} & \frac{ra_2\beta(a_1\alpha k - m)}{a_1^2\alpha k} & 0 \end{pmatrix}$

On voit qu'une valeur propre est  $\lambda_1 = \frac{r(a_2m + a_1\alpha k(a_1 - a_2))}{a_1^2\alpha k}$ , les deux autres étant données par  $\lambda_2 + \lambda_3 = -\frac{mr}{a_1\alpha k}$  et  $\lambda_2\lambda_3 = \frac{mr(a_1\alpha k - m)}{a_1\alpha k}$ . On a ainsi :

- Soit  $a_1 \alpha k m < 0$ :  $E_5$  est négatif et instable car  $\lambda_2 \lambda_3 < 0$ .
- Soit  $a_1 \alpha k m > 0$  et  $a_2 m + a_1 \alpha k (a_1 a_2) < 0$ :  $E_5$  est positif et stable.
- Soit  $a_1 \alpha k m > 0$  et  $a_2 m + a_1 \alpha k (a_1 a_2) > 0$ :  $E_5$  est positif et instable.

Par conséquent  $E_5$  est stable lorsque  $a_1 > \frac{m}{\alpha k}$  et  $a_2 > \frac{a_1^2 \alpha k}{a_1 \alpha k - m}$ .

•  $E_6 = \left(0, \frac{m}{a_2\beta}, \frac{r(a_2\beta k - m)}{a_2^2\beta k}\right)$ : coexistence des proies 2 et des prédateurs mais extinction des proies 1. L'équilibre est positif si  $a_2\beta k - m > 0$ . On a :

$$J_{E_6} = \begin{pmatrix} \frac{r(a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_1))}{a_2^2\beta k} & 0 & 0\\ 0 & -\frac{mr}{a_2\beta k} & -\frac{m}{\beta}\\ \frac{ra_1\alpha(a_2\beta k - m)}{a_2^2\beta k} & \frac{r(a_2\beta k - m)}{a_2k} & 0 \end{pmatrix}$$

Une valeur propre est  $\lambda_1 = \frac{r(a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_1))}{a_2^2\beta k}$ , les deux autres sont données par  $\lambda_2 + \lambda_3 = \frac{-mr}{a_2\beta k}$  et  $\lambda_2\lambda_3 = \frac{mr(a_2\beta k - m)}{a_2\beta k}$ . On obtient ainsi : - Soit  $a_2\beta k - m < 0$  :  $E_6$  est négatif et instable. - Soit  $a_2\beta k - m > 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_1) < 0$  :  $E_6$  est positif et stable. - Soit  $a_2\beta k - m > 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_1) > 0$  :  $E_6$  est positif et instable. Par conséquent  $E_6$  est stable lorsque  $a_2 > \frac{m}{\beta k}$  et  $a_1 > \frac{a_2^2\beta k}{a_2\beta k - m}$ .

• 
$$E_7 = \left(\frac{a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_1)}{a_2^2\beta + a_1^2\alpha}, \frac{a_2m + a_1\alpha k(a_1 - a_2)}{a_2^2\beta + a_1^2\alpha}, \frac{r(a_1\alpha k + a_2\beta k - m)}{k(a_2^2\beta + a_1^2\alpha)}\right)$$
  
=  $(x^*, x^*, z^*)$ ; goovittones des 3 populations. La matrice lacobienne associée

$$J_{E_7} = \begin{pmatrix} -\frac{rx^*}{k} & 0 & -a_1x^* \\ 0 & -\frac{ry^*}{k} & -a_2y^* \\ a_1\alpha z^* & a_2\beta z^* & 0 \end{pmatrix}.$$
 L'équation caractéristique de  $J_{E_7}$  est :  $\lambda^3 + a_1\alpha z^* = \lambda^3 + a_2\beta z^* = 0$ 

 $\frac{r}{k}(x^*+y^*)\lambda^2 + \left(\frac{r^2}{k^2}x^*y^* + a_2^2\beta y^*z^* + a_1^2\alpha x^*z^*\right)\lambda + \left(\frac{a_1^2\alpha r}{k} + \frac{a_2^2\beta r}{k}\right)x^*y^*z^* = 0,$ qui est de la forme  $\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0$ . On utilise le critère de Routh-Hurwitz pour étudier la stabilité de  $E_7$ :

• 
$$a_1 = \frac{r}{k}(x^* + y^*) > 0$$
 si  $x^* > 0$  et  $y^* > 0$ .  
•  $a_2 = \left(\frac{r^2}{k^2}x^*y^* + a_2^2\beta y^*z^* + a_1^2\alpha x^*z^*\right) > 0$  si  $x^* > 0, y^* > 0, z^* > 0$ .

$$a_3 = \left(\frac{a_1^2 \alpha r}{k} + \frac{a_2^2 \beta r}{k}\right) x^* y^* z^* > 0 \text{ si } x^* > 0, y^* > 0, z^* > 0.$$

$$a_1 a_2 - a_3 = \frac{r^3}{k^3} (x^* + y^*) x^* y^* + \frac{r}{k} z^* \left(a_2^2 \beta (y^*)^2 + \frac{r}{k} a_1^2 \alpha (x^*)^2\right) > 0 \text{ si } x^* > 0, y^* > 0, z^* > 0.$$

À partir du moment où l'on a  $x^* > 0, y^* > 0$  et  $z^* > 0$  alors les conditions sont remplies pour pouvoir appliquer le critère de Routh-Hurwitz et en déduire la stabilité de l'équilibre  $E_7$ . En fait, cela revient à dire que  $E_7$  est stable dès qu'il est positif.

**Résumé :** les équilibres  $E_1, E_2$  et  $E_3$  sont toujours instables.

Puis, si  $a_1 \alpha k + a_2 \beta k - m < 0$  alors  $E_4$  est stable et forcément  $a_1 \alpha k - m < 0$  ainsi que  $a_2 \beta k - m < 0$  ce qui donne  $E_5$  et  $E_6$  négatifs et instables.

Ensuite, si  $a_1 \alpha k + a_2 \beta k - m > 0$  alors  $E_4$  est instable et il y a 3 cas possibles :

- Soit  $a_2m + a_1\alpha k(a_1 a_2) > 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 a_1) > 0$ :  $E_5$  et  $E_6$  sont instables et  $E_7$  est stable.
- Soit  $a_2m + a_1\alpha k(a_1 a_2) > 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 a_1) < 0$ :  $E_6$  et  $E_7$  sont instables et  $E_5$  est stable.
- Soit  $a_2m + a_1\alpha k(a_1 a_2) < 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 a_1) > 0$ :  $E_5$  et  $E_7$  sont instables et  $E_6$  est stable.

**Remarque :** il est impossible d'avoir à la fois  $a_2m + a_1\alpha k(a_1 - a_2) < 0$  et  $a_1m + a_2\beta k(a_2 - a_2) < 0$ . En effet, comme tous les paramètres sont positifs, pour avoir la première condition il faudrait que  $a_2 > a_1$  et pour avoir la deuxième condition il faudrait que  $a_1 > a_2$  : absurde.

Avec les paramètres posés à l'équation (2.2), on peut représenter, sur un graphe en dimension 2, l'équilibre vers lequel le système va converger suivant la valeur de  $a_1$ et de  $a_2$  puisqu'il y a, pour chaque combinaison  $(a_1, a_2)$ , un unique équilibre stable.



FIGURE 2.1 – Bifurcations pour le modèle (2.3) avec Lotka-Volterra

On voit qu'il y a quatre zones distinctes, ce qui implique donc quatre portraits de phase différents :

- Pour  $a_1$  et  $a_2$  très petits, le prédateur ne mange pas suffisamment de proies et donc finit par mourir. Ainsi les solutions convergent vers  $E_4$  (figure 2.2).
- Pour  $a_1$  et  $a_2$  assez grands et assez proches, le prédateur mange presque autant des deux proies. Par conséquent, si l'une des quantités de proies est faible, l'autre l'est aussi et donc la quantité de prédateur va diminuer. Ceci va se stabiliser et les solutions vont converger vers  $E_7$ : les trois espèces vont finir par cohabiter ensemble (figure 2.5).
- Pour  $a_1$  suffisamment plus grand que  $a_2$  (qui est suffisamment grand), le prédateur va manger en priorité les proies 1 parce qu'il les préfère ou parce qu'elles sont plus facilement chassées. Il va les consommer jusqu'à qu'il n'en reste plus, tout en consommant des proies 2 qui lui garantiront sa survie. À partir de ce moment-là on pourrait considérer le système sans les proies 1, c'est-à-dire revenir sur le modèle (1.8) et voir qu'il y a effectivement coexistence des deux populations restantes. Les solutions convergent donc vers  $E_6$  (figure 2.4).
- Le raisonnement inverse donne la convergence des solutions vers  $E_5$  lorsque  $a_2$  est suffisamment supérieur à  $a_1$  (figure 2.3).







FIGURE 2.3 – Convergence vers  $E_5$ 





FIGURE 2.5 – Convergence vers  $E_7$ 

On remarque encore une fois le problème soulevé plus haut sur la réponse fonctionnelle de Lotka-Volterra. À savoir que les prédateurs ne sont jamais rassasiés, ils mangent d'autant plus qu'il y a de proies disponibles. Un autre problème survient lorsqu'il y a deux proies : la quantité de proies 1 tuées qui est  $a_1x(t)z(t)$  ne dépend pas de la quantité de proies 2 qui est y(t), et inversement. Alors que l'on se doute bien qu'un prédateur va manger d'autant plus de proies 1 si la proie 2 est en faible quantité (la probabilité de rencontre étant alors plus importante). En revanche on voit apparaître un phénomène de préférence entre les proies avec les paramètres  $a_1$  et  $a_2$  : cela peut être une préférence alimentaire mais aussi physique (facilité à attraper une espèce plutôt qu'une autre...). On va donc passer à la réponse fonctionnelle de Holling 2.

# 2.3 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Holling 2

La réponse fonctionnelle dans le cas de Holling 2 est :  $\phi_x(x, y) = \frac{a_1 x}{1 + a_1 h x + a_2 h y}$  et  $\phi_y(x, y) = \frac{a_2 y}{1 + a_1 h x + a_2 h y}$ . Les deux problèmes relevés avec Lotka-Volterra sont résolus avec Holling 2, puisque les réponses fonctionnelles dépendent des densités de chacune des proies. On voit en effet qu'à x fixé, plus y est petit et plus  $\phi_x(x, y)$  est grand. Il y a donc une certaine interaction entre les deux proies : plus l'une est

présente, moins l'autre sera tuée en grand nombre. Le système se réécrit,  $\forall t \ge 0$ :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \frac{a_1x(t)z(t)}{1 + a_1hx(t) + a_2hy(t)}, \\ \frac{dy}{dt}(t) = ry(t)\left(1 - \frac{y(t)}{k}\right) - \frac{a_2y(t)z(t)}{1 + a_1hx(t) + a_2hy(t)}, \\ \frac{dz}{dt}(t) = \frac{\alpha a_1x(t)z(t)}{1 + a_1hx(t) + a_2hy(t)} + \frac{\beta a_2y(t)z(t)}{1 + a_1hx(t) + a_2hy(t)} - mz(t). \end{cases}$$
(2.4)

On pourrait encore une fois calculer les équilibres et étudier leur stabilité analytiquement, mais cela devient vite calculatoire et pas très intéressant. On ne va donc pas détailler ces calculs, mais on pourrait voir que l'on obtient encore 7 équilibres dont les 3 premiers  $E_1, E_2, E_3$  sont toujours instables. Les quatre autres équilibres sont en revanche stables dans certaines zones. De la même manière que l'on a fait la figure 2.1, on peut regarder numériquement, pour un nombre fini de points  $(a_1, a_2)$ , combien d'équilibres sont stables (figure 2.6). On voit qu'il y a toujours un seul équilibre au maximum qui est stable, mais, contrairement au cas de Lotka-Volterra, il y a maintenant une zone où aucun équilibre n'est stable. On peut donc aussi chercher numériquement lequel des équilibres est stable sur chacune des zones (figure 2.7).



FIGURE 2.6 – Nombre d'équilibres stables

FIGURE 2.7 - Bifurcations pour(2.4)

Les quatre portraits de phase correspondant à la convergence vers un équilibre stable sont les mêmes que précédemment (figures 2.8, 2.9, 2.10, 2.11).



Portrait de phase avec Holling 2, a1=0.02 et a2=0.02 Equilibres instables Equilibre stable 300 250 z : prédateurs 200 150 100 50 100 40 20 y : proies 2 80 100 120 x : proies 1

FIGURE 2.8 – Convergence vers  $E_4$ 





FIGURE 2.10 – Convergence vers  $E_6$ 

FIGURE 2.11 – Convergence vers  $E_5$ 

Il y a aussi un autre cas, celui où aucun des équilibres n'est stable. Les solutions étant bornées, on en avait déduit en dimension 2, l'existence obligatoire de cycle limite. En dimension 3 il peut se passer d'autre phénomènes beaucoup plus complexes. Cependant, ici on est dans un cas simple, où il y a apparition d'un cycle limite en trois dimensions. Ce cycle limite a une forme différente selon la préférence du prédateur. En effet, si le prédateur n'a pas de préférence  $(a_1 = a_2)$  alors les trajectoires convergent vers un cycle limite symétrique par rapport au plan y = x (en rouge sur la figure 2.12). En revanche, si le prédateur préfère manger par exemple la proie 1, c'est-à-dire que  $a_1 > a_2$ , alors comme on le voit figure 2.13, le cycle limite est courbé du côté y > x. En fait, le prédateur va manger essentiellement les proies qu'il préfère au départ mais contrairement au cas de Lotka-Volterra, comme la prédation dépend des deux quantités de proies, quand la proie préférée sera en trop petite quantité, le prédateur va en manger très peu, ce qui évitera à cette population de proies de s'éteindre. Le prédateur va cependant continuer de manger les proies jusqu'à qu'elles soient en faible quantité, puis les prédateurs vont mourir par manque de nourriture. Ensuite, lorsqu'il y a peu de prédateurs, les proies vont se reproduire mais dans l'ordre inverse de la préférence. C'est-à-dire que la proie non préférée va se reproduire très rapidement puis l'autre proie va se reproduire. Même si on comprend logiquement l'ordre dans lequel les proies se reproduisent, on peut quand même se demander pourquoi avec  $a_1 = 0.3$  et  $a_2 = 0.2$  le cycle limite passe si proche de l'axe (Oy). On a déjà dit qu'un des problèmes avec Holling 2 était la trop forte quantité de proies tuées lorsque celles-ci sont en fait peu nombreuses. Avec deux proies on peut même être plus précis et remarquer que la proportion de proies préférées tuées est toujours supérieure à la proportion de proies préférées disponibles.

En effet, si la proie préférée est la proie 1 alors  $a_1 > a_2$ . Or la proportion de proies 1 tuées à l'instant t est  $\frac{a_1x(t)z(t)/(1+a_1hx(t)+a_2hy(t))}{(a_1x(t)z(t)+a_2y(t)z(t))/(1+a_1hx(t)+a_2hy(t))} =$ 

 $\frac{x(t)}{x(t) + \frac{a_2}{a_1}y(t)} > \frac{x(t)}{x(t) + y(t)}$ qui est exactement la proportion de proies 1 disponibles.



FIGURE 2.12 – Pas de préférence de proie



FIGURE 2.13 – Préférence pour la proie x FIGURE 2.14 – Préférence pour la proie y

Il y a donc manifestement un petit problème de modélisation avec Holling 2 : la proie préférée du prédateur est mangée en trop grande proportion. Ce problème disparaît avec Holling 3, grâce à une particularité de cette réponse fonctionnelle : le phénomène de *switching*.

Une petite remarque concernant les cycles limites : ils sont proches de trois hétéroclines différentes, passant de l'équilibre  $E_4$  à l'équilibre  $E_1$  puis à l'équilibre  $E_2$  si  $a_2 > a_1$  ou  $E_3$  si  $a_2 < a_1$ , puis revenant à  $E_4$ .

# 2.4 Étude du système dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Holling 3

La réponse fonctionnelle dans le cas de Holling 3 est :  $\phi_x(x, y) = \frac{a_1 x^2}{1 + a_1 h x^2 + a_2 h y^2}$ et  $\phi_y(x, y) = \frac{a_2 y^2}{1 + a_2 h x^2 + a_2 h y^2}$ . Cette fois, avec  $a_1 = 0.3$ ,  $a_2 = 0.2$  et donc  $a_1 > a_2$ , on peut voir (figure 2.15) que la courbe rouge est parfois au dessus et parfois au dessous de la droite y = x, contrairement à la courbe verte qui est toujours au dessus. Cela signifie qu'avec Holling 3, le prédateur mangera en priorité la proie préférée, si celle-ci est présente en grande proportion (plus de 40% dans cet exemple). En revanche, lorsqu'elle est faiblement présente, le prédateur ne la mangera que très peu et s'attaquera principalement à l'autre proie. C'est le principe de *switching* qui signifie simplement que le prédateur change de proies suivant les quantités relatives de proies.





Le système réécrit avec cette réponse fonctionnelle, devient :

$$\begin{aligned}
\left( \begin{array}{ll} \frac{dx}{dt}(t) &= rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right) - \frac{a_1x^2(t)z(t)}{1 + a_1hx^2(t) + a_2hy^2(t)}, \ \forall t \ge 0, \\
\frac{dy}{dt}(t) &= ry(t)\left(1 - \frac{y(t)}{k}\right) - \frac{a_2y^2(t)z(t)}{1 + a_1hx^2(t) + a_2hy^2(t)}, \\
\frac{dz}{dt}(t) &= \frac{\alpha a_1x^2(t)z(t)}{1 + a_1hx^2(t) + a_2hy^2(t)} + \frac{\beta a_2y^2(t)z(t)}{1 + a_1hx^2(t) + a_2hy^2(t)} - mz(t).
\end{aligned}$$
(2.5)

Encore une fois, l'analyse du modèle (2.5) devient vite calculatoire, on va donc s'en passer. En fait on pourrait montrer que l'on obtient encore 7 équilibres, les 4 premiers étant les mêmes que précédemment, puis  $E_5$  et  $E_6$  sont facilement trouvables mais par contre les coordonnées du dernier équilibre  $E_7$  est pénible à obtenir même si on peut montrer qu'il existe et qu'il n'y a pas d'autre équilibre. Le diagramme de bifurcation donnerait quelque chose à peu près pareil qu'avec Holling 2, ainsi que les quatre premiers portraits de phase. Dans le cas des cycles limites, on obtient d'autres formes, beaucoup plus lisses et plus logiques que précédemment, le cas sans préférence de proie (figure 2.16) étant presque identique au cas précédent. On voit cependant bien la différence avec les figures (2.17) et (2.18) puisque cette fois, pour les mêmes paramètres que pour les figures (2.13) et (2.14) respectivement, les cycles limites ne suivent plus les axes. Il y a ainsi une régulation des populations plus rapide et de manière équilibrée entre les deux populations de proies. Ainsi, la modélisation avec la réponse fonctionnelle de Holling 3 semble plus réaliste que les autres dans le cas considéré, puisqu'elle reflète d'avantage le cas d'un prédateur tel que le renard et des proies telles que des campagnols. On verra dans la partie suivante une modélisation un peu plus complexe, mais aussi plus réaliste du même problème.





FIGURE 2.16 – Pas de préférence de proie





Portrait de phase avec Holling 3, a1=0.2 et a2=0.3



FIGURE 2.17 – Préférence pour la proie x

FIGURE 2.18 – Préférence pour la proie y

# Deuxième partie

# Modélisation avec des EDP structurées en âge de la proie

# Introduction

Les modèles d'EDO, aussi complexes soient-ils, ne permettent pas de distinguer les individus selon une variable, de manière continue. En effet on ne prend en compte que le temps qui s'écoule, ce qui limite les capacités réalistes de modélisation. C'est ainsi qu'au début du 20ème siècle, des modèles structurés sont apparus et ont commencé à être étudié. Ces modèles composés d'équations aux dérivées partielles (EDP) permettent de décrire des populations pour lesquelles on veut différencier les individus selon une caractéristique propre (âge, taille, espace, charge d'infection, temps d'infection depuis contamination...). C'est pourquoi ils ont été utilisés dans de nombreux contextes tels que la dynamique de population cellulaires, l'épidémiologie, la démographie. Les premiers travaux sur ces modèles datent de 1911 avec Sharpe et Lotka [18], de 1926 avec McKendrick [12], et d'un peu plus tard avec Kermack ou encore Von Foerster. Dans leurs modèles, les processus de naissance et de mortalité étaient des fonctions linéaires en les densités de population. Ils ont été rigoureusement analysés par Feller, Bellman ou encore Cooke à l'aide d'équations intégrales de Volterra.

Dans les années 70, des modèles non-linéaires ont été construits, par exemple celui de Gurtin et MacCamy [8]. Ils ont été analysés par de nombreux mathématiciens tels que Ianelli, Cushing, Dieckmann, Perthame, Magal, Webb, etc... Trois principales méthodes d'analyse ont été utilisées : par équations intégrales (Iannelli [10], Webb [20]), par problèmes adjoints (Perthame [17]) et enfin par la théorie des semi-groupes (Webb [20], Banks [3], Pazy [13]). Dans cette partie, nous utiliserons la troisième méthode afin d'analyser un modèle proies-prédateurs avec structuration en âge de la proie; modèle qui sera en lien avec le modèle précédent d'EDO. Cette théorie est en effet très efficace pour obtenir des résultats asymptotiques.

# Chapitre 3

# Modèle étudié et quelques rappels sur les semi-groupes

### 3.1 Système

On va maintenant supposer que la mort et la naissance des proies dépendent de leur âge. Il est en effet très réaliste de supposer que les proies ne peuvent se reproduire qu'à partir d'un certain âge et qu'elles sont plus susceptibles d'être attaquées si elles sont très âgées ou au contraire très jeunes. On construit ainsi le modèle structuré en âge suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) + \frac{\partial x}{\partial a}(t,a) &= -\mu(a)x(t,a) - \alpha y(t)\gamma(a)x(t,a), \\ \frac{\partial y}{\partial t}(t) &= \tilde{\alpha}y(t)\int_{0}^{+\infty}\gamma(a)x(t,a)da - \delta y(t), \\ x(t,0) &= \int_{0}^{+\infty}\beta(a)x(t,a)da \ \forall t \ge 0 \ : \ \text{condition aux bords}, \\ x(0,a) &= x_{0}(a) \ \forall a \ge 0 \ \text{et} \ y(0) = y_{0} \ : \ \text{conditions initiales}, \end{cases}$$

$$(3.1)$$

où :

- x(t, a) est la quantité de proies à l'instant t et d'âge a,
- y(t) est la quantité de prédateurs à l'instant t.

 $\begin{array}{ll} \textbf{Rappels}: & L^{\infty}_{+}(\mathbb{R}^{+}) = \{\phi: \mathbb{R}^{+} \mapsto \mathbb{R}^{+} \text{ définies p.p. } |\sup_{x \in \mathbb{R}^{+}} |\phi(x)| < +\infty\} \text{ et } \\ & L^{1}_{+}(\mathbb{R}^{+}) = \{\phi: \mathbb{R}^{+} \mapsto \mathbb{R}^{+} \text{ définies p.p. } |\int_{\mathbb{R}^{+}} |\phi(x)| dx < +\infty\}. \end{array}$ 

#### Définitions et hypothèses :

•  $\mu$  est la fonction représentant le taux de mort suivant l'âge de la proie. On prend  $\mu \in L^{\infty}_{+}(\mathbb{R}^{+})$  puisqu'il y a seulement un nombre fini de proies de tout âge qui meurent. On choisit  $\mu$  qui ne soit pas dans  $L^{1}_{+}(\mathbb{R}^{+})$  et qui vérifie de plus  $\mu(a) \geq \mu_{0} > 0$ , pour presque tout  $a \geq 0$  car tout individu meurt à un âge donné. Cela a pour conséquence :  $\int_{-\infty}^{\infty} \mu(a) da = +\infty$  qui modélise le fait que tout individu meurt à un âge fini,

- $\delta$  est le taux de mort constant des prédateurs. On suppose  $\delta > 0$  par raison biologique évidente.
- $\gamma$  est la fonction qui représente le taux de prédation suivant l'âge de la proie. On suppose que  $\gamma \in L^{\infty}_{+}(\mathbb{R}^{+})$  pour limiter le nombre de proies de tout âge qui sont chassées.
- $\beta$  est la fonction représentant le taux de naissance des proies. On suppose que  $\beta \in L^{\infty}_{+}(\mathbb{R}^{+})$  pour limiter le nombre de naissances.
- $\alpha$  est le coefficient indiquant le pourcentage de proies chassées qui meurent. Or le prédateurs doit manger une certaine quantité de proies avant de se reproduire : cela est modélisé par le coefficient  $\tilde{\alpha}$ . On suppose donc logiquement que  $0 < \tilde{\alpha} \le \alpha \le 1$ .

Ces hypothèses faites, on peut alors expliquer le modèle (3.1) en détails.

#### Sens biologique du modèle :

- $-\mu(a)x(t, a)$  représente la quantité de proies d'âge a qui meurent de cause naturelle à l'instant t,
- $-\alpha y(t)\gamma(a)x(t,a)$  représente la quantité de proies d'âge a qui meurent à cause de la prédation à l'instant t,
- $\tilde{\alpha}y(t)\int_0^{+\infty}\gamma(a)x(t,a)da$  représente la quantité de prédateurs qui naissent à l'instant t,
- $-\delta y(t)$  représente la quantité de prédateurs qui meurent de cause naturelle à l'instant t,
- $\int_0^{+\infty} \beta(a) x(t, a) da$  représente la quantité de proies d'âge 0, c'est-à-dire qui naissent.

Avant de passer à l'analyse du modèle (3.1), on va commencer par faire quelques rappels sur la théorie des semi-groupes. On va en effet s'en servir afin de démontrer l'existence, l'unicité et la positivité des solutions, puis pour étudier les équilibres du système.

# 3.2 Rappels sur les semi-groupes

On fait quelques rappels sur la théorie des semi-groupes nécessaires pour comprendre la suite. On se servira essentiellement de [13] et de [5] que l'on pourra regarder pour plus de détails. Dans toute la suite de cette section, X désignera un espace de Banach.

**Définition 3.1.** Une famille d'opérateurs linéaires bornés T(t),  $0 \le t < \infty$  de X dans X, est un semi-groupe sur X si :

(i) T(0) = I : l'opérateur identité sur X,

(ii)  $T(s+t) = T(s)T(t) \ \forall s, t \ge 0$  : propriété de semi-groupe.

Il est de plus uniformément continu si  $\lim_{t\to 0} ||T(t) - I|| = 0.$ 

Il est dit fortement continu si  $\lim_{t\to 0} T(t)x = x$ ,  $\forall x \in X$ . On appellera semi-groupe de classe  $C_0$  ou plus simplement  $C_0$  semi-groupe tout semi-groupe fortement continu d'opérateurs linéaires bornés sur X.

**Théorème 3.2.** Soit  $(T(t))_{t\geq 0}$  un  $C_0$  semi-groupe. Alors il existe deux constantes  $\omega \geq 0$  et  $M \geq 1$  telles que  $||T(t)|| \leq Me^{\omega t}, \forall 0 \leq t < \infty$ . Voir [13] pour la preuve.

**Définition 3.3.** Si dans la majoration du théorème précédent, on a  $\omega = 0$  alors le semi-groupe est dit uniformément borné. Si de plus M = 1, on a un  $C_0$  semi-groupe dit de contractions.

**Définition 3.4.** Soit  $(T(t))_{t\geq 0}$  un semi-groupe fortement continu sur X. On appelle générateur infinitésimal du semi-groupe  $(T(t))_{t\geq 0}$ , l'opérateur linéaire suivant

 $A: D(A) \subset X \to X \text{ où } Ax = \lim_{t \to 0} \frac{T(t)x - x}{t}, \forall x \in D(A), \text{ où } D(A) \text{ est le domaine}$  $de A \ défini \ par: D(A) = \{x \in X : \lim_{t \to 0} \frac{T(t)x - x}{t} \text{ existe}\}.$ 

**Définition 3.5.** Un opérateur linéaire  $A : D(A) \subset X \to X$  est dit fermé si son graphe  $\Gamma_A = \{(x, Ax), x \in D(A)\}$  est un sous-espace fermé de  $X \bigoplus X$ .

**Proposition 3.6.** Soit  $A : D(A) \subset X \to X$  un opérateur linéaire. Les trois propriétés suivantes sont équivalentes :

(i) A est fermé. (ii)  $\forall (x_n)_{n\geq 1} \subseteq D(A)$  telle que  $x_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} x \in X$  et  $Ax_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} y \in X$  on a  $x \in D(A)$ et Ax = y.

(iii) D(A) muni de la norme  $||x||_{D(A)} = ||x||_X + ||Ax||_X$  est un espace de Banach. On pourra regarder [4] pour la preuve.

**Définition 3.7.** Soit A un opérateur linéaire, pas nécessairement borné, sur X. On appelle ensemble résolvant de A, l'ensemble  $\rho(A) = \{\lambda \in \mathbb{C} \text{ tels que } \lambda I - A \text{ soit inversible}\}$ . La résolvante de A est la famille d'opérateurs linéaires bornés  $R(\lambda, A) = (\lambda I - A)^{-1}, \lambda \in \rho(A)$ .

Un théorème important est celui de Hille-Yosida qui donne une condition nécessaire et suffisante pour obtenir l'existence d'un générateur infinitésimal.

**Théorème 3.8** (Hille-Yosida). Un opérateur linéaire non borné A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe de contractions  $T(t), t \ge 0$  si et seulement si : (i) A est fermé et D(A) est dense dans X.

(ii) L'ensemble résolvant  $\rho(A)$  de A contient  $\mathbb{R}^+$  et  $\forall \lambda > 0$ ,  $||R(\lambda, A)|| \le \frac{1}{\lambda}$ .

**Corollaire 3.9.** Un opérateur linéaire non borné A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe qui satisfait  $||T(t)|| \leq e^{\omega t}$  si et seulement si :

(i) A est fermé et D(A) est dense dans X.

 $\begin{array}{l} (ii) \ L'ensemble \ r\acute{e}solvant \ \rho(A) \ de \ A \ contient \ \{\lambda \in \mathbb{R}, \lambda > \omega\} \ et \ \forall \lambda > 0, \ \|R(\lambda, A)\| \leq \frac{1}{\lambda - \omega}. \end{array}$ 

**Remarque :** si on montre que  $\omega \leq 0$  alors le semi-groupe est contractant, ce qui est très utile pour pouvoir montrer la stabilité des équilibres.

**Définition 3.10.** Un opérateur linéaire A est dissipatif si  $\|(\lambda I - A)x\| \ge \lambda \|x\|, \forall x \in D(A)$  et  $\lambda > 0$ .

**Définition 3.11.** A est dit accrétif si  $\forall x \in D(A)$  et  $\forall \lambda > 0$ , on a  $||(\lambda I + A)x|| \ge \lambda ||x||$ .

**Théorème 3.12** (Lumer-Phillips). Soit A un opérateur linéaire de domaine D(A)dense dans X. Si  $\exists \omega \geq 0$  tel que ( $\omega I - A$ ) soit dissipatif et si  $\exists \lambda_0 > \omega$  tel que ( $\lambda_0 I - A$ ) soit surjectif alors A est le générateur infinitésimal d'un semi-groupe  $(T(t))_{t\geq 0}$  qui satisfait  $||T(t)|| \leq e^{\omega t}, \forall t \geq 0$ . On remarque que l'on n'a pas besoin de montrer que A est fermé, puisque cela est vrai dès que l'on a la dissipativité et la surjectivité. Voir [13] pour la preuve.

**Définition 3.13.** Soit E un espace de Banach ordonné dont le cône positif est générateur et normal. Alors un opérateur A sur E est dit positif résolvant s'il existe  $\omega \in \mathbb{R}$  tel que  $(\omega, +\infty) \subset \rho(A)$  et  $R(\lambda, A) \geq 0 \ \forall \lambda > \omega$ .

**Proposition 3.14.** Soit A un opérateur différentiel qui est générateur d'un  $C_0$  semigroupe  $(T(t))_{t\geq 0}$ . Si A est positif résolvant alors le semi-groupe T(t) est positif. Voir [1] pour la preuve.

# 3.3 Rappels sur les équations d'évolution non linéaires

On définit le problème de Cauchy semi linéaire suivant :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt}(t) = Au(t) + f(t, u(t)), \ t > t_0\\ u(t_0) = u_0, \end{cases}$$
(3.2)

où A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe T(t),  $t \ge 0$  sur un espace de Banach X.

**Définition 3.15.** On appelle solution mild (douce) du problème (3.2), toute fonction continue u qui satisfait la formule de Duhamel suivante :

$$u(t) = T(t - t_0)u_0 + \int_{t_0}^t T(t - s)f(s, u(s)))ds.$$
(3.3)

On peut maintenant énoncer un théorème qui nous assure l'existence et l'unicité des solutions du problème (3.2).

**Théorème 3.16.** Soit  $f : [t_0, T] \times X \to X$  une fonction continue en t sur  $[t_0, T]$  et globalement Lipschitzienne sur X, de constante L. Si A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe T(t),  $t \ge 0$ , sur X un espace de Banach, alors  $\forall u_0 \in X$ , le problème (3.2) a une unique solution mild  $u \in C([t_0, T], X)$ .

On utilise le théorème de Banach-Picard pour la preuve, voir [13].

On peut énoncer une version plus faible, où la fonction non linéaire f est seulement localement Lipschitzienne.

**Théorème 3.17.** Soit  $f : [t_0, +\infty] \times X \to X$  une fonction continue en  $t \ge t_0$ et localement Lipschitzienne par rapport à sa seconde variable, sur X. Si A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe T(t) sur X alors  $\forall u_0 \in X \exists t_{\max} \le$  $+\infty$  tel que le problème (3.2) a une unique solution mild u sur  $[t_0, t_{\max}]$ . De plus si  $t_{\max} < +\infty$  alors  $\lim_{t \to t_{\max}} ||u(t)|| = +\infty$ .

La démonstration est semblable à la précédente, la fin étant liée au lemme des bouts (lemme 1.2), voir [13].

On a dès à présent les résultats suffisants pour pouvoir nous assurer que le problème (3.1) est bien posé.

# Chapitre 4

# Analyse du modèle EDP avec condition aux bords homogène

On commence par la démonstration dans le cas où il n'y a pas de naissance. C'est-à-dire que l'on suppose que  $\beta \equiv 0$  et donc  $x(t, 0) = 0 \ \forall t \ge 0$ .

### 4.1 Cadre de travail

Une solution du problème (3.1) sera une fonction  $u: t \mapsto u(t) = \begin{pmatrix} x(t, .) \\ y(t) \end{pmatrix}$ . Où  $x(t, .): a \mapsto x(t, a)$  est une fonction et y(t) un réel.

Comme la population totale de proies à l'instant t est donnée par  $\int_0^\infty x(t,a)da$  qui est exactement la norme  $L^1$  de la fonction  $x(t,.): a \mapsto x(t,a)$  si celle-ci est positive et donc réaliste biologiquement, il sera donc naturel de chercher des fonctions x(t,.) dans  $L^1(\mathbb{R}^+)$ . De plus, à tout instant  $t \ge 0$ , la quantité  $y(t) + \int_0^{+\infty} x(t,a)da$  est la population totale de proies et de prédateurs à l'instant t.

On considérera donc l'espace des solutions comme étant :  $X = L^1(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}$ .

On notera  $X_+ = L^1_+(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}^+$  le cône positif de X.

On va donc supposer que les conditions initiales sont dans ce cône :  $(x_0, y_0) \in X_+$ .

# 4.2 Problème de Cauchy

On commence par ramener le problème (3.1) en un problème de Cauchy semi linéaire. Ce passage est assez classique dans la théorie des semi-groupes. Il faut commencer par définir l'opérateur différentiel en ne considérant que la partie linéaire de (3.1),

$$A: D(A) \subset X \to X \text{ avec } A = \begin{pmatrix} L & 0\\ 0 & -\delta \end{pmatrix}, \tag{4.1}$$

où L est l'application linéaire définie par  $L\phi = -\phi' - \mu\phi$ . On définit son domaine  $D(A) = \{(\phi, z) \in X \text{ tq } \phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+) \text{ et } \phi(0) = 0\}$  de manière à ce que tous les termes soient bien définis et à vérifier la condition aux bords.

On définit la fonction f qui prend en compte la partie non-linéaire du problème par

$$f: X \to X \text{ avec } f(\phi, z) = \begin{pmatrix} -\alpha z \gamma(.) \phi(.) \\ \tilde{\alpha} z \int_0^{+\infty} \gamma(a) \phi(a) da \end{pmatrix} \text{ où } \phi \in L^1(\mathbb{R}^+) \text{ et } z \in \mathbb{R}.$$
(4.2)

On obtient ainsi le problème de Cauchy semi-linéaire suivant :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt}(t) = Au(t) + f(u(t)), \\ u(0) = \begin{pmatrix} x_0(.) \in L^1(\mathbb{R}^+) \\ y_0 \in \mathbb{R} \end{pmatrix}. \end{cases}$$
(4.3)

On va se servir du théorème 3.17 pour montrer l'existence et l'unicité locale du problème (4.3). On va commencer par montrer les hypothèses de ce théorème qui concernent la partie linéaire du problème dans la section 4.3 puis on s'intéressera à la partie non-linéaire dans la section 4.4. On montrera dans la section 4.5 que le problème (4.3) admet une unique solution positive globale.

### 4.3 Partie linéaire du problème

Vérifions que l'espace considéré X est bien un espace de Banach.

**Proposition 4.1.** L'espace  $X = L^1(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}$  muni de la norme  $||(\phi, z)||_X = ||\phi||_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |z|, \ \forall (\phi, z) \in X$ , est un espace de Banach.

*Démonstration.* On vérifie aisément que  $\|.\|_X$  est une norme sur X. De plus X est complet comme étant le produit fini d'espaces complets.

Montrons à présent que l'opérateur différentiel A défini par (4.1) est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe sur X. On va pour cela utiliser le corollaire 3.9 dont il faut auparavant vérifier les hypothèses.

Proposition 4.2. L'opérateur différentiel A est fermé.

Démonstration. Il suffit de montrer, d'après la proposition 3.6, que D(A) muni de la norme  $\|\theta\|_{D(A)} = \|\theta\|_X + \|A\theta\|_X$ ,  $\forall \theta \in D(A)$ , est un espace de Banach. On montre facilement que  $\|.\|_{D(A)}$  est une norme sur D(A).

Pour montrer que  $(D(A), \|.\|_{D(A)})$  est complet, on prend  $(\phi_n, z_n) \in D(A)^{\mathbb{N}}$  une suite de Cauchy. Ainsi  $\phi_n \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+)$  qui est un espace complet, donc  $\phi_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} \phi_{\infty}$ , c'està-dire que  $\phi_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} \phi_{\infty}$  et  $\phi'_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} \phi'_{\infty}$ . De plus  $z_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} z_{\infty} \in \mathbb{R}$  puisque  $\mathbb{R}$  est complet. Puis  $\|\mu\phi_n - \mu\phi_{\infty}\|_{L^1} \leq \|\mu\|_{L^{\infty}} .\|\phi_n - \phi_{\infty}\|_{L^1} \xrightarrow[n \to +\infty]{} 0$  puisque  $\|\mu\|_{L^{\infty}} < +\infty$ . Par conséquent  $\mu\phi_n \xrightarrow[n \to +\infty]{} \mu\phi_{\infty}$ . On peut ainsi voir que  $(\phi_n, z_n)$  converge dans D(A)vers  $(\phi_{\infty}, z_{\infty})$ . En effet :  $\|(\phi_n, z_n) - (\phi_{\infty}, z_{\infty})\|_{D(A)} \leq \|\phi_n - \phi_{\infty}\|_{L^1} + |z_n - z_{\infty}| +$  $\|\mu(\phi_n - \phi_{\infty}) + (\phi'_n - \phi'_{\infty})\|_{L^1} + \delta|z_n - z_{\infty}| \xrightarrow[n \to +\infty]{} 0$ . La suite de Cauchy est donc convergente et l'espace D(A) muni de sa norme  $\|.\|_{D(A)}$  est complet.

**Proposition 4.3.** Le domaine D(A) de A est dense dans X.

Démonstration. On sait que  $\{\phi \in C_c^{\infty}(\mathbb{R}^+) : \phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+)\} = C_c^{\infty}(\mathbb{R}^+)$ . Donc  $C_c^{\infty}(\mathbb{R}^+) \subseteq \{\phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+) : \phi(0) = 0\} \subseteq L^1(\mathbb{R}^+)$ . Ainsi  $C_c^{\infty}(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R} \subseteq D(A) \subseteq X$ . Or  $C_c^{\infty}(\mathbb{R}^+)$  est dense dans  $L^1(\mathbb{R}^+)$ . Ainsi, en passant à l'adhérence dans X les inclusions précédentes, on obtient  $X \subseteq \overline{D(A)} \subseteq X$ . Par conséquent  $\overline{D(A)} = X$  et D(A) est dense dans X.

Afin de pouvoir utiliser le corollaire 3.9, il faut à présent montrer la condition (ii), c'est pourquoi on va maintenant regarder la résolvante de A.

**Proposition 4.4.** Il existe  $\omega > 0$  tel que l'ensemble résolvant  $\rho(A)$  de A contient  $\{\lambda \in \mathbb{R} : \lambda > \omega\}$ . De plus la résolvante de A satisfait  $||R(\lambda, A)||_X \leq \frac{1}{\lambda + \omega}$ .

 $\begin{aligned} D\acute{e}monstration. \text{ Soient } (g, y) &\in X \text{ et } \lambda \in \mathbb{R} \text{ tels que } R(\lambda, A) = (\lambda I - A)^{-1} \text{ existe.} \\ \text{On cherche } (\phi, z) &\in D(A) \text{ qui vérifie } R(\lambda, A). \begin{pmatrix} g \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \phi \\ z \end{pmatrix} \Leftrightarrow R^{-1}(\lambda, A). \begin{pmatrix} \phi \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g \\ y \end{pmatrix} \\ &\Leftrightarrow \begin{cases} \frac{d\phi}{da}(a) + (\lambda + \mu(a))\phi(a) &= g(a) \\ &(\lambda + \delta)z &= y \end{cases} \end{aligned}$  (4.4)

La première équation de (4.4) se résout facilement. En effet elle est équivalente à :

$$\frac{d}{da}\left(\phi(a)\exp\left(\int_0^a (\lambda+\mu(s))ds\right)\right) = g(a)\exp\left(\int_0^a (\lambda+\mu(s))ds\right).$$

Puis, en intégrant l'expression précédente entre 0 et a, on obtient :

$$\phi(a) \exp\left(\int_0^a (\lambda + \mu(s)) ds\right) - \phi(0) = \int_0^a g(u) \exp\left(\int_0^u (\lambda + \mu(s)) ds\right) du.$$

Ainsi, puisque  $\phi(0) = 0$ , le système (4.4) est équivalent à :

$$\begin{cases} \phi(a) = \int_0^a g(u) \exp\left(-\int_u^a (\lambda + \mu(s)) ds\right) du, \\ z = \frac{y}{\lambda + \delta}. \end{cases}$$
(4.5)

Par conséquent une condition nécessaire pour que  $R(\lambda, A)$  soit bien définie est d'avoir  $\lambda \neq -\delta$ .

Vérifions que  $(\phi, z)$  appartienne bien à D(A). Déjà,  $z \in \mathbb{R}$  car  $y \in \mathbb{R}$  et  $\lambda \neq -\delta$ . Puis  $\|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} = \int_0^{+\infty} \left|\int_0^a g(u) \exp\left(-\int_u^a (\lambda + \mu(s)) ds\right) du\right| da$ . Or  $\mu(a) \ge \mu_0 > 0$ ,  $\forall a \ge 0$  et  $g \in L^1(\mathbb{R}^+)$ .

Ainsi 
$$\|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \leq \int_0^{+\infty} \int_0^a |g(u)| \exp\left(-\int_u^a (\lambda+\mu_0) ds\right) du da.$$

Par Fubini on obtient :  $\|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \leq \int_0^{+\infty} |g(u)| \exp((\lambda + \mu_0)u) \int_u^{+\infty} \exp(-(\lambda + \mu_0)a) dadu.$ 

$$\begin{split} \text{C'est-à-dire } \|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} &\leq \int_0^{+\infty} \frac{|g(u)|}{\lambda + \mu_0} du \leq \frac{\|g\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}}{\lambda + \mu_0} < +\infty. \text{ Donc } \phi \in L^1(\mathbb{R}^+). \\ \text{Puis d'après le système (4.4) on a } \int_0^{+\infty} \left|\frac{d\phi}{da}(a)\right| da &= \int_0^{+\infty} |g(a) - (\lambda + \mu(a))\phi(a)| da. \\ \text{Donc } \left\|\frac{d\phi}{da}\right\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} &\leq \|g\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + \lambda \|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + \|\mu\|_{L^\infty} \|\phi\|_{L^1} < +\infty \text{ et } \phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+). \\ \text{Puisque } \phi(0) &= 0, \text{ on obtient bien } (\phi, z) \in D(A). \\ \text{Ensuite, } \left\|R(\lambda, A). \begin{pmatrix}g\\y\end{pmatrix}\right\|_X &= \|(\phi, z)\|_X = \|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |z| \leq \frac{\|g\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}}{\lambda + \mu_0} + \frac{|y|}{\lambda + \delta}. \\ \text{Si on note } \omega &= \min(\delta, \mu_0) \text{ alors } \left\|R(\lambda, A). \begin{pmatrix}g\\y\end{pmatrix}\right\|_X \leq \frac{\|(g, y)\|_X}{\lambda + \omega}. \\ \text{Ainsi } \|R(\lambda, A)\|_X &\leq \frac{1}{\lambda + \omega} \text{ et } \{\lambda \in \mathbb{R} : \lambda > -\omega\} \subseteq \{\lambda \in \mathbb{R} : \lambda > -\delta\} \subseteq \rho(A) \\ \text{puisque } -\delta \leq -\omega. \end{split}$$

On a démontré les hypothèses nécessaires du corollaire 3.9 pour pouvoir l'appliquer.

**Théorème 4.5.** L'opérateur différentiel A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$ semi-groupe  $(T_A(t))_{t\geq 0}$  sur X qui satisfait  $||T_A(t)|| \leq e^{-\omega t}$ ,  $\forall t \geq 0$ . De plus le semigroupe est positif sur  $X_+$ .

 $D\acute{e}monstration$ . D'après les propositions 4.1, 4.2, 4.3 et 4.4, on a les hypothèses nécessaires et suffisantes pour pouvoir appliquer le corollaire 3.9 et en déduire la première partie du théorème.

De plus, on voit facilement, d'après le système (4.5) que  $R(\lambda, A) \ge 0$ ,  $\forall \lambda > -\delta$  sur  $X_+$ . Ainsi le théorème est démontré avec la proposition 3.14.

Maintenant que la partie linéaire est traitée, on va regarder la partie non-linéaire.

### 4.4 Partie non-linéaire du problème

Pour pouvoir appliquer le théorème 3.17, il reste à montrer que la fonction non linéaire est localement Lipschitzienne.

**Théorème 4.6.** La fonction non-linéaire f définie par (4.2) est localement lipschitzienne sur X.

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \ {\rm Soit} \ (\phi_0,z_0) \in L^1(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}. \ {\rm Soient} \ M > 0 \ {\rm et} \ ((\phi_1,z_1),(\phi_2,z_2)) \in B^2_{M,(\phi_0,z_0)} \ {\rm où} \ B_{M,(\phi_0,z_0)} = \{(\phi,z) \in X : \|(\phi,z) - (\phi_0,z_0)\|_X \le M\} \ {\rm est} \ {\rm la} \ {\rm boule} \ {\rm centr\acute{e}e} \ {\rm en} \ (\phi_0,z_0) \ {\rm et} \ {\rm de} \ {\rm rayon} \ {\rm M}. \\ {\rm Ainsi} \ \forall i = 1,2, \ \|\phi_i\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \le M + \|(\phi_0,z_0)\|_X \ {\rm et} \ |z_i| \le M + \|(\phi_0,z_0)\|_X. \\ {\rm Puis} \ \|f(\phi_1,z_1) - f(\phi_2,z_2)\|_X = \|\alpha\gamma(\phi_2z_2 - \phi_1z_1)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |\tilde{\alpha}z_1 \int_0^{+\infty} \gamma(a)\phi_1(a)da - \tilde{\alpha}z_2 \int_0^{+\infty} \gamma(a)\phi_2(a)da |. \ {\rm En} \ {\rm faisant} \ {\rm apparaître} \ \alpha\gamma\phi_2z_1 \ {\rm dans} \ {\rm la} \ {\rm première} \ {\rm norme} \ {\rm et} \ \tilde{\alpha}z_1 \int_0^{+\infty} \gamma(a)\phi_2(a)da \ {\rm dans} \ {\rm la} \ {\rm seconde} \ {\rm norme}, \ {\rm on} \ {\rm peut} \ {\rm majorer} \ {\rm facilement} : \end{array}$ 

 $\begin{aligned} \|f(\phi_1, z_1) - f(\phi_2, z_2)\|_X &\leq \alpha \|\gamma\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^+)} \left[ \|\phi_2\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} |z_2 - z_1| + \|\phi_2 - \phi_1\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} |z_1| \right] + \\ \tilde{\alpha} \|\gamma\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^+)} \left[ \|z_1\| \|\phi_1 - \phi_2\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |z_1 - z_2| \|\phi_2\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \right]. \text{ Or } 0 &\leq \tilde{\alpha} \leq \alpha. \end{aligned}$ 

De plus, avec les majorations faites un peu plus haut, on arrive à :  $\|f(\phi_1, z_1) - f(\phi_2, z_2)\|_X \leq 2 \|\gamma\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^+)} (M + \|(\phi_0, z_0)\|_X) [\|\phi_1 - \phi_2\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |z_1 - z_2|].$ Ainsi  $\|f(\phi_1, z_1) - f(\phi_2, z_2)\|_X \leq C \|(\phi_1, z_1) - (\phi_2, z_2)\|_X$ , où C est la constante indépendante de  $(u_1, z_1)$  et de  $(u_2, z_2) : C = 2 \|\gamma\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^+)} (M + \|(\phi_0, z_0)\|_X.$ Ainsi f est localement Lipschitzienne sur X.

On a ainsi démontré que toutes les conditions étaient réunies pour pouvoir appliquer le théorème 3.17 et obtenir l'existence et l'unicité locale des solutions de (4.3), ce que l'on va faire dans la section suivante.

Mais avant, regardons la différentielle de f autour d'un équilibre quelconque et établissons un résultat qui sera utile par la suite.

Notons  $E = (x^*, y^*)$  un point d'équilibre. Alors un calcul simple nous donne  $D_E f = \begin{pmatrix} -\alpha y^* \gamma(.). & -\alpha \gamma(.) x^*(.) \\ \tilde{\alpha} y^* \int_0^{+\infty} \gamma. & \tilde{\alpha} \int_0^{+\infty} \gamma(a) x^*(a) da \end{pmatrix}$  la différentielle de f autour de E.

**Proposition 4.7.** La fonction f est de classe  $C^1$ . De plus, en décomposant  $D_E f = D_E f_1 + D_E f_2$  avec  $D_E f_2 = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha \gamma(.)x^*(.) \\ \tilde{\alpha}y^* \int_0^{+\infty} \gamma. & \tilde{\alpha} \int_0^{+\infty} \gamma(a)x^*(a)da \end{pmatrix}$  et  $D_E f_1 = \begin{pmatrix} -\alpha y^* \gamma(.). & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ , alors  $D_E f_2$  est un opérateur compact. On s'inspire de l'article [2] pour montrer la compacité.

Pour démontrer cette proposition, on a besoin d'énoncer un théorème dont la preuve peut être trouvée dans [21], puis un lemme.

**Théorème 4.8** (Fréchet-Kolmogorov). Soit *B* un ensemble borné de  $L^p(\mathbb{R}^n)$  avec  $p \in [1, +\infty[$ . Alors *B* est relativement compact si et seulement si on a :

- $\lim_{h\to 0} ||\tau_h f f||_{L^p(\mathbb{R}^n)} = 0$  uniformément sur B où  $\tau_h f$  est la translation de f par h, *i.e.*  $\tau_h f(x) = f(x h)$ .
- $\lim_{x \to +\infty} \int_{|x|>r} |f(x)|^p dx = 0$  uniformément sur B.

**Lemme 4.9.** Pour toute fonction  $f \in L^p(\mathbb{R}^n)$ ,  $1 \le p < +\infty$ ,  $\lim_{|h|\to 0} ||\tau_h f - f||_p = 0$ où  $||.||_p = ||.||_{L^p(\mathbb{R}^n)}$ .

Démonstration. Soit  $f \in L^p(\mathbb{R}^n)$  et soit  $\epsilon > 0$ . Par densité de  $C_c(\mathbb{R}^n)$  dans  $L^p(\mathbb{R}^n)$ , il existe une fonction  $g \in C_c(\mathbb{R}^n)$  telle que  $||f - g||_p \leq \epsilon/3$ . De plus, une translation étant une isométrie, elle conserve ainsi les distances et par conséquent  $\forall h \in \mathbb{R}^n$ ,  $||\tau_h f - \tau_h g||_p = ||f - g||_p \leq \epsilon/3$ . Puis montrons que  $||\tau_h g - g||_p \to 0$ . Supposons (sans perte de généralité) que g soit contenue dans la boule B(0, R) et que |h| <1. Alors les fonctions g et  $\tau_h g$  sont nulles en dehors de K = B(0, R + 1). Ainsi,  $||\tau_h g - g||_p^p = \int_K |g(x - h) - g(x)|^p dx \leq \lambda(K) \sup\{|g(x) - g(x')| : |x - x'| < |h|\}$ où  $\lambda(K)$  désigne la mesure de K. Comme g est continue sur un compact, elle est, d'après le théorème de Heine, uniformément continue sur B(0, R). Ainsi  $\exists h^* \in \mathbb{R}^n$ tel que  $|x - x'| < |h^*| \Rightarrow |g(x) - g(x')| < \frac{\epsilon}{3\lambda(K)}$  et donc  $||\tau_h g - g||_p^p \leq \epsilon/3$ . On a trouvé ainsi  $h^* \in \mathbb{R}^n$  tel que  $\|\tau_h f - f\|_p \le \|\tau_h f - \tau_h g\|_p + \|\tau_h g - g\|_p + \|g - f\|_p \le \epsilon$ .

Nous pouvons maintenant prouver la proposition 4.7.

Démonstration. Commençons par montrer que  $D_E f$  est une application lipschitzienne. On a,  $\forall \{(u_1, v_1), (u_2, v_2)\} \in X^2, \|D_{(u_1, v_1)}f - D_{(u_2, v_2)}f\|_X \leq \alpha \|\gamma\|_{L^{\infty}}(|v_2 - v_1| + \|u_2 - u_1\|_{L^1})$ 

 $\begin{aligned} &+\tilde{\alpha}\int_{0}^{\infty}\|\gamma\|_{L^{\infty}}\left(|v_{1}-v_{2}|+\|u_{1}-u_{2}\|_{L^{1}}\right). \text{ Ainsi, comme } 0\leq\tilde{\alpha}\leq\alpha, \text{ on a alors } \\ &\|D_{(u_{1},v_{1})}-D_{(u_{2},v_{2})}\|_{X}\leq2\alpha\|\gamma\|_{L^{\infty}}\|(u_{1},v_{1})-(u_{2},v_{2})\|_{X}. \end{aligned}$ 

Donc  $D_E f$  est une application lipschitzienne et est donc un opérateur borné. De plus,  $D_E f$  étant défini de X dans X avec X étant un espace vectoriel normé alors  $D_E f$  est continue et f est de classe  $C^1$ .

Comme  $D_E f$  est continu, alors  $D_E f_2$  aussi. On montre alors que  $D_E f_2$  est compact si toute partie bornée de X est envoyée sur une partie relativement compacte de X. On écrit  $D_E f_2 = \begin{pmatrix} G_1 \\ G_2 \end{pmatrix}$  c'est-à-dire  $G_1 : X \to L^1(\mathbb{R}^+)$  et  $G_2 : X \to \mathbb{R}$ . Comme  $G_2$ a son image incluse dans  $\mathbb{R}$  (dimension finie), il est donc compact.

Par conséquent il reste à montrer que  $G_1$  est compact. On prend S un sous-ensemble borné de X, c'est-à-dire que  $\exists M \in \mathbb{R}^+$  tel que  $\forall (\phi, z) \in S$ ,  $\|(\phi, z)\|_X \leq M$ . Montrons que  $G_1(S)$  est relativement compact dans  $L^1(\mathbb{R}^+)$ . On va pour cela utiliser le théorème 4.8. Déjà,  $G_1(S)$  est un ensemble borné de  $L^1(\mathbb{R}^+)$ . Ensuite, soit  $(\phi, z) \in S$ , alors  $G_1(\phi, z)(a) = -\alpha \gamma(a) x^*(a) z$ .

Premièrement, soit  $h \in \mathbb{R}^+$ , alors :

$$\begin{aligned} \|\tau_h G_1(\phi, z) - G_1(\phi, z)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} &\leq \alpha |z| \int_0^{+\infty} |\gamma(a)x^*(a) - \gamma(a+h)x^*(a+h)| da \\ &\leq \alpha M \|\tau_h(\gamma x^*) - (\gamma x^*)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}. \end{aligned}$$

Comme  $\gamma \in L^{\infty}(\mathbb{R}^+)$  et  $x^* \in L^1(\mathbb{R}^+)$  alors  $\gamma x^* \in L^1(\mathbb{R}^+)$ . On peut ainsi appliquer le lemme 4.9 et en déduire que  $\sup_{(\phi,z)\in S} \|\tau_h G_1(\phi,z) - G_1(\phi,z)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \xrightarrow[h\to 0]{} 0.$ 

Deuxièmement, soit  $r \in [0, +\infty[$ , alors :

$$\int_{r}^{+\infty} |G_{1}(\phi(a), z)| da \leq \alpha z \int_{r}^{+\infty} |\gamma(a)x^{*}(a)| da \\
\leq \alpha M \int_{0}^{+\infty} \mathbb{1}_{[r, +\infty[}(a)\gamma(a)x^{*}(a) da$$
(4.6)

Comme  $\mathbb{1}_{[r,+\infty[}(a) \xrightarrow[r \to +\infty]{} 0, \forall a \geq 0$  et qu'on peut majorer la fonction dans l'intégrale par  $\gamma(a)x^*(a)$  qui est intégrable sur  $[0, +\infty[$ , alors par le théorème de convergence dominée on en déduit directement que  $\sup_{(\phi,z)\in S} \int_r^{+\infty} |G_1(\phi(a), z)| da \xrightarrow[r \to +\infty]{} 0$ . Ainsi, le théorème 4.8 appliqué à  $G_1(S)$  implique que  $G_1(S)$  est relativement compact dans  $L^1(\mathbb{R}^+)$  et donc  $G_1$  est compact. Ainsi  $D_E f_2$  est un opérateur compact.  $\Box$ 

### 4.5 Le problème est bien posé

**Théorème 4.10.** Pour tout  $(x_0(.), y_0) \in X$ ,  $\exists t_{\max} \leq +\infty$  tel que le problème (4.3) admet une unique solution mild  $u \in C([0, t_{\max}[, X]).$ 

Démonstration. Le théorème 3.17 nous donne directement le résultat.  $\hfill \Box$ 

Ce théorème donne l'existence et l'unicité d'une solution maximale. Elle ne garantit ni qu'elle est globale *i.e.*  $t_{\text{max}} = +\infty$ , ni qu'elle reste positive. On va donc devoir remontrer à la main que les solutions sont globales et qu'elles restent positives du moment que les conditions initiales le sont aussi. Pour montrer le premier point, on va se servir de la preuve du théorème 3.17 (voir [13]) ainsi que de l'article [15] pour la démonstration. L'idée est basée sur le théorème du point fixe de Banach-Picard, où il faut trouver une application contractante sur un espace de Banach et prouver que l'unique point fixe est la solution positive cherchée. Pour montrer que la solution est globale on utilisera un raisonnement par l'absurde souvent utilisé dans ce type de système.

On aura auparavant besoin de deux lemmes pour pouvoir démontrer le premier point. Un lemme qui montre que la fonction non linéaire f vérifie une condition de Lipschitz utile par la suite. Un autre lemme qui permettra de prouver que les solutions restent positives. On notera par la suite  $B_m = \{(\phi, z) \in X : ||(\phi, z)||_X \leq m\}$ .

**Lemme 4.11.** Il existe K > 0 tel que  $\forall M > 0$  et  $\forall ((\phi_1, z_1), (\phi_2, z_2)) \in B_M^2$ , on a  $\|f(\phi_1, z_1) - f(\phi_2, z_2)\|_X \le KM \|(\phi_1, z_1) - (\phi_2, z_2)\|_X$ .

*Démonstration.* Cela se démontre de la même manière que le théorème 4.6 et on trouve pour constante  $K = 2\alpha \|\gamma\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^+)}$ .

**Lemme 4.12.**  $\forall m > 0, \exists \lambda_m > 0 \ tq \ (\phi, z) \in B_m \cap X_+ \Rightarrow f(\phi, z) + \lambda_m(\phi, z) \in X_+.$ 

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \text{ Soient } m > 0 \text{ et } (\phi, z) \in B_m \cap X_+. \text{ Alors on a } f(\phi, z) + \lambda_m(\phi, z) = \\ \begin{pmatrix} -\alpha\gamma\phi z + \lambda_m\phi \\ \tilde{\alpha}z \int_0^{+\infty}\gamma(a)\phi(a)da + \lambda_mz \end{pmatrix}. \text{ Or } z \ge 0, \tilde{\alpha} \ge 0, \gamma \in L^\infty_+(\mathbb{R}^+) \text{ et } \phi \in L^1_+(\mathbb{R}^+). \\ \text{Donc } \tilde{\alpha}z \int_0^{+\infty}\gamma(a)\phi(a)da + \lambda_mz \ge 0. \text{ De plus, } -\alpha\gamma\phi z + \lambda_m\phi = \phi(\lambda_m - \alpha\gamma z). \\ \text{Or } \|(\phi, z)\|_X \le m \text{ donc } |z| = z \le m. \text{ Ainsi } -\alpha z \ge -\alpha m \text{ et donc si on a } \lambda_m > \\ \alpha m \|\gamma\|_{L^\infty_+(\mathbb{R}^+)} \text{ alors } \phi(\lambda_m - \alpha\gamma z) \in L^1_+(\mathbb{R}^+). \\ \text{On a donc montré que } f(\phi, z) + \lambda_m(\phi, z) \in X_+. \end{array}$ 

A partir de ces deux lemmes, on va pouvoir en déduire la positivité des solutions.

**Théorème 4.13.** Pour tout  $(x_0(.), y_0) \in X_+, \exists t_{\max}(x_0, y_0) \leq +\infty$  tel que le problème (4.3) admet une unique solution mild  $(x, y) \in C([0, t_{\max}(x_0, y_0)], X_+).$ 

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \text{ Soient } m > 0 \text{ et } \lambda_m \geq \alpha m \|\gamma\|_{L^\infty_+(\mathbb{R}^+)} \text{ de manière à pouvoir utiliser} \\ \text{le lemme 4.12 par la suite. On modifie l'opérateur différentiel } A \text{ et la fonction non-linéaire } f \text{ de la façon suivante } : A_m = A - \lambda_m I \text{ et } f_m = f + \lambda_m I \text{ où on reconnait l'expression de } f_m \text{ comme celle du lemme 4.12. On pourrait montrer comme précédemment que } A_m \text{ est bien le générateur infinitésimal d'un } C_0 \text{ semi-groupe } (T_{A_m}(t))_{t\geq 0} \\ \text{vérifiant } \|T_{A_m}(t)\| \leq e^{-(\lambda_m+\omega)t}, \forall t \geq 0 \text{ et qui est de plus positif sur } X_+. \text{ On définit } r_m \text{ par } r_m = 2 \left\| \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right\|_X \times \sup_{t\in[0,1]} \|T_{A_m}(s)\| > 0 \text{ qui permettra de démontrer que } \\ \text{l'application considérée plus tard conserve bien l'espace souhaité. On considère m assez grand pour que } r_m \leq m \text{ et on notera } X^{r_m}_+ = X_+ \cap B_{r_m} \subset B_m. \text{ Ainsi, dès qu'un couple } (\phi, z) \in B_{r_m} \text{ alors automatiquement } (\phi, z) \in B_m \text{ et on peut alors appliquer le } \end{array}$ 

lemme 4.12. On pose  $\tau > 0$  tel que  $\tau \le \min\left(1, \frac{1}{2(Kr_m + \lambda_m) \times \sup_{t \in [0,1]} ||T_{A_m}(s)||_X}\right),$ ce qui nous permettra de montrer que l'application considérée est bien contractante

ce qui nous permettra de montrer que l'application considérée est bien contractante et qu'elle préserve le bon espace de Banach.

Étant donnée la forme des solutions mild (définition 3.15), on définit alors l'opérateur linéaire  $G: C([0, \tau], X) \to C([0, \tau], X)$  par :

$$G(x(t,.),y(t)) = T_{A_m}(t). \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} + \int_0^t T_{A_m}(t-s) f_m \begin{pmatrix} x(s,.) \\ y(s) \end{pmatrix} ds.$$
(4.7)

Soient  $t \in [0, \tau]$  et  $(x, y) \in C([0, \tau], B_{r_m})$ . On va montrer que G conserve  $C([0, \tau], X_+^{r_m})$ . Pour cela on calcule  $||G(x(t), y(t))||_X \leq \sup_{s \in [0,t]} ||T_{A_m}(s)||_X \times \left[ \left\| \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right\|_X + t ||f_m||_X \right]$ . Or  $f_m = f + \lambda I$  et  $||f||_X \leq Kr_m$  d'après le lemme 4.11. Ainsi,  $||G(x(t, .), y(t))||_X \leq \sup_{s \in [0,t]} ||T_{A_m}(s)||_X \times \left[ \left\| \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right\|_X + t(Kr_m + \lambda_m) \right]$ . Puis  $||G(x(t, .), y(t))||_X \leq \frac{r_m}{2} + \tau(Kr_m + \lambda_m) \times \sup_{s \in [0,t]} ||T_{A_m}(s)||_X$  par définition de

 $r_m$ . Donc  $||G(x(t,.), y(t))||_X \leq \frac{r_m}{2} + \frac{r_m}{2} = r_m$  par définition de  $\tau$ . Ainsi G conserve  $C([0,\tau], B_{r_m})$ . De plus, si  $(x, y) \in C([0,\tau], X_+^{r_m})$ , alors  $(x(t,.), y(t)) \in B_{r_m} \cap X_+ \subset B_m \cap X_+ \forall t \geq 0$  et donc  $f_m(x(t,.), y(t)) \in X_+$  d'après le lemme 4.12. De plus, le semi-groupe  $(T_{A_m}(t))_{t\geq 0}$  étant positif et  $(x_0, y_0) \in X_+$ , on en déduit d'après l'expression de G, que  $G(x(t,.), y(t)) \in X_+$ . Ainsi l'application G conserve l'espace  $C([0,\tau], X_+^{r_m})$ .

Montrons à présent que G est contractante. Soient 
$$((x_1, y_1), (x_2, y_2)) \in C([0, \tau], X^{r_m}_+)$$
.  
Alors  $||G(x_1(t), y_1(t)) - G(x_2(t), y_2(t))||_X = ||\int_0^t T_{A_m}(t-s)|f_m(x_1(s, .), y_1(s)) - f_m(x_2(s, .), y_2(s))|ds||_X \le t \sup_{s \in [0,t]} ||T_{A_m}(s)|| \times [Kr_m + \lambda_m] \left\| \begin{pmatrix} x_1(t, .) \\ y_1(t) \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} x_2(t, .) \\ y_2(t) \end{pmatrix} \right\|_X$ .  
D'où  $||G(x_1(t, .), y_1(t)) - G(x_2(t, .), y_2(t))||_X \le \frac{1}{2} \left\| \begin{pmatrix} x_1(t, .) \\ y_1(t) \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} x_2(t, .) \\ y_2(t) \end{pmatrix} \right\|_X$ .

Ainsi G est contractante sur  $C([0, \tau], X_{+}^{r_m})$  de constante de Lipschitz 1/2. Comme l'espace  $C([0, \tau], X_{+}^{r_m})$  est inclus dans l'espace  $C([0, \tau], X)$  qui est de Banach puisque c'est l'ensemble des fonctions continues sur un compact et à valeurs dans un espace de Banach. On peut alors appliquer le théorème de Banach-Picard et en déduire qu'il existe une unique solution à (4.3), qui est  $(x, y) \in C([0, \tau], X_{+}^{r_m})$  telle que G(x, y) = (x, y) dans  $C([0, \tau], X_{+})$ . Ce point fixe est bien une solution mild de (4.3) par définition.

On peut étendre l'intervalle de temps à  $[0, \tau + \tau_1]$  en définissant  $\forall \tau \leq t \leq \tau + \tau_1$ :  $\begin{pmatrix} x(t, .) \\ y(t) \end{pmatrix} = T(t - \tau) \cdot \begin{pmatrix} x(\tau, .) \\ y(\tau) \end{pmatrix} + \int_{\tau}^{t} T(t - s) f_m(x(s, .), y(s)) ds$ . On agrandit de cette manière l'intervalle de temps et on note  $[0, t_{\max}[$  l'intervalle maximal d'existence d'une solution mild de (4.3) avec  $t_{\max} \leq +\infty$ .

On vient de montrer qu'il existait une unique solution positive locale, il reste donc encore à montrer que cette solution est globale. **Théorème 4.14.** Pour tout  $(x_0, y_0) \in X_+$ , le problème (4.3) admet une unique solution mild  $(x, y) \in C(\mathbb{R}^+, X_+)$ .

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \ {\rm Soit} \ (x,y) \in C([0,t_{\max}[,X_{+}) \ {\rm une \ solution \ de \ }(4.3). \ {\rm Supposons \ par} \\ {\rm l'absurde \ que \ }t_{\max} < +\infty, \ {\rm ce \ qui \ implique \ }\lim_{t \to t_{\max}} \left\| \begin{pmatrix} x(t,.) \\ y(t) \end{pmatrix} \right\|_{X} = +\infty \ {\rm par \ le \ th\acute{eo-r}} \\ {\rm reme \ }3.17. \ {\rm On \ va \ directement \ se \ servir \ du \ système \ }(3.1) \ {\rm avec \ la \ condition \ aux \ bords} \\ {\rm nulle. \ On \ }a \ \forall t \ge 0, \forall a \ge 0, \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) + \frac{\partial x}{\partial a}(t,a) \le 0. \ {\rm Or, \ avec \ les \ condition \ sin \ all \ to \ si \ a \ge t, \\ 0 \qquad {\rm si \ a \ge t, \\ 0 \qquad {\rm si \ a \le t, } \\ 0 \qquad {\rm si \ a < t. } \end{array} \\ {\rm Ainsi \ } \|x(t,.)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \le \|x_0\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} < +\infty, \ \forall t \ge 0. \\ {\rm De \ plus \ }y'(t) \le \tilde{\alpha}y(t) \ \int_0^{+\infty} \gamma(a)x(t,a) da \ \le \tilde{\alpha}y(t)\|\gamma\|_{L^\infty}\|x(t,.)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}, \ \forall t \ge 0. \ {\rm On \ note \ } M = \max_{s\in [0,t_{\max}]} \|x(s,.)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} < +\infty, \ {\rm alors \ } \forall t \in [0,t_{\max}], \ y'(t) \ \le \tilde{\alpha}My(t)\|\gamma\|_{L^\infty}. \\ {\rm Ainsi \ avec \ la \ condition \ initiale, \ on \ obtient \ } \forall t \in [0,t_{\max}], \ y'(t) \ \le y_0 \exp(\tilde{\alpha}Mt\|\gamma\|_{L^\infty}) \\ {\rm et \ donc \ } y(t) \ \le y_0 \exp(\tilde{\alpha}Mt_{\max}\|\gamma\|_{L^\infty}) < +\infty. \\ {\rm Ce \ qui \ entre \ en \ contradiction \ avec \ le \ fait \ que \ l'on \ a \ soit \ \lim_{t \to t_{\max}} \|x(t)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} = +\infty, \\ {\rm soit \ \lim_{t \to t_{\max}} |y(t)| = +\infty. \ Par \ conséquent \ t_{\max} = +\infty \ et \ la \ solution \ est \ globale. } \end{array}$ 

On a ainsi démontré que le problème était bien posé dans le cas où la condition aux bords était nulle. Passons maintenant au cas un peu plus compliqué où elle ne l'est plus.

# Chapitre 5

# Analyse du modèle EDP avec condition aux bords non homogène

On va maintenant analyser le modèle (3.1) avec la condition aux bords non nulle. L'espace considéré sera toujours  $X = L^1(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}$  ainsi que  $X_+ = L^1_+(\mathbb{R}^+) \times \mathbb{R}^+$ . On définit la fonction non-linéaire F par (4.2) et l'opérateur différentiel A par (4.1), avec cette fois :  $D(A) = \{(\phi, z) \in X \text{ tq } \phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+) \text{ et } \phi(0) = \int_0^{+\infty} \beta(a)\phi(a)da\}$ . On considère le problème de Cauchy (4.3). On va encore se servir du théorème 3.17 pour montrer les propriétés que l'on veut.

### 5.1 Partie linéaire du problème

On sait que X est un espace de Banach. On veut montrer que A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe sur X. Cette fois on ne va pas pouvoir utiliser le théorème de Hille-Yosida 3.9 à cause de la majoration de la résolvante de A. En effet, le bouclage au bord empêche de majorer l'intégration dans Hille-Yosida. On va à la place se servir du théorème de Lumer-Phillips 3.12 qui ne demande pas cette majoration.

On va commencer par montrer la densité, puis la dissipativité et enfin la surjectivité de l'opérateur différentiel A.

**Proposition 5.1.** Le domaine D(A) de A est dense dans X.

*Démonstration.* Avec la condition non nulle en 0, on ne peut pas démontrer de la même manière que pour la proposition 4.3. On va donc devoir la démontrer en partant de la définition de la densité. On se servira de [3] pour la preuve. On pose

$$U = \{ \phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+) \text{ tq } \phi(0) = \int_0^{+\infty} \phi(a)\beta(a)da \}.$$
 (5.1)

On définit l'ensemble  $E = \{\phi \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+) \text{ tq supp}(\phi) \subset [0, +\infty[ \} \text{ qui est dense dans } W^{1,1}(\mathbb{R}^+) \text{ et donc dans } L^1(\mathbb{R}^+).$  Ainsi, il suffit de montrer que U est dense dans E. Soit  $\phi \in E$ .

Le but est de construire une suite de fonctions de U qui converge vers  $\phi$ . Soit  $\alpha < +\infty$  tel que  $\phi(a) = 0$ ,  $\forall \alpha < a < +\infty$ , qui existe par définition de E. Pour tout  $\delta \in ]0, \alpha[$  on définit  $\phi_{\delta}(a) = \begin{cases} \phi(a) & \text{si} \quad a \ge \delta \\ \phi(\delta) & \text{si} \quad 0 \le a \le \delta \end{cases}$  et  $\psi_{\delta}(a) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad a \ge \delta, \\ 1 - a/\delta & \text{si} \quad 0 \le a \le \delta. \end{cases}$ On définit la fonction  $g_{\delta} := \phi_{\delta} + \epsilon_{\delta}\psi_{\delta}$  où  $\epsilon_{\delta}$  est un réel à déterminer pour que  $g_{\delta} \in U.$ Vérifions que  $g_{\delta} \in L^{1}(\mathbb{R}^{+}).$ On a  $\|g_{\delta}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} = \int_{0}^{\delta} |\phi(\delta)| + \epsilon_{\delta}(1 - a/\delta)|da + \int_{\delta}^{+\infty} |\phi(a)|da.$ D'où  $\|g_{\delta}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} \le \delta |\phi(\delta)| + \frac{\delta\epsilon_{\delta}}{2} + \|\phi\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} < +\infty.$  Ainsi  $g_{\delta} \in L^{1}(\mathbb{R}^{+}).$ Montrons maintenant que  $\frac{dg_{\delta}}{da} \in L^{1}(\mathbb{R}^{+}).$ 

$$\begin{aligned} \left\| \frac{dg_{\delta}}{da} \right\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} &= \int_{0}^{\delta} \left| \frac{dg_{\delta}}{da}(a) \right| da + \int_{\delta}^{+\infty} \left| \frac{dg_{\delta}}{da}(a) \right| da \\ &= \int_{0}^{\delta} \left| \frac{-1}{\delta} \right| da + \int_{\delta}^{+\infty} |\phi'(a)| da \\ &\leq 1 + \|\phi'\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} < +\infty. \end{aligned}$$

Par conséquent  $\frac{dg_{\delta}}{da} \in L^{1}(\mathbb{R}^{+})$  et donc  $g_{\delta} \in W^{1,1}(\mathbb{R}^{+})$ . Ensuite il faut que  $g_{\delta}(0) = \int_{0}^{+\infty} \beta(a)g_{\delta}(a)da \Leftrightarrow \phi_{\delta}(0) + \epsilon_{\delta}\psi_{\delta}(0) = \int_{0}^{+\infty} \beta(a)g_{\delta}(a)da$   $\Leftrightarrow \phi(\delta) + \epsilon_{\delta} = \int_{0}^{+\infty} \beta(a)(\phi_{\delta}(a) + \epsilon_{\delta}\psi_{\delta}(a))da \Leftrightarrow \epsilon_{\delta} = \frac{\int_{0}^{+\infty} \beta(a)\phi_{\delta}(a)da - \phi(\delta)}{1 - \int_{0}^{+\infty} \beta(a)\psi_{\delta}(a)da}.$ Or  $\int_{0}^{+\infty} \psi_{\delta}(a)\beta(a)da \leq \|\beta\|_{L^{\infty}}\|\psi_{\delta}\|_{L^{1}} \leq \|\beta\|_{L^{\infty}}.$   $\int_{0}^{\delta} \left(1 - \frac{a}{\delta}\right)da \leq \frac{\delta}{2}\|\beta\|_{L^{\infty}} \xrightarrow{\to} 0$ puisque  $\|\beta\|_{L^{\infty}} < +\infty.$ Par conséquent  $\exists \delta_{0} \leq \alpha$  tel que  $\forall \delta \leq \delta_{0}$  on a  $0 \leq \int_{0}^{+\infty} \psi_{\delta}(a)\beta(a)da \leq 1/2.$ Du coup,  $\forall \delta \in [0, \delta_{0}], \epsilon_{\delta}$  est bien défini et on a  $|\epsilon_{\delta}| \leq \frac{\|\phi_{\delta}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})}\|\beta\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^{+})} + |\phi(\delta)|}{1 - \int_{0}^{+\infty} \psi_{\delta}(a)\beta(a)da}.$ Et donc  $|\epsilon_{\delta}| \leq 2 \left(\|\phi_{\delta}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})}\|\beta\|_{L^{\infty}(\mathbb{R}^{+})} + |\phi(\delta)|\right) < +\infty.$ Donc la fonction  $\delta \mapsto \epsilon_{\delta}$  est bornée sur  $[0, \delta_{0}].$ De plus  $\phi_{\delta} \stackrel{L^{1}}{\longrightarrow} \phi$  et  $\psi_{\delta} \stackrel{L^{1}}{\longrightarrow} 0$ . Ainsi  $\epsilon_{\delta}\psi_{\delta} \stackrel{L^{1}}{\longrightarrow} 0$  et donc  $g_{\delta} \stackrel{L^{1}}{\longrightarrow} \phi$ . Par conséquent U

De plus  $\phi_{\delta} \xrightarrow[\delta \to 0]{L^1} \phi$  et  $\psi_{\delta} \xrightarrow[\delta \to 0]{L^1} 0$ . Ainsi  $\epsilon_{\delta} \psi_{\delta} \xrightarrow[\delta \to 0]{L^1} 0$  et donc  $g_{\delta} \xrightarrow[\delta \to 0]{L^1} \phi$ . Par conséquent U est dense dans E qui est dense dans  $L^1(\mathbb{R}^+)$  et donc D(A) est dense dans X.  $\Box$ 

**Proposition 5.2.** Il existe  $\lambda_0 \geq \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$  tel que  $A - \lambda_0 I$  soit dissipatif.

Démonstration. Soit  $\lambda_0 > 0$ . D'après la définition 3.10,  $A - \lambda_0 I$  est dissipatif si  $\forall u \in D(A)$  et  $\forall \lambda > 0$  on a  $\|\lambda u - Au + \lambda_0 u\|_X \ge \lambda \|u\|_X$ . On va se servir de [20] où Webb montre que  $-A + \lambda_0 I$  est accrétif, ce qui revient au même d'après la définition 3.11. Soient  $(\phi, z) \in D(A)$  et  $\lambda > 0$ . On veut montrer que :

$$\|\phi' + (\lambda + \mu + \lambda_0)\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |(\delta + \lambda + \lambda_0)z| \ge \lambda(\|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} + |z|).$$

Il suffit en fait de montrer que  $\|\phi' + (\lambda + \mu + \lambda_0)\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \ge \lambda \|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}$ . On pose  $\psi = \phi' + (\lambda + \mu + \lambda_0)\phi$ . On obtient, après intégration,

$$\phi(a) = \phi(0)e^{-\int_0^a (\lambda+\lambda_0+\mu(r))dr} + \int_0^a \psi(s)e^{-\int_s^a (\lambda+\lambda_0+\mu(r))dr}ds$$

avec  $\phi(0) = \int_0^{+\infty} \phi(a)\beta(a)da$ . En intégrant par rapport à a, on obtient la majoration suivante :

$$\begin{aligned} \|\phi\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} &\leq \phi(0) \int_{0}^{+\infty} e^{-\int_{0}^{a} (\lambda+\lambda_{0}+\mu(r))dr} da + \int_{0}^{+\infty} \int_{0}^{a} \psi(s) e^{-\int_{s}^{a} (\lambda+\lambda_{0}+\mu(r))dr} ds da \\ &\leq \phi(0) \int_{0}^{+\infty} e^{-\int_{0}^{a} (\lambda+\lambda_{0}+\mu_{0})dr} da + \int_{0}^{+\infty} \int_{0}^{a} \psi(s) e^{-\int_{s}^{a} (\lambda+\lambda_{0}+\mu_{0})dr} ds da \\ &\leq \phi(0) \int_{0}^{+\infty} e^{-a(\lambda+\lambda_{0}+\mu_{0})} da + \int_{0}^{+\infty} \int_{0}^{a} \psi(s) e^{(s-a)(\lambda+\lambda_{0}+\mu_{0})} ds da. \end{aligned}$$

Puis en utilisant le théorème de Fubini on arrive à :

$$\begin{aligned} \|\phi\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} &\leq \frac{\phi(0)}{\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0}} + \int_{0}^{+\infty} \psi(s) e^{s(\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0})} \int_{s}^{+\infty} e^{-a(\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0})} dads \\ &\leq \frac{\phi(0)}{\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0}} + \int_{0}^{+\infty} \frac{\psi(s)}{\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0}} ds \\ &\leq \frac{\|\phi\|_{L^{1}} \|\beta\|_{L^{\infty}} + \|\psi\|_{L^{1}}}{\lambda + \lambda_{0} + \mu_{0}}. \end{aligned}$$

La dernière inégalité étant vraie grâce à la condition aux bords. Par conséquent  $\|\psi\|_{L^1} \ge (\lambda + \lambda_0 + \mu_0 - \|\beta\|_{L^{\infty}}) \|\phi\|_{L^1} \ge \lambda \|\phi\|_{L^1}$  lorsque l'on a  $\lambda_0 \ge \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$ . On a ainsi démontré le résultat. 

**Proposition 5.3.** Il existe  $\omega_0 \geq \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$  tel que  $\forall \lambda \geq \omega_0$  : l'opérateur  $(\lambda I - A)$ est surjectif. On se servira de la preuve présente dans [14].

 $\begin{array}{l} D\acute{e}monstration. \mbox{ On va procéder par analyse-synthèse. Soit } (\phi,z) \in X \mbox{ et } \lambda > 0. \mbox{ Si} \\ \lambda I - A \mbox{ est surjectif alors il existe } (\psi,y) \in D(A) \mbox{ tel que } (\lambda I - A). \begin{pmatrix} \psi \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \phi \\ z \end{pmatrix}. \\ C'est-à-dire \left\{ \begin{array}{l} \psi' + (\lambda + \mu)\psi = \phi & \Leftrightarrow & \psi(a) = \psi(0)e^{-\int_0^a (\lambda + \mu(r))dr} + \int_0^a \phi(s)e^{-\int_s^a (\lambda + \mu(r))dr}ds \\ (\lambda + \delta)y = z & \Leftrightarrow & y = \frac{z}{\lambda + \delta} \end{array} \right. \end{array}$ 

On a bien  $y \in \mathbb{R}$  car  $z \in \mathbb{R}$  et  $\lambda, \delta > 0$ . De plus on veut que  $\psi(0) = \int_0^{+\infty} \beta(a)\psi(a)da$ . Ce qui est équivalent à  $\psi(0) = \int_0^{+\infty} \beta(a) \left[\psi(0)e^{-\int_0^a (\lambda+\mu(r))dr} + \int_0^a \phi(s)e^{-\int_s^a (\lambda+\mu(r))dr}ds\right] da$ . Posons la fonction  $G_\lambda : a \mapsto \int_0^a \phi(s)e^{-\int_s^a (\lambda+\mu(r))dr}ds$  et posons le réel  $F_\lambda = \int_0^{+\infty} \beta(a)e^{-\int_0^a (\lambda+\mu(r))dr}da$ . Alors l'équation précédente est équivalente à  $\psi(0)\left[F_{\lambda}-1\right] + \int_{0}^{+\infty} \beta(a)G_{\lambda}(a)da = 0. \text{ Ce qui revient à } \psi(0) = \frac{\int_{0}^{+\infty} \beta(a)G_{\lambda}(a)da}{1-F_{\lambda}}.$ On considère alors la fonction  $f_{\lambda} : a \mapsto \frac{\int_{0}^{+\infty} \beta(u) G_{\lambda}(u) du}{1 - F_{\lambda}} e^{-\int_{0}^{a} (\lambda + \mu(s)) ds} + G_{\lambda}(a).$ Comme on vient de voir que  $\psi = f_{\lambda}$  était solution de la première équation du système et que  $f_{\lambda}(0) = \int_{0}^{+\infty} \beta(a) f_{\lambda}(a) da$ , il ne reste alors plus qu'à vérifier que  $f_{\lambda} \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+).$ Déjà, on a posé  $F_{\lambda} = \int_0^{+\infty} \beta(a) e^{-\int_0^a (\lambda + \mu(r)) dr} da$ . Or  $\beta(a) e^{-\int_0^a (\lambda + \mu(r)) dr} \leq \beta(a) e^{-\mu_0 a}$ qui est une fonction indépendante de  $\lambda$  et intégrable sur  $[0, +\infty[$ . De plus  $\beta(a)e^{-\int_0^a (\lambda+\mu(s))ds} = \beta(a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds}e^{-\lambda a} \xrightarrow{\rightarrow} 0$ . Ainsi, par le théorème de convergence dominée de Lebesgue on a  $F_{\lambda} \xrightarrow{\rightarrow+\infty} 0$  et comme  $F_{\lambda} \ge 0, \forall \lambda > 0$ alors  $\exists \omega_0 \geq 0$  assez grand tel que  $\forall \lambda \geq \omega_0$  on ait  $F_{\lambda} < 1$ . Par conséquent,  $\forall \lambda \geq \omega_0, : f_{\lambda}(a) \geq 0 \ \forall a \text{ et } f_{\lambda} \text{ est bien définie.}$ 

En particulier,  $\exists \omega_0 \geq \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0, \omega_0 \geq 0$  tel que  $\forall \lambda \geq \omega_0$  on ait  $F_{\lambda} < 1$ . De plus,  $\|G_{\lambda}\|_{L^1} = \int_0^{+\infty} \int_0^a \phi(s) e^{-\int_s^a (\mu(r)+\lambda)dr} ds da \leq \int_0^{+\infty} \phi(s) \int_s^{+\infty} e^{(s-a)(\mu_0+\lambda)} da ds$ . Ainsi,  $\|G_{\lambda}\|_{L^1} \leq \int_0^{+\infty} \frac{\phi(s)}{\lambda+\mu_0} ds \leq \frac{\|\phi\|_{L^1}}{\lambda+\mu_0} < +\infty$ . Donc  $G_{\lambda} \in L^1(\mathbb{R}^+)$ . Ensuite,  $\|f_{\lambda}\|_{L^1} \leq \frac{\int_0^{+\infty} \beta(u)G_{\lambda}(u)du \int_0^{+\infty} e^{-\int_0^a (\lambda+\mu(s))ds} da}{1-F_{\lambda}} + \|G_{\lambda}\|_{L^1}$ . Donc  $\|f_{\lambda}\|_{L^1} \leq \frac{\int_0^{+\infty} \beta(u)G_{\lambda}(u)du}{(1-F_{\lambda})(\lambda+\mu_0)} + \|G_{\lambda}\|_{L^1} \leq \frac{\|\beta\|_{L^{\infty}}\|G_{\lambda}\|_{L^1}}{(1-F_{\lambda})(\lambda+\mu_0)} + \|G_{\lambda}\|_{L^1} < +\infty$ . Ainsi  $f_{\lambda} \in L^1(\mathbb{R}^+)$  et comme  $(\lambda+\mu)f_{\lambda} + f_{\lambda}' = \phi$  alors on arrive à :

$$\|f_{\lambda}'\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} \leq \|\phi\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} + \lambda \|f_{\lambda}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} + \|\mu\|_{L^{\infty}} \|f_{\lambda}\|_{L^{1}(\mathbb{R}^{+})} < +\infty.$$

Du coup  $f_{\lambda} \in W^{1,1}(\mathbb{R}^+)$  et donc  $(f_{\lambda}, y) \in D(A)$ . On a donc bien démontré le résultat.

On montre avec le théorème 3.12 que l'opérateur A est le générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe  $(T_A(t))_{t\geq 0}$  qui satisfait  $||T_A(t)|| \leq e^{\omega t}$ ,  $\forall t \geq 0$ , où  $\omega \geq ||\beta||_{L^{\infty}} - \mu_0$ . On a vu dans la preuve précédente qu'il existait  $\omega_0 \geq ||\beta||_{L^{\infty}} - \mu_0$  tel que  $\forall \lambda \geq \omega_0$ on ait  $f_{\lambda}(a) \geq 0 \ \forall a \geq 0$ . Or  $\{\lambda \in \mathbb{R}^+ \text{ tq } \lambda \geq ||\beta||_{L^{\infty}} - \mu_0\} \subset \rho(A)$ . Donc il existe  $\overline{\omega_0} > 0$  tel que  $(\overline{\omega_0}, +\infty) \subset \rho(A)$  et  $R(\lambda, A) \geq 0 \ \forall \lambda > \overline{\omega_0}$ . Ainsi A est positif résolvant et donc le semi-groupe  $(T_A(t))_{t\geq 0}$  est positif.

### 5.2 Le problème est bien posé

La fonction F étant la même qu'au chapitre précédent, elle est localement lipschitzienne. On montre l'existence et l'unicité d'une solution maximale par le théorème 3.17. De la même manière que l'on a fait avec le théorème 4.13, on montre que les solutions restent positives. On montre désormais que les solutions sont globales.

**Théorème 5.4.** Pour tout  $(x_0, y_0) \in X_+$ , le problème (4.3) admet une unique solution mild  $(x, y) \in C(\mathbb{R}^+, X_+)$ .

Démonstration. Soit  $(x, y) \in C([0, t_{\max}[, X_+) \text{ solution de } (4.3)$ . On suppose que l'on a  $t_{\max} < +\infty$ . En utilisant la démonstration du théorème 4.14, il suffit de montrer que  $\forall t \geq 0$ ,  $\|x(t, .)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} < +\infty$ . Or,  $\forall t \geq 0, \forall a \geq 0, \frac{\partial x}{\partial t}(t, a) + \frac{\partial x}{\partial a}(t, a) \leq$  $-\mu(a)x(t, a)$ . On ne peut pas calculer explicitement la solution de  $\frac{\partial x}{\partial t}(t, a) + \frac{\partial x}{\partial a}(t, a) =$  $-\mu(a)x(t, a)$  avec les conditions initiales et aux bords. En revanche on peut donner une représentation du semi-groupe généré par l'opérateur différentiel correspondant à l'équation (qui est la restriction de A à U, où U est défini par (5.1)) en séparant les cas  $a \geq t$  et a < t.

Dans le cas  $a \ge t$ , on effectue le changement de variable  $\psi(t,\xi) = (t,t+\xi) = (t,a) = (\psi_1(t,\xi),\psi_2(t,\xi)), \xi \ge 0$ . Ainsi  $\frac{\partial(x \circ \psi)}{\partial t}(t,\xi) = \frac{\partial x}{\partial t}(\psi(t,\xi))\frac{\partial \psi_1}{\partial t}(t,\xi) + \frac{\partial x}{\partial a}(\psi(t,\xi))\frac{\partial \psi_2}{\partial t}(t,\xi)$ . C'est-à-dire  $\frac{\partial(x \circ \psi)}{\partial t}(t,\xi) = \frac{\partial x}{\partial t}(t,t+\xi) + \frac{\partial x}{\partial a}(t,t+\xi) = -\mu(t+\xi)x(t,t+\xi)$  d'après la relation du système précédent.

Par conséquent  $\frac{\partial(x \circ \psi)}{\partial t}(t,\xi) = -(\mu \circ \psi_2)(t,\xi).(x \circ \psi)(t,\xi).$ Ainsi  $\frac{\partial \left[(x \circ \psi) \exp(\int_0^t (\mu \circ \psi_2)(u,\xi) du)\right]}{\partial t}(t,\xi) = 0.$  On intègre cette expression par rapport à t et on obtient  $(x \circ \psi)(t, \xi) = (x \circ \psi)(0, \xi) \exp(-\int_0^t (\mu \circ \psi_2)(s, \xi) ds).$ Ce qui donne  $x(t, t+\xi) = x(0,\xi) \exp(-\int_0^t \mu(s+\xi)ds) = x(0,\xi) \exp(-\int_{\xi}^{t+\xi} \mu(s)ds)$ . En effectuant le changement de variable inverse  $a = t + \xi$ , on obtient alors

$$x(t,a) = x_0(a-t) \exp\left(-\int_{a-t}^{a} \mu(s) ds\right) \mathbb{1}_{\{a \ge t\}}.$$
(5.2)

Dans le cas a < t. On effectue le changement de variable  $\zeta(\xi, a) = (a + \xi, a) =$ Dans le cas a < t. On effectue le changement de variable  $\zeta(\xi, a) = (a + \xi, a) = (t, a) = (\zeta_1(\xi, a), \zeta_2(a, \xi)), \xi > 0$ . Ainsi  $\frac{\partial(x \circ \zeta)}{\partial a}(\xi, a) = \frac{\partial x}{\partial t}(a + \xi, a) + \frac{\partial x}{\partial a}(a + \xi, a) = -\mu(a)x(a + \xi, a) = -(\mu \circ \zeta_2)(\xi, a).(x \circ \zeta)(\xi, a).$ Puis  $\frac{\partial \left[(x \circ \zeta) \exp(\int_0^a (\mu \circ \zeta_2)(\xi, u) du)\right]}{\partial a}(\xi, a) = 0$ . En intégrant par rapport à a on obtient  $x(a + \xi, a) = x(\xi, 0) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds)$ . Avec le changement de variable inverse

 $t = a + \xi$ , on arrive à :

$$\begin{aligned} x(t,a) &= x(t-a,0) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right) \mathbb{1}_{\{a < t\}}.\\ \text{Or } x(t-a,0) &= \int_0^{+\infty} \beta(u)x(t-a,u)du \text{ (condition aux bords)}\\ &= \int_0^{t-a} \beta(u)x(t-a,u)du + \int_{t-a}^{+\infty} \beta(u)x(t-a,u)du\\ &= \int_0^{t-a} \beta(u)x(t-a-u,0) \exp\left(-\int_0^u \mu(s)ds\right) du\\ &+ \int_{t-a}^{+\infty} \beta(u)x_0(u+a-t) \exp\left(-\int_{u+a-t}^u \mu(s)ds\right) du \end{aligned}$$

En notant  $\psi(t) = x(t,0)$  alors on a

$$\psi(t) = \int_{0}^{t} \beta(u)\psi(t-u)e^{-\int_{0}^{u} \mu(s)ds} du + \int_{t}^{+\infty} \beta(u)x_{0}(u-t)e^{-\int_{u-t}^{u} \mu(s)ds} du$$
  
$$= \int_{0}^{t} \psi(u)\beta(t-u)e^{-\int_{0}^{t-u} \mu(s)ds} du + \int_{0}^{+\infty} \beta(u+t)x_{0}(u)e^{-\int_{u}^{u+t} \mu(s)ds} du$$
(5.3)

Par conséquent, avec l'expression précédente pour  $\psi$ , on obtient :

$$x(t,a) = \psi(t-a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right) \mathbb{1}_{\{a < t\}}$$
  
Ainsi  $x(t,a) = \begin{cases} x_0(a-t) \exp\left(-\int_{a-t}^a \mu(s)ds\right) & \text{si } a \ge t, \\ \psi(t-a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right) & \text{si } a < t. \end{cases}$ 

D'après l'équation (5.3) on définit deux opérateurs  $S_1 : L^1(0,t) \to L^1(0,t)$  et  $S_2 : L^1(\mathbb{R}^+) \to L^1(0,t)$  par,  $\forall \psi \in L^1(0,t), \phi \in L^1(\mathbb{R}^+), x \in \mathbb{R}^+$ :

$$S_{1}\psi(x) = \int_{0}^{x} \psi(y)\beta(x-y)e^{-\int_{0}^{x-y}\mu(s)ds}dy,$$
  

$$S_{2}\phi(x) = \int_{0}^{+\infty}\phi(y)\beta(y+x)e^{-\int_{y}^{x+y}\mu(s)ds}dy,$$

de manière à obtenir, lorsque tout est bien défini, la représentation suivante :

$$x(t,a) = \begin{cases} x_0(a-t) \exp\left(-\int_{a-t}^a \mu(s)ds\right) & \text{si } a \ge t, \\ (I-S_1)^{-1}S_2x_0(t-a) \exp(-\int_0^a \mu(s)ds) & \text{si } a < t. \end{cases}$$

Comme  $S_1$  est un opérateur de Volterra, alors pour tout  $\lambda \in \mathbb{C} \setminus \{0\}$  et  $\psi \in L^1(0,t)$ fixés, il existe une unique fonction  $\varphi \in L^1(0,t)$  telle que  $(\lambda I - S_1)\varphi = \psi$ . Ainsi  $(I - S_1)^{-1}$  est bien défini de  $L^1(0,t)$  dans  $L^1(0,t)$ . Comme  $x_0 \in L^1(\mathbb{R}^+)$  alors  $(I - S_1)^{-1}S_2x_0 \in L^1(0,t)$ . Ainsi  $\forall t \ge 0, \|x(t,.)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \le \int_t^{+\infty} x_0(a-t)da + \int_0^t (I - S_1)^{-1}S_2x_0(t-a)da < +\infty$ .

Puis, en reprenant la preuve du théorème 4.3, avec l'équation sur y on arrive à une contradiction. Ainsi  $t_{\text{max}} = +\infty$  et la solution est globale.

Passons maintenant à l'étude des équilibres. Celle-ci est facile dans le cas d'équations différentielles ordinaires, mais on va voir que ce n'est plus le cas dans le cas du modèle edp structuré en âge, dont on va encore une fois se servir de la théorie des semi-groupes et plus particulièrement faire une analyse spectrale.

# Chapitre 6 Étude des équilibres du modèle EDP

On commence par chercher les équilibres, puis, avant d'étudier leur stabilité, on fera quelques rappels nécessaires pour comprendre la suite, notamment sur la théorie spectrale.

### 6.1 Les différents équilibres

Rappelons qu'un équilibre est, par définition, une solution indépendante du temps. Ainsi, un équilibre du système (3.1) sera un couple de solutions  $(\bar{x}, \bar{y}) \in X$  tel que :

$$\bar{x}'(a) = -\mu(a)\bar{x}(a) - \alpha\bar{y}\gamma(a)\bar{x}(a), \qquad (6.1a)$$

$$0 = \tilde{\alpha}\bar{y}\int_{0}^{+\infty}\gamma(a)\bar{x}(a)da - \delta\bar{y}, \qquad (6.1b)$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \bar{x}(a)\beta(a)da.$$
(6.1c)

On résout l'équation (6.1a) :

$$\bar{x}(a) = \bar{x}(0) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha \bar{y} \int_0^a \gamma(s)ds\right).$$
(6.2)

En remplaçant, dans l'équation (6.1c),  $\bar{x}$  par l'expression ci-dessus, on obtient :

$$\bar{x}(0)\left[1-\int_0^{+\infty}\beta(a)\exp\left(-\int_0^a\mu(s)ds-\alpha\bar{y}\int_0^a\gamma(s)ds\right)\right]=0.$$
(6.3)

De plus, l'équation (6.1b) implique :

$$\bar{y}\left[\tilde{\alpha}\int_{0}^{+\infty}\gamma(a)\bar{x}(a)da-\delta\right] = 0.$$
(6.4)

Définition 6.1. On pose :

$$R_0 = \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s) ds\right) da$$
(6.5)

que l'on va appeler taux de reproduction de base.

Dans un cadre épidémiologique, on le définit comme le nombre moyen de nouveaux cas d'infection, engendrés par un individu infecté moyen (au cours de sa période d'infectiosité), dans une population entièrement constituée de susceptibles. À l'origine, ce concept de  $R_0$  est issu de la démographie et de l'écologie. C'est en effet Richard Böckh qui l'a introduit en 1886. Il était alors le directeur du bureau des statistiques de Berlin et il voulait connaître le nombre moyen de filles nées d'une femme au cours de sa vie.

**Concept :** dans notre contexte,  $\beta(a)$  étant le taux de naissance des proies d'âge a et  $\exp(-\int_0^a \mu(s)ds)$  étant la probabilité pour une proie de survivre jusqu'à l'âge a : on comprend que  $R_0$  représente le nombre moyen de proies que va mettre au monde une proie adulte au cours de sa vie en l'absence de prédation.

Ce concept de taux de reproduction a vite été repris en épidémiologie, où on peut s'apercevoir de manière intuitive que si  $R_0 > 1$  on observera une augmentation des cas, c'est-à-dire une épidémie et que si  $R_0 < 1$ , les cas disparaîtront. Ce taux pouvant jouer le rôle de seuil, le médecin Ronald Ross s'en est servi pour étudier la transmission du paludisme chez les moustiques. Avec ce qu'il a appelé le *théorème du moustique*, il affirmait que pour éradiquer le paludisme dans une zone, il fallait faire baisser la densité de moustiques à cet endroit, ce qui lui a valu le prix Nobel de médecine en 1902. D'autres mathématiciens comme Lotka, Kermack, MacKendrick ou George Macdonald se sont ensuite intéressés au sujet.

À partir de (6.3) et de (6.4), on voit apparaître plusieurs cas :

- Soit  $\bar{x}(0) = 0$  et alors  $\bar{x}(a) = 0 \quad \forall a \ge 0$  d'après l'expression (6.2). Par conséquent  $\int_0^{+\infty} \gamma(a)\bar{x}(a)da = 0$  et la condition (6.1c) implique que  $\bar{y} = 0$ . Ainsi (0,0) est toujours un équilibre.
- Soit  $\bar{x}(0) \neq 0$  et alors deux sous-cas se présentent :
  - Ou bien  $\bar{y} = 0$  ainsi on doit avoir  $R_0 = 1$  d'après la condition (6.3). Les équilibres sont ensuite donnés par  $(\bar{x}(a) = \bar{x}(0) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right), \bar{y} = 0)$ . Ces équilibres sont des fonctions propres du système EDP, associées à la valeur propre 0.
  - Ou bien  $\bar{y} \neq 0$  et donc  $\int_0^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds \alpha \bar{y} \int_0^a \gamma(s)ds\right) = 1$ . On définit  $f(y) = \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha y \int_0^a \gamma(s)ds\right) da$ . Alors  $f'(y) = -\alpha \int_0^{+\infty} \beta(a) \left[\int_0^a \gamma(s)ds\right] \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha y \int_0^a \gamma(s)ds\right) da$  donc  $f'(y) < 0 \ \forall y \ge 0$ . Ainsi f est une fonction strictement décroissante qui vaut  $R_0$  en 0.

Par conséquent, si  $R_0 < 1$  alors  $f(y) < 1 \quad \forall y \ge 0$ : il n'y a donc pas de solution, si  $R_0 = 1$  alors  $\bar{y} = 0$  (absurde) et si  $R_0 > 1$  alors

 $\exists ! \ \tilde{y} \geq 0 \text{ tel que } f(\tilde{y}) = 1. \text{ Ainsi, dans le cas où } R_0 > 1, \text{ il y a} \\ \text{existence d'un unique équilibre non trivial } (\bar{x}, \bar{y}) \text{ où } \bar{y} \text{ est donné par} \\ \text{l'expression précédente et } \bar{x} \text{ est donné par l'expression (6.2). De plus,} \\ \text{d'après la condition (6.4) et en remplaçant } \bar{x} \text{ par son expression, on doit} \\ \text{avoir } \bar{x}(0) = \frac{\delta}{\tilde{\alpha}} \left[ \int_0^{+\infty} \gamma(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s) ds - \alpha \bar{y} \int_0^{+\infty} \gamma(s) ds\right) da \right]^{-1} \text{ ce} \\ \text{qui fournit l'unicité de cet équilibre.} \end{aligned}$ 

Pour résumer il y a trois cas différents :

- Soit  $R_0 < 1$  et dans ce cas il y un unique équilibre, qui est  $E_0 : (0,0) \in X$ .
- Soit  $R_0 = 1$  et alors  $E_0$  est un équilibre et pour tout  $\xi > 0$ ,  $E_{1,\xi}$  défini par  $E_{1,\xi} : (\overline{x}(a) = \xi e^{-\int_0^a \mu(s)ds}, 0)$  est aussi un équilibre dans X lorsque  $\xi < +\infty$ .
- Soit  $R_0 > 1$  et donc  $E_0$ : (0,0) et  $E_2$  sont les deux seuls équilibres, où  $E_2$  est donné par  $E_2$ :  $(\overline{x}(a) = \overline{x}(0) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha \overline{y} \int_0^a \gamma(s)ds\right), \overline{y})$  avec  $\overline{y}$  que l'on trouve en résolvant  $\int_0^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha \overline{y} \int_0^a \gamma(s)ds\right) = 1$  et de plus  $\overline{x}(0) = \frac{\delta}{\tilde{\alpha}} \left[\int_0^{+\infty} \gamma(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds - \alpha \overline{y} \int_0^a \gamma(s)ds\right) da\right]^{-1}$ . On vérifie que  $E_2$  appartienne bien à X.

Il s'agit maintenant d'étudier la stabilité de chacun des équilibres. Il faut auparavant faire quelques rappels sur la théorie spectrale. On se servira pour cela essentiellement des livres de Webb [20] et de celui de Engel et Nagel [6].

## 6.2 Rappels d'analyse spectrale

Dans toute la section qui suit, on aura  $A : D(A) \subset X \mapsto X$  un opérateur linéaire fermé qui est générateur infinitésimal d'un  $C_0$  semi-groupe  $\{T_A(t)\}_{t\geq 0}$  avec X un espace de Banach.

**Définition 6.2.** Le spectre de A est  $\sigma(A) = \mathbb{C} \setminus \rho(A)$ , où  $\rho(A)$  est l'ensemble résolvant de A (définition 3.7). Le spectre ponctuel  $\sigma_p(A)$  et la limite spectrale s(A)sont respectivement définis par  $\sigma_p(A) = \{\lambda \in \mathbb{C}, \lambda I - A \text{ ne soit pas injectif }\}$  et  $s(A) = \sup\{\Re(\lambda) : \lambda \in \sigma(A)\}.$ 

**Remarque :** de tels  $\lambda \in \sigma_p(A)$  sont des valeurs propres de A puisqu'il existe dans ce cas  $(x, y) \in X^2$ ,  $x \neq y$  tel que  $Ax - \lambda x = Ay - \lambda y$  et donc  $\exists z \in X$  tel que  $Az = \lambda z$   $(z \text{ est alors un vecteur propre de } A \text{ associé à } \lambda).$ 

Une notion importante est celle de taux de croissance, qui dépend du semigroupe et donc de l'opérateur, puisque chaque semi-groupe fortement continu est uniquement déterminé par son générateur.

**Définition 6.3.** On définit  $\omega_0(A) = \lim_{t \to +\infty} \frac{\log(||T_A(t)||)}{t}$  le taux de croissance du semi-groupe  $\{T_A(t)\}_{t \ge 0}$ .

On va maintenant aborder la notion de taux de croissance essentiel, en définissant tout d'abord la norme essentielle.

**Définition 6.4.** On note  $\mathcal{L}(X)$  l'ensemble des opérateurs linéaires bornés sur X et  $\mathcal{K}(X)$  le sous-ensemble de  $\mathcal{L}(X)$  composé des opérateurs compacts sur X. On définit la norme essentielle de  $L \in \mathcal{L}(X)$  par  $\|L\|_{ess} = \inf_{K \in \mathcal{K}(X)} \|L - K\|_X$ . L'espace quotient  $\mathcal{L}(X)/\mathcal{K}(X)$  est appelé Algèbre de Calkin, et c'est une algèbre de Banach unitaire lorsqu'on la munit de la norme  $\|\hat{L}\| = \|L\|_{ess}$  où  $\hat{L} = L + \mathcal{K}(X)$ .

**Définition 6.5.** Le taux de croissance essentiel de  $\{T_A(t)\}_{t\geq 0}$  est défini par  $w_{ess}(A)$ =  $\lim_{t\to+\infty} \frac{1}{t} \ln (\|T_A(t)\|_{ess}).$ 

Les deux théorèmes suivants, démontrés par Engel et Nagel [5], nous donne des résultats importants pour a suite.

**Théorème 6.6.**  $\forall K \in \mathcal{K}(X), \omega_{ess}(A+K) = \omega_{ess}(A).$ 

Théorème 6.7 (Engel et Nagel). Les résultats suivants sont vrais :

(i)  $\omega_0(A) = \max\{\omega_{ess}(A), s(A)\},\$ (ii)  $\forall \omega > \omega_{ess}(A), \ l'ensemble \ \sigma_{\omega} = \{\lambda \in \sigma(A), \Re(\lambda) > \omega\}\ est\ fini\ et\ composé\ d'éléments\ de\ \sigma_p(A).$ 

**Remarque :** chaque valeur propre est une valeur spectrale :  $\sigma_p(A) \subset \sigma(A)$ , mais le contraire est faux. Le théorème précédent nous permet, sous certaines hypothèses, de caractériser des sous-ensembles du spectre de A à partir des valeurs propres, qui sont plus faciles à calculer. Ce théorème rend ainsi plus accessible l'étude de la stabilité des équilibres, où on doit vérifier que la partie réelle de chaque valeur spectrale est négative pour obtenir de la stabilité.

Le résultat suivant, démontré par Webb [20] nous fournit un bon moyen pour être capable de caractériser la stabilité de chaque équilibre dans le cas semi-linéaire.

**Théorème 6.8.** On considère le problème de Cauchy (4.3) et on note E un équilibre de ce problème. On définit  $D_E f$  la différentielle de f au point E. Le système linéarisé de (4.3) est ainsi  $\frac{du}{dt}(t) = (A + D_E f)u(t)$ .

- 1) Si  $\omega_0(A + D_E f) < 0$  alors E est localement asymptotiquement stable.
- 2) Si  $\omega_0(A + D_E f) > 0$  et  $\omega_{ess}(A + D_E f) \le 0$  alors E est instable.

### 6.3 Stabilité des équilibres

Passons maintenant à l'analyse des équilibres que l'on a trouvés dans la section 6.1.

**Proposition 6.9.** On a  $\omega_0(A) \leq \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$ .

Démonstration. En effet on a montré dans la proposition 5.3 que  $\forall t \ge 0, \|T_A(t)\|_X \le e^{\omega t}$  où  $\omega \ge \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$ . Ainsi il est évident, à l'aide de la définition 6.3, que  $\omega_0(A) \le \|\beta\|_{L^{\infty}} - \mu_0$ .

On fait à présent une hypothèse réaliste qui est suffisante pour démontrer la proposition qui va suivre. L'idéal serait de la démontrer, si elle reste vraie, dans le cas général.

**Hypothèse :**  $\beta$  est à support compact sur  $[0, a_+]$ .

**Proposition 6.10.** Sous l'hypothèse précédente, on a  $\omega_{ess}(A + D_E f_1) \leq -\mu_0 < 0$ . Démonstration. On se sert des articles [16] et [2] pour la preuve.

On sait que par définition,  $\forall t \ge 0, T_{A+D_E f_1}(t) \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$  est solution de :

$$\begin{cases}
\frac{du}{dt}(t) = (A + D_E f_1)u(t) \\
u(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}
\end{cases}$$
(6.6)

Or  $u(t) = (x(t), y(t)) \in X$  est solution de (6.6) si et seulement si :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) &= -\frac{\partial x}{\partial a}(t,a) - \mu(a)x(t,a) - \alpha y^*\gamma(a)x(t,a), \\ y'(t) &= -\delta y(t), \\ y(0) &= y_0, \\ x(0,a) &= x_0(a), a \ge 0, \\ x(t,0) &= \int_0^{+\infty} \beta(a)x(t,a)da, t \ge 0. \end{cases}$$
$$\Leftrightarrow \begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) &= -\frac{\partial x}{\partial a}(t,a) - \mu(a)x(t,a) - \alpha y^*\gamma(a)x(t,a), \\ y(t) &= y_0 \exp(-\delta t), \\ x(0,a) &= x_0(a), a \ge 0, \\ x(t,0) &= \int_0^{+\infty} \beta(a)x(t,a)da, t \ge 0. \end{cases}$$

On trouve, de la même manière que pour la preuve du théorème 5.4,  $\forall (x_0,y_0) \in X$  :

$$T_{A}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_{0}(a-t)e^{-\int_{a-t}^{a}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds} \mathbb{1}_{\{a \ge t\}} + \psi(t-a)e^{-\int_{0}^{a}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds} \ \mathbb{1}_{\{a < t\}} \end{pmatrix}$$
  
où  $\psi$  vérifie  $\forall t \ge 0, \psi(t) = \int_{0}^{t} \psi(u)\beta(t-u)\exp\left(-\int_{0}^{t-u}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds\right)du$   
 $+\int_{0}^{+\infty}\beta(u+t)x_{0}(u)\exp(-\int_{u}^{u+t}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds)du$ 

On décompose l'opérateur  ${\cal T}_A$  en :

$$T_{A}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) = T_{1}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) + T_{2}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) + T_{3}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a), \text{ avec } :$$

$$T_{1}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) = \begin{cases} (x_{0}(a-t)e^{-\int_{a-t}^{a}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds}, 0) & \text{ si } a \ge t, \\ (0,0) & \text{ si } a < t. \end{cases}$$

$$T_{2}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) = \begin{cases} (0,0) & \text{ si } a \ge t, \\ (\psi(t-a)e^{-\int_{0}^{a}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds}, 0) & \text{ si } a < t. \end{cases}$$

$$T_{3}(t) \begin{pmatrix} x_{0} \\ y_{0} \end{pmatrix} (a) = (0,y_{0}\exp(-\delta t)), \forall t \ge 0, a \ge 0. \end{cases}$$

L'opérateur  $T_3$  est compact puisque son image est de dimension finie.

Puis,  $\forall t \geq 0, \forall (x_0, y_0) \in X$ , on majore  $\left\| T_1(t) \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right\|_X \leq \int_t^{+\infty} x_0(a-t) e^{-\int_{a-t}^a \mu(s) ds} da$ . Ainsi  $\left\| T_1(t) \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right\|_X \leq e^{-\mu_0 t} \int_0^{+\infty} x_0(u) du \leq e^{-\mu_0 t} \|x_0\|_{L^1(\mathbb{R}^+)}$  d'où  $\|T_1(t)\|_X \leq e^{-\mu_0 t}$ . On va à présent montrer que l'opérateur  $T_2$  est compact.

On définit les deux opérateurs  $S_1 : L^1(0,t) \to L^1(0,t)$  et  $S_2 : L^1(\mathbb{R}^+) \to L^1(0,t)$ par,  $\forall \psi \in L^1(0,t), \phi \in L^1(\mathbb{R}^+), x \in \mathbb{R}^+$ :

$$S_{1}\psi(x) = \int_{0}^{x} \psi(y)\beta(x-y)e^{-\int_{0}^{x-y}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds}dy, S_{2}\phi(x) = \int_{0}^{+\infty} \phi(y)\beta(y+x)e^{-\int_{y}^{x+y}(\mu(s)+\alpha y^{*}\gamma(s))ds}dy,$$

de manière à obtenir, lorsque tout est bien défini :

$$T_2(t) \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} (a) = \begin{cases} (0,0) & \text{si } a \ge t, \\ ((I-S_1)^{-1}S_2x_0(t-a)\exp(-\int_0^a (\mu(s) + \alpha y^*\gamma(s))ds), 0) & \text{si } a < t. \end{cases}$$

On peut montrer que  $S_1$  est borné : soient  $\psi_1$  et  $\psi_2$  dans  $L^1(0, t)$ . Alors  $||S_1\psi_1 - S_1\psi_2||_{L^1(0,t)} = \int_0^t \int_0^x \beta(x-y)e^{-\int_0^{x-y}(\mu(s)+\alpha y^*\gamma(s))ds} (|\psi_1(y) - \psi_2(y)|) dydx$   $\leq ||\beta||_{L^{\infty}} \int_0^t (|\psi_1(y) - \psi_2(y)|) \exp(\mu_0 y) \int_y^t \exp(-\mu_0 x) dxdy$  $\leq ||\beta||_{L^{\infty}} \int_0^t (|\psi_1(y) - \psi_2(y)|) \frac{1 - \exp((y-t)\mu_0)}{\mu_0} dy \leq \frac{||\beta||_{L^{\infty}}}{\mu_0} ||\psi_1 - \psi_2||_{L^1(0,t)}.$ 

On a montré que  $(I - S_1)^{-1}$  était bien défini. De plus, comme  $S_1$  est borné, alors  $I - S_1$  l'est aussi, et comme  $(I - S_1)$  est bijectif de  $L^1(0, t)$  dans lui-même, qui est un espace de Banach, alors  $(I - S_1)^{-1}$  est borné.

De plus on montre que l'opérateur  $S_2$  est compact : soit B un sous-ensemble borné de  $L^1(\mathbb{R}^+)$ , alors  $S_2(B)$  est un sous-ensemble borné de  $L^1(0,t)$ . Montrons que  $S_2(B)$ est un ensemble relativement compact de  $L^1(0,t)$  en utilisant le théorème 4.8. Soient  $\phi \in L^1(\mathbb{R}^+)$  et  $h \in \mathbb{R}^+$ , alors  $\|\phi\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \leq M$  et

$$\begin{aligned} \|\tau_h S_2 \phi - S_2 \phi\|_{L^1(0,t)} &= \int_0^t \int_0^{+\infty} \phi(y) [\beta(x+y+h) \exp\left(-\int_y^{x+y+h} (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right) - \beta(x+y) \exp\left(-\int_y^{x+y} (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right) \right) dy dx. \end{aligned}$$

Par l'hypothèse précédente puis par Fubini on obtient  $\|\tau_h S_2 \phi - S_2 \phi\|_{L^1(0,t)} = \int_0^{a_+} \phi(y) \int_0^t [\beta(x+y+h) \exp\left(-\int_y^{x+y+h} (\mu(s)+\alpha y^*\gamma(s))ds\right) - \beta(x+y) \times \exp\left(-\int_y^{x+y} (\mu(s)+\alpha y^*\gamma(s))ds\right)] dxdy.$ 

On fait le changement de variable y = z - x puis on factorise. Ainsi on obtient  $\|\tau_h S_2 \phi - S_2 \phi\|_{L^1(0,t)} = \int_0^{a_+} \phi(y) \exp\left(\int_0^y (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right) \int_y^{y+t} [\beta(z+h) \times \exp\left(-\int_0^{z+h} (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right) - \beta(z) \exp\left(-\int_0^z (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right)] dz dy.$ En majorant on obtient alors :  $\|\tau_h S_2 \phi - S_2 \phi\|_{L^1(0,t)} \leq M \exp(a_+(\|\mu\|_{L^{\infty}} + \alpha y^* \|\gamma\|_{L^{\infty}}) \times \int_0^{+\infty} [\beta(z+h) \exp\left(-\int_0^{z+h} (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right) - \beta(z) \exp\left(-\int_0^z (\mu(s) ds)\right)] dz.$ Or, la fonction  $z \mapsto \beta(z) \exp\left(-\int_0^z (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right)$  appartient à  $L^1(\mathbb{R}^+)$ . Donc  $\|\tau_h(\beta \exp\left(-\int_0^\cdot (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right)) - \beta \exp\left(-\int_0^\cdot (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds\right)\|_{L^1(\mathbb{R}^+)} \xrightarrow{\to} 0.$ 

 $\operatorname{Puis\,sup}_{\phi\in B} \|\tau_h S_2 \phi - S_2 \phi\|_{L^1(0,t)} \xrightarrow[|h| \to 0]{} 0.$ 

On montre de la même manière la deuxième condition puis on applique le théorème de Fréchet-Kolmogorov qui implique que l'opérateur  $S_2$  est compact. Par conséquent, l'opérateur  $T_2$  est compact et donc  $\omega_{\text{ess}}(T_A) = \omega_{\text{ess}}(T_1) + \omega_{\text{ess}}(T_2) + \omega_{\text{ess}}(T_3) \leq -\mu_0 + 0 + 0 \leq -\mu_0 < 0.$ 

**Remarque :** ainsi il devient évident que pour chaque équilibre E, on a :  $\omega_{\text{ess}}(A + D_E f) = \omega_{\text{ess}}(A + D_E f_1 + D_E f_2) = \omega_{\text{ess}}(A + D_E f_1) < 0$  puisque  $D_E f_2$  est compact d'après la proposition 4.7.

Analysons maintenant la stabilité des équilibres, en commençant par celui qui est trivial.

#### 6.3.1 Stabilité de $E_0$

Pour l'équilibre trivial  $E_0$ , la différentielle de f au point  $E_0$  est la matrice  $D_{E_0}f = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ . Ainsi le système linéarisé autour de  $E_0$  est donné par  $\frac{du}{dt}(t) = Au(t)$ . Par conséquent  $\omega_0(A + D_{E_0}f) = \omega_0(A) \leq ||\beta||_{L^{\infty}} - \mu_0$  ce qui ne permet pour l'instant de conclure à la stabilité de  $E_0$  que dans le cas où  $||\beta||_{L^{\infty}} < \mu_0$ . De plus, on a  $\omega_{\text{ess}}(A + D_{E_0}f) = \omega_{\text{ess}}(A) < 0$ . Il faut donc à présent regarder les valeurs propres de  $A + D_{E_0}f = A$  pour pouvoir utiliser le théorème 6.7. On cherche à résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) &= -\frac{\partial x}{\partial a}(t,a) - \mu(a)x(t,a), \\ y'(t) &= -\delta y(t), \\ x(t,0) &= \int_0^{+\infty} x(t,a)\beta(a)da \end{cases}$$
(6.7)

On cherche les solutions sous la forme :  $x(t, a) = \bar{x}(a)e^{\lambda t}$  et  $y(t) = \bar{y}e^{\lambda t}$ ,  $\lambda \in \mathbb{C}$ . Ainsi les équations 1 et 3 de (6.7) donnent :

$$\begin{cases} \bar{x}'(a) + [\lambda + \mu(a)] \,\bar{x}(a) = 0, \\ \bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \bar{x}(a)\beta(a)da. \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} \bar{x}(a) = \bar{x}(0) \exp(-\int_0^a [\lambda + \mu(s)] \, ds), \\ \bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \bar{x}(a)\beta(a)da. \end{cases}$$
(6.8)

Il faut donc que  $\int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\int_0^a [\lambda + \mu(s)] ds) da = 1$ . On se rappelle que l'on a défini  $R_0 = \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da$ . On suppose que  $\lambda = \lambda_r + i\lambda_i$  et que  $\bar{x}(0) \neq 0$  alors on veut que  $\int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\lambda_r a) \exp(-i\lambda_i a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da = 1$ . Si  $\bar{x}(0) = 0$  alors  $\bar{x}(a) = 0 \quad \forall a \ge 0$ , ainsi la seule valeur propre est  $\lambda = -\delta < 0$ .

• Si  $R_0 < 1$  alors, en supposant que les valeurs propres sont réelles  $(\lambda_i = 0)$ et en posant  $f(\lambda) = \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\lambda a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da$ , on est ramené à résoudre  $f(\lambda) = 1$ . Or  $f'(\lambda) = -\int_0^{+\infty} a\beta(a) \exp(-\lambda a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da < 0$ donc f est continue et strictement décroissante avec  $f(0) = R_0 < 1$ . Ainsi, les seules valeurs propres réelles  $\lambda$  telles que  $f(\lambda) = 1$  sont strictement négatives et donc  $\sup\{\sigma_p(A) \cap \mathbb{R}\} < 0$ .

Maintenant, si  $\lambda_i \neq 0$ , en passant l'égalité précédente à la partie réelle on obtient  $1 = \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\lambda_r a) \cos(-\lambda_i a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da$ . En majorant le cosinus on se retrouve avec  $1 \leq \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp(-\lambda_r a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da$ . Par conséquent, si  $\lambda_r \geq 0$  alors  $1 \leq R_0$  ce qui est absurde. On a donc forcément

 $\lambda_r < 0$  et sup{ $\Re(\lambda) : \lambda \in \sigma_p(A)$ } < 0. Or, par le théorème 6.7 (ii), comme  $\omega_{\text{ess}}(A) < 0$  alors on a en particulier { $\lambda \in \sigma(A), \Re(\lambda) \ge 0$ }  $\subset \sigma_p(A)$ . Or il n'y a pas de valeur propre de partie réelle positive ou nulle, donc  $\forall \lambda \in \sigma(A)$  on a  $\Re(\lambda) < 0$  et donc s(A) < 0. Par le théorème 6.7 (i) on a ainsi  $\omega_0(A) < 0$ . Puis, par le théorème 2),  $E_0$  est localement asymptotiquement stable.

- Si  $R_0 = 1$  alors on utilise le même raisonnement. Soit  $\lambda \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ , alors  $\lambda_r < 0$ . En effet, on sait que  $\cos(\lambda_i a) < 1$  pour presque tout  $a \ge 0$  puisque  $\{a \in \mathbb{R}^+ : \cos(\lambda_i a) = 1\} = \left\{\frac{2k\pi}{\lambda_i}, k \in \mathbb{N}\right\}$  qui est une union dénombrable (car  $\mathbb{N}$  est dénombrable) d'ensembles négligeables donc  $\{a \in \mathbb{R}^+ : \cos(\lambda_i a) = 1\}$  est négligeable et  $\cos(\lambda_i a) < 1$  presque partout. Si  $\lambda_r \ge 0$ , alors  $\int_0^{+\infty} \beta(a)e^{-\lambda_r a}\cos(-\lambda_i a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds}da < \int_0^{+\infty} \beta(a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds}da = 1$ : absurde puisqu'on veut avoir le membre de gauche égal à 1. De plus si  $\lambda \in \mathbb{R}$  alors le raisonnement précédent implique  $\lambda \le 0$ . Mais  $\lambda = 0$  étant une valeur propre, on ne peut pas conclure quant à la stabilité de  $E_0$ .
- Si  $R_0 > 1$ , alors en supposant les valeurs propres réelles et en posant la fonction f comme dans le cas  $R_0 < 1$ , on voit qu'elle est donc strictement décroissante et que  $f(0) = R_0 > 1$ . Par conséquent  $\exists \tilde{\lambda} > 0$  telle que  $f(\tilde{\lambda}) = 1$ . Ainsi s(A) > 0 et  $\omega_0(A) > 0$ . Fatalement on a donc  $E_0$  qui est instable lorsque  $R_0 > 1$ .

**Résumé :** si  $R_0 < 1$  alors  $E_0$  est localement stable, si  $R_0 = 1$  on ne peut pas conclure et si  $R_0 > 1$  alors  $E_0$  est instable.

#### 6.3.2 Stabilité de $E_{1,\xi}$

Pour l'équilibre  $E_{1,\xi} = (x^*, 0)$ , la différentielle de f au point  $E_{1,\xi}, \xi > 0$  est :  $D_{E_{1,\xi}}f = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha\gamma(.)x^*(.) \\ 0 & \tilde{\alpha} \int_0^{+\infty} \gamma(a)x^*(a)da \end{pmatrix}$ . Le système linéarisé autour de  $E_{1,\xi}$  est donné par  $\frac{du}{dt}(t) = (A + D_{E_{1,\xi}}f)u(t)$ . Comme  $\omega_{\text{ess}}(A + D_{E_{1,\xi}}) = \omega_{\text{ess}}(A) < 0$ , on regarde donc les valeurs propres de  $A + D_{E_{1,\xi}}f$  et pour cela, il faut résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) = -\frac{\partial x}{\partial a}(t,a) - \mu(a)x(t,a) - \alpha\gamma(a)x^*(a)y(t), \\ y'(t) = -\delta y(t) + \tilde{\alpha} \int_0^{+\infty} \gamma(a)x^*(a)y(t)da, \\ x(t,0) = \int_0^{+\infty} x(t,a)\beta(a)da. \end{cases}$$
(6.9)

On cherche les solutions sous la forme  $x(t, a) = \bar{x}(a)e^{\lambda t}$  et  $y(t) = \bar{y}e^{\lambda t}, \lambda \in \mathbb{C}$ . Le système (6.9) est équivalent à :

$$\begin{cases} \bar{x}'(a) = -\left[\lambda + \mu(a)\right] \bar{x}(a) - \alpha \gamma(a) x^*(a) \bar{y}, \\ \lambda \bar{y} = -\delta \bar{y} + \tilde{\alpha} \bar{y} \int_0^{+\infty} \gamma(a) x^*(a) da, \\ \bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \bar{x}(a) \beta(a) da. \end{cases}$$
(6.10)

En résolvant, on obtient alors :

$$\begin{cases} \bar{x}(a) &= \bar{x}(0)\exp(-\int_0^a \left[\mu(s) + \lambda\right] ds) - \alpha \int_0^a \gamma(u) x^*(u) \bar{y} \exp(-\int_u^a \left[\mu(s) + \lambda\right] ds) du, \\ \lambda \bar{y} &= -\delta \bar{y} + \tilde{\alpha} \bar{y} \xi \int_0^{+\infty} \gamma(a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da, \\ \bar{x}(0) &= \int_0^{+\infty} \beta(a) \bar{x}(a) da. \end{cases}$$

Ainsi la deuxième équation nous donne une condition nécessaire pour qu'il n'y ait pas de valeur propre dont la partie réelle est positive. En effet il faut que :

$$\xi < \frac{\delta}{\tilde{\alpha}} \left[ \int_0^{+\infty} \gamma(a) \exp(-\int_0^a \mu(s) ds) da \right]^{-1} = S.$$
(6.11)

Ainsi, tous les équilibres  $E_{1,\xi}$  ne vérifiant pas cette condition, sont instables. Dans le cas où il y a égalité,  $\lambda = 0$  est valeur propre donc on ne peut pas déduire la stabilité de  $E_{1,\xi}$ .

Si  $\xi > S$  alors les valeurs propres associées à cette équation sont négatives. Il faut donc regarder les équations une et trois qui impliquent :

$$\bar{x}(0) \int_0^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \left[\mu(s) + \lambda\right] ds\right) da - \alpha \bar{y} \int_0^{+\infty} \beta(a) \int_0^a \gamma(u) x^*(u) \times \exp\left(-\int_u^a \left[\mu(s) + \lambda\right] ds\right) du da = \bar{x}(0).$$
(6.12)

On souhaite donc résoudre le système :  $B_1 X = C$  où  $X = \begin{pmatrix} \bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \beta(a) \bar{x}(a) da \\ \bar{y} \end{pmatrix}$ ,  $B_1 = \begin{pmatrix} 1 - \int_0^\infty \beta(a) e^{-\int_0^a \mu(s) ds} e^{-\lambda a} da & \alpha \int_0^\infty \beta(a) \int_0^a \gamma(u) x^*(u) e^{-\int_u^a \mu(s) ds} e^{-(a-u)\lambda} du da \\ 0 & \lambda + \delta - \tilde{\alpha} \int_0^\infty \gamma(a) x^*(a) da \end{pmatrix}$ et  $C = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ .

Ainsi, pour que le système admette une solution X non triviale, il faut et il suffit que  $det(B_1) = 0$ . Ce qui revient à :

$$\begin{cases} 1 = \int_0^\infty \beta(a) e^{-\int_0^a \mu(s) ds} e^{-\lambda a} da, \\ \text{ou} \\ \lambda = -\delta + \tilde{\alpha} \int_0^\infty \gamma(a) x^*(a) da. \end{cases}$$
(6.13)

On se rappelle que les équilibres  $E_{1,\xi}$  n'existent que si  $R_0 = 1$ .

On voit que la deuxième équation nous ramène à la condition (6.11).

Ainsi, dans le cas  $\xi < S$ , il reste à chercher les valeurs propres compatibles avec  $(6.13)_1$ . Malheureusement on voit que  $\lambda = 0$  est valeur propre.

**Conclusion :** de la même manière que l'on a conclu la stabilité de  $E_0$  par les théorèmes 6.7 et 2), on peut dire que :

- si  $\xi > S$  alors  $E_{1,\xi}$  est instable.
- sinon on ne peut pas conclure.

#### 6.3.3 Stabilité de $E_2$

Pour l'équilibre  $E_2 = (x^*, y^*)$ , la différentielle de f au point  $E_2$  est donnée par :  $D_{E_2}f = \begin{pmatrix} -\alpha y^* \gamma(.) & -\alpha \gamma x^* \\ \tilde{\alpha} y^* \int_0^{+\infty} \gamma(.). & \tilde{\alpha} \int_0^{+\infty} \gamma(a) x^*(a) da = \delta \end{pmatrix}$ .

Le système linéarisé est  $\frac{du}{dt}(t) = (A + D_{E_2}f)u(t)$  et il faut regarder les valeurs propres de  $A + D_{E_2}$ . Pour cela, il faut résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) = -\frac{\partial x}{\partial a}(t,a) - \mu(a)x(t,a) - \alpha y^* \gamma(a)x(t,a) - \alpha \gamma(a)x^*(a)y(t), \\ y'(t) = \tilde{\alpha}y^* \int_0^{+\infty} \gamma(a)x(t,a)da, \\ x(t,0) = \int_0^{+\infty} x(t,a)\beta(a)da. \end{cases}$$
(6.14)

En posant  $x(t,a) = \bar{x}(a)e^{\lambda t}$  et  $y(t) = \bar{y}e^{\lambda t}, \lambda \in \mathbb{C}$ , le système (6.14) devient :

$$\begin{cases} \bar{x}'(a) = -\left[\lambda + \mu(a) + \alpha y^* \gamma(a)\right] \bar{x}(a) - \alpha \gamma(a) x^*(a) \bar{y}, \\ \lambda \bar{y} = \tilde{\alpha} y^* \int_0^{+\infty} \gamma(a) \bar{x}(a) da, \\ \bar{x}(0) = \int_0^{+\infty} \bar{x}(a) \beta(a) da. \end{cases}$$
(6.15)

En résolvant, on obtient alors :

$$\begin{cases} \bar{x}(a) = \bar{x}(0)e^{-\int_{0}^{a}[\mu(s)+\lambda+\alpha y^{*}\gamma(s)]ds} - \alpha \int_{0}^{a}\gamma(u)x^{*}(u)\bar{y}e^{-\int_{u}^{a}[\mu(s)+\lambda+\alpha\gamma(s)y^{*}]ds}du, \\ \lambda\bar{y} = \tilde{\alpha}y^{*}\int_{0}^{+\infty}\gamma(a)\bar{x}(a)da, \\ \bar{x}(0) = \int_{0}^{+\infty}\beta(a)\bar{x}(a)da. \end{cases}$$
(6.16)

En remplaçant  $\bar{x}$  par l'expression  $(6.16)_1$  on obtient le système  $B_2 X = C$  où  $B_2 = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix}, \quad X = \begin{pmatrix} \bar{x}(0) \\ \bar{y} \end{pmatrix} \text{ et } C = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \text{ Avec}$   $\begin{cases} b_{11} = 1 - \int_0^\infty \beta(a) e^{-\int_0^a (\mu(s) + \lambda + \alpha y^* \gamma(s)) ds} da \\ b_{12} = \alpha \int_0^\infty \beta(a) \int_0^a \gamma(u) x^*(u) e^{-\int_u^a (\mu(s) + \lambda + \alpha y^* \gamma(s)) ds} du da, \\ b_{21} = \tilde{\alpha} y^* \int_0^\infty \gamma(a) e^{-\int_0^a (\mu(s) + \lambda + \alpha \gamma(s) y^*) ds}, \\ b_{22} = -\lambda - \alpha \tilde{\alpha} \int_0^\infty \gamma(a) \int_0^a \gamma(u) x^*(u) e^{-\int_u^a (\mu(s) + \lambda + \alpha y^* \gamma(s))} du da. \end{cases}$ 

Or il y a une solution non triviale ssi  $det(B_2) = 0$ .

On peut montrer que si  $\lambda \in \mathbb{R}$ , alors  $\lambda < 0$ . Supposons en effet que  $\lambda \ge 0$ . Alors  $b_{11} \ge 0$  car  $\int_0^\infty \beta(a) e^{-\int_0^a (\mu(s) + \lambda + \alpha y^* \gamma(s)) ds} da \le \int_0^\infty \beta(a) e^{-\int_0^a (\mu(s) + \alpha y^* \gamma(s)) ds} da = 1$  d'après la définition de  $y^*$ . Puis  $b_{22} \le 0$ ,  $b_{12} > 0$  et  $b_{21} > 0$ .

Comme det $(B_2) = b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} < 0$  alors  $\lambda \ge 0$  n'est pas valeur propre.

Mais cela ne montre pas que l'équilibre  $E_2$  est stable, il faudrait en effet étudier les valeurs propres complexes.

Cette étude étant assez complexe en raison des plusieurs fonctions et paramètres à faire varier, on va se contenter de donner quelques résultats numériques possibles, avec des fonctions particulières.

# Chapitre 7

# Brèves simulations

Afin de simuler le modèle (3.1), on va utiliser la méthode des volumes finis, qui exploite les approximations d'intégrales.

### 7.1 Schéma numérique

On définit les intervalles  $a \in [0, A]$  et  $t \in [0, T]$  puis on note  $\Delta a$  et  $\Delta t$  respectivement les pas d'âge et de temps. On pose  $a_{j+1/2} = j\Delta a$  et  $t^n = n\Delta t$  pour  $j, n \in \mathbb{N}$  puis on note  $K_j = ]a_{j-1/2}, a_{j+1/2}[$ . On note  $x_j^n$  l'approximation de la moyenne de  $x(t^n, a)$  autour de  $K_j : x_j^n \approx \frac{1}{\Delta a} \int_{K_j} x(t^n, a) da$ .

Conditions Initiales :  $y^0 = y_0$  et  $\forall j \ge 1, x_j^0 = \frac{1}{\Delta a} \int_{K_j} x_0(a) da.$ 

**Données :** on pose  $\alpha, \tilde{\alpha}$  et  $\delta$  tous strictement positifs. Puis, une fois les fonctions  $\beta, \mu$  et  $\gamma$  choisies, on pose  $\forall j \geq 1 : \beta_j = \frac{1}{\Delta a} \int_{K_j} \beta(a) da, \mu_j = \frac{1}{\Delta a} \int_{K_j} \mu(a) da$  et  $\gamma_j = \frac{1}{\Delta a} \int_{K_j} \gamma(a) da$ .

**Schéma :** on définit  $\mathcal{T}(\gamma x^n) = \Delta a \sum_{j \ge 1} \gamma_j x_j^n$ . En établissant un schéma d'Euler implicite pour la deuxième équation du système (3.1) on obtient :

$$\frac{y_n - y_{n-1}}{\Delta t} = \tilde{\alpha} y_n \mathcal{T}(\gamma x^n) - \delta y_n \Leftrightarrow y_{n+1} = \frac{y_n}{1 + \Delta t [\delta - \tilde{\alpha} \mathcal{T}(\gamma x^n)]}, \forall n \ge 0$$
(7.1)

À partir de la première équation de (3.1), on intègre par rapport à a sur  $K_i$ , d'où :

$$\int_{K_j} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) da + x(t,a_{j+1/2}) - x(t,a_{j-1/2}) = -\int_{K_j} \mu(a) x(t,a) da - \alpha y(t) \int_{K_j} \gamma(a) x(t,a) da - \alpha$$

On suppose x assez régulière pour avoir  $\int_{K_j} \frac{\partial x}{\partial t}(t,a) da = \frac{\partial}{\partial t} \int_{K_j} x(t,a) da.$ 

Un schéma d'Euler implicite nous donne alors :

$$\frac{1}{\Delta t} \left[ \int_{K_j} x(t^{n+1}, a) da - \int_{K_j} x(t^n, a) da \right] + x(t^{n+1}, a_{j+1/2}) - x(t^{n+1}, a_{j-1/2}) \\ = -\int_{K_j} \mu(a) x(t^{n+1}, a) da - \alpha y^{n+1} \int_{K_j} x(t^{n+1}, a) \gamma(a) da$$

Les estimations d'intégrales faites précédemment nous donnent donc :

$$\frac{\Delta a}{\Delta t} \left[ x_j^{n+1} - x_j^n \right] + x_j^{n+1} - x_{j-1}^{n+1} = -\Delta a \mu_j x_j^{n+1} - \alpha \Delta a y^{n+1} \gamma_j x_j^{n+1}, j \ge 2$$
  
On obtient alors  $\forall j \ge 1, \forall n \ge 1: x_{j+1}^{n+1} = \frac{x_{j+1}^n + \frac{\Delta t}{\Delta a} x_j^{n+1}}{1 + \frac{\Delta t}{\Delta a} + \Delta t \mu_{j+1} + \alpha \Delta t y^{n+1} \gamma_{j+1}}$ 

La condition aux bords nous donne  $x_1^{n+1} = \Delta a \sum_{j \ge 1} \beta_j x_j^n$ . Pour que les solutions restent positives il suffit de prendre un pas de temps  $\Delta t$  pour que  $(y_n)_{n\ge 1}$  reste positive. Avec l'équation (7.1), on peut par exemple poser :

$$\Delta T = \begin{cases} 0.01 & \text{si } \delta - \tilde{\alpha} \mathcal{T}(\gamma x^n) \ge -0.01 \\ - \frac{1}{100 * (\delta - \tilde{\alpha} * \mathcal{T}(\gamma x^n))} & \text{sinon }. \end{cases}$$

Ce qui permet en plus de ne pas avoir un pas de temps trop important.

## 7.2 Portraits de phase

On pose  $A = 20, \alpha = 1, \tilde{\alpha} = 0.1, \delta = 0.5, \Delta a = 0.1$ . On définit la condition initiale comme étant  $x_0(a) = \frac{c}{\sqrt{8\pi}} \exp\left(-\frac{(a-7)^2}{4}\right), a \ge 0$ : c'est-à-dire une fonction de la même forme que la loi normale  $\mathcal{N}(7,4)$  qui est une répartition courante des populations en fonction de leur âge. On définit la fonction  $\beta$  constante à support compact par  $\beta(a) = \beta_0.\mathbb{1}_{[1,10]}(a)$ : les proies ne peuvent se reproduire que dans une certaine tranche d'âge. On définit  $\mu(a) = (\mu_0 + 0.05a)\mathbb{1}_{[0,10]}(a) + (0.5 + \mu_0).\mathbb{1}_{[10,+\infty[}(a) :$ le taux de mort des proies augmente linéairement jusqu'à un certain seuil. On pose  $\beta_0 = 2$ .

**Premier exemple :** on prend  $\gamma$  constante :  $\gamma(a) = \gamma_0, \forall a \geq 0$  : on suppose que le prédateur mange toutes les proies avec le même taux, quelque soit son âge. On pose  $\mu_0 = 0.05, \gamma_0 = 0.1$  On voit (figure 7.1) que l'on obtient un cycle limite lorsqu'on représente la quantité totale de proies (c'est-à-dire l'intégrale en âge des proies) en fonction de la quantité de prédateurs. En effet la trajectoire rouge oscille en diminuant et la trajectoire bleue oscille en augmentant : elles finissent par se rapprocher infiniment, mettant en évidence le cycle limite.

**Deuxième exemple :** on prend  $\gamma(a) = \gamma_0. \left(\mathbb{1}_{[0,+\infty[} + 9.\mathbb{1}_{[0,1]\cup[10,+\infty[}\right) : \text{les préda$  $teurs mangent plus facilement les jeunes et les proies âgées. On pose <math>\gamma_0 = 0.1$ . (i) Si on pose  $\mu_0 = 0.05$  alors l'équilibre  $E_2$  devient localement asymptotiquement stable (figure 7.2). (ii) Si on pose  $\mu_0 = 3$  alors  $R_0 < 1$  et l'équilibre  $E_0$  est localement asymptotiquement stable (figure 7.3).



FIGURE 7.1 – Portrait de phase : cycle limite



FIGURE 7.2 – Convergence vers  $E_2$ 

FIGURE 7.3 – Convergence vers  $E_0$ 

**Conclusion :** on avait vu dans la partie EDO que lorsqu'on mettait une réponse fonctionnelle de type Lotka-Volterra, alors seuls deux cas étaient possibles (convergence vers l'équilibre trivial ou convergence vers l'équilibre de cohabitation). On s'aperçoit maintenant qu'en rajoutant simplement une structuration en âge sur la proie, on peut obtenir des solutions périodiques ce qui n'était pas le cas auparavant.

On a pris à la fin différents exemples pour entrevoir des possibilités asymptotiques, il serait intéressant d'essayer d'aller plus loin dans l'analyse de stabilité des équilibres et même de mettre une condition aux bords de type Holling 2 ou 3.

# Bibliographie

- W. ARENDT: Resolvent Positive Operators. Proceedings of the London Mathematical Society. Third Series, volume 54:pages 321–349, (1987).
- [2] O. ARINO, M. DELGADO et M. MOLINA-BECERRA : Asymptotic behavior of disease-free equilibriums of an age-structured predator-prey model with disease in the prey. *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B*, 4(3):501– 515, 2004.
- [3] H.T. BANKS et F. KAPPEL : Transformation semigroups and l<sup>1</sup>-approximation for size structured population models. *Semigroup Forum*, volume 38(1):Pages 141–155, (1989).
- [4] I.U.M. BEREZANSKIĬ, Z.G. SHEFTEL et G.F. US : Functional Analysis : Vol. II. Advances in Life Sciences. Birkhäuser Verlag, (1996).
- [5] K.J. ENGEL et R. NAGEL : One-parameter semigroups for linear evolution equations. *Semigroup Forum*, 63(2):278–280, 2000.
- [6] K.J. ENGEL et R. NAGEL : A Short Course on Operator Semigroups. Universitext. Springer New York, 2006.
- [7] S. GAKKHAR et R.K. NAJI : Existence of chaos in two-prey, one-predator system. *Chaos, Solitons and Fractals*, 17(4):639 – 649, (2003).
- [8] M. GURTIN et R. MACCAMY : Nonlinear age-dependent population dynamics. Archive for Rational Mechanics and Analysis, volume 54(3):pages 281– 300, (1974).
- [9] C.S. HOLLING : The components of predation as revealed by a study of smallmammal predation of the european pine sawfly. *The Can. Ent.*, volume 91:pages 293–320, (1959).
- [10] M. IANNELLI : Mathematical Theory of Age-structured Population Dynamics. Giardini Editori e stampatori, Pisa, (1994).
- [11] A.J. LOTKA : *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins company, Baltimore, (1925).
- [12] A.G. MCKENDRICK : Applications of mathematics to medical problems. volume 44, pages 98–130. Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society, (1926).

- [13] A. PAZY: Semigroups of Linear Operators and Applications to Partial Differential Equations. Applied Mathematical Sciences. Springer New York, (1992).
- [14] A. PERASSO : Parameter identifiability for systems described by partial differential equations. Application to population dynamics. Theses, Université Paris Sud - Paris XI, novembre (2009).
- [15] A. PERASSO et U. RAZAFISON : Infection load structured si model with exponential velocity and external source of contamination. In World Congress on Engineering, pages 263–267, United Kingdom, (2013).
- [16] A. PERASSO et U. RAZAFISON : Asymptotic behavior and numerical simulations for an infection load-structured epidemiological model : Application to the transmission of prion pathologies. SIAM Journal on Applied Mathematics, 74(5):1571–1597, 2014.
- [17] B. PERTHAME : Transport Equations in Biology. Frontiers in Mathematics. Birkhäuser, Basel, (2007).
- [18] F. R. SHARPE et A. J. LOTKA : A problem in age-distribution. *Philosophical Magazine Series* 6, volume 21:pages 435–438, (1911).
- [19] V. VOLTERRA : Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, volume 118:pages 558–560, (1926).
- [20] G.F. WEBB : Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics. Marcel Dekker, New York, (1985).
- [21] K. YOSIDA : Functional Analysis. Classics in Mathematics. Springer-Verlag, New York, 1995.