



HAL
open science

Hétérogénéité spatiale en dynamique des populations

Sten Madec

► **To cite this version:**

Sten Madec. Hétérogénéité spatiale en dynamique des populations. Mathématiques [math]. Université Rennes 1, 2011. Français. NNT: . tel-00600942v2

HAL Id: tel-00600942

<https://theses.hal.science/tel-00600942v2>

Submitted on 16 Jun 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Mathématiques et Applications

Ecole doctorale Matisse

présentée par

Sten Madec

préparée à l'UMR 6625 CNRS-IRMAR

Institut de Recherche Mathématique de Rennes

U.F.R de Mathématiques

INTITULÉ DE LA THÈSE

Hétérogénéité spatiale

en dynamique

des populations

**Thèse soutenue à Rennes
le 10 juin 2011**

devant le jury composé de

Jean-Christophe POGGIALE

Professeur, Marseille/*rapporteur*

Martine MARION

Professeur, Lyon/*rapporteur*

Arnaud DUCROT

Maitre de conférence, Bordeaux/*examineur*

Yvan LAGADEUC

Professeur, Rennes/*examineur*

François CASTELLA

Professeur, Rennes/*directeur de thèse*

Cédric WOLF

Maitre de conférence, Rennes/*codirecteur de thèse*

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de thèse François Castella. Il y a maintenant plus de quatre ans que tu m'as permis de me diriger vers la biologie mathématique. Dès lors, tu m'as laissé une grande autonomie tout en sachant me guider. Je n'oublie pas le nombre d'heures que tu as consacré à relire les différentes versions de cette thèse. Enfin, tu m'as présenté des membres de l'équipe écobio du CAREN ce qui fut de toute première importance dans le cheminement de ce travail. Pour tout ceci, et bien plus encore, je te suis très reconnaissant.

J'en arrive naturellement à mon codirecteur de thèse, Cédric Wolf. Je te remercie pour le temps que tu as consacré tout d'abord à m'expliquer tes travaux et ensuite à discuter des perspectives de mes résultats.

Un grand merci à Martine Marion et Jean-Christophe Poggiale d'avoir accepté de rapporter mes travaux et pour avoir lu en détails ce manuscrit. Vos remarques ont contribué à une nette amélioration de celui-ci. Je remercie également Arnaud Ducrot et Yvan Lagadeuc d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Les réunions de travail au CAREN ont été un véritable moteur pour mes recherches, tout particulièrement dans l'écriture des modèles et la mise en place de la problématique. Je remercie chaleureusement Yvan Lagadeuc et Myriam Bormans pour les multiples discussions que nous avons eues et pour m'avoir apporté une sensibilité écologique nouvelle.

Mes premiers pas dans les systèmes de réaction-diffusion n'ont pas été faciles. Je remercie Michel Pierre pour ses remarques et ses conseils apportés au début de mes travaux. Je remercie également Rozenn Texier-Picard pour m'avoir introduit la théorie des bifurcations. Les clefs que vous m'avez tous les deux fournies se sont avérées précieuses dans ce travail.

Cette dernière année à Bordeaux fut importante pour moi. Je remercie toute l'équipe de SCIMS pour m'avoir accueilli chaleureusement. En particulier, merci à Michel Langlais, Pierre Magal et Arnaud Ducrot pour les discussions sur mon travail de recherche et à mes collègues d'enseignement, Pierrick Legrand, Christine Nazaret et Jean-Baptiste Burie.

Je remercie également la Région Bretagne pour le financement qui m'a permis d'effectuer ce travail dans de très bonnes conditions.

Merci à Mr Jean, vos cours de spé Maths en terminale, il y a plus de 10 ans maintenant, ont fondé mon amour de la logique et des mathématiques. Sans vous, mon cheminement aurait sans doute été tout autre.

Merci à l'IRC pour m'avoir permis de garder des contacts précieux. Je pense notamment à Nicolas "kleph" Laurenti et Damien "dam5s" Le Berrigaud pour vos conseils utiles (et débats passionnés) lorsque je me suis aventuré sur la voie des simulations coûteuses en mémoire. Vos compétences en informatique ont rendu possibles les résultats présentés dans les chapitres 7 et 8. Mes études à Rennes n'auraient pas été aussi agréables sans Fabrice, Maelig, Christophe et Anabel. Aussi, merci pour ces discussions endiablées et ces débats sans fin. Je me dois de ne pas oublier les anciens, Guillaume et Ronan. Nos chemins se croisent trop peu souvent à mon goût, mais c'est toujours un immense plaisir de vous voir. Enfin, les trois années de thèse à Rennes auraient été bien difficiles sans les soirées jeu et les (trop ?) nombreux festins avec Aurélien, Clément, Lionel, Marie, Damian, Mathilde et Sébastien. Merci à eux.

Merci à toute ma famille pour son soutien permanent. Je remercie en particulier mes parents pour m'avoir donné l'amour de la lecture et une grande liberté de choix dans mes activités diverses durant mon enfance. Enfin, merci de m'avoir permis de poursuivre mes études si loin. Un mot aussi pour ma belle-famille : merci de votre gentillesse et de votre compréhension lorsque mon esprit était ailleurs.

Quels mots suffiraient pour remercier Emilie, ma compagne et ma plus fidèle lectrice ? Merci de me soutenir dans les bons comme les mauvais moments avec tout ton amour. Tes multiples relectures ont été d'une grande aide, sans toi j'y serais encore et toujours. (Merci aussi à Tasha, petite boule de tendresse).

Table des matières

Introduction générale	11
1 Le chemostat homogène, panorama du contexte scientifique	17
1.1 Le chemostat	17
1.1.1 Modèle pour une espèce	18
1.1.2 Compétition dans le chemostat	19
1.2 Étude mathématique	21
1.2.1 Principe d’invariance de LaSalle	21
1.2.2 Le principe d’exclusion compétitive	22
1.3 Prise en compte des mortalités	24
1.3.1 Modèle avec mortalités	25
1.3.2 Dynamique du système (1.3.1)	26
1.4 Autres modèles de chemostat homogène	29
1.4.1 Fonctions de consommation non monotones	30
1.4.2 L’hypothèse (H2) de poids constant	31
1.4.3 Autres modèles	32
1.5 Conclusion	32
2 Modèles spatialement structurés	35
2.1 Description de modèles spatialement structurés	36
2.1.1 Structuration discrète : le gradostat	36
2.1.2 Structuration continue : le unstirred chemostat	39
2.2 Nos modèles	41
2.2.1 Modèle discret	42
2.2.2 Modèle continu	43
2.3 Premiers résultats sur nos modèles	45
2.3.1 Un théorème sur le système discret	45
2.3.2 Versions homogènes des modèles	47
2.4 Conclusion	51
3 Existence et majoration uniforme pour le modèle continu	53
3.1 Résultats principaux	55

3.2	Formulation du problème à l'aide des semi-groupes	57
3.3	Preuve de l'existence globale des solutions	58
3.4	Preuve de la borne uniforme des solutions	61
3.5	Influence de la vitesse de diffusion	67
4	Migration lente dans le modèle discret	71
4.1	Modèle et résultats préliminaires	72
4.1.1	Le modèle	72
4.1.2	Système sans migration	73
4.2	Cas des faibles migrations	74
4.3	Structure de l'ensemble des solutions positives ou nulles	79
4.4	Conclusion	84
5	Migration rapide dans les problèmes discret et continu	85
5.1	Notations et préliminaires	88
5.1.1	Le modèle	88
5.1.2	Mise sous forme "lente-rapide"	90
5.2	Le théorème de la variété centrale	92
5.2.1	Énoncé des théorèmes	92
5.2.2	Preuves des théorème 5.2.1 et 5.2.2	95
5.3	Problèmes agrégés et comportement qualitatif des solutions	99
5.3.1	Liens entre le problème agrégé et le problème d'origine	99
5.3.2	Applications : attracteurs globaux pour trois classes de systèmes	104
5.4	Discussion et conclusion	108
5.5	Annexe : cas du système discret	113
6	Solutions stationnaires de coexistence pour deux espèces	117
6.1	Préliminaires et énoncés des résultats	120
6.1.1	Sur et sous-solutions	121
6.1.2	Méthodes de bifurcation	122
6.1.3	Énoncé des résultats	124
6.2	Problème pour une espèce : solutions semi-triviales	129
6.2.1	Existence et unicité pour le problème à une espèce	131
6.2.2	Hyperbolicité et indice des solutions semi-triviales	133
6.3	Solutions de coexistence	140
6.3.1	Résultats préliminaires	140
6.3.2	Construction des solutions : preuve du théorème 6.1.9	141
6.3.3	Domaine de coexistence : preuve du théorème 6.1.10	146
6.4	Interprétation et approfondissements	148
6.4.1	Deux propriétés en lien avec l'écologie	148
6.4.2	Deux cas critiques	150
6.4.3	Liens avec le chapitre 5	151

6.5	Conclusion	152
6.6	Annexe : cas du système discret	155
7	Interprétation écologique des résultats	157
7.1	Solutions de coexistence	158
7.1.1	Solutions 1-triviales	159
7.1.2	Solutions 2-triviales	159
7.1.3	Solutions 3-triviales	166
7.1.4	Solutions k -triviales	168
7.2	Variation du taux de migration	168
7.2.1	Petits taux de migration	168
7.2.2	Grands taux de migration	169
7.2.3	Observations numériques	170
7.2.4	Discussion des figures 7.6 et 7.7	173
7.3	Description détaillée dans le cas de deux espèces	175
8	Influence de l'hétérogénéité spatiale	181
8.1	Modèle et Méthode	182
8.1.1	Choix du modèle et méthode numérique	182
8.1.2	Mesure de la coexistence	183
8.1.3	Un quantificateur d'hétérogénéité	184
8.2	Résultats	186
8.3	Discussion	191
9	Une conséquence de l'hétérogénéité	193
9.1	Hétérogénéité des taux de mortalité	194
9.2	Résultats	196
9.3	Discussion	201
10	Un problème indépendant d'épidémiologie	205

Table des figures

1.1	Schéma du chemostat	18
2.1	Le gradostat	37
2.2	Gradostat non irréductible	38
2.3	Unstirred chemostat 1D	40
2.4	Le modèle continu	44
4.1	Exemple d'un domaine de coexistence Θ^0	84
6.1	Illustration du théorème 6.1.8	127
6.2	Solutions de coexistence par bifurcation	128
6.3	Domaine de coexistence	129
7.1	Solutions de bifurcation, cas dégénéré	161
7.2	Solutions de bifurcation, cas générique	162
7.3	Domaines de coexistence	164
7.4	Répartition des ressources	165
7.5	Domaines de coexistence pour trois espèces	167
7.6	Exemple de cinq espèces	172
7.7	Exemple de six espèces	173
7.8	Biodiversité, biomasse et domaine de coexistence	177
7.9	Biodiversité locale pour deux espèces	179
8.1	Les cinq domaines de type damier	185
8.2	Exemples de domaines générés aléatoirement	186
8.3	Allure de 15 domaines de coexistence	187
8.4	Résultats graphiques correspondant aux données du tableau 8.1	188
8.5	Aire du domaine de coexistence pour huit valeurs du taux de migration	189
8.6	Différences entre le A_{Θ}^{max} et les A_{Θ} mesurés	190
9.1	Comportements sans migration ($d = 0$).	198
9.2	Comportements avec une petite migration ($d = 0.05$).	199
9.3	Comportements avec une migration intermédiaire ($d = 0.7$).	200
9.4	Comportements avec une forte migration ($d = 10$).	201

Introduction générale

De nombreux phénomènes biologiques peuvent être étudiés et modélisés mathématiquement à l'aide d'équations différentielles autonomes. Ces modèles biomathématiques s'appliquent notamment en biologie des populations pour laquelle les premiers modèles réalisés ont décrit l'évolution d'une population dans le temps [59] ou l'interaction de plusieurs populations entre elles (modèle de Lotka-Volterra) et ce, en termes de population totale. Au-delà des différents types d'interaction entre populations pris en compte dans ces modèles tels que la prédation ou bien la compétition interspécifique, d'autres facteurs variés comme la compétition intraspécifique ou bien les limites de croissance dues aux facteurs abiotiques peuvent également être intégrés.

Ces types de modèles, bien que riches d'enseignements et permettant une analyse mathématique approfondie, sont souvent éloignés des réalités biologiques observées sur le terrain ou en laboratoire. Afin d'appréhender au mieux les différents phénomènes biologiques, il est nécessaire de modéliser plus finement les interactions à la fois entre les différentes populations et avec leur milieu. Plus le nombre de facteurs pris en compte est important, plus le modèle obtenu est complexe et son analyse, aussi bien théorique que numérique, difficile. L'obtention d'un modèle aussi simple que possible mais décrivant de façon adéquate les phénomènes biologiques observés est un problème central en biomathématiques.

Selon le type de systèmes biologiques considéré, de nombreux travaux affinant les modèles ont été réalisés¹. Citons quelques-unes des principales idées qui en ont émergé. Dans des modèles à base d'équations différentielles, on considère l'action des individus (reproduction, compétition, etc.) comme instantanée. Dans certaines situations, un laps de temps s'écoule entre l'action d'un individu et son impact sur la population. Il convient alors d'utiliser des équations différentielles avec délai. Décrire une population sans prendre en compte les caractéristiques de ses individus peut être trop approximatif pour expliquer les phénomènes observés. Les modèles tenant compte de niveaux de structuration supplémentaires conduisent à de nouveaux phénomènes en accord avec les observations biologiques. Par exemple, une structuration en âge permet de considérer

1. Le livre de Murray [61, 62] donne un excellent aperçu des différents modèles utilisés en biomathématiques.

le vieillissement et le renouvellement d'une population. Dans le même ordre d'idées, il est souvent intéressant de prendre en compte la structuration spatiale notamment lorsque l'environnement est hétérogène. Les modèles obtenus sont alors des modèles de métapopulations ou des modèles à base d'équations aux dérivées partielles considérant ainsi le déplacement des individus. Le travail présenté ici s'inscrit dans ce dernier cas de figure à travers l'étude du rôle de l'hétérogénéité spatiale en dynamique des populations.

Dans cette thèse, nous nous intéressons à un modèle de compétition entre plusieurs espèces de phytoplancton. Le phytoplancton, constitué d'organismes unicellulaires autotrophes ne pouvant se déplacer librement, est à la base des réseaux trophiques aquatiques. Comprendre sa dynamique est donc de première importance en écologie des systèmes marins et d'eau douce. Le phytoplancton utilise donc différents nutriments pour se développer. Ces nutriments, que nous appelons par la suite les ressources, sont de types variés et ont des rôles différents. Certains, comme les composés minéraux, sont des facteurs limitants c'est-à-dire que leur densité dans le milieu dépend de leur consommation par le phytoplancton et d'autres, tels que le pH, l'intensité lumineuse ou la salinité, sont des facteurs régulateurs ; leur concentration n'est pas affectée par la consommation.

Dans un même écosystème, il est possible d'observer de nombreuses espèces différentes de phytoplancton, même lorsque le nombre disponible de ressources est limité. Cette observation contredit le principe d'exclusion compétitive issu des travaux de Gause en 1934 dans le cadre d'un facteur limitant [34] et étendu, par d'autres chercheurs, à plusieurs [37]. Ce principe stipule que deux espèces en compétition pour une même ressource limitante ne peuvent coexister. Cette contradiction, mise en évidence par Hutchinson en 1961 [46], est connue sous le nom de paradoxe du plancton.

Dans un contexte où les facteurs régulateurs sont maintenus à un taux constant et où tous les facteurs limitants, sauf l'un d'entre eux, sont présents en excès, on obtient un système de compétition pour une ressource. Un tel système peut être reproduit expérimentalement dans un bioréacteur particulier rempli d'une solution aqueuse et dont les entrées et les sorties sont contrôlées : le chemostat. Les résultats de laboratoire [63, 32] montrent que des espèces en compétition pour une ressource dans un chemostat homogène, c'est-à-dire dans lequel la solution aqueuse est bien mélangée (well mixed), sont soumises au principe d'exclusion compétitive ; au plus une espèce survit. Un système d'équations différentielles ordinaires modélisant la dynamique du plancton dans le chemostat homogène a été proposé et entièrement étudié par Hsu *et al.* dans un article fondamental de 1977 [42]. Les auteurs montrent que le principe d'exclusion compétitive est vérifié pour leur modèle. Beaucoup d'autres études ont permis de vérifier ce principe dans un cadre d'hypothèses plus larges [16, 41, 53, 89, 88, 76, 22, 12, 6].

Cependant, afin de résoudre le paradoxe du plancton, il convient de prendre en compte des spécificités non vérifiées dans le chemostat homogène. Cette question a fait l'objet de nombreux travaux et de multiples modèles et expérimentations inspirés du chemostat ont vu le jour. Ces travaux ont mis en évidence différentes hypothèses pour expliquer le paradoxe du plancton ([51, 17, 35, 45, 54]). L'une d'entre elles est que l'homogénéité dans le chemostat n'est pas vérifiée dans un milieu naturel ; cela est d'autant plus vrai à l'échelle du phytoplancton. Afin d'explorer cette hypothèse, Lovitt et Wimpenny [57] ont proposé un système expérimental nommé le gradostat constitué de plusieurs chemostats interconnectés créant ainsi un gradient de la ressource. Ils y montrent la possibilité de la coexistence. Waltman *et al.* [79] ont, quant à eux, proposé des modèles de gradostats spatialement structurés et montrent mathématiquement la possibilité d'une coexistence. Toujours dans le but d'explorer cette hypothèse, Waltman *et al.* [43, 44] ont également proposé des modèles de chemostats dans lesquels la solution aqueuse n'est pas bien mélangée (unstirred), consistant en des modèles de réaction-diffusion : ils ont encore démontré la possibilité d'une coexistence. Ces travaux ont été étendus par de nombreux chercheurs ([39, 93, 92, 48, 90]).

Les modèles de compétition dans un chemostat, cités précédemment, considèrent que les taux de mortalité et de consommation sont indépendants de l'espace. L'hétérogénéité des milieux, alors uniquement due à la répartition de la ressource dans l'espace, est difficile à analyser et à quantifier. C'est pourquoi, sur la base de ces modèles, nous proposons un modèle général de compétition pour une ressource dans un milieu hétérogène, c'est-à-dire dans lequel les taux de mortalité et de consommation dépendent de l'espace. Cette hétérogénéité des termes de réaction peut être plus facilement quantifiée. L'objectif de cette thèse est donc d'étudier la relation entre la coexistence, l'hétérogénéité spatiale et le déplacement des espèces.

Dans les deux premiers chapitres, nous décrivons les différents modèles ayant trait au chemostat et nous passons en revue les principaux résultats déjà connus les concernant. Il n'y a pas ici de résultat nouveau. Nous concluons à la fin du deuxième chapitre par la présentation de deux modèles de compétition dans un milieu hétérogène qui sont l'objet d'étude des autres chapitres.

Dans le chapitre 1, nous présentons les modèles de chemostat homogène de Hsu *et al.* [42] ainsi que les preuves du principe d'exclusion compétitive les concernant. Nous présentons également un panorama des travaux qui ont suivi ces premiers modèles. Nous pouvons constater en particulier que, dans un grand nombre de modèles dans le chemostat homogène, le principe d'exclusion compétitive est vérifié.

Dans le chapitre 2, nous exposons les modèles spatialement structurés de gradostat puis de chemostat non bien mélangé. Dans ces deux types de modèles, la coexistence est possible. Nous présentons ensuite les deux modèles de compétition dans un milieu hétérogène : le premier est un modèle spatialement discret de métapopulations (de type gradostat) et le second, un modèle spatialement continu (de type unstirred

chemostat) qui a la forme d'un système de réaction-diffusion . Nous terminons ce chapitre en donnant un résultat soulignant la pertinence de ces deux modèles.

Les simulations numériques de ces deux modèles montrent que les solutions convergent vers des états d'équilibre stationnaires. Selon l'hétérogénéité et les taux de migration considérés, cet équilibre peut être un équilibre de coexistence. Les quatre chapitres suivants concernent l'analyse mathématique de ces deux modèles afin de comprendre ce processus. Chacun de ces modèles possède une loi de conservation L^1 . Si, dans le système discret, ceci implique immédiatement une borne uniforme en temps des solutions, il n'en est pas de même pour le modèle continu [67, 77]. Ainsi, **dans le chapitre 3**, nous montrons que les solutions du système continu sont uniformément bornées en temps et en espace en norme L^∞ . Pour ce faire, nous adaptons une technique d'estimation L^p , élaborée par [40], utilisant le formalisme des semi-groupes.

Dans le chapitre 4, nous étudions les états stationnaires du système discret pour de petits taux de migration. Lorsqu'il n'y a pas d'échange entre les P sites, le modèle discret consiste en P systèmes de chemostat homogène indépendants vérifiant, par conséquent, le principe d'exclusion compétitive. Les fonctions de consommation et de mortalité pouvant différer entre les sites, chaque site peut favoriser une espèce différente. Nous montrons que, pour de petits taux de migration, le modèle discret admet des solutions stationnaires de coexistence correspondant à des perturbations des solutions stationnaires du problème sans migration. Si l'existence de telles solutions est une conséquence directe du théorème d'inversion locale, leur positivité n'est pas évidente a priori. La difficulté essentielle de ce chapitre est donc de montrer que les solutions ainsi obtenues sont positives et relèvent bien d'une description biologique.

Dans le chapitre 5, nous nous intéressons au cas de grands taux de migration ou de diffusion. Intuitivement, lorsque ces taux tendent vers l'infini, l'ensemble du système peut être considéré comme un seul site et, est donc décrit par un modèle de chemostat homogène vérifiant ainsi le principe d'exclusion compétitive. En suivant une approche, notamment développée par Poggiale *et al.* [70, 69] et Castella *et al.* [15], nous vérifions ici que le théorème de la variété centrale donne un sens rigoureux à cette intuition. Nous montrons que le système tend, dans un sens que nous précisons, vers un problème agrégé de type chemostat homogène dont les paramètres peuvent être calculés explicitement.

Dans le chapitre 6, nous nous intéressons à l'existence de solutions stationnaires de coexistence, dans le cas de deux espèces, pour un taux de diffusion (ou une vitesse de migration) quelconque. A l'instar de travaux portant sur le gradostat [79] et le chemostat non bien mélangé [43, 90, 93, 92, 9], notre approche utilise des techniques de bifurcation globale similaires [71, 10, 11]. Ces travaux emploient, de manière essentielle, une relation de conservation permettant d'éliminer la ressource du système et de décrire simplement les solutions des problèmes à une espèce, dites solutions semi-triviales. Les solutions de coexistence sont construites par bifurcation à partir de ces solutions semi-triviales. A contrario, dans le cadre de nos modèles, l'élimination de la

ressource demeure possible mais conduit à des problèmes semi-triviaux qui sont *non locaux* en espace. Afin de montrer l'existence de solutions semi-triviales, nous mettons en oeuvre une méthode de sur-sous-solutions pour les problèmes elliptiques. Dans ce but, nous exhibons une relation sur les taux de diffusion et de mortalité qui garantit l'existence d'une solution semi-triviale; cette relation est toujours satisfaite dans les travaux mentionnés ci-dessus. Nous montrons également l'hyperbolicité des solutions semi-triviales ainsi construites. A partir de la, et par une méthode de bifurcation globale, nous mettons en évidence un domaine de coexistence Θ dans l'espace des paramètres de bifurcation (c_1, c_2) . Si $(c_1, c_2) \in \Theta$, alors il existe une solution de coexistence pour le problème à deux espèces.

Les trois derniers chapitres sont consacrés à l'interprétation écologique des résultats mathématiques obtenus précédemment et ce, grâce à des simulations numériques.

Dans le chapitre 7, nous illustrons numériquement les résultats des chapitres 4, 5 et 6 et proposons une interprétation des phénomènes de coexistence en termes de domaine de coexistence. La caractéristique majeure de ce chapitre réside dans le fait que le domaine de coexistence est une droite pour le cas homogène tandis que l'on observe numériquement qu'il contient un secteur angulaire dans le cas hétérogène.

Dans le chapitre 8, dans l'esprit de [87], nous mettons en évidence les liens entre l'hétérogénéité, les phénomènes migratoires et la coexistence. Dans ce chapitre, seuls les taux de consommation sont hétérogènes. Nous quantifions l'hétérogénéité spatiale à travers une valeur numérique que nous définissons et qui est de nature géométrique [31]. La coexistence, quant à elle, peut être quantifiée par la taille du domaine de coexistence et les phénomènes migratoires sont simplement quantifiés à travers le taux de migration. Le résultat principal de ce chapitre réside dans l'observation d'une corrélation entre ces trois valeurs numériques.

Dans le chapitre 9, nous montrons que, lorsque l'hétérogénéité porte à la fois sur la consommation et la mortalité, l'unique espèce survivant à une forte migration peut être la plus faible compétitrice sur chacun des sites (c'est-à-dire qui disparaît sur chaque site dans le cas sans migration) et ce, même dans le cas de deux espèces. Nous illustrons par un exemple comment la dynamique du système est modifiée par la migration.

Dans le chapitre 10, nous présentons un travail indépendant réalisé avec Cédric Wolf. Il s'agit d'un modèle d'épidémiologie structuré continûment en temps, en espace, en âge et en durée d'infection. Nous montrons l'existence et l'unicité de solution de ce système et obtenons une borne uniforme en temps dans L^∞ de cette solution. Ce problème est une seconde contribution à la problématique générale de l'impact de l'hétérogénéité spatiale en dynamique des populations.

Chapitre 1

Le chemostat homogène, panorama du contexte scientifique

Introduction

Après avoir brièvement décrit le système expérimental du chemostat, nous écrivons un premier système modélisant la dynamique de N espèces en compétition pour une unique ressource dans un chemostat homogène sous plusieurs hypothèses dont l'absence de mortalité. Nous montrons ensuite que ce modèle vérifie le principe d'exclusion compétitive [6, 42]. Nous nous concentrons ensuite sur le modèle de chemostat homogène avec prise en compte des mortalités. Ce modèle vérifie lui aussi le principe d'exclusion compétitive. Enfin, toujours dans le cadre du chemostat homogène, nous donnons une vue d'ensemble des diverses extensions étudiées dans la littérature et les résultats principaux les concernant.

1.1 Le chemostat

Le chemostat est un dispositif expérimental rempli d'une solution aqueuse dans laquelle des micro-organismes se développent. Les entrées et sorties sont contrôlées afin de réguler leur croissance. La première utilisation du chemostat date de 1950 [60, 63] dans un cadre de culture de bactéries. Il a été utilisé pour la culture phytoplanktonique dès 1956 par Fujimoto *et al.* [32]. Différents types de ressources influent sur la croissance des organismes. Certaines sont limitantes tandis que d'autres sont régulatantes. Afin de mesurer l'influence d'une ressource limitante choisie sur les organismes, on place les autres ressources limitantes en excès et on s'assure que les ressources régulatantes sont constantes. Nous ne décrivons pas plus en détail le dispositif expérimental permettant, en particulier, de s'assurer de la constance du pH, de l'intensité lumineuse ni les méthodes de relevé des données. Le lecteur peut consulter le premier chapitre de la thèse d'Arino [3].

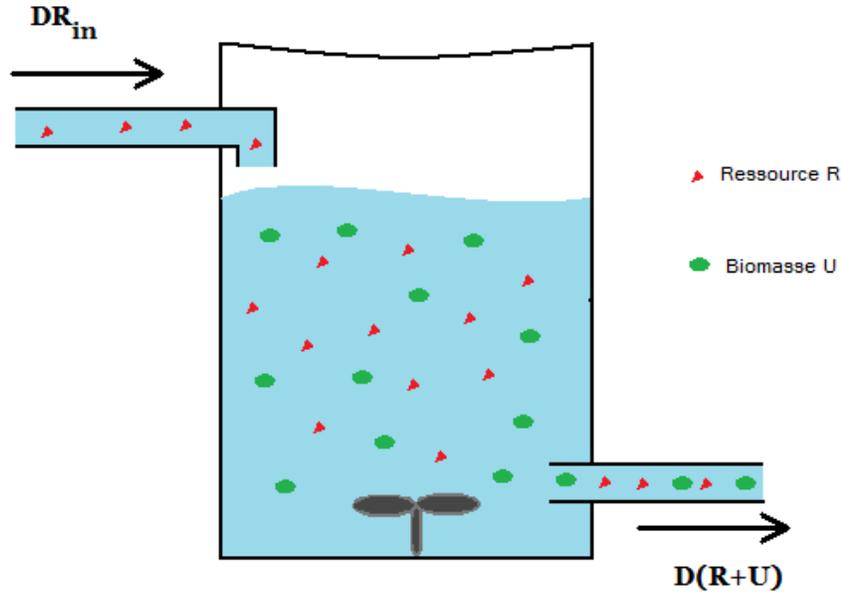


FIGURE 1.1: Schéma du chemostat bien mélangé. L'homogénéité spatiale est assurée par un brassage du milieu. La ressource entre à un taux D . Les organismes et la ressource sont évacués à un même taux D .

1.1.1 Modèle pour une espèce

Nous commençons par décrire le modèle dans le cas d'un chemostat *bien mélangé* en régime continu à volume constant V dans lequel une espèce et *une unique* ressource limitante sont présentes (Figure 1.1). L'hypothèse *bien mélangé* suppose une répartition spatiale homogène de la ressource et de la biomasse. On note U la concentration de l'espèce et R celle de la ressource.

L'unique entrée dans le système se fait à un débit volumique v exprimé en L/jour. On note $D = v/V$ le *taux de dilution* exprimé en jour^{-1} . Seule la ressource bénéficie d'une entrée dans le système à une concentration R_{in} . Sa concentration croît donc via la loi

$$\frac{d}{dt}R = DR_{in}.$$

Afin de conserver un volume constant, le volume en excès est évacué à la même vitesse volumique v . Ceci induit une loi sur l'évolution de la ressource

$$\frac{d}{dt}R = D(R_{in} - R)$$

et sur l'évolution de l'espèce

$$\frac{d}{dt}U = -DU.$$

L'espèce consomme la ressource à un taux $g(R)$ dont une partie est utilisée pour son développement à un taux $f(R)$. Le système d'équations différentielles pour une espèce dans le chemostat s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = D(R_{in} - R) - g(R)U \\ \frac{d}{dt}U = (f(R) - D)U. \end{cases}$$

Le rapport $f(R)/g(R) = \lambda(R)$ décrit la proportion de la ressource utilisée effectivement pour la croissance des espèces. Si l'on suppose que λ est indépendant de R , quitte à faire le changement de variable $U = \lambda^{-1}U$ (ce qui équivaut à changer l'unité de mesure de la masse d'organismes), on peut prendre $\lambda = 1$.

En résumé, sous les hypothèses suivantes :

- (**H0** - *Homogénéité*) le chemostat est bien mélangé,
- (**H1** - *Mortalité négligeable*) le seul facteur de disparition de matière est la sortie à un taux D ,
- (**H2** - *Poids constant*) le taux de croissance est proportionnel au taux de consommation,

l'évolution de la concentration d'une espèce consommant une ressource dans le chemostat est décrite par le système

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = D(R_{in} - R) - f(R)U \\ \frac{d}{dt}U = (f(R) - D)U. \end{cases} \quad (1.1.1)$$

Il est naturel de supposer que la fonction de consommation est régulière et positive. On suppose en outre que l'espèce ne peut croître en l'absence de ressource. Ceci se traduit par les hypothèses suivantes.

- f est continûment différentiable de \mathbb{R}^+ dans lui-même,
- $f(0) = 0$.

Mathématiquement, la première hypothèse assure l'existence et l'unicité d'une solution et la seconde que le système conserve \mathbb{R}_+^2 .

1.1.2 Compétition dans le chemostat

En 1977, Hsu *et al.* [42] sont parmi les premiers à étudier le problème de compétition dans le chemostat. Ils ont proposé un modèle de N espèces en compétition pour une même ressource et ont montré que le principe d'exclusion compétitive est vérifié ; le compétiteur utilisant le mieux la ressource survit et les autres meurent.

Décrivons ce modèle. N espèces sont présentes dans un chemostat *bien mélangé* de volume constant en régime continu. On considère que le seul facteur limitant est la ressource. En d'autres termes, les espèces n'entrent en compétition que via leur consommation de la ressource¹.

1. Cette hypothèse est constante dans cette thèse.

Notons R la concentration de la ressource et, pour $i = 1, \dots, N$, U_i celle de l'espèce i et $f_i(R)$ son taux de croissance. Comme dans le cas d'une espèce, si seule la dilution entraîne une perte de biomasse, les concentrations des espèces suivent la loi

$$\frac{d}{dt}U_i = (f_i(R) - D)U_i, \quad i = 1, \dots, N.$$

Si l'on suppose que les seuls termes de décroissance de la ressource sont la dilution (à un taux D) et la consommation ($g_i(R)$), l'évolution de la concentration de la ressource est régie par l'équation

$$\frac{d}{dt}R = D(R_{in} - R) - \sum_{i=1}^N g_i(R)U_i.$$

Si l'on suppose à nouveau que le rapport $f_i(R)/g_i(R) = \lambda_i$ ne dépend pas de R , on peut prendre $\lambda_i = 1$ quitte à faire le changement de variable $U_i = \lambda_i^{-1}U_i$.

En résumé, sous les hypothèses **(H0)**, **(H1)**, **(H2)** et

- **(H3 - Compétition pour une ressource)** les espèces ne sont en compétition que via leur consommation de la ressource,

le modèle de compétition pour N espèces dans le chemostat s'écrit

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = D(R_{in} - R) - \sum_{i=1}^N f_i(R)U_i, \\ \frac{d}{dt}U_i = (f_i(R) - D)U_i, \end{cases} \quad i = 1, \dots, N. \quad (1.1.2)$$

En plus des hypothèses **(H0)**-**(H3)**, on fait les hypothèses suivantes sur les fonctions de consommation.

- **(HC1)** $f_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $f_i(0) = 0$,
- **(HC2)** les fonctions f_i sont continûment différentiables,
- **(HC3)** les fonctions f_i sont strictement croissantes.

L'hypothèse **(HC2)** assure l'existence et l'unicité des solutions de (1.1.2) et l'hypothèse **(HC1)** que le cône positif est conservé. Ces deux hypothèses sont très générales contrairement à l'hypothèse **(HC3)** plus restrictive (Sous-partie 1.4.3).

Les deux fonctions suivantes satisfont ces hypothèses et sont classiquement utilisées dans ce type de modèle :

- les fonctions de type *Holling I*, $f_i(R) = C_i R$,
- les fonctions de type *Holling II* ou Michaelis-Mentens, $f_i(R) = \frac{C_i R}{b_i + R}$ où $C_i > 0$ et $b_i > 0$. Le système (1.1.2), avec ce type de fonctions, est appelé modèle de *Monod*. C'est le modèle étudié dans [43].

1.2 Étude mathématique

Nous donnons ici les principaux résultats concernant le système (1.1.2). Les preuves utilisent de manière importante les fonctions de Lyapunov et le théorème de LaSalle.

1.2.1 Principe d'invariance de LaSalle

Soit le système différentiel

$$x' = f(x) \quad (1.2.1)$$

où f est continûment différentiable sur \mathbb{R}^n . Soit P^* un ensemble fermé invariant pour (1.2.1).

Définition 1.2.1. Une fonction H est appelée fonction de Lyapunov pour (1.2.1) sur un ouvert $P \subset P^*$ si :

- (i) H est continûment différentiable sur P ,
- (ii) pour tout $\bar{x} \in \overline{P}$, la limite $\lim_{\substack{x \rightarrow \bar{x} \\ x \in P}} H(x)$ existe dans $\mathbb{R} \cup \{+\infty\}$, et on la note $H(\bar{x})$.
- (iii) $\nabla H \cdot f \leq 0$ sur P .

On note

$$E = \{x \in \overline{P} : H(x) < \infty \text{ et } \frac{d}{dt}H(x(t))|_{t=0} = 0\}$$

où $x(t)$ est la solution de (1.2.1) avec $x(0) = x$ et on définit M le plus grand ensemble invariant pour (1.2.1) dans E .

Soit $x(t)$ une solution de (1.2.1). On a alors, en vertu de l'hypothèse (iii),

$$\frac{d}{dt}H(x(t)) = \nabla H(x(t)) \cdot \frac{d}{dt}x(t) = \nabla H(x(t)) \cdot f(x(t)) \leq 0.$$

La fonction H doit être vue comme une énergie. L'hypothèse (iii) assure que l'énergie est décroissante le long des trajectoires du système. L'ensemble E consiste en l'ensemble des points où l'énergie est nulle.

Le résultat suivant, connu sous le nom de *principe d'invariance de LaSalle* ou *corollaire de LaSalle*, est une extension du second théorème de Lyapunov dans le cas d'une fonction de Lyapunov uniquement semi-définie. En substance, il signifie que les solutions de (1.2.1) convergent vers des états d'énergie nuls. Nous reproduisons ici le même énoncé que dans [80].

Théorème 1.2.1. (*Principe d'invariance de LaSalle*)

Soit H une fonction de Lyapunov pour le système (1.2.1) sur P et $\gamma^+ = \{x(t), t \geq 0\}$ une orbite bornée de (1.2.1) incluse dans P . Alors, l'ensemble omega limite de γ^+ est inclus dans M .

Ce résultat est vrai sous des hypothèses moins restrictives mais l'énoncé précédent suffit pour nos applications.

1.2.2 Le principe d'exclusion compétitive

L'existence d'une solution locale en temps est une application du théorème de Cauchy-Lipschitz. On voit facilement que le cône positif est conservé. De plus, en sommant chaque équation de (1.1.2), on a la relation de conservation

$$\frac{d}{dt} \left(R + \sum_{i=1}^N U_i \right) = D \left[R_{in} - \left(R + \sum_{i=1}^N U_i \right) \right]$$

ce qui assure l'existence globale d'une solution. D'où la proposition suivante.

Proposition 1.2.2. *Supposons que les hypothèses (HC1) et (HC2) sont vérifiées. Alors, pour toute condition initiale $(R_0, U_{1,0}, \dots, U_{N,0}) \in \mathbb{R}_+^{N+1}$, le système (1.1.2) admet une unique solution $(R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ vérifiant $(R(0), U_1(0), \dots, U_N(0)) = (R_0, U_{1,0}, \dots, U_{N,0})$. Cette solution est positive et définie pour tout $t \geq 0$.*

Étudions maintenant le comportement asymptotique en temps de (1.1.2). Il est clair que, si $U_i \rightarrow 0$ pour tout i , alors $R(t) \rightarrow R_{in}$ et ce cas est complètement résolu.

Dans le cas contraire, il est facile de voir que $R(t) \leq R_{in}$, pour un $t > 0$ suffisamment grand, et que l'ensemble $\{(R, U_1, \dots, U_N) \in \mathbb{R}_+^{N+1}, R < R_{in}\}$ est invariant pour le système (1.1.2). L'étude se réduit ainsi à cet ensemble.

Le système (1.1.2) admet un état d'équilibre $E_0 = (R_{in}, 0, \dots, 0)$. Par l'hypothèse (HC3), l'équation d'inconnue $R : f_i(R) - D = 0$ admet au plus une solution². On note R_i^* cette unique solution si elle existe et $R_i^* = +\infty$ sinon. R_i^* représente la concentration minimale de la ressource permettant la croissance de l'espèce i . Si cette quantité est supérieure à R_{in} , alors l'espèce ne peut croître et est condamnée à disparaître. Plus précisément :

Proposition 1.2.3. *Soit $i \in \{1, \dots, N\}$. Supposons que $R_i^* \geq R_{in}$. Alors, pour toute condition initiale positive, on a*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} U_i(t) = 0.$$

Preuve : Si $U_i(0) = 0$, alors $U_i(t) = 0$ pour tout $t \geq 0$. Si $U_i(0) > 0$, alors $U_i(t) > 0$ pour tout $t \geq 0$. Comme $\frac{d}{dt} U_i(t) = (f_i(R) - D)U_i$ et $R(t) \leq R_{in}$, on en conclut que $f_i(R) - D < f_i(R_{in}) - D$ pour tout $t \geq 0$. Par hypothèse $f_i(R_{in}) - D < 0$ et comme $U_i(t) > 0$, on a $U_i'(t) < 0$. Par conséquent, $U_i(t)$ converge vers une limite lorsque $t \rightarrow +\infty$. On a nécessairement $U_i'(t) \rightarrow 0$. La seule limite possible est donc $U_i(t) \rightarrow 0$. □

REMARQUE 1.2.1. *En particulier, ce résultat montre que, si on a $R_i^* \geq R_{in}$ pour tout i , alors toute solution $(R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ de (1.1.2) vérifiant $(R(0), U_1(0), \dots, U_N(0)) \in \mathbb{R}_+^{N+1}$ converge vers E_0 . On dit que E_0 est un attracteur global du système (1.1.2) dans \mathbb{R}_+^{N+1} .*

2. f_i peut être bornée et, si D est plus grand que cette borne, il n'existe pas de solution. C'est le cas par exemple pour des fonctions de type Holling II.

Quitte à réindexer les U_i , on peut supposer que l'on a $0 < R_1^* < R_2^* \leq \dots \leq R_N^* \leq +\infty$. Si $R_1^* < R_{in}$, alors il existe un autre état d'équilibre positif pour le système (1.1.2) qui est

$$E_1 = (R_1^*, U_1^*, 0, \dots, 0) \text{ où } U_1^* = (R_{in} - R_1^*).$$

Le système (1.1.2) bénéficie d'une structure particulière permettant de décrire sa dynamique globale. On a

$$\frac{d}{dt} \left(R(t) + \sum_{i=1}^N U_i(t) \right) = D(R_{in}) - D \left(R(t) + \sum_{i=1}^N U_i(t) \right). \quad (1.2.2)$$

Par conséquent,

$$R(t) + \sum_{i=1}^N U_i(t) = R_{in} + e^{-Dt} \left(R(0) + \sum_{i=1}^N U_i(0) \right)$$

et asymptotiquement

$$R(t) + \sum_{i=1}^N U_i(t) = R_{in}.$$

On dit que le système (1.1.2) est *conservatif*. Cette remarque permet de considérer le système réduit obtenu en éliminant la ressource via l'équation $R(t) = R_{in} - \sum_{i=1}^N U_i(t)$. Le nouveau système prend la forme d'un système de compétition classique

$$\frac{d}{dt} U_i(t) = \left(f_i \left(R_{in} - \sum_{i=1}^N U_i(t) \right) - D \right) U_i(t), \quad i = 1, \dots, N. \quad (1.2.3)$$

Les remarques et résultats précédents montrent que l'ensemble

$$Q = \left\{ (U_i)_{1 \leq i \leq N} \in \mathbb{R}_+^N, \sum_{i=1}^N U_i \leq R_{in} \right\}$$

est invariant et que l'on peut supposer, sans perte de généralité, que la condition initiale est dans Q . Il s'avère que la dynamique de (1.2.3) dans Q décrit entièrement le comportement asymptotique de (1.1.2). Intuitivement, comme $R(t) + \sum_{i=1}^N U_i(t) \rightarrow R_{in}$, on voit que les trajectoires de (1.1.2) tendent vers des trajectoires de (1.2.3). Nous ne donnons pas la preuve de ce résultat ; nous renvoyons à l'appendice F de [80] et aux références qui y sont citées.

Le résultat suivant montre que l'espèce utilisant le mieux la ressource est l'unique survivante à la compétition. Ce résultat a été prouvé dans le cas de deux espèces et pour des fonctions de consommation de type Holling II dans [42] en 1977. Il a été étendu,

dans [6] en 1980, au cas d'un nombre quelconque d'espèces compétitrices et pour des fonctions générales de compétition satisfaisant **(HC1)**-**(HC3)**. Nous exposons ici les grandes lignes de leur preuve.

Théorème 1.2.4. (*Armstrong et McGehee [6]*)

Supposons que les hypothèses **(HC1)**-**(HC3)** sont vérifiées et notons $(R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ l'unique solution de (1.1.2) vérifiant $(R(0), U_1(0), \dots, U_N(0)) \in \mathbb{R}_+^{N+1}$.

Si $R_{in} > R_1^*$, $0 < R_1^* < R_2^* \leq \dots \leq R_N^* \leq +\infty$ et $U_1(0) > 0$, alors E_1 est un attracteur global de (1.1.2) dans \mathbb{R}_+^N .

Preuve : Il suffit de montrer le résultat pour (1.2.3). Notons $\Sigma(t) = \sum_{i=1}^N U_i(t)$ et définissons les sous-ensembles de Q suivants : $\Delta = \{(U_i)_i \in Q, \Sigma = R_{in} - R_1^*\}$, $\mathcal{B} = \{(U_i)_i \in Q, \Sigma < R_{in} - R_1^*\}$ et $\mathcal{C} = \{(U_i)_i \in Q, \Sigma > R_{in} - R_1^*\}$.

On a

$$\Sigma' = \sum_{i=1}^N U_i (f_i(R_{in} - \Sigma) - D).$$

Premièrement, si $(U_i(s))_i \in \Delta / (U_1^*, 0, \dots, 0)$ pour un certain $s \geq 0$, alors par monotonie des f_i et le fait que $R_{in} - \Sigma(s) = R_1^*$, on a $\Sigma' < 0$ et donc $(U_i(t))_i \in \mathcal{B}$ pour tout $t > s$. En particulier, toute solution partant de \mathcal{B} reste dans \mathcal{B} .

Deuxièmement, soit une solution $(U_i(t))_i$ restant dans \mathcal{C} pour tout $t \geq 0$. Soit la fonction $H(U) = \sum_i U_i$. Des calculs directs montrent que $\frac{d}{dt}H(U(t)) < 0$. On voit facilement que $\frac{d}{dt}H(U(t)) = 0$ dans $\Delta \cup \mathcal{C}$ si et seulement si $U = (U_1^*, 0, \dots, 0)$. Le théorème de LaSalle conclut que $(U_i(t))_i \rightarrow (U_1^*, 0, \dots, 0)$.

Troisièmement, supposons que $(U_i(t))_i \in \mathcal{B}$ et $U_1(0) > 0$. Comme $R_{in} - \Sigma(s) > R_1^*$, on a, pour tout $t > 0$, $U_1'(t) > 0$ donc la limite de $U_1(t)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ existe et est strictement plus grande que $U_1(0) > 0$. On vérifie facilement que la fonction $H(U) = -U_1$ est une fonction de Lyapunov de (1.2.3) dans \mathcal{B} et $\frac{d}{dt}H((U_i(t))_i) = 0$ dans $\mathcal{B} \cup \Delta$ si et seulement si $(U_i(t))_i = (U_1^*, 0, \dots, 0)$ ou bien $U_1 = 0$. Par le théorème de LaSalle et comme $\lim_{t \rightarrow +\infty} U_1(t) > 0$, on en conclut à nouveau que E_1 est un attracteur global ce qui termine la preuve. \square

Ainsi, sous les hypothèses **(H0)**-**(H4)** et **(HC1)**-**(HC3)**, le modèle de compétition dans un chemostat vérifie le principe d'exclusion compétitive ; seule l'espèce nécessitant le moins de ressources pour croître survit.

1.3 Prise en compte des mortalités

Dans cette partie, nous détaillons l'analyse du modèle obtenu sans l'hypothèse **(H1)** c'est-à-dire lorsque l'on prend en compte les mortalités. Le résultat principal ici est que, sous certaines hypothèses que nous précisons, le principe d'exclusion est toujours vérifié pour le modèle avec mortalités. Ce résultat a été montré par Hsu en 1978 [41] à l'aide d'une fonction de Lyapunov astucieuse. Nous en donnons la preuve complète.

1.3.1 Modèle avec mortalités

Dans l'écriture du modèle, on a supposé que le seul facteur conduisant à une perte de biomasse était le taux de sortie D . Ceci est justifié dans la limite où le taux de dilution D est suffisamment grand pour pouvoir négliger les phénomènes de sédimentation de la ressource et ceux de mortalité naturelle des espèces. De manière générale, les taux de décroissance des espèces sont de la forme $m_i = D + D_i$ où D_i représente les différentes causes extérieures de mortalité pour l'espèce i (ou pour la ressource lorsque $i = 0$). Le système (1.1.2) est alors modifié et on obtient le nouveau système

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = DR_{in} - m_0R - \sum_{i=1}^N f_i(R)U_i, \\ \frac{d}{dt}U_i = (f_i(R) - m_i)U_i, \end{cases} \quad i = 1, \dots, N. \quad (1.3.1)$$

Notons $Z = R + \sum_{i=1}^N U_i$ la masse totale du système. On a vu que, dans le cas du système (1.1.2), on a

$$\frac{d}{dt}(Z) = D(R_{in} - Z) \quad (1.3.2)$$

et asymptotiquement $Z(t) = R_{in}$. Le système (1.1.2) est dit *conservatif*. Ceci a été utilisé de manière importante dans la preuve du théorème 1.2.4.

Dans le cadre du système (1.3.1), cette relation n'est plus vérifiée. En sommant les $N + 1$ équations du système (1.3.1), on voit que la masse $Z = R + \sum_{i=1}^N U_i$ du système vérifie

$$\frac{d}{dt}Z = DR_{in} - m_0R - \sum_{i=1}^N m_i U_i \leq D(R_{in} - Z) - D_0R - \sum_{i=1}^N D_i U_i \leq D(R_{in} - Z). \quad (1.3.3)$$

Par comparaison, on a $Z(t) \leq R_{in} + e^{-Dt}(Z(0))$ et par conséquent,

$$0 \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} Z \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} Z \leq R_{in}.$$

Le système est dit *sous-conservatif*.

La description d'un dispositif isolé tel que le chemostat devrait toujours aboutir à des modèles conservatifs. Le système étant isolé, la matière totale devrait toujours être conservée. Mais l'obtention d'un système *conservatif* suppose de décrire et quantifier tous les états possibles de la matière. Dans notre cadre, ceci nécessite de décrire explicitement ce qui advient de la masse d'individus morts, de matière sédimentée, etc. Le modèle (1.3.1) n'explicitant pas ces différentes variables, il en résulte une perte de la matière totale, d'où un système *sous-conservatif*.

1.3.2 Dynamique du système (1.3.1)

Si les fonctions de consommation vérifient **(HC1)** et **(HC2)**, alors pour toute condition initiale positive, (1.3.1) admet une unique solution positive et la sous-conservativité du système suffit à assurer l'existence globale de cette solution. Si l'on suppose en plus que **(HC3)** est vérifiée, on peut à nouveau définir R_i^* comme l'unique solution de $f_i(R_i^*) = m_i$ lorsqu'elle existe et $R_i^* = +\infty$ sinon. On note également $R_0^* = \frac{D}{m_0} R_{in}$. Les états stationnaires du système (1.3.1) sont ainsi similaires à ceux du système (1.1.2). La proposition suivante énonce une condition suffisante d'extinction pour le système (1.3.1), similaire à celle donnée dans la proposition 1.2.3 pour le système (1.1.2).

Proposition 1.3.1. *Supposons que $R_i^* \geq R_0^*$. Alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} U_i(t) = 0$.*

Preuve : Elle est identique à celle de la proposition 1.2.3. □

Pour poursuivre l'étude, il est naturel de considérer le cas $R_1^* < R_0^*$. Le système étant seulement sous-conservatif, la preuve du théorème 1.2.4 n'est plus valable. Commençons par étudier les stabilités locales des solutions stationnaires.

Proposition 1.3.2. *Si $R_1^* < R_0^*$ et $R_1^* < R_2^* \leq \dots \leq +\infty$, alors E_1 est localement asymptotiquement stable.*

Si $R_1^ < R_0^*$ et, pour un certain $i \neq 1$, $R_i^* < R_1^*$, alors E_1 est localement instable.*

Preuve : La preuve repose sur le calcul des valeurs propres du linéarisé.

Soit $E_1 = (R_1^*, U_1^*, 0, \dots, 0)$. Le calcul du linéarisé de (1.3.1) en E_1 conduit à la matrice

$$A = \begin{pmatrix} -m_0 f_1'(R_1^*) U_1^* & -f_1(R_1^*) & -f_2(R_1^*) & \dots & -f_N(R_1^*) \\ f_1'(R_1^*) U_1^* & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & 0 & f_2(R_1^*) - m_2 & & \\ \vdots & & & \ddots & \\ 0 & \dots & & & f_N(R_1^*) - m_N \end{pmatrix}.$$

En calculant le polynôme caractéristique de A , on obtient

$$P_A(X) = (X^2 + (m_0 + f_1(R_1^*) U_1) X + f_1'(R_1^*) f_1(R_1^*) U_1) \prod_{i=2}^N (f_i(R_1^*) - m_i - X).$$

Par l'hypothèse **(HC3)**, $f_1'(R_1^*) > 0$. Ainsi, le polynôme $X^2 + (m_0 + f_1(R_1^*) U_1) X + f_1'(R_1^*) f_1(R_1^*) U_1$ admet soit deux valeurs propres complexes conjuguées de partie réelle $-\frac{1}{2}(m_0 + f_1(R_1^*) U_1) < 0$, soit deux valeurs propres réelles (éventuellement confondues) négatives.

Prenons $i \geq 2$. On a soit $f_i(R_i^*) = m_i$, soit $f_i(R) < m_i$ pour tout $R > 0$ et alors $R_i^* = +\infty$. Dans les deux cas, par croissance de f_i , $f_i(R_1^*) - m_i$ est du signe de $R_1^* - R_i^*$.

Ainsi, si $R_1^* < R_i^*$ pour tout $i \geq 2$, la matrice A admet $N + 1$ valeurs propres de partie réelle strictement négative; E_1 est linéairement asymptotiquement stable.

S'il existe i tel que $R_1^* > R_i^*$, alors $f_i(R_1^*) - m_i > 0$. Il existe au moins une valeur propre strictement positive; E_1 est instable. □

Par conséquent, la prise en compte des mortalités dans l'écriture du modèle ne modifie pas l'étude des états stationnaires ni celle de leur équilibre. Le comportement en temps long du système est-il lui aussi similaire? Dans le cadre général de **(HC3)**, cette question est toujours ouverte. Cependant, Hsu [41] a découvert une fonction de Lyapunov permettant de traiter le cas de fonctions de type Holling II. Une modification mineure de la fonction de Lyapunov permet de considérer le cas de fonctions de type Holling I.

Théorème 1.3.3. [41]

Supposons **(HC1)** et **(HC2)** vérifiées. On suppose en outre que les fonctions de consommation sont de type Holling I ou II.

Si $R_1^* < R_0^*$ et $R_1^* < R_2^* \leq \dots \leq +\infty$, alors l'équilibre E_1 est globalement asymptotiquement stable.

Preuve : La preuve est basée sur le théorème d'invariance de LaSalle. La difficulté est de trouver la bonne fonction de Lyapunov.

Soit la fonction

$$H(R, U_1, \dots, U_N) = (R - R_1^*) + R_1^* \log \left(\frac{R}{R_1^*} \right) + \lambda_1 \left((U - U_1^*) + U_1^* \log \left(\frac{U}{U_1^*} \right) \right) + \sum_{i=2}^N \lambda_i U_i$$

où

$$\lambda_i = \begin{cases} 1 & \text{si } f_i(R) = C_i R & \text{(Holling I)} \\ \lambda_i = C_i / (C_i - m_i) & \text{si } f_i(R) = C_i R / (b_i + R) & \text{(Holling II)}. \end{cases}$$

Montrons que H est une fonction de Lyapunov pour le système (1.3.1) dans \mathbb{R}_+^{N+1} .

Soit $W(t) = (R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ solution positive ou nulle de (1.3.1). Alors

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} H(W(t)) &= \nabla_W H(W(t)) \cdot W'(t) \\ &= \begin{pmatrix} 1 - \frac{R_1^*}{R(t)} \\ \lambda_1 \left(1 - \frac{U_1^*}{U_1(t)} \right) \\ \lambda_2 \\ \vdots \\ \lambda_N \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} DR_{in} - m_0 R(t) - \sum_{i=1}^N f_i(R(t)) U_i(t) \\ (f_1(R(t)) - m_1) U_1(t) \\ (f_2(R(t)) - m_2) U_2(t) \\ \vdots \\ (f_N(R(t)) - m_N) U_N(t) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

que l'on écrit sous la forme

$$\frac{d}{dt}H(W(t)) = V_1(t) + \sum_{i=2}^N V_i(t), \quad (1.3.4)$$

avec

$$V_1(t) = \left(1 - \frac{R_1^*}{R(t)}\right) (DR_{in} - m_0R(t) - f_1(R(t))U_1(t)) + \lambda_1(f_1(R(t) - m_1))(U_1 - U_1^*)$$

et, pour $i \geq 2$,

$$V_i(t) = - \left(1 - \frac{R_1^*}{R(t)}\right) f_i(R(t))U_i(t) + \lambda_i(f_i(R(t)) - m_i)U_i(t).$$

Commençons par calculer $V_1(t)$.

– Si $f_1(R) = C_1R$, alors $\lambda_1 = 1$ et il vient

$$V_1(t) = DR_{in} \left(1 - \frac{R_1^*}{R(t)}\right) - m_0R(t) + C_1R(t)U_1^* - m_1U_1 + m_1U_1^* + m_0R_1^*.$$

De plus, on a $R_1^* = m_1/C_1$ et $U_1^* = DR_{in}/m_1 - m_0/C_1$. On en déduit $m_0R_1^* + m_1U_1^* = DR_{in}$ et il vient

$$V_1 = DR_{in} \left(1 - \frac{R_1^*}{R}\right) + DR_{in} \left(1 - \frac{R}{R_1^*}\right) = -\frac{DR_{in}}{R_1^*R} (R_1^* - R)^2 \leq 0.$$

– Si $f_1(R) = C_1R/(b_1 + R)$, on a $\lambda_1 = C_1/(C_1 - m_1)$ et $R_1^* = m_1b_1/(C_1 - m_1)$. En remarquant que

$$f_1(R) - m_1 = \frac{C_1 - m_1}{b_1 + R} (R - R_1^*) = \frac{1}{\lambda_1} \left(f_1(R) - f_1(R) \frac{R_1^*}{R} \right),$$

on obtient l'expression suivante de $V_1(t)$

$$V_1 = (R - R_1^*) \left[\frac{DR_{in} - m_0R}{R} - \frac{C_1U_1^*}{b_1 + R} \right].$$

On a $U_1^* = \frac{(DR_{in} - m_0R_1^*)(b_1 + R_1^*)}{C_1R_1^*}$ d'où

$$\frac{DR_{in} - m_0R}{R} - \frac{C_1U_1^*}{b_1 + R} = \frac{R_1^* - R}{RR_1^*(b_1 + R)} (DR_{in}b_1 + m_0R_1^*R),$$

et finalement

$$V_1(t) = -\frac{(R_1^* - R)^2}{RR_1^*(b_1 + R)} (DR_{in}b_1 + m_0R_1^*R) \leq 0.$$

Dans les deux cas, $V_1(t) \leq 0$ et $V_1(t) = 0$ si et seulement si $R(t) = R_1^*$.

Calculons V_i .

- Si f_i est de type Holling I, il vient facilement

$$V_i(t) = (R_1^* - R_i^*)C_i U_i(t).$$

- Si $f_i(R)$ est de type Holling II ($f_i(R) = \frac{C_i R}{b_i + R}$), l'identité $f_i(R) - m_i = \frac{1}{\lambda_i} \left(f_i(R) - f_i(R) \frac{R_i^*}{R} \right)$ conduit facilement à

$$V_i(t) = (R_1^* - R_i^*) \frac{C_i U_i(t)}{b_i + R(t)}.$$

Dans les deux cas, $V_i(t) \leq 0$ et $V_i(t) = 0$ si et seulement si $U_i(t) = 0$. En conclusion, H est une fonction de Lyapunov.

Si $(R, U_1, \dots, U_N) \in E = \{W, \frac{d}{dt}H(W(t)) = 0\}$, alors on a $V_i = 0$ pour tout i , et d'après les calculs précédents, $R = R_1^*$ et $U_i = 0$ pour $i \geq 2$. Par conséquent, le seul invariant pour (1.3.1) dans E vérifie $U_1 = U_1^*$ et donc $E_1 = (R_1^*, U_1^*, 0, \dots, 0)$. Une application du principe d'invariance de LaSalle donne le résultat annoncé. \square

Malgré de nombreux travaux traitant de fonctions de consommation de types variés, incluant des fonctions de consommation non monotones (Partie 1.4), le cas de fonctions strictement croissantes générales n'est pas complètement résolu. Notons qu'une conjecture toujours d'actualité est que, *sous les hypothèses du théorème 1.2.4*, E_1 est un attracteur global pour le système (1.3.1) dans le cône (strictement) positif.

1.4 Autres modèles de chemostat homogène

Pour terminer ce premier chapitre, nous donnons un panorama des différents modèles étudiés et analysés par nombre d'auteurs depuis l'article fondateur de 1977 [42]. Les différents modèles et résultats discutés dans cette partie ne sont pas utilisés dans cette thèse. Ainsi, et contrairement aux deux parties précédentes, nous ne donnons pas les preuves mathématiques des résultats annoncés. Cependant, il nous a paru utile et instructif de donner une vue générale de la richesse et de la variété des questions (résolues ou non) se posant dans le cadre du chemostat homogène. Pour un approfondissement des différents modèles présentés ici, le livre de Smith et Waltman [80] et l'article de Leenheer *et al.* [22] dédié à Waltman peuvent être consultés.

La première analyse mathématique de compétition pour une ressource dans un chemostat homogène est l'article de Hsu *et al.* en 1977 [42]. Dans cet article, les auteurs montrent le théorème 1.2.4 dans le cas de fonctions de consommation de type Holling II sans mortalité. En 1978, Hsu [41] a étendu élégamment ce résultat au cas du problème avec mortalités en prouvant le théorème 1.3.3 via une fonction de Lyapunov

astucieuse. En 1980, Armstrong et McGehee [6] ont publié une analyse générale pour le modèle sans mortalité mais pour une famille générale de fonctions de consommation incluant toutes les fonctions strictement croissantes. Leur approche est celle utilisée dans la preuve du théorème 1.2.4.

1.4.1 Fonctions de consommation non monotones

L'hypothèse de croissance des fonctions de consommation³ est une hypothèse primordiale dans les travaux précités. Cependant, cette hypothèse peut être inappropriée dans certains cas. Une ressource essentielle en faible concentration peut être inhibitrice, voire même toxique, à une plus haute concentration. Butler et Wolkowicz [12] ont proposé un modèle prenant en compte cette condition dans le cas sans mortalité et ont prouvé, sous certaines hypothèses, que le principe d'exclusion compétitive est toujours valable. Plus précisément, ils se sont intéressés à un type de fonction de consommation f_i vérifiant **(HC1)**, **(HC2)** et **(HC3)** en remplaçant l'hypothèse de croissance **(HC4)** par :

(HC4') il existe un seul couple $(R_i^*, \mu_i) \in (\mathbb{R}_+ \cap \{+\infty\})^2$, avec $\lambda_i < \mu_i$ tel que $f_i(R) < D$ si $R \notin [R_i^*, \mu_i]$ et $f_i(R) > D$ si $R \in (R_i^*, \mu_i)$. De plus, $f_i'(R_i^*) > 0$ (si $R_i^* < +\infty$) et $f_i'(\mu_i) < 0$ (si $\mu_i < +\infty$).

On peut interpréter cette hypothèse de la manière suivante. L'espèce i croît lorsque $R \in (R_i^*, \mu_i)$ et décroît si la ressource est en trop faible quantité ($R < R_i^*$) ou en trop grande quantité ($R > \mu_i$). L'hypothèse **(HC4)** est un cas particulier de l'hypothèse **(HC4')** avec $\mu_i = +\infty$. Pour ce modèle, l'équilibre trivial $E_0 = (R_{in}, 0, \dots, 0)$ existe toujours et, si $R_i^* < R_{in}$, on a toujours l'équilibre E_i présenté précédemment. De plus, si $\mu_i < R_{in}$, alors il existe un nouvel équilibre E_i' qui est toujours instable. Sous l'hypothèse générique selon laquelle tous les $R_i^* < +\infty$, $\mu_i < +\infty$ et R_{in} diffèrent deux à deux, il n'y a pas d'autre équilibre. Sans perte de généralité, on peut supposer que

$$R_1^* < \dots < R_{n_0}^* < R_{in} < R_{n_0+1}^* < \dots < R_N^*.$$

Notons $Q = \bigcup_{i=1}^{n_0} (R_i^*, \mu_i)$. Il est facile de voir que, si $n_0 = 0$, alors E_0 est un attracteur global. Le résultat principal de [12] est le suivant.

Théorème 1.4.1. [12], *Si Q est un intervalle ouvert non vide, alors*

- *Si $R_{in} \in Q$, E_1 est un attracteur global du cône positif avec $U_1(0) > 0$.*
- *Si $R_{in} \notin Q$ et $R_{in} > R_1^*$, alors E_0 et E_1 sont des attracteurs locaux. De plus, l'union de leur bassin d'attraction est dense dans \mathbb{R}_+^{N+1} .*

3. Où plutôt l'hypothèse d'unicité de la solution de $f_i(R) = m_i$.

Ce résultat généralise le théorème 1.2.4. En particulier si f_1 est strictement croissante, alors $Q = (R_1^*, +\infty)$ et seul le premier cas peut se produire. Le second cas montre que, pour des fonctions de consommation non croissantes, un nouveau phénomène peut se produire. Selon les conditions initiales, la dynamique globale du système peut conduire à l'extinction de toutes les espèces ou à la survie de l'une d'entre elles. Ce phénomène peut être interprété facilement. S'il y a initialement peu de ressources, le phénomène est semblable aux cas présentés précédemment : les espèces vont décroître suffisamment pour laisser la ressource augmenter jusqu'à atteindre l'équilibre concernant la meilleure compétitrice. Si la ressource est initialement présente en grande quantité, les espèces vont également décroître. Si les espèces sont initialement présentes en petite quantité, la ressource croîtra et restera toxique pour chaque espèce ce qui conduit à l'extinction de toutes.

Si Q n'est plus un intervalle, alors plusieurs états d'équilibre stables existent. Par exemple, E_0 , E_1 et E_2 . Selon les conditions initiales, on peut avoir une extinction totale ou la survie d'uniquement l'espèce 1 ou 2. L'union des bassins d'attraction de tous ces états d'équilibre est toujours dense dans \mathbb{R}_+^{N+1} , et donc dans tous les cas, le principe d'exclusion compétitive est vérifié.

Notons enfin que les preuves dans [12] n'utilisent pas le théorème de LaSalle mais font un usage important du fait que le système est conservatif, en particulier les mortalités ne sont pas prises en compte. Sur la base de ce travail, Wolkowicz et Lu [88] ont étendu, en 1992, ces résultats en permettant l'ajout de mortalité et en utilisant des fonctions de Lyapunov. Comme souvent, si les fonctions de Lyapunov rendent l'analyse plus facile, elles imposent des conditions techniques artificielles. Un autre type de fonction de Lyapunov a été utilisé par Wolkowicz et Xia en 1997 [89]. Les fonctions considérées sont monotones et $D_i - D$ est supposé assez petit. Ce résultat a été étendu par Li [53] en 1999 au cas de fonctions vérifiant (HC4') et toujours avec $D_i - D$ suffisamment petit.

1.4.2 L'hypothèse (H2) de poids constant

Les fonctions de consommation $f_i(R)$ et les fonctions de croissance $g_i(R)$ sont liées par la relation $\lambda_i(R)g_i(R) = f_i(R)$. Le poids $\lambda(R)$ (dépendant *a priori* de R) décrit la proportion de ressources utilisées pour la croissance parmi les ressources consommées. Nous n'avons considéré que le cas où λ_i est constant. En écologie du phytoplancton, on sait depuis longtemps que l'hypothèse de poids constant est abusive [25, 36]. Des modèles plus généraux autorisant un $\lambda_i(R)$ non constant ont fait l'objet de plusieurs travaux (voir [76] et les références citées dans cet article). Une modélisation plus précise conduit à l'ajout d'une nouvelle variable qui joue le rôle de tampon ; une espèce pouvant croître pour des ressources qu'elle a consommé préalablement. Ceci conduit au système de Droop [3, 25, 80]. Dans le cas de poids variable, des phénomènes complexes peuvent arriver. On peut observer, par exemple, l'existence de cycles [4, 16, 68]. Cependant, que ce soit le modèle du chemostat à poids variable ou le modèle de Droop, l'usage

des fonctions de Lyapunov permet, dans de nombreux cas, de montrer que le principe d'exclusion compétitive est toujours vérifié [53, 76, 88].

1.4.3 Autres modèles

Le principe d'exclusion compétitive dans le chemostat homogène est un résultat robuste. Parmi les modèles présentés précédemment, seul le modèle à poids variable permet d'obtenir une coexistence de manière générique. Ce dernier exemple montre que le chemostat homogène (à poids constant), bien que très utile à la modélisation et à la compréhension des phénomènes, est trop simple pour illustrer les phénomènes naturels. Dans l'optique générale de résoudre le paradoxe du plancton, une littérature très abondante sur le sujet étudie diverses autres variantes du chemostat [74].

Dans le cadre de tous ces travaux, une hypothèse fondamentale est que les espèces sont en compétition pour une seule ressource. Des extensions de ces modèles au cas de plusieurs ressources sont naturelles [22]. Une question particulière justifiant la modélisation effectuée précédemment est la suivante. Si l'on considère un modèle à plusieurs ressources dont une seule est limitante, obtient-on la même dynamique que pour les modèles (1.1.2) et (1.3.1) ? Heureusement, la réponse à cette question est affirmative ce qui justifie l'utilisation du modèle pour une seule ressource.

Enfin, beaucoup d'autres modèles peuvent être proposés et analysés dans le cadre du chemostat homogène. Citons les modèles avec délais [89] ou les modèles à plusieurs niveaux trophiques (par exemple, avec l'ajout d'un prédateur) [33].

1.5 Conclusion

Nous avons discuté de divers modèles dans le cadre du chemostat homogène *en espace* et *en temps*, c'est-à-dire des modèles supposant tous l'hypothèse **(H0)** d'homogénéité et des paramètres constants en temps. La plupart d'entre eux vérifient le principe d'exclusion compétitive.

Depuis 1980 [6], des modèles temps-dépendant ont permis de montrer, que dans le cadre d'un environnement variable, la coexistence est possible. Ces résultats indiquent qu'une explication plausible au paradoxe du plancton est la variabilité temporelle des milieux. Une littérature abondante existe sur ce sujet [45, 51, 58]. Cette question n'est pas traitée dans cette thèse; nous avons choisi de nous concentrer sur le thème de l'hétérogénéité spatiale. Notons que des études expérimentales et numériques ont été effectuées pour des modèles hétérogènes en espace *et* en temps [23, 55].

Afin de modéliser des phénomènes spatialement hétérogènes, il devient nécessaire de considérer une structuration spatiale menant à des modèles de métapopulation ce qui fait l'objet du chapitre suivant.

Chapitre 2

Modèles spatialement structurés

Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que le principe d'exclusion compétitive est vérifié de manière générique pour un large choix de modèles de compétition pour une ressource homogène en espace. La coexistence est-elle possible dans un milieu spatialement hétérogène ? Pour répondre à cette question, il est nécessaire de construire un modèle spatialement structuré.

La première approche, instaurée par Lovitt et Wimpenny en 1979 [57, 88] dans un cadre expérimental, consiste en P chemostats homogènes reliés entre eux. Un tel système est appelé *gradostat*. Jäger *et al.* [49] ont étudié, en 1987, le gradostat pour deux espèces et deux patches. Cette étude a été étendue [39, 79] pour un nombre quelconque P de patches. Très peu de résultats ont été obtenus dans le cas de plus de deux espèces.

Dans le modèle du gradostat, l'hypothèse de chemostat *bien mélangé* est remplacée par l'hypothèse de P chemostats bien mélangés reliés entre eux. Si ce modèle permet une comparaison avec des résultats de laboratoire, il ne modélise pas un système de compétition pour plusieurs espèces dans un environnement hétérogène. Cette considération conduit aux modèles de chemostat *non bien mélangé* (*unstirred* chemostat), continûment structurés en espace. Un tel modèle a été proposé en 1989 par So et Waltman [82] pour deux espèces, dans le cadre d'une dimension spatiale égale à 1. Ces résultats ont été étendus dans [8, 27, 43]. Des solutions stationnaires, pour des modèles de chemostat en dimension spatiale 2 ou plus, ont été étudiées par Wu [90] pour deux espèces et par Baxley et Robinson [9] pour un nombre quelconque d'espèces. Le problème temps-dépendant a également fait l'objet de diverses avancées, citons notamment [27, 43, 44].

Tous les travaux précités s'inspirent directement du chemostat. En particulier, l'hétérogénéité consiste en un gradient de la ressource ; les différents paramètres intervenant étant

indépendants de l'espace. Nous nous inspirons de ces modèles pour construire deux nouveaux modèles. L'un est discret en espace. Sa formulation est donc similaire à un modèle de gradostat. L'autre est continu en espace. Sa formulation est donc similaire à un modèle de unstirred chemostat.

Dans nos deux modèles, on s'éloigne du chemostat afin de considérer le cas général de la compétition pour une unique ressource dans un environnement hétérogène. L'hétérogénéité du milieu est donc modélisée directement sur les termes de réaction, c'est-à-dire sur les mortalités, les fonctions de consommation et l'entrée de ressource. L'un des avantages de ce modèle est que l'on peut s'affranchir des termes de bord de type chemostat qui imposaient un gradient de la ressource. Dans ce cadre, nos modèles admettent une version homogène lorsque tous les paramètres sont indépendants de l'espace. On peut donc comparer sur un même modèle le rôle de l'hétérogénéité spatiale.

Dans une première partie, nous décrivons les modèles de gradostat et de unstirred chemostat et donnons un aperçu des études existantes les concernant. Dans une deuxième partie, nous écrivons nos deux modèles discret et continu. Dans une troisième et dernière partie, nous donnons deux premiers résultats concernant nos modèles. Le premier concerne le modèle discret. Nous montrons que la coexistence est génériquement impossible lorsque $P < N$. Le second concerne aussi bien le modèle discret que le modèle continu. Nous montrons que, lorsque tous les paramètres des systèmes sont indépendants de l'espace, nos modèles vérifient le principe d'exclusion compétitive sous certaines hypothèses.

2.1 Description de modèles spatialement structurés

2.1.1 Structuration discrète : le gradostat

La première approche est de considérer que les différentes variables sont indépendantes de l'espace mais que la ressource n'est plus bien mélangée dans le chemostat ce qui conduit à un gradient de la ressource. Un système de laboratoire, le *gradostat*, a été construit par Lovitt et Wimpenny [57, 88] afin d'étudier la compétition le long d'un gradient de la ressource.

Le modèle

Le système du gradostat consiste en P chemostats homogènes montés en chaîne (Figure 2.1) et interconnectés de manière à échanger la ressource et les organismes. Les variables \mathbf{R} et \mathbf{U}_i sont ainsi des vecteurs de \mathbb{R}_+^P . Chaque réservoir est appelé dans la suite un *patch*.

Sur chaque patch, on suit la dynamique locale explicitée dans le chapitre 1. Si le volume V^j du patch j est constant et, sans échange entre les patches, on obtient, pour tout j ,

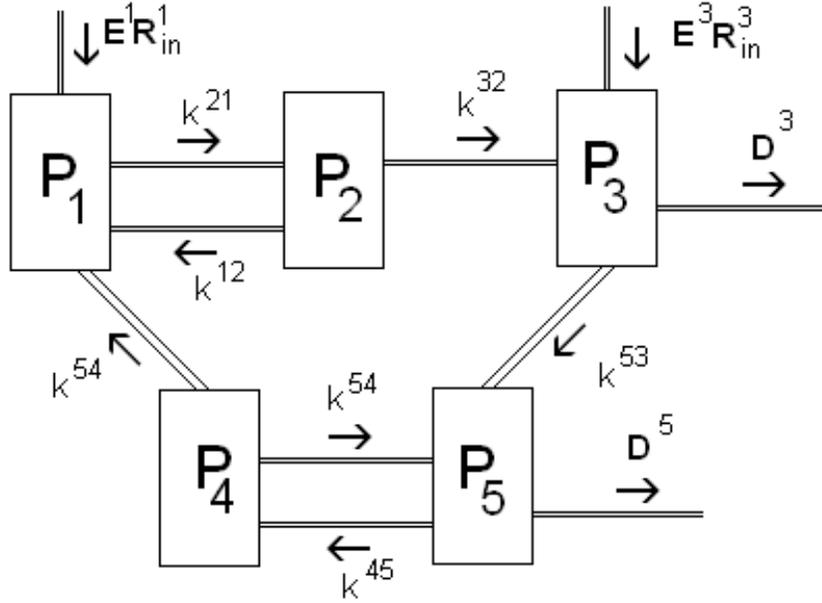


FIGURE 2.1: Le système de gradostat. Chaque réservoir P_i est un chemostat bien mélangé. Les réservoirs sont connectés entre eux. Chacun peut recevoir la ressource de l'extérieur ou rejeter la solution aqueuse hors du système.

le système

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \mathbf{R}^j = \mathbf{E}^j \mathbf{R}_{in}^j - \mathbf{D}^j \mathbf{R}^j(t) - \sum_{i=1}^N F_i(\mathbf{R}^j) \mathbf{U}_i^j \\ \frac{d}{dt} \mathbf{U}_i^j = (F_i(\mathbf{R}^j) - \mathbf{D}^j) \mathbf{U}_i^j, \quad i = 1, \dots, N \end{cases}$$

avec $\mathbf{D}^j V^j$ le débit volumique de sortie du patch j , $F_i(\mathbf{R}^j)$ le taux de consommation de l'espèce i sur le patch j et \mathbf{R}_{in}^j la concentration de la ressource entrant sur le patch j à un débit volumique $\mathbf{E}^j V^j$. Les différents patches échangent la solution aqueuse entre eux. En notant k^{js} le taux d'échange provenant du patch s vers le patch j , et $k^{jj} = -\sum_{s \neq j} k^{sj}$ le taux de d'échange allant du patch j vers un autre patch, on obtient la loi d'échange entre patches

$$\frac{d}{dt} Z^j = k^{jj} Z^j + \sum_{s \neq j} k^{js} Z^s, \quad j = 1, \dots, P.$$

Afin de s'assurer que chaque réservoir est bien gouverné par un système de type chemostat homogène, son volume doit être constant. Ainsi, la somme des taux d'entrée doit être égale à la somme des taux de sortie. Ceci s'écrit, pour tout $j = 1, \dots, P$,

$$\sum_{s \neq j} k^{js} + \mathbf{E}^j = -k^{jj} + \mathbf{D}^j.$$

REMARQUE 2.1.1. Dans le cas où $k^{js} = k^{sj}$, cette relation se ramène à $\mathbf{E}^j = \mathbf{D}^j$, exactement comme pour le chemostat homogène (Chapitre 1).

Avant d'aller plus loin, précisons certaines notations utilisées tout au long de cette thèse. Si $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^P$, on note \mathbf{u}^j la $j^{\text{ème}}$ composante de \mathbf{u} . On écrit souvent $\mathbf{u} = (\mathbf{u}^j)_j$. Si \mathbf{u} et \mathbf{v} sont deux vecteurs de \mathbb{R}^P , on définit $\mathbf{uv} = (\mathbf{u}^j \mathbf{v}^j)_j \in \mathbb{R}^P$.

On note \mathbf{K} la matrice $P \times P$ dont le coefficient sur la $j^{\text{ème}}$ ligne et $s^{\text{ème}}$ colonne est k^{js} . On note également $\mathbf{I} = (\mathbf{E}^j \mathbf{R}_{in}^j)_j$, $\mathbf{D} = (\mathbf{D}^j)_j$ et $\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) = (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}^j))_j$. Le système du gradostat s'écrit sous la forme générique

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \mathbf{R} = \mathbf{I} - \mathbf{D}\mathbf{R} - \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R})\mathbf{U}_i + \mathbf{K}\mathbf{R}, \\ \frac{d}{dt} \mathbf{U}_i = (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) - \mathbf{D})\mathbf{U}_i + \mathbf{K}\mathbf{U}_i, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.1.1)$$

Nous avons déjà fait l'hypothèse que les volumes de chaque réservoir sont constants. Une autre hypothèse, primordiale dans la suite, est que la matrice de migration \mathbf{K} est irréductible. Mathématiquement, ceci signifie qu'elle n'est équivalente à aucune matrice de la forme $\begin{pmatrix} A & B \\ 0 & C \end{pmatrix}$ avec A et C deux matrices carrées. Comme les termes non diagonaux de \mathbf{K} sont positifs, l'irréductibilité de \mathbf{K} équivaut à la propriété suivante [78]. Pour tout $j \neq s$, il existe un entier $n > 0$ tel que $(\mathbf{K}^n)_{js} > 0$. On appelle gradostat irréductible un modèle de gradostat pour lequel la matrice de migration est irréductible. Cette notion s'interprète facilement. Dans un gradostat irréductible, il existe un chemin allant de tout réservoir vers tout autre réservoir, en passant éventuellement par un ou plusieurs réservoirs intermédiaires. Par exemple, le gradostat schématisé dans la figure 2.1 est irréductible tandis que celui de la figure 2.2 ne l'est pas.

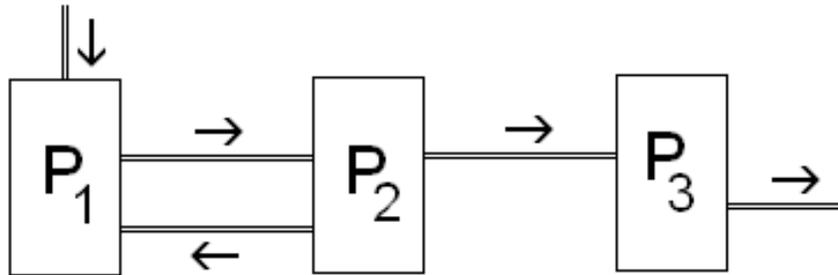


FIGURE 2.2: Un gradostat non irréductible. Aucun chemin ne va de P_3 vers P_1 ou P_2 . Un tel système peut être décomposé en deux sous-systèmes irréductibles ; le premier comprenant les réservoirs P_1 et P_2 et le second uniquement le réservoir P_3 .

Si un gradostat n'est pas irréductible, on montre alors qu'on peut le décomposer en une chaîne de gradostats irréductibles. L'entrée sur le $k + 1^{\text{ème}}$ d'entre eux est alors

gouvernée par la sortie du $k^{\text{ème}}$. Il n'y a donc pas de perte de généralité à considérer uniquement¹ des gradostats irréductibles, ce que nous faisons par la suite.

Cette hypothèse permet d'appliquer le théorème de Perron-Frobenius. Comme la somme de chaque diagonale de \mathbf{K} est nulle, on sait que 0 est une valeur propre simple de \mathbf{K} associée à un vecteur propre dont toutes les composantes sont strictement positives. De plus, toutes les autres valeurs propres de \mathbf{K} sont de partie réelle strictement positive et ne sont pas associées à un vecteur propre strictement positif.

Étude du gradostat

Jäger *et al.* [49] ont étudié un modèle de gradostat pour deux espèces et deux patchs. Ils montrent l'existence de solutions stationnaires semi-triviales, c'est-à-dire pour une unique espèce. Lorsque les deux solutions semi-triviales sont linéairement instables, il existe une solution de coexistence qui est un attracteur global. Smith *et al.* [79] étendent le modèle pour un nombre quelconque P de patchs et pour deux espèces. Contrairement au cas $P = 2$, aucun résultat n'assure l'unicité ni la stabilité d'un équilibre de coexistence si $P \geq 3$. Les auteurs construisent cependant une solution de coexistence par bifurcation et conjecturent que la courbe de bifurcation est similaire à celle obtenue pour $P = 2$. Cependant, les phénomènes sont plus complexes. Hofbauer et So [39] montrent d'ailleurs qu'il existe, même pour des fonctions de type Holling II, des exemples de gradostat admettant des équilibres de coexistence instables. Pour plus de deux espèces, très peu de résultats sont connus. Jäger et Smith [48] montrent que si $P < N$, alors la coexistence est impossible de manière générique. L'idée de leur démonstration est reprise dans la partie 2.3.

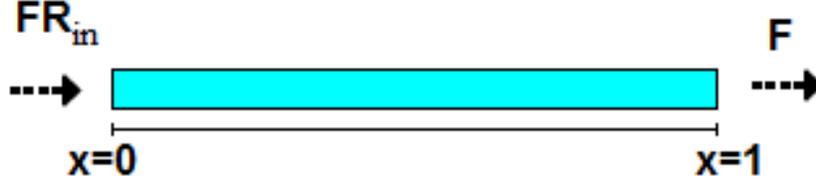
2.1.2 Structuration continue : le unstirred chemostat

La structuration spatiale se fait directement sur un unique réservoir mais sans l'hypothèse que le milieu est bien mélangé. On peut alors voir le chemostat comme un milieu continu et l'on considère que la ressource et les espèces se déplacent spatialement suivant un processus de diffusion de type laplacien.

Le modèle

Nous discutons ici d'un modèle de chemostat non bien mélangé étudié dans une série d'articles [8, 27, 44, 43, 82]. Le modèle consiste en une structuration spatiale continue en une dimension $\Omega =]0, 1[$. Cette approche ne représente pas bien la réalité car un chemostat est évidemment un système en trois dimensions. Elle se justifie cependant si l'on considère un chemostat tubulaire (Figure 2.3) et a l'avantage de se prêter à une étude mathématique plus simple que le cas 3D.

1. Cependant des gradostats irréductibles peuvent être intéressants du point de vue biologique. Par exemple, la modélisation d'une chaîne de lacs dans une montagne conduirait à un tel système.

FIGURE 2.3: *Le unstirred chemostat en une dimension spatiale.*

On suppose ici que les mortalités sont négligeables et que le taux de diffusion d est le même pour toutes les espèces et pour la ressource. Cette hypothèse est très utile mathématiquement mais n'est pas justifiée biologiquement [80]. On note $R(t, x)$ et $U_i(t, x)$ les concentrations respectives de la ressource et de l'espèce i à l'instant $t \geq 0$ à l'emplacement $x \in [0, 1]$. En considérant que la seule cause de décroissance dans le système est le taux de sortie en $x = 1$, on obtient le système

$$\begin{cases} \partial_t R(t, x) = d\partial_{xx}R(t, x) - \sum_{i=1}^N f_i(R(t, x))U_i(t, x), & (t, x) \in (0, +\infty) \times (0, 1), \\ \partial_t U_i(t, x) = d\partial_{xx}U_i(t, x) + f_i(R(t, x))U_i(t, x), & i = 1, \dots, N \quad (t, x) \in (0, +\infty) \times (0, 1), \\ R(0, x) \geq 0, \\ U_i(0, x) \geq 0, U_i(t = 0, x) \neq 0, & i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.1.2)$$

En l'état, le système n'est pas bien posé : nous devons préciser les conditions de bords. En $x = 0$, il n'y a pas de sortie mais il y a une entrée de la ressource R_{in} à un taux volumique F . En $x = 1$, il y a une sortie de la solution aqueuse, donc à la fois des espèces et de la ressources, au même taux $F > 0$, de manière à garder le volume total V constant. Rappelons la mise en équation du problème homogène vu au chapitre 1. Dans ce cas, la variable de la ressource est $R(t)$ qui s'exprime en grammes par litre. Sans aucune espèce, l'équation différentielle, satisfaite par la masse totale de ressource VR , devient

$$VR'(t) = F(R_{in} - R).$$

Le taux de dilution est alors $D = F/V$. Dans le unstirred chemostat, la variable de la ressource est $R(t, x)$ qui s'exprime en grammes par unité d'espace (par mètre en dimension 1). Sans aucune espèce, l'équation de la ressource est

$$\partial_t R(t, x) = d\partial_{xx}R(t, x).$$

En intégrant sur $\Omega =]0, 1[$, on obtient alors

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} R(t, x) dx = \int_{\Omega} d\partial_{xx}R(t, x) dx = d\partial_x R(t, 1) - d\partial_x R(t, 0).$$

Puisque $\int_{\Omega} R(t, x)$ est la masse totale de ressource dans le milieu au temps t , par analogie avec le chemostat homogène, on prend alors $d\partial_x R(t, 0) = -FR_{in}$ et $d\partial_x R(t, 1) + FR(t, 1) = 0$.

En $x = 1$, la sortie à un taux volumique F de toute la solution aqueuse impose une sortie pour les espèces. En notant $D = F/d$, les conditions de bord prennent la forme générale

$$\begin{cases} \partial_x R(t, 0) = -DR_{in}, \\ \partial_x R(t, 1) + DR(t, 1) = 0, \\ \partial_x U_i(t, 0) = 0, i = 1, \dots, N, \\ \partial_x U_i(t, 1) + DU_i(t, 1) = 0, i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.1.3)$$

Études du unstirred chemostat

Ce modèle a été proposé en 1989 par So et Waltman [82] dans le cas de deux espèces, d'un même taux de diffusion et d'une absence de mortalité. En étudiant le cas de zéro espèce, on voit que la ressource se répartit selon un état d'équilibre $R^*(x) = DR_{in} \left(\frac{1+D}{D} - x \right)$. En sommant chaque équation, ils montrent que $R(t, \cdot) + \sum_i U_i(t, \cdot)$ tend vers $R^*(\cdot)$ en norme $\|\cdot\|_{\infty}$ lorsque t tend vers $+\infty$. Ceci permet de réduire le système en éliminant l'équation de la ressource. Les auteurs étudient alors le cas d'une espèce puis construisent une solution stationnaire de coexistence pour deux espèces par bifurcation. Ce résultat est étendu au cas de N espèces par Baxley et Thomson [8] en 1993. Ces deux articles ne traitent pas de la stabilité de la solution ainsi obtenue. Dans le cas de deux espèces, Waltman *et al.* [44, 43] analysent le modèle temps-dépendant. Leurs résultats sont étendus dans [27], dans le cas d'une unique espèce, par une méthode de perturbation, à un modèle plus général autorisant des taux de diffusion légèrement différents et des petits taux de mortalité.

Peu de résultats sont connus pour une dimension spatiale plus grande que 1. Citons Wu [90] qui construit, par une méthode de bifurcation *globale* à un paramètre, une solution stationnaire de coexistence pour deux espèces dans un modèle sans mortalité et avec mêmes taux de diffusion, et Baxley et Robinson [9] qui construisent une solution stationnaire de coexistence à l'aide d'une méthode de bifurcation à N paramètres pour un très large choix de modèles mais uniquement localement, près du point de bifurcation.

2.2 Nos modèles

Les modèles précités sont tous basés sur le chemostat. Nous proposons des modèles s'éloignant de ce cadre afin d'obtenir des systèmes généraux de compétition pour une ressource dans un milieu hétérogène. Tous les systèmes précédents supposent que les fonctions de consommation sont constantes en espace. Nos modèles s'affranchissent de cette hypothèse. Ceci nous permet de voir l'hétérogénéité spatiale directement sur les

termes de réaction et non plus uniquement via le gradient de la ressource apparaissant dans les systèmes précédents. Dans cette thèse, nous travaillons sur deux modèles. Le premier est un modèle discret en espace dont l'écriture est très proche du système du gradostat et le second est un modèle continu en espace dont l'écriture est semblable à celle du unstirred chemostat.

2.2.1 Modèle discret

On s'intéresse ici à un milieu discrétisé en P patches dans lequel N espèces U_i sont en compétition pour une unique ressource R . On note U_i^j la concentration de l'espèce i sur le patch j et R^j celle de la ressource sur ce même patch. On note U_i et R les vecteurs à P composantes de concentration de l'espèce i et de la ressource. La modélisation est exactement similaire à celle du gradostat ; la seule différence venant du fait que la fonction de consommation de l'espèce i sur le patch j est de la forme $F_i^j(R^j)$ et dépend donc du patch considéré. Le modèle s'écrit,

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = I - m_0R - \sum_{i=1}^N F_i(R)U_i + K_0R, \\ \frac{d}{dt}U_i = (F_i(R) - m_i)U_i + K_iU_i, \quad i = 1, \dots, N, \\ R(0) \geq 0, \\ U_i(0) > 0 \end{cases} \quad (2.2.1)$$

où $m_i^j > 0$ pour tout i et j et $I \neq 0$.

Proposition 2.2.1. *Le système (2.2.1) admet une unique solution $(R(t), U_1(t), \dots, U_N(t)) \in R_+^{P(N+1)}$. Cette solution est définie pour $t \in [0, +\infty[$ et on a $(R(t), U_1(t), \dots, U_N(t)) \in]0, +\infty[^{P(N+1)}$.*

Preuve : Il est clair que le système (2.2.1) conserve le cône positif et admet une unique solution locale. De plus, en sommant chaque équation matricielle puis en sommant le résultat sur chaque patch, on obtient l'équation de conservation

$$\frac{d}{dt} \left(\sum_j \left(R^j + \sum_i U_i^j \right) \right) = \sum_j I^j - \sum_j m_0^j R^j + \sum_{i,j} m_i^j U_i^j.$$

Soit $\alpha = \min_{i,j} (m_i^j)$. Par hypothèse, $\alpha > 0$ et, par positivité des différentes variables, il vient

$$\frac{d}{dt} \left(\sum_j \left(R^j + \sum_i U_i^j \right) \right) \leq \sum_j I^j - \alpha \left(\sum_j \left(R^j + \sum_i U_i^j \right) \right).$$

Par conséquent, la solution est uniformément bornée et est donc globale en temps. \square

2.2.2 Modèle continu

On décrit la version continue de ce problème. On s'intéresse à N espèces en compétition pour une unique ressource dans un ouvert borné $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ suffisamment régulier. On note $R(t, x)$ et $U_i(t, x)$ les concentrations respectives de la ressource et de l'espèce i à l'instant t en $x \in \Omega$. La modélisation est similaire à celle effectuée pour le unstirred chemostat. On considère que, sans déplacement spatial, en tout $x \in \Omega$, le système est de type chemostat homogène. C'est-à-dire, pour $t > 0$ et $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} \partial_t R(t, x) = I(x) - m_i(x)R(t, x) - \sum_{i=1}^N F_i(x, R(t, x))U_i(t, x), \\ \partial_t U_i(t, x) = F_i(R(t, x))U_i(t, x) - m_i(x)U_i(t, x), \quad i = 1, \dots, N, \\ R(0, x) \geq 0, \\ U_i(0, x) > 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases}$$

On suppose en outre que les espèces et la ressource se déplacent spatialement suivant les lois de diffusion

$$\partial_t U_i(t, x) = \operatorname{div}(a_i(x)U_i(t, x))$$

$$\partial_t R(t, x) = \operatorname{div}(a_0(x)R(t, x))$$

où, pour $i = 0, \dots, N$, on suppose que $a_i \in C^1(\Omega, \mathbb{R})$, et $a_i(x) > 0$. Afin de bien définir les opérateurs de diffusion, il reste à définir les conditions de bords. Pour les espèces, deux phénomènes peuvent se passer en un point $x \in \partial\Omega$. Ou bien le flux est nul en ce point, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de sortie de Ω , et alors $\partial_n U_i(t, x) = 0$. Ou bien ce point autorise une sortie du milieu et on a un flux sortant du milieu. Ainsi, comme dans le système du unstirred chemostat, la condition de bord est de type Robin $\partial_n a_i(x)U_i(t, x) + b_i(x)U_i(t, x) = 0$. Nous sommes ainsi amenés à décomposer le bord $\partial\Omega$ en deux parties : Γ_1 où le flux de chaque espèce est nul et Γ_2 où il y a un flux sortant de chaque espèce. On considère que ces ensembles sont caractéristiques du milieu et donc ne dépendent pas des espèces. Pour la ressource, un troisième phénomène peut se produire : l'entrée de celle-ci dans le milieu. On suppose que cette entrée ne peut s'effectuer que lorsqu'il n'y a pas de flux sortant, c'est-à-dire sur Γ_1 . On a alors $a_0(x)\partial_n R(t, x) = g(x)$ (Figure 2.4).

Les conditions de bord s'écrivent alors sous la forme générique

$$\begin{cases} a_0(x)\partial_n R(t, x) + b_0(x) = g(x) \\ a_i(x)\partial_n U_i(t, x) + b_i(x)U_i(x) = 0 \end{cases}$$

avec $b_i(x) = 0$ pour $x \in \Gamma_1$, $b_i(x) > 0$ sur Γ_2 , $g(x) = 0$ pour $x \in \Gamma_2$ et $g(x) \geq 0$ sur Γ_1 . Les hypothèses précises plus techniques sont énoncées dans l'introduction du chapitre 3.

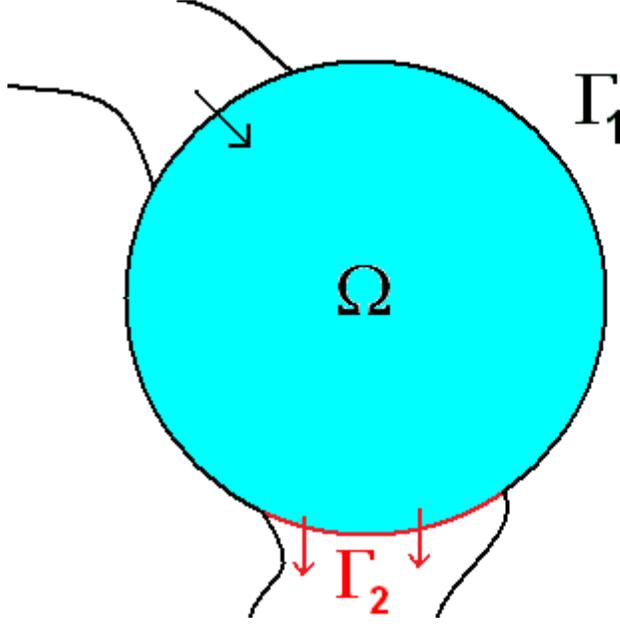


FIGURE 2.4: Le modèle continu. Les espèces sont en compétition sur un domaine régulier $\Omega \subset \mathbb{R}^n$. Le bord est décomposé en deux parties. Sur Γ_1 il n'y a pas de flux sortant et sur Γ_2 il y a un flux sortant à un taux F . Sur une portion de Γ_1 il y a une entrée de la ressource notée $g(x)$.

On note A_i l'opérateur de diffusion $A_i = \text{div}(a_i(x)\nabla\cdot)$. Notre système continu s'écrit alors sous la forme suivante. Pour $t > 0$ et $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} \partial_t R(t, x) = A_0 R(t, x) - m_i(x)R(t, x) - \sum_{i=1}^N F_i(x, R(t, x))U_i(t, x), \\ \partial_t U_i(t, x) = A_i U_i(t, x) + F_i(R(t, x))U_i(t, x) - m_i(x)U_i(t, x), \quad i = 1, \dots, N, \end{cases} \quad (2.2.2)$$

muni des conditions de bord

$$\begin{cases} a_0(x)\partial_n R(t, x) + b_0(x) = g(x) \text{ pour } t > 0 \text{ et } x \in \partial\Omega, \\ a_i(x)\partial_n U_i(t, x) + b_i(x)U_i(x) = 0 \text{ pour } t > 0 \text{ et } x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (2.2.3)$$

et des conditions initiales pour $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} R(0, x) \geq 0, \\ U_i(0, x) > 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.2.4)$$

On peut voir facilement que ce système préserve le quadrant positif. De plus, on peut montrer facilement l'existence et l'unicité d'une solution classique locale en temps. L'existence globale en temps découle du principe du maximum pour des équations paraboliques sur R puis sur chaque U_i . On peut en fait montrer que ce système admet une unique solution classique globale en temps uniformément bornée indépendamment du temps dans $L^\infty(\Omega)$. Ce résultat est prouvé dans le chapitre 3.

2.3 Premiers résultats sur nos modèles

2.3.1 Un théorème sur le système discret

Une question essentielle dans l'étude du modèle (2.2.1) est celle de l'existence d'états stationnaires de coexistence.

Définition 2.3.1. *On appelle solution de coexistence pour le système (2.2.1), une solution stationnaire $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N) \in (\mathbb{R}_+^P) \times \dots \times (\mathbb{R}_+^P)$ vérifiant*

$$\forall i = 1, \dots, N, \quad \forall j = 1, \dots, P, \mathbf{U}_i^j > 0.$$

Le théorème suivant montre que, s'il y a moins de patches que d'espèces, alors de manière générique, il n'y a pas de solution de coexistence. Ce théorème est une adaptation du résultat principal de [48]. Pour ce faire, on note $\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) = c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R})$ où $c_i \in \mathbb{R}^+$ est un paramètre². On note

$$\Upsilon = \{(c_1, \dots, c_N) \in \mathbb{R}_+^N, \text{ le système (2.2.1) admet une solution de coexistence}\}$$

.

Théorème 2.3.1. *Si $P < N$, alors Υ est de mesure nulle dans \mathbb{R}_+^N .*

Preuve : Notons $\mathbf{c} = {}^t(c_1, \dots, c_N)$. Si $\mathbf{c}^* \in \Upsilon$, alors il existe une solution de coexistence $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$. En particulier on a

$$\forall i = 1, \dots, N, \quad 0 = (\mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i^* \mathbf{f}_i(\mathbf{R})) \mathbf{U}_i, \quad \mathbf{U}_i > 0.$$

La matrice $\mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R})$ est irréductible. Par le théorème de Perron-Frobenius, on en déduit qu'elle admet une valeur propre minimale notée $\mu_i(\mathbf{R}, c_i)$. De plus, cette valeur propre minimale est la seule valeur propre de $\mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R})$ associée à un vecteur propre positif. On note ϕ_i ce vecteur propre, normalisé par $\sum_i \phi_i = 1$. La matrice transposée ${}^t \mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R})$ est aussi irréductible et sa valeur propre minimale est également $\mu_i(\mathbf{c}, \mathbf{R})$. Par Perron-Frobenius, elle admet un unique vecteur propre strictement positif ψ_i vérifiant $\sum_i \psi_i = 1$. Par conséquent, si $\mathbf{c}^* \in \Upsilon$, alors \mathbf{R} doit vérifier les N équations

$$\mu_i(\mathbf{c}_i^*, \mathbf{R}) = 0, \quad i = 1, \dots, N.$$

On note ϕ_i^* et ψ_i^* les fonctions propres ϕ_i et ψ associées à $\mu_i(\mathbf{c}_i^*, \mathbf{R})$. Comme $\mathbf{R} \in \mathbb{R}^P$, on voit que l'on doit résoudre N équations à $P > N$ inconnues, ce qui est génériquement impossible. Précisons cela à l'aide du théorème de Sard.

2. Cette écriture est réutilisée dans le chapitre 6 afin de construire des solutions de coexistence par bifurcation.

Notons $\mu(\mathbf{c}, \mathbf{R}) = {}^t(\mu_1(c_1, \mathbf{R}), \dots, \mu_N(c_N, \mathbf{R}))$. Commençons par montrer que $D_c\mu(\mathbf{c}^*, \mathbf{R})$ est inversible. On a

$$D_c\mu(\mathbf{c}, \mathbf{R}) = \text{diag}\left(\frac{d}{dc_i}\mu_i(c_i, \mathbf{R})\right).$$

Il suffit donc de montrer que, pour tout $i = 1, \dots, N$, $\frac{d}{dc_i}\mu_i(c_i, \mathbf{R}) > 0$.
On a

$$(\mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i\mathbf{f}_i(\mathbf{R}))\phi_i = \mu_i(c_i, \mathbf{R})\phi_i.$$

Comme μ_i est une valeur propre simple, il est clair que la fonction propre associée ϕ_i est dérivable en c_i . Notons ϕ'_i cette dérivée. En dérivant par rapport à c_i et en prenant $c_i = c_i^*$, il vient

$$\mathbf{f}_i(\mathbf{R})\phi_i^* + \mathbf{K}_i - \mathbf{m}_i + c_i\mathbf{f}_i(\mathbf{R})\phi'_i = \frac{d}{dc_i}\mu_i(c_i, \mathbf{R})\phi_i^*.$$

En multipliant par ψ_i^* et en sommant entre 1 et P , il vient

$$\langle \mathbf{f}_i(\mathbf{R})\phi_i^*, \psi_i^* \rangle = \frac{d}{dc_i}\mu_i(c_i, \mathbf{R}) \langle \psi_i^*, \phi_i^* \rangle$$

où $\langle \cdot, \cdot \rangle$ désigne le produit scalaire habituel sur \mathbb{R}^P . Comme ψ_i^* et ϕ_i^* sont des vecteurs strictement positifs, on en déduit $\frac{d}{dc_i}\mu_i(c_i^*, \mathbf{R}) > 0$ et donc $D_c\mu(\mathbf{c}^*, \mathbf{R})$ est bijectif de \mathbb{R}^N dans lui-même.

Par conséquent, soit $(\mathbf{c}^*, \mathbf{R}^*)$ tel que $\mu(\mathbf{c}^*, \mathbf{R}^*) = 0$. Par le théorème d'inversion locale, il existe une fonction γ (implicitement dépendante de \mathbf{R}^*) de classe C^1 définie d'un voisinage V de \mathbf{R}^* vers un voisinage V' de \mathbf{c}^* tel que $\gamma(\mathbf{R}^*) = \mathbf{c}^*$ et $\mu(\gamma(\mathbf{R}), \mathbf{R}) = 0$. Rappelons que \mathbf{c} est une valeur critique de γ s'il existe \mathbf{R} tel que $\gamma(\mathbf{R}) = \mathbf{c}$ et $D_R\gamma(\mathbf{R})$ n'est pas surjective. Le théorème de Sard [81] assure que l'ensemble des valeurs critiques de γ est de mesure nulle dans \mathbb{R}^N .

Si $P < N$, $D_R\gamma$ est une application linéaire de \mathbb{R}^P dans \mathbb{R}^N et n'est donc pas surjective. Par conséquent, $\{\mathbf{c} \in V', \gamma(\mathbf{R}) = \mathbf{c}\}$ est de mesure nulle dans V' donc dans \mathbb{R}^N . Il reste à montrer que Υ entier est de mesure nulle. Il est clair que l'on peut choisir une suite d'ouverts $V_n \subset \mathbb{R}^P$ vérifiant

$$\{\mathbf{R} \in \mathbb{R}^P, \exists \mathbf{c} \in \Upsilon, \mu(\mathbf{c}, \mathbf{R}) = 0\} \subset \bigcup_{n=0}^{+\infty} V_n$$

et telle que le théorème d'inversion locale soit applicable sur tout V_n . En d'autres termes, il existe $\gamma_n \in C^1(V_n, V'_n)$ bijective telle que

$$\mu(\mathbf{R}, \mathbf{c}) = 0, \mathbf{R} \in V_n \iff \gamma_n(\mathbf{R}) = \mathbf{c}$$

où V'_n est un ouvert de \mathbb{R}^N . On a alors

$$\Upsilon \subset \bigcup_{n=0}^{+\infty} \{\mathbf{c} \in V'_n, \exists \mathbf{R} \in V_n, \gamma_n(\mathbf{R}) = \mathbf{c}\}.$$

D'après les arguments précédents, lorsque $P < N$, pour tout n , l'ensemble $\{\mathbf{c} \in V'_n, \exists \mathbf{R} \in V_n, \gamma_n(\mathbb{R}) = \mathbf{c}\}$ est de mesure nulle dans \mathbb{R}^N et donc Υ également. \square

2.3.2 Versions homogènes des modèles

Contrairement aux systèmes du gradostat (2.1.1) et du unstirred chemostat (2.1.2), nos modèles admettent une version homogène c'est-à-dire que tous les coefficients sont indépendants de l'espace. Cette caractéristique permet d'étudier sur un même modèle comment l'hétérogénéité spatiale influe sur la coexistence.

Le modèle discret

On suppose que l'entrée de la ressource I^j , les taux de mortalité m_i^j et les fonctions de consommation $F_i^j(\cdot)$ sont indépendants de j . On écrit $I^j = I$, $m_i^j = m_i$ et $F_i^j = F_i$. On suppose de plus que les matrices de migration \mathbf{K}_i sont symétriques. Par conséquent, le système est exactement un système de type chemostat homogène pour lequel on a rajouté un échange entre les patches. Le système homogène associé est

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = I - m_0R - \sum_{i=1}^N F_i(R)U_i \\ \frac{d}{dt}U_i = (f_i(R) - m_i)U_i, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.3.1)$$

Notons

$$\begin{aligned} \mathbf{W}(t) &= (\mathbf{W}_0(t), \mathbf{W}_1(t), \dots, \mathbf{W}_N(t)) = (\mathbf{R}(t), \mathbf{U}_1(t), \dots, \mathbf{U}_N(t)), \\ \mathbf{W}^j(t) &= (\mathbf{R}^j(t), \mathbf{U}_1^j(t), \dots, \mathbf{U}_N^j(t)) \end{aligned}$$

et \mathbf{K} la matrice diagonale par bloc $\mathbf{K} = \text{diag}(\mathbf{K}_0, \dots, \mathbf{K}_N)$. Le système (2.2.1) s'écrit sous la forme condensée

$$\frac{d}{dt}\mathbf{W}(t) = \mathcal{F}(\mathbf{W}(t)) + \mathbf{K}\mathbf{W}(t) \quad (2.3.2)$$

où

$$\mathcal{F}(\mathbf{W}) = (\mathcal{F}_0(\mathbf{W}(t)), \dots, \mathcal{F}_N(\mathbf{W}(t)))$$

avec

$$\mathcal{F}_0(\mathbf{W})^j = I - m_0R^j - \sum_{i=1}^N F_i(\mathbf{R}^j)\mathbf{U}_i^j$$

et pour $i = 1, \dots, N$,

$$\mathcal{F}_i(\mathbf{W})^j = (F_i(\mathbf{R}^j) - m_i)\mathbf{U}_i^j.$$

Comme, par hypothèse, les sommes de chaque colonne des matrices de migration sont nulles, toute solution stationnaire du problème sans migration (2.3.1) est solution stationnaire de (2.3.2). Comme la matrice \mathbf{K} est symétrique réelle, on peut la diagonaliser dans une base orthonormée. En reproduisant l'analyse de stabilité du chapitre 1 appliquée au système (2.3.2) projeté sur chaque vecteur de cette base, on peut montrer

que, si une telle solution est linéairement stable pour le système (2.3.1), alors elle est stable pour (2.3.2). L'ajout de migration ne déstabilise pas le système. Nous montrons par la suite que les résultats de convergence globale du chapitre 1 se prolongent au cas du système (2.3.2). Nous utilisons le lemme général suivant.

Lemme 2.3.2. *Supposons que \mathbf{K} est symétrique. S'il existe une fonction de Lyapunov H pour le système (2.3.1) telle que, pour tout $j, s = 1, \dots, P$, et pour tout $i = 0, \dots, N$,*

$$(\mathbf{W}_i^j - \mathbf{W}_i^s)(\partial_i H(\mathbf{W}^j) - \partial_i H(\mathbf{W}^s)) \geq 0.$$

Alors la fonction $\mathbf{H} : \mathbb{R}^{P(N+1)} \mapsto \mathbb{R} : \mathbf{W} \mapsto \mathbf{H}(\mathbf{W}) = \sum_{j=1}^P H(\mathbf{W}^j)$ est une fonction de Lyapunov pour le système (2.3.2).

Preuve : Soit H une fonction de Lyapunov pour le système (2.3.1). Alors on a, pour toute solution $W(t) = (R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ de (2.3.1),

$$\nabla_{\mathbf{W}} H(W(t)) W'(t) \leq 0.$$

Soit $\mathbf{W}(t) = (\mathbf{R}(t), \mathbf{U}_1(t), \dots, \mathbf{U}_N(t))$ une solution de (2.3.2). Montrons que la fonction $\mathbf{H}(\mathbf{W}(t)) = \sum_{j=1}^P H(\mathbf{W}^j(t))$ est une fonction de Lyapunov pour le système (2.3.2).

On a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathbf{H}(\mathbf{W}(t)) &= \nabla_{\mathbf{W}} \mathbf{H}(\mathbf{W}(t)) \frac{d}{dt} \mathbf{W}(t) \\ &= \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) \mathcal{F}_i(\mathbf{W}^j(t)) + \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) (\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i)^j. \end{aligned}$$

Le premier terme est négatif ou nul car H est une fonction de Lyapunov pour (2.3.1). Il reste à montrer que le second terme est également négatif ou nul.

Notons k_i^{js} le coefficient de \mathbf{K}_i situé à la $j^{\text{ème}}$ ligne et $s^{\text{ème}}$ colonne. On a, pour tout $i = 1, \dots, N$,

$$\sum_{j=1}^P \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) (\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i)^j = \sum_{j=1}^P \sum_{s=1}^P \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) k_i^{js} \mathbf{W}_i^s.$$

En utilisant $k_i^{jj} = -\sum_{s \neq j} k_i^{sj}$ et la symétrie de \mathbf{K}_i , on obtient

$$\sum_{j=1}^P \sum_{s=1}^P \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) k_i^{js} \mathbf{W}_i^s = \sum_{j=1}^P \sum_{s \neq j} \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) k_i^{js} (\mathbf{W}_i^s - \mathbf{W}_i^j).$$

En décomposant la seconde somme pour $s < j$ et $s > j$, en changeant l'ordre de sommation et en utilisant encore la symétrie de \mathbf{K}_i , il vient finalement

$$\sum_{j=1}^P \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) (\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i)^j = \sum_{i=1}^N \sum_{1 \leq s < j \leq P} k_i^{js} (\mathbf{W}_i^j - \mathbf{W}_i^s) (\partial_i H(\mathbf{W}^s) - \partial_i H(\mathbf{W}^j))$$

qui est négatif ou nul par hypothèse sur H . Donc \mathbf{H} est bien une fonction de Lyapunov pour (2.3.2). \square

Comme dans le chapitre 1, on note R_i^* l'unique solution positive de $F_i(R) = m_i$ lorsqu'elle existe, $R_i^* = +\infty$ sinon.

Proposition 2.3.3. *Supposons que (1.1.2) vérifie les hypothèses d'un des théorèmes 1.2.4 ou 1.3.3. Alors, si $I/m_0 < R_i^*$ pour tout i , $(I/m_0, 0, \dots, 0)$ est un attracteur global de (2.3.2). Si $R_1^* < I/m_0$ et $R_1^* < R_i^*$ pour tout $i > 1$, $(R_1^*, U_1^*, 0, \dots, 0)$ est un attracteur global de (2.3.2).*

Preuve : Dans le cadre des théorèmes 1.2.4 et 1.3.3, il existe une fonction de Lyapunov H pour le système (1.1.2). Concentrons nous sur la fonction H dans la preuve du théorème 1.3.3 dans le cas de fonctions de consommation de type Holling I. La preuve est similaire pour chaque autre fonction. Avec $W = (R, U_1, \dots, U_N)$, la fonction de Lyapunov s'écrit

$$H(W) = R - R_1^* + R_1^* \log \left(\frac{R}{R_1^*} \right) + U - U_1^* + U_1^* \log \left(\frac{U}{U_1^*} \right) + \sum_{i=2}^N U_i.$$

Par conséquent, on a

$$\begin{aligned} \partial_0 H(\mathbf{W}^j) &= 1 - \frac{R_1^*}{R^j} \\ \partial_1 H(\mathbf{W}^j) &= 1 - \frac{U_1^*}{U_1^j} \end{aligned}$$

et pour $i \geq 2$, $\partial_i H(\mathbf{W}^j) = 1$. Il vient alors

$$\begin{aligned} (\mathbf{W}_0^j - \mathbf{W}_0^s)(\partial_0 H(\mathbf{W}^j) - \partial_0 H(\mathbf{W}^s)) &= (R^j - R^s) \left(\frac{R_1^*}{R^j} - \frac{R_1^*}{R^s} \right) \\ &= R_1^* \frac{(R^j - R^s)^2}{R^j R^s} \geq 0. \end{aligned}$$

De même,

$$(\mathbf{W}_1^j - \mathbf{W}_1^s)(\partial_1 H(\mathbf{W}^j) - \partial_1 H(\mathbf{W}^s)) = U_1^* \frac{(U_1^j - U_1^s)^2}{U_1^j U_1^s} \geq 0$$

et pour $i \geq 2$, $(\mathbf{W}_i^j - \mathbf{W}_i^s)(\partial_i H(\mathbf{W}^j) - \partial_i H(\mathbf{W}^s)) = 0$.

D'après le lemme 2.3.2, la fonction $\mathbf{H}(\mathbf{W}) = \sum_{j=1}^P H(\mathbf{W}^j)$ est bien une fonction de Lyapunov pour le système (2.3.2). Il reste à appliquer le théorème de LaSalle pour montrer le résultat. On a

$$\frac{d}{dt} \mathbf{H}(\mathbf{W}(t)) = \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) \mathcal{F}_i(\mathbf{W}^j(t)) + \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) (\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i)^j.$$

Chacun des deux termes étant négatif, si $\mathbf{H}(\mathbf{W}(t)) = 0$, alors

$$\sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) (\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i)^j = \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \partial_i H(\mathbf{W}^j(t)) \mathcal{F}_i(\mathbf{W}^j(t)) = 0.$$

Le second terme est nul si et seulement si $\mathbf{W}^j(t) = (R_1^*, U_1^* 0, \dots, 0)$ pour tout j . Dans ce cas on a, pour tout i , $\mathbf{K}_i \mathbf{W}_i = 0$ car \mathbf{W}_i est un vecteur constant d'où le résultat. \square

Le modèle continu

Le modèle continu admet lui aussi une version homogène. On s'intéresse ainsi au modèle (2.2.2)-(2.2.4) avec les fonctions $I(x)$, $m_i(x)$ et $F_i(x, R)$ indépendantes de $x \in \Omega$ et des conditions de bord de type Neumann : $\partial_n U_i = \partial_n R = 0$. Le système d'équations différentielles associé est alors exactement (1.1.2).

Dans un tel système, il est connu qu'un phénomène d'instabilité dû à l'ajout de diffusion, nommé instabilité de Turing [62], peut apparaître lorsque les taux de diffusion sont suffisamment différents. Dans le cadre de (2.2.2), il n'y a pas d'instabilité de Turing. En d'autres termes, si W est une solution stationnaire stable du système homogène sans diffusion (1.1.2), alors W est une solution stationnaire stable du système homogène avec diffusion. Ceci se prouve facilement en utilisant une base orthogonale de vecteurs propres de \mathbf{K} dans L_2^{N+1} puis en projetant le système sur cette base. Chaque système ainsi obtenu est du type (1.1.2) avec un terme d'ajout de mortalité dû aux valeurs propres de \mathbf{K} . Comme dans le cas discret, un résultat plus fort est valable. Si l'on connaît une fonction de Lyapunov pour le problème sans diffusion (1.1.2), alors on connaît une fonction de Lyapunov pour le problème avec diffusion (2.2.2)-(2.2.4).

Lemme 2.3.4. *Supposons qu'il existe une fonction de Lyapunov H pour le système (1.1.2) telle que, pour tout vecteur $\xi \in \mathbb{R}^N$, $\sum_{i,j} \partial_{ij}^2 H \xi_i \xi_j \geq 0$.*

Alors la fonction $\mathbf{H} : C_0^{N+1} \rightarrow \mathbb{R}$, $\mathbf{W} \mapsto \int_{\Omega} H(\mathbf{W}(t, x)) dx$ est une fonction de Lyapunov pour le système (2.2.2)-(2.2.4).

Preuve : Soit H la fonction de Lyapunov pour (1.1.2). Notons K la matrice d'opérateurs définie par

$$(KW)(t, x) := \text{diag}(A_i W_i(t, x)) = \text{diag}(\nabla_x(a_i(x) \nabla_x W_i(t, x))).$$

On a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} H(W(t, x)) &= \int_{\Omega} \nabla_W H(W(t, x)) (+\Delta W(t, x)) dx \\ &= \int_{\Omega} \nabla_W H(W(t, x)) \cdot F(W(t, x)) dx + \int_{\Omega} \nabla_W H(W(t, x)) \Delta W(t, x) dx. \end{aligned}$$

Le premier terme est négatif ou nul car H est une fonction de Lyapunov pour (1.1.2). Calculons le second terme.

$$\begin{aligned}
\int_{\Omega} \nabla_W H(W(t, x))(KW)(t, x) dx &= \sum_{i=1}^N \int_{\Omega} \partial_i H(W(t, x)) \nabla_x (a_i(x) \nabla_x W_i(t, x)) dx \\
&= - \sum_{i=1}^N \int_{\Omega} a_i(x) \nabla_x \partial_i H(W(t, x)) \nabla_x W_i(t, x) dx \\
&= - \sum_{i=1}^N \sum_{s=1}^N \int_{\Omega} a_i(x) \partial_{ij}^2 H(W(t, x)) \nabla_x W_s(t, x) \nabla_x W_i(t, x) dx \\
&= - \int_{\Omega} \sum_{i,j} a_i(x) \partial_{ij}^2 H(W(t, x)) \nabla_x W_s(t, x) \nabla_x W_i(t, x).
\end{aligned}$$

Notons $x = (x_1, \dots, x_d)$. Il vient

$$\int_{\Omega} \nabla_W H(W(t, x))(KW)(t, x) dx = - \sum_{\nu=1}^d \int_{\Omega} \sum_{i,j} \partial_{ij}^2 H(W(t, x)) \frac{\partial}{\partial x_{\nu}} W_s(t, x) \frac{\partial}{\partial x_{\nu}} W_i(t, x)$$

qui est négatif ou nul par hypothèse sur la Hessienne de H . \square

Ici encore, on en déduit un résultat de convergence globale dans le cas homogène. Pour ce faire, le théorème de LaSalle énoncé dans le chapitre 1 n'est plus suffisant ; la preuve nécessite une version de ce théorème pour des problèmes paraboliques. On peut consulter [1, 73].

Proposition 2.3.5. *Supposons que (1.1.2) vérifie les hypothèses d'un des théorèmes 1.2.4 ou 1.3.3. Alors, si $I/m_0 < R_i^*$ pour tout i , $(I/m_0, 0, \dots, 0)$ est un attracteur global de (2.3.2). Si $R_1^* < I/m_0$ et $R_i^* < R_i^*$ pour tout $i > 1$, $(R_1^*, U_1^*, 0, \dots, 0)$ est un attracteur global de (2.3.2).*

Preuve : Une fois la fonction de Lyapunov construite, la preuve est similaire à celle du cas discret. Il suffit donc de vérifier que le lemme 2.3.4 s'applique. Les fonctions de Lyapunov H intervenant dans les preuves des théorèmes 1.2.4 et 1.3.3 sont toutes séparables c'est-à-dire de la forme $H(W) = \sum_i H_i(W_i)$. Par conséquent, la Hessienne de H est une matrice diagonale. Le lemme 2.3.4 s'applique si les termes diagonaux de la Hessienne de H sont positifs ou nuls ce qui est facilement vérifié dans tous les cas. \square

2.4 Conclusion

Cette thèse est consacrée à l'étude des deux modèles généraux (2.2.1) et (2.2.2)-(2.2.3). Ces modèles sont largement inspirés des modèles de gradostat et de unstirred chemostat ayant fait l'objet d'études variées depuis plus de 20 ans. Le point original

essentiel de nos modèles est que l'hétérogénéité spatiale du milieu apparaît explicitement sur le terme de réaction et non uniquement indirectement via une répartition hétérogène de la ressource. Par ailleurs, et contrairement aux modèles de gradostat et unstirred chemostat cités dans ce chapitre, nos modèles autorisent des matrices de migration \mathbf{K}_i ou des opérateurs de diffusion A_i , généraux et *différents deux à deux*. Ceci induit des difficultés nouvelles que nous traitons dans les chapitres suivants. Comme les versions homogènes de nos modèles vérifient le principe d'exclusion compétitive, c'est bien l'hétérogénéité spatiale qui permet une éventuelle coexistence des espèces. De plus, les taux de migration (ou de diffusion) jouent un rôle primordial dans cette dynamique et celui-ci doit être décrit. La question principale de cette thèse est celle de l'influence de l'hétérogénéité spatiale et des déplacements spatiaux sur les phénomènes de coexistence.

Chapitre 3

Existence et majoration uniforme pour le modèle continu

Introduction

On s'intéresse ici à un système de N espèces U_i en compétition pour une unique ressource R dans un domaine $\Omega \subset \mathbb{R}^n$. Il s'écrit pour $t > 0$ et $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} \partial_t R(t, x) = I(x) - (m_0(x)R(t, x) + \sum_{i=1}^N f_i(R(t, x))U_i(t, x)) + A_0R(t, x) \\ \partial_t U_i(t, x) = (f_i(R(t, x)) - m_i(x))U_i(t, x) + A_iU_i(t, x), \quad i = 1, \dots, N, \end{cases} \quad (3.0.1)$$

avec des conditions initiales positives et des conditions de bord que nous précisons ultérieurement.

Les espèces sont en compétition indirectement via leur consommation de la même ressource R . Ainsi, R est la seule variable de couplage et ce système est un cas particulier de systèmes triangulaires. Il est classique que ce système conserve la positivité des solutions. Sous les bonnes conditions de bords, et en utilisant la positivité des solutions, on voit que le système vérifie l'inégalité L^1 suivante, appelée le contrôle de masse du système,

$$\partial_t \left(\|R(t, \cdot)\|_1 + \sum_{i=1}^N \|U_i(t, \cdot)\|_1 \right) \leq \|I\|_\infty - \alpha \left(\|R(t, \cdot)\|_1 + \sum_{i=1}^N \|U_i(t, \cdot)\|_1 \right), \quad (3.0.2)$$

pour un certain $\alpha > 0$. Cette relation assure que les solutions ne peuvent exploser **en norme L^1** .

Nous sommes ainsi en présence d'un système triangulaire avec contrôle de masse. Ce type de système a été étudié par Pierre et Schmitt [40, 77]. Pour des systèmes de réaction-diffusion très généraux, l'existence d'une solution classique locale en temps et

sa positivité sont assurées par des hypothèses naturelles. De plus, le temps maximal d'existence est caractérisé par l'explosion d'au moins un terme. L'existence globale nécessite une hypothèse de croissance polynomiale sur les fonctions de réaction et le contrôle a priori d'au moins un membre de la solution. Ces hypothèses sont naturellement vérifiées dans notre cas. En revanche, il est difficile de majorer les solutions uniformément en temps et en espace.

Dans le modèle correspondant en dimension finie, la relation de contrôle de masse (3.0.2) est suffisante, via l'équivalence des normes, pour en déduire que la solution de (3.0.1) est uniformément bornée sur $(0, \infty) \times \Omega$. Dans le cas du modèle de réaction-diffusion, lorsque les opérateurs A_i sont tous égaux à un même opérateur elliptique A , on obtient

$$\partial_t Z - AZ \leq I - \alpha Z$$

où $Z = R + \sum_{i=1}^N U_i$.

Le principe du maximum conclut alors à la borne uniforme de Z sur $(0, \infty) \times \Omega$ et donc à la borne uniforme de R et des U_i sur $(0, \infty) \times \Omega$.

Lorsque les opérateurs de diffusion sont différents, cette méthode ne s'applique plus et l'obtention d'une borne uniforme n'est pas évidente. Dans la littérature, il existe notamment des exemples de problèmes avec contrôle de masse dont la solution explose en norme L^∞ en temps fini [67, 77]. Dans le cas qui nous intéresse ici, du fait de la structure triangulaire particulière du système et d'une application des théorèmes de comparaison dans les équations elliptiques, nous montrons que l'explosion en temps fini n'est pas possible. Néanmoins, il n'est pas évident a priori que les solutions soient uniformément bornées en norme L^∞ indépendamment du temps. Démontrer cette majoration uniforme nécessite un usage important de la relation de contrôle de masse (3.0.2).

L'objectif de ce chapitre est de montrer que, pour un ensemble de conditions de bord et plusieurs hypothèses naturelles, le système (3.0.1) admet une unique solution dans $(0, +\infty) \times \Omega$, uniformément bornée en temps et en espace. Pour ce faire, on applique une technique d'estimation L^p élaborée dans Hollis *et al.* [40] et fondée sur le fait que $W^{\alpha,p}$ s'injecte continûment dans L^∞ lorsque p est suffisamment grand. Cette méthode utilise le formalisme des semi-groupes analytiques [38, 66] et des estimations obtenues par ladyzhenskaya *et al.* [52].

Dans une première partie, nous précisons le système et les hypothèses du modèle et nous énonçons les principaux résultats de ce chapitre : l'existence d'une unique solution classique positive globale en temps et d'une borne uniforme de cette solution en espace et en temps. Dans une deuxième partie, nous rappelons le formalisme des semi-groupes et les résultats essentiels associés. En particulier, nous donnons une caractérisation du

temps maximal d'existence. Dans une troisième partie, nous montrons comment l'application de ces résultats permet de prouver l'existence locale et l'unicité d'une solution, classique, positive et maximale. Les théorèmes de comparaison dans les équations paraboliques et la caractérisation du temps maximal d'existence induisent alors directement l'existence globale de la solution. Dans une quatrième partie, en suivant la méthode de Hollis *et al.* [40], nous démontrons le résultat principal de ce chapitre : l'existence d'une borne uniforme en temps et en espace de la solution. Dans une cinquième et dernière partie, nous revenons sur la preuve pour montrer que la borne uniforme en temps et en espace ainsi obtenue est également uniforme en la vitesse de diffusion.

3.1 Résultats principaux

Tout au long de ce chapitre, on suppose que Ω est un domaine borné et régulier de \mathbb{R}^n . On note $A_i := \operatorname{div}(a_i(x)\nabla\cdot)$ et ∂_n la dérivée normale sur $\partial\Omega$. On considère le système de réaction-diffusion

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t R(t, x) = A_0 R(t, x) + I(x) - m_0(x)R(t, x) - \sum_{i=1}^N f_i(x, R(t, x))U_i(t, x), & t > 0, \quad x \in \Omega, \\ \partial_t U_i(t, x) = A_i U_i(t, x) + (f_i(x, R(t, x)) - m_i(x))U_i(t, x), & i = 1, \dots, N, \quad t > 0, \quad x \in \Omega, \\ R(0, x) = R^0(x) \geq 0, & x \in \partial\Omega, \\ U_i(0, x) = U_i^0(x) > 0, \quad i = 1, \dots, N, & x \in \partial\Omega, \end{array} \right. \quad (3.1.1)$$

avec les conditions de bord

$$\left\{ \begin{array}{ll} a_0(x)\partial_n R(t, x) + b_0(x)R(t, x) = g(x), & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \\ a_i(x)\partial_n U_i(t, x) + b_i(x)U_i(t, x) = 0, & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \quad i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.1.2)$$

On effectue les hypothèses suivantes sur le modèle (Chapitre 2) :

- (H0) Il existe deux constantes \underline{a} et \bar{a} telles que, pour tout $x \in \Omega$, $0 < \underline{a} \leq a_i(x) \leq \bar{a}$, $\nabla(a_i) \in L^\infty$.
- (H1) Les fonctions $x \mapsto m_i(x), g(x), I(x), b_i(x) \geq 0$ et sont des fonctions C^1 .
- (H2) Si $g \equiv 0$ alors $I \neq 0$.
- (H3) L'ensemble $\Gamma_1 = \{x \in \partial\Omega, b_i(x) = 0\}$ est indépendant de i .
 $\partial\Omega = \Gamma_1 \cup \Gamma_2$ avec $\Gamma_1 \cap \Gamma_2 = \emptyset$ et $g \equiv 0$ sur Γ_2 .
- (H4) (i) Si $\Gamma_1 = \partial\Omega$, alors $g \equiv 0$ et, pour tout i , $m_i > 0$ sur $\bar{\Omega}$.
(ii) Si $\Gamma_1 \neq \partial\Omega$ et $\Gamma_1 \neq \emptyset$, alors $\frac{b_0}{b_i}$ est borné sur $\bar{\Gamma}_1$.
- (H5) Les fonctions de consommation $f_i(x, R)$ sont positives, globalement lipschitziennes en R , C^1 en x et vérifient $f_i(\cdot, 0) \equiv 0$.
- (H6) $R^0, U_i^0 \in L^\infty$.

L'hypothèse (H0) assure que l'opérateur de diffusion $-A_i$ est uniformément elliptique. L'hypothèse (H2) assure qu'il y a toujours une entrée de ressource dans le milieu, soit directement dans Ω via la fonction I , soit sur le bord via la fonction g . Les hypothèses (H3) et (H4) assure qu'il y a un terme de sortie du domaine, soit via la condition sur le bord, soit via la mortalité m_i . Ceci assure que l'opérateur $m_i - A_i$ est accréatif pour tout i . L'hypothèse (H3) assure de plus que les conditions de bords sont similaires pour toutes les espèces et pour la ressource, ce qui permet d'obtenir les estimations de la partie 3.4. L'hypothèse de régularité (H1) assure que les solutions sont classiques et l'hypothèse de régularité des fonctions de consommation est habituelle et certifie l'existence d'une unique solution qui est classique.

REMARQUE 3.1.1. *Par solution classique sur $(0, T) \times \Omega$, on entend une solution*

$$(R, U_1, \dots, U_N) \in C^{1,2}((0, T) \times \Omega) \times \dots \times C^{1,2}((0, T) \times \Omega).$$

Nous montrons dans ce chapitre que, sous les hypothèses (H0)-(H6), le système (3.1.1)-(3.1.2) admet une unique solution (classique), positive et uniformément bornée sur $(0, +\infty) \times \Omega$. Plus précisément, on a les deux théorèmes suivants.

Théorème 3.1.1. *Sous les hypothèses (H0)-(H6), le système (3.1.1)-(3.1.2) admet une unique solution classique strictement positive $\mathbf{W}(t, x) = (R(t, x), U_1(t, x), \dots, U_N(t, x))$ définie pour tout $t \in (0, +\infty)$.*

Ce théorème découle de techniques classiques sur les systèmes paraboliques. Sa preuve est donnée dans la partie 3.3.

Théorème 3.1.2. *Sous les hypothèses et notations du théorème 3.1.1, il existe $M > 0$ indépendant de t tel que, pour tout $t \in [0, +\infty)$, on a*

$$\|R(t, \cdot)\|_\infty + \sum_{i=1}^N \|U_i(t, \cdot)\|_\infty \leq M.$$

Ce théorème est plus difficile. Sa preuve repose sur une technique d'estimation L^p successive et est donnée à l'aide d'une série de lemmes dans la partie 3.4.

3.2 Formulation du problème à l'aide des semi-groupes

Pour tout $p \in (1, +\infty)$ et $i \in \{0, \dots, N\}$, on définit l'opérateur $\mathcal{A}_{i,p}$ sur L^p par

$$\mathcal{A}_{i,p}w(x) = \operatorname{div}(a_i(x)\nabla w)(x) - m_i(x)w(x), \quad \text{pour } w \in \mathcal{D}(\mathcal{A}_{i,p}) \text{ et} \quad (3.2.1)$$

$$\mathcal{D}(\mathcal{A}_{i,p}) = \{w \in W^{2,p}(\Omega) \text{ tel que } a_i\partial_n w(x) + b_i(x)w(x) = 0 \text{ sur } \partial\Omega\}.$$

D'après l'hypothèse (H0), il est bien connu [66] que $\mathcal{A}_{i,p}$ génère un semi-groupe compact analytique $\mathcal{J}_{i,p} = \{\mathcal{J}_{i,p}(t), t \geq 0\}$ d'opérateurs linéaires bornés sur L^p . D'après les hypothèses (H1) et (H4(i)), il existe une constante $\mu_i > 0$ telle que

$$\|\mathcal{J}_{i,p}(t)w\|_p \leq e^{-\mu_i t} \|w\|_p, \quad \text{pour } t \geq 0, \text{ et } w \in L^p. \quad (3.2.2)$$

Pour tout $\alpha > 0$, l'opérateur $B_{i,p}^{-\alpha} := (-\mathcal{A}_{i,p})^{-\alpha}$ existe et est un opérateur linéaire injectif et borné de L^p [66]. Pour $\alpha > 0$, on définit $B_{i,p}^\alpha = (B_{i,p}^{-\alpha})^{-1}$. Les propriétés de $B_{i,p}^\alpha$ sont résumées dans le lemme suivant, démontré par Henry [38].

Lemme 3.2.1. *Soit $\alpha > 0$, alors $\mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha)$ est un espace de Banach lorsqu'on le munit de la norme de graphe $\|w\|_\alpha = \|B_{i,p}^\alpha w\|_p$. Si $\alpha > \beta \geq 0$, alors on a l'injection compacte $\mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha) \subset \mathcal{D}(B_{i,p}^\beta)$ où $B_{i,p}^0 := L^p$. De plus, si $\alpha > \frac{n}{2p}$, alors $\mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha) \subset L^\infty$ et $\|w\|_\infty \leq M_{\alpha,p} \|B_{i,p}^\alpha w\|_p$ pour tout $w \in \mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha)$.*

Le semi-groupe $\mathcal{J}_{i,p}$ et l'opérateur $B_{i,p}$ satisfont la propriété suivante.

Lemme 3.2.2. (Pazy [66])

Soit $\mathcal{J}_{i,p}$ et $B_{i,p}^\alpha$ comme précédemment. Alors, pour tout $t > 0$ et $w \in L^p$,

- (i) $\mathcal{J}_{i,p}(t) : L^p \rightarrow \mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha)$,
- (ii) $\|B_{i,p}^\alpha \mathcal{J}_{i,p}(t)w\|_p \leq C_{\alpha,p} t^{-\alpha} e^{-\mu t} \|w\|_p$,
- (iii) $\forall w \in \mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha), \mathcal{J}_{i,p}(t)B_{i,p}^\alpha w = B_{i,p}^\alpha \mathcal{J}_{i,p}(t)w$.

Suivant Hollis *et al.* [40], reformulons le système (3.1.1)-(3.1.2) à l'aide de la formule de Duhamel. Pour simplifier les écritures, lorsque $f : (0, T) \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ avec $0 \leq T \leq +\infty$, on note, pour tout $t \in (0, T)$, $f(t, \cdot) := f(t) : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ la fonction définie par : $\forall x \in \Omega$, $f(t, \cdot)(x) = f(t)(x) = f(t, x)$.

Lorsque la condition de bord sur la ressource n'est pas homogène (dans notre cas lorsque $g \neq 0$), nous sommes amenés à effectuer un travail préliminaire avant de donner la formulation en termes de semi-groupes. Ainsi, soit z_0 solution de

$$(A_0 - m_0)z_0 = 0, \text{ sur } \Omega, \quad a_0\partial_n z_0 + b_0 z_0 = g, \text{ sur } \partial\Omega \quad (3.2.3)$$

avec $z_0 = 0$ si $g = 0$. Par la formule de Duhamel [66], si $\mathbf{W} = (R, U_1, \dots, U_N)$ est une solution dans $(L^p)^{N+1}$ du système

$$\begin{cases} R(t) = \mathcal{J}_{0,p}(t)(R^0 - z_0) + z_0 + \int_0^t \mathcal{J}_{0,p}(t-s) \left(I - \sum_{i=1}^N f_i(R(s))U_i(s) \right) ds, \\ U_i(t) = \mathcal{J}_{i,p}(t)(U_i^0) + \int_0^t \mathcal{J}_{i,p}(t-s) (f_i(R(s))U_i(s)) ds, \text{ pour } i = 1, \dots, N, \end{cases} \quad (3.2.4)$$

alors \mathbf{W} est solution de (3.1.1)-(3.1.2). Les solutions de (3.1.1)-(3.1.2) sont appelées “mild-solutions”. C’est cette expression intégrale des solutions qui permet d’appliquer des estimations successives pour montrer les différents résultats.

En reprenant les techniques utilisées dans Henry [38] et dans Hollis *et al.* [40], on peut montrer le résultat suivant.

Proposition 3.2.3. *Sous les hypothèses (H0)-(H6), le système (3.1.1)-(3.1.2) a une unique solution (classique) \mathbf{W} strictement positive et définie sur $(0, T^*) \times \Omega$. Cette solution est maximale dans le sens où si $T^* < +\infty$, alors*

$$\lim_{t \rightarrow T^*} \left(\|R(t, \cdot)\|_\infty + \sum_{i=1}^N \|U_i(t, \cdot)\|_\infty \right) = +\infty.$$

Nous renvoyons le lecteur à Hollis *et al.* [40] et aux références citées dans cet article pour la preuve.

3.3 Preuve de l’existence globale des solutions

D’après la proposition 3.2.3, pour démontrer le théorème 3.1.1, il suffit de montrer que les différentes composantes sont majorées par une fonction continue $N_i(t)$ définie sur $[0, \infty)$. La positivité des solutions et le principe de comparaison dans les équations paraboliques nous donnent immédiatement la majoration suivante portant sur la ressource R .

Lemme 3.3.1. *Soit $d > 0$. On suppose que les hypothèses (H0)-(H6) sont vérifiées. On note $\mathbf{W}(t) = (R(t), U_1(t), \dots, U_N(t))$ la solution classique et positive de (3.1.1)-(3.1.2) sur $(0, T^*) \times \Omega$ définie dans la proposition 3.2.3. Alors, il existe M_0 indépendante de t telle que, pour tout $t \in [0, T^*)$, on a*

$$\|R(t)\|_\infty \leq M_0.$$

Preuve : D’après la positivité des U_i , on a, pour tout $t \in (0, T^*)$,

$$\partial_t R - (A_0 - m_0)R \leq I \text{ sur } \Omega, \quad \partial_n R + b_0 R = g \text{ sur } \partial\Omega.$$

D'après le principe de comparaison dans les équations paraboliques [81], on a

$$R(t, x) \leq S(t, x)$$

où S est l'unique solution du système

$$\begin{cases} \partial_t S - (A_0 - m_0)S = I & \text{sur } (0, T^*) \times \Omega, \\ \partial_n S + b_0 S = g & \text{sur } (0, T^*) \times \partial\Omega, \\ S(0, \cdot) = R^0(\cdot) & \text{sur } \Omega. \end{cases} \quad (3.3.1)$$

Il est bien connu que S est continue, définie en tout temps et tend uniformément vers l'unique solution S^* du problème stationnaire associé à (3.3.1). En particulier, $\|S(t, \cdot)\|_\infty \leq M_0$ pour une certaine constante M_0 indépendante de t , ce qui prouve le lemme. \square

Pour démontrer le théorème 3.1.1, il suffit donc de montrer que les $U_i(t)$ sont majorées uniformément par une fonction continue bornée en temps fini.

Preuve du théorème 3.1.1. D'après l'hypothèse (H5) et la positivité de U_i , on a, pour tout $i = 1, \dots, N$ et pour tout temps $t \in (0, T^*)$, la majoration

$$\partial_t U_i - (A_i - m_i)U_i = f_i(R)U_i \leq M_i U_i$$

où $M_i = \sup_{x \in \Omega} \sup_{0 \leq R(x) \leq M_0} f_i(x, R(x))$. D'après le principe de comparaison dans les équations paraboliques, il vient alors

$$U_i(t, x) \leq \tilde{U}_i(t, x)$$

où \tilde{U}_i est la solution du système

$$\begin{cases} \partial_t \tilde{U}_i - (A_i - m_i)\tilde{U}_i = M_i \tilde{U}_i & \text{sur } (0, T^*) \times \Omega, \\ \partial_n \tilde{U}_i + b_i \tilde{U}_i = 0 & \text{sur } (0, T^*) \times \partial\Omega, \\ \tilde{U}_i(0, \cdot) = U_i^0(\cdot) & \text{sur } \Omega. \end{cases} \quad (3.3.2)$$

Soit $\tilde{\mathcal{J}}_i$ le semi-groupe analytique compact linéaire engendré par $A_i - m_i + M_i$. Notons $\omega_i = M_i - \mu_i$ (ω_i est éventuellement positif). Alors, pour tout $p \in (1, +\infty)$ et pour tout $w \in L^p$, on a pour tout $t \geq 0$, l'estimation

$$\|\tilde{\mathcal{J}}_i(t)w\|_p \leq e^{t\omega_i} \|w\|_p.$$

Choisissons $\alpha > 0$ et $p > 1$ tels que $\alpha > n/(2p)$. D'après les lemmes 3.2.1 et 3.2.2, si $w \in L^\infty$, on a

$$\|\tilde{\mathcal{J}}_i(t)w\|_\infty \leq C_{\alpha,p} t^{-\alpha} e^{\omega_i t} \|w\|_\infty.$$

Maintenant, comme \tilde{U}_i vérifie

$$\tilde{U}_i(t) = \tilde{\mathcal{J}}_i(t)U_i^0,$$

on a, pour tout $t > 0$,

$$\|\tilde{U}_i(t)\|_\infty \leq C_{\alpha,p} t^{-\alpha} e^{\omega_i t} \|U_i^0\|_\infty.$$

Soit maintenant $t_1 \in (0, T^*)$, alors pour tout $t \geq t_1$,

$$\|\tilde{U}_i(t)\|_\infty \leq \max_{t_1 \leq s \leq t} C_{\alpha,p} t^{-\alpha} e^{\omega_i t} \|U_i^0\|_\infty := \tilde{N}_i(t).$$

Cette fonction $\tilde{N}_i(t)$ est continue et bornée pour tout temps $t \geq t_1$. Définissons enfin, $N_i(t) = \max(\|U_i\|_{\infty, (0, t_1) \times \Omega}, \tilde{N}_i(t))$. $N_i(t)$ est bornée et continue et on a $\|U_i(t, \cdot)\|_\infty \leq N_i(t)$. L'application du lemme 3.2.3 termine la preuve. \square

REMARQUE 3.3.1. Pour démontrer l'existence globale en temps, nous avons utilisé de manière essentielle la structure particulière du système, à savoir que seule R est couplée avec les espèces U_i . Cette structure est un cas particulier de systèmes à structure triangulaire pour lesquels de nombreux résultats de ce type peuvent être énoncés ; voir la thèse de Schmitt [77]. Nous avons également utilisé de façon essentielle l'hypothèse (H5) sur les fonctions de consommation et le fait que les $i^{\text{ème}}$ termes de réaction sont linéaires en la $i^{\text{ème}}$ variable. Cette hypothèse est naturellement vérifiée pour les types classiques de fonctions de consommation qui nous intéressent [80]. Cependant, la méthode exposée dans Hollis et al. [40] est valable dans un cadre beaucoup plus général de fonctions de réaction mais nécessite, dès cette étape, l'utilisation d'une hypothèse de type contrôle de masse, c'est-à-dire de la structure L^1 du système.

REMARQUE 3.3.2. Cette démonstration donne, en outre, une condition suffisante pour que l'espèce i disparaisse (c'est-à-dire $U_i(t)$ tend vers 0 lorsque t tend vers $+\infty$). En effet, si $\|f_i(S)\|_\infty < \mu_i$, alors $\omega_i < 0$ et il s'ensuit que $\tilde{U}_i(t)$ tend uniformément vers 0 lorsque t tend vers l'infini et donc $U_i(t)$ également. Ceci est à mettre en parallèle avec le cas du chemostat homogène (sans structuration spatiale, Chapitre 1) où, si $R_i^ > S^*$ (ce qui se lit également $f_i(S^*) < m_i$), alors U_i tend vers 0.*

Ces résultats n'ont pas du tout utilisé la relation de contrôle de masse (3.0.2). C'est la structure particulière du système et l'hypothèse sur la forme des fonctions de réaction qui nous ont permis de prouver l'existence globale d'une solution.

Il n'est pas évident que l'on ait une borne uniforme sur $U_i(t)$ pour tout temps $t \geq 0$. Comme dans le cas de la dimension finie ou dans le cas d'opérateurs de diffusion identiques, c'est la relation de conservation de masse qui nous permet d'obtenir une borne uniforme en temps sur les solutions. Insistons sur le fait que cette relation n'implique, dans un premier temps, qu'une majoration uniforme en temps de la norme L^1 des solutions, et non¹ une majoration L^∞ . Dans le cadre de notre système, comme la ressource est la seule variable couplée aux autres et est uniformément bornée sur $(0, +\infty) \times \Omega$, cette conservation L^1 implique bien la majoration L^∞ uniforme en temps énoncée dans le théorème 3.1.2.

1. Des contre-exemples peuvent être exhibés pour des diffusions très inégales ; voir la thèse de Schmitt [77] pour une étude approfondie de ces phénomènes.

3.4 Preuve de la borne uniforme des solutions

Par la suite, nous notons (R, U_1, \dots, U_N) l'unique solution globale en temps du problème (3.1.1)-(3.1.2). Dans le but de s'affranchir des entrées I et g , principalement pour éviter les difficultés techniques inhérentes aux conditions de bord non homogènes, on pose $r = S - R$ où S est la solution du système avec tous les U_i égaux à 0 (voir la preuve du lemme 3.3.1). On a vu que $0 \leq R \leq S$ et donc $0 \leq r \leq S$. Il est aisé de remarquer que (r, U_1, \dots, U_N) est l'unique solution positive du système

$$\begin{cases} \partial_t r(t, x) = (A_0 - m_0(x))r(t, x) + \sum_{i=1}^N f_i(S(t, x) - r(t, x))U_i(t, x), & t > 0, \quad x \in \Omega, \\ \partial_t U_i(t, x) = (A_i - m_i(x))U_i(t, x) + f_i(S(t, x) - r(t, x))U_i(t, x), \quad i = 1, \dots, N, & t > 0, \quad x \in \Omega, \\ r(0, x) = 0, & x \in \partial\Omega, \\ U_i(0, x) = U_i^0(x) > 0, \quad i = 1, \dots, N, & x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (3.4.1)$$

avec les conditions de bord

$$\begin{cases} a_0(x)\partial_n r(t, x) + b_0(x)r(t, x) = 0, & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \\ a_i(x)\partial_n U_i(t, x) + b_i(x)U_i(t, x) = 0, & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (3.4.2)$$

Suivant Hollis *et al.* [40], nous effectuons la preuve sous la forme d'une suite de lemmes. Pour tout $0 \leq \tau < T < +\infty$, on note $Q_{\tau, T} = (\tau, T) \times \Omega$ et, pour $q \in [1, \infty)$, on note $L^q(Q_{\tau, T})$ l'espace des fonctions mesurables $\phi : Q_{\tau, T} \rightarrow \mathbb{R}$ muni de la norme

$$\|\phi\|_{q, \tau, T} = \left(\int_{\tau}^T \|\phi(s, \cdot)\|_q^q ds \right)^{\frac{1}{q}}.$$

Soit $\theta \in L^q(Q_{\tau, T})$ et $\phi_i : Q_{\tau, T} \rightarrow \mathbb{R}$ la solution de l'équation duale

$$\partial_t \phi_i + (A_i - m_i)\phi_i = -\theta, \quad \text{sur } Q_{\tau, T}, \quad \partial_n \phi_i + b_i \phi_i = 0 \quad \text{sur } (\tau, T) \times \partial\Omega, \quad \phi_i = 0 \quad \text{sur } \{T\} \times \Omega. \quad (3.4.3)$$

En effectuant le changement de variables $\bar{\phi}_i(t, x) = \phi_i(T - t, x)$, on voit que ϕ_i est bien définie. Par le principe du maximum, si $\theta \geq 0$, alors $\phi_i \geq 0$ et donc $\partial_n \phi_i \leq 0$.

Le lemme suivant est démontré dans Hollis *et al.* ([40]; lemmes 2 et 3), et est fondé sur des estimations de Ladyzhenskaja *et al.* [52].

Lemme 3.4.1. *Soit $q \in (1, \infty)$, $0 \leq \tau < T$, $\theta \in L^q(Q_{\tau, T})$ et ϕ_i solution de (3.4.3). Alors il existe une constante $C(q, T - \tau)$ indépendante de θ telle que*

$$\|\phi_i(\tau, \cdot)\|_q + \|\phi_i\|_{q, \tau, T} + \|A_i \phi\|_{q, \tau, T} \leq C(q, T - \tau) \|\theta\|_{q, \tau, T}. \quad (3.4.4)$$

De plus, il existe $\bar{C}(q)$ tel que $C(q, T - \tau) \leq \bar{C}(q)$.

REMARQUE 3.4.1. *L'énoncé donné ici est un peu différent de celui effectué dans [40]. Nous donnons une estimation pour l'opérateur $A_i := \text{div}(a_i \nabla \cdot)$ plutôt que pour l'opérateur Δ . Ceci ne modifie en rien la preuve qui utilise essentiellement que le semi-groupe $\mathcal{J}_{i, q}$ est contractant.*

L'estimation suivante relie ϕ_i et θ aux solutions (r, U_1, \dots, U_N) . Les conditions de bord qui nous intéressent étant différentes de celles examinées dans Hollis *et al.* [40] et la structure de nos équations plus simple que le cadre général de ce même article, nous donnons sa preuve complète.

Lemme 3.4.2. *Supposons les hypothèses (H0)-(H6) vérifiées. Soit $0 \leq \tau < T < +\infty$ et q, θ et ϕ_i comme dans le lemme 3.4.1, avec $\theta \geq 0$. Alors, pour tout $i = 1, \dots, N$, il existe $E_i(\tau, T)$ et $P_i(q)$ telles que*

$$(i) \int_{Q_{\tau, T}} U_i \theta = \int_{Q_{\tau, T}} f_i(R) U_i \phi_i + \int_{\Omega} \phi(\tau, \cdot) U_i(\tau, \cdot),$$

$$(ii) - \int_{Q_{\tau, T}} r \theta \leq - \int_{Q_{\tau, T}} f_i(R) U_i \phi_i - \int_{\Omega} \phi_i(\tau, \cdot) R(\tau, \cdot) + E_i(\tau, T),$$

$$(iii) E_i(\tau, T) \leq P_i(q) M_0 (T - \tau)^{\frac{1}{p}} \|\theta\|_{q, \tau, T},$$

où M_0 est comme dans le lemme 3.3.1 et $1/p + 1/q = 1$.

Preuve : Calculons $\int_{Q_{\tau, T}} \phi_i \partial_t U_i$ de deux manières différentes.

On a, comme les conditions de bord de U_i et de ϕ_i sont les mêmes,

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \phi_i \partial_t U_i &= \int_{\Omega} \phi_i (A_i - m_i) U_i + \int_{\Omega} f_i(R) U_i \\ &= \int_{\Omega} (A_i - m_i) \phi_i U_i + \int_{\Omega} f_i(R) U_i, \end{aligned} \tag{3.4.5}$$

d'où

$$\int_{Q_{\tau, T}} \phi_i \partial_t U_i = \int_{Q_{\tau, T}} (A_i - m_i) \phi_i U_i + \int_{Q_{\tau, T}} f_i(R) U_i. \tag{3.4.6}$$

Par ailleurs, pour $0 \leq \tau < T$ et en utilisant le fait que $\phi(T, \cdot) = 0$, on a

$$\begin{aligned} \int_{\tau}^T \phi_i \partial_t U_i &= -\phi_i(\tau, \cdot) U_i(\tau, \cdot) - \int_{\tau}^T U_i \partial_t \phi_i \\ &= -\phi_i(\tau, \cdot) U_i(\tau, \cdot) + \int_{\tau}^T U_i (A_i - m_i) \phi_i + \int_{\tau}^T U_i \theta. \end{aligned} \tag{3.4.7}$$

En intégrant cette relation sur Ω et en utilisant (3.4.6), on en déduit

$$\int_{\tau}^T U_i \theta = \int_{\Omega} \phi_i(\tau, \cdot) U_i(\tau, \cdot) + \int_{Q_{\tau, T}} f_i(R) U_i \tag{3.4.8}$$

ce qui montre le point (i).

Les démonstrations de (ii) et (iii) sont plus délicates. On procède comme ci-dessus en intégrant $\phi_i \partial_t r$ sur $Q_{\tau, T}$ de deux manières différentes. D'une part, en intégrant d'abord

sur Ω on obtient

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \phi_i \partial_t r &= \int_{\Omega} \phi_i (A_0 - m_0) r + \sum_{j=1}^N f_j (S - r) U_j \phi_i \\ &\geq \int_{\Omega} r A_0 \phi_i + \int_{\Omega} f_i (S - r) U_i \phi_i - \int_{\Omega} m_0 r \phi_i + \mathcal{I}_i(t), \end{aligned} \quad (3.4.9)$$

où $I_i(t) = \int_{\partial\Omega} (\phi_i \partial_n r - r \partial_n \phi_i)$.

D'où la première relation

$$\int_{Q_{\tau,T}} \phi_i \partial_t r \geq \int_{Q_{\tau,T}} r A_0 \phi_i + \int_{Q_{\tau,T}} f_i (S - r) U_i \phi_i - \int_{Q_{\tau,T}} m_0 r \phi_i + \int_{\tau}^T \mathcal{I}_i(t). \quad (3.4.10)$$

D'autre part, en intégrant d'abord sur (τ, T) , on obtient

$$\int_{\tau}^T \phi_i \partial_t r = -\phi_i(\tau, \cdot) r(\tau, \cdot) + \int_{\tau}^T \theta r + \int_{\tau}^T r A_i \phi_i - \int_{\tau}^T m_i r \phi_i. \quad (3.4.11)$$

En intégrant la relation précédente sur Ω , en intervertissant l'ordre des intégrations et en utilisant (3.4.10), il vient

$$-\int_{Q_{\tau,T}} r \theta \leq -\int_{\Omega} \phi_i(\tau, \cdot) r(\tau, \cdot) - \int_{Q_{\tau,T}} f_i (S - r) U_i \phi_i + E_i(\tau, T) \quad (3.4.12)$$

où $E_i(\tau, T) = \int_{Q_{\tau,T}} r A_i \phi_i + \int_{Q_{\tau,T}} (m_0 - m_i) r \phi_i - \int_{Q_{\tau,T}} r A_0 \phi_i - \int_{\tau}^T \mathcal{I}_i(t)$.

Il reste à montrer (iii). Nous minorons les différents termes intervenant dans E_i par $\int_{Q_{\tau,T}} |\phi_i|$ et $\int_{Q_{\tau,T}} |A_i \phi_i|$. Après avoir utilisé l'inégalité de Hölder, nous concluons en utilisant le lemme 3.4.1.

Les deux premiers termes sont simples à estimer :

$$\int_{Q_{\tau,T}} (m_i - m_0) r \phi_i \leq M \|m_0 - m_i\|_{\infty} \int_{Q_{\tau,T}} \phi_i, \quad (3.4.13)$$

et

$$\int_{Q_{\tau,T}} r A_i \phi_i \leq M \int_{Q_{\tau,T}} |A_i \phi_i|. \quad (3.4.14)$$

Pour $-\int_{Q_{\tau,T}} r A_0 \phi_i$, on remarque que $A_0 \phi_i = \operatorname{div}(a_i \frac{a_0}{a_i} \nabla \phi_i)$. Il vient donc

$$\begin{aligned} -\int_{Q_{\tau,T}} r A_0 \phi_i &= -\int_{Q_{\tau,T}} r \frac{a_0}{a_i} A_i \phi_i - \int_{Q_{\tau,T}} r a_i \nabla \left(\frac{a_0}{a_i} \right) \nabla \phi_i \\ &\leq M \left\| \frac{a_0}{a_i} \right\|_{\infty} \int_{Q_{\tau,T}} |A_i \phi_i| + \|r \nabla \left(\frac{a_0}{a_i} \right)\|_{p,\tau,T} \|a_i \nabla \phi_i\|_{q,\tau,T}. \end{aligned} \quad (3.4.15)$$

Par l'inégalité de Poincaré, on a, pour une certaine constante C ,

$$\|a_i \nabla \phi\|_q \leq C \|\nabla(a_i \nabla \phi) - m_i \phi\|_q,$$

d'où

$$\|r \nabla \left(\frac{a_0}{a_i} \right)\|_{p,\tau,T} \|a_i \nabla \phi\|_{q,\tau,T} \leq C(T - \tau)^{1/p} \|r\|_\infty \|\nabla \left(\frac{a_0}{a_i} \right)\|_p (\|A_i \phi_i\| + \|m_i\|_\infty \|\phi_i\|_{q,\tau,T}).$$

Par conséquent, on peut trouver une constante K telle que,

$$- \int_{Q_{\tau,T}} r A_0 \phi_i \leq K(T - \tau)^{1/p} (\|A_i \phi_i\|_{q,\tau,T} + \|\phi_i\|_{q,\tau,T}). \quad (3.4.16)$$

Enfin, par les hypothèses (H3) et (H4) et en utilisant le fait que $\partial_n \phi_i \leq 0$ sur $\partial\Omega$, on obtient

$$\begin{aligned} -\mathcal{I}_i(t) &= - \int_{\partial\Omega} (\phi_i \partial_n r - r \partial_n \phi_i) \\ &= - \int_{\Gamma_1} r \left(\frac{b_0}{b_i} - 1 \right) \partial_n \phi_i \\ &\leq M \left\| \frac{b_0}{b_i} - 1 \right\|_\infty \int_{\Gamma_1} -\partial_n \phi_i \\ &\leq M \left\| \frac{b_0}{b_i} - 1 \right\|_\infty \int_{\Omega} |A_i \phi_i|, \end{aligned}$$

d'où

$$- \int_{\tau}^T \mathcal{I}_i(t) \leq M \left\| \frac{b_0}{b_i} - 1 \right\|_\infty \int_{Q_{\tau,T}} |A_i \phi_i|. \quad (3.4.17)$$

D'après l'inégalité de Hölder, pour tout $w \in L^q(Q_{\tau,T})$, on a $\int_{Q_{\tau,T}} |w| \leq (T - \tau)^{1/p} |\Omega|^{1/p} \|w\|_{q,\tau,T}$. Ainsi, en combinant les équations (3.4.13)-(3.4.17), on obtient la majoration

$$E(\tau, T) \leq M(T - \tau)^{1/p} |\Omega|^{1/p} (K_i^1 \|\phi_i\|_{q,\tau,T} + K_i^2 \|A_i \phi_i\|_{q,\tau,T} \|_{q,\tau,T}),$$

avec K_i^1 et K_i^2 positifs et indépendants de t , ϕ_i , θ et M . Le lemme 3.4.1 implique alors l'existence d'une constante $P_i(q)$ telle que

$$E(\tau, T) \leq \overline{C}(q)(T - \tau)^{1/p} P_i(q) \|\theta\|_{q,\tau,T}$$

ce qui termine la preuve du lemme. □

Ces lemmes et la relation de conservation (3.0.2) permettent d'en déduire l'estimation cruciale suivante.

Lemme 3.4.3. *Soit $0 \leq \tau < T$, $p \in (1, \infty)$ et q le conjugué de p . Alors, $U_i \in L^p(Q_{\tau,T})$ et, pour tout $i = 1, \dots, N$, on a l'estimation*

$$\int_{\tau}^T \|U_i(t, \cdot)\|_p^p dt \leq K_p^p \left(\|U_i(\tau, \cdot)\|_p + (T - \tau)^{\frac{1}{p}} \right)^p, \quad (3.4.18)$$

pour une certaine constante $K_p > 0$ indépendante de t .

Preuve : D'après le lemme 3.4.2, on a, pour tout $i \in \{1, \dots, N\}$, $\theta \in L^q(Q_{\tau,T})$, $\theta \geq 0$

$$\int_{Q_{\tau,T}} U_i \theta - \int_{Q_{\tau,T}} r \theta \leq (-1) \int_{Q_{\tau,T}} f_i(S-r) U_i \phi_i + \int_{\Omega} \phi_i(\tau, \cdot) (U_i(\tau, \cdot) - r(\tau, \cdot)) + E_i(\tau, T). \quad (3.4.19)$$

Comme $-1 \leq 0$ et $0 \leq r \leq S \leq M$, on en déduit

$$\int_{Q_{\tau,T}} U_i \theta \leq \int_{\Omega} \phi(\tau, \cdot) U_i(\tau, \cdot) + E_i(\tau, T) + M \int_{Q_{\tau,T}} \theta. \quad (3.4.20)$$

En appliquant l'inégalité de Hölder, on obtient

$$\int_{Q_{\tau,T}} U_i \theta \leq \|\phi(\tau, \cdot)\|_q \|U_i(\tau, \cdot)\|_p + E_i(\tau, T) + M |\Omega|^{1/p} (T - \tau)^{1/p} \|\theta\|_{q,\tau,T}. \quad (3.4.21)$$

D'après le lemme 3.4.1 et l'estimation (iii) du lemme 3.4.2, on en déduit une constante K_p telle que

$$\int_{Q_{\tau,T}} U_i \theta \leq K_p \left(\|U_i(\tau, \cdot)\|_q + (T - \tau)^{1/p} \right) \|\theta\|_{q,\tau,T}.$$

Ceci étant vrai pour tout $\theta \in L^q(Q_{\tau,T})$, $\theta \geq 0$, on a, par dualité, $U_i \in L^p(Q_{\tau,T})$ et

$$\|U_i\|_{p,\tau,T} \leq K_p \left(\|U_i(\tau, \cdot)\|_q + (T - \tau)^{1/p} \right)$$

ce qui termine la preuve. □

Une fois l'estimation primordiale du lemme 3.4.3 établie, on peut montrer le lemme final suivant ([40]; Lemme 7) qui nous assure d'un contrôle de la norme L^p des solutions sur des intervalles de temps $[t_k, t_{k+1}]$ couvrant \mathbb{R}^+ .

Lemme 3.4.4. *Soit $i \in \{1, \dots, N\}$ fixé. Pour tout $p \in (1, \infty)$, il existe des constantes $\Lambda_0(p)$ et $\Lambda_1(p)$ et une suite $\{t_k\}_0^\infty$ dans $[0, \infty)$ vérifiant $t_0 = 0$ telles que, pour tout $k \geq 0$,*

- $1 \leq t_{k+1} - t_k \leq \Lambda_0(p)$,
- $\|U_i(t_k, \cdot)\|_p \leq K_p + 1$,
- $\int_{t_k}^{t_{k+1}} \|U_i(t, \cdot)\|_p^p dt \leq \Lambda_1(p)$,

où K_p est comme dans le lemme 3.4.3.

Preuve : La preuve est exactement la même que dans [40]. Nous donnons les idées principales. Commençons par prendre $K_p > \max(1, \|U_i(\tau, \cdot)\|_p)$. Soit $\tau \geq 0$. Par l'estimation cruciale du lemme 3.4.3, on a un contrôle de $\|U_i\|_{p,\tau,S}$ en fonction de $\|U_i(\tau, \cdot)\|_q$ pour tout S . Par conséquent, $\|U_i(\cdot, t)\|_q$ ne peut exploser en tout temps $t \in (\tau, \tau + S)$. Si l'on choisit $S = K_p^p(K_p + 2)^p$, on voit qu'il existe $t^* \in (\tau, \tau + S)$ tel que

$$\|U_i(\cdot, \tau)\|_q < K_p + 1 \Rightarrow \|U_i(\cdot, t^*)\|_q < K_p + 1.$$

On construit alors la suite t_k par récurrence, en prenant $t_0 = 0$ et en définissant t_{k+1} comme le plus grand temps dans $t \in (t_k, t_k + 2S)$ tel que $\|U_i(\cdot, t)\|_q \leq K_p + 1$. On s'assure alors que l'intervalle (t_k, t_{k+1}) ne peut exploser. De plus, il est de taille au moins $t_{k+1} - t_k \leq S \leq 1$ sinon, par l'argument précédent, on peut trouver un temps $t^* \in (t_{k+1}, t_{k+1} + S)$ vérifiant $\|U_i(\cdot, t^*)\|_q < K_p + 1$ ce qui contredit la définition de t_{k+1} . \square

Munis de cette conservation L^p plutôt que L^1 , la formulation sous forme de semi-groupes nous permet de prouver le théorème 3.1.2.

Preuve du théorème 3.1.2. Soit $\alpha \in (0, 1)$ et $p \in (1, \infty)$ tels que $\alpha > d/(2p)$ et q l'adjoint de p vérifiant $\alpha q < 1$. Alors, $\mathcal{D}(B_{i,p}^\alpha)$ s'injecte continûment dans L^∞ . Ainsi, pour montrer la borne uniforme de $\|U_i(t, \cdot)\|_\infty$ sur $[0, \infty)$, il suffit de montrer que

$$\sup_{t \geq 0} (\|B_{2,p}^\alpha U_i(t, \cdot)\|_p) < +\infty. \quad (3.4.22)$$

Soit $\{t_k\}_0^\infty$ la suite construite dans le lemme 3.4.4, alors on a, pour $k \geq 2$ et $t \in [t_{k-1}, t_k]$,

$$B_{2,p}^\alpha U_i(t) = B_{2,p}^\alpha \mathcal{J}_{i,p}(t - t_{k-1})U_i(t_{k-1}) + \int_{t_{k-1}}^t B_{i,p}^\alpha \mathcal{J}_{i,p}(t - s)f_i(R(s))U_i(s)ds. \quad (3.4.23)$$

D'après le lemme 3.2.2, on en déduit, pour une constante $C_{\alpha,p}$,

$$\|B_{2,p}^\alpha U_i(t)\|_p \leq C_{\alpha,p}(t - t_{k-1})^{-\alpha} \|U_i(t_{k-1})\|_p + G(t, t_{k-1}, t, \alpha), \quad (3.4.24)$$

où $G(t, t_{k-1}, t, \alpha) = \int_{t_{k-1}}^t C_{\alpha,p}(t - s)^{-\alpha} \|f_i(R(s))U_i(s)\|_p ds$. Comme $t \geq t_{k-1} \geq t_{k-1} + 1$, on obtient, d'après le (ii) du lemme 3.4.4 et l'hypothèse (H5) sur les fonctions de consommation,

$$C_{\alpha,p}(t - t_{k-1})^{-\alpha} \|U_i(t_{k-1})\|_p \leq C_{\alpha,p}(K_p + 1) := M_1. \quad (3.4.25)$$

Par ailleurs, d'après l'inégalité de Hölder et comme $\alpha q < 1$, on a

$$\begin{aligned} G(t, t_{k-1}, t, \alpha) &\leq C_{\alpha,p} \left[\int_{t_{k-1}}^t (t - s)^{-\alpha q} ds \right]^{1/q} \left[\int_{t_{k-1}}^t \|f_i(R(s))U_i(s)\|_p^p ds \right]^{1/p} \\ &\leq M_2 \left[\int_{t_{k-1}}^{t_{k+1}} f_i(M)\Lambda_1(p)^{1/p} \right] \\ &\leq M_3 2^{1/p} \Lambda_1(p)^{1/p}. \end{aligned}$$

Ainsi, si $t \in [t_{k-1}, t_k]$ avec $k \geq 2$, on a

$$\|B_{2,p}^\alpha U_i(t)\|_p \leq M_1 + M_3 2^{1/p} \Lambda_1^{1/p} \quad (3.4.26)$$

ce qui termine la preuve. \square

3.5 Influence de la vitesse de diffusion

Dans les parties précédentes, la vitesse de diffusion était fixée. On peut se demander comment la vitesse de diffusion influe-t-elle sur cette borne uniforme. On s'intéresse ainsi au système

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t R(t, x) = I(x) - m_0(x)R(t, x) - \sum_{i=1}^N f_i(R(t, x))U_i(t, x) + dA_0R(t, x), & t > 0, \quad x \in \Omega, \\ \partial_t U_i(t, x) = (f_i(R(t, x)) - m_i(x))U_i(t, x) + dA_i U_i(t, x), & i = 1, \dots, N, \quad t > 0, \quad x \in \Omega, \\ R(0, x) = R^0(x) \geq 0, & x \in \partial\Omega, \\ U_i(0, x) = U_i^0(x) > 0, \quad i = 1, \dots, N, & x \in \partial\Omega, \end{array} \right. \quad (3.5.1)$$

avec les conditions de bord

$$\left\{ \begin{array}{ll} d\partial_n R(t, x) + b_0(x)R(t, x) = g(x), & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \\ d\partial_n U_i(t, x) + b_i(x)U_i(t, x) = 0, & t > 0 \quad x \in \partial\Omega, \quad i = 1, \dots, N. \end{array} \right. \quad (3.5.2)$$

Ce système dépend d'un coefficient de diffusion commun $d > 0$. La partie précédente montre que, pour tout $d > 0$, les solutions sont uniformément bornées en temps dans $L^\infty(\Omega)$ par une certaine constante $M(d)$. Lorsque d tend vers 0, ou vers $+\infty$, cette constante $M(d)$ peut éventuellement tendre vers l'infini, ce qui pose problème dans les applications ultérieures. Un regard attentif des preuves précédentes montre le résultat suivant.

Corollaire 3.5.1. *Soit $d_0 > 0$, alors il existe une constante $M'(d_0)$ telle que $\forall d \geq d_0$, $M(d) \leq M'(d_0)$ où $M(d)$ est la constante du théorème 3.1.2.*

Preuve : Il s'agit de vérifier que les différentes constantes apparaissant tout au long de ce chapitre ne dépendent que de d_0 . Les différentes estimations dans la preuve du théorème 3.1.2 ne dépendent que des constantes μ_i , des constantes d'inclusion $M_{\alpha,p}$ et $C_{\alpha,p}$ dans les lemmes 3.2.1 et 3.2.2, de la constante $C(q, T - \tau)$ du lemme 3.4.1 et de la borne uniforme M_0 du lemme 3.3.1. Si $d_1 > 0$ est fixé et $d > d_1$, nous montrons que chacune de ces constantes peut être choisie indépendamment de d .

Premièrement, pour tout $d > 0$, $p \geq 1$ et $i \in \{0, \dots, N\}$, on définit l'opérateur $\mathcal{A}_{i,p,d}$ sur L^p par

$$\begin{aligned} \mathcal{A}_{i,p,d}w(x) &= d \operatorname{div}(a_i \nabla w)(x) - m_i(x)w(x), \quad \text{pour } w \in \mathcal{D}(\mathcal{A}_{i,p,d}), \text{ et} \\ \mathcal{D}(\mathcal{A}_{i,p,d}) &= \{w \in H^p(\Omega) \text{ tel que } d\partial_n w(x) + b_i(x)w(x) = 0, \text{ sur } \partial\Omega\} \end{aligned} \quad (3.5.3)$$

et $\mathcal{J}_{i,p,d}$ le semi-groupe associé. On sait qu'il existe μ_i^d tel que, pour tout $w \in L^p$, on a

$$\|\mathcal{J}_{i,p,d}(t)w\|_p \leq e^{-t\mu_i^d} \|w\|_p.$$

Il est bien connu que

$$\mu_i^d = \inf_{\|\phi\|_2=1} \left(d \int_{\Omega} a_i \nabla \phi^2 + \int_{\Omega} m_i \phi^2 + \int_{\partial\Omega} b_0 \phi^2 \right).$$

Si $d > d_0$, alors $\mu_i^d \geq \mu_i^{d_0}$ et, par conséquent, il existe $\mu_i := \mu_i^{d_0}$ indépendant de d tel que

$$\|\mathcal{J}_{i,p,d}(t)w\|_p \leq e^{-t\mu_i} \|w\|_p.$$

Munis de ce premier résultat, on peut montrer que si $d > d_0$, les constantes $M_{\alpha,p}$ et $C_{\alpha,p}$ dans les estimations des lemmes 3.2.1 et 3.2.2 ne dépendent que de d_0 .

Deuxièmement, soit $\theta \in L^q(Q_{\tau,T})$ et $\phi_i : Q_{\tau,T} \rightarrow \mathbb{R}$ la solution de

$$\partial\phi_i + (dA_i - m_i)\phi_i = -\theta \text{ sur } Q_{\tau,T}, \quad d\partial_n\phi_i + b_i\phi_i = 0 \text{ sur } (\tau, T) \times \partial\Omega, \text{ et } \phi(T, x) \equiv 0. \quad (3.5.4)$$

La démonstration du lemme 3.4.1 n'utilise que le taux de décroissance exponentielle du semi-groupe $\mathcal{J}_{i,p,d}$ que l'on peut choisir indépendant de d . Par conséquent, il existe $C(q, T - \tau)$ indépendant de θ et de d tel que

$$\|\phi_i(\tau, \cdot)\|_q + \|\phi_i\|_{q,\tau,T} + \|dA_i\phi\|_{q,\tau,T} \leq C(q, T - \tau) \|\theta\|_{q,\tau,T}. \quad (3.5.5)$$

Finalement, montrons que la constante M_0 du lemme 3.3.1 est indépendante de d . On sait que

$$0 < R(t, x) \leq S(t, x)$$

où S est l'unique solution du système

$$\begin{cases} \partial_t S - (dA_0 - m_0)S = I & \text{sur } (0, T^*) \times \Omega, \\ d\partial_n S + b_0 S = g & \text{sur } (0, T^*) \times \partial\Omega, \\ S(0, \cdot) = R^0(\cdot) & \text{sur } \Omega. \end{cases} \quad (3.5.6)$$

Il s'agit de montrer qu'il existe une constante M_0 ne dépendant ni de t ni de d telle que $\|S(t, \cdot)\|_{\infty} < M_0$.

Soit $z_d \geq 0$ l'unique solution de $-dA_0z_d + m_0z_d = 0$ sur Ω , $d\partial_n z_d + b_0z_d = g$ sur $\partial\Omega$. Soit $p > 1$. On sait que $S(t)$ est solution de l'équation intégrale

$$S(t) = \mathcal{J}_{0,p,d}(t)(S_0 - z_d) + z_d + \int_0^t \mathcal{J}_{0,p,d}(s)I ds.$$

Choisissons $\alpha \in (0, 1)$ et $p > \frac{d}{2\alpha}$. On a alors, par le lemme 2.1,

$$\|S(t, \cdot) - z_d\|_\infty \leq M_{\alpha,p} \|B_{0,p}^\alpha(S(t, \cdot) - z_d)\|_p \quad (3.5.7)$$

avec

$$\|B_{0,p}^\alpha(S(t, \cdot) - z_d)\|_p \leq \|B_{0,p}^\alpha \mathcal{J}_{0,p,d}(t)(S(0, \cdot) - z_d)\|_p + \int_0^t \|B_{0,p}^\alpha \mathcal{J}_{0,p,d}(s)I\|_p ds.$$

Par le lemme 2.2, il vient

$$\|B_{0,p}^\alpha \mathcal{J}_{0,p,d}(t)(S(0, \cdot) - z_d)\|_p \leq C_{\alpha,p} t^{-\alpha} e^{-\mu_0 t} \|S(0, \cdot) - z_d\|_p \quad (3.5.8)$$

et

$$\int_0^t \|B_{0,p}^\alpha \mathcal{J}_{0,p,d}(s)I\|_p ds \leq C_{\alpha,p} \|I\|_p \int_0^t s^{-\alpha} e^{-\mu_0 s} ds. \quad (3.5.9)$$

Comme $\alpha \in (0, 1)$ et $I \in L^\infty$, il est clair qu'il existe une constante M_4 telle que

$$\|I\|_p \int_0^t s^{-\alpha} e^{-\mu_0 s} ds < M_4. \quad (3.5.10)$$

Par ailleurs, on sait que $S(0, \cdot), z_d \in L^\infty$ et on a

$$t^{-\alpha} e^{-\mu_0 t} \|S(0, \cdot) - z_d\|_p \leq \frac{1}{\Omega^{1/p}} t^{-\alpha} e^{-\mu_0 t} (\|S(0, \cdot)\|_\infty + \|z_d\|_\infty). \quad (3.5.11)$$

Les inégalités (3.5.7) à (3.5.11) montrent qu'il existe une constante M_5 indépendante de d telle que

$$\|S(t, \cdot)\|_\infty \leq M_5 (\|S(0, \cdot)\|_\infty + \|z_d\|_\infty).$$

Pour terminer la preuve, il suffit de montrer que z_d est bornée dans L^∞ indépendamment de d . Soit $d_0 > 0$ et $d > d_0$. Notons $\tilde{z}_d = \frac{d}{d_0} z_d$. \tilde{z}_d vérifie

$$-d_0 A_0 \tilde{z}_d + \frac{d_0}{d} m_0 \tilde{z}_d = 0, \quad d_0 \partial_n \tilde{z}_d + \frac{d_0}{d} b_0 \tilde{z}_d = g.$$

Comme $d > d_0$, on a

$$\begin{aligned} -d_0 A_0 \tilde{z}_d + \frac{d_0}{d} m_0 \tilde{z}_d &\leq -d_0 A_0 \tilde{z}_d + m_0 \tilde{z}_d, \\ d_0 \partial_n \tilde{z}_d + \frac{d_0}{d} b_0 \tilde{z}_d &\leq d_0 \partial_n \tilde{z}_d + b_0 \tilde{z}_d. \end{aligned}$$

Par comparaison, dans les équations elliptiques, $0 \leq \tilde{z}_d \leq z_{d_0}$. Ainsi, $\|z_d\|_\infty \leq \frac{d_0}{d} \|z_{d_0}\|_\infty \leq \|z_{d_0}\|_\infty$, ce qui montre qu'il existe une constante $M_0 = M_0(d_0)$ telle que, pour tout $d > d_0$, on a

$$\|R(t, \cdot)\|_\infty \leq M_0.$$

□

REMARQUE 3.5.1. *Ce résultat est très utile dans le chapitre 5 pour étudier le cas des grandes diffusions. En effet, l'application du théorème de la variété centrale nécessite l'usage d'une borne uniforme en temps et en la vitesse de diffusion.*

REMARQUE 3.5.2. *Similairement, pour étudier le cas $d \rightarrow 0$, nous avons besoin d'une borne uniforme en d , pour tout $d \leq d_1$. Il n'est pas clair que ce résultat soit vrai en général. En effet, la preuve précédente utilise de manière essentielle la borne inférieure sur d . Cependant, il semble que, pour une classe réduite de systèmes, la constante de majoration M soit indépendante de d . Cette question n'est pas traitée dans cette thèse mais fera l'objet d'un travail futur.*

Chapitre 4

Migration lente dans le modèle discret

Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux solutions stationnaires d'un système de gradostat pour N espèces dans P patchs pour de petits taux de migration. Le système s'écrit sous la forme générale

$$\frac{d}{dt}\mathbf{W} = -\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) + \varepsilon\mathbf{K}\mathbf{W}, \quad (4.0.1)$$

où $\mathbf{W} = {}^t({}^t\mathbf{R}, {}^t\mathbf{U}_1, \dots, {}^t\mathbf{U}_N)$ est le vecteur inconnu, avec $\mathbf{R} \in \mathbb{R}^P$ le vecteur de la ressource dont la $j^{\text{ème}}$ composante représente la concentration de la ressource dans le patch j et $\mathbf{U}_i \in \mathbb{R}^P$ les N vecteurs de concentration des N espèces. La matrice \mathbf{K} est donnée par $\mathbf{K} = \text{diag}(\mathbf{K}_i) \in \mathbb{R}^{P \times (N+1)}$ où, pour $i = 0, \dots, N$, \mathbf{K}_i est la matrice de migration de l'espèce i si $i > 0$ (resp. de la ressource si $i = 0$). On note $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ le système stationnaire associé à 4.0.1.

Si $\mathbf{U}, \mathbf{V} \in \mathbb{R}^P$, on note \mathbf{U}^j la $j^{\text{ème}}$ composante de \mathbf{U} et $\mathbf{UV} \in \mathbb{R}^P$ le vecteur défini par $[\mathbf{UV}]^j = \mathbf{U}^j\mathbf{V}^j$. Ainsi, $\mathbf{UV} = \text{diag}(\mathbf{U})\mathbf{V}$ et \mathbf{U} désigne à la fois le vecteur \mathbf{U} et la matrice $\text{diag}(\mathbf{U})$. Enfin, on dit qu'un vecteur $\mathbf{v} \in \mathbb{R}^P$ est positif ou nul (resp. strictement positif) si toutes ses composantes le sont et on note $\mathbf{v} \geq 0$ (resp. $\mathbf{v} > 0$). La notation $\mathbf{v} \equiv 0$ signifie que $\mathbf{v}^j = 0$ pour tout j , et $\mathbf{v} \not\equiv 0$ si $\mathbf{v}^j \neq 0$ pour au moins un j . Pour toute matrice $\mathbf{K} \in \mathcal{M}_P(\mathbb{R})$, on note k^{ij} le coefficient situé à la $i^{\text{ème}}$ ligne et la $j^{\text{ème}}$ colonne. \mathbf{H}_0 est une fonction de $\mathbb{R}^{P(N+1)}$ dans lui-même définie par

$$\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = \begin{bmatrix} -\mathbf{I} + \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R})\mathbf{U}_i + \mathbf{m}_0\mathbf{R} \\ (\mathbf{m}_i - \mathbf{F}_i(\mathbf{R}))\mathbf{U}_1 \end{bmatrix}$$

où \mathbf{I} est le vecteur d'entrée de la ressource dans le système, \mathbf{m}_i , $i = 1, \dots, N$ le vecteur de mortalité de l'espèce i , \mathbf{m}_0 le vecteur de dilution-sédimentation de la ressource et les \mathbf{F}_i les fonctions de consommation de la ressource définies par $[\mathbf{F}_i(\mathbf{R})]^j = \mathbf{F}_i^j(\mathbf{R}^j)$.

Lorsque $\varepsilon = 0$, le système (4.0.1) consiste en P systèmes indépendants de type chemostat homogène. Pour chacun de ces sous-systèmes, les solutions stationnaires et leur stabilité sont bien connues ce qui permet de décrire entièrement les solutions de (\mathcal{S}_0) . Lorsque $\varepsilon > 0$, les P systèmes sont couplés via la matrice de migration \mathbf{K} . L'objectif de ce chapitre est de décrire les solutions de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$.

Dans une première partie, nous précisons le modèle et rappelons les résultats concernant les solutions de (\mathcal{S}_0) sous une forme adaptée à notre étude. Dans une deuxième partie, nous construisons des solutions de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ à partir des solutions de (\mathcal{S}_0) en utilisant le théorème d'inversion locale. Il n'est pas clair *a priori* que les solutions ainsi obtenues soient positives ou nulles. Comme dans [24], nous résolvons cette difficulté en utilisant la structure particulière du système et de la matrice de migration. Nous montrons que les seules solutions positives de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ sont les solutions obtenues à partir de la solution *stable* du problème (\mathcal{S}_0) . Dans une troisième partie, nous utilisons ces résultats pour construire un domaine de coexistence, noté Θ^0 , dans l'espace des paramètres de consommation. Si les paramètres de consommation sont dans Θ^0 alors, pour $\varepsilon > 0$ suffisamment petit, il existe une solution de coexistence pour le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$.

4.1 Modèle et résultats préliminaires

4.1.1 Le modèle

Soit $\mathbf{I}, \mathbf{m}_0, \dots, \mathbf{m}_N$ des vecteurs de \mathbb{R}^P strictement positifs. Pour $i = 1, \dots, N$ $\mathbf{F}_i : \mathbb{R}_+^P \rightarrow \mathbb{R}_+^P$. Le système stationnaire s'écrit sous la forme condensée $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) - \varepsilon \mathbf{K} \mathbf{W} = 0$. Plus précisément,

$$(\mathcal{S}_\varepsilon) : \begin{cases} \mathbf{I} - \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R}) \mathbf{U}_i - \mathbf{m}_0 \mathbf{R} + \varepsilon \mathbf{K}_0 \mathbf{R} = 0 \\ (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) - \mathbf{m}_i) \mathbf{U}_i + \varepsilon \mathbf{K}_i \mathbf{U}_i = 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (4.1.1)$$

Les fonctions de consommation vérifient les propriétés suivantes.

Hypothèse 4.1.1. $\mathbf{F}_i := (\mathbf{F}_i^j)_{1 \leq j \leq P} : \mathbb{R}_+^P \rightarrow \mathbb{R}_+^P$ vérifie :

- $\mathbf{F}_i^j(\mathbf{R}) = \mathbf{F}_i^j(\mathbf{R}^j)$, en d'autres termes la consommation de la ressource est locale.
- $\forall i \in \{1, \dots, N\}, \forall j \in \{1, \dots, P\}$, \mathbf{F}_i^j est une fonction de classe C^P et strictement croissante de \mathbb{R}^+ dans lui-même vérifiant $\mathbf{F}_i^j(0) = 0$.

Les matrices de migration \mathbf{K}_i vérifient les propriétés suivantes.

Hypothèse 4.1.2. Soit $i \in \{0, \dots, N\}$.

- \mathbf{K}_i est irréductible de termes non diagonaux positifs ou nuls.
- Pour tout $1 \leq k \leq P$, $\sum_{j=1}^P k_i^{jk} \leq 0$.

On dit qu'une solution \mathbf{W}^* de (4.1.1) est hyperbolique si $0 \notin \text{sp}(D_{\mathbf{W}}\mathbf{H}_0(\mathbf{W}^*) + \varepsilon\mathbf{K})$, hyperbolique stable si $\Re(\text{sp}(D_{\mathbf{W}}\mathbf{H}_0(\mathbf{W}^*) + d\mathbf{K})) \subset (-\infty, 0)$ et instable si $\Re(\text{sp}(D_{\mathbf{W}}\mathbf{H}_0(\mathbf{W}^*) + d\mathbf{K})) \cap (0, +\infty) \neq \emptyset$. Une solution hyperbolique stable est appelée solution linéairement asymptotiquement stable ou asymptotiquement stable.

4.1.2 Système sans migration

Commençons par donner les résultats connus concernant le système sans migration

$$(\mathcal{S}_0) \quad \mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0.$$

Il consiste en P systèmes de type chemostat homogène indépendants de la forme

$$\begin{cases} I^j - \sum_{i=1}^N F_i^j(\mathbf{R}^j)U_i^j - \mathbf{m}_0^j \mathbf{R}^j = 0, \\ (F_i^j(\mathbf{R}^j) - \mathbf{m}_i^j)U_i^j = 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (4.1.2)$$

Pour tout $(i, j) \in \{1, \dots, N\} \times \{1, \dots, P\}$, l'hypothèse 4.1.1 assure que l'équation $\mathbf{m}_i^j = F_i(\mathbf{R})^j$ admet au plus une solution. On note $(\mathbf{R}_i^*)^j > 0$ cette solution si elle existe et $(\mathbf{R}_i^*)^j = +\infty$, sinon. On note également $(\mathbf{R}_0^*)^j = \frac{I^j}{\mathbf{m}_0^j}$ l'unique solution de $\mathbf{m}_0^j(\mathbf{R}_0^*)^j = I^j$ et, pour tout i , $\mathbf{R}_i^* = ((\mathbf{R}_i^*)^j)_{1 \leq j \leq P}$.

Les solutions de (4.1.2) sont décrites dans le théorème suivant.

Théorème 4.1.1. *Soit $j \in \{1, \dots, P\}$. Si $(\mathbf{R}_0^*)^j \leq (\mathbf{R}_i^*)^j$, alors toute solution positive ou nulle de (4.1.2) vérifie $\mathbf{U}_i^j = 0$. Le vecteur $\mathbf{W}_0^j = (\mathbf{R}_0^j, 0, \dots, 0)$ est toujours solution ; on l'appelle la solution triviale.*

Soit $\mathcal{N}_0(j) = \{i, (\mathbf{R}_0^)^j > (\mathbf{R}_i^*)^j\}$ et $N_0(j) = \text{card}(\mathcal{N}_0(j))$. Le système (4.1.2) admet $N_0(j)$ solutions positives ou nulles non triviales $\mathbf{W}_k^j = ((\mathbf{R}_k^*)^j, \delta_{1k}(\mathbf{U}_1^*)^j, \dots, \delta_{Nk}(\mathbf{U}_N^*)^j)$, $j \in \mathcal{N}_0(j)$, où δ_{ik} est le symbole de Kronecker et $(\mathbf{U}_i^*)^j = \frac{\mathbf{m}_0^j}{\mathbf{m}_i^j} ((\mathbf{R}_0^*)^j - (\mathbf{R}_i^*)^j)$. Si, de plus pour tout $i, k \in \mathcal{N}_0(j)$, on a $(\mathbf{R}_i^*)^j \neq (\mathbf{R}_k^*)^j$, alors toutes ces solutions sont hyperboliques.*

Soit $i_j \in \{0, \dots, N\}$ tel que $(\mathbf{R}_{i_j}^)^j = \min_k (\mathbf{R}_k^*)^j$ et supposons que $(\mathbf{R}_{i_j}^*)^j < (\mathbf{R}_k^*)^j$ pour tout $k \neq i_j$. La solution $\mathbf{W}_{i_j}^j$ est hyperbolique et est l'unique solution stable.*

Preuve : C'est une application directe de la proposition 1.3.2 du chapitre 1 appliquée à chacun des sous-systèmes (4.1.1). \square

Ce théorème permet de compter toutes les solutions du système (\mathcal{S}_0) . Nous résumons la situation dans le corollaire suivant.

Corollaire 4.1.2. *Soit j fixé et reprenons les notations et hypothèses du théorème précédent, le système (\mathcal{S}_0) admet exactement $\prod_{j=1}^P (1 + N_0(j))$ solutions positives ou nulles, toutes hyperboliques dont une seule est stable.*

Preuve : Si, pour tout $j, i \neq k$, on a $(\mathbf{R}_i^*)^j \neq (\mathbf{R}_k^*)^j$, alors chaque sous-système admet $N_0(j) + 1$ solutions. Le nombre de solutions est donc le produit des solutions de chaque

système. Il est clair que 0 est valeur propre du linéarisé de (\mathcal{S}_0) si et seulement si 0 est valeur propre pour au moins un des sous-systèmes (4.1.2). L'hyperbolicité des solutions de chaque sous-système assure donc l'hyperbolicité de la solution du système complet. De même, une solution est stable si et seulement si sa composante sur chaque patch est stable. Une solution stable est donc une solution dont la composante sur chaque patch est une solution stable du sous-système (4.1.2) correspondant. Chaque patch ayant une unique solution stable, (\mathcal{S}_0) possède également cette propriété. \square

4.2 Cas des faibles migrations

On s'intéresse au système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ lorsque ε est petit. Nous montrons que, lorsque le système sans migration ($\varepsilon = 0$) admet un équilibre positif ou nul linéairement asymptotiquement stable, alors il en va de même pour $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ lorsque $\varepsilon > 0$ est suffisamment petit. L'existence d'un équilibre asymptotiquement stable est une conséquence immédiate du théorème d'inversion locale. La difficulté est de montrer que ce nouvel équilibre $\mathbf{W}(\varepsilon)$ est positif ou nul, et est donc un équilibre biologiquement admissible.

Proposition 4.2.1. *Supposons que le système (\mathcal{S}_0) admet un équilibre*

$$\mathbf{W}_0 = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$$

hyperbolique stable (resp. instable). Alors il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, le système \mathcal{S}_ε admet un équilibre $\mathbf{W}(\varepsilon)$ hyperbolique stable (resp. instable) vérifiant $\mathbf{W}(0) = \mathbf{W}_0$. De plus $\varepsilon \mapsto \mathbf{W}(\varepsilon)$ est de classe C^P .

Preuve : Notons $\mathbf{W} = (\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ et $\mathbf{H}(\varepsilon, \mathbf{W}) = \mathbf{H}_0(\mathbf{W}) - \varepsilon \mathbf{K} \mathbf{W}$, avec

$$\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = \begin{bmatrix} -I + \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R}) \mathbf{U}_i + \mathbf{m}_0 \mathbf{R} \\ (\mathbf{m}_1 - \mathbf{F}_i(\mathbf{R})) \mathbf{U}_1 \end{bmatrix} \text{ et } \mathbf{K} = \text{diag}((\mathbf{K}_0, \mathbf{K}_1, \dots, \mathbf{K}_N)).$$

Le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ équivaut à $\mathbf{H}(\varepsilon, \mathbf{W}) = 0$.

Soit $\mathbf{W}(0)$ un équilibre hyperbolique stable (resp. instable) de $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0$ et $\mathcal{L} = D_{\mathbf{W}} \mathbf{H}_0(\mathbf{W}(0))$. L'hyperbolicité de $\mathbf{W}(0)$ assure que \mathcal{L} est inversible. Ainsi, par le théorème d'inversion locale, il existe $\varepsilon_1 > 0$ tel que, pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_1$, il existe $\mathbf{W}(\varepsilon)$, $\mathbf{H}(\varepsilon, \mathbf{W}(\varepsilon)) = 0$. De plus, \mathbf{H} est de classe C^P en $(\varepsilon, \mathbf{W})$, donc $\mathbf{W}(\varepsilon)$ est de classe C^P en ε .

Enfin, le spectre de $\mathcal{L}_\varepsilon = D_{\mathbf{W}} \mathbf{H}(\varepsilon, \mathbf{W}(\varepsilon))$ est dans le voisinage du spectre de \mathcal{L} . Ainsi, quitte à prendre $\varepsilon_0 < \varepsilon_1$ suffisamment petit, pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, $\mathbf{W}(\varepsilon)$ est un équilibre hyperbolique stable (resp. instable). \square

Proposition 4.2.2. *Supposons que $\mathbf{W}(0) = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ est une solution hyperbolique de (\mathcal{S}_0) telle que $\mathbf{U}_i \equiv 0$. Soit $\mathbf{W}(\varepsilon) = (\mathbf{R}(\varepsilon), \mathbf{U}_1(\varepsilon), \dots, \mathbf{U}_N(\varepsilon))$ la solution construite dans la proposition 4.2.1. Alors $\mathbf{U}_i(\varepsilon) \equiv 0$.*

Preuve : Sans perte de généralité, on peut supposer que $\mathbf{U}_N(0) \equiv 0$. Alors

$$(\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_{N-1}(0))$$

est une solution hyperbolique du système

$$\begin{cases} \mathbf{I} - \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R})\mathbf{U}_i - \mathbf{m}_0\mathbf{R} = 0 \\ (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) - \mathbf{m}_i)\mathbf{U}_i = 0, \quad i = 1, \dots, N-1. \end{cases} \quad (4.2.1)$$

Par la proposition 4.2.1, le système

$$\begin{cases} \mathbf{I} - \sum_{i=1}^N \mathbf{F}_i(\mathbf{R})\mathbf{U}_i - \mathbf{m}_0\mathbf{R} + \varepsilon\mathbf{K}_0 = 0 \\ (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) - \mathbf{m}_i)\mathbf{U}_i + \varepsilon\mathbf{K}_i\mathbf{U}_i = 0, \quad i = 1, \dots, N-1 \end{cases} \quad (4.2.2)$$

admet une solution $(\mathbf{R}(\varepsilon), \mathbf{U}_1(\varepsilon), \dots, \mathbf{U}_{N-1}(\varepsilon))$. Par suite, $(\mathbf{R}(\varepsilon), \mathbf{U}_1(\varepsilon), \dots, \mathbf{U}_{N-1}(\varepsilon), 0)$ est une solution de (\mathcal{S}_N) . Par unicité de la solution dans le voisinage de $\mathbf{W}(0)$, on obtient $\mathbf{U}_N(\varepsilon) \equiv 0$. \square

Comme la solution obtenue est de classe C^p , on peut écrire, dans le voisinage de $\varepsilon = 0$, $\mathbf{R}^j(\varepsilon) = \sum_{k=0}^P \varepsilon^k \frac{\mathbf{r}_k^j}{k!} + o(\varepsilon^P)$ avec $\mathbf{r}_k^j = \left[\frac{d^k}{d\varepsilon^k} \mathbf{R}^j(\varepsilon) \right]_{|\varepsilon=0}$ et

$$\mathbf{U}_i(\varepsilon) = \sum_{k=0}^P \varepsilon^k \frac{\mathbf{u}_{i,k}^j}{k!} o(\varepsilon^P) \quad \text{avec} \quad \mathbf{u}_{i,k}^j = \left[\frac{d^k}{d\varepsilon^k} \mathbf{U}_i^j(\varepsilon) \right]_{|\varepsilon=0}.$$

Comme, pour tout $j = 1, \dots, P$, on a $\mathbf{R}^j(0) > 0$, il vient $\mathbf{R}(\varepsilon) > 0$. En revanche, $\mathbf{U}_i(0)$ n'est pas nécessairement strictement positif; certaines de ses composantes pouvant être nulles. On a vu, dans la proposition 4.2.2 précédente que, si $\mathbf{U}_i(0) \equiv 0$, alors $\mathbf{U}_i(\varepsilon) \equiv 0$. Si $\mathbf{U}_i(0) \not\equiv 0$, on note, sous réserve d'existence,

$$k(i, j) = \min\{0 \leq k \leq P, \mathbf{u}_{i,k}^j \neq 0\}.$$

$\mathbf{U}_i^j(\varepsilon)$ s'écrit $\mathbf{U}_i^j(\varepsilon) = \varepsilon^{k(i,j)} \mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j + o(\varepsilon^{k(i,j)})$. Par conséquent, si ε est suffisamment petit, $\mathbf{U}_i^j(\varepsilon)$ est du signe de $\mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j$. Pour montrer l'existence de ce nombre $k(i, j)$ et calculer le signe de $\mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j$, nous utilisons le lemme suivant.

Lemme 4.2.3. *Soit \mathbf{K} une matrice irréductible de termes non diagonaux positifs ou nuls. Soit \mathbf{V} un vecteur positif ou nul.*

Si $\mathbf{V} \neq 0$, alors il existe un entier $k(j) > 0$ ne dépendant que de \mathbf{K} , j et \mathbf{V} vérifiant

- $\forall 0 \leq k < k(j), (\mathbf{K}^k \mathbf{V})_j = 0,$
- $(\mathbf{K}^{k(j)} \mathbf{V})_j > 0.$

Preuve : Supposons que \mathbf{K} soit une matrice irréductible et positive (c'est-à-dire dont tous les coefficients sont positifs ou nuls). Notons, pour tout $m > 0$, $\mathbf{K}^m = (k_{ij}^{[m]})_{ij}$. Il est connu [78] que l'irréductibilité de \mathbf{K} équivaut au fait que, pour tout (i, j) , il existe

$m(i, j)$ tel que $k_{ij}^{[m(i, j)]} > 0$. Soit \mathbf{V} un vecteur vérifiant $\mathbf{V} \geq 0$ et $\mathbf{V}_j = 0$. On a, pour tout m ,

$$(\mathbf{K}^m \mathbf{V})_j = \sum_i k_{ji}^{[m]} \mathbf{V}_i. \quad (4.2.3)$$

On en déduit que

$$\begin{aligned} \text{si } \mathbf{V} \neq 0, \text{ il existe } k(j) \geq 0 \text{ tel que si } 0 \leq k < k(j), (\mathbf{K}^k \mathbf{V})_j = 0, \\ (\mathbf{K}^{[k(j)]} \mathbf{V})_j > 0. \end{aligned} \quad (4.2.4)$$

Maintenant, supposons que \mathbf{K} soit irréductible de termes non diagonaux positifs ou nuls mais dont certains termes diagonaux peuvent être négatifs. Soit I la matrice identité de même taille que \mathbf{K} et $M > 0$ suffisamment grand pour que $MI + \mathbf{K}$ soit une matrice positive.

Pour tout vecteur \mathbf{V} et $k \geq 0$, on a

$$((MI + \mathbf{K})^k \mathbf{V})_j = (\mathbf{K}^k \mathbf{V})_j + \sum_{0 < s < k} C_k^s M^{k-s} (\mathbf{K}^s \mathbf{V})_j + M^k \mathbf{V}_j.$$

Ainsi, pour tout $m > 0$ tel que pour tout $k < m$, $(\mathbf{K}^k \mathbf{V})_j = 0$, on a

$$((MI + \mathbf{K})^m \mathbf{V})_j = (\mathbf{K}^m \mathbf{V})_j.$$

L'application de (4.2.4) à la matrice $(MI + \mathbf{K})$ termine la preuve. \square

Ce lemme permet de calculer le signe des solutions obtenues dans la proposition 4.2.1.

Théorème 4.2.4. *On suppose que $\mathbf{W}(0) = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ est une solution positive ou nulle hyperbolique de (\mathcal{S}_0) telle que, pour tout i , $\mathbf{U}_i(0) \neq 0$. On note $\mathbf{W}(\varepsilon)$ la solution construite dans la proposition 4.2.1.*

- (i) *Si $\mathbf{W}(0)$ est une solution stable, alors, pour tout $j \in \{1, \dots, P\}$, et $i \in \{1, \dots, N\}$, il existe $k(i, j) \in \{0, \dots, P\}$ tel que*
 - $\forall 0 \leq k < k(i, j)$, $\mathbf{u}_{i,k}^j = 0$,
 - $\mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j > 0$.
- (ii) *Si $\mathbf{W}(0)$ est une solution instable, alors il existe $j = 1, \dots, P$, $i \in 1, \dots, N$ et $k(i, j) > 0$ tel que*
 - $\forall 0 \leq k < k(i, j)$, $\mathbf{u}_{i,k}^j = 0$,
 - $\mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j < 0$.

Preuve : Pour tout $k \in \{0, \dots, P\}$, on note $\mathbf{w}_k = (\mathbf{r}_k, \mathbf{u}_{1,k}, \dots, \mathbf{u}_{N,k})$. Remarquons que $\mathbf{w}_0 = \mathbf{W}(0)$. $\mathbf{U}_i(\varepsilon)$ vérifie l'équation

$$\mathbf{m}_i \mathbf{U}_i(\varepsilon) - \mathbf{F}_i(\mathbf{R}(\varepsilon)) \mathbf{U}_i = \varepsilon \mathbf{K}_i \mathbf{U}_i(\varepsilon). \quad (4.2.5)$$

Notons $\mathbf{u}_{i,k} = (\mathbf{u}_{i,k}^j)^j$. En dérivant $k + 1$ fois (4.2.5) par rapport à ε puis en prenant $\varepsilon = 0$, on obtient la relation de récurrence

$$\mathbf{m}_i \mathbf{u}_{i,k+1} - \mathbf{F}_i(\mathbf{r}_0) \mathbf{u}_{i,k+1} + \mathbf{Q}_k(\mathbf{w}_0, \dots, \mathbf{w}_k) = \mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,k}, \quad (4.2.6)$$

où

$$\mathbf{Q}_k(\mathbf{w}_0, \dots, \mathbf{w}_k) = \sum_{s=0}^k \mathbf{u}_{i,s} \left[\frac{d^{k+1-s}}{d\varepsilon^{k+1-s}} \mathbf{F}_i(\mathbf{R}(\varepsilon)) \right]_{|\varepsilon=0}.$$

Nous utilisons de manière essentielle le fait suivant :

$$\text{si } \mathbf{u}_{i,s}^j = 0, \text{ pour tout } 0 \leq s \leq k, \text{ alors } \mathbf{Q}_k(\mathbf{w}_0, \dots, \mathbf{w}_k)^j = 0. \quad (4.2.7)$$

Supposons que $(\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ est une solution hyperbolique et stable. Le vecteur $\mathbf{u}_{i,1}$ vérifie

$$\mathbf{Q}_0(\mathbf{w}_0) + (\mathbf{m}_i - \mathbf{C}_i \mathbf{r}_0) \mathbf{u}_{i,1} = \mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0}. \quad (4.2.8)$$

Notons $J_0 = \{j \in \{1, \dots, P\}, \mathbf{u}_{i,0}^j > 0\}$ et $I_0 = \{j \in \{1, \dots, P\}, \mathbf{u}_{i,0}^j = 0\}$. Soit α la matrice diagonale définie par $\alpha_{jj} = 1$, si $j \in J_0$; $\alpha_{jj} = (\mathbf{m}_i^j - \mathbf{C}_i^j \mathbf{R}_0^j) > 0$ si $j \in I_0$.

Pour tout $j \in I_0$, on a, d'après (4.2.7) et (4.2.8), $\alpha_{jj} \mathbf{u}_{i,1}^j = (\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j$. En d'autres termes,

$$\forall j \in I_0, \quad \mathbf{u}_{i,1}^j = (\alpha^{-1} \mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j.$$

En notant $(\mathbf{K}_i)^{js} = k_i^{js}$, on obtient

$$\begin{aligned} \mathbf{u}_{i,1}^j &= \alpha_{jj}^{-1} \sum_{s=1}^P k_i^{js} \mathbf{u}_{i,0}^s \\ &= \alpha_{jj}^{-1} \sum_{s \in J_0} k_i^{js} \mathbf{u}_{i,0}^s. \end{aligned} \quad (4.2.9)$$

Deux cas sont possibles :

- ou bien $\mathbf{u}_{i,1}^j > 0$ et alors $k(i, j) = 1$ et la preuve est terminée,
- ou bien $\mathbf{u}_{i,1}^j = 0$ et alors $\forall s \in J_0, k_i^{js} = 0$.

Notons $J_1 = \{j \in I_0, \mathbf{u}_{i,1}^j > 0\}$ et $I_1 = \{j \in I_0, \mathbf{u}_{i,1}^j = 0\}$. D'après la discussion précédente,

$$\forall j \in I_1, \quad \forall s \in J_0, \quad k_i^{js} = 0. \quad (4.2.10)$$

Soit $j \in I_1$. D'après (4.2.7) et (4.2.6), $\mathbf{u}_{i,2}^j$ vérifie

$$\alpha_{jj} \mathbf{u}_{i,2}^j = (\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,1})^j.$$

D'après (4.2.10), on obtient

$$(\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,1})^j = \sum_{s=1}^P k_i^{js} \mathbf{u}_{i,1}^s = \sum_{s \in J_1} k_i^{js} \mathbf{u}_{i,1}^s.$$

Comme $\forall s \in I_0, \mathbf{u}_{i,1}^s > 0$, on en déduit que l'une des alternatives suivantes est vérifiée :

- ou bien $\mathbf{u}_{i,2}^j > 0$ et alors $k(i, j) = 2$ et la preuve est terminée,
- ou bien $\mathbf{u}_{i,2}^j = 0$ et alors $\forall s \in J_1, k_i^{js} = 0$.

Par (4.2.10), on en déduit également

$$\forall j \in I_1, \quad \mathbf{u}_{2,i}^j = [(\alpha^{-1}\mathbf{K}_i)^2 \mathbf{u}_{i,0}]^j.$$

Par récurrence, pour tout $j \in I_0$, il existe un entier $M > 0$ tel que

$$\forall k < M, \mathbf{u}_{i,k}^j = [(\alpha^{-1}\mathbf{K}_i)^k \mathbf{u}_{i,0}]^j = 0 \text{ et } \mathbf{u}_{i,M}^j = [(\alpha^{-1}\mathbf{K}_i)^M \mathbf{u}_{i,0}]^j.$$

La matrice $\alpha^{-1}\mathbf{K}_i$ est irréductible de termes non diagonaux positifs et $\mathbf{u}_{i,0}$ est positif non identiquement nul. Le lemme 4.2.3 nous assure alors qu'il existe $k(i, j) \in \{0, \dots, P\}$ tel que

$$\forall k < k(i, j), \mathbf{u}_{i,k}^j = [(\alpha^{-1}\mathbf{K}_i)^k \mathbf{u}_{i,0}]^j = 0 \text{ et } \mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j = [(\alpha^{-1}\mathbf{K}_i)^{k(i,j)} \mathbf{u}_{i,0}]^j > 0$$

ce qui termine la preuve dans le cas d'une solution stable.

Supposons que $\mathbf{W}(0)$ soit une solution instable. Alors, par le théorème 4.1.1, il existe i et j tel que $\mathbf{u}_{i,0}^j = 0$ et $(\mathbf{m}_i^j - \mathbf{C}_i^j \mathbf{R}_i^j) < 0$. On fixe i . Comme ci-dessus, on note $I_0 = \{j, \mathbf{u}_{i,0}^j = 0\}$ et J_0 son complémentaire. On note également $I_s = \{j, (\mathbf{m}_i^j - \mathbf{C}_i^j \mathbf{R}_i^j) < 0\}$. Remarquons que $I_s \subset I_0$. Soit α et β les matrices diagonales définies par

$$\begin{aligned} \alpha_{jj} &= (\mathbf{m}_i^j - \mathbf{C}_i^j), \text{ si } j \in I_0, & \alpha_{jj} &= 1 \text{ si } j \notin I_0, \\ \beta_{jj} &= \alpha_{jj} \text{ si } j \notin I_s, & \beta_{jj} &= 1 \text{ si } j \in I_s. \end{aligned} \quad (4.2.11)$$

Comme dans la preuve de (i), pour tout $j \in I_0, \mathbf{u}_{i,1}^j$ vérifie

$$\alpha_{jj} \mathbf{u}_{i,1}^j = (\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j. \quad (4.2.12)$$

Trois cas sont possibles :

- ou bien $(\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j > 0$ et $\alpha_{jj} < 0$,
- ou bien $(\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j > 0$ et $\alpha_{jj} > 0$,
- ou bien $(\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j = 0$.

Notons $I_1 = \{j \in I_0, (\mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j = 0\}$ et J_1 son complémentaire dans I_0 . Si $I_s \cap J_1 \neq \emptyset$, alors il existe $j \in I_s \cap J_1$ tel que le premier se produit et la preuve est terminée. Sinon $I_s \cap J_1 = \emptyset$ et donc $I_s \subset I_1$. Il vient alors

$$\forall j \in I_0, \quad \mathbf{u}_{i,1}^j = (\beta^{-1} \mathbf{K}_i \mathbf{u}_{i,0})^j. \quad (4.2.13)$$

Comme dans la preuve de (i), on en déduit par récurrence que, pour tout $j \in I_0$, il existe un entier $M > 0$ tel que

$$\forall k < M, \mathbf{u}_{i,k}^j = [(\beta^{-1} \mathbf{K}_i)^k \mathbf{u}_{i,0}]^j = 0 \text{ et } \alpha_{jj} \mathbf{u}_{i,M}^j = [\mathbf{K}_i (\beta^{-1} \mathbf{K}_i)^{M-1} \mathbf{u}_{i,0}]^j.$$

Si $j \in I_s$, on a $\beta_{jj} = 1$ et on peut réécrire cette dernière égalité sous la forme

$$\alpha_{jj} \mathbf{u}_{i,M}^j = [(\beta^{-1} \mathbf{K}_i)^M \mathbf{u}_{i,0}]^j.$$

Le lemme 4.2.3 montre alors l'existence d'un $k(i, j)$ minimal tel que $[(\beta^{-1} \mathbf{K}_i)^{k(i,j)} \mathbf{u}_{i,0}]^j > 0$, et comme $\alpha_{jj} < 0$, on a $\mathbf{u}_{i,k(i,j)}^j < 0$ ce qui termine la preuve. \square

4.3 Structure de l'ensemble des solutions positives ou nulles

Afin de décrire les solutions positives ou nulles de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$, commençons par quelques remarques et définitions.

L'hypothèse d'irréductibilité des matrices \mathbf{K}_i assure que, si $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ est une solution positive ou nulle de (\mathcal{S}_N) , alors soit $\mathbf{U}_i \equiv 0$ soit $\mathbf{U}_i > 0$.

Soit $k \in \{0, \dots, N\}$ et J_k un k -uplet de $\{1, \dots, N\}$. On définit le système S_{J_k} par

$$(\mathcal{S}_{J_k}) \quad \begin{cases} \mathbf{I} - \sum_{i \in J_k} \mathbf{F}_i(\mathbf{R})\mathbf{U}_i - \mathbf{m}_0\mathbf{R} + \varepsilon\mathbf{K}_0\mathbf{R} = 0 \\ (\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) - \mathbf{m}_i)\mathbf{U}_i + \varepsilon\mathbf{K}_i\mathbf{U}_i = 0, \quad i \in J_k. \end{cases}$$

Soit $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_i, i \in J_k)$ une solution strictement positive de (\mathcal{S}_{J_k}) . Posons $\mathbf{U}_i \equiv 0$ si $i \notin J_k$. Il est clair que $\mathbf{W} = (\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ est une solution positive ou nulle du système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Une telle solution est appelée solution k -triviale.

Théorème 4.3.1. *Supposons que toutes les solutions de $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0$ sont hyperboliques. Soit $\mathbf{W}(0) = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ l'unique solution positive ou nulle stable de (\mathcal{S}_0) (Théorème 4.1.1). On note $N_0 = \text{card}\{i \in \{1, \dots, N\}, \exists j, \mathbf{U}_i^j(0) > 0\}$.*

Soit $k \in \{0, \dots, N_0\}$, il existe $\varepsilon_1 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon \in (0, \varepsilon_1)$, le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ admet exactement $C_{N_0}^k$ solutions k -triviales.

Par conséquent, il existe ε_0 tel que, si $0 < \varepsilon < \varepsilon_0$, alors le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ admet 2^{N_0} solutions positives ou nulles. La solution N_0 -triviale est stable et les $2^{N_0} - 1$ autres solutions sont instables.

Preuve : Commençons par montrer que les seules solutions positives ou nulles sont celles construites précédemment. Supposons que $N_0 = N$. Soit ε_k une suite de réels positifs tendant vers 0 et

$$\mathbf{W}(\varepsilon_k) = (\mathbf{R}(\varepsilon_k), \mathbf{U}_1(\varepsilon_k), \dots, \mathbf{U}_N(\varepsilon_k))$$

une suite de solutions strictement positives. En sommant les $N + 1$ équations de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ et en sommant sur tous les patches, on a, pour tout k ,

$$0 < \sum_j (\mathbf{m}_0^j \mathbf{R}^j(\varepsilon_k) + \sum_i \mathbf{m}_i^j \mathbf{U}_i^j(\varepsilon_k)) = \sum_j \mathbf{I}^j.$$

$\mathbf{W}(\varepsilon_k)$ est donc bornée indépendamment de ε_k . Ainsi, à une sous-suite près encore notée ε_k , $\mathbf{W}(\varepsilon_k)$ converge vers une solution non négative $\mathbf{W}(0)$ du problème sans migration $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}(0)) = 0$.

Par hypothèse, une telle solution $\mathbf{W}(0)$ est hyperbolique. Par le théorème d'inversion locale, au voisinage de $\mathbf{W}(0)$ il existe une unique famille de solutions, notée $\mathbf{W}^*(\varepsilon)$.

Ainsi, si k est suffisamment grand, $\mathbf{W}(\varepsilon_k) = \mathbf{W}^*(\varepsilon_k)$. Par le théorème 4.2.4, et comme $N = N_0$, si $\mathbf{W}(0)$ est instable, $\mathbf{W}(\varepsilon)$ n'est pas positive ou nulle. Ainsi, $\mathbf{W}(0)$ est une solution stable de $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0$. D'après le théorème 4.1.1, $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0$ admet une unique solution stable. La suite $\mathbf{W}(\varepsilon_k)$ admet donc une unique valeur d'adhérence et converge vers l'unique solution stable de $\mathbf{H}_0(\mathbf{W}) = 0$. L'unicité de la solution au voisinage de $\mathbf{W}(0)$ termine la preuve.

Maintenant pour un N_0 quelconque, on prend

$$\mathbf{W}(\varepsilon_k) = (\mathbf{R}(\varepsilon_k), \mathbf{U}_1(\varepsilon_k), \dots, \mathbf{U}_N(\varepsilon_k))$$

une suite de solutions positives ou nulles. Comme ci-dessus, $\mathbf{W}(\varepsilon_k)$ converge vers une solution $\mathbf{W}(0)$ de (\mathcal{S}_0) . Notons $J_k = \{i \in \{1, \dots, N\}, \mathbf{U}_i(0) \equiv 0\}$. k désigne le cardinal de J_k . On a nécessairement $\mathbf{U}_i(\varepsilon_k) = 0$ pour $i \in J_k$. Par conséquent, on peut réduire le problème au système \mathcal{S}_{J_k} et le raisonnement précédent appliqué à ce système conclu. Finalement, toutes les solutions positives ou nulles de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ sont les solutions construites par inversion locale dans le théorème 4.2.4.

Nous dénombrons maintenant toutes les solutions. Si $N_0 = N$, alors le système (\mathcal{S}_0) admet une unique solution stable $\mathbf{W}(0) = (R(0), U_1(0), \dots, U_N(0))$ avec $U_i(0) \neq 0$ pour tout i . D'après le théorème 4.2.4, il existe $\varepsilon_1 > 0$ tel que, si $0 < \varepsilon < \varepsilon_1$, alors $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ admet une solution de coexistence $\mathbf{W}(\varepsilon)$ strictement positive. Par unicité dans le théorème d'inversion locale, $\mathbf{W}(\varepsilon)$ est l'unique solution strictement positive de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ au voisinage de $\mathbf{W}(0)$. Toutes les autres solutions de (\mathcal{S}_0) sont instables. Si $\mathbf{W}(0) = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ est une solution instable de (\mathcal{S}_0) vérifiant pour tout i , $\mathbf{U}_i(0) \neq 0$, alors, par le théorème 4.2.4, l'unique solution de \mathcal{S}_ε dans un voisinage de $\mathbf{W}(0)$ n'est pas positive. Il reste à traiter le cas d'une solution instable $\mathbf{W}(0)$ vérifiant $\mathbf{U}_i(0) \equiv 0$ pour certains i .

Si $\mathbf{U}_i(0) \equiv 0$ pour $i \notin J_k$ où J_k est un k -uplet de $\{1, \dots, N\}$, alors par la proposition 4.2.2, $\mathbf{U}_i(\varepsilon) \equiv 0$ pour un ε suffisamment petit. Par ailleurs, $\mathbf{W}_{J_k}(0) = (\mathbf{R}(0), \mathbf{U}'_i(0), i \in J_k)$ est une solution strictement positive de $\mathcal{S}_{J_k}(\varepsilon = 0)$. Le raisonnement précédent appliqué à \mathcal{S}_{J_k} montre que $\mathbf{W}_{J_k}(\varepsilon)$ est l'unique solution strictement positive de \mathcal{S}_{J_k} lorsque ε est suffisamment petit, et par suite $\mathbf{W}(\varepsilon)$ est l'unique solution de \mathcal{S}_ε .

Si $N_0 < N$, alors il suffit de reproduire ce raisonnement sur le système $\mathcal{S}_{J_{N_0}}$ où $J_{N_0} = \{i, \mathbf{U}_i(0) > 0\}$ avec $(\mathbf{R}(0), \mathbf{U}_1(0), \dots, \mathbf{U}_N(0))$ l'unique solution stable de \mathcal{S}_0 . En effet, si $i \notin J_{N_0}$, alors, par le théorème 4.2.4, toute solution ne vérifiant pas $\mathbf{U}_i(0) \equiv 0$ conduit à une solution dont certains coefficients sont négatifs.

Par conséquent, pour tout k -uplet de J_{N_0} , le système \mathcal{S}_{J_k} admet une unique solution strictement positive correspondant à une solution k -triviale de \mathcal{S}_ε . Ces solutions sont les seules solutions positives ou nulles de \mathcal{S}_ε . Les $C_{N_0}^k$ choix de J_k parmi J_{N_0} conduisent donc à $C_{N_0}^k$ solutions k -triviales d'où $\sum_{k=0}^{N_0} C_{N_0}^k = 2^{N_0}$ solutions positives ou nulles. Elles sont toutes instables sauf la solution N_0 -triviale qui est stable. \square

Ainsi, une faible migration conduit à un équilibre stable proche de l'équilibre sans migration.

Nous introduisons maintenant le domaine de coexistence, sous-domaine de \mathbb{R}_+^N caractérisant la coexistence. On note, pour tout $i \geq 1$, $\mathbf{F}_i(\mathbf{R}) = c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R})$ et on voit c_i comme un paramètre. Le problème stationnaire s'écrit

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^N c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R}) \mathbf{U}_i + \mathbf{m}_0 \mathbf{R} - \varepsilon \mathbf{K}_0 \mathbf{R} = \mathbf{I} \\ (-c_i \mathbf{f}_i(\mathbf{R}) + \mathbf{m}_i) \mathbf{U}_i - \varepsilon \mathbf{K}_i \mathbf{U}_i = 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (4.3.1)$$

Nous nous intéressons à l'ensemble des valeurs de c_i tel que (4.3.1) admet une solution positive ou nulle. Pour tout $i, j \geq 1$, on note $\mathbf{R}_i^{*j}(c_i)$ l'unique solution positive de $\mathbf{f}_i^j(\mathbf{R}^j) = \frac{\mathbf{m}_i^j}{c_i}$ si elle existe et $\mathbf{R}_i^{*j}(c_i) = +\infty$ sinon.

Pour $i \in \{1, \dots, N\}$ fixé, on définit $c_i^0 = \inf\{c_i, \exists j, \mathbf{R}_i^{*j}(c_i) < \mathbf{R}_0^{*j}\}$ et

$$c_i^*((c_k)_{k \neq i}) = \inf\{c_i > c_i^0, \exists j, \mathbf{R}_i^{*j}(c_i) < \mathbf{R}_k^{*j}(c_k), \forall k \neq i\}.$$

Il est facile de voir que c_i^* est une fonction continue de $(c_k)_{k \neq i}$, qu'elle tend vers l'infini quand l'un au moins des c_k tend vers l'infini, et qu'elle vaut c_i^0 lorsque $(c_k)_{k \neq i} < (c_k^0)_{k \neq i}$. On peut reformuler le théorème précédent sous la forme suivante.

Théorème 4.3.2. *soit $i = 1, \dots, N$ et $(c_k)_{k \neq i} \in \mathbb{R}_+^{N-1}$ fixés.*

- *Si $c_i < c_i^*((c_k)_{k \neq i})$ alors, pour un ε suffisamment petit, toute solution $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ positive ou nulle vérifie $\mathbf{U}_i \equiv 0$.*
- *Pour presque tout $c_i > c_i^*((c_k)_{k \neq i})$ alors, pour un ε suffisamment petit, il existe une solution positive ou nulle $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ vérifiant $\mathbf{U}_i > 0$.*

On définit le domaine de coexistence $\Theta^0 = \{(c_i)_{1 \leq i \leq N}, \forall i, c_i > c_i^*((c_k)_{k \neq i})\}$. Alors,

- (i) *si $(c_1, \dots, c_N) \notin \Theta^0$, le problème $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ n'admet pas de solution de coexistence,*
- (ii) *pour presque tout $(c_1, \dots, c_N) \in \Theta^0$, il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon \in (0, \varepsilon_0]$, le problème $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ admet une solution de coexistence (c'est-à-dire N -triviale). Cette solution est hyperbolique stable.*

REMARQUE 4.3.1. *Le domaine Θ^0 n'est autre que l'ensemble des paramètres (c_i) tel que chaque espèce domine sur au moins un patch. Par conséquent, si $N > P$, on a nécessairement $\Theta^0 = \emptyset$. Dans ce cas, si il existence une solution de coexistence, elle est non hyperbolique, c'est-à-dire qu'on a $\mathbf{R}_i^*(c_i)^j = \mathbf{R}_k^*(c_k)^j$ pour certaines espèces i et k et un certain patch j . Autrement dit, la coexistence n'est possible que sur le bord de Θ^0 , donc uniquement pour $c_i = c_i^*$ pour un certain i . Cette remarque est en accord avec le théorème 2.3.1 du chapitre 2 : si $N > P$, alors l'ensemble des c_i tel qu'il existe une solution de coexistence est de mesure nulle dans \mathbb{R}^N .*

1. Et non pas pour tout. Ceci vient du fait qu'on peut avoir une solution dégénérée pour certaines valeurs de c_i , qui ne sont pas traitées dans notre texte. On montre facilement que l'ensemble des c_i conduisant à une solution dégénérée est de mesure nulle dans \mathbb{R}_+^N d'où cette distinction.

Nous terminons ce chapitre sur un exemple de domaine Θ^0 dans le cas de fonctions de consommation de type Holling I. Les vecteurs \mathbf{R}_i^* ont alors une expression explicite et le domaine Θ^0 également.

Supposons que les fonctions de consommation soient du type $c_i f_i(\mathbf{R}) = c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R}$, où \mathbf{Q}_i est un vecteur strictement positif de \mathbb{R}^P normalisé par $\|\mathbf{Q}_i\|_1 = P$. Alors on a, pour tout $i \geq 1$, $(\mathbf{R}_i^*)^j = \frac{m_i^j}{c_i \mathbf{Q}_i^j}$ et on obtient $(\mathbf{R}_0^*)^j = \frac{I^j}{m_0^j}$. En conséquence, pour tout i , on a $c_i^0 = \min_j \left(\frac{m_i^j m_0^j}{I^j \mathbf{Q}_i^j} \right)$ et

$$c_i^*((c_k)_{k \neq i}) = \min_j \left\{ \frac{m_i^j}{\mathbf{Q}_i^j} \max_{\substack{k=0, \dots, N \\ k \neq i}} (1/(\mathbf{R}_k^*)^j) \right\}.$$

Proposition 4.3.3. *En plus des hypothèses du théorème 4.3.2, on suppose que les fonctions de consommation sont de type Holling I. S'il existe $(c_1, \dots, c_N) \in \Theta^0$, alors, pour tout $\lambda \geq 1$, $(\lambda c_1, \dots, \lambda c_N) \in \Theta^0$.*

Preuve : Soit $(c_1, \dots, c_N) \in \Theta^0$. Alors, pour tout $i \in \{1, \dots, N\}$, il existe j_i tel que $(\mathbf{R}_i^*(c_i))^{j_i} < (\mathbf{R}_0^*)^{j_i}$ et pour tout $k \neq i$, $(\mathbf{R}_i^*(c_i))^{j_i} < (\mathbf{R}_k^*(c_k))^{j_i}$.

Soit $i \in \{1, \dots, N\}$. Pour tout $\lambda > 0$, on a $\mathbf{R}_i^*(\lambda c_i) = \frac{1}{\lambda} \mathbf{R}_i^*(c_i)$. Pour tout $\lambda > 1$, on a $(\mathbf{R}_i^*(\lambda c_i))^{j_i} < (\mathbf{R}_0^*)^{j_i}$ et pour tout $k \neq i$, $(\mathbf{R}_i^*(\lambda c_i))^{j_i} = \frac{1}{\lambda} (\mathbf{R}_i^*(c_i))^{j_i} < \frac{1}{\lambda} (\mathbf{R}_k^*(c_k))^{j_i} = (\mathbf{R}_k^*(\lambda c_k))^{j_i}$.

Nous venons de montrer que $c_i^*((\lambda c_k)_{k \neq i}) \leq \lambda c_i^*((c_k)_{k \neq i})$. Par conséquent, pour tout i , on a

$$\lambda c_i > \lambda c_i^*((c_k)_{k \neq i}) \geq c_i^*((\lambda c_k)_{k \neq i})$$

ce qui termine la preuve. \square

Dans le cas de deux espèces, le critère suivant décrit précisément les cas où $\Theta^0 = \emptyset$.

Proposition 4.3.4. *Si $N = 2$, alors $\Theta \neq \emptyset$ si et seulement si on peut extraire une matrice inversible de taille 2×2 de la matrice $P \times 2$, $(\mathbf{R}_1^*(1), \mathbf{R}_2^*(1))$.*

Preuve : En vertu de la proposition précédente, on peut supposer que c_1 et c_2 sont suffisamment grands pour que $c_i > c_i^0$, $i = 1, 2$. Ainsi, l'existence d'un couple $(c_1, c_2) \in \Theta$ équivaut à l'existence de deux patchs j et k tels que $\mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{R}_2^{*j}(c_2)$ et $\mathbf{R}_1^{*k}(c_1) > \mathbf{R}_2^{*k}(c_2)$. Sans perte de généralité, on peut supposer que $\{j, k\} = \{1, 2\}$. On a $\mathbf{R}_i^* = \frac{m_i}{c_i \mathbf{Q}_i} = \frac{\mathbf{R}_i^*(1)}{c_i}$, d'où

$$\left\{ \begin{array}{l} c_2 \mathbf{R}_1^{*1}(1) < c_1 \mathbf{R}_2^{*1}(1) \\ c_2 \mathbf{R}_1^{*2}(1) > c_1 \mathbf{R}_2^{*2}(1) \end{array} \right\} \quad \text{ou} \quad \left\{ \begin{array}{l} c_2 \mathbf{R}_1^{*1}(1) > c_1 \mathbf{R}_2^{*1}(1) \\ c_2 \mathbf{R}_1^{*2}(1) < c_1 \mathbf{R}_2^{*2}(1) \end{array} \right\}.$$

On en déduit alors $\mathbf{R}_1^{*1}(1) \mathbf{R}_1^{*2}(1) > \mathbf{R}_1^{*2}(1) \mathbf{R}_1^{*1}(1)$ ou bien $\mathbf{R}_1^{*1}(1) \mathbf{R}_1^{*2}(1) < \mathbf{R}_1^{*2}(1) \mathbf{R}_1^{*1}(1)$.

Dans tous les cas, $\mathbf{R}_1^{*1}(1) \mathbf{R}_1^{*2}(1) - \mathbf{R}_1^{*2}(1) \mathbf{R}_1^{*1}(1) \neq 0$ donc la matrice $\begin{bmatrix} \mathbf{R}_1^{*1} & \mathbf{R}_2^{*1} \\ \mathbf{R}_1^{*2} & \mathbf{R}_2^{*2} \end{bmatrix}$ est inversible. Le choix de $\{j, k\}$ étant arbitraire, le résultat est démontré. \square

Ainsi, dans le cas de deux espèces, si $P \leq 2$, Θ^0 est presque toujours non vide et contient un ensemble de cônes de \mathbb{R}_+^2 .

Un exemple explicite de calcul Illustrons par un exemple comment calculer Θ^0 explicitement. On choisit $P = 3$, pour tout $j = 1, 2, 3$, $I^j = 1$ et pour $i = 0, 1, 2$, $m_i^j = 1$. L'hétérogénéité ne porte ainsi que sur les fonctions Q_i . On choisit $Q_1 = {}^t(1, 1/2, 3/2)$ et $Q_2 = {}^t(1/2, 3/2, 1)$. Par conséquent, $c_i^0 = \min_j(1/Q_i^j) = \min(1, 2, 2/3) = 2/3$. Calculons $c_1^*(c_2)$. On a

$$c_1^*(c_2) = \min\{c_1 > 0, \exists j = 1, 2, 3, \mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{R}_2^{*j}(c_2), \mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{I}^j./\mathbf{m}_0^j\}.$$

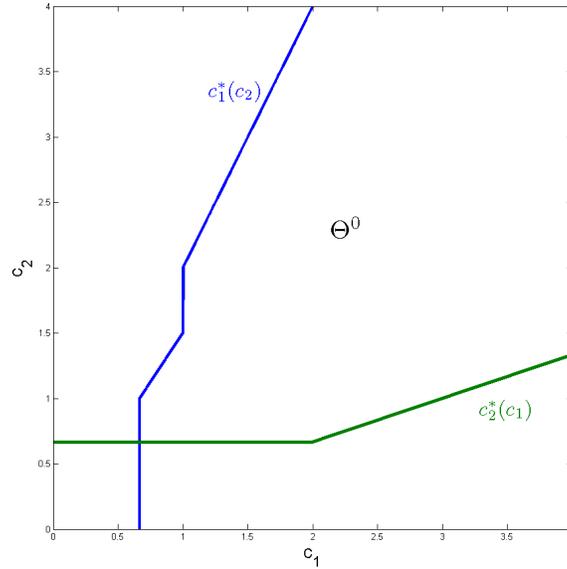
Autrement dit, $c_1^*(c_2)$ est la plus petite valeur de c_1 telle que, sur au moins un patch, U_1 survit ($\mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{I}^j/\mathbf{m}_0^j$) et domine sur U_2 ($\mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{R}_2^{*j}(c_2)$).

- U_1 survit sur le patch 1 si $1/c_1 < 1$ et domine sur U_2 si $1/c_1 < 2/c_2$.
- U_1 survit sur le patch 2 si $2/c_1 < 1$ et domine sur U_2 si $2/c_1 < 2/(3c_2)$.
- U_1 survit sur le patch 3 si $2/(3c_1) < 1$ et domine sur U_2 si $2/(3c_1) < 1/c_2$.
- Si $c_2 < c_2^0 = 2/3$, alors l'espèce 2 ne survit nulle part et on a $c_1^*(c_2) = c_1^0 = 2/3$.
- Si $1 < c_2 < 3/2$, alors U_2 survit sur les deuxième et troisième patches et pas sur le premier. On a donc $1/c_1 < 1$ ou $2/c_1 < 2/(3c_2)$ ou $2/(3c_1) < 1/c_2$. Ceci est vérifié dès que $c_1 > 2c_2/3$ et on prend $c_1^*(c_2) = 2/3c_2$.
- Si $3/2 < c_2 < 2$, alors U_2 survit à nouveau sur les deuxième et troisième patches mais on obtient cette fois-ci la minoration minimale $c_1 > 1$ (car $3c_2/2 > 1$). On prend donc $c_1 = 1$.
- Si $2 < c_2$, alors U_2 survit sur chacun des patches. On doit donc avoir $1/c_1 < 2/c_2$ ou $2/c_1 < 2/(3c_2)$ ou $2/(3c_1) < 1/c_2$, d'où $c_1^*(c_2) = \frac{1}{2}c_2$.

Par le même type d'argument, on obtient l'expression plus simple,

$$c_2^*(c_1) = \begin{cases} 2/3 & \text{si } c_1 < 2 \\ c_1/3 & \text{si } c_1 > 2. \end{cases}$$

La figure 4.1 montre l'allure de Θ^0 pour cet exemple.

FIGURE 4.1: Exemple d'un domaine de coexistence Θ^0 .

4.4 Conclusion

Les solutions stationnaires du problème discret sont décrites pour de petites migrations. Elles correspondent à une perturbation des solutions du système sans migration (\mathcal{S}_0) qui sont bien comprises. Une espèce survivant sur un patch (sans migration) migre sur chacun des autres patches en présence de migration. La preuve du théorème 4.2.4 donne en outre une information qualitative sur la concentration d'une espèce U_i sur un site j qui lui est défavorable (sur lequel elle ne survit pas sans migration). Elle y est présente à un ordre ε^k où k est la "distance"² minimale entre un site favorable et le site j . Ensuite, nous avons décrit la coexistence à l'aide du domaine de coexistence Θ^0 qui est un sous-ensemble de l'espace \mathbb{R}_+^N des taux de consommation. Si $(c_i)_i \in \Theta^0$, le système admet une solution stable de coexistence. Dans le cas homogène, en particulier pour un seul patch, $\Theta^0 = \emptyset$. Le domaine de coexistence représente donc une différence essentielle entre le problème homogène et le problème hétérogène. Nous y revenons dans les chapitres 6, 7 et 8.

Nous nous sommes limités au cas de perturbations de solutions hyperboliques de (\mathcal{S}_0). Un prolongement naturel de ce travail serait d'étudier les perturbations des cas dégénérés. Ceci permettrait de décrire entièrement les solutions stationnaires du problème discret pour les petites migrations. Un autre prolongement naturel serait de faire une analyse similaire pour le modèle continu. Cette question bien plus difficile [47] fera l'objet d'un travail ultérieur.

2. Cette distance est au sens de la matrice de migration \mathbf{K}_i . Elle représente le nombre minimal de sites à traverser pour atteindre le site j en partant d'un site favorable.

Chapitre 5

Migration rapide dans les problèmes discret et continu

Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons au problème de réaction-diffusion dans un ouvert borné, suffisamment régulier, $\Omega \subset \mathbb{R}^p$

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R = I - \sum_{i=1}^N f_i(R)U_i - m_0(x)R + dA_0R & \text{sur } \Omega \\ \frac{d}{dt}U_i = (f_i(R) - m_i)U_i + dA_iU_i & i = 1..N \quad \text{sur } \Omega \\ \partial_n R = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n U_i = 0 & i = 1..N \quad \text{sur } \partial\Omega \\ R(t=0) \geq 0 \\ U_i(t=0) > 0 & i = 1, \dots, N \end{cases} \quad (5.0.1)$$

où pour $i = 0, \dots, N$, $A_i = \text{div}(a_i \nabla \cdot)$, $0 < a_i \in C^1(\overline{\Omega})$ et $\partial_n = \nabla \cdot \vec{n}$ est la dérivée normale extérieure sur le bord de Ω .

- $R(t, x)$ désigne la concentration de la ressource à l'instant t en x ,
- $I(x) \geq 0$ désigne l'entrée de la ressource dans le système en $x \in \Omega$,
- $m_0(x) > 0$ désigne un facteur de décroissance naturelle de la ressource modélisant des phénomènes comme la sédimentation, la dilution, etc.,
- $U_i(t, x)$ désigne la concentration de l'espèce i à l'instant t en x ,
- $f_i(R)(t, x) = f_i(x, R(t, x))$ désigne le taux de consommation de l'espèce i sur la ressource R ,
- $m_i(x) > 0$ désigne le taux de mortalité de l'espèce i en x ,
- $d \in (0, +\infty)$ désigne la vitesse de diffusion.

Ce système modélise la compétition de N espèces pour une unique ressource dans un environnement hétérogène. De plus, le milieu est clos dans le sens où ni la ressource

ni les espèces ne peuvent sortir de Ω . L'interaction avec l'extérieur est modélisée par la fonction d'entrée de la ressource I .

La ressource est supposée être l'unique facteur limitant et les espèces sont en compétition indirecte via leur consommation respective de cette ressource. Waltman *et al.* [43] se sont intéressés à un tel système modélisant un chemostat non bien mélangé pour deux espèces en dimension 1 d'espace, avec $A_i = \partial_{xx}$ pour $i = 0, 1, 2$ et $m_i \equiv 0$, $I \equiv 0$ dans le cas de fonctions de consommation de type Holling II et de conditions de bord de type Robin. Wu [90] a généralisé ce système au cas d'une dimension spatiale quelconque (Chapitre 2). Il y a très peu de descriptions d'un problème de type (5.0.1) pour plus de deux espèces, en particulier lorsque les opérateurs de diffusion A_i et les taux de mortalité m_i sont différents. Baxley et Robinson [9] ont montré l'existence d'une solution stationnaire près d'un point de bifurcation dans le cadre d'opérateurs elliptiques $A_i - m_i$ généraux avec des fonctions de consommation de type Holling II.

De façon générale, les solutions stationnaires du système (5.0.1) peuvent être construites par récurrence sur le nombre N d'espèces en partant du problème à zéro espèce. Pour effectuer cette construction, il est nécessaire de montrer que les solutions obtenues à chaque étape sont hyperboliques (Chapitres 6 et 7). Cependant, on ne connaît pas de condition suffisante satisfaisante assurant cette hyperbolicité (sauf dans le cas d'une seule espèce; Chapitre 6). A fortiori, la stabilité des solutions ainsi construites n'est pas non plus connue.

Même si l'on suppose l'hyperbolicité et la stabilité des solutions stationnaires acquises, la question de la dynamique de (5.0.1) en temps long reste une question ouverte. Notons d'ailleurs que, même dans le cas du système de chemostat homogène (sans structuration spatiale), il n'existe pas, à notre connaissance, de résultat de convergence globale pour des fonctions de consommation strictement croissantes générales et des mortalités différentes pour chaque espèces (Chapitre 1).

L'objectif de ce chapitre est de montrer que la dynamique de (5.0.1) pour de grands taux de diffusion, c'est-à-dire lorsque $d \rightarrow +\infty$, est bien décrite par la dynamique d'un système homogène associé, appelé problème agrégé. Nous montrons en particulier que, lorsque le problème agrégé vérifie le principe d'exclusion compétitive, il en est de même pour le problème (5.0.1) si d est suffisamment grand. Notons que le modèle du chemostat homogène se base sur l'hypothèse "well-mixed", c'est-à-dire que le chemostat est bien mélangé. Cette étude précise ainsi le bien-fondé de cette hypothèse et fait apparaître la forme des paramètres du problème homogène associé.

De nombreuses études ont été effectuées pour des problèmes avec de grandes diffusions de la forme

$$\frac{d}{dt} \mathbf{W}^\varepsilon(t) = \mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon(t)) + \frac{1}{\varepsilon} K \mathbf{W}^\varepsilon(t) \quad (5.0.2)$$

où $\mathbf{W}^\varepsilon(t)$ est un N -uplet dont toutes les composantes vivent dans un espace de dimension $P \in [2, +\infty)$ ou dans un espace de Banach, $\mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon)$ un terme de réaction,

et l'opérateur K décrit les déplacements spatiaux¹. Un tel système, complexe, impliquant N équations différentielles matricielles ou bien aux dérivées partielles, apparaît naturellement lorsque l'on considère des phénomènes agissant à différentes échelles de temps. Lorsque l'opérateur K admet un équilibre Φ , alors, de manière intuitive, les solutions se répartissent selon $\Phi : \mathbf{W}^\varepsilon(t) \approx w^\varepsilon(t)\Phi$. On peut obtenir, à la limite $\varepsilon \rightarrow 0$, un problème approché de dimension N décrivant la dynamique de $w^0(t)$. Le théorème de la variété centrale de Fenichel permet de rendre cette approche rigoureuse. De nombreux auteurs se sont intéressés à ce type de problème en dynamique des populations. Citons notamment Poggiale, Auger, Sanchez et Bravo de la Parra [5, 7, 69, 70], et plus récemment, dans un cadre d'espace fonctionnel, Castella *et al.* [15].

Les points clés de ce type d'analyse sont les suivants.

- L'opérateur de diffusion K admet un équilibre² non trivial positif Φ , c'est-à-dire qu'il existe $\Phi > 0$ tel que $K\Phi = 0$.
- Les solutions de l'équation de diffusion (ou de migration) pure $\partial_t \mathbf{W}(t, x) = \frac{1}{\varepsilon} K \mathbf{W}$ tendent exponentiellement vite vers Φ .
- On peut écrire de manière unique $\mathbf{W}^\varepsilon(t) = x^\varepsilon(t)\Phi + y^\varepsilon(t)$, où $x^\varepsilon(t)\Phi$ est la composante "lente" évoluant sur le noyau de K et $y^\varepsilon(t)$ la composante "rapide" évoluant sur le complémentaire du noyau.

En projetant le système (5.0.2) sur respectivement le noyau de K et son supplémentaire, on obtient un système équivalent, dit "lent-rapide", de la forme

$$\begin{cases} \partial_t x^\varepsilon(t) = f_0(x^\varepsilon(t), y^\varepsilon(t), \varepsilon) \\ \partial_t y^\varepsilon(t) = g_1(x^\varepsilon(t), y^\varepsilon(t), \varepsilon) + \frac{1}{\varepsilon} K y^\varepsilon(t). \end{cases} \quad (5.0.3)$$

Le théorème de la variété centrale permet alors de construire une variété invariante pour (5.0.3), paramétrée par la variable lente, de la forme $C^\varepsilon = \{(x, h(x, \varepsilon))\}$ et avec $h(x, \varepsilon) = O(\varepsilon)$. Lorsque ε est suffisamment petit, les solutions $\mathbf{W}^\varepsilon(t)$ de (5.0.2) convergent exponentiellement vite vers C^ε . Ainsi, les solutions de (5.0.2) sont "bien" approchées (dans un sens que nous précisons dans la partie 2) par les solutions du système réduit à la variété centrale

$$\partial_t x^\varepsilon(t) = f_0(x^\varepsilon(t), h(x^\varepsilon(t), \varepsilon), \varepsilon).$$

La variété centrale C^ε n'est pas calculable explicitement en général. Cependant, on peut calculer explicitement des approximations de $h(x, \varepsilon)$ d'ordre ε^l pour tout l , permettant de décrire, à ε^{l+1} près, la dynamique du problème réduit et donc la dynamique du problème d'origine.

1. K est typiquement une matrice supposée irréductible en dimension finie et un opérateur de diffusion ou intégral dans le cadre fonctionnel.

2. Notre étude se limite au cas où $\dim(\ker(K)) = 1$.

Dans une première partie, nous précisons les hypothèses sur le modèle et montrons comment réécrire le système (5.0.1) sous la forme “lente-rapide”. Dans une deuxième partie, nous énonçons tout d’abord une version du théorème de la variété centrale sous une forme générale s’appliquant au système de réaction-diffusion qui nous intéresse. Nous énonçons également un théorème précisant comment l’étude de la dynamique sur la variété centrale approche celle du problème d’origine. Ensuite, nous démontrons ces deux théorèmes. Dans une troisième partie, nous montrons comment la connaissance des solutions du problème réduit permet d’étudier les solutions stationnaires de (5.0.1) et le comportement en temps long des solutions de (5.0.1). Toujours dans cette partie, nous appliquons les résultats précédents et ceux concernant les systèmes de chemostat homogène vus dans le chapitre 1 afin de décrire entièrement les solutions stationnaires lorsque la diffusion est suffisamment grande. Lorsque le problème agrégé vérifie le principe d’exclusion compétitive³, nous montrons qu’il en va de même pour le problème (5.0.1) dès que d est assez grand. En annexe, nous rappelons la version spatialement discrète du système (5.0.1) et donnons les arguments principaux (plus simples) permettant d’obtenir les mêmes conclusions que dans la structuration continue.

5.1 Notations et préliminaires

5.1.1 Le modèle

Le but de ce chapitre est d’étudier le comportement qualitatif des solutions de (5.0.1) lorsque le coefficient de diffusion $d > 0$ tend vers l’infini. Pour ce faire, on note $d = \frac{1}{\varepsilon}$ et on pose

$$\left(\tilde{S}_\varepsilon \right) \begin{cases} \frac{d}{dt} R^\varepsilon = I - \sum_{i=1}^N f_i(R^\varepsilon) U_i^\varepsilon - m_0 R^\varepsilon + \frac{1}{\varepsilon} A_0 R^\varepsilon & \text{sur } \Omega \\ \frac{d}{dt} U_i^\varepsilon = (f_i(U_0) - m_i) U_i^\varepsilon + \frac{1}{\varepsilon} A_i U_i^\varepsilon & i = 1, \dots, N \quad \text{sur } \Omega \\ \partial_n R^\varepsilon = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n U_i^\varepsilon = 0 & i = 1, \dots, N \quad \text{sur } \partial\Omega \\ R^\varepsilon(t=0) \geq 0 \\ U_i^\varepsilon(t=0) > 0 & i = 1, \dots, N \end{cases} .$$

On peut écrire $\left(\tilde{S}_\varepsilon \right)$ sous la forme condensée

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \mathbf{W}^\varepsilon(x, t) = \mathcal{F}(x, \mathbf{W}^\varepsilon(x, t)) + \frac{1}{\varepsilon} K \mathbf{W}^\varepsilon(x, t) & t > 0 \text{ et } x \in \Omega, \\ \partial_n(\mathbf{W}^\varepsilon)(x, t) = 0, & t > 0 \text{ et } x \in \partial\Omega \\ \mathbf{W}^\varepsilon(x, 0) = (R^0(x), U_1^0(x), \dots, U_N^0(x)), & x \in \Omega \end{cases} \quad (5.1.1)$$

où

$$\mathbf{W}^\varepsilon = {}^t(R^\varepsilon, U_1^\varepsilon, \dots, U_n^\varepsilon),$$

3. Lorsque les solutions convergent vers un état d’équilibre où au plus l’un des U_i est non nul.

$$\begin{aligned}
- \mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon) &= {}^t \left(I - m_0 R^\varepsilon - \sum_{i=1}^N U_i^\varepsilon f_i(R^\varepsilon), U_1^\varepsilon (f_1(R^\varepsilon) - m_1), \dots, U_N^\varepsilon (f_N(R^\varepsilon) - m_N) \right), \\
- K &= \text{diag}(A_i).
\end{aligned}$$

On effectue les deux hypothèses suivantes nous assurant que le problème admet des solutions classiques positives n'explosant pas et ne tendant pas vers 0.

Hypothèse 5.1.1. *Les différents paramètres sont positifs et suffisamment réguliers.*

Plus précisément :

- $\varepsilon > 0$,
- $I \in C^1(\overline{\Omega})$ et $I(x) \geq 0$, $I \neq 0$,
- pour $i = 0, \dots, N$, $m_i \in C^1(\overline{\Omega})$ et $m_i(x) > 0$.

$I \neq 0$ signifie que l'on a toujours une entrée de ressources dans le système. Dans le cas contraire, la dynamique du système est triviale : les solutions tendent vers un état d'équilibre d'extinction. Enfin, l'hypothèse sur les taux de mortalité assure que les espèces ne peuvent croître indéfiniment.

Hypothèse 5.1.2. *Les fonctions de consommation vérifient :*

- $f_i(\cdot, R) : x \mapsto f_i(x, R)$ est dans $C^1(\Omega)$ à valeur dans \mathbb{R}^+ ,
- $f_i(x, \cdot) : R \mapsto f_i(x, R)$ est $C^1(\mathbb{R}^+)$ et strictement croissante,
- $\forall x \in \Omega$, $f_i(x, 0) = 0$.

La positivité est naturelle et assure que le système conserve le quadrant positif. Les hypothèses de régularité assurent que les solutions de ce système sont des solutions classiques. L'hypothèse $f_i(x, 0) = 0$ signifie qu'en l'absence de ressource, les espèces ne peuvent croître. L'hypothèse de croissance des fonctions de consommation n'est pas évidente du point de vue de la modélisation. Dans un cadre de chemostat homogène, des études ont été effectuées pour des fonctions de consommation non croissantes [53, 88, 89]. Elles montrent que, pour une classe générale de fonctions de consommation, les trajectoires tendent vers un état d'équilibre où au plus une espèce est présente ; le principe d'exclusion compétitive est également vérifié (Chapitre 1). Nous n'avons pas envisagé cette situation.

Il est classique que ce système conserve le quadrant positif et admet une unique solution pour un temps τ petit. De plus, le principe du maximum implique une borne uniforme en espace (et indépendante du temps) sur la ressource et, en conséquence, une borne uniforme en espace (mais dépendante du temps) sur les U_i pour $i \geq 1$. D'après les résultats connus sur les systèmes de réaction-diffusion [38, 66], ceci implique que le système (5.0.1) admet une unique solution classique globale en temps. Dans le chapitre 3, nous avons montré, à l'aide d'une technique d'estimations L^p successives adaptée de Pierre *et al.* [40], que le problème (5.0.1) admet une unique solution classique strictement positive et uniformément bornée en temps et en espace dans $L^\infty(\Omega)$ (Chapitre 3). Plus précisément :

Théorème 5.1.1. *Sous les hypothèses 1 et 2, pour tout $\varepsilon > 0$, le système $(\tilde{\mathcal{S}}_\varepsilon)$ admet une unique solution (classique) positive ou nulle $\mathbf{W}^\varepsilon(t, x) = (R^\varepsilon(t, x), \dots, U_N^\varepsilon(t, x))$ sur $(0, +\infty) \times \Omega$. De plus, pour tout $0 < \varepsilon < \varepsilon_0$, il existe une constante $M(\varepsilon_0)$ indépendante de t et de ε telle que*

$$\|R^\varepsilon(t, \cdot)\|_\infty + \sum_{i=1}^N \|U_i^\varepsilon(t, \cdot)\|_\infty \leq M(\varepsilon_0).$$

Dans le système $(\tilde{\mathcal{S}}_\varepsilon)$, les variables lente et rapide sont couplées. Avant d'énoncer le théorème de la variété centrale, il convient d'identifier les variables lente X^ε et rapide Y^ε et de réécrire le système sous la forme d'un système "lent-rapide".

5.1.2 Mise sous forme "lente-rapide"

Il est bien connu [81] que l'opérateur $A_i := \operatorname{div}(a_i \nabla \cdot)$, avec conditions de Neumann, est un opérateur elliptique⁴ de $L_2(\Omega)$ de domaine $\mathcal{D}(A_i) = \{v \in H_2, \partial_n v = 0 \text{ sur } \partial\Omega\}$. 0 est une valeur propre simple de A_i et $\operatorname{Ker}(A_i)$ est engendré par une fonction propre ϕ_i unique à constante près et de signe constant. L'unique fonction propre vérifiant $A_i \phi_i = 0$, $\partial_n \phi_i = 0$, $\phi_i > 0$ et $\|\phi_i\|_2 = 1$ est $\phi_i = 1/|\Omega|$. Soit $\tilde{E} = \operatorname{vect}(\phi_i) = \mathbb{R}$. La décomposition suivante est classique $L_2 = \mathbb{R} \oplus^\perp \tilde{F}$ où $\tilde{F} = \{\psi \in L_2, \int_\Omega \psi = 0\}$ et \perp désigne l'orthogonalité au sens L_2 .

L'espace $E = \otimes_{i=0}^N \tilde{E} \equiv \mathbb{R}^{N+1}$ est un espace de Banach de dimension $N+1$ et tout $X \in E$ vérifie $KX = 0$. On définit l'espace de Banach $F = \otimes_{i=0}^N \tilde{F}$. On a la décomposition

$$(L_2)^{N+1} = E \oplus F.$$

Proposition 5.1.2. *L'opérateur $K = \operatorname{diag}(A_i)$, vu comme un opérateur sur F de domaine $\mathcal{D}(K) = \{\mathbf{V} \in H_2^{N+1}, \partial_n \mathbf{V} = 0 \text{ sur } \partial\Omega\} \cap F$, génère un semi-groupe analytique compact sur F noté $\exp(tK)$.*

Il existe $\mu > 0$ tel que, pour tout $\mathbf{V} \in F$, on a

$$\|\exp(tK)\mathbf{V}\|_2 \leq \exp(-\mu t)\|\mathbf{V}\|_2.$$

Preuve : Les résultats classiques sur les opérateurs elliptiques [66] permettent de définir la restriction A_i^F de l'opérateur A_i sur \tilde{F} de domaine $\mathcal{D}(A_i^F) = \mathcal{D}(A_i) \cap \tilde{F}$ à valeur dans \tilde{F} . De plus, $\mathcal{D}(A_i) \cap \tilde{F}$ est dense dans \tilde{F} et les valeurs propres de A_i^F sur \tilde{F} sont réelles et bornées supérieurement par un scalaire $-\mu_i < 0$. Par conséquent, A_i^F génère un

4. on dit qu'un opérateur de la forme $Lu = \sum_{i,j} a_{ij}(x) \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} u + \sum_j b_j(x) \frac{\partial}{\partial x_j} u$ avec $a_{ij}(x) = a_{ji}(x)$ est elliptique si la matrice des a_{ij} est définie positive. Ici, le fait que $a_i(x)$ soit strictement positif sur $\bar{\Omega}$ assure de l'ellipticité de A_i .

semi-groupe $\exp(tA_i^F)$ compact analytique sur \tilde{F} et il existe une constante $\mu_i > 0$ telle que

$$\|\exp(tA_i^F)v_i\|_{\tilde{F}} \leq \exp(-\mu_i t)\|v_i\|_{\tilde{F}}.$$

Il est clair que la restriction K^F de $K = \text{diag}(A_i)$ à F de domaine $\mathcal{D}(K) = \{\mathbf{V} \in H_2^{N+1}, \partial_n \mathbf{V} = 0 \text{ sur } \partial\Omega\} \cap F$ génère un semi-groupe $\exp(tK^F) := \text{diag}(\exp(tA_i^F))$ analytique compact sur F . En notant $\mu = \min\{\mu_i, i = 0, \dots, N\}$, on a, pour tout $\mathbf{V} \in F$,

$$\|\exp(tK^F)\mathbf{V}\|_F \leq \exp(-\mu t)\|\mathbf{V}\|_F.$$

□

Pour simplifier les notations, on écrit K au lieu de K^F la restriction de l'opérateur K à F .

Pour écrire le système (\tilde{S}_ε) sous une forme "lente-rapide", il suffit de décomposer (5.1.1) selon $E = \mathbb{R}^{N+1}$ et F son orthogonal dans L_2^{N+1} . Notons Π_E la projection de L_2^{N+1} sur E et $\Pi_F = Id - \Pi_E$ la projection de L_2^{N+1} sur F .

Le système (5.1.1) s'écrit de manière équivalente

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}\Pi_E \mathbf{W}^\varepsilon(t) = \Pi_E \mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon) + \frac{1}{\varepsilon}\Pi_E K \mathbf{W}^\varepsilon \\ \frac{d}{dt}\Pi_F \mathbf{W}^\varepsilon(t) = \Pi_F \mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon) + \frac{1}{\varepsilon}\Pi_F K \mathbf{W}^\varepsilon \\ \Pi_E(\mathbf{W}^\varepsilon)(0) = \Pi_E(\mathbf{W}^\varepsilon(0)) \\ \Pi_F(\mathbf{W}^\varepsilon)(0) = \Pi_F(\mathbf{W}^\varepsilon(0)). \end{cases} \quad (5.1.2)$$

L'unique solution $\mathbf{W}^\varepsilon = (R^\varepsilon, U_1^\varepsilon, \dots, U_N^\varepsilon)$ de (\tilde{S}_ε) dans L_2^{N+1} s'écrit de manière unique $\mathbf{W}^\varepsilon = X^\varepsilon + Y^\varepsilon$ avec $X^\varepsilon = \Pi_E(\mathbf{W}^\varepsilon) \in E$ et $Y^\varepsilon = \Pi_F(\mathbf{W}^\varepsilon) \in F$.

On a $\Pi_E K \mathbf{W}^\varepsilon = 0$ et $\Pi_F(K \mathbf{W}^\varepsilon) = K \Pi_F \mathbf{W}^\varepsilon = K Y^\varepsilon$. On obtient alors le système équivalent dit "lent-rapide"

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}X^\varepsilon(t) = \mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon) \\ \frac{d}{dt}Y^\varepsilon(t) = \mathcal{G}_1(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon) + \frac{1}{\varepsilon}K Y^\varepsilon \\ \partial_n X^\varepsilon = 0 \\ \partial_n Y^\varepsilon = 0 \\ X^\varepsilon(0) = \Pi_E(\mathbf{W}(0)) \\ Y^\varepsilon(0) = \Pi_F(\mathbf{W}(0)) \end{cases} \quad (5.1.3)$$

où $\mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon) = \Pi_E \mathcal{F}(\mathbf{W})$ et $\mathcal{G}_1(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon) = \mathcal{F}(\mathbf{W}) - \mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon)$.

La projection Π_E est définie par $\Pi_E(\mathbf{V}) = \frac{1}{|\Omega|}(\int_\Omega V_i)_{i=0, \dots, N}$ où $\mathbf{V} = (V_0, \dots, V_N) \in L_2^{N+1}$. Ainsi, $X^\varepsilon = (r^\varepsilon, u_1^\varepsilon, \dots, u_N^\varepsilon) \in \mathbb{R}^{N+1}$ où $r^\varepsilon = \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega R^\varepsilon$ et $u_i^\varepsilon = \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega U_i^\varepsilon$. X^ε n'est autre que le vecteur de masse moyenne des organismes et de la ressource dans le milieu.

Notons $Y^\varepsilon = \mathbf{W}^\varepsilon - X^\varepsilon = (R^\varepsilon - r^\varepsilon, U_1^\varepsilon - u_1^\varepsilon, \dots, U_N^\varepsilon - u_n^\varepsilon) = (\tilde{R}, \tilde{U}_1, \dots, \tilde{U}_N)$. L'expression explicite de $\mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon)$ est

$$\mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon) = \int_{\Omega} \mathcal{F}(\mathbf{W}^\varepsilon),$$

c'est-à-dire, pour $i = 1, \dots, N$,

$$\mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon)_i = \int_{\Omega} \left((f_i(r^\varepsilon + \tilde{R}^\varepsilon) - m_i)(u_i^\varepsilon + \tilde{U}_i^\varepsilon) \right)$$

et, pour $i = 0$,

$$\mathcal{F}_0(X^\varepsilon, Y^\varepsilon, \varepsilon)_0 = \left(\int_{\Omega} I - \int_{\Omega} m_0(r^\varepsilon + \tilde{R}^\varepsilon) \right) - \sum_{i=1}^N \int_{\Omega} \left(f_i(r^\varepsilon + \tilde{R}) (u_i^\varepsilon + \tilde{U}_i) \right).$$

En vertu du théorème 5.1.1, \mathbf{W}^ε est bornée en norme L^∞ indépendamment de t et ε . Quitte à tronquer les fonctions \mathcal{F}_0 et \mathcal{G}_1 , on peut les supposer bornées uniformément dans respectivement \mathbb{R}^{N+1} et $L_\infty(\Omega)^{N+1}$. Les fonctions ainsi obtenues sont globalement lipschitziennes de $X \times Y \times (0, 1)$ dans respectivement \mathbb{R}^{N+1} et $L_2(\Omega)^{N+1}$.

On sait que les solutions de l'équation de diffusion pure

$$\partial_t \mathbf{W} = \frac{K}{\varepsilon} \mathbf{W}; \quad \partial_n \mathbf{W} = 0; \quad \mathbf{W}(0) \in L_2^{N+1}(\Omega)$$

tendent exponentiellement vite en temps t/ε vers un équilibre constant en espace, c'est-à-dire vers un élément de E . Le système, sous sa forme lente-rapide, décrit d'une part la dynamique sur E et d'autre part la dynamique sur l'orthogonal F du noyau. Ces deux dynamiques sont couplées. Si la composante sur F a tendance à converger vers un équilibre, elle modifie la dynamique sur E qui, en retour, modifie celle sur F . Lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$, la conjonction des deux dynamiques conduit à s'équilibrer vers une variété centrale ε proche de E et paramétrée par $x^\varepsilon \in E$.

5.2 Le théorème de la variété centrale

Nous énonçons ici le théorème de la variété centrale (Théorème 5.2.1) utilisé dans cette thèse. Celui-ci montre l'existence d'une variété invariante, pour le système sous la forme lente-rapide, permettant de réduire l'étude de la dynamique à celle du problème réduit à cette variété. Nous énonçons ensuite les estimations précisant l'erreur entre la dynamique du système original et celle du système réduit (Théorème 5.2.2).

5.2.1 Énoncé des théorèmes

Théorème 5.2.1. *[Théorème de la variété centrale]*

Soit E et F deux espaces de Banach. Soit $\mathcal{F}_0(X, Y, \varepsilon) \in C^1(E \times F \times [0, 1]; E)$ et

$\mathcal{G}_0(X, Y, \varepsilon) \in C^1(E \times F \times [0, 1]; F)$. Soit K un opérateur de domaine dense dans F , $\mathcal{D}(K) \subset F$. On suppose que K génère un semi-groupe compact analytique $\exp(tK)$ d'opérateurs linéaires bornés sur F et qu'il existe $\mu > 0$ tel que

$$\forall t \geq 0, \quad \forall \varepsilon \in (0, 1], \quad \left\| \exp\left(\frac{t}{\varepsilon}K\right) Y \right\|_F \leq C \|Y\|_F \exp\left(-\mu \frac{t}{\varepsilon}\right).$$

Pour toute condition initiale, $(x_0, y_0) \in E \times F$ et, pour tout $\varepsilon \in (0, 1]$, on définit $X^\varepsilon(t, x_0, y_0) \equiv X^\varepsilon(t)$ et $Y^\varepsilon(t, x_0, y_0) \equiv Y^\varepsilon(t)$ comme la solution⁵, pour $t \geq 0$, du système différentiel⁶

$$(S_\varepsilon) \quad \begin{cases} \frac{d}{dt} X^\varepsilon(t) = \mathcal{F}_0(X^\varepsilon(t), Y^\varepsilon(t), \varepsilon), \\ \frac{d}{dt} Y^\varepsilon(t) = \mathcal{G}_1(X^\varepsilon(t), Y^\varepsilon(t), \varepsilon) + \frac{1}{\varepsilon} K Y^\varepsilon(t) \\ X^\varepsilon(0) = x_0, \quad Y^\varepsilon(0) = y_0. \end{cases} \quad (5.2.1)$$

On suppose que les solutions de (S_ε) vérifient, pour tout $t \in [0, T]$,

$$\|X^\varepsilon(t)\|_E + \|Y^\varepsilon(t)\|_F \leq C_T,$$

où C_T est indépendant de ε . Alors, il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$, le système (S_ε) admet une variété centrale \mathbf{C}_ε dans le sens suivant.

Il existe une fonction $h(x, \varepsilon) \in C^1(E \times [0, \varepsilon_0]; F)$ telle que, pour tout $\varepsilon \in]0, \varepsilon_0]$, l'ensemble $\mathbf{C}_\varepsilon = \{(x, h(x, \varepsilon)); x \in E\}$ est invariant sous le semi-flot généré par (S_ε) pour $t \geq 0$. De plus, $\|h(x, \varepsilon)\|_{L^\infty(E, F)} = O(\varepsilon)$ lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$.

REMARQUE 5.2.1. Cette version du théorème de la variété centrale est similaire à celle énoncée dans [15] dans le cadre d'un opérateur K intégral. Dans notre étude, K est un opérateur elliptique de la forme $K = \text{diag}(A_i)$ avec conditions de Neumann sur le bord. E est l'espace des constantes et F des fonctions à moyenne nulle. K est donc défini de $\mathcal{D}(K) = \{W \in (H^2)^{N+1}, \partial_n W = 0\} \cap F$ dans F et non pas de F dans lui-même. Cependant, $\mathcal{D}(K)$ étant dense dans F , K engendre un semi-groupe analytique d'opérateurs de F dans lui-même [38, 66] ce qui est suffisant pour prouver le théorème.

REMARQUE 5.2.2. Nous pouvons tout aussi bien énoncer ce théorème (qui est cette fois exactement celui énoncé dans [15]) dans le cadre d'un modèle discret en espace. Les idées principales et les calculs sont exactement les mêmes; les questions d'espaces fonctionnels étant plus simples. Le modèle discret est détaillé en annexe de ce chapitre.

Ce théorème assure l'existence d'une variété \mathbf{C}_ε invariante pour le système (S_ε) et paramétrée par $X^\varepsilon \in E$ qui est solution d'un système de dimension plus petite⁷. Dans les

5. Cette solution existe et est unique, au sens des mild-solutions, d'après les hypothèses de régularité sur les fonctions \mathcal{F}_0 et \mathcal{G}_0 et les hypothèses sur K . De plus, c'est une solution classique au sens L_2 .

6. Un tel système est dit "lent-rapide". La variable lente est $X^\varepsilon \in E$ et la variable (à décroissance) rapide est $Y^\varepsilon \in F$.

7. En particulier de dimension finie.

applications, E est le plus souvent le noyau de l'opérateur \tilde{K} (défini sur $D(\tilde{K}) \in E \times F$) et F son supplémentaire, stable par \tilde{K} . Dans cette situation, $K = \tilde{K}|_F$. La variété centrale est ainsi paramétrée par une quantité $X(t) \in \ker(\tilde{K})$, où $X(t)$ est solution d'un système d'équations différentielles ordinaires, appelé système réduit. Celui-ci approche, dans un sens que nous précisons ci-dessous, le problème d'origine. Ainsi, la dynamique de (S_ε) est décrite par un problème plus simple.

Une fois le théorème de la variété centrale établi, définissons les modèles réduits

$$(S_\varepsilon^{[\infty]}) \quad \frac{d}{dt} X^{\varepsilon, [\infty]}(t) = \mathcal{F}_0(X^{\varepsilon, [\infty]}(t), h(X^{\varepsilon, [\infty]}(t), \varepsilon), \varepsilon), \quad Y^{\varepsilon, [\infty]}(t) = h(X^{\varepsilon, [\infty]}(t), \varepsilon)$$

et

$$(S_\varepsilon^{[0]}) \quad \frac{d}{dt} X^{\varepsilon, [0]}(t) = \mathcal{F}_0(X^{\varepsilon, [0]}(t), 0, \varepsilon), \quad Y^{\varepsilon, [0]}(t) = h(X^{\varepsilon, [0]}(t), \varepsilon).$$

REMARQUE 5.2.3. *Le calcul exact de la variété centrale est le plus souvent hors de portée. Une idée pratique est d'en faire des calculs approchés. Le théorème 5.2.1 assure que $h(x, \varepsilon) = O(\varepsilon)$. Donc, en première approximation, $h \approx 0$ et on obtient le système réduit $(S_\varepsilon^{[0]})$. En fait, $h(x, \varepsilon)$ admet un développement asymptotique, de la forme $h(x, \varepsilon) = h^r(x, \varepsilon) + O(\varepsilon^r)$, calculable explicitement en ε et de même ordre que la régularité des fonctions \mathcal{F}_0 et \mathcal{G}_0 . L'approximation $h(x, \varepsilon) \approx h^r(x, \varepsilon)$ conduit à l'écriture de systèmes réduits d'ordre r [15]. Nous nous limitons ici au cas $r = 0$.*

Le théorème suivant décrit l'erreur entre les système réduits $(S_\varepsilon^{[\infty]})$ et $(S_\varepsilon^{[0]})$ et le problème d'origine (S_ε) .

Théorème 5.2.2. *Sous les hypothèses et notations du théorème 5.2.1, pour toute constante $0 < \mu' < \mu$ et toute condition initiale $(x_0, y_0) \in E \times F$, on a les propriétés suivantes.*

(i) **Convergence exponentielle vers la variété centrale.**

Il existe une constante $C > 0$ telle que

$$\forall t \geq 0, \quad \|Y^\varepsilon(t) - h(X^\varepsilon(t), \varepsilon)\|_F \leq C \exp\left(-\mu' \frac{t}{\varepsilon}\right).$$

(ii) **Erreur pour le système $(S_\varepsilon^{[\infty]})$.**

Pour tout $T > 0$, il existe une condition initiale x_0^ε , dépendante de T et ε -proche de x_0 , et une constante $C_T > 0$, telles que les solutions du problème réduit

$$\forall t \in [0, T], \quad \|X^\varepsilon(t) - X^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_E + \|Y^\varepsilon(t) - Y^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_F \leq C_T \exp\left(-\mu' \frac{t}{\varepsilon}\right),$$

où $C_T > 0$ est indépendante de t et de ε . De plus, s'il existe $C > 0$ indépendante de t et ε telle que, pour tout $t > 0$, $\|X^\varepsilon(t)\|_E \leq C$, alors on peut prendre $T = +\infty$.

(iii) **Erreur pour le système** $(S_\varepsilon^{[0]})$.

Pour tout $T > 0$, il existe une condition initiale x_0^ε , dépendante de T et ε -proche de x_0 , et une constante $C_T > 0$, telles que les solutions du problème réduit $(S_\varepsilon^{[l]})$, avec $X^{\varepsilon, [l]}(0) = x_0^\varepsilon$, satisfont l'estimation

$$\forall t \in [0, T], \quad \|X^\varepsilon(t) - X^{\varepsilon, [0]}(t)\|_E + \|Y^\varepsilon(t) - Y^{\varepsilon, [0]}(t)\|_F \leq C_T \left(\varepsilon + \exp\left(-\mu' \frac{t}{\varepsilon}\right) \right),$$

où $C_T > 0$ est indépendante de t et de ε . De plus, s'il existe $C > 0$ indépendante de t et ε telle que, pour tout $t > 0$, $\|X^\varepsilon(t)\|_E \leq C$, alors on peut prendre $T = +\infty$.

Ce théorème nous dit donc que, quitte à modifier les conditions initiales, les systèmes réduits approchent bien le modèle d'origine dès lors que ε est suffisamment petit. Ce théorème nous permet de décrire le comportement **qualitatif** du problème originel en travaillant sur les systèmes réduits de dimension inférieure. Notons que le système $(S_\varepsilon^{[\infty]})$ n'est pas, en pratique, calculable explicitement. Les calculs deviennent très rapidement difficiles et, le plus souvent, une approximation à l'ordre 0 ou 1 suffit. Nous n'effectuons que le calcul de h à l'ordre 0, c'est-à-dire que l'on approche h par 0 ce qui induit une erreur d'ordre 1 en ε .

5.2.2 Preuves des théorème 5.2.1 et 5.2.2

Les idées de la démonstration du théorème 5.2.1 sont exactement les mêmes que celles utilisées dans [75], pour des systèmes de dimension finie, et dans [15], dans un cadre d'opérateurs intégraux. Dans un but de complétude et comme le cadre fonctionnel est un peu différent, nous donnons les étapes essentielles des preuves.

Preuve du théorème 5.2.1. On suit la preuve classique du théorème de la variété centrale ([14] pour le cas de dimension finie et [15] dans un cadre d'espace de Banach). Soit M une borne commune pour $\mathcal{F}_0(X^\varepsilon(t), Y^\varepsilon(t), \varepsilon)$ et $\mathcal{G}_1(X^\varepsilon(t), Y^\varepsilon(t), \varepsilon)$ en norme L_∞ ainsi que de leur dérivée, pour $t \geq 0$.

Preuve de l'existence. Soit

$$B := \{h : E \rightarrow F \text{ t.q. } h \text{ est } C^1 \text{ et } \|h\|_{L^\infty(E;F)} \leq 1, \quad \|D_x h\|_{L^\infty(E; \mathcal{L}(E;F))} \leq 1\}.$$

Soit $h \in B$ et $x_0 \in E$ donnés. On définit $X(t, x_0, h, \varepsilon) = X_h(t, x_0)$ comme la solution de

$$\frac{d}{dt} X_h(t, x_0) = \mathcal{F}_0(X_h(t, x_0), h(X_h(t, x_0), \varepsilon), \varepsilon), \quad X_h(0, x_0) = x_0, \quad (5.2.2)$$

et $Y(t, x_0, h, \varepsilon) = Y_h(t, x_0)$ par

$$Y_h(t, x_0) = - \int_t^{+\infty} \exp\left(\frac{s-t}{\varepsilon}K\right) \mathcal{G}_1(X_h(s, x_0), h(X_h(s, x_0), \varepsilon), \varepsilon) ds. \quad (5.2.3)$$

Comme $\exp(\frac{t}{\varepsilon}K)$ est un semi-groupe compact et \mathcal{G}_1 est globalement lipschitzienne, pour tout $t > 0$, on a $Y_h(t, x_0) \ni \mathcal{D}(K)$ et, par la formule de Duhamel, $Y_h(t, x_0)$ est solution classique dans F de l'équation aux dérivées partielles

$$\frac{d}{dt}Y_h(t, x_0) = \mathcal{G}_1(X_h(t, x_0), h(X_h(t, x_0), \varepsilon), \varepsilon) + \frac{K}{\varepsilon}Y_h(t, x_0) \quad (5.2.4)$$

$Y_h(t, x_0)$ est bornée lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Enfin définissons l'opérateur \mathcal{T} sur B par

$$\mathcal{T}h(x_0) := Y_h(0, x_0) = - \int_0^{+\infty} \exp\left(\frac{s}{\varepsilon}K\right) \mathcal{G}_1(X_h(s, x_0), h(X_h(s, x_0), \varepsilon), \varepsilon) ds. \quad (5.2.5)$$

Tout point fixe h de \mathcal{T} est une variété centrale pour le système (S_ε) . En effet, fixons $t \in \mathbb{R}$ et $x_0 \in E$, on a

$$\mathcal{T}h(X_h(t, x_0), \varepsilon) = - \int_0^{+\infty} \exp\left(\frac{s}{\varepsilon}K\right) \mathcal{G}_1(X_h(s, X_h(t, x_0)), h(X_h(s, X_h(t, x_0)), \varepsilon), \varepsilon) ds.$$

Par les propriétés du flot de l'équation (5.2.2), on a $X_h(s, X_h(t, x_0)) = X_h(s+t, x_0)$ d'où, après changement de variable $s = t + s$,

$$\mathcal{T}h(X_h(t, x_0), \varepsilon) = - \int_t^{+\infty} \exp\left(\frac{s-t}{\varepsilon}K\right) \mathcal{G}_1(X_h(s, x_0), h(X_h(s, x_0), \varepsilon), \varepsilon) ds = Y_h(t, x_0).$$

Si $\mathcal{T}h = h$, il vient $Y_h(t, x_0) = h(X_h(t, x_0), \varepsilon)$ et par (5.2.2) et (5.2.4), h est invariante sous le semi-flot de (S_ε) .

Nous montrons maintenant que \mathcal{T} a un point fixe unique dans B , ce qui implique l'existence d'une variété centrale pour (S_ε) . Dans la suite de cette preuve, on note sans plus de précisions $\|\cdot\|_{L^\infty}$ les normes dans respectivement $L^\infty(E)$, $L^\infty(E; F)$, $L^\infty(E; \mathcal{L}(E))$ et $L^\infty(E; \mathcal{L}(E; F))$.

On a

$$\|\mathcal{T}h(x_0)\|_{L^\infty} \leq - \int_0^{+\infty} \exp\left(-\mu\frac{s}{\varepsilon}\right) M ds = \frac{M\varepsilon}{\mu}, \quad (5.2.6)$$

quantité inférieure à 1 si ε est suffisamment petit. D'autre part, on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}D_{x_0}X_h(t, x_0) &= D_x f(X_h(t, x_0), h(X_h(t, x_0), \varepsilon), \varepsilon) D_{x_0}X_h(t, x_0) \\ &\quad + D_y \mathcal{F}_0(X_h(t, x_0), h(X_h(t, x_0), \varepsilon), \varepsilon) D_x h(X_h(t, x_0)) D_{x_0}X_h(t, x_0) \end{aligned}$$

$$D_{x_0}X_h(0, x_0) = Id.$$

D'où, par le lemme de Grönwall,

$$\|D_{x_0}X_h(t, x_0)\|_{L^\infty} \leq \exp(2Mt).$$

On en déduit par (5.2.6),

$$\|D_{x_0}\mathcal{T}h(x_0)\|_{L^\infty} \leq \frac{2M\varepsilon}{\mu - 2M\varepsilon},$$

quantité inférieure à 1 pour ε suffisamment petit. On a donc, pour ε suffisamment petit, $\mathcal{T}(B) \subset B$.

Le même type d'estimation permet de montrer que, pour deux fonctions h_1 et h_2 de B fixées, on a

$$\left\| \frac{d}{dt} (X_{h_1}(t, x_0) - X_{h_2}(t, x_0)) \right\|_{L^\infty} \leq M (\|X_{h_1}(t, x_0) - X_{h_2}(t, x_0)\|_{L^\infty} + \|h_1 - h_2\|_{L^\infty}),$$

d'où

$$\|X_{h_1}(t, x_0) - X_{h_2}(t, x_0)\|_{L^\infty} \leq M t \exp(Mt) \|h_1 - h_2\|_{L^\infty},$$

et donc

$$\begin{aligned} \|\mathcal{T}h_1 - \mathcal{T}h_2\|_{L^\infty} &\leq \int_0^{+\infty} \exp\left(-\mu \frac{s}{\varepsilon}\right) (2M \|X_{h_1}(s, x_0) - X_{h_2}(s, x_0)\|_{L^\infty} + M \|h_1 - h_2\|_{L^\infty}) ds \\ &\leq \left(\frac{2M^2\varepsilon}{(\mu - \varepsilon M)^2} + \frac{M}{\mu} \right) \varepsilon \|h_1 - h_2\|_{L^\infty}. \end{aligned}$$

La quantité $\left(\frac{2M^2\varepsilon}{(\mu - \varepsilon M)^2} + \frac{M}{\mu} \right) \varepsilon$ est plus petite que 1 dès que ε est suffisamment petit. On montre de la même manière qu'il existe une constante $C(M, \mu, \varepsilon)$ bornée pour $\varepsilon \in (0, 1]$ telle que

$$\|D_{x_0}(\mathcal{T}h_1(x_0) - \mathcal{T}h_2(x_0))\|_{L^\infty} \leq C(M, \mu, \varepsilon) \varepsilon (\|h_1 - h_2\|_{L^\infty} + \|D_x(h_1 - h_2)\|_{L^\infty}).$$

Ces différents points impliquent que \mathcal{T} est une contraction sur B et possède donc un unique point fixe $h \in B$ dès que ε est suffisamment petit.

La régularité de h en ε provient du même type d'estimation. On utilise le fait que h peut être obtenue par un procédé itératif, c'est-à-dire comme la limite $\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathcal{T}^n h_0$ pour n'importe quel choix initial de $h_0 \in B$, et que

$$\|D_\varepsilon \mathcal{T}g\|_{L^\infty(\mathbb{R}, \mathcal{L}(\mathbb{R}; F))} \leq C + C\varepsilon \|D_\varepsilon g\|_{L^\infty(\mathbb{R}, \mathcal{L}(\mathbb{R}; F))}$$

pour tout $g \in B$, où C est indépendant de ε . Il s'ensuit

$$\|D_\varepsilon \mathcal{T}g\|_{L^\infty(\mathbb{R}, \mathcal{L}(\mathbb{R}; F))} \leq C$$

et on conclut à la régularité de h en ε .

Enfin, h étant un point fixe de \mathcal{T} , on a par l'équation (5.2.6),

$$\|h\|_{L^\infty(E; F)} = O(\varepsilon)$$

ce qui termine la preuve du théorème 5.2.1. □

Preuve du théorème 5.2.2. Soit $(X^\varepsilon(t), Y^\varepsilon(t))$ les solutions de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ avec condition initiale (x_0, y_0) .

Preuve de (i). On a, pour tout $t \geq 0$,

$$Y^\varepsilon(t) = \exp\left(\frac{t}{\varepsilon}K\right)y_0 + \int_0^t \exp\left(\frac{t-s}{\varepsilon}K\right)\mathcal{G}_1(X^\varepsilon(s), Y^\varepsilon(s), \varepsilon), \varepsilon)ds$$

et puisque $(X, h(X, \varepsilon))$ est invariant pour le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$,

$$h(X^\varepsilon(t), \varepsilon) = \exp\left(\frac{t}{\varepsilon}K\right)h(x_0, \varepsilon) + \int_0^t \exp\left(\frac{t-s}{\varepsilon}K\right)\mathcal{G}_1(X^\varepsilon(s), h(X^\varepsilon(s), \varepsilon), \varepsilon)ds.$$

Par conséquent,

$$Y^\varepsilon(t) - h(X^\varepsilon(t), \varepsilon) = \exp\left(\frac{t}{\varepsilon}K\right)(y_0 - h(x_0, \varepsilon)) + \int_0^t \exp\left(\frac{t-s}{\varepsilon}K\right)(\mathcal{G}_1(X^\varepsilon(s), Y^\varepsilon(s), \varepsilon) - \mathcal{G}_1(X^\varepsilon(s), h(X^\varepsilon(s), \varepsilon), \varepsilon))ds.$$

En utilisant le caractère globalement lipschitzien de \mathcal{G}_1 et le contrôle exponentiel de $\exp\left(\frac{t}{\varepsilon}K\right)$, on obtient, pour une certaine constante C indépendante de t ,

$$\|Y^\varepsilon(t) - h(X^\varepsilon(t), \varepsilon)\|_2 \leq C \int_0^t \exp\left(-\frac{t-s}{\varepsilon}\mu\right) \|Y^\varepsilon(s) - h(X^\varepsilon(s), \varepsilon)\|_2 ds.$$

Par le lemme de Grönwall appliqué à la fonction $e^{\frac{t}{\varepsilon}\mu}\|Y^\varepsilon(t) - h(X^\varepsilon(t), \varepsilon)\|_2$, on a

$$\|Y^\varepsilon(t) - h(X^\varepsilon(t), \varepsilon)\|_2 \leq \|y_0 - h(x_0, \varepsilon)\|_2 \exp\left(-(\mu - C\varepsilon)\frac{t}{\varepsilon}\right).$$

Quitte à choisir C assez grand, cette estimation est valable pour tout $\mu' = (\mu - C\varepsilon) \in (0, \mu)$, ce qui termine la preuve du point (i).

preuve de (ii) Soit $T > 0$ et pour $t \in [0, T]$, on définit $X_T^{\varepsilon, [\infty]}(t)$ l'unique solution de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$ vérifiant

$$X_T^{\varepsilon, [\infty]}(T) = X^\varepsilon(T).$$

En utilisant le point (i), on a pour $t \in [0, T]$,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}X^\varepsilon(t) &= \mathcal{F}_0\left(X^\varepsilon(t), h(X^\varepsilon(t), \varepsilon) + O(e^{-\mu\frac{t}{\varepsilon}}), \varepsilon\right) \\ \frac{d}{dt}X_T^{\varepsilon, \infty}(t) &= \mathcal{F}_0\left(X_T^{\varepsilon, \infty}(t), h(X_T^{\varepsilon, \infty}(t), \varepsilon), \varepsilon\right). \end{aligned}$$

En intégrant entre t et T et en utilisant le fait que \mathcal{F}_0 et h sont globalement lipschitziennes, on a, pour une certaine constante C_T indépendante de t et ε ,

$$\|X^\varepsilon(t) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}\|_E \leq C_T \int_t^T \left(\|X^\varepsilon(s) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}(s)\|_E + O\left(e^{-\mu' \frac{s}{\varepsilon}}\right) \right) ds \quad (5.2.7)$$

d'où, pour une certaine constante encore notée C_T , indépendante de t et ε ,

$$\|X^\varepsilon(t) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}\|_E \leq C_T \int_t^T \|X^\varepsilon(s) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}(s)\|_E ds + \frac{\varepsilon}{\mu'} e^{-\mu' \frac{t}{\varepsilon}},$$

ce qui implique

$$e^{\mu' \frac{t}{\varepsilon}} \|X^\varepsilon(t) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}\|_E \leq C_T \int_t^T e^{\mu' \frac{s}{\varepsilon}} \|X^\varepsilon(s) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}(s)\|_E ds + \frac{\varepsilon}{\mu'}.$$

En appliquant le lemme de Grönwall à la fonction $e^{\mu' \frac{t}{\varepsilon}} \|X^\varepsilon(t) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}\|_E$, on obtient

$$\forall t \in [0, T], \quad \|X^\varepsilon(t) - X_T^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_E \leq \frac{\varepsilon}{\mu'} C_T \exp\left(-\mu'' \frac{t}{\varepsilon}\right) \quad (5.2.8)$$

où $\mu'' = \mu - C_T \varepsilon$. Quitte à choisir C_T assez grand, cette estimation est valable pour tout $\mu'' \in (0, \mu')$, ce qui termine la preuve du point (ii) lorsque $T < \infty$.

Si X^ε est uniformément bornée dans E , indépendamment de t et ε , alors $X^{\varepsilon, [\infty]}$ et $\frac{d}{dt} X^{\varepsilon, [\infty]}$ le sont également et, par le théorème d'Ascoli, on peut choisir une suite de trajectoires $X_T^{\varepsilon, [\infty]}$ qui convergent lorsque $T \rightarrow +\infty$. Ceci permet de choisir $x_0^\varepsilon = \lim_{T \rightarrow \infty} X_T^{\varepsilon, [\infty]}(0)$ et $C > 0$ tels que

$$\forall t \geq 0, \quad \|X^\varepsilon(t) - X^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_E \leq \frac{\varepsilon}{\mu'} C \exp\left(-\mu'' \frac{t}{\varepsilon}\right) \quad (5.2.9)$$

ce qui termine la preuve du point (ii).

preuve de (iii). Finalement, le point (iii) est une conséquence immédiate du point (ii) et du fait que $h(x, \varepsilon) = O(\varepsilon)$. \square

REMARQUE 5.2.4. *Les estimations 5.2.8 et 5.2.9 montrent, en particulier, que la condition initiale modifiée x_0^ε est ε -proche de x_0 . Ce fait est utilisé par la suite.*

5.3 Problèmes agrégés et comportement qualitatif des solutions

5.3.1 Liens entre le problème agrégé et le problème d'origine

Les théorèmes précédents nous assurent que les solutions du problème original convergent exponentiellement vite en temps vers une variété centrale C^ε qui est ε -proche de l'équilibre $\Phi = \frac{1}{|\Omega|}(1, \dots, 1) \in L_2^{N+1}$ et invariante pour le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Le

problème réduit $(S_\varepsilon^{[\infty]})$ décrit l'évolution de la solution sur C^ε . À l'ordre 0, les calculs consistent à faire l'approximation que $C^\varepsilon = \text{vect}(\Phi)$ ce qui induit une erreur d'ordre ε . Les calculs d'ordre supérieur prennent en compte le fait que l'on n'est pas exactement à l'équilibre mais sur une variété centrale tangente à cet équilibre. Nous nous intéressons uniquement à une approximation à l'ordre 0 de la variété centrale (c'est-à-dire que nous calculons explicitement le problème $(S_\varepsilon^{[0]})$).

Proposition 5.3.1. *Le problème approché à l'ordre 0 (appelé problème agrégé) est défini explicitement par*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}r = \tilde{I} - \tilde{m}_0 r - \sum_{i=1}^N \tilde{f}_i(r)u_i, \\ \frac{d}{dt}u_i = (\tilde{f}_i(r) - \tilde{m}_i)u_i \quad i = 1..N \\ u_i(0), r(0) > 0 \end{cases} \quad (5.3.1)$$

où les coefficients positifs \tilde{I} et \tilde{m}_i , et les fonctions de consommation \tilde{f}_i sont donnés par

$$\tilde{I} = \int_{\Omega} I(x)dx, \quad \tilde{m}_i = \int_{\Omega} m_i(x)dx, \quad \tilde{f}_i(r) = \int_{\Omega} f_i(x, r)dx.$$

Les fonctions de consommation $\tilde{f}_i(r)$ sont des fonctions strictement croissantes en r vérifiant $\tilde{f}_i(0) = 0$.

Les théorèmes 5.2.1 et 5.2.2 précisent comment les solutions de (5.3.1) approchent celles de (S_ε) .

Théorème 5.3.2. *Soit $(R^\varepsilon(t), U_1^\varepsilon(t), \dots, U_N^\varepsilon(t)) = \mathbf{W}^\varepsilon = X^\varepsilon + Y^\varepsilon$ l'unique solution de (5.1.1). Soit $(X^{\varepsilon, [0]}(t), Y^{\varepsilon, [0]}(t))$ la solution du problème approché*

$$\frac{d}{dt}X^{\varepsilon, [0]}(t) = \mathcal{F}_0(X^{\varepsilon, [0]}(t), 0, \varepsilon), \quad Y^{\varepsilon, [0]} = h(X^{\varepsilon, [0]}(t), \varepsilon). \quad (5.3.2)$$

Alors, il existe une condition initiale $X^{\varepsilon, [0]}(0) = x_0^\varepsilon$ et trois constantes strictement positives ε_0 , C et μ' telles que, pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$ et pour tout $t \geq 0$, on a

$$\|X^\varepsilon(t) - X^{\varepsilon, [0]}(t)\|_E + \|Y^\varepsilon(t) - Y^{\varepsilon, [0]}(t)\|_F \leq C \left(\varepsilon + \exp \left(-\mu' \frac{t}{\varepsilon} \right) \right).$$

En particulier, en utilisant les notations de la proposition 5.3.1, on a

$$\|R^\varepsilon(t) - r(t)\|_2 + \sum_{i=1}^N \|U_i^\varepsilon(t) - u_i(t)\|_2 \leq C \left(\varepsilon + \exp \left(-\mu' \frac{t}{\varepsilon} \right) \right).$$

Nous montrons maintenant que la connaissance de la dynamique en temps long du problème agrégé suffit à décrire la dynamique en temps long du système (S_ε) . Débutons par un résultat local reliant les solutions stationnaires de $S_\varepsilon^{[0]}$ à celles de $S_\varepsilon^{[\infty]}$.

Lemme 5.3.3. *Supposons que le système (5.3.1) admet une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable)*

$$p^* = (r^*, u_1^*, \dots, u_i^*) \in \mathbb{R}_+^{N+1}.$$

Alors le système $\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]}$ admet une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable)

$$P^{*,\varepsilon} = (p^{*,\varepsilon}, h(p^{*,\varepsilon}, \varepsilon)) = (R^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, \dots, U_N^{*,\varepsilon}) \in (C^1(\Omega))^{N+1},$$

où $p^{*,0} = p^*$.

De plus, si p^* est hyperbolique stable, alors il existe $\varepsilon_1 > 0$ et $\eta > 0$ tel que

$$\forall \varepsilon \in [0, \varepsilon_1], \|w^{\varepsilon, [\infty]}(0) - P^{*,\varepsilon}\| \leq \eta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} \|W^\varepsilon(t) - P^{*,\varepsilon}\|_2 = 0.$$

Preuve : Si p^* est une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable) de (5.3.1) alors, par inversion locale, le système

$$\frac{d}{dt} X^{\varepsilon, [0]}(t) = \mathcal{F}_0(X^{\varepsilon, [0]}(t), 0, \varepsilon)$$

admet une solution stationnaire hyperbolique $p^{*,\varepsilon}$ vérifiant $p^{*,0} = p^*$. Par conséquent, $P^{*,\varepsilon} = (p^{*,\varepsilon}, h(p^{*,\varepsilon}, \varepsilon))$ est une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable) de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$. Par invariance de la variété centrale, $P^{*,\varepsilon}$ est une solution stationnaire de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ et par régularité elliptique, $P^{*,\varepsilon}$ est en fait C^1 .

Il reste à montrer que, si ε est suffisamment petit, on peut choisir un bassin d'attraction dont la taille est indépendante de ε . Supposons par contradiction que, pour tout $\eta > 0$, il existe des suites $\varepsilon_k \rightarrow 0$, $t_k \rightarrow +\infty$ et $\alpha_k > 0$ telles que

$$\|W^{\varepsilon_k, [\infty]}(0) - P^{*,\varepsilon_k}\|_2 \leq \eta \text{ et } \|W^{\varepsilon_k, [\infty]}(t_k) - P^{*,\varepsilon_k}\|_2 > \alpha_k.$$

Si η est suffisamment petit et k suffisamment grand, ceci contredit le fait que P^{*,ε_k} est un attracteur local, ce qui termine la preuve. \square

Munis de ce résultat, nous sommes en mesure de montrer que l'existence d'une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable) positive ou nulle pour le problème (5.3.1) implique celle d'une solution stationnaire similaire pour le problème $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ (et donc pour le problème $(\tilde{\mathcal{S}}_\varepsilon)$).

Théorème 5.3.4. *Supposons que le système (5.3.1) admet une solution stationnaire hyperbolique stable (resp. instable) positive ou nulle*

$$p^* = (r^*, u_1^*, \dots, u_i^*) \in \mathbb{R}_+^{N+1}.$$

Si $\varepsilon > 0$ est suffisamment petit, le système \mathcal{S}_ε admet une solution stationnaire stable (resp. instable)

$$P^{*,\varepsilon} = (p^{*,\varepsilon}, h(p^{*,\varepsilon}, \varepsilon)) = (R^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, \dots, U_N^{*,\varepsilon}) \in (C^1(\Omega))^{N+1},$$

vérifiant $p^{*,0} = p^*$, $R^{*,\varepsilon} > 0$ et pour $i = 1, \dots, N$,

$$u_i^* > 0 \Rightarrow U_i^{*,\varepsilon} > 0,$$

$$u_i^* = 0 \Rightarrow U_i^{*,\varepsilon} = 0.$$

Preuve : Par le lemme 5.3.3, on sait que le système $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$ admet une solution stationnaire hyperbolique $P^{*,\varepsilon}$ stable (resp. instable). Par invariance de la variété centrale, $P^{*,\varepsilon}$ est une solution stationnaire de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Si $P^{*,\varepsilon}$ est une solution stationnaire instable de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$, alors c'est évidemment une solution instable de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$.

Montrons que, si $P^{*,\varepsilon}$ est une solution stationnaire stable de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$, alors c'est une solution stationnaire stable de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Notons $W^\varepsilon(t)$ l'unique solution de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ avec la condition initiale $W^\varepsilon(0) = (x_0, y_0)$ dans un voisinage (restant à déterminer) de $P^{*,\varepsilon}$ dans L_2^{N+1} et $W^{\varepsilon, [\infty]}(t)$ l'unique solution de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$ avec condition initiale $W^{\varepsilon, [\infty]}(0) = (x_0^\varepsilon, h(x_0^\varepsilon, \varepsilon))$ donnée dans le théorème 5.2.2- (iii). On a

$$\|W^\varepsilon(t) - P^{*,\varepsilon}\|_2 \leq \|W^\varepsilon(t) - W^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_2 + \|W^{\varepsilon, [\infty]}(t) - P^{*,\varepsilon}\|_2.$$

Soit $\eta > 0$ la taille du bassin d'attraction indépendante de ε et définie dans le lemme 5.3.3. Si $\|W^\varepsilon(0) - P^{*,\varepsilon}\|_2 \leq \eta/2$, alors $W^{\varepsilon, [\infty]}(0) = (x_0^\varepsilon, h(x_0^\varepsilon, \varepsilon))$ vérifie

$$\|W^{\varepsilon, [\infty]}(0) - P^{*,\varepsilon}\|_2 \leq \eta$$

dès que ε est suffisamment petit (Remarque 5.2.4). Par le lemme 5.3.3, on en déduit que, si ε est suffisamment petit,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|W^{\varepsilon, [\infty]}(t) - P^{*,\varepsilon}\|_2 = 0.$$

D'après le théorème 5.2.2, pour certaines constantes C et μ' strictement positives, on a

$$\|W^\varepsilon(t) - W^{\varepsilon, [\infty]}(t)\|_2 \leq C \exp(-\mu' \frac{t}{\varepsilon}) \rightarrow 0 \text{ lorsque } t \rightarrow +\infty,$$

ce qui montre que

$$\|W^\varepsilon(t) - P^{*,\varepsilon}\|_2 \rightarrow 0 \text{ lorsque } t \rightarrow +\infty,$$

et termine la preuve de la stabilité locale de $P^{*,\varepsilon}$ pour $(\mathcal{S}_\varepsilon)$.

Il reste à montrer que $P^{*,\varepsilon} = (p^{*,\varepsilon}, h(p^{*,\varepsilon}, \varepsilon))$ est une solution positive ou nulle. Décomposons cette preuve en deux étapes. Premièrement, montrons que $p^{*,\varepsilon}$ est positif ou nul. Comme $p^{*,\varepsilon}$ est ε -proche de p^* , si la $(i+1)$ ème composante de p^* est strictement positive, il en est de même de la $(i+1)$ ème composante de $p^{*,\varepsilon}$ pour un ε assez petit. On sait que toute solution stationnaire positive ou nulle de (5.3.1) vérifie $r^* > 0$. Il suffit donc de montrer que, si la $(i+1)$ ème composante de p^* , notée u_i^* , est nulle, alors la $(i+1)$ ème composante de p_ε^* l'est également. Si $u_i^* = 0$, alors on peut appliquer le théorème de la variété centrale au problème sans l'espèce i ce qui conduit au problème réduit sans l'espèce i , à $N-1$ espèces, $(5.3.1)_i$. Le lemme 5.3.3 conduit donc à définir une solution $p_{[i]}^{*,\varepsilon} = (r^{*,\varepsilon}, u_k^{*,\varepsilon}, k \neq i)$ pour $(5.3.1)_i$. Clairement, $p^{*,\varepsilon,i} = (r^{*,\varepsilon}, u_k^{*,\varepsilon}, k = 1, \dots, N)$ où $u_i^{*,\varepsilon} = 0$ est une solution de (5.3.1). Par unicité de la solution donnée par le théorème d'inversion locale au voisinage de p^* , on en déduit $p^{*,\varepsilon,i} = p^{*,\varepsilon}$ et donc $u_i^{*,\varepsilon} = 0$ si ε est suffisamment petit.

Deuxièmement, il s'agit de montrer que $P^{*,\varepsilon} = p^{*,\varepsilon} + h(p^{*,\varepsilon}, \varepsilon)$ est positive ou nulle. Comme précédemment, comme $h(x, \varepsilon) = O(\varepsilon)$, si la $(i+1)$ ème composante de $p^{*,\varepsilon}$ est strictement positive, quitte à prendre ε suffisamment petit, la $(i+1)$ ème de $P^{*,\varepsilon}$ l'est également. Notons $X = (r, u_1, \dots, u_N)$ et, pour $i = 0, \dots, N$, $h_i(X, \varepsilon)$ la $(i+1)$ ème composante de $h(X, \varepsilon)$. Il suffit de montrer que, si $u_i = 0$, alors $h_i(x, \varepsilon) = 0$.

Pour ce faire, revenons au système dans son écriture d'origine $(\tilde{\mathcal{S}}_\varepsilon)$. Il est clair que ce système conserve le cône positif. Ainsi, sous son écriture lente-rapide (Partie 5.1.2), le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ conserve $\{(X, Y) \in E \times F, \text{ pour tout } i, X_i + Y_i > 0\}$. Par invariance de la variété centrale pour le système $(\mathcal{S}_\varepsilon)$, pour tout $X = (r, u_1, \dots, u_N)$ strictement positif composante par composante et pour tout $i = 1, \dots, N$, on a

$$u_i + h_i(X, \varepsilon) > 0.$$

Comme $\int_\Omega h_i(X, \varepsilon) = 0$ h_i n'est pas de signe fixé et, à la limite $u_i \rightarrow 0$, il vient $h_i(X, \varepsilon) = 0$, ce qui termine la preuve. \square

Le théorème suivant montre que, si p^* est un attracteur global de (5.3.1), alors $P^{*,\varepsilon}$ est un attracteur global de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$.

Théorème 5.3.5. *Supposons que $p_1^* = (r_1^*, u_1^*, 0, \dots, 0)$ est une solution stationnaire asymptotiquement stable de (5.3.1) et un attracteur global dans $\{(r, u_1, \dots, u_N) \in R_+^{N+1}, u_1 > 0\}$. Alors $P_1^{*,\varepsilon} = (R_1^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$, défini dans le théorème 5.3.4, est un attracteur global de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ dans le cône positif.*

Preuve : D'après le théorème 5.3.4, $P_1^{*,\varepsilon}$ existe et, pour une certaine constante C' indépendante de ε , en notant $P_1^* = (p_1^*, h(p_1^*, \varepsilon))$, on a

$$\|P_1^{*,\varepsilon} - P_1^*\|_2 \leq C' \varepsilon. \tag{5.3.3}$$

Soit $W^\varepsilon(t)$ la solution de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ avec condition initiale strictement positive et $W^{\varepsilon,[0]}(t)$ la solution de (5.3.1) avec condition initiale $W^{\varepsilon,[0]} = (x_0^\varepsilon, h(x_0^\varepsilon, \varepsilon))$ donnée dans le théorème

5.2.2. Si ε est assez petit, on peut supposer $x_0^\varepsilon \in \{(r, u_1, \dots, u_N) \in R_+^{N+1}, u_1 > 0\}$. Alors $W^{[0],\varepsilon}(t) = (w(t), h(w(t), \varepsilon))$ est solution de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[0]})$ et, d'après le théorème 5.2.2, on a, pour certaines constantes C et μ' strictement positives,

$$\|W^\varepsilon(t) - W^{[0],\varepsilon}\|_2 \leq C(\varepsilon + \exp(-\mu' \frac{t}{\varepsilon})). \quad (5.3.4)$$

Soit $\eta > 0$ la taille du bassin d'attraction donnée dans le lemme 5.3.3. Comme P_1^* est un attracteur global de (5.3.1), on a

$$\exists T > 0, \forall t \geq T, \|W^{\varepsilon,[0]}(t) - P_1^*\| \leq \eta/4. \quad (5.3.5)$$

On a, pour tout $t \geq 0$ et ε suffisamment petit,

$$\|W^\varepsilon(t) - P_1^{*,\varepsilon}\|_2 \leq \|W^\varepsilon(t) - W^{\varepsilon,[0]}(t)\|_2 + \|W^{\varepsilon,[0]}(t) - P_1^*\| + \|P_1^* - P_1^{*,\varepsilon}\|_2 \quad (5.3.6)$$

et, par les inégalités 5.3.3, 5.3.4 et 5.3.5, on en déduit l'existence d'une constante C'' indépendante de ε et de η telle que

$$\exists T > 0, \forall t > T, \|W^\varepsilon(t) - P_1^{*,\varepsilon}\|_2 \leq C''(\varepsilon + \exp(-\mu \frac{t}{\varepsilon})) + \eta/4. \quad (5.3.7)$$

Quitte à choisir ε suffisamment petit pour que $C''(\varepsilon + \exp(-\mu \frac{T}{\varepsilon})) \leq \eta/4$, on a

$$\exists T > 0, \forall t > T, \|W^\varepsilon(t) - P_1^{*,\varepsilon}\|_2 \leq \eta/2. \quad (5.3.8)$$

Comme dans le théorème 5.3.4, si ε est suffisamment petit, (5.3.8) implique $\|W^\varepsilon(t) - P_1^{*,\varepsilon}\|_2 \rightarrow 0$ ce qui termine la preuve. \square

5.3.2 Applications : attracteurs globaux pour trois classes de systèmes

Le problème agrégé général est un problème de chemostat homogène avec des fonctions de consommation strictement croissantes. La dynamique globale dans ce cadre général n'est pas connue mais on sait déterminer les points stationnaires et leur stabilité éventuelle, ce qui fournit l'existence et la stabilité de solutions stationnaires pour le problème d'origine. Pour certaines classes de problèmes agrégés, on peut prouver l'existence d'un attracteur global, et alors il en va de même pour le problème d'origine dès que ε est suffisamment petit.

Dans la suite de cette partie, on note $s^* = \tilde{I}/\tilde{m}_0$ et r_i^* l'unique⁸ solution de $\tilde{f}_i(r) = \tilde{m}_i$ lorsqu'elle existe, et $r_i^* = +\infty$ sinon.

Commençons par un résultat général ne nécessitant pas d'hypothèse supplémentaire sur les mortalités ni sur la forme des fonctions de consommation. La proposition 1.3.2 du chapitre 1 décrit les solutions stationnaires du problème (5.3.1). Le théorème 5.3.4 permet alors de décrire toutes les solutions stationnaires positives ou nulles de $(\tilde{\mathcal{S}}_\varepsilon)$.

8. Car \tilde{f}_i est strictement croissante.

Théorème 5.3.6. *Il existe $\varepsilon_0 > 0$ petit tel que :*

- (i) *Le système (5.1.1) admet un point stationnaire positif ou nul $P_0^{*,\varepsilon} = (R_\varepsilon^*, 0, \dots, 0)$. Si, pour tout $i = 1, \dots, N$, $s^* \leq r_i^*$, alors $P_0^{*,\varepsilon}$ est globalement asymptotiquement stable.*
- (ii) *Soit $i \in \{1, \dots, N\}$. Si $r_i^* < s^*$, alors le système (5.1.1) admet une solution stationnaire positive ou nulle $P_i^{*,\varepsilon} = (R_i^{*,\varepsilon}, 0, \dots, U_i^{*,\varepsilon}, \dots, 0)$.*
- (iii) *Si, $r_i^* < s^*$ et $r_i^* < r_k^*$, pour tout $k \neq i$, alors $P_i^{*,\varepsilon}$ est hyperbolique et stable. Si $r_k^* < r_i^*$ pour un certain k , alors $P_i^{*,\varepsilon}$ est instable.*
- (iv) *Si, pour tout $i \neq k$ tel que $r_k^*, r_i^* < +\infty$, on a $r_k^* \neq r_i^*$, alors les seules solutions stationnaires du système (5.1.1) sont les points $P_i^{*,\varepsilon}$, avec $i \in \{0, \dots, N\}$ tel que $r_i^* < s^*$. En particulier, (5.1.1) n'admet aucune solution stationnaire de coexistence.*

Preuve : Le point (i) est une conséquence directe de la proposition 1.3.1 du chapitre 1 et du théorème 5.3.5. Le point (ii) est une conséquence de la proposition 1.3.2 du chapitre 1 et du théorème 5.3.4, tous deux appliqués au problème à une espèce, comprenant seulement l'espèce i . Le point (iii) découle de la proposition 1.3.2 du chapitre 1 et du théorème 5.3.4. Seul le point (iv) demande plus de précisions.

D'après la proposition 1.3.2 du chapitre 1, les seules solutions stationnaires positives de (5.3.1) sont les solutions $p_0^* = (s^*, 0, \dots, 0)$ et $p_i^* = (r_i^*, 0, \dots, u_i^*, \dots, 0)$ avec $i \geq 1$ et $r_i^* < s^*$. L'existence de la solution stationnaire pour (5.1.1) $P_i^{*,\varepsilon}$ correspondante découle du point (ii). Il s'agit de montrer qu'il n'en existe pas d'autres. Soit $P^{*,\varepsilon} = (X^{*,\varepsilon}, Y^{*,\varepsilon}) \in E \times F$ une solution stationnaire positive ou nulle de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Par invariance de la variété centrale, si ε est suffisamment petit, $(X^{*,\varepsilon}, h(X^{*,\varepsilon}, \varepsilon))$ est également un point fixe de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$. Par le théorème 5.2.2, on a

$$\|Y^{*,\varepsilon} - h(X^{*,\varepsilon}, \varepsilon)\|_F \leq C \exp(-\mu \frac{t}{\varepsilon})$$

et donc, en passant à la limite $t \rightarrow +\infty$,

$$Y^{*,\varepsilon} = h(X^{*,\varepsilon}, \varepsilon).$$

Autrement dit, toute solution stationnaire de $(\mathcal{S}_\varepsilon)$ est sur la variété centrale et est donc une solution stationnaire de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$. Pour montrer le résultat annoncé, il suffit donc de montrer que, si ε est assez petit, les seules solutions stationnaires de $(\mathcal{S}_\varepsilon^{[\infty]})$ sont les solutions $P_i^{*,\varepsilon} = (p^{i,\varepsilon}, h(p^{i,\varepsilon}, \varepsilon))$ où $p^{i,\varepsilon}$ est une solution de (5.3.1) construite par le lemme 5.3.3 au voisinage de $p^{i,*}$.

Soit une suite $\varepsilon_k \rightarrow 0$ et $P^{*,\varepsilon_k} = (p^{*,\varepsilon_k}, h(p^{*,\varepsilon_k}, \varepsilon))$ une suite de solutions stationnaires positives ou nulles de $(\mathcal{S}_{\varepsilon_k}^{[\infty]})$. En passant à la limite, on obtient $p^{*,\varepsilon_k} \rightarrow p^{*,0}$ où $p^{*,0}$ est

une solution stationnaire positive ou nulle de (5.3.1). Par hypothèse, une telle solution est nécessairement hyperbolique et, par le théorème d'inversion locale, le problème

$$0 = \mathcal{F}_0(X^\varepsilon, h(X^\varepsilon, \varepsilon))$$

admet une unique solution stationnaire dans le voisinage de $p^{*,0}$. Nécessairement $p^{*,\varepsilon}$ est cette unique solution ce qui termine la preuve. \square

D'après le théorème 5.3.5, l'existence d'un attracteur global pour le système (5.1.1) découle directement du résultat correspondant pour le système agrégé. Ainsi, lorsque le principe d'exclusion compétitive est vérifié pour le problème agrégé, **il est valable pour le système originel dès que le taux de diffusion est suffisamment grand**. Nous décrivons trois classes de systèmes pour lesquelles le comportement en temps long du problème agrégé est entièrement connu.

Théorème 5.3.7. (*Mortalités \widetilde{m}_i égales*)

Si $\widetilde{m}_i = \widetilde{m}$ pour tout i , alors le problème agrégé s'écrit

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}r(t) = \widetilde{I} - \widetilde{m}r(t) - \sum_{i=1}^N \widetilde{f}_i(r(t))u_i(t) \\ \frac{d}{dt}u_i(t) = \left(\widetilde{f}_i(r(t)) - \widetilde{m}\right)u_i(t). \end{cases} \quad (5.3.9)$$

On a les résultats de convergence globale suivants.

- Si $r_i^* = +\infty$, alors il existe $\varepsilon_0 > 0$ petit tel que la composante U_i^ε de la solution du problème (5.1.1) vérifie $\lim_{t \rightarrow +\infty} U_i^\varepsilon(t) = 0$.
- Si, pour tout $i \geq 1$, on a $s^* \leq r_i^*$, alors l'équilibre $P_0^{*,\varepsilon} = (R_0^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$ est globalement asymptotiquement stable dans le quadrant positif.
- Si $r_1^* < s^*$ et, pour tout $i \geq 2$, on a $r_1^* < r_i^*$, alors l'équilibre $P^{*,\varepsilon} = (R_1^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$ existe et est globalement asymptotiquement stable dans le quadrant positif vérifiant $U^\varepsilon > 0$.

Preuve : C'est une application directe de la proposition 1.2.3 et du théorème 1.2.4 du chapitre 1 et des théorèmes 5.3.5 et 5.3.6 de ce chapitre. \square

Dans le cas général, les mortalités sont différentes et le théorème précédent ne peut être appliqué. À notre connaissance, il n'y a pas de résultat assurant que le principe d'exclusion compétitive est valable pour toute fonction de consommation strictement croissante et des taux de mortalité différents. Ainsi, si les \widetilde{m}_i sont différents, on doit vérifier que les fonctions de consommation "moyennes" \widetilde{f}_i sont de type Holling I ou Holling II. Lorsque toutes les fonctions de consommation $f_i(x, R)$ sont ponctuellement (en chaque $x \in \Omega$) de type Holling I, les fonctions $\widetilde{f}_i(r)$ sont également de type Holling I et alors le théorème 1.3.3 du chapitre 1 (Hsu, 1978 [41]) implique l'existence d'un attracteur global.

Théorème 5.3.8. *(Cas des fonctions de type Holling I)*

Supposons que les fonctions de consommation apparaissant dans le problème (5.1.1) sont de la forme $f_i(x, R(t, x)) = C_i(x)R(t, x)$ avec $C_i \in C^1(\Omega)$ et $C_i(x) > 0$. Alors, le problème agrégé s'écrit

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}r(t) = \tilde{I} - \tilde{m}_0 r(t) - r(t) \sum_{i=1}^N \tilde{C}_i u_i(t) \\ \frac{d}{dt}u_i(t) = (\tilde{c}_i r(t) - \tilde{m}_i) u_i(t) \end{cases} \quad (5.3.10)$$

où \tilde{I} et les \tilde{m}_i sont définis dans le théorème 5.3.1 et $\tilde{c}_i = \int_{\Omega} C_i$. En conséquence, les r_i^* sont toujours définis par $r_i^* = \frac{\tilde{m}_i}{\tilde{c}_i}$ et $s^* = \frac{\tilde{I}}{\tilde{m}_0}$.

Si, pour tout $i = 1..N$, on a $s^* \leq r_i^*$, alors il existe ε_0 tel que, pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$, le système (5.1.1) admet un attracteur global pour le quadrant positif de la forme $P_0^{*,\varepsilon} = (R_0^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$.

Si $r_1^* < s^*$ et, pour tout $i \geq 2$, $r_1^* < r_i^*$, alors il existe ε_0 tel que pour, tout $\varepsilon < \varepsilon_0$, le système (5.1.1) admet un attracteur global pour le quadrant positif et $U_1 > 0$, de la forme $P_1^{*,\varepsilon} = (R_1^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$.

Preuve : Il suffit de montrer que le problème agrégé est de la forme (5.3.10). La suite découle immédiatement des théorèmes 5.3.1, 5.3.2 et des résultats connus sur le chemostat homogène (Chapitre 1 et [41]). On sait que le problème agrégé est de la forme (5.3.1). Il reste à calculer les fonctions $\tilde{f}_i(r)$. On a

$$\tilde{f}_i(r) = \int_{\Omega} f_i(r) = \int_{\Omega} C_i r = \tilde{c}_i r,$$

ce qui termine la preuve. □

Enfin, lorsque les fonctions de consommation “moyennes”, c'est-à-dire les fonctions \tilde{f}_i , sont de type Holling II, on peut également en déduire un théorème de stabilité globale. Cependant, la situation n'est pas aussi simple que dans le cadre de fonctions de type Holling I. Si les fonctions $f_i(x, R)$ sont **ponctuellement** (en tout $x \in \Omega$) de type Holling II, il n'en va pas forcément de même pour les fonctions \tilde{f}_i et le théorème 1.3.3 ne s'applique pas. Nous sommes donc limités à certains types de fonctions de type Holling II.

Théorème 5.3.9. *(Cas des fonctions de consommation de type Holling II)*

Supposons que les fonctions de consommation sont de la forme $f_i(x, R) = \frac{C_i(x)R}{k_i + R}$, où k_i est une constante positive. Alors, les fonctions de consommation moyennes sont de la forme

$$\tilde{f}_i(r) = \frac{\tilde{c}_i r}{k_i + r},$$

où $\tilde{c}_i = \int C_i$.

Le problème agrégé s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}r(t) = \tilde{I} - \tilde{m}_0 r(t) - \sum_{i=1}^N \tilde{f}_i(r(t))u_i(t) \\ \frac{d}{dt}u_i(t) = \left(\tilde{f}_i(r(t)) - \tilde{m}_i\right)u_i(t). \end{cases} \quad (5.3.11)$$

Pour $i \in \{1, \dots, N\}$, on a $r_i^* = \frac{k_i}{\tilde{c}_i - \tilde{m}_i}$ si $\tilde{c}_i > \tilde{m}_i$ et $r_i^* = +\infty$ sinon. Avec ces notations, on a le résultat de convergence globale suivant.

Si $r_i^* = +\infty$, alors il existe $\varepsilon_0 > 0$ petit tel que la composante U_i^ε de la solution du problème (5.1.1) vérifie $\lim_{t \rightarrow +\infty} U_i^\varepsilon(t) = 0$.

Si, pour tout $i \geq 1$, on a $s^* \leq r_i^*$, alors l'équilibre $P_0^{*,\varepsilon} = (R_0^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$ est globalement asymptotiquement stable (dans le quadrant positif).

Si $r_1^* < s^*$ et, pour tout $i \geq 2$, on a $r_1^* < r_i^*$, alors l'équilibre $P_1^{*,\varepsilon} = (R_1^{*,\varepsilon}, U_1^{*,\varepsilon}, 0, \dots, 0)$ existe et est globalement asymptotiquement stable (dans le quadrant positif vérifiant $U_1^\varepsilon > 0$).

Preuve : Il suffit de montrer à nouveau que le problème agrégé est de la forme (5.3.11). On sait qu'il est de la forme (5.3.1), il suffit donc de calculer les fonctions $\tilde{f}_i(r)$. On a,

$$\tilde{f}_i(r) = \int_{\Omega} f_i(r) = \int_{\Omega} \frac{C_i r}{k_i + r}.$$

On voit ici que, si $K_{\tilde{c}_i}$ est une fonction de $x \in \Omega$, on ne peut pas se ramener à une fonction de la forme $\tilde{f}_i(r) = \frac{\tilde{c}_i}{k_i + r}$. En revanche, si k_i est une constante, il vient

$$\tilde{f}_i(r) = \int_{\Omega} \frac{C_i r}{k_i + r} = \frac{\tilde{c}_i r}{k_i + r}.$$

L'application des théorèmes 1.3.3 du chapitre 1 et 5.3.5 de ce chapitre conclut. \square

5.4 Discussion et conclusion

Pour un taux de diffusion quelconque, l'étude des solutions stationnaires ainsi que le comportement des solutions en temps long du problème de compétition pour une ressource (5.0.1) est un problème ouvert. Ce chapitre montre que, lorsque le taux de diffusion est suffisamment grand, on peut ramener l'étude de (5.0.1) à l'étude d'un problème agrégé calculable explicitement et consistant en un système différentiel de type chemostat homogène. Intuitivement, lorsque le taux de diffusion est grand, tout se passe comme si le milieu est fortement mélangé et la dynamique est décrite par un problème moyen sur tout Ω . Le problème agrégé est un système largement étudié dans la littérature [6, 12, 22, 41, 43, 53, 76, 80, 88].

Les solutions stationnaires du problème agrégé sont bien connues. Lorsqu'elles sont toutes hyperboliques, ceci permet de décrire toutes les solutions stationnaires de (5.0.1) (Théorème 5.3.6). Les équations de chaque espèce dans le problème agrégé sont de la forme

$$\frac{d}{dt}u_i = (\tilde{f}_i(r) - \tilde{m}_i)u_i \quad (5.4.1)$$

où r désigne la masse moyenne de la ressource et u_i celle de l'espèce u_i . Si $u_i > 0$ est une solution stationnaire de (5.4.1), on a

$$\tilde{f}_i(r) = \tilde{m}_i. \quad (5.4.2)$$

Sous l'hypothèse 5.1.2, les fonctions de consommation moyennes \tilde{f}_i sont strictement croissantes en r (Proposition 5.3.1). Ainsi, il existe au plus une solution $r_i^* = \tilde{f}_i^{-1}(\tilde{m}_i) > 0$ vérifiant (5.4.2). Si cette solution n'existe pas, on note $r_i^* = +\infty$. La quantité r_i^* est la valeur minimale de la ressource en dessous de laquelle l'espèce i ne peut croître (au sens du problème agrégé). Par suite, si le problème agrégé admet une solution stationnaire de coexistence (au moins deux u_i non nulles), alors il existe $i \neq k$ tel que $r_i^* = r_k^* < +\infty$. Sous l'hypothèse générique $r_i^* \neq r_k^*$, pour tout $i \neq k$ tel que $r_i^* < +\infty$, le problème agrégé n'admet aucune solution stationnaire de coexistence. Le théorème 5.3.6 certifie alors que le problème d'origine (5.0.1) n'admet aucune solution stationnaire de coexistence. Au contraire, dans le chapitre 4, nous montrons dans le cas du problème discret que la coexistence est possible de manière générique (au sens des solutions stationnaires) lorsque le taux de migration est petit. Ainsi, lorsque le taux de diffusion (ou de migration) varie de très petit à très grand, on observe un changement de régime. Dans le chapitre 6, nous construisons des solutions stationnaires de coexistence pour deux espèces et un taux de diffusion quelconque. Dans le chapitre 7, nous étendons l'interprétation au cas d'un nombre quelconque d'espèces. Nous serons alors en mesure d'expliquer plus finement ce phénomène de transition.

Mis à part pour le cas homogène (c'est-à-dire lorsque tous les paramètres sont indépendants de x), la dynamique en temps long des solutions de (5.0.1) semble être un problème difficile. Le théorème 5.3.5 montre que, pour un taux de diffusion assez grand, si le problème agrégé admet un attracteur global, alors le problème original également. Plus précisément, lorsque le principe d'exclusion compétitive est vrai pour le problème agrégé, il en va de même pour le problème (5.0.1) dès que la diffusion est assez grande (Théorèmes 5.3.7, 5.3.8 et 5.3.9). Ainsi, la coexistence ne semble être possible, de manière générique, que pour une diffusion suffisamment faible. Une difficulté essentielle d'interprétation apparaît à ce niveau d'analyse. Bien que le problème agrégé soit plus simple, la forme des fonctions de consommation, calculable explicitement, est complexe. Dans la situation la plus simple, celle de fonctions ponctuellement de type Holling I, cette difficulté n'apparaît pas. Dès que les fonctions de consommation sont plus complexes, par exemple pour le cas Holling II, nous sommes amenés à restreindre

la classe de fonctions considérées. De manière générale, les fonctions de consommation moyennes ne conservent que la croissance en r et aucun résultat de convergence globale n'est connu pour un problème aussi général (Chapitre 1). Wolkowicz et Lu [88] ont montré, dans un cadre de chemostat homogène, que le principe d'exclusion compétitive est valable pour une classe de fonctions de consommation dont les types Holling I et Holling II sont des cas particuliers. Leur résultat a été étendu par Li [53] à une plus large classe de fonctions. Cependant, il n'est pas clair que, lorsque les fonctions de consommation sont ponctuellement dans le cadre des résultats de Wolkowicz, Lu et Li, les fonctions de consommation moyennes le soient également. Pour étendre les résultats de ce chapitre, il serait intéressant d'exhiber une condition suffisante sur les fonctions $f_i(x, R)$ assurant que les fonctions moyennes \tilde{f}_i rentrent dans le cadre des résultats précités.

Du point de vue des solutions stationnaires, au plus une espèce survit lorsque le taux de diffusion est suffisamment grand. Ceci justifie l'hypothèse "well-mixed" effectuée dans l'écriture du chemostat homogène. Le calcul des paramètres du problème agrégé permet de définir la notion de *meilleure compétitrice en moyenne*. L'espèce qui est la meilleure compétitrice en moyenne est celle dont le taux minimal de ressources pour croître, $r_i^* = \tilde{f}_i^{-1}(\tilde{m}_i)$ est le plus petit. A l'inverse, on peut définir la notion de *meilleure compétitrice locale*. La meilleure compétitrice locale en $x \in \Omega$ est l'espèce pour laquelle $R_i^*(x) = f_i(x, \cdot)^{-1}(m_i(x))$ est le plus petit.

Ceci peut être mis en parallèle avec la notion écologique d'espèce généraliste, opposée à la notion d'espèce spécialiste. Dans le cadre d'environnements spatialement hétérogènes, une espèce i est généraliste si r_i^* est petit et spécialiste si $R_i^*(x)$ est petit sur certaines parties de Ω et grand sur d'autres.

Pour une petite diffusion, les espèces spécialistes sont favorisées ; les dynamiques locales étant prépondérantes sur les déplacements dans Ω . Ceci est montré dans le cas du problème discret dans le chapitre 4. Ce chapitre montre que les espèces généralistes sont favorisées lorsque le brassage du milieu, c'est-à-dire le taux de diffusion (ou migration), est grand.

Notons qu'une espèce qui ne survit pas localement, c'est-à-dire dont le $R_i^*(x)$ est le plus petit en aucun point $x \in \Omega$, peut être la meilleure compétitrice en moyenne. Illustrons ce phénomène sur un exemple simple. On se place dans le cas de trois espèces sur $\Omega = [0, 2]$, avec des fonctions de type Holling I et des mortalités $m_i = 1$. On a $1/R_i^*(x) = C_i(x)$ et $1/r_i^* = \frac{1}{2} \int_0^2 C_i(x) dx$. Prenons $C_1 \approx 0$ et $C_2 \approx 2$ sur $(0, 1)$, $C_1 \approx 2$ et $C_2 \approx 0$ sur $(1, 2)$, et $C_3 = 1.5$ sur $[0, 2]$. On a $r_1^* \approx 1$, $r_2^* \approx 1$ et $r_3^* \approx 2/3$. Ainsi, l'espèce 3 est la meilleure en moyenne. Par ailleurs, $R_1^* < R_3^*$ sur $(0, 1)$ et $R_2^* < R_3^*$ sur $(0, 2)$ et l'espèce 3 n'est la meilleure compétitrice locale en aucun point de Ω . Les deux premières espèces sont ainsi des spécialistes et, pour de faibles diffusions, elles se développent chacune sur leur site de prédilection, amenant l'extinction de la troisième. En revanche, pour de fortes diffusions, la troisième espèce est la seule pouvant se développer convenablement dans tout l'espace amenant l'extinction des deux premières.

Une espèce qui n'est la meilleure compétitrice locale en aucun point de Ω peut être la meilleure compétitrice en moyenne.

Nous rediscutons de ceci dans le chapitre 7.

L'exemple précédent est très intuitif et est le seul type de configuration possible lorsque les taux de mortalité sont constants en espace. Si les taux de mortalité sont hétérogènes, un phénomène plus original apparaît.

Une espèce qui est la moins bonne compétitrice locale en tout point de Ω peut être la meilleure compétitrice en moyenne.

Pour exhiber un exemple, il suffit, dans le cas de deux espèces et de fonctions de type Holling I, de trouver des fonctions $m_i(x)$ et $C_i(x)$ telles que

$$R_1(x) := \frac{m_1(x)}{C_1(x)} < \frac{m_2(x)}{C_2(x)} := R_2(x) \quad \forall x \in \Omega$$

et

$$r_1^* := \frac{\int_{\Omega} m_1(x) dx}{\int_{\Omega} C_1(x) dx} > \frac{\int_{\Omega} m_2(x) dx}{\int_{\Omega} C_2(x) dx} := r_2^*.$$

On peut montrer que, $R_1(x)$ et $R_2(x)$ étant fixés, ces quatre fonctions $m_i(x)$ et $C_i(x)$, $i = 1, 2$ existent si et seulement si $\sup_{\Omega}(R_1) > \inf_{\Omega}(R_2)$. La preuve de ce résultat montre que l'espèce 2, qui est a priori vouée à disparaître, concentre son effort démographique au point $x_2 \in \Omega$ où elle est la plus efficace ($R_2(x_2) = \inf_{\Omega} R_2$) tandis que l'espèce 1, a priori la seule survivante, concentre son effort démographique au point $x_1 \in \Omega$ où elle est la moins efficace ($R_1(x_1) = \max_{\Omega} R_1$). Afin d'exhiber le phénomène, prenons $m_i(x), C_i(x) \approx \delta_{x_i}$ où δ_{x_i} est un Dirac en x_i . On a alors $r_i^* = R_i(x_i)$ et la seconde espèce est la meilleure en moyenne. Ce phénomène est discuté et illustré dans le chapitre 8.

Dans la même idée, on peut trouver un problème de chemostat, pour une seule espèce, avec fonctions de consommation de type Holling I, tel que le système de réaction (sans diffusion) conduit à la disparition de l'espèce (resp. conduit à la survie de l'espèce), alors que, pour le même problème avec diffusion, l'espèce survit et sa concentration tend vers un équilibre (resp. ne survit pas). Ici encore, des hypothèses d'hétérogénéité sur les coefficients induisent ce phénomène.

L'étude de ce chapitre peut être prolongée dans plusieurs directions.

Premièrement, les théorèmes 5.3.6, 5.3.7, 5.3.8 et 5.3.9 supposent que les solutions stationnaires du problème agrégé considéré sont hyperboliques, c'est-à-dire que les nombres r_i^* sont distincts. Dans un chemostat homogène, on peut décrire plus précisément la dynamique lorsque plusieurs espèces ont des taux critiques de consommation (les r_i^*) égaux et minimaux [80]. On obtient alors une famille d'états d'équilibre qui est un attracteur global. La dynamique en temps long dépend des états initiaux et la coexistence est possible. L'application du théorème 5.3.2 permet d'en déduire la dynamique approchée du système (5.0.1). Cependant, l'étude précédente ne permet pas

de construire explicitement les solutions stationnaires du problème d'origine près d'un point hyperbolique. Pour étudier plus précisément comment le système (5.0.1) se comporte pour de grandes diffusions lorsque l'on est dans ce cas dégénéré, il faut calculer les approximations de la variété centrale à un ordre plus élevé. Ce faisant, nous obtenons un système approché à l'ordre ε^2 faisant intervenir des termes de perturbation cubiques d'ordre ε dont l'étude semble plus complexe.

Deuxièmement, dans ce chapitre comme dans toute la thèse, nous restreignons notre étude au cas de fonctions de consommation ponctuellement croissantes en la ressource. Cette hypothèse n'intervient que dans l'analyse du comportement qualitatif du problème agrégé. Ainsi, il serait intéressant d'étudier le cas de fonctions non monotones et de calculer quelle forme prend alors le problème agrégé. Il est clairement, ici encore, de la forme d'un chemostat homogène mais les fonctions de consommation moyennes ne sont plus croissantes. Un tel problème de chemostat homogène avec fonctions de consommation non monotones est étudié notamment dans [53, 88, 89]. Il serait intéressant, comme dans le cas de fonctions de consommation croissantes, de trouver des conditions suffisantes sur les fonctions de consommation permettant d'appliquer leurs résultats aux problèmes à fortes diffusions.

Troisièmement, de manière similaire, l'hypothèse de poids constant (Chapitre 1), faite ici et dans toute cette thèse, n'est utile que dans l'étude du problème agrégé. Il serait ici encore intéressant de calculer explicitement ce qui advient dans le cas de problèmes à poids variable et de comparer les résultats avec ceux de [68, 76].

Enfin, il serait intéressant d'étendre les résultats de ce chapitre dans le cas de conditions de bord de type Robin $\partial_n U_i + \varepsilon b_i(x) U_i = 0$ avec $b_i(x) > 0$. Ces conditions de bords apparaissent dans les modèles de "unstirred" chemostat étudiés notamment par Waltman *et al.* [27, 43, 44] et Wu [90]. Une difficulté essentielle apparaît dans ce cas : l'opérateur de diffusion A_i^ε dépend du taux de diffusion via son domaine $\mathcal{D}(A_i^\varepsilon) = \{w \in H_2, \partial_n w + \varepsilon b_i w = 0\}$. De plus, cet opérateur n'admet pas de noyau non trivial, sauf à la limite $\varepsilon = 0$. Cependant, lorsque ε tend vers 0, A_i^ε tend vers l'opérateur A_i^0 avec conditions de Neumann sur le bord, ce qui semble indiquer que la procédure fonctionne de manière similaire.

Ces différents points feront l'objet d'investigations ultérieures.

5.5 Annexe : cas du système discret

L'analyse de ce chapitre s'applique facilement au problème discret. L'espace consiste alors en P patches, ce qui amène un système de $P(N + 1)$ équations. On note $\mathbf{U}_i(t) = (U_i^1(t), \dots, U_i^P(t))$ et $\mathbf{R}(t) = (R^1(t), \dots, R^P(t))$. L'analogie du système (5.0.1) dans ce cas est

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \mathbf{R}(t) = \mathbf{I} - \mathbf{m}_0 \mathbf{R} + \sum_{i=1}^N \mathbf{f}_i(\mathbf{R}(t)) \mathbf{U}_i(t) + \frac{1}{\varepsilon} A_0 \mathbf{R}(t), \\ \frac{d}{dt} \mathbf{U}_i(t) = (\mathbf{f}_i(\mathbf{R}(t)) - \mathbf{m}_i) \mathbf{U}_i(t) + \frac{1}{\varepsilon} A_i \mathbf{U}_i(t), \quad i = 1..N \end{cases} \quad (5.5.1)$$

où \mathbf{I} et \mathbf{m}_i , $i = 1, \dots, N$ sont des vecteurs positifs de \mathbb{R}^P , $\varepsilon > 0$ et les fonctions de consommation sont de la forme $\mathbf{f}_i(\mathbf{R}) = (f_i^j(R^j))_{j=1, \dots, P}$ et sont croissantes (composante par composante) strictes en \mathbf{R} . Pour $i = 0, \dots, N$, l'opérateur A_i est une matrice $P \times P$ positive excepté sur sa diagonale. L'hypothèse suivante assure l'applicabilité du théorème de la variété centrale.

Hypothèse 5.5.1. *On suppose que, pour tout $i = 0, \dots, N$ et $l = 1, \dots, P$, on a $\sum_{j=1}^P A_i^{jl} = 0$ (c'est-à-dire le vecteur $\mathbf{1} = (1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^P$ vérifie $\mathbf{1} A_i = \mathbf{0} \in \mathbb{R}^P$).*

On suppose également que, pour tout $i = 0, \dots, P$, la matrice A_i est irréductible.

La première hypothèse nous assure que 0 est valeur propre de A_i associée à un vecteur propre strictement positif (composante par composante) ϕ_i , que l'on normalise par $\|\phi_i\|_1 = \sum_j \phi_i^j = P$. L'irréductibilité de A_i assure alors, via le théorème de Perron-Frobenius, que 0 est valeur propre simple de A_i , donc que $\mathbb{R}^P = \text{vect}(\phi_i) \oplus F_i$, où $F_i = (\ker({}^t A_i))^t = \{\mathbf{v} \in \mathbb{R}^P, \sum_k \mathbf{v}^k = 0\}$ (en particulier F_i ne dépend pas de i). Pour tout $\mathbf{v} \in F_i$, on a

$$\|\exp(tA_i)\mathbf{v}\| \leq C \exp(-\mu_i t) \|\mathbf{v}\|$$

pour certaines constantes universelles $C > 0$ et $\mu_i > 0$. En notant $K = \text{diag}(A_i)$, $E = \bigoplus_{i=0}^N \text{vect}(\phi_i)$ et $F = \bigoplus_{i=0}^N F_i$, on obtient, comme dans la partie 5.1.2, $(\mathbb{R}^P)^{N+1} = E \oplus F$ et, pour tout $\mathbf{v} \in F$,

$$\|\exp(tK)\mathbf{v}\| \leq C \exp(-\mu t) \|\mathbf{v}\|.$$

On écrit $\mathbf{R} = r\phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}$, avec $r = \frac{1}{P} \sum_j \mathbf{R}^j \in \mathbb{R}$ et $\tilde{\mathbf{R}} = \mathbf{R} - r\phi_0 \in F_0$ et, pour $i \geq 1$, $\mathbf{U}_i = u_i\phi_i + \tilde{\mathbf{U}}_i$, avec $u_i = \frac{1}{P} \sum_j \mathbf{U}_i^j \in \mathbb{R}$ et $\tilde{\mathbf{U}}_i = \mathbf{U}_i - u_i\phi_0 \in F_i$. En notant Π_i la projection de \mathbb{R}^P sur E_i , définie par

$$\Pi_i \mathbf{V} = \left(\frac{1}{P} \sum_{j=1}^P \mathbf{V}^j \right) \phi_i,$$

et $I_d - \Pi_i$ la projection sur F_i , le système (5.5.1) se réécrit sous la forme lente-rapide

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} r(t) \phi_0 = \Pi_0 \left[\mathbf{I} - \mathbf{m}_0(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t)) + \sum_{i=1}^N \mathbf{f}_i(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t))(u_i(t) \phi_i + \tilde{\mathbf{U}}_i(t)) \right] \\ \frac{d}{dt} u_i(t) \phi_i = \Pi_i \left[\left(\mathbf{f}_i(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t)) - \mathbf{m}_i \right) (u_i(t) \phi_i + \tilde{\mathbf{U}}_i(t)) \right] \\ \frac{d}{dt} \tilde{\mathbf{R}}(t) = (I_d - \Pi_0) \left[\mathbf{I} - \mathbf{m}_0(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t)) + \sum_{i=1}^N \mathbf{f}_i(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t))(u_i(t) \phi_i + \tilde{\mathbf{U}}_i(t)) \right] \\ \quad + \frac{1}{\varepsilon} A_0 \tilde{\mathbf{R}}(t) \\ \frac{d}{dt} \tilde{\mathbf{U}}_i(t) = (I_d - \Pi_i) \left[\left(\mathbf{f}_i(r(t) \phi_0 + \tilde{\mathbf{R}}(t)) - \mathbf{m}_i \right) (u_i(t) \phi_i + \tilde{\mathbf{U}}_i(t)) \right] + \frac{1}{\varepsilon} A_i \tilde{\mathbf{U}}_i. \end{array} \right. \quad (5.5.2)$$

Le théorème de la variété centrale (sous la forme de celui présenté dans [15]) s'applique immédiatement. On obtient alors un problème approché décrit par une dynamique sur E consistant en un problème de dimension $N + 1$ seulement. Le problème à l'ordre 0 s'écrit

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} r(t) = \tilde{I} - \tilde{m}_0 r(t) - \sum_{i=1}^N \tilde{f}_i(r(t)) u_i(t) \\ \frac{d}{dt} u_i(t) = (\tilde{f}_i(r(t)) - \tilde{m}_i) u_i(t) \end{array} \right. \quad (5.5.3)$$

où, pour $i \geq 0$, $\tilde{m}_i = \sum_j \mathbf{m}_i^j \phi_i^j$, $\tilde{I} = \sum_j \mathbf{I}^j$ et $\tilde{f}_i(r) = \sum_j \mathbf{f}_i^j(r \phi_0^j) \phi_i^j$. Ce système est exactement le système (5.3.1).

Les versions discrètes des théorèmes 5.3.4 et 5.3.5 s'énoncent et se démontrent de manière similaire. Ainsi, le théorème 5.3.6 est toujours valable, en particulier, de manière générique, il n'existe pas de solution stationnaire positive ou nulle de co-existence pour le système (5.5.1). Exactement comme précédemment, on en déduit l'existence d'attracteurs globaux pour le système (5.5.1) lorsque les \tilde{m}_i sont tous égaux (Théorème 5.3.7) et lorsque les fonctions de consommation \tilde{f}_i sont de type Holling I (Théorème 5.3.8) ou Holling II (Théorème 5.3.9).

Contrairement au cas continu étudié dans ce chapitre, nous ne supposons pas que les matrices A_i sont symétriques et, par conséquent, les vecteurs propres ϕ_i peuvent être différents du vecteur constant. Ceci induit de légères modifications dans les conditions suffisantes des théorèmes 5.3.7 et 5.3.9.

Si les fonctions de consommation sont de la forme $\mathbf{f}_i^j(\mathbf{R}^j) = C_i^j \mathbf{R}^j$ pour toute espèce i et tout patch j , alors les fonctions de consommation moyennes sont

$$\tilde{f}_i(r) = r \sum_j C_i^j \phi_i^j \phi_0^j$$

et sont bien de type Holling I. La version discrète du théorème 5.3.8 ne souffre donc d'aucune modification.

En revanche, les mortalités moyennes étant de la forme $\widetilde{m}_i = \sum_j \mathbf{m}_i^j \phi_i^j$, si les ϕ_i sont distincts, l'hypothèse $\mathbf{m}_i = \mathbf{m}_k$ pour tout i et k n'implique pas l'égalité des \widetilde{m}_i . Ainsi, en plus de l'hypothèse d'égalité des \mathbf{m}_i , on doit supposer que les fonctions propres ϕ_i sont égales entre elles (ceci est assuré, par exemple, dans le cas de matrices A_i symétriques ou égales entres elles à constante multiplicative près). On obtient alors la version discrète du théorème 5.3.7.

De la même façon, si les fonctions de consommation sont localement de type Holling II, c'est-à-dire $\mathbf{f}_i^j(\mathbf{R}^j) = \frac{C_i^j \mathbf{R}^j}{B_i^j + \mathbf{R}^j}$, on a

$$\widetilde{f}_i(r) = \sum_j \frac{C_i^j \phi_i^j \phi_0^j r}{B_i^j + r \phi_0^j}$$

qui n'est pas a priori de type Holling II. À la différence du théorème 5.3.9, on doit alors supposer que le vecteur strictement positif $(B_i^j)_j$ est colinéaire au vecteur ϕ_0 , soit $(B_i^j)_j = b_i \phi_0$. Il vient alors

$$\widetilde{f}_i(r) = \frac{r \sum_j C_i^j \phi_i^j}{b_i + r}$$

qui est bien de type Holling II. On obtient alors la version discrète du théorème 5.3.9.

Chapitre 6

Solutions stationnaires de coexistence pour deux espèces

Introduction

Dans ce chapitre, nous étudions les solutions stationnaires du système de réaction-diffusion

$$\begin{cases} \partial_t R = a_0 \Delta R - F_1(R)U - F_2(R)V - m_0 R + I, & x \in \Omega, \quad t > 0, \\ \partial_t U = a_1 \Delta U + (F_1(R) - m_1)U, & x \in \Omega, \quad t > 0, \\ \partial_t V = a_2 \Delta V + (F_2(R) - m_2)V, & x \in \Omega, \quad t > 0, \end{cases} \quad (6.0.1)$$

avec conditions de Neumann homogènes sur $\partial\Omega$

$$\begin{cases} \partial_n R(t, x) = 0 & x \in \partial\Omega, \quad t > 0, \\ \partial_n U(t, x) = 0 & x \in \partial\Omega, \quad t > 0, \\ \partial_n V(t, x) = 0 & x \in \partial\Omega, \quad t > 0, \end{cases} \quad (6.0.2)$$

où $R(t, x)$, $U(t, x)$ et $V(t, x)$ désignent respectivement les concentrations de la ressource et des espèces 1 et 2 à l'instant t en x , $\partial\Omega$ est le bord du domaine Ω , ∂_n la dérivée normale extérieure sur $\partial\Omega$, Δ le laplacien en x et a_0, a_1, a_2 des réels strictement positifs. Les fonctions de consommation sont de la forme $F_i(R)(t, x) = F_i(x, R(t, x))$ et les mortalités $m_i(x)$ sont régulières et strictement positives sur Ω .

Dans le chapitre 1, nous avons vu que le modèle classique d'un chemostat homogène vérifie le principe d'exclusion compétitive [43, 80]. Dans un chemostat homogène, les nombres R_i^* tels que $F_i(R_i^*) = m_i$ et le nombre $S = I/m_0$ caractérisent les solutions stationnaires. Si $S < R_i^*$ pour tout i , alors $(S, 0, 0)$ est la seule solution stationnaire. Si $R_1^* < S$ (respectivement $R_2^* < S$), alors il existe une autre solution stationnaire positive ou nulle $(R_1^*, U^*, 0)$ (resp. $(R_2^*, 0, V^*)$) et ces trois équilibres sont les seuls si $R_1^* \neq R_2^*$.

En particulier, la coexistence n'est possible que si $R_1^* = R_2^*$. Ce résultat s'étend au cas du système *homogène avec diffusion*, c'est-à-dire lorsque tous les paramètres sont indépendants de x (Chapitre 2). Dans le cas du système hétérogène avec diffusion, ce critère n'est plus approprié et les observations numériques indiquent que la coexistence est possible pour certains choix des coefficients. Du point de vue écologique, une question importante est de trouver un critère analogue caractérisant la possibilité de coexistence dans le cas hétérogène.

L'objectif de ce chapitre est de construire une solution de coexistence pour le problème stationnaire associé, et ce faisant, de comprendre comment l'hétérogénéité permet la coexistence. Nous nous intéressons ainsi au système stationnaire, associé au système de réaction-diffusion (6.0.1)-(6.0.2), s'écrivant

$$\begin{cases} (m_0 - a_0\Delta)R + F_1(R)U + F_2(R)V = I, & \text{sur } \Omega, \\ (m_1 - a_1\Delta)U - F_1(R)U = 0, & \text{sur } \Omega \\ (m_2 - a_2\Delta)U - F_2(R)V = 0, & \text{sur } \Omega \\ \partial_n R = \partial_n U = \partial_n V = 0, & \text{sur } \partial\Omega. \end{cases} \quad (6.0.3)$$

De nombreux auteurs ont utilisé les méthodes de bifurcation à un paramètre pour construire des solutions positives dans un système d'équations elliptiques. Ces méthodes se basent sur les théorèmes de bifurcation locale de Crandall-Rabinowitz [19] et globale de Rabinowitz [71] ainsi que sur les résultats concernant les problèmes aux valeurs propres dans des systèmes elliptiques [81]. Pour une présentation claire de cette méthode, on renvoie le lecteur à [81] et, pour le cas précis des équations elliptiques, à l'ouvrage plus récent d'Ambrosetti et Malchiodi [2].

Les méthodes de bifurcation sont utilisées depuis longtemps pour construire et étudier la coexistence de deux espèces en interaction (relations de compétition, de proie-prédateur ou de coopération) [10, 11, 18, 29]. Plus récemment, les méthodes de bifurcation ont été appliquées dans le même type de modèle avec une structuration supplémentaire en âge [84, 85, 86]. Le système de chemostat est d'un type différent : il fait intervenir une inconnue supplémentaire, la ressource R . Cependant, sous certaines hypothèses, on peut se ramener à un problème de type compétition [27, 43, 44, 80, 90, 91].

Le système (6.0.3) est différent de ceux proposés et étudiés par Waltman, Smith et Wu [27, 43, 44, 80, 90]. Dans ces articles, les termes de décroissance consistent uniquement en un flux sortant sur le bord de type Robin, c'est-à-dire $m_i = 0$ et $\partial_n U_i(x) + b_i(x)U_i(x) = 0$, $x \in \partial\Omega$. Cependant, la méthode décrite dans ce chapitre est valable pour ces modèles ; l'ingrédient principal étant que l'opérateur $m_i - A_i$ est inversible d'inverse compact et positif.

Les états stationnaires de systèmes de réaction-diffusion modélisant un chemostat non homogène ont été étudiés dans un premier temps par Waltman et Smith [43] en dimension 1 d'espace ($\Omega = [0, 1]$), pour deux espèces et pour des taux de mortalité et de diffusion égaux.

Une généralisation au cas d'une dimension spatiale quelconque a été étudiée par Wu [90]. A nouveau, cet auteur fait l'hypothèse que les taux de diffusion et de mortalité sont les mêmes pour la ressource et pour chaque espèce. En utilisant le calcul d'indices dans un cône positif [21], Zheng *et al.* [92, 93] ont montré des résultats de coexistence dans des systèmes à plusieurs niveaux trophiques.

Dans toutes ces études, l'hétérogénéité du milieu se traduit par les conditions de bord sur la ressource, à l'instar du chemostat habituel, et non sur les termes de réaction. De plus, les auteurs utilisent une méthode de réduction préliminaire consistant à éliminer l'équation portant sur la ressource via l'équation de conservation, qui s'écrit dans notre modèle

$$(m - \Delta)(U + V + R) = I, \quad (6.0.4)$$

puis à travailler sur le système réduit correspondant. Celui-ci admet alors deux solutions semi-triviales correspondant respectivement à $U \equiv 0$ ou $V \equiv 0$, qui sont solutions d'un problème scalaire elliptique analysable à l'aide des méthodes sur les équations elliptiques semi-linéaires.

L'hypothèse de taux de mortalité égaux et de taux de diffusion égaux, conduisant à l'équation de conservation (6.0.4), est une commodité mathématique mais n'est pas valide d'un point de vue écologique pour notre modèle. Lorsque (6.0.4) n'est pas vérifiée, très peu d'études ont été effectuées. Dans [27], les auteurs étendent les résultats obtenus, lorsque (6.0.4) est vérifiée, à un cas "proche" par une méthode de perturbation. Cette méthode ne s'étend pas au cas général. Baxley et Robinson [9] traitent le cas de taux de mortalité et d'opérateurs de diffusion très généraux pour N espèces. Ils montrent, en appliquant une méthode de bifurcation à N paramètres, qu'il existe une solution de coexistence près d'un point de bifurcation. Cependant, leur résultat n'est valide que localement près de ce point.

Nous proposons ici une méthode exploitant l'équation de conservation plus générale

$$(m_1 - a_1\Delta)U + (m_2 - a_2\Delta)V + (m_0 - a_0\Delta)R = I.$$

L'élimination de l'inconnue R conduit alors à des problèmes semi-triviaux non locaux. Lorsque la méthode des sur et sous-solutions s'applique pour ce problème non local, nous pouvons en déduire l'existence, l'unicité et l'hyperbolicité des solutions semi-triviales. La méthode s'applique sous une hypothèse de type localement lipschitzienne qui est vérifiée si, pour $i = 1, 2$, $a_i m_0 \geq a_0 m_i$ (Hypothèse 6.1.2).

Dans une première partie, nous énonçons les résultats et définitions classiques ainsi que le théorème de bifurcation globale utilisés ici. Nous énonçons ensuite les résultats principaux de ce chapitre. Dans une seconde partie, nous construisons les solutions semi-triviales correspondant aux deux systèmes à une seule espèce. Sous l'hypothèse 6.1.2, la méthode des sur et sous-solutions nous permet de montrer l'existence, l'unicité et l'hyperbolicité des solutions semi-triviales. Dans une troisième partie, nous nous intéressons au cœur de ce travail : la construction de solutions de coexistence. Nous effectuons une bifurcation à partir des solutions semi-triviales préalablement construites

et montrons qu'il existe des solutions de coexistence lorsque les paramètres de bifurcation sont compris dans un certain secteur $\Theta \subset \mathbb{R}^2$. Dans une quatrième et dernière partie, nous donnons deux propositions permettant de mieux interpréter cette construction du point de vue écologique. Nous étudions ensuite deux cas limites conduisant à un ensemble de coexistence vide : le cas du problème homogène en espace et celui de deux espèces similaires (dont tous les termes de réaction sont proportionnels). Toujours dans cette dernière partie, nous faisons le lien avec les résultats du chapitre 5 afin d'expliquer, en termes de domaine de coexistence, comment les grands taux de diffusion conduisent à l'exclusion compétitive. Enfin, nous expliquons en annexe comment adapter les résultats de ce chapitre au cas du système discret en espace.

6.1 Préliminaires et énoncés des résultats

Ω est un domaine régulier de \mathbb{R}^n . Pour $i = 0, 1, 2$, les constantes a_i sont strictement positives et les fonctions m_i et I sont régulières sur $\overline{\Omega}$. En outre, $m_i(x) > 0$ sur $\overline{\Omega}$ et $I(x) \geq 0$ et est non nulle sur $\overline{\Omega}$.

On définit

$$\begin{aligned} X &= \{u \in C^1(\Omega), \quad \partial_n u = 0 \text{ sur } \partial\Omega\} \\ X_+ &= \{u \in X, \quad \forall x \in \Omega, \quad u(x) \geq 0\} \\ X_+^* &= \{u \in X_+, \quad \forall x \in \Omega, \quad u(x) > 0\}. \end{aligned}$$

On appelle *solution* de (6.0.3) un triplet $(R, U, V) \in X_+^3$ vérifiant (6.0.3) et *solution de coexistence* un triplet $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ vérifiant (6.0.3).

Afin de construire des solutions du système (6.0.3) par bifurcation dans $X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$, on écrit $F_i(x, R) = c_i f_i(x, R)$ où $c_i \in \mathbb{R}^+$. c_1 et c_2 sont les paramètres de bifurcation. On fait l'hypothèse suivante.

Hypothèse 6.1.1. *Pour $i = 1, 2$, et $x \in \Omega$,*

- $R \mapsto f_i(x, R)$ est C^1 de \mathbb{R}_+ dans lui-même et $D_R f_i(x, R) > 0$,
- $f_i(x, 0) = 0$.

De plus, puisque l'on s'intéresse uniquement aux solutions positives ou nulles, on prolonge $f_i(x, R)$ par 0 pour $R \leq 0$.

Le système (6.0.3) s'écrit sous la forme

$$\left\{ \begin{array}{ll} A_0 R + c_1 f_1(R)U + c_2 f_2(R)V = I & \text{dans } \Omega \\ A_1 U - c_1 f_1(R)U = 0 & \text{dans } \Omega \\ A_2 V - c_2 f_2(R)V = 0 & \text{dans } \Omega \\ \partial_n R = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n U = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n V = 0 & \text{sur } \partial\Omega. \end{array} \right. \quad (6.1.1)$$

Pour $i = 0, 1, 2$, on note $A_i := m_i - a_i \Delta$. Il est bien connu que pour tout $\alpha \in (0, 1)$, l'opérateur A_i définit une bijection de $\{w \in C^{2+\alpha}(\Omega), \partial_n w = 0 \text{ sur } \partial\Omega\}$ dans $C^\alpha(\Omega)$.

On note son inverse $K_i := A_i^{-1}$. Les opérateurs K_i sont compacts de $C^1(\Omega)$ dans $C^1(\Omega)$ et de $L^2(\Omega)$ dans $L^2(\Omega)$.

6.1.1 Sur et sous-solutions

L'addition des trois équations de (6.0.3) conduit à l'équation de conservation $A_0R + A_1U + A_2V = I$. Si l'on s'intéresse aux solutions semi-triviales, disons $V \equiv 0$, on obtient l'équation $A_0R + A_1U = I$. Pour U fixée, cette équation a pour unique solution $R(U) = K_0(I - A_1U)$, et en remplaçant R par $R(U)$ dans l'équation portant sur U , on obtient une équation *scalaire* et non locale sur U que nous allons étudier. Afin d'étudier cette équation non locale, on définit, pour tout $w \in X_+$, $R(w) = K_0(I - \frac{a_i}{a_0}w + \frac{1}{a_0}K_0((a_im_0 - a_0m_i)w))$ l'unique solution dans X de $A_0R + A_iw = I$ sur Ω . Lorsque le terme non local $\frac{1}{a_0}K_0((a_im_0 - a_0m_i)w)$ est positif, on peut appliquer la méthode des sur et sous-solutions pour étudier le problème $A_iU_i - c_if_i(R(U_i)) = 0$. Ceci conduit à l'hypothèse suivante.

Hypothèse 6.1.2. *Pour $i = 1, 2$, et $x \in \Omega$, on a $a_im_0(x) \geq a_0m_i(x)$.*

Proposition 6.1.1. *Supposons que l'hypothèse 6.1.2 est vérifiée. Soit $M > 0$ et $i = 1, 2$. Il existe $\gamma = \gamma_i(M) > 0$ tel que $w \mapsto wf_i(R(w))$ de $X_+ \rightarrow X$ vérifie une relation de type sous-lipschitzienne*

$$w_1(x)f_i(R(w_1))(x) - w_2(x)f_i(R(w_2))(x) \geq -\gamma(w_1(x) - w_2(x))$$

pour tout $w_1, w_2 \in X$ tels que $0 < w_2 \leq w_1 \leq M$.

Preuve : Tout d'abord, pour tout $w \in X_+$, $R(w) \leq M_\infty := \|K_0I\|_\infty$ et par l'hypothèse 6.1.1, pour tout $x \in \Omega$, $R \mapsto f_i(x, R)$ est globalement lipschitzienne sur $] -\infty, M_\infty[$ et on peut choisir une constante de Lipschitz C_i indépendante de x . On a

$$R(w_1) - R(w_2) = -\frac{a_i}{a_0}(w_1 - w_2) + \frac{1}{a_0}K_0((a_im_0 - a_0m_i)(w_1 - w_2)) \geq -\frac{a_i}{a_0}(w_1 - w_2).$$

Si $M > w_1 > w_2$,

$$w_1f_i(R(w_1)) - w_2f_i(R(w_2)) = f_i(R(w_1))(w_1 - w_2) + w_2(f_i(R(w_1)) - f_i(R(w_2))).$$

Si $R(w_1)(x) \geq R(w_2)(x)$ par croissance de f_i ,

$$f_i(R(w_1))(w_1 - w_2) + w_2(f_i(R(w_1)) - f_i(R(w_2))) \geq 0,$$

sinon

$$(f_i(R(w_1)) - f_i(R(w_2))) > -C_i(R(w_1) - R(w_2))(x) \geq -C_i\frac{a_i}{a_0}(w_1 - w_2).$$

Ainsi, si $M > w_1 \geq w_2 > 0$, on a, dans tous les cas,

$$w_1 f_i(R(w_1)) - w_2 f_i(R(w_2)) \geq -C_i M \frac{a_i}{a_0} (w_1 - w_2).$$

□

REMARQUE 6.1.1. *Si $A_1 = A_0$, alors $R = S - U$ et il n'y a pas de terme non local. Les méthodes sont alors exactement les mêmes que dans [90].*

L'estimation de cette proposition permet d'appliquer la méthode des sur et sous-solutions. Soit le problème elliptique

$$AW + G(x, W) = 0 \text{ sur } \Omega \text{ et } \partial_n W = 0 \text{ sur } \partial\Omega \tag{6.1.2}$$

où A est un opérateur uniformément elliptique, et pour tout $x \in \Omega$,

$$G(x, W_1(x)) - G(x, W_2) > -\gamma(W_1 - W_2) \tag{6.1.3}$$

avec $\gamma > 0$, lorsque $W_1(x) > W_2(x)$.

Définition 6.1.1. *On appelle sur-solution de (6.1.2) une fonction $W \in X$ vérifiant $\partial_n W \geq 0$ sur $\partial\Omega$ et $AW(x) + G(x, W(x)) \geq 0$ pour tout $x \in \Omega$.*

On appelle sous-solution de (6.1.2), une fonction $W \in C^2(\Omega)$ vérifiant $\partial_n W \leq 0$ sur $\partial\Omega$ et $AW(x) + G(x, W(x)) \leq 0$ pour tout $x \in \Omega$.

La proposition suivante est montrée dans [81] dans le cas d'une fonction G lipschitzienne. Dans un cadre de système de réaction-diffusion, Pao [64, 65] note que l'estimation plus faible (6.1.3) est en fait suffisante. Cette remarque est primordiale dans le cas d'une fonction G non locale. Les preuves s'appuient sur une itération du principe du maximum fort.

Proposition 6.1.2. *S'il existe un couple de sur et sous-solutions $(W^2(x), W^1(x))$ pour (6.1.2) vérifiant $W^1(x) \leq W^2(x)$, alors (6.1.2) admet un couple de solutions (W^-, W^+) vérifiant $W^1 \leq W^- \leq W^+ \leq W^2$. Ces solutions sont maximales dans le sens où toute solution $W \in [W^1, W^2]$ vérifie $W \in [W^-, W^+]$.*

De plus, toute solution du système temps-dépendant $\partial_t W(t, x) = AW(t, x) + G(x, W(t, x))$ vérifiant $W(0, x) \in [W^1, W^2]$ vérifie

$$W^-(x) \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} W(t, x) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} W(t, x) \leq W^+.$$

6.1.2 Méthodes de bifurcation

Commençons par donner deux lemmes utiles dans tout ce chapitre.

Lemme 6.1.3. *Soit $m(x)$ et $q(x)$ deux fonctions de $C(\overline{\Omega})$ avec $m(x) > 0$ et $a \in \mathbb{R}_+^*$. Le problème aux valeurs propres*

$$(m - a\Delta)\phi + q\phi = \lambda\phi \text{ sur } \Omega, \quad \partial_n\phi = 0 \text{ sur } \partial\Omega$$

admet une suite de valeurs propres $\lambda_i(q)$ que l'on peut ordonner

$$\lambda_1(q) < \lambda_2(q) \leq \dots$$

λ_1 *admet l'expression variationnelle*

$$\lambda_1(q) = \inf_{\substack{\phi \in H^1(\Omega) \\ \phi \neq 0}} \frac{a \int (\nabla\phi)^2 + \int (m + q)\phi^2}{\int \phi^2}.$$

$\lambda_1(q)$ *est une valeur propre simple et la fonction propre correspondante ne change pas de signe sur Ω . $\lambda_1(q)$ est la seule valeur propre admettant une fonction propre de signe constant. De plus, $\lambda_1(q)$ dépend continûment de q et, si $q_1 \leq q_2$ et $q_1 \neq q_2$, alors $\lambda_1(q_1) < \lambda_1(q_2)$.*

Lemme 6.1.4. *Si $q \in C(\overline{\Omega})$, $a \in \mathbb{R}_+^*$ et $q(x) > 0$, le problème aux valeurs propres*

$$(m - a\Delta)\phi = \mu q\phi, \quad \partial_n\phi = 0,$$

admet une suite de valeurs propres

$$0 < \mu_1(q) < \mu_2(q) \leq \dots$$

De plus,

$$\mu_1(q) = \inf_{\substack{\phi \in H^1(\Omega) \\ \phi \neq 0}} \frac{a \int (\nabla\phi)^2 + \int m\phi^2}{\int q\phi^2}.$$

$\mu_1(q)$ *est une valeur propre simple et la fonction propre correspondante ne change pas de signe sur Ω . $\mu_1(q)$ est la seule valeur propre admettant une fonction propre de signe constant. De plus, $\mu_1(q)$ dépend continûment de q et, si $q_1 \leq q_2$ et $q_1 \neq q_2$, alors $\mu_1(q_1) < \mu_1(q_2)$.*

Énonçons maintenant les deux théorèmes de bifurcation que nous utilisons dans ce chapitre. Commençons par le théorème de bifurcation locale de Crandall-Rabinowitz [19] qui donne beaucoup d'informations sur la solution non triviale près du point de bifurcation.

Théorème 6.1.5. Bifurcation en une valeur propre simple

Soit Y un espace de Banach et $T : \mathbb{R} \times Y \rightarrow Y$ une fonction telle que $\forall c \in \mathbb{R}, T(c, 0) = 0$. On note D_c et D_W les dérivées de Fréchet de T par rapport à c et W respectivement. On note également $L_0 = D_W T(c^0, 0)$. Si :

- $\dim(\ker(L_0)) = 1$,
- $\text{codim}(R(L_0)) = 1$,
- $D_c L_0(W_0) \notin R(L_0)$ où W_0 est telle que $\ker(L_0) = \text{vect}(W_0)$,

alors il existe une constante $\varepsilon > 0$ et deux fonctions $c, x : (-\varepsilon, \varepsilon) \rightarrow Y$ telles que l'unique solution non triviale de $T(c, W) = 0$ près de $(c^0, 0)$ est $(c(s), s(W_0 + x(s)))$. De plus, $c(0) = c^0$ et $x(0) = 0$. En particulier $(c^0, 0)$ est un point de bifurcation de T .

REMARQUE 6.1.2. Si on a $W_0 > 0$, alors les solutions positives correspondent à $s > 0$.

Ce théorème permet de caractériser les points de bifurcation et de construire des solutions près de ces points. L'étude d'une telle branche de solutions lorsque l'on s'éloigne d'un point de bifurcation est donnée par un théorème de bifurcation globale que nous énonçons ci-dessous.

Soit Y un espace de Banach et $T : \mathbb{R} \times Y \rightarrow Y$ un opérateur compact continûment différentiable tel que $T(c, 0) = 0$. Supposons que l'on peut écrire T sous la forme $T(c, w) = K(c)w + \mathcal{R}(c, w)$ où $K(c)$ est un opérateur compact linéaire et la dérivée de Fréchet de \mathcal{R} vérifie $D_w \mathcal{R}(c, 0) = 0$. On s'intéresse aux solutions de bifurcation du problème $T(c, w) = w$ où l'on voit c comme un paramètre de bifurcation. Si w_0 est un point fixe isolé de T , on définit l'indice de T en w_0 par $i(T, w_0) = \text{deg}(I_d - T, B, w_0)$ où B est une boule centrée en w_0 telle que w_0 est l'unique point fixe de T dans B et deg désigne le degré de Leray-Schauder. Si w_0 est un point fixe de T tel que $I_d - T'(w_0)$ est inversible, alors w_0 est un point fixe isolé de T et $i(T, w_0) = \text{deg}(I_d - T'(w_0), \widehat{B}, 0)$ où \widehat{B} est une boule centrée en 0. Si $w_0 = 0$, alors $T'(c_0) = I_d - K(c_0)$ et il est bien connu que le degré de Leray-Schauder $\text{deg}(I_d - K(c), \widehat{B}, 0) = (-1)^p$ où p est la somme des valeurs propres de K plus grandes que 1 comptées avec leur multiplicité algébrique. Le théorème de bifurcation globale que nous utilisons est le suivant [10, 90].

Théorème 6.1.6. *Soit c_0 tel que $I_d - K(c)$ est inversible si $0 < |c - c_0| < \varepsilon$ pour un certain $\varepsilon > 0$. Supposons que $i(T(c, \cdot), 0)$ est constant sur $(c_0 - \varepsilon, c_0)$ et sur $(c_0, c_0 + \varepsilon)$ et que, si $c_0 - \varepsilon < c_1 < c_0 < c_2 < c_0 + \varepsilon$, alors $i(T(c_1, \cdot), 0) \neq i(T(c_2, \cdot), 0)$. Il existe un continuum¹ \mathcal{C} de solutions de $T(c, w) = w$ dans le plan (c, w) (c'est-à-dire dans $\mathbb{R} \times Y$) vérifiant l'une des alternatives suivantes.*

- (i) \mathcal{C} joint $(c_0, 0)$ à $(\widehat{c}, 0) \neq (c_0, 0)$ où $I_d - K(\widehat{c})$ n'est pas inversible.
- (ii) \mathcal{C} joint $(c_0, 0)$ à ∞ dans $\mathbb{R} \times Y$; en d'autres termes \mathcal{C} n'est pas borné dans $\mathbb{R} \times Y$.

6.1.3 Énoncé des résultats

Dans le but de construire des solutions de coexistence, nous procédons étape par étape. Nous étudions en premier lieu le système avec zéro espèce.

1. On appelle continuum de solutions une famille connexe de solutions $(c, w) \in \mathbb{R} \times Y$.

Proposition 6.1.7. (*Solution triviale*)

L'équation

$$A_0S = I \quad (6.1.4)$$

a une unique solution $S > 0$ dans X . Si $(R, U, V) \in X_+^3$ est une solution de (6.1.1) avec $U \not\equiv 0$ ou $V \not\equiv 0$, alors $0 < R < S$.

Soit $w \in X_+$. L'équation $A_0R + c_i f_i(R)w = I$ a une unique solution² $R_w \in X$ vérifiant $0 < R_w \leq S$. L'application $w \mapsto R_w$ est strictement croissante de X_+ dans X_+ .

Preuve : L'existence et l'unicité de S est un résultat classique sur les équations elliptiques.

Soit $(R, U, V) \in X_+^3$ une solution de (6.1.1) avec $U \geq 0$ ou $V \geq 0$. R vérifie

$$A_0R + c_1 f_1(R)U + c_2 f_2(R)V = I \quad \text{sur } \Omega. \quad (6.1.5)$$

Le principe de comparaison dans les équations elliptiques montre que $0 < R \leq S$ avec une inégalité stricte si $U \not\equiv 0$ ou bien $V \not\equiv 0$.

Enfin, soit $w \in X_+$. Par l'hypothèse 6.1.1, pour $\varepsilon > 0$ suffisamment petit, S et ε sont respectivement des sur et sous-solutions de $A_0R + c_i f_i(R)w = I$ et, comme f_i est globalement lipschitzienne sur $[0, \|S\|_\infty]$, la méthode des sur et sous-solutions est applicable. Il existe donc un couple de solutions minimale et maximale $0 < R^- \leq R^+ \leq S$. On a

$$A_0(R^+ - R^-) + c_i w (f_i(R^+) - f_i(R^-)) = 0$$

et en intégrant sur Ω ,

$$\int_{\Omega} (m_0(R^+ - R^-) + c_i w (f_i(R^+) - f_i(R^-))) = 0.$$

La croissance stricte de f_i implique immédiatement $R^- = R^+$ et l'unicité suit. De la même manière, si $0 \leq w_1 < w_2$, alors on a

$$A_0R_{w_2} + c_i f_i(R_{w_2})w_1 \leq I.$$

Ainsi, R_{w_2} est une sous-solution de $A_0R + c_i f_i(R)w_1 = I$ et, par les mêmes arguments, il existe une unique solution $R_{w_2} < \tilde{R}_{w_1} < S$. Par unicité, on en déduit $\tilde{R}_{w_1} = R_{w_1}$ et donc $R_{w_2} < R_{w_1}$. \square

Il est clair que $(S, 0, 0)$ est une solution de (6.1.1) dans X_+^3 . Elle est appelée la solution triviale.

2. Ne pas confondre ce R_w avec $R(w)$ défini précédemment.

Maintenant, on s'intéresse aux solutions de (6.1.1) avec $U > 0$ et $V \equiv 0$ ou $U \equiv 0$ et $V > 0$. Ces solutions sont appelées solutions semi-triviales. Dans le cas $V \equiv 0$ (le cas $U \equiv 0$ étant similaire), le système (6.1.1) se ramène au système

$$\begin{cases} A_0 R + c_1 f_1(R)U = I & \text{dans } \Omega \\ A_1 U - c_1 f_1(R)U = 0 & \text{dans } \Omega \\ \partial_n R = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n U = 0 & \text{sur } \partial\Omega. \end{cases} \quad (6.1.6)$$

On définit

$$T_1(c_1, R, U) = {}^t(K_0(I - c_1 f_1(R)U), K_1(c_1 f_1(R)U)). \quad (6.1.7)$$

Tout point fixe de T_1 est une solution de (6.1.6). Puisque les solutions dépendent de c_1 , on appelle solution un triplet $(c_1, R, U) \in \mathbb{R}_+ \times X_+ \times X_+$ tel que $T_1(c_1, R, U) = {}^t(R, U)$. Le théorème suivant décrit les solutions de (6.1.6). Il est résumé sur la figure 6.1 et est prouvé à l'aide d'une suite de propositions intermédiaires dans la partie 6.2.

Théorème 6.1.8. *(Solutions semi-triviales)*

Si les hypothèses 6.1.1 et 6.1.2 sont vérifiées, alors on a les propriétés suivantes.

- (i) Il existe $c_1^0 > 0$ tel que, si $c_1 \leq c_1^0$, alors la solution $(S, 0)$ est la seule solution de (6.1.6) dans X_+^2 et, si $c_1 > c_1^0$, le système (6.1.6) a une unique solution $(R_u^*(c_1), U^*(c_1)) \in X_+^* \times X_+^*$.
- (ii) Pour tout $c_1 > c_1^0$, la solution $(R_u^*(c_1), U^*(c_1)) \in X_+^* \times X_+^*$ est hyperbolique et $i(T_1(c_1, \cdot), (R_u^*(c_1), U^*(c_1))) = 1$.
- (iii) L'application $R_u^* : c_1 \mapsto R_u^*(c_1)$ est décroissante et C^1 de $(c_1^0, +\infty)$ dans X_+^* . De plus, $R_u(c_1)$ converge uniformément vers S quand $c_1 \rightarrow c_1^0$ et vers 0 quand $c_1 \rightarrow +\infty$.
- (iv) L'application $U^* : c_1 \mapsto U^*(c_1)$ est croissante et C^1 de $(c_1^0, +\infty)$ dans X_+^* . De plus, $U^*(c_1)$ converge uniformément vers 0 quand $c_1 \rightarrow c_1^0$ et vers U_∞ quand $c_1 \rightarrow +\infty$ où U_∞ est l'unique solution dans X de $A_1 U_\infty = I$ sur Ω .

Il est clair que les mêmes résultats peuvent être énoncés dans le cas $U \equiv 0$ et $V > 0$. On définit les deux sous-ensembles de solutions semi-triviales de $\mathbb{R}_+^2 \times X_+^3$

$$\mathcal{C}_u = \{(c_1, c_2, R_u^*(c_1), U^*(c_1), 0), c_1 > c_1^0\}$$

$$\mathcal{C}_v = \{(c_1, c_2, R_v^*(c_2), 0, V^*(c_2)), c_2 > c_2^0\}.$$

Nous pouvons maintenant énoncer le résultat principal de ce chapitre : l'existence de solutions strictement positives pour le système (6.1.1) (Figure 6.2). Le théorème suivant est démontré dans la partie 6.3.2.

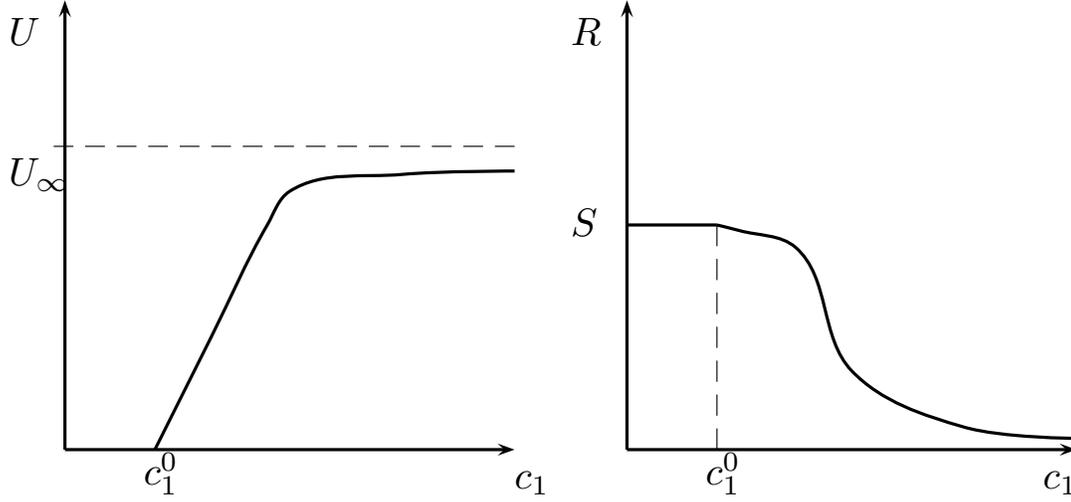


FIGURE 6.1: Illustration du théorème 6.1.8.

L'application $c_1 \mapsto (R_u^*(c_1), U^*(c_1))$ est C^1 de $(c_1^0, +\infty)$ dans $X_+^* \times X_+^*$, hyperbolique et monotone, composante par composante, de $(c_1^0, +\infty)$ dans $X_+^* \times X_+^*$.

Théorème 6.1.9. (Solutions de coexistence)

Supposons que les hypothèses 6.1.1 et 6.1.2 sont vérifiées.

- (i) (Solutions de bifurcation à partir de \mathcal{C}_u). Soit $c_1 > c_1^0$ fixé. Il existe $c_2^* = c_2^*(c_1)$ et $c_2^{**} = c_2^{**}(c_1)$ dans $(c_2^0, +\infty)$ et un continuum de solutions $(c_1, c_2, R, U, V) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty) \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ joignant $(c_1, c_2^*, R_u^*(c_1), U^*(c_1), 0) \in \mathcal{C}_u$ avec $(c_1, c_2^{**}, R_v^*(c_2^{**}), 0, V^*(c_2^{**})) \in \mathcal{C}_v$. En particulier, en notant $\underline{c}_2 = \min(\{c_2^*, c_2^{**}\}) \leq \max(\{c_2^*, c_2^{**}\}) = \overline{c}_2$, on a

$$\forall c_2 \in (\underline{c}_2, \overline{c}_2), \quad \exists (R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*, \text{ solution de (6.1.1).}$$

- (ii) (Solutions de bifurcation à partir de \mathcal{C}_v). Soit $c_2 > c_2^0$ fixé. Il existe $c_1^* = c_1^*(c_2)$ et $c_1^{**} = c_1^{**}(c_2)$ dans $(c_1^0, +\infty)$ et un continuum de solutions positives $(c_1, c_2, R, U, V) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty) \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ joignant $(c_1^*, c_2, R_v^*(c_2), 0, V^*(c_2)) \in \mathcal{C}_v$ à $(c_1^{**}, c_2, R_u^*(c_1^{**}), U^*(c_1^{**}), 0) \in \mathcal{C}_u$. En particulier, en notant $\underline{c}_1 = \min(\{c_1^*, c_1^{**}\}) \leq \max(\{c_1^*, c_1^{**}\}) = \overline{c}_1$, on a

$$\forall c_1 \in (\underline{c}_1, \overline{c}_1), \quad \exists (R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*, \text{ solution de (6.1.1).}$$

Ainsi, pour $c_1 > c_1^0$, il existe une famille continue de solutions de coexistence joignant les solutions semi-triviales correspondant respectivement à U et V . On peut alors définir le domaine de coexistence Θ et préciser sa structure (Figure 6.3). La preuve du théorème suivant est effectuée dans la partie 6.3.3.

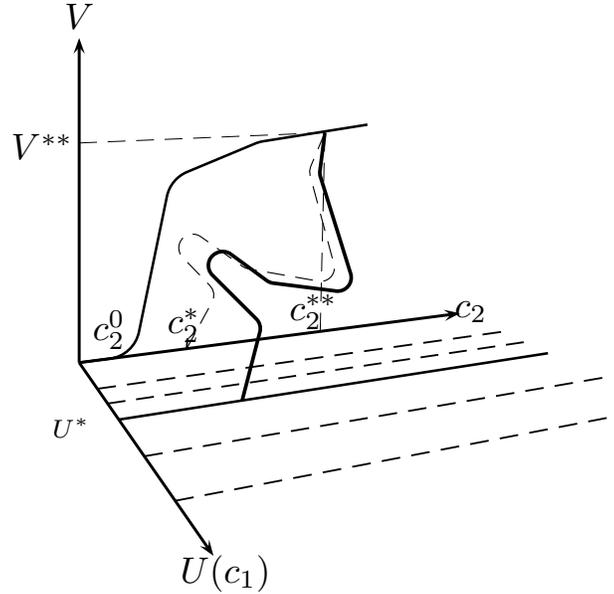


FIGURE 6.2: Solutions de coexistence dans l'espace $\mathbb{R} \times X_+ \times X_+$. Les droites en pointillés dans le plan horizontal (U, c_2) représentent les différentes solutions semi-triviales du problème à une espèce correspondant à U . Ces solutions sont indépendantes de c_2 . En fixant c_1 , on fixe une solution semi-triviale notée U^* et représentée par une droite horizontale pleine. La courbe pleine dans le plan vertical (c_2, V) représente la famille de solutions semi-triviales correspondant à V . Enfin, la courbe en gras représente la solution de coexistence \mathcal{C} projetée dans l'espace $(c_2, U, V) = \mathbb{R} \times X_+ \times X_+$.

Théorème 6.1.10. (Domaine de coexistence)

Supposons que les hypothèses 6.1.1 et 6.1.2 sont vérifiées.

- (i) $c_2^{**}(c_1)$ (resp. $c_1^{**}(c_2)$) est caractérisé par $c_1^*(c_2^{**}(c_1)) = c_1$ (resp. $c_2^*(c_1^{**}(c_2)) = c_2$).
- (ii) Les applications $(c_2^0, +\infty) \ni c_2 \mapsto c_1^*(c_2) \in (c_1^0, +\infty)$ et $(c_1^0, +\infty) \ni c_1 \mapsto c_2^*(c_1) \in (c_2^0, +\infty)$ sont continues et croissantes. De plus,

$$\lim_{c_2 \rightarrow c_2^0} c_1^*(c_2) = c_1^0, \quad \lim_{c_2 \rightarrow +\infty} c_1^*(c_2) = +\infty, \quad \lim_{c_1 \rightarrow c_1^0} c_2^*(c_1) = c_2^0 \text{ et } \lim_{c_1 \rightarrow +\infty} c_2^*(c_1) = +\infty.$$
- (iii) Soit les trois sous-ensembles de $(c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty)$

$$\Theta_- = \{(c_1, c_2), c_1 < c_1^*(c_2) \text{ et } c_2 < c_2^*(c_1)\}, \quad \Theta_+ = \{(c_1, c_2), c_1 > c_1^*(c_2) \text{ et } c_2 > c_2^*(c_1)\}$$
 et $\Theta = \Theta_- \cup \Theta_+$.
 Alors, $\overline{\Theta}$ est connexe et, pour tout $(c_1, c_2) \in \Theta$, le système (6.1.1) a une solution $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$.

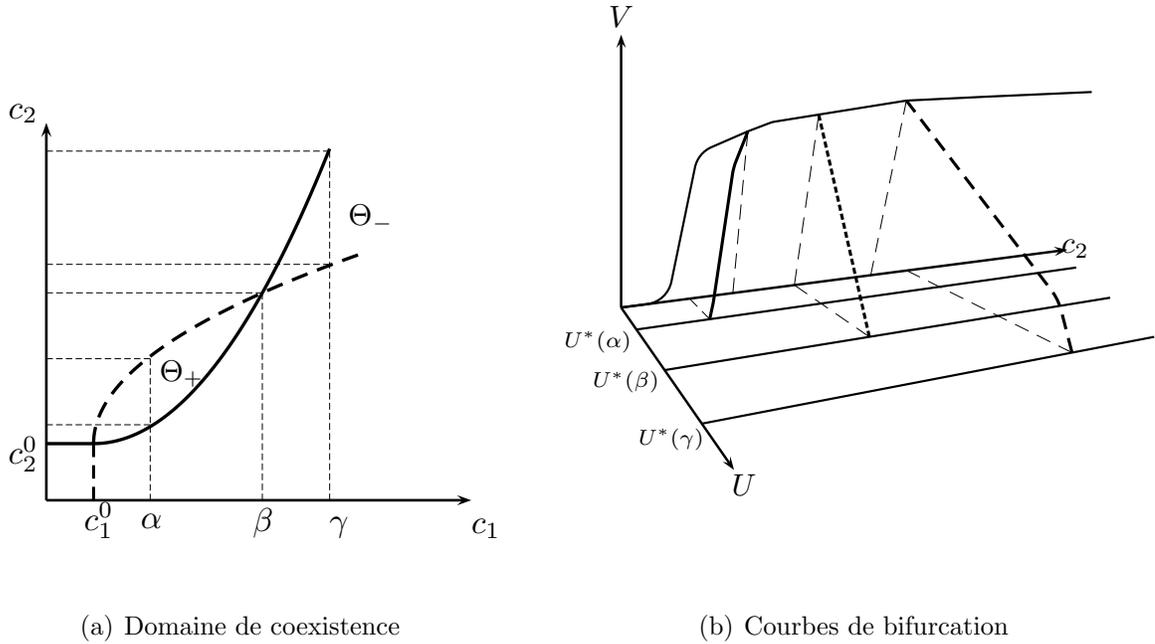


FIGURE 6.3: *Domaine de coexistence et solutions de bifurcation.*

La figure (a) montre l'allure possible du domaine de coexistence Θ . La courbe pleine désigne $(c_1, c_2^*(c_1))$ et celle en pointillés $(c_1^*(c_2), c_2)$. Pour tout $t > c_1^0$, la droite $c_1 = t$ coupe ces courbes respectivement en $(t, c_2^*(t))$ et $(t, c_2^{**}(t))$. La figure (b) représente l'allure des solutions de coexistence correspondant à trois valeurs de c_1 . Pour chaque valeur de $c_1 > c_1^0$, il existe une solution de bifurcation joignant la solution semi-triviale pour l'espèce U à une solution semi-triviale pour l'espèce V .

6.2 Problème pour une espèce : solutions semi-triviales

Dans cette partie, nous étudions le système pour une espèce (6.1.6). Remarquons que, si $(R, U) \in X_+^* \times X_+^*$ est une solution de (6.1.6), alors $(R, U, 0) \in X_+^3$ est une solution de (6.1.1) appelée solution semi-triviale.

REMARQUE 6.2.1. *Si $A_1 = A_0$, alors toute solution (R, U) de (6.1.6) vérifie $U + R = S$. Le problème pour une espèce se ramène donc à $A_1 U + c_1 f_1(S - U)U = 0$ et le théorème 6.1.8 est facilement vérifié. Si $A_0 \neq A_1$, cette simplification n'est pas possible. Cependant, sous l'hypothèse 6.1.2, l'application de la méthode des sur et sous-solutions prouve le résultat.*

Lemme 6.2.1. *Soit $c_1 \in \mathbb{R}^+$ fixé. Il existe $M_0 > 0$ tel que toute solution $(R, U) \in X_+^* \times X_+^*$ de (6.1.6) vérifie*

$$\|U\|_\infty \leq M_0.$$

Preuve : Soit $(R_k, U_k) \in X_+^* \times X_+^*$ une suite de solutions. Par le lemme 6.1.3, on a, puisque $U_k > 0$,

$$\forall k, \quad \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_k)) = 0 \quad (6.2.1)$$

et $U_k = u_k \phi_k$ où $\phi_k > 0$ est la fonction propre principale de $A_1 \phi_k - c_1 f_1(R_k) \phi_k = 0$ dans X et $\|\phi_k\|_\infty = 1$.

Supposons par contradiction que $u_k = \|U_k\|_\infty \rightarrow +\infty$. ϕ_k vérifie

$$\phi_k = K_1(c_1 f_1(R_k) \phi_k).$$

Puisque $0 < R_k \leq S$, $f_1(R_k) \phi_k$ est uniformément borné dans L^p pour tout $p \in (1, +\infty)$. Comme K_1 est compact de L^p dans lui-même, ϕ_k tend fortement dans L^p à une sous-suite près vers $\phi_\infty \geq 0$ dans L^p . Par ailleurs, on a $A_0 R_k + c_1 f_1(R_k) u_k \phi_k = I$. En multipliant par une fonction positive $\theta \in W^{1,q}$ où $q = p/(p-1)$, on voit, par un argument de dualité, que R_k est borné dans $W^{1,p}(\Omega)$ indépendamment de k et, par le théorème de Rellich, R_k tend à une sous-suite près vers $R_\infty \geq 0$ dans L^p .

Par conséquent, $\phi_\infty = c_1 K_1(f_1(R_\infty) \phi_\infty) \geq 0$ et, par les théorèmes d'injection de Sobolev, $\phi_\infty \in C^{0,\alpha}(\bar{\Omega})$ pour un certain $\alpha > 0$ et $\|\phi_\infty\|_\infty = 1$.

Par régularité elliptique, il vient $\phi_\infty \in C^2(\Omega)$ et par le principe du maximum fort, $\phi_\infty > 0$ sur $\bar{\Omega}$. On en déduit qu'il existe $\beta \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $\forall k \geq 0$ et $\forall x \in \Omega$, $\beta \leq \phi_k(x)$. Puisque $u_k \rightarrow \infty$ et $u_k \beta \leq U_k$, on voit que pour tout x , $U_k(x)$ converge vers ∞ . Puisque R_k vérifie $A_0 R_k + c_1 f_1(R_k) u_k \phi_k = I$, le principe de comparaison montre que $\|R_k\|_\infty \rightarrow 0$. Ceci contredit (6.2.1) car $\lambda_1(A_1) > 0$ et l'application $R \mapsto \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R))$ est continue. \square

Lemme 6.2.2. *Le problème aux valeurs propres*

$$A_1 \phi - \mu f_1(S) \phi = 0, \quad \text{sur } \Omega \quad \partial_n \phi = 0, \quad \text{sur } \partial \Omega \quad (6.2.2)$$

admet une valeur propre principale $c_1^0 > 0$ et une fonction propre correspondante $\phi_0 > 0$ unique à constante multiplicative près. De plus, c_1^0 est donnée par

$$c_1^0 = \inf_{\substack{\phi \in H^1(\Omega) \\ \phi \neq 0}} \frac{\int a_1 \nabla \phi^2 + m_1 \phi^2}{\int f_1(S) \phi^2}.$$

Preuve : Ceci est une conséquence directe du lemme 6.1.4. \square

Ce lemme et la proposition 6.1.7 impliquent une condition nécessaire pour l'existence d'une solution positive.

Proposition 6.2.3. *Soit $c_1 \in \mathbb{R}$. Supposons qu'il existe $(R, U) \in X_+^* \times X_+^*$ solution de (6.1.6). Alors $c_1^0 < c_1$.*

Preuve : $U > 0$ vérifie $A_1U - c_1f_1(R)U = 0$. En multipliant par ϕ_0 , définie dans le lemme 6.2.2, et en intégrant sur Ω , on obtient

$$0 = \int_{\Omega} A_1U\phi_0 - c_1 \int_{\Omega} f_1(R)U\phi_0 = \int_{\Omega} U\phi_0(c_1^0f_1(S) - c_1f_1(R)).$$

Par la proposition 6.1.7, on a $R < S$ et donc par la croissance stricte de f_1 , $f_1(R) < f_1(S)$ d'où $c_1^0 < c_1$. □

6.2.1 Existence et unicité pour le problème à une espèce

La méthode des sur et sous-solutions implique le résultat suivant.

Proposition 6.2.4. *Supposons que les hypothèses 6.1.1 et 6.1.2 sont vérifiées. Si $c_1 > c_1^0$, le système (6.1.6) admet une unique solution dans $X_+^* \times X_+^*$ notée $(R^*(c_1), U^*(c_1))$.*

Preuve : Si $(R, U) \in X_+^* \times X_+^*$ est solution, alors on a $A_0R + A_1U = I$. Notons $R(U) = S - \frac{a_1}{a_0}U - \frac{1}{a_0}K_0((a_0m_1 - a_1m_0)U)$. Le système (6.1.6) se réécrit sous la forme

$$\begin{cases} A_1U - c_1f_1(R(U))U = 0 & \text{sur } \Omega \\ \partial_n U = 0 & \text{sur } \partial\Omega. \end{cases} \quad (6.2.3)$$

Appliquons la méthode de sur et sous-solutions sur le système (6.2.3).

Soit $\phi_0 > 0$ la fonction propre définie dans le lemme 6.2.2. Alors, on peut choisir $\varepsilon > 0$ suffisamment petit et $M > 0$ suffisamment grand pour que $(\varepsilon\phi_0, M)$ soit un couple de sur et sous-solutions du système (6.2.3).

En effet, en choisissant $M > 0$ assez grand et en utilisant une borne inférieure strictement positive de m_1 sur $\bar{\Omega}$, on obtient $R(M) < 0$. Par conséquent,

$$A_1M - c_1Mf_1(R(M)) \geq 0, \quad \partial_n M = 0 \text{ sur } \partial\Omega$$

donc M est une sur-solution de (6.2.3).

Similairement, $R(\varepsilon\phi_0) = S - \frac{a_1}{a_0}\varepsilon\phi_0 - \frac{1}{a_0}\varepsilon K_0((a_0m_1 - a_1m_0)\phi_0)$ et

$$A_1(\varepsilon\phi_0) - c_1f_1(R(\varepsilon\phi_0))(\varepsilon\phi_0) = \varepsilon\phi_0(c_1^0f_1(S) - c_1f_1(R(\varepsilon\phi_0))).$$

On peut voir facilement que $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \|R(\varepsilon\phi_0) - S\|_{\infty} = 0$. Puisque $c_1 > c_1^0$ et f_1 est continue, on peut choisir ε suffisamment petit pour que $f_1(R(\varepsilon\phi_0)) > \frac{c_1^0}{c_1}f_1(S)$. Ainsi,

$$A_1(\varepsilon\phi_0) - c_1f_1(R(\varepsilon\phi_0))(\varepsilon\phi_0) \leq 0, \quad \partial_n(\varepsilon\phi_0) = 0 \text{ sur } \partial\Omega.$$

Par conséquent, $\varepsilon\phi_0$ est une sous-solution de (6.2.3).

De plus, par l'hypothèse 6.1.2, pour tout $U_1 \geq U_2 \in [\varepsilon\phi_0, M]$, il existe une constante $\gamma > 0$ telle que $\forall x \in \Omega$,

$$(c_1U_1(x)f_1(R(U_1))(x) - c_1U_2(x)f_1(R(U_2))(x)) \geq -\gamma(U_1(x) - U_2(x)).$$

Ainsi, on peut appliquer la méthode de sur et sous-solutions [64, 65, 81]. Il existe un couple de solutions minimale et maximale (U^-, U^+) vérifiant $\varepsilon\phi_0 \leq U^- \leq U^+ \leq M$. De plus, si $U \in [\varepsilon\phi_0, M]$ est une solution, alors $U^- \leq U \leq U^+$. Par la proposition 6.2.1, on peut choisir M tel que toute solution vérifie $0 < U < M$. Par conséquent, toute solution $U \in X_+^*$ vérifie $0 < U \leq U^+$. Montrons que $U = U^+$.

On a $\int_{\Omega} A_1 U U^+ - A_1 U^+ U = \int_{\Omega} c_1 U U^+ (f_1(R(U)) - f_1(R(U^+)))$. Après utilisation des conditions de bord, on obtient par ailleurs

$$\int_{\Omega} A_1 U U^+ - A_1 U^+ U = 0.$$

Par suite,

$$\int_{\Omega} c_1 U U^+ (f_1(R(U)) - f_1(R(U^+))) = 0. \quad (6.2.4)$$

Puisque U et U^+ sont deux solutions, on a $A_0 R(U) + c_1 f_1(R(U))U = A_0 R(U^+) - c_1 f_1(R(U^+))U^+ = I$. Par la proposition 6.1.7 et la croissance de f_1 , il vient $f_1(R(U)) \geq f_1(R(U^+))$. Par (6.2.4), nous en déduisons $R(U) = R(U^+)$ et $U = U^+$. \square

En adaptant la preuve précédente, on montre les deux résultats suivants.

Proposition 6.2.5.

$$\lim_{c_1 \rightarrow +\infty} \|R^*(c_1)\|_{\infty} + \|U^*(c_1) - U_{\infty}\|_{\infty} = 0$$

où U_{∞} est l'unique solution de $A_1 U = I$ dans X .

Preuve : D'une part, si $\varepsilon > 0$ est suffisamment petit, alors $(1 - \varepsilon)U_{\infty}$ est une sous-solution de

$$A_1 U - c_1 f_1(R(U))U = 0$$

où $A_1 U + A_0 R(U) = I$. En effet, on a $R((1 - \varepsilon)U_{\infty}) = \varepsilon K_0 I = \varepsilon S > 0$. Il s'ensuit que

$$A_1 U_{\infty} - c_1 f_1(\varepsilon S) = I - c_1 f_1(\varepsilon S).$$

Si c_1 est assez grand, on en tire

$$(1 - \varepsilon)(A_1 U_{\infty} - c_1 f_1(\varepsilon I)U_{\infty}) \leq 0.$$

D'autre part, on a $R(U_{\infty}) = 0$ donc $A_1 U_{\infty} - c_1 f_1(R(U_{\infty})) = I > 0$ et U_{∞} est une sur-solution. Par conséquent, pour tout $\varepsilon > 0$ assez petit, on peut trouver $c_1 > c_1^0$ assez grand tel que l'unique solution $U^*(c_1)$ vérifie $(1 - \varepsilon)U_{\infty} \leq U^*(c_1) \leq U_{\infty}$, ce qui montre

$$\lim_{c_1 \rightarrow +\infty} \|U^*(c_1) - U_{\infty}\|_{\infty} = 0. \quad (6.2.5)$$

Par ailleurs, puisque $R^*(c_1)$ vérifie $A_0R^*(c_1) + A_1U^*(c_1) = I = A_1U_\infty$, on a

$$R^*(c_1) = \frac{a_1}{a_0}(U_\infty - U^*(c_1)) - \frac{1}{a_0}K_0 [(a_1m_0 - a_0m_1)(U^*(c_1) - U_\infty)],$$

donc, par l'hypothèse 6.1.2,

$$0 \leq R^*(c_1) \leq \frac{a_1}{a_0}(U_\infty - U^*(c_1)).$$

Par (6.2.5), on en déduit que

$$\lim_{c_1 \rightarrow +\infty} \|R^*(c_1)\|_\infty = 0.$$

□

Proposition 6.2.6. *L'application $c_1 \mapsto U^*(c_1)$ est strictement croissante de $(c_1^0, +\infty)$ dans X_+^* et l'application $c_1 \mapsto R^*(c_1)$ est strictement décroissante de $(c_1^0, +\infty)$ dans X_+^* .*

Preuve : Toute solution $(R, U) \in X^2$ vérifie $A_0R + A_1U = I$. Rappelons que

$$R(U) = S - \frac{a_1}{a_0}U - \frac{1}{a_0}K_0((a_0m_1 - a_1m_0)U).$$

Soit $b_2 > b_1 > c_1^0$ et pour $i = 1, 2$, on pose $U(b_i)$ l'unique solution dans X de

$$A_1U(b_i) - b_i f_1(R(U(b_i)))U(b_i) = 0. \tag{6.2.6}$$

On a

$$A_1U(b_1) - b_2 f_1(R(U(b_1)))U(b_1) = (b_1 - b_2) f_1(R(U(b_1)))U(b_1) < 0.$$

Ainsi, $U(b_1)$ est une sous-solution de (6.2.6) avec $i = 2$. Puisque $U_\infty > U(b_1)$ est une sur-solution, l'équation (6.2.6) a une solution $\tilde{U}(b_2)$ vérifiant $U(b_1) < \tilde{U}(b_2) < U_\infty$. Par unicité, on a $\tilde{U}(b_2) = U(b_2)$ donc $U(b_1) < U(b_2)$, ce qu'il fallait démontrer.

Puisque $A_0R^*(c_1) + c_1U_1^*(c_1)f_1(R^*(c_1)) = I$ pour tout $c_1 > c_1^0$, par la proposition 6.1.7, la stricte croissance de U^* implique directement la stricte décroissance de R^* . □

6.2.2 Hyperbolicité et indice des solutions semi-triviales

On voit qu'il y a deux bandes de solutions $(c_1, S, 0)$ et $(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1))$, donc $(c_1^0, S, 0) \in \mathbb{R} \times X_+ \times X_+$ est un point de bifurcation. Par la proposition 6.1.7, pour tout $c_1 \in \mathbb{R}$, le système (6.1.6) a une solution triviale $(S, 0) \in X_+^2$. Nous construisons ici une solution de bifurcation à partir de la solution triviale. Par unicité, ces solutions correspondent à celles construites dans la sous-partie précédente. Cette construction permet de préciser les propriétés spectrales des solutions semi-triviales près du point de

bifurcation $(c_1^0, S, 0)$. En particulier, nous pouvons calculer l'indice de la solution. Nous montrons ensuite que les solutions sont hyperboliques ce qui permet, en utilisant la conservation par homotopie de l'indice, de calculer l'indice des solutions semi-triviales au-delà du point de bifurcation.

Par la proposition 6.1.7, toute solution $(R, U) \in X_+^2$ vérifie $R \leq S$. Notons $r = S - R$ et $u = U$. Le système (6.1.6) peut se réécrire sous la forme

$$\begin{cases} A_0 r - c_1 f_1(S - r)u = 0 & \text{sur } \Omega \\ A_1 u - c_1 f_1(S - r)u = 0 & \text{sur } \Omega \\ \partial_n u = 0 & \text{sur } \partial\Omega \\ \partial_n r = 0 & \text{sur } \partial\Omega. \end{cases} \quad (6.2.7)$$

Clairement, $(R, U) \in X_+^2$ est une solution de (6.1.6) si et seulement si $(U, S - R) \in X_+^2$ est une solution de (6.2.7).

Définissons l'opérateur T de $\mathbb{R} \times X_+ \times X_+$ dans $X_+ \times X_+$ par

$$T(c_1, r, u) = c_1 (K_0(f_1(S - r)u), K_1(f_1(S - r)u)).$$

On a $\forall c_1 \in \mathbb{R}, \quad T(c_1, 0, 0) = (0, 0)$ et T s'écrit

$$T(c_1, r, u) = K(c_1)(r, u) + \mathcal{R}(c_1, r, u),$$

où

$$K(c_1)(\rho, \phi) = D_{(r,u)}T(c, 0, 0)(\rho, \phi) = c_1(K_0(f_1(S)\phi), K_1(f_1(S)\phi))$$

et

$$\mathcal{R}(c_1, r, u) = T(c_1, r, u) - K(c_1)(r, u).$$

Un calcul direct montre que \mathcal{R} vérifie, pour tout $c_1 \in \mathbb{R}, D_{(r,u)}\mathcal{R}(c_1, 0, 0) = (0, 0)$. On note également

$$F(c_1, R, U) = (R, U) - T(c_1, R, U)$$

et

$$L_0 = D_{(r,u)}F(c_1^0, 0, 0) = I_d - K(c_1^0).$$

Montrons que $(c_1^0, 0, 0)$ est un point de bifurcation par le théorème de Crandall-Rabinowitz [19], 6.1.5.

La première étape est de montrer que 0 est une valeur propre simple de L_0 . Soit $(\rho, \phi) \in \ker(L_0)$. On a

$$\begin{aligned} \rho - c_1^0 K_0(f_1(S)\phi) &= 0 \\ \phi - c_1^0 K_1(f_1(S)\phi) &= 0. \end{aligned}$$

Si $\phi \equiv 0$, alors $\rho \equiv 0$. Donc $\phi \not\equiv 0$ et vérifie $A_1\phi - c_1^0 f_1(S)\phi = 0$. Par le lemme 6.2.2, on a, à constante multiplicative près, $\phi = \phi_0 > 0$ et $\rho = c_1^0 K_0(f_1(S)\phi_0) := \rho_0 > 0$.

Par conséquent, $\dim(\ker(L_0)) = 1$ et $\ker(L_0) = \text{vect}\{(\rho_0, \phi_0)\}$. Puisque L_0 est une perturbation compacte de l'identité, son indice de Fredholm est 0 et $\text{codim}(\text{Im}(L_0)) = 1$.

Pour appliquer le théorème 6.1.5, il reste à montrer que $D_c L_0(\rho_0, \phi_0) \notin \text{Im}(L_0)$. Un calcul direct montre que

$$D_c L_0(\rho_0, \phi_0) = (-K_0(f_1(S)\phi_0), -K_1(f_1(S)\phi_0)).$$

Si $D_c L_0(\rho_0, \phi_0) \in \text{Im}(L_0)$, alors il existe ϕ et ρ tels que

$$(-K_0(f_1(S)\phi_0), -K_1(f_1(S)\phi_0)) = (\rho - c_0 K_0(f_1(S)\phi), \phi - c_0 K_1(f_1(S)\phi)).$$

En appliquant A_1 à la deuxième équation, en multipliant par ϕ_0 et en intégrant, ceci implique $\int_{\Omega} f_1(S)\phi_0^2 = 0$ donc $\phi_0 = 0$, ce qui est une contradiction. Ainsi, $D_c L_0(\rho_0, \phi_0) \notin \text{Im}(L_0)$ et le théorème 6.1.5 montre l'existence d'une famille de solutions près du point de bifurcation $(c_1^0, 0, 0)$.

Rappelons que si $T(c_1, r, u) = (r, u)$, alors $T_1(c_1, R, U) = (R, U)$ où $R = S - r$, $U = u$ et T_1 est défini par l'équation (6.1.7). On peut alors énoncer le théorème principal de cette sous-partie.

Théorème 6.2.7. (*Bifurcation locale*)

- (i) Il existe $\varepsilon > 0$, une fonction $c_1 : (-\varepsilon, \varepsilon) \rightarrow \mathbb{R}$ et deux fonctions $\hat{r}, \hat{u} : (-\varepsilon, \varepsilon) \rightarrow C^1(\Omega)$ vérifiant $c_1(0) = c_1^0$, $\hat{r}(0) = \hat{u}(0) = 0$, $r(s) = s(\psi_0 + \hat{r}(s)) > 0$ et $u(s) = s(\phi_0 + \hat{u}(s)) > 0$ tels que $\{0 < s < \varepsilon, (c_1(s), S - s(\psi_0 + \hat{r}(s)), s(\phi_0 + \hat{u}(s)))\}$ est une famille de solutions de (6.1.6).
- (ii) Toute solution $(c_1, R, U) \in \mathbb{R} \times X_+ \times X_+$ de (6.1.6) près de $(c_1^0, 0, 0)$ est soit la solution triviale $(c_1, S, 0)$, soit sur la courbe $(c_1(s), S - s(\psi_0 + \hat{r}(s)), s(\phi_0 + \hat{u}(s)))$.
- (iii) Si $s > 0$ est suffisamment petit, $\text{ind}(T_1(c_1(s), \cdot), (R(s), U(s))) = 1$.

Preuve : Les points (i) et (ii) sont une conséquence directe du théorème 1.7 de [19] et du fait que (c_1, r, u) est solution de (6.2.7) si et seulement si $(c_1, R, U) := (c_1, S - r, u)$ est une solution de (6.1.6).

Le point (iii) découle du fait que 0 est une valeur propre simple et minimale de l'opérateur $I_d - K(c_1^0) = I_d - D_{(R,U)}T(c_1^0, 0)$. On sait déjà que 0 est la valeur propre minimale de $I_d - K(c_1^0)$ et on a $\ker(I_d - K(c_1^0)) = \text{vect}(\rho_0, \phi_0)$ et $\text{codim}(\text{Im}(I_d - K(c_1^0))) = 1$. Par conséquent, il suffit de montrer que $\text{Im}(I_d - K(c_1^0)) \cap \ker(I_d - K(c_1^0)) = (0, 0)$ [2, 10].

Soit $(\rho, \phi) \in \text{Im}(I_d - K(c_1^0)) \cap \ker(I_d - K(c_1^0))$. Il existe (ρ_1, ϕ_1) tel que $(I_d - K(c_1^0))(\rho_1, \phi_1) = (\rho, \phi) \in \ker(I_d - K(c_1^0))$. En appliquant A_1 sur la deuxième égalité, on obtient

$$A_1 \phi_1 - c_1^0 f_1(S)\phi_1 = A_1 \phi.$$

Comme $(\rho, \phi) \in \ker(I_d - K(c_1^0))$, on a $A_1\phi = c_1^0 f_1(S)\phi$ et on obtient

$$A_1\phi_1 - c_1^0 f_1(S)\phi_1 = c_1^0 f_1(S)\phi.$$

En multipliant par ϕ et en intégrant sur Ω , il vient $\int_{\Omega} c_1^0 f_1(S)\phi^2 = 0$ ce qui implique $\phi = 0$. On a donc $A_0\rho + c_1^0 D_R f_1(S)\rho = 0$ et, par décroissance de f_1 , il vient $\rho \equiv 0$.

Par conséquent³, il existe quatre applications $C^1 : s \mapsto \mu(s)$, $s \mapsto w(s)$ au voisinage de 0 et $c_1 \mapsto \gamma(c_1)$, $c_1 \mapsto (\rho_0(c_1), \phi_0(c_1))$ au voisinage de c_1^0 , vérifiant

$$\begin{aligned} (I_d - D_{(R,U)}T_1(c_1, S, 0))(\rho_0(c_1), \phi_0(c_1)) &= \gamma(c_1)(\rho_0(c_1), \phi_0(c_1)), \\ (I_d - D_{(R,U)}T_1(c_1(s), R(s), U(s)))w(s) &= \mu(s)w(s), \end{aligned}$$

avec $\mu(0) = 0$, $w(0) = (\rho_0, \phi_0)$ et $\gamma(c_1^0) = 0$, $(\rho_0(c_1^0), \phi_0(c_1^0)) = (\rho_0, \phi_0)$. $\mu(s)$ est la plus petite valeur propre de $I_d - D_{(R,U)}T_1(c_1(s), R(s), U(s))$ et vérifie $\mu(s) = -s\gamma'(c_1^0)c'(s) + o(s)$. Nous voulons montrer que $\mu(s) > 0$. Il s'agit donc d'étudier les signes de $c'_1(s)$ près de $s = 0$ et de $\gamma'(c_1^0)$.

D'une part, pour $s > 0$ suffisamment petit, on a

$$s(A_1(\phi_0 + \widehat{u}(s)) - c_1(s)f_1(S - s(\rho_0 + \widehat{r}(s)))(\phi_0 + \widehat{u}(s))) = 0.$$

En divisant par s et en appliquant $\frac{d}{ds}|_{s=0}$, on obtient

$$A_1\widehat{u}'(0) - c_1^0 f_1(S)\widehat{u}'(0) + c'_1(0)f_1(S)\phi_0 + c_1^0 f'_1(S)\phi_0\rho_0 = 0.$$

En multipliant par ϕ_0 et en intégrant sur Ω , il vient

$$c'_1(0) \int_{\Omega} f_1(S)\phi_0^2 = c_0 \int_{\Omega} f'_1(S)\phi_0^2\rho_0. \quad (6.2.8)$$

Puisque $f'_1(S) > 0$, on a $c'_1(0) > 0$ et, par continuité de $s \mapsto c'_1(s)$, on a $c'_1(s) > 0$ si $s > 0$ est suffisamment petit.

D'autre part, $\gamma(c_1)$ vérifie, près de c_1^0 ,

$$A_1\phi_0(c_1) - c_1 f_1(S)\phi_0(c_1) = \gamma(c_1)\phi_0(c_1).$$

En appliquant $\frac{d}{dc_1}|_{c_1=c_1^0}$, en multipliant par $\phi_0 = \phi_0(c_1^0)$ et en intégrant sur Ω , ceci conduit à $\gamma'(c_1^0) \int_{\Omega} \phi_0^2 = - \int_{\Omega} f_1(S)\phi_0^2$. Ainsi $\gamma'(c_1^0) < 0$. Finalement, si $s > 0$ est suffisamment petit, $-sc'_1(s)\gamma'(c_1^0) > 0$ et donc $\mu(s) > 0$.

$1 - \mu(s) < 1$ étant la plus grande valeur propre de $D_{(R,U)}T_1(c_1(s), R(s), U(s))$, cet opérateur n'a pas de valeur propre plus grande que 1 et il vient

3. Voir [81] p. 179 pour plus de détails.

$$i(T_1(c_1(s), \cdot), (R(s), U(s))) = 1. \quad \square$$

Par unicité, la solution de bifurcation $(c_1(s), R(s), U(s))$ coïncide exactement avec la solution $(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1))$ construite par la méthode des sur et sous-solutions. Par conséquent, les propriétés de la solution de bifurcation au voisinage du point $(c_1^0, S, 0)$ se transfèrent à la solution $(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1))$ pour c_1 au voisinage de c_1^0 . En particulier, ceci implique le résultat suivant.

Proposition 6.2.8.

$$\lim_{c_1 \rightarrow c_1^0} \|R^*(c_1) - S\|_\infty + \|U^*(c_1)\|_\infty = 0.$$

Preuve : On a $(R(s), U(s)) = (R^*(c_1(s)), U^*(c_1(s)))$ et, comme $\lim_{s \rightarrow 0} c_1(s) = c_1^0$,
 $\lim_{c_1 \rightarrow c_1^0} \|R^*(c_1) - S\|_\infty + \|U^*(c_1)\|_\infty = \lim_{s \rightarrow 0} \|R(s) - S\|_\infty + \|U(s)\|_\infty = 0. \quad \square$

Le lemme suivant établit que toutes les solutions semi-triviales sont hyperboliques. Ce résultat est très utile dans la sous-partie 6.3.2 pour construire des solutions de coexistence.

Lemme 6.2.9. *Pour tout $c_1 > c_1^0$, $\text{Ker}(D_{(R,U)}T(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1))) = \{0\}$.*

Preuve : La preuve se décompose en deux étapes. Nous commençons par montrer que, si 0 est valeur propre, alors il existe un vecteur propre positif associé. Pour ce faire, nous introduisons un problème auxiliaire dépendant du temps et d'un nouveau paramètre λ . Nous montrons que (λ, U^*) est un point de bifurcation pour ce problème auxiliaire d'où émane une solution positive. La deuxième étape est de montrer que 0 ne peut pas admettre de valeur propre positive d'où une contradiction.

Soit $c_1 > c_1^0$. On définit, pour tout $u \in X$, $H(u) = A_1u - c_1f_1(R(u))u$ où $A_0R(u) + A_1u = I$, c'est-à-dire

$$R(u) = S - \frac{a_1}{a_0}u + \frac{1}{a_0}K_0((a_1m_0 - a_0m_1)u).$$

On note $U^* = U^*(c_1)$. Définissons le problème auxiliaire dépendant du temps

$$\begin{cases} \partial_t u(t, x) = -H(x, u(t, x)) - \lambda[U^*(x) - u(t, x)] := -H_\lambda(x, u(t, x)) & t > 0 \text{ et } x \in \Omega, \\ \partial_n u(t, x) = 0 & t > 0 \text{ et } x \in \partial\Omega, \\ u(0, x) = u_0(x) & x \in \Omega \end{cases} \quad (6.2.9)$$

où $\lambda > 0$ reste à déterminer.

Pour tout $\lambda \geq 0$, U^* est une solution positive et stationnaire de (6.2.9).

On a

$$D_u H(U^*)(\phi) = A_1\phi - c_1f_1(R(U^*))\phi + c_1\frac{a_1}{a_0}f_1'(R(U^*))(\phi + K_0((a_1m_0 - a_0m_1)\phi)).$$

Il est clair que 0 est une valeur propre de $D_{(R,U)}T(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1))$ si et seulement si 0 est une valeur propre de $D_u H(U^*)$. Supposons, par contradiction, que 0 est une valeur propre de $D_u H(U^*)$, alors $-\lambda$ est une valeur propre de $D_u H_\lambda(U^*)$ et donc

$$U^* \text{ est une solution stationnaire instable de (6.2.9).} \quad (6.2.10)$$

Nous montrons maintenant que l'on peut choisir λ suffisamment petit pour que $(1 - \lambda)U^*$ et $(1 + \lambda)U^*$ soit un couple de sur et sous-solutions. On a clairement $R((1 \pm \lambda)U^*) = R(U^*) \pm \lambda \left[\frac{a_1}{a_0} U^* + \frac{1}{a_0} K_0(a_1 m_0 - a_0 m_1) U^* \right] \rightarrow R(U^*)$ lorsque $\lambda \rightarrow 0$. On a

$$H_\lambda((1 + \lambda)U^*) = E_\lambda + \lambda^2 U^*$$

où $E_\lambda = c_1(1 + \lambda)U^* [f_1(R(U^*)) - f_1(R((1 + \lambda)U^*))] \rightarrow 0$ lorsque $\lambda \rightarrow 0$.

Par suite, si λ est suffisamment petit, $(1 + \lambda)U^*$ est une sur-solution de (6.2.9). Un calcul similaire montre que $(1 - \lambda)U^*$ est une sous-solution. Par l'hypothèse 6.1.2 et par le principe de sur et sous-solutions dans les équations elliptiques, il existe un couple de solutions stationnaires $(1 - \lambda)U^* < U^-(\lambda) \leq U^+(\lambda) < (1 + \lambda)U^*$. De plus, le domaine $[U^-(\lambda), U^+(\lambda)]$ est un attracteur dans le sens suivant. Si l'on note $u_\lambda(t, x, u_0) := u_\lambda(t)$ la solution de (6.2.9) avec condition initiale u_0 , alors

$$\forall u_0 \in ((1 - \lambda)U^*, (1 + \lambda)U^*), \quad U^-(\lambda) \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} u_\lambda(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} u_\lambda(t) \leq U^+(\lambda).$$

En particulier, $U^-(\lambda) \leq U^* \leq U^+(\lambda)$. Si $U^- = U^* = U^+$, alors U^* est un attracteur local ce qui contredit (6.2.10). Par conséquent, et d'après le principe du maximum, on a soit $U^-(\lambda) < U^*$ soit $U^* < U^+(\lambda)$.

L'opérateur $\phi \mapsto K_0((a_1 m_0 - a_0 m_1)\phi)$ étant compact, les valeurs propres de $D_u H(U^*)$ sont isolées. Puisque, par hypothèse, 0 est une valeur propre de $D_u H(U^*)$, si λ est suffisamment petit, $\ker(D_u H_\lambda(U^*)) = \{0\}$ et $D_u H_\lambda(U^*)$ est injectif de X dans $C^1(\Omega)$. Ainsi, si pour un λ_0 , on a $U^-(\lambda_0) < U^*$ (resp. $U^* < U^+(\lambda_0)$), alors $\forall \lambda \in (0, \lambda_0]$, $U^-(\lambda) < U^*$ (resp. $U^* < U^+(\lambda)$). Supposons que $U^* < U^+(\lambda)$ (le cas $U^-(\lambda) < U^*$ étant similaire).

Puisque $U^* \leq U^+(\lambda) \leq (1 + \lambda)U^*$, on voit que $U^+(\lambda) \rightarrow U^*$ dans L^∞ lorsque $\lambda \rightarrow 0$.

La fonction positive $w(\lambda) = \frac{U^+(\lambda) - U^*}{\|U^+(\lambda) - U^*\|_\infty}$ vérifie

$$A_1(w(\lambda)) - c_1 f_1(R(U^+(\lambda)))w(\lambda) + c_1 U^* \frac{[f_1(R(U^+(\lambda))) - f_1(R(U^*))]}{\|U^+(\lambda) - U^*\|_\infty} + \lambda w(\lambda) = 0.$$

Des estimations successives et les théorèmes d'inclusion de Sobolev impliquent que, à une sous-suite près encore notée λ , $w(\lambda) \rightarrow \phi > 0$ dans $C^1(\overline{\Omega})$ et ϕ satisfait

$$D_u H(U^*)(\phi) = 0. \quad (6.2.11)$$

En résumé, si 0 est une valeur propre de $D_u H(U^*)$, alors il existe une fonction propre positive correspondante. Il reste à montrer que ceci est impossible. On a

$$D_u H(U^*)(\phi) = A_1 \phi - c_1 f_1(R(U^*))\phi + c_1 \frac{a_1}{a_0} f_1'(R(U^*))[\phi + K_0((a_1 m_0 - a_0 m_1)\phi)].$$

Comme U^* est une fonction propre de $\phi \mapsto A_1 \phi - c_1 f_1(R(U^*))\phi$ associée à la valeur propre 0, par le lemme 6.1.3,

$$\forall \phi \in X, \quad \int_{\Omega} A_1 \phi \cdot \phi - c_1 f_1(R(U^*))\phi \cdot \phi \geq 0.$$

Les hypothèses 6.1.1 et 6.1.2 impliquent que, pour tout $\phi > 0$,

$$c_1 \frac{a_1}{a_0} f_1'(R(U^*))(\psi + K_0((a_1 m_0 - a_0 m_1)\psi)) > 0.$$

On en déduit, $\int_{\Omega} D_u H(U^*)(\phi) \cdot \phi > 0$ ce qui constitue une contradiction. \square

Corollaire 6.2.10. *L'application $c_1 \mapsto (R^*(c_1), U^*(c_1))$ est continûment différentiable de $(c_1^0, +\infty)$ dans $X_+^* \times X_+^*$.*

Preuve : Soit G de $(c_1^0, \infty) \times C^{2+\alpha} \times C^{2+\alpha}$ dans $C^\alpha(\Omega) \times C^\alpha(\Omega)$ par

$$G(c_1, R, U) = \begin{pmatrix} A_0 R + c_1 f_1(R)U - I \\ A_1 U - c_1 f_1(R)U \end{pmatrix}.$$

G est continûment différentiable et, pour $c_1 > c_1^0$, on a $G(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1)) = 0$. Choisissons $c_1 > c_1^0$. D'après le lemme 6.2.9, la dérivée de Fréchet $D_{(R,U)} G(c_1, R(c_1), U(c_1)) : C^{2+\alpha} \times C^{2+\alpha} \rightarrow C^\alpha \times C^\alpha$ est bijective. Par le théorème d'inversion locale, il existe une application C^1 , $(\tilde{R}, \tilde{U}) : \mathbb{R} \rightarrow C^{2+\alpha} \times C^{2+\alpha}$ définie dans un voisinage de c_1 telle que $(\tilde{R}, \tilde{U})(c_1) = (R^*(c_1), U^*(c_1))$ et $G(c, \tilde{R}(c), \tilde{U}(c)) = 0$. Par unicité des solutions, dans un voisinage de c_1 , $(\tilde{R}, \tilde{U}) = (R^*, U^*)$. Ceci implique que $c_1 \mapsto (R^*(c_1), U^*(c_1))$ est continûment différentiable dans un voisinage de c_1 . Cet argument étant valable pour tout $c_1 > c_1^0$, le corollaire est prouvé. \square

Proposition 6.2.11. *Pour tout $c_1 > c_1^0$, on a $i(T_1(c_1, \cdot), (R^*(c_1), U^*(c_1))) = 1$. Par conséquent, $D_{(R,U)} T_1(c_1, \cdot)$ a un nombre pair de valeurs propres (comptées avec leur multiplicité algébrique) plus grandes que 1.*

Preuve : Puisque $I_d - D_{(R,U)} T_1(c_1, \cdot)$ est inversible, on sait que

$$i(T_1(c_1, \cdot), (R(c_1), U(c_1))) = (-1)^{n(c_1)}$$

où $n(c_1)$ est le nombre de valeurs propres plus grandes que 1 de $D_{(R,U)} T_1(c_1, \cdot)$. Soit $\bar{c}_1 > \underline{c}_1 > c_1^0$. Par unicité de la solution de

$$T_1(c_1, R(c_1), U(c_1)) = (R(c_1), U(c_1)) \tag{6.2.12}$$

dans $X_+^* \times X_+^*$, on peut choisir un voisinage \mathcal{U} de $\{(c_1, R^*(c_1), U^*(c_1)), c_1 \in (\underline{c}_1, \overline{c}_1)\}$ dans $\mathbb{R} \times X_+^* \times X_+^*$ tel que, si $c_1 \in (\underline{c}_1, \overline{c}_1)$, il n'y a aucune solution sur $\partial\mathcal{U}$. La conservation par homotopie [2] montre alors que $i(T_1(c_1, \cdot), (R^*(c_1), U^*(c_1)))$ est constant sur $(\underline{c}_1, \overline{c}_1)$. Cet argument est valable pour tout $\overline{c}_1 > \underline{c}_1 > c_1^0$ donc $i(T_1(c_1, \cdot), (R^*(c_1), U^*(c_1)))$ est constant sur $(c_1^0, +\infty)$. Par le théorème 6.2.7, nous savons déjà que

$$i(T_1(c_1, \cdot), (R^*(c_1), U^*(c_1))) = 1$$

pour c_1 supérieur mais proche de c_1^0 et ceci termine la preuve. \square

6.3 Solutions de coexistence

Dans cette partie, nous montrons le résultat principal de ce chapitre : l'existence d'une solution de (6.1.1) dans $X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$. Rappelons la définition suivante.

Définition 6.3.1. *On appelle solution de coexistence un triplet $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ solution de (6.1.1).*

6.3.1 Résultats préliminaires

Clairement, $(S, 0, 0) \in X_+^3$ est une solution positive ou nulle de (6.1.1). De plus, on montre, dans la partie 6.2, l'existence de deux constantes positives c_1^0 et c_2^0 telles que (6.1.1) admet une solution semi-triviale si $c_i > c_i^0$. Plus précisément, le théorème 6.1.8 implique le résultat suivant.

Proposition 6.3.1. *Le système (6.1.1) a une solution triviale $(S, 0, 0) \in X_+^3$.*

- Si $c_1 > c_1^0$, alors (6.1.1) a une solution semi-triviale $(R_u^*(c_1), U^*(c_1), 0) \in X_+^3$.
- Si $c_2 > c_2^0$, alors (6.1.1) a une solution semi-triviale $(R_v^*(c_1), 0, V^*(c_1)) \in X_+^3$.

On note ces deux familles de solutions semi-triviales de $\mathbb{R}^2 \times X_+^3$ par

$$\mathcal{C}_u = \{(c_1, c_2, R_u^*(c_1), U^*(c_1), 0), (c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty)\}$$

$$\mathcal{C}_v = \{(c_1, c_2, R_v^*(c_2), 0, V^*(c_2)), (c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty)\}.$$

Le but de cette partie est de montrer que, pour certains choix de paramètres $(c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty)$, il existe une solution positive $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ pour le système (6.1.1). Avant de montrer l'existence d'une telle solution, commençons par des résultats a priori.

Proposition 6.3.2. *Soit $(c_1, c_2) \in \mathbb{R}^2$. Supposons que $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ est une solution de (6.1.1), alors*

- (i) $c_1 > c_1^0$ et $c_2 > c_2^0$. Par conséquent, il existe deux solutions semi-triviales $(R_u^*, U^*, 0)$ et $(R_v^*, 0, V^*)$,

- (ii) $R - R_u^*$ (resp. $R - R_v^*$) n'est pas de signe fixé ou est nul,
 (iii) $0 < U < U^*$ et $0 < V < V^*$.

Preuve : Soit $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ une solution de coexistence. Par la proposition 6.1.7, on a $R < S$. Comme dans la preuve de la proposition 6.2.3, on en déduit $c_i > c_i^0$ pour $i = 1, 2$. Le point (i) est prouvé.

On a $A_1U - c_1f_1(R)U = A_1U^* - c_1f_1(R_u^*)U^* = 0$ avec U et U^* strictement positifs. Ainsi, d'après le lemme 6.1.3,

$$\lambda_1(A_1 - c_1f_1(R)) = \lambda_1(A_1 - c_1f_1(R_u)) = 0$$

et le point (ii) est une conséquence directe de la décroissance de $R \mapsto \lambda_1(A_1 - c_1f_1(R))$ (Lemme 6.1.3) et de la croissance de $R \mapsto f_1(R)$ (Hypothèse 6.1.1).

La preuve de (iii) découle d'une méthode de sur et sous-solutions. Notons $R(U, V)$ l'unique solution dans X de $A_0R + A_1U + A_0V = I$. On a

$$R(U, V) = S - \frac{a_1}{a_0}U - \frac{a_2}{a_0}V + \frac{1}{a_0}K_0 [(a_1m_0 - a_0m_2)U + (a_2m_0 - a_0m_2)V].$$

Soit $V \in X_+^*$. Comme dans la proposition 6.2.4 et grâce à l'hypothèse 6.1.2, $U := U(V)$ est l'unique solution de

$$A_1U - c_1f_1(R(U, V))U = 0. \quad (6.3.1)$$

On voit facilement que, pour $s \in (0, 1)$, (sU, U^*) est un couple de sous et sur-solutions de (6.3.1). Choisissons s suffisamment petit pour que $0 < sU < U^*$. Alors, il existe une solution \tilde{U} vérifiant $sU < \tilde{U} < U^*$. Par unicité, ceci implique $\tilde{U} = U < U^*$. Le même argument montre que $V < V^*$. \square

6.3.2 Construction des solutions : preuve du théorème 6.1.9

Nous construisons ici des solutions de bifurcation à partir des solutions semi-triviales. Soit $c_1 > c_1^0$ fixé et voyons c_2 comme un paramètre. Dans la suite de cette partie, nous entendons par solution une famille $(c_2, R, U, V) \in \mathbb{R}_+ \times X_+^3$. D'après le lemme 6.1.3, on a le résultat suivant.

Lemme 6.3.3. *Soit $c_1 > c_1^0$. Le problème aux valeurs propres $A_2\psi - \mu f_2(R_u^*(c_1))\psi = 0$ a une valeur propre principale $c_2^*(c_1) > 0$ et une fonction propre associée $\psi^* > 0$. De plus,*

$$c_2^*(c_1) = \inf_{\substack{\phi \in H^1(\Omega) \\ \phi \neq 0}} \frac{\int_{\Omega} a_2 \nabla \phi^2 + m_2 \phi^2}{\int_{\Omega} c_1 f_2(R_u^*(c_1)) \phi^2}.$$

Proposition 6.3.4. *Fixons $c_1 > c_1^0$. Il existe $c_2^{\max}(c_1) > c_2^0$ tel que, si $(R, U, V) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ est solution de (6.1.1), alors $c_2 < c_2^{\max}$.*

Preuve : $c_1 > c_1^0$ étant fixé, on suppose, par contradiction, qu'il existe une suite $(c_2^k, R_k, U_k, V_k) \in (c_2^0, +\infty) \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ solution de (6.1.1) telle que $c_2^k \rightarrow +\infty$. Comme dans la preuve de 6.2.1, ceci implique $\|R_k\|_\infty \rightarrow 0$. Par continuité de l'application $R \mapsto \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R))$ (Lemme 6.1.3), on a $\lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_k)) \rightarrow \lambda_1(A_1)$ lorsque $k \rightarrow +\infty$. On a $\lambda_1(A_1) > 0$ et, par ailleurs, $\forall k, \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_k)) = 0$, ce qui constitue une contradiction. \square

Par la proposition 6.3.5, si $(c_2, R, U, V) = (c_2, R_u^* - r, U^* - u, v) \in X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ est une solution de (6.1.1), alors $(c_2, r, u, v) \in X \times X_+^* \times X_+^*$ est solution de

$$\begin{cases} A_0 r + c_1 U^* [f_1(R_u^*) - f_1(R_u^* - r)] + c_1 u f_1(R_u^* - r) - c_2 f_2(R_u - r) v = 0 & \text{sur } \Omega \\ A_1(u) - c_1 f_1(R_u^* - r) u - c_1 U^* [f_1(R_u^*) - f_1(R_u^* - r)] = 0 & \text{sur } \Omega \\ A_2 v - c_2 f_2(R_u^* - r) v = 0 & \text{sur } \Omega. \end{cases} \quad (6.3.2)$$

Pour tout $W = (r, u, v) \in X^3$, définissons

$$T(c_2, W) = \begin{bmatrix} K_0 & 0 & 0 \\ 0 & K_1 & 0 \\ 0 & 0 & K_2 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} -c_1 U^* [f_1(R_u^*) - f_1(R_u^* - r)] - c_1 u f_1(R_u^* - r) + c_2 f_2(R_u - r) v \\ + c_1 f_1(R_u^* - r) u + c_1 U^* [f_1(R_u^*) - f_1(R_u^* - r)] \\ c_2 f_2(R_u^* - r) v \end{pmatrix}.$$

En notant $K(c_2) = D_W T(c_2, 0)$, on a $T(c_2, W) = K(c_2)W + \mathcal{R}(c_2, W)$ où $K(c_2)$ est un opérateur compact et linéaire et la dérivée de Fréchet de \mathcal{R} vérifie $D_W \mathcal{R}(c_2, 0) = 0$.

De manière évidente, $(c_2, r, u, v) \in X^3$ est solution de (6.3.2) si et seulement si

$$T(c_2, r, u, v) = (r, u, v). \quad (6.3.3)$$

De plus, pour tout $c_2 \in \mathbb{R}$, on a $T(c_2, 0, 0, 0) = 0$. Nous étudions les bifurcations pour l'équation (6.3.3).

Proposition 6.3.5. *Soit c_2^* la valeur propre définie dans le lemme 6.3.3 et ψ^* la fonction propre associée. Il existe ρ^* et ϕ^* telles que*

$$\ker(I_d - K(c_2^*)) = \text{vect}(\rho^*, \phi^*, \psi^*).$$

Il existe $\varepsilon > 0$, une application $(\tilde{r}, \tilde{u}, \tilde{v}) \in C^1((-\varepsilon, \varepsilon), X^3)$ vérifiant $(\tilde{r}(0), \tilde{u}(0), \tilde{v}(0)) = (0, 0, 0)$ et une fonction $c_2 \in C^1((-\varepsilon, \varepsilon), \mathbb{R}^+)$ vérifiant $c_2(0) = c_2^$ tels que $\forall s \in (-\varepsilon, \varepsilon)$, $(c_2(s), s(\rho + \tilde{r}(s)), s(\phi + \tilde{u}(s)), s(\psi^* + \tilde{v}(s)))$ est solution de (6.3.2).*

De plus, toute solution de (6.3.2), dans le voisinage de $(c_2^, 0, 0, 0)$, est soit sur la courbe $(c_2, 0, 0, 0)$ soit sur la courbe*

$$\{(c_2(s), s(\phi + \tilde{u}(s)), s(\psi^* + \tilde{v}(s)), s(\rho + \tilde{r}(s))), s \in (-\varepsilon, \varepsilon)\}.$$

Preuve : Définissons l'opérateur T_1 de $C^1(\Omega) \times C^1(\Omega) \rightarrow X_+ \times X_+$ par

$$T_1(R, U) = \begin{bmatrix} K_0 & 0 \\ 0 & K_1 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} I_d - c_1 f_1(R)U \\ c_1 f_1(R)U \end{pmatrix}.$$

D'après la partie 6.2, (R_u^*, U^*) est un point fixe de T_1 dans $X_+^* \times X_+^*$. La dérivée de Fréchet $K(c_2^*)$ de T en $(c_2^*, 0, 0, 0)$ vérifie

$$K(c_2^*) \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \\ \psi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} L(c_1) \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} c_2^* K_0(f_2(R_u^*)\psi) \\ 0 \end{pmatrix} \\ c_2^* K_2(f_2(R_u^*)\psi) \end{pmatrix} \quad (6.3.4)$$

où

$$L_1 = D_{R,U}T_1(R_u^*(c_1), U^*(c_1)).$$

Tout $(\phi, \psi, \rho) \in \ker((I_d - K(c_2^*)))$ vérifie

$$\begin{pmatrix} \rho \\ \phi \end{pmatrix} - L(c_1) \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_2^* K_0(f_2(R_u^*)\psi) \\ 0 \end{pmatrix}, \quad (6.3.5)$$

$$\psi - c_2^* K_2(f_2(R_u^*)\psi) = 0. \quad (6.3.6)$$

Par la proposition 6.2.9, on sait que 1 n'est pas une valeur propre de L_1 , donc $I_d - L(c_1)$ est injectif et si $\psi \equiv 0$, alors $\rho \equiv \phi \equiv 0$. Par conséquent, $\psi \not\equiv 0$ est solution de (6.3.6) et le lemme 6.3.3 montre que $\psi = \psi^*$ à constante multiplicative près. On en déduit que (ρ^*, ϕ^*) est l'unique solution de (6.3.5). Ainsi, $\ker(I_d - K(c_2^*)) = \text{vect}(\rho^*, \phi^*, \psi^*)$, $\dim(\ker(I_d - K(c_2^*))) = 1$ et par l'alternative de Fredholm, $\text{codim}(\text{Im}(I_d - K(c_2^*))) = 1$. Pour appliquer le théorème 6.1.5, il reste à montrer que $D_{c_2}(I_d - K(c_2^*))(\rho^*, \phi^*, \psi^*) \notin \text{Im}(L(c_2^*))$. Un calcul direct montre que

$$D_{c_2}(I_d - K(c_2^*))^t(\rho^*, \phi^*, \psi^*) = {}^t(-K_0(f_2(R_u^*)\psi^*), 0, -K_2(f_2(R_u^*)\psi^*)).$$

Supposons, par contradiction, qu'il existe ψ_1 tel que $-K_2(f_2(R_u^*)\psi^*) = \psi_1 - c_2^* K_2(f_2(R_u^*)\psi_1)$. Comme dans la preuve du théorème 6.2.7, en appliquant A_2 , en multipliant par ψ^* et en intégrant sur Ω , on obtient

$$-\int f_2(R_u^*)\psi^*\psi^* = \int_{\Omega} (A_2\psi_1 - c_2^* f(R_u^*)\psi_1)\psi^* = 0,$$

ce qui contredit $\psi^* > 0$. Finalement, toutes les hypothèses du théorème 1.7 dans [19] sont vérifiées et la proposition en découle. \square

Proposition 6.3.6. *L'équation (6.3.2) admet un continuum de solutions*

$$\mathcal{C}_0 = \{(c_2, u, v, r)\} \subset \mathbb{R} \times X^3$$

émanant de $(c_2^*, 0, 0, 0)$ et rejoignant $+\infty$ ou $(\widehat{c}_2, 0, 0, 0)$ où $\widehat{c}_2 \neq c_2^*$ et $I_d - K(\widehat{c}_2)$ n'est pas inversible.

Preuve : Ce résultat est une conséquence du théorème de bifurcation globale 6.1.6. Montrons donc que $i(T(c_2, \cdot), 0)$ change de signe près de c_2^* . Soit $\mu > 1$ une valeur propre de $K(c_2)$. D'après l'expression de $K(c_2)$ vue dans l'équation (6.3.4), il existe $(\rho, \phi, \psi) \neq (0, 0, 0)$ tel que

$$K(c_2) \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \\ \psi \end{pmatrix} = \mu \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \\ \psi \end{pmatrix}.$$

Par (6.3.4), deux cas sont possibles. Ou bien $\psi \equiv 0$, dans ce cas on a

$$L \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \end{pmatrix} = \mu \begin{pmatrix} \rho \\ \phi \end{pmatrix}. \quad (6.3.7)$$

Ou bien $\psi \neq 0$ et dans ce cas

$$K_2(f_2(R_u^*)\psi) = \mu\psi. \quad (6.3.8)$$

Par la proposition 6.2.11, pour tout c_2 , le problème aux valeurs propres (6.3.7) a un nombre pair de valeurs propres $n(c_1)$. Comme dans la preuve du théorème 6.2.7, on montre que le problème 6.3.8 n'a pas de valeur propre plus grande que 1 si $c_2 < c_2^*$ et exactement une si $c_2^* < c_2 + \varepsilon$ pour un certain $\varepsilon > 0$ suffisamment petit.

Par conséquent, si $c_2 < c_2^*$, $i(T(c_2, \cdot), 0) = 1$ et, si $c_2^* < c_2 + \varepsilon$, $i(T(c_2, \cdot), 0) = -1$. L'application du théorème 6.1.6 termine la preuve. \square

L'unicité de la solution non triviale au voisinage du point de bifurcation $(c_2^*, 0, 0, 0)$ montre que, dans le voisinage de $(c_2^*, 0, 0, 0)$, la courbe \mathcal{C}_0 est confondue avec la courbe de solutions

$$\{(c_2(s), r(s), u(s), v(s), -\varepsilon < s < \varepsilon)\}$$

définie dans la proposition 6.3.5.

Puisque l'on ne s'intéresse qu'aux solutions positives et que $v(s) < 0$ pour $s < 0$, on définit \mathcal{C}_1 la plus grande composante connexe contenue dans

$$\mathcal{C}_0 / \{(c_2(s), r(s), u(s), v(s), -\varepsilon < s < 0)\}.$$

Si $(c_2, r, u, v) \in \mathcal{C}_1$, alors $(c_2, R_u^* - r, U^* - u, v)$ est une solution de (6.1.1). Ainsi, on définit $\mathcal{C} = \{(c_2, R_u^* - r, U^* - u, v), (c_2, r, u, v) \in \mathcal{C}_1\}$. Par construction, tout point de \mathcal{C} est une solution de (6.1.1). On peut montrer exactement comme dans [71] que \mathcal{C} satisfait l'une des trois alternatives suivantes.

- (i) Il existe $(c_2, R_u^* - r, U^* - u, v) \in \mathcal{C}$ tel que $(c_2, R_u^* - r, U^* + u, -v) \in \mathcal{C}$ avec $(u, v, r) \neq (0, 0, 0)$.
- (ii) \mathcal{C} joint $(c_2^*, R_u^*, U^*, 0)$ à $(\widehat{c}_2, R_u^*, U^*, 0)$ où $I_d - K(\widehat{c}_2)$ n'est pas inversible et $\widehat{c}_2 \neq c_2^*$.
- (iii) \mathcal{C} joint $(c_2^*, R_u^*, U^*, 0)$ à $+\infty$ dans $\mathbb{R} \times X^3$.

Près du point de bifurcation $(c_2^*, R_u^*, U^*, 0)$, \mathcal{C} consiste en des solutions positives, c'est-à-dire qu'elle est incluse dans $\mathbb{R}^+ \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$. La proposition suivante énonce qu'elle ne peut y rester.

Proposition 6.3.7. $\{(R, U, V), \exists c_2 > c_2^0, (c_2, R, U, V) \in \mathcal{C}/(c_2^*, R_u^*, 0, U^*)\}$ n'est pas contenue dans $X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$.

Preuve : Supposons, par contradiction, que $\mathcal{C}/(c_2^*, R_u^*, 0, U^*) \subset \mathbb{R}^+ \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$. La discussion précédente implique que $\mathcal{C}/(c_2^*, R_u^*, 0, U^*)$ rejoint ∞ . Soit $(c_2, R, U, V) \in \mathcal{C}$. Par le lemme 6.3.3, il existe $c_2^{max} > 0$ tel que $c_2^0 < c_2 < c_2^{max}$. Les propositions 6.3.2 et 6.3.4 et un argument de bootstrap montrent que

$$\|R\|_X + \|U\|_X + \|V\|_X < M_1$$

pour une certaine constante $M_1 > 0$ indépendante de c_2 . Par conséquent, \mathcal{C} est bornée dans $\mathbb{R} \times X_+^3$ ce qui est une contradiction. \square

Finalement, \mathcal{C} quitte le cône positif. Afin d'étudier les points où l'un des termes s'annule, énonçons tout d'abord un lemme général.

Lemme 6.3.8. Fixons $c_1 > c_1^0$. Soit $(c_2^{**}, R^{**}, U^{**}, V^{**}) \in \mathbb{R} \times X_+^3$ une limite de solutions strictement positives $(c_2^n, R^n, U^n, V^n) \in \mathbb{R} \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$. Alors,

$$\lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R^{**})) = \lambda_1(A_2 - c_2^{**} f_2(R^{**})) = 0.$$

Preuve : Pour tout $n \geq 0$, la fonction $\psi_n = U_n \|U_n\|_X^{-1} > 0$ vérifie

$$A_1 \psi_n - c_1 f_1(R_n) \psi_n = 0$$

et par conséquent,

$$\psi_n = K_1 [c_1 f_1(R_n) \psi_n].$$

D'après la proposition 6.1.7, R_n est uniformément bornée dans L^∞ et des arguments standards de bootstrap montrent que R_n est uniformément bornée dans X . Puisque $\|\psi_n\|_X = 1$, il vient $\|c_1 f_1(R_n) \psi_n\|_X < M$ pour un certain $M > 0$ ne dépendant pas de n . La compacité de K_1 comme opérateur de $C^1(\Omega)$ dans lui-même implique que l'on peut extraire une sous-suite, encore notée n , telle que ψ_n converge fortement dans $C^1(\Omega)$ vers une certaine fonction $\psi \geq 0$ vérifiant $\|\psi\|_X = 1$ et

$$\psi = K_1 [c_1 f_1(R^{**}) \psi].$$

Ainsi, $\psi > 0$ et, par le lemme 6.1.4, on a $\lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R^{**})) = 0$. La preuve pour $\lambda_1(A_2 - c_2^{**} f_2(R^{**}))$ est similaire. \square

Le principe du maximum implique le résultat suivant.

Proposition 6.3.9. *Il existe $c_2^{**} > c_2^0$ tel que \mathcal{C} joint $(c_2^*, R_u^*, U^*, 0) \in \mathcal{C}_u$ avec $(c_2^{**}, R_v^*(c_2^{**}), 0, V^*(c_2^{**})) \in \mathcal{C}_v$.*

Preuve : Au voisinage de $(c_2^*, R_u^*, U^*, 0)$, on a $\mathcal{C} / \{(c_3^*, R_u^*, U^*, 0) \subset X_+^* \times X_+^* \times X_+^*\}$. Donc, d'après la proposition 6.3.7, il existe $(\widehat{c}_2, \widehat{R}, \widehat{U}, \widehat{V}) \in \{\mathcal{C} - (c_2^*, R_u^*, U^*, 0)\} \cap \partial(X_+^* \times X_+^* \times X_+^*)$ limite d'une suite $\{(c_n, R_n, U_n, V_n)\} \subseteq \mathcal{C} \cap \mathbb{R}_+ \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$. Par conséquent, $(\widehat{R}, \widehat{U}, \widehat{V})$ est une solution de (6.1.1) dans $\in X_+$ et, pour un certain $x \in \overline{\Omega}$, on a $\widehat{R}(x)\widehat{U}(x)\widehat{V}(x) = 0$.

Par le principe du maximum et le lemme de Hopf, si \widehat{U} (resp. \widehat{V} , resp. \widehat{R}) s'annule en un point de Ω tout en étant positif, alors $\widehat{U} \equiv 0$ (resp. $\widehat{V} \equiv 0$, resp. $\widehat{R} \equiv 0$) sur $\overline{\Omega}$. Si $\widehat{R} \equiv 0$, alors $I = 0$, ce qui est faux par hypothèse. Par conséquent, on a soit $\widehat{U} \equiv 0$ soit $\widehat{V} \equiv 0$. Si $\widehat{U} = \widehat{V} \equiv 0$, alors $(\widehat{c}_2, \widehat{U}, \widehat{V}, \widehat{R})$ est la solution triviale. Par le lemme 6.3.8, ceci implique que c_1 est une valeur propre de $A_1\phi - c_1 f_1(S)\phi = 0$, avec une fonction propre associée $\phi > 0$. Ainsi, $c_1 = c_1^0$ ce qui contredit $c_1 > c_1^0$.

Supposons que $\widehat{V} \equiv 0$ et $\widehat{U} > 0$, alors par unicité de la solution semi-triviale, $\widehat{U} = U^*$ et $\widehat{R} = R_u^*$. Par le lemme 6.3.8, il existe $\psi > 0$ vérifiant

$$A_2\psi - \widehat{c}_2 f_2(R_u^*)\psi = 0 \text{ on } \Omega, \quad \partial_n \psi = 0 \text{ on } \partial\Omega. \quad (6.3.9)$$

D'après le lemme 6.3.3, on a $\widehat{c}_2 = c_2^*$ ce qui est à nouveau contradictoire. Finalement, l'unique possibilité est que $\widehat{V} > 0$, $\widehat{R} > 0$ et $\widehat{U} \equiv 0$. Ainsi $(\widehat{c}_2, \widehat{U}, \widehat{V}, \widehat{R}) \in \mathcal{C}_v$. \square

Par symétrie du problème, on peut fixer $c_2 > c_2^0$ et voir c_1 comme un paramètre. Le théorème 6.1.9 n'est alors que la combinaison des propositions 6.3.6 et 6.3.9.

6.3.3 Domaine de coexistence : preuve du théorème 6.1.10

Le théorème 6.1.9 énonce qu'il y a deux familles de solutions de coexistence dans $\mathbb{R}^2 \times X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ correspondant respectivement à c_1 et c_2 fixés. Nous décrivons maintenant la structure globale des solutions. Avec les notations du théorème 6.1.9, on définit les trois sous-ensembles suivants de \mathbb{R}^2

$$\Theta_+ = \{c_1, c_2\} \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty), c_i^*(c_j) < c_i < c_i^{**}(c_j), i \neq j\},$$

$$\Theta_- = \{c_1, c_2\} \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty), c_i^{**}(c_j) < c_i < c_i^*(c_j), i \neq j\},$$

et

$$\Theta = \Theta_- \cup \Theta_+.$$

D'après le théorème 6.1.9, pour tout $(c_1, c_2) \in \Theta$, il existe⁴ une solution de coexistence.

4. Cela dit, Θ peut très bien être vide. C'est le cas si $c_i^*(c_j) = c_i^{**}(c_j)$. Nos observations montrent que ce cas est dégénéré, dans le sens où il ne se produit que pour des jeux de paramètres très particuliers. Dans ce cas, il semble que la courbe de bifurcation reliant c_i^* à $c_i^{**} = c_i^*$ reste dans le plan $c_i = c_i^*$. Nous n'avons cependant pas réussi à démontrer ce résultat.

On appelle Θ le domaine de coexistence. Nous étudions ici le domaine de coexistence via l'étude plus précise des fonctions c_i^* et c_i^{**} . Le lemme suivant caractérise les fonctions c_i^{**} .

Lemme 6.3.10. *Pour $c_1 > c_1^0$ et $c_2 > c_2^0$, notons $\mu(c_1, c_2) = \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_v^*(c_2)))$ et $\nu(c_1, c_2) = \lambda_1(A_2 - c_2 f_2(R_u^*(c_1)))$. On a*

$$\operatorname{sgn}(\mu(c_1, c_2)) = \operatorname{sgn}(c_1^*(c_2) - c_1) = -\operatorname{sgn}(c_2^{**} - c_2),$$

$$\operatorname{sgn}(\nu(c_1, c_2)) = \operatorname{sgn}(c_2^*(c_1) - c_2) = -\operatorname{sgn}(c_1^{**} - c_1),$$

où, pour tout $s \in \mathbb{R}$,

$$\operatorname{sgn}(s) = \begin{cases} 1 & \text{si } s > 0 \\ 0 & \text{si } s = 0 \\ -1 & \text{si } s < 0. \end{cases}$$

Preuve : Prouvons le résultat pour μ . La preuve pour ν est similaire.

Soit $c_2 > c_2^0$. Par définition de $c_1^*(c_2)$, on a $\mu(c_1^*(c_2), c_2) = \lambda_1(A_1 - c_1^*(c_2) f_1(R_v^*(c_2))) = 0$ et, d'après le lemme 6.1.4, l'application $c_1 \mapsto \mu(c_1, c_2)$ est strictement croissante ce qui montre que $\operatorname{sgn}(\mu(c_1, c_2)) = \operatorname{sg}(c_1^*(c_2) - c_1)$.

Maintenant, fixons $c_1 > c_1^0$. D'après le lemme 6.3.8, on a

$$\mu(c_1, c_2^{**}(c_1)) = 0. \tag{6.3.10}$$

Par le théorème 6.1.8 et l'hypothèse 6.1.1, l'application $c_2 \mapsto f_2(R_v^*(c_2))$ est strictement décroissante. Le lemme 6.1.3 implique donc que $c_2 \mapsto \mu(c_1, c_2)$ est strictement croissante. La relation (6.3.10) montre que, par conséquent, $\operatorname{sgn}(\mu(c_1, c_2)) = -\operatorname{sgn}(c_2^{**} - c_2)$. \square

REMARQUE 6.3.1. *La stricte monotonie des valeurs propres implique immédiatement l'existence des points de changement de signe des valeurs propres c_i^* et c_i^{**} . L'utilisation des indices dans un cône positif [20, 21] implique alors l'existence d'une solution dans $X_+^* \times X_+^* \times X_+^*$ lorsque $c_i \in (\min(c_i^*, c_i^{**}), \max(c_i^*, c_i^{**}))$. Cependant, le théorème 6.1.9 est plus précis en ce sens que l'existence d'un continuum de solutions liant ces deux points de bifurcation a été prouvée.*

Proposition 6.3.11. *Soit $\{i, j\} = \{1, 2\}$. Pour tout $c_j > c_j^0$, le nombre $c_i^{**}(c_j)$ est caractérisé⁵ par $c_i^*(c_j^{**}(c_i)) = c_i$. Ainsi,*

$$\Theta_+ = \{(c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty), c_1 > c_1^*(c_2), c_2 > c_2^*(c_1)\}$$

et

$$\Theta_- = \{(c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty), c_1 < c_1^*(c_2), c_2 < c_2^*(c_1)\}.$$

5. Autrement dit, $c_i^{**} = (c_i^*)^{-1}$.

Preuve : La caractérisation de c_i^{**} est une conséquence immédiate du lemme 6.3.10. Avec les notations de ce lemme, les ensembles Θ_- et Θ_+ peuvent s'écrire

$$\begin{aligned}\Theta_- &= \{(c_1, c_2), \mu(c_1, c_2) > 0, \nu(c_1, c_2) > 0\} \\ \Theta_+ &= \{(c_1, c_2), \mu(c_1, c_2) < 0, \nu(c_1, c_2) < 0\}.\end{aligned}$$

L'application du lemme 6.3.10 termine alors la preuve. □

Proposition 6.3.12. $- c_1 \mapsto c_2^*(c_1)$ (resp. $c_2 \mapsto c_1^*(c_2)$) est une fonction continue strictement croissante de $(c_1^0, +\infty)$ dans $(c_2^0, +\infty)$ (resp. de $(c_2^0, +\infty)$ dans $(c_1^0, +\infty)$) tendant vers $+\infty$ en $+\infty$.
 $- \lim_{c_2 \rightarrow c_2^0} c_1^*(c_2) = c_1^0$ et $\lim_{c_1 \rightarrow c_1^0} c_2^*(c_1) = c_2^0$.

Preuve : Pour tout $c_2 > c_2^0$, on a $\lambda_1(A_1 - c_1^*(c_2)f_1(R_v^*(c_2))) = 0$. Ainsi, par le lemme 6.1.3, la continuité et la croissance stricte de $c_2 \mapsto c_1^*(c_2)$ sont une conséquence immédiate de la continuité et de la décroissance stricte de $R_v^*(c_2)$.

Comme $R_v^*(c_2)$ converge uniformément vers 0 lorsque $c_2 \rightarrow \infty$ et que $\lambda_1(A_1) > 0$, la croissance de c_1^* implique que l'on a nécessairement $\lim_{c_2 \rightarrow \infty} c_1^*(c_2) = +\infty$.

De la même manière, $R_v^*(c_2)$ tend uniformément vers S lorsque $c_2 \rightarrow c_2^0$. Le lemme 6.3.3 implique donc que $\lim_{c_2 \rightarrow c_2^0} c_1^*(c_2) = c_1^0$.

Les propriétés de c_2^* se prouvent de la même façon. □

Preuve du théorème 6.1.10 . Les points (i) et (ii) sont exactement les propositions 6.3.12 et 6.3.11. Nous avons vu que, si $(c_1, c_2) \in \Theta$, alors il existe une solution de coexistence. Finalement, la continuité des applications c_1^* et c_2^* montre que $\bar{\Theta}$ est connexe. □

6.4 Interprétation et approfondissements

Cette partie comprend quelques résultats s'appuyant sur les théorèmes de ce chapitre et montrant comment le domaine de coexistence permet d'interpréter les phénomènes de coexistence dans un environnement hétérogène.

6.4.1 Deux propriétés en lien avec l'écologie

Nous montrons ici deux propositions dont la démonstration est aisée en vertu des résultats précédents et dont les conséquences écologiques sont intéressantes. La première proposition permet de décrire comment les taux de diffusion a_1 et a_2 influent sur la capacité d'une espèce à survivre. D'après le lemme 6.3.3, on a classiquement :

Proposition 6.4.1. Soit $a_0, a_1 \in (0, +\infty)$ fixés. L'application $a_2 \mapsto c_2^*(a_2)$ est croissante. Si $m_2 - f_2(R_u^*)$ est non constant, alors $a_2 \mapsto c_2^*(a_2)$ est strictement croissante.

Le domaine de coexistence est un sous-ensemble des paramètres de bifurcation permettant une coexistence. Nos observations conduisent aux deux conjectures suivantes, que nous n'avons pas réussi à démontrer.

- Si $(c_1, c_2) \notin \bar{\Theta}$, alors il n'existe pas de solution de coexistence.
- $\Theta_- = \emptyset$.

La première suppose que Θ caractérise l'ensemble des paramètres permettant la coexistence. En particulier, les courbes de coexistence ne peuvent être du type de celle de la figure 6.2.

La seconde suppose que $\Theta = \Theta_+$ c'est-à-dire que l'on a toujours $c_i^*(c_j) \leq c_i^{**}(c_j)$. Sous ces deux conjectures, confirmées numériquement, l'espèce i survit à la compétition si et seulement si $c_i \geq c_i^*$. La proposition 6.4.1 indique alors que plus une espèce se diffuse rapidement (plus a_i est grand), plus elle est une faible compétitrice.

La seconde proposition permet d'interpréter le domaine de coexistence en termes de répartition de la ressource dans Ω .

Proposition 6.4.2. *Soit $(c_1, c_2) \in \Theta$. On note $(R_u^*, U^*, 0)$ et $(R_v^*, 0, V^*)$ les deux solutions semi-triviales correspondantes. Alors $R_u^* - R_v^*$ n'est pas de signe fixé. Si $R_u^* = R_v^*$, alors pour tout $i, j = 1, 2, i \neq j, c_i^*(c_j) = c_i^{**}(c_j) = c_i$ et*

$$\{(c_1, c_2, R_u^*, (1-t)U^*, tV^*, t \in [0, 1]\}$$

est une famille de solutions joignant $(c_1, c_2, R_u^, U^*, 0)$ à $(c_1, c_2, R_v^*, 0, V^*)$ dans $\{c_1, c_2\} \times X_+^3$.*

Preuve : Si $(c_1, c_2) \in \Theta$, alors $\mu(c_1, c_2)\nu(c_1, c_2) > 0$.

On a $\lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_u^*(c_1))) = 0$ et $\lambda_1(A_2 - c_2 f_2(R_v^*(c_2))) = 0$. Donc, si $R_u^*(c_1) \geq R_v^*(c_2)$, alors $\mu(c_1, c_2) = \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R_v^*(c_2))) > 0$. Par conséquent, $\nu(c_1, c_2) = \lambda_1(A_2 - c_2 f_2(R_u^*(c_1))) > 0$ et donc $\lambda_1(A_2 - c_2 f_2(R_v^*(c_2))) > 0$, ce qui est impossible. Les mêmes arguments montrent que $R_v^*(c_2) \geq R_u^*(c_1)$ est impossible.

Si $R_u^*(c_1) = R_v^*(c_2) := R$, alors $\mu(c_1, c_2) = \nu(c_1, c_2) = 0$, donc $c_i = c_i^*(c_j) = c_i^{**}(c_j)$. On a $A_0 R + c_1 f_1(R)U = A_0 R + c_2 f_2(R)V$ donc, pour tout $t \in [0, 1]$,

$$A_0 R + (1-t)c_1 f_1(R)U^* + t c_1 f_1(R)V^* = I.$$

Puisque $A_1 U^* = c_1 f_1(R)U^*$ et $A_2 V^* = c_2 f_2(R)V^*$, on voit que

$$\{(c_1, c_2, R_u^*, (1-t)U^*, tV^*, t \in [0, 1]\}$$

est une famille de solutions. □

Ainsi, le domaine de coexistence Θ est inclus dans l'ensemble des (c_1, c_2) tel que $R_u^*(c_1) - R_v^*(c_2)$ n'est pas de signe fixé. Ceci souligne l'importance de l'hétérogénéité spatiale dans les processus de coexistence, comme nous le décrivons dans la sous-partie suivante.

6.4.2 Deux cas critiques

Dans le cas homogène, $R_u^*(c_1)(x)$ et $R_v^*(c_2)(x)$ sont des constantes par rapport à $x \in \Omega$. La coexistence n'est alors possible que si $R_u^*(c_2) = R_u^*(c_1)$ ce qui induit une solution dégénérée. De plus, la stricte croissance de R_u^* et R_v^* montre que, dans ce cas,

$$\{(c_1, c_2) \in (c_1^0, +\infty) \times (c_2^0, +\infty), R_u^*(c_2) = R_u^*(c_1)\}$$

est de mesure nulle dans \mathbb{R}^2 . Plus précisément :

Proposition 6.4.3. *Si le problème est homogène, c'est-à-dire si I, m_i et f_i ne dépendent pas de $x \in \Omega$, alors les seules solutions semi-triviales sont les solutions homogènes*

$$(R_1^*(c_1), U^*(c_1), 0) \text{ et } (R_2^*(c_2), 0, V^*(c_2))$$

où

$$c_i f_i(R_i^*(c_i)) = m_i,$$

$$U^*(c_1) = \frac{I - m_1 R_1^*(c_1)}{m_0} \text{ et } V^*(c_2) = \frac{I - m_2 R_2^*(c_2)}{m_0}.$$

En particulier, ou bien $R_i^*(c_i) > R_j^*(c_j)$ pour $i \neq j$ ou bien $R_1^*(c_1) = R_2^*(c_2)$. On a alors $\Theta = \emptyset$ et $\bar{\Theta}$ est réduit à une ligne définie par

$$\bar{\Theta} = \{(c_1, c_2), R_1^*(c_1) = R_2^*(c_2)\} = \{(c_1, c_2), f_1^{-1}\left(\frac{m_1}{c_1}\right) = f_2^{-1}\left(\frac{m_2}{c_2}\right)\}.$$

De plus, pour tout $(c_1, c_2) \in \bar{\Theta}$, il existe une famille de solutions $\{(R_1^*(c_1), tU^*(c_1), (1-t)V^*(c_2)), t \in [0, 1]\}$. Ce cas correspond exactement au cas du chemostat homogène sans diffusion.

Preuve : C'est une application immédiate de l'unicité des solutions semi-triviales et de la proposition 6.4.2. □

Dans le cas hétérogène, il se peut que, pour certaines valeurs de c_1 et c_2 , les concentrations critiques de la ressource $R_u^*(c_1)$ et $R_v^*(c_2)$ ne soient pas comparables. Rien n'impose alors que Θ soit de mesure nulle dans \mathbb{R}^2 .

Un autre cas limite est celui de la proposition suivante.

Proposition 6.4.4. *Supposons que $f_1 = f_2$ et $A_2 = \alpha A_1$ pour un certain $\alpha \in \mathbb{R}_+^*$. Pour tout $(c_1, c_2) \in \Theta$, on a $R_u^*(c_1) = R_v^*\left(\frac{c_2}{\alpha}\right)$ et, par suite, $\bar{\Theta} = \{(c_1, \alpha c_1), c_1 \geq c_1^0\}$. De plus, le système admet une solution de coexistence (R, U, V) si et seulement si $(c_1, c_2) \in \Theta$ et alors $\{(R_u^*, tU^*, (1-t)U^*), t \in (0, 1)\}$ est une famille de solutions. Toute solution de coexistence vérifie $(R, U, V) \in \{(R_u^*, tU^*, (1-t)U^*), t \in (0, 1)\}$.*

Preuve : Dans ce cas, le système à une espèce correspondant à V s'écrit

$$\begin{cases} (A_1 - \frac{c_2}{\alpha} f_1(R))(\alpha V) = 0 \\ (A_0 + \frac{c_2}{\alpha} f_1(R))R = I. \end{cases}$$

Notons $c = \frac{c_2}{\alpha}$. Par unicité de la solution du problème à une espèce, on a $\alpha V^*(c) = U^*(c)$ et $R_u^*(c) = R_v^*(c)$. D'après la proposition 6.4.2 et la monotonie de R_u^* (Proposition 6.3.1), si $(c_1, c_2) \in \Theta$, alors $R_u^*(c_1) = R_v^*(\frac{c_2}{\alpha})$ et donc, d'après la proposition 6.4.2,

$$\bar{\Theta} = \{(c_1, \alpha c_1), c_1 \leq c_1^0\}.$$

Supposons que (c_1, c_2) soit tel que (R, U, V) est une solution de coexistence. On a

$$\lambda_1(A_1 - \frac{c_2}{\alpha} f_1(R)) = \lambda_1(A_1 - c_1 f_1(R)) = 0,$$

d'où, par le lemme 6.1.4,

$$c_2 = \alpha c_1.$$

En sommant les deux dernières équations du système (6.1.1), on obtient

$$\begin{cases} A_0 R + c_1 f_1(R)(U + \alpha V) = I, \\ (A_1 - c_1 f_1(R))(U + \alpha V) = 0. \end{cases}$$

Par unicité de la solution du problème à une espèce,

$$U + \alpha V = U^* \tag{6.4.1}$$

$$\text{et } R = R_u^*. \tag{6.4.2}$$

D'après (6.4.2) et l'unicité (à constante près) de la première fonction propre du problème $(A_1 - c_1 f_1(R))U^* = 0$ (Lemme 6.1.3), il existe $(t, y) \in \mathbb{R}_+^2$ tel que $\alpha V = yU^*$ et $U = tU^*$. D'après (6.4.1), il vient $y = 1 - t$. On vérifie facilement que la famille $\{(R_u^*, tU^*, (1-t)U^*), t \in [0, 1]\}$ est une famille de solutions, ce qui termine la preuve. \square

6.4.3 Liens avec le chapitre 5

Dans le chapitre 5, on a vu que dans le cas générique il n'existe pas de solution de coexistence si la diffusion est suffisamment grande (Théorème 5.3.6). Ceci permet de décrire l'évolution de Θ lorsque le taux de diffusion augmente. Ainsi, soit $\varepsilon > 0$ et le système

$$\begin{cases} (m_0 - \frac{a_0}{\varepsilon} \Delta)R + c_1 f_1(R)U + c_2 f_2(R)V = I, & \text{sur } \Omega, \\ (m_1 - \frac{a_1}{\varepsilon} \Delta)U - c_1 f_1(R)U = 0, & \text{sur } \Omega \\ (m_2 - \frac{a_2}{\varepsilon} \Delta)U - c_2 f_2(R)V = 0, & \text{sur } \Omega \\ \partial_n R = \partial_n U = \partial_n V = 0, & \text{sur } \partial\Omega. \end{cases} \tag{6.4.3}$$

Notons que, si l'hypothèse 6.1.2 est valable pour un $\varepsilon > 0$, elle est valable pour tout $\varepsilon > 0$. Dans ce cas, le théorème 6.1.10 montre qu'il existe $\Theta^\varepsilon \subset \mathbb{R}_+^2$ tel que, pour tout $(c_1, c_2) \in \Theta^\varepsilon$, le système (6.4.3) admet une solution de coexistence. Les frontières de Θ^ε sont définies par les deux courbes continues

$$\{(c_1, c_2^{*,\varepsilon}(c_1)), c_1 > c_1^{0,\varepsilon}\} \quad \text{et} \quad \{(c_1^{*,\varepsilon}(c_2), c_2, c_2 > c_2^{0,\varepsilon}\}.$$

Comme dans le chapitre 5, le problème agrégé stationnaire est défini par

$$\begin{cases} \widetilde{m}_0 r + c_1 \widetilde{f}_1(r)u + c_2 \widetilde{f}_2(r)v = \widetilde{I} \\ (\widetilde{m}_1 - c_1 \widetilde{f}_1(r))u = 0 \\ (\widetilde{m}_2 - c_2 \widetilde{f}_2(r))v = 0 \end{cases} \quad (6.4.4)$$

où $\widetilde{m}_i = \int_\Omega m_i(x)dx$, $\widetilde{f}_i(r) = \int_\Omega f_i(x, r)$ et $\widetilde{I} = \int_\Omega I(x)dx$. On définit $r_i^*(c_i) = \widetilde{f}_i^{-1}(m_i/c_i)$ lorsqu'il existe et $r_i^*(c_i) = +\infty$ sinon.

Corollaire 6.4.5. *Notons $\Theta^\infty = \{(c_1, c_2), r_1^*(c_1) = r_2^*(c_2) < +\infty\}$. Alors, pour tout $(c_1, c_2) \notin \Theta^\infty$, il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que $\forall \varepsilon \in (0, \varepsilon_0)$, $(c_1, c_2) \notin \Theta^\varepsilon$.*

Preuve : Si $(c_1, c_2) \notin \Theta^\infty$, alors $r_1^*(c_1) \neq r_2^*(c_2)$. Le théorème 5.3.6 assure qu'il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon \in (0, \varepsilon_0)$, il n'existe pas de solution de coexistence pour le système (6.4.4). Par conséquent, $(c_1, c_2) \notin \Theta^\varepsilon$ dès que ε est suffisamment petit, ce qui termine la preuve. \square

En ce sens, le domaine de coexistence Θ^ε tend vers la courbe Θ^∞ lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$. Le phénomène d'agrégation du chapitre 5 se traduit ainsi par une diminution du domaine de coexistence lorsque le taux de diffusion augmente.

6.5 Conclusion

L'idée fondamentale conduisant à la construction de solutions de coexistence dans les systèmes de "unstirred" chemostat de Waltman *et al.* [27, 43, 44, 80, 90] repose sur l'hypothèse que les taux de diffusion a_i sont égaux pour chaque espèce (et pour la ressource). Dans ce cas, ces auteurs utilisent l'équation de conservation obtenue en sommant chaque équation : $R = S - U - V$. Dans notre cas, cette hypothèse consiste à supposer que les opérateurs $A_i = m_i - a_i \Delta$ sont égaux ou proportionnels. Cette hypothèse est très restrictive et nous nous en sommes affranchis.

Pour des opérateurs de diffusion généraux, au lieu de l'équation de conservation

$$R + U + V = S,$$

nous obtenons une équation de conservation du type

$$R + U + V = S + G(U, V)$$

où G est une application non locale en x . Le problème réduit est donc un problème de compétition avec un terme de réaction non local induisant de nouvelles difficultés. La présence de ce terme de réaction non local complique l'étude dès l'analyse du problème à une espèce. Si le terme de réaction est ponctuellement lipschitzien (c'est-à-dire en tout $x \in \Omega$), alors la méthode des sur et sous-solutions s'applique pour montrer l'existence, l'unicité et l'hyperbolicité de la solution du problème à une espèce. Évidemment, le caractère non local du terme de réaction empêche toute estimation ponctuellement lipschitzienne. Un regard attentif sur la méthode des sur et sous-solutions montre que le terme de réaction doit vérifier une estimation ponctuelle plus faible, détaillée dans l'hypothèse 6.1.2. Cette hypothèse est vraie en particulier lorsque $a_i m_0 \geq a_0 m_i$ pour $i = 1, 2$. Notons que cette méthode s'applique sans difficulté supplémentaire au problème avec conditions de Robin sur le bord du type $a_i \partial_n U_i + b_i U_i = 0$ sous l'hypothèse additionnelle $a_i b_0 \geq a_0 b_i$.

Une fois les différents résultats obtenus sur le problème à une espèce, nous pouvons appliquer la méthode des bifurcations globales pour construire une solution de coexistence dans un certain domaine des paramètres de bifurcation Θ . L'étude de ce domaine de coexistence permet de comprendre les liens entre l'hétérogénéité spatiale, la vitesse de diffusion et la possibilité de coexistence. Si les deux espèces sont identiques ou si tous les paramètres sont homogènes, le domaine de coexistence est vide, exactement comme dans le chemostat homogène habituel. Nos observations numériques (Chapitres 7 et 9) montrent que, dans le cas générique, $\Theta \neq \emptyset$. La coexistence est possible. Par ailleurs, le domaine de coexistence dépend du taux de diffusion. En particulier, lorsque le taux de diffusion tend vers l'infini, $\bar{\Theta}$ tend vers une courbe $\Theta^\infty \subset \mathbb{R}^2$. Ce phénomène précise les résultats du chapitre 5 : les grandes diffusions conduisent à l'exclusion compétitive.

Deux résultats, prouvés dans ce chapitre, semblent très intéressants pour l'interprétation biologique. Le premier certifie que les points de bifurcation c_i^* sont croissants en la variable de diffusion a_i . Ainsi, plus une espèce se diffuse vite, moins elle est un bon compétiteur dans le sens où son taux minimal de consommation pour survivre est plus grand. Le second certifie que le domaine de coexistence est compris dans l'ensemble des paramètres de consommation tel que les fonctions R^* des problèmes semi-triviaux sont non comparables. Lorsqu'ils sont égaux, on est dans un cas singulier de dégénérescence. L'interprétation biologique est claire. Dans le cas homogène, les R^* sont des nombres et ne peuvent qu'être comparables et ainsi la coexistence ne peut apparaître que dans le cas dégénéré. Par contre, dans le cas hétérogène, il se peut très bien que les ressources à l'équilibre de chaque espèce se répartissent de manière non comparable. Ainsi, il y a possibilité de coexistence ; la ressource se répartissant de manière à favoriser des espèces différentes selon les emplacements et donc les deux espèces globalement.

Plusieurs résultats restent à montrer concernant les solutions de coexistence et le domaine Θ . Premièrement, nos différentes observations numériques conduisent à penser

que les solutions de bifurcation sont en fait hyperboliques, sauf dans des cas limites comme ceux de la partie 6.4.2 pour lesquels les courbes de bifurcation sont de simples droites. Des courbes de coexistence complexes, comme sur la figure 6.2, semblent donc impossibles. Caractériser les cas dégénérés permettrait de prolonger la construction au cas de trois espèces et, par récurrence, au cas de N espèces. Dans le chapitre 7, nous esquissons une construction de ce type pour N espèces dans le cas discret.

Deuxièmement, nous avons construit le domaine de coexistence comme la réunion de deux sous-ensembles de \mathbb{R}^2 : Θ_+ et Θ_- . Nos observations numériques conduisent à conjecturer que $\Theta_- = \emptyset$ c'est-à-dire que $c_i^* \leq c_i^{**}$. En fait, nous observons toujours des bifurcations vers la droite et les solutions de coexistence semblent stables. En utilisant les notations de la sous-partie 6.3.3, on voit que, si $(c_1, c_2) \in \Theta_-$, alors les valeurs propres $\mu(c_1, c_2)$ et $\nu(c_1, c_2)$ sont strictement négatives. En particulier, les solutions semi-triviales peuvent être toutes les deux stables. Il serait intéressant de montrer qu'une condition nécessaire pour que la coexistence soit possible est que les deux solutions semi-triviales soient instables. Cette conjecture a déjà été mentionnée par Waltman *et al.* [43] mais aucun résultat rigoureux n'a été obtenu en ce sens, excepté dans le cas d'une structuration discrète en deux sites avec une matrice de migration \mathbf{K} identique pour les deux espèces et pour la ressource [49]. Cependant, Hofbauer et So [39] ont montré des exemples de gradostat à trois sites (c'est-à-dire un problème discret à trois patches), avec des fonctions de consommation de type Holling II, pour lesquels il existe une solution stationnaire instable. L'existence de solutions instables indique que l'étude du cas général est plus complexe que celle du cas à deux patches. Il serait intéressant de comprendre la structure globale des solutions de coexistence, ou au moins celle du domaine de coexistence Θ .

Enfin, notre construction utilise de manière primordiale l'hypothèse 6.1.2. Il serait important d'étudier ce qui advient lorsque cette hypothèse n'est pas vérifiée et donc lorsque la méthode des sur et sous-solutions n'est plus applicable. L'existence des solutions semi-triviales peut être obtenue directement par bifurcation globale mais ni l'unicité ni l'hyperbolicité de ces solutions n'est évidente. Ces deux points sont fondamentaux pour la construction et l'analyse des solutions de bifurcation. Il semble donc qu'une nouvelle approche soit nécessaire pour étendre les résultats de ce chapitre au cas général.

Le domaine Θ permet de comprendre l'influence de l'hétérogénéité spatiale couplée à la diffusion. En un certain sens, ce domaine est un indicateur du potentiel d'un milieu donné à permettre la coexistence. Dans les chapitres 7 et 8, nous étudions les liens entre Θ , la biodiversité, le taux de diffusion et la structure de l'hétérogénéité spatiale afin de montrer la pertinence de la notion de domaine de coexistence.

6.6 Annexe : cas du système discret

La méthode de construction de solutions de coexistence effectuée dans ce chapitre peut être adaptée dans le cas du modèle discret en espace. Ainsi, soit $P > 0$ un entier. On s'intéresse au système stationnaire de deux espèces en compétition pour une ressource évoluant dans P patchs. Notons \mathbf{U} , \mathbf{V} et \mathbf{R} les vecteurs de \mathbb{R}^P décrivant les concentrations respectives des espèces 1 et 2 et de la ressource. On note \mathbf{u}^j la $j^{\text{ème}}$ composante d'un vecteur de $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^P$. Deux vecteurs \mathbf{u} et \mathbf{v} de \mathbb{R}^P étant donnés, on note $\mathbf{uv} \in \mathbb{R}^P$ le vecteur défini par $(\mathbf{uv})^j = (\mathbf{u}^j \mathbf{v}^j)$. Nous construisons des solutions de coexistence pour le système

$$\begin{cases} (\mathbf{m}_0 - a_0 \mathbf{K}) \mathbf{R} + c_1 \mathbf{f}_1(\mathbf{R}) \mathbf{U} + c_2 \mathbf{f}_2(\mathbf{R}) \mathbf{V} = \mathbf{I} \\ (\mathbf{m}_1 - a_1 \mathbf{K} - c_1 \mathbf{f}_1(\mathbf{R})) \mathbf{U} = 0 \\ (\mathbf{m}_2 - a_2 \mathbf{K} - c_2 \mathbf{f}_2(\mathbf{R})) \mathbf{V} = 0 \end{cases} \quad (6.6.1)$$

où $\mathbf{I} \in \mathbb{R}_+^P$ est le vecteur d'entrée de la ressource et \mathbf{m}_0 , \mathbf{m}_1 et \mathbf{m}_2 trois vecteurs de \mathbb{R}_+^P représentant la mortalité, la sédimentation et la dilution de la ressource et des deux espèces. $c_1, c_2 \in \mathbb{R}_+$ représente les taux de consommation de chaque espèce et les fonctions \mathbf{f}_i , définies de \mathbb{R}_+^P dans lui-même, sont les fonctions de consommation de chaque espèce. Enfin \mathbf{K} est une matrice de $P \times P$ représentant les échanges entre les P patchs et a_0, a_1 et a_2 sont des nombres strictement positifs représentant les taux de migration de la ressource et des deux espèces.

Hypothèse 6.6.1. *Les fonctions de consommation sont de la forme $\mathbf{f}_i(\mathbf{R}) = (\mathbf{f}_i^j(\mathbf{R}^j))^j$. Pour $i = 1, 2$ et $j = 1, \dots, P$,*

- $\mathbf{f}_i^j : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ est strictement croissante,
- $\mathbf{f}_i^j(0) = 0$.

Hypothèse 6.6.2. *\mathbf{K} est irréductible, ses coefficients non diagonaux sont positifs ou nuls et $(1, \dots, 1) \mathbf{K} = 0$.*

Par le théorème de Perron-Frobenius, cette hypothèse assure que la matrice $A_i = (\mathbf{m}_i - a_i \mathbf{K})$ est inversible d'inverse K_i strictement positif (c'est-à-dire que, pour tout vecteur \mathbf{v} positif non identiquement nul, on a $K_i \mathbf{v} > 0$). L'hypothèse 6.6.2 implique que le problème trivial (avec $\mathbf{U} = \mathbf{V} = 0$) a une unique solution $\mathbf{S} = K_0 \mathbf{I} > 0$. On obtient la version discrète de la proposition 6.1.7.

Comme pour le cas continu, on suppose que, pour $i = 1, 2$, on a

$$a_0 \mathbf{m}_i \leq a_i \mathbf{m}_0.$$

Exactement comme dans le cas continu, pour $i = 1, 2$, on définit $1/c_i^0$ la valeur propre principale de $K_i(\mathbf{f}_i(\mathbf{S}))$. On montre alors, en utilisant de façon essentielle le théorème de Perron-Frobenius, que, pour tout $c_1 > c_1^0$, le problème (6.6.1) admet une unique solution semi-triviale $(\mathbf{R}_u^*(c_1), \mathbf{U}^*(c_1), 0)$. De même, pour tout $c_2 > c_2^0$, le problème (6.6.1)

admet une unique solution semi-triviale $(\mathbf{R}_v^*(c_2), 0, \mathbf{V}^*(c_2))$. Mis à part les résultats de régularité en espace qui n'ont pas de sens ici, on obtient la version discrète du théorème 6.1.8.

Une fois les solutions semi-triviales construites, on définit $1/c_1^*(c_2)$ la valeur propre principale de $K_1(\mathbf{f}_1(\mathbf{R}_v^*(c_2)))$ et $1/c_2^*(c_1)$ la valeur propre principale de $K_2(\mathbf{f}_2(\mathbf{R}_u^*(c_1)))$. En utilisant le théorème de bifurcation globale dans sa version discrète, on montre, comme dans la partie 6.3 de ce chapitre, la version discrète des théorèmes 6.1.9 et 6.1.10.

Chapitre 7

Interprétation écologique des résultats

Introduction

Cette partie porte sur l'interprétation écologique des résultats mathématiques obtenus précédemment. Ces résultats, bien que partiels, nous guident dans la compréhension des phénomènes complexes de compétition dans un milieu hétérogène. Pour illustrer ces résultats, nous utilisons des simulations numériques. Celles-ci nous permettent également de mettre en évidence le fonctionnement de processus, sous-jacents aux modèles, difficilement analysables mathématiquement. Nous nous intéressons ici à une version simple du modèle discret et irréaliste biologiquement mais suffisante pour appuyer nos propos.

Nous considérons le cas de N espèces en compétition pour une ressource. L'espace consiste en P sites (ou patches). Le vecteur $\mathbf{U}_i \in \mathbb{R}^P$ représente la répartition de la concentration de l'espèce i dans chaque patch ; sa $j^{\text{ème}}$ composante décrit la concentration de l'espèce i sur le patch j . De même, le vecteur $\mathbf{R} \in \mathbb{R}^P$ représente la répartition de la concentration de la ressource dans chaque patch. Avant d'écrire le modèle, précisons quelques notations. Pour tout vecteur $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^P$, on note u^j la $j^{\text{ème}}$ composante de \mathbf{u} . Si \mathbf{u} et \mathbf{v} sont deux vecteurs de \mathbb{R}^P , on note \mathbf{uv} le vecteur de \mathbb{R}^P défini par $(\mathbf{uv})^j = u^j v^j$. Le problème de compétition pour une ressource et N espèces s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \mathbf{R} = \mathbf{I} - \mathbf{m}_0 \mathbf{R} - \sum_{i=1}^N c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R} \mathbf{U}_i + d \mathbf{K} \mathbf{R} \\ \frac{d}{dt} \mathbf{U}_i = (c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R} - \mathbf{m}_i) \mathbf{U}_i + d \mathbf{K} \mathbf{U}_i, i = 1, \dots, N \end{cases}$$

où \mathbf{K} est la matrice de migration supposée irréductible de termes non diagonaux positifs ou nuls telle que la somme de chaque colonne est 0, d le coefficient de migration, \mathbf{I} le vecteur d'arrivée de la ressource dans le système et \mathbf{m}_i les vecteurs de mortalité. Les fonctions de consommation sont de type Holling I : $f_i(\mathbf{R}) = c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R}$ où c_i est un scalaire positif appelé taux de consommation de l'espèce i et $\mathbf{Q}_i \in \mathbb{R}_+^P$ vérifie $\|\mathbf{Q}_i\|_1 = 1$ et représente l'hétérogénéité de la consommation de l'espèce i .

Les solutions stationnaires de ce système vérifient

$$\mathcal{S}_N \quad \begin{cases} \mathbf{I} - \mathbf{m}_0 \mathbf{R} - \sum_{i=1}^N c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R} \mathbf{U}_i + d \mathbf{K} \mathbf{R} = 0 \\ (c_i \mathbf{Q}_i \mathbf{R} - \mathbf{m}_i) \mathbf{U}_i + d \mathbf{K} \mathbf{U}_i = 0, i = 1, \dots, N. \end{cases}$$

Nous décrivons dans ce chapitre les solutions positives ou nulles de \mathcal{S}_N .

Dans une première partie, nous reprenons la construction de solutions de coexistence pour deux espèces effectuée dans le chapitre 6. Fixons d et c_1 . Lorsque c_2 est petit, l'espèce 2 est une faible compétitrice et ne survit pas à la compétition. À l'inverse, lorsque c_2 est grand, elle est une forte compétitrice et l'espèce 1 ne peut survivre. Ainsi, quand c_2 croît, nous observons un phénomène de bifurcation conduisant aux solutions de coexistence. Ceci nous amène à définir un domaine de coexistence $\Theta \subset \mathbb{R}^P$ tel que, lorsque $(c_1, c_2) \in \Theta$, le système admet une solution stationnaire de coexistence. Sur la base des résultats numériques, nous étendons cette construction au cas de trois espèces et plus.

Dans une seconde partie, nous nous intéressons à la variation du coefficient de migration d . Nous avons vu, dans le chapitre 4, que les petites valeurs de d conduisent à des solutions proches des solutions du problème sans migration. À l'inverse, nous avons montré dans le chapitre 5 que, lorsque d est grand, les solutions correspondent aux solutions stationnaires d'un système homogénéisé, dit système agrégé, qui est de type chemostat homogène. Pour de grandes valeurs de d , une seule espèce peut donc survivre ; il n'y a pas de possibilité générique de coexistence. Nous montrons ici, par deux exemples, comment les états stationnaires du système sont modifiés avec la variation de d et nous interprétons ce résultat en termes de domaine de coexistence.

Dans une troisième partie, nous illustrons, par un exemple de deux espèces, les liens entre le domaine de coexistence et les variations de d , et leurs conséquences sur la biodiversité.

7.1 Solutions de coexistence

Dans cette partie, le coefficient de diffusion d est fixé et, sans perte de généralité, on pose $d = 1$.

Le problème \mathcal{S}_0 admet une solution triviale \mathbf{S} où \mathbf{S} est l'unique solution de

$$(\mathbf{m}_0 - \mathbf{K})\mathbf{S} = \mathbf{I}.$$

Par suite, pour tout $(c_i)_{i=1, \dots, N}$, le système \mathcal{S}_N admet une solution positive ou nulle $(\mathbf{S}, 0, \dots, 0)$ appelée solution 0-triviale. À partir de cette solution, nous construisons pas à pas des solutions de coexistence.

Soit $i \in \{1, \dots, N\}$ fixé. D'après le théorème de Perron-Frobenius, la matrice $(\mathbf{m}_i - \mathbf{K})$ est inversible et $(\mathbf{m}_i - \mathbf{K})^{-1}$ est une matrice positive. Toujours d'après le même théorème, on en déduit que, pour tout vecteur strictement positif \mathbf{R} , la matrice $(\mathbf{m}_i - \mathbf{K})^{-1} \text{diag}(\mathbf{Q}_i \mathbf{R})$ admet une valeur propre principale maximale $1/c_i^*(\mathbf{R}) > 0$ associée

à un vecteur propre positif. $1/c_i^*(\mathbf{R})$ est l'unique valeur propre associée à un vecteur propre positif. On appelle $c_i^*(\mathbf{R})$ la valeur propre principale du problème aux valeurs propres

$$(\mathbf{m}_i - \mathbf{K})\phi - \lambda \mathbf{Q}_i \mathbf{R} \phi = 0.$$

Le nombre $c_i^*(\mathbf{R})$ est une valeur de bifurcation à partir de laquelle l'espèce i peut subsister.

7.1.1 Solutions 1-triviales

Soit $i \in \{1, \dots, N\}$. Quitte à réordonner les indices, on peut supposer que $i = 1$. Soit c_1^0 la valeur propre principale du problème aux valeurs propres

$$(\mathbf{m}_1 - \mathbf{K})\phi - \mu \mathbf{Q}_1 \mathbf{S} \phi = 0.$$

c_1^0 est la valeur minimale du taux de consommation permettant la survie de l'espèce 1. Dans le chapitre 6, nous avons montré les résultats suivants (Théorème 6.1.8).

- Si $c_1 < c_1^0$, l'unique solution positive ou nulle de \mathcal{S}_1 est la solution 0-triviale $(S, 0)$.
- \mathcal{S}_1 admet une famille de solutions positives notée $\mathcal{C}_1^1 \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^P \times \mathbb{R}_+^P$ connectant $(c_1^0, S, 0)$ à $\infty \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^P \times \mathbb{R}_+^P$.
- $\{c_1 \in \mathbb{R}_+, \exists (c_1, \mathbf{R}, \mathbf{U}) \in \mathcal{C}_1^1, \mathbf{R} > 0, \mathbf{U} > 0\} = (c_1^0, +\infty)$.

Pour ce faire, nous avons supposé que $\mathbf{m}_i \leq \mathbf{m}_0$, mais ses propriétés peuvent être montrées directement en appliquant un théorème de bifurcation globale pour le problème semi-trivial. Le choix de $i = 1$ étant arbitraire, ce résultat montre l'existence d'une famille de solutions, appelées *solutions 1-triviales*, pour les N problèmes à une espèce. A cette étape, aucun résultat ne nous assure de l'unicité de la famille de solutions ainsi construite ni du caractère non dégénéré de ces solutions. Afin de construire des solutions pour le problème à deux espèces, nous effectuons les deux hypothèses suivantes.

(H1) Toute solution de \mathcal{C}_1^1 est hyperbolique.

(H2) Le système \mathcal{S}_1 admet au plus une solution.

REMARQUE 7.1.1. *Ces deux hypothèses sont vérifiées si $\mathbf{m}_i \leq \mathbf{m}_0$ mais semblent vraies dans le cas général. Elles sont nécessaires pour construire les solutions des problèmes à deux espèces.*

7.1.2 Solutions 2-triviales

On s'intéresse au problème de deux espèces i et j . Sans perte de généralité, on suppose que $i = 1$ et $j = 2$.

Définition de c_i^*

Fixons $c_1 > c_1^0$. D'après la sous-partie 7.1.1, le système \mathcal{S}_2 admet une solution 1-triviale, notée $(\mathbf{R}_1(c_1), \mathbf{U}_1(c_1), 0)$, indépendante de c_2 . On définit $c_2^*(c_1)$ comme la valeur

propre principale du problème aux valeurs propres

$$(\mathbf{m}_2 - \mathbf{K})\phi - \mu \mathbf{Q}_2 \mathbf{R}(c_1)\phi = 0.$$

Il est facile de vérifier que $c_2^*(c_1) > c_2^0$. La continuité de $c_1 \mapsto \mathbf{R}_1(c_1)$ implique que $c_1 \mapsto c_2^*(c_1)$ est une application continue de $(c_1^0, +\infty)$ dans $(c_2^0, +\infty)$. De plus, comme $\mathbf{R}_1(c_1) \rightarrow \mathcal{S}$ lorsque $c_1 \rightarrow c_1^0$, on a $c_2^*(c_1) \rightarrow c_2^0$ lorsque $c_1 \rightarrow c_1^0$ et on peut prolonger c_2^* par continuité en posant

$$c_2^*(c_1) = c_2^0, \text{ si } c_1 \leq c_1^0.$$

Solutions de bifurcation

L'hypothèse (H1) d'hyperbolicité de la solution 1-triviale permet d'appliquer les théorèmes de bifurcation (Théorèmes 6.1.5 et 6.1.6) afin de montrer que

$$(c_2^*(c_1), \mathbf{R}_1(c_1), \mathbf{U}_1(c_1), 0)$$

est un point de bifurcation d'où émane une famille continue de solutions strictement positives pour le problème \mathcal{S}_2 . On note \mathcal{C}_2^2 cette famille de solutions. De plus, il existe $c_2^{**} := c_2^{**}(c_1) > c_2^0$ tel que \mathcal{C}_2^2 rejoint une solution 1-triviale qui est nécessairement, sous l'hypothèse (H2) d'unicité des solutions 1-triviales, $(c_2^{**}, \mathbf{R}_2(c_2^{**}), 0, \mathbf{U}_2(c_2^{**}))$ (Théorème 6.1.9).

Nos observations conduisent à distinguer deux cas.

- **Le cas dégénéré** (Figure 7.1). Lorsque $c_2 < c_2^*(c_1)$, l'espèce 2 ne peut pas survivre à la compétition avec l'espèce 1. Lorsque $c_2 > c_2^*(c_1)$, l'espèce 2 est une forte compétitrice et c'est l'espèce 1 qui ne survit pas. Lorsque $c_2 = c_2^*(c_1)$, il y a une famille de solutions de coexistence $(c_2^*(c_1), R, U_1, U_2)$ reliant le point de bifurcation $(c_2^*(c_1), \mathbf{R}_1(c_1), \mathbf{U}_1(c_1), 0)$ au point de bifurcation $(c_2^*(c_1), \mathbf{R}_2(c_2^*(c_1)), 0, \mathbf{U}_2(c_2^*(c_1)))$. Le caractère dégénéré de la bifurcation se traduit par le fait que la courbe de coexistence est dans le plan $c_2 = c_2^*(c_1)$.

Bien que ces propriétés générales du cas dégénéré n'ont pas été prouvées, la proposition 6.4.3 montre que, lorsque les vecteurs \mathbf{m}_i et \mathbf{Q}_i sont constants, le problème est dégénéré et les solutions de coexistence sont de la forme ci-dessus. De plus, dans ce cas, toute valeur de $c_1 > c_1^0$ conduit à une solution de coexistence dégénérée. Lorsque $P = 1$, c'est-à-dire lorsqu'il n'y a qu'un seul patch, on est nécessairement dans cette configuration.

- **Le cas générique** (Figure 7.2). Lorsque $c_2 < c_2^*(c_1)$, l'espèce 2 ne peut pas survivre à la compétition. Lorsque le taux de consommation c_2 augmente, les deux espèces survivent à la compétition et il y a coexistence. Lorsque c_2 devient suffisamment grand, l'espèce 2 est une très forte compétitrice et l'espèce 1 ne survit donc pas. Ces observations conduisent aux trois hypothèses suivantes.

- *Bifurcation vers la droite* : Si (c_1, c_2) est telle que \mathcal{S}_2 admet des solutions positives, alors $c_2 > c_2^*(c_1)$.
- *Hyperbolicité* : Les solutions positives de \mathcal{S}_2 sont non dégénérées.
- *Unicité* : Toute solution strictement positive de \mathcal{S}_2 est sur la courbe \mathcal{C}_2^2 .

Notons que ces hypothèses sont le fruit de l'observation numérique et ont résisté à nos tentatives de preuve. En particulier, nous n'avons jamais observé d'exemple de bifurcation vers la gauche. L'hypothèse de bifurcation vers la droite simplifie grandement l'interprétation et semble très intuitive : plus le taux de consommation d'une espèce est grand, plus sa survie est probable et elle ne survit que si son taux de consommation dépasse une certaine valeur critique (dépendant du taux de consommation des autres espèces). L'hypothèse d'hyperbolicité est primordiale pour prolonger la construction au cas de trois espèces et l'hypothèse d'unicité nous permet de décrire précisément les solutions de bifurcations pour trois espèces.

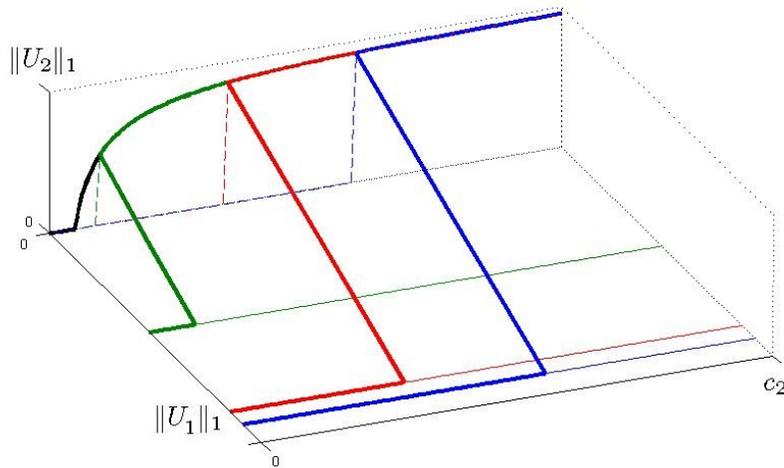


FIGURE 7.1: Courbes de bifurcation dégénérées pour trois valeurs de c_1 : $c_1 = \alpha$, $c_1 = \beta$ et $c_1 = \gamma$. Les axes sont respectivement $\|\mathbf{U}_1(c_1)\|_1$, c_2 et $\|\mathbf{U}_2\|_1$. La courbe noire dans le plan $\|\mathbf{U}_1\| = 0$ est la solution 1-triviale correspondant à l'espèce 2. Les droites sur le plan horizontal $\|\mathbf{U}_2\| = 0$ sont les solutions 1-triviales correspondant à l'espèce 1 pour chaque valeur de c_1 . Les courbes en gras sont les trois familles de solutions de bifurcation pour chacune des valeurs de c_1 .

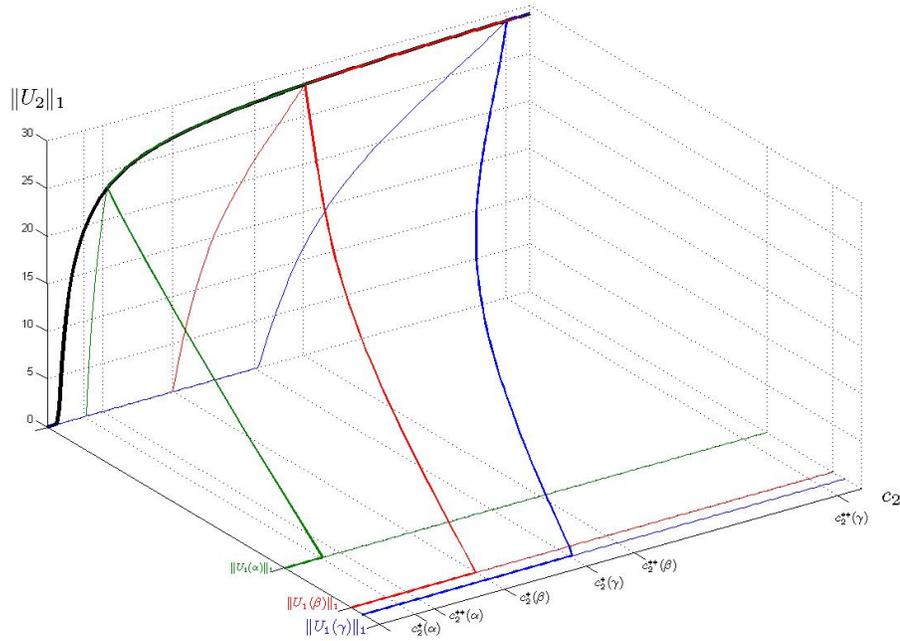


FIGURE 7.2: Solutions de bifurcation dans le cas générique pour trois valeurs de c_1 : $c_1 = \alpha$, $c_1 = \beta$ et $c_1 = \gamma$. Les axes sont respectivement $\|\mathbf{U}_1(c_1)\|_1$, c_2 et $\|\mathbf{U}_2\|_1$. La courbe noire dans le plan $\|\mathbf{U}_1\| = 0$ est la solution 1-triviale correspondant à l'espèce 2. Les droites sur le plan horizontal $\|\mathbf{U}_2\| = 0$ sont les solutions 1-triviales correspondant à l'espèce 1 pour chaque valeur de c_1 . Les courbes en gras sont les trois familles de solutions de bifurcation pour chacune des trois valeurs de c_1 . Les courbes de bifurcation rejoignent une solution 1-triviale correspondant à l'espèce 1 en $c_2^*(c_1)$ et une solution 1-triviale correspondant à l'espèce 2 en $c_2^{**}(c_1)$. Les courbes de bifurcation sont orientées vers la droite, en particulier on a $c_2^* < c_2^{**}$.

Le domaine de coexistence

En fixant c_2 et en voyant c_1 comme un paramètre, on définit $c_1^*(c_2)$ de la même manière. Comme $(c_2^{**}(c_1), R_2(c_2), 0, U_2(c_2))$ est une limite de solutions strictement positives $(c_2^k, R^k, U_1^k, U_2^k)$, on a, pour tout k ,

$$(\mathbf{m}_1 - \mathbf{K})\mathbf{U}_1^k - c_1\mathbf{Q}_1\mathbf{R}^k\mathbf{U}_1^k = 0.$$

En divisant cette équation par $\|\mathbf{U}_1^k\|$ et en faisant tendre k vers l'infini, il vient, à une sous-suite près, $\mathbf{U}_1^k/\|\mathbf{U}_1^k\| \rightarrow \phi \geq 0$, avec $\|\phi\| = 1$ vérifiant

$$(\mathbf{m}_1 - \mathbf{K})\phi - c_1\mathbf{Q}_1\mathbf{R}_2(c_2^{**})\phi = 0. \quad (7.1.1)$$

On en déduit que $\phi > 0$ et, par le théorème de Perron-Frobenius, c_1 est la valeur propre principale de (7.1.1) et, par suite,

$$c_1^*(c_2^{**}(c_1)) = c_1. \quad (7.1.2)$$

REMARQUE 7.1.2. *Donnons une explication plus intuitive de (7.1.2). Lorsque c_2 est le paramètre de bifurcation et c_1 est fixé, si $c_2 < c_2^{**}(c_1)$, l'espèce 1 survit et si $c_2 > c_2^{**}(c_1)$, elle ne survit pas. Ainsi, $c_2 > c_2^{**}(c_1) \iff c_1^*(c_2) > c_1$ et donc $c_1 = c_1^*(c_2^{**}(c_1))$. Autrement dit, si le taux de consommation de l'espèce 2 dépasse la valeur critique $c_2^{**}(c_1)$, alors le taux de consommation de l'espèce 1 est inférieur à son taux critique de survie $c_1^*(c_2)$. Ces deux notions sont donc identiques et l'étude de c_2^{**} se ramène à celle de c_1^* .*

En vertu de l'hypothèse de bifurcation vers la droite, l'espèce 1 survit si et seulement si $c_1 > c_1^*(c_2)$ et l'espèce 2 survit si et seulement si $c_2 > c_2^*(c_1)$. Par conséquent il y a coexistence lorsque ces deux conditions sont vérifiées. Ceci conduit à la définition de l'ensemble de coexistence (Figure 7.3 (a))

$$\Theta = \{(c_1, c_2), c_1 > c_1^*(c_2), c_2 > c_2^*(c_1)\}.$$

Dans le cas dégénéré, on a $c_2^*(c_1) = c_2^{**}(c_1)$, autrement dit, $c_1^*(c_2^*(c_1)) = c_1$ et $\Theta = \emptyset$ (Figure 7.3 (b)).

Le choix de $(i, j) = (1, 2)$ étant arbitraire, cette construction est valable pour les C_N^2 choix de (i, j) parmi $\{1, \dots, N\}$. Ces solutions de coexistence pour les problèmes à deux espèces sont appelées *solutions 2-triviales*.

Répartition de la ressource

Fixons $(c_1, c_2) \in \Theta$ et notons $(\mathbf{R}_1^*(c_1), \mathbf{U}_1^*(c_1), 0)$ et $(\mathbf{R}_2^*(c_2), 0, \mathbf{U}_2^*(c_2))$ les solutions 1-triviales de \mathcal{S}_2 correspondant respectivement aux espèces 1 et 2. Nous avons montré

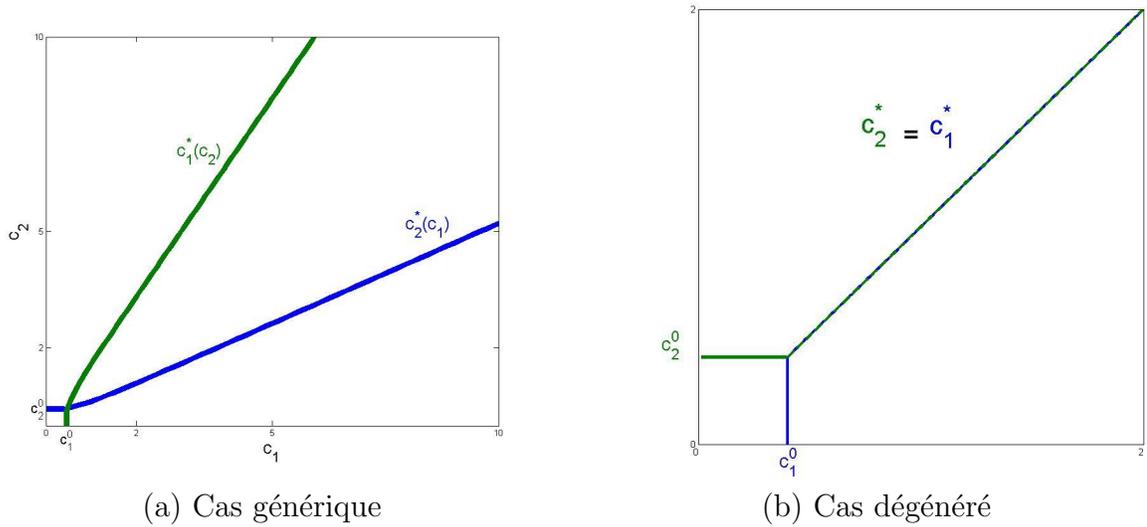


FIGURE 7.3: Domaines de coexistence dans les cas générique et dégénéré. Si les taux de consommation (c_1, c_2) sont au-dessus de la courbe bleue, l'espèce 2 survit. S'ils sont à droite de la courbe verte, l'espèce 1 survit. Lorsque (c_1, c_2) est entre les deux courbes, chaque espèce survit et il y a coexistence : c'est le domaine de coexistence. Dans le cas dégénéré, la coexistence n'a lieu que lorsque les deux valeurs critiques sont atteintes. Les deux courbes sont confondues et le domaine de coexistence est vide.

dans le chapitre 6, (Proposition 6.4.2), que $\mathbf{R}_1^*(c_1) - \mathbf{R}_2^*(c_2)$ n'est pas de signe fixé ; on dit que $\mathbf{R}_1^*(c_1)$ et $\mathbf{R}_2^*(c_2)$ ne sont pas comparables. Ceci signifie que, sur certains patches j , on a $\mathbf{R}_1^{*j}(c_1) < \mathbf{R}_2^{*j}(c_2)$ et, sur d'autres, $\mathbf{R}_1^{*j}(c_1) > \mathbf{R}_2^{*j}(c_2)$. En d'autres termes, nous avons l'inclusion

$$\Theta \subset \tilde{\Theta} := \{(c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^2, \quad \mathbf{R}_1^*(c_1) \text{ et } \mathbf{R}_2^*(c_2) \text{ ne sont pas comparables}\}.$$

Dans le cas du chemostat homogène ($P = 1$), ou dans le cas où tous les coefficients sont homogènes (indépendants du patch), ceci est évidemment impossible et $\Theta = \emptyset$. Dans le cas hétérogène ($P \geq 2$ et coefficients dépendants du patch), cette configuration est possible (nos observations indiquent même qu'elle est générique). Ainsi, il y a une différence fondamentale entre le cas homogène et le cas hétérogène. C'est la structuration spatiale du milieu, plus précisément la répartition spatiale de la ressource à l'équilibre pour les problèmes semi-triviaux, qui permet la coexistence. Cependant, même lorsque \mathbf{R}_1^* et \mathbf{R}_2^* ne sont pas comparables, il n'y a pas forcément coexistence ; l'inclusion réciproque $\tilde{\Theta} \subset \Theta$ est fautive.

En termes de bifurcation, avec c_1 fixé et lorsque c_2 varie entre c_2^* et c_2^{**} , la ressource se répartit différemment, variant de $\mathbf{R}(c_2^*) = \mathbf{R}_1^*(c_1)$ à $\mathbf{R}(c_2^{**}) = \mathbf{R}_2^*(c_2^{**})$, en passant par des états intermédiaires correspondant à la coexistence.

Nous avons représenté les solutions à l'équilibre du système \mathcal{S}_2 (Figure 7.4) avec les mêmes données que dans la figure 7.3 (a) pour $c_1 = 2$. Lorsque c_2 est faible ($c_2 = 0.6$), $\mathbf{R}_1^* < \mathbf{R}_2^*$ et l'espèce 2 disparaît ; il n'y a pas de coexistence. La ressource se répartit

selon R_1^* . Lorsque $c_2 = 2.3$ (cas intermédiaire), il y a coexistence. La ressource est répartie entre R_1^* et R_2^* . Pour une plus grande valeur de c_2 ($c_2 = 3.4$), bien que R_1^* et R_2^* ne soient pas comparables, il n'y a plus de coexistence ; l'espèce 2 est la meilleure compétitrice et la ressource se répartit selon R_2^* . Pour une grande valeur de c_2 ($c_2 = 4.6$), on a $R_1^* > R_2^*$ et il n'y a donc pas de coexistence ; l'espèce 2 est à nouveau la meilleure compétitrice.

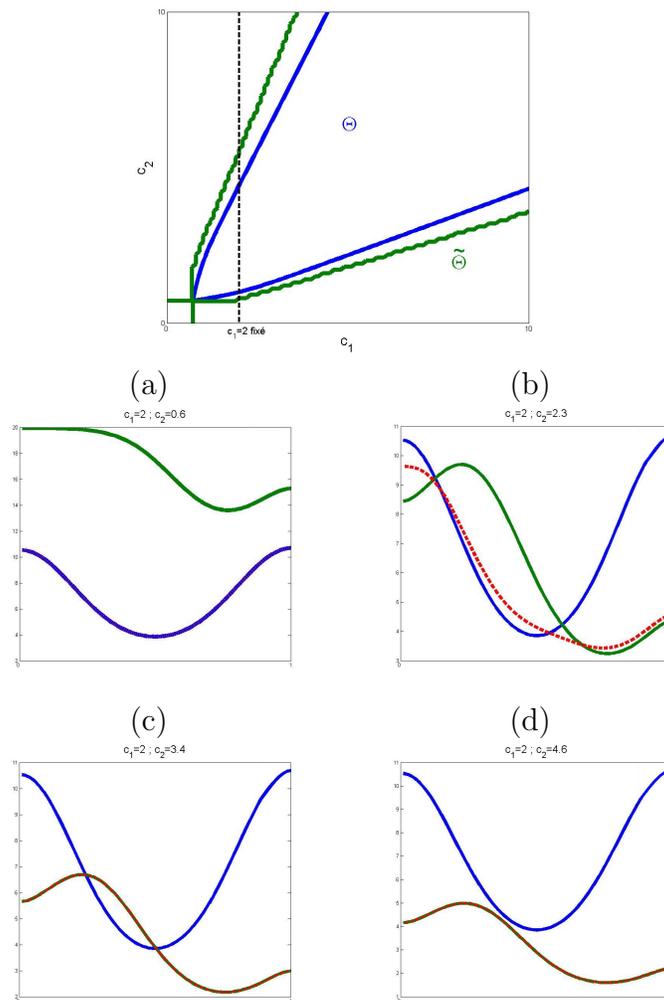


FIGURE 7.4: Répartition de la ressource le long d'une solution de bifurcation. Le premier graphique représente le domaine de coexistence. On fixe $c_1 = 2$ (droite en pointillés) et on voit c_2 comme un paramètre variant de 0 à 5. On observe successivement l'extinction de U_2 (a), la coexistence (b), et l'extinction de U_1 (c et d). Les sous-figures (a) à (d) représentent la répartition de la ressource à l'équilibre (pointillés rouges), ainsi que R_1^* (courbe bleue) et R_2^* (courbe verte).

7.1.3 Solutions 3-triviales

Soit i, j et k trois entiers distincts de $\{1, \dots, N\}$. Sans perte de généralité, on prend $\{i, j, k\} = \{1, 2, 3\}$. La suite de cette sous-partie décrit une construction non établie rigoureusement : nous n'avons pas trouvé de conditions suffisantes satisfaisantes certifiant de l'obtention de ces résultats. Cependant, nos observations indiquent que cette construction est très générale et donne lieu à une compréhension qualitative des phénomènes qui nous a paru suffisamment intéressante pour l'exposer ici.

Définition des c_i^*

Choisissons $(c_1, c_2) \in \Theta$. Dans le cas non dégénéré, il existe une unique solution 2-triviale vérifiant $\mathbf{U}_i \equiv 0$ si $i \geq 3$, notée $(\mathbf{R}(c_1, c_2), \mathbf{U}_1(c_1, c_2), \mathbf{U}_2(c_1, c_2))$. On définit $c_3^*(c_1, c_2)$ comme la valeur propre principale de

$$(\mathbf{m}_3 - a_3 \mathbf{K})\phi - \lambda \mathbf{Q}_3 \mathbf{R}(c_1, c_2)\phi = 0.$$

L'application $(c_1, c_2) \mapsto \mathbf{R}(c_1, c_2)$ est continue de Θ dans \mathbb{R}^P et, par conséquent, la fonction $(c_1, c_2) \mapsto c_3^*(c_1, c_2)$ l'est également. Comme dans le cas de deux espèces, on a $\lim_{c_1 \rightarrow c_1^*(c_2)} c_3^*(c_1, c_2) = c_3^*(c_1)$ et $\lim_{c_2 \rightarrow c_2^*(c_1)} c_3^*(c_1, c_2) = c_3^*(c_2)$. On peut donc prolonger $c_3^*(c_1, c_2)$ par continuité en dehors de Θ .

Solutions de bifurcation

Des simulations numériques montrent l'existence d'une courbe de bifurcation de solutions de coexistence pour les trois espèces, appelées solutions 3-triviales, joignant la solution 2-triviale pour les espèces 1 et 2, $(c_3^*, \mathbf{R}(c_1, c_2), \mathbf{U}_1(c_1, c_2), \mathbf{U}_2(c_1, c_2), 0)$ à une solution 2-triviale pour les espèces (1 et 3) ou (2 et 3) ou à la solution 1-triviale pour l'espèce 3.

REMARQUE 7.1.3. Sous l'hypothèse d'hyperbolicité de la solution du problème à deux espèces, on peut appliquer la méthode de bifurcation globale pour construire une courbe de solutions de coexistence pour trois espèces. Sous l'hypothèse additionnelle d'unicité des solutions 1 et 2-triviales, on montre que cette courbe rejoint nécessairement l'une des solutions 1 ou 2-triviales décrites ci-dessus.

Nos simulations conduisent aux deux observations suivantes.

- **Le cas dégénéré.** La solution de bifurcation reste dans le plan $c_3 = c_3^*$. Le cas dégénéré se produit si l'une des équations, correspondant à \mathbf{U}_3 , est une combinaison linéaire des équations de \mathbf{U}_1 et \mathbf{U}_2 . C'est en particulier le cas si $P < 3$ et pour le problème homogène.

– **Le cas générique**

Bifurcation vers la droite : Si (c_1, c_2, c_3) est tel que \mathcal{S}_2 admet des solutions positives, alors $c_3 > c_3^*(c_1, c_2)$.

Non dégénérescence : Les solutions positives de \mathcal{S}_3 sont non dégénérées.

Le domaine de coexistence

On peut définir de même $c_1^*(c_2, c_3)$ et $c_2^*(c_1, c_3)$. On observe que, dans le cas générique, l'espèce i survit à la compétition si $c_i > c_i^*$. Autrement dit, $c_i^*(c_j, c_k)$ est le taux minimal de consommation de l'espèce i tel que l'espèce i survit à la compétition avec les espèces j et k .

Par conséquent, on appelle *domaine de coexistence* le sous-domaine de \mathbb{R}^3 défini par

$$\Theta = \{(c_1, c_2, c_3), c_1 > c_1^*(c_2, c_3), c_2 > c_2^*(c_1, c_3), c_3 > c_3^*(c_1, c_2)\}.$$

Toujours dans le cas générique, Θ est non vide et on observe que \mathcal{S}_3 admet une solution de coexistence si et seulement si $(c_1, c_2, c_3) \in \Theta$ (Figure 7.5 (a)). Dans le cas dégénéré, $\Theta = \emptyset$ (Figure 7.5 (b)). Le cas dégénéré étant systématique si $P < 3$, cette observation est en accord avec le théorème 2.3.1 du chapitre 2 : si $P < N$ alors l'ensemble des paramètres (c_1, c_2, c_3) permettant la coexistence est de mesure nulle dans \mathbb{R}_+^3 .

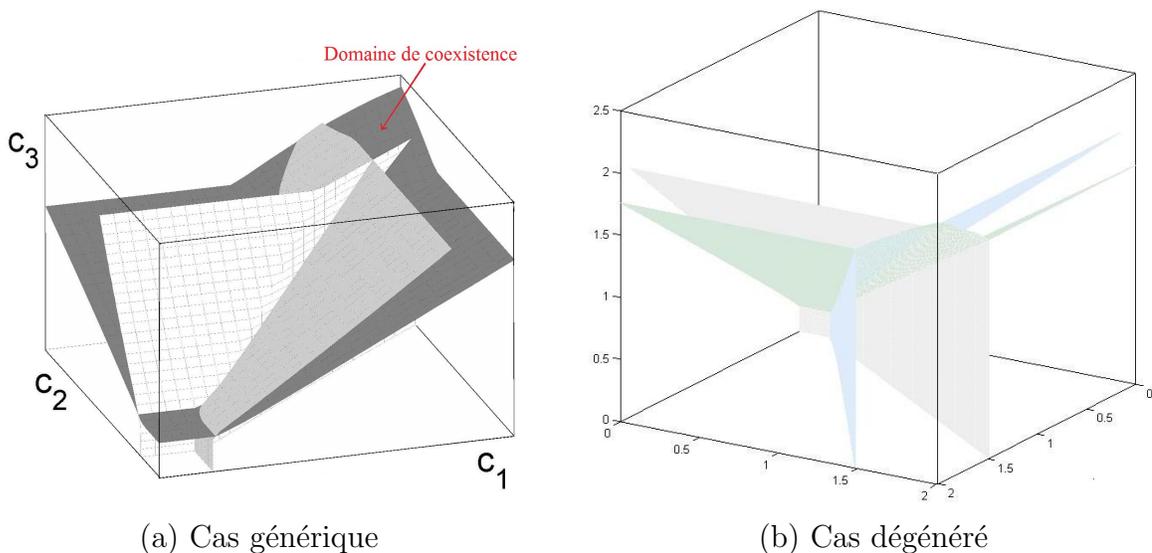


FIGURE 7.5: *Domaine de coexistence pour trois espèces avec le cas générique en (a) et le cas dégénéré en (b). Dans (a), la nappe grise représente c_1^* , la blanche c_2^* et la noire c_3^* . Le domaine de coexistence est la section de \mathbb{R}^3 comprise entre ces trois nappes. Dans le cas dégénéré, correspondant ici au cas $P = 2$, les trois nappes sont confondues et $\Theta = \emptyset$.*

Le choix de $(i, j, k) = (1, 2, 3)$ étant arbitraire, cette construction est valable pour les C_N^3 choix de (i, j, k) parmi $\{1, \dots, N\}$. Ces solutions de coexistence pour les problèmes à trois espèces sont appelées *solutions 3-triviales*.

7.1.4 Solutions k -triviales

Si l'on suppose à nouveau que les seules solutions 3-triviales sont les solutions décrites dans la sous-partie 1.3 et qu'elles ne sont pas dégénérées, alors on peut réitérer la construction pour quatre espèces et, par suite, pour k espèces, $k \leq N$. On appelle solutions k -triviales, les solutions de coexistence pour les C_n^k problèmes à k espèces. A chaque étape, deux cas peuvent se produire : le cas dégénéré et le cas générique. Lorsque $P < k$, le cas dégénéré est systématique.

Si le cas dégénéré ne se produit jamais, on construit, par récurrence sur k , les fonctions $c_i^*(c_{[i]})$, et on observe que l'espèce i survit à la compétition si et seulement si $c_i > c_i^*(c_{[i]})$. Ceci conduit à définir le domaine de coexistence

$$\Theta = \{(c_i)_{i=1, \dots, N}, c_i > c_i^*(c_{[i]})\}.$$

Ce domaine est un sous-ensemble de \mathbb{R}^N et n'est donc pas visualisable. Cependant, par analogie avec les cas de deux et trois espèces, on voit aisément que ce domaine consiste, sauf dans les cas dégénérés, en un "cône" du quadrant \mathbb{R}_+^N . Dans le cas homogène ou lorsqu'il y a moins de sites que d'espèces, Θ est nécessairement vide et la coexistence n'est possible que dans des cas critiques, c'est-à-dire dans des cas dégénérés.

Ce résultat est en accord avec le principe d'exclusion compétitive de MacArthur [37]. Les espèces ne peuvent coexister que si le nombre de degré de libertés est plus grand que le nombre d'espèces.

7.2 Variation du taux de migration

Dans la partie 7.1, le taux de migration d est fixé. Le domaine de coexistence Θ dépend de la valeur de d . Les résultats obtenus aux chapitres 4 et 5, correspondant respectivement aux petits et aux grands taux de migration, permettent d'expliquer les comportements observés.

7.2.1 Petits taux de migration

Ici, les c_i sont fixés. Lorsque $d \rightarrow 0$, nous avons vu au chapitre 4 le résultat suivant.

Théorème 4.3.1 *Supposons que le système \mathcal{S}_N , pour $d = 0$, admet une solution hyperbolique stable positive ou nulle $(\mathbf{R}^0, \mathbf{U}_1^0, \dots, \mathbf{U}_N^0)$. Lorsque $d > 0$ est suffisamment petit, le système \mathcal{S}_N admet une solution hyperbolique stable positive ou nulle $(\mathbf{R}^d, \mathbf{U}_1^d, \dots, \mathbf{U}_N^d)$ vérifiant $\mathbf{U}_i^d > 0$ ou $\mathbf{U}_i^d \equiv 0$. De plus, $\mathbf{U}_i^d \equiv 0$ si et seulement si*

$$U_i^0 \equiv 0.$$

L'étude du système \mathcal{S}_N avec $d = 0$ correspond à P systèmes de chemostat indépendants, qui sont bien compris. Sur chaque patch, une seule espèce survit.

Lorsque $d > 0$ est suffisamment petit, il y a une solution de coexistence si chaque espèce est l'unique survivante sur au moins un patch et ce, dans le problème sans migration.

Nous pouvons ainsi définir le domaine de coexistence sans migration (Théorème 4.3.2)

$$\Theta^0 = \{(c_1, \dots, c_N), \forall i, \exists j, \mathbf{R}_i^j(c_i) < \mathbf{R}_k^j(c_k), \quad \forall k \neq i\}$$

où $\mathbf{R}_0^j = \mathbf{I}^j / \mathbf{m}_0^j$ et $\mathbf{R}_i^j(c_i) = \mathbf{m}_i^j / (c_i \mathbf{Q}_i^j)$. Si on note

$$c_{i,0}^* = \min_{j=1, \dots, P} \left(\frac{\mathbf{m}_i^j}{\mathbf{Q}_i^j} \max \left\{ \frac{1}{\mathbf{R}_k^j(c_k)}, k \in \{0, \dots, N\} \setminus \{i\} \right\} \right),$$

on a

$$\Theta^0 = \{(c_1, \dots, c_N), \forall i, c_i > c_{i,0}^*\}.$$

Si $(c_1, \dots, c_N) \in \Theta^0$, alors pour d suffisamment petit, il existe une solution de coexistence.

Nos observations montrent que le domaine de coexistence présenté précédemment converge vers Θ^0 lorsque $d \rightarrow 0$.

7.2.2 Grands taux de migration

Concentrons nous maintenant sur le cas $d \rightarrow \infty$. Nous avons vu au chapitre 5 que, lorsque le taux de migration tend vers l'infini, les solutions du problème \mathcal{S}_N sont décrites par le problème agrégé, c'est-à-dire par le problème homogénéisé en espace. Nous renvoyons le lecteur au chapitre 5 pour les preuves.

La matrice de diffusion \mathbf{K} admet 0 comme valeur propre principale associée au vecteur propre ${}^t(1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^p$. Pour tout vecteur $\mathbf{v} \in \mathbb{R}^p$, on note $\tilde{\mathbf{v}} = \|\mathbf{v}\|_1 = \sum_j \mathbf{v}^j$ le produit scalaire de \mathbf{v} avec ${}^t(1, \dots, 1)$. Le problème agrégé s'écrit

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} r = \tilde{\mathbf{I}} - \tilde{\mathbf{m}}_0 r - \sum_{i=1}^N c_i r u_i \\ \frac{d}{dt} u_i = (c_i r - \tilde{\mathbf{m}}_i) u_i \end{cases}, i = 1, \dots, N, \quad (7.2.1)$$

où $r = \|\mathbf{R}\|_1$ et $u_i = \|\mathbf{U}_i\|_1$ pour tout $i \in \{1, \dots, N\}$. Ce problème agrégé est un problème de chemostat sur un seul patch. Par conséquent, sa dynamique est bien comprise (Chapitre 1, théorème 1.3.3) et, de manière générique, une seule espèce peut survivre.

Pour tout i , on note

$$\tilde{c}_i^0 = \frac{\widetilde{\mathbf{m}}_i \widetilde{\mathbf{m}}_0}{\widetilde{I}}$$

et

$$c_{i,\infty}^*(c_{[i]}) = \widetilde{\mathbf{m}}_i \max \left\{ \frac{\widetilde{\mathbf{m}}_0}{\widetilde{I}}, \frac{c_k}{\widetilde{\mathbf{m}}_k}, k \neq i \right\}.$$

Enonçons une conséquence immédiate du théorème 5.3.8.

Proposition 7.2.1. *Soit $(c_1, \dots, c_N) \in \mathbb{R}_+^P$. Si $c_i < c_{i,\infty}^*$, alors il existe $\underline{d} > 0$ tel que, si $d > \underline{d}$, toute solution positive $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ de \mathcal{S}_N vérifie $\mathbf{U}_i \equiv 0$.*

Le domaine de coexistence pour le problème agrégé est réduit à une demi-droite

$$\Theta^\infty = \{(c_i)_{i=1, \dots, N}, \forall i \in \{1, \dots, N\}, c_i = c_{i,\infty}^*(c_{[i]})\}.$$

Ce résultat indique que le domaine de coexistence Θ^d converge vers la demi-droite Θ^∞ lorsque d tend vers l'infini. La proposition précédente peut s'énoncer en termes de domaine de coexistence.

Proposition 7.2.2. *Si $(c_1, \dots, c_N) \notin \Theta^\infty$, il existe d_∞ tel que, si $d > d_\infty$, alors il n'existe pas de solution de coexistence.*

7.2.3 Observations numériques

Afin de quantifier la coexistence, nous définissons les deux fonctions de biodiversité suivantes.

Définition 7.2.1. *Soit $(\mathbf{R}, \mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N)$ une solution stationnaire positive ou nulle de \mathcal{S}_N . On note le vecteur de biomasse totale $\mathbf{P} = \sum_{i=1}^N \mathbf{U}_i$. On prolonge la fonction $x \mapsto x \log(x)$ par 0 en $x = 0$. La fonction de biodiversité locale B_{loc} est définie par*

$$B_{loc}(\mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N) = -\frac{1}{P} \sum_{j=1}^P \sum_{i=1}^N \left(\frac{\mathbf{U}_i^j}{\mathbf{P}^j} \right) \log \left(\frac{\mathbf{U}_i^j}{\mathbf{P}^j} \right).$$

La fonction de biodiversité globale B_{glo} est définie par

$$B_{glo}(\mathbf{U}_1, \dots, \mathbf{U}_N) = -\sum_{i=1}^N \frac{\sum_{j=1}^P \mathbf{U}_i^j}{\sum_{j=1}^P \mathbf{P}^j} \log \left(\frac{\sum_{j=1}^P \mathbf{U}_i^j}{\sum_{j=1}^P \mathbf{P}^j} \right).$$

La biodiversité locale B_{loc} est non nulle si, sur au moins un patch, deux espèces sont présentes. Elle est maximale si, sur chaque patch, toutes les espèces sont présentes dans la même proportion. La biodiversité globale B_{glo} est non nulle si au moins deux espèces sont présentes dans le milieu (éventuellement sur des patchs différents) et est maximale si toutes les espèces sont présentes dans la même proportion totale dans le milieu. Les propriétés de ces deux fonctions sont résumées dans la proposition suivante.

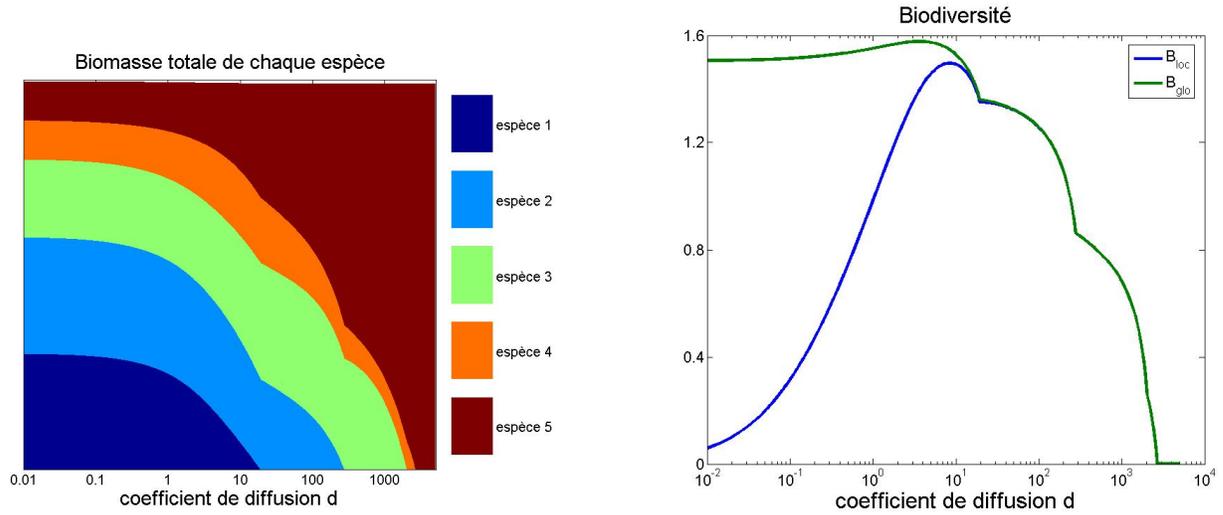


FIGURE 7.6: *Exemple de cinq espèces en compétition avec taux de migration variable. La figure de gauche représente la biomasse totale des cinq espèces en fonction du taux de migration. La figure de droite représente l'évolution des biodiversités locale et globale en fonction du taux de migration.*

On observe que, lorsque d est petit, chaque espèce survit dans le milieu et la biodiversité globale est assez grande tandis que la biodiversité locale est quasi nulle. L'augmentation de d s'accompagne tout d'abord d'une augmentation conjointe des biodiversités locale et globale, jusqu'à un maximum. Ensuite, on observe la disparition successive de tous les compétiteurs sauf un et de la décroissance des deux biodiversités. Pour les très grands d , seul un compétiteur est présent et les deux biodiversités sont nulles.

La seconde simulation correspond au cas de six espèces. Les valeurs de $c_i Q_i$ sont résumées dans le tableau 7.2. Elles ont été choisies de manière à ce que chacune des cinq premières espèces domine dans au moins un patch et que la sixième espèce ne domine dans *aucun* patch. Ainsi, lorsque $d = 0$, les cinq premières espèces survivent et la sixième ne survit pas. En revanche, cette dernière est la meilleure compétitrice *en moyenne*, c'est-à-dire la seule survivante lorsque $d \rightarrow \infty$. Autrement dit, avec notre choix de \mathbf{K} et de \mathbf{m}_i , on prend $c_6 > c_k$ pour tout $k = 1, \dots, 5$ (Figure 7.7).

	$c_1 Q_1$	$c_2 Q_2$	$c_3 Q_3$	$c_4 Q_4$	$c_5 Q_5$	$c_6 Q_6$
H	3	3	2	5	4	3.75
	2	5	1	4	3	4.75
	1	4	5	3	2	3.75
	5	3	4	2	1	5
	4	2	3	1	5	1.25
	1	1	1	10	1	8.75
	1	1	1	1	10	8.75
	10	1	1	1	1	8.75
	1	1	10	1	1	8.75
	1	10	1	1	1	8.75

Tableau 7.2: Taux de consommation dans le cas de six espèces.

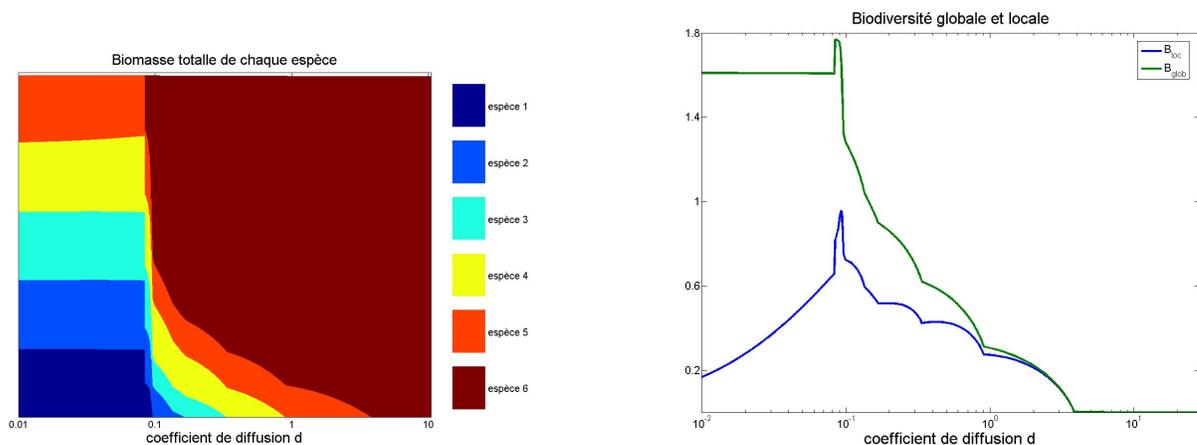


FIGURE 7.7: Exemple de six espèces en compétition avec taux de migration variable. La figure de gauche représente la biomasse totale des six espèces en fonction du taux de migration. La figure de droite représente l'évolution des biodiversités locale et globale en fonction du taux de migration.

On observe les mêmes comportements que sur la figure 7.6 mis à part que la sixième espèce ne survit pas lorsque d est faible et qu'elle est l'unique survivante pour les grands d . Les premières valeurs de d où cette espèce survit permettent la survie des six espèces ce qui s'accompagne d'un pic pour les deux fonctions de biodiversité.

7.2.4 Discussion des figures 7.6 et 7.7

Lorsque le taux de migration est petit, la dynamique du système est gouvernée par la dynamique des P sous-systèmes de chemostat homogène et au plus P espèces peuvent survivre. En effet, les espèces se concentrent sur leurs patchs de prédilection et ne sont présentes qu'en petite quantité dans les autres patchs. La biodiversité locale est

donc faible. En revanche, la biodiversité globale peut être importante ; chaque espèce étant présente dans le milieu.

A l'inverse, lorsque le taux de migration est grand, la dynamique est gouvernée par le système agrégé ; il y a une homogénéisation du milieu comme s'il n'y avait plus qu'un seul patch. La biodiversité locale *et* la biodiversité globale sont confondues. Avec l'augmentation du taux de migration, elles deviennent nulles ; il n'y a qu'une seule espèce dans le milieu.

Lorsque le taux de migration varie, le domaine de coexistence varie également et tend vers la droite Θ_∞ . Ceci explique la disparition successive des compétiteurs. En effet, comme on le voit sur la figure 7.5 (a), le domaine de coexistence Θ se présente comme un cône. Des espèces coexistent pour de petits taux de migration si $(c_i) \in \Theta^0$. Quand ce domaine se rapproche de la droite Θ^∞ , alors (c_i) sort du domaine de coexistence, et une espèce disparaît. Par la suite, les espèces disparaissent successivement jusqu'à ce qu'il ne reste plus que la meilleure compétitrice *en moyenne*. On observe sur la figure 7.6 que cette seule survivante, pour des grands taux de migration, peut ne pas survivre à la compétition pour de petits taux. Par exemple, une espèce A peut être la seconde meilleure compétitrice sur chaque patch et est donc toujours éliminée par la meilleure compétitrice sans échange entre les patches. En revanche, si les autres espèces ne sont de fortes compétitrices que sur un seul patch, elles peuvent avoir un \widetilde{R}_i^* élevé et être éliminées par l'espèce A lorsque les échanges entre les patches sont importants. Ce phénomène est très intuitif. Dans le chapitre 8, nous observons qu'un phénomène similaire, dû à des raisons différentes, peut advenir dans le cas de seulement deux espèces.

Lorsque le taux de migration augmente, la biodiversité globale a tendance à diminuer ; les espèces disparaissant successivement. En revanche, la biodiversité locale croît tout d'abord ; les espèces se répartissent de façon de plus en plus homogène dans le milieu. Ensuite, la disparition successive des espèces compétitrices s'accompagne d'une baisse conjointe des biodiversités globale et locale.

Remarquons enfin que, bien que la biodiversité globale décroisse pour des taux de migration élevés, elle croît dans un premier temps lorsque les taux de migration sont petits et elle est maximale pour un taux moyen. Nous pouvons en conclure qu'un écosystème permettant des échanges modérés entre les sites est plus riche qu'un écosystème statique ou qu'un écosystème fortement mélangé et ce, aussi bien du point de vue local (la biodiversité locale) que global (la biodiversité globale). Dans le cadre d'un environnement fluctuant en temps (c'est-à-dire hétérogène en temps et en espace) un tel phénomène a déjà été mis en évidence [28, 35, 55]. Nous montrons ici que l'hétérogénéité spatiale suffit pour induire ce type de comportement ce qui abonde dans le sens d'études expérimentales [83].

7.3 Description détaillée dans le cas de deux espèces

Nous nous intéressons ici au modèle spatialement discret pour deux espèces. L'espace est le carré $[0, 1] \times [0, 1]$ discrétisé en 50×50 cellules de tailles égales. Les inconnues et les constantes sont alors des matrices carrées 50×50 . L'opérateur de migration choisi est l'opérateur \mathbf{K} discrétisant le laplacien 2D de Neumann. Cet opérateur agit sur les matrices selon l'action $\mathbf{K}(\mathbf{M}) = \mathbf{A}\mathbf{M} + \mathbf{M}\mathbf{A}$ où \mathbf{A} est la matrice habituelle de discrétisation du laplacien 1D de Neumann. Avec les notations habituelles, le système stationnaire s'écrit alors

$$\begin{cases} 0 = c_1 \mathbf{Q}_1 \mathbf{R} \mathbf{U}_1 - \mathbf{m}_1 \mathbf{U}_1 + d \mathbf{K}(\mathbf{U}) \\ 0 = c_2 \mathbf{Q}_2 \mathbf{R} \mathbf{U}_2 - \mathbf{m}_2 \mathbf{U}_2 + d \mathbf{K}(\mathbf{U}_2) \\ 0 = \mathbf{I} - c_1 \mathbf{Q}_1 \mathbf{U}_1 \mathbf{R} - c_2 \mathbf{Q}_2 \mathbf{U}_2 \mathbf{R} - \mathbf{m}_0 \mathbf{R} + d \mathbf{K}(\mathbf{R}). \end{cases} \quad (7.3.1)$$

On choisit le jeu de valeurs suivant : $\mathbf{I} = 2$ et $\mathbf{m}_0 = \mathbf{m}_1 = \mathbf{m}_2 = 1$. L'hétérogénéité porte ainsi uniquement sur les fonctions de consommation c'est-à-dire sur les \mathbf{Q}_i . Nous avons choisi $\mathbf{Q}_1 = 2$ sur $[0, 1] \times [0, 1/2]$, $\mathbf{Q}_1 = 1$ sur $[0, 1] \times [1/2, 1]$ et $\mathbf{Q}_1 + \mathbf{Q}_2 = 3$. Dans nos simulations, $d, c_1, c_2 \in (0, +\infty)$ sont des paramètres.

On se ramène à des vecteurs de taille 50×50 en posant, pour toute matrice $M \in \mathbb{R}^{50 \times 50}$,

$$\forall(i, j), \quad \widetilde{M}(i + 50(j - 1)) = M(i, j).$$

On transforme l'opérateur \mathbf{K} en un opérateur matriciel $\widetilde{\mathbf{K}} \in \mathbb{R}^{50^2 \times 50^2}$ agissant sur les vecteurs de taille 50×50 en posant $\widetilde{\mathbf{K}}\widetilde{M} = \widetilde{\mathbf{K}}M$. Le système (7.3.1) est alors équivalent au système matriciel

$$\begin{cases} 0 = c_1 \widetilde{\mathbf{Q}}_1 \widetilde{\mathbf{R}} \widetilde{\mathbf{U}}_1 - \widetilde{\mathbf{m}}_1 \widetilde{\mathbf{U}}_1 + d \widetilde{\mathbf{K}} \widetilde{\mathbf{U}}_1 \\ 0 = c_2 \widetilde{\mathbf{Q}}_2 \widetilde{\mathbf{R}} \widetilde{\mathbf{U}}_2 - \widetilde{\mathbf{m}}_2 \widetilde{\mathbf{U}}_2 + d \widetilde{\mathbf{K}} \widetilde{\mathbf{U}}_2 \\ 0 = \widetilde{\mathbf{I}} - c_1 \widetilde{\mathbf{Q}}_1 \widetilde{\mathbf{U}}_1 \widetilde{\mathbf{R}} - c_2 \widetilde{\mathbf{Q}}_2 \widetilde{\mathbf{U}}_2 \widetilde{\mathbf{R}} - \widetilde{\mathbf{m}}_0 \widetilde{\mathbf{R}} + d \widetilde{\mathbf{K}} \widetilde{\mathbf{R}}. \end{cases} \quad (7.3.2)$$

Dans le but de simplifier les notations, nous omettons par la suite la notation $\widetilde{}$.

Nous avons simulé ce modèle pour $(c_1, c_2) \in [0, 2] \times [0, 2]$ et $d \in [0.1, 20]$. Les résultats sont représentés sur la figure 7.8. Le domaine de coexistence apparaît nettement : il se situe dans la zone horizontale où les deux biomasses sont non nulles. C'est l'ensemble des valeurs de (c_1, c_2) telles que les deux espèces survivent dans le système. C'est également la zone où la biodiversité locale est non nulle. On voit sur cet exemple que, lorsque la diffusion augmente, le domaine de coexistence diminue et tend vers une ligne droite correspondant au problème agrégé. Les enseignements principaux de cette figure sont les suivants.

- Les biodiversités locale et globale sont nulles en dehors du domaine de coexistence.

- Pour notre choix particulier de modèle¹, la coexistence sans migration n'est possible que sur le bord du domaine Θ , où les $c_i Q_i$ sont égaux sur certains sites. Pour de faibles taux de migration, les espèces migrent dans les patchs voisins et sont présentes partout, bien qu'en très petite quantité sur les zones défavorables. L'allure de la biodiversité locale pour de petits d dépend ainsi de l'hétérogénéité spatiale considérée.
- En revanche, le phénomène pour de grands taux de migration est générique; le caractère local des Q_i n'ayant que peu d'importance devant leur moyenne. Les espèces se répartissent de manière quasi homogène et par conséquent, la biodiversité locale a l'allure de la biodiversité globale : une forme de dôme.
- La biodiversité (locale) dépend fortement de l'allure de l'hétérogénéité et des valeurs du taux de migration d .

1. Pour un choix générique des Q_i , nous observons une répartition potentiellement très complexe de la biodiversité locale à faible migration.

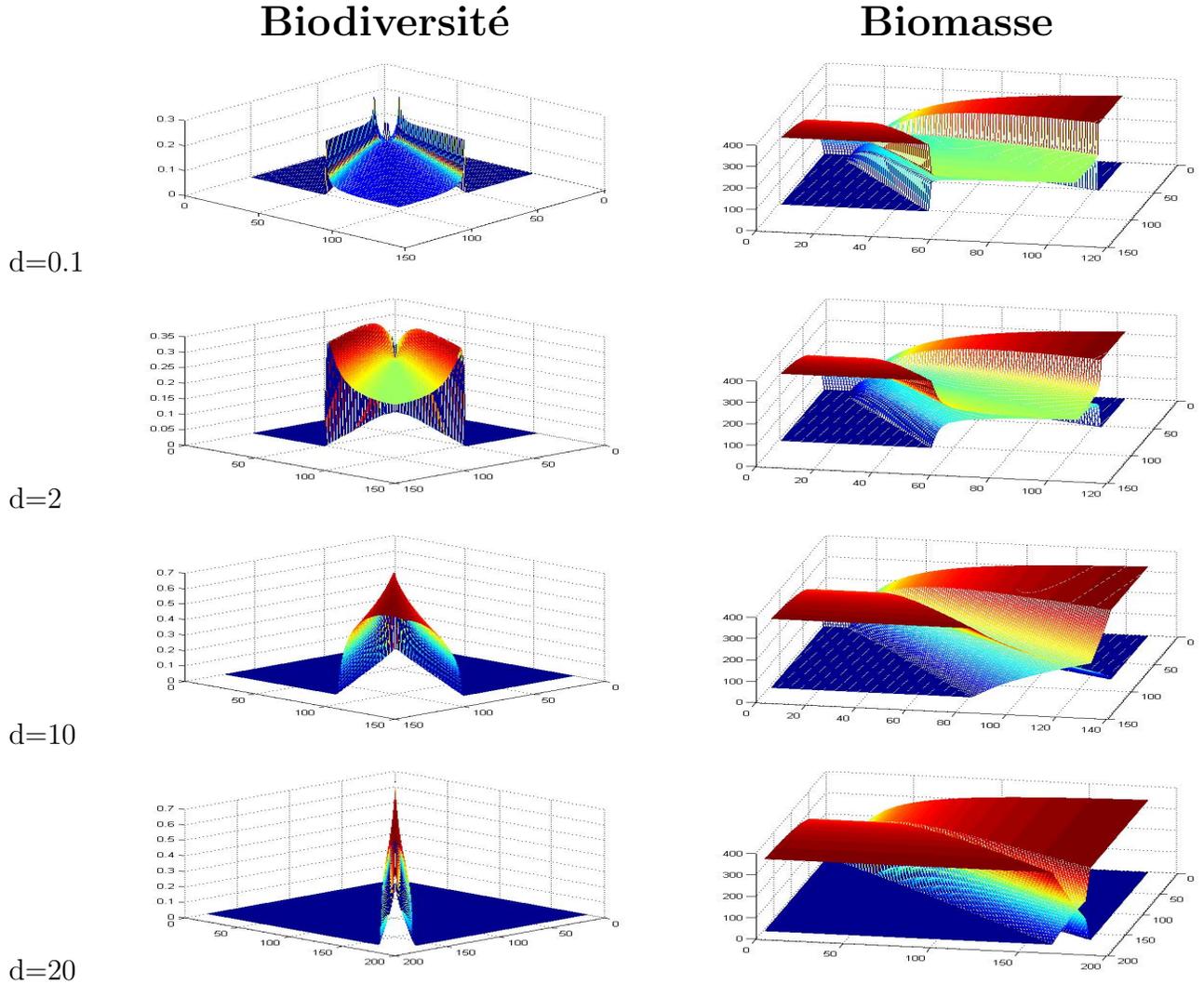


FIGURE 7.8: Résultats pour quatre valeurs du taux de migration d . La colonne de gauche représente les valeurs de la biodiversité locale en fonction des taux de consommation (c_1, c_2) . La colonne de droite représente la biomasse totale de chaque espèce en fonction des taux de consommation (c_1, c_2) .

Afin d'observer l'allure de la biodiversité en fonction du taux de migration *et* de la valeur des taux de consommation, nous avons sélectionné un segment du plan (c_1, c_2) : $\{(c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^2, c_1 + c_2 = 2\}$. La figure 7.9 montre l'évolution de la biodiversité en fonction de la migration sur ce segment. Ceci permet de comprendre l'allure des courbes de biodiversité observées dans les figures 7.6 et 7.7.

- Sans migration, en chaque point (c_1, c_2) excepté sur le bord du domaine Θ^0 , la coexistence est impossible et la biodiversité locale est nulle.
- Pour de petits taux de migration, les espèces migrent en petite quantité sur les sites défavorables. Ainsi la biodiversité locale est positive, mais petite, à l'intérieur

du domaine de coexistence. Autrement dit, lorsque les deux espèces sont présentes sur l'ensemble du domaine pour le système *sans migration*, de petits taux de migration permettent la coexistence locale. La forme en cuvette de la biodiversité est une conséquence du choix des fonctions Q_i . Elle dépend fortement de la valeur des Q_i .

- Lorsque le taux de migration augmente, les espèces se répartissent de manière plus homogène dans l'ensemble du domaine. Ceci induit une augmentation de la biodiversité locale. Cependant, le domaine de coexistence se réduit. Si (c_1, c_2) n'est pas exactement sur la droite Θ^∞ du domaine agrégé (ici la droite $c_1 = c_2$), alors l'augmentation du taux de migration entraîne une sortie du domaine de coexistence. Ceci conduit à la disparition d'une des deux espèces et donc à une décroissance des biodiversités locale et globale.
- Lorsque le taux de migration est grand, les deux espèces se répartissent de manière quasi homogène entre les sites. Les biodiversités locale et globale sont donc confondues. Sur le graphique, ceci est visible à travers le changement de forme générale de la biodiversité locale. La forme de cuvette est remplacée par une forme en cloche, typique de la biodiversité globale. Lorsqu'il y a coexistence, la biodiversité est très grande. Mais le domaine de coexistence devient lui très petit.
- Pour de très grands taux de migration, le domaine de coexistence est très proche d'une droite. La coexistence est impossible mis à part le long de la demi-droite correspondant au domaine agrégé $\Theta^\infty = \{(c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^2, c_1 = c_2 > c_1^0\}$.

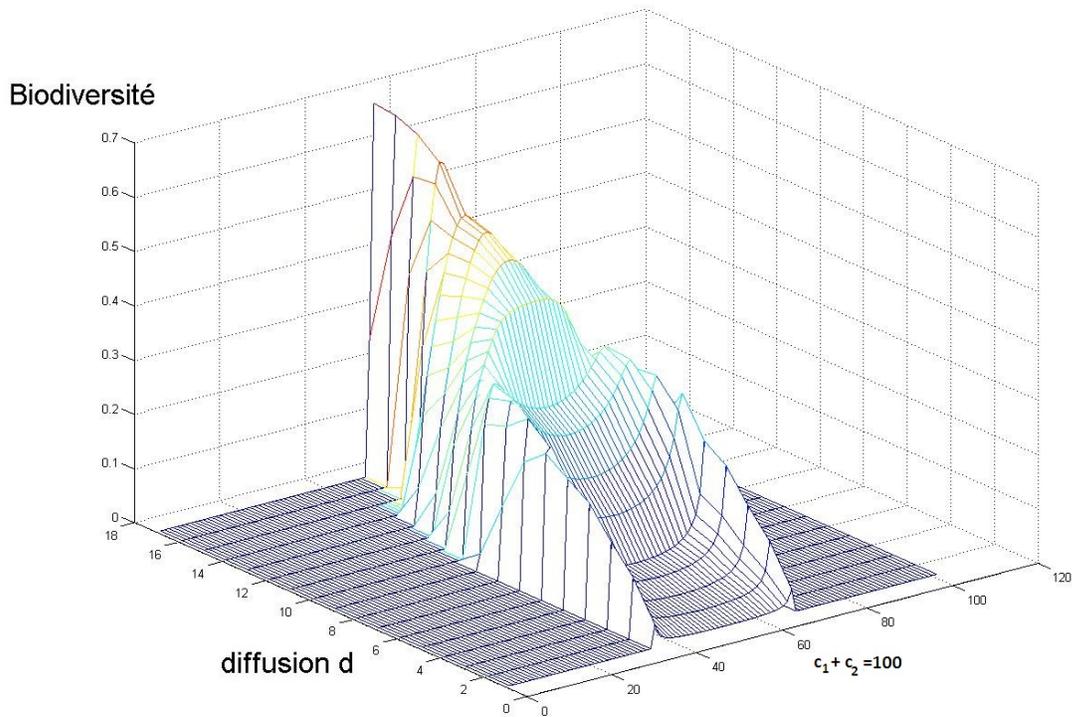


FIGURE 7.9: Biodiversité locale sur le secteur $c_1 + c_2 = 2$ en fonction du taux de migration d . La forme en cuvette pour les petits taux de migration correspond au choix des Q_i , et donc au type d'hétérogénéité considéré. Lorsque le taux de migration augmente, l'influence de la structure spatiale locale s'amenuise et la biodiversité locale prend une forme en cloche correspondant à la biodiversité globale. Parallèlement, l'augmentation du taux de migration conduit à une diminution du domaine de coexistence. Pour une migration infinie, le domaine de coexistence tend vers Θ^∞ qui s'écrit dans cet exemple $\{(c_1, c_2), c_1 = c_2\}$. Si l'on fixe c_1 et c_2 tels que $c_1 \neq c_2$, une migration assez grande conduit à l'extinction d'une des deux espèces.

En conclusion, l'augmentation du taux de migration permet une homogénéisation du milieu et une plus grande biodiversité locale lorsque la coexistence est possible. Cependant, cette même homogénéisation du milieu réduit les valeurs possibles des paramètres permettant une coexistence ce qui, pour nous, se traduit par une réduction du domaine de coexistence.

Chapitre 8

Influence de l'hétérogénéité spatiale

Introduction

L'impact de l'hétérogénéité spatiale du milieu sur les phénomènes de coexistence est mis en évidence par diverses études [23, 35]. Déterminer comment cette structuration influe sur les phénomènes de compétition est une question écologique importante [35, 55, 58, 87]. La structuration spatiale peut être décrite à l'aide de méthodes d'écologie du paysage [31].

Dans le chapitre 6, nous avons défini la notion de domaine de coexistence Θ et, dans le chapitre 7, nous avons observé que la biodiversité est non nulle lorsque les taux de consommation sont dans Θ . Plus Θ est grand, plus les taux de consommation permettant la coexistence des espèces peuvent être variés. Dans ce même chapitre, nous avons vu que Θ dépend du taux de migration d et nous avons observé que l'influence de l'hétérogénéité spatiale, c'est-à-dire de la forme des taux de consommation et de mortalité, modifie la dynamique du système.

L'objectif de ce chapitre est d'étudier ces dépendances croisées. Les multiples variables rentrant en jeu rendent l'interprétation des résultats difficile. Afin de clarifier les rôles des différents paramètres, nous nous limitons au cas de deux espèces, avec le même taux de mortalité, et à des fonctions de consommation de type Holling I : $f_i(x, R(x)) = c_i Q_i(x) R(x)$. L'hétérogénéité ne porte ici que sur ces dernières.

Afin de comparer le domaine de coexistence, l'hétérogénéité et la migration, il est nécessaire de quantifier ces trois notions.

- L'opérateur de migration est le même pour chaque espèce et pour la ressource, et est isotrope. Ainsi, la migration est quantifiée via le taux de migration d .
- La coexistence est quantifiée par la "taille" du domaine de coexistence. Celui-ci est infini. Nous ne calculons donc non pas sa taille mais sa taille relative dans \mathbb{R}_+^2 .

On définit alors l'endomorphisme $\mathbf{K} \in \mathcal{L}(\mathbb{R}^P)$ en posant, pour toute matrice $M \in \mathbb{R}^{P \times P}$,

$$\mathcal{K}(M) = \mathbf{K}\widetilde{M}.$$

De manière explicite, on a

$$\mathbf{K} = \widetilde{K}_1 + \widetilde{K}_2$$

où \widetilde{K}_1 et \widetilde{K}_2 sont les matrices par blocs de taille $P^2 \times P^2$ définies par

$$\widetilde{K}_1 = \begin{pmatrix} A & & & & \\ & \ddots & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & A \end{pmatrix} \text{ et } \widetilde{K}_2 = \begin{pmatrix} -I_P & I_P & & & \\ I_P & -2I_P & I_P & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots \\ & & & I_P & -2I_P & I_P \\ & & & & I_P & -I_P \end{pmatrix}$$

où I_P est la matrice unité de taille P .

Cette manipulation conduit au système suivant, équivalent au système (8.1.1),

$$\begin{cases} (1 - d\mathbf{K})\widetilde{\mathbf{R}} + c_1\widetilde{\mathbf{Q}}_1\widetilde{\mathbf{U}}_1\widetilde{\mathbf{R}} + c_2\widetilde{\mathbf{Q}}_2\widetilde{\mathbf{U}}_2\widetilde{\mathbf{R}} = I \\ (1 - d\mathbf{K})\widetilde{\mathbf{U}}_1 - c_1\widetilde{\mathbf{Q}}_1\widetilde{\mathbf{U}}_1\widetilde{\mathbf{R}} = 0 \\ (1 - d\mathbf{K})\widetilde{\mathbf{U}}_2 - c_2\widetilde{\mathbf{Q}}_2\widetilde{\mathbf{U}}_2\widetilde{\mathbf{R}} = 0. \end{cases} \quad (8.1.2)$$

8.1.2 Mesure de la coexistence

La définition du domaine de coexistence est donnée dans la première partie du chapitre 7. Rappelons juste que celui-ci est défini par

$$\Theta = \{(c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^2, c_1 > c_1^*(c_2), c_2 > c_2^*(c_1)\}$$

où $c_1^*(c_2)$ est le taux minimal de consommation de l'espèce 1 permettant sa survie lorsqu'elle est en compétition avec l'espèce 2 dont le taux de consommation est c_2 .

Le domaine de coexistence est donc le domaine des taux de consommation dans \mathbb{R}_+^2 où les deux espèces survivent à la compétition. Plus l'espèce 2 est une bonne compétitrice (plus c_2 est grand) plus l'espèce 1 doit être une bonne compétitrice ($c_1^*(c_2)$ doit être grand) pour assurer sa survie. La fonction $c_2 \mapsto c_1^*(c_2)$ est donc croissante.

Afin de définir un nombre quantifiant la coexistence, nous tronquons l'espace des paramètres de bifurcation. On définit

$$\Theta_C = \Theta \cap [0, C]^2 = \{(c_1, c_2), C > c_1 > c_1^*(c_2), C > c_2 > c_2^*(c_1)\}.$$

Nos simulations indiquent que $\lim_{C \rightarrow \infty} \frac{|\Theta_C|}{C^2}$ existe. Cette limite correspond à la proportion de l'espace des paramètres permettant une coexistence. Quitte à choisir C suffisamment

grand, nous obtenons une bonne approximation de cette proportion. Par la suite, nous prenons $C = 6$ et notons

$$A_\Theta = |\Theta_6|/36 \approx \lim_{C \rightarrow \infty} |\Theta_C|/C^2.$$

Nous calculons les fonctions $c_j^*(c_i)$, et donc le domaine Θ , pour différentes valeurs du taux de migration d et différents choix des vecteurs \widetilde{Q}_i .

8.1.3 Un quantificateur d'hétérogénéité

Afin de quantifier l'hétérogénéité du milieu, nous nous limitons à des matrices Q_1 et Q_2 n'ayant que deux valeurs possibles. Ce choix permet une quantification aisée de l'hétérogénéité. Nous supposons également que Q_1 et Q_2 vérifient une certaine symétrie assurant que, sans migration et pour $c_1 = c_2$, les deux espèces ont le même nombre de sites de prédilection. Enfin, nous supposons que $Q_1(i, j)$ et $Q_2(i, j)$ ne sont jamais égaux. Ce choix nous assure d'une certaine symétrie dans les résultats. Mathématiquement, ces hypothèses se traduisent de la manière suivante.

Pour $k = 1, 2$, on définit $\Omega_k \subset \Omega$ vérifiant les propriétés suivantes.

- $\Omega_1 \cap \Omega_2 = \emptyset$, $\Omega_1 \cup \Omega_2 = \Omega$.
- $\text{card}(\Omega_1) = \text{card}(\Omega_2)$.

On choisit $Q_k(i, j) = 4/3$, si $(i, j) \in \Omega_k$, et $Q_1 + Q_2 = 3$. Si $c_1 = c_2$ et $d = 0$, l'espèce 1 gagne la compétition sur Ω_1 et l'espèce 2 gagne la compétition sur Ω_2 . Ω_k est l'ensemble des sites de prédilection de l'espèce k .

Seule la répartition géométrique des Ω_k peut varier. Cette construction assure qu'en l'absence de migration, tous les choix de Ω_1 et Ω_2 conduisent à la même dynamique. De même, lorsque $d \rightarrow \infty$, le problème agrégé (le problème moyennisé en espace, chapitre 5) ne dépend pas du choix des Ω_k .

L'hétérogénéité du milieu correspond alors à la répartition de Ω_1 (et par suite de Ω_2) dans $\Omega = \{1, \dots, P\}^2$. On définit le coefficient d'hétérogénéité du milieu par

$$d_{het} = \frac{1}{P^2} \left(\frac{1}{2} \sum_{M \in \Omega_1} (d(M, \Omega_2) - 1) + \frac{1}{2} \sum_{M \in \Omega_2} (d(M, \Omega_1) - 1) \right)$$

où, pour $j = 1, 2$, $d(M, \Omega_j) = \inf_{M_j \in \Omega_j} \|M - M_j\|_2$ est la distance du point M à Ω_j .

On choisit $P = 20$. Ainsi, $[0, 1]^2$ est discrétisé en 400 patches. d_{het} est maximal et vaut 2.25 lorsque Ω_1 et Ω_2 sont les plus éloignés l'un de l'autre. A l'inverse, d_{het} est minimal et vaut 0 lorsque Ω_1 et Ω_2 sont fortement imbriqués, c'est-à-dire si tout point de Ω_1 est un voisin direct d'un point de Ω_2 . Nous avons simulé le système pour deux types de milieu :

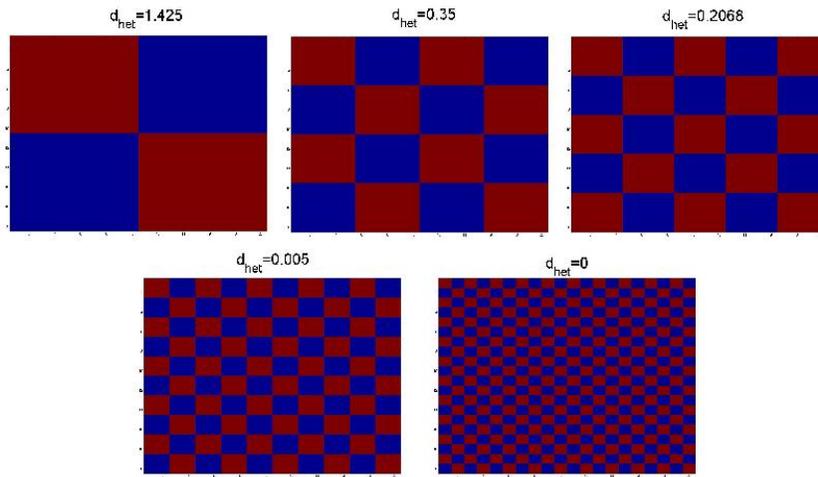


FIGURE 8.1: Les cinq domaines de type damier. Ω_1 est en rouge et Ω_2 en bleu.

- des domaines de type damier (Figure 8.1).
- des domaines générés aléatoirement à partir du domaine “bande” (Figure 8.2).

Cet indice d’hétérogénéité a des limites. Tout d’abord, il est qualitatif ; il n’est pas adapté pour des domaines plus réalistes admettant plus de deux valeurs possibles. Par ailleurs, deux domaines différents, conduisant à une dynamique sensiblement différente, peuvent admettre le même indice. En écologie du paysage, plusieurs types d’indices, plus ou moins fins et quantitatifs ou qualitatifs, ont été développés [31]. Ces indices sont très utiles pour étudier l’impact de la géométrie spatiale, en particulier la fragmentation, sur la biodiversité [55, 87]. Nos observations montrent que cet indice d_{het} semble être le plus simple et le mieux corrélé¹ à la taille du domaine de coexistence.

1. Nous avons utilisé d’autres indices, cependant les résultats ne sont pas reproduits ici.

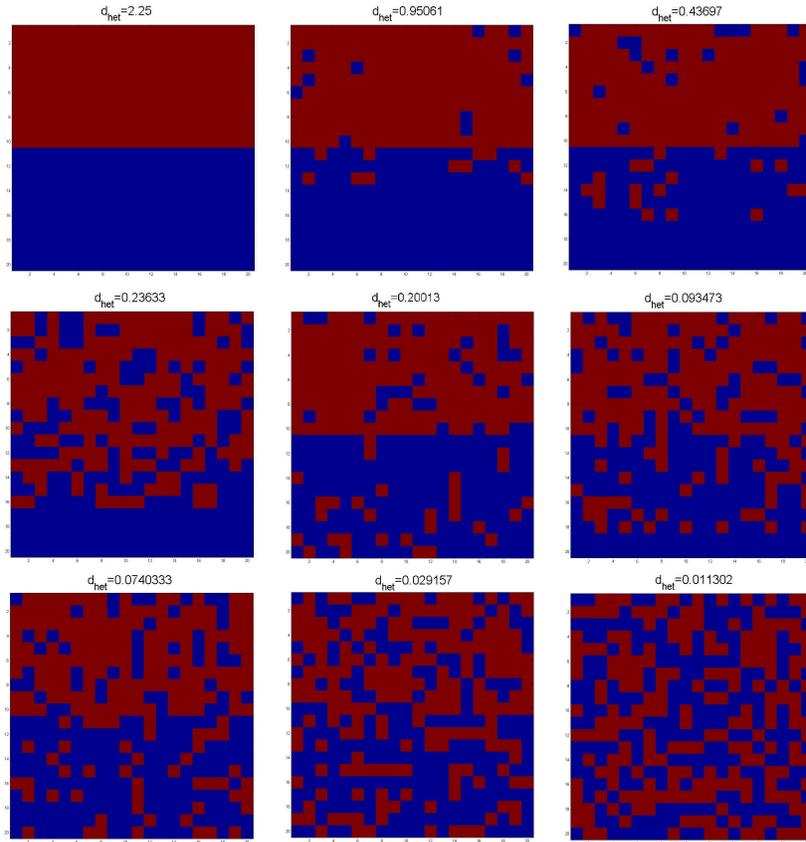


FIGURE 8.2: *Exemples de domaines générés aléatoirement.*

Le domaine “bande” est en haut à droite. Les autres figures sont des exemples de domaines générés à partir de cette base, correspondant à différentes valeurs de d_{het} . Ω_1 est en rouge et Ω_2 en bleu.

8.2 Résultats

Pour les cinq domaines de type damier, la figure 8.3 représente les domaines de coexistence pour différentes valeurs du taux de migration. Le tableau 8.1 donne les valeurs de A_Θ correspondantes. Ces résultats sont portés sur la figure 8.4.

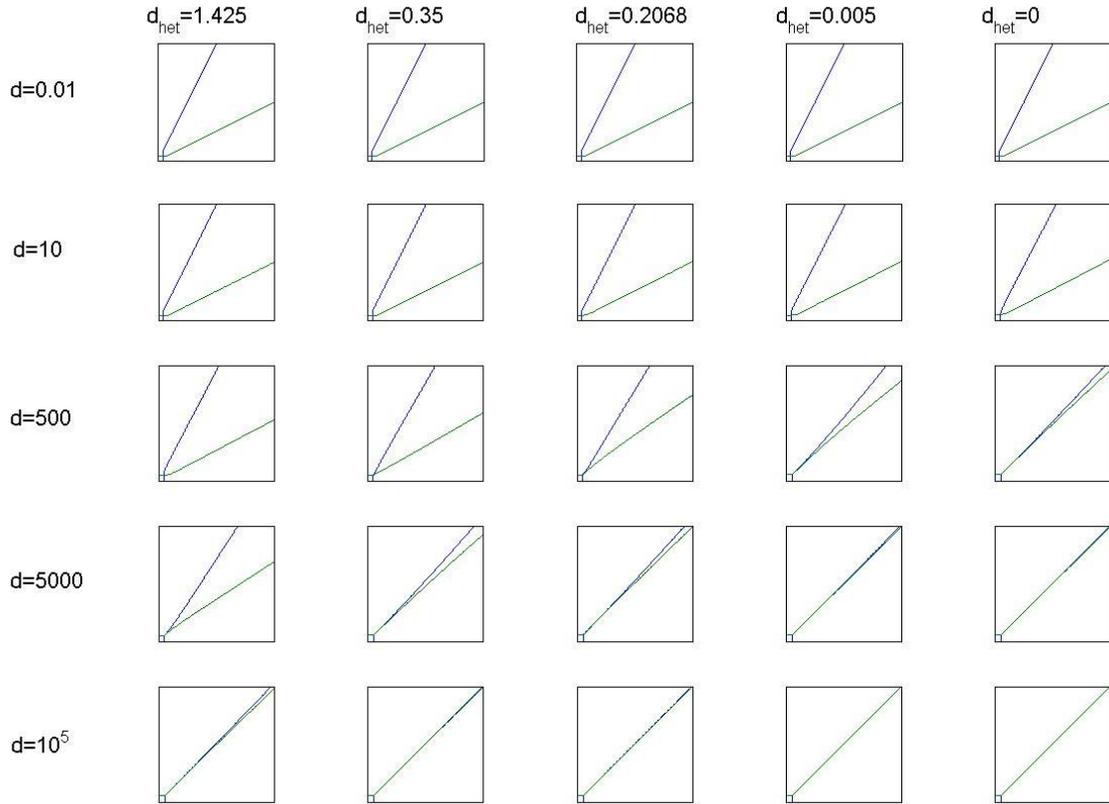


FIGURE 8.3: Allure des domaines de coexistence pour les cinq domaines de type damier et cinq valeurs du taux de migration d .

Nous avons calculé l'aire du domaine de coexistence sur 320 domaines générés aléatoirement à partir du domaine "bande" pour $d = 10^{k-2}$, $k = 0, \dots, 7$, soit 2560 calculs. La figure 8.5 représente la valeur de A_Θ en fonction de d_{het} pour chaque valeur de d .

Migration	Type de domaine				
	$d_{het} = 0$	$d_{het} = 0.005$	$d_{het} = 0.2068$	$d_{het} = 0.35$	$d_{het} = 1.425$
$d = 0.01$	0.4983	0.4983	0.4983	0.4983	0.4982
$d = 0.05$	0.4983	0.4983	0.4982	0.4982	0.4981
$d = 0.1$	0.4983	0.4982	0.4982	0.4982	0.4980
$d = 0.5$	0.4982	0.4982	0.4980	0.4977	0.4968
$d = 1$	0.4982	0.4981	0.4978	0.4972	0.4954
$d = 5$	0.4980	0.4972	0.4958	0.4931	0.4834
$d = 10$	0.4977	0.4962	0.4933	0.4879	0.4679
$d = 50$	0.4955	0.4882	0.4741	0.4456	0.3404
$d = 100$	0.4928	0.4785	0.4501	0.3907	0.2114
$d = 500$	0.4727	0.3995	0.2837	0.1000	0.0298
$d = 1000$	0.4481	0.3050	0.1667	0.0372	0.0142
$d = 5000$	0.2820	0.0561	0.0265	0.0065	0.0027
$d = 10^4$	0.1719	0.0255	0.0122	0.0032	0.0013
$d = 5 \cdot 10^4$	0.0323	0.0044	0.0020	0.0006	0.0003
$d = 10^5$	0.0152	0.0022	0.0008	0.0003	0.0001

Tableau 8.1: Proportions du domaine de coexistence A_Θ pour les cinq domaines de type damier et 15 valeurs du coefficient de migration.

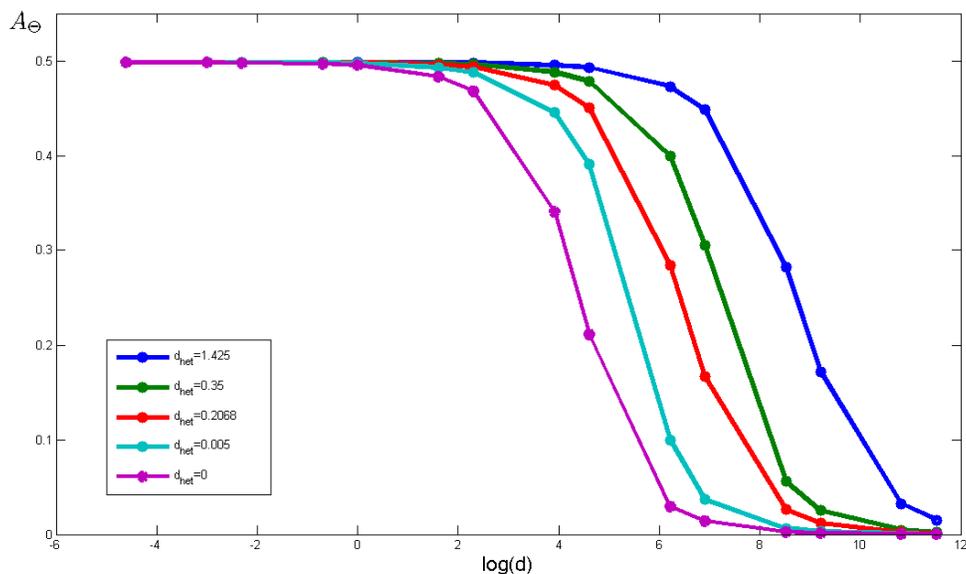


FIGURE 8.4: Résultats graphiques correspondant aux données du tableau 8.1.

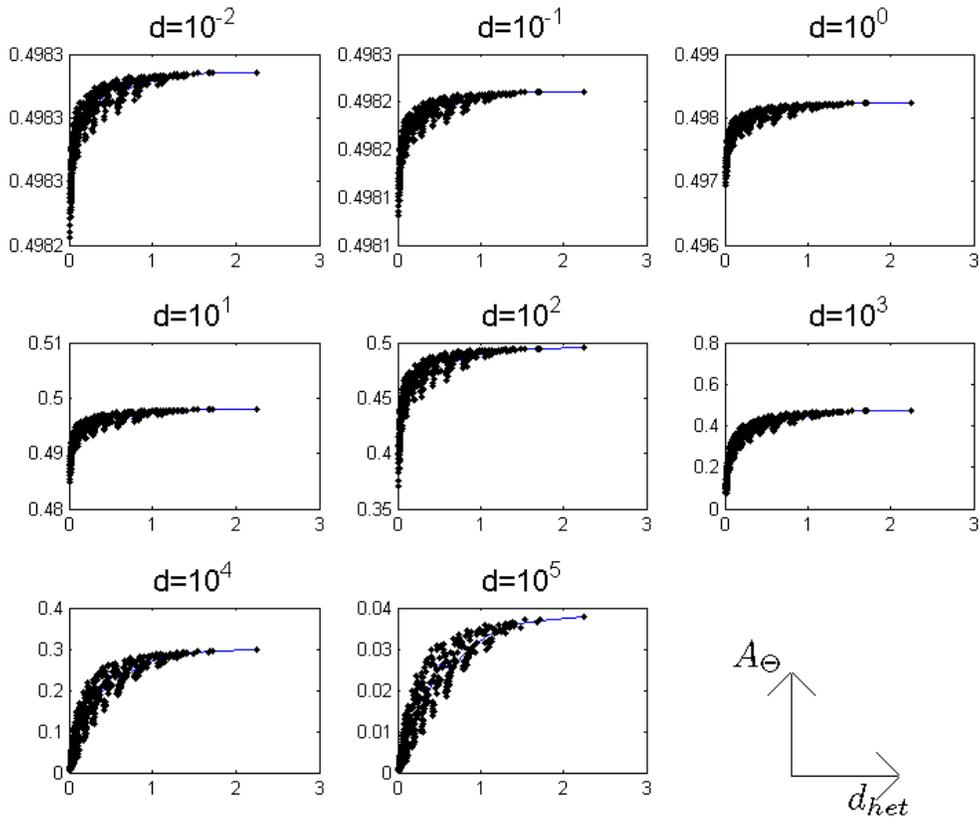


FIGURE 8.5: Aire du domaine de coexistence pour huit valeurs du taux de migration. Les points noirs représentent les valeurs de A_Θ pour chacun des 320 domaines. L'axe des abscisses est la valeur de d_{het} correspondante. Les courbes bleues sont une moyenne des données. Il est important de noter que les échelles des ordonnées de chacun des graphiques sont différentes, autant pour l'amplitude que pour le maximum.

Pour chaque valeur du taux de migration, on observe une même corrélation entre la taille du domaine de coexistence A_Θ et l'indice d'hétérogénéité d_{het} . A_Θ croît lorsque d_{het} croît et atteint un seuil de saturation lorsque d_{het} tend vers la valeur maximale. En d'autres termes, le domaine de coexistence est d'autant plus grand que l'hétérogénéité du milieu est plus faible (des petites valeurs de d_{het} correspondant à une grande hétérogénéité du milieu). Cependant l'amplitude de la variation dépend fortement du taux de migration.

Pour des migrations lentes ($d = 10^k$, $k = -2, -1, 0, 1$), A_Θ varie très peu. Pour des migrations intermédiaires ($d = 10^k$, $k = 2, 3, 4$), A_Θ varie fortement en fonction de la géométrie. Lorsque $d = 1000$, le domaine de coexistence est très petit (presque une droite) si $d_{het} = 0$ et presque maximal lorsque $d_{het} = 2.5$. Pour de grands taux de migration ($d = 10^5$), l'amplitude des variations est plus faible ; le problème étant bien décrit

par le problème agrégé (Chapitre 5). Le domaine de coexistence est quasiment réduit à une droite, donc A_Θ est très petit. Ainsi, la géométrie du milieu a un impact maximal sur la taille du domaine de coexistence pour des taux de migration intermédiaires. Son impact est très faible pour les petits et les grands taux de migration.

Nos observations conduisent à supposer que la valeur maximale de A_Θ est atteinte pour le cas sans migration. Chaque site est alors indépendant, et A_Θ ne dépend donc pas du type de domaine. Des calculs explicites (Chapitre 4) permettent d'obtenir cette valeur : $A_\Theta^{max} = 17.5/36 = 0.4982639$. La figure 8.6 représente la différence entre A_Θ et A_Θ^{max} pour chaque taux de migration.

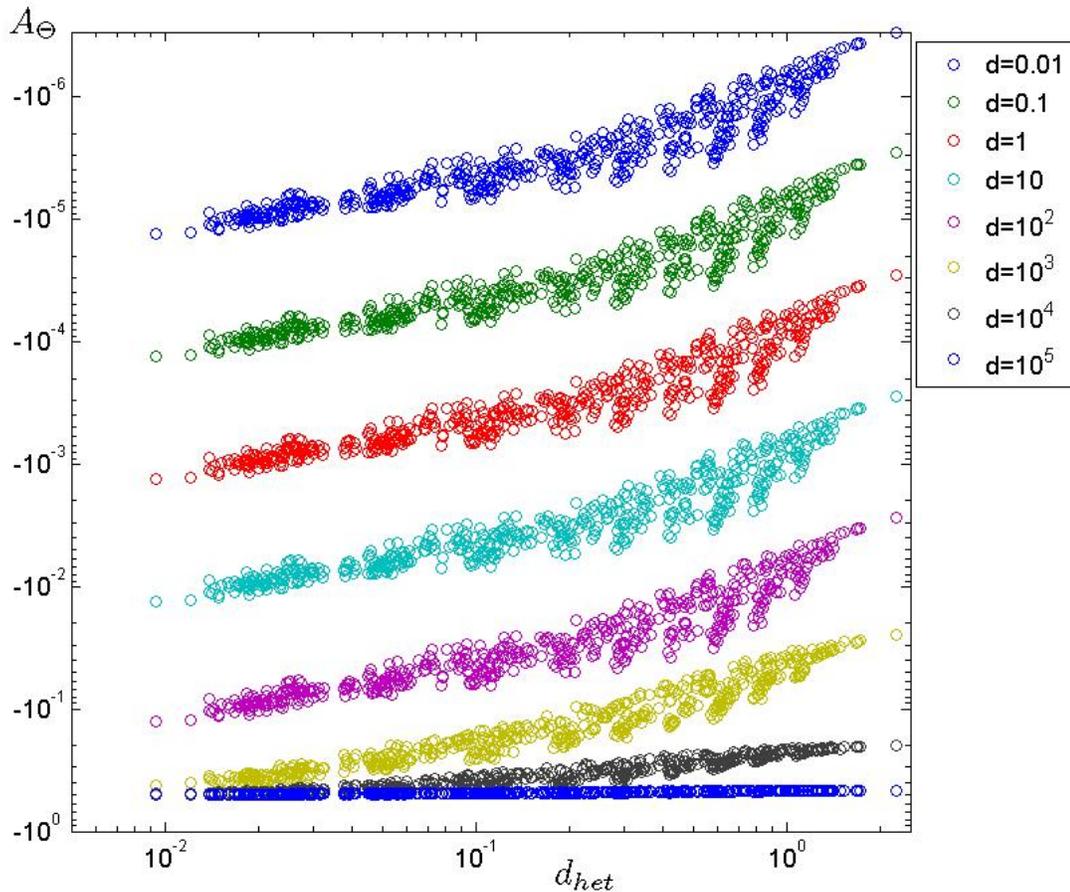


FIGURE 8.6: Différences entre le A_Θ^{max} et les A_Θ mesurés.

Cette figure montre que, lorsque le taux de migration n'est pas très grand ($d < 10^4$), la dépendance de $\log(A_\Theta^{max} - A_\Theta)$ en d_{het} est identique pour chaque migration, avec une translation de l'ordre de $\log(d)$. Dans une première approximation, on peut écrire

une relation linéaire du type $A_{\Theta}^{max} - A_{\Theta} = d(d_{het} + 0.001)$. On voit clairement que le domaine de coexistence croît lorsque l'hétérogénéité décroît et ce d'autant plus vite que la migration est grande. En revanche, pour des taux de migration plus grands, l'influence de l'hétérogénéité spatiale, donc des structures locales du milieu, est réduite ; le système étant essentiellement gouverné par le problème moyen (le problème agrégé). On observe ainsi une saturation de l'effet précédent pour de grands taux de migration ; A_{Θ} étant amené à tendre vers 0 lorsque $d \rightarrow +\infty$.

8.3 Discussion

Les résultats montrent que la forme de l'hétérogénéité et la vitesse de migration influent fortement sur la taille du domaine de coexistence et, par extrapolation, sur la possibilité du milieu de permettre la coexistence. Rappelons deux résultats obtenus dans les chapitres précédents.

- Lorsque $d \rightarrow 0$, le domaine de coexistence est très proche du domaine Θ^0 correspondant au problème sans migration (Chapitre 4). Lorsque $\mathbf{m}_i = 1$ et \mathbf{I} est une constante, Θ^0 est défini par $\Theta^0 = \{(c_1, c_2), c_1 > c_1^*(c_2), c_2 > c_2^*(c_1)\}$ où $c_i^*(c_k) = \min_j (1/Q_i^j \max(\mathbf{I}^j, c_k Q_k^j))$.
- Lorsque $d \rightarrow +\infty$, le domaine de coexistence est très proche du domaine Θ^∞ correspondant au problème agrégé (Chapitres 5 et 7). Lorsque $\mathbf{m}_i = 1$ et \mathbf{I} est une constante, Θ^∞ est défini par

$$\Theta^\infty = \{(c_1, c_2), c_1 = \max(c_2, c_2^0), c_2 = \max(c_1, c_1^0)\} \text{ où } c_i^0 = 1/I.$$

Ces comportements apparaissent clairement sur la figure 8.3. Nos différents résultats mettent en évidence le fait que A_{Θ} décroît lorsque d croît. Le domaine de coexistence passant du domaine Θ^0 à la ligne Θ^∞ en décroissant. Dans tous les cas, la dépendance suit les règles générales suivantes.

- Plus l'hétérogénéité est importante, plus le domaine de coexistence est petit.
- Plus la migration est rapide, plus le domaine de coexistence est petit.

Cependant, ce comportement varie fortement avec la vitesse de migration.

Pour des petits taux de migration ($d = 0.01$ dans nos simulations), le domaine de coexistence est très proche du domaine Θ^0 correspondant à $d = 0$; ce domaine étant indépendant de d_{het} ; $A_{\Theta} \approx A_{\Theta}^{max}$. A_{Θ} varie donc très peu avec le type d'hétérogénéité et le système est gouverné par les dynamiques locales, c'est-à-dire sur chaque patch. Les courbes obtenues sont quasi-constantes.

Pour de grands taux de migration, le domaine de coexistence est très proche de la droite Θ^∞ qui ne dépend pas non plus de l'hétérogénéité considérée ; le problème agrégé étant indépendant du type de domaine considéré. L'influence de la forme de l'hétérogénéité est peu importante. Pour des taux de migration intermédiaires, le domaine de coexistence est très sensible au type d'hétérogénéité considéré. Ainsi, A_{Θ} varie fortement avec d_{het} .

Donc, lorsque le taux de migration augmente, le système est tout d'abord gouverné par les phénomènes locaux qui sont indépendants de la géométrie considérée. Puis il est gouverné par les phénomènes globaux également indépendants de la géométrie considérée. C'est pendant cette transition, lorsque les phénomènes locaux et globaux ne peuvent plus être découplés, que la géométrie du domaine prend toute son importance.

Par ailleurs, il y a une certaine symétrie entre les effets de la vitesse de migration et celle de la géométrie du domaine. Ceci est confirmé formellement par l'observation suivante. Considérons un problème en une dimension spatiale, continu dans \mathbb{R} tout entier, du type $f_L(x, W(x)) + d\partial_{xx}W(x) = 0$ où $f_L(\cdot, W)$ est périodique de période L . Le changement de variable $x = Ly$ montre que

$$f_L(x, W(x)) + \partial_{xx}W(x) = 0 \iff f_1(y, W(y)) + \frac{1}{L^2}\partial_{yy}W(y) = 0$$

Ainsi, modifier la valeur de L , c'est-à-dire augmenter les variations de f , revient à modifier le taux de diffusion. Ce phénomène est bien illustré sur le damier. Prenons un damier infini. Augmenter la définition du damier équivaut à augmenter la vitesse d'échanges entre les patchs. Ce raisonnement est valable pour de petites diffusions, les phénomènes locaux étant prépondérants, le bord du domaine n'a pas de réels importance. Ceci explique l'allure des courbes de la figure 8.6. En revanche, pour un grand taux de migration, ce raisonnement n'est plus valable ; le bord du domaine prenant toute son importance.

Ces observations montrent une corrélation très forte entre le domaine de coexistence et la géométrie du domaine. Le domaine de coexistence semble être ainsi une bonne alternative permettant de relier la géométrie spatiale aux comportements d'un système de compétition. Il serait intéressant d'étudier, à l'aide d'un indice adapté, les corrélations apparaissant pour un choix plus général de fonctions Q_i .

Chapitre 9

Une conséquence de l'hétérogénéité

Introduction

Il est bien connu que les phénomènes de migration dans un milieu hétérogène conduisent à des dynamiques complexes [35, 55, 87]. La plupart des auteurs s'intéressent à des modèles de compétition dans un environnement fluctuant en temps, de compétition pour la lumière [51, 87] ou pour une ressource [23, 55]. L'impact du taux de migration est alors très important sur la dynamique globale en temps du modèle [28, 55], aussi bien au niveau local en espace [50] qu'en moyenne.

On s'intéresse ici à un modèle de métapopulations de plusieurs espèces en compétition pour une ressource sur deux patches et dans un environnement constant en temps mais hétérogène en espace

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}\mathbf{U}_i(t) = (\mathbf{C}_i\mathbf{R}(t) - \mathbf{m}_i)\mathbf{U}_i(t) + d\mathbf{K}\mathbf{U}_i(t), & i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt}\mathbf{R}(t) = I - \left(\sum_i \mathbf{C}_i\mathbf{U}_i(t) + \mathbf{m}_0 \right) \mathbf{R}(t) + d\mathbf{K}\mathbf{R}(t) \\ \mathbf{U}_i(0) > 0 \\ \mathbf{R}(0) \geq 0 \end{cases} \quad (9.0.1)$$

où

$$\begin{aligned} - \mathbf{U}_i(t) &= \begin{pmatrix} U_i^1(t) \\ U_i^2(t) \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^2, \\ - \mathbf{R}(t) &= \begin{pmatrix} R^1(t) \\ R^2(t) \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^2, \\ - \mathbf{C}_i, \mathbf{m}_i, \mathbf{I} &\in (0, +\infty)^2, \\ - \mathbf{K} &= \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Dans le chapitre 5, nous avons montré que, lorsque d tend vers ∞ , c'est-à-dire lorsque l'échange entre les patches est très rapide, les solutions de ce système sont bien approchées par leur moyenne spatiale $r(t) = 1/2(\mathbf{R}^1(t) + \mathbf{R}^2(t))$, $u_i(t) = 1/2(\mathbf{U}_i^1(t) +$

$U_i^2(t)$, solution du problème agrégé

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}u_i(t) = (\tilde{C}_i.r(t) - \tilde{m}_i).u_i(t), & i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt}r(t) = \tilde{I} - \left(\sum_{i=1}^N \tilde{C}_i.u_i(t) + \tilde{m}_0 \right) r(t) \\ u_i(0) > 0 \\ r(0) \geq 0, \end{cases} \quad (9.0.2)$$

où $\tilde{C}_i = C_i^1 + C_i^2$, $\tilde{m}_i = m_i^1 + m_i^2$ et $\tilde{I} = I^1 + I^2$ (Théorème 5.3.8).

Le problème agrégé est un système de chemostat homogène pour lequel le principe d'exclusion compétitive est vérifié. Ainsi, pour ce problème, une seule espèce survit : celle dont le $\tilde{R}^* = \tilde{m}_i/\tilde{C}_i$ est minimal. Il se peut que l'espèce ayant le plus petit \tilde{R}^* ne soit nulle part la meilleure compétitrice.

Prenons l'exemple de trois espèces. Supposons que l'une d'entre elles soit la meilleure compétitrice sur le patch 1 et la moins bonne sur le patch 2, qu'une autre soit la meilleure sur le patch 2 et la moins bonne sur le patch 1, et que la dernière soit une compétitrice légèrement moins forte que la première sur le premier patch et que la deuxième sur le second patch. La troisième espèce peut être la meilleure compétitrice en moyenne.

Ce cas de figure est le seul possible lorsque toutes les mortalités ou toutes les consommations sont homogènes. En effet, si les mortalités sont indépendantes du patch (le cas des consommations se traitant de la même manière), alors clairement $\frac{1}{R_i^*} = \frac{1}{R_i^{1*}} + \frac{1}{R_i^{2*}}$. Donc une espèce qui domine sur les deux patches (c'est-à-dire partout localement) domine en moyenne (c'est-à-dire globalement). Le seul moyen possible pour qu'une espèce domine en moyenne mais disparaisse sans échange entre les patches est donc qu'elle soit généraliste, c'est-à-dire moyenne sur chaque patch, et que les autres espèces soient des spécialistes, efficaces uniquement sur un patch.

L'objectif de ce chapitre est de montrer que, dans un cadre où à la fois les mortalités et les consommations sont hétérogènes, un autre phénomène apparaît. Une espèce étant la moins bonne compétitrice locale (sur chaque patch en l'absence de migration) peut être la meilleure compétitrice en moyenne (c'est-à-dire pour le problème agrégé) et donc l'unique survivante pour une grande migration.

9.1 Hétérogénéité des taux de mortalité

Ce phénomène existe dans le cas très simple de deux patches et deux espèces seulement. Ainsi, considérons un système de métapopulations de deux espèces de concentration respective U et V , vivant dans deux patches et en compétition pour une ressource

R. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}\mathbf{U}(t) = (\mathbf{C}_1\mathbf{R}(t) - \mathbf{m}_1)\mathbf{U}(t) + d\mathbf{K}\mathbf{U}(t) \\ \frac{d}{dt}\mathbf{V}(t) = (\mathbf{C}_2\mathbf{R}(t) - \mathbf{m}_2)\mathbf{V}(t) + d\mathbf{K}\mathbf{V}(t) \\ \frac{d}{dt}\mathbf{R}(t) = \mathbf{I} - (\mathbf{C}_1\mathbf{U}(t) + \mathbf{C}_2\mathbf{V}(t) + \mathbf{m}_0)\mathbf{R}(t) + d\mathbf{K}\mathbf{R}(t) \\ \mathbf{U}(0), \mathbf{V}(0) > 0 \\ \mathbf{R}(0) \geq 0. \end{cases} \quad (9.1.1)$$

Pour $i = 1, 2$ et $j = 1, 2$, on définit $R_i^{j*} = m_i^j/C_i^j$ et $\tilde{R}_i^* = \frac{m_i^1+m_i^2}{C_i^1+C_i^2}$.

Proposition 9.1.1. *Supposons que, pour $j = 1, 2$, on a $R_1^{j*} < R_2^{j*}$. Alors, il existe \mathbf{m}_1 , \mathbf{C}_1 , \mathbf{m}_2 et \mathbf{C}_2 dans $(0, +\infty)^2$ tels que $\tilde{R}_1 > \tilde{R}_2$ si et seulement si $\max(\mathbf{R}_1^*) > \min(\mathbf{R}_2^*)$.*

Preuve : Si $\max(\mathbf{R}_1^*) \leq \min(\mathbf{R}_2^*)$, alors pour tout $j, k = 1, 2$, on a $C_2^k m_1^j \leq C_1^j m_2^k$, avec une inégalité stricte si $j = k$ d'où $\sum_k C_2^k \sum_j m_1^j < \sum_j C_1^j \sum_k m_2^k$ c'est-à-dire $\tilde{R}_1 < \tilde{R}_2$. Réciproquement, supposons sans perte de généralité que $R_1^{2*} = \max(\mathbf{R}_1^*) > \min(\mathbf{R}_2^*) = R_2^{1*}$. Soit, pour $i, j = 1, 2$, m_i^j et C_i^j huit nombres strictement positifs fixés tels que $R_i^{j*} = \frac{m_i^j}{C_i^j}$. Pour $i, j = 1, 2$ fixés, R_i^{j*} n'est pas modifié lorsque l'on multiplie m_i^j et C_i^j par la même constante. Soit $\epsilon > 0$ restant à déterminer, on pose $\tilde{R}_1(\epsilon) = \frac{\epsilon m_1^1 + m_1^2}{\epsilon C_1^1 + C_1^2}$ et $\tilde{R}_2(\epsilon) = \frac{m_2^1 + \epsilon m_2^2}{C_2^1 + \epsilon C_2^2}$. On a $\lim_{\epsilon \rightarrow 0} (\tilde{R}_1(\epsilon), \tilde{R}_2(\epsilon)) = (R_1^{2*}, R_2^{1*})$. Par hypothèse $R_1^{2*} > R_2^{1*}$, on peut choisir ϵ suffisamment petit pour que $\tilde{R}_1(\epsilon) > \tilde{R}_2(\epsilon)$ ce qui termine la preuve. \square

REMARQUE 9.1.1. *Nous nous sommes placés dans un cadre où les deux patchs n'ont pas le même rôle. L'un des patchs (le patch 1 dans la preuve) est le meilleur pour les deux espèces et l'autre (le patch 2 dans la preuve) est le moins bon pour les deux espèces. Les coefficients sont petits sur le bon patch pour l'espèce la plus compétitive (l'espèce 1 ici) et sur le mauvais pour l'espèce la moins compétitive (l'espèce 2). Ainsi, pour une forte migration entre les patchs, la première espèce se concentre sur le mauvais patch tandis que la seconde se concentre sur le bon patch. Si la seconde espèce est plus compétitive sur le premier patch que la première sur le second patch, alors elle devient plus compétitive en moyenne pour le problème agrégé.*

REMARQUE 9.1.2. *La preuve utilise un ϵ tendant vers 0 ce qui conduit à des valeurs très disparates des taux de consommation et de mortalité d'une espèce donnée. Cela peut paraître irréaliste. En fait, un calcul direct montre que ce phénomène apparaît pour des valeurs réalistes des paramètres. Afin de mieux visualiser les phénomènes sous-jacents, nous travaillons avec un petit ϵ .*

Remarquons tout d'abord que le taux de croissance de l'espèce i sur le patch j est $C_i^j(R - R_i^{j*})$. Ainsi, à ressource et à R_i^{j*} fixés, si la consommation de l'espèce i sur le patch j est de l'ordre de ϵ avec ϵ petit, alors son évolution sera lente, que ce soit sa croissance (si $R > R_i^{j*}$) ou sa décroissance (si $R < R_i^{j*}$). Les évolutions de la première

espèce sur le meilleur patch et de la seconde espèce sur le moins bon patch sont donc lentes.

De manière approximative, le premier patch induit une croissance des espèces et le second patch une décroissance. La vitesse de croissance de V est supérieure à sa vitesse de décroissance et inversement pour U . L'évolution de la ressource régit la dynamique du système et un échange permanent s'effectue entre les patches.

Trois échelles de temps différentes rentrent ainsi en jeu dans le modèle.

- L'échelle 1 de temps de démographie "rapide",
- L'échelle ϵ de démographie "lente",
- L'échelle d de vitesse de migration qui passe dans notre étude de très lente à très rapide.

Les échanges entre les patches (à une vitesse d) induisent une interaction entre les deux échelles de temps démographiques. Ceci conduit à une dynamique complexe¹ aboutissant à la coexistence des deux espèces ou à l'extinction du spécialiste local ou du généraliste selon la valeur de d .

9.2 Résultats

Pour comprendre comment une espèce, *a priori* vouée à disparaître, survit, voire gagne la compétition et ce, pour un échange rapide entre les patches, nous illustrons la dynamique du système par un exemple. Nos simulations utilisent le jeu de valeurs suivant :

	Patch 1	Patch 2
\mathbf{m}_1	ϵ	8
\mathbf{C}_1	ϵ	2
\mathbf{m}_2	4	5ϵ
\mathbf{C}_2	2	ϵ
\mathbf{R}_1^*	1	4
\mathbf{R}_2^*	2	5

On choisit \mathbf{I} et \mathbf{m}_0 de manière à ce que chaque espèce puisse se développer sur chaque patch en l'absence de compétition. Afin de simplifier l'étude, on prend $\mathbf{I} = {}^t(100, 100)$ et $\mathbf{m}_0 = {}^t(1, 1)$. On a bien $I > R_i^{j*}$ pour $i, j = 1, 2$.

Si $\epsilon = 1$, un rapide calcul montre qu'alors $\tilde{R}_1^* = \tilde{R}_2^* = 3$. Ainsi, il suffit de prendre un $\epsilon < 1$ pour observer les phénomènes recherchés. Nous avons choisi ici $\epsilon = 0.4$.

Pour quatre valeurs représentatives de la vitesse de migration (nulle, lente, moyenne et rapide), nous représentons sur chacun des deux patches l'évolution temporelle des taux de concentration de chaque espèce, ainsi que celle de la ressource. La dynamique de

1. Même si l'on observe un comportement trivial dans le sens où les trajectoires convergent vers un unique équilibre.

chaque espèce sur un patch donné est influencée par deux phénomènes : la productivité sur chaque patch, donnée par le taux de croissance $VAR_i^j = C_i^j(\mathbf{R}^j - R_i^{j*})$, et l'échange entre les patches. Afin de mettre en évidence le rôle de chaque patch concernant la croissance ou la décroissance des espèces, nous reportons également la productivité VAR_i^j . Lorsque $VAR_i^j > 0$, l'espèce i croît sur le patch j et ce patch est favorable à l'espèce i . Lorsque $VAR_i^j < 0$, l'espèce i décroît sur le patch j qui est alors défavorable à l'espèce i . Plus VAR_i^j est éloigné de 0, plus l'impact du patch j sur l'espèce i est important.

Comme les phénomènes sont à la fois très rapides et globaux en temps, les résultats sont représentés sur une échelle de temps logarithmique. Nous avons choisi $Tmax = 1000$. De plus, nous observons dans tous les cas un attracteur global ; le choix des conditions initiales n'influent pas sur l'équilibre. On a donc choisi $\mathbf{R}(0)$ suffisamment grand pour que la ressource ne soit pas initialement limitante. Enfin, nous ne discutons pas des oscillations observées ; elles ne jouent pas de rôle dans le phénomène discuté ici.

Taux de migration nul (Figure 9.1). Tant que la ressource n'est pas limitante, les deux espèces croissent sur chaque patch. L'espèce 1 (U) croît rapidement sur le patch 2 et lentement sur le patch 1 et inversement pour l'espèce 2 (V). Au bout d'un certain temps, la ressource devient limitante. Sur le patch 2, U croît rapidement et la ressource devient rapidement limitante pour V puis tend vers la limite R_1^{2*} . Le taux de variation de V devient rapidement négatif mais proche de 0 et V décroît lentement vers 0. Sur le patch 1, U croît lentement et V croît vite. La ressource atteint rapidement la limite R_2^{2*} . V ne croît plus tandis que U continue de croître lentement. En parallèle, la ressource décroît lentement vers R_1^{1*} et V vers 0.

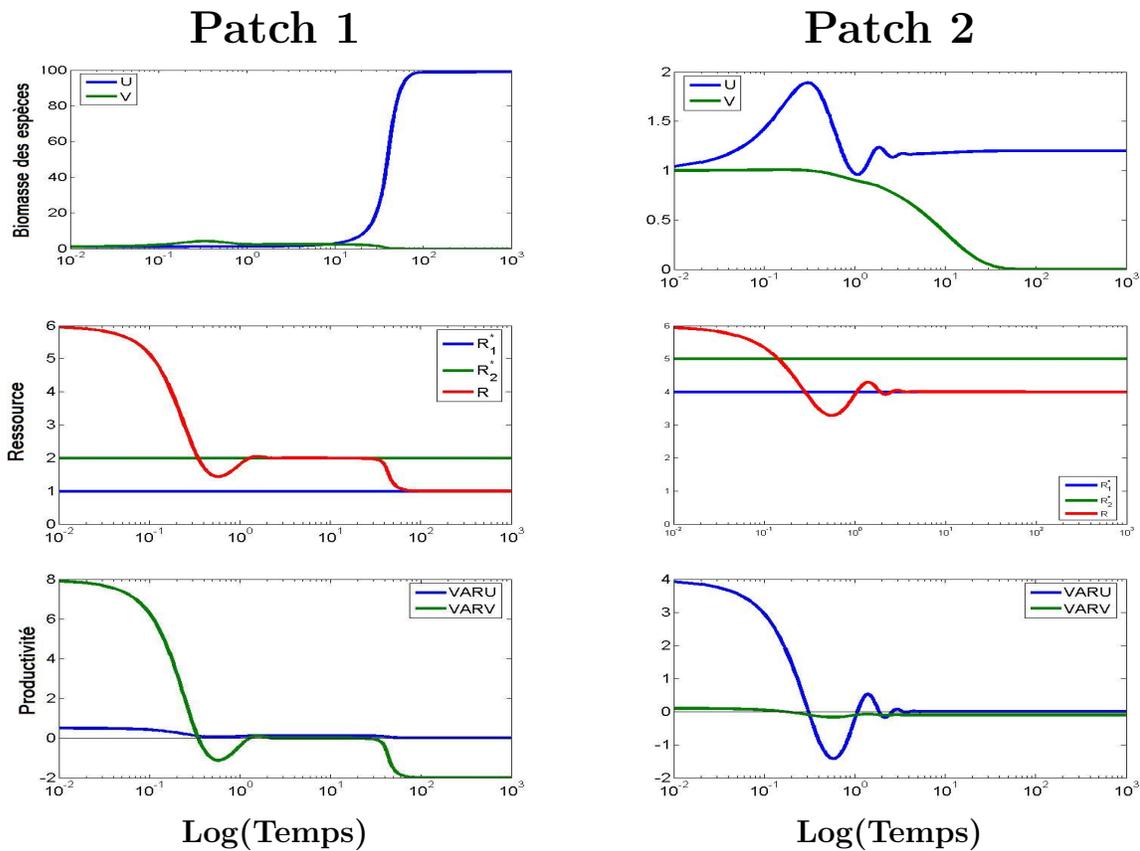


FIGURE 9.1: Comportements sans migration ($d = 0$).

Petits taux de migration (Figure 9.2). La ressource est mixée entre les deux patches. Sur le patch 2, la ressource devient rapidement limitante pour les deux espèces. Sur le patch 1, elle décroît rapidement vers une valeur limitante pour l'espèce V . Mais la ressource migre de patch en patch et donc reste dans un premier temps légèrement au-dessus de la valeur limitante pour V sur le patch 1 et légèrement en dessous de la valeur limitante pour U sur le patch 2. Ainsi dans un premier temps, V

a tendance à croître lentement sur le patch 1 (car R est proche de R_2^{1*}) et à décroître lentement sur le patch 2 (car $C_2^2 = O(\epsilon)$). Il en va de même pour U sur le patch 1 (car $C_1^1 = O(\epsilon)$) et sur le patch 2 (car R est proche de R_1^{2*}).

Une fois que U s'est suffisamment développée sur le patch 1, la ressource y devient limitante pour V et donc V décroît lentement sur chacun des patches. Par ailleurs, une partie de la population de U , migrant du premier patch vers le second, induit une plus forte consommation de la ressource sur ce second patch. Celle-ci y devient alors très limitante pour les deux espèces sur le patch 2 et U y décroît assez rapidement.

Les échanges entre les deux patches ne sont pas suffisants pour que la décroissance de U sur le second patch l'emporte sur sa croissance sur le premier ; U survit. Par contre, V ne se développe sur aucun des patches et finit par disparaître.

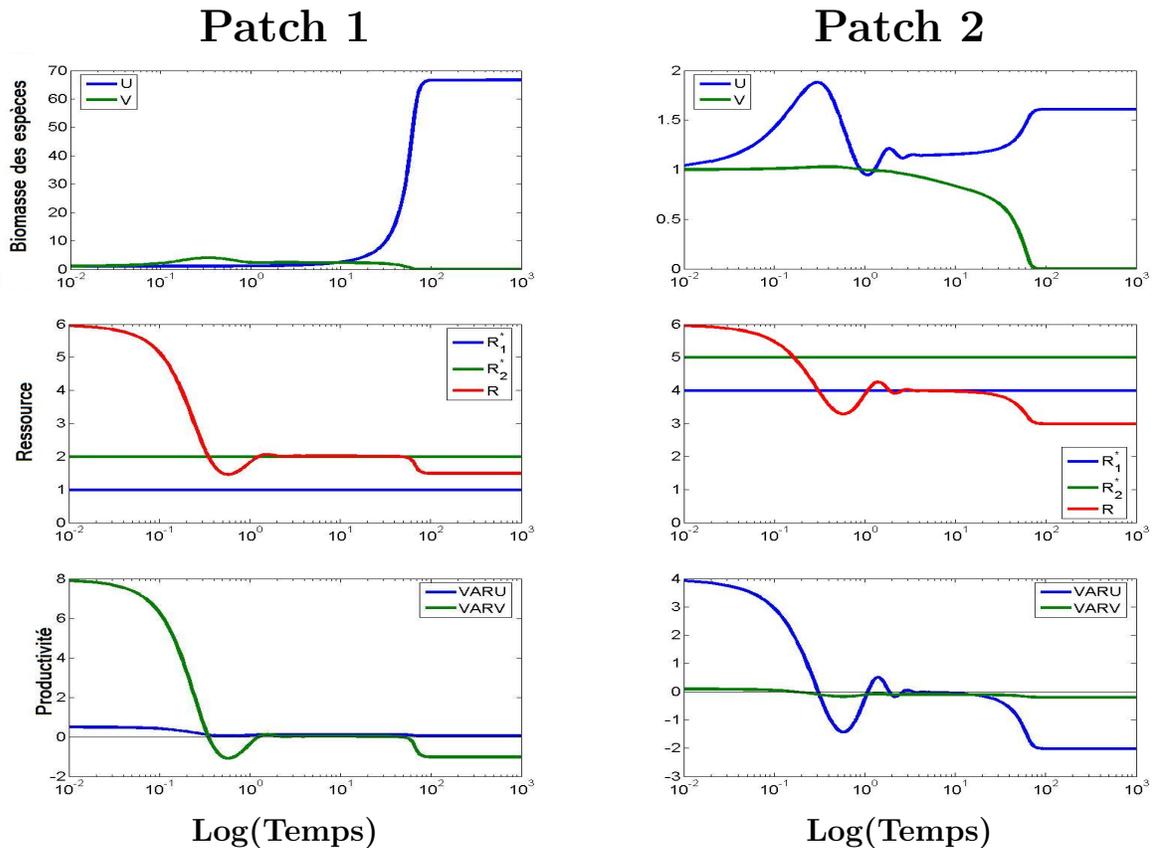


FIGURE 9.2: Comportements avec une petite migration ($d = 0.05$).

Taux de migration intermédiaires (Figure 9.3). Sur le patch 2, la ressource devient rapidement limitante pour les deux espèces en étant proche de R_1^{2*} . Donc sur ce patch, U décroît lentement (car R_1^{2*} est proche de R^2) et V également (car $C_2^2 = O(\epsilon)$). Inversement, la ressource reste légèrement supérieure à R_2^{1*} sur le patch 1. Ainsi, les

deux espèces croissent lentement. Les espèces migrant de patch en patch, la ressource reste limitée sur chacun. Cependant, la migration étant suffisamment importante, la mortalité induite par le second patch empêche les espèces de se développer suffisamment sur le premier et la ressource reste proche de R_2^{1*} . Le premier patch permet la croissance des deux espèces et le second patch induit une décroissance. Le rôle de chaque patch est similaire pour chacune des deux espèces ; elles survivent toutes les deux. On observe une convergence vers un état d'équilibre de coexistence.

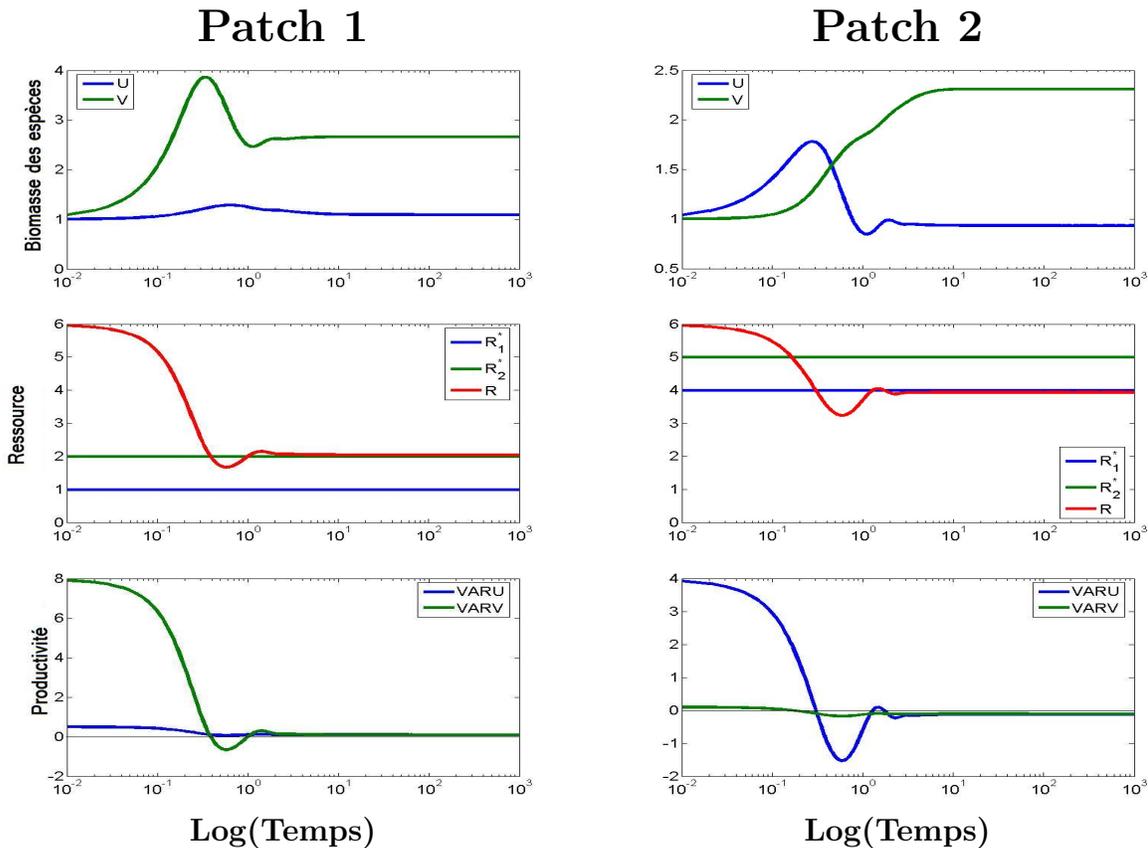


FIGURE 9.3: Comportements avec une migration intermédiaire ($d = 0.7$).

Grands taux de migration (Figure 9.4). A chaque instant, la ressource est fortement mélangée et sa dynamique sur chaque patch est donc quasiment identique. Sur le patch 2, elle devient rapidement limitante pour les deux espèces : U décroît rapidement tandis que V décroît lentement. Sur le patch 1, la ressource permet la croissance des deux espèces en restant proche de R_2^{1*} ; U et V croissent lentement sur ce patch. L'échange rapide entre les deux patches induit une décroissance de U et une croissance de V en temps long.

Finalement, la décroissance rapide de U sur le patch 2 l'emporte sur sa croissance lente sur le patch 1 tandis que la croissance lente de V sur le patch 1 s'équilibre avec sa décroissance lente sur le patch 2. U disparaît et V survit.

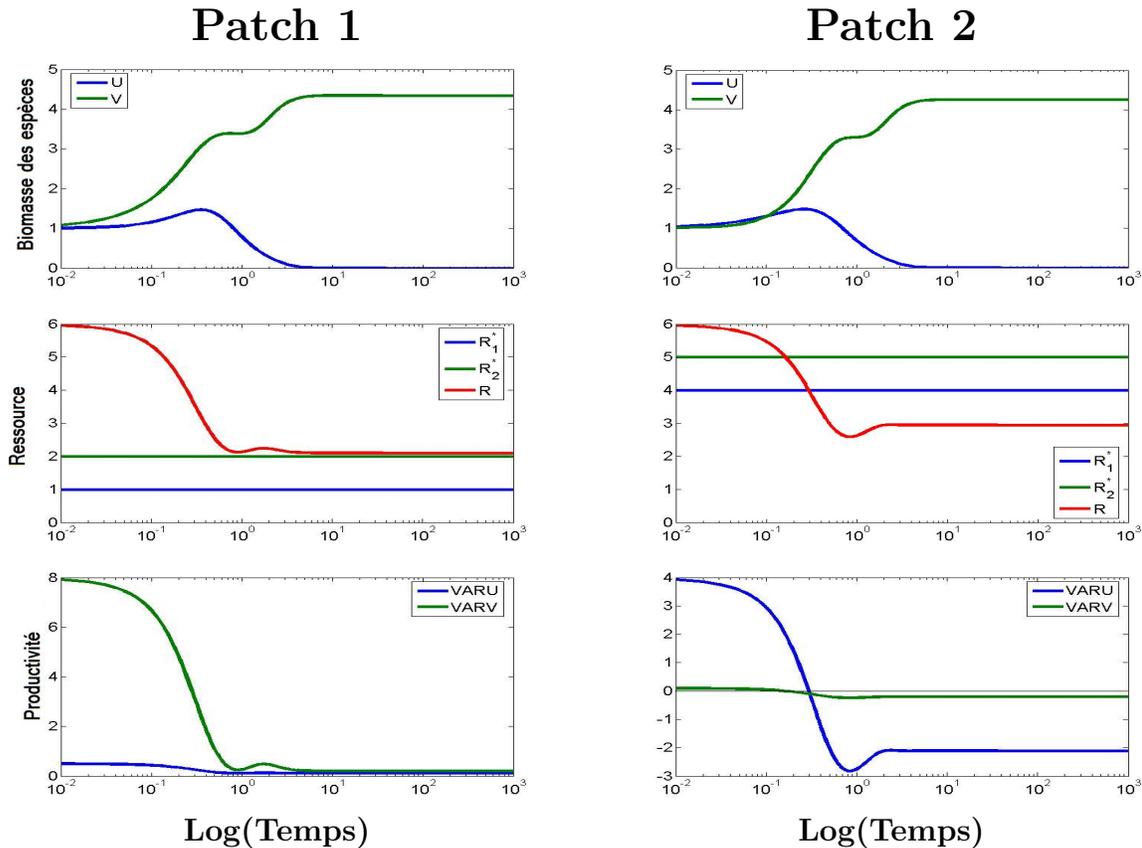


FIGURE 9.4: Comportements avec une forte migration ($d = 10$).

9.3 Discussion

Ce système de deux patchs avec migration conduit à une dynamique complexe. Sur le patch 1, l'évolution de U est lente tandis que celle de V est rapide. Ce patch est le meilleur, c'est-à-dire qu'il a tendance à favoriser les deux espèces. Tant que l'espèce U ne se développe pas trop, la ressource ne devient pas limitante pour V et ce patch induit une croissance des deux espèces. Sur le patch 2, l'évolution de V est lente tandis que celle de U est rapide. Ce patch est le moins bon, il induit une décroissance des deux espèces.

Pour une migration lente, les échanges entre les patchs ne sont pas suffisamment rapides pour contrecarrer les phénomènes locaux. Ainsi, ce sont les phénomènes en temps long sur chaque patch qui prédominent ; il en résulte une extinction de V .

Pour une vitesse moyenne de migration, les échanges entre les patchs sont suffisants pour que l'influence négative du second limite la croissance de l'espèce U . Sur le deuxième patch, tant que la ressource n'est pas trop en dessous de la valeur critique R_1^{2*} , la décroissance de U n'est pas trop rapide. Par ailleurs, V y décroît toujours lentement. L'influence négative du second patch étant plus importante sur U que sur V , U ne se développe jamais suffisamment pour limiter la ressource sur le premier patch et V peut continuer à s'y développer tout en ayant tendance à décroître lentement sur l'autre patch. Les phénomènes s'équilibrent et les deux espèces coexistent.

Pour une migration rapide, la vitesse d'échanges entre les deux patchs est bien plus grande que la vitesse de réaction du système. Ainsi, l'espèce U a une très forte mortalité sur le patch 2 et n'a pas le temps de se développer sur le patch 1. Inversement, V décroît lentement sur le patch 2 et croît sur le patch 1. U disparaît et V survit.

Du point de vue expérimental, la mesure des R^* locaux ne suffit pas à décrire la notion d'espèces généralistes. La valeur des \tilde{R}^* dépend fortement de l'hétérogénéité à la fois des taux de consommation et des mortalités. Les systèmes classiques du chemostat contrôlent les taux de mortalité en les rendant égaux pour chaque espèce et homogènes en espace (Chapitre 1). Ce travail souligne l'importance de la prise en compte de l'hétérogénéité de la mortalité dans les phénomènes de compétition. Il serait intéressant d'effectuer des analyses de ce modèle dans un gradostat.

Soulignons que l'analyse ci-dessus a été effectuée dans le cadre le plus simple possible de deux espèces en compétition pour une ressource dans deux patchs avec des fonctions de consommation de type Holling I. De tels phénomènes apparaissent dans des modèles avec un nombre de patchs $P > 2$ ou continus en espace, avec plus d'espèces et/ou avec des fonctions de consommation de type Holling II. La dynamique résultante devient plus complexe et l'interprétation plus difficile mais, globalement, les mêmes conclusions l'emportent (Chapitre 5).

Par ailleurs, une telle analyse peut être effectuée sans problème de compétition mais simplement pour un problème de survie. En effet, dans un cadre où l'entrée I de ressources et le taux de disparition des ressources m_0 sont hétérogènes, les arguments précédents montrent qu'une espèce disparaissant partout sans migration (c'est-à-dire $R^* > I/m_0$) peut survivre lorsque la migration est suffisamment rapide. Il suffit que l'espèce ait une reproduction et une mortalité fortes aux endroits les plus propices au détriment des endroits moins adaptés. A l'inverse, une espèce survivant partout sans migration ($R^* < I/m_0$) ne survivra pas à un fort brassage du milieu si elle concentre son effort démographique aux endroits les moins propices.

En conclusion, ces phénomènes illustrent l'importance de l'hétérogénéité spatiale dans la compréhension d'un système de métapopulations avec migration. Une espèce a plusieurs moyens de s'adapter à un tel système : soit en améliorant directement ses R^* , c'est-à-dire en ayant un besoin en ressources le plus faible possible à chaque

endroit de l'espace, soit en concentrant son effort démographique aux endroits où le développement est le plus facile (le besoin en ressources le plus faible). Dans un cadre de survie ou de compétition, une stratégie viable pour une espèce avec un important besoin en ressources est donc d'avoir une forte reproduction, quitte à avoir un fort taux de mortalité et ce, sur un endroit favorable, et d'avoir une faible démographie sur un endroit peu favorable. Ceci est d'autant plus vrai que les échanges entre les sites sont rapides. Pour des vitesses de migration intermédiaires, ces deux stratégies permettent la survie d'où la coexistence.

Chapitre 10

Un problème indépendant d'épidémiologie

Ce chapitre est un travail réalisé avec Cédric Wolf et faisant suite à ses travaux de thèse. Il traite du système Hantavirus Puumala - Campagnol roussâtre, structuré continûment en temps, en espace, en âge et en durée de l'infection. Nous montrons l'existence globale d'une unique solution uniformément bornée dans L^∞ . Nous présentons la version originale d'un article à paraître dans le Journal of Biological Dynamics.

RESEARCH ARTICLE

A multi structured epidemic problem with direct and indirect transmission in heterogeneous environments

S.Madec[†] and C.Wolf[‡]

[†]UMR CNRS 6625 Irmarr, Bât. 22, Campus de Beaulieu, Université de Rennes 1,
35042 Rennes cedex, France;

[‡]UMR CNRS 6553 Ecobio, Bât. 14A, Campus de Beaulieu, Université de Rennes 1,
35042 Rennes cedex, France

(Received 00 Month 200x; final version received 00 Month 200x)

In this work we analyse a deterministic epidemic mathematical model motivated by the propagation of a hantavirus (Puumala hantavirus) within a bank vole population (*Clethrionomys glareolus*). The host population is split into juvenile and adult individuals. A heterogeneous spatial chronological age and infection age structure is considered, and also indirect transmission via the environment. Maturation rates for juvenile individuals are adult density-dependent. For the reaction-diffusion systems with age structures derived, we give global existence, uniqueness and global boundedness results. A model with transmission to humans is also studied here.

Keywords: Multi structured, epidemic problem, heterogeneous environment

AMS Subject Classification: Primary: 35Q92, 35K58, 92D25, 92D30

1. Introduction

We are mainly interested in the mathematical analysis of a deterministic mathematical model describing the propagation of a macroparasite within a single structured host population. This study is supplemented by a related epidemiological model wherein a macroparasite is transmitted from a reservoir host population to a second host population. This work is motivated by the specific Puumala hantavirus (PUU) - bank vole (*Clethrionomys glareolus*) system in Europe. In that particular system the macroparasite is benign in the reservoir host population and can be transmitted to humans, an epidemiological dead end, with a mild lethal impact. See Wolf et al. [32], Sauvage et al. [23] [24], Sauvage [22] and Wolf [31] for details.

First, in addition to age-dependence that is commonly used in population dynamics (see Anita [2], Gurtin [14], Ianneli [16] or [29] for examples), we want to take into account a stage structuration, due to the fact that sexual maturation of juveniles depends on the density of adults: the higher the density of adult, the slower the maturation (see Sauvage et al. [23]). We have included that hantavirus seems not to affect the demography of bank vole population (but may be lethal for humans) and that there is no vertical transmission of the disease (offspring of infected individuals are healthy at birth). Two modes of horizontal propagation are considered: by direct contacts from infected to healthy individuals, and by contacts

[†] Email: sten.madec@univ-rennes1.fr

[‡] Email: cedric.wolf@univ-rennes1.fr

of healthy individuals with the environment that can be contaminated by infected individuals (see Sauvage et al. [23]). In addition to time and chronological age, we consider a third structure variable which is the age of the disease in a given animal. This first model was constructed and studied in Wolf [30]. Numerical simulations based on this model (see Wolf [31]) leads to dynamics close to those which were observed on fields

Moreover, bank voles also move in space but the previous model does not take into account this fact. A spatial-dependent model was constructed and studied in Wolf et al. [32]. This model highlighted the importance of the spatial structuration in infection evolution, at local and global scales. But the model studied here was simply structured for age and disease status (noninfected and infected juveniles or adults), which is not well adapted to the evolution of the disease (see Wolf [30]).

The purpose of this work is to suggest and analyse a model combining the whole of these important phenomena into a single system. This will lead to a strongly structured system which is too complex for qualitative studies of the dynamic. Nevertheless we prove that the solution of this system is unique and bounded and thus this model is a good one in order to understand the epidemic spreading and dynamic.

In Section 2 we construct a disease-free model for a closed population ; we derive here a global existence, uniqueness result and then we give a global uniform bound on solutions.

Next in Section 3 we construct the epidemic model and supply global existence, uniqueness and boundedness results.

Then in Section 4, we look at a simplify model which includes transmission of the parasite to a second host population.

Last in Section 5 we give the proof of the results stated in the previous sections.

2. The JA disease-free model

In this section we analyse a disease-free demographic model described in the Introduction.

2.1. Modeling

The construction of the model is first based on a disease-free one for the host population. Because of intraspecific competition and different behaviors between juvenile and adult individuals (Bujalska [5], Kostova et al. [17] or Sauvage [22] and references therein), the host population is split into juvenile (**J**) and adult (**A**) subpopulations. Let $J(t, x, a)$ and $A(t, x, a)$ be their respective densities at time t , position $x \in \Omega$, $\Omega \subset \mathbb{R}^n$, $n \geq 1$, and chronological age $a \in (0, a_+)$ for juveniles and $a \in (a_1, a_+)$ for adults, with $a_1 > 0$ (see Webb [29], Iannelli [16], Thieme [26] for example). The host population reads $P(t, a, x) = J(t, a, x) + A(t, a, x)$. We assume maturation of juveniles depends on the total density of adults and cannot occur prior age a_1 . Let $\tau(t, a, x, \mathbb{A}(t, x))$ be the maturation rate at time t of juveniles having age a and position x for a spatial density of adults given by $\mathbb{A}(t, x) = \int_{a_1}^{a_+} A(t, a, x) da$; we assume τ is non increasing with respect to the last variable, \mathbb{A} . Let $\beta(t, a, x, \mathbb{P}(t, x))$, be the adult fertility rate depending on the spatial population density given by $\mathbb{P}(t, x) = \int_0^{a_+} J(t, a, x) da + \int_{a_1}^{a_+} A(t, a, x) da$. Let $\mu_J(t, a, x, \mathbb{P}(t, x))$ and $\mu_A(t, a, x, \mathbb{P}(t, x))$ be the respective mortality rates for juveniles and adults.

- $0 < a_1 < a_† \leq +\infty$,
- $\beta \in L^\infty(Q_A \times \mathbb{R}^+)$ is nonnegative,
- $\tau \in L^\infty(Q_J \times \mathbb{R}^+)$ is nonnegative,
- $\mu_J \in L^\infty(Q_J \times [0, R])$, $\forall R > 0$ is nonnegative,
- $\mu_A \in L^\infty(Q_A \times [0, R])$, $\forall R > 0$ is nonnegative.

Let

$$\beta_\infty = \|\beta\|_{\infty, Q_A \times \mathbb{R}^+}, \quad \tau_\infty = \|\tau\|_{\infty, Q_J \times \mathbb{R}^+}$$

$$\mu_\infty(R) = \max\{\|\mu_J\|_{\infty, Q_J \times [0, R]}, \|\mu_A\|_{\infty, Q_A \times [0, R]}\}.$$

HYP 2.2 For all $R > 0$,

- There exists $K_\beta(R) > 0$ such that for $0 \leq |\xi|, |\tilde{\xi}| \leq R$,

$$\forall (t, a, x) \in Q_A, \quad |\beta(t, a, x, \xi) - \beta(t, a, x, \tilde{\xi})| \leq K_\beta(R)|\xi - \tilde{\xi}|$$

- There exists $K_\tau(R) > 0$ such that for $0 \leq |\xi|, |\tilde{\xi}| \leq R$,

$$\forall (t, a, x) \in Q_J, \quad |\tau(t, a, x, \xi) - \tau(t, a, x, \tilde{\xi})| \leq K_\tau(R)|\xi - \tilde{\xi}|$$

- For $Z = J, A$, there exists $K_Z(R) > 0$ such that for $0 \leq |\xi|, |\tilde{\xi}| \leq R$,

$$\forall (t, a, x) \in Q_Z, \quad |\mu_Z(t, a, x, \xi) - \mu_Z(t, a, x, \tilde{\xi})| \leq K_Z(R)|\xi - \tilde{\xi}|$$

Let Ω be an open bounded domain in \mathbb{R}^n with a smooth boundary $\partial\Omega$, such that locally Ω lies on one side of its boundary. Let $\eta(x)$ be a unit normal vector to Ω along $\partial\Omega$. In order to take into account spatial heterogeneities we introduce open subsets θ_i $1 \leq i \leq n_\theta$ with $\bar{\theta}_i \subset \Omega$, $\theta_i \cap \theta_j = \emptyset \quad \forall i, j$ having the same regularity properties as Ω ; see Figure 2.

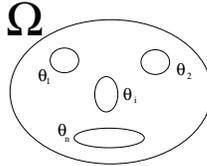


Figure 2. The spatial domain

Let:

$$\Theta = \bigcup_{1 \leq i \leq n_\theta} \theta_i \quad \text{and} \quad \theta_0 = \Omega \setminus \bar{\Theta}$$

and assume diffusion rates satisfy:

HYP 2.3 For $Z = J, A$, we suppose that:

- $0 < \underline{d} \leq d_Z(t, a, x) \leq \bar{d} < +\infty, \quad \forall (t, a, x) \in Q_Z$,
- $d_Z \in C(\bar{Q}_{Z,i})$ for $0 \leq i \leq n_\theta$, where $\bar{Q}_{Z,i} = \mathbb{R}_+ \times (0, a_†) \times \bar{\theta}_i$.

Remark 1: Discontinuity in diffusion rates implies that we cannot expect the spatial regularity afforded by classical diffusion processes. Systems with such diffusion rates are for example studied in Fitzgibbon et al. [8] [9] [10] [12].

2.3. Main results

We are now interested in the study of system (2.1)-(2.2). We first establish the existence of weak solutions, for which a definition is given belows (see also Garroni et Langlais [13], Langlais [19] and Naulin [21]).

Definition 2.4: For $a_{\dagger} < +\infty$, (J, A) is a weak solution of (2.1)-(2.2) in $\left((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega\right)$ if

$$\begin{aligned} J &\in L^\infty((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}); H^1(\Omega)), \\ (\partial_t + \partial_a)J &\in L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}); (H^1(\Omega))'), \\ A &\in L^\infty((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}); H^1(\Omega)), \\ (\partial_t + \partial_a)A &\in L^2((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}); (H^1(\Omega))'), \\ \mathbb{P} &\in L^\infty((0, T) \times \Omega) \text{ with } \mathbb{P} \text{ defined in (2.1),} \\ \mu_J(\mathbb{P}) \cdot J &\in L^1((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega), \\ \mu_A(\mathbb{P}) \cdot A &\in L^1((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega), \end{aligned}$$

solution in the weak form of (2.1)-(2.2), this is:

$$\begin{aligned} \int_{(0, T) \times (0, a_{\dagger})} < (\partial_t + \partial_a)J, u > + \int_{\Omega} (d_J \nabla J \cdot \nabla u + (\mu_J + \tau)Ju) dx \, dadt = 0 \\ \int_{(0, T) \times (a_1, a_{\dagger})} < (\partial_t + \partial_a)A, u > + \int_{\Omega} (d_A \nabla A \cdot \nabla v + (\mu_A A - \tau J)v) dx \, dadt = 0 \end{aligned}$$

for all $u \in L^\infty((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}); H^1(\Omega))$ and all $v \in L^\infty((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}); H^1(\Omega))$; and satisfying initial conditions of (2.1) et (2.2).

and a similar definition for $a_{\dagger} = +\infty$:

Definition 2.5: For $a_{\dagger} = +\infty$, (J, A) is a weak solution of (2.1)-(2.2) in $\left((0, T) \times (0, +\infty) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, \infty) \times \Omega\right)$ if for all $0 < \bar{a} < +\infty$, (J, A) is a weak solution of (2.1)-(2.2) in $\left((0, T) \times (0, \bar{a}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, \bar{a}) \times \Omega\right)$.

We have the following Theorem:

Theorem 2.6: *Suppose that assumption Hyp 2.1 to Hyp 2.3 are satisfied and that initial conditions (J_0, A_0) are continuous, nonnegative and L^∞ in $Q_{J,a}$ and $Q_{A,a}$. Then for all $T > 0$ problem (2.1)-(2.2) has a unique global weak solution (J, A) with nonnegative components defined in $\left((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega\right)$.*

Remark 2: We could also consider continuous μ_J and μ_A going to infinity when a is going to a_{\dagger} when $a_{\dagger} < +\infty$. It follows that densities go to 0 in a_{\dagger} ; see Naulin [21]. An additional truncation step is then required in the following proofs.

The proof goes through several steps: first we solve two auxiliary problems then we derive a fixed point method. The proof can be found in Section 5.1.

Under additional assumptions, we establish a global bound L^∞ for solutions of system (2.1)-(2.2). More precisely, we prove that we can estimate quantities $\|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega}$ and $\|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega}$ independently on t .

The additional assumption are:

HYP 2.7 Diffusion rates d_J and d_A are not dependent on chronological age a .

and, in order to consider death rates of logistic types:

HYP 2.8 For $Z = J, A$, we have an under bound of the form: there exists $\mu_0 > 0$, $\mu_1 > 0$ such that

$$\mu_0 + \mu_1 \xi \leq \mu_Z(\cdot, \cdot, \cdot, \xi).$$

Thus one has:

Theorem 2.9: *Suppose assumption Hyp 2.1 to Hyp 2.8 satisfied and $(J_0, A_0) \in C(\bar{\Omega})$ with nonnegative components. If (J, A) is solution of system (2.1)-(2.2), then there exists a positive constant $M_0 = M_0(J_0, A_0)$ independent on t such that:*

$$\max_{t>0} \{ \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega}, \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \} \leq M_0.$$

The proof is based on many estimates derive by iterations each depending on the others and is given in Section 5.2.

3. Epidemic model

We are now interested in the analysis of an epidemic model.

3.1. Modeling

Concerning the epidemic model for a single host population we shall consider a basic SI model with susceptible (**S**) and infective (**I**) classes. Newly infected individuals highly excrete the virus, and are very infectious, but chronically infected individuals excrete very few viruses and are less infectious; see Sauvage et al. [24]. Thus we will consider a continuous age structure with the age of infection $b \leq b_{\dagger}$ where the age of infection is the duration of the disease. Then we have 4 classes of population

- $J_s(t, a, x)$ represents susceptible (i.e. not yet infected) juveniles,
- $J_i(t, a, b, x)$ represents infected juveniles witch is infected since a time b
- $A_s(t, a, x)$ represents susceptible adults,
- and $A_i(t, a, b, x)$ represents adults infected since a time b

We assume the microparasite is benign in the host population: this means there is no additional mortality due to the parasite, fertility and maturation rates as well as diffusivities of infectives are identical to those of susceptibles. We use different incidence functions for direct transmission of the parasite from infected individual since differentes times b to susceptibles: a frequency dependent rate for the former and a density dependent one for the latter ; see Busenberg and Cooke [6], Diekmann and Heesterbeek [7] or Brauer and Castillo Chavez [4].

In our model we also consider that indirect transmission of the parasite through the environment is possible. We shall also need an equation to handle the evolution of the proportion (**G**) of the contaminated environment. The resulting compartmental model is depicted in Figure 3 ; see Wolf [31].

For direct propagation, newly infected individuals are more infective than chronically infected ones. Then the type of incidence change with the age of the infection (mass action type incidence is dominant for small values of b and proportionate mixing type incidence is dominant for high values of b). The incidence functions are given below (3.5).

Indirect transmission occurs by via the release of the virus from the feces, vomit, urine and other bodily fluids. Hence, infective individuals will contaminate the environment at a rate $\alpha(t, a, b, x)$ (α_J or α_A depending on the infected class) ; while susceptible individuals are infected by the contaminated environment at a rate $\gamma_J(t, a, x)$ for juveniles and $\gamma_A(t, a, x)$ for adults. $G(t, x)$ represents the proportion of contaminated environment. We consider that the environment eliminates viruses with time at a rate $\delta(t, x) > 0$. Let $\mathbb{I}(t)$ be the density of infected individuals, and $G(t) \geq 0$ be the percentage of contaminated environment ; for unstructured population, an equation for $G(t)$ has the form : $\partial_t G(t) = \alpha(t) \mathbb{I}(t) \cdot (1 - G(t)) - \delta(t) G(t)$; see Berthier et al. [3].

The resulting compartmental model is depicted in Figure 3.

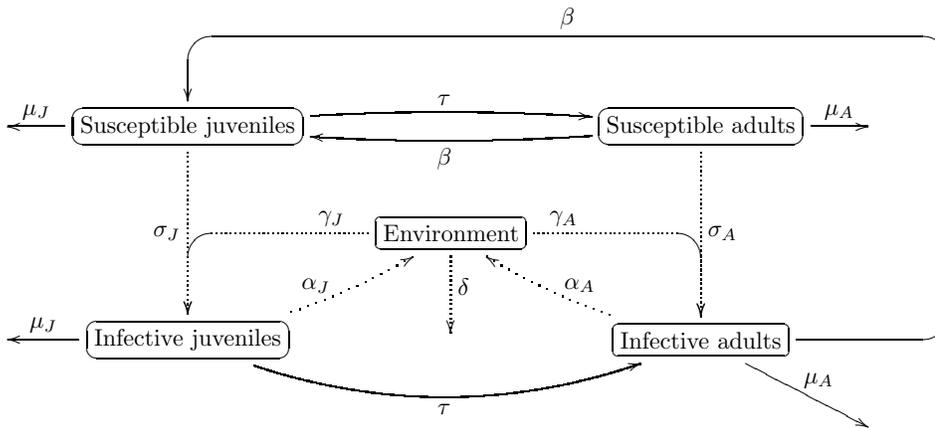


Figure 3. Epidemic model with continuous age of infection structure

The resulting mathematical model couples partial differential equations to an ordinary differential equations.

Let $U(t, a, b, x) = (J_s(t, a, x), J_i(t, a, b, x), A_s(t, a, x), A_i(t, a, b, x))$, the system corresponding to the epidemic model is

$$\begin{cases} \forall t > 0, \forall a \in (0, a_{\dagger}), \forall b \in (0, b_{\dagger}), \forall x \in \Omega, \\ (\partial_t + \partial_a + \partial_b)U - \text{div}(D(t, a, x) \cdot \nabla U) = (\Phi(U) + \Psi(U)), \end{cases} \quad (3.1)$$

with the ordinary differential equation

$$\partial_t G(t, x) = \left(\int_0^{a_{\dagger}} \int_0^{b_{\dagger}} \Upsilon(t, a, b, x) \cdot U(t, a, b, x) da db \right) \cdot (1 - G(t, x)) - \delta(t, x) \cdot G(t, x), \quad (3.2)$$

and considering the initial conditions:

$$\begin{cases} J_s(t, 0, x) = \int_{a_1}^{a_\dagger} \beta(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot A(t, a, x) da, \\ J_i(t, 0, b, x) = 0, \\ A_s(t, a, x) = A_i(t, a, b, x) = 0 \quad \text{for } a \leq a_1, \\ J_i(t, a, 0, x) = \sigma_J(t, a, x) J_s(t, a, x) + \gamma_J(t, a, x) \cdot G(t, x) \cdot J_s(t, a, x) \\ A_i(t, a, 0, x) = \sigma_A(t, a, x) A_s(t, a, x) + \gamma_A(t, a, x) \cdot G(t, x) \cdot A_s(t, a, x) \\ Z(0, a, x) = Z_0(a, x) \quad \text{for } Z = J_s, A_s, \\ Z(0, a, b, x) = Z_0(a, b, x) \quad \text{for } Z = J_i, A_i, \\ G(0, x) = G_0(x), \end{cases} \quad (3.3)$$

and Neumann boundary conditions: for $Z = J, A$,

$$\begin{cases} \forall t > 0, \forall a \in (0, a_\dagger), \forall b \in (0, b_\dagger) \forall x \in \partial\Omega, \\ d_Z(t, a, x) \nabla Z_s(t, a, x) \cdot \eta(x) = 0, \\ d_Z(t, a, x) \nabla Z_i(t, a, b, x) \cdot \eta(x) = 0, \end{cases} \quad (3.4)$$

The matrix of diffusion rates D and vectors $\Phi(U)$ for demography, $\Psi(U)$ for transmission rates in the host population (direct and indirect), and Υ representing the environment contamination by infected individuals are:

$$D(t, a, x) = \begin{pmatrix} d_J(t, a, x) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & d_J(t, a, x) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_A(t, a, x) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & d_A(t, a, x) \end{pmatrix},$$

$$\Upsilon(t, a, x) = \begin{pmatrix} 0 \\ \alpha_J^i(t, a, x) \\ 0 \\ \alpha_A^i(t, a, x) \end{pmatrix},$$

$$\Phi(U)(t, a, x) =$$

$$\begin{pmatrix} -\mu_J(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) - \tau(t, a, x, \mathbb{A}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) \\ -\mu_J(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot J_i(t, a, b, x) - \tau(t, a, b, x, \mathbb{A}(t, x)) \cdot J_i(t, a, b, x) \\ \tau(t, a, x, \mathbb{A}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) - \mu_A(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot A_s(t, a, x) \\ \tau(t, a, x, \mathbb{A}(t, x)) \cdot J_i(t, a, x) - \mu_A(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot A_i(t, a, b, x) \end{pmatrix},$$

$$\Psi(U)(t, a, x) =$$

$$\begin{pmatrix} -\sigma_J(t, a, x) \cdot J_s(t, a, x) - \gamma_J(t, a, x) \cdot G(t, x) \cdot J_s(t, a, x) \\ 0 \\ -\sigma_A(t, a, x) \cdot A_s(t, a, x) - \gamma_A(t, a, x) \cdot G(t, x) \cdot A_s(t, a, x) \\ 0 \end{pmatrix},$$

and, for $Z = J, A$:

$$\begin{aligned} \sigma_Z(t, a, x) &= \int_0^{b_\dagger} \int_0^{a_\dagger} \sigma_{j,Z}^{ma}(t, a, a', b, x) \cdot J_i(t, a', b, x) + \sigma_{a,Z}^{ma}(t, a, a', b, x) \cdot A_i(t, a', b, x) \\ &+ \frac{\sigma_{j,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) \cdot J_i(t, a', b, x)}{J(t, a', x)} + \frac{\sigma_{a,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) \cdot A_i(t, a', b, x)}{A(t, a', x)} da' db. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Finally, we set for:

$$\begin{aligned} Z(t, a, x) &= Z_s(t, a, x) + \int_0^{b_\dagger} Z_i(t, a, b, x) db \quad \text{for } Z = J, A \\ \mathbb{A}(t, x) &= \int_{a_1}^{a_\dagger} A(t, a, x) da, \quad \mathbb{J}(t, x) = \int_0^{a_\dagger} J(t, a, x) da, \\ \mathbb{P}(t, x) &= \mathbb{J}(t, x) + \mathbb{A}(t, x). \end{aligned}$$

Remark 1: Integrating in b the equation for J_i and adding the result with the equation for J_s in one hand and those for A_i and A_s , in the other hand, one gets system (2.1)-(2.2).

3.2. Assumptions

We suppose that initial conditions in $t = 0$ J_s^0 , J_i^0 , A_s^0 and A_i^0 are continuous, nonnegative and L^∞ . In addition to assumptions Hyp 2.1 to Hyp 2.3, concerning demographic and diffusion rates, we make the following 2 assumptions concerning transmission rates.

HYP 3.1

- for $Z = J, A$, let $\gamma_Z \in L^\infty(Q_Z)$ be nonnegative with:

$$0 \leq \gamma_Z(t, a, x) \leq \gamma_\infty \quad \forall t, a, x$$

- for $Z = J, A$ and $z = n, c$, let $\alpha_Z^z \in L^\infty(Q_Z)$ be nonnegative with:

$$0 \leq \alpha_Z^z(t, a, x) \leq \alpha_\infty \quad \forall t, a, x$$

- and for $Z = J, A$, $Z' = j, a$, and $z = pm, am$ let $\sigma_{Z,Z'}^z \in L^\infty(Q_Z)$ be nonnegative with:

$$0 \leq \sigma_{Z,Z'}^z(t, a, a', b, x) \leq \sigma_\infty \quad \forall t, a, a', b, x$$

HYP 3.2 Let $J_s^0(a, x) > 0$ in $(0, \underline{a}) \times \Omega$ and $A_s^0(a, x) > 0$ in $(a_1, a_1 + \underline{a}) \times \Omega$ with $\underline{a} > 0$.

This last assumption is useful to prove Lemma 5.17 which is used to treat the proportionate mixing part in the following.

In order to simplify the notations, we set:

$$\begin{aligned} \mathcal{H}_{J_s} &= L^2((0, a_\dagger) \times \Omega) & \mathcal{H}_{J_i} &= L^2((0, a_\dagger) \times (0, b_\dagger) \times \Omega) \\ \mathcal{H}_{A_s} &= L^2((a_1, a_\dagger) \times \Omega) & \mathcal{H}_{A_i} &= L^2((a_1, a_\dagger) \times (0, b_\dagger) \times \Omega) \end{aligned}$$

$$\mathcal{H}^2 = \mathcal{H}_{J_s} \times \mathcal{H}_{J_i} \times \mathcal{H}_{A_s} \times \mathcal{H}_{A_i}$$

and:

$$\begin{aligned} \|U(t)\|_{\mathcal{H}^2} &= \|J_s(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_s}} + \|J_i(t, \cdot, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_i}} \\ &\quad + \|A_s(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{A_s}} + \|A_i(t, \cdot, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{A_i}} \end{aligned}$$

And for $T > 0$:

$$\begin{aligned} \mathcal{H}^2(T) &= L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega) \times L^2((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times (0, b_{\dagger}) \times \Omega) \\ &\quad \times L^2((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega) \times L^2((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times (0, b_{\dagger}) \times \Omega) \end{aligned}$$

3.3. Mains results

As in the previous section, we prove existence and uniqueness of a global weak solutions for system (3.1)-(3.4). The notion of weak solution is defined in 2.4 and 2.5.

We have the Theorem:

Theorem 3.3: *Suppose assumptions Hyp 2.1 to Hyp 2.3, Hyp 3.1 and Hyp 3.2 are satisfied, and that initial conditions $(J_s^0, J_i^0, A_s^0, A_i^0, G(0))$ are continuous, nonnegative and L^∞ in $Q_{J,a}$ and $Q_{A,a}$. Then for all $T > 0$ problem (3.1)-(3.4) has a unique global weak solution (J_s, J_i, A_s, A_i, G) with nonnegative components, with $0 \leq G(t, x) \leq 1$ and defined in $\left((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times (0, b_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times (a_1, a_{\dagger}) \times (0, b_{\dagger}) \times \Omega\right) \times \left((0, T) \times \Omega\right)$.*

The proof is similar to those of Theorem 2.6. Details for the points that make it more complicated are given in Section 5.3.

As for the JA demographic model, assuming assumption Hyp 2.7 is satisfied, it follows:

Theorem 3.4: *Suppose assumptions Hyp 2.1 to Hyp 2.8, Hyp 3.1 and Hyp 3.2 are satisfied. If $(U, G) = (J_s, J_i, A_s, A_i, G)$ is solution of system (3.1)-(3.4) with $U_0 \in C(\bar{\Omega})$ nonnegative and $0 \leq G_0 \leq 1$, $G_0 \in C(\bar{\Omega})$, then there exists a positive constant $M_0 = M_0(U_0, G_0)$ independent on t such that:*

$$\max_{t>0} \{ \|J(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega}, \|A(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \} \leq M_0.$$

Proof: We have seen that $\forall x \in \Omega, \forall t > 0, 0 \leq G(t, x) \leq 1$. Furthermore, it is easy to check that \mathbb{R}_+^7 is invariant by system (3.1)-(3.4).

Thus, integrating on b the equation for J_i and adding the equation of J_s , but also those for A_i and A_s , one gets equations (2.1)-(2.2). One can conclude using Theorem 2.9. \square

4. Model with transmission to humans

Let us now consider the situation where the parasite is indirectly transmitted through the environment from the previous host population, a reservoir, to a second host population spatially distributed in a neighboring spatial domain (Ω_H) with $\Omega \cap \Omega_H \neq \emptyset$. Assuming different times scales between these two host populations, neither age structure nor demography are considered in the second one. We use a basic spatially structured SIR epidemic model for the second population with an additional mortality rate.

4.1. Modeling

We extend the previous model by taking into account transmission to humans. We consider that this transmission is only due to the contamination of humans by the infected environment. Humans do not contaminate environment, and there is no transmission from human to human; see Sauvage [22]. The model used here is inspired by works of Sauvage [22] and Fitzgibbon et al. [12]. We consider three classes of human population : H_s represents susceptible individuals, H_i represents the infected (but not infectious) individuals and H_r represents recovered individuals, that we will consider as immune. Let γ_H be the contamination rate by the environment, λ be the rate at which Infected individuals become recovered and ε be the survival rate of the disease (it can be lethal for humans). Considering the smallness of times for bank voles demography, transmission and incubation of the virus, we do not take into account demography for humans.

It is also useless to introduce an age structure for humans ; only a space structure is considered in our model. Thus the system is composed by equations (3.1)-(3.4) with the additional equations for humans: for $t > 0$ and $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} \partial_t H_s(t, x) - \operatorname{div}(d_{H,s}(t, x) \cdot \nabla H_s(t, x)) = -\gamma_H(t, x) G(t, x) H_s(t, x), \\ H_s(0, x) = H_s^0(x), \\ (d_{H,s}(t, x) \cdot \nabla H_s(t, x)) \cdot \eta(x) = 0 \quad \text{for } t > 0, \quad x \in \partial\Omega, \end{cases} \quad (4.1)$$

$$\begin{cases} \partial_t H_i(t, x) - \operatorname{div}(d_{H,i}(t, x) \cdot \nabla H_i(t, x)) = \gamma_H(t, x) G(t, x) H_s(t, x) - \lambda H_i(t, x), \\ H_i(0, x) = H_i^0(x), \\ (d_{H,i}(t, x) \cdot \nabla H_i(t, x)) \cdot \eta(x) = 0 \quad \text{for } t > 0, \quad x \in \partial\Omega, \end{cases} \quad (4.2)$$

$$\begin{cases} \partial_t H_r(t, x) - \operatorname{div}(d_{H,r}(t, x) \cdot \nabla H_r(t, x)) = \varepsilon \lambda H_i(t, x), \\ H_r(0, x) = H_r^0(x), \\ (d_{H,r}(t, x) \cdot \nabla H_r(t, x)) \cdot \eta(x) = 0 \quad \text{for } t > 0, \quad x \in \partial\Omega. \end{cases} \quad (4.3)$$

We consider the following assumption:

HYP 4.1

- Let $\lambda > 0$ and $0 < \varepsilon < 1$,
- Let $\gamma_H \in L^\infty((0, +\infty) \times \Omega)$ be nonnegative,
- and for $x \in \Omega$, let $0 < \underline{d} \leq d_H(t, a, x) \leq \bar{d} < +\infty$.

Differences with the previous epidemic model comes only from the additional equations for humans. However, human population is only influenced by the equation for contaminated environment and does not influence equations for the host population neither those for contaminated environment. Thus results obtained in the previous section are still true and we can study system (4.1)-(4.3) with the minimal assumption that $G \in L^\infty((0, T) \times \Omega)$ for all T .

We have the following result; see Fitzgibbon et al. [12]:

Theorem 4.2: *Suppose initial conditions (H_s^0, H_i^0, H_r^0) are nonnegative and continuous on Ω . Then there exists a unique global classical solution of system (4.1)-(4.3) with nonnegative components and uniformly bounded on $(0, +\infty) \times \Omega$. Furthermore one has:*

$$\begin{aligned} \|H_s(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} &\leq \|H_s^0\|_{\infty, \Omega}, \\ \|H_i(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} + \|H_r(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} &\leq C(\|H_s^0\|_{\infty, \Omega}, \|H_i^0\|_{\infty, \Omega}, \|H_r^0\|_{\infty, \Omega}). \end{aligned}$$

Proof: Local existence comes from Banach fixed point Theorem. Global existence is granted by a priori estimates and regularity results in Ladyzhenskaya et al. [18]. For the system considered here, this a priori estimates come from the maximum principle and the fact that $0 \leq G(t, x) \leq 1$ applied to the three equations for H_s, H_i and H_r ; it follows inequalities in (4.2); see Fitzgibbon et al. [10] [11] [12]. \square

Remark 1: Integrating the three equations (4.1)-(4.3) in space and adding them, one gets:

$$H'(t) = \int_{\Omega} (H'_s + H'_i + H'_r)(t, x) \, dx = -(1 - \varepsilon)\lambda \cdot \int_{\Omega} H_i(t, x) \, dx \leq 0,$$

thus the global Human population is logically nonincreasing. This come from the fact that there is no demographic supply in our model, but only mortality for infected individuals due to the virus.

5. Proofs

5.1. Proof of Theorem 2.6

First we will study two auxiliary problems, that will be useful in the general case.

5.1.1. First auxiliary problem

We consider the following system:

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u - \operatorname{div}(d(t, a, x) \cdot \nabla u) + \mu(t, a, x) \cdot u = f(t, a, x) & \text{in } Q_J, \\ u(t, 0, x) = b(t, x) & \text{in } Q_{J,t}, \\ u(0, a, x) = u_0(a, x) & \text{in } Q_{J,a}, \\ (d(t, a, x) \cdot \nabla u(t, a, x)) \cdot \eta(x) = 0 & \text{in } Q_{J,\partial}, \end{cases} \quad (5.1)$$

and we suppose that:

HYP 5.1

- $u_0 \in L^2((0, a_+) \times \Omega)$ and u_0 is nonnegative,
- $\mu \in L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega)$ and μ is nonnegative,
- $b \in L^\infty((0, T) \times \Omega)$ and b is nonnegative,
- $f \in L^2((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega) \cap L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega)$, with $f(t, a, x) \geq 0$,
- d satisfies the assumption Hyp 2.3.

Then we have the proposition:

Proposition 5.2: *Suppose assumption Hyp 5.1 is satisfied. Then problem (5.1) has a unique solution u in $(0, T) \times (0, a_+) \times \Omega$ nonnegative and satisfying:*

$$u \in L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_+); H^1(\Omega)),$$

$$(\partial_t + \partial_a)u \in L^2((0, T) \times (0, a_+); (H^1(\Omega))'),$$

weak solution of (5.1), i.e. satisfying:

$$\int_{(0,T) \times (0,a_+)} \langle (\partial_t + \partial_a)u, v \rangle \, dadt + \int_{(0,T) \times (0,a_+) \times \Omega} (d\nabla u \cdot \nabla v + \mu uv) \, dxdadt$$

$$= \int_{(0,T) \times (0,a_+) \times \Omega} f(t, a, x)v \, dxdadt$$

for all $v \in L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_+); H^1(\Omega))$; and satisfying initial conditions of (5.1).

Proof: A proof is based on the Galerkin method using a convenient regular basis of $H^1(\Omega)$ and tools of Garroni and Langlais [13].

We can also use the characteristics method and classical results for hyperbolic problems (see for example Smoller [25]). We treat here the case $a_+ < +\infty$, but the case $a_+ = +\infty$ can be treated in similar ways.

We begin by considering $0 < t < a$. Let $0 < a_0 < a_+$, $c \in (0, a_+ - a_0)$, and we set $t = c$, $a = a_0 + c$ and $w(c, x) = u(c, a_0 + c, x)$. Then w is solution of the following linear parabolic problem: for $c \in (0, a_+ - a_0)$ and $x \in \Omega$,

$$\begin{cases} \partial_c w - \operatorname{div}(d(c, a_0 + c, x) \cdot \nabla w) + \mu(c, a_0 + c, x) \cdot w = f(c, a_0 + c, x), \\ w(0, x) = u_0(a_0, x), \\ (d(c, a_0 + c, x) \cdot \nabla w(c, x)) \cdot \eta(x) = 0. \end{cases}$$

Classical theory for linear parabolic problems gives existence, uniqueness and nonnegativity of u under the characteristic $t = a$.

When $0 < a < t$, we consider $t_0 > 0$ and $c \in (0, a_+)$ and we set $a = c$, $t = t_0 + c$ and $w(c, x) = u(t_0 + c, c, x)$. Then w is solution of the following linear parabolic problem: for $c \in (0, a_+)$ and $x \in \Omega$:

$$\begin{cases} \partial_c w - \operatorname{div}(d(t_0 + c, c, x) \cdot \nabla w) + \mu(t_0 + c, c, x) \cdot w = f(t_0 + c, c, x), \\ w(0, x) = b(t_0, x), \\ (d(t_0 + c, c, x) \cdot \nabla w(c, x)) \cdot \eta(x) = 0. \end{cases}$$

Classical theory for linear parabolic problems gives existence, uniqueness and nonnegativity of u over the characteristic $t = a$. \square

There exists for parabolic equations a comparison theorem, from which we can get from the previous proof the following corollary:

Corollary 5.3: *If $f_1 \geq f_2 \geq 0$ in Q_J , $u_{01} \geq u_{02} \geq 0$ in $Q_{J,a}$, $b_1 \geq b_2 \geq 0$ in Q_J and $0 \leq \mu_1 \leq \mu_2$ in Q_J then corresponding solutions of system (5.1) satisfies $u_1 \geq u_2 \geq 0$ in Q_J .*

We now establish a boundedness result for solution of system (5.1):

Proposition 5.4: *Suppose that assumption Hyp 5.1 is satisfied for all $T > 0$. Then:*

If $a_{\dagger} < +\infty$, for all $T > 0$ there exists a constant $M_0(T) > 0$ depending on \underline{d} , $\|u_0\|_{\infty, (0, a_{\dagger}) \times \Omega}$, $\|b\|_{\infty, (0, T) \times \Omega}$, $\|f\|_{\infty, (0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega}$ such that u solution of (5.1) satisfies:

$$\|u(t, \cdot, \cdot)\|_{\infty, (0, a_{\dagger}) \times \Omega} \leq M_0(T), \quad 0 < t < T.$$

If $a_{\dagger} = +\infty$, for all $T > 0$ and all $\bar{a} > 0$, there exists a constant $M_0(T, \bar{a}) > 0$ depending on \underline{d} , $\|u_0\|_{\infty, (0, +\infty) \times \Omega}$, $\|b\|_{\infty, (0, T) \times \Omega}$, $\|f\|_{\infty, (0, T) \times (0, +\infty) \times \Omega}$ such that u solution of (5.1) satisfies:

$$\|u(t, \cdot, \cdot)\|_{\infty, (0, \bar{a}) \times \Omega} \leq M_0(T, \bar{a}), \quad 0 < t < T, \quad 0 < \bar{a} < +\infty.$$

Proof: We only deal with the case $a_{\dagger} < +\infty$. We yet know that $u \geq 0$ and using Corollary 5.3 it is sufficient to consider the case of $\mu(t, a, x) = 0$. We use the characteristics method and the results in Alikakos [1] and Ladyszenskaya et al. [18].

We first consider $0 < t < a$. We use the notations in the proof of Proposition 5.2 to get $w(c, x)$ solution for $c \in (0, a_{\dagger} - a_0)$ and $x \in \Omega$ of:

$$\begin{cases} \partial_c w - \operatorname{div}(d(c, a_0 + c, x) \cdot \nabla w) = f(c, a_0 + c, x), \\ w(0, x) = u_0(a_0, x), \\ (d(c, a_0 + c, x) \cdot \nabla w(c, x)) \cdot \eta(x) = 0. \end{cases}$$

If $f \equiv 0$, integrating on $(0, c) \times \Omega$ one gets:

$$\|w(c, \cdot)\|_{1, \Omega} \leq \|u_0(a_0, \cdot)\|_{1, \Omega}.$$

A similar result than those in Alikakos [1] or the maximum principle gives the existence of $M_1(T) > 0$ depending on \underline{d} , $\|u_0\|_{\infty, (0, a_{\dagger}) \times \Omega}$ such that:

$$\|w(c, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \leq M_1(T) < +\infty \quad 0 < c < a_{\dagger} - a_0, \quad 0 < a_0 < a_{\dagger}.$$

If $f \neq 0$, one has to use a result of Ladyzhenskaya et al. [18] to get the existence of M_1 depending this time also on $\|f\|_{\infty, (0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega}$ such that $\|w(c, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \leq M_1 < +\infty$.

For $0 < a < t$, similar arguments gives the existence of $M_2(T) > 0$ or M_2 such that $\|w(c, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \leq M_1 < +\infty$. \square

5.1.2. *Second auxiliary problem*

We are interested in solutions (J^*, A^*) of the following problem:

$$\begin{cases} \partial_t J^*(t, a) + \partial_a J^*(t, a) = 0 & \text{in } (0, T) \times (0, a_\dagger), \\ J^*(t, 0) = \int_{a_1}^{a_\dagger} \beta_\infty A^*(t, a) da & \text{for } t \in (0, T), \\ J^*(0, a) = \|J_0\|_{\infty, \Omega} & \text{for } a \in (0, a_\dagger), \end{cases} \quad (5.2)$$

$$\begin{cases} \partial_t A^*(t, a) + \partial_a A^*(t, a) = \tau_\infty J^*(t, a) & \text{in } (0, T) \times (a_1, a_\dagger), \\ A^*(t, a_1) = 0 & \text{for } t \in (0, T), \\ A^*(0, a) = \|A_0\|_{\infty, \Omega} & \text{for } a \in (a_1, a_\dagger). \end{cases} \quad (5.3)$$

Proposition 5.5: *For all $T > 0$, for all $0 < A < a_\dagger$, system (5.2)-(5.3) has a unique solution $(J^*, A^*) \in L^\infty((0, T) \times (0, A)) \times L^\infty((0, T) \times (a_1, A))$ with nonnegative components. Furthermore, if $P^* = J^* + A^*$, the following estimate is satisfied:*

$$\int_0^{a_\dagger} P^*(t, a) da \leq \left(\int_0^{a_\dagger} P_0(a) da \right) \cdot e^{(\beta_\infty + \tau_\infty)t}. \quad (5.4)$$

Proof: Existence and uniqueness in L^∞ is a consequence of a similar result in a more complicated case; see Wolf [30].

Furthermore, adding the two systems, one has:

$$\begin{cases} \partial_t P^*(t, a) + \partial_a P^*(t, a) \leq \tau_\infty P^*(t, a), \\ P^*(t, 0) \leq \int_{a_1}^{a_\dagger} \beta_\infty P^*(t, a) da, \\ P^*(0, a) = \|P_0\|_{\infty, \Omega}, \end{cases}$$

and integrating the first equation in age from 0 toward a_\dagger , and using Gronwall lemma, it follows estimate (5.4). \square

5.1.3. *End of proof of Theorem 2.6*

We only deal with the case $a_\dagger < +\infty$, the case $a_\dagger = +\infty$ can be treated similarly by truncation.

Let (J^*, A^*) be the solution of (5.2)-(5.3).

Let also \mathcal{K} be the closed convex set defined by:

$$\begin{aligned} \mathcal{K} = \{ (J, A) \in L^2((0, T) \times (0, a_\dagger) \times \Omega) \times L^2((0, T) \times (a_1, a_\dagger) \times \Omega), \\ 0 \leq J(t, a, x) \leq J^*(t, a) \text{ in } (0, T) \times (0, a_\dagger) \times \Omega, \\ \text{and } 0 \leq A(t, a, x) \leq A^*(t, a) \text{ in } (0, T) \times (a_1, a_\dagger) \times \Omega \}. \end{aligned}$$

At least, let $\Phi : \mathcal{K} \rightarrow \mathcal{K}$ defined by $\Phi(\tilde{J}, \tilde{A}) = (J, A)$ where J, A is solution of the

linear problem:

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t J + \partial_a J - \operatorname{div}(d_J(t, a, x) \cdot \nabla J) + \mu_J(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot J \\ \quad + \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J = 0 \quad \text{in } Q_J, \\ J(t, 0, x) = \int_{a_1}^{a_+} \beta(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot \tilde{A}(t, a, x) da \quad \text{in } Q_{J,t}, \\ J(0, a, x) = J_0(a, x) \quad \text{in } Q_{J,a}, \\ (d_J(t, a, x) \cdot \nabla J(t, a, x)) \cdot \eta(x) = 0 \quad \text{in } Q_{J,\partial}, \end{array} \right. \quad (5.5)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t A + \partial_a A - \operatorname{div}(d_A(t, a, x) \cdot \nabla A) + \mu_A(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot A \\ \quad - \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J = 0 \quad \text{in } Q_A, \\ A(t, a_1, x) = 0 \quad \text{in } Q_{A,t}, \\ A(0, a, x) = A_0(a, x) \quad \text{in } Q_{A,a}, \\ (d_A(t, a, x) \cdot \nabla A(t, a, x)) \cdot \eta(x) = 0 \quad \text{in } Q_{A,\partial}. \end{array} \right. \quad (5.6)$$

Proposition 5.2 insures the existence of (J, A) .

Comparing J to the solution of (5.1) with $\mu = 0$, $f = 0$ and $b(t, x) = \int_{a_1}^{a_+} \beta_\infty A^*(t, a) da$ and using Corollary 5.3, one has

$$0 \leq J(t, a, x) \leq J^*(t, a) \quad \text{for } t \in (0, T), a \in (0, a_+), x \in \Omega. \quad (5.7)$$

Similarly comparing A to the solution of (5.1) with $\mu = 0$, $f = \tau_\infty J^*(t, a)$ and $b(t, x) = \int_{a_1}^{a_+} \beta_\infty A^*(t, a) da$ and using Corollary 5.3, one gets

$$0 \leq A(t, a, x) \leq A^*(t, a) \quad \text{for } t \in (0, T), a \in (0, a_+), x \in \Omega. \quad (5.8)$$

This way $\Phi : \mathcal{K} \rightarrow \mathcal{K}$ is well defined.

It remains to prove that Φ is a strict contraction to have the existence of fixed point, and then to show that this fixed point is a weak solution.

Thus we consider $(J_1, A_1) = \Phi(\tilde{J}_1, \tilde{A}_1)$ and $(J_2, A_2) = \Phi(\tilde{J}_2, \tilde{A}_2)$. The following lemma holds:

Lemma 5.6: *There exist two constants k_1 and k_2 depending on $\underline{d}, \beta_\infty, a_+, K_\beta, K_\tau, K_Z$ and $\|Z^*\|_{\infty, (0, T) \times (0, a_+)}$, for $Z^* = J^*, A^*$ such that for $t \in (0, T)$, one has:*

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (\|(J_1 - J_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (0, a_+) \times \Omega} + \|(A_1 - A_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (a_1, a_+) \times \Omega}) \leq \\ k_1 (\|(J_1 - J_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (0, a_+) \times \Omega} + \|(A_1 - A_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (a_1, a_+) \times \Omega}) \\ + k_2 (\|(\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (0, a_+) \times \Omega} + \|(\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (a_1, a_+) \times \Omega}). \end{aligned} \quad (5.9)$$

Proof: $k_i, i \geq 3$ will be constants with the same property as k_1 and k_2 . We begin

by estimate the equation corresponding to $J_1 - J_2$, that we multiplied by $J_1 - J_2$. one gets:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}(\partial_t + \partial_a)(J_1 - J_2)^2 - \operatorname{div}(d_J \nabla(J_1 - J_2))(J_1 - J_2) + (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1)J_1 - \mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_2)J_2)(J_1 - J_2) \\ + (\tau(\tilde{A}_1)J_1 - \tau(\tilde{A}_2)J_2)(J_1 - J_2) = 0 \end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}(\partial_t + \partial_a)(J_1 - J_2)^2 - \operatorname{div}(d_J \nabla(J_1 - J_2))(J_1 - J_2) + (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) + \tau(\tilde{A}_1))(J_1 - J_2)^2 \\ = -J_2(J_1 - J_2)((\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_2)) + (\tau(\tilde{A}_1) - \tau(\tilde{A}_2))). \end{aligned}$$

By integrating on Ω , it follows:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}(\partial_t + \partial_a) \int_{\Omega} (J_1 - J_2)^2 dx + \int_{\Omega} d_J |\nabla(J_1 - J_2)|^2 dx + \int_{\Omega} (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) + \tau(\tilde{A}_1))(J_1 - J_2)^2 dx \\ = - \int_{\Omega} J_2(J_1 - J_2)((\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_2)) + (\tau(\tilde{A}_1) - \tau(\tilde{A}_2))) dx, \end{aligned}$$

thus as $0 \leq J_2 \leq J^*$, $J^* \in L^\infty((0, T) \times (0, a_+))$ and using assumption Hyp 2.1- Hyp 2.3 and boundedness (5.7), one has:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}(\partial_t + \partial_a) \int_{\Omega} (J_1 - J_2)^2 dx + \underline{d} \int_{\Omega} |\nabla(J_1 - J_2)|^2 dx \leq \\ k_3 \int_{\Omega} |J_1 - J_2| \cdot |\tilde{\mathbb{P}}_1 - \tilde{\mathbb{P}}_2| dx + k_4 \int_{\Omega} |J_1 - J_2| \cdot |\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2| dx. \end{aligned}$$

Integrating in a on $(0, a_+)$, one gets:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}(\partial_t + \partial_a) \| (J_1 - J_2)(t, \cdot, \cdot) \|_{2, (0, a_+) \times \Omega} + \underline{d} \| \nabla(J_1 - J_2)(t, \cdot, \cdot) \|_{2, (0, a_+) \times \Omega} \\ \leq I_1(t) + I_2(t) + I_3(t), \quad (5.10) \end{aligned}$$

with:

$$\begin{aligned} I_1(t) &= k_3 \int_{(0, a_+) \times \Omega} |J_1 - J_2| \cdot |\tilde{\mathbb{P}}_1 - \tilde{\mathbb{P}}_2| dx da \\ &= k_3 \int_{(0, a_+) \times \Omega} |J_1 - J_2| \cdot \left| \int_0^{a_+} (\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2) da + \int_{a_1}^{a_+} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2) da \right| dx da \\ &\leq k_3 \int_{(0, a_+) \times \Omega} |J_1 - J_2| \cdot \left(\int_0^{a_+} |\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2| da + \int_{a_1}^{a_+} |\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2| da \right) dx da \\ &\leq k_3 \int_{\Omega} \left(\int_0^{a_+} |J_1 - J_2| da \right) \cdot \left(\int_0^{a_+} |\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2| da \right) dx \\ &\quad + k_3 \int_{\Omega} \left(\int_0^{a_+} |J_1 - J_2| da \right) \cdot \left(\int_{a_1}^{a_+} |\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2| da \right) dx. \end{aligned}$$

Moreover, Holder's inequality for a function f implies that

$$\int_0^{a_+} f da \leq \sqrt{a_+} \left(\int_0^{a_+} f^2 da \right)^{1/2},$$

so using also Cauchy-Schwarz inequality, one has:

$$0 \leq I_1(t) \leq k_3 a_+ \left(\int_{(0, a_+) \times \Omega} (J_1 - J_2)^2 dadx + \frac{1}{2} \int_{(0, a_+) \times \Omega} (\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)^2 dadx + \frac{1}{2} \int_{(a_1, a_+) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dadx \right). \quad (5.11)$$

Also:

$$I_2(t) = k_4 \int_{(0, a_+) \times \Omega} |J_1 - J_2| \cdot |\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2| dx da.$$

It follows, as for I_1 :

$$0 \leq I_2(t) \leq \frac{k_4 a_+}{2} \left(\int_{(0, a_+) \times \Omega} (J_1 - J_2)^2 dadx + \int_{(a_1, a_+) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dadx \right). \quad (5.12)$$

Finally:

$$\begin{aligned} I_3(t) &= \frac{1}{2} \int_{\Omega} \left(\int_{(a_1, a_+) \times \Omega} (\beta(\tilde{\mathbb{P}}_1) \tilde{A}_1 - \beta(\tilde{\mathbb{P}}_2) \tilde{A}_2) da \right)^2 dx \\ &= \frac{1}{2} \int_{\Omega} \left(\int_{a_1}^{a_+} (\beta(\tilde{\mathbb{P}}_1)(\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2) + \tilde{A}_2(\beta(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \beta(\tilde{\mathbb{P}}_2))) da \right)^2 dx, \end{aligned}$$

this way:

$$\begin{aligned} I_3(t) &\leq \int_{\Omega} \left(\int_{a_1}^{a_+} \beta(\tilde{\mathbb{P}}_1)(\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2) da \right)^2 + \left(\int_{a_1}^{a_+} \tilde{A}_2(\beta(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \beta(\tilde{\mathbb{P}}_2)) da \right)^2 dx \\ &\leq \beta_{\infty}^2 \int_{\Omega} \left(\int_{a_1}^{a_+} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2) da \right)^2 dx + k_5 \int_{\Omega} \left(\int_{a_1}^{a_+} (\beta(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \beta(\tilde{\mathbb{P}}_2)) da \right)^2 dx \\ &\leq \beta_{\infty}^2 a_+ \int_{(a_1, a_+) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dx da + k_5 K \beta a_+^2 \int_{\Omega} |\tilde{\mathbb{P}}_1 - \tilde{\mathbb{P}}_2| dx, \end{aligned}$$

and one gets:

$$0 \leq I_3(t) \leq k_6 \int_{(0, a_+) \times \Omega} (\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)^2 dadx + k_7 \int_{(a_1, a_+) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dadx. \quad (5.13)$$

Working similarly on the equation in A , one gets:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} (\partial_t + \partial_a) \| (A_1 - A_2)(t, \cdot, \cdot) \|_{2, (a_1, a_+) \times \Omega} + \underline{d} \| \nabla (A_1 - A_2)(t, \cdot, \cdot) \|_{2, (a_1, a_+) \times \Omega} \\ \leq I_4(t) + I_5(t) + 0, \quad (5.14) \end{aligned}$$

with:

$$\begin{aligned}
 I_4(t) &= k_8 \int_{(a_1, a_\dagger) \times \Omega} |A_1 - A_2| \cdot |\tilde{\mathbb{P}}_1 - \tilde{\mathbb{P}}_2| dx da \\
 &\leq k_8 a_\dagger \left(\int_{(0, a_\dagger) \times \Omega} (A_1 - A_2)^2 dadx + \right. \\
 &\quad \left. \frac{1}{2} \int_{(0, a_\dagger) \times \Omega} (\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)^2 dadx + \frac{1}{2} \int_{(a_1, a_\dagger) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dadx \right), \quad (5.15)
 \end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned}
 I_5(t) &= k_9 \int_{(a_1, a_\dagger) \times \Omega} |J_1 - J_2| \cdot |\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2| dx da \\
 &\leq \frac{k_9 a_\dagger}{2} \left(\int_{(0, a_\dagger) \times \Omega} (J_1 - J_2)^2 dadx + \int_{(a_1, a_\dagger) \times \Omega} (\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)^2 dadx \right). \quad (5.16)
 \end{aligned}$$

Substituting inequalities (5.11), (5.12) and (5.13) in (5.10) and (5.15) and (5.16) in (5.14), one completes the proof of Lemma 5.6. \square

We can deduce from lemma 5.6 the:

Lemma 5.7: *The mapping Φ is a strict contraction on $L^2((0, \tau^*) \times (0, a_\dagger) \times \Omega) \times L^2((0, \tau^*) \times (a_1, a_\dagger) \times \Omega)$ with τ^* small enough, i.e. there exists $\rho(\tau^*) < 1$ such that:*

$$\begin{aligned}
 &(\|(J_1 - J_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (0, a_\dagger) \times \Omega} + \|(A_1 - A_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (a_1, a_\dagger) \times \Omega}) \leq \\
 &\rho(\tau^*) (\|(\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (0, a_\dagger) \times \Omega} + \|(\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)(t, \cdot, \cdot)\|_{2, (a_1, a_\dagger) \times \Omega}). \quad (5.17)
 \end{aligned}$$

Proof: First, note that if $y(t)$ is solution of system:

$$\begin{cases} y'(t) \leq k_1 y(t) + k_2 z(t), \\ y(0) = 0, \end{cases}$$

with $k_1, k_2 \geq 0$, then:

$$0 \leq y(t) \leq k_2 \int_0^t e^{k_1(t-s)} z(s) ds,$$

so when $t \rightarrow z(t)$ is nondecreasing:

$$0 \leq y(t) \leq k_2 \left(\int_0^t e^{k_1(t-s)} ds \right) z(t) \leq \frac{k_2}{k_1} (e^{k_1 t} - 1) z(t).$$

Using (5.9) to use this with:

$$y(t) = \|(J_1 - J_2)\|_{2, (0, a_\dagger) \times (0, t) \times \Omega} + \|(A_1 - A_2)\|_{2, (a_1, a_\dagger) \times (0, t) \times \Omega},$$

$$z(t) = \|(\tilde{J}_1 - \tilde{J}_2)\|_{2, (0, a_\dagger) \times (0, t) \times \Omega} + \|(\tilde{A}_1 - \tilde{A}_2)\|_{2, (a_1, a_\dagger) \times (0, t) \times \Omega},$$

it follows (5.17) with $\rho(t) = \frac{k_2}{k_1} (e^{k_1 t} - 1)$, smaller than 1 for t small enough. \square

As Φ is a strict contraction on a Banach space, there exists a unique fixed point $(\widehat{J}, \widehat{A}) \in L^2((0, a_+) \times (0, \tau^*) \times \Omega) \times L^2((a_1, a_+) \times (0, \tau^*) \times \Omega)$ such that $\Phi(\widehat{J}, \widehat{A}) = (\widehat{J}, \widehat{A})$. Furthermore, one has from (5.7)

$$\text{For } Z = J, A, \quad 0 \leq \widehat{Z}(t, a, x) \leq Z^*(t, a).$$

Otherwise, by dominated convergence one checks that if (J_n, A_n) tends toward (J, A) in \mathcal{K} then $(\mathbb{J}_n, \mathbb{A}_n)$ tends toward (\mathbb{J}, \mathbb{A}) in $(L^1((0, T) \times \Omega))^2$. Thus, using dominated convergence, continuity of τ, β, μ_J and μ_A in the last variable and strong convergence in L^2 it follows that $(\widehat{J}, \widehat{A})$ is a weak solution of (2.1)-(2.2) (see for example Naulin [21] for details in a similar case). Then we can make again the same work to get the result on $(0, T)$. \square

5.2. Proof of Theorem 2.9

First, in order to justify calculations below, we need the following Corollary of Proposition 5.2 for regularity of \mathbb{J} and \mathbb{A} :

Corollary 5.8: *Suppose assumption Hyp 2.1 to Hyp 2.3 and Hyp 2.7 are satisfied. The the unique nonnegative weak solution u in $(0, T) \times (0, a_+) \times \Omega$ of problem (5.1) satisfies:*

$$\int_0^{a_+} u(t, a, x) da \in L^2(0, T; H^1(\Omega)).$$

Proof: We return to the proof of Proposition 5.2, if the diffusion rate d does not depend on the variable $a \in (0, a_+)$ (Assumption 2.7) one can guarantee regularity on $\int_0^{a_+} u(t, a, x) da$.

So as to get this, we work with the approximate solutions given by Galerkins method which have sufficient regularity: $\int_0^{a_+} u_l(t, a, x) da \in L^2(0, T; H^1(\Omega))$.

Taking $v_l = \int_0^{a_+} u_l(t, a, x) da$ in the weak formulation, one has:

$$\int_{(0, T) \times \Omega} d(t, x) |\nabla \int_0^{a_+} u_l(t, a, x) da|^2 dt dx \leq C,$$

where C depends on b, u_0 and f , and one gets the result by assumption Hyp 2.3. \square

Integrating equation (2.1) in a from 0 toward a_+ , i.e. using $u = 1$ as a test function, one has:

$$\begin{aligned} \partial_t \mathbb{J} + J(t, a_+, x) - \text{div}(d_J(t, x) \cdot \nabla \mathbb{J}) + \int_0^{a_+} \mu_J(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot J da \\ + \int_0^{a_+} \tau(t, a, x, \mathbb{A}(t, x)) \cdot J da = \int_0^{a_+} \beta(t, a, x, \mathbb{P}(t, x)) \cdot A(t, a, x) da, \end{aligned}$$

thus one gets a first partial differential inequality for \mathbb{J} :

$$\partial_t \mathbb{J}(t, x) - \operatorname{div}(d_J(t, x) \cdot \nabla \mathbb{J}(t, x)) + (\mu_0 + \mu_1 \mathbb{P}(t, x)) \cdot \mathbb{J}(t, x) \leq \beta_\infty \mathbb{A}. \quad (5.18)$$

Similarly, one has a second partial differential inequality for \mathbb{A} :

$$\partial_t \mathbb{A}(t, x) - \operatorname{div}(d_A(t, x) \cdot \nabla \mathbb{A}(t, x)) + (\mu_0 + \mu_1 \mathbb{P}(t, x)) \cdot \mathbb{A}(t, x) \leq \tau_\infty \mathbb{J}.$$

Our goal is to prove the existence of a constant $M_0 > 0$, independent on t such that:

$$\max_{t>0} \{ \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega}, \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{\infty, \Omega} \} \leq M_0.$$

In order to do this, we adapt a work of Fitzgibbon et al. [10]. First, we establish the following lemma:

Lemma 5.9: *If $\mathbb{J}(t, x)$, $\mathbb{A}(t, x)$ are classical nonnegative solutions of (5.18)-(5.2) in $[0, +\infty] \times \Omega$, then noting $b_\infty = \max(\beta_\infty, \tau_\infty)$:*

$$\|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} \leq \max(\|\mathbb{P}_0\|_{1, \Omega}, ((b_\infty - \mu_0)/\mu_1)|\Omega|) = C_1. \quad (5.19)$$

Furthermore

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} \leq (\beta_\infty/\mu_1)|\Omega|. \quad (5.20)$$

Moreover, for nonnegative l and l^* there exists a constant C_{l, l^*} depending on β_∞ , μ_1 and $\|\mathbb{P}_0\|_{1, \Omega}$ such that if $Q(l, l + l^*) = (l, l + l^*) \times \Omega$,

$$\|\mathbb{P}\|_{2, Q(l, l + l^*)} \leq C_{l, l^*}. \quad (5.21)$$

Also if l is large enough, then C_{l, l^*} can be taken independent on $\|\mathbb{P}_0\|_{1, \Omega}$ and l .

Proof: Integrating the inequality in \mathbb{J} on Ω , one has:

$$\partial_t \int_{\Omega} \mathbb{J}(t, \cdot) - \int_{\Omega} \operatorname{div}(d_J(t, \cdot) \cdot \nabla \mathbb{J}(t, \cdot)) + \int_{\Omega} ((\mu_0 + \mu_1 \mathbb{P}(t, \cdot)) \cdot \mathbb{J}(t, \cdot)) \leq \beta_\infty \cdot \int_{\Omega} \mathbb{A}(t, \cdot)$$

But $\int_{\Omega} \operatorname{div}(d_J(t, \cdot) \cdot \nabla \mathbb{J}(t, \cdot)) = 0$ by the edge condition on $\partial\Omega$ so:

$$\frac{d}{dt} \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} \leq \beta_\infty \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} - \mu_0 \|\mathbb{J}_0(t, \cdot)\|_{1, \Omega} - \mu_1 \int_{\Omega} \mathbb{P}(t, x) \cdot \mathbb{J}(t, x) dx.$$

Similarly, one gets for the inequality in \mathbb{A} :

$$\frac{d}{dt} \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} \leq \tau_\infty \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{1, \Omega} - \mu_0 \|\mathbb{A}_0(t, \cdot)\|_{1, \Omega} - \mu_1 \int_{\Omega} \mathbb{P}(t, x) \cdot \mathbb{A}(t, x) dx,$$

thus, adding the two inequalities:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega} &\leq (b_\infty - \mu_0) \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega} - \mu_1 \int_\Omega \mathbb{P}^2(t, x) \, dx \\ &\leq (b_\infty - \mu_0) \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega} - \frac{\mu_1}{|\Omega|} \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega}^2. \end{aligned} \quad (5.22)$$

Then $\|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega}$ is bounded for $0 < t < \infty$ by the solution of problem:

$$y'(t) = (b_\infty - \mu_0)y - \frac{\mu_1}{|\Omega|}y^2, \quad y(0) = \|\mathbb{P}_0\|_{1,\Omega},$$

so (5.19) and (5.20) are proved.

In order to prove (5.21), remain that for $a, b \in \mathbb{R}$ and $\varepsilon > 0$, one has (Young inequality):

$$a \cdot b \leq \frac{\varepsilon}{2}a^2 + \frac{1}{2\varepsilon}b^2.$$

Applying this to the right side of the first inequality of (5.22), it follows:

$$\frac{d}{dt} \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{1,\Omega} \leq c_1 - c_2 \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{2,\Omega}^2,$$

thus integrating in time on $l, l + l^*$:

$$\|\mathbb{P}\|_{2,Q(\tau,\tau+\tau^*)}^2 \leq \frac{1}{c_2} (c_1 \tau^* + \|\mathbb{P}(l, \cdot)\|_{1,\Omega}) := C_{l,l^*},$$

and (5.20) achieved the proof. \square

Now we give the following result, for regularity:

Lemma 5.10: *Suppose initial conditions (J_0, A_0) are nonnegative and continuous on $\bar{\Omega}$, and assumption Hyp 2.1 to Hyp 2.8 satisfied. Then there exists $C_7 \in C(\mathbb{R}_+)$ such that for $0 \leq l < T$:*

$$\begin{aligned} \mathbb{J}, \mathbb{A} \in L^6((0, T) \times \Omega) \quad \text{and} \quad \|\mathbb{J}\|_{6,(0,T) \times \Omega}, \|\mathbb{A}\|_{6,(0,T) \times \Omega} \leq C_7(T) \\ |\nabla \mathbb{J}|, |\nabla \mathbb{A}| \in L^5((0, T) \times \Omega) \quad \text{and} \quad \|\nabla \mathbb{J}\|_{5,(l,T) \times \Omega}, \|\nabla \mathbb{A}\|_{5,(l,T) \times \Omega} \leq C_7(T). \end{aligned}$$

Proof: From Lemma 5.9, ons has that \mathbb{P} and so \mathbb{J} and \mathbb{A} are bounded in $L^2(Q(0, T))$. Multiplying inequality (5.18) by \mathbb{J} and integrating on Ω one gets:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t \int_\Omega \mathbb{J}^2(t, x) \, dx + \underline{d} \int_\Omega |\nabla \mathbb{J}|^2(t, x) \, dx + \mu_1 \int_\Omega \mathbb{J}^3(t, x) \, dx \\ \leq \beta_\infty \int_\Omega \mathbb{J}(t, a) \mathbb{A}(t, x) \, dx \\ \leq \frac{\beta_\infty}{2} \left(\int_\Omega \mathbb{J}^2(t, x) \, dx + \int_\Omega \mathbb{A}^2(t, x) \, dx \right). \end{aligned}$$

Similarly, one has:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t \int_{\Omega} \mathbb{A}^2(t, x) \, dx + \underline{d} \int_{\Omega} |\nabla \mathbb{A}|^2(t, x) \, dx + \mu_1 \int_{\Omega} \mathbb{A}^3(t, x) \, dx \\ \leq \frac{\tau_{\infty}}{2} \left(\int_{\Omega} \mathbb{J}^2(t, x) \, dx + \int_{\Omega} \mathbb{A}^2(t, x) \, dx \right). \end{aligned}$$

Then, adding the two previous estimates, it follows:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) \, dx + \underline{d} \int_{\Omega} (|\nabla \mathbb{J}|^2 + |\nabla \mathbb{A}|^2)(t, x) \, dx \\ + \mu_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^3 + \mathbb{A}^3)(t, x) \, dx \leq k_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) \, dx. \quad (5.23) \end{aligned}$$

thus there exists $C_2 \in C(\mathbb{R}^+)$ such that for $t < T$:

$$\mathbb{J}(t, \cdot), \mathbb{A}(t, \cdot) \in L^2(\Omega) \quad \text{et} \quad \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{2,\Omega}, \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{2,\Omega} \leq C_2(t),$$

then, integrating (5.23) in time and using Lemma 5.9, one gets the existence of $C_3 \in C(\mathbb{R}^+)$ such that for $0 \leq l < T$:

$$\begin{aligned} \mathbb{J}, \mathbb{A} \in L^3((0, T) \times \Omega) \quad \text{et} \quad \|\mathbb{J}\|_{3,(0,T) \times \Omega}, \|\mathbb{A}\|_{3,(0,T) \times \Omega} \leq C_3(T) \\ |\nabla \mathbb{J}|, |\nabla \mathbb{A}| \in L^2((0, T) \times \Omega) \quad \text{et} \quad \|\nabla \mathbb{J}\|_{2,(0,T) \times \Omega}, \|\nabla \mathbb{A}\|_{2,(0,T) \times \Omega} \leq C_3(T). \end{aligned}$$

Moreover multiplying the inequality in \mathbb{J} by \mathbb{J}^2 and integrating on Ω , one has:

$$\begin{aligned} \frac{1}{3} \partial_t \int_{\Omega} \mathbb{J}^3(t, x) \, dx + 2\underline{d} \int_{\Omega} |\nabla \mathbb{J}|^2(t, x) \mathbb{J}(t, x) \, dx + \mu_1 \int_{\Omega} \mathbb{J}^4(t, x) \, dx \\ \leq \beta_{\infty} \int_{\Omega} \mathbb{J}^2(t, x) \mathbb{A}(t, x) \, dx \\ \leq \beta_{\infty} \left(\frac{\varepsilon}{2} \int_{\Omega} \mathbb{J}^4(t, x) \, dx + \frac{1}{2\varepsilon} \int_{\Omega} \mathbb{A}^2(t, x) \, dx \right), \end{aligned}$$

thus for ε small enough the existence of $\widetilde{\mu}_1 > 0$ and $\widetilde{\beta}_{\infty} > 0$ such that:

$$\frac{1}{3} \partial_t \int_{\Omega} \mathbb{J}^3(t, x) \, dx + \widetilde{\mu}_1 \int_{\Omega} \mathbb{J}^4(t, x) \, dx \leq \widetilde{\beta}_{\infty} \int_{\Omega} \mathbb{A}^2(t, x) \, dx.$$

Similar work for the equation in \mathbb{A} gives:

$$\frac{1}{3} \partial_t \int_{\Omega} \mathbb{A}^3(t, x) \, dx + \widetilde{\mu}_1 \int_{\Omega} \mathbb{A}^4(t, x) \, dx \leq \widetilde{\tau}_{\infty} \int_{\Omega} \mathbb{J}^2(t, x) \, dx. \quad (5.24)$$

and, adding the two estimates:

$$\frac{1}{3} \partial_t \int_{\Omega} (\mathbb{J}^3 + \mathbb{A}^3)(t, x) \, dx + \widetilde{\mu}_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^4 + \mathbb{A}^4)(t, x) \, dx \leq k_2 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) \, dx.$$

So one has existence of $C_4 \in C(\mathbb{R}^+)$ such that for $t < T$:

$$\mathbb{J}(t, \cdot), \mathbb{A}(t, \cdot) \in L^3(\Omega) \quad \text{and} \quad \|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{3,\Omega}, \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{3,\Omega} \leq C_3(t),$$

and integrating (5.24) in time, one gets existence of $C_5 \in C(\mathbb{R}^+)$ such that for $0 \leq l < T$:

$$\begin{aligned} \mathbb{J}, \mathbb{A} \in L^4((0, T) \times \Omega) \quad \text{et} \quad \|\mathbb{J}\|_{4,(0,T) \times \Omega}, \|\mathbb{A}\|_{4,(0,T) \times \Omega} \leq C_5(T) \\ |\nabla \mathbb{J}|, |\nabla \mathbb{A}| \in L^3((0, T) \times \Omega) \quad \text{and} \quad \|\nabla \mathbb{J}\|_{3,(0,T) \times \Omega}, \|\nabla \mathbb{A}\|_{3,(0,T) \times \Omega} \leq C_5(T). \end{aligned}$$

Similarly, multiplying inequalities in \mathbb{J} and \mathbb{A} by \mathbb{J}^3 and \mathbb{A}^3 , it follows estimates of $\mathbb{J}(t, \cdot)$ and $\mathbb{A}(t, \cdot)$ in $L^4(\Omega)$, but also of \mathbb{J} and \mathbb{A} in $L^5((0, T) \times \Omega)$. Thus, with multiplication by \mathbb{J}^4 and \mathbb{A}^4 , one gets existence of C_7 and estimates of $\mathbb{J}(t, \cdot)$ and $\mathbb{A}(t, \cdot)$ in $L^5(\Omega)$, and also of \mathbb{J} and \mathbb{A} in $L^6((0, T) \times \Omega)$. \square

As \mathbb{J} and \mathbb{A} are bounded in $L^6(Q(0, T))$, each component of

$$F(t, x, \mathbb{J}, \mathbb{A}) = \begin{pmatrix} -(\mu_0 + \mu_1 \mathbb{P}(t, x)) \cdot \mathbb{J}(t, x) + \beta_\infty \cdot \mathbb{A}(t, x) \\ -(\mu_0 + \mu_1 \mathbb{P}(t, x)) \cdot \mathbb{A}(t, x) + \tau_\infty \cdot \mathbb{J}(t, x) \end{pmatrix}$$

is bounded in $L^3(Q(0, T))$ thus one has existence of $M(t) \geq 0$ continuous on R^+ such that for $t > T$:

$$\max\{\|\mathbb{J}(t, \cdot)\|_{\infty,\Omega}, \|\mathbb{A}(t, \cdot)\|_{\infty,\Omega}\} \leq M(t).$$

The following lemma complete the estimates given in Lemma 5.9:

Lemma 5.11: *If $\mathbb{J}(t, x), \mathbb{A}(t, x)$ are nonnegative classical solutions of (5.18)-(5.2) on $[0, +\infty] \times \Omega$, then:*

$$\|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{2,\Omega} \leq C(\|\mathbb{P}_0\|_{2,\Omega}). \tag{5.25}$$

Furthermore

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \|\mathbb{P}(t, \cdot)\|_{2,\Omega} \leq C, \tag{5.26}$$

where C is independent on initial conditions.

Proof: For $u \in L^2(\Omega)$, one has using Holder Inequality:

$$\int_{\Omega} u^2(x) dx \leq |\Omega|^{\frac{1}{3}} \left(\int_{\Omega} u^3(x) dx \right)^{\frac{2}{3}}.$$

In particular, for $u, v \in (L^2(\Omega))^2$ nonnegative one gets:

$$\int_{\Omega} u^2(x) dx \leq |\Omega|^{\frac{1}{3}} \left(\int_{\Omega} (u^3(x) + v^3(x)) dx \right)^{\frac{2}{3}},$$

and

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} (u^2(x) + v^2(x)) dx &\leq 2|\Omega|^{\frac{1}{3}} \left(\int_{\Omega} u^3(x) + v^3(x) dx \right)^{\frac{2}{3}} \\ \left(\int_{\Omega} (u^2(x) + v^2(x)) dx \right)^{\frac{3}{2}} &\leq 2^{\frac{3}{2}} |\Omega|^{\frac{1}{2}} \int_{\Omega} u^3(x) + v^3(x) dx. \end{aligned} \quad (5.27)$$

Otherwise, from (5.23), it follows:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx &\leq k_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx \\ &\quad - \mu_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^3 + \mathbb{A}^3)(t, x) dx, \end{aligned}$$

thus, using (5.27) with $u = \mathbb{J}$ and $v = \mathbb{A}$:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx &\leq k_1 \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx \\ &\quad - \frac{\mu_1}{2^{\frac{3}{2}} |\Omega|^{\frac{1}{2}}} \left(\int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx \right)^{\frac{3}{2}}. \end{aligned}$$

Then $\int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx \leq y(t)$ where $y(t)$ is solution of a logistic equation:

$$y'(t) = c_1 y - c_2 y^{\frac{3}{2}}, \quad y(0) = \|\mathbb{P}_0\|_{2,\Omega},$$

and (5.25) and (5.26) follows. □

We now have the following result:

Proposition 5.12: *For fixed l large enough and $l^* > 0$, there exists a constant $C(6, l^*)$ independent on initial conditions $\|\mathbb{J}_0\|_{1,\Omega}$ and $\|\mathbb{A}_0\|_{1,\Omega}$ such that for $Z = J, A$,*

$$\|\mathbb{Z}\|_{6,Q(l,l+l^*)} \leq C(6, l^*).$$

Proof: Integrating estimate (5.23) in time from l toward $l + l^*$, one has:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(l + l^*, x) dx &+ \underline{d} \int_{(l,l+l^*) \times \Omega} (|\nabla \mathbb{J}|^2 + |\nabla \mathbb{A}|^2)(t, x) dx dt \\ &+ \mu_1 \int_{(l,l+l^*) \times \Omega} (\mathbb{J}^3 + \mathbb{A}^3)(t, x) dx dt \\ &\leq k_1 \int_{(l,l+l^*) \times \Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(t, x) dx dt + \frac{1}{2} \int_{\Omega} (\mathbb{J}^2 + \mathbb{A}^2)(l, x) dx. \end{aligned} \quad (5.28)$$

But using Lemma 5.11, for l large enough the second term of the right side of (5.28)

is controlled thus one gets existence of $C(3, l^*) \in C(\mathbb{R}^+)$ such that:

$$\begin{aligned} \mathbb{J}, \mathbb{A} \in L^3((l, l+l^*) \times \Omega) \quad \text{et} \quad \|\mathbb{J}\|_{3, (l, l+l^*) \times \Omega}, \|\mathbb{A}\|_{3, (l, l+l^*) \times \Omega} \leq C(3, l^*) \\ |\nabla \mathbb{J}|, |\nabla \mathbb{A}| \in L^2((l, l+l^*) \times \Omega) \quad \text{et} \quad \|\nabla \mathbb{J}\|_{2, (l, l+l^*) \times \Omega}, \|\nabla \mathbb{A}\|_{2, (l, l+l^*) \times \Omega} \leq C(3, l^*). \end{aligned}$$

Similarly to the proof of Lemma 5.9 and continuing estimates, Lemma 5.11 follows.
 \square

Finally, we can get the global $L^\infty(\Omega)$ estimates given in Theorem 2.9:

Proof: From Proposition 5.12, one has existence for l large enough ($l \geq l_0$) of $C(6, l^*)$ such that:

$$\max\{\|\mathbb{J}\|_{6, Q(l, l+l^*)}, \|\mathbb{A}\|_{6, Q(l, l+l^*)}\} \leq C(6, l^*).$$

Let \bar{J} and \bar{A} solutions in $L^\infty(0, T; H^1(\Omega)) \cap L^2(0, T; H^1(\Omega))$ of:

$$\begin{cases} \partial_t \bar{J}(t, x) - \text{div}(d_J(t, x) \cdot \nabla \bar{J}(t, x)) = \beta_\infty \mathbb{A}(t, x), \\ \bar{J}(0, x) = \mathbb{J}_0(x), \\ (d_J(t, x) \cdot \nabla \bar{J}(t, a, x)) \cdot \eta(x) = 0, \end{cases}$$

$$\begin{cases} \partial_t \bar{A}(t, x) - \text{div}(d_A(t, x) \cdot \nabla \bar{A}(t, x)) = \tau_\infty \mathbb{J}(t, x), \\ \bar{A}(0, x) = \mathbb{A}_0(x), \\ (d_A(t, x) \cdot \nabla \bar{A}(t, a, x)) \cdot \eta(x) = 0. \end{cases}$$

The maximum principle (see Smoller [25]) gives for $t \geq 0$ and $x \in \Omega$:

$$\begin{aligned} 0 \leq \mathbb{J}(t, x) \leq \bar{J}(t, x), \\ 0 \leq \mathbb{A}(t, x) \leq \bar{A}(t, x). \end{aligned}$$

Using regularity results in Ladyzhenskaya et al. [18], it follows:

$$\max\{\|\bar{J}\|_{\infty, Q(0, l_0)}, \|\bar{A}\|_{\infty, Q(0, l_0)}\} \leq C(l_0, \|\mathbb{J}_0(x)\|_\infty, \|\mathbb{A}_0(x)\|_\infty),$$

and for $l \geq l_0$ et $l^* > 0$:

$$\max\{\|\bar{J}\|_{\infty, Q(l, l+l^*)}, \|\bar{A}\|_{\infty, Q(l, l+l^*)}\} \leq C(l^*, \|\bar{J}(l, x)\|_\infty, \|\bar{A}(l, x)\|_\infty).$$

But we want an estimate independent on \bar{J} and \bar{A} at time l .

Thus we set $l^* = 1$, $l \geq l_0 - 1$ and an auxiliary mapping $\phi(t)$ nonnegative, C^1 on \mathbb{R} such that:

$$\begin{aligned} \phi(s) &= 0 & \text{for } s \leq 0, \\ \phi(s) &= 1 & \text{for } s > 1, \\ \phi'(s) &\geq 0 & \text{for } s \in (0, 1). \end{aligned}$$

Then we set the function $\rho(t, x) = \phi(t-l) \bar{J}(t, x)$. If $l \geq 0$, one has $\rho(t, x) = \bar{J}(t, x)$

for $t \in [l + 1, l + 2]$ and $\rho(l, x) = 0$. Deriving ρ toward time, one gets:

$$\begin{aligned} \partial_t \rho &= \phi'(t - l) \bar{J} + \operatorname{div}(d_J(t, x) \nabla \rho) + \phi(t - l) \beta_\infty \mathbb{A} \\ &= \operatorname{div}(d_J(t, x) \nabla \rho) + g(t, x), \end{aligned}$$

with:

$$\begin{aligned} \rho(l, x) &= 0 \\ (d_J(t, x) \cdot \nabla \rho(t, x)) \cdot \eta(x) &= 0 \quad x \in \partial\Omega, \quad t \geq 0. \end{aligned}$$

Thus we have global estimates of \mathbb{J}, \mathbb{A} in $L^3(Q(l, l + 2))$, and using regularity results in Ladyzhenskaya et al. [18] one has a global estimate in $L^\infty(Q(l, l + 2))$ for $\rho(t, x)$, and it follows a global estimate in $L^\infty(Q(l + 1, l + 2))$ for $\bar{J}(t, x)$.

Then for all $(l, l + 1)$ with $l \geq l_0$ one has

$$\|\bar{J}\|_{\infty, Q(l, l+1)} \leq C$$

with C independent on $\|\bar{J}(l, x)\|_\infty$ and l . So, as:

$$\|\bar{J}\|_{\infty, Q(0, \infty)} \leq \max\{\|\bar{J}\|_{\infty, Q(0, l_0)}, \|\bar{J}\|_{\infty, Q(l_0, \infty)}\},$$

one gets a global bound for \bar{J} , so for \mathbb{J} . Similar arguments give the same result for \mathbb{A} . \square

Remark 1: A priori estimates allowing estimates in Lemma 5.9 and $M(t)$ in the proof of Proposition 5.10 can be obtained directly from equations of system (2.1)-(2.2) by integrating also equations in age a . However, we do not have results concerning the theory of parabolic equations from for example Smoller [25] or Ladyzhenskaya et al. [18] to conclude to global existence of solutions of the system.

5.3. Proof of Theorem 3.3

In order to prove Theorem 3.3, we will need this two result :

5.3.1. Environnement equation

This result is proven by variation of the constant

Lemma 5.13: *The solution of equation*

$$\begin{cases} G'(t) = f(t) - g(t) \cdot G(t) \\ G(0) = G_0, \end{cases}$$

with $f, g \in L^\infty$ is given by:

$$G(t) = G_0 e^{-\int_0^t g(s) ds} + \int_0^t f(l) e^{-\int_l^t g(s) ds} dl, \quad t > 0.$$

We also need an other auxiliary problem :

5.3.2. *Third auxiliary problem*

We consider the following system :

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u + \partial_b u - \operatorname{div}(d(t, a, x)\nabla u) + \mu(t, a, b, x)u = f(t, a, b, x) \\ u(0, a, b, x) = u_0(a, b, x) \\ u(t, a, b, x) = 0 \text{ if } a \leq a_1 \\ u(t, a, 0, x) = X(t, a, x) \\ d(t, a, x)\nabla u(t, a, b, x) \cdot \eta(x) = 0 \text{ for } x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (5.29)$$

and we suppose that :

HYP 5.14

- $u_0 \in L^2((0, a_+) \times \Omega)$ and u_0 is nonnegative,
- $\mu \in L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega)$ and μ is nonnegative,
- $b \in L^\infty((0, T) \times \Omega)$ and b is nonnegative,
- $f \in L^2((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega) \cap L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times \Omega)$, with $f(t, a, x) \geq 0$,
- d satisfies the assumption Hyp 2.3.

Then one gets :

Proposition 5.15: *Suppose assumption 5.14 is satisfied. Then the problem (5.29) has a unique weak solution u in $(0, T) \times (0, a_+) \times (0, b_+) \times \Omega$ nonnegative and satisfying :*

$$\begin{aligned} u &\in L^\infty((0, T) \times (0, a_+) \times (0, a_+) \times \Omega) \cap L^2((0, T) \times (0, a_+) \times (0, a_+); H^1(\Omega)) \\ (\partial_t + \partial_a)u &\in L^2((0, T) \times (0, a_+) \times (0, a_+); H^0(\Omega)) \end{aligned}$$

Proof : As in the proposition 5.2 we prove this result by the characteristics method and classical results for hyperbolic problems. This time there are three differents cases : $0 < a < t, b$, $0 < b < t, a$ and $0 < t < a, b$.

We begin by considering $0 < a < t, b$. Let u be a solution of (5.29). For $c > 0$, we set $w(c, x) = u(t - a + c, c, b - a + c, x) = u(t_c, c, b_c, x)$. w is a solution of the following system :

$$\begin{cases} \partial_c w(c, x) - \operatorname{div}(d(t_c, c, x)\nabla w) + \mu(t_c, c, x)w(c, x) = f(t_c, c, b_c, x) \\ w(a, x) = 0 \text{ if } a \leq a_1 \\ d(t_c, c, x)\nabla w(c, x) \cdot \eta(x) = 0 \text{ for } x \in \partial\Omega \end{cases}$$

The two other case lead to two similar parabolic problems by denoting respectively : $w(c, x) = u(t - b + c, a - b + c, c, x) = u(t_c, a_c, c, x)$ if $0 < b < t, a$ and $w(c, x) = u(c, a - t + c, b - t + c, x) = u(c, a_c, b_c, x)$ if $0 < t < a, b$.

In each cases, the parabolic equations theory implies the existence of a unique solution. □

As for the first auxiliary problem , comparison theorem for parabolic equations implies the following corollary:

Corollary 5.16: *If $f_1 \geq f_2 \geq 0, b_1 \geq b_2 \geq 0$ and $\mu_2 \geq \mu_1 \geq 0$ in Q_J , $u_{01} \geq u_{02} \geq 0$ in $Q_{J,a}$ then the solutions of (5.29) are non negatives.*

5.3.3. Proof of the Theorem 3.3

Proof: Let (J^*, A^*) be the solution of (5.2)-(5.3).

Let \mathcal{K} be the closed convex subset of $\mathcal{H}^2(T) \times L^\infty$ defined by:

$$\mathcal{K} = \{(U, G) \in \mathcal{H}^2(T) \times L^2((0, T) \times \Omega), \quad 0 \leq G \leq 1, \quad 0 \leq Z \leq J^*, \quad Z = J_s, J_i, \\ \text{and } 0 \leq Z \leq A^*, \quad Z = A_s, A_i\}.$$

First note that we have the following lemma, useful in order to treat the incidence part corresponding to proportionate mixing term:

Lemma 5.17: *Let w_j (respectively w_a) the nonnegative solution of the linear problem (5.1) with $d = d_J$ (respectively $d = d_A$), $\mu = \mu_\infty + \tau_\infty + \gamma_\infty + \sigma_\infty(\mathbb{J}^* + \mathbb{A}^* + 2a_\dagger)$ (respectively $\mu = \mu_\infty + \gamma_\infty + \sigma_\infty(\mathbb{J}^* + \mathbb{A}^* + 2a_\dagger)$), $f = 0$, $\beta = 0$ and $w_{j,0} = \mathbb{J}_s(0)$ (respectively $w_{j,0} = \mathbb{A}_s(0)$). Then there exists a constant $m(T) > 0$ such that:*

$$0 < m(T) \leq w_j(t, a, x) \leq J_s(t, a, x), \quad 0 \leq t \leq T, \quad 0 < a < \underline{a}, \quad x \in \Omega, \\ 0 < m(T) \leq w_a(t, a, x) \leq A_s(t, a, x), \quad 0 \leq t \leq T, \quad a_1 < a < a_1 + \underline{a}, \quad x \in \Omega.$$

Proof: By the assumption 3.1 :

$$\frac{1}{J(t, a', x)} \int_0^{b_\dagger} \sigma_{j,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) J_i(t, a', b, x) db \leq \sigma_\infty \frac{\int_0^{b_\dagger} J_i(t, a', b, x) db}{J(t, a', x)} \leq \sigma_\infty$$

and in a similar way

$$\int_0^{b_\dagger} \frac{\sigma_{a,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) A_i(t, a', b, x)}{A(t, a', x)} db \leq \sigma_\infty$$

Thus, inequalities $w_j(t, a, x) \leq J_s(t, a, x)$ and $w_a(t, a, x) \leq J_a(t, a, x)$ come from the comparison result, Corollary 5.3). $m(T)$ results from integration along the characteristics of $(\partial_t + \partial_a)$, as detailed in [20] using assumption Hyp 3.2, as it is done in Wolf [30] for the proportionate mixing part. \square

Let also defined the mapping $\Phi : \mathcal{K} \rightarrow \mathcal{K}$ by $\Phi(\tilde{U}, \tilde{G}) = (U, G)$ where (U, G) is solution of the linear problem:

$$\begin{cases} \forall t > 0, \forall a \in (0, a_\dagger), \forall x \in \Omega, \\ (\partial_t + \partial_a + \partial_b)U(t, a, b, x) - \text{div}(D(t, a, x) \cdot \nabla U(t, a, b, x)) \\ = (\tilde{\Phi}(U, \tilde{U}) + \tilde{\Psi}(U, \tilde{U}, \tilde{G}))(t, a, b, x), \end{cases}$$

$$G'(t, x) = \left(\int_0^{a_\dagger} \int_0^{b_\dagger} \Upsilon(t, a, b, x) \cdot \tilde{U}(t, a, b, x) da db \right) \cdot (1 - G(t, x)) - \delta(t, x) \cdot G(t, x),$$

$$\begin{cases} J_s(t, 0, x) = \int_{a_1}^{a_1} \beta(t, a, x, \tilde{P}(t, x)) \cdot \tilde{A}(t, a, x) da, \\ J_i(t, 0, b, x) = 0, \\ A_s(t, a, x) = A_i(t, a, b, x) = 0 \text{ for } a \leq a_1, \\ Z(0, a, x) = Z_0(a, x) \text{ for } Z = J_s, A_s, \\ Z(0, a, b, x) = Z_0(a, b, x) \text{ for } Z = J_i, A_i, \\ G(0, x) = G_0(x), \end{cases}$$

$$\begin{cases} \forall t > 0, \forall a \in (0, a_1), \forall b \in (0, b_1), \forall x \in \partial\Omega, \\ d_J \nabla J_s(t, a, x) \cdot \eta(x) = 0, \\ d_J \nabla J_i(t, a, b, x) \cdot \eta(x) = 0, \\ d_A \nabla A_s(t, a, x) \cdot \eta(x) = 0, \\ d_A \nabla A_i(t, a, b, x) \cdot \eta(x) = 0, \end{cases}$$

with D and Υ as in (3.1) and (3.1), and:

$$\begin{aligned} \tilde{\Phi}(U, \tilde{U})(t, a, b, x) = & \\ & \begin{pmatrix} -\mu_J(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) - \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) \\ -\mu_J(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot J_i(t, a, b, x) - \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J_i(t, a, b, x) \\ \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J_s(t, a, x) - \mu_A(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot A_s(t, a, x) \\ \tau(t, a, x, \tilde{\mathbb{A}}(t, x)) \cdot J_i(t, a, b, x) - \mu_A(t, a, x, \tilde{\mathbb{P}}(t, x)) \cdot A_i(t, a, b, x) \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \tilde{\Psi}(U, \tilde{U}, \tilde{G})(t, a, b, x) = & \\ & \begin{pmatrix} -\tilde{\sigma}_J(t, a, x) \cdot J_s(t, a, x) - \gamma_J(t, a, x) \cdot \tilde{G}(t, x) \cdot J_s(t, a, x) \\ 0 \\ -\tilde{\sigma}_A(t, a, x) \cdot A_s(t, a, x) - \gamma_A(t, a, x) \cdot \tilde{G}(t, x) \cdot A_s(t, a, x) \\ 0 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

with for $Z = J, A$:

$$\begin{aligned} \tilde{\sigma}_Z(t, a, x) = & \int_0^{b_1} \int_0^{a_1} \sigma_{j,Z}^{ma}(t, a, a', b, x) \cdot \tilde{J}_i(t, a', b, x) + \sigma_{a,Z}^{ma}(t, a, a', b, x) \cdot \tilde{A}_i(t, a', b, x) \\ & + \frac{\sigma_{j,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) \cdot \tilde{J}_i(t, a', b, x)}{\tilde{J}(t, a', x)} + \frac{\sigma_{a,Z}^{pm}(t, a, a', b, x) \cdot \tilde{A}_i(t, a', b, x)}{\tilde{A}(t, a', x)} da' db. \end{aligned}$$

On one side, integrating in b the equation in J_i and adding with the one in J_s and on the other side those in A_i and A_s one has equations (5.5)-(5.6). Thus one gets $\mathbb{J} \geq 0$ and $\mathbb{A} \geq 0$.

Equation for J_s is of the form (5.1) with $\mu = \mu_J + \tau + \tilde{\sigma}_J + \gamma_J \tilde{G}$ and $f = 0$, so that J_s is nonnegative.

Equation for J_i is of the form (5.29) with $\mu = \mu_J + \tau$ and $f = 0$, so that J_i is nonnegative.

Equations for A_s and A_i can be treated in the same way. Furthermore, one then gets $0 \leq G(t) \leq 1$ for all t , because all rates are nonnegative. Using results for linear equations in the previous section and lemma 5.13, $\Phi : \mathcal{K} \rightarrow \mathcal{K}$ is well defined.

We now have to check that Φ is a strict contraction. We consider $(U_1, G_1) = \Phi(\tilde{U}_1, \tilde{G}_1)$ and $(U_2, G_2) = \Phi(\tilde{U}_2, \tilde{G}_2)$.

Lemma 5.18: *There exists constants k_1 and k_2 depending on $\underline{d}, \beta_\infty, \alpha_\infty, \gamma_\infty, \sigma_\infty, a_{\dagger}, K_\beta, K_\tau, K_Z$ and $\|Z^*\|_{\infty, (0, T) \times (0, a_{\dagger}) \times \Omega}$ for $Z = J, A$ such that for $t \in (0, T)$, one has:*

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (\|(U_1 - U_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(G_1 - G_2)(t, \cdot)\|_{2, \Omega}) \leq \\ k_1 (\|(U_1 - U_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(G_1 - G_2)(t, \cdot)\|_{2, \Omega}) \\ + k_2 (\|(\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(\tilde{G}_1 - \tilde{G}_2)(t, \cdot)\|_{2, \Omega}). \end{aligned}$$

Proof: Let $k_i, i \geq 3$ be constants with the same property as k_1 . The main differences with the proof of Lemma 5.6 are that there is also a term for the transmission of infection, the equation of infected individuals are more structured, and there is the equation for G . Let us focus on the equations for J_s, J_i and G .

First multiply the equation corresponding to $J_{s,1} - J_{s,2}$ by $J_{s,1} - J_{s,2}$, and integrating on Ω , it follows:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} (\partial_t + \partial_a) \int_{\Omega} (J_{s,1} - J_{s,2})^2 dx + \int_{\Omega} d_J |\nabla (J_{s,1} - J_{s,2})|^2 dx \\ + \int_{\Omega} (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) + \tau(\tilde{A}_1) + \sigma_{\tilde{J}_1} + \gamma_J \tilde{G}_1) (J_{s,1} - J_{s,2})^2 dx \\ = - \int_{\Omega} J_{s,2} (J_{s,1} - J_{s,2}) ((\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_2)) + (\tau(\tilde{A}_1) - \tau(\tilde{A}_2)) \\ + (\sigma_{\tilde{J}_1} - \sigma_{\tilde{J}_2}) + \gamma_J (\tilde{G}_1 - \tilde{G}_2)) dx. \end{aligned}$$

Then, integrating in a on $(0, a_{\dagger})$, one gets:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} (\partial_t) \|(J_{s,1} - J_{s,2})(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_s}}^2 + \underline{d} \|\nabla (J_{s,1} - J_{s,2})(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_s}}^2 \\ \leq I_1(t) + I_2(t) + I_3(t) + I_4(t) + I_5(t), \end{aligned}$$

with I_1, I_2 and I_3 as in the proof of Lemma 5.6 and:

$$I_4(t) = k_5 \int_{(0, a_{\dagger}) \times \Omega} |J_{s,1} - J_{s,2}| \cdot |\sigma_{\tilde{J}_1} - \sigma_{\tilde{J}_2}| dx da,$$

thus using the positivity result Lemma 5.17:

$$\begin{aligned} I_4(t) &\leq k_6 \int_{(0,a_+) \times \Omega} |\mathbb{J}_{s,1} - \mathbb{J}_{s,2}| (|\tilde{J}_{n,1} - \tilde{J}_{n,2}| + |\tilde{A}_{n,1} - \tilde{A}_{n,2}| + |\tilde{J}_{c,1} - \tilde{J}_{c,2}| + \\ &\quad |\tilde{A}_{c,1} - \tilde{A}_{c,2}|) dx da \\ &\leq k_7 (\|(U_1 - U_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2}). \end{aligned}$$

Moreover, one has:

$$\begin{aligned} I_5(t) &= k_8 \int_{(0,a_+) \times \Omega} |J_{s,1} - J_{s,2}| \cdot |\tilde{G}_1 - \tilde{G}_2| dx da \\ &\leq k_9 (\|(U_1 - U_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(G_1 - G_2)(t, \cdot)\|_{2,\Omega} \\ &\quad + \|(\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(\tilde{G}_1 - \tilde{G}_2)(t, \cdot)\|_{2,\Omega}). \end{aligned}$$

Now, focus on the equation for $J_{i,1} - J_{i,2}$. Multiply the equation for $J_{i,1} - J_{i,2}$ by $J_{i,1} - J_{i,2}$ and integrating on Ω , it follows :

$$\begin{aligned} &\frac{1}{2} (\partial_t + \partial_a + \partial_b) \int_{\Omega} (J_{i,1} - J_{i,2})^2 dx \\ &+ \int_{\Omega} d_J(t, x) (\nabla(J_{i,1} - J_{i,2}))^2 dx + \int_{\Omega} (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) + \tau(\tilde{\mathbb{A}}_1)) (J_{i,1} - J_{i,2})^2 dx = \\ &\quad - \int_{\Omega} J_{i,2} (J_{i,1} - J_{i,2}) (\mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_1) - \mu_J(\tilde{\mathbb{P}}_2) + \tau(\tilde{\mathbb{A}}_1) - \tau(\tilde{\mathbb{A}}_2)) dx \end{aligned}$$

Integrating in a on $(0, a_+)$ and in b on $(0, b_+)$ and using initial condition, one gets :

$$\begin{aligned} &\frac{1}{2} \frac{d}{dt} (\|J_{i,1}(t, \cdot, \cdot) - J_{i,2}(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_i}}^2 \\ &\quad + \underline{d} \|\nabla(J_{i,1} - J_{i,2})(t, \cdot, \cdot)\|_{\mathcal{H}_{J_i}}^2) \\ &\leq I_6(t) + I_7(t) + I_8(t) + I_9(t) \end{aligned}$$

where

- $I_6(t) = k_{10} \int_{(0,a_+) \times (0,b_+) \times \Omega} |J_{i,1} - J_{i,2}| \left| \tilde{\mathbb{P}}_1(t, x) - \tilde{\mathbb{P}}_2(t, x) \right| dadb dx$
- $I_7(t) = k_{11} \int_{(0,a_+) \times (0,b_+) \times \Omega} |J_{i,1} - J_{i,2}| \left| \tilde{\mathbb{A}}_1(t, x) - \tilde{\mathbb{A}}_2(t, x) \right| dadb dx$
- $I_8(t) = k_{12} \int_{(0,a_+) \times (0,b_+) \times \Omega} |J_{i,1} - J_{i,2}| \left| \sigma_J(\tilde{\mathbf{U}}_1) - \sigma_J(\tilde{\mathbf{U}}_2) \right| dadb dx$
- $I_9(t) = k_{13} \int_{(0,a_+) \times (0,b_+) \times \Omega} |J_{i,1} - J_{i,2}| \left| \tilde{G}_1(t, x) - \tilde{G}_2(t, x) \right| dadb dx$

I_6 and I_7 are estimated as in the proof of Lemma 5.6. I_8 and I_9 are estimated as I_4 and I_5 in the inequation for $J_{s_1} - J_{s,2}$

Same work on $G_1 - G_2$ gives:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t (G_1 - G_2)^2 &= \left(\int_0^{a^\dagger} \Upsilon \cdot (\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2) da \right) (G_1 - G_2) \\ &\quad - \left(\int_0^{a^\dagger} \Upsilon \cdot (\tilde{U}_1 G_1 - \tilde{U}_2 G_2) da \right) \cdot (G_1 - G_2) - \delta (G_1 - G_2)^2, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \partial_t (G_1 - G_2)^2 &\leq \left(\int_0^{a^\dagger} \Upsilon \cdot (\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2) da \right) (G_1 - G_2) \\ &\quad + k_3 \left(\int_0^{a^\dagger} |\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2| \cdot |G_1 - G_2| da + |G_1 - G_2|^2 \right), \end{aligned}$$

so integrating in x and using Holder and Cauchy-Schwarz inequalities and assumption Hyp 3.1 :

$$\frac{1}{2} \partial_t (G_1 - G_2)^2 \leq k_4 (\|(\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2)(t)\|_{\mathcal{H}^2} + \|(G_1 - G_2)(t, \cdot)\|_{2, \Omega}).$$

Similar work on equations for A_s and A_i gives Lemma 5.18. □

Similarly to Lemma 5.7, there is:

Lemma 5.19: *The mapping Φ is a strict contraction on $\mathcal{H}^2(\tau^*) \times L^2((0, \tau^*) \times \Omega)$ with τ^* small enough, i.e. there exists $\rho(\tau^*) < 1$ such that:*

$$\begin{aligned} (\| (U_1 - U_2)(t) \|_{\mathcal{H}^2} + \| (G_1 - G_2)(t, \cdot) \|_{2, \Omega}) \\ \leq \rho(\tau^*) (\| (\tilde{U}_1 - \tilde{U}_2)(t) \|_{\mathcal{H}^2} + \| (\tilde{G}_1 - \tilde{G}_2)(t, \cdot) \|_{2, \Omega}). \end{aligned}$$

The end of the proof of Theorem 3.3 is similar to those of Theorem 2.6. □

6. Conclusion

Our objective in this paper was to build and study a deterministic mathematical model describing the propagation of a virus within a structured host population.

In the existing literature on propagation of diseases, various features have been identified, which govern the propagation of a given virus ([4],[5],[6],[7],[16],[17],[22],[24],[26], [29],[30],[32]). Motivated by these previous works, our model has been built so as to take into account three major features which are important in the specific case of the Puumala hantavirus - bank vole system in Europe.

- (1) Maturation of juveniles depending on the density of adult individuals. This leads to a stage structure with juvenile and mature individuals, and a chronological age structure on each stage;
- (2) transmission rates depend on the time elapsed since infection. Hence, in addition to the usual stage structure between susceptible and infected, we use a third chronological variable: the age of the disease;
- (3) a spatial structure is considered for the host population.

Our new model combines all the structures into a single strongly structured system. In this model, we also considered three other assumptions, based on the Puumala hantavirus - bank vole system: (1) the virus is benign in the host population, (2) virus propagation occurs through direct transmission from infective to susceptible individuals and through indirect contamination of susceptibles via the contaminated environment, and (3) the dispersion rates are discontinuous. Most of these features may be of some interest for lots of epidemiological systems.

We first analysed a demographic model for a closed population with chronological age and spatial structure and we derived here a mathematical analysis of this model. We get global existence, uniqueness and global boundedness results.

Then we studied an epidemic model with a continuous structure in age of infection and direct and indirect transmission. Global existence, uniqueness and global boundedness results was also performed in this case.

Lastly, we looked at a model including the transmission of the virus to Human populations with possible lethal consequences, we also had global existence, uniqueness and global boundedness results.

The next step of this work will be to take into account some others biological assumptions, such as density dependencies for mortality rates or maturation rates (that should be decreasing toward adults density because of adults pressure on maturation in the Puumala hantavirus - bank vole system). In the same way, density dependent diffusion rates may also be of some interest: diffusion is favoured by high population densities because of territorial reasons.

Hence, we obtained a well posed model taking into account many significant features. We believe this model can be very useful for diseases propagations studies. Unfortunately this system seems to be too complex to allow qualitative studies mathematically; but numerical simulations may give lots of information of biological interest and may be compared with data collected on the fields. A difficult point simulating this system is its very strong structured character that leads to a $1 + 1 + 1 + 2$ dimensions problem, but parameters t , a and b are basically the time, thus numerical simulations can be related to 3D ones. Some parameters are quantifiable with field data, but others will be more difficult to estimate. However, qualitative studies are possible and sensitivity studies can help to determine importance of parameters poorly known; we will focus on this.

Numerical simulations (C. Wesley et al. [27], W. Wang et al. [28] and references therein) have studied the hantavirus system, without spatial structure, in the case when the parameters depend periodically with time. These works show that the demography and the propagation of diseases change dramatically when the coefficients differ from their average. This is especially true as far as propagation to a human population is concerned. In this direction, our model investigates the effect of the *spatial* variations of the coefficients (as opposed to temporal variations). The corresponding numerical study is works in progress.

References

- [1] N.D. Alikakos, *An application of the invariance principle to reaction-diffusion equations*, J. Diff. Eq., **33** (1979), 201-225.
- [2] S. Anita. *Analysis and Control of Age-Dependent Population Dynamics*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2000.
- [3] K. Berthier, M. Langlais, P. Auger and D. Pontier, *Dynamics of a feline virus with two transmission modes within exponentially growing host populations*, Proc. R. Soc. London, series B, **267** (2000), 2049-2056.
- [4] F. Brauer and C. Castillo Chavez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Texts in Applied Mathematics, Vol. 40. Springer Verlag, 2001.

- [5] G. Bujalska, *Life history consequences of territoriality in the bank vole*, in *Evolution of Life Histories : Theories and Patterns from Mammals*, Ed M.S. Boyce, pp. 75-90, Yale University Press, Yale (1988).
- [6] S. Busemberg and K. C. Cooke, *Vertically transmitted diseases*, Biomathematics Volume 23, Springer Verlag, New York, 1993.
- [7] O. Diekmann and J.A.P. Heesterbeek, *Mathematical Epidemiology of infectious diseases*, Mathematical and computational biology, J. Wiley & Sons, Chichester 2000.
- [8] W.E. Fitzgibbon and J.J. Morgan, *Diffraction diffusion systems with locally defined reactions*, *Evolution Equation*, ed. G. Goldstein et al., M. Dekker, New York, 177-186 (1994).
- [9] W.E. Fitzgibbon, S. Hollis and J.J. Morgan, *Steady-state solutions for balanced reaction diffusion systems on heterogeneous domains*, *J. Diff. and Integral Equations*, **12** (1999), 225-241.
- [10] W.E. Fitzgibbon, M. Langlais and J.J. Morgan, *A mathematical model of the spread of Feline Leukemia Virus (FeLV) through a highly heterogeneous spatial domain*, *SIAM J. Math. Analysis*, **33** (2001), 570-588.
- [11] W.E. Fitzgibbon, M. Langlais and J.J. Morgan, *A reaction-diffusion system modelling direct and indirect transmission of a disease*, DCDS-B, 893-910, 2004.
- [12] W.E. Fitzgibbon, M. Langlais and J.J. Morgan, *A mathematical model for indirectly transmitted disease*, Manuscript, 2005.
- [13] M.G. Garroni and M. Langlais, *Age dependent population diffusion with external constraints*, *J. Math. Biol.* **14** (1982), 77-94.
- [14] M.E. Gurtin, *A system of equations for age dependent population diffusion*, *J. Theoret. Biol.*, 40:389-392, 1973.
- [15] M.E. Gurtin and R.C. Mac Camy. *Nonlinear age-dependent population dynamics*. *Arch. Ration. Mech. Anal.* 54, 1974, p. 281.
- [16] M. Iannelli. 1994. *Mathematical Theory of Age-Structured Population Dynamics*. Applied Mathematics Monographs No 7, C.N.R. Pisa.
- [17] Kostova, T., Li, J. and Friedman, M. (1999). Two models for competition between age classes. *Math. Biosciences* 157:65-89.
- [18] O.A. Ladyzhenskaya, V.A. Solonnikov and N.N. Ural'ceva, *Linear and quasilinear equations of parabolic type*, Translations of mathematical Monographs, **23** (1968).
- [19] M. Langlais, *A nonlinear problem in age dependent population diffusion*, *SIAM J. Math Anal* **16** (1985), 510-529.
- [20] M. Langlais, *Large time behavior in a nonlinear age-dependant population dynamics problem with spatial diffusion*, *J. Math. Biol.*, **26** (1988) :319-346.
- [21] J.M. Naulin, *Simulations numériques et analyse mathématique de modes de viroses dans des populations structurées* (In French), PhD Thesis, Univ. Bordeaux I, 2001.
- [22] F. Sauvage, *Synergy between the dynamics of the red bank vole populations and the shedding of the hantavirus Puumala: description of the emergence mechanism of Nephropathia Epidemica* (In French), PhD Thesis, Univ. C.Bernard Lyon I, 2004.
- [23] F. Sauvage, M. Langlais, N.G. Yoccoz and D. Pontier, *Modelling Hantavirus in cyclic bank voles: the role of indirect transmission on virus persistence*, *Journal of Animal Ecology*, **72** (2003), 1-13.
- [24] F. Sauvage, M. Langlais and D. Pontier, *Predicting the emergence of human hantavirus disease using a combination of viral dynamics and rodent demographic patterns*, Manuscript, 2005.
- [25] J. Smoller, *Shock waves and reaction diffusion equations*. Springer Verlag New York, 1983.
- [26] H. R. Thieme. *Mathematics in population biology*. Princeton University Press, Princeton, 2003.
- [27] C. Wesley, L.Allen and M. Langlais, *Models for the Spread and Persistence of Hantavirus In fection in Rodents with Direct and Indirect Transmission*, *Mathematical Biosciences and Engineering*, Volume 7, Number 1, January 2010 199215
- [28] W. Wang and X-Q Zhao, *Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments*, *J. Dyn. Diff. Eqns.*, 20 (2008), 699717.
- [29] G.F. Webb. 1985. *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics*, Marcel Dekker, New York.
- [30] C. Wolf, *A mathematical model for the propagation of a hantavirus in structured populations*, DCDS-B, Vol.4, Number 4 (2004), 1065-1089.
- [31] C. Wolf, *Modelling and mathematical analysis of the propagation of a microparasite in a structured population in heterogeneous environment* (in French), PhD Thesis, Univ. Bordeaux I, 2005.
- [32] C. Wolf, F. Sauvage, D. Pontier and M. Langlais, *Multi-Patch Epidemic Model with Periodic Demography, Direct and Indirect Transmission and Variable Maturation Rate*, *Mathematical Population studies*, volume 13, Number 3 july-September 2006, 153-177.

Bibliographie

- [1] N. D. ALIKAKOS : An application of the invariance principle to reaction-diffusion equations. *Journal of Differential Equations*, 33:201–225, 1979.
- [2] A. AMBROSETTI et A. MALCHIODI : *Nonlinear Analysis and Semilinear elliptic problems*. Cambridge University Press, 2007.
- [3] J. ARINO : *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat*. Thèse de doctorat, Université Grenoble I, 2001.
- [4] J. ARINO, S. S. Pilyugin et G. S. K. Wolkowicz : Considerations on yield, nutrient uptake, cellular growth, and competition in chemostat models. *Journal of Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11.
- [5] O. ARINO, E. SANCHEZ, R. Bravo de la PARRA et P. AUGER : A singular perturbation in an age-structured population model. *Siam Journal on Applied Mathematics*, 60:408–436, 1999.
- [6] R. A. ARMSTRONG et R. MCGEHEE : Competitive exclusion. *The American Naturalist*, 115:151–170, 1980.
- [7] P. AUGER et J-C. POGGIALE : Aggregation and emergence in systems of ordinary differential equations. *Mathematical and Computer Modelling*, 27(4).
- [8] J BAXLEY et H THOMPSON : Nonlinear boundary value problems and competition in the chemostat. *Nonlinear Analysis-theory Methods & Applications*, 22:1329–1344, 1994.
- [9] J. V. BAXLEY et S. B. ROBINSON : Coexistence in the unstirred chemostat. *Applied Mathematics and Computation*, 89:41–65, 1998.
- [10] J. BLAT et K. J. BROWN : Bifurcation of steady-state solutions in predator-prey and competition systems. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section : A Mathematics*, 97:21–34, 1984.
- [11] J. BLAT et K. J. BROWN : Global bifurcation of positive solutions in some systems of elliptic equations. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 17(6):1339–1353, 1986.
- [12] G. J. BUTLER et G. S. K. Wolkowicz : A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 45:138–151, 1985.

- [13] V. CALCAGNO, N. MOUQUET, P. JARNE et P. DAVID : Coexistence in a meta-community : the competition-colonization trade-off is not dead. *Ecology Letters*, 9:897–907, 2006.
- [14] J. CARR : *Applications of Center Manifold Theory, Applied Mathematical Sciences 35*. Springer-Verlag, 1981.
- [15] F. CASTELLA, J. P. HOFFBECK et Y. LAGADEUC : A reduced model for spatially structured predator-prey systems with fast spatial migrations and slow demographic evolutions. *Asymptotic Analysis*, 61:125–175, 2009.
- [16] E. H. C. CHANG, X. HUANG et L. ZHU : Limit cycles in a chemostat with variable yields and growth rates. *Nonlinear Analysis, Real World Applications*, 8:165–173, 2007.
- [17] P. CHESSON : General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58:211–237, 2000.
- [18] E. D. CONWAY : Diffusion and the predator-prey interaction : Steady states with flux at the boundaries. *Contemporary Mathematics*, 17:217–234, 1983.
- [19] M. G. CRANDALL et P. H. RABINOWITZ : Bifurcation from simple eigenvalue. *Journal of Functional Analysis*, 8:321–340, 1971.
- [20] E. N. DANCER : On the indices of fixed points of mappings in cones and applications. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 91:131–151, 1983.
- [21] E. N. DANCER : On positive solutions of some pairs of partial differential equations. *Transactions of the American Mathematical Society*, 284:729–743, 1984.
- [22] P. de LEENHEER, B. LI et H. L. SMITH : Competition in the chemostat : some remarks. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11(3):229–248, 2003.
- [23] B. DESCAMPS-JULIEN et A. GONZALEZ : Stable coexistence in a fluctuating environment : an experimental demonstration. *Ecology*, 86(10):2815–2824, 2005.
- [24] J. DOCKERY, V. HUTSON, K. MISCHAIKOW et M. PERNAROWSKI : The evolution of slow dispersal rates : a reaction diffusion model. *Journal of Mathematical Biology*, 37:61–83, 1998.
- [25] M. R. DROOP : Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, 9:264–272, 1973.
- [26] Y. H. DU et Y. LOU : Some uniqueness and exact multiplicity results for a predator-prey model. *Transactions of the American Mathematical Society*, 349:2442–2475, 1997.
- [27] J. L. DUNG, H. L. SMITH et P. WALTMAN : Growth in the unstirred chemostat with different diffusion rates. *Fields institute communications*, 21:131–142, 1999.
- [28] J. A. ELLIOTT, A. E. IRISH et C. S. REYNOLDS : The effects of vertical mixing on a phytoplankton community : a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. *Freshwater Biology*, 46:1291–1297, 2001.

- [29] Y. Du et K. J. BROWN : Bifurcation and monotonicity in competition reaction-diffusion systems. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 23:1–13, 1994.
- [30] J. D. EVERETT, M. E. BAIRD et I. M. SUTHERS : Nutrient and plankton dynamics in an intermittently closed/open lagoon, smiths lake, south-eastern australia : An ecological model. *Estuarine, Coastal and Shel Science*, 72:690–702, 2007.
- [31] M. J. FORTIN : *Landscape Ecological Analysis. Issues and Applications.*, chapitre Spatial statistics in landscape ecology, pages 253–279. Springer-Verlag, J. M. Klopatek and R. H. Gardner, 1999.
- [32] Y. FUJIMOTO, H. IWAMOTO, A. KATO et K. YAMADA : Studies on the growth rate of chlorella by continuous cultivation. *Bulletin of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 20:13–18, 1956.
- [33] P. Waltman G. J. BUTLER, S. B. Hsu : Coexistence of competing predators in a chemostat. *Journal of Mathematical Biology*, 17:133–151, 1983.
- [34] G. F. GAUSE : Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Hermann et Cie*, 1935.
- [35] A. GONZALEZ, N. MOUQUET et M. LOREAU : *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Ecosystem Services*, chapitre Biodiversity as spatial insurance : the effects of habitat fragmentation and dispersal on ecosystem functioning, pages 134–146. Oxford University Press, Oxford, 2009.
- [36] J. P. GROVER : Constant and variable-yield models of population growth- responses to environmental variability and implications for competition. *J. Theoret. Biol.*, 158:409–428, 1992.
- [37] G. HARDIN : The competitive exclusion principle. *Science*, 131:1292–1298, 1960.
- [38] D. HENRY : *Geometric theory of semilinear parabolic equations*. Lecture Notes in Mathematics 840, Sprniger-Verlag, New York,, 1981.
- [39] J. HOFBAUER et J. W. H. SO : Competition in the gradostat : The global stability problem. *Nonlinear analysis*, 22:1017–1033, 1994.
- [40] S. L. HOLLIS, R. H. MARTIN et M. PIERRE : Global existence and boundedness in reaction-diffusion systems. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 18 No. 3:744–761, 1987.
- [41] S. B. HSU : Limiting behavior for competing species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 34:760–763, 1978.
- [42] S. B. HSU, S. P. HUBBELL et P. WALTMAN : A mathematical theory for single nutrient competition in continuous culture of micro-organisms. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 32:366–783, 1977.
- [43] S. B. HSU et P. WALTMAN : On a system of reaction-diffusion equations arising from competition in an unstirred chemostat. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 53:1026–1044, 1993.

- [44] S.B. HSU, H. SMITH et P. WALTMAN : Dynamic of competition in the unstirred chemostat. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 2:461–483, 1994.
- [45] J. HUISMAN, J. SHARPLES, J. M. STROOM, P. M. VISSER, W. E. A. KARDINAAL, J. M. H. VERSPAGEN et B. SOMMEIJER : Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, 85:2960–2970, 2004.
- [46] G. E. HUTCHINSON : The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95:137–145, 1961.
- [47] V. HUTSON, Y. LOU et K. MISCHAIKOW : Convergence in competition models with small diffusion coefficients. *J. Diff. Eq.*, 211:135–161, 2005.
- [48] W. JÄGER, H. SMITH et B. TANG : Generic failure of persistence and equilibrium coexistence in a model of m -species competition in an n -vessel gradostat when $m > n$. *Lecture Notes in Biomathematics*, 92:200–209, 1991.
- [49] W. JÄGER, J. W. H. SO, B. TANG et P. WALTMAN : Competition in the gradostat. *Journal of Mathematical Biology*, 25:23–42, 1987.
- [50] J. M. KEAN et N. D. BARLOW : Effects of dispersal on local population increase. *Ecology letters*, 3:479–482, 2000.
- [51] C. A. KLAUSMEIER et E. LITCHMAN : Algal games : The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *American society of limnology and oceanography*, pages 1998–2007, 2001.
- [52] O. A. LADYZHENSKAJA, V. A. SOLONNIKOV et N. N. URALCEVA : Linear and quasilinear equations of parabolic type. *American Mathematical Society, Providence RI, Trans. Math. Monographs*, 23, 1968.
- [53] B. LI : Global asymptotic behavior of the chemostat : general response functions and differential removal rates. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 59:411–422, 1998.
- [54] E. LITCHMAN, C. A. KLAUSMEIER, O. M. SCHOFIELD et P. G. FALKOWSKI : The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities : scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, 10:1170–1181, 2007.
- [55] M. LOREAU, N. MOUQUET et A. GONZALEZ : Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100:12765–12770, 2003.
- [56] Y. LOU, V. HUTSON et K. MISCHAIKOW : Spatial heterogeneity of resources versus lotka volterra dynamics. *Journal of Differential Equations*, 185:97–136, 2002.
- [57] R. W. LOVITT et J. W. T. WIMPENNY : The gradostat : A tool for investigating microbial growth and interactions in solute gradients. *Society of General Microbiology Quartely*, 6:80, 1979.
- [58] F. MASSOL, D. GRAVEL, N. MOUQUET, M. W. CADOTTE, T. FUKAMI et M. A. LEIBOLD : Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*, 14:313–323, 2011.

- [59] T. MATLHUS : An essay on the principle of population ; or, a view of its past and present effects on human happiness ; with an enquiry into our prospects respecting the future removal or mitigation of the evils which it occasions. 1803.
- [60] J. MONOD : La technique de culture continue : théorie et applications. *Annales de l'Institut Pasteur*, 79:390–410, 1950.
- [61] J. D. MURRAY : *Mathematical Biology : I. An Introduction*. Springer-Verlag, 2003.
- [62] J. D. MURRAY : *Mathematical Biology : II. Spatial Models and Biomedical applications*. Springer-Verlag, 2004.
- [63] A. NOVICK et L. SZILARD : Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 36(12):708–719, 1950.
- [64] C. V. PAO : On non linear reaction-diffusion equations. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 87:165–198, 1982.
- [65] C. V. PAO : Quasisolutions and global attractor of reaction-diffusion systems. *Nonlinear Analysis, Theory, Methods and Applications*, 26:1889–1903, 1996.
- [66] A. PAZY : *Semigroups of linear operators and applications to partial differential equations*. Applied Math. Sciences, 44, Springer-Verlag, New York, 1983.
- [67] M. PIERRE et D. SCHMITT : Blow up in reaction-diffusion systems with dissipation of mass. *SIAM Journal of Mathematical Analysis*, 28:259–269, 1997.
- [68] S. PILYUGIN et P. WALTMAN : Multiple limit cycles in the chemostat with variable yield mathematical biosciences. *Journal of Theoretical Biology*, 182(2):151–166, 2003.
- [69] J. C. POGGIALE : From behavioural to population level : growth and competition. *Mathematical and Computer Modelling*, 27:41–49, 1998.
- [70] J. C. POGGIALE : Predator-prey models in heterogeneous environment : emergence of functional response. *Mathematical and Computer Modelling*, 27:63–71, 1998.
- [71] P. H. RABINOWITZ : Some global results for nonlinear eigenvalue problems. *Journal of Functional Analysis*, 7:487–513, 1971.
- [72] A. RAPAPORT et J. HARMAND : Biological control of the chemostat with non-monotone response and different removal rates. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 5:539–547, 2008.
- [73] R. REDHEFFER, R. REDLINGER et W. WALTER : A theorem of la salle-lyapunov type for parabolic systems. *SIAM, Journal of Mathematical Analysis*, 19:121–132, 1988.
- [74] S. ROY et J. CHATTOPADHYAY : Towards a resolution of “the paradox of the plankton” : A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological complexity*, 4:26–33, 2007.

- [75] K. SAKAMOTO : Invariant manifolds in singular perturbation problems for ordinary differential equations. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 116A:45–78, 1990.
- [76] T. SARI et F. MAZENC : Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields. <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00418676/fr/>, 2009.
- [77] D. SCHMITT : *Existence globale ou explosion pour les systèmes de réaction-diffusion avec contrôle de masse*. Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1995.
- [78] E. SENETA : *Non-negative Matrices and Markov Chains*. Springer-Verlag, Berlin, 1981.
- [79] H. L. SMITH, B. TANG et P. WALTMAN : Competition in an n-vessels gradostat. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 5:1451–1471, 1991.
- [80] H. L. SMITH et P. WALTMAN : *The theory of the Chemostat*. Cambridge university press, 1995.
- [81] J. SMOLLER : *Shock Waves and Reaction-diffusion Equations*. Springer-Verlag, 1983.
- [82] J. SO et P. WALTMAN : A nonlinear boundary value problem arising from competition in the chemostat. *Applied mathematics and computation*, 32:169–183, 1989.
- [83] P. A. VENAIL, R. C. MACLEAN, T. BOUVIER, M. A. BROCKHURST, M. E. HOCHBERG et N. MOUQUET : Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, 452:210–215, 2008.
- [84] C. WALKER : Bifurcation of positive equilibria in nonlinear structured population models with varying mortality rates. *Ann. Mat. Pura Appl.*, to appear:1–16, 2005.
- [85] C. WALKER : Coexistence steady states in a predator-prey model. *Archive for Mathematics*, 95:87–99, 2010.
- [86] C. WALKER : Global bifurcation of positive equilibria in nonlinear population models. *Journal of Differential Equations*, 248:1756–1776, 2010.
- [87] T. WIEGAND, K. A. MOLONEY, J. NAVES et F. KNAUER : Finding the missing link between landscape structure and population dynamics : A spatially explicit perspective. *The american naturalist*, 134:605–627, 1999.
- [88] G. S. K. WOLKOWICZ et Z. LU : Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat : general response functions and differential death rates. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 52:222–233, 1992.
- [89] G. S. K. WOLKOWICZ et H. XIA : Global asymptotic behavior of a chemostat model with discrete delays. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 57:1019–1043, 1997.
- [90] J. H. WU : Global bifurcation of coexistence state for the competition model in the chemostat. *Nonlinear Analysis*, 39:817–835, 2000.

-
- [91] Z. ZHANG : Coexistence and stability of solutions for a class of reaction-diffusion systems. *Electronic Journal of Differential Equations*, 137:1–16, 2005.
- [92] S. ZHENG, H. GUO et J. LIU : A food chain model for two resources in unstirred chemostat. *Applied mathematics and computation*, 206:389–402, 2008.
- [93] S. ZHENG et J. LIU : Coexistence solutions for a reaction-diffusion system of un-sirred chemostat model. *Applied mathematics and computation*, 145:579–590, 2003.

Résumé

L'objet de cette thèse est l'étude mathématique et numérique d'un système de compétition de plusieurs espèces pour une ressource dans un milieu hétérogène. Lorsque le milieu est homogène, il est connu qu'un tel système, appelé système de chemostat, vérifie le principe d'exclusion compétitive : au plus une espèce peut survivre. Nous proposons deux modèles spatialement structurés et étudions le rôle de l'hétérogénéité spatiale dans les phénomènes de coexistence. Le premier modèle est un système d'équations matricielles et le second un système de réaction-diffusion. Notre première contribution est de montrer que les solutions du système de réaction-diffusion sont uniformément bornées en temps et en espace en norme L infini. Nous étudions ensuite le cas des petits taux de migration dans le modèle discret et montrons que la coexistence est possible. Dans le cas des grands taux de migration, nous montrons à l'aide du théorème de la variété centrale que pour chacun des deux modèles, le principe d'exclusion compétitive est vérifié. Nous construisons finalement des solutions stationnaires de coexistence pour deux espèces à l'aide d'une méthode de bifurcations globales. Cette construction nous amène à définir la notion de domaine de coexistence dans l'espace des paramètres. Dans les derniers chapitres, nous illustrons et étendons numériquement les résultats précédents. Nous montrons en particulier comment le domaine de coexistence dépend du taux de migration et de l'hétérogénéité spatiale.

Abstract

The purpose of this thesis is the mathematical and numerical study of a system of several species competing for a single resource in a heterogeneous environment. When the environment is homogeneous, it is known that such a system, called chemostat system, satisfies the so-called competitive exclusion principle : no more than one species can survive. We propose two spatially structured models and study the role of spatial heterogeneity in the coexistence phenomena. The first model is a system of matrix equations, the second one is a reaction-diffusion system. Our first contribution is to show that the solutions of the reaction-diffusion system are uniformly bounded in time and space in L infinity norm. Next, we study the case of small migration rate in the discrete model and show that the coexistence of several species is possible. Lastly, in the case of high migration rates, we use the center manifold theorem to show in each of the two models that the principle of competitive exclusion holds. Then, we construct stationary coexistence solutions for two species using a method of global bifurcations. This construction leads to the identification of a coexistence domain in the parameter space. In the final chapters, we illustrate and extend numerically the previous results. In particular, we show how the coexistence domain depends on the migration rate and on the spatial heterogeneity.