

---

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET  
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
UNIVERSITÉ MOULOUD MAMMERI DE TIZI-OUZOU

FACULTÉ DES SCIENCES  
DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

## THÈSE DE DOCTORAT

SPÉCIALITÉ : MATHÉMATIQUES

OPTION : ANALYSE

Présentée par

**HAMDOUS Saliha**

Titre

**ÉTUDE DES SYSTÈMES D'ÉQUATIONS  
STOCHASTIQUES  
DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS AVEC  
DIFFUSION SPATIALE**

Soutenue publiquement le 30/10/2010

Devant le jury composé de

Mr.	MORSLI MOHAMED	Professeur	UMMTO	Président
Mr.	BENABIDALLAH RACHID	Maître de Conférences	UMMTO	Rapporteur
Mr.	FUJITA YASHIMA HISAO	Professeur	U. Turin, Italie	Co-Rapporteur
Mr.	PRIOLA ENRICO	Professeur	U. Turin, Italie	Examineur
Mr.	BENCHETTAH AZZEDINE	Professeur	U. Annaba	Examineur
Mme.	RAHMANI LEILA	Maître de conférences	UMMTO	Examinatrice
Mr.	AKNOUCHE ABDELHAKIM	Maître de conférences	USTHB	Invité

---



*A mes parents*



# Remerciements

---

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer mes vifs remerciements et ma sincère reconnaissance à mon directeur de thèse Monsieur RACHID BENABIDALLAH pour m'avoir orienté vers ce domaine de recherche, son soutien, son orientation et ses conseils m'ont toujours été très précieux et m'ont permis de mener à bien ce travail. Je remercie au même titre mon co-directeur de thèse, Monsieur HISAO FUJITA YASHIMA pour m'avoir donné la possibilité de travailler avec lui et m'avoir permis d'apprendre avec un autre rythme de travail en me faisant partager ses réflexions avec beaucoup de patience.

Je remercie vivement Monsieur E. PRIOLA, Monsieur A. BENCHETTAH, Madame L. RAHMANI et Monsieur A. AKNOUCHE pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail. Un grand merci à Monsieur M. MORSLI pour l'honneur qu'il me fait en président ce jury. Je voudrais remercier Monsieur H. LOUNI, pour ses conseils judicieux et son soutien tout au long de ces années de thèse.

Une partie de mon travail de thèse a été réalisée en collaboration avec LUIGI MANCA. Je tiens à lui exprimer ici ma sincère gratitude pour notre fructueuse collaboration pour les travaux réalisés, mais aussi pour les travaux qui sont en cours de réalisation.

Une Bonne partie de ce travail a été réalisée au sein du département de mathématiques de l'université de Turin, en Italie. Je tiens à témoigner ma profonde reconnaissance au professeur FERDENANDO ARZELERO directeur du département de Mathématiques de l'université de Turin, pour son accueil sa gentillesse, et les conditions de travail confortables qu'il a mis à ma disposition.

Je remercie chaleureusement l'ensemble des membres du département de mathématiques de Turin, enseignants et fonctionnaires pour leur sympathie et amitié. Je remercie mes amis de Turin et d'ailleurs, en particulier Francesca Dalbono, Alessandro Portaluri, XinPing Wang, ... . Je remercie également l'ensemble du personnel de la bibliothèque GIUSEPPE PEANO en particulier Antonella Taragna, à tous un grand merci pour votre amitié qui m'est très chère.

Un grand merci à mes chers parents, mes frères et sœurs pour leur soutien.



# Table des matières

<b>I</b>	<b>En guise d'introduction</b>	<b>11</b>
----------	--------------------------------	-----------

---

	<b>Introduction</b>	<b>13</b>
--	---------------------	-----------

<b>1</b>	<b>Modélisation mathématique pour la dynamique des populations</b>	<b>19</b>
1	Introduction . . . . .	19
2	Modèles mathématiques pour la croissance de la population d'une espèce isolée . . . . .	20
2.1	Le modèle de T.R. Malthuse . . . . .	20
2.2	Le modèle de P. F. Verhulst . . . . .	21
3	Présentation des modèles d'interaction entre espèces . . . . .	21
3.1	Le modèle déterministe de Lotka-Volterra . . . . .	22
3.1.1	La compétition . . . . .	23
3.1.2	La prédation . . . . .	25
3.1.3	La coopération . . . . .	28
	a) Coopération obligatoire . . . . .	28
	b) Coopération facultative . . . . .	30
4	Le modèle stochastique . . . . .	30
4.1	La stochasticité démographique . . . . .	31
4.2	La stochasticité environnementale . . . . .	32
4.2.1	Le mouvement brownien . . . . .	32
5	La diffusion spatiale des populations . . . . .	33
6	Conclusion . . . . .	35

---

## II Étude des systèmes d'équations stochastiques du modèle de compétition avec diffusion spatiale 37

---

<b>2</b>	<b>Étude d'un modèle de compétition limitée entre plusieurs espèces avec diffusion spatiale</b>	<b>39</b>
1	Introduction . . . . .	39
2	Résultat principal . . . . .	39
3	Estimations à priori de la solution . . . . .	42
3.1	Première estimation de la solution . . . . .	42
3.2	Deuxième estimation de la solution . . . . .	43
4	Démonstration du théorème 2.2.3 . . . . .	48
<b>3</b>	<b>Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de compétition avec diffusion spatiale</b>	<b>51</b>
1	Introduction . . . . .	51
2	Résultat principal . . . . .	52
2.1	Existence et unicité de la solution . . . . .	53
2.2	Existence d'une mesure invariante . . . . .	54
3	Démonstration de l'existence d'une mesure invariante . . . . .	54
3.1	Estimation de la solution . . . . .	54
3.2	Démonstration du théorème 3.2.2 . . . . .	55
4	Démonstration du lemme 3.3.1 . . . . .	57

## III Etude du système d'équations stochastiques du modèle proie-prédateur 65

---

<b>4</b>	<b>Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de proie-prédateur avec diffusion spatiale</b>	<b>67</b>
1	Introduction. . . . .	67
2	Résultat principal . . . . .	68
2.1	Existence et unicité de la solution . . . . .	69
2.2	Existence d'une mesure invariante . . . . .	70
3	Démonstration de l'existence d'une mesure invariante . . . . .	71
4	Estimation de la solution . . . . .	71
4.1	Démonstration du théorème 4.2.2 . . . . .	72

---

5	Démonstration du lemme 4.4.1 . . . . .	74
5.1	Suite de la démonstration du lemme 4.4.1 . . . . .	79
5.2	Démonstration du lemme 4.4.1. . . . .	84
<b>Conclusion</b>		<b>87</b>
<b>Bibliographie</b>		<b>89</b>



Première partie

En guise d'introduction



# Introduction

L'écologie au sens large vise à décrire l'évolution dynamique de population d'êtres vivants (animaux, végétaux, micro-organismes, ... etc) en interaction entre eux et avec leur environnement. Les premiers essais scientifiques visant à décrire l'évolution temporelle d'une population d'individus restent cantonnés aux sciences politico-sociales, particulièrement à l'étude de l'accroissement de la population humaine et des problèmes induits par cet accroissement. Ainsi, le premier modèle de l'évolution temporelle d'une population a été proposé par l'économiste T. R. MALTHUS<sup>1</sup>. Ses travaux parus en 1798 (voir [23]) soutiennent le concept de la croissance exponentielle du nombre d'individus, tant que les ressources du milieu sont suffisamment abondantes pour répondre aux besoins de la population.

MALTHUS en déduit qu'une population a toujours tendance à s'accroître jusqu'au seuil où les ressources du milieu deviennent insuffisantes, mais cette observation n'a pas été mathématiquement formalisée. Il suggère néanmoins que toutes les politiques visant à réduire les famines sont vouées à l'échec. La population s'accroissant jusqu'au niveau où le manque de nourriture redevient inévitable.

Reprenant l'idée de MALTHUS, quelques dizaines d'années plus tard, le mathématicien P. F. VERHULST<sup>2</sup> propose en 1838 le modèle *logistique* [31]. Ce modèle prend explicitement en considération l'épuisement des ressources lorsque la population devient trop importante. Ce phénomène est modélisé par l'intermédiaire d'une décroissance linéairement dépendante de la taille de la population et de la vitesse de croissance exponentielle proposée par MALTHUS, nous reviendrons brièvement, sur ces deux modèles au premier chapitre. Cependant, l'engouement pour les modèles mathématiques pour les sciences de la vie ne vient que bien plus tard et les travaux effectués restent longtemps coupés des recherches entreprises en sciences de la vie. Ce n'est qu'après la publication des travaux de C. DARWIN intitulés *L'origine des*

---

<sup>1</sup>Thomas Robert Malthus, 1766-1834

<sup>2</sup>Pierre-François Verhulst, 1804-1849

espèces en 1859, que la problématique écologique est placée au centre de la biologie. C. DARWIN propose le concept de la sélection naturelle, en décrivant le rôle déterminant des interactions entre différentes populations dans l'évolution des espèces à travers les générations. L'importance de l'écologie apparaît alors, d'une manière évidente, et le besoin d'une théorisation se fait rapidement sentir. C'est ainsi que bon nombre de mathématiciens se saisissent de la problématique écologique dès le début du  $XX^e$  siècle.

En effet, c'est à partir de 1924 avec le classique d'ALFRED J. LOTKA intitulé *Elements of physical biology* [21], réédité en 1956 sous le titre *Elements of mathematical biology* [22] que la biomathématique fait son apparition. Quelques temps après, les travaux fondamentaux de VITO VOLTERRA [32] sont apparus sous le titre *La théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Cependant, l'intérêt du mathématicien italien pour ce type d'arguments a commencé dès 1901 où il publia un article [33], en réalité à caractère plus philosophique que mathématique, intitulé *sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*<sup>3</sup> Mais ce n'est que durant les années 1970 qu'on assiste à un réel développement de la biomathématique avec l'apparition de journaux spécialisés comme par exemple le journal international *Mathematical Biosciences* ou encore *Theoretical Population Biology*.

A la fin de la Première Guerre Mondiale, les modèles mathématiques occupaient une position extrêmement importante dans le développement de la recherche sur la théorie de l'évolution et l'écologie. A la même période et de manière indépendante, LOTKA<sup>4</sup>, aux Etats-Unis, et VOLTERRA<sup>5</sup>, en Italie, concentrèrent leurs efforts sur le problème des variations et des fluctuations du nombre d'individus d'une espèce.

En 1925, D'ANCONA attire l'attention de VOLTERRA sur un étrange phénomène : durant la guerre, la pêche ayant été moins intense, la proportion des espèces de poissons prédateurs a nettement augmenté. VOLTERRA rechercha donc des modèles afin de confirmer cette évolution, ce qui le conduisit à la conclusion suivante : la diminution de l'intensité de la destruction (la pêche) favorise les espèces les plus voraces. En 1924, LOTKA de son côté étudia brièvement un problème analogue posé par l'agriculture, mais dans un contexte légèrement différent, et proposa un modèle proie-prédateurs [21]. Les deux hommes poursuivent leurs recherches chacun de leur côté, considérant plusieurs espèces en compétition, ou encore prenant

---

<sup>3</sup>Sur les tentatives d'application des mathématiques aux sciences biologiques et sociales

<sup>4</sup>ALFRED JAMES LOTKA, 1880 - 1949, Etats-Unis

<sup>5</sup>VITO VOLTERRA, 1860 - 1940, Italie

en compte des perturbations extérieures. L'écologie théorique est alors née et bon nombre de mathématiciens ont commencé à s'y intéresser. Les biologistes ne restent pas insensibles à cette volonté de décrire quantitativement, par l'intermédiaire de l'outil mathématique, les processus biologiques, et ce malgré le manque de données quantitatives intervenant dans les modèles mathématiques.

## La coexistence des espèces.

On trouve dans la littérature un nombre important de travaux visant à donner des conditions nécessaires et/ou suffisantes pour la coexistence stable de populations de  $n$  espèces en compétition. En particulier pour les modèles déterministes une condition algébrique a été donnée par CURTIS STROBECK dans son article publié en 1973 dans la revue *Ecology*. Plus précisément, il donne des conditions nécessaires et suffisantes de coexistence de  $n$  espèces liées par un rapport de compétition modélisé par un système d'équations du type LOTKA-VOLTERRA. Dans le cas de deux espèces, ces conditions ont un sens en biologie. Pour  $n > 2$  elles incluent non seulement la capacité du milieu et les coefficients de compétition mais aussi les taux de croissance intrinsèques des différentes espèces. Les conditions proposées par C. STROBECK sont, certes, des conditions mathématiquement valables mais restent assez difficiles à traduire en pratique en une condition naturelle ayant une signification biologique.

Il existe différents modèles et idées pour le maintien de la biodiversité. Les plus importants sont ceux-là même qui peuvent être utilisés en pratique. Le maintien de la biodiversité signifie la coexistence dans une même région géographique d'espèces ayant des caractéristiques écologiques similaires, c'est-à-dire des espèces ayant des ressources communes. Une autre signification du maintien de la biodiversité ne renvoie pas au maintien d'un ensemble d'espèces mais au maintien de la richesse et la régularité en termes d'espèces d'une région donnée, à long terme.

Bon nombre de modèles pour la coexistence d'espèces sont des modèles de coexistence d'espèces vivant dans une région délimitée. Cependant, pour que ceci ait un sens, la région doit être assez large afin que la dynamique des populations étudiée ne soit pas affectée par la migration à travers sa frontière, ce qui se traduit en une condition aux bords de NEUMANN. Il est tentant d'étudier la coexistence dans un domaine réduit et de considérer l'immigration comme l'une des raisons de la coexistence.

## Notre approche.

Pour la modélisation stochastique d'un système écologique l'existence d'une mesure invariante constitue sans doute une des questions les plus importantes. Dans [26] R. RUDNICKI a démontré l'existence et l'unicité de la mesure invariante pour l'équation stochastique du modèle proie-prédateur. Pour le modèle stochastique de compétition entre deux espèces, dans [29] le comportement asymptotique de la solution de l'équation stochastique, y compris le cas de convergence vers une mesure invariante, a été classifié, en utilisant la méthode de RUDNICKI et l'application directe de la fonction de KHAS'MINSKIJ (voir [15]). Or, si on considère aussi la diffusion spatiale de la population dans un territoire, l'équation stochastique doit être considérée dans le cadre des espaces de Sobolev (voir par exemple [8]). Dans ce contexte E. TORNATORE [28] a démontré que l'espérance mathématique des populations totales de  $n$  espèces en compétition dans un territoire est uniformément bornée pour tout  $t \geq 0$ . Notre intérêt porte sur l'existence d'une mesure invariante pour des modèles de la dynamique de populations avec une diffusion spatiale.

On démontre que sous des conditions raisonnables et naturelles, il est possible d'avoir une coexistence à long terme d'espèces composant des systèmes écologiques liées par un rapport de compétition ou de prédation. Ceci correspond à démontrer l'existence d'une mesure invariante pour les systèmes d'équations aux dérivées partielles stochastiques modélisant les rapports de compétition et de prédation en dynamique des populations. Mesure invariante pour laquelle aucune espèce n'est vouée à l'extinction.

Dans le cas d'une compétition à effet limité entre les individus d'espèces différentes, on montre qu'il existe une mesure invariante pour un nombre  $n$  quelconque d'espèces. Dans le cas plus général du modèle usuel de compétition entre deux espèces, nous avons démontré l'existence d'une mesure invariante sous une condition naturelle qui constitue un prolongement de la condition de stabilité du modèle déterministe. En effet, la stabilité asymptotique du système d'équations différentielles du modèle déterministe de compétition est réalisée sous la condition

$$\frac{\beta_{21}}{\beta_{11}} < \frac{\alpha_2}{\alpha_1} < \frac{\beta_{22}}{\beta_{12}},$$

où  $\alpha_i$  ( $i = 1, 2$ ) est le coefficient de croissance intrinsèque de l'espèce  $i$ ,  $\beta_{ij}$  ( $i \neq j$ ) est le coefficient de l'effet sur l'espèce  $i$ , de la compétition interspécifiques entre les deux espèces  $i$  et  $j$ . Tandis que  $\beta_{ii}$  ( $i = 1, 2$ ) correspond à l'effet de la compétition

intraspécifique sur l'espèce  $i$ . Dans notre étude, nous avons démontré l'existence d'une mesure invariante pour le modèle stochastique de compétition avec diffusion spatiale, ce qui correspond à la stabilité stochastique, sous la condition suivante

$$\frac{\beta_{21}}{\beta_{11}} < \frac{\alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}}{\alpha_1} \leq \frac{\alpha_2}{\alpha_1 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}} < \frac{\beta_{22}}{\beta_{12}},$$

il est clair que cette condition constitue un prolongement naturel de la condition de stabilité asymptotique du modèle déterministe, étant donné que le coefficient  $K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}$  est engendré par la prise en compte du caractère stochastique de l'évolution du système dynamique. La démonstration de ce résultat est basée sur l'application du théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV [18] dans sa version complétée par le critère de PROKHOROV (voir [5]), des idées basées sur la fonction de KHAS'MINSKII ont été utiles pour l'obtention des estimations à priori de la solution.

La troisième partie est consacrée au modèle proie-prédateur. Dans ce cadre, R. RUDINCKI a considéré le modèle proie-prédateur de LOTKA-VOLTERRA dans sa version stochastique modélisé par le système d'équations

$$\begin{cases} dN_1(t) = (\alpha - \beta N_2(t) - \mu N_1(t))N_1(t)dt + \varrho_1 N_1(t)dW(t), \\ dN_2(t) = (-\gamma + \delta N_1(t) - \nu N_2(t))N_2(t)dt + \varrho_2 N_2(t)dW(t). \end{cases}$$

où  $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \mu, \nu, \varrho_1$  et  $\varrho_2$  sont des constantes non négatives. Les processus stochastiques  $N_1(t)$  et  $N_2(t)$  représentent respectivement, la densité de la population de proies et de prédateurs, et les constantes  $\varrho_1$ , et  $\varrho_2$  sont les coefficients de l'effet des perturbations stochastiques des conditions environnementales sur les populations de proies et de prédateurs respectivement. Pour ce modèle, RUDINCKI a démontré dans [26] l'existence et l'unicité de la mesure invariante sous la condition

$$\mu\left(\gamma + \frac{\varrho_2^2}{2}\right) < \delta\left(\alpha - \frac{\varrho_1^2}{2}\right), \quad \text{avec} \quad \alpha - \frac{\varrho_1^2}{2} > 0$$

qui constitue un prolongement naturel de la condition de stabilité asymptotique du modèle déterministe de LOTKA-VOLTERRA pour le rapport de prédation donnée par

$$\frac{\mu}{\delta} < \frac{\alpha}{\gamma}.$$

En prenant en compte la diffusion spatiale des deux populations, en plus des perturbations stochastiques des conditions environnementales on obtient alors le système

d'équations aux dérivées partielles stochastiques étudié au quatrième chapitre de cette thèse. Notre objectif était de donner une condition nécessaire et suffisante pour la coexistence stable des deux espèces proie et prédatrice, nous avons démontré l'existence d'une mesure invariante pour ce système sous une condition similaire à la condition proposé par RUDNICKI qui s'écrit sous la forme

$$\mu(\gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2}) < \delta(\alpha - K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}),$$

où  $K_0 \frac{\varrho_i^2}{2}$  ( $i = 1, 2$ ) est un paramètre qui caractérise l'effet des perturbation stochastiques des conditions environnementales sur l'espèce  $i$  ( $i = 1, 2$ ).

Pour obtenir ce résultat, nous avons élaboré des méthodes d'estimation assez complexes.

# Chapitre 1

## Modélisation mathématique pour la dynamique des populations

To begin, we must emphasize a statement which I am sure you have heard before, but which must be repeated again and again. It is that the sciences do not try to explain, they hardly even try to interpret, they mainly make models. By a model is meant a mathematical construct which, with the addition of certain verbal interpretations, describes observed phenomena. The justification of such a mathematical construct is solely and precisely that it is expected to work -that is, correctly to describe phenomena from a reasonably wide area. Furthermore, it must satisfy certain aesthetic criteria -that is, in relation to how much it describes, it must be rather simple.

— JOHN VON NEUMANN (Methods in the physical sciences)

### 1 Introduction

D'une manière générale, les modèles mathématiques constituent des outils de compréhension du fonctionnement de systèmes naturels, et de prédiction de leurs évolutions. Nous nous intéressons dans ce chapitre aux modèles de la dynamique des populations. Dans la première partie, nous introduisons les systèmes dynamiques continus et déterministes, c'es-à-dire gouverni par des systèmes d'équations différentielles ordinaires. Ces modèles sont essentiellement utilisés dans le cadre d'études

de dynamiques des populations et des écosystèmes, mais les techniques sont également applicables à des systèmes moléculaires, et en élargissant le champ à des modèles spatio-temporels épidémiologiques notamment.

D'un point de vue biologique, les modèles déterministes pour la dynamique des populations sont naturellement discutables, malgré leur importance du point de vue historique, d'une part du fait des difficultés liées à l'observation et à la mesure des paramètres du système. D'autre part, ils ne tiennent pas compte du caractère éminemment stochastique des processus biologiques.

La prise en compte des perturbations stochastiques des conditions environnementales modélisées par un mouvement brownien, donne lieu aux modèles stochastiques de la dynamique des populations qui correspondent d'avantage aux problèmes réels en intégrant la part de l'aléatoire qui caractérise les phénomènes d'évolution en biologie.

## 2 Modèles mathématiques pour la croissance de la population d'une espèce isolée

### 2.1 Le modèle de T.R. Malthuse

En 1798 T. R. MALTHUS<sup>1</sup> proposa un modèle pour la dynamique de population pour lequel le taux de croissance était proportionnel à la taille de la population. Dans le modèle malthusien la fonction  $N(t)$ , qui représente la population totale à l'instant  $t$  satisfait l'équation différentielle suivante

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda_1 N(t) \quad t \geq 0 \quad (1.1)$$

où  $\lambda_1$ , supposé strictement positif, est le paramètre malthusien de la population considérée. La solution de l'équation (1.1) est la fonction exponentielle

$$N(t) = N(0)e^{\lambda_1 t},$$

qui met en évidence le fameux taux de croissance exponentiel de MALTHUS. Il est clair que le modèle de MALTHUS ne prend pas en considération les limitations des

---

<sup>1</sup>Travaux [23] parus en 1798

ressources. Il serait plus réaliste de considérer un taux de croissance dépendant de la taille de la population elle-même. Un tel modèle fut proposé par P. F. VERHULST en 1838.

## 2.2 Le modèle de P. F. Verhulst

Dans le modèle de VERHULST il a été supposé que la fonction  $N(t)$  satisfait à l'équation différentielle

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda_1 \left[1 - \frac{N(t)}{K}\right] N(t); \quad t \geq 0 \quad (1.2)$$

L'équation (1.2) est connue comme l'équation logistique, le terme quadratique  $\frac{1}{K}N^2(t)$  correspond à l'effet de la compétition entre les individus de la population pour les ressources limitées du territoire. La constante  $\lambda_1$  est le taux de croissance de la population considérée, tandis que  $K$  correspond à la *Capacité du milieu*. La résolution de l'équation (1.2) peut se faire par la méthode de la la séparation des variables et on obtient la solution

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left[\frac{K}{N(0)} - 1\right]e^{-\lambda_1 t}}, \quad t \geq 0 \quad (1.3)$$

De là on remarque que la solution de l'équation (1.2) vérifie la propriété

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$$

Ce qui diffère du modèle malthusien, car pour le modèle de VERHULST la population tend vers un état d'équilibre non trivial lorsque le temps tend vers l'infini.

## 3 Présentation des modèles d'interaction entre espèces

Les écosystèmes sont structurés à plusieurs points de vue, on essaie de les classer sur la base de leur composition végétale et/ou animale mais aussi par rapport à leur milieu terrestre ou aquatique. Les espèces qui constituent un écosystème interagissent les unes avec les autres, ces interactions peuvent avoir des effets positifs, négatifs ou neutres sur chaque espèce.

Nous nous intéresserons dans un premier temps, aux systèmes dynamiques continus et déterministes, c'est-à-dire régis par des systèmes d'équations différentielles ordinaires. Ces modèles sont essentiellement utilisés dans le cadre d'études de dynamiques des populations et des écosystèmes, mais les techniques sont également applicables à des systèmes moléculaires, ou en élargissant le champ, à des modèles spatio-temporels, d'épidémiologie notamment. On ne devra jamais perdre de vue le caractère explicatif et le pouvoir prédictif du modèle étudié. En effet, les objectifs visés par une telle modélisation sont de trois ordres :

1. palier à la simplicité des modèles à une seule espèce et se rapprocher d'un modèle plus réaliste qui prend en compte la complexité des écosystèmes ; ces modèles offrent une meilleure balance entre le critère de simplicité du modèle et le caractère explicatif que l'on en attend.
2. réaliser une étude qualitative de l'évolution du système modélisé. Il s'agit la plupart du temps de déterminer les conditions d'existence d'une stabilité.
3. permettre une étude quantitative viable des populations étudiées. Il s'agit de mettre au point des outils d'aide à la gestion ; le caractère prédictif du modèle est alors mis à contribution.

### 3.1 Le modèle déterministe de Lotka-Volterra

Le cadre général est celui des modèles continus, en temps continu, déterministes, construits à partir de systèmes d'équations différentielles ordinaires. De plus, les modèles considérés ici sont tous des systèmes autonomes ; c'est-à-dire que les paramètres d'évolution du système ne dépendent pas du temps  $t$ . Cela signifie que les différents paramètres restent constants au cours du temps. On considère un écosystème composé de plusieurs espèces et de leur milieu physique, pour lequel on associe un système d'équations différentielles ordinaires qui modélise l'évolution du système biologique dans le temps, évolution décrite à tout instant  $t$  par le vecteur  $N(t) = (N_1(t), N_2(t), \dots, N_n(t))$  dont les composantes représentent les densités des différentes populations étudiées. La dynamique de l'évolution d'une espèce  $i$  est une fonction de sa propre composition à l'instant considéré.

Les écosystèmes, ou systèmes écologiques ou encore les associations biologiques, comme l'introduit VITO VOLTERRA dans sa célèbre œuvre intitulée *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie* [32] sont constitués par plusieurs espèces vivant dans un même territoire. Lorsque ces espèces interagissent, leur dynamique de population en est affectée. En effet, les individus constituant ces

espèces se disputent la même nourriture, voire s'entre-dévorent, ou au contraire, la présence de certaines espèces peut être profitable à d'autres. Tout cela appartient au phénomène très général de *la lutte pour la vie*.

D'une manière générale, l'interaction entre  $n$  espèces sera définie au niveau de chaque espèce par la juxtaposition d'un terme de dynamique intrinsèque et d'un terme d'interaction avec les autres espèces, ce que l'on écrit comme suit :

$$dN_i(t) = \left( \alpha_i + \beta_{ii}N_i(t) \right) N_i(t) + \sum_{j \neq i} \beta_{ij}N_i(t)N_j(t)dt \quad \text{pour } i = 1, \dots, n, \quad (1.4)$$

où  $\beta_{ij}$  pour  $i \neq j$  est le coefficient de l'effet de la présence de l'espèce  $j$  sur l'espèce  $i$  effet proportionnel à la taille de la population  $j$ , et  $\beta_{ii}N_i^2$ , avec  $\beta_{ii} < 0$  représente l'effet logistique sur l'espèce  $i$ , c'est-à-dire la compétition intraspécifique entre les individus de l'espèce  $i$  pour  $i = 1, 2, \dots, n$ . Le signe des paramètres d'interaction  $\beta_{ij}$  représente l'effet de l'interaction entre les deux espèces  $i$  et  $j$  sur la population de l'espèce  $i$ , et caractérise le type d'interaction étudié, Compétition, prédation, ou symbiose. On distingue plusieurs type d'interrelation entre espèces, dans la suite on donnera un petit aperçu des modèles proposées pour les trois type d'interaction cités ci-dessus et considérés comme plus pertinants.

### 3.1.1 La compétition

Considérons un écosystème formé par deux espèces en compétition pour une ressource limitée et pour laquelle ces deux espèces entrent en compétition (les deux populations peuvent êtres deux prédateurs qui se disputent la même proie, ou deux espèces végétales qui sont en compétition pour le territoire ou la lumière dans une forêt tropicale,... ect) supposons que la coexistence entre les deux espèces est soumise aux conditions suivantes :

1. En l'absence de la seconde espèce, la première croit de façon logistique (rappe-lons qu'elle dispose d'une ressource limitée ) selon l'équation

$$dN_1(t) = (\alpha_1 N_1(t) - \beta_{11} N_1^2(t)) dt \quad (1.5)$$

où  $\alpha_1 > 0$  et  $\beta_{11} > 0$ ,

2. La présence de la seconde espèce provoque une diminution du taux de crois-sance de la première espèce, proportionnellement à la population de la pre-mière espèce, précisément supposons que l'équation (1.5) devient

$$dN_1(t) = (\alpha_1 - \beta_{11}N_1(t) - \beta_{12}N_2(t))N_1(t)dt \quad (1.6)$$

où  $\beta_{12} \geq 0$ .

Ainsi, la compétition entre les deux espèces est gouvernée par le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} dN_1(t) = (\alpha_1 - \beta_{11}N_1(t) - \beta_{12}N_2(t))N_1(t)dt, \\ dN_2(t) = (\alpha_2 - \beta_{22}N_2(t) - \beta_{21}N_1(t))N_2(t)dt. \end{cases} \quad (1.7)$$

où  $\beta_{11}$ ,  $\beta_{22}$  sont les coefficients de compétition intraspécifique tandis que  $\beta_{12}$  et  $\beta_{21}$  sont les coefficients de compétition interspécifique.

Notre intérêt porte sur la coexistence à long terme des deux espèces en compétition. Les points stationnaires du système d'équations (1.7) sont les points du plan  $E_0(0, 0)$ ,  $E_1(\alpha_1/\beta_{11}, 0)$ ,  $E_2(0, \alpha_2/\beta_{22})$ , et  $E_3(H_1/D, H_2/D)$ , où  $H_1 = \alpha_1\beta_{22} - \alpha_2\beta_{12}$ ,  $H_2 = \alpha_2\beta_{11} - \alpha_1\beta_{21}$ , et  $D = \beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}$ .

On remarque que seul le point  $E_3$  correspond à la coexistence des deux espèces, à condition que les quantités  $H_1$ ,  $H_2$ , et  $D$  soient non nulles et de même signe, en ignorant les points  $E_0$ ,  $E_1$ ,  $E_2$ , qui sont des points d'équilibres pour lesquels au moins l'une des deux espèces est vouée à l'extinction, on va étudier la nature de l'équilibre du point  $E_3$  qui nous intéresse.

Rappelons que  $\frac{\alpha_i}{\beta_{ii}}$  représente la capacité d'accueil du milieu, pour l'espèce  $i$ , et qui correspond à la densité de la population de l'espèce  $i$  qui peuvent vivre simultanément dans le territoire, sans nuire à la compétition intraspécifique.

Par linéarisation, on déduit facilement que lorsqu'on a  $H_1 < 0$ ,  $H_2 < 0$ , et  $D < 0$  le point d'équilibre  $E_3$  est un point selle, par contre l'équilibre stable est réalisé pour  $H_1 > 0$ ,  $H_2 > 0$ , et  $D > 0$ .

De là, on déduit que pour la stabilité du système de deux espèces en compétition il est nécessaire que la compétition intraspécifique soit plus importante que la compétition interspécifique ce qui est équivalent à dire que le coefficient de BOLKER et PACALA [1], qui est égal à  $\frac{\alpha_{ij}}{\alpha_{jj}}$  soit inférieur à 1 où  $\alpha_{ij} = \frac{\beta_{ij}}{\alpha_i}$ .

### 3.1.2 La prédation

Le modèle de la dynamique de populations pour un écosystème formé d'une espèce proie et d'une espèce prédatrice suscite un grand intérêt aussi bien du point de vue biologique que du point de vue mathématique. Le système d'équations différentielles fondamental pour un tel modèle est connu comme équations de LOTKA-VOLTERRA ; cependant la dénomination d'"équations de LOTKA-VOLTERRA" est utilisée aussi pour les modèles de la symbiose ou de la compétition, quand il est question du rapport de prédation, on spécifie qu'il s'agit d'équations de LOTKA-VOLTERRA du type proie-prédateur.

Considérons les équations de LOTKA-VOLTERRA du type proie-prédateur sans les termes de l'effet logistique. Désignons par  $N_1(t)$  la densité à l'instant  $t$  de la population de l'espèce proie et par  $N_2(t)$  la densité à l'instant  $t$  de la population de l'espèce prédatrice, nous obtenons alors le système d'équations différentielles suivant

$$\begin{cases} dN_1(t) = (\alpha_1 - \beta_{12}N_2(t))N_1(t)dt, \\ dN_2(t) = (-\alpha_2 + \beta_{21}N_1(t)N_2(t))dt. \end{cases} \quad (1.8)$$

où  $\alpha_i > 0$ , et  $\beta_{ij} > 0$ , pour  $i, j = 1, 2$ . avec  $i \neq j$

Le choix des signes des coefficients du système d'équations (1.8) correspond à la caractérisation d'un système écologique constitué d'une espèce proie et d'une espèce prédatrice. En effet il est supposé que le taux de croissance de la population de l'espèce proie en l'absence de l'espèce prédatrice soit positif, tandis que si l'espèce proie constitue un nutriment essentiel pour l'espèce prédatrice, on peut raisonnablement supposé que le taux de croissance de la population de l'espèce prédatrice en l'absence de l'espèce proie soit négatif et que la prédation contribue substantiellement à la croissance de la population de l'espèce prédatrice ; d'autre part il est clair que la prédation est un facteur négatif pour la croissance de la population de l'espèce proie.

Ce modèle d'interaction proie-prédateur, à été proposé par VOLTERRA après la première guerre mondiale. Il s'agissait alors d'explicitier la dynamique des populations de sardines et de requins en mer Adriatique ; expliquer notamment pourquoi les quantités de sardines pêchées après l'interruption due à la guerre n'étaient plus aussi importantes que précédemment et pourquoi à la reprise de la pêche la proportion observée de requins avait augmenté. Ce modèle prend en compte deux

types d'espèces, les poissons pêchés à valeur commerciale, les sardines  $N_1$  et leurs prédateurs, les requins  $N_2$ .

Pour l'étude du comportement asymptotique de ce système, commençons par déterminer les points d'équilibre qui sont les solutions du système d'équations suivant

$$\begin{cases} \alpha_1 N_1(t) - \beta_{12} N_1(t) N_2(t) = 0, \\ -\alpha_2 N_2(t) + \beta_{21} N_1(t) N_2(t) = 0 \end{cases} .$$

Il est clair que le point  $E_0(0, 0)$  est un point d'équilibre du système (1.8) d'autre part, étant donné que les solutions qui nous intéressent sont les seuls point du premier carré du plan c'est-à-dire  $(\mathbb{R}_+)^2$ , il s'en suit que le système (1.8) admet un seul équilibre non trivial représenté par le point  $E_1(\frac{\alpha_2}{\beta_{21}}, \frac{\alpha_1}{\beta_{12}})$ . Pour ces deux points d'équilibre qu'on vient de déterminer, nous pouvons déduire, en utilisant le même raisonnement que précédemment, que étant donné que les valeurs propres de la matrice jacobienne associée au point  $E_0(0, 0)$  sont  $\lambda_1 = \alpha_1$ , et  $\lambda_2 = -\alpha_2$ , le point d'équilibre  $E_0(0, 0)$  est un point selle.

Par contre pour le point d'équilibre  $E_1$  le jacobien est donné par

$$\begin{pmatrix} 0 & \frac{\alpha_2 \beta_{12}}{\beta_{21}} \\ \frac{\alpha_1 \beta_{21}}{\beta_{12}} & 0 \end{pmatrix}$$

dont les valeurs propres sont données par  $\lambda_1 = \sqrt{\alpha_1 \alpha_2} i$  et  $\lambda_2 = -\sqrt{\alpha_1 \alpha_2} i$ . La linéarisation ne nous permet pas de conclure sur la stabilité de ce point d'équilibre. Cependant, on montre que ce point d'équilibre est stable au sens de LIANPUNOV.

## Retour Historique

Avant de clore l'étude de ce modèle, un dernier retour sur l'histoire du modèle de VOLTERRA et au problème de la pêche. Considérons d'abord la densité moyenne, au cours du temps, de chacune des espèces. Quelque soit la trajectoire considérée, la valeur moyenne (sur un cycle de longueur  $T$ ) de la densité de chaque espèce est constante, égale à la densité à l'équilibre

$$\begin{cases} \bar{N}_1 = \frac{1}{T} \int_0^T N_1(t) dt, \\ \bar{N}_2 = \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt. \end{cases}$$

En effet,

$$\frac{d}{dt} \ln N_1 = \alpha_1 - \beta_{12} N_2,$$

d'où, par intégration

$$\int_0^T \frac{d}{dt} \ln N_1(t) dt = \int_0^T \alpha_1 - \beta_{12} N_2(t) dt$$

c'est-à-dire

$$\alpha_1 T - \int_0^T \beta_{12} N_2(t) dt = 0$$

et finalement

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt = \frac{\alpha_1}{\beta_{12}} = \bar{N}_2$$

Ce résultat permet de considérer en première approximation que les quantités pêchées sont proportionnelles aux densités à l'équilibre. Les relevés de pêches fournissent une estimation des paramètres du modèle. Concernant la situation en mer Adriatique : Avant la guerre, les relevés rendent compte d'une situation de pêche avec des prises moyennes permettant de définir un équilibre du système donné par le point  $E_p = (\frac{\alpha_2^p}{\beta_{21}^p}, \frac{\alpha_1^p}{\beta_{12}^p})$ .

Après la guerre, suite à une situation sans pêche (ou presque) pendant quatre ans, les premières pêches reflètent les densités moyennes d'un système sans pêche, soit un équilibre  $E = (\frac{\alpha_2}{\beta_{21}}, \frac{\alpha_1}{\beta_{12}})$ , la pêche déplace l'équilibre. Or la pêche intervient dans la détermination des paramètres  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  de croissance intrinsèque en augmentant la mortalité :  $\alpha_1 \rightarrow \alpha_1^p = a - m$ , et  $\alpha_2 \rightarrow \alpha_2^p = \alpha_2 + n$  où  $m$  et  $n$  sont des constantes positives. les paramètres d'interaction entre espèces n'étant pas modifiés :  $\beta_{12} \rightarrow \beta_{12}^p = \beta_{12}$ , et  $\beta_{21} \rightarrow \beta_{21}^p = \beta_{21}$

En conséquence

$$\begin{cases} \frac{\alpha_2}{\beta_{21}} < \frac{\alpha_2^p}{\beta_{21}^p}, \\ \frac{\alpha_1 \beta_{21}}{\alpha_2 \beta_{12}} > \frac{\alpha_1^p \beta_{21}^p}{\alpha_2^p \beta_{12}^p} \end{cases}$$

La pêche déplace donc l'équilibre vers une densité plus forte en sardines et une proportion moindre de requins.

### 3.1.3 La coopération

Un système écologique formé par deux espèces liées par le rapport de coopération ou de symbiose où chacune des deux espèces tire profit de la présence de l'autre. Il existe dans la nature divers cas d'interaction de ce type, comme la coopération entre insectes pollinisateurs (les abeilles par exemple ) et les plantes, celle entre les bactéries fixatrices d'azote et les légumineuses, ou encore la symbiose pouvant exister entre certaines espèces d'insectes et certaines plantes ... etc

Nous pouvons identifier deux types de coopération : la *coopération obligatoire* sans laquelle les deux espèces sont vouées à l'extinction, et la *coopération facultative* correspondant au cas où chacune des deux espèces est en mesure de se maintenir même en l'absence de l'autre espèce, mais la présence de chacune favorise la croissance de l'autre. Dans la suite nous donnerons les modèles associés aux deux types d'interaction dans le cadre des modèles quadratique, dans le cas de la coopération obligatoire, le modèle ne fournit pas de résultats crédibles ( en effet il prédit soit l'extinction ou l'explosion des deux populations, mais rappelons encore une fois, que dans la nature, on ne peut pas isoler parfaitement les deux populations du reste du système biologique et la complexité de ce système pourrait remplacer le contrôle interne au système formé par les deux espèces).

#### a) Coopération obligatoire

Commençons avec le cas de la coopération obligatoire. Supposons que l'interaction entre les deux espèces obéit aux hypothèses suivantes

1. En l'absence de la population  $j$  la population  $i$  décroît exponentiellement selon l'équation

$$dN_i(t) = (-\alpha_i - \beta_{ii}N_i(t))N_i(t) \quad (1.9)$$

où  $\alpha_i > 0$ ,  $i = 1, 2$

2. La présence de l'espèce  $j$  augmente le taux de croissance de l'espèce  $i$  proportionnellement à la population de l'espèce  $j$ , de manière que

$$dN_i(t) = (-\alpha_i - \beta_{ii}N_i(t) + \beta_{ij}N_j(t))N_i(t) \quad (1.10)$$

Ainsi, la croissance de populations de deux espèces associées par une relation de coopération obligatoire peut être décrite, dans une première approximation,

par le système d'équations différentielles suivant

$$\begin{cases} dN_1(t) = (-\alpha_1 - \beta_{11}N_1(t) + \beta_{12}N_2(t))N_1(t)dt, \\ dN_2(t) = (-\alpha_2 - \beta_{22}N_2(t) + \beta_{21}N_1(t))N_2(t)dt. \end{cases} \quad (1.11)$$

où  $N_i = N_i(t)$  désigne la densité de population de l'espèce  $i$  ( $i = 1, 2$ ). Comme dans (1.7) et (1.8),  $-\alpha_i - \beta_{ii}N_i$  ( $i = 1, 2$ ) représentent la différence entre le taux de natalité et de mortalité de l'espèce  $i$  ( $i = 1, 2$ ) en tenant compte de l'effet logistique, les coefficients  $\beta_{ii}$  pour  $i = 1, 2$  sont tels que

$$\beta_{11} \geq 0, \quad \beta_{22} \geq 0. \quad (1.12)$$

Nous allons étudier le système (1.11), avec l'hypothèse de l'absence de l'effet logistique entre les individus d'une même espèce, c'est-à-dire en supposant que

$$\beta_{ii} = 0, \quad i = 1, 2 \quad (1.13)$$

Les points d'équilibre sont alors les deux points  $E_0 = (0, 0)$ , et  $E_1 = (\frac{\alpha_2}{\beta_{21}}, \frac{\alpha_1}{\beta_{12}})$ , et la matrice jacobienne associée est donnée par

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} -\alpha_1 + \beta_{12}N_2 & \beta_{12}N_1 \\ \beta_{21}N_2 & -\alpha_2 + \beta_{21}N_1 \end{pmatrix}$$

en particulier, pour le point d'équilibre  $E_0$  on a

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} -\alpha_1 & 0 \\ 0 & -\alpha_2 \end{pmatrix}$$

matrice ayant comme valeurs propres

$$\lambda_1 = -\alpha_1, \quad \lambda_2 = -\alpha_2$$

le point d'équilibre  $E_0$  est alors un nœud stable pour le système (1.11).

D'autre part, pour le point d'équilibre  $E_1$ , on a

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} 0 & \alpha_2 \frac{\beta_{12}}{\beta_{21}} \\ \alpha_1 \frac{\beta_{21}}{\beta_{12}} & 0 \end{pmatrix}$$

matrice qui admet pour valeurs propres

$$\lambda_1 = \sqrt{\alpha_1 \alpha_2}, \quad \lambda_2 = -\sqrt{\alpha_1 \alpha_2}$$

ce qui nous permet de conclure que le point d'équilibre  $E_1$  est un point selle pour le système (1.11).

### b) Coopération facultative

Le rapport de symbiose ou de coopération est dit facultatif, si la présence de l'une des espèces n'est pas nécessaire à la survie de l'autre. Ce qui peut être caractérisé par les conditions

$$\beta_{12}, \beta_{21} \geq 0, \beta_{12} + \beta_{21} > 0 \quad (1.14)$$

où  $\beta_{12}N_2$  avec  $\beta_{12} > 0$  représente l'avantage que l'espèce 1 tire de la présence de l'espèce 2 (proportionnellement à la population de l'espèce 2) et de manière analogue  $\beta_{21}N_1$  avec  $\beta_{21} > 0$  peut représenter l'avantage que l'espèce 2 tire de la présence de l'espèce 1 (proportionnellement à la population de l'espèce 1). Le système d'équations qui régit l'évolution de deux espèces liées par une coopération facultative est similaire au système (1.11) en considérant les taux de croissances  $\alpha_i > 0$ , on alors le système

$$\begin{cases} dN_1(t) = (\alpha_1 - \beta_{11}N_1(t) + \beta_{12}N_2(t))N_1(t)dt, \\ dN_2(t) = (\alpha_2 - \beta_{22}N_2(t) + \beta_{21}N_1(t))N_2(t)dt. \end{cases} \quad (1.15)$$

Le comportement des solutions du système d'équations différentielles (1.15) avec les conditions (1.12) et (1.13) dépend du signe des coefficients  $\beta_{12}, \beta_{21}$ .

## 4 Le modèle stochastique

Les modèles présentés dans les précédents paragraphes sont des modèles déterministes qui ne considèrent pas le caractère aléatoire des fluctuations des effets des variations de l'environnement sur la croissance des différentes espèces. Rappelons qu'un phénomène stochastique est par définition un phénomène qui ne se prête qu'à une analyse statistique, par opposition à un phénomène déterministe. En biologie, l'évolution est un exemple de phénomène stochastique, c'est donc important de prendre en considération le caractère stochastique des phénomènes étudiés et le passage aux modèles stochastiques devient alors, une nécessité.

Pour les modèles de la dynamique des populations il peut y avoir deux types de stochasticité ou d'aléats. La stochasticité due à l'approximation du nombre d'individus par des nombres réels, c'est-à-dire le passage des modèles discrets aux modèles continus. Un autre type de stochasticité est engendré par la prise en compte des variations imprévisibles des conditions environnementales qui ont été suffisamment étudiées, voir [3] par exemple.

## 4.1 La stochasticité démographique

Commençons par la stochasticité démographique, c'est-à-dire celle engendrée par l'approximation réelle du nombre d'individus d'une population donnée. Désignons par  $N(t)$  le nombre d'individus d'une certaine espèce à l'instant  $t$  et avec  $dN(t)$  le taux de croissance durant l'intervalle  $[t, t + \Delta t]$ . Le taux de croissance  $dN(t)$  n'est autre que la différence entre le nombre de naissances et le nombre de morts durant l'intervalle de temps  $[t, t + \Delta t]$ . En d'autres termes, si on note par  $n(t, t + \Delta t)$  et  $m(t, t + \Delta t)$  le nombre de naissances et le nombre de morts respectivement, on obtient alors

$$dN(t) = n(t, t + \Delta t) - m(t, t + \Delta t). \quad (1.16)$$

Pour un intervalle  $[t, t + \Delta t]$  suffisamment petit de sorte qu'on puisse négliger les éventuelles variations des conditions qui déterminent le taux de croissance, alors le taux de natalité  $n(t, t + \Delta t)$  et le taux de mortalité  $m(t, t + \Delta t)$  pourraient être représentés par les approximations suivantes

$$n(t, t + \Delta t) \approx \nu N(t) \Delta t, \quad m(t, t + \Delta t) \approx \mu N(t) \Delta t, \quad (1.17)$$

où  $\nu$  et  $\mu$  sont les taux de naissance et de mort par unité de temps et par individu.

De la relation (1.17) on peut construire deux variables aléatoires  $A_{(N(t)\Delta t)}$  et  $Z_{(N(t)\Delta t)}$  à valeurs dans  $\mathbb{N}$  telles que l'espérance mathématique (c'est-à-dire la valeur moyenne) de ces variables aléatoires vérifient

$$\mathbb{E}A_{(N(t)\Delta t)} = \nu N(t) \Delta t, \quad \mathbb{E}Z_{(N(t)\Delta t)} = \mu N(t) \Delta t.$$

En supposant qu'une naissance ou une mort soit indépendante d'une autre naissance ou d'une autre mort, on est en mesure d'établir la loi de probabilité des variables aléatoires  $A_{(N(t)\Delta t)}$  et celle de  $Z_{(N(t)\Delta t)}$  par la loi de POISSON de paramètres  $\nu N(t) \Delta t = \mathbb{E}A_{(N(t)\Delta t)}$  et  $\mu N(t) \Delta t = \mathbb{E}Z_{(N(t)\Delta t)}$  respectivement. Ce qui revient à dire que la loi de probabilité de  $A_{(N(t)\Delta t)}$  et celle de  $Z_{(N(t)\Delta t)}$  sont données par

$$\mathbb{P}(\{A_{(N(t)\Delta t)} = k\}) = e^{-\nu N(t) \Delta t} \frac{(\nu N(t) \Delta t)^k}{k!} \quad (1.18)$$

$$\mathbb{P}(\{Z_{(N(t)\Delta t)} = k\}) = e^{-\mu N(t) \Delta t} \frac{(\mu N(t) \Delta t)^k}{k!} \quad (1.19)$$

pour  $k = 1, 2, \dots$

## 4.2 La stochasticité environnementale

### 4.2.1 Le mouvement brownien

Le mouvement désordonné de particules de pollen en suspension dans un liquide en équilibre fut observé et rigoureusement rapporté par le botaniste écossais ROBERT BROWN en 1827. Ce phénomène aléatoire lié à l'agitation moléculaire reçut par la suite le nom de mouvement brownien. Sa description mathématique comme un processus stochastique a captivé l'attention des physiciens et mathématiciens depuis plus d'un siècle. Il intervient dans de très nombreux modèles en physique, chimie, biologie, sciences économiques et mathématiques financières. Le mouvement brownien est l'objet central du calcul des probabilités moderne : il est à la fois une martingale, un processus gaussien, un processus à accroissements indépendants et un processus de Markov. Plus précisément, on a la définition suivante

DÉFINITION 1.4.1. *Un processus stochastique  $W_t$  défini sur une base stochastique  $(\Omega, \mathfrak{F}, (\mathfrak{F})_t, \mathbb{P})$  à valeurs dans  $\mathbb{R}$  est dit mouvement brownien ou processus de WIE-  
NER s'il vérifie les conditions suivantes*

1.  $W_0(\omega) = 0$ , p.s. sur  $\Omega$ ,
2. pour tout  $0 \leq s < t < \infty$ ,  $W_t - W_s$  est indépendant de  $\mathfrak{F}_s$ , ( $W_t$  est à accroissements indépendants
3. pour tout  $0 \leq s < t < \infty$ , l'accroissement  $W_t - W_s$  suit une loi normale centrée de variance égale à  $t - s$ .

En ajoutant dans l'équation (1.4), le terme stochastique

$$\varrho_i N_i(t) dW_t$$

où  $W_t$  désigne un mouvement brownien à valeurs dans  $\mathbb{R}^m$  correspondant à l'effet des variations aléatoires des conditions environnementales, sur la croissance de l'espèce  $i$  pour  $i = 1, 2, \dots, n$  on obtient le système d'équations différentielles stochastique suivant

$$dN_i(t) = \left( \alpha_i + \beta_{ii} N_i(t) \right) N_i(t) + \sum_{j \neq i} \beta_{ij} N_i(t) N_j(t) dt + \varrho_i N_i(t) dW_t \quad (1.20)$$

$$i = 1, \dots, n,$$

où  $\rho_i$  est considéré ici constante et correspond à l'intensité du bruit blanc c'est-à-dire des fluctuations des conditions environnementales modélisées par le mouvement brownien, sur la  $i^e$  espèce.

## 5 La diffusion spatiale des populations

Des phénomènes observés dans des contextes très variés sont représentés par des équations de type réaction-diffusion outre la dynamique des populations qui constitue notre domaine d'intérêt pour ce travail, on peut citer entre autre l'écologie, l'épidémiologie, l'invasion biologique, le comportement collectif, et aussi la propagation de flammes, ou encore la transition de phases, et les ondes chimiques.

Considérons un système écologique composé de  $n$  espèces ainsi que le milieu physique : terre, air, eau, chaleur, lumière...etc. Un tel système est localisé dans un domaine dans lequel vivent les  $n$  espèces qui le compose et où sont réalisés des échanges entre les différentes espèces et entre les espèces et le milieu physique. Les frontières du domaine ne sont pas déterminées d'une façon nette ; d'autre part rappelons qu'un système écologique est un système ouvert du fait des échanges de chaleur, de lumière, d'air, d'eau ... etc.

Pour l'étude mathématique de systèmes écologiques il est nécessaire de considérer un domaine  $D \subset \mathbb{R}^d$  avec  $d = 2, 3$ . Si le système écologique peut être considéré dans une surface terrestre (ou sur une surface d'une autre nature ), alors on peut considérer un domaine  $D \subset \mathbb{R}^2$ . Par contre, si l'environnement doit être considéré dans sa structure tridimensionnelle, alors on doit choisir le domaine  $D$  comme partie de  $\mathbb{R}^3$ .

En effet, seul le flux d'entropie négative provenant de l'extérieur fait vivre un système écologique. Considérons maintenant la distribution non nécessairement homogène des populations dans un domaine  $D$ , et désignons par

$$N_i(t, x)$$

la densité de la population de l'espèce  $i$  à l'instant  $t$  et au point  $x \in D$ . Par analogie à la densité d'un gaz en un point de l'espace comme concept de la physique statique, la densité  $N_i(t, x)$  est considérée comme la moyenne du nombre d'individus par unité d'espace dans une région autour du point  $x$ .

A l'intérieur du domaine  $D$  les individus des espèces présentes se déplacent continuellement, cependant la vitesse de déplacement varie d'une espèce à une autre. Dans le cas d'espèces végétales, les individus ne peuvent pas se déplacer ; ce sont donc des vecteurs extérieurs, comme le vent ou certaines espèces animales, qui sont à l'origine des déplacements qui interviennent par le transport des pollens (support de la demi-hérédité) ou des graines (dissémination de l'espèce).

Dans une première approche, nous supposons qu'en l'absence de sources d'attraction (comme la lumière, la chaleur, l'humidité...) les déplacements se font dans toutes les directions avec la même probabilité du moins localement, car il n'y a aucune raison pour qu'elles se déplacent suivant une direction donnée, de tels déplacements seront de même nature que les mouvements microscopiques de particules dans un gaz qui se déplacent de façon continue mais caotique du fait des chocs avec les particules qui composent le gaz. Comme il est connu en physique statique, de tels déplacements engendrent un flux moyen  $\vec{q}$  d'individus proportionnel au gradient de la densité. On a alors la relation suivante

$$\vec{q} = -\varepsilon_i \nabla N_i(t, x),$$

où  $\varepsilon_i$  est le coefficient vitesse de déplacement, tandis que  $\nabla$  est à considérer par rapport aux variables spatiales  $x_k$  ( $k = 1, \dots, d$ ). Le coefficient  $\varepsilon_i$  peut dépendre aussi du point  $x \in D$ , représentant la difficulté ou la facilité de déplacement en ce point. Toute fois il est à considérer comme coefficient non négatif

$$\varepsilon_i(x) \geq 0.$$

La dépendance des  $\varepsilon_i$  du temps  $t$  n'est pas non plus à exclure. Cependant la dépendance des coefficients  $\varepsilon_i$  du temps  $t$  peut rendre difficile l'étude mathématique du problème de la dynamique de populations. Dans la suite nous considérerons uniquement des coefficients  $\varepsilon_i$  constants.

Comme la diminution des densités pour une unité de temps due au flux  $\vec{q}$  est donnée par la divergence du champ vectoriel du flux, l'accroissement de la densité est défini par l'expression suivante

$$-\nabla \cdot \vec{q} = \nabla \cdot \varepsilon_i \nabla N_i(t, x) = \varepsilon_i \Delta N_i(t, x) = \varepsilon_i \sum_{k=1}^d \frac{\partial^2}{\partial x_k^2} N_i(t, x). \quad (1.21)$$

Ainsi, au lieu du système d'équations différentielles ordinaires

$$dN_i(t) = \left( \alpha_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(N_j(t)) \right) N_i(t) dt \quad \text{pour } i = 1, \dots, n,$$

nous allons considérer le système d'équations aux dérivées partielles

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} N_i(t, x) &= \left( \alpha_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(N_j(t, x)) \right) N_i(t, x) + \varepsilon_i \Delta N_i(t, x) \\ i &= 1, \dots, n, \end{aligned} \quad (1.22)$$

Il est utile de rappeler que le terme de diffusion (1.21) est, comme nous l'avons dit plus haut, dû aux déplacements caotiques dans toutes les directions comme dans le cas des molécules d'un gaz, et non pas à l'immigration stimulée à distance par des informations sur la distribution des populations dans différentes régions du domaine.

## 6 Conclusion

Du point de vue biologique, les modèles déterministes sont bien sûr discutables, du fait des difficultés liées à l'observation et à la mesure des paramètres du système. D'autre part, il ne tiennent pas compte du caractère éminemment stochastique des processus biologiques.<sup>2</sup>

Le recours aux modèles stochastiques se présente alors comme une nécessité afin de se rapprocher au mieux de la réalité et donner ainsi une meilleure modélisation des phénomènes biologiques.

---

<sup>2</sup>stochasticité d'ordre individuelle, au sein de l'espèce, mais aussi environnementale



## Deuxième partie

Étude des systèmes d'équations  
stochastiques du modèle de  
compétition avec diffusion spatiale



# Chapitre 2

## Étude d'un modèle de compétition limitée entre plusieurs espèces avec diffusion spatiale

### 1 Introduction

Dans ce chapitre nous considérons l'évolution de population d'une espèce ou de plusieurs espèces. Evolution soumise à une perturbation stochastique due aux variations aléatoires des conditions environnementales, avec la diffusion de population de chaque espèce dans un territoire. Le modèle considéré suppose que les compétitions interspécifiques ont un effet limité sur l'évolution de chaque espèces. Nous démontrons que l'équation stochastique pour ce modèle admet, sous une condition convenable, une mesure invariante, pour laquelle aucune espèce n'est vouée à l'extinction. Comme le cas d'une espèce peut être considéré comme cas particulier d'un système de  $n$  espèces, dans la suite on ne considérera que le cas de  $n$  espèces.

### 2 Résultat principal

Soit  $D$  un ensemble ouvert et borné de  $\mathbb{R}^d$ ,  $d = 2$  ou  $3$ , muni de la frontière régulière  $\partial D$ . On désigne par  $N_i(t, x)$  la densité de la population de l'espèce  $i$ ,

$i = 1, \dots, n$ , à l'instant  $t$  et au point  $x \in D$ . On considère dans  $D$  le système d'équations

$$dN_i(t, x) = \left[ \left( \alpha_i - \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(N_j(t, x)) \right) N_i(t, x) + \varepsilon_i \Delta N_i(t, x) \right] dt + \varrho_i N_i(t, x) dW(t), \quad (2.1)$$

$i = 1, \dots, n$

avec la condition aux limites de NEUMANN

$$\nabla N_i \cdot \vec{n} = 0 \quad \text{sur } \partial D, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.2)$$

et la condition initiale

$$N_i(0, \cdot) = N_{i0}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.3)$$

Les opérateurs  $\Delta$  et  $\nabla$  sont à considérer par rapport aux variables spatiales  $x_1, \dots, x_d$ , les coefficients  $\alpha_i$ ,  $\varepsilon_i$  et  $\varrho_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ) sont des constantes positives,  $\beta_{ij}(\cdot)$  ( $i, j = 1, \dots, n$ ) sont des fonctions lipschitziennes non négatives, tandis que  $W(t)$  est le mouvement brownien à valeurs dans  $L^2(D)$  défini sur une base stochastique  $(\Omega, \mathfrak{F}, (\mathfrak{F}_t)_{t \geq 0}, \mathbb{P})$ . Plus précisément, nous considérons  $W(t)$  ayant la forme

$$W(t) = \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m e_m W^{(m)}(t), \quad (2.4)$$

où  $\{e_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une base orthonormale de  $L^2(D)$  avec  $e_m \in L^\infty(D)$  pour tout  $m \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$  et  $W^{(m)}(t)$  ( $m = 1, 2, \dots$ ), sont des mouvements browniens indépendants à valeurs réelles, tandis que  $\{\lambda_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une suite de nombres positifs telle que

$$\sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 = 1, \quad \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 \|e_m\|_{L^\infty(D)}^2 = K_0 < \infty. \quad (2.5)$$

Pour les coefficients  $\alpha_i$ ,  $\varepsilon_i$ ,  $\varrho_i$  et les fonctions  $\beta_{ij}(\cdot)$ , on suppose

$$\beta_{ii}(s) = \bar{\beta}_{ii} s \quad \forall s \geq 0, \quad \bar{\beta}_{ii} > 0 \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.6)$$

$$0 \leq \beta_{ij}(s) \leq \gamma_{ij} < \infty \quad \forall s \geq 0, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad i \neq j, \quad (2.7)$$

$$K_0 \frac{\varrho_i^2}{2} + \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij} < \alpha_i \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.8)$$

La condition (2.7) signifie que les compétitions entre les espèces différentes ont un effet limité. Il est évident que dans le cas  $n = 1$ , la condition (2.7) sera superflue et la condition (2.8) se réduira à

$$K_0 \frac{\varrho_i^2}{2} < \alpha_i.$$

Pour le problème (2.1)–(2.3) considéré ci-dessus, en s'appuyant sur les techniques développées dans [28], on peut démontrer l'existence et l'unicité de la solution  $N = (N_1, N_2, \dots, N_n)$  avec  $(N_i(t, \cdot) > 0 \text{ p.s.}, i = 1, \dots, n)$ . Plus précisément on a la

PROPOSITION 2.2.1. *Le problème (2.1)–(2.3) avec les conditions (2.4)–(2.7) et avec la condition initiale  $N(0, \cdot) \in L^2(D)$ ,  $N_i(0, \cdot) > 0 \text{ p.p. dans } D$ , admet une solution  $N(t, x) = (N_1(t, x), \dots, N_n(t, x))$  et une seule dans l'intervalle  $0 \leq t < \infty$  et on a  $N_i(t, \cdot) > 0 \text{ p.p dans } D \text{ p.s. } (i = 1, \dots, n)$  pour tout  $t \geq 0$ .*

REMARQUE 2.2.2. La condition (2.8), qui n'est pas utilisée pour la proposition 2.2.1, servira à démontrer l'existence d'une mesure invariante.

Pour exprimer de manière convenable l'existence d'une mesure invariante pour l'équation 2.1, introduisons les notations

$$N(t, x) = (N_1(t, x), \dots, N_n(t, x)),$$

$$L(N(t, x)) = (\log N_1(t, x), \dots, \log N_n(t, x)),$$

$$H = L^2(D; \mathbb{R}^n) \times L^2(D; \mathbb{R}^n).$$

On a alors le

THÉORÈME 2.2.3. *Si le mouvement brownien  $W(t)$ , les coefficients  $\alpha_i$  et  $\varrho_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ) et les fonctions  $\beta_{ij}(\cdot)$  ( $i, j = 1, \dots, n$ ) satisfont aux conditions (2.4)–(2.8), alors il existe une mesure invariante  $\bar{\mu}$  dans  $H$  pour l'équation (2.1) avec la condition aux limites (2.2), dont la solution est à considérer comme  $(N, L(N)) \in H$ . En outre on a*

$$\bar{\mu}(H^1(D; \mathbb{R}^n) \times H^1(D; \mathbb{R}^n)) = 1.$$

Comme dans la démonstration du théorème il n'est pas difficile de distinguer les fonctions à valeurs réelles et celles à valeurs dans  $\mathbb{R}^n$ , dans la suite on va écrire simplement  $L^2(D)$  et  $H^1(D)$  au lieu de  $L^2(D; \mathbb{R}^n)$  et  $H^1(D; \mathbb{R}^n)$ .

### 3 Estimations à priori de la solution

#### 3.1 Première estimation de la solution

De manière analogue aux lemmes 3.1 et 3.2 de [28], on démontre le

LEMME 2.3.1. *Il existe une constante  $M$  telle que, si  $N$  est la solution obtenue dans la proposition 2.2.1, alors on ait*

$$\mathbf{E} \frac{1}{t} \int_0^t \|N\|_{H^1(D)}^2 dt' \leq M \quad \forall t \geq 1. \quad (2.9)$$

*Démonstration.* On pose

$$\varphi(N(t, \cdot)) = \|N(t, \cdot)\|_{L^2(D)}^2 = \sum_{i=1}^n \int_D |N_i(t, x)|^2 dx. \quad (2.10)$$

La formule d'ITÔ appliquée à  $\varphi(N(t, \cdot))$  nous donne

$$\begin{aligned} \varphi(N(t, \cdot)) &= \varphi(N(0, \cdot)) & (2.11) \\ &+ 2 \sum_{i=1}^n \int_0^t \int_D \left( \alpha_i |N_i(t, x)|^2 - \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(N_j(t, x)) |N_i(t, x)|^2 \right) dx dt' \\ &- 2 \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \int_0^t \int_D |\nabla N_i(t, x)|^2 dx dt' + 2 \sum_{i=1}^n \varrho_i \int_0^t \langle N_i^2, dW(t) \rangle \\ &+ \sum_{i=1}^n \varrho_i^2 \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 \int_0^t \int_D N_i^2 e_m^2 dx dt' \end{aligned}$$

(pour la formule d'ITÔ pour un processus stochastique à valeurs hilbertiennes, voir par exemple [25], [6]).

On remarque que

$$\|u\|_{L^2(D)}^3 \leq |D|^{1/2} \int_D |u|^3 dx.$$

Donc, compte tenu des conditions (2.6)–(2.7), on a

$$- \sum_{i,j=1}^n \int_D \beta_{ij}(N_j(t, x)) |N_i(t, x)|^2 dx \leq - \sum_{i=1}^n \bar{\beta}_{ii} |D|^{-1/2} \|N_i\|_{L^2(D)}^3.$$

D'autre part, grâce à (2.5) on a

$$\sum_{i=1}^n \varrho_i^2 \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 \int_D N_i^2 e_m^2 dx \leq \bar{\varrho}^2 \|N\|_{L^2(D)}^2 \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 \|e_m\|_{L^\infty(D)}^2 \leq C \|N\|_{L^2(D)}^2$$

avec  $\bar{\varrho} = \max\{\varrho_i | i = 1, \dots, n\}$ ,  $C = \bar{\varrho}^2 K_0$ . Cela étant, en considérant l'espérance mathématique des deux membres de (2.11) et en rappelant la définition (2.10), on obtient

$$\begin{aligned} \mathbf{E} \|N(t, \cdot)\|_{L^2(D)}^2 + 2 \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \mathbf{E} \int_0^t \|\nabla N_i(t', \cdot)\|_{L^2(D)}^2 dt' & \quad (2.12) \\ \leq \mathbf{E} \|N(0, \cdot)\|_{L^2(D)}^2 + c_1 \mathbf{E} \int_0^t \|N(t', \cdot)\|_{L^2(D)}^2 dt' \\ - 2 \sum_{i=1}^n \bar{\beta}_{ii} |D|^{-1/2} \mathbf{E} \int_0^t \|N_i(t', \cdot)\|_{L^2(D)}^3 dt' \end{aligned}$$

avec une constante positive  $c_1$ .

En posant  $y(t) = \mathbf{E} \|N(t, \cdot)\|_{L^2(D)}^2$ , de (2.12) on déduit en particulier

$$y(t) \leq y(0) + c_1 \int_0^t y(t') dt' - c_2 \int_0^t y(t')^{3/2} dt' \quad (2.13)$$

avec des constantes positives  $c_1, c_2$ . Comme on le sait bien, (2.13) entraîne

$$y(t) = \mathbf{E} \|N(t, \cdot)\|_{L^2(D)}^2 \leq c_3 \quad \forall t \geq 0 \quad (2.14)$$

avec une constante  $c_3 < \infty$ .

Or, en substituant (2.14) dans le second membre de (2.12), on obtient

$$2 \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \mathbf{E} \int_0^t \|\nabla N_i(t', \cdot)\|_{L^2(D)}^2 dt' \leq \mathbf{E} \|N(0, \cdot)\|_{L^2(D)}^2 + c_1 c_3 t. \quad (2.15)$$

De (2.14) et de (2.15) on obtient (2.9) avec une constante  $M$ .  $\square$

### 3.2 Deuxième estimation de la solution

Maintenant on va démontrer une estimation contenant celle de  $(\log N_1, \dots, \log N_n)$ .

LEMME 2.3.2. *Outre les conditions supposées dans la proposition 2.2.1, on suppose aussi (2.8). On pose*

$$f(s) = s - \log s - 1 \quad (s > 0), \quad f(N) = (f(N_1), \dots, f(N_n)). \quad (2.16)$$

*Alors il existe une constante  $M_1$  et une fonction  $A(c)$  telles que, si  $N$  est la solution obtenue dans la proposition 2.2.1, alors on a*

$$\mathbf{E} \frac{1}{t} \int_0^t \chi_{\{\|f(N(t', \cdot))\|_{H^1(D)} \geq c\}} dt' \leq \frac{M_1}{A(c)} \quad \forall t \geq 1, \quad (2.17)$$

$$A(c) \rightarrow \infty \quad \text{pour } c \rightarrow \infty. \quad (2.18)$$

*Dans (2.17)  $\chi_{\{\dots\}}$  désigne la fonction caractéristique de l'ensemble  $\{\dots\}$ , c'est-à-dire,  $\chi_{\{\dots\}}(\omega) = 1$  si  $\omega \in \{\dots\}$  et  $= 0$  autrement.*

*Démonstration.* On remarque d'abord que pour la fonction  $f(\cdot)$  définie dans (2.16) on a

$$f(s) \geq 0, \quad \frac{df(s)}{ds} = 1 - \frac{1}{s}.$$

On pose

$$\psi(N) = \|f(N)\|_{L^2(D)}^2 = \sum_{i=1}^n \int_D |f(N_i)|^2 dx. \quad (2.19)$$

Pour appliquer la formule d'ITÔ à  $\psi(N)$ , on remarque que

$$\frac{\partial \psi(N)}{\partial N_i}(g) = 2 \int_D f(N_i) \left(1 - \frac{1}{N_i}\right) g dx,$$

$$\frac{\partial^2 \psi(N)}{\partial N_i^2}(g)(h) = 2 \int_D \left[\frac{f(N_i)}{N_i^2} + \left(1 - \frac{1}{N_i}\right)^2\right] gh dx,$$

$$\frac{\partial^2 \psi(N)}{\partial N_i^2}(N_i e_m)(N_i e_m) = 2 \int_D [f(N_i) + (N_i - 1)^2] e_m^2 dx,$$

$$\int_D f(N_i) \left(1 - \frac{1}{N_i}\right) \Delta N_i dx = - \int_D |\nabla f(N_i)|^2 dx - \int_D f(N_i) |\nabla \log N_i|^2 dx.$$

Donc en rappelant (2.5), de la formule d'ITÔ appliquée à  $\psi(N)$  on déduit

$$\begin{aligned} d\psi(N) \leq & 2 \sum_{i=1}^n \left[ \int_D f(N_i) [\alpha_i(N_i - 1) - \sum_{j=1}^n \beta_{ij}(N_j)(N_i - 1)] dx \right. \\ & \left. - 2\varepsilon_i \int_D |\nabla f(N_i)|^2 dx - 2\varepsilon_i \int_D f(N_i) |\nabla \log N_i|^2 dx \right] dt \\ & + K_0 \sum_{i=1}^n \varrho_i^2 \int_D (f(N_i) + N_i^2 + 1) dx dt \\ & + \sum_{i=1}^n \varrho_i \langle f(N_i)(N_i - 1), dW(t) \rangle. \end{aligned}$$

Cette relation nous permet d'obtenir

$$\begin{aligned} \mathbf{E}[\psi(N(t, \cdot))] \leq & \mathbf{E}[\psi(N(0, \cdot))] + \mathbf{E} \left[ \int_0^t \left( \int_D F(N(t, x)) dx \right. \right. \\ & \left. \left. - 2 \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \int_0^t \int_D (|\nabla f(N_i)|^2 + f(N_i) |\nabla \log N_i|^2) dx \right) dt \right], \end{aligned} \quad (2.20)$$

où

$$F(N) = \sum_{i=1}^n F_i(N), \quad (2.21)$$

$$\begin{aligned} F_i(N) = & f(N_i) \left[ 2\alpha_i(N_i - 1) - \sum_{j=1}^n 2\beta_{ij}(N_j)(N_i - 1) + K_0 \varrho_i^2 \right] \\ & + K_0 \varrho_i^2 (N_i^2 + 1). \end{aligned}$$

On va démontrer qu'il existe deux constantes positives  $\varepsilon_0$  et  $C_0$  telles que, si

$$\sum_{i=1}^n |f(N_i)|^2 \geq C_0, \quad (2.22)$$

alors on ait

$$F(N) \leq -\varepsilon_0 \sum_{i=1}^n f(N_i). \quad (2.23)$$

En effet, en vertu de la condition (2.8) et de la continuité de la fonction

$$g_i(s) = 2\alpha_i(s-1) - 2\bar{\beta}_{ii}s(s-1) - \sum_{j=1, j \neq i}^n \gamma_{ij}(s-1) + K_0 \varrho_i^2, \quad s \geq 0,$$

il existe deux constantes  $\delta_1 > 0$  et  $\varepsilon_0 > 0$  telles que, si  $0 < N_i \leq \delta_1$ , quelques soient  $N_j, j = 1, \dots, n, j \neq i$ , on ait

$$2\alpha_i(N_i - 1) - \sum_{j=1}^n 2\beta_{ij}(N_j)(N_i - 1) + K_0 \varrho_i^2 \leq -3\varepsilon_0.$$

Cette relation, jointe à la condition  $\bar{\beta}_{ii} > 0$  (voir (2.6)), nous permet en particulier de constater qu'il existe une constante  $C_1$  telle que, si

$$\sum_{i=1}^n |N_i|^2 \geq C_1,$$

alors on ait (2.23) avec  $\varepsilon_0 = 1$ .

En outre, comme  $K_0 \varrho_i^2 (N_i^2 + 1)$  est borné pour  $0 < N_i \leq \delta_1$ , il existe une constante  $\delta_2 \in ]0, \delta_1]$  telle que, si  $0 < N_i \leq \delta_2$ , alors, quelques soient  $N_j, j = 1, \dots, n, j \neq i$ , on ait

$$F_i(N) \leq -2\varepsilon_0 f(N_i).$$

Il est évident que, si  $\sum_{i=1}^n |N_i|^2 \leq C_1$ , alors  $F_i(N)$  sont uniformément bornées (voir (2.21), (2.7)). On en déduit qu'il existe une constante  $\delta \in ]0, \delta_2]$  telle que, si  $\sum_{i=1}^n |N_i|^2 \leq C_1$  et s'il y a au moins une composante  $N_i$  de  $N$  telle que  $0 < N_i \leq \delta$ , alors la relation (2.23) est vérifiée.

Il est clair qu'il existe une constante  $C_0$  telle que, si (2.22) est vérifiée, alors on a  $\sum_{i=1}^n |N_i|^2 \geq C_1$  ou il y a au moins une composante  $N_i$  de  $N$  telle que  $0 < N_i \leq \delta$ . Par conséquent, si (2.22) est vérifiée, alors on a (2.23). D'autre part, si (2.22) n'est pas vérifiée, alors on a

$$\sum_{i=1}^n f(N_i) \leq \sqrt{n} \sqrt{C_0}.$$

Donc, en posant

$$M_F = \sup_{N \in (\mathbb{R}_+)^n} F(N),$$

on a

$$F(N(t, x)) \leq -\varepsilon_0 \sum_{i=1}^n f(N_i(t, x)) + \varepsilon_0 \sqrt{n} \sqrt{C_0} + M_F. \quad (2.24)$$

D'autre part, comme on a

$$\begin{aligned} \|f(N_i)\|_{L^2(D)} &\leq \|f(N_i)\|_{L^1(D)}^{1/4} \|f(N_i)\|_{L^3(D)}^{3/4} \\ &\leq C \|f(N_i)\|_{L^1(D)}^{1/4} (\|f(N_i)\|_{L^2(D)}^{3/4} + \|\nabla f(N_i)\|_{L^2(D)}^{3/4}) \end{aligned}$$

avec une constante  $C$ , on a

$$-\|f(N_i)\|_{L^1(D)} \leq -\frac{1}{C^4} \frac{\|f(N_i)\|_{L^2(D)}^4}{\|f(N_i)\|_{L^2(D)}^3 + \|\nabla f(N_i)\|_{L^2(D)}^3}.$$

Donc, compte tenu de (2.24), on a

$$\begin{aligned} \int_D F(N) dx &\leq -\frac{\varepsilon_0}{C^4} \sum_{i=1}^n \frac{\|f(N_i)\|_{L^2(D)}^4}{\|f(N_i)\|_{L^2(D)}^3 + \|\nabla f(N_i)\|_{L^2(D)}^3} \\ &\quad + (\varepsilon_0 \sqrt{n} \sqrt{C_0} + M_F) |D|. \end{aligned} \quad (2.25)$$

En posant

$$\bar{\varepsilon} = \inf_{i=1, \dots, n} \varepsilon_i, \quad A(c) = \inf_{X^2 + Y^2 \geq c^2} \left[ \frac{\varepsilon_0}{C^4} \frac{X^4}{X^3 + Y^3} + 2\bar{\varepsilon} Y^2 \right],$$

on déduit de (2.20) et de (2.25) que

$$\begin{aligned} \mathbf{E}[\psi(N(t, \cdot))] &\leq \mathbf{E}[\psi(N(0, \cdot))] \\ &\quad - A(c) \mathbf{E} \int_0^t \chi_{\{\|f(N(t', \cdot))\|_{H^1(D)} \geq c\}} dt' + (\varepsilon_0 \sqrt{n} \sqrt{C_0} + M_F) |D| t, \end{aligned}$$

ou encore

$$\mathbf{E} \frac{1}{t} \int_0^t \chi_{\{\|f(N(t', \cdot))\|_{H^1(D)} \geq c\}} dt' \leq \frac{\mathbf{E}[\psi(N(0, \cdot))] + (\varepsilon_0 \sqrt{n} \sqrt{C_0} + M_F) |D|}{A(c)}$$

pour  $t \geq 1$ . On remarque en outre que

$$A(c) = \inf_{X^2 + Y^2 \geq c^2} \left[ \frac{\varepsilon_0}{C^4} \frac{X^4}{X^3 + Y^3} + 2\bar{\varepsilon} Y^2 \right] \rightarrow \infty \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

En posant  $M_1 = \mathbf{E}[\psi(N(0, \cdot))] + (\varepsilon_0 \sqrt{n} \sqrt{C_0} + M_F) |D|$ , on a (2.17) avec (2.18).  $\square$

## 4 Démonstration du théorème 2.2.3

En adjoignant (2.9) et (2.17) on obtient

$$\mathbf{E} \frac{1}{T} \int_0^T \chi_{\{\|N(t, \cdot)\|_{H^1(D)} + \|f(N(t, \cdot))\|_{H^1(D)} \leq c\}} dt \geq 1 - \varepsilon(c) \quad \forall T \geq 1 \quad (2.26)$$

avec une fonction  $\varepsilon(c)$  telle que

$$\varepsilon(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

Or, on remarque que

$$\begin{aligned} \|\log N_i\|_{L^2(D)} &= \|\log N_i - N_i + 1 + N_i - 1\|_{L^2(D)} \\ &\leq \sqrt{3}(\|f(N_i)\|_{L^2(D)} + \|N_i\|_{L^2(D)} + |D|^{1/2}), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)} &= \|\nabla(\log N_i - N_i + 1) + \nabla N_i\|_{L^2(D)} \\ &\leq \sqrt{2}(\|\nabla f(N_i)\|_{L^2(D)} + \|\nabla N_i\|_{L^2(D)}). \end{aligned}$$

En d'autres termes, il existe deux constantes  $C_1$  et  $C_2$  telles que

$$\|N\|_{H^1(D)} + \|\log N\|_{H^1(D)} \leq C_1(\|N\|_{H^1(D)} + \|f\|_{H^1(D)}) + C_2.$$

Pour  $u = (u_1, \dots, u_n) \in L^2(D)$  avec  $u_i > 0$  p. p. ( $i = 1, \dots, n$ ) et  $\Gamma$  un ensemble borélien de  $H$ , on pose

$$P_t(u, \Gamma) = \mathbb{P}(\{(N(t, \cdot), L(N(t, \cdot))) \in \Gamma\}),$$

où  $N(t, \cdot)$  est la solution du problème (2.1)–(2.2) avec la condition initiale

$$N_i(0, x) = u_i(x).$$

On définit alors

$$\mu_T(\Gamma) = \frac{1}{T} \int_0^T \int_{L^2(D)} P_t(u, \Gamma) \nu_0(du),$$

où  $\nu_0$  est la mesure dans  $L^2(D)$  de la donnée initiale  $N(0, \cdot)$ .

Alors de (2.26) on déduit que

$$\mu_T(\{ \|(N, L(N))\|_{H^1(D)}^2 \leq c \}) \geq 1 - \varepsilon(c) \quad \forall T \geq 1,$$

$$\varepsilon(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

Ça signifie que pour tout  $\varepsilon > 0$  il existe un nombre  $C_{(\varepsilon)}$  tel que

$$\mu_T(\{ (u, v) \in H \mid \|u\|_{H^1(D)} + \|v\|_{H^1(D)} \leq C_{(\varepsilon)} \}) \geq 1 - \varepsilon. \quad (2.27)$$

On rappelle que l'ensemble

$$\{ (u, v) \in H \mid \|u\|_{H^1(D)} + \|v\|_{H^1(D)} \leq C_{(\varepsilon)} \}$$

est compact dans  $H = L^2(D) \times L^2(D)$ . Donc en vertu du théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV [18] dans sa version complétée par le critère de PROKHOROV (voir [1], [2]), on déduit de (2.27) l'existence d'une mesure invariante  $\bar{\mu}$  dans  $H$  pour l'équation (2.1) avec la condition aux limites (2.2). En outre, il est évident que

$$\bar{\mu}(H^1(D) \times H^1(D)) = 1.$$

Le théorème 2.2.3 est démontré. □



# Chapitre 3

## Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de compétition avec diffusion spatiale

### 1 Introduction

Depuis quelques années la question de la mesure invariante est devenue un des thèmes centraux de la recherche sur les équations stochastiques de la dynamique de populations. En particulier, RUDNICKI [26] a démontré l'existence et l'unicité de la mesure invariante pour l'équation stochastique du modèle proie- prédateur, en précisant les conditions sur les coefficients de l'équation pour l'existence de la mesure invariante et l'extention de son support. D'autre part, pour le modèle stochastique de compétition entre deux espèces, dans [29] le comportement asymptotique de la solution de l'équation stochastique, y compris le cas de convergence vers une mesure invariante, a été classifié, en utilisant la méthode de RUDNICKI et l'application directe de la fonction de KHAS'MINSKII (voir [15]). Or, dans le cas où on considère aussi la diffusion spatiale de la population dans un territoire, TORNATORE [28] a démontré que pour  $n$  espèces en compétition l'espérance mathématique des populations totales, qui résultent de l'équation stochastique, est uniformément bornée pour tout  $t \geq 0$ . Dans [9] nous avons démontré l'existence d'une mesure invariante pour un système d'équations analogue à celui de [28] mais avec une compétition

limitée entre les espèces différentes.

Nous considérons le systèmes d'équations stochastiques du modèle de compétition entre deux espèces dans la forme usuelle avec la diffusion spatiale, on démontre dans ce chapitre qu'un tel système admet, sous une condition convenable et naturelle, une mesure invariante, pour laquelle aucune des deux espèces n'est destinée à l'extinction.

Pour les modèles de la dynamique de populations en général et ceux avec la diffusion spatiale ou des perturbations stochastiques, voir aussi [32], [24], [25], [10], [2], [3], [8] et d'autres.

## 2 Résultat principal

Considérons un système écologique formé par deux espèces végétales ou animales dans un territoire  $D$  en compétition pour des ressources du territoire. Pour formuler le problème dans une forme mathématique, admettons que  $D$  soit un ensemble ouvert borné de  $\mathbb{R}^d$ ,  $d = 2$  ou  $3$ , muni de la frontière régulière  $\partial D$  et désignons par  $N_1(t, x)$  et  $N_2(t, x)$  la densité de population au point  $x \in D$  et à l'instant  $t \in \mathbb{R}$  de la première et de la seconde espèce respectivement. Cela étant, nous considérons le système d'équations stochastiques

$$dN_i(t, \cdot) = [(\alpha_i - \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}N_j(t, \cdot))N_i(t, \cdot) + \varepsilon_i \Delta N_i(t, \cdot)]dt + \varrho_i N_i(t, \cdot)dW(t), \quad (3.1)$$

$$i = 1, 2,$$

dans l'espace de HILBERT  $L^2(D)$  avec la condition initiale

$$N_i(0, \cdot) = N_{i0} \quad i = 1, 2, \quad (3.2)$$

et la condition aux limites de NEUMANN

$$\nabla N_i \cdot \vec{n} = 0 \quad \text{sur } \partial D, \quad i = 1, 2. \quad (3.3)$$

Dans (3.1)–(3.3) l'opérateur de LAPLACE  $\Delta$  et l'opérateur  $\nabla$  sont à considérer par rapport aux variables spatiales  $x_1, \dots, x_d$ ,  $\vec{n}$  désigne le vecteur normal à la frontière  $\partial D$  de  $D$  et les coefficients  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$ ,  $\varepsilon_i$  et  $\varrho_i$  ( $i, j = 1, 2$ ) sont des constantes telles que

$$\alpha_i > 0, \quad \varepsilon_i > 0, \quad \varrho_i > 0, \quad \beta_{ii} > 0, \quad i = 1, 2, \quad \beta_{ij} \geq 0, \quad i, j = 1, 2 \quad i \neq j, \quad (3.4)$$

tandis que  $W(t)$  est un mouvement brownien défini sur une base stochastique

$$(\Omega, \mathcal{F}, (\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}, \mathbb{P})$$

à valeurs dans  $L^2(D)$ . On suppose que  $W(t)$  est de la forme

$$W(t) = \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m e_m(\cdot) W^{(m)}(t), \quad (3.5)$$

où  $\{e_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une base orthonormale de  $L^2(D)$  avec  $e_m(\cdot) \in L^\infty(D)$  pour tout  $m \in \mathbf{N} \setminus \{0\}$ ,  $W^{(m)}(t)$ ,  $m = 1, 2, \dots$ , sont des mouvements browniens indépendants à valeurs réelles, et  $\{\lambda_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une suite de nombres réels telle que

$$\left\| \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2(\cdot) \right\|_{L^\infty(D)} = K_0 < \infty. \quad (3.6)$$

## 2.1 Existence et unicité de la solution

Pour le problème (3.1)–(3.3) proposé ci-dessus, on connaît l'existence et l'unicité ainsi que la positivité de la solution. Plus précisément, on a la

**PROPOSITION 3.2.1.** *Le problème (3.1)–(3.3) avec la condition initiale  $N_i(0, x) > 0$  p.p. dans  $D$ ,  $N_i(0, \cdot) \in L^2(D)$ ,  $i = 1, 2$ , admet une solution  $N(t, x) = (N_1(t, x), N_2(t, x))$  et une seule dans l'intervalle  $0 \leq t < \infty$  et on a  $N_i(t, x) > 0$  p.p. dans  $D$  p.s. ( $i = 1, 2$ ) pour tout  $t \geq 0$ .*

*Démonstration.* Pour la démonstration, voir [28] (dans [28] l'existence et l'unicité de la solution sont démontrées pour un système de  $n$  espèces).  $\square$

Pour démontrer l'existence d'une mesure invariante, nous supposons que, avec  $K_0$  défini dans (3.5)–(3.6), on ait

$$\frac{\beta_{21}}{\beta_{11}} < \frac{\alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}}{\alpha_1} \leq \frac{\alpha_2}{\alpha_1 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}} < \frac{\beta_{22}}{\beta_{12}}, \quad (3.7)$$

où on entend  $\frac{\beta_{22}}{\beta_{12}} = +\infty$  si  $\beta_{12} = 0$ . Comme  $\frac{\beta_{21}}{\beta_{11}} \geq 0$  et que  $\alpha_i > 0$ ,  $i = 1, 2$ , l'inégalité (3.7) implique que

$$\alpha_i - K_0 \frac{\varrho_i^2}{2} \geq \alpha_i - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2} > 0, \quad i = 1, 2, \quad (3.8)$$

## 2.2 Existence d'une mesure invariante

Notre résultat principal est le suivant.

THÉORÈME 3.2.2. *Si les coefficients  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$  et  $\rho_i$  ( $i, j = 1, 2$ ) et le mouvement brownien  $W(t)$  satisfont aux conditions (3.4)–(3.7), alors il existe une mesure invariante  $\bar{\mu}$  dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  pour l'équation (3.1) avec la condition aux limites (3.3), telle que*

$$\begin{aligned} \bar{\mu}(\{N_i \in H^1(D), i = 1, 2\}) &= \bar{\mu}(\{N_i > 0 \text{ p.p. dans } D, i = 1, 2\}) \\ &= \bar{\mu}(\{\log N_i \in L^1(D), i = 1, 2\}) = 1. \end{aligned} \quad (3.9)$$

La population totale de l'espèce  $i$  sur le territoire  $D$ , qui est essentielle du point de vue biologique, est exprimée exactement par la norme  $\|N_i\|_{L^1(D)}$ . Mais pour les traitements mathématiques il nous est commode de considérer  $N_i$  comme élément de  $L^2(D)$ ; comme on voit facilement, la norme  $\|N_i\|_{L^1(D)}$  est majorée par  $\sqrt{\text{mes}(D)}\|N_i\|_{L^2(D)}$ .

## 3 Démonstration de l'existence d'une mesure invariante

La démonstration du théorème 3.2.2 se base sur l'application du théorème de KRYLOV- BOGOLIUBOV, qui, à son tour, s'appuie sur une estimation de la solution du problème ex(2.1)–(3.3) avec les conditions initiales et utilise également les idées du théorème de KHAS'MINSKII (voir [15]). Comme l'estimation de la solution qu'on va utiliser est assez complexe, en renvoyant sa démonstration au paragraphe suivant, dans le présent paragraphe on va démontrer le théorème 3.2.2 en admettant le résultat de l'estimation.

### 3.1 Estimation de la solution

Pour formuler ce résultat auxiliaire, on pose

$$\Phi_0(N) = \sum_{i=1}^2 (\|N_i\|_{L^2(D)}^2 + \|\log N_i\|_{L^1(D)}), \quad (3.10)$$

$$\Phi_1(N) = \sum_{i=1}^2 (\|\nabla N_i\|_{L^2(D)}^2 + \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}^2), \quad (3.11)$$

$$\Xi(D) = \{N \in L^2(D; (\mathbb{R}_+)^2) \mid \log N_i \in L^1(D), i = 1, 2\}. \quad (3.12)$$

On a alors le lemme suivant.

LEMME 3.3.1. *Il existe une fonction  $G : \Xi(D) \rightarrow \mathbb{R} \cup \{-\infty\}$  telle que, si on pose*

$$A(c) = \sup \{G(N) \mid N \in \Xi(D), \Phi_0(N) \geq c\}, \quad (3.13)$$

*on ait*

$$\sup_{N \in \Xi(D)} G(N) = A(0) < \infty \quad (3.14)$$

$$A(c) \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty, \quad (3.15)$$

*et que de plus, si  $N(t, \cdot)$  est la solution du problème (3.1)–(3.3) avec la condition initiale  $N(0, \cdot) = N_0 \in \Xi(D)$ , alors on ait*

$$\kappa_0 \mathbf{E}\Phi_0(N(t, \cdot)) + \kappa_1 \int_0^t \mathbf{E}\Phi_1(N(t', \cdot)) dt' \leq \kappa_2 \|N_0\|_{\Xi}^2 + \int_0^t \mathbf{E}G(N(t', \cdot)) dt', \quad (3.16)$$

*où  $\kappa_0, \kappa_1, \kappa_2$  sont des constantes positives et*

$$\|N\|_{\Xi} = \sum_{i=1}^2 (\|N_i\|_{L^2(D)} + \|\log N_i\|_{L^1(D)}). \quad (3.17)$$

En renvoyant la démonstration de ce lemme au paragraphe 5, on expose ici la démonstration du théorème 3.2.2.

### 3.2 Démonstration du théorème 3.2.2

Comme le premier membre de (3.16) est non-négatif, on a

$$0 \leq \kappa_2 \|N_0\|_{\Xi}^2 + tA(0) + A(c) \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) \geq c\}) dt';$$

en particulier pour  $c$  tel que  $A(c) < 0$ , on a

$$\frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) \geq c\}) dt' \leq \frac{1}{-A(c)} (A(0) + \frac{\kappa_2 \|N_0\|_{\Xi}^2}{t}). \quad (3.18)$$

D'autre part, de (3.16) on déduit immédiatement que

$$\kappa_1 \frac{1}{t} \int_0^t \mathbf{E} \Phi_1(N(t', \cdot)) dt' \leq A(0) + \frac{\kappa_2 \|N_0\|_{\Xi}^2}{t}. \quad (3.19)$$

De (3.18)–(3.19) et de (3.15) on déduit

$$\frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) + \Phi_1(N(t', \cdot)) \leq c\}) dt' \geq 1 - \varepsilon(c) \quad \forall t \geq 1 \quad (3.20)$$

avec une fonction décroissante  $\varepsilon(c)$  telle que

$$\varepsilon(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

Pour  $N_0 \in \Xi(D)$  et un ensemble borélien  $\Gamma$  de  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$ , on pose

$$P_t(N_0, \Gamma) = \mathbb{P}(\{(N_1(t, \cdot), N_2(t, \cdot), \log N_1(t, \cdot), \log N_2(t, \cdot)) \in \Gamma\}),$$

où  $N(t, \cdot)$  est la solution du problème (3.1)–(3.3) avec la condition initiale

$$N_i(0, x) = N_{0,i}(x), \quad i = 1, 2.$$

On définit alors

$$\nu_T(\Gamma) = \frac{1}{T} \int_0^T P_t(N_0, \Gamma) dt.$$

Cela étant, de (3.20) et de la définition de  $\Phi_0(\cdot)$  et  $\Phi_1(\cdot)$  (voir (3.10) et (3.11)) on déduit qu'on a

$$\nu_T(\{N \in \Xi(D) \mid \|N\|_{H^1(D; \mathbb{R}^2)}^2 + \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{H^1(D; \mathbb{R})}^2 \leq c\}) \geq 1 - \tilde{\varepsilon}(c) \quad \forall T \geq 1$$

avec une fonction décroissante  $\tilde{\varepsilon}(\cdot)$  telle que

$$\tilde{\varepsilon}(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

C'est-à-dire, pour tout  $\varepsilon > 0$  il existe un nombre  $C_{(\varepsilon)}$  tel que

$$\nu_T(\{N \in \Xi(D) \mid \|N\|_{H^1(D; \mathbb{R}^2)}^2 + \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{H^1(D; \mathbb{R})}^2 \leq C_{(\varepsilon)}\}) \geq 1 - \varepsilon, \quad \forall T \geq 1. \quad (3.21)$$

On rappelle qu'un ensemble borné dans  $H^1(D; \mathbb{R}^2) \times H^1(D; \mathbb{R}^2)$  est relativement compact dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$ . Donc en vertu du théorème de sc Krylov-Bogoliubov [18] dans sa version complétée par le critère de PROKHOROV (voir [5], [6]), on déduit de (3.21) l'existence d'une mesure invariante  $\bar{\nu}$  dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$  pour l'équation (3.1) avec la condition aux limites (3.3). Désignons par  $\mu_T$  et  $\lambda_T$  les projections de  $\nu_T$  sur  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  et sur  $L^1(D; \mathbb{R}^2)$  et analoguement par  $\bar{\mu}$  et  $\bar{\lambda}$  les projections de  $\bar{\nu}$  sur  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  et sur  $L^1(D; \mathbb{R}^2)$  respectivement. Or, comme  $\bar{\nu}$  est obtenue comme limite faible d'une suite  $\{\nu_{T_k}\}_{k=1}^\infty$  (voir [4]; voir aussi le théorème 1 du §1, chap. IX de [28] et que

$$\mu_{T_k}(\{N_i > 0 \text{ p.p. dans } D, i = 1, 2\}) = 1, \quad \lambda_{T_k} = \log \circ \mu_{T_k},$$

on a

$$\bar{\mu}(\{N_i > 0 \text{ p.p. dans } D, i = 1, 2\}) = 1, \quad \bar{\lambda} = \log \circ \bar{\mu},$$

ce qui achève la démonstration du théorème 3.2.2 □

## 4 Démonstration du lemme 3.3.1

Pour démontrer le lemme 3.3.1, on va appliquer la formule d'ITÔ à une fonction convenable et en obtenir une estimation, en utilisant les idées de la fonction de KHAS'MINSKII et celles des estimations dans  $L^2(D)$  de la solution de l'équation (3.1) avec la condition (3.3) (voir [28]).

Commençons par remarquer une conséquence élémentaire de la condition (3.7).

REMARQUE 3.4.1. Pour  $i = 1, 2$ , il existe  $k_i > 0$  tel que

$$(\beta_{ii} + \beta_{ji} + k_i \alpha_i)^2 - 4k_i \beta_{ii} (\alpha_1 + \alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}) < 0, \quad j \neq i. \quad (3.22)$$

*Démonstration.* En considérant (3.22) comme équation algébrique du second degré en  $k_i$ , on voit qu'il existe  $k_i > 0$  satisfaisant à (3.22), si et seulement si

$$\alpha_i (\beta_{ii} + \beta_{ji}) - 2\beta_{ii} (\alpha_1 + \alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}) < 0,$$

$$(\alpha_i(\beta_{ii} + \beta_{ji}) - 2\beta_{ii}(\alpha_1 + \alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}))^2 - \alpha_i^2(\beta_{ii} + \beta_{ji})^2 > 0, \quad j \neq i.$$

On voit aisément que, pour que ces deux inégalités soient vérifiées, il faut et il suffit que

$$\alpha_i(\beta_{ii} + \beta_{ji}) < \beta_{ii}(\alpha_1 + \alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}), \quad j \neq i.$$

Cette dernière inégalité pour  $i = 1$  et  $2$  est équivalente à (3.7). □

On pose maintenant

$$U(N) = \sum_{i=1}^2 (k_i N_i - \log N_i) + C, \quad (3.23)$$

où  $k_1$  et  $k_2$  sont deux constantes positives satisfaisant à (3.22) et

$$C = 1 - \inf_{N \in (\mathbb{R}_+)^2} \sum_{i=1}^2 (k_i N_i - \log N_i).$$

Grâce à ce choix de  $C$ , on a

$$U(N) \geq 1 \quad \forall N \in (\mathbb{R}_+)^2 \quad (3.24)$$

et il existe des constantes positives  $\bar{c}_1, \bar{c}_2, \bar{c}_3, \bar{c}_4$  telles que

$$\bar{c}_1 \sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq U(N) \leq \bar{c}_2 + \bar{c}_3 \sum_{i=1}^2 |\log N_i| + \bar{c}_4 \sum_{i=1}^2 |N_i|. \quad (3.25)$$

On pose en outre

$$\varphi(N) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^2 \int_D N_i^2 dx + \frac{1}{2} \left( \int_D U(N_1, N_2) dx \right)^2. \quad (3.26)$$

On va appliquer la formule d'ITÔ à la fonction  $\varphi(N)$ . Pour cela, rappelons que

$$\frac{\partial \varphi(N)}{\partial N_i}(f) = \int_D N_i f dx + \int_D U(N) dx \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} f dx,$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 \varphi(N)}{\partial N_i \partial N_j}(f)(g) &= \delta_{ij} \int_D f g dx + \int_D U(N) dx \int_D \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j} f g dx \\ &\quad + \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_j} f dx \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} g dx, \end{aligned}$$

$$\frac{\partial U(N)}{\partial N_i} = k_i - \frac{1}{N_i}, \quad \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j} = \frac{\delta_{ij}}{N_i^2}.$$

En appliquant la formule d'ITÔ à la fonction  $\varphi(N)$  (pour la formule d'ITÔ pour les processus à valeurs dans un espace de HILBERT, voir par exemple [25]) et en intégrant par parties sur  $D$  les termes contenant l'opérateur de Laplace  $\Delta$ , on obtient

$$\begin{aligned} \varphi(N(t, \cdot)) + \int_0^t F(N(t', \cdot)) dt' &= \varphi(N(0, \cdot)) \\ &\quad + \int_0^t (G_1(N(t', \cdot)) + G_2(N(t', \cdot)) + G_3(N(t', \cdot))) dt' \\ &\quad + \int_0^t \langle h(N(t', \cdot)), dW(t') \rangle, \end{aligned} \quad (3.27)$$

où

$$F(N) = \sum_{i=1}^2 \varepsilon_i (\|\nabla N_i\|_{L^2(D)}^2 + \frac{1}{2} \|U(N)\|_{L^1(D)} \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}^2), \quad (3.28)$$

$$G_1(N) = \sum_{i=1}^2 \int_D N_i^2 (\alpha_i + \frac{\varrho_i^2}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2 - \sum_{j=1}^2 \beta_{ij} N_j) dx, \quad (3.29)$$

$$G_2(N) = \int_D U(N) dx \left( \int_D AU(N) dx - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^2 \varepsilon_i \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}^2 \right), \quad (3.30)$$

$$AU(N) = \sum_{i=1}^2 \frac{\partial U}{\partial N_i} (\alpha_i - \sum_{j=1}^2 \beta_{ij} N_j) N_i + \sum_{i,j=1}^2 \frac{\varrho_i \varrho_j}{2} N_i N_j \frac{\partial^2 U}{\partial N_i \partial N_j} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2, \quad (3.31)$$

$$G_3(N) = \frac{1}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \sum_{i,j=1}^2 \int_D \frac{\partial U}{\partial N_i} \varrho_i N_i \lambda_m e_m dx \int_D \frac{\partial U}{\partial N_j} \varrho_j N_j \lambda_m e_m dx, \quad (3.32)$$

$$h(N) = \sum_{i=1}^2 \varrho_i N_i^2 + \int_D U dx \sum_{i=1}^2 \frac{\partial U}{\partial N_i} \varrho_i N_i. \quad (3.33)$$

LEMME 3.4.2. *On a*

$$\sup_{N \in \Xi(D)} G_2(N) < \infty, \quad (3.34)$$

$$\sup \{ G_2(N) \mid N \in \Xi(D), \int_D U(N) dx \geq c \} \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty. \quad (3.35)$$

*Démonstration.* En substituant les expressions de  $\frac{\partial U(N)}{\partial N_i}$  et de  $\frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j}$  dans (3.31), on obtient

$$AU(N) = \gamma(N), \quad (3.36)$$

$$\begin{aligned} \gamma(N) = & - (k_1 N_1 - 1) \beta_{11} N_1 + (\beta_{21} + k_1 \alpha_1) N_1 - (k_1 \beta_{12} + k_2 \beta_{21}) N_1 N_2 \\ & - (k_2 N_2 - 1) \beta_{22} N_2 + (\beta_{12} + k_2 \alpha_2) N_2 - \alpha_1 - \alpha_2 \\ & + \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2. \end{aligned} \quad (3.37)$$

On remarque d'abord que

$$\gamma(N) \rightarrow -\infty \quad \text{pour } |N|^2 = N_1^2 + N_2^2 \rightarrow \infty \quad (3.38)$$

et donc

$$\sup_{N \in (\mathbb{R}_+)^2} \gamma(N) \equiv \bar{\Gamma} < \infty, \quad (3.39)$$

d'où, compte tenu de (3.36), il résulte que

$$\sup_{N \in \Xi(D)} \left( \int_D AU(N) dx - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^2 \varepsilon_i \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}^2 \right) < \infty. \quad (3.40)$$

On va démontrer qu'il existe deux constantes positives  $\varepsilon_G$  et  $L_G$  telles que

$$\gamma(N) \leq -\varepsilon_G \quad \text{pour } \sum_{i=1}^2 |\log N_i| \geq L_G. \quad (3.41)$$

Pour ce faire, étant donné qu'on a (3.38), il suffit de démontrer qu'il existe deux constantes positives  $\varepsilon_G$  et  $\delta_G$  telles que

$$\gamma(N) \leq -\varepsilon_G \quad \text{pour } \min(N_1, N_2) \leq \delta_G,$$

ou, compte tenu de la continuité de  $\gamma(N)$  en  $N_1$  et  $N_2$  (voir (4.11)), de démontrer que

$$\sup_{N_i > 0} \psi_i(N_i) < 0, \quad i = 1, 2, \quad \psi_i(N_i) = \gamma(N)|_{N_j=0}, \quad j \neq i.$$

En tenant compte de la condition (3.6), de l'expression (3.37) de  $\gamma(N)$  on déduit que

$$\psi_i(N_i) = -\beta_{ii}k_iN_i^2 + (\beta_{ii} + \beta_{ji} + k_i\alpha_i)N_i - \alpha_1 - \alpha_2 + \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2 \leq \tilde{\psi}_i(N_i),$$

où

$$\tilde{\psi}_i(N_i) = -\beta_{ii}k_iN_i^2 + (\beta_{ii} + \beta_{ji} + k_i\alpha_i)N_i - \alpha_1 - \alpha_2 + K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2}.$$

Il est clair que pour avoir

$$\sup_{N_i > 0} \tilde{\psi}_i(N_i) < 0,$$

il faut et il suffit qu'on ait

$$\Delta = (\beta_{ii} + \beta_{ji} + k_i\alpha_i)^2 - 4\beta_{ii}(\alpha_1 + \alpha_2 - K_0 \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2}{2})k_i < 0, \quad j \neq i. \quad (3.42)$$

Or, l'existence d'un  $k_i > 0$  satisfaisant à (3.42) a été démontrée dans la remarque 4.1. Donc, il existe deux constantes positives  $\varepsilon_G$  et  $L_G$  satisfaisant à (3.41).

Etant établie (3.41), pour démontrer (3.35), on considère séparément les deux cas suivants :

$$i) \quad \int_D AU(N)dx = \int_D \gamma(N)dx \leq -\frac{\varepsilon_G \text{mes}(D)}{2},$$

$$ii) \quad \int_D AU(N)dx = \int_D \gamma(N)dx > -\frac{\varepsilon_G \text{mes}(D)}{2}.$$

Dans le cas  $i)$ , on a évidemment

$$G_2(N) \leq \int_D U(N)dx \int_D AU(N)dx \leq -\frac{\varepsilon_G \text{mes}(D)}{2} \int_D U(N)dx,$$

d'où résultent (3.34)–(3.35).

Dans le cas *ii*), en utilisant la notation  $\bar{\Gamma}$  donnée dans (4.44), on obtient

$$\begin{aligned} -\frac{\varepsilon_G}{2} \text{mes}(D) &\leq \int_{\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| > L_G\}} \gamma(N) dx + \int_{\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_G\}} \gamma(N) dx \\ &\leq -\varepsilon_G \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| > L_G\right\} + \bar{\Gamma} \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_G\right\} \\ &\leq -\varepsilon_G \text{mes}(D) + (\bar{\Gamma} + \varepsilon_G) \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_G\right\}, \end{aligned}$$

d'où on obtient

$$\text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_G\right\} \geq \frac{\varepsilon_G \text{mes}(D)}{2(\varepsilon_G + \bar{\Gamma})} > 0.$$

En vertu de l'inégalité de POINCARÉ il existe une constante positive  $C'$ , qui dépend de  $D$  et de  $\frac{\varepsilon_G \text{mes}(D)}{2(\varepsilon_G + \bar{\Gamma})}$  et telle que

$$\sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{L^1(D)} - \text{mes}(D) L_G \leq \int_D \left(\sum_{i=1}^2 |\log N_i| - L_G\right)^+ dx \leq C' \sum_{i=1}^2 \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}.$$

Donc, compte tenu de

$$\int_D AU(N) dx = \int_D \gamma(N) dx \leq \bar{\Gamma} \text{mes}(D),$$

on a

$$\int_D AU(N) dx - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^2 \varepsilon_i \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)} \rightarrow -\infty \quad \text{pour} \quad \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{L^1(D)} \rightarrow \infty. \quad (3.43)$$

On remarque que dans le cas où  $\sum_{i=1}^2 |N_i|$  est suffisamment grand, grâce à (3.38) l'inégalité du cas *i*) est vérifiée. Donc, en rappelant (3.25) et (4.45), des considérations sur le cas *i*) et de la relation (4.47) on déduit (3.34)–(3.35). Le lemme est démontré.  $\square$

LEMME 3.4.3. *Si on pose*

$$G(N) = G_1(N) + G_2(N) + G_3(N)$$

( $G_i(N)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , étant définies dans (3.29)–(3.32)), alors  $G(N)$  vérifie la condition (3.15).

*Démonstration.* On remarque que, comme

$$\|N_i\|_{L^2(D)}^3 \leq (\text{mes}(D))^{1/2} \int_D N_i^3 dx,$$

on a

$$- \int_D \sum_{i,j=1}^2 \beta_{ij} N_i^2 N_j dx \leq -c_1 \left( \sum_{i=1}^2 \|N_i\|_{L^2(D)}^2 \right)^{3/2} \quad (3.44)$$

avec une constante positive  $c_1$ .

En outre, on a

$$\begin{aligned} & \int_D \frac{\partial U}{\partial N_i} \varrho_i N_i \lambda_m e_m dx \int_D \frac{\partial U}{\partial N_j} \varrho_j N_j \lambda_m e_m dx \\ &= \int_D \varrho_i (k_i N_i - 1) \lambda_m e_m dx \int_D \varrho_j (k_j N_j - 1) \lambda_m e_m dx \\ &\leq \frac{1}{2} \int_D \lambda_m^2 e_m^2 dx \left( \varrho_i^2 \int_D (k_i N_i - 1)^2 dx + \varrho_j^2 \int_D (k_j N_j - 1)^2 dx \right). \end{aligned}$$

En rappelant (3.32) et en tenant compte de la condition (3.6), on obtient

$$G_3(N) \leq c_2 K_0 \left[ \int_D (k_1 N_1 - 1)^2 dx + \int_D (k_2 N_2 - 1)^2 dx \right]$$

avec une constante  $c_2$ . Donc, en rappelant (3.29) on a

$$G_1(N) + G_3(N) + \int_D \sum_{i,j=1}^2 \beta_{ij} N_i^2 N_j dx \leq c_3 \sum_{i=1}^2 \|N_i\|_{L^2(D)}^2 + c_4$$

avec deux constantes  $c_3$  et  $c_4$ . Par conséquent, compte tenu de (3.44), on a

$$\sup_{N \in \Xi(D)} (G_1(N) + G_3(N)) < \infty, \quad (3.45)$$

$$\sup \{G_1(N) + G_3(N) \mid N \in \Xi(D), \sum_{i=1}^2 \|N_i\|_{L^2(D)}^2 \geq c\} \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty. \quad (3.46)$$

Du lemme 4.1 et des relations (3.10), (4.52), (4.53), on déduit (3.15).  $\square$

DÉMONSTRATION DU LEMME 3.3.1 On remarque que par la propriété des martingales, on a

$$\mathbf{E} \int_0^t \langle h(N(t', \cdot)), dW(t') \rangle = 0. \quad (3.47)$$

On remarque d'autre part que les définitions de  $\Phi_0(N)$ ,  $\Phi_1(N)$ ,  $\varphi(N)$ ,  $U(N)$ ,  $F(N)$  (voir aussi (3.17), (3.23), (3.24), (3.25)) impliquent qu'il existe des constantes positives  $\kappa_2$ ,  $C_0$ ,  $C_1$  telles que

$$\Phi_0(N) \leq C_0 \varphi(N) \quad \forall N \in \Xi(D), \quad (3.48)$$

$$\Phi_1(N) \leq C_1 F(N) \quad \forall N \in \{N \in \Xi(D) \mid \nabla N_i, \nabla \log N_i \in L^2(D), i = 1, 2\}, \quad (3.49)$$

$$\varphi(N) \leq \kappa_2 \|N\|_{\Xi}^2. \quad (3.50)$$

Compte tenu de (4.55), (3.49) et (3.50) et en posant  $\kappa_0 = \frac{1}{C_0}$ ,  $\kappa_1 = \frac{1}{C_1}$ , le lemme 3.3.1 résulte de (3.27) et du lemme 3.4.3.

## Troisième partie

### Etude du système d'équations stochastiques du modèle proie-prédateur



# Chapitre 4

## Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de proie-prédateur avec diffusion spatiale

### 1 Introduction.

Dans sa célèbre œuvre [32], VITO VOLTERRA a analysé de manière détaillée le système d'équations ordinaires du modèle de proie-prédateur, connu sous le nom d'équation de LOTKA-VOLTERRA. NEGRO et GABUTTI ([24], [10]) ont démontré l'existence et l'unicité de la solution de ce système d'équations avec diffusion spatiale dans un domaine borné de  $\mathbb{R}^d$ ,  $d \leq 3$ . Or, l'existence et l'unicité de la solution du système d'équations du modèle de proie-prédateur avec des perturbations stochastiques ont été prouvées dans [3] et ce résultat a été généralisé au cas avec diffusion spatiale (voir [8]). D'autre part, RUDNICKI [26] a démontré l'existence et l'unicité de la mesure invariante pour l'équation stochastique du modèle proie-prédateur, en précisant les conditions sur les coefficients de l'équation pour l'existence de la mesure invariante et l'extension de son support.

Notre but dans le présent chapitre est de démontrer l'existence d'une mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de proie-prédateur avec diffusion spatiale, mesure invariante pour laquelle aucune des deux espèces

n'est destinée à l'extinction, sous une condition qui est une généralisation naturelle de la condition avec laquelle RUDNICKI a démontré son résultat cité ci-dessus.

Du point de vue technique, nous utilisons principalement les techniques développées dans [14], où on a démontré l'existence d'une mesure invariante pour le système d'équations pour deux espèces en compétition avec diffusion spatiale. Comme dans [14], la démonstration du résultat du présent travail s'appuie sur le théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV ainsi que sur les idées du théorème de KHAS'MINSKII (voir [15]). Pour les estimations des solutions ont été utiles des idées de [28], [29], [3], [8], [9].

## 2 Résultat principal

Notre étude a pour objet la population de deux espèces, une proie et une prédatrice, qui vivent dans un certain territoire  $D$ . Pour bien formuler le problème du point de vue mathématique, nous admettons que  $D$  est un ensemble ouvert borné de  $\mathbb{R}^d$ ,  $d = 2$  ou  $3$ , muni de la frontière régulière  $\partial D$ . La densité de population au point  $x \in D$  et à l'instant  $t \in$  de l'espèce proie et de l'espèce prédatrice sera désignée respectivement par  $N_1(t, x)$  et par  $N_2(t, x)$ .

Nous allons considérer un modèle stochastique de populations de proie et de prédateur avec diffusion spatiale, plus précisément nous envisageons le système d'équations stochastiques dans l'espace de HILBERT  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$

$$dN_1(t, \cdot) = [(\alpha - \beta N_2(t, \cdot) - \mu N_1(t, \cdot))N_1(t, \cdot) + \kappa_1 \Delta N_1(t, \cdot)]dt + \varrho_1 N_1(t, \cdot) dW(t), \quad (4.1)$$

$$dN_2(t, \cdot) = [(-\gamma + \delta N_1(t, \cdot) - \nu N_2(t, \cdot))N_2(t, \cdot) + \kappa_2 \Delta N_2(t, \cdot)]dt + \varrho_2 N_2(t, \cdot) dW(t), \quad (4.2)$$

avec la condition initiale

$$N_i(0, \cdot) = N_{i0} \quad i = 1, 2, \quad (4.3)$$

et la condition aux limites

$$\nabla N_i \cdot \vec{n} = 0 \quad \text{sur } \partial D, \quad i = 1, 2, \quad (4.4)$$

où

$$\Delta = \sum_{i=1}^d \frac{\partial^2}{\partial x_i^2}, \quad \nabla = \left( \frac{\partial}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_d} \right)^T,$$

$\vec{n}$  désigne le vecteur normal à la frontière  $\partial D$  de  $D$  et  $W(t)$  est un mouvement brownien défini sur une base stochastique

$$(\Omega, \mathcal{F}, (\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}, \mathbb{P})$$

à valeurs dans  $L^2(D; \mathbb{R})$ . On suppose que

$$\alpha, \beta, \gamma, \delta, \mu, \nu, \kappa_1 \text{ et } \kappa_2 \text{ sont des constantes positives,} \quad (4.5)$$

$$\varrho_1 \text{ et } \varrho_2 \text{ sont des constantes non-négatives,} \quad (4.6)$$

$$W(t) \text{ est de la forme } W(t) = \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m e_m(\cdot) W^{(m)}(t), \quad (4.7)$$

où  $\{e_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une base orthonormale de  $L^2(D)$  avec  $e_m(\cdot) \in L^\infty(D)$  et  $\nabla e_m \cdot \vec{n} = 0$  sur  $\partial D$  pour tout  $m \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ ,  $W^{(m)}(t)$ ,  $m = 1, 2, \dots$ , sont des mouvements browniens indépendants à valeurs réelles, et  $\{\lambda_m\}_{m=1}^{\infty}$  est une suite de nombres réels telle que

$$\left\| \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2(\cdot) \right\|_{L^\infty(D)} = K_0 < \infty. \quad (4.8)$$

## 2.1 Existence et unicité de la solution

Le problème (4.1)–(4.4) avec une condition initiale admet une solution et une seule. Plus précisément, on a la

**PROPOSITION 4.2.1.** *Sous les conditions (4.5)–(4.8) le problème (4.1)–(4.4) avec la condition initiale  $N_i(0, x) > 0$  p.p. dans  $D$ ,  $N_i(0, \cdot) \in L^2(D)$ ,  $i = 1, 2$ , admet une solution  $N(t, x) = (N_1(t, x), N_2(t, x))$  et une seule dans l'intervalle  $0 \leq t < \infty$  et on a  $N_i(t, x) > 0$  p.p. dans  $D$  p.s. ( $i = 1, 2$ ) pour tout  $t \geq 0$ .*

*Démonstration.* On rappelle que dans [8], avec une condition légèrement plus restreinte que celle de la proposition 4.2.1, on a démontré l'existence et l'unicité de la solution appartenant à  $L^\infty(0, T; W_{d+h}^1(D))$  avec  $0 < h < \infty$  si  $d = 2$  et  $0 < h < 1$  si  $d = 3$ . En effet, dans [8] on a utilisé les solutions approchées  $(N^{(L)}) = (N_1^{(L)}, N_2^{(L)})$

obtenues à l'aide des équations (4.1)–(4.2) où l'on a substitué aux termes non linéaires

$$g_1(N) = \alpha N_1 - \beta N_1 N_2 - \mu N_1^2, \quad g_2(N) = -\gamma N_2 + \delta N_1 N_2 - \nu N_2^2,$$

leur approximations ponctuelles dans  $D$

$$g_i^{(L)}(N(x)) = \begin{cases} g_i(N(x)), & \text{si } |N(x)| \leq L, \\ g_i\left(\frac{LN(x)}{|N(x)|}\right), & \text{si } |N(x)| > L \quad i = 1, 2. \end{cases}$$

Comme dans [28], si on approche les termes non linéaires par rapport à la norme  $\|N\|_{L^2(D; \mathbb{R}^2)}$  en posant ( $i = 1, 2$ )

$$g_i^{(L)}(N) = \begin{cases} g_i(N), & \text{si } \|N\|_{L^2(D; \mathbb{R}^2)} \leq L, \\ g_i\left(\frac{LN}{\|N\|_{L^2(D; \mathbb{R}^2)}}\right), & \text{si } \|N\|_{L^2(D; \mathbb{R}^2)} > L, \end{cases}$$

alors, sous les mêmes conditions de la proposition 4.2.1, en s'appuyant sur les lemmes 3.1 et 3.2 de [8], on peut démontrer la convergence des solutions approchées d'où résultera la proposition 4.2.1.  $\square$

## 2.2 Existence d'une mesure invariante

Pour le système d'équations (4.1)–(4.2) on a le résultat suivant.

THÉORÈME 4.2.2. *Si les coefficients  $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \mu, \nu, \kappa_i, \varrho_i$  ( $i = 1, 2$ ) et  $W(t)$  satisfont aux conditions (4.5)–(4.8) et si on a*

$$\mu(\gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2}) < \delta(\alpha - K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}), \quad (4.9)$$

alors le système d'équations (4.1)–(4.2) avec les conditions aux limites (4.4) admet une mesure invariante  $\bar{\mu}$  dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  telle que

$$\begin{aligned} \bar{\mu}(\{N_i \in H^1(D), i = 1, 2\}) &= \bar{\mu}(\{N_i > 0 \text{ p.p. dans } D, i = 1, 2\}) = \\ &= \bar{\mu}(\{\log N_i \in L^1(D), i = 1, 2\}) = 1. \end{aligned} \quad (4.10)$$

La population totale de l'espèce  $i$  sur le territoire  $D$ , qui est essentielle du point de vue biologique, est exprimée exactement par la norme  $\|N_i\|_{L^1(D)}$ . Mais pour les traitements mathématiques il nous est commode de considérer  $N_i$  comme élément de  $L^2(D)$ ; il est évident que la norme  $\|N_i\|_{L^1(D)}$  est majorée par  $\sqrt{\text{mes}(D)}\|N_i\|_{L^2(D)}$ .

### 3 Démonstration de l'existence d'une mesure invariante

La démonstration du théorème 4.2.2 se base sur l'application du théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV, qui, à son tour, s'appuie sur une estimation de la solution des équations (4.1)–(4.2) avec les conditions aux limites (4.4) et les conditions initiales et utilise également les idées du théorème de KHAS'MINSKII (voir [15]). Comme l'estimation de la solution qu'on va utiliser est assez complexe, en renvoyant sa démonstration au paragraphe suivant, dans le présent paragraphe on va démontrer le théorème 4.2.2 en admettant le résultat de l'estimation.

### 4 Estimation de la solution

Pour formuler le résultat auxiliaire, on pose

$$\Phi_0(N) = \sum_{i=1}^2 (\|N_i\|_{L^2(D)}^2 + \|\log N_i\|_{L^1(D)}), \quad (4.11)$$

$$\Phi_1(N) = \sum_{i=1}^2 (\|\nabla N_i\|_{L^2(D)}^2 + \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}^2), \quad (4.12)$$

$$\Xi(D) = \{N \in L^4(D; \mathbb{R}^2) \mid N_i > 0, \log N_i \in L^1(D), i = 1, 2\}. \quad (4.13)$$

On a alors le lemme suivant.

LEMME 4.4.1. *Il existe une fonction  $G : \Xi(D) \rightarrow \mathbb{R}$  telle que, en posant*

$$A(c) = \sup \{G(N) \mid N \in \Xi(D), \Phi_0(N) \geq c\}, \quad (4.14)$$

*on ait*

$$\sup_{N \in \Xi(D)} G(N) = A(0) < \infty, \quad (4.15)$$

$$A(c) \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty, \quad (4.16)$$

*et que, si  $N(t, \cdot) = (N_1(t, \cdot), N_2(t, \cdot))$  est la solution du problème (4.1)–(4.4) avec la condition initiale  $N(0, \cdot) = N_0 \in \Xi(D)$ , alors on a*

$$\bar{C}_0 \mathbf{E} \Phi_0(N(t, \cdot)) + \bar{C}_1 \int_0^t \mathbf{E} \Phi_1(N(t', \cdot)) dt' \leq \bar{\varphi}(N_0) + \int_0^t \mathbf{E} G(N(t', \cdot)) dt' \quad (4.17)$$

avec deux constantes positives  $\bar{C}_0, \bar{C}_1$  et une valeur réelle finie  $\bar{\varphi}(N_0)$  (dépendante de  $N_0 \in \Xi(D)$ ).

En renvoyant la démonstration de ce lemme au paragraphe suivant, on expose ici la démonstration du théorème 4.2.2.

#### 4.1 Démonstration du théorème 4.2.2

Comme le premier membre de (4.17) est non-négatif, on a

$$0 \leq \bar{\varphi}(N_0) + tA(0) + A(c) \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) \geq c\}) dt';$$

en particulier pour  $c$  tel que  $A(c) < 0$ , on a

$$\frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) \geq c\}) dt' \leq \frac{1}{-A(c)} (A(0) + \frac{\bar{\varphi}(N_0)}{t}). \quad (4.18)$$

D'autre part, de (4.17) on déduit immédiatement que

$$\bar{C}_1 \frac{1}{t} \int_0^t \mathbf{E} \Phi_1(N(t', \cdot)) dt' \leq A(0) + \frac{\bar{\varphi}(N_0)}{t}. \quad (4.19)$$

De (4.18)–(4.19) et de ((4.16)) on déduit

$$\frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{P}(\{\Phi_0(N(t', \cdot)) + \Phi_1(N(t', \cdot)) \leq c\}) dt' \geq 1 - \varepsilon(c) \quad \forall t \geq 1 \quad (4.20)$$

avec une fonction décroissante  $\varepsilon(c)$  telle que

$$\varepsilon(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour} \quad c \rightarrow \infty.$$

Pour  $N_0 \in \Xi(D)$  et un ensemble borélien  $\Gamma$  de  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$ , on pose

$$P_t(N_0; \Gamma) = \mathbb{P}(\{(N_1(t, \cdot), N_2(t, \cdot), \log N_1(t, \cdot), \log N_2(t, \cdot)) \in \Gamma\}),$$

où  $N(t, \cdot)$  est la solution du problème (4.1)–(4.4) avec la condition initiale

$$N_i(0, x) = N_{0,i}(x), \quad i = 1, 2.$$

On définit alors

$$\nu_T(\Gamma) = \frac{1}{T} \int_0^T P_t(N_0; \Gamma) dt.$$

De la définition de  $\Phi_0(\cdot)$  et  $\Phi_1(\cdot)$  (voir (4.11) et (4.12)) on déduit qu'on a

$$\nu_T(\{N \in \Xi(D) \mid \|N\|_{H^1(D; \mathbb{R}^2)}^2 + \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{H^1(D; \mathbb{R})}^2 \leq c\}) \geq 1 - \tilde{\varepsilon}(c) \quad \forall T \geq 1$$

avec une fonction décroissante  $\tilde{\varepsilon}(\cdot)$  telle que

$$\tilde{\varepsilon}(c) \rightarrow 0 \quad \text{pour } c \rightarrow \infty.$$

C'est-à-dire, pour tout  $\varepsilon > 0$  il existe un nombre  $C_{(\varepsilon)}$  tel que

$$\nu_T(\{N \in \Xi(D) \mid \|N\|_{H^1(D; \mathbb{R}^2)}^2 + \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{H^1(D; \mathbb{R})}^2 \leq C_{(\varepsilon)}\}) \geq 1 - \varepsilon, \quad \forall T \geq 1. \quad (4.21)$$

On rappelle qu'un ensemble borné dans  $H^1(D; \mathbb{R}^2) \times H^1(D; \mathbb{R}^2)$  est relativement compact dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$ . Donc en vertu du théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV [18] dans sa version complétée par le critère de PROKHOROV (voir [5], [6]), on déduit de (4.21) l'existence d'une mesure invariante  $\bar{\nu}$  dans  $L^2(D; \mathbb{R}^2) \times L^1(D; \mathbb{R}^2)$  pour le système d'équations (4.1)–(4.2) avec la condition aux limites (4.4). Désignons par  $\mu_T$  et  $\lambda_T$  les projections de  $\nu_T$  sur  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  et sur  $L^1(D; \mathbb{R}^2)$  et analogiquement par  $\bar{\mu}$  et  $\bar{\lambda}$  les projections de  $\bar{\nu}$  sur  $L^2(D; \mathbb{R}^2)$  et sur  $L^1(D; \mathbb{R}^2)$  respectivement. Or, comme  $\bar{\nu}$  est obtenue comme limite faible d'une suite  $\{\nu_{T_k}\}_{k=1}^\infty$  (voir [5]; voir aussi le théorème 1 du §1, chap. IX de [11]) et que

$$\nu_{T_k}(\{((N_1, N_2), (\Lambda_1, \Lambda_2)) \in L^2(D, \mathbb{R}^2) \times L^1(D, \mathbb{R}^2) / \Lambda_1 = \log N_1, \Lambda_2 = \log N_2\}) = 1$$

On a

$$\bar{\nu}(\{((N_1, N_2), (\Lambda_1, \Lambda_2)) \in L^2(D, \mathbb{R}^2) \times L^1(D, \mathbb{R}^2) / \Lambda_1 = \log N_1, \Lambda_2 = \log N_2\}) = 1$$

donc on déduit que

$$\bar{\mu}(\{N_i > 0 \text{ p.p. dans } D, i = 1, 2\}) \geq \bar{\mu}(\{(\log N_1, \log N_2) \in L^1(D, \mathbb{R}^2)\}) = \bar{\lambda}(L^1(D, \mathbb{R}^2)) = 1$$

ce qui achève la démonstration du théorème 4.2.2.

## 5 Démonstration du lemme 4.4.1

Dans ce qui suit on va démontrer le lemme 4.4.1. Comme cette démonstration est assez complexe, elle est divisées en plusieurs étapes.

On introduit d'abord la fonction  $U(N)$  pour  $N \in (\mathbb{R}_+)^2$  par

$$U(N) = U(k_1, k_2, k_3, k_4; N) = k_1 N_1 + k_2 N_2 - \log N_1 - k_3 \log N_2 + k_4 N_1^2 + C, \quad (4.22)$$

où  $k_i, i = 1, \dots, 4$ , sont des constantes positives à déterminer et

$$C = C_{k_1, k_2, k_3, k_4} = 1 - \inf_{N \in (\mathbb{R}_+)^2} (k_1 N_1 + k_2 N_2 - \log N_1 - k_3 \log N_2 + k_4 N_1^2). \quad (4.23)$$

Il est évident que

$$U(N) \geq 1 \quad \forall N \in (\mathbb{R}_+)^2 \quad (4.24)$$

et que, une fois déterminées les constantes positives  $k_i, i = 1, \dots, 4$ , on peut trouver des constantes positives  $\bar{c}_i, i = 1, \dots, 5$  telles que

$$\bar{c}_1 \sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq U(N) \leq \bar{c}_2 + \bar{c}_3 \sum_{i=1}^2 |\log N_i| + \bar{c}_4 \sum_{i=1}^2 N_i + \bar{c}_5 N_1^2 \quad (4.25)$$

$$\forall (N_1, N_2) \in (\mathbb{R}_+)^2.$$

On remarque en outre que

$$\int_D U(N) dx = \|U(N)\|_{L^1(D)}.$$

On introduit en outre

$$\varphi(N) = \frac{1}{2} \int_D [(h_0 \delta N_1 + \beta N_2)^2 + h_1 N_1^2 + h_2 N_2^2] dx + \frac{h_3}{3} \int_D N_1^3 dx + \frac{1}{2} \|U(N)\|_{L^1(D)}^2 \quad (4.26)$$

avec des constantes  $h_i > 1, i = 0, 1, 2, 3$ , à déterminer.

Pour appliquer la formule d'ITÔ à la fonction  $\varphi(N)$ , rappelons que l'on a

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varphi(N)}{\partial N_i} (f) &= \int_D [\vartheta_i (h_0 \delta N_1 + \beta N_2) + h_i N_i + \delta_{i1} h_3 N_1^2] f dx \\ &+ \int_D U(N) dx \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} f dx, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 \varphi(N)}{\partial N_i \partial N_j}(f)(g) &= \int_D (\vartheta_i \vartheta_j + \delta_{ij}(h_i + 2\delta_{i1} h_3 N_1)) f g dx + \int_D U(N) dx \int_D \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j} f g dx \\ &+ \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_j} f dx \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} g dx, \end{aligned}$$

$$\frac{\partial U(N)}{\partial N_1} = k_1 - \frac{1}{N_1} + 2k_4 N_1, \quad \frac{\partial U(N)}{\partial N_2} = k_2 - \frac{k_3}{N_2},$$

$$\frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_1^2} = \frac{1}{N_1^2} + 2k_4, \quad \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_2^2} = \frac{k_3}{N_2^2}, \quad \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_1 \partial N_2} = 0,$$

où

$$\vartheta_1 = h_0 \delta, \quad \vartheta_2 = \beta. \quad (4.27)$$

En appliquant la formule d'ITÔ à la fonction  $\varphi(N)$  (pour la formule d'ITÔ pour les processus à valeurs dans un espace de HILBERT, voir par exemple [25]) et en intégrant par parties sur  $D$  les termes contenant l'opérateur de Laplace  $\Delta$ , on obtient

$$\varphi(N(t, \cdot)) + \int_0^t F(N(t', \cdot)) dt' = \varphi(N(0, \cdot)) \quad (4.28)$$

$$+ \int_0^t (G_1(N(t', \cdot)) + G_2(N(t', \cdot)) + G_3(N(t', \cdot))) dt' \quad (4.29)$$

$$+ \int_0^t \langle h(N(t', \cdot)), dW(t') \rangle,$$

où

$$\begin{aligned} F(N) &= \kappa_1 (h_0^2 \delta^2 + h_1) \|\nabla N_1\|_{L^2(D)}^2 + 2\kappa_1 h_3 \|\sqrt{N_1} \nabla N_1\|_{L^2(D)}^2 \quad (4.30) \\ &+ \kappa_2 (\beta^2 + h_2) \|\nabla N_2\|_{L^2(D)}^2 + (\kappa_1 + \kappa_2) h_0 \beta \delta \int_D \nabla N_1 \cdot \nabla N_2 dx \\ &+ \frac{1}{2} \|U(N)\|_{L^1(D)} (\kappa_1 \|\nabla \log N_1\|_{L^2(D)}^2 + 2\kappa_1 k_4 \|\nabla N_1\|_{L^2(D)}^2) \\ &+ \kappa_2 k_3 \|\nabla \log N_2\|_{L^2(D)}^2, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 G_1(N) = & \int_D [-(h_0 - 1)\beta\delta N_1 N_2 - h_0\delta\mu N_1^2 - \beta\nu N_2^2 + h_0\alpha\delta N_1 \\
 & - \gamma\beta N_2](h_0\delta N_1 + \beta N_2) + (h_1 + h_3 N_1)(\alpha - \beta N_2 - \mu N_1)N_1^2 \\
 & + h_2(-\gamma + \delta N_1 - \nu N_2)N_2^2 \\
 & + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^2 (\vartheta_i \vartheta_j + \delta_{ij}(h_i + 2\delta_{1i} h_3 N_1)) \varrho_i \varrho_j N_i N_j \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2] dx, \tag{4.31}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 G_2(N) = & \|U(N)\|_{L^1(D)} \left( \int_D AU(N) dx - \frac{1}{2}(\kappa_1 \|\nabla \log N_1\|_{L^2(D)}^2 \right. \\
 & \left. + 2\kappa_1 k_4 \|\nabla N_1\|_{L^2(D)}^2 + \kappa_2 k_3 \|\nabla \log N_2\|_{L^2(D)}^2) \right), \tag{4.32}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 AU(N) = & AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) \tag{4.33} \\
 = & \frac{\partial U(N)}{\partial N_1} (\alpha - \beta N_2 - \mu N_1) N_1 + \frac{\partial U(N)}{\partial N_2} (-\gamma + \delta N_1 - \nu N_2) N_2 \\
 & + \sum_{i,j=1}^2 \frac{\varrho_i \varrho_j}{2} N_i N_j \frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2,
 \end{aligned}$$

$$G_3(N) = \frac{1}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \sum_{i,j=1}^2 \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} \varrho_i N_i \lambda_m e_m dx \int_D \frac{\partial U(N)}{\partial N_j} \varrho_j N_j \lambda_m e_m dx, \tag{4.34}$$

$$\begin{aligned}
 h(N) = & \sum_{i=1}^2 [\vartheta_i (h_0\delta N_1 + \beta N_2) + h_i N_i + \delta_{i1} h_3 N_1^2] \varrho_i N_i + \int_D U dx \sum_{i=1}^2 \frac{\partial U(N)}{\partial N_i} \varrho_i N_i. \tag{4.35}
 \end{aligned}$$

LEMME 4.5.1. *Il existe des constantes positives  $k_1, k_2, k_3, k_4, \varepsilon_A$  et  $\delta_A$  telles que*

$$AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) \leq -\varepsilon_A \quad \text{pour} \quad \min(N_1, N_2, \frac{1}{N_1}, \frac{1}{N_1}) \leq \delta_A. \tag{4.36}$$

*Démonstration.* En substituant les expressions de  $\frac{\partial U(N)}{\partial N_i}$  et de  $\frac{\partial^2 U(N)}{\partial N_i \partial N_j}$  dans

(4.33), on a

$$\begin{aligned}
AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) &= -(2k_4N_1^2 + k_1N_1 - 1)\mu N_1 - (k_1\beta - k_2\delta + 2k_4\beta N_1)N_1N_2 \\
&\quad - (k_2N_2 - k_3)\nu N_2 + (k_1\alpha - k_3\delta)N_1 + (\beta - k_2\gamma)N_2 \\
&\quad + 2k_4\left(\alpha + \frac{\varrho_1^2}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2\right)N_1^2 - \alpha + k_3\gamma \\
&\quad + \frac{\varrho_1^2 + k_3\varrho_2^2}{2} \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2.
\end{aligned}$$

Donc en vertu de (4.8) on a

$$AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) \leq \psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N), \quad (4.37)$$

où

$$\begin{aligned}
\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) &= -(2k_4N_1^2 + k_1N_1 - 1)\mu N_1 - (k_1\beta - k_2\delta + 2k_4\beta N_1)N_1N_2 \\
&\quad - (k_2N_2 - k_3)\nu N_2 + (k_1\alpha - k_3\delta)N_1 + (\beta - k_2\gamma)N_2 \\
&\quad + 2k_4\left(\alpha + K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}\right)N_1^2 - \left(\alpha - K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}\right) + k_3\left(\gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2}\right).
\end{aligned} \quad (4.38)$$

Comme les coefficients des termes de degré plus élevé du polynôme  $\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N)$  en  $N_1, N_2$  sont négatifs,

$$\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) \rightarrow -\infty \quad \text{pour } |N|^2 = N_1^2 + N_2^2 \rightarrow \infty, \quad (4.39)$$

en particulier, il existe deux constantes positives  $C_{k_1, k_2, k_3, k_4}$  et  $\varepsilon_A^{(0)}$  telles que

$$\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) \leq -\varepsilon_A^{(0)} \quad \text{si } \max(N_1, N_2) \geq C_{k_1, k_2, k_3, k_4}. \quad (4.40)$$

D'autre part, on considère les fonctions

$$\Psi_1(N_1) = \psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N_1, 0), \quad \Psi_2(N_2) = \psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(0, N_2),$$

dont l'expression explicite est donnée par

$$\begin{aligned}
\Psi_1(N_1) &= -2k_4\mu N_1^3 - \left(\mu k_1 - 2k_4\alpha - 2k_4K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}\right)N_1^2 \\
&\quad + (\mu - k_3\delta + k_1\alpha)N_1 - \alpha + K_0 \frac{\varrho_1^2}{2} + k_3\left(\gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2}\right),
\end{aligned}$$

$$\Psi_2(N_2) = -\nu k_2 N_2^2 + (k_3 \nu + \beta - k_2 \gamma) N_2 - \alpha + K_0 \frac{\varrho_1^2}{2} + k_3 \left( \gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2} \right).$$

Pour la fonction  $\Psi_1(N_1)$  on a le lemme suivant.

LEMME 4.5.2. *Il existe des constantes positives  $k_1, k_3, k_4$  telles que*

$$\sup_{N_1 > 0} \Psi_1(N_1) < 0. \quad (4.41)$$

*Démonstration.* Posons

$$Q_{k_4}(N_1) = -2k_4 \mu N_1^3 + \left( 2k_4 \alpha + 2k_4 K_0 \frac{\varrho_1^2}{2} \right) N_1^2,$$

$$Q_{k_1, k_3}(N_1) = \Psi_1(N_1) - Q_{k_4}(N_1).$$

On remarque que

$$\sup_{N_1 > 0} Q_{k_4}(N_1) = 2k_4 \sup_{N_1 > 0} \left[ -\mu N_1^3 + \left( \alpha + K_0 \frac{\varrho_1^2}{2} \right) N_1^2 \right].$$

Donc pour que (4.41) soit vérifiée, il suffit que

$$\sup_{N_1 > 0} Q_{k_1, k_3}(N_1) < 0$$

et que  $k_4$  soit choisie suffisamment petite. Or, de l'expression de  $Q_{k_1, k_3}(N_1)$  on déduit que cette condition soit vérifiée si

$$0 < k_3 < \frac{\alpha - K_0 \frac{\varrho_1^2}{2}}{\gamma + K_0 \frac{\varrho_2^2}{2}}, \quad k_3 \delta > k_1 \alpha + \mu.$$

En vertu de (4.9), on peut choisir deux constantes positives  $k_3$  et  $k_1$ , qui satisfont à cette condition. Le lemme 4.5.2 est démontré.  $\square$

## 5.1 Suite de la démonstration du lemme 4.4.1

Compte tenu de la continuité de la fonction  $\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N)$  et de la relation

$$\lim_{N_1 \rightarrow \infty} \Psi_1(N_1) = -\infty,$$

du lemme 4.5.2 et de la définition de  $\Psi_1(N_1)$  on déduit qu'il existe deux constantes positives  $\varepsilon_A^{(1)}$  et  $\delta_A^{(1)}$  telles qu'avec les constantes positives  $k_1, k_3, k_4$  choisies dans le lemme 4.5.2 on ait

$$\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N_1, N_2) \leq -\varepsilon_A^{(1)} \quad \text{pour } N_2 \leq \delta_A^{(1)}.$$

En ce qui concerne  $\Psi_2(N_2)$ , de son expression on déduit qu'en choisissant  $k_2$  de sorte que

$$k_2 > \frac{k_3\nu + \beta}{\gamma},$$

on a

$$\Psi_2(N_2) \leq -\alpha + K_0 \frac{\theta_1^2}{2} + k_3(\gamma + K_0 \frac{\theta_2^2}{2}) < 0;$$

ici la dernière inégalité est due au choix de  $k_3$  fait dans le lemme 4.5.2.

En adjoignant les inégalités obtenues, on obtient (4.36).  $\square$

LEMME 4.5.3. *Avec les constantes positives  $k_1, k_2, k_3, k_4$  choisies dans le lemme 4.4.1, on a*

$$\sup_{N \in \Xi(D)} G_2(N) < \infty, \quad (4.42)$$

$$\sup \{G_2(N) \mid N \in \Xi(D), \int_D U(N) dx \geq c\} \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty. \quad (4.43)$$

*Démonstration.* De l'expression de  $\psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N)$  et du lemme 6.5.1 on déduit que

$$\sup_{N \in (\mathbb{R}_+)^2} \psi_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) \equiv \bar{\Gamma} < \infty, \quad (4.44)$$

d'où, compte tenu de (4.37), il résulte que

$$\sup_{N \in \Xi(D)} \tilde{a}_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) < \infty, \quad (4.45)$$

où

$$\begin{aligned} \tilde{a}_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) &= \int_D AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx + \frac{-1}{2} (\kappa_1 \|\nabla \log N_1\|_{L^2(D)}^2) \\ &\quad + 2\kappa_1 k_4 \|\nabla N_1\|_{L^2(D)}^2 + \kappa_2 k_3 \|\nabla \log N_2\|_{L^2(D)}^2. \end{aligned} \quad (4.46)$$

Etant établie (4.45), pour démontrer (4.42) et (4.43), on considère séparément les deux cas

$$i) \quad \int_D AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \leq -\frac{\varepsilon_A \text{mes}(D)}{2},$$

$$ii) \quad \int_D AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx > -\frac{\varepsilon_A \text{mes}(D)}{2}.$$

Dans le cas *i*), de la définition de  $G_2(N)$  on déduit que

$$\begin{aligned} G_2(N) &\leq \int_D U(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \int_D AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \\ &\leq -\frac{\varepsilon_A \text{mes}(D)}{2} \int_D U(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx, \end{aligned}$$

ce qui entraîne (4.42)–(4.43).

Dans le cas *ii*), en utilisant la notation  $\bar{\Gamma}$  donnée dans (4.44) et en posant  $L_A = 2|\log \delta_A|$ , grâce à (4.36) on obtient

$$\begin{aligned} -\frac{\varepsilon_A}{2} \text{mes}(D) &\leq \int_{\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| > L_A\}} AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \\ &\quad + \int_{\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_A\}} AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \\ &\leq -\varepsilon_A \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| > L_A\right\} + \bar{\Gamma} \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_A\right\} \\ &\leq -\varepsilon_A \text{mes}(D) + (\bar{\Gamma} + \varepsilon_A) \text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_A\right\}, \end{aligned}$$

d'où on déduit l'inégalité

$$\text{mes}\left\{\sum_{i=1}^2 |\log N_i| \leq L_A\right\} \geq \frac{\varepsilon_A \text{mes}(D)}{2(\varepsilon_A + \bar{\Gamma})} > 0.$$

En vertu de l'inégalité de Poincaré il existe une constante positive  $C'$  qui dépend de  $D$  et de  $\frac{\varepsilon_A \text{mes}(D)}{2(\varepsilon_A + \bar{\Gamma})}$  et satisfait à l'inégalité

$$\sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{L^1(D)} - \text{mes}(D) L_A \leq \int_D \left( \sum_{i=1}^2 |\log N_i| - L_A \right)^+ dx \leq C' \sum_{i=1}^2 \|\nabla \log N_i\|_{L^2(D)}.$$

Donc, compte tenu de l'inégalité

$$\int_D AU(k_1, k_2, k_3, k_4; N) dx \leq \bar{\Gamma} \text{mes}(D),$$

on a

$$\tilde{a}_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N) \rightarrow -\infty \quad \text{pour} \quad \sum_{i=1}^2 \|\log N_i\|_{L^1(D)} \rightarrow \infty \quad (4.47)$$

(pour  $\tilde{a}_{k_1, k_2, k_3, k_4}(N)$  voir (4.46)).

On remarque que dans le cas où  $\sum_{i=1}^2 |N_i|$  est suffisamment grand, grâce à (4.39) l'inégalité du cas  $i$ ) est vérifiée. Donc, en rappelant (4.25) et (4.45), des considérations sur le cas  $i$ ) et de la relation (4.47) on déduit (4.42) et (4.43). Le lemme est démontré.  $\square$

LEMME 4.5.4. *Il est possible de choisir  $h_i > 0$ ,  $i = 0, 1, 2, 3$  de telle sorte que*

$$G_1(N) + G_3(N) \leq c_1 + c_2 \sum_{i=1}^2 \|N_i\|_{L^2(D)}^2 - c_3 \|N_2\|_{L^2(D)}^3 - c_4 \|N_1\|_{L^2(D)}^4, \quad (4.48)$$

$$\Phi_1(N) \leq c_5 F(N) \quad (4.49)$$

avec des constantes positives  $c_i$ ,  $i = 1, \dots, 5$ .

*Démonstration.* Pour démontrer (4.48), prenons  $h_0 > 1$  et  $h_2 = (h_0 - 1)\beta^2$ . On a alors

$$h_2 \delta N_1 N_2^2 \leq (h_0 - 1) \beta \delta N_1 N_2 (\beta N_2 + h_0 \delta N_1).$$

D'autre part

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^2 \int_D (\vartheta_i \vartheta_j + \delta_{ij} (h_i + 2\delta_{1i} h_3 N_1)) \varrho_i \varrho_j N_i N_j \sum_{m=1}^{\infty} \lambda_m^2 e_m^2 dx \\ & \leq \frac{K_0}{2} (h_0^2 \delta^2 + h_1) \varrho_1^2 \int_D N_1^2 dx + K_0 h_3 \varrho_1^2 \int_D N_1^3 dx \\ & + \frac{K_0}{2} (\beta^2 + h_2) \varrho_2^2 \int_D N_2^2 dx + K_0 h_0 \delta \beta \varrho_1 \varrho_2 \int_D N_1 N_2 dx, \end{aligned}$$

où  $\vartheta_i$ ,  $i = 1, 2$ , sont comme dans (4.27). Donc on a

$$\begin{aligned} G_1(N) & \leq \left( \frac{K_0}{2} (h_0^2 \delta^2 + h_1) \varrho_1^2 + h_0^2 \delta^2 \alpha + h_1 \alpha \right) \int_D N_1^2 dx & (4.50) \\ & + (K_0 h_0 \delta \beta \varrho_1 \varrho_2 + h_0 \alpha \beta \delta) \int_D N_1 N_2 dx \\ & + \frac{K_0}{2} (\beta^2 + h_2) \varrho_2^2 \int_D N_2^2 dx \\ & + (K_0 h_3 \varrho_1^2 + h_3 \alpha - h_0^2 \delta^2 \mu) \int_D N_1^3 dx \\ & - (\beta^2 \nu + h_2 \nu) \int_D N_2^3 dx - h_3 \mu \int_D N_1^4 dx. \end{aligned}$$

D'autre part, on a

$$\begin{aligned} & \int_D \frac{\partial U}{\partial N_i} \varrho_i N_i \lambda_m e_m dx \int_D \frac{\partial U}{\partial N_j} \varrho_j N_j \lambda_m e_m dx \\ & \leq \frac{1}{2} \int_D \lambda_m^2 e_m^2 dx \left[ \varrho_i^2 \int_D \left( \frac{\partial U}{\partial N_i} \right)^2 N_i^2 dx + \varrho_j^2 \int_D \left( \frac{\partial U}{\partial N_j} \right)^2 N_j^2 dx \right], \end{aligned}$$

ou

$$\begin{aligned} & \sum_{i,j=1}^2 \int_D \frac{\partial U}{\partial N_i} \varrho_i N_i \lambda_m e_m dx \int_D \frac{\partial U}{\partial N_j} \varrho_j N_j \lambda_m e_m dx \\ & \leq 2 \int_D \lambda_m^2 e_m^2 dx \left[ \varrho_1^2 \int_D (2k_4 N_1^2 + k_1 N_1 - 1)^2 dx + \varrho_2^2 \int_D (k_2 N_2 - k_3)^2 dx \right]. \end{aligned}$$

En rappelant (4.34), on obtient

$$\begin{aligned}
G_3(N) \leq & 2 \operatorname{mes}(D) K_0 \left[ 4k_4^2 \varrho_1^2 \int_D N_1^4 dx + 4k_1 k_4 \varrho_1^2 \int_D N_1^3 dx \right. \\
& + (k_1^2 - 4k_4) \varrho_1^2 \int_D N_1^2 dx - 2k_1 \varrho_1^2 \int_D N_1 dx + \varrho_1^2 \operatorname{mes}(D) \\
& \left. + k_2^2 \varrho_2^2 \int_D N_2^2 dx - 2k_2 k_3 \varrho_2^2 \int_D N_2 dx + k_3^2 \varrho_2^2 \operatorname{mes}(D) \right]. \tag{4.51}
\end{aligned}$$

En utilisant l'inégalité de Young  $ab \leq \frac{1}{2c}a^2 + \frac{c}{2}b^2$  à plusieurs reprises avec des coefficients convenables  $c$  ainsi que les inégalités

$$\|N_i\|_{L^2(D)}^3 \leq (\operatorname{mes}(D))^{1/2} \int_D N_i^3 dx, \quad \|N_i\|_{L^2(D)}^4 \leq \operatorname{mes}(D) \int_D N_i^4 dx$$

et en choisissant un nombre  $h_3$  suffisamment grand, de (4.50) et (4.51) on déduit (4.48).

On remarque que dans la démonstration de (4.48) on n'a pas déterminé la constante positive  $h_1$ . Donc on peut choisir un nombre  $h_1$  suffisamment grand de telle sorte que

$$(\kappa_1 + \kappa_2)h_0\beta\delta < 2\sqrt{\kappa_1(h_0^2\delta^2 + h_1)\kappa_2(\beta^2 + h_2)},$$

ce qui, en rappelant la définition de  $\Phi_1(N)$  et de  $F(N)$  et de la relation (4.24), implique (4.49).  $\square$

LEMME 4.5.5. *Si on pose*

$$G(N) = G_1(N) + G_2(N) + G_3(N)$$

( $G_i(N)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , étant définies dans (4.31), (4.32), et (4.34)), alors  $G(N)$  vérifie les conditions (4.15)–(4.16).

*Démonstration.* De (4.48) on déduit que

$$\sup_{N \in \Xi(D)} (G_1(N) + G_3(N)) < \infty, \tag{4.52}$$

$$\sup \{G_1(N) + G_3(N) \mid N \in \Xi(D), \sum_{i=1}^2 \|N_i\|_{L^2(D)}^2 \geq c\} \rightarrow -\infty \quad \text{pour } c \rightarrow +\infty. \quad (4.53)$$

Du lemme 4.5.4 et des relations (4.11), (4.52), (4.53), on déduit (4.15) et (4.16).  $\square$

## 5.2 Démonstration du lemme 4.4.1.

On remarque que par la propriété des martingales, on a

$$\mathbf{E} \int_0^t \langle h(N(t', \cdot)), dW(t') \rangle = 0. \quad (4.54)$$

D'autre part, les définitions de  $\Phi_0(N)$ ,  $\varphi(N)$ ,  $U(N)$  (voir aussi (4.24), (4.25)) impliquent qu'il existe une constante strictement positive  $\bar{C}_0$  telle que

$$\bar{C}_0 \Phi_0(N) \leq \varphi(N) \quad \forall N \in \Xi(D). \quad (4.55)$$

Donc, en posant  $\bar{\varphi}(N_0) = \varphi(N_0)$  et  $\bar{C}_1 = \frac{1}{c_5}$  (avec  $c_5$  figurant dans (4.49)), des relations (4.28), (4.49), (4.55) on déduit (4.17).

Cela étant, le lemme 4.4.1 résulte du lemme 4.5.5.  $\square$





# Conclusion

Dans cette thèse, nous avons étudié la stabilité de systèmes d'équations stochastique modélisant l'évolution de populations en interaction. Nous avons établi, en utilisant le théorème de KRYLOV-BOGOLIUBOV, l'existence d'une mesure invariante sous des conditions naturelles pour les modèles stochastiques de compétition et de prédation avec diffusion spatiale des populations.

L'étude du modèle stochastique de compétition entre plusieurs espèces constitue une généralisation du résultat obtenu dans le cas de compétition entre deux espèces. En effet, nous avons démontré dans [14] que, sous une condition naturelle, il existe une mesure invariante pour le système d'équations stochastique du modèle de compétition entre deux espèces avec diffusion spatiale. En considérant un modèle particulier de compétition entre  $n$  espèces pour lequel on a considéré une compétition interspécifique à effet limitée, nous avons montré l'existence d'une mesure invariante.

Cependant, pour le modèle usuel de compétition entre plusieurs espèces, il n'est pas facile de donner une condition convenable pour une coexistence stable des espèces. Bon nombre de mathématiciens et autres scientifiques se sont penché sur l'existence d'une telle condition. Outre l'article [27] de STROBECK paru en 1973, on peut citer entre autres les travaux de ZEEMANN qui donne dans son article [34], une condition d'extinction de  $n - 1$  espèces parmi les  $n$  espèces en compétition, sans pour autant donner une condition de coexistence. Dans [30], le cas de trois espèces en compétition, est considéré et une condition de stabilité asymptotique est donnée.

D'autre part, l'étude de l'unicité de la mesure invariante peut être envisager, en suivant la méthode de [12] qui fait appel à la condition asymptotique forte de FELLER.



# Bibliographie

- [1] H. Bolker & Pacala : *Equation stochastique de dynamique de populations du type proie-prédateur avec diffusion dans un territoire*. 1995 Novi Sad J. Math. vol. 33 (2003), pp. 31-52.
- [2] A. C. Capelo : *Modelli matematici in biologia* . Decibel editrice, Padova, 1989.
- [3] S. Chessa, H. Fujita Yashima : *Equazione stocastica di dinamica di popolazioni di tipo preda-predatore*. Boll. U, M. I., Serie VIII, vol. 5 - B (2002), pp. 789-804.
- [4] F. B. Christiansen, T. M. Fenchel : *Theories of population in biological communities*. Springer, 1977.
- [5] G. Da Prato : *An introduction to infinite dimensional analysis*. Scuola Norm. Sup. Pisa, 2001.
- [6] G. Da Prato, J. Zabczyk : *Ergodicity for infinite dimensional systems*. Cambridge Univ. Press, 1996.
- [7] H. Fujita Yashima : *Dinamica di Popolazioni* . Quaderni didattici del Dipartimento di matematica, università di torino (2002).
- [8] H. Fujita Yashima : *Equation stochastique de dynamique de populations du type proie-prédateur avec diffusion dans un territoire*. Novi Sad J. Math. vol. 33 (2003), pp. 31-52.
- [9] H. Fujita Yashima, S. Hamdous : *Mesure invariante pour l'équation stochastique d'un modèle de compétition limitée entre des espèces avec une diffusion spatiale*. Rend. Circ. Mat. Palermo, Serie II, Tomo 56 (2007), pp. 79-89.
- [10] B. Gabutti, A. Negro : *Some results on asymptotic behaviour of the Volterra-lotka diffusion equations*. Rend. Sem. Math. Univ. Polit, Torino, vol. 36 (1977/1978), pp. 403-414.
- [11] I. I. Guikhman, A. V. Skorokhod : *Introduction à la théorie des processus aléatoires* (traduit du russe). Mir (Moscou), 1980.

- [12] M. Hairer & J. C. Mattingly : *Ergodicity of the 2D Navier-Stokes equations with degenerate stochastic forcing* Annals of Mathematics, Vol. 164 (2006), pp. 993–1032.
- [13] S. Hamdous, H. Fujita Yashima : *Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de compétition avec diffusion spatiale*. Rend. Sem. Mat. Padova, vol 122 (2009) p.p. .
- [14] S. Hamdous, L. Manca, H. Fujita Yashima : *Mesure invariante pour le système d'équations stochastiques du modèle de proie-prédateur avec diffusion spatiale*. Accepté pour publication sur Rend. Sem. Mat. Padova, le 09 Avril 2010.
- [15] R. Z. Has'minskij : *Stochastic stability of differential equations* . (translated from Russian). Sijthoff & Noordhoff, Alphe ann den Rijn, 1980.
- [16] K. Itô : *On stochastic differential equations* . Mem. Amer. Math. Soc. N° 4, 1951.
- [17] K. Itô : *On a formula concerning stochastic differentials*. Nagoya. Math. J 3, (1951) pp 55-65.
- [18] N. Kryloff, N. Bogoliuboff : *La théorie générale de la mesure dans son application à l'étude des systèmes dynamiques de la mécanique non linéaire*. Annals Math., vol. 38 (1937), pp. 65-113.
- [19] P. Langevin : *Sur la théorie du mouvement brownien*. C.R. Acad. Sci. Paris 146 (1908), pp. 530-533.
- [20] K. Liu : *Stability of infinite dimensional stochastic differential equations with applications*. Chapman Hall/CRC Taylor Francis Group 6000 Broken Sound Parkway NW, Suite 300 Boca Raton, FL 33487-2742, 2006.
- [21] A. J. Lotka : *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1924.
- [22] A. J. Lotka : *Elements of mathematical biology*. Dover, New York, 1956.
- [23] T. R. Malthus : *An essay on the principle of population*. Harmondsworth, 1798.
- [24] A. Negro, B. Gabutti : *A fractional steps method for the Volterra-lotka diffusion equations*. Rend. Sem. Math. Univ. Polit, Torino, vol. 35 (1976/1977), pp. 373-389.
- [25] E. Pardoux : *Intégrales stochastiques hilbertiennes*. Publication interne Univ. Paris - Dauphine, 1976.
- [26] R. Rudnicki : *Long-time behaviour of a stochastic prey-predator model*. Stoch. Proc. Appl., vol. 108 (2003), pp. 93-107.

- 
- [27] C. Strobeck : *N Species Competition*. Ecology, Vol. 54, No. 3, (May, 1973), pp. 650-654.
- [28] E. Tornatore : *Stochastic equation of population dynamic with diffusion on a domain*. Rend. Circ. Mat. Palermo, Serie II, Tomo 52 (2003), pp. 15-29.
- [29] E. Tornatore, L. Manca, H. Fujita Yashima : *Comportamento asintotico della soluzione del sistema di equazioni stocastiche per due specie in competizione*. Rend. Ist. Lombardo Accad. Sci. Lett. (Sci. Mat. Appl.). vol. 136/137 (2002/03), pp. 151-183.
- [30] P. Van Den Driessche & M. L. Zeeman : *Three-dimensional competitive Lotka-Volterra systems with no periodic orbits*. SIAM J. APPL. MATH. Vol. 58, N°1, pp. 227-234, (February 1998).
- [31] P. F. Verhulst : *Notices sur la loi que suit la population dans son accroissement*. Correspondance mathématique et physique, 1838.
- [32] V. Volterra : *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris, 1931.
- [33] V. Volterra : *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*. Giornale Degli Economisti, N°23 (1901), pp. 436-458.
- [34] M. L. Zeemann : *Extinction in competitive Lotka-Volterra systems*. Proceeding of the American Mathematical Society, Vol. 123, N°1 (1995), pp. 87-96.

