



**HAL**  
open science

# Sur la probabilité d'extinction d'une population dans un environnement périodique lent

Nicolas Bacaer, Claude Lobry, Tewfik Sari

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaer, Claude Lobry, Tewfik Sari. Sur la probabilité d'extinction d'une population dans un environnement périodique lent. 2019. hal-02388815v1

**HAL Id: hal-02388815**

**<https://hal.science/hal-02388815v1>**

Preprint submitted on 2 Dec 2019 (v1), last revised 11 Jan 2023 (v5)

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

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

# Sur la probabilité d'extinction d'une population dans un environnement périodique lent

Nicolas Bacaër<sup>\*</sup>    Claude Lobry<sup>†</sup>    Tewfik Sari<sup>‡</sup>

## Résumé

On s'intéresse à la probabilité d'extinction d'une population modélisée par un processus linéaire de naissance et de mort avec plusieurs types dans un environnement périodique, dans la limite d'une période très grande par rapport aux autres échelles de temps. Cette probabilité dépend de la saison et peut présenter un saut brusque en lien avec un « canard » dans un système dynamique lent-rapide. On détermine précisément le point de discontinuité dans un exemple avec deux types d'individus provenant d'un modèle de transmission d'une maladie à vecteurs.

Mots clés : extinction, population, saisonnalité, maladie à vecteurs

## 1 Introduction

L'estimation de la probabilité d'extinction d'une population est une question qui intervient notamment en biologie de la conservation et en épidémiologie. Dans ce deuxième cas, par population il faut entendre population infectée. Un modèle mathématique classique pour étudier ce genre de problème est celui des processus linéaires de naissance et de mort avec un ou plusieurs types d'individus [1]. Il faut néanmoins tenir compte dans de nombreuses situations de la saisonnalité de l'environnement, ce qui conduit à l'étude de ces processus lorsque les coefficients de naissance et de mort sont des fonctions périodiques du temps [2]. Certaines populations ou certaines épidémies ont des coefficients dont l'échelle de temps est relativement courte par rapport à la saisonnalité annuelle ; on est donc amené à considérer la limite où la période des coefficients est très grande. Lorsque les paramètres vitaux sont sous-critiques pendant une partie de la période (disons la saison défavorable), la probabilité d'extinction comme fonction de la saison de démarrage du processus tend vers une limite discontinue [3]. Le point de discontinuité se trouve avant le début de la saison défavorable. Il a pu

---

<sup>\*</sup>Unité de modélisation mathématique et informatique des systèmes complexes, Institut de Recherche pour le Développement, Les Cordeliers, Paris, France, nicolas.bacaer@ird.fr

<sup>†</sup>Nice, France, lobrinria@wanadoo.fr

<sup>‡</sup>ITAP, Université de Montpellier, IRSTEA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France, tewfik.sari@irstea.fr

être déterminé précisément lorsqu'il n'y a qu'un seul type d'individu mais pas dans le cas où il y a plusieurs types d'individus.

Dans [4], on avait poursuivi cette étude essentiellement dans le cas d'un seul type d'individus, en remarquant notamment que la discontinuité de la probabilité d'extinction était liée à la présence dans un système dynamique lent-rapide d'un « canard », c'est-à-dire (voir par exemple [5, chapitre 5]) d'une trajectoire qui longe un arc attractif pendant un certain temps avant de longer un arc répulsif. On se propose ci-dessous d'étudier un exemple avec deux types d'individus inspiré d'un modèle de transmission d'une maladie à vecteurs. On détermine précisément le point de discontinuité de la probabilité d'extinction, ce qui était resté non résolu dans [3, 4].

## 2 Le modèle

On considère un processus linéaire de naissance et de mort avec  $k$  types ( $k \geq 1$ ) dans un environnement périodique. Soit  $T > 0$  la période de l'environnement. On se donne deux fonctions matricielles  $A(t) = (A_{i,j}(t))$  et  $B(t) = (B_{i,j}(t))$  de taille  $k$  et de période  $T$  avec les hypothèses suivantes :

- pour tout  $i$  et tout  $j$ ,  $A_{i,j}(t) \geq 0$  représente le taux auquel les individus de type  $j$  engendrent de nouveaux individus de type  $i$  ;
- pour tout  $i \neq j$ ,  $B_{i,j}(t) \leq 0$  et  $-B_{i,j}(t)$  est le taux auquel les individus de type  $j$  se transforment en individus de type  $i$  ;
- pour tout  $j$ ,  $B_{j,j}(t) \geq 0$  représente le taux auquel les individus de type  $j$  changent de type ou meurent, et  $\sum_i B_{i,j}(t) \geq 0$  ;
- si  $U(t)$  est la résolvante du système  $dU/dt = -B(t)U(t)$  avec la condition initiale  $U(0) = I$ , où  $I$  est la matrice identité, alors le rayon spectral de la matrice  $U(T)$ , c'est-à-dire le multiplicateur de Floquet dominant, vérifie  $\rho(U(T)) < 1$  ;
- la matrice  $C(t) = A(t) - B(t) = (C_{i,j}(t))$  est irréductible pour tout  $t$ .

Supposons qu'au temps initial  $t_0$  il y ait  $n_i \geq 0$  individus de type  $i$  (les  $n_i$  sont des entiers) pour tout  $1 \leq i \leq k$  avec  $\sum_i n_i \geq 1$ . On peut supposer que  $0 \leq t_0 < T$ . On a vu dans [2] que la probabilité  $p(t_0, t_1)$  que la population soit éteinte au temps  $t_1 > t_0$ , c'est-à-dire qu'il ne reste aucun individu des différents types, est donnée par

$$p(t_0, t_1) = [z_1(t_1 - t_0)]^{n_1} \cdots [z_k(t_1 - t_0)]^{n_k},$$

où  $z(t) = (z_i(t))_{1 \leq i \leq k}$  est la solution du système différentiel

$$\frac{dz_i}{dt}(t) = \sum_j [1 - z_j(t)][B_{j,i}(t_1 - t) - A_{j,i}(t_1 - t)z_i(t)]$$

sur l'intervalle  $0 < t < t_1 - t_0$  avec la condition initiale  $z_i(0) = 0$  pour tout  $i$ .

L'espérance  $E_i(t)$  du nombre d'individus de type  $i$  au temps  $t$  vérifie

$$\frac{dE_i}{dt} = \sum_j C_{i,j}(t) E_j(t)$$

et  $E_i(t_0) = n_i$  pour tout  $i$ . Notons  $V(t)$  la résolvante du système  $dV/dt = C(t)V(t)$  avec la condition initiale  $V(0) = I$ . Soit  $F = \rho(V(T))$  le multiplicateur de Floquet dominant. Lorsque  $F \leq 1$ , la probabilité d'extinction  $p(t_0, t_1)$  tend vers 1 quand  $t_1 \rightarrow +\infty$ . Lorsque  $F > 1$ , cette probabilité tend au contraire vers une limite strictement inférieure à 1, mais qui dépend de  $t_0$  de manière périodique [2].

Supposons qu'il existe deux fonctions matricielles  $a(s)$  et  $b(s)$  périodiques de période 1, indépendantes de  $T$ , telles que  $A(t) = a(s)$  et  $B(t) = b(s)$ , où  $s = t/T$ . Supposons que  $s_0 = t_0/T$  soit fixé. De même, supposons que  $t_1 = t_0 + mT$ , où  $m \geq 1$  est un entier fixé. Notre objectif est d'étudier, pour  $1 \leq i \leq k$ , la limite

$$q_i(s_0) = \lim_{T \rightarrow +\infty} z_i(t_1 - t_0)$$

en fonction de  $s_0$ , avec  $0 \leq s_0 < 1$ . Notons que  $q_i(s_0)$  est aussi la limite quand  $T \rightarrow +\infty$  de  $p(t_0, t_1)$ , la probabilité d'extinction après  $m$  périodes lorsqu'on part d'un seul individu de type  $i$  à la saison  $s_0 = t_0/T$ .

Posons  $\varepsilon = 1/T$ ,  $c(s) = a(s) - b(s)$  et  $x(s) = z(t)$ . Alors

$$\varepsilon \frac{dx_i}{ds}(s) = \sum_j [1 - x_j(s)] [b_{j,i}(s_0 + m - s) - a_{j,i}(s_0 + m - s) x_i(s)] \quad (1)$$

sur l'intervalle  $0 < s < m$  avec  $x_i(0) = 0$  pour tout  $i$ . De plus,  $z(t_1 - t_0) = x(m)$ . Rappelons au passage que  $0 \leq x_i(s) \leq 1$  pour tout  $i$  et tout  $0 \leq s \leq m$  [2].

Lorsque  $T \rightarrow +\infty$ , autrement dit lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ , le système (1) peut s'écrire comme un système autonome lent-rapide avec  $k$  variables rapides  $x_i(s)$  ( $1 \leq i \leq k$ ) et une variable lente  $x_{k+1}(s) = s$  telle que  $dx_{k+1}/ds = 1$ .

La matrice jacobienne du membre de droite du système (1) en la solution stationnaire triviale  $x_i = 1$  pour tout  $i$  est  $\tilde{c}(s_0 + m - s)$ , où  $\tilde{c}(\cdot)$  désigne la matrice transposée de la matrice  $c(\cdot)$ . D'après un corollaire du théorème de Perron et Frobenius pour les matrices irréductibles dont les coefficients en dehors de la diagonale sont tous positifs ou nuls [6, remarque 6.2.13], les matrices  $c(s)$  et  $\tilde{c}(s)$  ont une valeur propre réelle dominante commune  $\Lambda(s)$ , strictement supérieure à la partie réelle de toutes les autres valeurs propres.

### 3 Un exemple

Prenons

$$a(s) = \begin{pmatrix} 0 & \alpha(s) \\ \gamma & 0 \end{pmatrix}, \quad b(s) = \begin{pmatrix} \beta & 0 \\ 0 & \delta \end{pmatrix},$$

avec  $\alpha(s) > 0$ ,  $\beta > 0$ ,  $\gamma > 0$  et  $\delta > 0$ ; la fonction  $\alpha(s)$  est périodique de période 1 et continue. Ce modèle stochastique s'inspire du modèle déterministe linéarisé pour une maladie à vecteurs de [7, Section 4.1] :

$$\frac{dW}{dt} = \begin{pmatrix} -\beta & \alpha(t/T) \\ \gamma & -\delta \end{pmatrix} W = c(t/T) W. \quad (2)$$

Les vecteurs infectés sont le type 1, les personnes infectées le type 2. Le paramètre  $\alpha(s)$  est le taux auquel les personnes infectées transmettent leur infection à des vecteurs lorsqu'elles sont piquées; ce taux est périodique car la population de vecteurs susceptibles l'est aussi. Le paramètre  $\beta$  est le taux auquel les vecteurs meurent. Le paramètre  $\gamma$  est le taux auquel les vecteurs piquent. Le paramètre  $\delta$  est le taux auquel les personnes infectées guérissent. Le système (1) s'écrit alors

$$\varepsilon \frac{dx_1}{ds}(s) = \beta[1 - x_1(s)] - \gamma x_1(s)[1 - x_2(s)], \quad (3)$$

$$\varepsilon \frac{dx_2}{ds}(s) = \delta[1 - x_2(s)] - \alpha(s_0 + m - s)[1 - x_1(s)]x_2(s). \quad (4)$$

Notons que les membres de droite s'annulent dans deux cas : ou bien  $x_1(s) = 1$  et  $x_2(s) = 1$ , ou bien

$$x_1(s) = x_1^*(s) = \frac{1 + \frac{\delta}{\alpha(s_0 + m - s)}}{1 + \frac{\gamma}{\beta}} \quad \text{et} \quad x_2(s) = x_2^*(s) = \frac{1 + \frac{\beta}{\gamma}}{1 + \frac{\alpha(s_0 + m - s)}{\delta}}. \quad (5)$$

Les deux valeurs propres de la matrice  $c(s)$  sont réelles :

$$\lambda_{\pm}(s) = \frac{-(\beta + \delta) \pm \sqrt{(\beta + \delta)^2 + 4[\alpha(s)\gamma - \beta\delta]}}{2}. \quad (6)$$

La valeur propre dominante est  $\Lambda(s) = \lambda_+(s)$ . Notons que  $\lambda_-(s) < 0$  pour tout  $s$ .

Supposons qu'il existe une saison défavorable à la transmission de l'épidémie, c'est-à-dire qu'il existe  $s_1$  et  $s_2$  avec  $0 < s_1 < s_2 < 1$  tels que

$$\frac{\alpha(s)\gamma}{\beta\delta} < 1 \quad \text{autrement dit} \quad \Lambda(s) < 0 \quad \text{si} \quad s \in ]s_1, s_2[, \quad (7)$$

$$\frac{\alpha(s)\gamma}{\beta\delta} > 1 \quad \text{autrement dit} \quad \Lambda(s) > 0 \quad \text{si} \quad s \in ]0, s_1[ \cup ]s_2, 1[. \quad (8)$$

Supposons de plus que

$$\int_0^1 \Lambda(s) ds > 0. \quad (9)$$

Comme exemple, prenons  $\alpha(s) = \bar{\alpha}(1 + \kappa \cos(2\pi s))$  avec  $\bar{\alpha} > 0$ ,  $|\kappa| < 1$  et

$$\frac{\bar{\alpha}(1 - \kappa)\gamma}{\beta\delta} < 1 < \frac{\bar{\alpha}(1 + \kappa)\gamma}{\beta\delta}.$$

Cette dernière condition assure qu'il y a bien une saison défavorable. Plus spécifiquement, choisissons  $\bar{\alpha} = 3$ ,  $\kappa = 0,75$ ,  $\beta = 2$ ,  $\gamma = 1$  et  $\delta = 1$ . Ces valeurs ne sont pas très réalistes mais elles mettent bien en évidence le phénomène. On a alors  $s_1 \simeq 0,323$  et  $s_2 \simeq 0,677$ . On peut vérifier numériquement que la condition (9) est vérifiée. Prenons par ailleurs  $T = 1000$ ,  $m = 3$  et  $s_0 = 0,25$ . La figure 1 représente la solution du système (3)-(4) avec la condition initiale  $x_1(0) = x_2(0) = 0$ . D'un point de vue numérique, on a utilisé le logiciel Scilab et résolu le système vérifié par  $\log(1 - x_1(s))$  et  $\log(1 - x_2(s))$  avant de revenir aux variables initiales. On a également tracé la fonction constante égale à 1 et les courbes (5). Notons les choses suivantes :

- au voisinage de  $s = 0$ , les courbes sont presque verticales (non visible sur les figures) ;
- les solutions  $x_1(s)$  et  $x_2(s)$  tendent vers un régime périodique ;
- dans ce régime,  $x_1(s)$  et  $x_2(s)$  sont très proches de 1 non seulement pour les valeurs de  $s$  telles que  $\Lambda(s_0 + m - s) < 0$ , notamment pour  $s \in ]s_0 + 1 - s_2, s_0 + 1 - s_1[$ , mais aussi pour  $s \in ]s_0 + 1 - s_1, s_0 + 1 - s^*[$  avec  $s_2 - 1 < s^* < s_1$ , où  $\Lambda(s_0 + m - s) > 0$  (il y a un « canard »).

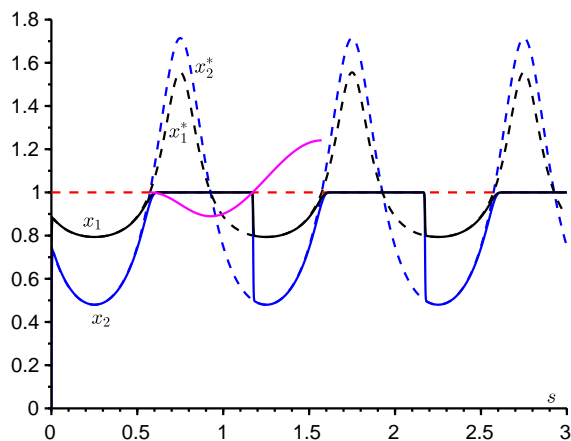


FIGURE 1 – En fonction de  $s$ , les courbes  $x_1(s)$  (en noir) et  $x_2(s)$  (en bleu) ainsi que les courbes lentes  $x_1^*(s)$  (noir en pointillé),  $x_2^*(s)$  (bleu en pointillé) et 1 (rouge en pointillé). En rose, un morceau de la fonction  $s \mapsto 1 + \int_{s_0+1-s_2}^s \Lambda(s_0 + m - u) du$ .

La figure 2 montre comment les quantités qui nous intéressent, les probabilités d'extinction après  $m$  périodes  $x_1(m)$  et  $x_2(m)$ , varient en fonction de  $s_0$ . On a aussi tracé les courbes déduites de (5)

$$x_1^*(m) = \frac{1 + \frac{\delta}{\alpha(s_0)}}{1 + \frac{\gamma}{\beta}} \quad \text{et} \quad x_2^*(m) = \frac{1 + \frac{\beta}{\gamma}}{1 + \frac{\alpha(s_0)}{\delta}}.$$

La figure 2 suggère que  $x_1(m)$  et  $x_2(m)$  tendent, lorsque  $T \rightarrow +\infty$ , vers des limites qui valent 1 sur l'intervalle  $s_0 \in ]s^*, s_2[$ ; de plus, les limites sont discontinues au point  $s_0 = s^*$ . Le problème est de déterminer  $s^*$ .

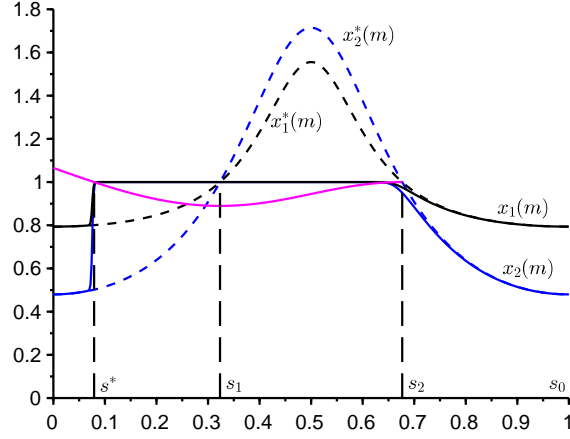


FIGURE 2 – Les probabilités d’extinction après  $m$  périodes  $x_1(m)$  (en noir) et  $x_2(m)$  (en bleu foncé) en fonction de  $s_0$ . Les formules pour  $x_1^*(m)$  et  $x_2^*(m)$  sont en pointillé. En rose, un morceau de la fonction  $s_0 \mapsto 1 + \int_{s_0}^{s_2} \Lambda(s) ds$ .

On démontrera dans la section suivante que les solutions  $x_1(s)$  et  $x_2(s)$  de la figure 1, qui sont très proches de 1 pour  $p := s_0 + 1 - s_2 < s < s_0 + 1 - s_1$ , s’écartent brusquement du voisinage de 1 pour  $s = q := s_0 + 1 - s^* > s_0 + 1 - s_1$  tel que

$$\int_p^q \Lambda(s_0 + m - s) ds = 0.$$

Autrement dit, ces solutions s’écartent du voisinage de 1 en  $s = q = s_0 + 1 - s^*$  tel que

$$\int_{s^*}^{s_2} \Lambda(s) ds = 0.$$

C’est cette équation qui détermine  $s^*$  de manière unique. En effet, si l’on pose  $\phi(s) = \int_s^{s_2} \Lambda(v) dv$ , alors on a  $\phi(s_1) < 0$  à cause de la condition (7),  $\phi'(s) = -\Lambda(s) < 0$  pour  $s \in ]s_2 - 1, s_1[$  à cause de la condition (8) et

$$\phi(s_2 - 1) = \int_{s_2 - 1}^{s_2} \Lambda(s) ds = \int_0^1 \Lambda(s) ds > 0$$

à cause de la condition (9). Il existe donc bien un unique  $s^* \in ]s_2 - 1, s_1[$  tel que  $\phi(s^*) = 0$ . Dans l’exemple, on trouve numériquement que  $s^* \simeq 0,079$ .

## 4 La fonction entrée-sortie pour une bifurcation transcritique

Plus généralement, on considère un champ lent-rapide avec deux dimensions rapides et une dimension lente, comme (3)-(4). On suppose que la dynamique rapide possède un point singulier avec deux valeurs propres réelles distinctes dont l'une est toujours négative et la deuxième est négative puis positive. Il s'agit donc d'une bifurcation transcritique où l'équilibre de la dynamique rapide est un noeud stable puis un col. Le but est de calculer la fonction entrée-sortie pour cette bifurcation transcritique. Le cas particulier d'une dynamique rapide découplée a été considéré dans [8]. Le cas de la bifurcation de Hopf, où des valeurs propres sont complexes conjuguées et leur partie réelle change de signe, a été considéré par plusieurs auteurs, voir [9, 10, 11, 12, 13] et les références qu'elles contiennent.

Considérons un système différentiel singulièrement perturbé défini sur  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^2$  à une variable lente  $s \in \mathbb{R}$  et deux variables rapides  $x \in \mathbb{R}^2$  de la forme

$$\varepsilon \frac{dx}{ds} = f(s, x) \quad (10)$$

où  $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ , est différentiable en  $(s, x)$ , et  $\varepsilon > 0$  est un infiniment petit (on utilise le vocabulaire de l'analyse non standard, voir [14] ou [5, chapitre 5]). On suppose que  $f(s, 0) = 0$  pour tout  $s$ , de sorte que  $x = 0$  est non seulement une courbe lente du système (10), c'est-à-dire une solution de l'équation  $f(s, x) = 0$ , mais aussi une solution particulière du système (10). On note par  $M(s)$  la matrice carrée d'ordre 2

$$M(s) = \frac{\partial f}{\partial x}(s, 0). \quad (11)$$

On suppose que  $M(s)$  possède deux valeurs propres distinctes,  $\lambda_2(s)$  et  $\lambda_1(s)$  dont l'une reste toujours négative et l'autre change de signe. Avec  $\sigma_0 < \sigma_1 < \sigma_2$ , on a :

- $\lambda_1(s) < 0$  et  $\lambda_1(s) < \lambda_2(s)$  pour tout  $s \in [\sigma_0, \sigma_2]$ ,
- $\lambda_2(s) < 0$  pour tout  $s \in [\sigma_0, \sigma_1[$  et  $\lambda_2(s) > 0$  pour tout  $s \in ]\sigma_1, \sigma_2]$ .

La solution  $x(s) = 0$  est un canard puisqu'elle est attractive pour  $s \in [\sigma_0, \sigma_1[$  et répulsive pour  $s \in ]\sigma_1, \sigma_2]$ . Le but est d'étudier les solutions du système (10) qui sont proches de  $x(s) = 0$ . Comme la dynamique rapide est attractive sur l'intervalle  $[\sigma_0, \sigma_1[$ , si  $p \in [\sigma_0, \sigma_1[$ , une solution du système (10) avec une condition initiale  $x(p)$  située dans le bassin d'attraction de 0 se dirige rapidement vers la courbe lente  $x = 0$  et reste infiniment proche de celle-ci tant que  $s < \sigma_1$ . La solution  $x(s)$  ne va pas quitter le voisinage infinitésimal de 0 en  $s = \sigma_1$ , devenu instable, mais va continuer à longer 0 sur tout un intervalle  $[\sigma_1, q[$ . L'instant  $q > \sigma_1$  pour lequel  $x(s)$  n'est plus infiniment proche de 0 est appelé l'instant de sortie. L'objectif est de déterminer la fonction  $p \mapsto q$ . On va montrer que  $q$  est défini par l'équation

$$\int_p^q \lambda_2(s) ds = 0. \quad (12)$$



Plus précisément on a le résultat suivant :

**Proposition 1.** *Soit  $p \in [\sigma_0, \sigma_1[$  et soit  $x(p)$  une condition initiale située dans le bassin d'attraction de 0 mais qui n'est pas infiniment proche de la variété invariante de la dynamique rapide correspondant à la valeur propre  $\lambda_1(p)$ . Soit  $q$  défini par l'équation (12). Alors pour tout  $s \in ]p, q[$  non infiniment proche de  $p$  ou  $q$ , on a :  $x(s) \simeq 0$ . De plus,  $x(q)$  n'est pas infiniment proche de 0. En  $p$ ,  $x(s)$  s'approche de 0 le long de l'orbite de la dynamique rapide*

$$\frac{dx}{dt} = f(p, x)$$

*passant par  $x(p)$ . En  $q$ ,  $x(s)$  s'éloigne de 0 le long de la séparatrice instable de 0 pour la dynamique rapide*

$$\frac{dx}{dt} = f(q, x).$$

*Démonstration.* Soit  $g(s, x) = f(s, x) - M(s)x$ , où  $M(s)$  est la matrice (11). On a

$$g(s, 0) = 0 \text{ et } \frac{\partial g}{\partial x}(s, 0) = 0. \quad (13)$$

Le système (10) s'écrit

$$\varepsilon \frac{dx}{ds} = M(s)x + g(s, x). \quad (14)$$

Comme la matrice  $M(s)$  possède deux valeurs propres distinctes, il existe une matrice différentiable inversible  $P(s)$  telle que

$$P(s)^{-1}M(s)P(s) = A(s) \quad \text{avec} \quad A(s) = \begin{pmatrix} \lambda_1(s) & 0 \\ 0 & \lambda_2(s) \end{pmatrix}.$$

Le changement de variable  $x = P(s)u$  transforme l'équation (14) en

$$\varepsilon \frac{du}{ds} = A(s)u + P(s)^{-1}g(s, P(s)u) - \varepsilon P(s)^{-1}P'(s)u.$$

La loupe  $u = \varepsilon U$  transforme cette équation en

$$\varepsilon \frac{dU}{ds} = A(s)U + \frac{1}{\varepsilon}P(s)^{-1}g(s, P(s)\varepsilon U) - \varepsilon P(s)^{-1}P'(s)U.$$

Comme  $g(s, x)$  vérifie les conditions (13), on a  $P(s)^{-1}g(s, P(s)\varepsilon U) = \varepsilon^2 g_1(s, U, \varepsilon)$ , où  $g_1(s, U, \varepsilon)$  est une fonction continue. Par conséquent, on a

$$\varepsilon \frac{dU}{ds} = A(s)U + \varepsilon h(s, U, \varepsilon)$$

où  $h(s, U, \varepsilon) = g_1(s, U, \varepsilon) - P(s)^{-1}P'(s)U$  est une fonction continue. Notons par  $U = (U_1, U_2)$  et par  $h = (h_1, h_2)$  les composantes des vecteurs  $U$  et  $h(s, U, \varepsilon)$ . Le système s'écrit

$$\varepsilon \frac{dU_j}{ds} = \lambda_j(s)U_j + \varepsilon h_j(s, U_1, U_2, \varepsilon), \quad j = 1, 2.$$

Ce système est constitué de deux équations faiblement couplées. Le changement de variables

$$U_1 = r \cos \theta, \quad U_2 = r \sin \theta$$

transforme le système en

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{dr}{ds} &= r [\lambda_1(s) \cos^2 \theta + \lambda_2(s) \sin^2 \theta] + \varepsilon k_1(s, r, \theta, \varepsilon), \\ \varepsilon \frac{d\theta}{ds} &= [\lambda_2(s) - \lambda_1(s)] \cos \theta \sin \theta + \varepsilon k_2(s, r, \theta, \varepsilon), \end{aligned} \quad (15)$$

avec

$$\begin{aligned} k_1(s, r, \theta, \varepsilon) &= \cos \theta h_1(s, r \cos \theta, r \sin \theta, \varepsilon) + \sin \theta h_2(s, r \cos \theta, r \sin \theta, \varepsilon), \\ k_2(s, r, \theta, \varepsilon) &= -\frac{\sin \theta}{r} h_1(s, r \cos \theta, r \sin \theta, \varepsilon) + \frac{\cos \theta}{r} h_2(s, r \cos \theta, r \sin \theta, \varepsilon). \end{aligned}$$

Notons que la fonction  $k_2$  est continue en  $r = 0$  car les fonctions  $h_1$  et  $h_2$  sont d'ordre un en  $r$ . La loupe  $v = \varepsilon \ln(r)$  transforme ce système en

$$\begin{aligned} \frac{dv}{ds} &= \lambda_1(s) \cos^2 \theta + \lambda_2(s) \sin^2 \theta + \varepsilon k_1(s, e^{v/\varepsilon}, \theta, \varepsilon), \\ \frac{d\theta}{ds} &= [\lambda_2(s) - \lambda_1(s)] \cos \theta \sin \theta + \varepsilon k_2(s, e^{v/\varepsilon}, \theta, \varepsilon). \end{aligned} \quad (16)$$

C'est un système singulièrement perturbé dont la variété lente est la réunion des deux plans  $\theta = 0$  et  $\theta = \pi/2$ . Comme  $\lambda_2(s) > \lambda_1(s)$  pour tout  $s$ , le plan  $\theta = \frac{\pi}{2}$  est attractif et le plan  $\theta = 0$  est répulsif. Toute solution issue d'un point non infiniment proche du plan répulsif devient infiniment proche du plan attractif en un temps infiniment petit. Les solutions qui sont issues d'un point très proche du plan répulsif peuvent rester près de ce plan un temps assez long avant de s'en éloigner. Le théorème de Tihonov s'applique [15, 16]. Soit  $p \in [\sigma_0, \sigma_1[$  et soit  $x(p)$  une condition initiale située dans le bassin d'attraction de 0, mais qui n'est pas infiniment proche de la variété invariante de la dynamique rapide

$$\frac{dx}{dt} = f(p, x)$$

correspondant à la valeur propre  $\lambda_1(p)$ . La dynamique rapide conduit la solution correspondante infiniment près de 0. Dans le plan  $(U_1, U_2)$  elle n'est pas infiniment proche de la variété lente  $U_2 = 0$ , et donc du plan  $\theta = 0$ . Par conséquent la solution s'approche rapidement du plan  $\theta = \frac{\pi}{2}$  puis est approximée par la solution du système lent

$$\frac{dv}{ds} = \lambda_2(s), \quad \theta = \pi/2. \quad (17)$$

On en déduit que

$$v(s) = \int_p^s \lambda_2(w) dw.$$

Par conséquent on a de nouveau  $v(s) = 0$ , c'est-à-dire  $r = 1$ , lorsque  $s$  est asymptotiquement égal à  $q$  défini par (12). Pour cette valeur de  $q$ , l'origine est un point col pour la dynamique rapide

$$\frac{dx}{dt} = f(q, x).$$

Par conséquent, en  $q$ , la solution s'éloigne du col le long de sa séparatrice instable. On a utilisé ici qu'à l'instant  $p$  la solution n'était pas infiniment proche de la variété lente  $\theta = \pi/2$ , ce qui traduit le fait que la solution n'est pas arrivée dans le plan  $(U_1, U_2)$  en étant très près de  $U_1 = 0$ .

□

Retournons à l'exemple (3)-(4). Posons  $\tilde{\alpha}(s) = \alpha(s_0 + m - s)$ . Le système rapide

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \beta(1 - x_1) - \gamma x_1(1 - x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} &= \delta(1 - x_2) - \tilde{\alpha}(s)(1 - x_1)x_2, \end{aligned} \tag{18}$$

où  $s$  est considéré comme un paramètre, admet deux points d'équilibre (états quasi-stationnaires)  $(x_1, x_2) = (1, 1)$  et  $(x_1, x_2) = (x_1^*(s), x_2^*(s))$  donné par (5). La matrice jacobienne en  $(x_1, x_2) = (1, 1)$  est  $\tilde{c}(s_0 + m - s)$ . Comme on l'a déjà vu, les deux valeurs propres sont toujours distinctes et réelles, et toutes les deux négatives si et seulement si  $\tilde{\alpha}(s) < \beta\delta/\gamma$ . Par conséquent le point singulier  $(x_1, x_2) = (1, 1)$  est un noeud attractif pour les valeurs de  $s$  pour lesquelles  $\tilde{\alpha}(s) < \beta\delta/\gamma$ , et un col lorsque  $\tilde{\alpha}(s) > \beta\delta/\gamma$ . Les valeurs propres sont  $\lambda_1(s) = \lambda_-(s)$  et  $\lambda_2(s) = \lambda_+(s)$ , données par (6).

Pour  $(x_1, x_2) = (x_1^*(s), x_2^*(s))$ , on obtient la matrice jacobienne

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{\beta+\gamma}{1+\delta/\tilde{\alpha}(s)} & \frac{1+\delta/\tilde{\alpha}(s)}{1/\beta+1/\gamma} \\ \frac{1+\beta/\gamma}{1/\tilde{\alpha}(s)+1/\delta} & -\frac{\delta+\tilde{\alpha}(s)}{1+\beta/\gamma} \end{pmatrix}.$$

On a

$$\text{Trace}(J) < 0 \quad \text{et} \quad \text{Dét}(J) = \tilde{\alpha}(s)\gamma - \beta\delta.$$

Les valeurs propres sont de parties réelles négatives si et seulement si  $\tilde{\alpha}(s) > \beta\delta/\gamma$ . Par conséquent, aux points où  $\tilde{\alpha}(s) = \beta\delta/\gamma$ , il y a des bifurcations transcritiques car les deux équilibres  $(x_1, x_2) = (1, 1)$  et  $(x_1, x_2) = (x_1^*(s), x_2^*(s))$  se rencontrent et échangent leurs stabilités.

Notons que  $\lambda_1(s)$  est toujours négative et que  $\lambda_2(s) < 0$  pour  $s_0 + m - s \in ]s_1, s_2[$  modulo 1 et  $\lambda_2(s) > 0$  pour  $s_0 + m - s \in ]s_2, s_1 + 1[$  modulo 1. On peut appliquer la proposition 1 et calculer la fonction entrée-sortie comme on l'a fait dans la section 2.

## 5 Généralisation

Cette étude s'étend sans doute à des problèmes avec plus de deux équations rapides et une équation lente. Considérons par exemple le système linéarisé à

quatre équations rapides de [7, Section 4.2]

$$\frac{dW}{dt} = \begin{pmatrix} -(\gamma + \mu) & 0 & 0 & \psi(t/T) \\ \gamma & -\mu & 0 & 0 \\ 0 & \beta & -\delta & 0 \\ 0 & 0 & \delta & -\alpha \end{pmatrix} W = c(t/T)W, \quad (19)$$

où  $\alpha > 0$ ,  $\beta > 0$ ,  $\gamma > 0$ ,  $\delta > 0$ ,  $\mu > 0$  et  $\psi(\cdot) > 0$  est une fonction périodique de période 1. C'est aussi un modèle pour la transmission d'une maladie à vecteurs; les deux premières composantes représentent les vecteurs infectés dans la phase latente et dans la phase infectieuse tandis que les deux dernières composantes représentent les personnes infectées dans la phase latente et dans la phase infectieuse. Le système (1) avec  $\varepsilon = 1/T$  prend la forme

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{dx_1}{ds}(s) &= (\gamma + \mu)[1 - x_1(s)] - \gamma[1 - x_2(s)], \\ \varepsilon \frac{dx_2}{ds}(s) &= \mu[1 - x_2(s)] - \beta x_2(s)[1 - x_3(s)], \\ \varepsilon \frac{dx_3}{ds}(s) &= \delta[1 - x_3(s)] - \delta[1 - x_4(s)], \\ \varepsilon \frac{dx_4}{ds}(s) &= \alpha[1 - x_4(s)] - \psi(s_0 + m - s)[1 - x_1(s)]x_4(s). \end{aligned}$$

La conjecture est que la fonction entrée-sortie est donnée par la formule (12), où  $\lambda_2(s)$  doit être remplacé par la valeur propre réelle dominante  $\Lambda(s)$  de la matrice  $c(s)$ , comme on a pu le vérifier sur un exemple numérique (Figure 3). Les valeurs des paramètres sont  $\alpha = 1$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$ ,  $\delta = 1$ ,  $\mu = 1$ ,  $\psi(s) = 3 \times (1 + 0,75 \cos(2\pi s))$ ,  $m = 3$  et  $T = 2000$ . L'équation caractéristique pour les valeurs propres  $\lambda$  de la matrice  $c(s)$  est

$$(\lambda + \gamma + \mu)(\lambda + \mu)(\lambda + \delta)(\lambda + \alpha) = \beta \gamma \delta \psi(s).$$

On en déduit que  $\Lambda(s) < 0$  si et seulement si

$$\frac{\beta \gamma \psi(s)}{\alpha \mu (\gamma + \mu)} < 1,$$

ce qui se produit numériquement pour  $s_1 < s < s_2$  avec  $s_1 \simeq 0,323$  et  $s_2 \simeq 0,677$ . Avec la formule (12) on trouve  $s^* \simeq 0,047$ , qui semble bien correspondre au saut brusque de la probabilité d'extinction dans la figure 3.

## Références

- [1] S. Méléard, Modèles aléatoires en écologie et évolution, Springer, Berlin, 2016.
- [2] N. Bacaër, E.H. Ait Dads, Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique (2014) <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266292>

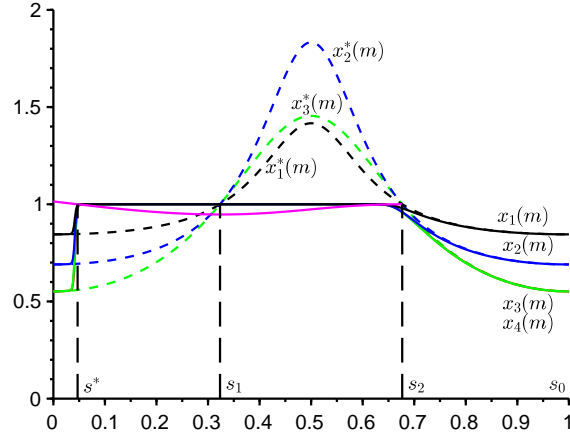


FIGURE 3 – Les probabilités d’extinction après  $m$  périodes  $x_1(m)$  (en noir),  $x_2(m)$  (en bleu) ainsi que  $x_3(m)$  et  $x_4(m)$  (en vert, indiscernables) en fonction de  $s_0$ . En pointillé, les courbes lentes. En rose, on a tracé un morceau de la fonction  $s_0 \mapsto 1 + \int_{s_0}^{s_2} \Lambda(s) ds$ .

- [3] Ph. Carmona, S. Gandon, Winter is coming – pathogen emergence in seasonal environments (2019) <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/753442v1>
- [4] N. Bacaër, Deux modèles de population dans un environnement périodique lent ou rapide, J. Math. Biol. (2019) <http://dx.doi.org/10.1007/s00285-019-01447-z>
- [5] C. Lobry, La relation ressource-consommateur – modélisation mathématique, ISTE, Londres, 2018.
- [6] G. Allaire, X. Blanc, B. Després, F. Golse, Transport et diffusion, Éditions de l’École polytechnique, Palaiseau, 2018.
- [7] N. Bacaër, Approximation de la reproductivité nette  $R_0$  pour les maladies à vecteurs avec une population périodique de vecteurs (2007) <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01291211>
- [8] H. Boudjellaba, T. Sari, Dynamic transcritical bifurcations in a class of slow-fast predator-prey models, J. Diff. Eq. 246 (2009) 2205-2225.
- [9] E. Benoît, Bifurcation delay – the case of the sequence : stable focus – unstable focus – unstable node, Discrete Cont. Dyn.-S 2 (2009) 911-929.
- [10] J. L. Callot, Champs lents–rapides complexes à une dimension lente, Ann. Scient. Éc. Norm. Sup. 26 (1993) 149-173.

- [11] F. Diener, M. Diener, Ducks and rivers : three existence results, in : F. Diener and M. Diener (éd.) *Nonstandard Analysis in Practice*, Springer, Berlin (1995), p. 205-224.
- [12] C. Lobry, À propos du sens des textes mathématiques, un exemple : la théorie des « bifurcations dynamiques », *Ann. I. Fourier* 42 (1992) 327-351.
- [13] G. Wallet, Entrée-sortie dans un tourbillon, *Ann. I. Fourier* 36 (1986) 157-184.
- [14] F. Diener, G. Reeb, *Analyse non standard*, Hermann, Paris, 1989.
- [15] C. Lobry, T. Sari, S. Touhami, On Tykhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Differ. Eq.* 19 (1998) 1-22.
- [16] A. N. Tihonov, Systèmes d'équations différentielles contenant des petits paramètres dans les dérivées (en russe), *Mat. Sborn.* 31 (1952) 575-586.