HAL open science

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

Nicolas Bacaër, Claude Lobry, Tewfik Sari

To cite this version:

Nicolas Bacaër, Claude Lobry, Tewfik Sari. Sur la probabilité d'extinction d'une population dans un environnement périodique lent. Revue Africaine de Recherche en Informatique et Mathématiques Appliquées, 2020, Volume 32 - 2019 - 2021, pp.81-95. 10.46298/arima.6265 . hal-02388815v5

HAL Id: hal-02388815

https://hal.science/hal-02388815v5

Submitted on 11 Jan 2023

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, Claude Lobry, Tewfik Sari

Institut de recherche pour le développement
Unité de modélisation mathématique et informatique des systèmes complexes
Paris, France
nicolas.bacaer@ird.fr

Université de Nice Sophia Antipolis
Centre de Recherche en Histoire des Idées
Nice, France
lobrinria@wanadoo.fr

ITAP, Université de Montpellier, INRAE, Institut Agro
Montpellier, France
tewfik.sari@irstea.fr

RÉSUMÉ. On s'intéresse à la probabilité d'extinction d'un processus linéaire de naissance et de mort avec plusieurs types dans un environnement périodique dans la limite d'une période très grande. Cette probabilité dépend de la saison et peut présenter à la limite une discontinuité 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.

ABSTRACT. We study the probability of extinction of a population modelled by a linear birth-and-death process with several types in a periodic environment when the period is large compared to other time scales. This probability depends on the season and may present a sharp jump in relation to a "canard" in a slow-fast dynamical system. The point of discontinuity is determined precisely in an example with two types of individuals related to a vector-borne disease transmission model.

MOTS-CLÉS : processus de naissance et de mort, périodique, lent-rapide, canard

KEYWORDS : birth-and-death process, periodic, slow-fast, canard

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 [28]. 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 [5]. 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 [14]. Le point de discontinuité se trouve avant le début de la saison défavorable. Il a pu être déterminé précisément lorsqu'il n'y a qu'un seul type d'individus, mais pas dans le cas où il y a plusieurs types d'individus.

Dans [3], 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 [25, 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 [14, 3].

Dans la section 2, on présente le modèle pour la population, à savoir celui des processus linéaires de naissance et de mort à coefficients périodiques avec plusieurs types d'individus. On explique que la probabilité d'extinction est liée à un système d'équations différentielles ordinaires. Lorsque la période tend vers l'infini, un changement de variable transforme ce système en un système lent-rapide avec une période fixe.

Dans la section 3, on présente un exemple avec deux types d'individus. Des simulations numériques suggèrent que la probabilité d'extinction tend vers une limite discontinue et que le point de discontinuité est déterminé par une condition qui fait intervenir l'intégrale de la valeur propre dominante d'une certaine matrice. Dans la section 4, on démontre avec les outils de l'analyse non standard que c'est bien cette condition qui détermine le point de discontinuité. Dans la section 5, on présente un autre exemple avec cette fois quatre types d'individus. Une simulation numérique suggère qu'une condition du même type détermine encore le point de discontinuité. Nous ne sommes néanmoins pas parvenu à le démontrer dans un cadre général lorsque le nombre de types d'individus est strictement supérieur à deux. Dans la conclusion, on évoque les possibilités d'application de nos résultats au cas de l'épidémie de coronavirus.

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, avec $\sum_i B_{i,j}(t) \geq 0$;

– si $U(t)$ est la solution 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.

Plus précisément [5], si $\pi(t, N_1, \ldots, N_k)$ est la probabilité d'avoir N_i individus de type i pour tout $1 \leq i \leq k$ au temps t (les N_i sont des entiers), et si $G(t, Z_1, \ldots, Z_k)$ est la fonction génératrice correspondante, alors

$$\frac{\partial G}{\partial t} = \sum_{i,j} [1 - Z_i][B_{i,j}(t) - A_{i,j}(t) Z_j] \frac{\partial G}{\partial Z_j} \,.$$

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 [5] 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 solution 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 $t_1 \to +\infty$. Lorsque $F > 1$, cette probabilité tend au contraire vers une limite strictement inférieure à 1, mais qui dépend de t_0 de manière périodique [5].

Posons $s = t/T$. 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 $B(t) = b(s)$. 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

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

en fonction de s_0, avec $0 \leq s_0 < 1$. Notons que $q_i(s_0)$ est aussi la limite quand $T \to +\infty$ 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

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

Alors

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

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 $0 \leq s \leq m$ [5].

Lorsque $T \to +\infty$, autrement dit lorsque $\varepsilon \to 0$, 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 [1, 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 [2, Section 4.1] :

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

Les vecteurs infectés sont le type 1 ; les personnes infectées sont 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 β est le taux auquel les vecteurs meurent. Le paramètre γ est le taux auquel les vecteurs piquent. Le paramètre δ est le taux auquel les personnes infectées guérissent. Le système (1) s'écrit alors

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Supposons de plus que

$$\int_0^1 \Lambda(s)\,ds > 0. \tag{9}$$

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 à devenir périodique ;

– $x_1(s)$ et $x_2(s)$ sont alors 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 »).

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 $T \to +\infty$, 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^*.

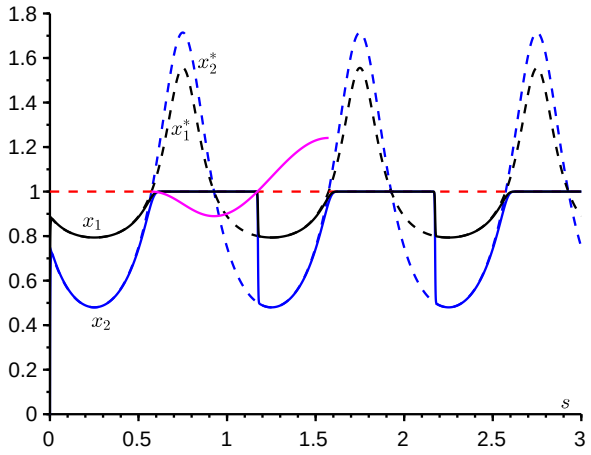

Figure 1 – En fonction de s, les courbes $x_1(s)$ (en noir) et $x_2(s)$ (en bleu) ainsi que les courbes lentes $x_1^*(s)$ (noir en pointillé), $x_2^*(s)$ (bleu en pointillé) et 1 (rouge en pointillé). En rose, un morceau de la fonction $s \mapsto 1 + \int_{s_0+1-s_2}^{s} \Lambda(s_0 + m - u)\, du$.

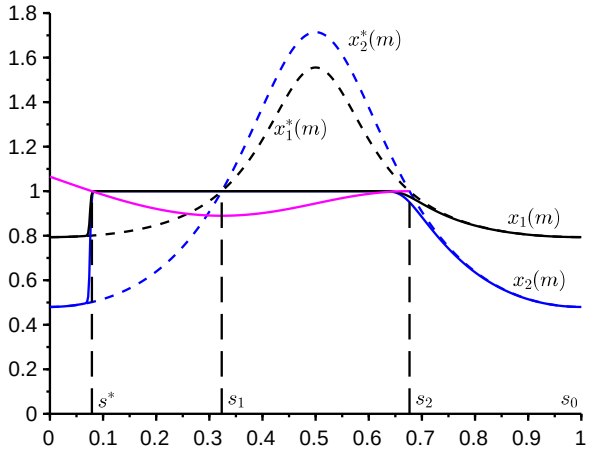

Figure 2 – Les probabilités d'extinction après m périodes $x_1(m)$ (en noir) et $x_2(m)$ (en bleu foncé) en fonction de s_0. Les formules pour $x_1^*(m)$ et $x_2^*(m)$ sont en pointillé. En rose, un morceau de la fonction $s_0 \mapsto 1 + \int_{s_0}^{s_2} \Lambda(s)\, ds$.

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 $s^* \simeq 0{,}079$.

Remarque. La condition (9) n'a pas de lien avec un éventuel caractère surcritique du système (2), ce qui est d'ailleurs bien connu dans la théorie de Floquet. En effet, si l'on prend par exemple $c = 0{,}7$ au lieu de $c = 1$, on trouve numériquement que le multiplicateur de Floquet dominant est $F = \rho(V(T)) \simeq 1{,}025 > 1$ alors que $\int_0^1 \Lambda(s)\, ds \simeq -0{,}016 < 0$.

4. La fonction entrée-sortie pour une bifurcation transcritique

Pour justifier ce qui vient d'être dit au sujet du point s^* de localisation de la discontinuité, on considère plus généralement 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 nœud stable puis un col.

Une solution qui est proche du point singulier lorsqu'il est stable, ne va pas quitter son voisinage, dès qu'il devient instable, mais va continuer à en rester proche, pendant un certain temps. Le but est de calculer la fonction entrée-sortie pour cette bifurcation transcritique, c'est-à-dire de définir l'instant où la solution s'éloigne du point singulier (instant de sortie), en fonction de celui où elle s'en est rapprochée (instant d'entrée). Ce phénomène connu sous le nom de *retard à la bifurcation* est lié à la notion de *solutions canards* et de *surstabilité*.

La notion de fonction entrée-sortie et le concept de solution canard ont été étudiés pour la première fois au tout début des années 1980 avec l'analyse non standard (voir les articles de revue [10, 15, 36]) ; la fonction entrée-sortie a été calculée d'abord pour les canards de l'équation de Van der Pol [6, 10] puis étendue à un système lent-rapide quelconque du plan [16]. Plus tard, l'existence des solutions canards a été retrouvée avec les outils classiques des développement asymptotiques [20] et par la théorie géométrique des perturbations singulières [19]. La fonction entrée-sortie pour un système du plan a

été obtenue aussi par la théorie géométrique des perturbations singulières [27]. Pour plus de détails sur l'apport de l'école non standardiste française au problème des canards et du retard à la bifurcation, le lecteur peut consulter [15, 21]. Pour une vue plus complète sur les divers approches dans la théorie des perturbations singulières, voir la monographie récente [23] ainsi que l'article de Scholarpedia [35] consacré aux canards. Pour plus d'informations sur la notion de surstabilité et de retard à la bifurcation, voir [7, 9, 11, 33, 34] et les références qu'elles contiennent.

Le cas particulier d'un champ lent-rapide en dimension deux, avec une dynamique rapide de dimension un qui est attractive puis répulsive, est bien compris, voir [16]. Le cas de la bifurcation de Hopf, où deux valeurs propres sont complexes conjuguées et leur partie réelle change de signe, a été considéré par plusieurs auteurs, voir [8, 13, 17, 24, 29, 30, 32]. Voir aussi la présentation complète et pédagogique dans la monographie récente [23, chapitre 12].

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

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

où $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$, est différentiable en (s, x), et $\varepsilon > 0$. 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

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

On suppose que $M(s)$ possède deux valeurs propres distinctes, $\lambda_1(s)$ et $\lambda_2(s)$, 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 $s \in]\sigma_1, \sigma_2]$.

Dans la théorie géométrique des perturbations singulières on étudie le système (10) dans l'espace de phase étendu (x, ε). On ajoute l'équation $\frac{d\varepsilon}{ds} = 0$. La situation rencontrée ici où une seule valeur propre de la dynamique rapide change de signe peut être ramenée au cas des systèmes du plan en faisant une réduction sur la variété centrale du système augmenté ((10), $\frac{d\varepsilon}{ds} = 0$) en son point d'équilibre $(x, \varepsilon) = (0, 0)$. Pour plus de détails voir [12, 22]. En effet, en réduisant à cette variété centrale, on obtient un système plan dont la fonction entrée-sortie est donnée par l'intégrale de la valeur propre qui change de signe [16] :

$$\int_p^q \lambda_2(s)\, ds = 0\,. \tag{12}$$

Dans cette équation p est l'instant d'entrée et q celui de sortie. La réduction à la variété centrale prédit que localement, c'est-à-dire près de la valeur de bifurcation transcritique $s = \sigma_1$, la fonction entrée-sortie est donné par la formule (12). On se propose dans ce qui suit de calculer la fonction entrée-sortie globale. Le cas particulier d'un champ lent-rapide en dimension trois avec une dynamique rapide découplée a été considéré dans [12].

Nous utilisons le langage de l'analyse non standard. Ce qu'est précisément l'analyse non standard n'est pas très important pour la compréhension de cet article. Le lecteur

peut garder en tête le sens intuitif du langage infinitésimal et se rassurer en sachant que l'analyse non standard fournit une fondation rigoureuse des concepts d'infiniment petit et d'infiniment grand. Pour une introduction à l'analyse non standard, voir [18]. Pour plus d'informations sur l'utilisation de l'analyse non standard dans la théorie des équations différentielles, le lecteur peut se reporter à [15, 36], [23, section 19.5] ou [25, chapitre 5].

On suppose donc que le paramètre ε dans (10) est infiniment petit. 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 infiniment 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 (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

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

Le système (10) s'écrit

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

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

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

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

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

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. Considérons r_0 tel que $0 < r_0 < 1$ et que la boule de centre 0 et de rayon r_0 soit inclue dans le bassin d'attraction de l'origine. Appliquons le changement de variable $v = \varepsilon\ln(r)$ à la région $0 < r < r_0$, qui est envoyée dans la région définie par $-\infty < v < \varepsilon\ln(r_0) < 0$. On obtient le système :

$$\begin{aligned}
\tfrac{dv}{ds} &= \lambda_1(s)\cos^2\theta + \lambda_2(s)\sin^2\theta + \varepsilon\, k_1(s,e^{v/\varepsilon},\theta,\varepsilon),\\
\varepsilon\tfrac{d\theta}{ds} &= [\lambda_2(s) - \lambda_1(s))]\cos\theta\sin\theta + \varepsilon\, k_2(s,e^{v/\varepsilon},\theta,\varepsilon).
\end{aligned} \tag{15}$$

Comme $v/\varepsilon < \ln(r_0) < 0$, les termes $\varepsilon\, k_1(s,e^{v/\varepsilon},\theta,\varepsilon)$ et $\varepsilon\, k_1(s,e^{v/\varepsilon},\theta,\varepsilon)$ sont infiniment petits, de sorte que (15) 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 [26, 31]. 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

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

On en déduit que

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

Par conséquent on a de nouveau $r(s) = r_0$, c'est-à-dire $v(s)$ infiniment petit, 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

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

où s est considéré comme un paramètre, admet deux points d'équilibre (états quasi-stationnaires) $(x_1, x_2) = (1, 1)$ et $(x_1, x_2) = (x_1^*(s), x_2^*(s))$ donnés 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 nœud 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

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

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 [2, §4.2]

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

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 λ 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 $s_2 \simeq 0{,}677$, comme dans l'exemple numérique de la section 3 (simple coïncidence). Avec la formule (12) on trouve en revanche $s^* \simeq 0{,}047$, qui semble bien correspondre au saut brusque de la probabilité d'extinction dans la figure 3.

6. Conclusion

Dans cet article, on a pris comme exemples des modèles périodiques pour des maladies à vecteurs. Mais le résultat de la section 4 s'applique aussi par exemple aux modèles S-E-I-R périodiques qui modélisent une maladie à transmission directe. Dans l'approximation

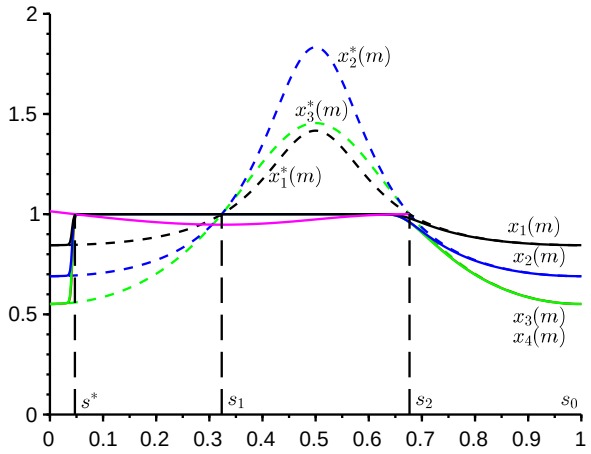

Figure 3 – Les probabilités d'extinction après m périodes $x_1(m)$ (en noir), $x_2(m)$ (en bleu) ainsi que $x_3(m)$ et $x_4(m)$ (en vert, indiscernables) en fonction de s_0. En pointillé, les courbes lentes. En rose, on a tracé un morceau de la fonction $s_0 \mapsto 1 + \int_{s_0}^{s_2} \Lambda(s)\,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

linéaire, seuls interviennent les deux compartiments infectés E et I, qui représentent les personnes dans la phase latente et les personnes infectieuses. Ce modèle a été utilisé pour le début de l'épidémie de coronavirus en France [4], mais sans la saisonnalité. Comme pour la grippe, on s'attend néanmoins à ce que la saisonnalité joue un rôle dans la propagation de ce coronavirus. La question de l'extinction se posera vers la fin de l'épidémie.

Un autre point important qu'il est bon de rappeler est que nos résultats sur le comportement du système font intervenir des intégrales d'une valeur propre sur des intervalles. En particulier, la valeur de cette valeur propre à un instant donné ne renseigne pas directement sur le comportement du système. Il est d'ailleurs bien connu dans la théorie de Floquet qu'un système périodique peut n'avoir que des valeurs propres négatives à chaque instant et pourtant être instable. On a pourtant régulièrement entendu lors de l'épidémie de coronavirus des annonces concernant la reproductivité journalière (R_0), qui n'est qu'une autre forme de la valeur propre instantanée.

7. Bibliographie

[1] G. ALLAIRE, X. BLANC, B. DESPRÉS, F. GOLSE, « Transport et diffusion », École polytechnique, Palaiseau, 2018

[2] N. BACAËR, « Approximation de la reproductivité nette R_0 pour les maladies à vecteurs avec une population périodique de vecteurs », *B. Math. Biol.* 69 (2007) 1067-1091, hal-01291211

[3] N. BACAËR, « Deux modèles de population dans un environnement périodique lent ou rapide », *J. Math. Biol.* 80 (2020) 1021-1037

[4] N. BACAËR, « Un modèle mathématique des débuts de l'épidémie de coronavirus en France », *Math. Model. Nat. Phenom.* 15 (2020) 29. hal-02509142

[5] N. BACAËR, E.H. AIT DADS, « Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique », *J. Math. Biol.* 68 (2014) 533-548. hal-01266292

[6] E. BENOÎT, « Relation d'entrée-sortie », *C. R. Acad. Sci., Série I* 293 (1981) 293-296

[7] E. BENOÎT, « Dynamic Bifurcations », Lect. Notes Math. 1493, Springer, Berlin, 1991

[8] E. BENOÎT, « Bifurcation delay – the case of the sequence : stable focus – unstable focus – unstable node », *Discrete Cont. Dyn.-S* 2 (2009) 911-929

[9] E. BENOÎT, « Solutions surstables avec singularités au point tournant », *ARIMA* 20 (2015) 5-24

[10] E. BENOÎT, J.-L. CALLOT, F. DIENER, M. DIENER, « Chasse au canard », *Collect. Math.* 31 (1981) 37-119

[11] E. BENOÎT, A. FRUCHARD, R. SHÄFKE, G. WALLET, « Solutions surstables des équations différentielles complexes lentes-rapides à point tournant », *Ann. Fac. sci. Toulouse* 7 (1998) 627-658

[12] H. BOUDJELLABA, T. SARI, « Dynamic transcritical bifurcations in a class of slow-fast predator-prey models », *J. Differ. Equations* 246 (2009) 2205-2225

[13] J. L. CALLOT, « Champs lents–rapides complexes à une dimension lente », *Ann. Scient. Éc. Norm. Sup.* 26 (1993) 149-173

[14] PH. CARMONA, S. GANDON, « Winter is coming – pathogen emergence in seasonal environments », bioRxiv (2019) doi :10.1101/753442

[15] P. CARTIER, « Perturbations singulières des équations différentielles ordinaires et analyse non-standard », Séminaire Bourbaki 580, Astérisque 92-93, Soc. Math. France, 1982, p. 21-44

[16] F. DIENER, M. DIENER, « Sept formules relatives aux canards », *C. R. Acad. Sci., Série I* 297 (1983) 577-580

[17] F. DIENER, M. DIENER, « Ducks and rivers : three existence results », In : F. Diener, M. Diener (eds), Nonstandard Analysis in Practice, Universitext, Springer, Berlin, 1995, p. 205-224

[18] F. DIENER, G. REEB, « Analyse non standard », Hermann, Paris, 1989

[19] F. DUMORTIER, R. ROUSSARIE, « Canard Cycles and Center Manifolds », American Mathematical Society, Providence, 1996

[20] W. ECKHAUS « Relaxation oscillations including a standard chase on French ducks », F. Verhulst (éd.), Asymptotic Analysis II, Springer, Berlin, 1983, p. 449-494

[21] A. FRUCHARD, R. SCHÄFKE, « Sur le retard à la bifurcation », *ARIMA* 9 (2008) 431-468

[22] M. KRUPA, P. SZMOLYAN, « Extending slow manifolds near transcritical and pitchfork singularities », *Nonlinearity* 14 (2001) 1473-1491

[23] C. KUEHN, « Multiple Time Scale Dynamics », Applied Mathematical Sciences 191, Springer, 2015

[24] C. LOBRY, « À propos du sens des textes mathématiques, un exemple : la théorie des « bifurcations dynamiques » », *Ann. I. Fourier* 42 (1992) 327-351

[25] C. LOBRY, « La relation ressource-consommateur – modélisation mathématique », ISTE, Londres, 2018

[26] 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

[27] P. DE MAESSCHALCK, S. SCHECTER, « The entry-exit function and geometric singular perturbation theory », *J. Differ. Equations* 260 (2016) 6697-6715

[28] S. MÉLÉARD, « Modèles aléatoires en écologie et évolution », Springer, Berlin, 2016.

[29] A.I. NEISHTADT, « Persistence of stability loss for dynamical bifurcations. I », *Differ. Equations Translations* 23 (1987) 1385-1391

[30] A.I. NEISHTADT, « Persistence of stability loss for dynamical bifurcations. II », *Differ. Equations Translations* 24 (1988) 171-176

[31] A. N. TIHONOV, « Systèmes d'équations différentielles contenant des petits paramètres dans les dérivées », *Mat. Sborn.* 31 (1952) 575-586

[32] G. WALLET, « Entrée-sortie dans un tourbillon », *Ann. I. Fourier* 36 (1986) 157-184

[33] G. WALLET, « Surstabilité pour une équation différentielle analytique en dimension 1 », *Ann. I. Fourier* 40 (1990) 557-595

[34] G. WALLET, « Singularité analytique et perturbation singulière en dimension 2 », *Bull. Soc. Math. France* 122 (1994) 185-208

[35] M. WECHSELBERGER, « Canards », *Scholarpedia* 2-4 (2007) 1356

[36] A. K. ZVONKIN, M. A. SHUBIN, « Non-standard analysis and singular perturbations of ordinary differential equations », *Uspekhi Mat. Nauk* 39 (1984) 77-127