

# Mathématiques Biologiques

Classe sino-française, USTC

Responsables du cours :

Prof. **Luis Almeida**<sup>1</sup> et

Prof. **Liu Yong**<sup>2</sup>

D'après un polycopié de

**CHEN Ruikai**

Avril 2022 - Juin 2022

1. <https://www.ljll.math.upmc.fr/~almeida/>

2. [yliumath@ustc.edu.cn](mailto:yliumath@ustc.edu.cn)



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Modèle de la Population</b>	<b>5</b>
1.1	Tordeuse des Bourgeons de L'épinette . . . . .	7
1.2	Modèle à Retard . . . . .	8
1.3	Modèle du Prélèvement . . . . .	13
<b>2</b>	<b>Modèle d'interaction des populations</b>	<b>17</b>
2.1	Révisions d'EDO . . . . .	17
2.2	Systèmes de Prédateur-Proie . . . . .	19
2.3	Fonctions de Lyapunov . . . . .	22
2.4	Modèle de Croissance Tumorale . . . . .	23
2.5	Modèle de Prédateur-Proie : Plus Avant . . . . .	29
2.6	Systèmes Compétitifs . . . . .	33
2.7	Modèle Mutualistes (Symbiose) . . . . .	37
<b>3</b>	<b>Systèmes Monotones</b>	<b>39</b>
3.1	Systèmes Dynamiques Monotones . . . . .	39
3.2	Systèmes Compétitifs à Deux Espèces . . . . .	41
3.3	Systèmes Monotones dans un Cadre Euclidien . . . . .	42
3.4	Ensembles Invariants et Solutions Monotones . . . . .	45
3.5	Systèmes Coopératifs Irréductibles . . . . .	52

<b>4</b>	<b>Épidémiologie Mathématique</b>	<b>55</b>
4.1	Modèle à Compartiments . . . . .	55
4.2	Maladie Sexuellement Transmissible . . . . .	63
4.3	Modèle Multigroupe Pour la Gonorrhée et Son Contrôle . . . . .	64
4.4	Modèles de Populations Structurées en Âge . . . . .	65
4.5	Modèle à Compartiments : Plus Avant . . . . .	73
4.6	Modèle de Ross-MacDonald . . . . .	76
4.7	Modèles Paraboliques et Dynamique de Population . . . . .	80
4.8	Équations de Réaction-Diffusion . . . . .	81
4.9	Ondes Progressives (Traveling Waves) . . . . .	83

# Chapitre 1

## Modèle de la Population

On va considérer le nombre d'individus qu'on note  $N(t)$ .

$$\frac{dN}{dt} = b(t) - d(t) + m(t).$$

Où  $b(t)$  est le nombre de naissances,  $d(t)$  est le nombre de morts, et  $m(t)$  est la migration : des individus qui arrivent de l'extérieur ou des individus dans notre domaine qui vont sortir.

La première approche qui s'appelle la modèle de Malthus suppose que  $b(t)$  et  $d(t)$  sont proportionnelles à la population. C'est-à-dire  $b(t) = bN(t)$  et  $d(t) = dN(t)$ . Et on néglige l'émigration  $m(t)$ , alors

$$\frac{dN}{dt}(t) = bN - dN = (b - d)N.$$

Donc  $N(t) = N_0 e^{(b-d)t}$ , où  $N_0 = N(0)$ .

Pour avoir un modèle qui est plus réaliste, on doit avoir quelques choses qui limitent la capacité d'accueil de la population dans l'environnement. C'est alors le modèle de Verhulst :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{k}\right),$$

où  $r$  est le fitness taux de croissance naturelle de la population,  $k$  est la capacité de charge de milieu.

Dans cette équation, il y a deux points critique :  $N = 0$  et  $N = k$ . Mais autour du point  $N = 0$ ,

$$\frac{dN}{dt} \approx rN,$$

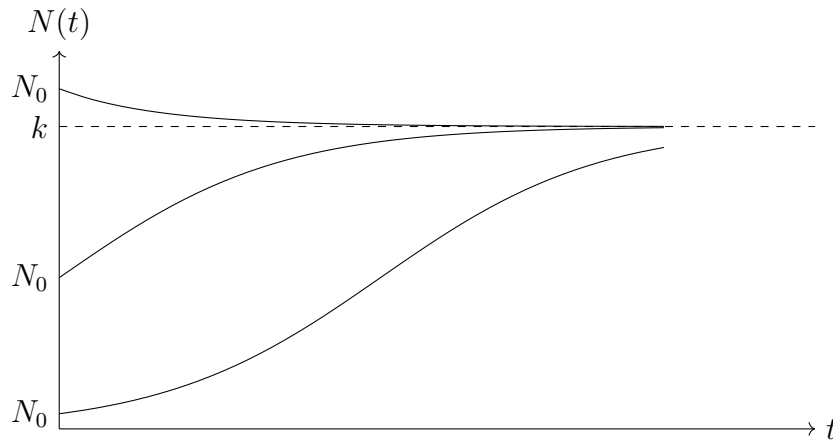
donc  $N = 0$  est un point instable, et autour de  $N = k$ ,

$$\frac{d(N - k)}{dt} \approx -r(N - k),$$

donc  $N = k$  est un point stable. En fait on peut trouver la solution explicite de  $N$  :

$$N(t) = \frac{N_0 k e^{rt}}{k + N_0(e^{rt} - 1)} \longrightarrow k.$$

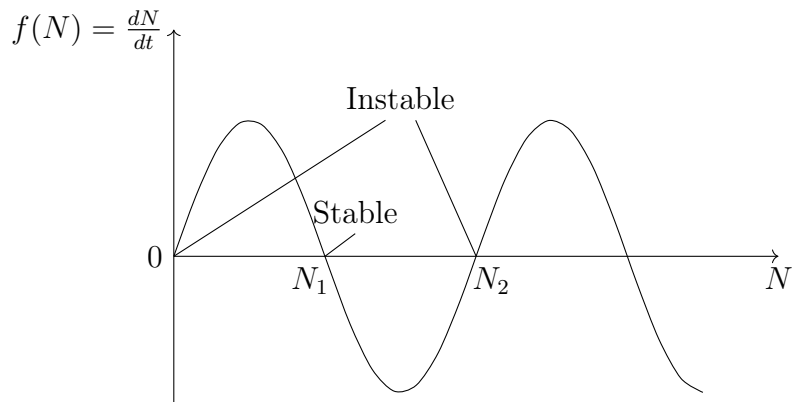
On voit que  $N(t)$  tend toujours vers  $k$ .



Plus généralement, la dynamique de population sera dans le cadre

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = Ng(N).$$

Ici on suppose toujours que les décroissances soient proportionnelle à la population existante d'une certaine façon. On a de même les points d'équilibres qui sont donnés par  $f(N) = 0$ .



De plus si  $\frac{df}{dN} > 0$ , ce sont des points instables, et si  $\frac{df}{dN} < 0$ , ce sont des points stables.

## 1.1 Tordeuse des Bourgeons de L'épinette

Soit  $N$  le nombre d'insectes dans l'environnement des épinettes et des arbres. Soient  $r_B$  la vitesse de croissance en insectes et  $k_B$  la capacité de l'environnement. On doit ajouter un terme de prédation (par ex. par des oiseaux) qui va être représenté par  $p(N)$ . Alors

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{k_B}\right) - p(N).$$

Dans ce modèle on suppose qu'il y a une forme particulière pour  $p(N)$  :

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2}.$$

Où  $A$  signifie la quantité de tordeuse à partir de laquelle les oiseaux sont intéressés à manger. (Tant qu'elle est plus petite que  $A$ , le terme de prédation n'est pas très important.) Et  $B$  signifie la force de prédation à laquelle les insectes sont mangés.

On fait un changement de variables :

$$u = \frac{N}{A}, \quad r = \frac{Ar_B}{B}, \quad q = \frac{k_B}{A}, \quad \tau = \frac{B}{A}t$$

Alors l'équation s'écrit comme

$$\frac{du}{d\tau} = ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} =: f(u, r, q)$$

Dans le cas où la prédation s'annule, on a  $N \ll A$  i.e.  $u \ll 1$ .

On a étudié les points d'équilibres  $f(u) = 0$  :

$$ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = 0.$$

On a  $u = 0$  ou

$$r \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u}{1 + u^2} = 0.$$





On peut montrer dans l'équation

$$\frac{dN}{dt} = f(N(t)),$$

il n'y a pas de solution périodique. On la multiplie  $\frac{dN}{dt}$  et on l'intègre sur  $[t, t+T]$  :

$$\int_t^{t+T} \left(\frac{dN}{dt}\right)^2 dt = \int_t^{t+T} f(N(t)) \frac{dN}{dt} dt$$

Sauf si  $N = \text{constant}$ , on a

$$\int_t^{t+T} \left(\frac{dN}{dt}\right)^2 dt > 0.$$

Mais comme  $N(t)$  est périodique  $T$ , on a

$$\int_t^{t+T} f(N(t)) \frac{dN}{dt} dt = \int_{N(t)}^{N(t+T)} f(N) dN = 0.$$

Donc la seule solution périodique est la constante.

**Proposition 1.2.1.** *Les solutions de l'équation*

$$\frac{dN}{dt} = R(N(t))N(t)$$

*sont toujours monotones. De plus, si  $R(N(0)) > 0$ , alors  $\frac{dN}{dt} > 0$ ,  $\forall t$ . Si  $R(N(0)) < 0$ , alors  $\frac{dN}{dt} < 0$ ,  $\forall t$ .*

*Remarque 1.2.2.*  $R(N)$  signifie la fonction de croissance qui est proportionnelle à la population existante.

*Démonstration.* Soit  $u(t) = \frac{dN}{dt}$ , alors

$$\frac{du}{dt} = u(t) \underbrace{\left( R(N(t)) + N(t)R'(N(t)) \right)}_{g(t)} := u(t)g(t).$$

Donc on trouve

$$u(t) = u(0)e^{G(t)}, \quad \text{où} \quad G(t) = \int_0^t g(s)ds.$$

Comme  $e^{G(t)} > 0$ , d'où le résultat. □

Il y a d'autres types de fonction de fitness  $R$  :

$$R(N) = r \left( 1 - \left( \frac{N}{k} \right)^a \right), \quad a > 0, \quad k > 0.$$

Où  $r$  est le taux de croissance intrinsèque et  $k$  est la capacité de charge. C'est la loi de puissance logistique. On a vu que si  $a = 1$ , c'est la loi logistique. Et on a la loi de Gompertz :

$$R(N) = b \log\left(\frac{k}{N}\right), \quad 0 < N(0) < k.$$

Où  $k$  est la capacité de charge.

**Exercice 1.2.3.** Montrer que la loi de Gompertz peut se trouver comme limite quand  $a \rightarrow 0$  de la loi de puissance logistique avec  $b = ra$ .

Retour au modèle à retard, soit  $T > 0$  le paramètre de retard et l'équation

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t-T)}{k} \right),$$

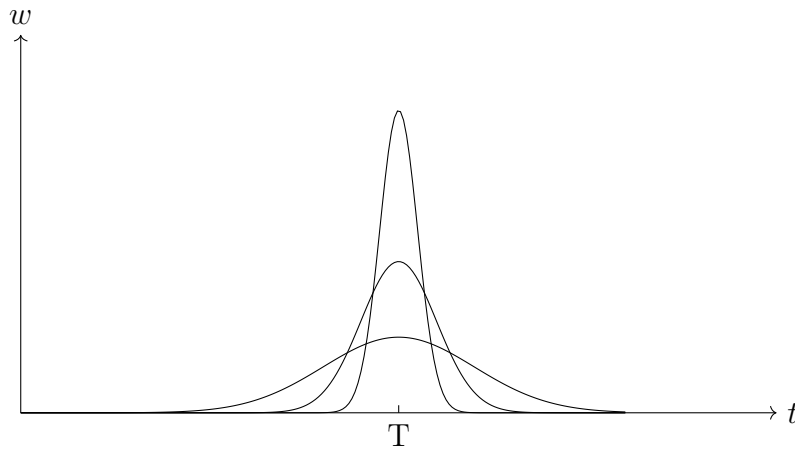
où  $r, k, T$  sont des constantes positives. C'est déjà moderne un peu, mais ce serait aussi un modèle un peu idéalisé. Par exemple, si on pense à la naissance des bébés, on sait que c'est en moyenne 9 mois du temps de gestation pour un bébé humain. Mais ce n'est pas 9 mois exacts pour chaque bébé. Donc on ne devrait pas vraiment mettre ici une valeur précise  $t - T$ , mais plutôt comme un résultat moyenné. Pour un modèle plus correct, on prend en compte que les retards ne sont pas quelque chose de bien déterminé, mais ont une certaine distribution. Donc l'équation est de genre

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( 1 - \frac{1}{k} \int_{-\infty}^t w(t-s)N(s)ds \right).$$

C'est exactement la chose qu'on va aussi avoir en épidémiologie : le changement des personnes infectées aujourd'hui va être dû pas aux personnes qui ont été infectés aujourd'hui car il y a de temps d'incubation qui va être de quelques jours, et il ne va pas être le même pour toutes les personnes. Mais en général on n'a pas besoin d'aller aussi loin, donc  $w$  est souvent de support compact.

On voit que  $w(t-s)$  signifie la force d'infection ou essentiellement la possibilité d'infection.

En fait, on peut avoir  $w(t)$  devenir la limite de  $\delta(t-T)$  :



Où  $\delta(t - T)$  satisfait

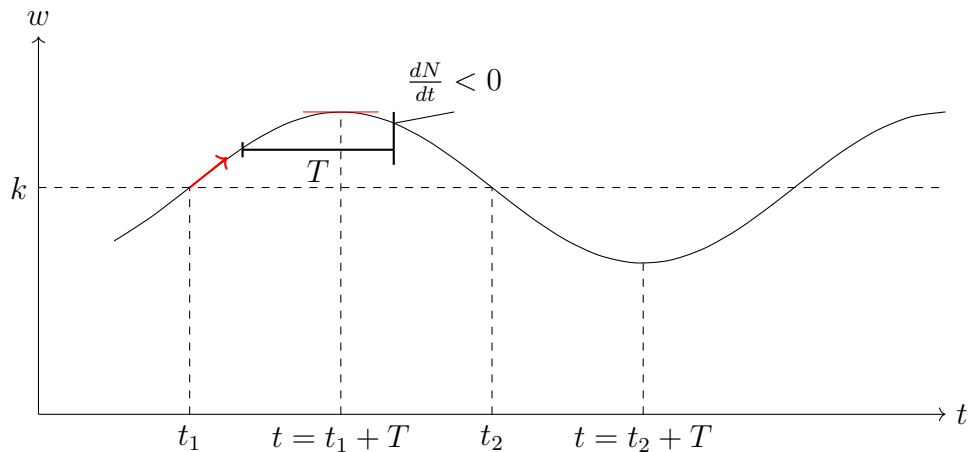
$$\int_{-\infty}^{\infty} \delta(t - T) f(t) dt = f(T).$$

Et dans ce cas,

$$\int_{-\infty}^t \delta(t - T - s) N(s) ds = N(t - T),$$

et on revient dans le cas précédent.

La formation de  $w(t)$  est essentielle pour pouvoir calculer numériquement ou analytiquement les solutions du système à retard. Mais même sans connaître exactement sa forme, on peut déduire quelques comportements périodiques.



Soit  $N(t_1) = k$  et  $N(t) < k$  pour  $t < t_1$ . On voit que

$$\int_{-\infty}^{t_1} w(t_1 - s) N(s) ds < k \implies 1 - \frac{1}{k} \int_{-\infty}^{t_1} w(t_1 - s) N(s) ds > 0.$$

i.e.  $\frac{dN}{dt}(t_1) > 0$ . La fonction va continuer à croître jusqu'à un point  $t$  où

$$\int_{-\infty}^t w(t-s)N(s)ds = k.$$

Pour simplifier on étudie le cas où  $w(s) = \delta(t-T)$ . Alors on trouve que  $t = t_1 + T$ . Pareil, à partir de ce moment  $t$ , on a des dérivées  $\frac{dN}{dt} < 0$ . Donc  $N(t)$  va décroître et passer un point  $t_2$  où  $N(t_2) = k$ . En ce point, on a un maximum de contribution de la force donc il y a beaucoup de pression pour diminuer la population. Il va continuer à descendre jusqu'à au point  $t_2 + T$ .

On voit que c'est naturel d'avoir des comportements oscillatoires. Et ça correspond à avoir des cycles limites stables.

**Exemples 1.2.4.** Pour l'équation

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\pi}{2T}N(t-T).$$

La solution est donnée par  $N(t) = A \cos \frac{\pi t}{2T}$ .

On peut voir que d'une certaine façon, les comportements périodiques sont indépendants des données initiales. Le facteur important pour déterminer le type de comportement est  $rT$  qui est sans dimension physique ou biologique, car si on fait un changement de variable

$$N^* = \frac{N}{k}, \quad t^* = rt, \quad T^* = rT,$$

Alors

$$\frac{dN^*}{dt^*} = N^*(t^*) \left( 1 - N^*(t^* - T^*) \right).$$

Donc la période dépend seulement du produit  $rT$ .

*Remarque 1.2.5.* Même si ce modèle est simple, on donne des bons résultats pour plein d'animaux différents. Par exemples des parasites des moutons : on récolte de la dynamique des populations de mouches qui parasitent les moutons.

Avec un modèle de ce type, on peut décrire précisément le comportement sur les terrains. Par exemple pour les insectes, leurs temps de gestation correspondent à un peu près d'un quart du temps dans les oscillations de la population.

## 1.3 Modèle du Prélèvement

On va discuter des problèmes avec une motivation naïve : exploitation de ressources dans la nature (par ex. des plantes dans la forêt) ou l'équation pour dynamique naturelle des ressources. D'abord on continue à construire des variantes de modèle logistique qui seraient notre dynamique de base :

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{k}\right) - EN = f(N)$$

Où  $N$  est la population,  $k$  est la capacité de charge,  $r$  est la croissance intrinsèque. On va supposer qu'on a un taux de prélèvement qu'on note  $EN$  ( $E$  est l'effort de prélèvement sur la population  $N$  qu'on est en train d'exploiter). Ça correspond au terme de mort dans le modèle de Malthus. On veut étudier l'équilibre entre combien on prélève et combien la population est capable de se renouveler. Si  $E = 0$ , on a la valeur stationnaire  $N = k$  quand  $t \rightarrow \infty$ , sinon on a une valeur stable :

$$N_h(E) = k\left(1 - \frac{E}{r}\right) > 0$$

où  $E < r$ , sinon il n'y a aucun sens biologique (Si on trop prélève, on peut conduire à l'extinction de la population.)

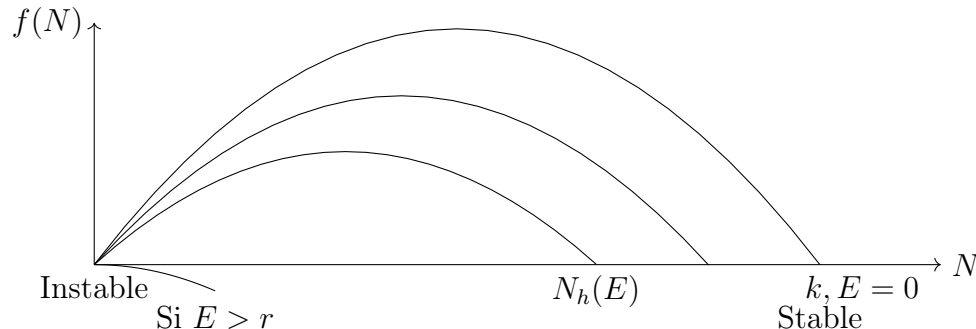
On veut voir comment on peut prélever, mais d'une manière qui soit viable à long terme : on va maximiser le rendement

$$Y(E) = EN_h(E) = Ek\left(1 - \frac{E}{r}\right).$$

Son maximum

$$Y_M = Y(E)\Big|_{E=\frac{r}{2}} = \frac{rk}{4},$$

et dans ce cas,  $N_h = \frac{k}{2}$ .

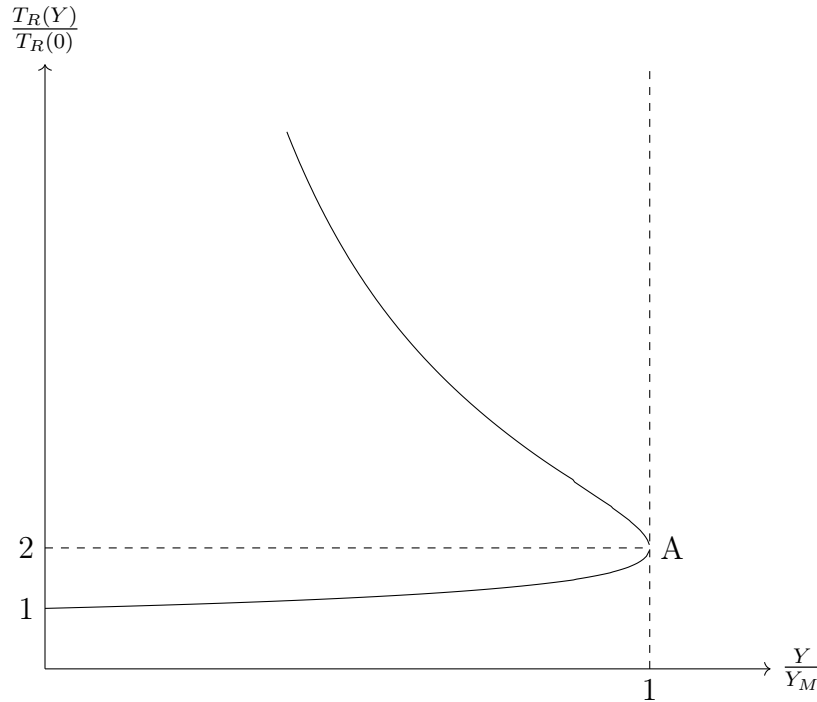


On a vu que le temps caractéristique de dynamique logistique ( $E = 0$ ) est  $\frac{1}{r}$  (échelle de temps de la récupération :  $N(t) - k \approx e^{-rt}$ ). Ici si  $E \neq 0$ , en linéarisant on trouve

$$T_R(E) = \frac{1}{r - E}.$$

En particulier,  $T_R(E = \frac{r}{2}) = 2T_R(0)$ . Donc si on veut un rendement maximal, on a une dynamique deux fois plus lente de récupération du système. En général, on utilise plus  $Y$  pour mesurer notre production, donc on écrit l'expression

$$\frac{T_R(Y)}{T_R(0)} = \frac{2}{1 \pm (1 - \frac{Y}{Y_M})^{1/2}}.$$



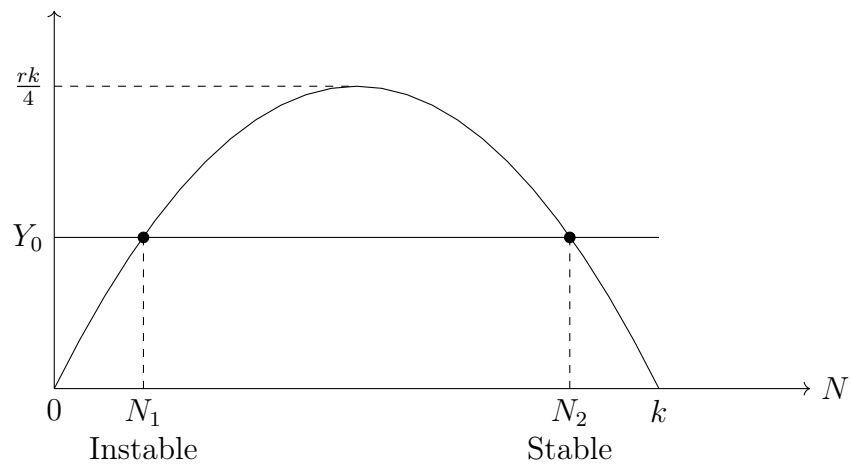
Supposons qu'on habite en 0 et qu'on est en train d'augmenter un peu le taux de prélèvement, alors le temps de récupération commence à augmenter jusqu'au moment où on arrive le maximum de rendement. Et à partir de ce moment, même si on essaye d'augmenter à prélever, on ne peut pas avoir plus de rendement. Mais le temps de récupération devient plus longue, le système sera dans un régime de fonctionnement beaucoup plus dangereux.

À la place de poser  $EN$  qui est proportionnelle à la population d'effort de prélèvement, on peut considérer le cas où on prélève une quantité qui serait toujours la même et indépendante

de la population. (C'est souvent pour le cas où on prélève le bois dans la forêt.) Donc

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{k}\right) - Y_0 := f(N).$$

On voit que la dynamique est très simple :



Donc si on veut exploiter des populations comme ça et qu'on veut maximiser le rendement, il faut qu'on fasse attention au risque de l'extinction.





# Chapitre 2

## Modèle d'interaction des populations

### 2.1 Révisions d'EDO

**Définition 2.1.1** (Problème de Cauchy). Soient  $T > 0$ ,  $f : [0, T] \times \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ ,  $y_0 \in \mathbb{R}^d$ , alors

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t)), & t \in [0, T] \\ y(0) = y_0 & \text{condition initiale} \end{cases} \quad (2.1.1)$$

s'appelle le **problème de Cauchy**.

- Si  $f = f(y(t))$ , le système est dit **autonome**.
- Pour une équation différentielle ordinaire d'ordre  $n$ , en prenant  $Y(t) = (y(t), y'(t), \dots, y^{(n-1)}(t))$ , on obtient un système d'EDO :  $\frac{dY}{dt} = f(t, Y(t))$ .

Dans le cadre linéaire on a une matrice  $A \in M_n(\mathbb{R})$  et  $B : [c, T] \rightarrow \mathbb{R}^n$ . Alors la solution du problème de Cauchy

$$y'(t) = Ay(t) + B(t), \quad y(0) = y_0$$

est donnée par

$$y(t) = \exp(tA)y_0 + \int_0^t \exp((t-s)A)B(s)ds.$$

- Définition 2.1.2.**
1. On dit que  $(I, y)$  est une **solution locale** de (2.1.1) s'il existe  $I \subset [0, T]$  un intervalle contenant 0 et que  $y : I \rightarrow \mathbb{R}^d$  est différentiable et satisfait (2.1.1).
  2. On dit que  $(J, z)$  est une **extension** de  $(I, y)$  si  $I \subset J$  et  $\forall t \in I$ ,  $y(t) = z(t)$ .
  3. On dit que  $(I, y)$  est une **solution maximale** de (2.1.1) si on ne peut pas trouver une extension qui a un intervalle strictement plus grand.

4. Si  $I = [0, T]$ , alors on dit que la solution est **globale**.

**Théorème 2.1.3** (Cauchy-Lipschitz). *Si  $f$  est continue dans  $[0, T] \times \mathbb{R}^d$  est localement Lipschitz par rapport à  $x$  (la deuxième variable) et uniformément en  $t$ , alors (2.1.1) a une solution maximal unique. De plus si on note  $[0, b)$  l'intervalle d'existence et si  $b < T$ , alors*

$$\lim_{t \rightarrow b^-} \|y(t)\| = +\infty.$$

*Remarque 2.1.4.* On a une version globale : si  $f$  continue sur  $[0, T] \times \mathbb{R}^d$  globalement Lipschitz en  $x$  et uniformément en  $t$ , alors (2.1.1) a une solution globale unique.

**Exemples 2.1.5.** 1. Soit  $y'(t) = y^2$ ,  $y(0) = y_0 > 0$ , alors  $y(t) = \frac{y_0}{1-y_0 t}$  sur  $[0, \frac{1}{y_0})$  et diverge quand  $t \rightarrow \frac{1}{y_0}$ , on a  $y(t) \rightarrow \infty$ . Ce n'est pas une solution globale.  
 2. Soit  $y' = \sqrt{y}$  alors  $x \mapsto \sqrt{x}$  n'est pas Lipschitz, et on n'a pas l'unicité de solution pour le problème de Cauchy  $y' = \sqrt{y}$ ,  $y(0) = 0$ . En fait  $y(t) = 0$  et  $y(t) = \frac{t^2}{4}$  sont des solutions différentes.

On considère un système autonome.  $f : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ ,  $f \in C^1(\mathbb{R}^d)$ , et le problème de Cauchy :

$$\begin{cases} y'(t) = f(y(t)), & t \in [0, +\infty) \\ y(0) = y_0 \in \mathbb{R}^d \end{cases} \quad (2.1.2)$$

On note  $\phi(t, y_0)$  le flux.

**Définition 2.1.6.** 1. Un équilibre est une **solution stationnaire**, i.e.  $\bar{y} \in \mathbb{R}^d$  t.q.  $f(\bar{y}) = 0$ .

2. On dit qu'un équilibre est **stable** si  $\forall \epsilon > 0$ ,  $\exists \delta > 0$ , t.q.  $\forall y \in B(\bar{y}, \delta)$ , on a

$$\phi(t, y) \in B(\bar{y}, \epsilon), \quad \forall t \geq 0.$$

3. On dit qu'un équilibre est **asymptotiquement stable** s'il est stable et qu'il existe  $\eta > 0$  t.q.  $\forall y \in B(\bar{y}, \eta)$ , on a

$$\|\phi(t, y) - \bar{y}\| \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0 \quad (2.1.3)$$

4. On dit qu'un équilibre est **globalement asymptotiquement stable (GAS)** s'il est stable et que (2.1.3) est vérifié pour tout  $\eta > 0$ .

5. On dit qu'un équilibre est **instable** s'il n'est pas stable.

## 2.2 Systèmes de Prédateur-Proie

Un autre cadre où on va naturellement tomber sur des solutions qui ne sont pas monotones est le cadre du système des EDO. Un système comme ça, c'est les systèmes Prédateur-Proie de Lotka Volterra. Ils sont des modèles qui vont décrire l'interaction entre deux espèces – les prédateurs qui s'alimentent des proies et les proies qui peuvent être des herbivores ou s'alimenter de quelque chose d'autre. On a des hypothèses ci-dessous :

- Proies peuvent trouver de la nourriture sans limite à tout temps.
- Nourriture pour les prédateurs dépend de la complétude du nombre de proies.
- Taux de variation des populations est proportionnel à la population existante.
- Environnement est constant.
- Prédateurs ont un appétit limité.

Avec ces hypothèses, on conduit un système d'équation différentielle :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} = P(cN - d) \end{cases}$$

où

- $N$  — — le nombre de proies
- $P$  — — le nombre de prédateurs
- $a$  — — le taux de croissance intrinsèque des proies
- $b$  — — le taux de prédation
- $c$  — — le taux de croissance des prédateurs lié au nombre de proies
- $d$  — — le taux de mort intrinsèque des prédateurs

On étudie les points d'équilibre :

$$\begin{cases} N(a - bP) = 0 \\ P(cN - d) = 0 \end{cases}$$

Il y a deux solutions :  $(0, 0)$  et  $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$ .

En fait on a une quantité qui est conservée : rappelons l'équation de  $N, P$ , on a

$$\frac{cN - d}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{a - bP}{P} \frac{dP}{dt},$$

et on intègre :

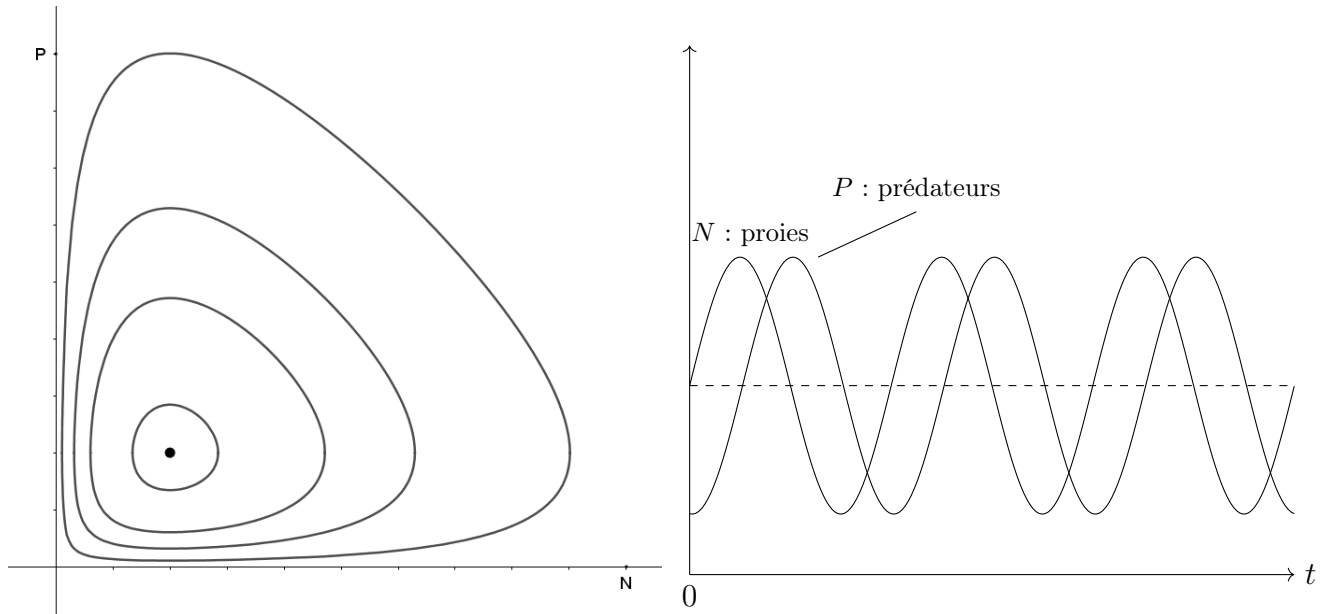
$$cN(t) - d \log(N(t)) = a \log(P(t)) - bP(t) + \text{constant}.$$

Donc

$$H(t) := cN(t) + bP(t) - d \log(N(t)) - a \log(P(t)) = \text{constant}.$$

$H$  est importante dans le système, car les trajectoires du système  $(N(t), P(t))$  vont devenir vivre dans les ensembles de niveau de  $H$ . C'est comme une énergie dans le système.

On va avoir une trajectoire périodique. On commence par rapport à ce que  $N$  augmente. Comme il y a beaucoup de proies, les prédateurs se mettent à augmenter aussi. Mais à partir du moment où il commence à avoir beaucoup de prédateurs, le nombre de proies va commencer à décroître. Mais comme il y a encore beaucoup de proies, les prédateurs vont continuer à augmenter même si les proies sont en train de décroître déjà. Donc le maximum de prédateurs vont décaler un peu retard le maximum de proies. Et pareil une fois qu'il y a trop de prédateurs, il n'y aura plus assez à manger pour les prédateurs, on va commencer à avoir une perte du nombre de prédateurs. Mais même si on a une perte de prédateurs, ça ne suffit pas pour les proies se remettent à croître parce qu'il y a encore beaucoup de prédateurs. Quand les prédateurs passent en dessous d'un certain nombre, les proies vont pouvoir commencer à croître à nouveau parce qu'il n'y a plus assez de prédateurs comme au début.



Si on définit

$$u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = \frac{d}{a}.$$

Alors le système devient

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1) \end{cases}$$

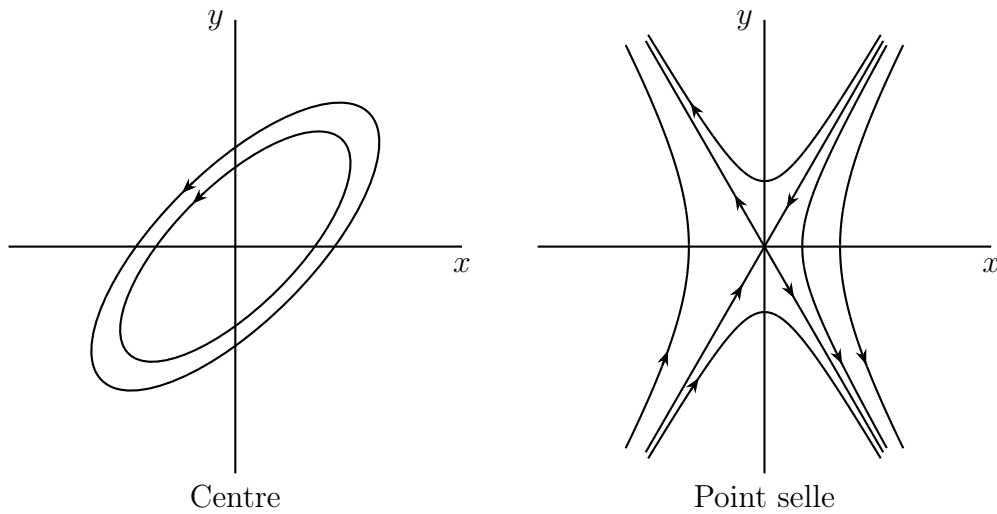
Dans le plan de phase  $u, v$ , on a

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)}.$$

Donc dans ce système, il y a deux points critiques :  $(0,0)$ ,  $(1,1)$ . On rappelle qu'il y a une quantité conservée qui décrit les trajectoires :

$$H = \alpha u + v - \log(u^\alpha v).$$

Et on a  $H > H_{min} = H(1,1) = 1 + \alpha$ .



On considère la linéarisée du système en point  $(0,0)$  : notons  $u = x, v = y$ ,

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Comme la matrice a deux valeurs propres de signes opposés, on en déduit que  $(0,0)$  est un point selle.

On décrit également la linéarisation autour du point critique  $(1,1)$  : notons  $u = x + 1, v = y + 1$ , on a

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ -\alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} := A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

On calcule les valeurs propres de  $A$  :  $\lambda_1 = i\sqrt{\alpha}$ ,  $\lambda_2 = -i\sqrt{\alpha}$ , donc on trouve la solution :

$$\begin{pmatrix} x(\tau) \\ y(\tau) \end{pmatrix} = \vec{l} \cdot e^{i\sqrt{\alpha}\tau} + \vec{m} \cdot e^{-i\sqrt{\alpha}\tau}.$$

Où  $\vec{l}$  et  $\vec{m}$  sont les vecteurs propres associés à  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ . Donc  $(1, 1)$  est une singularité de type centre, C'est donc une singularité stable. Et on dit qu'elle est linéairement stable.

Comme on déduisait le résultat à partir du linéarisé de notre système, on sait seulement la stabilité linéaire. Mais comme on a une quantité  $H$  qui est conservée, on sait que ce point est vraiment stable pour le système complet.

## 2.3 Fonctions de Lyapunov

Fonctions de Lyapunov sont utilisées pour étudier la stabilité de points critiques sans passer la linéarisée dans un cadre non linéaire (Comme la fonction  $H$ ).

On retourne à l'équation logistique avec un retard :

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)(1 - N(t - T)).$$

Soit  $N(t) = 1 + n(t)$ , en linéarisant au point  $N = 1$ , on a

$$\frac{dn(t)}{dt} = -n(t - T).$$

C'est donc un cas particulier pour un système de type

$$\frac{dy}{dt} = ay(t) + by(t - \tau). \quad (2.3.1)$$

Supposons que  $y_s(t) \equiv y_s$  est un point critique (on note aussi  $y_s(t)$  la solution constante) de (2.3.1). On dit que  $L(y(t))$  est une fonction de Lyapunov pour (2.3.1) si

- $L(y(t)) > 0$  pour tout  $y(t) \neq y_s$ .
- $L(y_s) = 0$ .
- $\frac{dL(y(t))}{dt} < 0$  pour  $y(t) \neq y_s$ .

On remarque que le long des trajectoires, tant qu'on n'est pas au point critique  $y_s$ , cette fonction va décroître. Or le seul point où cette fonction est zéro (son minimum) est le point

critique  $y_s$ . Donc si on part de n'importe où, on va suivre une trajectoire  $y(t)$  où la valeur de  $L$  va décroître de façon stricte. Et on est obligé de s'approcher le point critique  $y_s$ . Donc si on arrive à construire une telle fonction, on sait que le point critique est globalement asymptotiquement stable.

Pour le système (2.3.1), on peut facilement construire une fonction de Lyapunov au point  $y_s = 0$  :

$$L(y(t)) = y^2(t) + |b| \int_{t-\tau}^t y^2(s) ds.$$

Il est évident que  $L(y(t)) > 0$  si  $y(t) \neq 0$  et  $L = 0$  si  $y(t) = y_s = 0$ . Il suffit de montrer la troisième condition :

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dt} &= 2y \frac{dy}{dt} + |b| (y^2(t) - y^2(t - \tau)) \\ &= 2ay^2(t) + 2by(t)y(t - \tau) + |b| (y^2(t) - y^2(t - \tau)) \\ &\leq 2ay^2(t) + b(y^2(t) + y^2(t - \tau)) + |b| (y^2(t) - y^2(t - \tau)) \\ &\leq 2(a + |b|)y^2(t) < 0. \end{aligned}$$

Alors  $L$  est une fonction de Lyapunov pour (2.3.1) si  $a < -|b|$ . Donc  $y_s = 0$  est globalement asymptotiquement stable si  $a < -|b|$ .

## 2.4 Modèle de Croissance Tumorale

Les cellules de la tumeur peuvent avoir des propriétés différentes les unes des autres, donc naturellement on va étudier des modèles où il y aura plusieurs populations de cellules cancéreuses. En fait on devrait distinguer deux types de cellules : les cellules qui ont accès à l'oxygène et un nutriment facilement qu'on appelle des cellules prolifératives et des cellules qui seraient au milieu et arrêtent de proliférer qu'on appelle des cellules quiescentes. Finalement ils peuvent mourir parce qu'ils ont peu de ressources.

Dans le modèle de base, on suppose qu'il y a deux populations de cellules :  $P$  est le nombre de cellules prolifératives,  $Q$  est le nombre de cellules quiescentes. On suppose que des cellules prolifératives va être en train de proliférer par une certaine loi  $F$ , et une fraction de ces cellules va devenir quiescentes qu'on note  $bP$ . Et à l'inverse, il pourrait avoir des cellules quiescentes qui deviennent prolifératives parce qu'il y a des nouveaux nutriments disponibles pour elles, qu'on note ce terme  $cQ$ . Finalement on suppose qu'il peut avoir de la mort (c'est

plutôt les cellules quiescentes) qu'on note  $dQ$ . Alors notre système devient

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = F(P) - bP + cQ \\ \frac{dQ}{dt} = bP - cQ - dQ \end{cases}$$

Où  $F$  est la fonction de croissance et on suppose qu'il est une croissance logistique généralisée :  $F = R(P)P = rP(1 - (\frac{P}{k})^a)$ ,  $r, a, k > 0$  des constantes. Et  $b, c > 0$  taux de transitions constantes,  $d > 0$  taux de mort des cellules quiescentes.

On considère les conditions initiales  $P(0) = P_0$ ,  $Q(0) = Q_0$ . On note  $N(t) = P(t) + Q(t)$  le nombre total de cellules tumorales.

**Proposition 2.4.1.** 1. On a des états critiques :  $(0, 0)$  et  $(\bar{P}, \bar{Q})$  où

$$\bar{P} = k \left( 1 - \frac{bd}{r(c+d)} \right)^{\frac{1}{a}}, \quad \bar{Q} = \frac{b}{c+d} \bar{P}.$$

2. Le système préserve la positivité et la monotonie. La positivité signifie que si  $P_0, Q_0 \geq 0$ , alors  $P(t), Q(t) \geq 0$ , pour tout  $t \geq 0$ . La monotonie signifie que si on a

$$\begin{cases} u_0 = F(P_0) - bP_0 + cQ_0 \geq 0 \\ v_0 = bP_0 - (c+d)Q_0 \geq 0 \end{cases}$$

alors  $\frac{dP}{dt} \geq 0$ ,  $\frac{dQ}{dt} \geq 0$ .

*Remarque 2.4.2.* On a une démonstration avec les mains : soit  $t_0$  le premier instant où  $P$  ou  $Q$  s'annulent. Supposons que c'est  $Q$  et donc  $P(t_0) > 0$  et  $Q(t_0) = 0$ . On a

$$\frac{dQ}{dt}(t_0) = bP(t_0) - (c+d)Q > 0.$$

Donc  $Q$  resterait positif. On fait le même argument pour  $P$ .

*Démonstration.* On utilise la méthode de Stampacchia : soit

$$P_+ = \max(0, P), \quad Q_+ = \max(0, Q), \quad P_- = -\min(0, P), \quad Q_- = -\min(0, Q).$$

Alors  $P = P_+ - P_-$ ,  $Q = Q_+ - Q_-$ . On multiplie la première équation par  $P_-$  et la deuxième équation par  $Q_-$  :

$$\begin{cases} -\frac{dP}{dt}P_- = -F(P)P_- + bPP_- - cQP_- \\ -\frac{dQ}{dt}Q_- = -bPQ_- + cQQ_- + dQQ_- \end{cases}$$



En remarquant que  $\frac{1}{2} \frac{d(P_-^2)}{dt} = \frac{dP_-}{dt} P_- = \frac{dP}{dt} (-P_-)$ , on obtient

$$\frac{1}{2} \frac{dP_-^2}{dt} = -F(P)P_- + b(P_+ - P_-)P_- - c(Q_+ - Q_-)P_-$$

Donc

$$\frac{1}{2} \frac{dP_-^2}{dt} = -r \left( (P_+ - P_-) \left( 1 - \left( \frac{P}{K} \right)^a \right) \right) P_- + bP_+P_- - bP_-^2 - cQ_+P_- + cQ_-P_-$$

Comme  $P_+P_- \equiv 0$ , on a

$$\frac{1}{2} \frac{dP_-^2}{dt} \leq \left( \left| r \left( 1 - \left( \frac{P}{K} \right)^a - b \right) \right| \right) P_-^2 + cQ_-P_- := f(t)P_-^2 + cQ_-P_-$$

Où  $f(t) = \left| r \left( 1 - \left( \frac{P}{K} \right)^a - b \right) \right| \geq 0$ . Pareil, on peut montrer que

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{dQ_-^2}{dt} &= -bPQ_- + (c+d)(Q_+ - Q_-)Q_- = -b(P_+ - P_-)Q_- - (c+d)Q_-^2 \\ &\leq bP_-Q_- - (c+d)Q_-^2 \end{aligned}$$

Supposons que  $u = P_-^2 + Q_-^2$  et additionnons les deux inégalités, on obtient

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \frac{d}{dt}(P_-^2 + Q_-^2) \leq 2 \left( f(t)P_-^2 + cQ_-P_- + bQ_-P_- - (c+d)Q_-^2 \right) \\ &\leq 2f(t)P_-^2 + (b+c)(P_-^2 + Q_-^2) + 2(c+d)Q_-^2 \\ &\leq \left( 2f(t) + (b+c) + 2(c+d) \right) (P_-^2 + Q_-^2) \\ &\leq g(t)u(t) \end{aligned}$$

Où  $g(t) = 2f(t) + (b+c) + 2(c+d)$ . En appliquant l'inégalité de Grönwall, on déduit

$$u(t) \leq u_0(e^{-\int_0^t g(s)ds})$$

Comme par hypothèse,  $u_0 = P_-(0)^2 + Q_-^2(0) = 0$ , on conclut que  $u(t) \leq 0$  pour tout  $t$  et donc  $P_-(t) = Q_-(t) = 0$ , ce qui implique que  $P(t) \geq 0$  et  $Q(t) \geq 0$  pour tout  $t$ .  $\square$

**Exercice 2.4.3.** Montrer la monotonie de  $(P, Q)$  en utilisant la même méthode.

On étudie la stabilité des points critiques : pour le point critique  $(0, 0)$ , le jacobien

$$J_0 = \begin{pmatrix} r - b & c \\ b & -(c + d) \end{pmatrix}$$

Si  $r > b + c + d$ , on a  $\text{Tr}J_0 = r - b - c - d > 0$ . Donc au moins une des valeurs propres aura une partie réelle strictement positive. Donc dans ce cas,  $(0, 0)$  sera instable.

On peut aussi calculer le jacobien en  $(\bar{P}, \bar{Q})$  :

$$\begin{aligned} J &= \begin{pmatrix} F'(\bar{P}) - b & c \\ b & -(c + d) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \left(1 - (1 + a) \left(\frac{\bar{P}}{k}\right)^a\right) - b & c \\ b & -(c + d) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -ra - b + (1 + a) \frac{bd}{c+d} & c \\ b & -(c + d) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Dans le cas  $d = 0$ , on a  $\text{Tr}J = -ra - b - c < 0$  et  $\text{Det}J = rac > 0$ . Donc la partie réelle de valeur propre sera négative. On en déduit que  $(\bar{P}, \bar{Q})$  sera linéairement stable pour  $d$  suffisamment petit.

Dans la suite, on suppose qu'on aurait deux types de thérapie, la première est la thérapie cytostatique qu'on représente leur concentration par  $c_{stat}$  qui ferait les cellules arrêter de proliférer. Comme c'est une chimiothérapie, elle va bien affecter les cellules qui sont en train de proliférer. Donc on doit ajouter un terme supplémentaire qui ferait par l'action de ces cytostatiques. Et notre système devient

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = F(P) - bP - c_{stat}P + cQ \\ \frac{dQ}{dt} = bP + c_{stat}P - cQ - dQ \end{cases}$$

On remarque que si on remplace  $b$  dans l'équation originale par  $b + c_{stat}$ , on obtient notre nouvelle équation.

On va considérer un autre type de médicament qui existe traditionnellement dans la thérapie anti-cancer. C'est la thérapie cytotoxique qui correspond à avoir un terme de mort additionnel pour les cellules prolifératives. En fait, ce sont plutôt les cellules qui sont en train de diviser se font la cible de ce type de médicament. (Quand on souffre ce type de médicament, les gens perdent leurs cheveux parce que les cellules pour produire les cheveux sont en train de se

diviser.) Alors notre équation devient

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = F(P) - bP + cQ - c_{tox}P \\ \frac{dQ}{dt} = bP - cQ - dQ \end{cases}$$

On va étudier les effets de ces thérapies. Pour le traitement  $c_{stat}$ ,  $b$  devient  $b + c_{stat}$ , donc le point critique :

$$\bar{P}_{stat} = k \left( 1 - \frac{d(b + c_{stat})}{r(c + d)} \right)^{\frac{1}{a}}, \quad \bar{Q}_{stat} = \frac{b + c_{stat}}{c + d} \bar{P}_{stat}$$

On a  $\bar{P}_{stat} < \bar{P}$ , mais  $\bar{Q}_{stat}$  dépend de la valeur du paramètre, donc

$$\bar{N}_{stat} = \bar{P}_{stat} + \bar{Q}_{stat} = k \left( 1 + \frac{b + c_{stat}}{c + d} \right) \left( 1 - \frac{d(b + c_{stat})}{r(c + d)} \right)^{\frac{1}{a}}$$

dépend du paramètre. En fait si  $\frac{d}{r} \ll 1$  (le taux de mort des cellules quiescentes par rapport au taux de prolifération), on peut avoir  $\bar{N}_{stat} > \bar{N}$ . Donc le traitement cytostatique ne sera pas nécessairement efficace pour diminuer la taille de tumeur.

Par contre, pour le traitement  $c_{tox}$ , on trouve

$$\bar{P}_{tox} = k \left( 1 - \frac{bd}{r(c + d)} - \frac{c_{tox}}{r} \right)^{\frac{1}{a}} < \bar{P}$$

$$\bar{Q}_{tox} = \frac{b}{c + d} \bar{P}_{tox} < \bar{Q}$$

Donc  $\bar{N}_{tox} = \bar{P}_{tox} + \bar{Q}_{tox} < \bar{N}$ . Un traitement  $c_{tox}$  va toujours engendrer une diminution de la taille de la tumeur.

Mais c'est encore un modèle très simplifié : on ne prend pas en compte une chose qui est très en vogue dans l'étude de tumeur. On va voir des cellules qui auront des phénotypes différents pour résister au manque d'oxygène ou nutriment et également au médicament. Pour les cellules tumorales, si on les soumet à des traitements pendant longtemps ou à des niveaux très élevés, on va avoir ces problèmes de développement de résistance au traitement.

Pour répondre à la résistance aux traitements, on peut adopter des stratégies suivantes :

- Thérapie métronomique : donner des doses réduites pour garder les tumeurs sous contrôle.
- Vacances thérapeutiques : suspendre le traitement pendant des périodes pour garder la tumeur sensible au traitement.

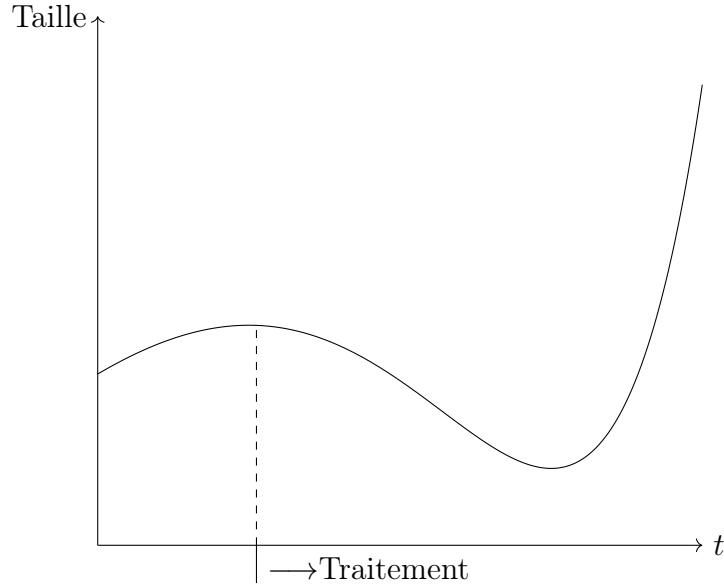


FIGURE 2.4.1 – On peut avoir une diminution de la taille de tumeurs après le début du traitement, mais après quelque temps les tumeurs vont remettre à croître même si le traitement est encore présent.

Retour au modèle de croissance tumorale, on va discuter maintenant le phénomène d'angiogenèse : la formation de vaisseaux sanguins. Comme les cellules à l'intérieur ont des difficultés à avoir des nutriments. Ils vont envoyer des signaux vers les parois des vaisseaux sanguins pour essayer de contrer ce problème d'accès aux nutriments. Comme réponse, il y aura des nouveaux vaisseaux sanguins qui se forment et qui viennent directement vers l'intérieur de la tumeur. Donc même si les cellules sont à l'intérieur, ils peuvent être accés à des nutriments.

Par conséquent, on a pris des médicaments qui contrent la formation de ces vaisseaux, mais ces médicaments anti-angiogénèses marchent beaucoup moins bien. Parce que les vaisseaux qui vont jusqu'à la tumeur nous permettent aussi plus facilement de faire l'arrivée les médicaments. Donc, il y avait ces deux effets qui se contrebalancent.

Donc on aurait un problème de capacité de charge de milieu dans notre modèle. Et pour cela il y a un modèle basé sur le modèle de Gompertz qui est proposé par Hahnfeldt :

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = bN(t) \log\left(\frac{K(t)}{N(t)}\right) \\ \frac{dK(t)}{dt} = cN(t) - dN(t)^{\frac{2}{3}}K(t) \end{cases}$$

Dans ce modèle, on a une capacité de charge variable qui est changé avec le temps, donc ça nous permet de faire la tumeur continuer à croître et avoir accè à nouvel nutriment. Elle

va croître proportionnellement à  $N$ , mais il y a aussi une façon de contrôler pour que ça ne puisse pas augmenter infiniment. La puissance de  $N(t)$  est  $\frac{2}{3}$ , parce que c'est quelque chose qui est liée à la surface de la tumeur ( $V \approx N \approx R^3$ ,  $S \approx R^2 \approx N^{\frac{2}{3}}$ ).

## 2.5 Modèle de Prédateur-Proie : Plus Avant

On a vu le modèle de Prédateur-Proie :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} = P(cN - d) \end{cases}$$

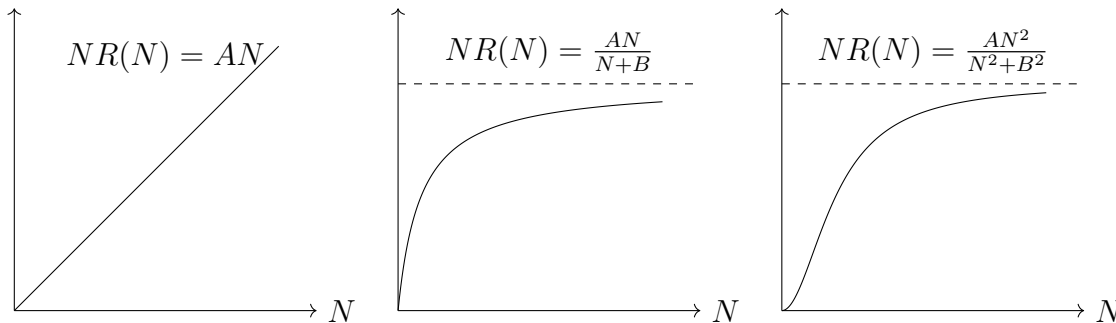
Mais c'est extrêmement simplifié, on n'avait pas mis des termes logistiques qui limitent la croissance de population de proies s'il n'y avait pas de prédateurs. Et pareil pour les prédateurs, il n'y a pas une capacité limitée de profiter du fait qu'il y a un nombre énorme de proies disponibles. Donc pour avoir une modèle plus réaliste, on va écrire notre équation d'une façon plus générale :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = NF(N, P) \\ \frac{dP}{dt} = PG(N, P) \end{cases}$$

Par exemple, on peut avoir  $F$  du type logistique et on ajoute un terme de mort  $R(N)$  :

$$F(N, P) = r\left(1 - \frac{N}{k}\right) - PR(N),$$

où  $R$  pourrait être des choses variées, par exemples :



Et pareil pour l'équation de prédateurs, on peut aussi prendre  $G$  de formes plus réalistes, par exemple

$$G(N, P) = k\left(1 - \frac{hP}{N}\right)$$

Ici le terme correspond à la capacité de charge proportionnelle à la quantité de proies disponibles. Ou

$$G(N, P) = -d + eR(N)$$

où  $R(N)$  est les modèles de prédateurs.

On va regarder un cas concret :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N \left( r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{kP}{N+D} \right) \\ \frac{dP}{dt} = P \left( s \left( 1 - \frac{hP}{N} \right) \right) \end{cases}$$

En faisant un changement de variable :

$$u(\tau) = \frac{N}{K}, \quad v(\tau) = \frac{hP}{K}, \quad \tau = rt, \quad a = \frac{k}{h\tau}, \quad b = \frac{s}{r}, \quad d = \frac{D}{K}$$

le système se réduit :

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u) - \frac{auv}{u+d} = f(u, v) \\ \frac{dv}{d\tau} = bv(1-\frac{v}{u}) = g(u, v) \end{cases}$$

Où  $a, b, d$  sont trois paramètres sans dimensions.

On va trouver les points critiques  $(u^*, v^*)$  qui va satisfaire :

$$\begin{cases} u^*(1-u^*) - a \frac{u^*v^*}{u^*+d} = 0 \\ bv^*(1-\frac{v^*}{u^*}) = 0 \end{cases}$$

D'où la solution positive :

$$v^* = u^* = \frac{(1-a-d) + \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2}$$

On étudie la stabilité des états critiques : soient

$$x(\tau) = u(\tau) - u^*, \quad y(\tau) = v(\tau) - v^*$$

Alors la linéarisée :

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{df}{du}(u^*, v^*) & \frac{df}{dv}(u^*, v^*) \\ \frac{dg}{du}(u^*, v^*) & \frac{dg}{dv}(u^*, v^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} := A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

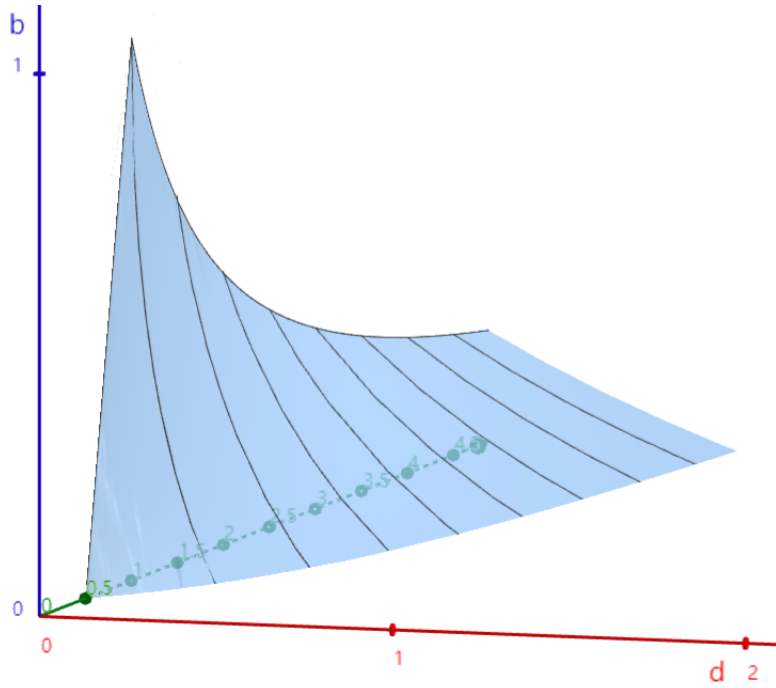


FIGURE 2.5.1 – Si jamais nos  $a, b, d$  sont dans la zone d'instabilité (sous la surface), le point critique  $(u^*, v^*)$  va être instable.

Ainsi on calcule

$$A = \begin{pmatrix} u^* \left( \frac{au^*}{(u^*+d)^2} - 1 \right) & -\frac{au^*}{u^*+d} \\ b & -b \end{pmatrix}$$

et les valeurs propres de  $A$  :

$$|A - \lambda I| = \lambda^2 - (\text{tr}A)\lambda + \det A = 0$$

On a la stabilité linéaire si  $\text{Re}\lambda < 0$ . Or

$$\text{tr}A < 0 \iff u^* \left( \frac{au^*}{(u^*+d)^2} - 1 \right) < b$$

$$\det A > 0 \iff 1 + \frac{a}{u^*+d} - \frac{au^*}{(u^*+d)^2} > 0$$

On remarque que pour tout  $a, b, d$ , on a  $\det A > 0$ . Donc domaine de stabilité linéaire va correspondre à la condition  $\text{tr}A < 0$ . Ça nous donne un domaine représenté par

$$b > \left( a - \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d} \right) \frac{(1+a+d) - \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2a}$$

Voir le dessin (2.5.1) ci-dessus pour une intuition visuelle.

Une conséquence de Poincaré-Bendixson montre que si jamais on a un point d'équilibre qui est instable, et que si on puisse mettre au tour de ce point d'une zone où tout le long de la frontière de cette zone, on a

$$\left(\frac{du}{d\tau}, \frac{dv}{d\tau}\right) \cdot \vec{n} < 0$$

où  $\vec{n}$  est le vecteur normal à l'extérieur.

Alors une trajectoire qui part du point critique ne va pas traverser cette frontière et il va falloir qu'elle fasse un cycle limite.

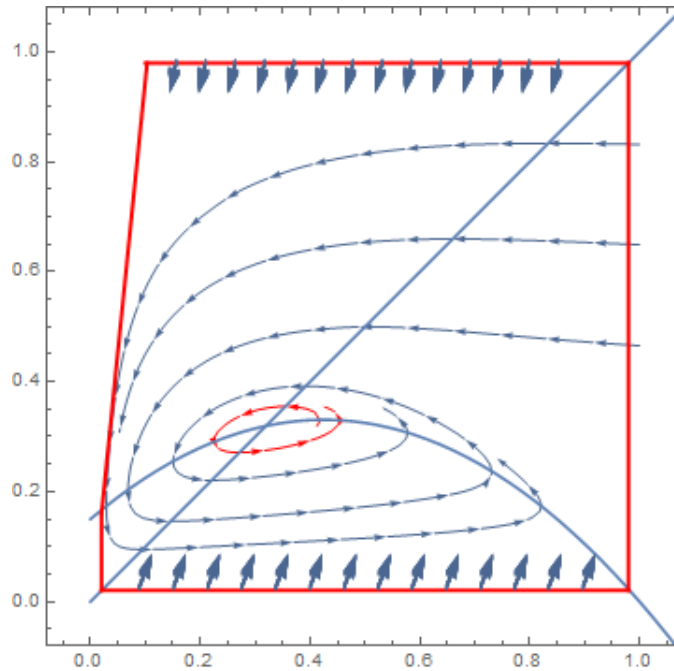


FIGURE 2.5.2 – Le carré à l'extérieur représente cette frontière, et donc il existe un cycle limite au-dedans (en rouge)

Comme on a l'existence du cycle limite et donc pour notre système original, même si on est dans la zone d'instabilité, on a quand même conservé ses caractères de comportement qui tendent à être périodique. (cf. Figure 2.5.3) Mais par contre, on n'a pas une quantité conservée comme avant.



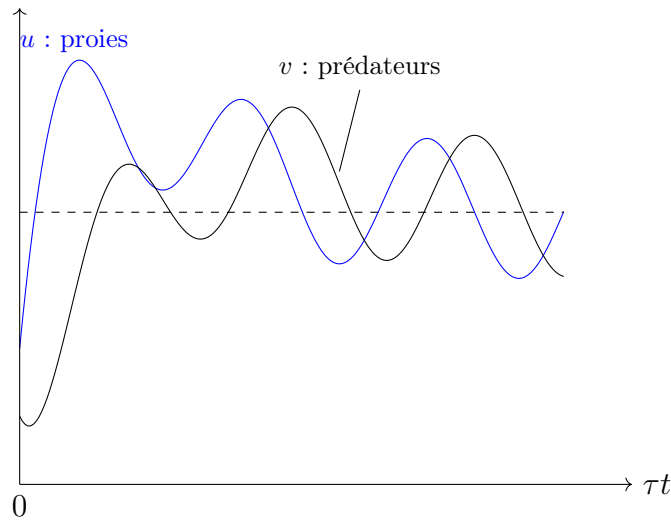


FIGURE 2.5.3 – Notre solution  $(u, v)$  peuvent avoir des trajectoires qui commencent loin de la trajectoire périodique, mais avec le temps elles vont être de plus en plus proches de trajectoires périodiques.

## 2.6 Systèmes Compétitifs

Ce sont des modèles d'évolutions d'espèces qui se retrouvent à être en compétition pour un milieu. Et notre écosystème est en principe d'exclusion compétitive entre les espèces (seulement l'espèce la mieux adaptée survit et l'autre espèce va devenir éteinte).

Dans notre modèle, on considère qu'il y a deux espèces qu'on décrit par  $N_1$  et  $N_2$ . Chaque devrait croître d'une façon logistique si l'autre n'était pas présente, mais il y aura une compétition qui va être mesurée d'une façon qui est proportionnelle à la présence de la deuxième espèce. Donc on écrit notre système comme

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right) = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{N_2 + b_{21} N_1}{K_2} \right) \end{cases}$$

Où  $r_1, K_1, r_2, K_2, b_{12}, b_{21}$  sont des constantes positives.  $r_i$  sont des coefficients de croissance intrinsèque de l'espèce  $i$ .  $K_i$  est la capacité de charge de l'espèce  $i$  (isolée).  $b_{12}$  est le coefficient qui mesure la compétition de l'espèce 2 sur l'espèce 1.

On fait un changement de variables :

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$

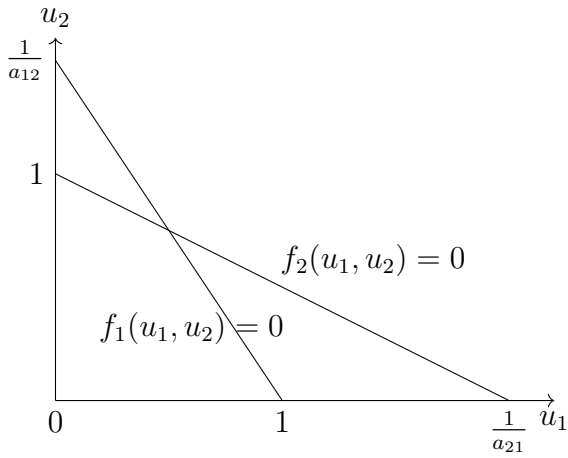
Notre système devient

$$\begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2) = f_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1) = f_2(u_1, u_2) \end{cases}$$

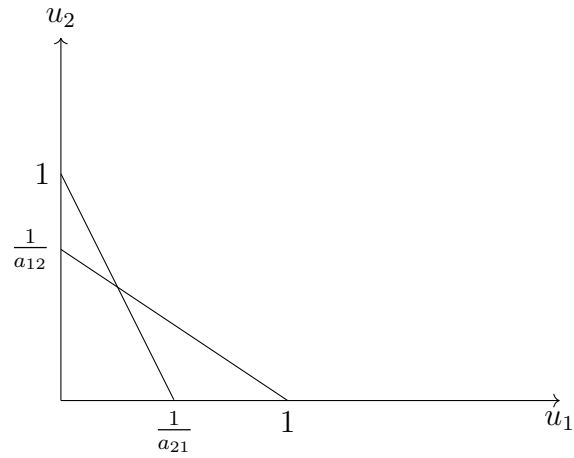
On peut trouver les points critiques  $(u_1^*, u_2^*)$  qui satisfont  $f_1 = f_2 = 0$ , i.e.  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \quad u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

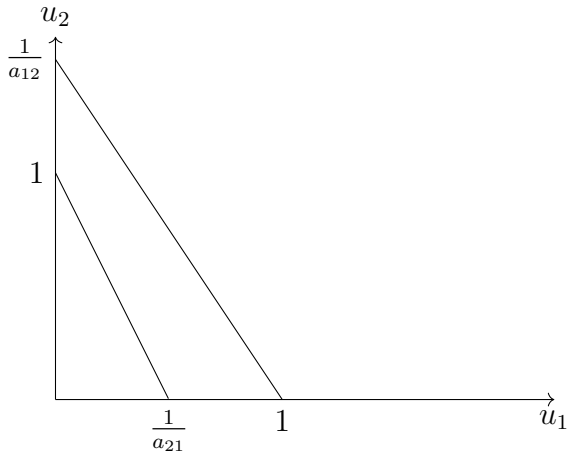
Il faut distinguer les quatre cas :



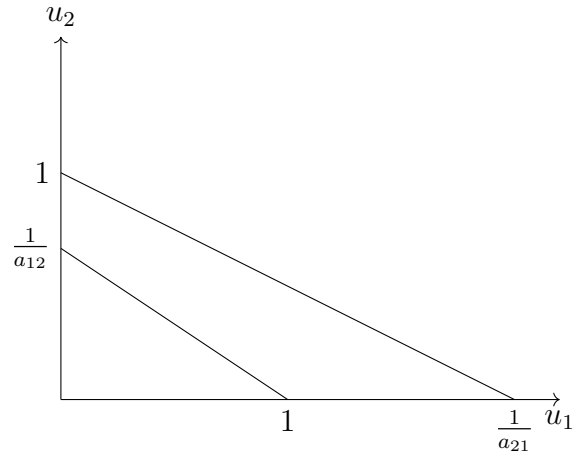
Cas (a) :  $a_{12} < 1, a_{21} < 1$



Cas (b) :  $a_{12} > 1, a_{21} > 1$



Cas (c) :  $a_{12} < 1, a_{21} > 1$



Cas (d) :  $a_{12} > 1, a_{21} < 1$

On voit que dans le cas (c) et (d), il n'y a que trois points stables. Donc finalement, ça dépend des coefficients de compétition  $a_{ij}$  qui prend en compte les deux effets (coefficient original  $b_{ij}$  et le quotient de capacité de charge  $\frac{K_i}{K_j}$ ).

Maintenant on va regarder la stabilité de ces points critiques, on regarde la matrice de linéarisé :

$$A = \left( \begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1}{\partial u_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2}{\partial u_2} \end{array} \right)_{u_1^*, u_2^*} = \left( \begin{array}{cc} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{array} \right)_{(u_1^*, u_2^*)}$$

— Pour le point critique  $(0, 0)$  : on a

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & \rho - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Donc  $\lambda_1 = 1$  et  $\lambda_2 = \rho > 0$ , donc  $(0, 0)$  est linéairement instable.

— Pour le point critique  $(1, 0)$  : on calcule

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & -a_{12} \\ 0 & \rho(1 - a_{21}) - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Donc  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = \rho(1 - a_{21})$ ,  $(1, 0)$  sera linéairement stable si  $a_{21} > 1$ , il sera instable si  $a_{21} < 1$ .

— Pour  $(0, 1)$ , on a  $\lambda_1 = -\rho$ ,  $\lambda_2 = 1 - a_{12}$ . Donc  $(0, 1)$  est linéairement stable si  $a_{12} > 1$ , il est linéairement instable si  $a_{12} < 1$ .

Pour le point critique  $(u_1^*, u_2^*)$ , on a

$$A = \frac{1}{1 - a_{12}a_{21}} \begin{pmatrix} a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} - 1) \\ \rho a_{21}(a_{21} - 1) & \rho(a_{21} - 1) \end{pmatrix}$$

Et donc

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2(1 - a_{12}a_{21})} \left( (a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1) \pm \sqrt{((a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1))^2 - 4\rho(1 - a_{12}a_{21})(a_{12} - 1)(a_{21} - 1)} \right)$$

Finalement, c'est notre principe d'exclusion compétitif : sauf le cas (a) on avait vraiment la possibilité de coexister à long terme, dans tous les autres cas, toutes les configurations initiales vont finir avec l'une des deux qui va exterminer.

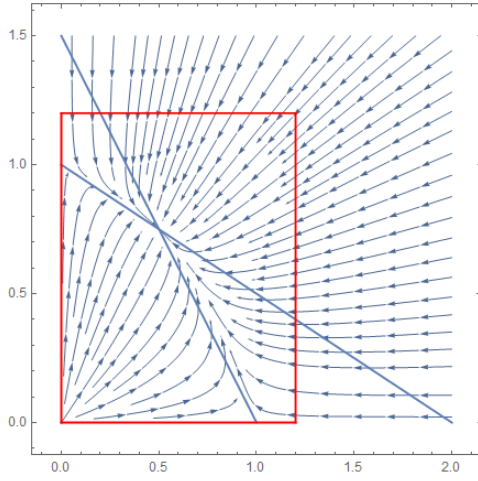


FIGURE 2.6.1 – Cas (a) : C'est le seul cas où le quatrième point critique est stable. En fait on a une zone invariante (le rectangle en rouge, par ex. formé par  $u_1 = U_1 > 1, u_2 = U_2 > 1$  : on peut voir que sur  $u_1 = U_1$ , on a  $1 - U_1 - a_{21}U_1 < 0$ ), donc ce point est aussi globalement stable.

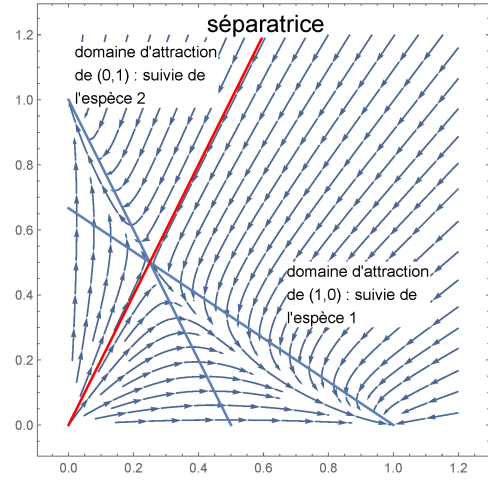


FIGURE 2.6.2 – Cas (b) : Le quatrième point critique serait un point selle, et on a vu que les points  $(1, 0)$  et  $(0, 1)$  sont stables. Il y aura une séparatrice t.q. tout ce qui est à gauche de cette ligne va aller vers le point stable  $(0, 1)$  où seulement l'espèce 2 va survivre, et tout ce qui est à droite de cette ligne va aller vers le point stable  $(1, 0)$  où seulement l'espèce 1 va survivre.

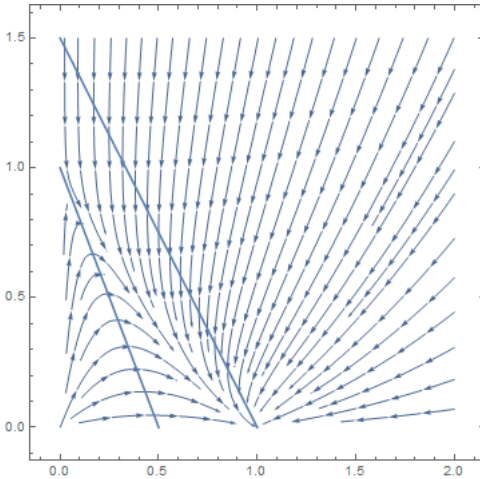


FIGURE 2.6.3 – Cas (c) : Le seul point critique stable est  $(1, 0)$ , donc seulement l'espèce 1 va survivre.

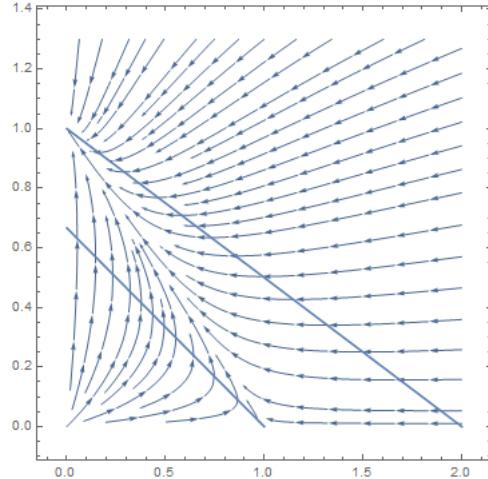


FIGURE 2.6.4 – Cas (d) : Le seul point critique stable est  $(0, 1)$ , donc seulement l'espèce 2 va survivre.

**Exemples 2.6.1.** Supposons qu'on a deux types d'animaux : des petits animaux et les grands animaux en compétitions. Donc pour les animaux plus petits, la capacité de charge sera naturellement plus importante. Soient  $N_1$  les animaux de grande taille et  $N_2$  les animaux de petit taille, et on suppose que  $b_{12} = b_{21}$ , donc si  $K_2 > K_1$ , on a  $a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1} > a_{12}$ . Donc, ça sera l'espèce 2 qui va survivre.

## 2.7 Modèle Mutualistes (Symbiose)

On va décrire des systèmes où on aura que les deux espèces vont s'aider à survivre dans l'environnement. Le modèle naïf va être :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 + a_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 + a_2 N_2 N_1 \end{cases}$$

Mais dans ce cas, toutes les deux vont avoir des croissances sans limite, donc ce n'est pas très réaliste. On considère les modèles avec croissance logistique. Comme c'est un modèle mutualiste, on va ajouter une influence positive qui sera mesurée par  $b_{ij} \frac{N_j}{K_i}$  :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \end{cases}$$

Où  $r_1, r_2, K_1, K_2, b_{12}, b_{21}$  constantes positives.  $b_{12}, b_{21}$  coefficients de coopération entre les espèces 1 et 2. D'après un changement de variables :

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$

Notre système devient

$$\begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2) = f_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1) = f_2(u_1, u_2) \end{cases}$$

Les points critiques :  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et le quatrième point critique

$$u_1^* = \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \quad u_2^* = \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

il est positif si  $1 - a_{12}a_{21} > 0$ . Ce point critique nous donne une coexistence de deux populations où elles sont toutes les deux en train de bénéficier une situation sans exposer vers l'infini. On peut aussi voir que  $(0, 0)$  est instable, et  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  seront des points selles.

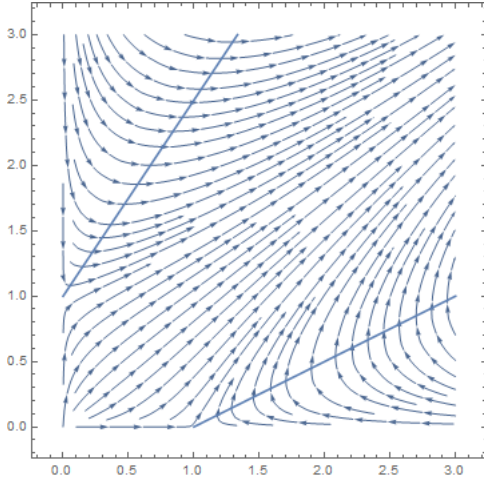


FIGURE 2.7.1 – Si  $1 - a_{12}a_{21} < 0$ , toutes les deux vont exposer.

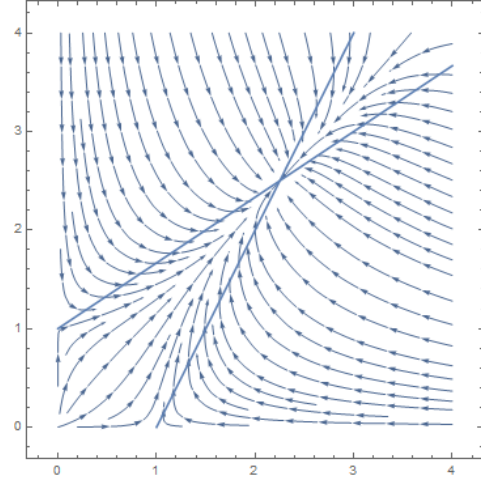


FIGURE 2.7.2 – Si  $1 - a_{12}a_{21} > 0$ , grâce à leur coopération, les populations vont être au-delà de la capacité de charge.

Plus généralement, on peut étudier des systèmes en dimension supérieure :

$$\frac{d\vec{N}}{dt} = \vec{N} \cdot \vec{F}(\vec{N}), \quad \vec{N} = (N_1, \dots, N_n).$$

$$\text{i.e.} \quad \frac{dN_i}{dt} = N_i F_i(N_1, \dots, N_n)$$

Quand on ajoute plus d'espèces, on gagne beaucoup en degré de liberté, donc on va avoir beaucoup plus de richesse de comportements possibles. On peut également avoir plus de déstabilisé.

**Exemples 2.7.1** (Perche du Nil introduit dans le lac Victoria). Dans des années 60 s, les gens ont introduit ce poisson dans le lac Victoria pour faire une source de revenus pour toutes les communautés de pêcheurs. Mais comme ils n'ont pas bien étudié le problème que ces prédateurs vont manger tous les autres poissons. Et finalement, toutes les autres centaines d'espèces des poissons qui avant vivaient en équilibre dans le lac a été complètement perturbé. Et en quelques décennies, les pêcheurs pêchaient beaucoup moins qu'ils pêchaient avant parce que ça a complètement déplacé le point d'équilibre de l'écosystème. Et du coup, il y a beaucoup moins de poissons présents même s'ils ont acheté une espèce en plus.

# Chapitre 3

## Systèmes Monotones

### 3.1 Systèmes Dynamiques Monotones

Monotonicit  est la propri t  de certains syst mes dynamiques dans un espace de Banach avec une relation d'ordre qui va nous permettre de comparer des trajectoires du syst me (ou entre syst mes) et d' tudier la stabilit  des points d' quilibres.

**D finition 3.1.1.** Soit  $Y$  espace de Banach, on dit que  $Y_+ \subset Y$  est un c ne positif si  $Y_+ \neq \emptyset$ ,  $Y_+$  est ferm  et que

- $\forall \lambda \in \mathbb{R}^+, y \in Y_+, \lambda y \in Y_+$ .
- $\forall y_1, y_2 \in Y_+, y_1 + y_2 \in Y_+$ .
- Si on note  $Y_- = -Y_+$ , alors  $Y_+ \cap Y_- = \{0\}$ .

  partir du c ne positif, on peut d finir une relation d'ordre : pour  $X \subset Y$ ,  $x, y \in X$ , on dit que  $x \leq y$  si  $y - x \in Y_+$ . Cette relation d'ordre est r flexive, anti-sym trique et transitive.

On dit que  $x < y$  si  $x \leq y$  et  $x \neq y$ , et que  $x \ll y$  si  $y - x \in \text{int}(Y_+)$ . On note

$$[x, y] := \{z \in Y : x \leq z \leq y\}$$

**D finition 3.1.2.** On appelle une application  $\phi : \mathbb{R}^+ \times X \rightarrow X$  un **semi-groupe** si pour tout  $x \in X$ ,  $\forall s, t \in \mathbb{R}_+$ , on a

$$\phi_0(x) := \phi(0, x) = x, \quad \phi_{t+s}(x) = \phi_t \circ \phi_s(x).$$

On dit que  $x^* \in X$  est un **point d'équilibre** si  $\phi_t(x^*) = x^*$  pour tout  $t \geq 0$ . On appelle **ensemble  $\omega$ -limite** de  $x \in X$

$$\omega(x) := \bigcap_{t \geq 0} \overline{\bigcup_{s \geq t} \phi_s(x)}.$$

*Remarque 3.1.3.* Moralement  $\omega(x)$  est l'ensemble de tous les points vers lesquels on a la convergence d'une certaine façon avec le flot à partir de  $x$ . En particulier, si  $\omega(x) = \{x^*\}$ , on aura  $\phi_t(x) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} x^*$ . Plus précisément,

$$\omega(x) = \{y \in X : \exists t_n \rightarrow \infty \text{ t.q. } \phi_{t_n}(x) \rightarrow y\}$$

On note la boule de rayon  $\epsilon$  :

$$B_X(x, \epsilon) := \{x' \in X : \|x - x'\| < \epsilon\}$$

**Définition 3.1.4.** Pour un semi-groupe  $\phi_t$  et un point d'équilibre  $x^*$ , on dit que

—  $x^*$  est un point d'équilibre **stable** si

$$\forall \epsilon > 0, \exists \delta > 0 : x \in B_X(x^*, \delta) \implies \forall t > 0, \phi_t(x) \in B_X(x^*, \epsilon)$$

—  $x^*$  est **asymptotiquement stable** si  $x^*$  est stable et

$$\exists \delta > 0, \forall \epsilon > 0, \exists t_\epsilon > 0 \text{ t.q. } \forall t \geq t_\epsilon, \forall x \in B_X(x^*, \delta), \text{ on a } \phi_t(x) \in B_X(x^*, \epsilon)$$

**Définition 3.1.5.** Pour un semi-groupe  $\phi$ , on dit que

—  $\phi$  est **monotone** sur  $X$  si

$$\forall x, y \in X, \forall t \geq 0, \quad x \leq y \implies \phi_t(x) \leq \phi_t(y)$$

—  $\phi$  est **fortement monotone** si  $\phi$  est monotone et que

$$\forall x, y \in X, \forall t > 0, \quad x < y \implies \phi_t(x) \ll \phi_t(y)$$

—  $\phi$  **préserve l'ordre dans un sens fort (SOP. strongly order preserving)** si  $\phi$  est monotone et que

$$\forall x, y \in X, \quad x < y \implies \exists t_0, \epsilon_x, \epsilon_y > 0 \text{ t.q. } \phi_{t_0}(B_X(x, \epsilon_x)) \leq \phi_{t_0}(B_X(y, \epsilon_y))$$



Donc  $\phi$  fortement monotone  $\implies \phi$  SOP  $\implies \phi$  monotone.

**Théorème 3.1.6.** *Soit  $\phi$  est SOP avec équilibres  $u$  et  $v$  t.q.  $u < v$ . Alors si  $\forall t > 0$ ,  $\phi_t([u, v])$  est pré-compacte, on a qu'une des trois possibilités suivantes est vérifiée :*

1.  $\exists w$  point d'équilibre dans  $[u, v] \setminus \{u, v\}$ .
2.  $\forall x \in [u, v] \setminus \{v\}$ ,  $\phi_t(x) \rightarrow u$ .
3.  $\forall x \in [u, v] \setminus \{u\}$ ,  $\phi_t(x) \rightarrow v$ .

**Théorème 3.1.7.** *Supposons que  $\phi$  est SOP et a exactement un seul équilibre  $x^* \in X$  et que  $\forall x \in X \setminus \{x^*\}$ , il existe des suites  $\{\underline{x}_n\}$ ,  $\{\bar{x}_n\}$  tels que*

$$\underline{x}_n < \underline{x}_{n+1} < x < \bar{x}_{n+1} < \bar{x}_n, \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \underline{x}_n = \lim_{n \rightarrow \infty} \bar{x}_n = x$$

*Alors pour tout  $x \in X$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi_t(x) = x^*$ .*

## 3.2 Systèmes Compétitifs à Deux Espèces

On suppose que

- $X_1$  et  $X_2$  espaces de Banach avec des cônes positifs  $X_1^+$ ,  $X_2^+$  (relations d'ordre  $\leq$ ).
- $X = X_1 \times X_2$  est un espace de Banach ordonné par le cône positif  $X^+ = X_1^+ \times X_2^+$  (l'ordre produit). On définit

$$x = (x_1, x_2) \leq y = (y_1, y_2) \iff y - x \in X^+ \iff x_1 \leq y_1 \text{ et } x_2 \leq y_2$$

et aussi  $<$ ,  $\ll$  définis comme avant.

**Définition 3.2.1.** L'ordre (partielle) de compétition  $\leq_C, <_C, \ll_C$  sur  $X$  est celui engendré par le cône  $C := X_1^+ \times (-X_2^+)$  :

$$x = (x_1, x_2) \leq_C y \iff y - x \in C \iff x_1 \leq y_1 \text{ et } x_2 \geq y_2$$

$$x \ll_C y \iff x_1 \ll y_1 \text{ et } x_2 \gg y_2$$

Les hypothèses qui sont naturelles sur le semi-groupe : soit  $\phi : \mathbb{R}_+ \times X^+ \rightarrow X^+$  un semi-groupe qui est  $C^0$

(H1) —  $\phi$  est SOP sur  $X^+$  pour  $<_C$ .

- $\forall t > 0, \forall (x_1, x_2) \in X^+, \phi_t([0, x_1] \times [0, x_2])$  est pré-compact.
- (H2)<sub>1</sub> —  $\forall t \geq 0, \phi_t(X_1^+ \times \{0\}) \subset (X_1^+ \times \{0\})$ .
- $\exists \hat{x}_1 \in X_1^+, \hat{x}_1 \gg 0$  et  $E_1 = (\hat{x}_1, 0)$  est un équilibre de  $\phi$ .
- (H2)<sub>2</sub> —  $\phi$  est symétrique dans  $\{0\} \times X_2^+$ , et on note le point d'équilibre par  $E_2 := (0, \hat{x}_2)$ .
- (H3) —  $E_0 = (0, 0)$  est un équilibre répulsif, i.e.

$$\exists \epsilon > 0, \forall x \in B(E_0, \epsilon), \exists t_0 > 0, \text{ t.q. } \phi_{t_0}(x) \in B(E_0, \epsilon)$$

- (H4) —  $\forall x = (x_1, x_2) \in X^+, (x_1, x_2) > 0$ , alors  $\forall t > 0, 0 \ll \phi_t(x)$ , et

$$\forall x <_C y \in X^+, x \gg 0 \text{ et } y \gg 0 \implies \forall t > 0, \phi_t(x) \ll \phi_t(y)$$

*Remarque 3.2.2.* L'hypothèse (H1) dit que le système est compétitif.

**Théorème 3.2.3.** *Si on suppose tous ces hypothèses, alors*

1.  $\forall x \in X^+, w(x) \subset I := [0, \hat{x}_1] \times [0, \hat{x}_2]$ .
2. *On a une des trois possibilités suivantes :*
  - *Il existe un équilibre de coexistence dans  $I \cap \text{int} X^+$*
  - $\forall x = (x_1, x_2) \in I, x_1, x_2 > 0, \phi_t(x) \rightarrow E_1$ .
  - $\forall x = (x_1, x_2) \in I, x_1, x_2 > 0, \phi_t(x) \rightarrow E_2$ .

L'hypothèse qui dit que le système est compétitif est (H1), c'est-à-dire  $\phi$  est SOP pour la relation d'ordre  $<_C$  associé à  $X_C^+ = X_1^+ \times (-X_2^+)$ . C'est à dire qu'une des espèces va être plus importante dans l'état qu'on a comparé, mais l'espèce qui est en compétition avec elle doit être moins importante dans l'état qu'on va comparer. On a

$$\text{int} X_C^+ = \text{int} X_1^+ \times \text{int}(-X_2^+)$$

En effet,  $(x_1, x_2) = x <_C \bar{x} = (\bar{x}_1, \bar{x}_2)$  dit que la population 2 a un avantage dans l'état  $x$  par rapport à  $\bar{x}$ , parce qu'elle est plus grande et que la population avec laquelle elle est en compétition (la population 1) est plus petite. L'hypothèse (H1) va nous assurer que cet avantage de la population 2 dans  $x$  par rapport à  $\bar{x}$  va être préservée par notre évolution.

### 3.3 Systèmes Monotones dans un Cadre Euclidien

C'est essentiellement des équations différentielles ordinaires dans  $\mathbb{R}^n$ . L'ordre partiel sera celui associé au cône positif de  $\mathbb{R}^n$  (vecteurs de  $\mathbb{R}^n$  avec des coordonnées positives). Être

coopératif va correspondre à engendrer un flow qui est monotone dans les directions positives du temps, et être compétitif va être de même mais avoir des flows monotones en arrière dans le temps.

On va considérer des systèmes d'équations différentielles ordinaires du type

$$x' = f(x), \quad f \in C^1(D) \quad (3.3.1)$$

où  $D$  est un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ . Soit  $\phi_t(x)$  la solution de (3.3.1) qui passe le point  $x$  pour  $t = 0$ .

Pour  $t \geq 0$  on obtient **l'orbite positive** passant par  $x$  :

$$\gamma^+(x) = \{\phi_t(x) : t \geq 0\}$$

Et pareil **l'orbite négative** passant par  $x$  :

$$\gamma^-(x) = \{\phi_t(x) : t \leq 0\}$$

On peut définir l'équivalent des ensembles  $\omega$ -limite pour l'orbite négatif : à l'image de  $\omega(x)$ , si  $\gamma^-(x)$  a une fermeture compacte dans  $D$ , on définit **ensemble  $\alpha$ -limite**

$$\alpha(x) = \bigcap_{t \leq 0} \overline{\bigcup_{\tau \leq t} \phi_\tau(x)}.$$

On définit le **cône non-négatif** de  $\mathbb{R}$  comme

$$\mathbb{R}_+^n = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0 \forall i\}$$

L'ordre partiel associé sera défini par

$$y \leq x \iff x - y \in \mathbb{R}_+^n \iff y_i \leq x_i \forall i = 1, \dots, n$$

**Définition 3.3.1.** On dit que  $x < y$  si  $x \leq y$  et  $x \neq y$  (i.e. si  $x \leq y$  et qu'il existe  $i$  t.q.  $x_i < y_i$ ). On dit que  $x \ll y$  si  $x_i < y_i$  pour tout  $i = 1, \dots, n$ .

**Définition 3.3.2.** Pour le système (3.3.1), on dit que  $f$  est **de type K** dans  $D$  si

$$f_i(a) \leq f_i(b), \quad \forall a \leq b \text{ et } a_i = b_i.$$

**Proposition 3.3.3.** Soient  $f$  de type K sur  $D$  et  $x_0, y_0 \in D$ . Soit  $<_r$  une des relations

$\leq, <, \ll$ . Alors si  $x_0 <_r y_0$  et que  $t > 0$  t.q.  $\phi_t(x_0)$  et  $\phi_t(y_0)$  sont définis, on a

$$\phi_t(x_0) <_r \phi_t(y_0)$$

Ça veut dire que si deux points sont comparables, alors le flow va conserver cette comparaison.

*Remarque 3.3.4.* La proposition donne une condition nécessaire pour que  $f$  soit de type K.

**Définition 3.3.5.** On dit que le domaine  $D$  est **p-convex** si  $\forall x, y \in D$ , si  $x \leq y$ , alors le segment

$$\overline{xy} = \{tx + (1-t)y : t \in [0, 1]\} \subset D$$

Notons que  $D$  convexe  $\implies D$  p-convex.

*Remarque 3.3.6.* Si  $D \subset \mathbb{R}^n$  p-convex et

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \geq 0, \quad \forall j \neq i, \quad \forall x \in D \quad (3.3.2)$$

alors  $f$  est de type K sur  $D$ . En effet, c'est une conséquence de théorème fondamental : pour  $a \leq b$  et  $a_i = b_i$ , on a

$$f_i(b) - f_i(a) = \int_0^1 \sum_{j \neq i} \frac{\partial f_i}{\partial x_j} (a + r(b-a)) (b_j - a_j) dr \geq 0$$

Donc  $f$  est de type K sur  $D$ .

*Remarque 3.3.7.* La proposition (3.3.3) a sens analogue pour des systèmes non-autonomes  $x' = f(t, x)$ , où  $f$  est  $C^1$  sur  $\mathbb{R}^+ \times D$ , et pour tout  $t > 0$ ,  $f(t, \cdot)$  est de type K dans  $D$ .

*Remarque 3.3.8* (Positivité de la solution du système linéaire). Si on regarde le système linéaire

$$y' = Df(x(t))y$$

où  $x(t)$  est la solution de (3.3.1) pour  $t \in \mathbb{R}^+$  et que  $Df(x)$  est la matrice Jacobienne de  $f$  au point  $x$ . Si on a

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \geq 0, \quad \forall i \neq j, \quad \forall x \in D$$

Alors le système  $y' = g(t, y) = Df(x(t))y$  satisfait les hypothèses de la remarque (3.3.6) et donc la monotonie (Remarque (3.3.7)) nous donne que  $0 <_r y(0) \implies 0 <_r y(t), \forall t > 0$ . Car 0 est une solution du système  $y' = g(t, y) = Df(x(t))y$ .

*Remarque 3.3.9.* Si on considère (3.3.1) et que  $D$  est un ensemble fermé  $\subset \mathbb{R}^n$ , on va pouvoir garder les conclusions de la Proposition (3.3.3) si  $f \in C^1$  dans un voisinage de  $D$  et que  $D$

est la fermeture d'un ensemble  $G$  où  $f$  est de type  $K$ . Supposons aussi que  $D$  est invariant par (3.3.1) et que  $\forall x, y \in D$  t.q.  $x < y$ , il existe des suites  $x_m, y_n \in G$  t.q.

$$x_n < y_n, \quad x_n \rightarrow x, \quad y_n \rightarrow y$$

Alors si  $x <_r y$ , on a  $\phi_t(x) <_r \phi_t(y)$ ,  $\forall t \geq 0$ .

**Définition 3.3.10.** 1. Le système (3.3.1) est dit coopératif si (3.3.2) est vérifié sur la domaine p-convex  $D$ .

2. Le système (3.3.1) est dit compétitif sur le domaine p-convex  $D$  si

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0, \quad i \neq j, \quad x \in D$$

On remarque si (3.3.1) est compétitif (avec flot  $\phi_t$ ), alors  $x' = -f(x)$  est coopératif avec flot  $\phi_t(x) = \phi_{-t}(x)$ , et vice-versa.

Un système coopératif est un système monotone et il préserve l'ordre  $<_r$  pour  $t \geq 0$ . Un système compétitif sera tel que le flot pour  $t \leq 0$  (flot avec  $t$  inversé) est monotone : si  $x \leq y$  et  $t < 0$ , alors  $\phi_t(x) \leq \phi_t(y)$ .

*Remarque 3.3.11.* Pour  $f$  compétitif, si  $x$  et  $y$  ne sont pas comparables, c'est-à-dire ni  $x \leq y$  ni  $y \leq x$ , alors  $\phi_t(x)$  et  $\phi_t(y)$  ne sont pas comparables  $\forall t > 0$ .

*Démonstration.* Si jamais  $\phi_t(x)$  et  $\phi_t(y)$  étaient comparables, on aurait appliqué  $\phi_{-t}$  à ces points et déduit  $x = \phi_{-t}\phi_t(x) \leq \phi_{-t}\phi_t(y) = y$ .  $\square$

La propriété de ne pas être comparables est préservée par le flot compétitif. La propriété d'être comparable (et la comparaison elle-même) est préservée par un système coopératif.

## 3.4 Ensembles Invariants et Solutions Monotones

**Proposition 3.4.1.** Si  $x' = f(x)$  est coopératif et que  $<_r$  est une des relations  $\leq, <, \ll$ , alors

$$P_+ := \{x \in D : 0 <_r f(x)\} \quad \text{et} \quad P_- := \{x \in D : f(x) <_r 0\}$$

sont positivement invariants, i.e.  $\phi_t(P_\pm) \subset P_\pm$ ,  $t \geq 0$ .

De plus, si  $x \in P_+$ , alors  $\phi_t(x)$  est croissant pour  $t \geq 0$ , si  $x \in P_-$ , alors  $\phi_t(x)$  est décroissant pour  $t \geq 0$ . De plus, si la fermeture de  $\gamma^+(x)$  est compacte, alors  $\omega(x)$  est un équilibre.

Par ailleurs, si  $x' = f(x)$  est compétitif,

$$U_+ = \{x \in D : \exists i, f_i(x) > 0\} \text{ et } U_- = \{x \in D : \exists i, f_i(x) < 0\}$$

sont positivement invariants par le flot associé. De plus les ensembles

$$V_+ = \{x \in D : \exists i, f_i(x) \geq 0\} \text{ et } V_- = \{x \in D : \exists i, f_i(x) \leq 0\}$$

sont positivement invariants par le flot associé. Par ailleurs,  $V_+ \cap V_-$  est fermé, positivement invariant et contient tout ensemble invariant compact qui ne contient pas des points d'équilibres.

*Démonstration.* D'abord on suppose que le système est coopératif. Si  $x(t)$  est une solution de (3.3.1), alors  $y(t) = f(x(t))$  est une solution des systèmes linéaires de la Remarque (3.3.6) :  $y' = g(t, y)y$ , où  $g = Df(x(t))$ . Donc  $y(t) >_r 0$ .

Comme le système est coopératif, on a les positivités des  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ , pour  $i \neq j$ . Donc  $\text{Int}(\mathbb{R}_+^n)$ ,  $\mathbb{R}_+^n \setminus \{0\}$  et  $\mathbb{R}_+^n$  sont positivement invariants pour le système linéaire, ainsi que les ensembles  $P_+$ ,  $P_-$ .

Cas où (3.3.1) est compétitif : soit  $x_0 \in U_+$ , si  $U_+$  n'était pas positivement invariant, alors il existerait  $s > 0$  t.q.  $\phi_s(x_0) \notin U_+$ . Soit

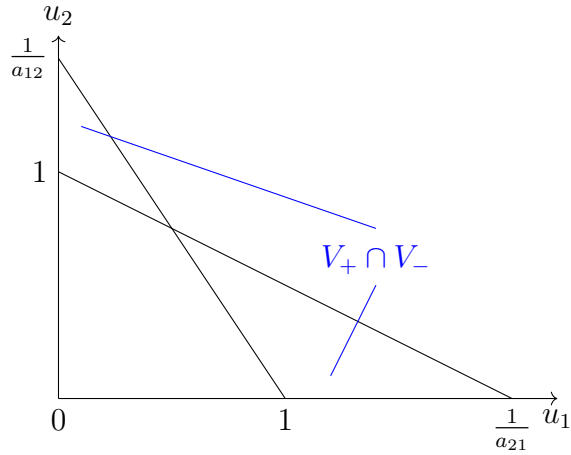
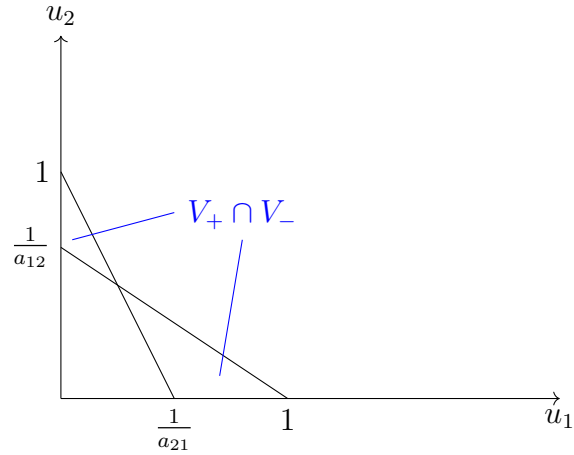
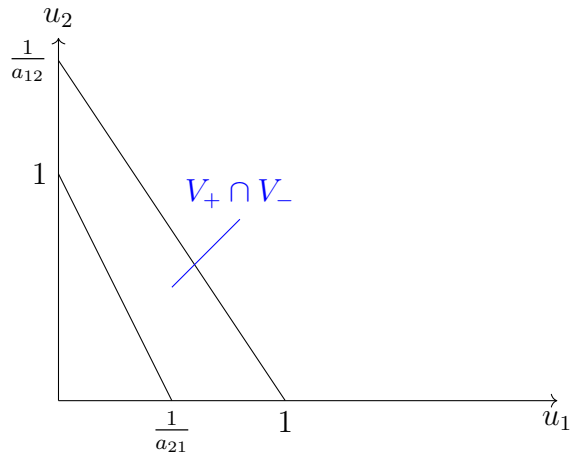
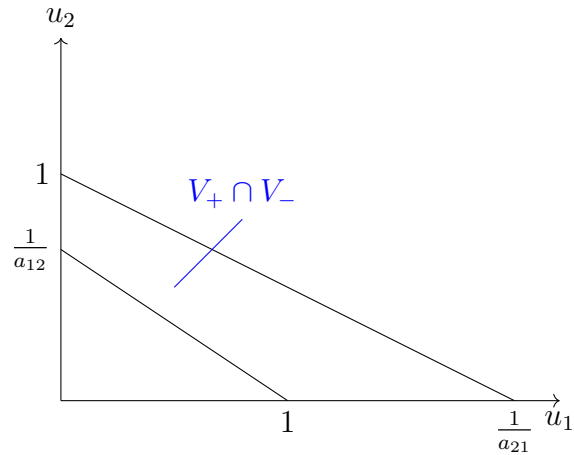
$$y_0 = \phi_s(x_0) \in G = \{z \in D : -f(z) \geq 0\}$$

Alors  $G$  est positivement invariant pour le système coopératif  $x' = -f(x)$  (c'est le  $P_+$  de ce système). Le flot associé au système avec  $t$  inversé est  $\phi_{-t}$ , donc  $x_0 = \phi_{-s}(y_0) \in G$ . Ce qui contredit l'hypothèse que  $x_0 \in U^+$  et démontre que  $U^+$  est positivement invariant. Même démonstration pour  $U_-$ ,  $V_+$  et  $V_-$  positivement invariants pour une dynamique compétitive.

$V_+ \cap V_-$  est bien positivement invariant, car c'est l'intersection de deux ensembles invariants. Maintenant soit  $A$  un ensemble invariant compact. Si  $x \in A$  mais  $x \notin V_+$ , alors  $-f(x) \gg 0$ . Par la première partie de la démonstration, on a  $-f(\phi_{-t}(x)) \gg 0$  pour  $t > 0$ , donc  $\phi'_t(x) = f(\phi_t(x)) \ll 0$  et  $\phi_t(x)$  est décroissant pour  $t < 0$ . Comme  $A$  est compact,  $\alpha(x)$  sera un point d'équilibre dans  $A$ . Mais  $A$  n'a pas de point d'équilibre, donc  $A \subset V_+$ . Même pour  $A \subset V_-$ .  $\square$

Comme conséquence directe, soit  $\phi_t$  le flot pour un système compétitif, si  $\phi_t(x)$  n'intersecte pas  $V_+ \cap V_-$ . Alors  $\phi_t(x)$  sera soit strictement croissant soit strictement décroissant. Donc si  $\phi_t$  engendre une orbite positive avec une fermeture compacte, alors il faut qu'elle converge vers un équilibre. De plus, toute orbite périodique d'un flot compétitif doit être contenue dans  $V_+ \cap V_-$ .

**Exemples 3.4.2.** Pour le système de Lotka-Volterra, l'ensemble  $V_+ \cap V_-$  est montré par le dessin suivant.

Cas (a) :  $a_{12} < 1, a_{21} < 1$ Cas (b) :  $a_{12} > 1, a_{21} > 1$ Cas (c) :  $a_{12} < 1, a_{21} > 1$ Cas (d) :  $a_{12} > 1, a_{21} < 1$ 

**Théorème 3.4.3.** Soit  $x' = f(x)$  un système coopératif (resp. compétitif) dans un domaine  $D \subset \mathbb{R}^2$ . Si  $x(t)$  est une solution définie pour tout  $t \geq 0$  (resp.  $t \leq 0$ ), alors il existe  $T \geq 0$  t.q.  $x_i(t)$ ,  $i = 1, 2$  sont monotones pour  $t \geq T$  (resp. pour  $t \leq -T$ ). En particulier, si  $\gamma^+(x(0))$  (resp.  $\gamma^-(x(0))$ ) a une fermeture compacte dans  $D$ , alors  $\omega(x(0))$  (resp.  $\alpha(x(0))$ ) se réduit à un seul point qui est un équilibre de (3.3.1).

*Démonstration.* On va utiliser l'égalité suivante :

$$\frac{d}{dt}(f_1(x(t))f_2(x(t))) = \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right) (f_1 f_2) + \frac{\partial f_1}{\partial x_2} f_2^2 + \frac{\partial f_2}{\partial x_1} f_1^2$$

Si notre système est coopératif, on a

$$\frac{d}{dt}(f_1 f_2) \geq \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right) (f_1 f_2)$$

Si notre système est compétitif, on a

$$\frac{d}{dt}(f_1 f_2) \leq \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right) (f_1 f_2) \quad (3.4.1)$$

On va montrer le cas pour un système compétitif. Soit

$$Q_+ = \{x \in D : f_1(x) \geq 0 \text{ et } f_2(x) \leq 0\}, \quad Q_- = \{x \in D : f_1(x) \leq 0 \text{ et } f_2(x) \geq 0\}$$

Alors  $Q_+$  est positivement invariant. Supposons que ce n'est pas le cas, alors il existe  $x_0 \in Q_+$  t.q.  $f_1(x_0) = 0$  et  $f_2(x_0) < 0$  et  $f_1(\phi_t(x_0)) < 0$  pour toute  $t > 0$  arbitrairement petit, ou il existe  $x_0 \in Q_+$  t.q.  $f_1(x_0) > 0$  et  $f_2(x_0) = 0$  et  $f_2(\phi_t(x_0)) > 0$  pour toute  $t > 0$  arbitrairement petit. Alors par (3.4.1), on a

$$f_1(\phi_t(x_0))f_2(\phi_t(x_0)) \leq 0, \quad t \geq 0$$

ce qui contredit le choix de  $x_0$  qui implique que  $f_1(\phi_t(x_0)) < 0$  et que  $f_2(\phi_t(x_0)) < 0$  pour  $t > 0$  assez petit. Donc  $Q_+$  est positivement invariant et la même démonstration pour  $Q_-$ .

Même type d'argument pour le système coopératif,  $P_+$  et  $P_-$ , où

$$P_+ = \{x \in D : f_1(x) \geq 0 \text{ et } f_2(x) \geq 0\}, \quad P_- = \{x \in D : f_1(x) \leq 0 \text{ et } f_2(x) \leq 0\}$$

On conclut pour le cas compétitif. Si jamais il existe  $t_0$  t.q.  $x(t_0) \in Q_+ \cup Q_-$ , alors les dérivées de  $x$ , c'est-à-dire que les composantes de  $f$  gardent leurs signes et donc  $x$  est monotone : par exemple, supposons que c'est  $x(t_0) \in Q_+$ , comme  $x(t) \in Q_+$  pour tout  $t \geq t_0$ , on a  $f_1(x(t)) \geq 0$  et  $f_2(x(t)) \leq 0$  pour tout  $t \geq t_0$ . Donc  $x_1(t)$  est croissant et  $x_2(t)$  est décroissant pour tout  $t \geq t_0$ .

Par ailleurs, si  $x(t) \notin Q_+ \cup Q_-$  pour tout  $t \geq 0$ . Alors pour chaque  $t$ , soit  $f(x(t)) \gg 0$ , soit  $f(x(t)) \ll 0$ . Mais si on considère l'ensemble  $\{f(x, t) : t \geq 0\}$  qui est connexe, on conclut



que ou bien  $f(x(t)) \gg 0$  pour tout  $t$ , ou bien  $f(x(t)) \ll 0$  pour tout  $t$ . Et dans ce cas,  $x(t)$  est bien monotone (strictement).  $\square$

*Remarque 3.4.4.* On n'a pas utilisé les propriétés de monotonie du flot, donc les résultats restent valables même si  $D$  n'est pas p-convex.

**Définition 3.4.5.** Considérons  $x(t)$  solution de (3.3.1) sur un intervalle  $I$ . On dit que  $[a, b] \subset I$  est un **intervalle de croissance** si  $x(a) < x(b)$ . On dit que  $[a, b] \subset I$  est un **intervalle de décroissance** si  $x(b) < x(a)$ .

**Lemme 3.4.6.** Soit  $x(t)$  solution d'un système coopératif (3.3.1) sur  $I$ . Alors  $x(t)$  ne peut pas avoir un intervalle de croissance et un intervalle de décroissance qui soient disjoints.

**Théorème 3.4.7.** L'ensemble limite compact d'un système coopératif ou compétitif ne peut pas contenir deux points en relation  $\ll$  (on ne peut pas avoir  $x$  et  $y$  tels que  $x \ll y$ ).

Dans  $\mathbb{R}^2$ , si jamais un système compétitif ou coopératif avait une orbite périodique. Il va toujours exister deux points  $x, y$  tels que  $x_1 < y_1$  et  $x_2 < y_2$ . Donc dans  $\mathbb{R}^2$  les systèmes compétitifs ou coopératifs ne peuvent pas avoir des orbites périodiques (Rappelons qu'on a montré que les orbites vont être monotones à partir d'un certain temps  $T$ ).

**Proposition 3.4.8.** Soit  $\gamma$  une orbite périodique non triviale d'un système (3.3.1) coopératif ou compétitif. Alors  $\gamma$  ne peut pas avoir deux points  $x, y$  t.q.  $x < y$ .

*Démonstration.* Supposons (3.3.1) coopératif et par absurde, supposons qu'il existe  $y_1, y_2 \in \gamma$  t.q.  $y_1 < y_2$ . Soit  $T$  la période minimale de la solution  $x(t) = \phi_t(y_2)$ . Comme  $y_1 \in \gamma$ , il existe  $\tau \in (0, T)$  t.q.  $\phi_\tau(y_2) = y_1$ . Comme  $x(\tau) = y_1 < y_2 = x(0)$ ,  $[0, \tau]$  est un intervalle de décroissance.

Par ailleurs,  $x(\tau + T) = x(\tau) = y_1 < y_2 = x(2T)$ . L'intervalle  $[\tau + T, 2T]$  est un intervalle de croissance. Donc  $[0, \tau] \subset [0, T]$  et  $[T + \tau, 2T] \subset [T, 2T]$  sont des intervalles disjoints et le premier est de croissance tandis que le deuxième est de décroissance. C'est une contradiction.  $\square$

**Définition 3.4.9.** Soit  $A$  un ensemble invariant de  $x' = f(x)$  avec flot  $\phi_t$  et soit  $B$  un ensemble invariant pour le système  $y' = F(y)$  avec flot  $\psi_t$ . On dit que  $\phi_t$  dans  $A$  est **topologiquement équivalent** au flot  $\psi_t$  dans  $B$  s'il existe un homeomorphisme  $Q : A \rightarrow B$  t.q.

$$Q(\phi_t(x)) = \psi_t(Q(x)), \quad \forall x \in A, \forall t \in \mathbb{R}.$$

Cela définit une relation d'équivalence dans l'ensemble des flots.

**Définition 3.4.10.** Le système d'EDO  $y' = F(y)$  défini sur  $\mathbb{R}^k$  est **Lipschitz** si  $F$  est Lipschitz, i.e.

$$\exists C > 0, |F(y_1) - F(y_2)| \leq C|y_1 - y_2|, \quad \forall y_1, y_2 \in \mathbb{R}^k.$$

**Théorème 3.4.11.** *Le flot sur un ensemble limite compact d'un système coopératif ou compétitif sur  $\mathbb{R}^n$  est topologiquement équivalent à un flot dans un ensemble invariant compact d'un système Lipschitz d'EDO dans  $\mathbb{R}^{n-1}$ .*

**Théorème 3.4.12.** *Un ensemble limite compact d'un système coopératif ou compétitif dans  $\mathbb{R}^3$  qui ne contient pas des points d'équilibres est une orbite périodique.*

À la place de considérer toujours le cône  $\mathbb{R}_+^n$  pour définir la relation d'ordre (partielle) dans  $\mathbb{R}^n$ , on peut considérer des cônes plus généraux qui vont nous permettre d'étendre notre analyse des systèmes coopératifs et compétitifs à beaucoup plus de systèmes d'EDO dans  $\mathbb{R}^n$ .

Pour  $m = (m_1, m_2, \dots, m_n)$  avec  $m_i \in \{0, 1\}$ ,  $i = 1, \dots, n$ . On définit

$$K_m = \{x \in \mathbb{R}^n : (-1)^{m_i} x_i \geq 0, \text{ pour } 1 \leq i \leq n\}$$

Avec la relation d'ordre associée à  $K_m$ , on a

$$x \leq_m y \iff y - x \in K_m$$

Définissons aussi  $<, \ll$ . De plus, si on définit

$$P = \text{diag}[(-1)^{m_i}] : P_{ii} = (-1)^{m_i}, P_{ij} = 0, i \neq j.$$

Alors  $x \leq_m y \iff P(x) \leq P(y)$  pour  $\mathbb{R}_+^n = K_{(0, \dots, 0)}$ .

**Définition 3.4.13.** Le domaine  $D$  est dit  $p_m$ -**convex** si

$$\forall x, y \in D, x \leq_m y, \quad \overline{xy} = \{tx + (1-t)y : t \in [0, 1]\} \subset D.$$

Le système

$$x' = f(x) \tag{3.4.2}$$

est **compétitif** par rapport à  $K_m$  sur l'ensemble  $D$  qui est  $p_m$ -convex si

$$(-1)^{m_i+m_j} \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0, \quad \forall i \neq j, \forall x \in D.$$

Il est **coopératif** par rapport à  $K_m$  sur  $D$  si on a

$$(-1)^{m_i+m_j} \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0, \quad \forall i \neq j, \forall x \in D.$$

**Proposition 3.4.14.** *Si  $D$  est  $p_m$ -convex et que  $f \in C^1(D)$  tel que  $f$  est coopératif. Soit  $<_r$  une des relations  $\leq_m, <_m, \ll_m$ . Alors si  $x <_r y$  et que  $\phi_t(x), \phi_t(y)$  sont définies pour  $t > 0$ , on a que  $\phi_t(x) <_r \phi_t(y)$ . Si  $f$  est compétitif on a le même résultat, mais pour  $t < 0$ .*

*Démonstration.* On remarque que  $P = P^{-1}$ . Comme  $D$  est  $p_m$ -convex,  $PD \subset \mathbb{R}^n$  est  $p$ -convex. Soient  $g : PD \rightarrow \mathbb{R}^n$  défini par  $g(y) = Pf(Py)$  et  $\psi_t$  le flot associé à  $g$  ( $y' = g(y)$ ). Alors  $\psi_t(y) = P\phi_t(P(y))$ .

Si  $x \leq_m y$ , alors  $Px \leq Py$  et donc par la proposition précédente, on a  $\psi_t(Px) \leq \psi_t(Py)$ . Ce qui implique que  $\phi_t(x) \leq \phi_t(y)$ . Et même pour  $<_m, \ll_m$ .  $\square$

*Remarque 3.4.15.*  $x' = f(x)$  est coopératif (resp. compétitif) pour  $K_m$ , c'est que  $y' = g(y) = Pf(Py)$  soit coopératif (resp. compétitif) dans le sens  $\mathbb{R}_+^n$ . Tous les résultats démontrés dans ce cadre vont donc être valables pour des systèmes coopératifs (resp. compétitifs) par rapport à  $K_m$ .

**Algorithme pour voir si un système  $x' = f(x)$  est coopératif ou compétitif** dans un domaine  $D$  par rapport à un cône  $K_m$  (critère pour coopératif, le compétitif en inversant le temps) :

1. Vérifier si les éléments non-diagonaux de la Jacobienne ( $Df$ ) ont des signes stables. C'est-à-dire pour tout  $i \neq j$ , soit  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0$  sur  $D$  ou  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0$  sur  $D$ .
2. Vérifier s'il y a la symétrie de signes :

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \frac{\partial f_j}{\partial x_i}(y) \geq 0, \quad \forall i \neq j, \forall x, y \in D.$$

3. On définit pour  $i < j$  :

$$S_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{si } \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) + \frac{\partial f_j}{\partial x_i}(x) > 0, \text{ pour un } x \in D \\ 1 & \text{si } \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) + \frac{\partial f_j}{\partial x_i}(x) < 0, \text{ pour un } x \in D \end{cases}$$

et  $S_{ij} \in \{0, 1\}$  au choix si  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) + \frac{\partial f_j}{\partial x_i}(x) \equiv 0$ . On considère le système de  $\frac{n(n-1)}{2}$  équations linéaires

$$m_i + m_j = s_{ij} \pmod{2}, \quad i < j$$

S'ils peuvent se résoudre pour  $m$ , alors ce système est coopératif.

### 3.5 Systèmes Coopératifs Irréductibles

Systèmes coopératifs irréductibles correspondent à avoir des conditions pour avoir des flots fortement monotones (retrouver le cadre SOP qu'on avait utilisé dans le cadre général). On va voir que dans ce cadre plus fort de la matrice jacobienne qui est irréductible, on peut obtenir l'équivalent des résultats pour les espaces de Banach généraux.

**Définition 3.5.1.** On dit que la matrice  $A = (a_{ij})$  est **irréductible** si pour tout ensemble propre  $I \subset N = \{1, 2, \dots, n\}$ , il existe  $i \in I$  et  $j \in N \setminus I$  tel que  $a_{ij} \neq 0$ .

On dit que  $x' = f(x)$  est **irréductible** dans  $D \subset \mathbb{R}^n$  si la matrice Jacobienne  $Df(x)$  est irréductible pour tout  $x \in D$ .

**Définition 3.5.2.** Une matrice  $A$  est dit **positive**, qu'on note  $A \geq 0$ , si  $a_{ij} \geq 0$  pour tout  $i, j \in N$ . On dit que  $A > 0$  si  $A \geq 0$  et qu'il existe  $a_{ij} \neq 0$ . On dit que  $A \gg 0$  si  $a_{ij} > 0$  pour tout  $i, j$ .

Si  $x' = f(x)$  est coopératif, la Remarque (3.3.8) montre que

$$\frac{\partial \phi_t}{\partial x}(x) > 0, \quad t > 0.$$

En fait,  $\frac{\partial \phi_t}{\partial x}$  est la solution d'équation linéaire  $y' = Df(\phi_t(x))y$  et quand  $t = 0$ , on a  $\frac{\partial \phi_0}{\partial x} = (e_1, \dots, e_n) > 0$ .

**Théorème 3.5.3.** Si  $x' = f(x)$  est coopératif et irréductible sur  $D$ , alors on a

$$\frac{\partial \phi_t}{\partial x}(x) \gg 0, \quad t > 0$$

De plus, si  $x_0, y_0 \in D$  tel que  $x_0 < y_0$  et que si  $\phi_t(x_0)$  et  $\phi_t(y_0)$  sont définis, alors

$$\phi_t(x_0) \ll \phi_t(y_0), \quad t > 0.$$

Donc si on a l'irréductivité, on peut avoir des monotonies fortes.

*Remarque 3.5.4.* Si on veut retrouver les résultats dans le cas général, on a besoin de la condition de compacité dans ce cadre :

(T) Pour chaque  $x \in D$ ,  $\phi_t(x)$  est défini pour tout  $t \geq 0$  et  $\phi_t(x) \in D$ . De plus pour tout  $A \subset D$  borné, il existe un ensemble fermé et borné  $B = B(A) \subset D$  tel que pour tout  $x \in A$ ,  $\phi_t(x) \in B$  pour  $t$  assez petit.

**Proposition 3.5.5.** *Dans ce cadre si  $x' = f(x)$  est coopératif sur un ensemble  $D$  qui est positivement invariant et est la clôture d'un ensemble  $G$  où  $f$  est irréductible. Alors pour tout  $x < y \in D$  avec au moins un des deux appartenant à  $G$ , alors  $\phi_t(x) \ll \phi_t(y)$ .*

**Proposition 3.5.6.** *Si  $f(t, \cdot)$  est de type  $K$  (Komke) sur  $D$  pour tout  $t \geq 0$ . Soient  $x$  et  $y$  t.q.*

$$x' = f(t, x), \quad y' = f(t, y).$$

*Alors si  $y(0) > x(0)$ , on aura que  $y(t) > x(t)$  pour lesquels on peut définir  $x(t)$ ,  $y(t)$ .*



# Chapitre 4

## Épidémiologie Mathématique

Essentiellement on peut distinguer deux types de transmission :

- La transmission directe entre humains (Covid, SIDA, etc).
- La maladie qui a vecteurs où la transmission n'est possible que s'il y a une autre espèce impliquée qu'on appelle le vecteur : moustiques (Malaria, Dengue, Fièvre Jaune, Chikungunya, Zika), tiques (Maladie de Lyme).

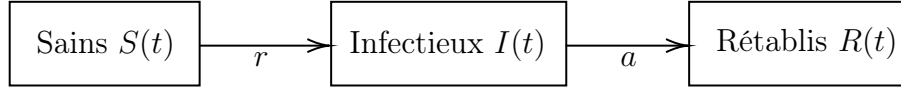
Quelques exemples historiques pour les modèles mathématiques :

- 18<sup>e</sup> siècle à Londres, il y avait une épidémie forte de variole. À cette occasion, Daniel Bernoulli (1708-1782) a fait un modèle mathématique pour évaluer l'intérêt de la variolisation. Il a pu montrer que d'inoculer une partie de la population augmentait l'espérance de vie.
- Sir Ronald Ross (Nobel de la médecine en 1902) a présenté un premier modèle pour la transmission de la Malaria. Ce sont les premiers modèles compartementaux.
- 1922 W. A. Kermack et A. G. McKendrick s'est basé sur les idées de R. Ross et ils ont proposé des modèles d'épidémie (dont le modèle S.I.R est un cas très particulier) pour décrire la transmission de la maladie entre humains.

### 4.1 Modèle à Compartiments

D'abord on va considérer S.I.R. qui a trois compartiments : "S" signifie les individus sains, "I" signifie les individus infectieux qui peuvent transmettre la maladie, "R" signifie les individus rétablis. Pour des maladies comme les malaras, quand les individus infectieux ont guéri, on

va supposer qu'ils vont devenir immunes. Notre corps va créer des anticorps qu'ils vont nous permettre que la prochaine fois qu'on est exposé à cette maladie, ils vont se défendre et éviter de tomber malade.



Dans ce modèle simple, on suppose que les individus seront en train de transmettre immédiatement. On suppose que la chance d'être infecté va être proportionnelle à un taux d'infection  $r$  au nombre d'individus sains et au nombre d'individus infectieux. On suppose aussi que c'est une maladie où tout le monde serait en contact avec tout le monde (ce n'est pas le cas pour certaines maladies comme SIDA). On écrit le modèle comme

$$\frac{dS}{dt} = -rSI \quad (4.1.1)$$

$$\frac{dI}{dt} = rSI - aI \quad (4.1.2)$$

$$\frac{dR}{dt} = aI \quad (4.1.3)$$

où  $r > 0$  est le taux d'infection,  $a > 0$  est le taux de rétablissement. Pour considérer le problème de Cauchy : on doit aussi spécifier l'état initial  $S(0), I(0), R(0)$ .

On remarque que dans ce modèle S.I.R., la population totale  $N(t) = S(t) + I(t) + R(t)$  est conservée :  $\frac{dN}{dt} = 0$ , donc  $N(t) = S(0) + I(0) + R(0)$ . Si jamais on est dans des situations où on veut regarder l'épidémie qui dépend de temps plus long ou la population peut vraiment varier, ou si la maladie est tellement grave qu'on a des pertes énormes de population, il va falloir qu'on mette les termes de naissance et les termes de mort.

On va voir que si l'épidémie va se propager ou pas : on a

$$\left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0} = I_0(rS_0 - a) \begin{cases} > 0, & \text{si } S_0 > \rho := \frac{a}{r} \\ < 0, & \text{si } S_0 < \rho. \end{cases}$$

On remarque que si jamais  $\frac{dI}{dt} < 0$  dans  $t = 0$ , il va rester pour tout le temps, car si  $S_0 < \frac{a}{r}$ , comme  $\frac{dS}{dt} \leq 0$ , on aura que  $S(t) \leq S_0 < \frac{a}{r}$  et donc

$$\frac{dI}{dt} = I(t)(rS(t) - a) \leq 0, \quad \forall t \geq 0.$$



Dans ce cas, l'épidémie ne se propage pas. On n'a pas d'épidémie et on a que  $I(t)$  va décroître vers 0. Donc  $\rho$  est le seuil de propagation de l'épidémie. On voit aussi que même si  $\frac{dS}{dt} < 0$  pour tout  $t$ ,  $S(t)$  va décroître, mais peut ne pas être 0.

On va dire qu'on a une épidémie quand il existe  $t > 0$  tel que  $I(t) > I_0$ . Dans le cas  $S_0 > \rho = \frac{a}{r} := S_c$ , on aura une épidémie.

$\frac{1}{a}$  représente le temps moyen dans l'état infectieux (temps moyen de durée de l'état malade). On définit  $R_0 = \frac{rS_0}{a} = \frac{S_0}{\rho}$  le numéro (ou ratio) de reproduction qui est égal au nombre d'infections secondaires engendrées par un individu infectieux (primaire) qui serait introduit dans une population complètement susceptible. On a un effet de seuil : si  $R_0 > 1$ , on a une épidémie, si  $R_0 < 1$ , le nombre initial d'infecté va décroître.

Essentiellement une façon pour diminuer  $r$  est la vaccination qui permet de diminuer la probabilité d'attraper la maladie. Et une autre façon de considérer ça, c'est que si le vaccin est complètement efficace, on pourrait dire que les gens qui sont vaccinés ne sont plus susceptibles et ils passeraient directement comme les rétablis. Après, notre façon d'intervenir serait sur le  $a$ , ça veut dire de traiter les malades pour qu'ils ne restent pas trop longtemps malades. Ça réduit aussi la chance qu'ils puissent transmettre la maladie à d'autres individus.

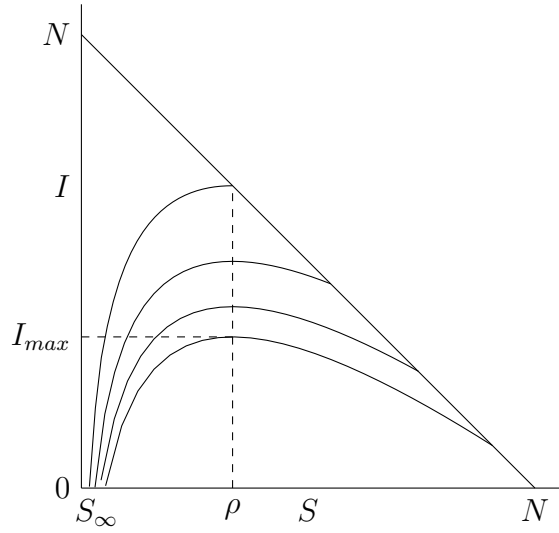
On remarque qu'on va distinguer les mots «infectieux» et «infecté», car pour beaucoup de maladies, il faut introduire une autre place de personnes qui sont déjà malades, mais qu'ils ne peuvent pas la transmettre.

Une autre notion est «immunité de groupe» ("hard immunity") qui veut dire qu'une fois qu'on a une fraction assez importante de la population qui est immunisée, alors la maladie ne va pas se propager. C'est souvent l'objectif des campagnes de vaccination pour avoir  $R_0 < 1$  et ne pas avoir d'épidémie.

De (4.1.1) et (4.1.2) on déduit que

$$\frac{dI}{dS} = \frac{(rS - a)I}{rSI} = -1 + \frac{\rho}{S}, \quad I \neq 0,$$

qui donne des trajectoires dans le plan de phase  $SI$ . Les singularités seront sur l'axe  $I = 0$ . On suppose que c'est la première arrivée de l'épidémie, donc  $R(0) = 0$ ,  $N = S(0) + I(0)$ ,



On va toujours démarrer d'un point sur la droite  $S + I = N$  qui est déterminé par la valeur initiale. On va commencer par avoir une phase de croissance avant  $\rho$  jusqu'à une valeur maximale de  $I$ . Et après on aura une décroissance de  $I$  qui va décroître vers 0. Par contre, du moment où on a la valeur initiale  $S$  qui est plus petite que  $\rho$ , on aura des situations où  $I$  va décroître, et donc on n'a pas d'épidémie. Sinon il va faire le changement à la position  $\rho$ .

En intégrant on obtient l'équation des trajectoires sur le plan  $SI$  :

$$I + S - \rho \log S = \text{constante} = I_0 + S_0 + \rho \log S_0.$$

Ces courbes sont à l'intérieur du triangle :  $S > 0$ ,  $I > 0$ ,  $S + I < N$ .  $I$  atteint sa valeur maximale  $I_{max}$  quand  $S = \rho$  et

$$\begin{aligned} I_{max} &= \rho \log \rho - \rho + I_0 + S_0 + \rho \log S_0 = I_0 + S_0 - \rho + \rho \log \left( \frac{\rho}{S_0} \right) \\ &= N - \rho + \rho \log \left( \frac{\rho}{S_0} \right) \end{aligned}$$

On va voir un exemple qui va paraître très naturellement, c'est de structurer la population selon âges. C'est important pour plein de maladies comme covid, car on a observé que la plupart des malades graves étaient les personnes âgées. Donc il y a une corrélation entre l'âge du patient. Encore pour des maladies sexuellement transmissibles : ça va être les âges où les individus sont sexuellement plus actifs qui vont être les âges critiques à surveiller.

On a vu que  $S$  est décroissant  $\frac{dS}{dt} < 0$ , pour  $S \neq 0, I \neq 0$  et  $\frac{dS}{dR} = -\frac{S}{\rho}$ , donc

$$S = S_0 \exp\left(-\frac{R}{\rho}\right) \geq S_0 \exp\left(-\frac{N}{\rho}\right) > 0. \quad (4.1.4)$$

Par conséquent,  $0 < S(\infty) \leq N$ .

Comme  $\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0$ , on a  $R(\infty) = N - S(\infty) < N$ , donc par (4.1.4)

$$S(\infty) = S_0 \exp\left(-\frac{R(\infty)}{\rho}\right) = S_0 \exp\left(-\frac{N - S(\infty)}{\rho}\right) \quad (4.1.5)$$

$S(\infty)$  sera la seule solution positive de l'équation (4.1.5). C'est le nombre de rescapés de l'épidémie qui mesure combien de personnes ont réussi à éviter d'attraper la maladie. Le complémentaire de  $S(\infty)$  sera le nombre de personnes qu'on note  $I_{total}$  qui se sont fait infecter le long de ce pic épidémique :

$$I_{total} = N - S(\infty) = S_0 + I_0 - S(\infty)$$

Le fait que l'épidémie disparaît, c'est parce que la dynamique telle que le nombre de personnes infectées est en train de tendre vers 0, mais pas parce qu'il n'y a plus de malades susceptibles. Du coup la maladie ne va plus arriver une fois qu'on est au-delà de cette immunité de groupe.

On peut écrire la dynamique de  $R$  :

$$\frac{dR}{dt} = aI = a(N - R - S) = a\left(N - R - S_0 \exp\left(-\frac{R}{\rho}\right)\right), \quad R(0) = 0. \quad (4.1.6)$$

En fait on aura beaucoup plus facilement accès à la valeur de  $R$  que la valeur de  $I$  au cours du temps.  $R$  et  $\frac{dR}{dt}$  seront les données que, en général, on pourra obtenir plus facilement des autorités de santé publique.

Si  $\frac{R}{\rho}$  est petit, on peut utiliser un développement limité à l'ordre 2 de l'exponentielle comme Kamarck et McKendrick et (4.1.6) pour obtenir

$$\frac{dR}{dt} = a\left(N - S_0 + \left(\frac{S_0}{\rho} - 1\right)R - \frac{S_0 R^2}{2\rho^2}\right)$$

On peut résoudre l'équation et obtenir

$$R(t) = \frac{r^2}{S_0} \left( \left( \frac{S_0}{\rho} - 1 \right) + \alpha \tanh\left(\frac{\alpha a t}{2} - \phi\right) \right)$$

où

$$\alpha = \left( \left( \frac{S_0}{\rho} - 1 \right)^2 + \frac{2S_0(N - S_0)}{\rho^2} \right)^{\frac{1}{2}}, \quad \phi = \frac{\tanh^{-1}(\frac{S_0}{\rho} - 1)}{\alpha}$$

et

$$\frac{dR}{dt} = \frac{a\alpha^2\rho^2}{2S_0} \operatorname{sech}^2\left(\frac{\alpha at}{2} - \phi\right). \quad (4.1.7)$$

Si  $\frac{R}{\rho}$  n'est pas petit, il faut garder le modèle complet (4.1.6) et le résoudre numériquement.

**Exemples 4.1.1.** Application sur des données :

1. Épidémie de peste à Bombay en 1905-1906. Kamarck et McKendrick ont utilisé (4.1.7) et obtenu que le meilleur fit était

$$\frac{dR}{dt} = 890 \operatorname{sech}^2(0.2t - 3.4)$$

2. Grippe dans internat pour garçons en Angleterre en 1978.  $N = 763$  garçons. Il y a un total de 512 garçons malades. Dans ce cas  $\frac{R}{\rho}$  n'est pas petit et il faut garder le système (4.1.6) à la place de l'approximation (4.1.7). Dans ce cas, comme on a aussi l'information sur  $I(t)$  (parce que les enfants avaient des symptômes), on peut faire le fit sur le système original (4.1.1)  $\sim$  (4.1.3).

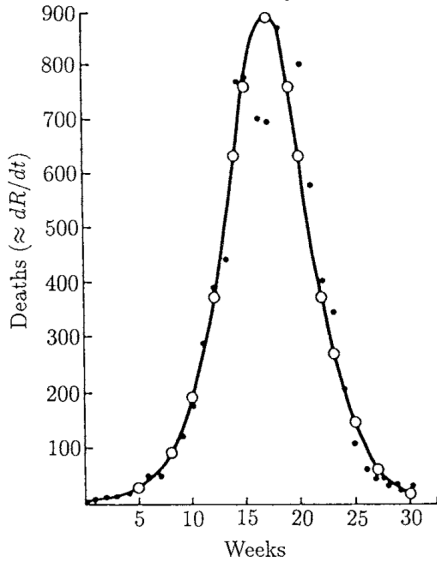


FIGURE 4.1.1 – Le fit de Kamarck et McKendrick pour l'épidémie de peste à Bombay.

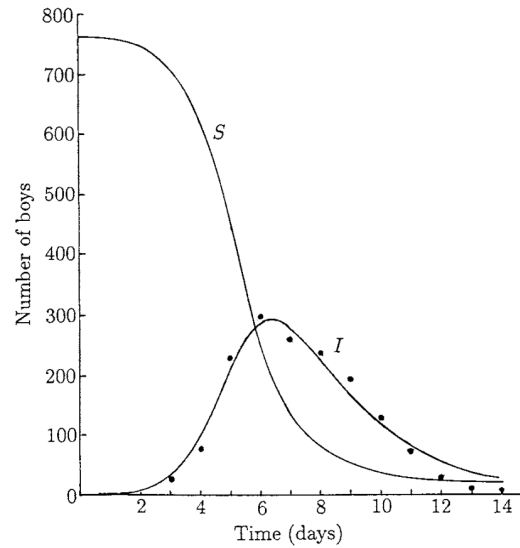


FIGURE 4.1.2 – Le fit de Grippe pour les garçons malades dans internat.

3. Épidémie de peste bubonique à Eyam en Angleterre en 1665-1666. Seulement 83 personnes (d'une population de 350 personnes à l'originale) ont survécu.  $S(\infty) = 83$ ,  $S_0 \approx 350$ , on peut penser à 349, car dans un premier temps, c'était les rongeurs qui l'ont transmis à quelque humain, mais par la suite, c'était une forme pneumatique qui était la voie principale de propagation. Ragget (1982) a obtenu un bon accord avec un modèle S.I.R. en prenant compte seulement de la transmission directe entre humains.

Essentiellement, on a

$$R_0 \propto \left( \frac{\text{infection}}{\text{contact}} \right) \times \left( \frac{\text{contact}}{\text{temps}} \right) \times \left( \frac{\text{temps}}{\text{infection}} \right)$$

Pour illustrer le rôle de  $R_0$ , on regarde deux exemples :

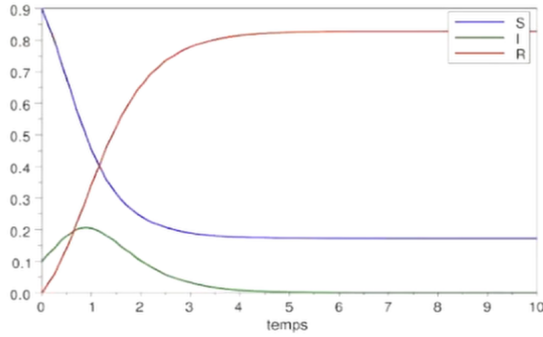


FIGURE 4.1.3 – Dans ce cas,  $R_0 = 1.8$ , on aura une propagation de l'épidémie. On a une grosse chute de nombre de susceptibles même si le pic d'infectés ne semble pas énorme.

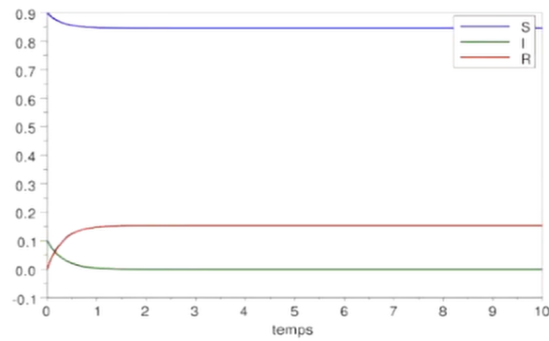


FIGURE 4.1.4 – Dans ce cas,  $R_0 = 0.36$ , en partant d'un même état initiale, il reste encore environs 85% de susceptibles.

Si l'épidémie n'est pas de courte durée par rapport à la dynamique intrinsèque de la population, il faudra considérer cette dynamique. En particulier, on a besoin de

- Termes de naissance (proportionnelle à la population totale) dans l'équation pour  $S$  (pour les maladies qui ne sont pas transmises verticalement de la mère à sa progéniture).
- Termes de mort naturelle ou due à maladie dans  $S, I, R$ .

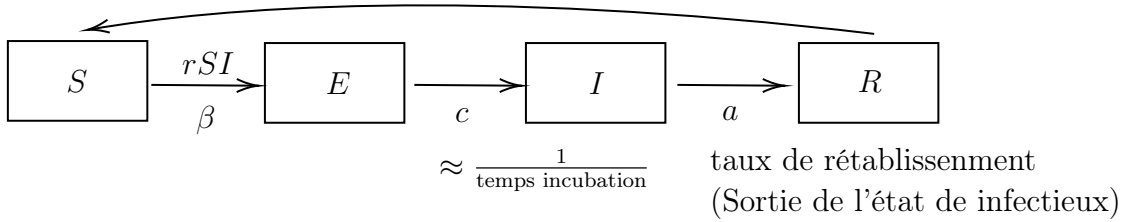
Par exemple, on peut écrire un modèle du type :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -rSI + bN - dS \\ \frac{dI}{dt} = rSI - aI - dI \\ \frac{dR}{dt} = aI - dR \end{cases}$$

où  $b$  est le taux de naissance,  $d$  est le taux de mort naturel,  $N = S + I + R$  est la population totale. En additionnant les trois équations, on obtient

$$\frac{dN}{dt} = bN - d(S + I + R) = (b - d)N.$$

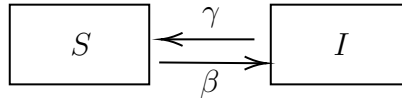
Une autre chose importante est que du coup les gens deviennent malades, ils ne deviennent pas nécessairement immédiatement infectieux. Ça veut dire qu'ils ne peuvent pas la transmettre tout de suite. C'est ce qu'on appelle le temps d'incubation (temps entre être infecté et devenir infectieux). On introduit la classe des individus **Exposés**.



Si l'immunité acquise n'est pas perennante, on devra ajouter des termes  $c_2R$ . On écrit notre modèle :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -rSI + c_2R \\ \frac{dE}{dt} = rSI - c_1E \\ \frac{dI}{dt} = c_1E - aI \\ \frac{dR}{dt} = aI - c_2R \end{cases}$$

Si la maladie ne confère pas d'immunité, on obtient le modèle S.I. :



Et on décrit notre système :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -rSI + cI \\ \frac{dI}{dt} = rSI - cI \end{cases}$$

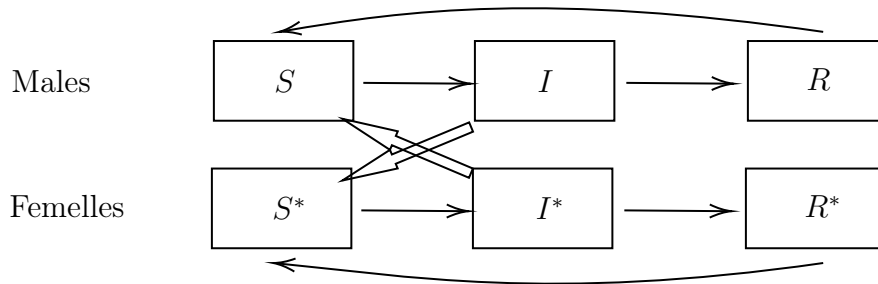
où  $c$  est le taux de «guérison».

## 4.2 Maladie Sexuelement Transmissible

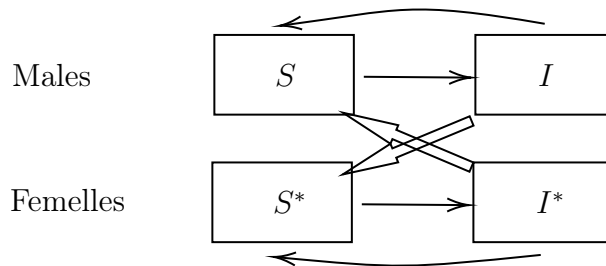
D'abord on va regarder le cas de la gonorrhée. Comme on suppose que c'est surtout des relations hétérosexuelles, on aura deux populations : les populations des hommes et celles des femmes. Dans le premier modèle simple, on va supposer qu'on a un comportement de promiscuité uniforme : tout le monde se comporte un peu la même façon. Donc on peut utiliser le même taux pour tous les individus.

Plus généralement, ce sont des modèles d'infection croisée entre les deux classes (aussi pertinent pour des maladies à vecteurs comme la Malaria ou le Bilharzia).

On va supposer que le période d'incubation est très courte (pas besoin de considérer une classe Exposé). Donc pour chaque population, on aurait un S.I.R. Dans ce modèle de base, les males passent de susceptibles à infectés grâce au fait d'être en contact avec des femelles infectées et vice-versa. Et après, les infectieux vont devenir rétablis.



On pourrait aussi considérer que les rétablis vont redevenir susceptibles. Et si elle est très importante, on peut même se limiter à un modèle de type S.I.



Pour la gonorrhée, on va considérer un modèle S.I. croisé :

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -rSI^* + aI, & \frac{dS^*}{dt} = -r^*S^*I + a^*I^* \\ \frac{dI}{dt} = rSI^* - aI, & \frac{dI^*}{dt} = r^*S^*I - a^*I^* \end{cases}$$

On a l'hypothèse de population constante :

$$S(t) + I(t) = N \text{ constante}, \quad S^* + I^* = N^* \text{ constante}.$$

Pour avoir un problème de Cauchy, on veut en plus des conditions initiales  $S(0) = S_0, I(0) = I_0, S^*(0) = S_0^*, I^*(0) = I_0^*$ . D'ailleurs,  $N$  et  $N^*$  constants nous permettent de réduire notre système à :

$$\frac{dI}{dt} = rI^*(N - I) - aI, \quad \frac{dI^*}{dt} = r^*I(N^* - I^*) - a^*I^*.$$

On peut l'étudier dans le plan de phase  $I, I^*$ .  $(0, 0)$  est un équilibre et les valeurs propres du linéarisé en  $(0, 0)$  est données par

$$\begin{vmatrix} -a - \lambda & rN \\ r^*N^* & -a^* \end{vmatrix} = 0$$

$$2\lambda = -(a + a^*) \pm \left[ (a + a^*)^2 + 4aa^* \left( \frac{NN^*}{\rho\rho^*} - 1 \right) \right]^{\frac{1}{2}},$$

où  $\rho = \frac{a}{r}, \rho^* = \frac{a^*}{r^*}$ . On observe que si  $\frac{NN^*}{\rho\rho^*} > 1$ , alors  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ ,  $(0, 0)$  sera un point selle.

Dans ce cas  $\frac{NN^*}{\rho\rho^*} > 1$ , on a aussi un point d'équilibre non trivial

$$I_s = \frac{NN^* - \rho\rho^*}{\rho + N^*}, \quad I_s^* = \frac{NN^* - \rho\rho^*}{\rho^* + N}.$$

En linéarisant autour de cet équilibre, on peut voir qu'il est stable.

On réécrit la condition de seuil comme

$$\frac{NN^*}{\rho\rho^*} = \left( r \frac{N}{a} \right) \left( r^* \frac{N^*}{a^*} \right) > 1.$$

On peut interpréter aussi que  $r \frac{N}{a}$  est le nombre moyen de males infectés qu'une femelle infectée ira engendrer pendant sa période malade. Et pareil pour  $r^* \frac{N^*}{a^*}$ .

### 4.3 Modèle Multigroupe Pour la Gonorrhée et Son Contrôle

On a supposé que les populations de males et femelles sont sexuellement actives constantes. Si on veut séparer deux niveaux d'activité sexuelle de chaque population plus le fait que qu'on puisse être asymptomatique quand infectieux, on aura besoin de considérer huit populations



(après normalisé) :  $N_1 + N_3 + N_5 + N_7 = 1$  pour les hommes et  $N_2 + N_4 + N_6 + N_8 = 1$  pour les femmes. Dans chaque de ces populations, il faudra considérer la fraction d'infectieux :  $I_i(t)$  et alors la fraction de susceptibles sera  $S_i(t) = 1 - I_i(t)$ .

Si  $D_i$  (en mois) est la durée moyenne d'infectieux dans la classe  $i$ , le ratio de guérison des infectieux par mois sera  $\frac{1}{D_i} I_i$ . On a aussi la matrice de contacts  $[L_{ij}]$ ,  $L_{ij}$  signifie le nombre de contacts par mois qu'un infectieux du groupe  $j$  aura avec un individu du groupe  $i$ . S'il y a seulement des contacts hétérosexuels : on a  $L_{ij} = 0$  pour  $i + j$  paire. Ensuite le nombre moyen de susceptibles infectés par unité de temps dans le groupe  $i$  par un individu infectieux de groupe  $j$  sera  $L_{ij}(1 - I_j)$ . Et le modèle pour le dynamique :

$$\frac{d(N_i I_i)}{dt} = \underbrace{\sum_{j=1}^8 L_{ij}(1 - I_j) N_j I_j}_{\text{incidence=taux de nouvelles infectieux}} - \underbrace{\frac{N_i I_i}{D_i}}_{\text{guérison}} - \underbrace{c R_i}_{\text{stratégie de contrôle}}$$

où  $c R_i$  représente les stratégies de contrôle pour détecter des asymptomatiques en testant la population. Dans ce cas,  $R_i = I_i N_i$ .

## 4.4 Modèles de Populations Structurées en Âge

On suppose qu'on a une certaine population qui aura des densités du type  $n(t, a)$ , où  $n(t, a)$  est la densité d'individus qui ont l'âge  $a$  au temps  $t$ .

Dans certain cas, c'est important d'avoir des modèles qui sont structurés en âges. Par exemple, on a le même problème pour des modèles de reproduction : les espèces ne peuvent pas se reproduire à n'importe quel âge, il y a un âge minimal de production. Donc dans notre modèle, il faut avoir deux types d'individus : les individus qui peuvent se reproduire et d'autres qui ne peuvent pas de reproduire. Et comme on a montré, pour plein de maladies, il y a une corrélation entre l'âge du patient. Et pareil pour les modèles multigroupe.

Si on écrit la variation :

$$dn(t, a) = \frac{\partial n}{\partial t} dt + \underbrace{\frac{\partial n}{\partial a} da}_{\text{vieillessement}} = -\mu(a)n(t, a)dt$$

qui divisent tout par  $dt$  en prenant compte que  $\frac{da}{dt} = 1$ , alors on obtient

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\mu(a)n, \quad (4.4.1)$$

où  $\mu(a)$  est le taux de mort selon âge. On remarque les naissances sont assez spéciales, parce qu'il n'y a pas de naissance pour âge  $a > 0$ , c'est un peu de terme de bord.

On remarque que si on prend  $\mu = 0$ , on va avoir une équation de conservation. Toute la variation de notre densité  $\frac{\partial n}{\partial t} dt$  va dépendre de celle qui vient du terme de vieillissement. Même si on n'a pas de mort, on va avoir une évolution en âges.

(4.4.1) est une EDP d'ordre 1. Les conditions au bord seront

- La population à l'état initial  $t = 0$ ,  $n(0, a) = f(a)$ .
- Les naissances  $n(t, 0) = \int b(a)n(t, a)da$ , où  $b(a)$  est la probabilité que des individus qui sont en âge  $a$  et au temps  $t$  vont donner naissance à un nouvel individu.

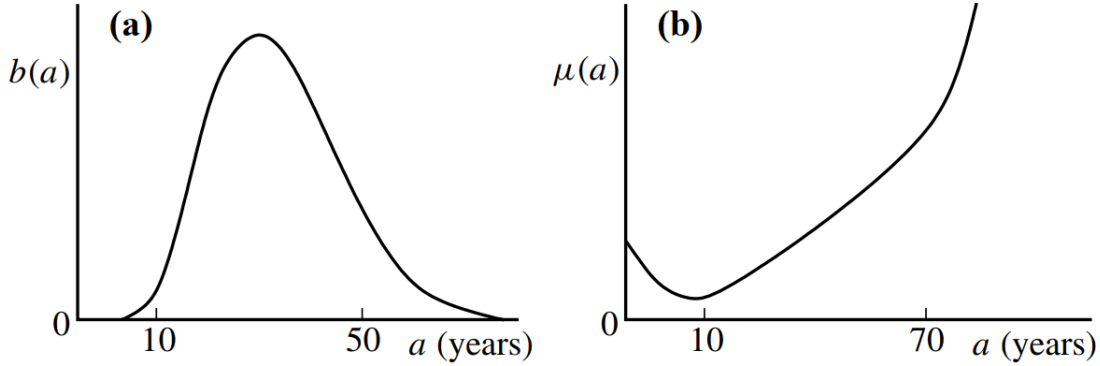
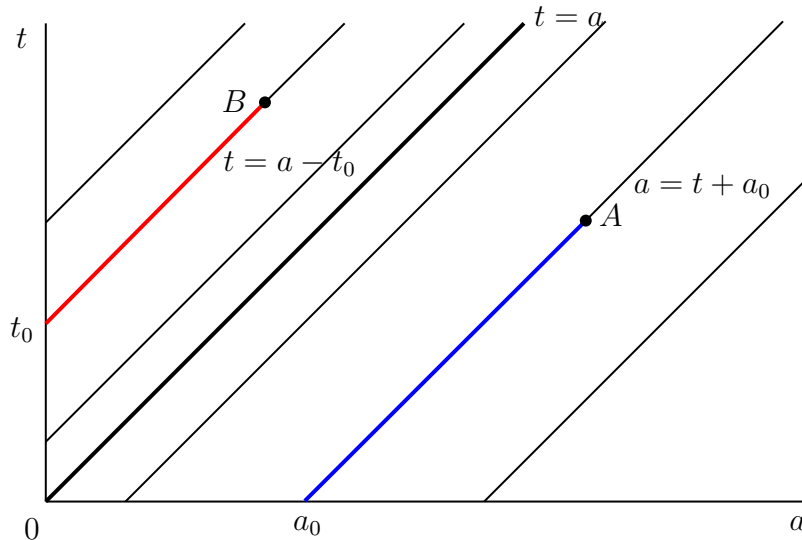


FIGURE 4.4.1 – Des Formes typiques pour  $b(a)$  et  $\mu(a)$ .

On peut la résoudre par la méthode des caractéristiques : pour notre équation Von Foerster (4.4.1), les caractéristiques sont des droites de pente 1.



Sur une droite caractéristique  $\frac{da}{dt} = 1$ , on aura

$$\frac{dn}{dt} = -\mu n. \quad (4.4.2)$$

Les caractéristiques peuvent s'écrire comme

$$a = \begin{cases} t + a_0, & \text{pour } a > t \\ t - t_0, & \text{pour } a < t \end{cases}$$

où  $a_0$  est l'âge initiale de l'individu (son âge à  $t = 0$ ),  $t_0$  est le temps de naissance de l'individu.

Après, on intègre (4.4.2) le long de la caractéristique. Pour les points tels que  $a > t$  (par exemple  $A$ ), on a

$$n(t, a) = n(0, a_0) \exp \left[ - \int_{a_0}^a \mu(s) ds \right], \quad a > t$$

Ici,  $n(0, a_0) = n(0, a - t) = f(a - t)$ , où  $f$  est notre distribution des individus au temps initial  $t = 0$ , donc

$$n(t, a) = f(a - t) \exp \left[ - \int_{a-t}^a \mu(s) ds \right], \quad a > t. \quad (4.4.3)$$

Pour les points tels que  $a < t$  (par exemple  $B$ ), on a

$$\begin{aligned} n(t, a) &= n(t_0, a) \exp \left[ - \int_0^a \mu(s) ds \right] \\ &= n(t - a, 0) \exp \left[ - \int_0^a \mu(s) ds \right] \quad \text{pour } a < t. \end{aligned} \quad (4.4.4)$$

Ici,  $n(t - a, 0)$  est déterminé par l'équation  $n(t, 0) = \int b(a)n(t, a)da$  : en général, par (4.4.3) et (4.4.4), on obtient une équation intégrale

$$\begin{aligned} n(t, 0) &= \overbrace{\int_0^t b(a)n(t - a, 0) \exp \left[ - \int_0^a \mu(s) ds \right] da}^{\text{partie correspondente aux parents nés après } t=0} \\ &\quad + \underbrace{\int_t^\infty b(a)f(a - t) \exp \left[ - \int_{a-t}^a \mu(s) ds \right] da}_{\text{partie correspondente aux parents présents à } t=0}. \end{aligned}$$

Même si c'est une équation linéaire, ce n'est pas facile de résoudre directement. Si on veut regarder des comportements à long terme (pour  $t$  grand), on peut espérer que ça sera (4.4.4)

qui détermine le comportement asymptotique. Dans ce cas, on ne va pas satisfaire les conditions initiales, mais quand on veut regarder pour  $t$  assez grand, c'est ce terme (4.4.4) qui est plus important.

On retourne à l'équation (4.4.1) et cherche des solutions de la forme

$$n(t, a) = e^{\gamma t} r(a), \quad (4.4.5)$$

où  $e^{\gamma t}$  est le facteur de «croissance» en temps,  $r(a)$  est la dépendance en âge (profil qui ne dépend pas de  $t$ ).

On a une population croissante si  $\gamma > 0$ , une population décroissante si  $\gamma < 0$ .

En utilisant l'ansatz (4.4.5) dans (4.4.1) :

$$\frac{dr}{da} = (-\mu(a) + \gamma)r$$

et donc

$$r(a) = r(0) \exp \left[ -\gamma a - \int_0^a \mu(s) ds \right]$$

En utilisant cette expression d'équation pour la condition au bord (type naissance)  $n(t, 0)$  :

$$n(t, 0) = \int_0^\infty b(a) n(t, a) da,$$

qui donne

$$e^{\gamma t} r(0) = \int_0^\infty b(a) e^{\gamma t} r(0) \exp \left[ -\gamma a - \int_0^a \mu(s) ds \right] da$$

Donc

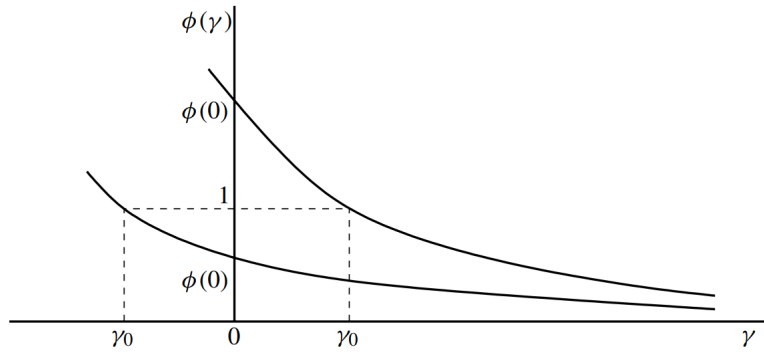
$$1 = \int_0^\infty b(a) \exp \left[ -\gamma a - \int_0^a \mu(s) ds \right] da := \phi(\gamma) \quad (4.4.6)$$

$\phi(\gamma)$  est une fonction strictement décroissante de  $\gamma$ , donc  $\gamma$  est déterminé de façon unique par (4.4.6). Le signe de  $\gamma$  sera déterminé par le fait que si  $\phi(0) > 1$  ou pas.

Donc on conclut que

$$\begin{aligned} \phi(0) > 1 &\implies \gamma_0 > 0 \quad \text{croissance asymptotiquement quand } t \rightarrow \infty \\ \phi(0) < 1 &\implies \gamma_0 < 0 \quad \text{décroissance asymptotiquement quand } t \rightarrow \infty \end{aligned}$$

**Structuration en âge dans une épidémie** On remarque que «infectés»  $\neq$  «infectieux». Dans cet exemple, âge veut dire âge post-infection. On va considérer deux classes :



$S(t)$  les susceptibles

$I(a, t)$  les infectieux structurés en âge post-infection, typiquement nombre de jours après avoir été infecté.

Comme dans les modèles S.I.R. ou S.E.I.R., on peut ne plus être susceptible après qu'on attrape la maladie. Donc on a

$$\frac{dS}{dt} = - \left[ \int_0^\tau r(a') I(a', t) da' \right] S(t) \quad (4.4.7)$$

où  $\tau$  est la durée maximale d'infectivité,  $r(a')$  est l'infectivité d'un individu infecté depuis  $a'$  jours (d'âge d'infection  $a'$ ) qui mesure du «nombre» de susceptibles qu'un individu d'âge d'infection  $a'$  peut infecter. En particulier,  $r(a') \equiv 0$  pour  $a' \in [0, t_{inc}]$  correspond à un temps d'incubation de  $t_{inc}$ .

On aura également l'équation pour les infectés de type

$$\frac{\partial I}{\partial t} + \frac{\partial I}{\partial a} = -\lambda(a)I \quad (4.4.8)$$

où  $\lambda(a)$  est le taux de rétablissement (sortie de l'état d'infection) en âge  $a$ .

Équivalent au terme de naissance, on a

$$\begin{aligned} I(0, t) &= -\frac{dS}{dt}, \quad t > 0 \\ I(a, 0) &= I_0(a) \end{aligned} \quad (4.4.9)$$

où  $I_0(a)$  est la distribution des infectés en âge.

On veut savoir si l'épidémie va se propager ou pas. On va regarder le nombre de reproductions

de base  $R_0$ . Dans ce problème, le rôle de  $R_0$  sera joué par

$$\gamma = S_0 \int_0^\tau r(a) \underbrace{\exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right]}_{\substack{\text{probabilité d'être} \\ \text{encore infecté à l'âge } a}} da$$

où  $r(a)$  est le taux de transmission de la maladie d'un infecté d'âge  $a$  dans une population susceptible.

$$\text{Effet de seuil : } \begin{cases} \gamma > 1 & \text{l'épidémie se propage} \\ \gamma < 1 & \text{il n'a pas d'épidémie} \end{cases}$$

Mais  $\gamma$  ne montre pas si beaucoup de personnes vont être infectées au cours de l'épidémie (Voir les exemples précédents pour les cas où  $R = 0.36$  et  $R_0 = 1.8$ ). On donne par  $R(\infty)$  les rétablis finalement. Alors  $R(\infty) = 1 - S(\infty)$  parce que  $I(\infty) \rightarrow 0$ .  $S(\infty)$  est bien défini parce que  $S$  est décroissant et positif. On a  $S \rightarrow S(\infty) \in (0, S_0]$ .

Si on définit  $F = \frac{S(\infty)}{S_0}$ , alors

$F \approx 1$  : on n'a pas d'épidémie

$F$  petit : on a une épidémie

Les caractéristiques de (4.4.8) sont des droites de pente 1 :  $\frac{dt}{da} = 1$ . On a de même

$$a = \begin{cases} t + a_0, & \text{pour } a > t \\ t - t_0, & \text{pour } a < t \end{cases}$$

Le long des caractéristiques, notre équation est

$$\frac{dI}{dt} = -\lambda(a)I.$$

Comme avant, on peut écrire la solution :

$$I(a, t) = \begin{cases} I_0(a - t) \exp \left[ - \int_{a_0}^a \lambda(a') da' \right], & a > t \\ I(0, t - a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right], & a < t \end{cases} \quad (4.4.10)$$

En intégrant (4.4.7), on obtient

$$S(t) = S_0 \exp \left[ - \int_0^t \left( \int_0^\tau r(a) I(a, t') da \right) dt' \right] \quad (4.4.11)$$

À partir de (4.4.10), on a

$$\begin{aligned} \int_0^\tau r(a) I(a, t') da &= \int_0^{t'} r(a) I(0, t' - a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] da \\ &\quad + \int_{t'}^\tau r(a) I_0(a - t') \exp \left[ - \int_{a-t'}^a \lambda(a') da' \right] da \end{aligned} \quad (4.4.12)$$

Ici si  $t' > \tau$ , alors le deuxième terme va être 0.

De (4.4.9), (4.4.11) et (4.4.12),

$$\begin{aligned} \int_0^t \int_0^\tau r(a) I(a, t') dadt' &= - \int_0^t \int_0^{t'} r(a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] \frac{dS(t' - a)}{dt'} dadt' \\ &\quad + \int_0^t \int_{t'}^\tau r(a) I_0(a - t') \exp \left[ - \int_{a-t'}^a \lambda(a') da' \right] dadt' \end{aligned}$$

En échangeant l'ordre d'intégration :

$$\int_0^t \int_0^\tau r(a) I(a, t') dadt' = - \int_0^t r(a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] (S(t - a) - S_0) da + m(t),$$

où

$$m(t) = \int_0^t \int_{t'}^\tau r(a) I_0(a - t') \exp \left[ - \int_{a-t'}^a \lambda(a') da' \right] dadt'. \quad (4.4.13)$$

Alors par (4.4.11) et (4.4.13), on a

$$S(t) = S_0 \exp \left[ -m(t) + \int_0^t r(a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] (S(t - a) - S_0) da \right]$$

On fait  $t \rightarrow \infty$ ,

$$\begin{aligned} S(\infty) &= S_0 \exp \left[ -m(\infty) + \int_0^\tau r(a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] (S(\infty) - S_0) da \right] \\ &= S_0 \exp \left[ -m(\infty) + \gamma \left( \frac{S(\infty)}{S_0} - 1 \right) \right]. \end{aligned}$$

Du coup,  $\frac{S(\infty)}{S_0}$  est la fraction de «survivants à l'épidémie», c'est-à-dire individus qui n'ont

pas été infectés tout le long de l'épidémie. De plus,

$$\frac{S(\infty)}{S_0} = \exp \left[ -m(\infty) + \gamma \left( \frac{S(\infty)}{S_0} - 1 \right) \right] \quad (4.4.14)$$

où

$$\gamma = S_0 \int_0^\tau r(a) \exp \left[ - \int_0^a \lambda(a') da' \right] da.$$

Seulement les solutions de (4.4.14) avec  $\frac{S(\infty)}{S_0} \leq 1$  nous intéressent parce que  $\frac{dS}{dt} \leq 0$  pour tout  $t$  et donc  $0 \leq S(\infty) \leq S_0$ . Ici  $r(a)$  est une caractéristique de notre maladie,  $I_0(a)$  et  $\lambda(a)$  sont des données de notre problème. Alors  $m(t)$  et  $m(\infty)$  vont être déterminés par (4.4.13).

Supposons que  $0 < \epsilon := m(\infty) \ll 1$ . La dépendance entre  $\frac{S(\infty)}{S_0}$  et  $\gamma$  va être donnée dans la figure (4.4.2) :

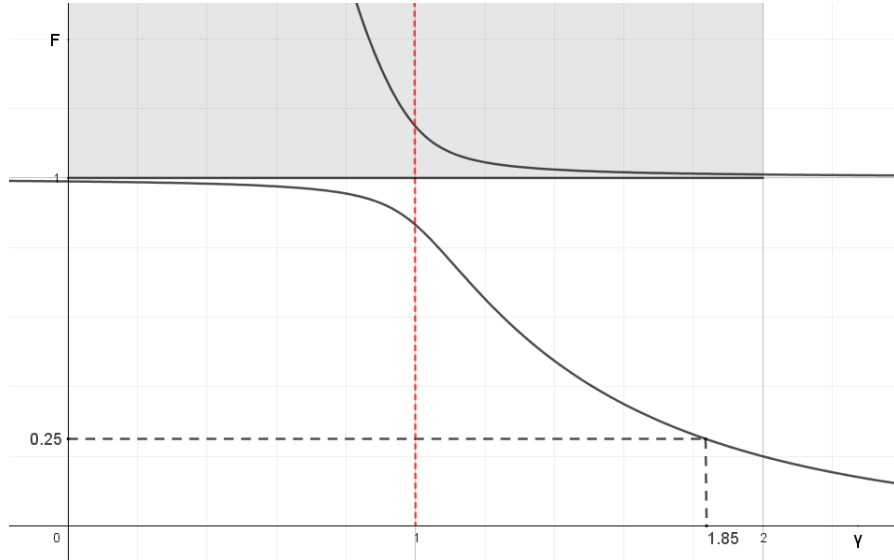


FIGURE 4.4.2 – On note  $F = \frac{S(\infty)}{S_0}$ . Quand  $m(\infty)$  est petit, le nombre initial d'infectés est petit. On sait que tout ce qui est au-delà de la valeur 1 n'est pas réaliste biologiquement et il y a un effet de seuil. Quand  $\gamma < 1$ , il n'y a pas d'épidémie : on a très peu de susceptibles qui vont être infectés. Quand  $\gamma > 1$ , l'épidémie se propage : on a une grosse perte de susceptibles. En particulier, si  $\gamma = 1.85$ ,  $\frac{S(\infty)}{S_0} \approx 0.25$ .

Si nous regardons le cas simple où on a un seul infecté introduit dans la population et  $I_0(a) = \delta(a)$ , alors

$$\int_0^\tau I_0(a) da = 1,$$



$$\begin{aligned}
m(t) &= \int_0^t \int_{t'}^\tau r(a) I_0(a - t') \exp \left[ - \int_{a-t'}^a \lambda(a') da' \right] da dt' \\
&= \int_0^\infty r(t') \exp \left[ \int_0^{t'} \lambda(a') da' \right] dt' = \frac{\gamma}{S_0}.
\end{aligned}$$

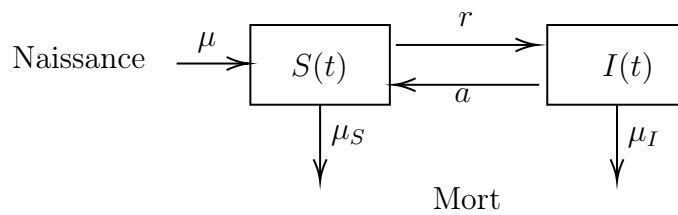
Et par (4.4.14),

$$\frac{S(\infty)}{S_0} = \exp \left[ \gamma \left( \frac{S(\infty)}{S_0} - 1 - \frac{1}{S_0} \right) \right].$$

Si  $S_0 \gg 1$ , on a  $\frac{1}{S_0} \ll 1$ . Donc en général, la solution de  $F$  en termes de  $\gamma$  est donnée par la figure (4.4.2).

## 4.5 Modèle à Compartiments : Plus Avant

Revenons sur le modèle S.I.S. (S.I.). On suppose qu'il n'y pas de temps d'incubation, donc on a deux comportements : les susceptibles  $S$  et les infectieux  $I$ . On note  $N = S + I$  la population totale. Maintenant on va ajouter des termes de mort  $\mu_S$  et  $\mu_I$ . Ici  $\mu_I$  peut être égale à  $\mu_S$  ou pas, dépendant de la maladie. On va aussi ajouter le terme de naissance  $\mu$  et on suppose que le taux de naissance va engendrer des susceptibles, mais pas des infectés (Ce n'est pas le cas pour des maladies qui peuvent être transmise entre les mères et leurs enfants).



Dans le cas simple où  $\mu = \mu_S = \mu_I$ , on a  $\frac{dN}{dt} = 0$ , donc  $N$  est constante. Notre système s'écrit comme

$$\begin{cases} S' = \mu N - rSI - \mu S + aI \\ I' = rSI - \mu I - aI \end{cases}$$

Pour les valeurs initiales, on note  $S(0) = S_0$ ,  $I(0) = I_0$ . Si on a un traitement qui peut permettre de traiter une fraction des infectés ou il y a un taux de guérison naturelle des infectés, on aura un terme  $aI$ . Comme

$$\frac{dN}{dt} = \mu N - \mu I - \mu S = 0,$$

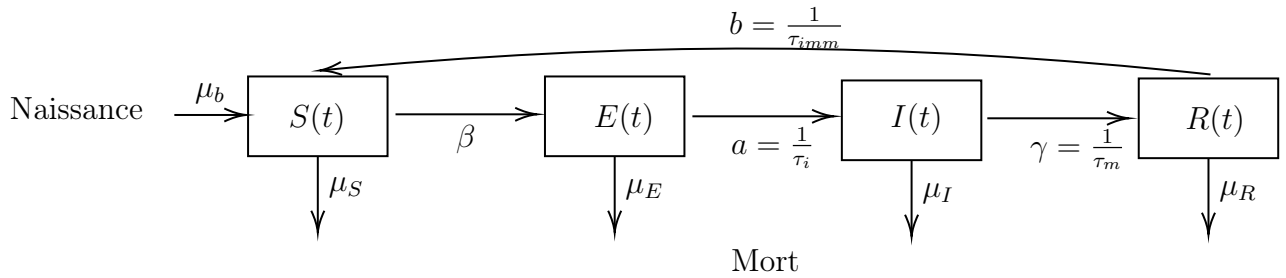
on peut écrire  $S(t) = N - I(t)$ . Il suffit d'étudier l'équation pour  $I$  :

$$I' = (r - \mu - a - rI)I, \quad I(0) = I_0.$$

C'est un modèle de type logistique. On aura deux équilibres : 0 et  $\frac{1}{r}(r - \mu - a)$ . Si on note  $R_0 = \frac{r}{\mu+a}$ , on a

- Si  $R_0 < 1$ , les deux équilibres sont négatifs et  $\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0$ , il n'y a pas d'infectés à longterm.
- Si  $R_0 > 1$ , alors on a un équilibre positif et  $\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = \frac{r-\mu-a}{r}$  et  $\lim_{t \rightarrow \infty} S = N - \lim_{t \rightarrow \infty} I$ , la maladie sera endémique.

Pour le modèle S.E.I.R., supposons que tout le monde va naître susceptibles, on peut également ajouter des termes de naissance et de mort.



Où  $\tau_i$  est le temps d'incubation,  $\tau_m$  est le temps moyen de durée de la maladie (temps moyen de rétablissement pour les infectieux),  $\tau_{imm}$  est la durée de l'immunité.

Supposons que le terme de se faire infecter est proportionnelle à la chance de croiser un infectieux, donc il est de la forme  $\frac{I}{N-1}\beta S \approx \frac{I}{N}\beta S$ , où  $\beta = \xi\zeta$ . Ici  $\xi$  signifie la probabilité d'infection (la probabilité de transmission d'un individu infectieux à un individu susceptible),  $\zeta$  signifie le nombre de rencontres par unité de temps.

On peut écrire cette dynamique, dans le cas où  $\mu_b = \mu_S = \mu_E = \mu_I = \mu_R = \mu$  (on suppose de plus qu'il y a une immunité permanente), de la façon

$$\begin{cases} S' = \mu N - \mu S - \frac{I}{N}\beta S \\ E' = \beta \frac{I}{N}S - \mu E - aE \\ I' = aE - \mu I - \gamma I \\ R' = \gamma I - \mu R \end{cases}$$

Comme tous les  $\mu$  sont égaux, alors  $\frac{dN}{dt} = 0$ , donc  $N = N(0) = S_0 + I_0 + E_0$ .

On remarque qu'il y a deux types d'états

- les états infectés :  $E$  exposés,  $I$  infectieux ;
- les états non-infectés :  $S$  susceptibles,  $R$  rétablis.

On a un équilibre sans infection :  $S = N$ ,  $E = I = R = 0$ . Si on regarde que les deux équations du système linéaire autour de cet équilibre pour les états infectés :

$$\begin{cases} E'(t) = \beta I - (\mu + a)E \\ I'(t) = aE - (\mu + \gamma)I \end{cases}$$

On réécrit comme

$$\begin{pmatrix} E' \\ I' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -(a + \mu) & \beta \\ a & -(\gamma + \mu) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} E \\ I \end{pmatrix}.$$

Séparer en deux matrices :

- Matrice de transmission  $T = \begin{pmatrix} 0 & \beta \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ .
- Matrice de transition  $\Sigma = \begin{pmatrix} -(a + \mu) & 0 \\ a & -(\mu + \gamma) \end{pmatrix}$ .

Le nombre de la reproduction de base dans ce cas sera donné par  $R_0 = \rho(-T\Sigma^{-1})$  ( $\rho$  signifie le rayon spectral de la matrice), or

$$-\Sigma^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{1}{a+\mu} & 0 \\ \frac{a}{(\mu+\gamma)(a+\mu)} & \frac{1}{\mu+\gamma} \end{pmatrix}, \quad -T\Sigma^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{a\beta}{(a+\mu)(\mu+\gamma)} & \frac{\beta}{\mu+\gamma} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Donc les valeurs propres sont  $\frac{a\beta}{(a+\mu)(\mu+\gamma)}$  et 0, on a

$$R_0 = \frac{a\beta}{(a + \mu)(\mu + \gamma)}.$$

Si  $R_0 > 1$ , on aura une épidémie, si  $R_0 < 1$ , il n'y pas d'épidémie.

*Remarque 4.5.1.* Matrice de transmission  $T$  représente le taux d'apparition de nouvelles infections (des termes concernant des infections secondaires). Matrice de transition  $\Sigma$  représente le taux de transition entre des compartiments (autres termes qui ne contiennent pas des infections secondaires). On remarque que

$$\int_0^\infty \exp(\tau\Sigma) d\tau = -\Sigma^{-1}.$$

Donc  $(-\Sigma^{-1})_{ij}$  représente l'espérance du temps futur qu'on passera dans l'état  $i$  quand on est à l'état  $j$  actuellement.

Du coup, la matrice  $-T\Sigma^{-1}$  s'appelle NGM ("Next Generation Matrix" en anglais). L'élément  $(-T\Sigma^{-1})_{ij}$  représente l'espérance du nombre de cas futurs avec état  $i$  «à la naissance» qui sont dus à un individu actuellement dans l'état  $j$ . Dans notre cas,

$$-T\Sigma^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{a\beta}{(a+\mu)(\mu+\lambda)} & \frac{\beta}{\mu+\gamma} \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$\frac{a\beta}{(a+\mu)(\mu+\lambda)}$  est le nombre d'éléments qui seront dans l'état  $E$  à la naissance dans la génération suivante pour chaque individu qui est dans  $E$  actuellement.

Le rayon spectral de la matrice NGM va être noté  $R_0$ . On aura que  $\forall \lambda \in \sigma(NGM), |\lambda| \leq R_0$ . La NGM nous dit que comment faire des générations de populations infectées futures. Si jamais on avait une valeur propre  $> 1$ , ça veut dire que la population va être en train de croître exponentiellement. Par contre, si jamais toutes les valeurs absolues de valeurs propres sont  $< 1$ , la population d'infectés va disparaître de façon exponentielle. On remarque qu'on a toujours parlé du linéarisé autour de l'état complètement susceptible (i.e. pour des petits nombres d'infectés dans une population qui sont totalement susceptibles).

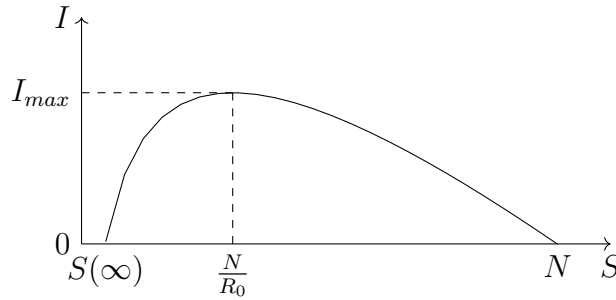


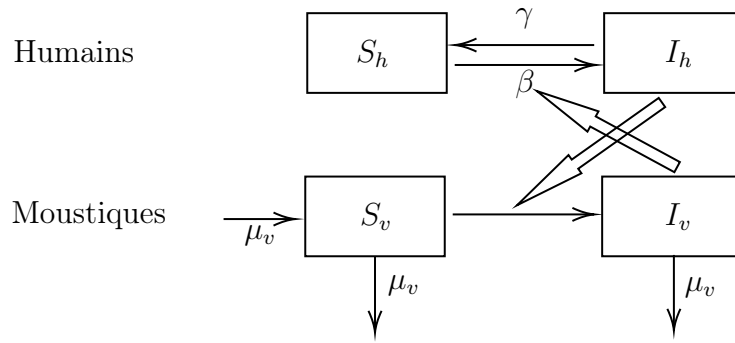
FIGURE 4.5.1 – On part d'une population totalement saine,  $I$  va croître jusqu'à  $\frac{N}{R_0}$  où  $I$  a sa valeur maximale, après elle va décroître jusqu'à  $S(\infty)$ .

## 4.6 Modèle de Ross-MacDonald

C'est un modèle proposé par Ross qui était le prix Nobel de la médecine en 1902. Et après, il a été amélioré par George MacDonald en 1952. C'est un modèle qui décrit la transmission de la Malaria (maladie transmise par des moustiques, surtout des moustiques du genre *Anopheles*).

Pour une maladie à vecteurs, il faut qu'on décrive d'un côté la population des humains et d'un autre côté la population de vecteurs.

Pour des moustiques, on suppose qu'une fois qu'ils sont infectés, ils restent toujours. Car la vie d'un moustique dure quelques semaines et dans ces quelques semaines, il n'y aura pas de temps pour que le moustique puisse redevenir susceptible. Après qu'on va ajouter les termes de mort et de naissance. Comme le temps de vie des humains est beaucoup plus grand que le temps de vie de moustiques et on ne regarde pas une épidémie de malaria sur plusieurs années, il suffit de mettre les termes de mort et de naissance pour les moustiques. On remarque aussi que pour des moustiques, les humains sont aussi des vecteurs.



En fait on a des modèles similaires pour la transmission de la Dengue, Chikungunya, Zika. Notre système s'écrit comme :

$$\begin{cases} \frac{dS_h}{dt} = -\beta_1 \frac{I_v S_h}{V} + \gamma I_h \\ \frac{dI_h}{dt} = \beta_1 \frac{I_v S_h}{V} - \gamma I_h \\ \frac{dS_v}{dt} = -\beta_2 S_v \frac{I_h}{H} + \mu V - \mu S_v \\ \frac{dI_v}{dt} = \beta_2 S_v \frac{I_h}{H} - \mu I_v \end{cases}$$

où  $H = S_h + I_h$ ,  $V = S_v + I_v$ .

L'équilibre sans infection :

$$(S_h, I_h, S_v, I_v) = (H, 0, V, 0) := E_s.$$

On linéarise autour de cet équilibre le système pour  $(I_h, I_v)$  :

$$\begin{cases} \frac{dI_h}{dt} = \beta_1 \frac{H}{V} I_v - \gamma I_h \\ \frac{dI_v}{dt} = \beta_2 \frac{V}{H} I_h - \mu I_v \end{cases}$$

La matrice de transmission  $T$  et la matrice de transition  $\Sigma$  sont

$$T = \begin{pmatrix} 0 & \beta_1 \frac{H}{V} \\ \beta_2 \frac{V}{H} & 0 \end{pmatrix}, \quad \Sigma = \begin{pmatrix} -\gamma & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}.$$

Donc

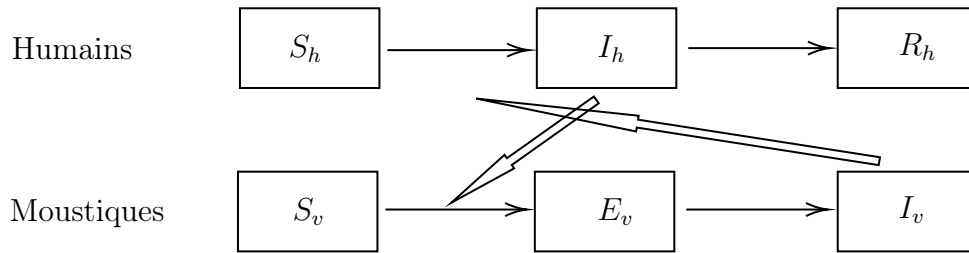
$$NGM = -T\Sigma^{-1} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{\beta_1 H}{\mu V} \\ \frac{\beta_2 V}{H\gamma} & 0 \end{pmatrix}, \quad R_0 = \sqrt{\frac{\beta_1 \beta_2}{\gamma \mu}}.$$

Maintenant on considère le modèle pour une maladie vectorielle avec temps d'incubation chez les moustiques (par exemple la Dengue avec un sérotype). On suppose que

- Population humaine est supposée constante (taux de naissance est égale au taux de mort pour les humains).
- Il n'y a pas de temps d'incubation chez les humains.
- On a l'immunité totale après la maladie pour les humains.
- Il y a le temps d'incubation chez les moustiques.

Donc on aura S.I.R. pour les humains et S.E.I. pour les moustiques. On utilise des notations suivantes :

- $V, S_v, E_v, I_v$  pour les vecteurs totaux, susceptibles, exposés et infectieux respectivement, et  $V = S_v + E_v + I_v$ .
- $H, S_h, I_h, R_h$  pour le nombre d'humains totaux, susceptibles, infectieux et retiré respectivement, et  $H = S_h + I_h + R_h$ .
- Modèle logistique avec capacité de charge  $K$  pour les moustiques.



Des paramètres :

$a$  le taux de piqûre de moustiques.

$p$  la probabilité pour que lors d'une piqûre le moustique attrape la maladie d'un humain infecté.

$q$  la probabilité pour que lors d'une piqûre l'humain sain attrape la maladie d'un moustique.

$b, d$  les taux de naissance et de mort des moustiques.

$e$  le temps d'incubation de la maladie chez les vecteurs.

$c$  le taux de guérison des humains.

$\mu$  le taux de naissance et de mort pour les humains (supposés égaux).

On écrit notre système, en remarquant  $S_v = V - E_v - I_v$  :

$$\begin{aligned}
 \frac{dV}{dt} &= \underbrace{bV\left(1 - \frac{V}{K}\right)}_{b:\text{taux de croissance intrinsèque}} - dV \\
 \frac{dE_v}{dt} &= \underbrace{ap\frac{I_h}{H}(V - E_v - I_v)}_{S_v \rightarrow E_v \text{ lors d'une piqûre d'humain infecté}} - \underbrace{\frac{1}{e}E_v}_{\text{passage } E_v \rightarrow I_v} - \underbrace{dE_v}_{\text{mort}} \\
 \frac{dI_v}{dt} &= \frac{1}{e}E_v - dE_v \\
 \\ 
 \frac{dS_h}{dt} &= \underbrace{\mu H}_{\text{reproduction}} - \underbrace{aqI_v\frac{S_h}{V}}_{\text{attrape la maladie par une piqûre}} - \underbrace{\mu S_h}_{\text{mort d'humains}} \\
 \frac{dI_h}{dt} &= aqI_v\frac{S_h}{V} - \underbrace{cI_h}_{\text{guérison, passage de } I_h \rightarrow R_h} - \mu I_h
 \end{aligned}$$

Pour calculer  $R_0$  pour ce système, on doit linéariser autour de l'état totalement susceptible

$$(V, E_v, I_v, S_h, I_h) = \left(K\left(1 - \frac{b}{d}\right), 0, 0, H, 0\right).$$

On doit regarder le linéarisé pour les états infectés  $E_v, I_v$  et  $I_h$ .

## 4.7 Modèles Paraboliques et Dynamique de Population

On va parler des modèles pour SARS, H1N1, Covid-19 dont le transport aérien a joué un rôle très important dans la propagation de la maladie. On part d'un modèle de métapopulation : on a un ensemble de populations et ces populations vont avoir des échanges entre elles. Dans ce cas, la dynamique d'épidémie va être dépendante de comment elles sont connectées.

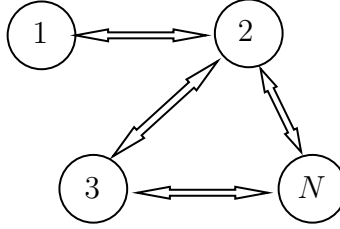


FIGURE 4.7.1 – S'il y a une épidémie accidentelle qui apparaît dans pays 1, on va dans un premier temps l'avoir dans pays 2, et après commencer à l'avoir dans pays 3 et N.

Si  $u_i$  est la population dans le patch  $i$ , sa dynamique de population peut dépendre de la taille des populations dans les autres patches (par exemple, partage à une ressource commune) qu'on note  $f_i(u_1, \dots, u_p)$ . D'autre part, on a aussi des termes d'échanges  $a_{ij}u_j$  (flux migratoire du patch  $j$  vers le patch  $i$ ), où  $a_{ij}$  est la proportion d'individus du patch  $j$  qui viennent dans le patch  $i$  par unité de temps. Donc on a

$$u'_i = f_i(u_1, \dots, u_N) + \sum_{j=1}^N a_{ij}u_j - \sum_{j=1}^N a_{ji}u_i.$$

**Définition 4.7.1.** La **matrice de connectivité** est donnée par

$$A = \begin{bmatrix} -\sum_{j=1}^N a_{j1} & a_{12} & \cdots & a_{1N} \\ a_{21} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \\ a_{N1} & \cdots & & -\sum_{j=1}^N a_{jN} \end{bmatrix}.$$

Dans ce cas, on peut écrire notre système comme

$$\frac{dU}{dt} = f(U) + AU, \quad \text{où } f(U) = \begin{pmatrix} f_1(u_1, \dots, u_N) \\ \vdots \\ f_N(u_1, \dots, u_N) \end{pmatrix}, \quad U = \begin{pmatrix} u_1 \\ \vdots \\ u_N \end{pmatrix}.$$



**Exemples 4.7.2** (S.I.R. avec deux patch). On écrit notre système :

$$\begin{cases} S'_1 = \mu N_1 - r_1 \frac{S_1 I_1}{N_1} - \mu S_1 + a_{12} S_2 - a_{21} S_1 \\ I'_1 = r_1 \frac{S_1 I_1}{N_1} - \mu I_1 - \gamma_1 I_1 + a_{12} I_2 - a_{21} I_1 \\ R'_1 = \gamma_1 I_1 - \mu R_1 + a_{12} R_2 - a_{21} R_1 \\ S'_2 = \mu N_2 - r_2 \frac{S_2 I_2}{N_2} - \mu S_2 + a_{21} S_1 - a_{12} S_2 \\ I'_2 = r_2 \frac{S_2 I_2}{N_2} - \mu I_2 - \gamma_2 I_2 + a_{21} I_1 - a_{12} I_2 \\ R'_2 = \gamma_2 I_2 - \mu R_2 + a_{21} R_1 - a_{12} R_2 \end{cases}$$

Dans ce système,  $N_1 = S_1 + I_1 + R_1$  et  $N_2 = S_2 + I_2 + R_2$  ne sont pas constants, mais  $N_1 + N_2$  est constante, parce qu'on a supposé  $b = \mu = d$  ( $b$  naissance,  $d$  mort).

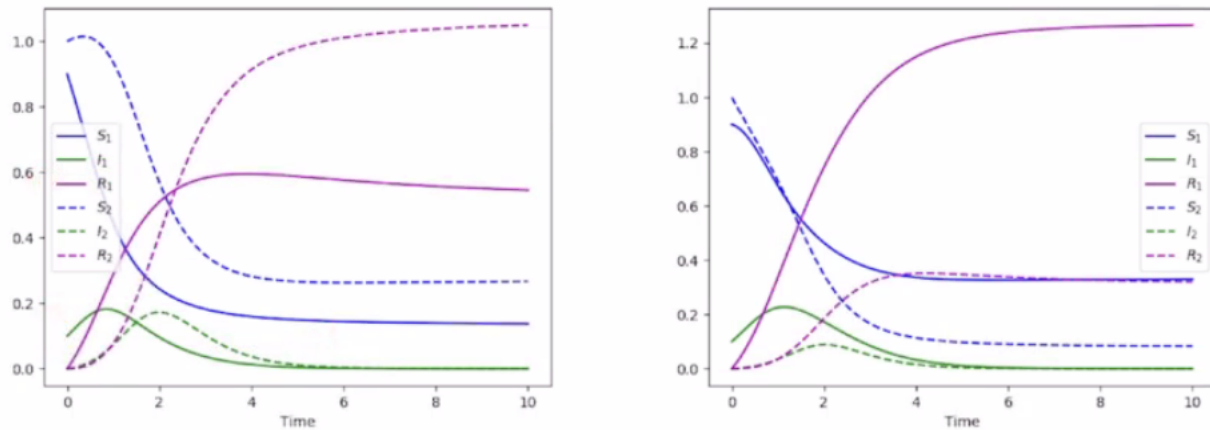


FIGURE 4.7.2 – Dans ces cas,  $\mu = 0, r_1 = r_2 = 4, \gamma_1 = \gamma_2 = 2, S_{10} = 0.9, I_{10} = 0.1, S_{20} = 1, I_{20} = 0$ . Pour le cas à gauche,  $a_{12} = 0.1, a_{21} = 0.2$ , pour le cas à droite,  $a_{12} = 0.4, a_{21} = 0.1$ . On suppose qu'au temps  $t = 0$ , on a des infections dans le patch 1. On voit que le pic d'épidémie va se propager plus tard au patch 2 : il y aura un phénomène de décalage. De plus, le pic des infections va dépendre la force de connection.

## 4.8 Équations de Réaction-Diffusion

Ces équations peuvent être déduites à partir de la description de mouvement de «particules» (cellules, bactéries, etc) qui ont des mouvements Browniens (Chapitre 11.1 de Murray).

C'est aussi lié à la loi de Fick : la loi de Fick exprime que le flux  $\mathbf{J}$  d'un «matériel» (cellules, espèces chimiques, animaux, etc) est proportionnel au gradient de concentration du «maté-

riel» :  $\mathbf{J} = -D\nabla c$ , où  $D$  est les coefficients de diffusion,  $c$  est la densité (concentration) du «matériel».

On considère un volume  $V$  et soit  $S = \partial V$  la surface de  $V$ , alors on a la conservation du matériel :

$$\underbrace{\frac{\partial}{\partial t} \int_V c(x, t) dv}_{\text{quantité de matériel}} = - \underbrace{\int_S \mathbf{J} \cdot d\mathbf{S}}_{\text{flux du matériel}} + \underbrace{\int_V f(c, x, t) dv}_{\text{matériel créé dans } V}.$$

En utilisant le théorème de la divergence :

$$\int_V \left[ \frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} - f(c, x, t) \right] dv = 0.$$

Donc on a une équation de conservation :

$$\frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} = f(c, x, t).$$

Pour une diffusion classique (loi de Fick)  $\mathbf{J} = -D\nabla c$ , on a

$$\frac{\partial c}{\partial t} - \nabla \cdot (D\nabla c) = f(c, x, t).$$

Dans un contexte écologique, comme  $f$  est la source du matériel, on peut considérer le cas logistique :  $f = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right)$ . Dans ce cas on obtient l'équation de Fisher-Kolmogorov :

$$\frac{\partial n}{\partial t} - \nabla \cdot (D\nabla n) = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right).$$

Si  $D$  est constant (indépendent de  $x$ ), alors  $\nabla \cdot (D\nabla n) = D\Delta n$ , alors

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D\Delta n = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right).$$

On peut généraliser à un cas où on décrit la dynamique de réaction et diffusion de  $n$  espèces aux substances chimiques en «interaction», on aurait

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (D\nabla u) = f,$$

$$\text{où } u = \begin{pmatrix} u^1(x, t) \\ \vdots \\ u^m(x, t) \end{pmatrix} \text{ et } f = \begin{pmatrix} f^1(u, x, t) \\ \vdots \\ f^m(u, x, t) \end{pmatrix}.$$

*Remarque 4.8.1.* Pour un exemple, voir Chapitre 11.3 de Murray pour des modèles de dispersion d'animaux.

Pour autre exemple, on va parler du chimiotactisme (Chapitre 11.4 de Murray). Dans ce cas, les termes de diffusion correspondent au mouvement Brownien (mouvement aléatoire). Mais on sait que beaucoup d'espèces vont réagir aussi des mouvements qui sont dirigés vers quelques choses (par exemple vers des sources de nourriture). Donc le chimiotactisme serait le flux additionnel décrivant une réaction à une substance qui va orienter le mouvement de notre espèce.

Entre les espèces simples, la communication entre les individus se fait souvent par la mise d'une substance chimique. Comme chaque une d'elles est source de l'émission de cette substance, on a une substance attractante donnée par  $a(x, t)$ . Donc il y a un flux chimiotactique de cellules  $\mathbf{J}_{\text{chimio}} = n\chi(a)\nabla a$ , où  $\chi(a)$  est le coefficient de réponse chimiotactique. On a la conservation :

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \nabla \mathbf{J} = f, \quad \mathbf{J} = \mathbf{J}_{\text{diff}} + \mathbf{J}_{\text{chimio}}.$$

Donc l'équation de réaction-diffusion-chimiotactique serait

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \nabla \cdot (n\chi(a)\nabla a) - \nabla \cdot (D\nabla n) = f(n).$$

Si  $a$  est une substance chimique, il y a aussi des diffusions et créations pour  $a$  :

$$\frac{\partial a}{\partial t} - \nabla \cdot (D_a \nabla a) = g(a, n),$$

où  $D_a \neq D$  est le coefficient de diffusion de  $a$ ,  $g$  est la source de  $a$ .

Un modèle très connu pour  $a$  est le modèle de Keller-Segel (1971) :

$$g(a, n) = hn - ka,$$

où  $hn$  est la production d'attractant par les cellules,  $ka$  est la dégradation de l'attractant (Voir Chapitre 11.4 du Murray pour le chimiotactisme).

## 4.9 Ondes Progressives (Traveling Waves)

Ondes progressives sont des solutions très particulières de système de réaction-diffusion.

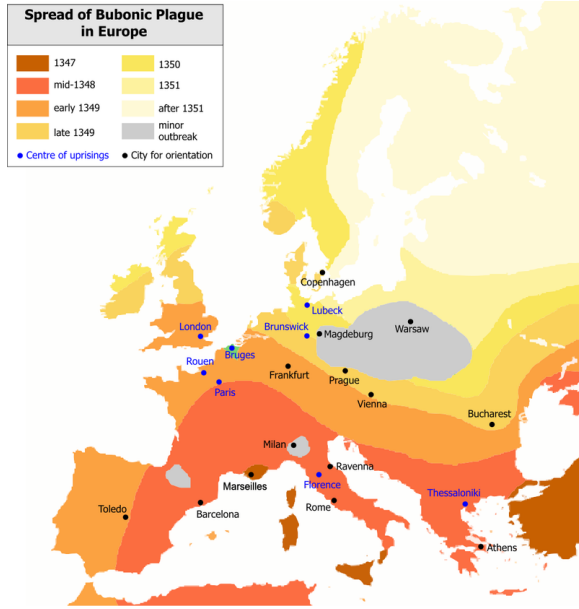


FIGURE 4.9.1 – En 1347, la peste bubonique a commencé par apparaître dans les îles de la Méditerranée et puis elle s’est propagée de plus en plus loin d’une façon progressive. Ce modèle peut être vu comme une extension de modèle de métapopulation quand on tend vers un nombre infini de métapopulations qui sont dispersées d’une façon aléatoire.

#### Faster and faster

Cane toads spread slowly for the first 50 years after their introduction on the east coast of Australia, but are now racing ever faster across the north of the country. Predictions of how far they will spread in the future vary

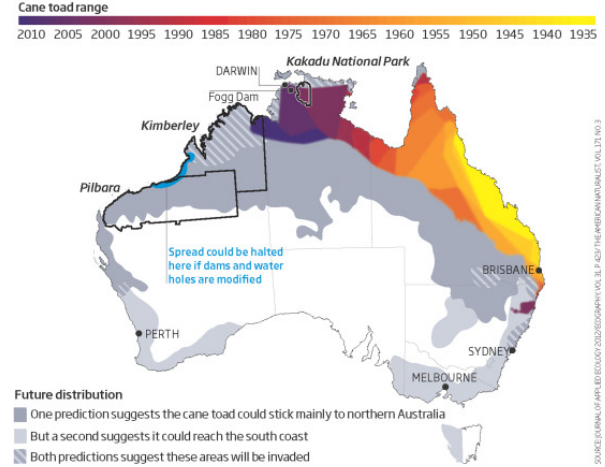


FIGURE 4.9.2 – Les crapauds buffles avaient été introduits en Australie dans les années 1930s et puis ils ont commencé à se propager progressivement vers d’autres régions d’Australie.

On rappelle l’équation de Fisher/KPP (Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov)

$$\frac{\partial N}{\partial t} - v \Delta_x N = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

où  $K$  est la capacité de charge et  $v$  est le coefficient de diffusion. Ici la partie de réaction  $f$  a une non-linéarité mono-stable,  $N = K$  est le seul point critique stable.

Après il y a d’autre non-linéarité pour d’autres phénomènes, par exemple la non-linéarité bi-stable (ce modèle apparaît souvent pour la population de moustiques et de dengues), qu’on l’appelle l’équation d’Allen-Cahn :

$$\frac{\partial N}{\partial t} - v \Delta_x N = rN(N - \theta) \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Les trois points critiques sont  $0, \theta, K$ . En calculant la dérivée, on a que  $0, K$  sont stables et  $\theta$  est instable.

L'équation de Fisher/KPP et l'équation d'Allen-Cahn sont deux exemples typiques de l'équation de réaction-diffusion. Maintenant on considère la propagation d'épidémie par un modèle S.I. avec des termes de naissance et de mort :

$$S' = \mu N - r \frac{SI}{N} - \mu S + aI, \quad I' = r \frac{SI}{N} - \mu I - aI.$$

La population totale est constante, donc

$$I' = (r - \mu - a - \frac{r}{N}I)I.$$

Pour avoir la propagation dans l'espace, on ajoute des termes de diffusion :

$$\frac{\partial I}{\partial t} - \Delta I = (r - \mu - a - \frac{r}{N}I)I.$$

En fait, c'est un système de type logistique, i.e. un système de Fisher/KPP. Si  $r > \mu + a$ , on aurait une propagation de l'épidémie dans l'espace.

On peut également considérer un système S.I.R (sans termes de naissance et de mort) :

$$S' = -r \frac{SI}{N}, \quad I' = r \frac{SI}{N}, \quad R' = sI.$$

Comme  $N$  est constante, on peut la normaliser :  $N = 1$ . Du coup,  $R = 1 - S - I$  et notre système devient

$$S' = -rSI, \quad I' = rSI - aI.$$

Si les susceptibles et les infectieux peuvent diffuser dans l'espace, on écrit notre système :

$$\begin{cases} \frac{\partial S}{\partial t} - \Delta S = -rSI \\ \frac{\partial I}{\partial t} - \Delta I = rSI - aI \end{cases}$$

Maintenant on va étudier des solutions particulières de l'équation (pour simplifier, on considère pour la dimension 1)

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = f(u). \quad (4.9.1)$$

**Définition 4.9.1.** On appelle **onde progressive** la solution de type  $u(t, x) = v(x - ct)$  t.q.  $v(-\infty) = 1$ ,  $v(+\infty) = 0$ , où  $c$  est la vitesse.

On suppose qu'il y a au moins deux points critiques de  $f$  : 0 signifie que la population n'est pas présente, et 1 signifie que la population est à sa capacité maximale. Essentiellement, il y

a deux types de non-linéarités

- non-linéarité mono-stable (Fisher/KPP) :  $f(u) = u(1 - u)$  ;
- non-linéarité bi-stable (Allen-Cahn) :  $f(u) = u(u - \theta)(1 - u)$ .

*Remarque 4.9.2.* Si  $c > 0$ , on va voir une onde qui va de gauche vers la droite. On dit que l'état  $v = 1$  est en train d'envahir l'état  $v = 0$ . Dans ce cas, on a une population qui va occuper progressivement l'espace. Au contraire, si  $c < 0$ , l'état  $v = 0$  est en train d'envahir l'état  $v = 1$ , i.e. l'espace occupé par la population est en train de régresser.

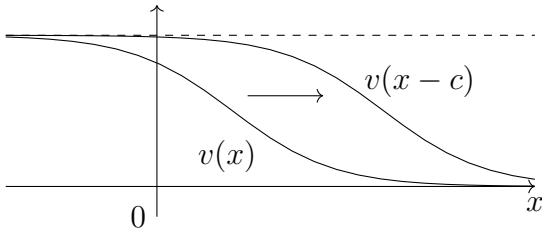


FIGURE 4.9.3 – Le cas  $c > 0$ , au temps  $t = 0$  et  $t = 1$ .

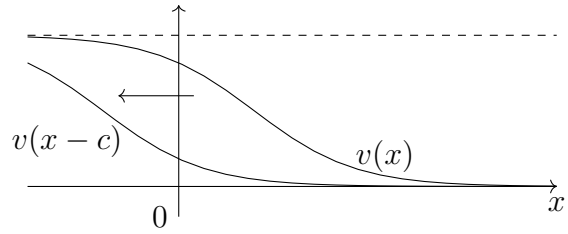


FIGURE 4.9.4 – Le cas  $c < 0$ , au temps  $t = 0$  et  $t = 1$ .

*Remarque 4.9.3.* On peut la généraliser dans des dimensions  $> 1$  en prenant  $v(\vec{x} \cdot \vec{n} - ct)$ .

Pour que  $u(x, t) = v(x - ct)$  soit la solution de l'équation (4.9.1),  $v$  doit satisfaire

$$\begin{cases} v'' + cv' + f(v) = 0 \\ v(-\infty) = 1, \quad v(+\infty) = 0 \end{cases}$$

Si on a une solution pour  $c = 0$ , on l'appelle une onde stationnaire. On remarque si  $v(x)$  est une solution,  $v(x + a)$  est aussi une solution pour tout  $a \in \mathbb{R}$ . Donc on la normalise par  $v(0) = \frac{1}{2}$ . En multipliant  $v'$  dans l'équation, on obtient

$$\frac{1}{2} \left( (v')^2 \right)' + c(v')^2 + \left( F(v) \right)' = 0, \quad \text{où } F(v) = \int_0^v f(s) ds.$$

Notons que  $v'(\pm\infty) = 0$ , on l'intègre sur  $\mathbb{R}$  :

$$c \int_{\mathbb{R}} v'(x)^2 = F(1) = \int_0^1 f(s) ds.$$

Donc on conclut que  $c$  a le même signe que  $\int_0^1 f(s) ds$ . Par exemple, pour le cas de Fisher/KPP, on a  $F(1) > 0$  donc l'état  $v = 1$  va envahir l'état  $v = 0$ .

Retour à l'équation de Fisher/KPP :

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = u(1 - u). \quad (4.9.2)$$

**Théorème 4.9.4.** *Pour tout  $c \geq c^* = 2$ , il existe une unique onde progressive  $0 \leq v < 1$  de (4.9.2) t.q.  $v$  est strictement décroissante.  $c^*$  est la vitesse de propagation minimale.*

*Remarque 4.9.5.* On peut éteindre ce résultat pour l'équation

$$\partial_t u - \nu \partial_{xx} u = f(u), \quad f(0) = f(1) = 0, \quad f(u) > 0 \text{ pour } 0 < u < 1.$$

Dans ce cas, la vitesse de propagation minimale  $c^* = 2\sqrt{f'(0)\nu}$ .

Pour le cas d'Allen-Cahn, on cherche pour  $(c, v)$  t.q.

$$v'' + cv' + f(v) = 0, \quad v(-\infty) = 1, \quad v(+\infty) = 0, \quad v(0) = \frac{1}{2}.$$

On considère le cas plus général :

$$f(0) = 0, \quad f'(0) < 0, \quad f(\theta) = 0, \quad f(1) = 0, \quad f'(1) < 0,$$

$$f(u) < 0 \text{ pour } 0 < u < \theta, \quad f(u) > 0 \text{ pour } \theta < u < 1.$$

On utilise encore la notation  $F(u) = \int_0^u f(v)dv$ . Dans ce cas, on a un résultat complètement différent que le cas précédent :

**Théorème 4.9.6.** *Sous ces hypothèses, il existe une unique onde progressive  $(c^*, v)$  t.q.  $v$  est décroissante. De plus, on a  $c^* > 0$  si  $F(1) > 0$ ,  $c^* = 0$  si  $F(1) = 0$ ,  $c^* < 0$  si  $F(1) < 0$ .*

En particulier, si  $f(u) = u(1 - u)(u - \theta)$ , on peut trouver la solution explicite :

$$v(x) = \frac{e^{-\frac{x}{\sqrt{2}}}}{1 + e^{-\frac{x}{\sqrt{2}}}}, \quad c^* = \sqrt{2}\left(\frac{1}{2} - \theta\right).$$

Retour au modèle de propagation de l'épidémie dans l'espace :

$$\frac{\partial I}{\partial t} - \nu \Delta I = (r - \mu - a - \frac{r}{N}I)I.$$

On sait que si  $r > \mu + a$ , il aurait une propagation de l'épidémie. De plus, on peut décrire sa vitesse de propagation minimale  $c^* = 2\sqrt{\nu(r - \mu - a)}$  à partir de l'équation de Fisher/KPP.