La persistance dans les modèles épidémiques avec forçage saisonnier

Carlota Rebelo, Alessandro Margheri, Nicolas Bacaër

La persistance dans les modèles épidémiques avec forçage saisonnier *

Carlota Rebelo † Alessandro Margheri † Nicolas Bacaër ‡

Résumé

Dans cet article, nous traitons de la persistance d'une classe de modèles épidémiques forcés de façon saisonnière. Nous utilisons un théorème abstrait sur la persistance dû à Fonda. On présente cinq exemples différents d'application.

Zusammenfassung

In diesem Artikel studieren wir die Persistenz von Epidemie-Modellen mit jahreszeitlichen Koeffizienten. Wir verwenden einen abstrakten Satz über die Persistenz, den Fonda bewiesen hat. Wir geben fünf verschiedene Anwendungsbeispiele.

1 Introduction

L'objet principal de cet article est de présenter quelques résultats sur la persistance dans la classe des modèles épidémiques forcés de façon saisonnière considérée dans [33]. Nos résultats, qui découlent d'un théorème abstrait de Fonda (voir [8]), sont ensuite appliqués pour démontrer de manière simple la persistance de cinq systèmes différents choisis dans la littérature. Nous donnons également un résultat sur l'extinction de la maladie.

Avant d'aborder plus précisément ces points, rappelons quelques faits connus sur le comportement asymptotique des modèles épidémiques périodiques. Hethcote [12] a étudié le modèle épidémique SIS avec un taux de contact périodique de période ω et une période infectieuse distribuée exponentiellement. Ce modèle peut être résolu de manière explicite. Si la population totale multipliée par le taux de contact moyen et divisée par le taux constant de guérison est supérieure à 1 (c'est-à-dire si $R_0 > 1$, mais cette notation n'est pas utilisée dans [12]), alors $I(t)$ tend vers une solution ω-périodique. Sinon $I(t)$ tend vers 0.

*J. Math. Biol. 64 (2012) 933-949.

†Fac. Ciências de Lisboa e Centro de Matemática e, Aplicações Fundamentais, Av. Prof. Gama Pinto 2, 1649-003 Lisboa, Portugal. Courriels : carlota@ptmat.fc.ul.pt, amargheri@ptmat.fc.ul.pt

‡Institut de recherche pour le développement, Unité de modélisation mathématique et informatique des systèmes complexes, Bondy, France. Université Cadi Ayyad, Laboratoire de mathématiques et dynamique des populations, Marrakech, Maroc. Courriel : nicolas.bacaer@ird.fr

Cooke et Kaplan [7], Nussbaum [21, 22] et Smith [25] ont examiné le même modèle SIS périodique, mais avec une période infectieuse constante, ce qui conduit à une équation différentielle à retard. Ils ont montré un comportement de seuil similaire mais la condition de seuil était beaucoup moins explicite ; elle impliquait le rayon spectral d'un opérateur intégral.

Le comportement asymptotique peut être beaucoup plus complexe pour les modèles SIR périodiques de maladies endémiques (avec perte d'immunité ou apport de nouveaux sujets susceptibles) même si la période infectieuse est distribuée de manière exponentielle. La fonction $I(t)$ peut tendre vers une solution périodique avec une période qui est un multiple de la période du taux de contact (solution dite sous-harmonique). Pour certaines valeurs des paramètres, on a également suspecté un régime chaotique. En comparaison avec la littérature abondante qui présente des simulations de pareils modèles, relativement peu de résultats rigoureux ont été démontrés. Smith [26, 27] a démontré l'existence de solutions périodiques sous-harmoniques. Thieme [30] a démontré des résultats qui impliquent notamment que pour un modèle endémique SIR périodique, $I(t)$ tend vers 0 si $R_0 < 1$ alors que $I(t)$ est uniformément fortement persistant si $R_0 > 1$, c'est-à-dire qu'il existe $\delta > 0$ tel que pour toute condition initiale avec $I(0) > 0$, nous ayons $\liminf_{t\to+\infty} I(t) > \delta$. En pratique, la valeur numérique de δ est souvent très basse (une version stochastique du modèle pourrait conduire à l'extinction). Ici, R_0 est un paramètre qui implique le taux de contact moyen, comme dans [12]. Pour le modèle SIRS périodique avec un taux de guérison a et un taux b de perte d'immunité, on peut également obtenir une limite inférieure explicite :

$$\limsup_{t\to+\infty} I(t) \geq \frac{1-1/R_0}{1+a/b}.$$

Ces dernières années, des résultats de persistance ont été démontrés pour les modèles SEIR périodiques avec un compartiment latent E [20], des modèles fragmentés [33] et un modèle pour la tuberculose [17]. Les énoncés prennent la même forme : si $R_0 < 1$, alors la maladie s'éteint. Si $R_0 > 1$, alors la maladie persiste. La définition de R_0 utilisée dans ces références a été introduite dans [2] et étudiée dans [3, 4, 6] pour les modèles de population périodiques. Contrairement aux modèles SIS ou SIR avec une période infectieuse distribuée de manière exponentielle, il n'y a pas en général de formule explicite pour R_0.

Il existe deux approches principales pour prouver la persistance dans des systèmes dynamiques : étudier le flot au bord pour déterminer l'acyclicité ou utiliser les fonctions de Lyapunov moyennes. Les deux approches ont été utilisées par de nombreux auteurs et ne sont pas toujours équivalentes. Pour une description des deux méthodes et des informations sur la bibliographie correspondante, voir par exemple [31, 9]. Il existe de nombreux articles récents sur la persistance dans les systèmes dynamiques en biologie, voir par exemple [15, 24, 10, 16, 23]. Fonda [8] a utilisé l'approche avec des fonctions de Lyapunov moyennes pour prouver la persistance de systèmes semi-dynamiques. Fonda a énoncé son résultat en terme de répulseurs. Dans cet article, nous utiliserons le théorème de Fonda pour prouver la persistance dans une classe de modèles épidémiques forcés de façon saisonnière. En fait, nous verrons que ce théorème est naturellement adapté pour traiter la condition de seuil $R_0 > 1$. Dans [19], deux des auteurs ont utilisé le même résultat afin d'obtenir la persistance de modèles épidémiques autonomes. Plus précisément, on a montré qu'en utilisant le résultat de Fonda, la persistance résultait de simples calculs dans quatre exemples différents de ces modèles. Dans cet article, nous nous concentrons sur les modèles épidémiques périodiques en temps considérés dans [33] et énonçons deux théorèmes qui garantissent la persistance des infections lorsque $R_0 > 1$. Nous montrons également que, dans des conditions appropriées, la maladie disparaît si $R_0 < 1$. Dans les deux cas, nous utilisons le cadre considéré dans [33] et quelques conditions supplémentaires mais facilement vérifiées.

En ce qui concerne la persistance, les théorèmes 2 et 3 montrent la persistance d'une des classes infectées, par exemple I, lorsque les autres classes infectées sont petites à condition que I soit petit et lorsqu'une inégalité différentielle liée à la définition de R_0 est satisfaite. Ces théorèmes sont bien adaptés pour prouver la persistance, par exemple dans des modèles épidémiques de type SEIRS, pour des maladies à transmission vectorielle ou lorsque des sites contaminés sont pris en compte. Nous les appliquons aux modèles précédemment étudiés dans [3, 11, 17, 20]. Dans [17, 20], la persistance est garantie par une analyse détaillée du flot sur le bord. Nous les avons obtenus ici en vérifiant les deux conditions mentionnées ci-dessus et certaines conditions d'invariance. Ces conditions découlent d'une simple analyse des équations. Le théorème 4 garantit la persistance de la somme des infectés. Dans [33, Section 4], les auteurs ont obtenu la persistance dans un modèle fragmenté en analysant le flot sur le bord. Nous pouvons obtenir le même résultat en appliquant le théorème 4. Comme la définition de R_0 pour les modèles de population dans des environnements périodiques est une généralisation de celle pour les modèles autonomes, nos théorèmes valent dans le cas de modèles épidémiques autonomes.

Dans la suite, nous utiliserons les notations suivantes. Si $x = (x_1,\ldots,x_k)$ et $y = (y_1,\ldots,y_k)$ sont des vecteurs dans $\mathbb{R}^k$, alors nous écrivons $x \geq y$ ou $x > y$ si, respectivement, $x_i \geq y_i$ ou $x_i > y_i$, pour tout $i = 1,\ldots,k$. En particulier, nous écrivons $x \geq 0$ ou $x > 0$ si, respectivement, toutes les composantes de x sont soit positifs ou nuls soit strictement positifs. On note $\mathbb{R}^k_+ = \{x \in \mathbb{R}^k : x \geq 0\}$ et $\|x\| = \max_k |x_k|$ pour tout $x \in \mathbb{R}^k$. Si A est une matrice carrée, on note $\rho(A)$ le rayon spectral de A.

2 Résultats principaux

Commençons par rappeler le cadre et la classe de systèmes épidémiques considérés dans [33]. Le cadre de [33] est la version périodique de celui dans [32]. On considère une population hétérogène dont les individus peuvent être regroupés en n compartiments homogènes ($n \geq 2$). Soit $x = (x_1,\ldots,x_n)^T \geq 0$ la distribution des individus dans les compartiments. Les compartiments peuvent être divisés en deux types : les compartiments infectés, étiquetés $i = 1,\ldots,m$ ($1 \leq m < n$), et les compartiments non infectés, étiquetés par $i = m+1,\ldots,n$. X_s est défini comme l'ensemble de tous les états sans maladie :

$$X_s := \left\{x \in \mathbb{R}^n_+ : x_i = 0, i = 1,\ldots,m\right\}.$$

Pour $1 \leq i \leq m$, $\mathscr{F}_i(t,x)$ indique le taux d'entrée dans le i^{e} compartiment infecté des individus non infectés (ce sont les nouvelles infections). Clairement, $\mathscr{F}_i(t,x) = 0$ si $m+1 \leq i \leq n$. Pour $1 \leq i \leq n$, $\mathscr{V}_i^+(t,x)$ indique le taux d'entrée dans le i^{e} compartiment d'individus par tous les autres moyens. Plus précisément, pour $1 \leq i \leq m$, $\mathscr{V}_i^+(t,x)$ sont des transferts au sein des compartiments infectés. Pour $m+1 \leq i \leq n$, $\mathscr{V}_i^+(t,x)$ sont des naissances ou des migrations extérieures au système, des transferts dans les compartiments non infectés, ou des transferts de compartiments non infectés. Pour $1 \leq i \leq n$, $\mathscr{V}_i^-(t,x)$ indique le taux de transfert hors du compartiment i (transferts hors du système tels que décès et émigrations ou transferts vers les compartiments $j \neq i$). Ainsi, le modèle de transmission de la maladie est régi par le système différentiel non autonome :

$$x_i'(t) = \mathscr{F}_i(t,x) - \mathscr{V}_i(t,x) := f_i(t,x),\ i = 1,\ldots,n \tag{1}$$

où $\mathscr{V}_i = \mathscr{V}_i^- - \mathscr{V}_i^+$. Comme dans [33], nous supposons dans la suite les conditions suivantes :

(A_1) Pour chaque $1 \leq i \leq n$, les fonctions $\mathscr{F}_i$, $\mathscr{V}_i^+$, $\mathscr{V}_i^-$ sont positives ou nulles et continues sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^n$ et continûment différentiables par rapport à x.

(A_2) Il existe un nombre réel strictement positif ω tel que pour chaque $1 \leq i \leq n$, les fonctions $\mathscr{F}_i$, $\mathscr{V}_i^+$, $\mathscr{V}_i^-$ soient ω-périodiques en t.

(A_3) Si $x_i = 0$ alors $\mathscr{V}_i^- = 0$.

(A_4) $\mathscr{F}_i = 0$ pour $i > m$.

(A_5) Si $x \in X_s$, alors $\mathscr{F}_i = \mathscr{V}_i^+ = 0$ pour $1 \leq i \leq m$.

(A_6) Le système (1) a une unique solution ω-périodique sans maladie

$$x^*(t) = (0,\ldots,0,x_{m+1}^*(t),\ldots,x_n^*(t))^T,$$

avec $x_i^*(t) > 0,\ \forall t$ pour au moins un indice i avec $m+1 \leq i \leq n,$ qui est linéairement stable dans le sous-espace sans maladie X_s. Autrement dit, si

$$z' = M(t)z, \quad M(t) = \left[\frac{\partial f_i(t,x^*(t))}{\partial x_j}\right]_{m+1 \leq i,j \leq n}$$

est la linéarisation ω-périodique de (1) autour de $x^*(t)$ dans X_s et si $\Phi_M(t)$ est sa matrice de monodromie, alors $\rho(\Phi_M) < 1$.

(A_7) Posons

$$D_x\mathscr{F}(t,x^*(t)) = \begin{bmatrix} F(t) & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad D_x\mathscr{V}(t,x^*(t)) = \begin{bmatrix} V(t) & 0 \\ J(t) & -M(t) \end{bmatrix}$$

où $F(t)$ et $V(t)$ sont deux matrices $m \times m$ ω-périodiques définies par

$$F(t) = \left[\frac{\partial \mathscr{F}_i(t,x^*(t))}{\partial x_j}\right]_{1 \leq i,j \leq m}, \quad V(t) = \left[\frac{\partial \mathscr{V}_i(t,x^*(t))}{\partial x_j}\right]_{1 \leq i,j \leq m}$$

et $J(t)$ est une matrice $(n-m) \times m$. De plus, $F(t)$ est positive ou nulle, et $-V(t)$ est coopérative, c'est-à-dire que les éléments non diagonaux de $-V(t)$ sont positifs ou nuls. Nous supposons $\rho(\Phi_{-V}) < 1$.

Nous rappelons la définition de la persistance uniforme. Nous disons que le système (1) est uniformément persistant par rapport à x_j, $1 \leq j \leq m$ s'il existe $\delta > 0$ tel que pour chaque condition initiale (x_0, s_0) avec $(x_0)_j > 0$, la solution correspondante $x(t)$ satisfait

$$\liminf_{t\to+\infty} x_j(t) \geq \delta.$$

Rappelons maintenant que la définition de la reproductivité R_0 pour les modèles de population (y compris les équations aux dérivées partielles) dans un environnement périodique a été introduite dans [2] comme rayon spectral d'un opérateur linéaire intégral sur un espace de fonctions périodiques (voir [6] pour une présentation améliorée). Cependant, dans le cas particulier des équations différentielles ordinaires, il existe une autre caractérisation de R_0, qui peut aussi servir de définition. Si pour tout $\lambda > 0$ on note $E(t,s,\lambda)$ la matrice fondamentale (avec $E(s,s,\lambda) = I$) du système

$$z' = \left(\frac{F(t)}{\lambda} - V(t)\right) z, \tag{2}$$

et $\Phi_\lambda := E(\omega, 0, \lambda)$ sa matrice de monodromie, alors R_0 est l'unique λ tel que $\rho(\Phi_\lambda) = 1$. Cette caractérisation est apparue pour un modèle d'équation différentielle ordinaire scalaire dans [2, §5], pour les systèmes différentiels ordinaires d'une forme particulière dans [3, §3.4], et plus généralement pour le cas considéré ici dans [33]. En fait, il faut distinguer deux cas. Soit l'équation $\rho(\Phi_\lambda) = 1$ n'a pas de solution $\lambda > 0$, un cas qui se produit si par exemple la matrice $F(t)$ est identiquement nulle ; soit l'équation $\rho(\Phi_\lambda) = 1$ a une solution $\bar{\lambda} > 0$, auquel cas elle est unique. Dans le premier cas, on a $R_0 = 0$ et dans le second, on a $R_0 := \bar{\lambda} > 0$ [33]. Ces deux cas ne doivent pas nécessairement être distingués lorsque R_0 est introduit comme rayon spectral d'un opérateur intégral.

Remarque 1. Pour le système (2), on a

a) $\rho(\Phi_\lambda)$ croît avec λ.

b) Supposons qu'il existe $\tau \in [0, \omega]$ tel que $F(\tau) - V(\tau)$ soit une matrice irréductible. Alors pour tout $\lambda > 0$, la matrice $F(\tau)/\lambda - V(\tau)$ est aussi irréductible puisque l'irréductibilité ne dépend que du fait que les composantes soient nulles ou pas. De plus, si $t \geq s + \omega$, toutes les composantes de la matrice $E(t,s,\lambda)$ sont strictement positives pour tout $\lambda > 0$. La démonstration de cette propriété, dont l'idée se trouve dans [1, lemme 2] et [14, théorème 1.1] est comme suit. Posons $A(t) = F(t)/\lambda - V(t)$. Si $z'(t) = A(t)z(t)$ et $z(s) = (0, \ldots, 0, 1, 0, \ldots, 0)^T$ avec 1 en position j, alors $z(t) \geq 0$ pour tout $t \geq s$ [29, théorème B.1]. Puisque $z_i'(t) - A_{i,i} z_i(t) = \sum_{k\neq i} A_{i,k}(t) z_k(t)$, on a aussi

$$z_i(t) = e^{\int_s^t A_{i,i}(u)\,du} z_i(s) + \sum_{k\neq i} \int_s^t e^{\int_u^t A_{i,i}(v)\,dv} A_{i,k}(u)\, z_k(u)\, du$$

pour tout $1 \leq i \leq m$ et $t \geq s$. On voit premièrement que $z_j(t) > 0$ pour tout $t \geq s$. Soit $k \neq j$. Il existe une suite d'indices distincts $(i_0, i_1, \ldots, i_p)$ tels que $i_0 = k$, $i_p = j$, et $A_{i_\ell, i_{\ell+1}}(\tau) > 0$ pour tout $0 \leq \ell \leq p-1$. Par continuité, il existe $\varepsilon > 0$ tel que $A_{i_\ell, i_{\ell+1}}(t) > 0$ pour tout $0 \leq \ell \leq p-1$ et tout $\tau \leq t \leq \tau + \varepsilon$. Par ailleurs, il existe $\hat{\tau} \in [s, s+\omega[$ tel que $\hat{\tau} - \tau$ soit un multiple entier de ω. Puisque $A(t)$

est ω-périodique, on voit que $A_{i_\ell,i_{\ell+1}}(u) > 0$ pour tout $0 \le \ell \le p-1$ et tout $\hat{\tau} \le u \le \hat{\tau} + \varepsilon$. Pour tout $t \ge s$ et $0 \le \ell \le p-1$, on a

$$z_i(t) \ge \int_s^t e^{\int_u^t A_{i_\ell,i_\ell}(v)\,dv} A_{i_\ell,i_{\ell+1}}(u) z_{i_{\ell+1}}(u)\,du.$$

Cette inégalité utilisée itérativement (en partant de $\ell = p-1$, puis $\ell = p-2, \ldots$) montre que pour tout $t > \hat{\tau}$ (et en particulier pour $t \ge s + \omega$), on a $z_{i_{p-1}}(t) > 0$, $\ldots$, $z_{i_1}(t) > 0$, et $z_{i_0}(t) = z_k(t) > 0$. Mais $z(t)$ est la j^{e} colonne de $E(t,s,\lambda)$.

Si s,t sont tels que $s \le \tau < t$ ou $s < \tau \le t$ alors $E(t,s,\lambda) > 0$ pour tout $\lambda > 0$.

Pour prouver nos principaux résultats sur la persistance, nous utiliserons un résultat abstrait de Fonda. Dans [8], l'auteur a considéré un système semi-dynamique $\Pi : X \times \mathbb{R}_+ \to X$ défini sur un espace métrique localement compact (X,d) (d est une distance dans X) et il a obtenu le théorème [8, théorème 1] qui caractérise les répulseurs uniformes. Rappelons que $\mathscr{S} \subset X$ est un répulseur uniforme s'il existe $\delta > 0$ tel que pour tout $x \in X \setminus \mathscr{S}$ nous ayons $\liminf_{t\to+\infty} d(\Pi(x,t),\mathscr{S}) \ge \delta$. Il est clair que si nous choisissons bien l'ensemble $\mathscr{S}$, nous pouvons prouver des résultats de persistance uniforme avec ce résultat.

Théorème 1 *Soit $\mathscr{S}$ un sous-ensemble compact de X tel que $X \setminus \mathscr{S}$ soit positivement invariant. Une condition nécessaire et suffisante pour que $\mathscr{S}$ soit un répulseur uniforme est qu'il existe un voisinage U de $\mathscr{S}$ et une fonction continue $P : X \to \mathbb{R}_+$ qui remplissent les conditions suivantes :*

a) $P(x) = 0 \iff x \in \mathscr{S}$

b) $\forall x \in U \setminus \mathscr{S}\ \exists T_x > 0 : P(\Pi(x,T_x)) > P(x)$.

Ce théorème a été utilisé dans [19] pour prouver la persistance dans des modèles épidémiques autonomes. Dans la suite, nous allons l'utiliser pour prouver deux résultats de persistance pour des systèmes périodiques de la forme (1). Plus précisément, le premier résultat que nous prouvons établit la persistance d'une des classes infectées et le second, la persistance de la somme des classes infectées. Ce qui suit sera utile pour adapter le cadre abstrait fourni par le théorème 1 à notre cadre. Tout d'abord, tout au long de l'article, nous noterons $\mathscr{E} \subseteq \mathbb{R}^n_+$ l'espace de phase dans lequel le système (1) est biologiquement significatif. En général, les contraintes biologiques sur les variables impliquent que l'espace de phase considéré n'est pas tout $\mathbb{R}^n_+$. Pour tout $(x_0,s_0) \in \mathscr{E} \times \mathbb{R}$, on note $x(t;(x_0,s_0))$ la solution de (1) qui vaut x_0 au temps s_0. Ainsi $x(s_0;(x_0,s_0)) = x_0$.

Remarque 2. Comme conséquence de (A_1) et (A_3), on voit que pour tout j

$$\mathscr{V}_j^-(t,x_1,x_2,\ldots,x_j,\ldots,x_n) = x_j \int_0^1 \frac{\partial \mathscr{V}_j^-}{\partial x_j}(t,x_1,x_2,\ldots,sx_j,\ldots,x_n)\mathrm{d}s = x_j W_j(t,x)$$

où $W_j(t,x)$ est un fonction continue. Donc

$$x_j'(t) = \mathscr{F}_j(t,x) + \mathscr{V}_j^+(t,x) - \mathscr{V}_j^-(t,x) \ge -\mathscr{V}_j^-(t,x) = -x_j W_j(t,x).$$

Si $(x_0)_j > 0$, alors $x_j(t;(x_0,s_0)) > 0$ pour tout $t \geq s_0$. Par continuité, on voit que $x_0 \geq 0$ implique $x_j(t;(x_0,s_0)) \geq 0$ pour tout $t \geq s_0$. Si $x_0 \in \mathscr{E}$ est tel que $\sum_{j=1}^m (x_0)_j > 0$, alors $\sum_{j=1}^m x_j(t;(x_0,s_0)) > 0$ pour tout $t \geq s_0$.

Enfin, pour nos résultats de persistance, nous énoncerons l'hypothèse naturelle suivante :

(A_8) il existe un ensemble compact $\mathscr{K} \subset \mathscr{E}$ positivement invariant pour le flot du système (1) et qui est aussi un ensemble absorbant pour ce flot. Plus formellement, étant donné $x_0 \in \mathscr{K}$, $s_0 \in \mathbb{R}_+$ et $t \geq 0$ nous avons $x(t+s_0;(x_0,s_0)) \in \mathscr{K}$, et pour tout $x_0 \in \mathscr{E}$ et $s_0 \in \mathbb{R}_+$ il existe $t_1 \geq s_0$ tel que pour chaque $t \geq t_1$ nous ayons $x(t;(x_0,s_0)) \in \mathscr{K}$.

Énonçons notre premier résultat. Dans sa deuxième partie, nous prouvons la persistance par rapport à la classe infectée j.

Théorème 2 *Supposons (A_1) jusqu'à (A_7).*

1. *Supposons que $0 < R_0 < 1$ et qu'il existe $\varepsilon^* > 0$ et une fonction $\mu :]0,\varepsilon^*[\to \mathbb{R}_+$ telle que*
   - *(i)* $\lim_{\varepsilon \to 0^+} \mu(\varepsilon) = 1$ *;*
   - *(ii) pour tout $0 < \varepsilon < \varepsilon^*$ et toute solution $x(t) = (x_1(t),\ldots,x_n(t))^T$ de (1) avec une condition initiale $(x_0,s_0) \in \mathscr{E} \times \mathbb{R}$, il existe $t_0 \geq s_0$ tel que*
   $$\tilde{x}'(t) \leq \left(\frac{F(t)}{\mu(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t), \ \forall t \geq t(\varepsilon),$$
   où $\tilde{x}(t) = (x_1(t),\ldots,x_m(t))^T$.

   Alors la maladie disparaît, c'est-à-dire $\tilde{x}(t) \to 0$ quand $t \to \infty$. De plus, si la solution $x^*(t)$ est globalement asymptotiquement stable (G.A.S.) dans X_s, elle est G.A.S. dans $\mathscr{E}$.

2. *Supposons $R_0 > 1$, (A_8) et qu'il existe $\tau \in [0,\omega]$ tel que $F(\tau) - V(\tau)$ soit irréductible. Fixons $j \in \{1,\ldots,m\}$. Supposons qu'il existe $\varepsilon^* > 0$ et $\lambda :]0,\varepsilon^*[\to \mathbb{R}^+$ tels que*
   - *(i)* $\lim_{\varepsilon \to 0^+} \lambda(\varepsilon) = 1$ *;*
   - *(ii) pour tout $\varepsilon \in]0,\varepsilon^*[$, pour toute solution $x(t)$ de (1) avec $(x_0,s_0) \in \mathscr{K} \times \mathbb{R}$, s'il existe $t_0 \geq s_0$ tel que $x_j(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que*
   $$\tilde{x}'(t) \geq \left(\frac{F(t)}{\lambda(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t), \ \forall t \geq t_1,$$
   où $\tilde{x}(t) = (x_1(t),\ldots,x_m(t))^T$.

   Alors le système (1) est uniformément persistant par rapport à x_j, c'est-à-dire $\{x : x_j = 0\}$ est un répulseur uniforme.

Preuve. Supposons $0 < R_0 < 1$. Soit $\varepsilon \in]0,\varepsilon^*[$ tel que $R_0 < \mu(\varepsilon)$. Soit $x(t)$ une solution de (1) avec une condition initiale dans $\mathscr{E} \times \mathbb{R}$ et soit $\tilde{x}(t) = (x_1(t),\ldots,x_m(t))^T$. Pour

$t \geq t_0$, on a $\tilde{x}'(t) \leq \left(\dfrac{F(t)}{\mu(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t)$. Comme $R_0 < \mu(\varepsilon)$, comme $\rho(\Phi_\lambda)$ est une fonction décroissante de λ (voir la remarque 2) et comme R_0 est l'unique solution de $\rho(\Phi_\lambda) = 1$ [33, théorème 2.1.], on a $\rho(\Phi_{\mu(\varepsilon)} < 1$. D'après l'inégalité satisfaite par $\tilde{x}(t)$ et le théorème de comparaison [29, théorème B.1.], on a $\tilde{x}(t) \to 0$ et la première partie de 1 en résulte.

Supposons maintenant que la solution périodique $x^*(t)$ soit G.A.S. dans X_s. Alors si $x_0 \in \mathscr{E}$ et si nous considérons l'application de Poincaré associée à (1), alors l'ensemble ω-limite de x_0 est un ensemble invariant dans X_s et c'est donc un point dans l'orbite de x^*, d'où le résultat de 1.

Démontrons maintenant le 2. On applique le théorème 1. Identifions $\mathbb{R}/\mathbb{Z}\omega$ avec le cercle unité S^1 et posons $X = \mathscr{K} \times S^1$. Comme le système (1) est ω-périodique, on voit que pour tout $\hat{x}_0 \in \mathscr{E}$, $\hat{s}_0 \in \mathbb{R}$, $T \in \mathbb{R}_+$ et $\ell \in \mathbb{Z}$,

$$x(\hat{s}_0 + \ell\omega + T; (\hat{x}_0, \hat{s}_0 + \ell\omega)) = x(\hat{s}_0 + T; (\hat{x}_0, \hat{s}_0)).$$

Ainsi on peut définir $\Pi : X \times \mathbb{R}_+ \to X$ par

$$\Pi((\hat{x}_0, \hat{s}_0), T) := (x(\hat{s}_0 + T; (\hat{x}_0, \hat{s}_0)), (\hat{s}_0 + T) \bmod \omega).$$

Comme d'après (A_8) toutes les solutions du système (1) finiront par entrer dans l'ensemble invariant $\mathscr{K}$, on peut considérer l'ensemble compact X comme notre espace de phase étendu. Prenons

$$\mathscr{S} := \left\{(\hat{x}_0, \hat{s}_0) \in X : \ (\hat{x}_0)_j = 0\right\}.$$

Il suffit de démontrer que $\mathscr{S}$ est un répulseur uniforme ; la persistance par rapport à x_j de (1) en découlera. L'ensemble $\mathscr{S}$ est un sous-ensemble compact de X et, d'après la remarque 2, $X \setminus \mathscr{S}$ est positivement invariant. Soit $P : X \to \mathbb{R}_+$ tel que $P(x,s) = x_j$ et soit

$$U := \{(x_0, s_0) \in X : \ P(x_0, s_0) < \varepsilon\},$$

avec $0 < \varepsilon < \varepsilon^*$ assez petit pour que $\lambda(\varepsilon) < R_0$.

Démontrons la partie $b)$ du théorème 1 par l'absurde. Supposons qu'il existe $(\hat{x}_0, \hat{s}_0) \in U \setminus \mathscr{S}$ tel que $P(\Pi((\hat{x}_0, \hat{s}_0), t)) \leq P(\hat{x}_0, \hat{s}_0)$ pour tout $t > 0$. Alors $x_j(t; (\hat{x}_0, \hat{s}_0)) < \varepsilon$ pour tout $t > \hat{s}_0$. D'après l'hypothèse *ii*), il existe $t_1 \geq \hat{s}_0$ tel que

$$\tilde{x}'(t) \geq \left(\frac{F(t)}{\lambda(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t) \tag{3}$$

pour tout $t \geq t_1$. Analysons maintenant le système obtenu à partir de (3) en remplaçant l'inégalité par une égalité, que nous appellerons le système (Lin). D'après la remarque 1b, la matrice $F(\tau)/\lambda(\varepsilon) - V(\tau)$ est irréductible, coopérative et ω-périodique. La matrice de monodromie $\Phi_{\lambda(\varepsilon)}$ a toutes ses composantes qui sont strictement positives. Il découle donc du théorème de Perron-Frobenius que $\rho(\Phi_{\lambda(\varepsilon)})$ est une valeur propre simple de $\Phi_{\lambda(\varepsilon)}$ et admet un vecteur propre dont toutes les composantes sont strictement positives.

Comme $\lambda(\varepsilon) < R_0$, comme l'application $\lambda \mapsto \rho(\Phi_\lambda)$ est décroissante, comme R_0 est la solution unique de $\rho(\Phi_\lambda) = 1$ [33, théorème 2.1.], on conclut que $\rho(\Phi_{\lambda(\varepsilon)}) > \rho(\Phi_{R_0}) = 1$. Comme toutes les composantes de la matrice $\Phi_{\lambda(\varepsilon)})$ sont strictement positives, la même démonstration que [34, lemme 2.1] montre qu' il existe une fonction ω-périodique à composantes strictement positives $v(t)$ telle que $\mathrm{e}^{\mu t} v(t)$ soit une solution de (Lin), où $\mu = \ln(\rho(\Phi_{\lambda(\varepsilon)}))/\omega > 0$.

Considérons maintenant la solution $x(t;(\hat{x}_0,\hat{s}_0))$. Comme $(\hat{x}_0)_j > 0$, la remarque 2 montre que $x_j(t;(\hat{x}_0,\hat{s}_0)) > 0$ pour tout $t \geq \hat{s}_0$. Par conséquent, $\tilde{x}_j(t_1) = x_j(t_1;(\hat{x}_0,\hat{s}_0)) > 0$. Soit $y(t)$ la solution de (Lin) qui vérifie $y(t_1) = \tilde{x}(t_1)$. La remarque 1b montre que toutes les composantes de la matrice $E(t_1+\omega, t_1, \lambda(\varepsilon))$ sont strictement positives. Comme $y_j(t_1) > 0$, on voit que toutes les composantes de $y(t_1+\omega)$ sont strictement positives. Soit $\alpha > 0$ tel que $y(t_1+\omega) \geq \alpha\, \mathrm{e}^{\mu(t_1+\omega)} v(t_1+\omega)$. D'après le théorème de comparaison [29, théorème B.1.], nous concluons que, pour tout $t \geq t_1 + \omega$,

$$\tilde{x}(t) \geq y(t) \geq \alpha \mathrm{e}^{\mu t} v(t)$$

et cela contredit la compacité de X puisque $\mu > 0$. La partie (b) du théorème 1 est donc vraie.

Certains modèles épidémiques (autonomes ou à coefficients périodiques) peuvent présenter une bifurcation sous-critique, comme par exemple dans le modèle de tuberculose avec réinfection de [5, section 4.1], où ce type de bifurcation ne se produit toutefois que pour des valeurs de paramètres irréalistes. Dans un pareil cas, les hypothèses de la première partie du théorème 2 (lorsque $R_0 < 1$) ne sont pas satisfaites.

Dans le cas $R_0 > 1$, il est peut-être plus pratique de vérifier l'hypothèse (ii) de la partie 2 du théorème 2 dans deux étapes, comme indiqué dans le théorème suivant :

Théorème 3 *Supposons (A_1) jusquà (A_7). Supposons $R_0 > 1$, (A_8) et qu'il existe $\tau \in [0,\omega]$ tel que $F(\tau) - V(\tau)$ soit irréductible. Fixons $j \in \{1,\ldots,m\}$. Supposons qu'il existe $\varepsilon^* > 0$, une fonction $\lambda :]0,\varepsilon^*[\to \mathbb{R}^+$, et une fonction $\eta :]0,\varepsilon^*[\to \mathbb{R}^+$ tels que*

(i) $\lim_{\varepsilon\to 0^+} \lambda(\varepsilon) = 1$;

(ii) $\lim_{\varepsilon\to 0^+} \eta(\varepsilon) = 0$;

(iii) pour tout $\varepsilon \in]0,\varepsilon^*[$, pour toute solution $x(t)$ de (1) avec une condition initiale $(x_0,s_0) \in \mathscr{K} \times \mathbb{R}$,

  (a) s'il existe $t_0 \geq s_0$ tel que $x_j(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que $x_\ell \leq \eta(\varepsilon)$ pour tout $t \geq t_1$ et tout $\ell \in \{1,\ldots,m\} \setminus \{j\}$;

  (b) s'il existe $t_0 \geq s_0$ tel que $\|\tilde{x}(t)\| \leq \varepsilon$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que $\tilde{x}'(t) \geq \left(\frac{F(t)}{\lambda(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t)$ pour tout $t \geq t_1$, où $\tilde{x}(t) = (x_1(t),\ldots,x_m(t))^T$.

Alors le système (1) est uniformément persistant par rapport à x_j.

Preuve. Si $x_j(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$, alors $\|\tilde{x}(t)\| \leq \max\{\varepsilon;\eta(\varepsilon)\}$ pour tout $t \geq t_1$. Donc il existe $t_2 \geq t_1$ tel que $\tilde{x}'(t) \geq \left(\frac{F(t)}{\Lambda(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t)$ pour tout $t \geq t_2$, où $\Lambda(\varepsilon) =$

$\lambda(\max\{\varepsilon;\eta(\varepsilon)\})$. On peut alors appliquer le théorème 2.

L'hypothèse (iii)-(a) est naturelle. Par exemple, dans le cas où il y a deux classes infectées, une classe latente et une classe infectieuse, cette hypothèse signifie que si la classe infectieuse est petite, alors la classe latente l'est aussi. De plus, (iii)-(a) est en général facile à démontrer dans les applications. En effet, si l'une des classes infectées est petite, on vérifie facilement que l'autre classe vérifie une inégalité de la forme $y'(t) \leq a(t)\varepsilon - b(t)y(t)$ et (iii)-(a) en découle par intégration, voir le lemme 1 ci-dessous.

Quant à (iii)-(b), c'est une simple conséquence du fait que dans de nombreuses applications, si les classes infectées sont petites, alors la solution finira par être proche de l'orbite périodique sans maladie. Voir le premier exemple ci-dessous.

Dans le cas où (iii)-(a) n'a pas lieu, comme dans la section 3.4 ci-dessous, on peut utiliser un autre résultat sur la persistance de la somme des classes infectées.

Théorème 4 *Supposons (A_1) jusquà (A_7) et (A_8). Supposons $R_0 > 1$ et qu'il existe $\tau \in [0,\omega]$ tel que $F(\tau) - V(\tau)$ soit irréductible. Supposons qu'il existe $\varepsilon^* > 0$ et une fonction $\lambda :]0,\varepsilon^*[\to \mathbb{R}^+$ telle que*

- *(i)* $\lim_{\varepsilon\to 0^+} \lambda(\varepsilon) = 1$;
- *(ii) pour tout $\varepsilon < \varepsilon^*$, pour toute solution $x(t)$ de (1) avec une condition initiale $(x_0,s_0) \in \mathscr{K} \times \mathbb{R}$, s'il existe $t_0 \geq s_0$ tel que $\|\tilde{x}(t)\| \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que $\tilde{x}'(t) \geq \left(\frac{F(t)}{\lambda(\varepsilon)} - V(t)\right)\tilde{x}(t)$ pour tout $t \geq t_1$, où $\tilde{x}(t) = (x_1(t),\ldots,x_m(t))^T$.*

Alors

$$\mathscr{S} = \left\{x_0 \in \mathscr{K} : \sum_{j=1}^{m} x_{0\,j} = 0\right\}$$

est un répulseur uniforme.

La démonstration de ce résultat est analogue à celle du résultat précédent ; on l'omet. Avant de présenter des exemples, énonçons et démontrons un lemme utile pour les applications.

Lemme 1 *Soient $a(t)$ et $b(t)$ des fonctions ω-périodiques, strictement positives et continues.*

- *i) Si $y'(t) \leq a(t) - b(t)y(t)$ pour tout $t \geq t_0$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que pour tout $t \geq t_1$,*

$$y(t) \leq 2\frac{\max a(\cdot)}{\min b(\cdot)}\ . \tag{4}$$

- *ii) Si $y'(t) \geq a(t) - b(t)y(t)$ pour tout $t \geq t_0$, alors il existe $t_1 \geq t_0$ tel que pour tout $t \geq t_1$,*

$$y(t) \geq \frac{\min a(\cdot)}{2\max b(\cdot)}\ . \tag{5}$$

Preuve. Démontrons i). La preuve de ii) est semblable. En intégrant l'inégalité différentielle, on a pour tout $t \geq t_0$,

$$\begin{aligned} y(t) &\leq y(t_0)e^{-\int_{t_0}^{t} b(s)ds} + \int_{t_0}^{t} a(u)\, e^{-\int_u^t b(s)ds} du \\ &\leq y(t_0)e^{-\int_{t_0}^{t} b(s)ds} + \frac{\max a(t)}{\min b(t)}\left(1 - e^{-(t-t_0)\min b(t)}\right), \end{aligned}$$

et le résultat en découle immédiatement.

3 Exemples

Dans cette section, nous examinons cinq systèmes épidémiques forcés de façon saisonnière qui figurent dans la littérature. Nous montrons que pour chaque modèle, pour $R_0 > 1$, la persistance de l'infection découle facilement de nos résultats généraux, tandis que pour $R_0 < 1$, la solution périodique sans maladie $x^*(t)$ est globalement asymptotiquement stable. Nos résultats pourraient en fait constituer un outil utile pour étudier la dynamique de seuil de grandes classes de systèmes épidémiques. Nous avertissons le lecteur que, puisque la vérification des hypothèses des théorèmes 3 et 4 est assez classique, nous omettons la plupart des détails.

3.1 Modèle SEIRS périodique

Dans [20], les auteurs ont étudié un modèle SEIRS périodique. Appelons $x_1(t)$ le nombre de personnes infectées de manière latente, $x_2(t)$ le nombre de personnes infectieuses, $x_3(t)$ le nombre de personnes immunisées et $x_4(t)$ le nombre de personnes susceptibles. Le modèle est de la forme

$$\left\{\begin{array}{lcl} x_1' &=& a(t)x_2x_4 - (b_1(t) + c(t))x_1 \\ x_2' &=& b_1(t)x_1 - (b_2(t) + c(t))x_2 \\ x_3' &=& b_2(t)x_2 - (b_3(t) + c(t))x_3 \\ x_4' &=& d(t) - a(t)x_2x_4 - c(t)x_4 + b_3(t)x_3 \end{array}\right. \tag{6}$$

où $a(t), b_1(t), b_2(t), b_3(t), c(t), d(t)$ sont des fonctions ω-périodiques strictement positives et continues. C'est un cas particulier du système (1) avec $n = 4$ et $m = 2$. Puisque $N(t) = \sum_{i=1}^4 x_i(t)$ vérifie $N'(t) = d(t) - c(t)N(t)$, d'après le lemme 1, on peut choisir

$$\mathscr{E} = \mathbb{R}_+^4, \quad \text{et} \quad \mathscr{K} = \left\{ x \in \mathscr{E} : x_1 + x_2 + x_3 + x_4 \leq 2\frac{\max d(\cdot)}{\min c(\cdot)} \right\}.$$

Il est clair que la condition (A_8) est vérifiée. Si nous considérons l'équation $y' = d(t) - c(t)y$, elle admet clairement une solution périodique positive unique que nous noterons $x_4^*(t)$. Notez que $x^*(t) = (0,0,0,x_4^*(t))$ est une orbite périodique de (6) dans X_s. On a la propriété suivante :

(P) S'il existe $\varepsilon > 0$ et $t_0 \geq 0$ tels que $x_2(t) \leq \varepsilon$ pour $t \geq t_0$, alors il existe t_1, t_2, t_3 et t_4 tels que $t_0 \leq t_1 \leq t_2 \leq t_3 \leq t_4$ et

$$\begin{aligned} x_3(t) &\leq 2\varepsilon \frac{\max b_2(\cdot)}{\min(b_3(\cdot)+c(\cdot))} := k_1(\varepsilon) \text{ pour } t \geq t_1, \\ x_4(t) - x_4^*(t) &\leq 2k_1(\varepsilon)\frac{\max b_3(\cdot)}{\min c(\cdot)} := k_2(\varepsilon) \text{ pour } t \geq t_2, \\ x_1(t) &\leq 2\varepsilon \frac{\max(a(\cdot)\,(x_4^*(\cdot)+k_2(\varepsilon)))}{\min(b_1(\cdot)+c(\cdot))} := \eta(\varepsilon) \text{ pour } t \geq t_3, \\ x_4^*(t) - x_4(t) &\leq 2\varepsilon \frac{\max(a(\cdot)(x_4^*(\cdot)+k_2(\varepsilon)))}{\min c(\cdot)} := k_4(\varepsilon) \text{ pour } t \geq t_4. \end{aligned}$$

Cette propriété résulte du lemme 1 et des inégalités suivantes :

$$\begin{aligned} x_3'(t) &\leq b_2(t)\varepsilon - (b_3(t)+c(t))x_3(t), \\ (x_4(t)-x_4^*(t))' &\leq b_3(t)x_3(t) - c(t)(x_4(t)-x_4^*(t)), \\ x_1' &\leq a(t)\varepsilon x_4(t) - (b_1(t)+c(t))x_1, \\ (x_4^*(t)-x_4(t))' &\leq a(t)\varepsilon x_4(t) - c(t)(x_4^*(t)-x_4(t)). \end{aligned}$$

Par un simple calcul, on obtient

$$F(t) = \begin{bmatrix} 0 & a(t)x_4^*(t) \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, V(t) = \begin{bmatrix} b_1(t)+c(t) & 0 \\ -b_1(t) & b_2(t)+c(t) \end{bmatrix},$$

$$M(t) = \begin{bmatrix} -b_3(t)-c(t) & 0 \\ b_3(t) & -c(t) \end{bmatrix}.$$

Les conditions (A_1) à (A_7) sont vérifiées. De plus, $F(t)-V(t)$ est irréductible pour tout t.

Supposons $R_0 < 1$ et démontrons que x^* est G.A.S. dans X_s. Dans X_s, nous avons $x_1 = 0$, $x_2 = 0$ et donc **(P)** est vrai pour tout $\varepsilon > 0$. Donc $x_3(t) \to 0$ et $x_4(t) - x_4^*(t) \to 0$ quand $t \to \infty$. On conclut que $x^*(t)$ est G.A.S. dans X_s. Posons $N(t) = \sum_{i=1}^4 x_i(t)$. Alors $N'(t) = d(t) - c(t)N(t)$. Ceci implique que $N(t) - x_4^*(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$ [31, théorème 3.7]. Donc pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $t(\varepsilon) > 0$ tel que pour tout $t \geq t(\varepsilon)$, on ait $x_4(t) \leq N(t) \leq x_4^*(t) + \varepsilon$. En particulier,

$$\begin{aligned} x_1' &\leq a(t)x_2(x_4^*+\varepsilon) - (b_1(t)+c(t))x_1 \\ x_2' &\leq b_1(t)x_1 - (b_2(t)+c(t))x_2. \end{aligned}$$

On peut donc appliquer le point 1 dans le théorème 2 avec $\mu(\varepsilon) = \min(x_4^*(\cdot)/(x_4^*(\cdot)+\varepsilon))$. Donc $x^*(t)$ est G.A.S. dans $\mathscr{E}$.

Démontrons que le système est persistant par rapport à x_2 si $R_0 > 1$. Vérifions l'hypothèse (iii)-(a) du théorème 3. Supposons qu'il existe $t_0 \in \mathbb{R}$ tel que $x_2(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$. D'après **(P)**, il existe $t_3 \geq t_0$ tel que pour tout $t \geq t_3$, on ait $x_1 \leq \eta(\varepsilon)$; on en déduit le (iii)-(a) du théorème 3. Vérifions maintenant l'hypothèse (iii)-(b) du théorème 3. Avec les notations de (**P**), choisissons $\varepsilon^* > 0$ tel que $k_4(\varepsilon) < \min x_4^*(\cdot)$ pour tout

$0 < \varepsilon < \varepsilon^*$. Soit $\varepsilon \in]0, \varepsilon^*[$. Supposons qu'il existe $t_0 \in \mathbb{R}$ tel que $\|(x_1(t), x_2(t))\| \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$. Alors (**P**) montre qu'il existe $t_4 \geq t_0$ tel que $x_4(t) \geq x_4^*(t) \geq -k_4(\varepsilon)$ pour tout $t \geq t_4$. Alors

$$
\begin{aligned}
x_1' &\geq a(t)x_2(x_4^* - k_4(\varepsilon)) - (b_1(t) + c(t))x_1 \\
x_2' &\geq b_1(t)x_1 - (b_2(t) + c(t))x_2.
\end{aligned}
$$

Donc le (iii)-(b) du théorème 3 est vérifié avec $\lambda(\varepsilon) := \max\left(x_4^*(\cdot)/(x_4^*(\cdot) - k_4(\varepsilon))\right)$. Ainsi le théorème 3 montre que le système (6) est persistant par rapport à x_2.

3.2 Le modèle de Ross pour les maladies à vecteurs avec une population périodique de vecteurs

[3, section 4.1] a proposé une version périodique du modèle de Ross. Si $x_1(t)$ est la proportion d'êtres humains infectés, $x_2(t)$ le nombre de moustiques infectés et $x_3(t)$ le nombre de moustiques susceptibles, le modèle s'écrit sous la forme

$$
\left\{
\begin{array}{lcl}
x_1' &=& a_1x_2(1 - x_1) - b_1x_1 \\
x_2' &=& a_2x_1x_3 - b_2x_2 \\
x_3' &=& c_3(t) - a_2x_1x_3 - b_2x_3
\end{array}
\right.
\tag{7}
$$

où a_1, a_2, b_1, b_2 sont des constantes strictement positives et $c_3(t)$ est une fonction ω-périodique strictement positive. C'est un cas particulier du système (1) avec $n = 3$ et $m = 2$. La population totale de moustiques $p(t) = x_2(t) + x_3(t)$ vérifie $p'(t) = c_3(t) - b_2p(t)$. Donc $p(t)$ converge vers une solution positive périodique que l'on note $x_3^*(t)$. Si

$$
\mathscr{E} = \left\{x \in \mathbb{R}_+^3 : \ x_1 \leq 1\right\}, \quad \mathscr{K} = \left\{x \in \mathscr{E} : x_2 + x_3 \leq 2\frac{\max c_3(\cdot)}{\min b_2(\cdot)}\right\},
$$

il est clair, d'après le lemme 1, que la condition (A_8) est vérifiée.

De plus, $x^*(t) = (0, 0, x_3^*(t))$ est l'unique solution périodique dans l'ensemble des états sans maladie X_s. Par un simple calcul, on obtient

$$
F(t) = \left[\begin{array}{ll} 0 & a_1 \\ a_2x_3^*(t) & 0 \end{array}\right], \ V(t) = \left[\begin{array}{ll} b_1 & 0 \\ 0 & b_2 \end{array}\right] \ \text{ et } M(t) = -b_2
$$

et les conditions (A_1) à (A_7) sont vérifiées. Par ailleurs, $F(t) - V(t)$ est irréductible pour tout t.

Les conditions du théorème 2 sont facilement vérifiées. Pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $t(\varepsilon) \in \mathbb{R}$ tel que $x_3(t) \leq p(t) \leq x_3^*(t) + \varepsilon$ pour tout $t \geq t(\varepsilon)$. Supposons $R_0 < 1$. Soit $\mu(\varepsilon) = \min x_3^*(\cdot)/(x_3^*(\cdot) + \varepsilon)$. Pour tout $t \geq t(\varepsilon)$, on a

$$
\begin{aligned}
x_1' &\leq a_1x_2 - b_1x_1 \leq a_1x_2/\mu(\varepsilon) - b_1x_1 \\
x_2' &\leq a_2x_1(x_3^* + \varepsilon) - b_2x_2 \leq a_2x_1x_3^*/\mu(\varepsilon) - b_2x_2.
\end{aligned}
$$

On peut utiliser la première partie du théorème 2 pour conclure que $(0, 0, x_3^*(t))$ est G.A.S. puisqu'il est G.A.S dans X_s.

Tournons-nous vers le théorème 3. Supposons $R_0 > 1$ et démontrons la persistance par rapport à x_1. Soit $\varepsilon^* = \min\left\{\min x_3^*(\cdot)/2, 1\right\}$ et soit $\varepsilon \in]0, \varepsilon^*[$. Vérifions l'hypothèse (iii)-(a) du théorème 3. Supposons d'abord que $x_1(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$. Il existe $t_1 \geq t_0$ tel que $x_3(t) \leq x_3^*(t) + \varepsilon$ pour tout $t \geq t_1$. On voit que pour tout $t \geq t_1$, $x_2'(t) \leq \varepsilon a_2(x_3^*(t) + \varepsilon) - b_2 x_2(t)$. On peut utiliser le lemme 1 pour conclure que $x_2(t) \leq \eta(\varepsilon) := 2\varepsilon \frac{\max(a_2(x_3^*(\cdot)+\varepsilon))}{b_2}$ pour t assez grand. L'hypothèse (iii)-(a) du théorème 3 est vérifiée. Vérifions l'hypothèse (iii)-(b). Considérons la situation où $x_1(t) \leq \varepsilon$ et $x_2(t) \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_0$. Il existe $t_1 \geq t_0$ tel que $|p(t) - x_3^*(t)| \leq \varepsilon$ pour tout $t \geq t_1$. Alors $x_3(t) = p(t) - x_2(t) \geq x_3^*(t) - 2\varepsilon$ pour tout $t \geq t_1$. Posons $\lambda(\varepsilon) = \max\{1/(1-\varepsilon), \max(x_3^*(\cdot)/(x_3^*(\cdot) - 2\varepsilon)\}$. Alors

$$
\begin{aligned}
x_1' &\geq a_1 x_2 (1-\varepsilon) - b_1 x_1 \geq a_1 x_2 / \lambda(\varepsilon) - b_1 x_1 \\
x_2' &\geq a_2 x_1 (x_3^* - 2\varepsilon) - b_2 x_2 \geq a_2 x_1 x_3^* / \lambda(\varepsilon) - b_2 x_2
\end{aligned}
$$

pour tout $t \geq t_1$. L'hypothèse (iii)-(b) est vérifiée. On conclut que $x_1 = 0$ est un répulseur uniforme.

[18] a étudié la persistance dans un autre modèle périodique de maladie à vecteurs.

3.3 Transmission d'un hantavirus dans des environnements forestiers et péridomestiques

Dans cette section, nous considérons le modèle analysé dans l'article [11, section 3]. Les auteurs étudient un modèle à trois compartiments, que nous rappelons ci-dessous en utilisant les notations de la section précédente. Le premier compartiment correspond à la proportion x_1 de sites contaminés dans l'environnement. La population de souris est divisée en deux classes : la classe x_2 des souris infectées et la classe x_3 des souris susceptibles. L'évolution des classes dans le temps est décrite par le système

$$
\left\{
\begin{array}{lcl}
x_1' & = & a_1 \frac{x_2(1-x_1)}{x_2+x_3} - b_1 x_1 \\
 & & \\
x_2' & = & a_2 x_1 x_3 + a_3 \frac{x_2 x_3}{x_2+x_3} - b_2(t) x_2 \\
 & & \\
x_3' & = & c(t) - a_2 x_1 x_3 - a_3 \dfrac{x_2 x_3}{x_2 + x_3} - b_2(t) x_3.
\end{array}
\right.
\tag{8}
$$

Dans ce système, $b_2(t)$ et $c(t)$ sont des fonctions strictement positives ω-périodiques. Les constantes a_1, a_2, a_3 et b_1 sont strictement positives. Soit $p(t) = x_2(t) + x_3(t)$ la population totale de souris. Alors $p'(t) = c(t) - b_2(t)p(t)$. Donc $p(t)$ converge vers une solution strictement positive périodique x_3^*. De plus,

$$
F(t) = \left[\begin{array}{ll} 0 & a_1/x_3^*(t) \\ a_2 x_3^*(t) & a_3 \end{array} \right], \; V(t) = \left[\begin{array}{ll} b_1 & 0 \\ 0 & b_2(t) \end{array} \right] \text{ et } M(t) = -b_2(t).
$$

Les autres hypothèses des théorèmes 2 et 3 sont vérifiées. Si $R_0 < 1$ alors la solution périodique sans maladie est G.A.S. ; si $R_0 > 1$ alors le système (8) est persistant.

3.4 Un modèle avec plusieurs sites

[33, Section 4] a étudié la dynamique globale d'un modèle avec plusieurs sites et l'impact des migrations périodiques et des contacts périodiques sur la propagation des maladies épidémiques. Les variables x_1 et x_2 sont les densités des individus infectieux dans les sites 1 et 2 respectivement, x_3 et x_4 celles des individus qui ont guéri, x_5 et x_6 celles des individus susceptibles :

$$\begin{cases} x_1' &= a_1(t)\frac{x_1x_5}{N_1} - (b_1+c_1+d_1(t))x_1 + d_2(t)x_2 \\ x_2' &= a_2(t)x_2x_6 - (b_2+c_2+d_2(t))x_2 + d_1(t)x_1 \\ x_3' &= b_1x_1 - (c_1+d_3(t))x_3 + d_4(t)x_4 \\ x_4' &= b_2x_2 - (c_2+d_4(t))x_4 + d_3(t)x_3 \\ x_5' &= c_1 - (c_1+d_5(t))x_5 - a_1(t)\frac{x_1x_5}{N_1} + d_6(t)x_6 \\ x_6' &= c_2 - (c_2+d_6(t))x_6 - a_2(t)x_2x_6 + d_5(t)x_5 \end{cases}$$

où $N_1 = x_1 + x_3 + x_5$. Pour tout i, les constantes b_i et c_i sont strictement positives, tandis que les coefficients $a_i(t)$ et $d_i(t)$ sont des fonctions strictement positives ω-périodiques. [33] a calculé les matrices $F(t)$ et $V(t)$. Pour ce modèle, la persistance de $x_1 + x_2$ implique la persistance de x_1 et de x_2. En effet, s'il existe $\varepsilon > 0$ tel que $\liminf_{t\to+\infty}(x_1+x_2)(t) \geq \varepsilon$, alors $x_1(t) \geq \varepsilon/2 - x_2(t)$ pour t grand. On peut introduire cette inégalité dans la deuxième équation et obtenir

$$x_2'(t) \geq d_1(t)\varepsilon/2 - (b_2 + c_2 + d_2(t) + d_1(t))x_2.$$

D'après le (ii) du lemme 1,

$$x_2(t) \geq \frac{\varepsilon}{4} \frac{\min d_1(\cdot)}{b_2 + c_2 + \max(d_1(\cdot) + d_2(\cdot))}$$

pour t grand et la persistance de x_2 en découle. Idem pour x_1. Les autres hypothèses de la première partie du théorème 2 et du théorème 4 sont vérifiées avec $\mathscr{E} = \mathbb{R}_+^6$ et

$$\mathscr{K} := \left\{ x \in \mathscr{E} : x_1 + x_2 + x_3 + x_4 + x_5 + x_6 \leq 2\frac{c_1 + c_2}{\min\{c_1, c_2\}} \right\}.$$

On conclut que la convergence vers l'orbite périodique sans maladie quand $R_0 < 1$ et la persistance quand $R_0 > 1$ dans [33] sont une conséquence de nos résultats généraux.

3.5 Un modèle de tuberculose avec de la saisonnalité

[17, Section 2] a étudié un modèle pour la tuberculose avec de la saisonnalité

$$\begin{cases} x_1' &= (1-p)a(t)\dfrac{x_2x_4}{N} - (b_1(t)+c)x_1 \\ x_2' &= pa(t)\dfrac{x_2x_4}{N} + b_1(t)x_1 - (b_2+c+f)x_2 \\ x_3' &= b_2x_2 - cx_3 \\ x_4' &= d - a(t)\dfrac{x_2x_4}{N} - cx_4 \end{cases}$$

où b_2, c, d et d sont des constantes positives, $p \in]0,1[$, $a(t)$ et $b_1(t)$ sont des fonctions strictement positives ω-périodiques, et $N = \sum_{i=1}^4 x_i$. On vérifie facilement les hypothèses des théorèmes 2 et 3. La convergence vers l'equilibre sans maladie quand $R_0 < 1$ et la persistance quand $R_0 > 1$ dans [17] sont donc des conséquences de nos résultats généraux.

En résumé, nous avons suivi la suggestion de Herbert Hethcote de ne pas analyser un par un « mille et un modèles épidémiques », mais de nous focaliser sur des classes entières de modèles [13].

Remerciements. Les auteurs remercient M.G.M. Gomes pour toutes les discussions concernant cet article. A. Margheri et C. Rebelo ont reçu le soutien de la Fundação para a Ciência e a Tecnologia, Financiamento Base 2008 - ISFL/1/209.

Références

[1] G. ARONSSON, R. B. KELLOGG, On a differential equation arising from compartmental analysis, *Math. Biosci.*, **38**, 113-122, (1978).

[2] N. BACAËR, S. GUERNAOUI, Le seuil épidémique des maladies à vecteurs avec saisonnalité (2006). `https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01285109`

[3] N. BACAËR, Approximation de la reproductivité nette R_0 pour les maladies à vecteurs avec une population de vecteurs périodique (2007) `https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01291211`

[4] N. BACAËR, R. OUIFKI, Taux de croissance et reproductivité nette pour des modèles de populations avec un facteur périodique simple (2007) `https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01293898`

[5] N. BACAËR, R. OUIFKI, C. PRETORIUS, R. WOOD, B. WILLIAMS, Modélisation des épidémies conjuguées de tuberculose et de VIH dans un bidonville sud-africain (2008) `https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01358623`

[6] N. BACAËR, E. AIT DADS, Les généalogies avec saisonnalité, la reproductivité nette et la pandémie de grippe (2011) `https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01274025`

[7] K. COOKE, J.L. KAPLAN, A periodicity threshold theorem for epidemics and population growth, *Math. Biosci.*, **31**, 87-104, (1976).

[8] A. FONDA, Uniformly persistent semidynamical systems, *Proc. Amer. Math. Soc.*, **104** , 111-116, (1988).

[9] H.I. FREEDMAN, S. RUAN, and M. TANG, Uniform persistence and flows near a closed positively invariant set, *J. Dynam. Differential Equations*, **6**, 583-600, (1994).

[10] B. GARAY and J. HOFBAUER, Robust permanence for ecological differential equations, minimax, and discretizations, *SIAM J. Math. Anal.*, **34**, 1007-1039, (2003).

[11] T. GEDEON, C. BODELÓN and A. KUENZI, Hantavirus transmission in sylvan and peridomestic environments, *Bull. Math Biol.*, **72**, 541-564, (2010).

[12] H.W. HETHCOTE, Asymptotic behavior in a deterministic epidemic model, *Bull. Math Biol.*, **35**, 607-614, (1973).

[13] H.W. HETHCOTE, A thousand and one epidemic models. In : Levin S. (ed.) Frontiers in mathematicalbiology. Springer, Berlin, 504-515.

[14] M. HIRSCH, Systems of differential equations that are competitive or cooperative II : Convergence almost everywhere. *SIAM J Math Anal* **16**, 423-439, (1985)

[15] M. HIRSCH, W. MORRIS, H.L. SMITH and X. ZHAO, Chain transitivity, attractivity, and strong repellors for semidynamical systems, *J. Dynam. Differential Equations* **13**, 107-131, (2001).

[16] J. HOFBAUER, and S. SCHREIBER, Robust permanence for interacting structured populations, *J. Differential Equations*, **248**, 1955-1971, (2010).

[17] L. LIU, X. ZHAO and Y. ZHOU, A tuberculosis model with seasonality, *Bull. Math. Biol.*, **72**, 931-952, (2010).

[18] Y. LOU, X. ZHAO, A climate-based malaria transmission model with structured vector population, *SIAM J. Appl. Math.* , **70** 2023-2044, (2010).

[19] A. MARGHERI and C. REBELO, Some examples of persistence in epidemiological models, *J. Math. Biol.*, **46**, 564-570, (2003).

[20] Y. NAKATA, T. KUNIYA, Global dynamics of a class of SEIRS epidemic models in a periodic environment, *J. Math. Anal. Appl.*, **363**, 230-237, (2010).

[21] R.D. NUSSBAUM, Periodic solutions of some integral equations from the theory of epidemics. In : V. Lakshmikantham (ed.), Nonlinear Systems and Applications. Academic Press, New York, 235-257, (1977).

[22] R.D. NUSSBAUM, A periodicity threshold theorem for some nonlinear integral equations, *SIAM J. Math. Anal.*, **9**, 356-376, (1978).

[23] P. SALCEANU, and H. SMITH, Persistence in a discrete-time, stage-structured epidemic model, *J. Difference Equ. Appl.*, **16**, 73-103, (2010).

[24] S. SCHREIBER, Criteria for C^r robust permanence, *J. Differential Equations*, **162**, 400-426, (2000).

[25] H.L. SMITH On periodic solutions of a delay integral equation modelling epidemics, *J. Math. Biol.*, **4**, 69-80, (1977).

[26] H.L. SMITH, Subharmonic bifurcation in an S-I-R epidemic model, *J. Math. Biol.*, **17**, 163-177, (1983).

[27] H.L. SMITH, Multiple stable subharmonics for a periodic epidemic model, *J. Math. Biol.*, **17**, 179-190, (1983).

[28] H.L. SMITH, H.R. THIEME, Dynamical Systems and Population Persistence, AMS, Providence, 2011.

[29] H.L.SMITH, P. WALTMAN, The Theory of the Chemostat, Cambridge University Press, 1995.

[30] H.R. THIEME, Uniform persistence and permanence for non-autonomous semi-flows in population biology, *Math. Biosci.* **166**, 173-201, (2000).

[31] H. R. THIEME, Mathematics in Population Biology, Princeton University Press 2003.

[32] P. VAN DEN DRIESSCHE, J. WATMOUGH, Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission, *Math. Biosci.*, **180**, 29-48, (2002).

[33] W. WANG, X. ZHAO, Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments, *J. Dynam. Differential Equations*, **20**, 699-717, (2008).

[34] F. ZHANG, X. ZHAO, A periodic epidemic model in a patchy environment, *J. Math. Anal. Appl.*, **325**, 496-516, (2007).