MATHÉMATIQUES

Une introduction aux modèles de dynamique de populations structurées en âge et aux problèmes de bifurcations

Arnaud Ducrot[1], Pierre Magal[2], Shigui Ruan[3]

1. Introduction

Cet article est consacré aux modèles de dynamique de populations structurées en âge. Ces modèles ont été abondamment utilisés pour décrire l'âge chronologique des individus, ou plus généralement l'histoire des individus. C'est par exemple le cas dans les modèles structurés en âge d'infection, dans lesquels l'âge décrit le temps depuis l'infection. Les premiers travaux sur les modèles structurés en âge remontent au début du $20^{ème}$ siècle avec Sharpe et Lotka [56] en 1911, et avec McKendrick [45] en 1926 (voir aussi Lotka [29, 30]). Ces modèles linéaires ont été rigoureusement étudiés par Feller [16], et Bellman et Cooke [6], en utilisant les équations intégrales de Volterra et la transformée de Laplace. Les modèles structurés en âge non linéaires ont été étudiés à partir des années 70 avec les travaux de Gurtin et MacCamy [20]. Nous renvoyons aux livres de Hoppensteadt [24], Webb [65], Metz et Diekmann [44], Iannelli [25], Cushing [11], Anita [5], Thieme [61], Perthame [48], Magal et Ruan [38], pour un bon survol du sujet.

Un modèle linéaire de base pour une population structurée en âge (chronologique) s'écrit sous la forme suivante

$$\left\{\begin{array}{l} \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial t} + \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial a} = \underbrace{-\mu(a)u(t,a)}_{\text{mortalités}}, \text{ pour } a \geqslant 0, \\ u(t,0) = \underbrace{\displaystyle\int_0^{+\infty} \beta(a)u(t,a)da}_{\text{naissances}} \\ u(0,.) = u_0 \in L^1_+\left((0,+\infty),\mathbb{R}\right), \end{array}\right. \tag{1.1}$$

où $\mu \in L^\infty_+(0,+\infty)$ est le taux de mortalité des individus, et $\beta \in L^\infty_+(0,+\infty)$ est le taux de reproduction.

[1] Institut de Mathématiques de Bordeaux UMR CNRS 5251 & INRIA sud-ouest Anubis, Université Victor Segalen Bordeaux 2.
[2] Institut de Mathématiques de Bordeaux UMR CNRS 5251 & INRIA sud-ouest Anubis, Université Victor Segalen Bordeaux 2.
[3] Department of Mathematics, University of Miami.

Dans le contexte des problèmes de dynamique de populations structurées, la fonction $a \to u(t,a)$ est la *densité de population*. Cela signifie que pour chaque $a_1, a_2 \in [0, +\infty]$, avec $a_1 < a_2$ la quantité

$$\int_{a_1}^{a_2} u(t,a)da$$

représente le nombre d'individus dans la population ayant un âge compris entre a_1 et a_2 (à l'instant $t \geqslant 0$). Donc en particulier

$$U(t) = \int_0^{+\infty} u(t,a)da$$

est le nombre total d'individus à l'instant $t \geqslant 0$. En intégrant l'équation (1.1) le long des caractéristiques on obtient alors

$$u(t,a) = \begin{cases} \exp\left(-\int_{a-t}^{a} \mu(s)ds\right) u_0(a-t), \text{ si } a \geqslant t, \\ \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right) B_0(t-a), \text{ si } a \leqslant t. \end{cases} \tag{1.2}$$

où $B_0(t)$ est le flux des naissances. De plus, en observant que

$$B_0(t) = \int_0^{+\infty} \beta(a)u(t,a)da = \int_t^{+\infty} \beta(a)u(t,a)da + \int_0^t \beta(a)u(t,a)da,$$

on déduit que $t \to B_0(t)$ est l'unique fonction continue satisfaisant l'équation intégrale de Volterra (linéaire) :

$$B_0(t) = I(t) + \int_0^t \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s)ds\right) B_0(t-a)da, \tag{1.3}$$

où

$$I(t) := \int_t^{+\infty} \beta(a) \exp\left(-\int_{a-t}^a \mu(s)ds\right) u_0(a-t)da.$$

Dans le contexte de l'écologie, pour prendre en compte certains mécanismes de limitation dans des populations animales ou végétales, on considère des modèles structurés en âges dit *densité dépendant* de la forme suivante

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} + \dfrac{\partial u}{\partial a} = -\left[\mu(a) + \underbrace{\int_0^{+\infty} \kappa(s)u(t,s)ds\chi(a)}_{\text{compétition pour les ressources}}\right] u(t,a), \ a \geqslant 0, \\ u(t,0) = \underbrace{\exp(-\int_0^{+\infty} \sigma(s)u(t,s)ds)}_{\text{limitations des naissances}} \int_0^{+\infty} \beta(a)u(t,a)da, \\ u(0,.) = u_0 \in L^1_+\left((0,+\infty), \mathbb{R}\right). \end{cases} \tag{1.4}$$

où $\kappa, \chi, \sigma \in L^\infty_+(0,+\infty)$.

Dans le modèle (1.4) le terme $\int_0^{+\infty} \kappa(s)u(t,s)ds\chi(a)$ rend compte de limitation par compétition (intra spécifique) des individus pour la nourriture, l'espace, etc. Le terme $\chi(a)$ permet de sélectionner les stades (ou les classes d'âges) pour lesquels cette compétition a lieu. Le terme $\exp(-\int_0^{+\infty} \sigma(s)u(t,s)ds)$ décrit une limitation des naissances. Par exemple, pour des populations de poissons ce terme est introduit pour rendre compte de phénomènes de cannibalisme des larves (ou des oeufs) par les adultes (voir Ricker [52, 53]) alors que pour des populations d'arbres, ce terme correspond à une compétition pour la lumière. Les grands arbres, occultant la lumière pour les plus petits, empêchent leur développement.

Ce terme de limitation des naissances peut aussi être vu comme la limite « singulière » (lorsque $\varepsilon \searrow 0$) du problème suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial t} + \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial a} = \\ -\left(\mu(a) + \int_0^{+\infty} \kappa(s)u(t,s)ds\chi(a) + \underbrace{\varepsilon^{-1} 1_{[0,\varepsilon]}(a) \displaystyle\int_0^{+\infty} \sigma(s)u(t,s)ds}_{\text{limitation des naissances}} \right) u(t,a), \\ u(t,0) = \int_0^{+\infty} \beta(a)u(t,a)da, \\ u(0,.) = u_0 \in L^1_+ \left((0,+\infty), \mathbb{R}\right) \end{cases}$$

où $1_{[0,\varepsilon]}(a)$ est la fonction caractéristique de l'intervalle $[0,\varepsilon]$.
Le terme de limitation des naissances est donc un processus rapide relativement aux autres processus décrits dans le modèle (1.4).

Dans le cas particulier où

$$\mu(.) \equiv \widehat{\mu} > 0,\ \beta(.) \equiv \widehat{\beta} > 0,\ \ \kappa(.) \equiv \widehat{\kappa} > 0,\ \chi(.) \equiv 1,\ \text{et } \sigma(.) \equiv \widehat{\sigma} \geqslant 0,$$

le nombre total d'individus $U(t)$ satisfait l'équation différentielle ordinaire suivante

$$\frac{dU(t)}{dt} = \left[\widehat{\beta} \exp\left(-\widehat{\sigma} U(t)\right) - \widehat{\mu} - \widehat{\kappa} U(t)\right] U(t),$$

donc, en particulier, lorsque $\widehat{\sigma} = 0$, on obtient l'équation logistique :

$$\frac{dU(t)}{dt} = \left[\widehat{\beta} - \widehat{\mu} - \widehat{\kappa} U(t)\right] U(t).$$

Les modèles structurés en âge ont été utilisés dans bien d'autres contextes comme la dynamique de populations cellulaires (voir Arino [4]), l'épidémiologie (voir Hethcote [23]), la démographie (voir Inaba [26]), etc. Plus généralement, ces modèles sont utiles pour décrire des changements au niveau individuel en fonction de l'histoire des individus. Mentionnons aussi des extensions au cas des modèles de dynamiques populations structurées en âge et en espace (voir Langlais [27], Kubo et Langlais [34], Magal et Thieme [42], Walker [64]). Nous renvoyons enfin à Gyllenberg et Webb [18] pour un exemple de modèle structuré en âge et en taille, etc. Cette liste est loin d'être exhaustive.

Concernant l'analyse mathématique du modèle non linéaire (1.4) ou plus généralement des modèles structurés en âge, les résultats classiques concernent l'existence et l'unicité des solutions, la positivité des solutions, et la stabilité des états d'équilibres. Ces problèmes ont été largement étudiés depuis les années 70-80. La première approche consiste à étendre la méthode utilisée pour le modèle linéaire, c'est à dire en utilisant une formulation dite des *équations intégrales de Volterra non linéaires*. Cette méthode a été abondamment étudiée par Webb [65, Chapitre 2] et par Iannelli [25]. Cela permet, en particulier, de montrer l'existence, l'unicité, et la positivité des solutions. En utilisant alors la théorie spectrale des semi-groupes linéaires, on peut également obtenir des résultats de stabilité des états d'équilibre.

Dans son livre, Webb [65, Chapitre 3] applique aussi la théorie des semi-groupes non linéaires à ces problèmes. À notre connaissance, la théorie des semi-groupes non linéaires ne permet pas d'étudier les problèmes de bifurcation, mais permet, en revanche, de donner des résultats de stabilité locale des états d'équilibres (voir Ruess [54] et les références cités dans cet article).

Dans le contexte des modèles structurés en âge, l'existence d'orbites périodiques non triviales induites par bifurcation de Hopf a été étudié dans des cas relativement particuliers (voir Prüss [49], Cushing [10], Swart [57], Kostova et Li [33], ou encore Bertoni [7]). Nous renvoyons aussi à l'article de Diekmann et Van Gils [13] pour une étude de la variété centrale et un résultat de bifurcation pour une classe spécifique d'équations intégrales de Volterra non linéaires.

Récemment, dans Magal et Ruan [39], une théorie de la variété centrale a été développée pour des problèmes de Cauchy abstraits à domaine non dense (en utilisant les semi-groupes intégrés). Cette théorie fournit notamment un résultat d'existence, mais aussi (et surtout) des résultats de régularité de la variété centrale. Ces résultats étendent ceux de Vanderbauwhede [62] pour les équations différentielles ordinaires, et ceux de Vanderbauwhede et Iooss [63] pour les problèmes de Cauchy semi-linéaires à domaine dense. Notons que la régularité de la variété centrale joue un rôle essentiel dans le cadre de la théorie de la bifurcation. En effet, si on s'intéresse aux équations différentielles ordinaires du plan, les résultats les plus généraux pour l'existence de bifurcations de Hopf utilisent un second membre de classe C^3 (voir Hale et Kocak [21]), ou de classe C^4 (voir Hassard, Kazarino et Wan [22]). Nous renvoyons aussi au livre de Françoise [17] pour plus d'informations sur les problèmes de bifurcation et plus généralement sur les oscillations en biologie. Nous renvoyons enfin au livre de Kuznetsov [35] pour un bon exposé sur les problèmes de bifurcation pour les équations différentielles ordinaires.

2. Le problème semi-linéaire

L'objet de cette section est de considérer le problème (1.4) par des méthodes de semi-groupe intégré. Pour cet exemple particulier, la plupart des calculs sont explicites mais la théorie générale peut s'appliquer dans des contextes moins explicites. (Voir par exemple [9] pour l'étude d'un problème parabolique avec bord non local où les calculs explicites sont difficiles).

Pour construire une théorie de la bifurcation, la première difficulté est de reformuler le problème comme un problème semi-linéaire classique (c'est à dire à domaine dense). Supposons tout d'abord que $\sigma \equiv 0$ dans le système (1.4). Dans ce cas, le problème peut être reformulé comme un problème de Cauchy semi-linéaire classique. Pour cela, on considère $\widehat{A} : D\left(\widehat{A}\right) \subset L^1(0,+\infty) \to L^1(0,+\infty)$ l'opérateur linéaire défini par

$$\widehat{A}\varphi = -\varphi' - \mu\varphi \text{ pour tout } \varphi \in D\left(\widehat{A}\right)$$

avec

$$D\left(\widehat{A}\right) = \left\{\varphi \in W^{1,1}(0,+\infty) : \varphi(0) = \int_0^{+\infty} \beta(a)\varphi(a)da\right\},$$

et $\widehat{F} : L^1(0,+\infty) \to L^1(0,+\infty)$ l'application non linéaire

$$\widehat{F}(\varphi) = -\left(\int_0^{+\infty} \kappa(s)\varphi(s)ds\right)\chi\varphi.$$

Ainsi, lorsque $\sigma \equiv 0$, on peut formuler le système (1.4) comme un problème de Cauchy à domaine dense

$$\frac{du(t)}{dt} = \widehat{A}u(t) + \widehat{F}(u(t)) \text{ pour } t \geqslant 0,\ u(0) = u_0 \in L^1((0,+\infty),\mathbb{R}).$$

On peut alors appliquer les résultats classiques sur les problèmes semi-linéaires (voir Segal [55], Martin [43], Pazy [47], et Cazenave et Haraux [8]).

Pour pouvoir étudier le cas $\sigma \neq 0$, Thieme [58] a introduit une formulation du système (1.4) comme un problème à domaine non dense. Pour prendre en compte la condition de bord non linéaire, on commence par considérer l'espace de Banach

$$X = \mathbb{R} \times L^1(0,+\infty),$$

muni de la norme produit usuelle

$$\left\|\begin{pmatrix}\alpha\\ \varphi\end{pmatrix}\right\| = |\alpha| + \|\varphi\|_{L^1}.$$

On considère $A : D(A) \subset X \to X$ l'opérateur défini par

$$A\begin{pmatrix}0_{\mathbb{R}}\\ \varphi\end{pmatrix} = \begin{pmatrix}-\varphi(0)\\ -\varphi' - \mu\varphi\end{pmatrix} \tag{2.5}$$

avec le domaine

$$D(A) = \{0_{\mathbb{R}}\} \times W^{1,1}(0,+\infty). \tag{2.6}$$

Ainsi, le domaine de A n'est pas dense dans X, puisque $\overline{D(A)} = \{0_{\mathbb{R}}\} \times L^1(0,+\infty) \neq X$. On considère $F : \overline{D(A)} \to X$ l'opérateur défini par

$$F\begin{pmatrix}0_{\mathbb{R}}\\ \varphi\end{pmatrix} = \begin{pmatrix}\exp(-\int_0^{+\infty}\sigma(a)\varphi(a)da)\int_0^{+\infty}\beta(a)\varphi(a)da\\ -\int_0^{+\infty}\kappa(a)\varphi(a)da\chi\varphi\end{pmatrix}.$$

La première composante de l'application F est à rapprocher de la condition de bord non linéaire et permet ainsi de traiter ce type de condition de bord. Enfin, en identifiant $u(t,.)$ et $v(t) = \begin{pmatrix}0_{\mathbb{R}}\\ u(t,.)\end{pmatrix}$, on peut réécrire le système (1.4) comme un problème de Cauchy abstrait

$$\frac{dv(t)}{dt} = Av(t) + F(v(t)) \text{ pour } t \geqslant 0,\ \text{avec } v(0) = \begin{pmatrix}0\\ u_0\end{pmatrix} \in \overline{D(A)}. \tag{2.7}$$

L'application F étant à valeur dans X (i.e. $F\left(\overline{D(A)}\right) \nsubseteq \overline{D(A)}$), on ne peut pas utiliser la théorie classique pour les problèmes semi-linéaires. Cependant, comme dans la théorie semi-linéaire classique, on va commencer par étudier le problème de Cauchy non homogène suivant pour un certain $f \in L^1((0,\tau),X)$

$$\frac{dv(t)}{dt} = Av(t) + f(t) \text{ pour } t \geqslant 0,\ \text{avec } v(0) = x \in \overline{D(A)}. \tag{2.8}$$

Definition 2.1. On dira que $v \in C([0,\tau],X)$ est une *solution intégrée* du problème de Cauchy (2.8) si

$$\int_0^t v(s)ds \in D(A), \forall t \in [0,\tau],$$

et si

$$v(t) = x + A\int_0^t v(s)ds + \int_0^t f(s)ds, \forall t \in [0,\tau].$$

L'existence de solutions intégrées a été, tout d'abord, étudiée par Da Prato et Sinestrari [12] en utilisant des idées de la théorie des sommes d'opérateurs commutatifs. Cette étude a été menée dans le cas où A est un *opérateur de Hille-Yosida*, c'est à dire qu'il existe deux constantes $M \geqslant 1$ et $\omega \in \mathbb{R}$, telles que $(\omega,+\infty) \subset \rho(A)$, l'ensemble résolvent de A, et

$$\left\|(\lambda I - A)^{-n}\right\|_{\mathcal{L}(X)} \leqslant \frac{M}{(\lambda-\omega)^n}, \forall \lambda > \omega. \tag{2.9}$$

Ici, pour l'opérateur A défini par (2.5)-(2.6), on a $(0,+\infty) \subset \rho(A)$, et pour chaque $\lambda > 0$, on a

$$\begin{array}{l} (\lambda I - A)^{-1}\begin{pmatrix} \alpha \\ \psi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \varphi \end{pmatrix} \\ \Leftrightarrow \varphi(a) = e^{-\int_0^a \mu(r)dr}\alpha + \int_0^a e^{-\int_s^a \mu(r)dr}\psi(s)ds. \end{array}$$

Ceci permet de voir que l'opérateur A défini en (2.5)-(2.6) est un opérateur de Hille-Yosida.

Pour étudier (2.8) avec un opérateur A de Hille-Yosida à domaine non dense, on considère tout d'abord A_0, la part de A dans $\overline{D(A)}$, c'est à dire l'opérateur défini par

$$A_0x = Ax, \ \forall x \in D(A_0), \ \ D(A_0) = \left\{x \in D(A) : Ax \in \overline{D(A)}\right\}.$$

Cet opérateur se révèle être à domaine dense dans $\overline{D(A)}$ et est le générateur infinitésimal d' un semi-groupe fortement continu d'opérateurs linéaires bornés $\{T_{A_0}(t)\}_{t\geqslant 0}$ sur $\overline{D(A)}$. Commençons par observer que $t \to T_{A_0}(t)x$ est une solution du problème de Cauchy

$$\frac{dv(t)}{dt} = Av(t) \text{ pour } t \geqslant 0, \text{ avec } v(0) = x \in \overline{D(A)},$$

c'est à dire (voir Pazy [47]) que

$$\int_0^t T_{A_0}(s)xds \in D(A_0), \forall t \geqslant 0,$$

et

$$T_{A_0}(t)x = x + A\int_0^t T_{A_0}(s)xds, \forall t \geqslant 0.$$

Ici, on a une formule explicite du semi-groupe qui est donnée par

$$T_{A_0}(t)\begin{pmatrix} 0 \\ \varphi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \widehat{T}_{A_0}(t)\varphi \end{pmatrix}$$

où

$$\widehat{T}_{A_0}(t)(\varphi)(a) = \begin{cases} e^{-\int_{a-t}^{a}\mu(s)ds}\varphi(a-t), \text{ si } a-t \geqslant 0, \\ 0, \text{ sinon.} \end{cases}$$

Ainsi, la fonction $u(t,a) = \widehat{T}_{A_0}(t)(u_0)(a)$ est la solution intégrée le long des caractéristiques du système

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} + \dfrac{\partial u}{\partial a} = -\mu(a)u(t,a), \\ u(t,0) = 0, \\ u(0,.) = u_0 \in L^1_+((0,+\infty),\mathbb{R}). \end{cases}$$

L'opérateur A est alors le générateur infinitésimal (au sens de Thieme [59]) de $\{S_A(t)\}_{t\geqslant 0}$, un semi-groupe intégré d'opérateurs linéaires bornés sur X, et qui est défini par

$$S_A(t) = (\lambda I - A_0)\int_0^t T_{A_0}(s)ds\,(\lambda I - A)^{-1},$$

pour chaque $t \geqslant 0$ et chaque $\lambda > 0$. On peut alors montrer que l'application $t \to S_A(t)x$ est la solution intégrée du problème de Cauchy

$$\frac{dv(t)}{dt} = Av(t) + x \text{ pour } t \geqslant 0, \text{ avec } v(0) = 0 \in \overline{D(A)}.$$

Rappelons ici la définition d'un semi-groupe intégré ansi que celle de son générateur.

Definition 2.2. Soit $\{S(t)\}_{t\geqslant 0}$ une famille d'opérateurs linéaires bornés sur $(X, \|\ \|)$ un espace de Banach. On dira que $\{S(t)\}_{t\geqslant 0}$ est un *semi-groupe intégré* si et seulement si

(i) $S(0) = 0$;
(ii) Pour chaque $x \in X$, l'application $t \to S(t)x$ est continue sur $[0,\infty)$;
(iii) Pour chaque $s,t \geqslant 0$ on a $S(s)S(t) = \int_0^s (S(r+t) - S(r))\,dr$.

On dira que le semi-groupe intégré $\{S(t)\}_{t\geqslant 0}$ est **non dégénéré** si de plus

$$S(t)x = 0, \ \forall t \geqslant 0 \ \Rightarrow x = 0.$$

Definition 2.3. Soit $\{S(t)\}_{t\geqslant 0}$ un semi-groupe intégré non dégénéré sur un espace de Banach $(X, \|\ \|)$. On dira qu'un operateur linéaire $A : D(A) \subset X \to X$ est le *générateur* de $\{S(t)\}_{t\geqslant 0}$ si et seulement si

$$x \in D(A),\ \ y = Ax \ \Leftrightarrow \ S(t)x - tx = \int_0^t S(s)yds, \ \forall t \geqslant 0.$$

Si on note $x = \begin{pmatrix} \alpha \\ \psi \end{pmatrix} \in X$ et si on pose

$$\begin{pmatrix} 0 \\ u(t,.) \end{pmatrix} = S_A(t)\begin{pmatrix} \alpha \\ \psi \end{pmatrix}, \forall t \geqslant 0,$$

alors $u(t,.)$ est la solution intégrée le long des caractéristiques du problème suivant

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} + \dfrac{\partial u}{\partial a} = -\mu(a)u(t,a) + \psi(a), \\ u(t,0) = \alpha, \\ u(0,.) = 0 \in L^1_+((0,+\infty),\mathbb{R}). \end{cases}$$

Par conséquent, on obtient

$$S_A(t)\begin{pmatrix} \alpha \\ \psi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ L(t)\alpha \end{pmatrix} + \int_0^t T_{A_0}(s)\begin{pmatrix} 0 \\ \psi \end{pmatrix} ds$$

où l'on a posé

$$L(t)\alpha = \begin{cases} e^{-\int_0^a \mu(s)ds}\alpha \text{ si } t-a \geqslant 0 \\ 0, \text{ sinon.} \end{cases}$$

Pour obtenir une solution intégrée du problème de Cauchy non-homogène (2.8), on considère l'opérateur de convolution

$$(S_A * f)(t) = \int_0^t S_A(t-s)f(s)ds$$

pour chaque $t \in [0,\tau]$ et pour chaque $f \in L^1((0,\tau),X)$. Dans le cas où A est un opérateur de Hille-Yosida, on montre que l'application $t \to S_A(t)$ est localement Lipschitzienne de $[0,+\infty)$ dans $\mathcal{L}(X)$. En utilisant cette propriété, et le fait que l'opérateur A est fermé, on montre (voir Kellermann et Hieber [31]) que l'application $t \to (S_A * f)(t)$ appartient à $C^1([0,\tau],X) \cap C([0,\tau],D(A))$. De plus si on pose $u(t) := \frac{d}{dt}(S_A * f)(t)$, alors c'est une solution intégrée de (2.8) avec $x=0$, c'est-à-dire

$$u(t) = A\int_0^t u(s)ds + \int_0^t f(s)ds \text{ pour chaque } t \in [0,\tau].$$

Ceci nous permet alors, par superposition, d'étendre la formule de variation de la constante usuelle, en considérant

$$u(t) = T_{A_0}(t)x + \frac{d}{dt}(S_A * f)(t), \forall t \in [0,\tau],$$

qui est l'unique solution intégrée du problème de Cauchy non homogène (2.8) (voir Thieme [59]). On a enfin l'analogue de l'estimation pour le cas à domaine dense

$$\|u(t)\| \leqslant Me^{\omega t}\|x\| + M\int_0^t e^{\omega(t-s)}\|f(s)\| ds, \forall t \in [0,\tau],$$

où les constantes M et ω sont les constantes introduites dans (2.9).

Nous renvoyons a Arendt [1, 2], Kellermann et Hieber [31], Neubrander [46], Thieme [59] pour plus de résultats sur les semi-groupes intégrés. Nous renvoyons aussi aux livres de Xiao et Liang [66], Arendt et al. [3] pour un bon survol sur ces questions.

Si on ne s'intéresse qu'a l'existence et l'unicité, et la stabilité des états d'équilibres, cette approche ne donne pas plus de résultats que ceux déjà connus par les méthodes antérieures basées sur les équations de Volterra. L'aspect le plus intéressant concernant cette approche est qu'elle fournit une formule de variation de la constante. Cette formulation permet de traiter des équations semi-linéaires, de problèmes de perturbations et de théorie spectrale mais permet également de construire une théorie de la variété centrale (voir Magal et Ruan [40]). Ces résultats s'appliquent, en particulier, aux modèles structurés en âge, et fournissent des résultats de bifurcation de Hopf. Nous renvoyons par exemple à [40, Chapitre 6] pour un exemple de bifurcation de Hopf pour un système d'équations structurées en âge.

Mentionnons enfin que lorsque l'on considère un modèle structuré en âge dans $L^p(0,+\infty)$ avec $p \in (1,+\infty)$, l'opérateur A n'est plus un opérateur de Hille-Yosida. Nous renvoyons pour cela aux résultats de Magal et Ruan [37, 39, 40] et à ceux de Thieme [60] pour une théorie des semi-groupes intégrés qui entre dans ce cadre. Mentionnons de plus que l'utilisation des semi-groupes intégrés ne se limite pas aux équations structurées en âge. Ils trouvent bien d'autres applications, comme par exemple, dans le contexte des problèmes paraboliques (voir Ducrot, Magal et Prevost [14]).

Dans le cas où l'opérateur A est de Hille-Yosida, et en particulier pour les modèles structurés en âge dans L^1, la théorie des semi-groupes d'extrapolation s'applique (voir Thieme [59], Engel et Nagel [15]) (voir également Rhandi [50], et Rhandi et Schnaubelt [51] plus de résultats sur le sujet).

3. Exemples de bifurcation de Hopf

Nous allons donner ici deux exemples de bifurcation de Hopf. Une première illustration concerne un cas particulier du système (1.4). La seconde illustration provient d'un problème épidémique concernant la propagation de la grippe.

Soient $\mu > 0$ et $\alpha > 0$, deux paramètres. Nous considérons le cas particulier suivant du système (1.4)

$$\left\{ \begin{array}{l} \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial t} + \dfrac{\partial u(t,a)}{\partial a} = -\mu u(t,a), \text{ pour } t \geqslant 0,\ a \geqslant 0, \\ u(t,0) = \alpha \exp(-\int_0^{+\infty} \beta(a) u(t,a) da) \int_0^{+\infty} \beta(a) u(t,a) da, \\ u(0,.) = u_0 \in L^1_+((0,+\infty),\mathbb{R}) \end{array} \right. \tag{3.10}$$

avec

$$\beta(a) = \left\{ \begin{array}{l} (a-\tau)^n e^{-\sigma a}, \text{ si } a \geqslant \tau, \\ 0, \text{ si } a \leqslant \tau. \end{array} \right.$$

On considère, ici, α (l'intensité des naissances) comme un paramètre de bifurcation du système. Posons

$$\alpha_0 := \left(\int_0^{+\infty} \beta(a) e^{-\mu a} da \right)^{-1}.$$

Lorsque $\alpha > \alpha_0$, le système (3.10) admet un unique état d'équilibre positif

$$\overline{u}_\alpha(a) = e^{-\mu a} \overline{B}_\alpha \text{ où } \overline{B}_\alpha = \frac{\ln\left(\alpha \int_0^{+\infty} \beta(a) e^{-\mu a} da \right)}{\int_0^{+\infty} \beta(a) e^{-\mu a} da}.$$

En étudiant les propriétés spectrales de l'équation linéarisée autour de $\overline{u}_\alpha$, ainsi que les conditions de transversalité usuelles aux points de bifurcation on obtient le résultat suivant (voir Magal et Ruan [40, Chapitre 6]) :

Théorème 3.1. (Bifurcation de Hopf) *Soit $\tau > 0$. Sous les hypothèses ci-dessus, il existe un suite croissante $\{\alpha_k\}_{k \geqslant 1} \subset (\alpha_0,+\infty)$, telle que le modèle (3.10) admet une bifurcation de Hopf en $u = \overline{u}_{\alpha_k}$. En particulier, une solution périodique non triviale bifurque de l'équilibre $u = \overline{u}_{\alpha_k}$ lorsque $\alpha = \alpha_k$.*

Numériquement (Cf. Figure 1), lorsque $\alpha_0 < \alpha < \alpha_1$, toutes les solutions positives du système (3.10) convergent vers $\overline{u}_\alpha$, et lorsque α passe par α_1 des solutions périodiques non amorties apparaissent.

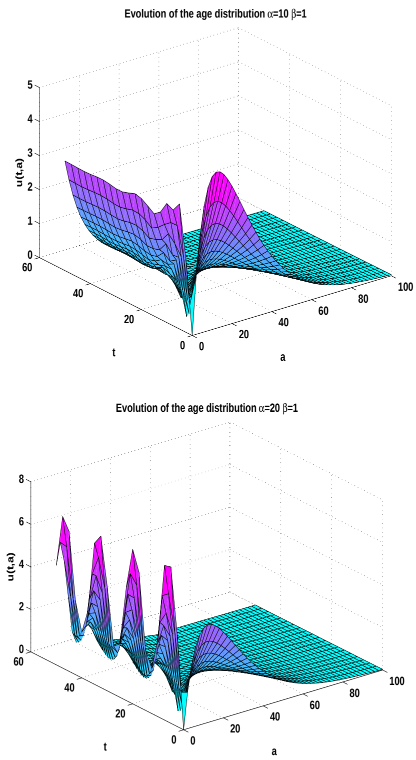

FIG. 1: En modifiant la valeur du paramètre α, on passe d'une situation où la solution converge vers une distribution stationnaire, à une situation où la solution converge vers une orbite périodique.

Une seconde illustration est donnée à travers le modèle épidémique suivant (voir [41] pour plus de détails) :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial s(t,a)}{\partial t} + \dfrac{\partial s(t,a)}{\partial a} = -\delta I(t) 1_{[\rho,+\infty)}(a) s(t,a) \text{ pour } t \geqslant 0,\ a \geqslant 0, \\ s(t,0) = \nu I(t), \\ \dfrac{dI(t)}{dt} = \delta I(t) \int_\rho^{+\infty} s(t,a)da - \nu I(t), \\ s(0,.) = s_0 \in L^1_+ \left((0,+\infty), \mathbb{R}\right) \text{ et } I(0) = I_0 \geqslant 0. \end{cases}$$

Ce modèle permet d'étudier l'influence de la perte d'immunité à un variant de la grippe qui est ici modélisé par le terme $\chi(a)$. L'étude des bifurcations de Hopf pour cette exemple a été développé dans [41]. Ceci permet, en particulier, de caractériser l'apparition d'oscillations non amorties.

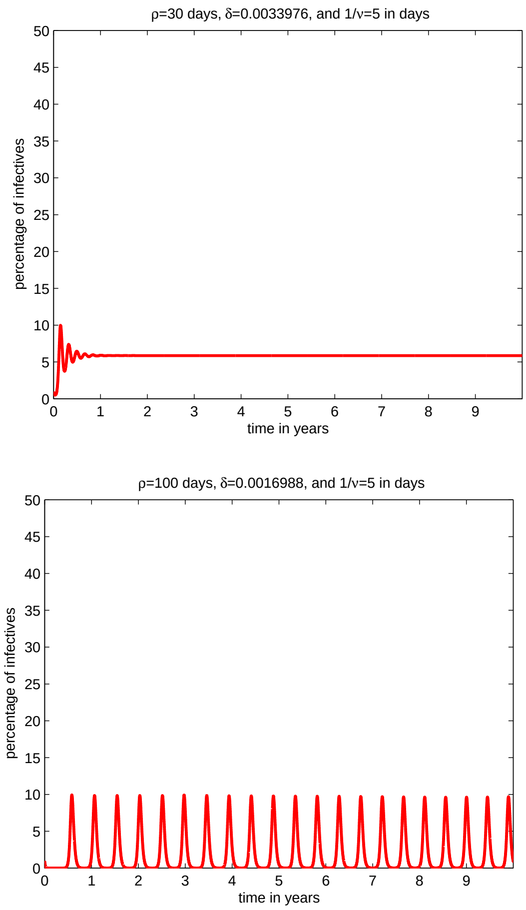

FIG. 2: On modifie les paramètres ρ et δ et on passe d'un régime convergent avec oscillations amorties vers un régime à oscillations non amorties par bifurcation de Hopf.

4. Conclusion

En conclusion de cette note, mentionnons que la théorie des semi-groupes intégrés a de très vastes applications allant des équations différentielles à retard, équations paraboliques avec retard ou encore avec des conditions de bords non linéaires, non locales et eventuellement non bornées, ou encore des équations structurées en âge (avec retard, diffusion,...). Rappelons que, en général, cette théorie n'apporte pas ou peu d'informations supplémentaires concernant l'existence de semiflot ou la stabilité des solutions stationaires. En revanche, elle permet, à travers la formule de variation des constantes, de construire des variétés invariantes par le semiflot. Ceci permet de développer une théorie de la bifurcation. De plus, d'autres outils classiques peuvent être construits, comme par exemple, les formes normales (voir Liu et al. [28]) qui permettent, en particulier, d'étudier la stabilité des solutions bifurquées mais aussi des bifurcations de codimensions supérieures (Bifurcation Bogdanov-Takens par exemple). Ainsi, l'utilisation des semi-groupes intégrés permet d'obtenir des résultats relativement fin sur la dynamique de certaines équations d'évolution qui n'entrent pas dans le cadre de la théorie classique des semi-groupes.

5. Références

[1] W. Arendt, Resolvent positive operators, *Proc. London Math. Soc.* **54** (1987), 321-349.
[2] W. Arendt, Vector valued Laplace transforms and Cauchy problems, *Israel J. Math.* **59** (1987), 327-352.
[3] W. Arendt, C. J. K. Batty, M. Hieber, and F. Neubrander, *Vector-Valued Laplace Transforms and Cauchy Problems*, Birkhauser, Basel, 2001.
[4] O. Arino, A survey of structured cell populations, *Acta Biotheoretica* **43** (1995), 3-25.
[5] S. Anita, *Analysis and Control of Age-Dependent Population Dynamics*, Kluwer, Dordrecht, 2000.
[6] R. Bellman and K. Cooke, *Differential Difference Equations*, Academic Press, New York, 1963.
[7] S. Bertoni, Periodic solutions for non-linear equations of structure populations, *J. Math. Anal. Appl.* **220** (1998), 250-267.
[8] T. Cazenave et A. Haraux, *Introduction aux problème d'évolution semi-linéaires*, SMAI, Paris, 1990.
[9] J. Chu, A. Ducrot, P. Magal and S. Ruan, Hopf bifurcation in a size structured population dynamic model with random growth, *J. Differential Equations* **247** (2009), 956-1000.
[10] J. M. Cushing, Bifurcation of time periodic solutions of the McKendrick equations with applications to population dynamics, *Comput. Math. Appl.* **9** (1983), 459-478.
[11] J. Cushing, *An Introduction to Structured Population Dynamics*, SIAM, Philadelphia, 1998.
[12] G. Da Prato and E. Sinestrari, Differential operators with non-dense domain, *Ann. Sc. Norm. Super. Pisa Cl. Sci.* **14** (1987), 285-344.
[13] O. Diekmann and S. A. van Gils, Invariant manifold for Volterra integral equations of convolution type, *J. Differential Equations* **54** (1984), 139-180.
[14] A. Ducrot, P. Magal and K. Prevost, Integrated semigroups and parabolic equations. Part I : Linear perburbation of almost sectorial operators, *J. Evolution Equations* **10** (2010), 263291.
[15] K.-J. Engel and R. Nagel, *One Parameter Semigroups for Linear Evolution Equations*, Springer-Verlag, New York, 2000.
[16] W. Feller, On the integral equation of renewal theory, *Ann. Math. Stat.* **12** (1941), 243-267.
[17] J.-P. Françoise, *Oscillations en Biologie : Analyse Qualitative et Modeles*, Springer, Berlin, 2009.
[18] M. Gyllenberg and G. F. Webb, A nonlinear structured population model of tumor growth with quiescence, *J. Math. Biol.* **28** (1990), 671-694.
[19] M.E. Gurtin, A system of equations for age dependent population diffusion, *J. Theor. Biol.* **40** (1973), 389-392.
[20] M. Gurtin and R. MacCamy, Nonlinear age-dependent population dynamics, *Arch. Ration. Mech. Anal.* **54** (1974), 281-300.
[21] J. K. Hale and H. Kocak, *Dynamics and Bifurcations*, Springer-Verlag, New York, 1991.
[22] B.D. Hassard, N.D. Kazarino and Y.-H. Wan, *Theory and Applications of Hopf Birfurcation*, Cambridge University Press, Cambridge, 1981.
[23] H.W. Hethcote, The mathematics of infectious diseases, *SIAM Review* **42** (2000), 599-653.
[24] F. Hoppensteadt, *Mathematical Theories of Populations : Demographics, Genetics, and Epidemics*, SIAM, Philadelphia, 1975.
[25] M. Iannelli, *Mathematical Theory of Age-structured Population Dynamics*, Giadini Editori e stampatori, Pisa 1994.

[26] H. Inaba, *Mathematical Models for Demography and Epidemics*, University of Tokyo Press, Tokyo, 2002.

[27] M. Langlais, On a linear age-dependent population diffusion model. *Quart. Appl. Math.* **40** (1983), 447-460.

[28] Z. Liu, P. Magal, S. Ruan and J. Wu, Normal forms for non-densely defined Cauchy problems (submitted).

[29] A. Lotka, The stability of the normal age-distribution, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **8** (1922), 339-345.

[30] A. Lotka, On an integral equation in population analysis, *Ann. Math. Stat.* **10** (1939), 1-35.

[31] H. Kellermann and M. Hieber, Integrated semigroups, *J. Funct. Anal.* **84** (1989), 160-180.

[32] W. Kermack and A. McKendrick, Contributions to the mathematical theory of epidemics III. Further studies on the problem of endemicity, *Proc. R. Soc. A* **141** (1943), 94-122.

[33] T. Kostova and J. Li, Oscillations and stability due to juvenile competitive effects on adult fertility, *Comput. Math. Appl.* **32** (1996) (11), 57-70.

[34] K. Kubo and M. Langlais, Periodic solutions for a population dynamics problem with age-dependence and spatial structure, *J. Math. Biol.* **29** (1991), 363-378.

[35] Y. A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory,* Springer, New York, 1998.

[36] P. Magal, Compact attractors for time-periodic age structured population models, *Electron. J. Differential Equations* **2001**(2001), 1-35.

[37] P. Magal and S. Ruan, On Integrated semigroups and age structured models in L^p spaces, *Differential Integral Equations* **20** (2007), 197-139.

[38] P. Magal and Ruan (edts), *Structured Population Models in Biology and Epidemiology*, Lecture Notes in Mathematics Vol. **1936**, Springer, Berlin, 2008.

[39] P. Magal and S. Ruan, On semilinear Cauchy problems with non-dense domain, *Adv. Differential Equations* **14** (2009), 1041-1084.

[40] P. Magal and S. Ruan, Center manifolds for semilinear equations with non-dense domain and applications on Hopf bifurcation in age structured models, *Mem. Amer. Math. Soc.* **202** (2009), No. 951.

[41] P. Magal and S. Ruan, Sustained oscillations in an evolutionary epidemiological model of influenza A drift, *Proc. R. Soc. A*, **466** (2010), 965-992.

[42] P. Magal and H. R. Thieme, Eventual compactness for a semiflow generated by an age-structured models, *Comm. Pure Appl. Anal.* **3** (2004), 695-727.

[43] R. H. Martin, *Nonlinear Operators and Differential Equations in Banach Spaces*, John Wiley and Sons, New York, 1977.

[44] J.A.J. Metz and O. Diekmann, *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, Lect. Notes Biomath. Vol. **68**, Springer-Verlag, Berlin, 1986.

[45] A. McKendrick, Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edinburgh Math. Soc.* **44** (1926), 98-130.

[46] F. Neubrander, Integrated semigroups and their application to the abstract Cauchy problem, *Pac. J. Math.* **135** (1988), 111-155.

[47] A. Pazy, *Semigroups of Linear Operator and Applications to Partial Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, 1983.

[48] B. Perthame, *Transport Equations in Biology*. Frontiers in Mathematics, Birkhäuser, Basel, 2007.

[49] J. Prüss, On the qualitative behavior of populations with age-specific interactions, *Comput. Math. Appl.* **9** (1983), 327-339.

[50] A. Rhandi, Positivity and stability for a population equation with diffusion on L^1, *Positivity* **2** (1998), 101-113.

[51] A. Rhandi, R. Schnaubelt, Asymptotic behaviour of a non-autonomous population equation with diffusion in L^1, *Disc. Cont. Dyn. Sys.* **5** (1999), 663-683.

[52] W.E. Ricker, Stock and recruitment, *J. Fish. Res. Board Can.* **11** (1954), 559-623.

[53] W.E. Ricker, Computation and interpretation of biological statistics of fish populations, *Bull. Fish. Res. Board Can.* **191** (1975), 353-366.

[54] W. M. Ruess, Flow invariance for nonlinear partial differential delay equations, *Trans. Amer. Math. Soc.* **361** (2009), 4367-4403.

[55] I. E. Segal, Nonlinear semigroups, *Ann. Math.* **78** (1963), 339-364.

[56] F. Sharpe and A. Lotka, A problem in age-distribution, *Philosophical Magazine* **6** (1911), 435-438.

[57] J. H. Swart, Hopf bifurcation and the stability of non-linear age-dependent population models, *Comput. Math. Appl.* **15** (1988), 555-564.

[58] H. R. Thieme, Semiflows generated by Lipschitz perturbations of non-densely defined operators, *Differential Integral Equations* **3** (1990), 1035-1066.

[59] H. R. Thieme, « Integrated semigroups » and integrated solutions to abstract Cauchy problems, *J. Math. Anal. Appl.* **152** (1990), 416-447.

[60] H. R. Thieme, Differentiability of convolutions, integrated semigroups of bounded semivariation, and the inhomogeneous Cauchy problem, *J. Evolution Equations* **8** (2008), 283-305.

[61] H. R. Thieme, *Mathematics in Population Biology*, Princeton University Press, Princeton, 2003.

[62] A. Vanderbauwhede, Center manifold, normal forms and elementary bifurcations, *Dynamics Reported*, ed. by U. Kirchgraber and H. O. Walther, Vol. **2**, John Wiley & Sons, 1989, 89-169.

[63] A. Vanderbauwhede and G. Iooss, Center manifold theory in infinite dimensions, *Dynamics Reported* (new series), ed. by C. K. R. T. Jones, U. Kirchgraber and H. O. Walther, Vol. **1**, Springer-Verlag, Berlin, 1992, 125-163.

[64] C. Walker, Positive equilibrium solutions for age and spatially structured population models, *SIAM J. Math. Anal.* **41** (2009), 1366-1387.

[65] G. F. Webb, *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics*, Marcel Dekker, New York, 1985.

[66] T.-J. Xiao and J. Liang, *The Cauchy Problem for Higher Order Abstract Differential Equations*, Lect. Notes Math. Vol. **1701**, Springer-Verlag, Berlin, 1998.