



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE ABOU-BEKR BELKAID - TLEMCCEN

THÈSE

Présentée à :

FACULTE DES SCIENCES – DEPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

Pour l'obtention du diplôme de :

DOCTORAT EN SCIENCES

Spécialité: Mathématiques Appliquées

Par :

M^r MESK Mohammed

Sur le thème

**Vitesse d'invasion de *Triatoma dimidiata*, vecteur de la maladie
de Chagas :**

**Application des équations intégro-différences et des polynômes
orthogonaux**

Soutenue publiquement le 02/06/2016 à Tlemcen devant le jury composé de :

M ^r TOUAOULA, M.T.,	Professeur	Université de Tlemcen	Président
M ^r MAHDJOUB, T.,	Maître de Conférences A	Université de Tlemcen	Directeur de thèse
M ^r MENU, F.,	Professeur	Université de Lyon 1	Co-directeur de thèse
M ^r BOUGUIMA, S.M.,	Professeur	Université de Tlemcen	Examineur
M ^r GOURBIERE, S.,	Maître de Conférences	Université de Perpignan	Examineur
M ^r MEDEGHRI, A.,	Professeur	Université de Mostaganem	Examineur
M ^r ABDELLAOUI, B.,	Professeur	Université de Tlemcen	Invité

Laboratoire d'Analyse Non Linéaire et Mathématiques Appliquées (LANLMA)
BP 119, 13000 Tlemcen - Algérie

Résumé

Les processus démographiques et de dispersion spatiale de *Triatoma dimidiata*, une espèce de triatomines vecteurs de la maladie de Chagas, sont modélisés par des équations intégral-différences. Ceci permettra d'estimer la capacité d'invasion de cette espèce dans différentes conditions écologiques. L'application de la théorie des polynômes orthogonaux et de la méthode du point selle à ces équations, permettent une bonne approximation des abondances des femelles adultes et de la vitesse d'invasion. Nous montrons que: (1) dans les mêmes conditions moyennes de démographie et de dispersion, une dispersion spatiale périodique conduit à une vitesse d'invasion 2.5 fois plus élevée que celle obtenue quand la dispersion est continue c'est-à-dire qu'elle a lieu régulièrement au cours de l'année; (2) la vitesse d'invasion associée à dispersion spatiale périodique corrélée à des conditions démographiques défavorables est 34.7% plus élevée que celle calculée pour une dispersion périodique corrélée à de bonnes conditions démographiques. A partir de nos résultats, nous concluons en matière de lutte contre ces vecteurs, que le succès invasif de l'espèce *T. dimidiata* serait plus sensible à la probabilité de transition du stade juvénile au stade adulte. Nous discutons nos principales prédictions théoriques à la lumière des données observées chez différentes espèces de triatomines recueillies dans la littérature.

Mots clés: Dispersion; Triatomines; Equations intégral-différences; Méthode de la descente rapide; polynômes de Chebyshev

Abstract

Demographic processes and spatial dispersal of *T. dimidiata*, a triatomine species vector of Chagas disease, are modeled by integrodifference equations to estimate invasion capacity of this species under different ecological conditions. The application of the theory of orthogonal polynomials and the steepest descent method applied to these equations, allow a good approximation of the abundance of the adult female population and the invasion speed. We show that: (1) under the same mean conditions of demography and dispersal, periodic spatial dispersal results in an invasion speed 2.5 times larger than the invasion speed when spatial dispersal is continuous; (2) when the invasion speed of periodic spatial dispersal is correlated to adverse demographic conditions, it is 34.7% higher as compared to a periodic dispersal that is correlated to good demographic conditions. From our results, we conclude in terms of vector control, the invasive success of the species *T. dimidiata* may be most sensitive to the probability of transition from juvenile to adult stage. We discuss our main theoretical predictions in the light of observed data in different triatomines species found in the literature.

Keywords: Dispersal; Triatomines; Integrodifference equations; Steepest descent method; Chebyshev polynomials

ملخص

العمليات الديموغرافية والانتشار للحشرة ترياتما دمدياتا، نوع من الترياتومات الناقلة لمرض شغاس، وصفت بواسطة معادلات تكامل الفروق لحساب قدرة غزو هذا النوع في ظل ظروف بيئية مختلفة. تطبيق نظرية كثيرات الحدود المتعامدة و طريقة لتقريب التكاملات على هذه المعادلات، سمحت بتقريب جيد لعدد الحشرات وسرعة الغزو. وتبين لنا ما يلي: (1) في ظل نفس الظروف المتوسطة لالديموغرافيا والانتشار، حالة الانتشار الدورية أنتجت سرعة غزو 2.5 مرة أكبر من سرعة الغزو عندما يكون الانتشار مستمر؛ (2) عندما ترتبط سرعة غزو الانتشار الدوري بالظروف الديموغرافية السلبية، يكون 34.7% أكبر بالمقارنة مع الانتشار الدوري المرتبط بظروف ديموغرافية جيدة. من نتائجنا، فإننا نستنتج من حيث مكافحة الآفات، أن سرعة الغزو قد تكون أكثر حساسية لاحتمال الانتقال من مرحلة ما قبل البلوغ إلى مرحلة البلوغ. نناقش توقعاتنا النظرية الرئيسية في ضوء المعطيات التي لوحظت في بعض أنواع الترياتومات الموجودة في المراجع.

الكلمات الأساسية: الانتشار، الترياتومات، معادلات تكامل الفروق، طريقة النزول السريع، كثيرات حدود تشيبيشيف

Résumé graphique

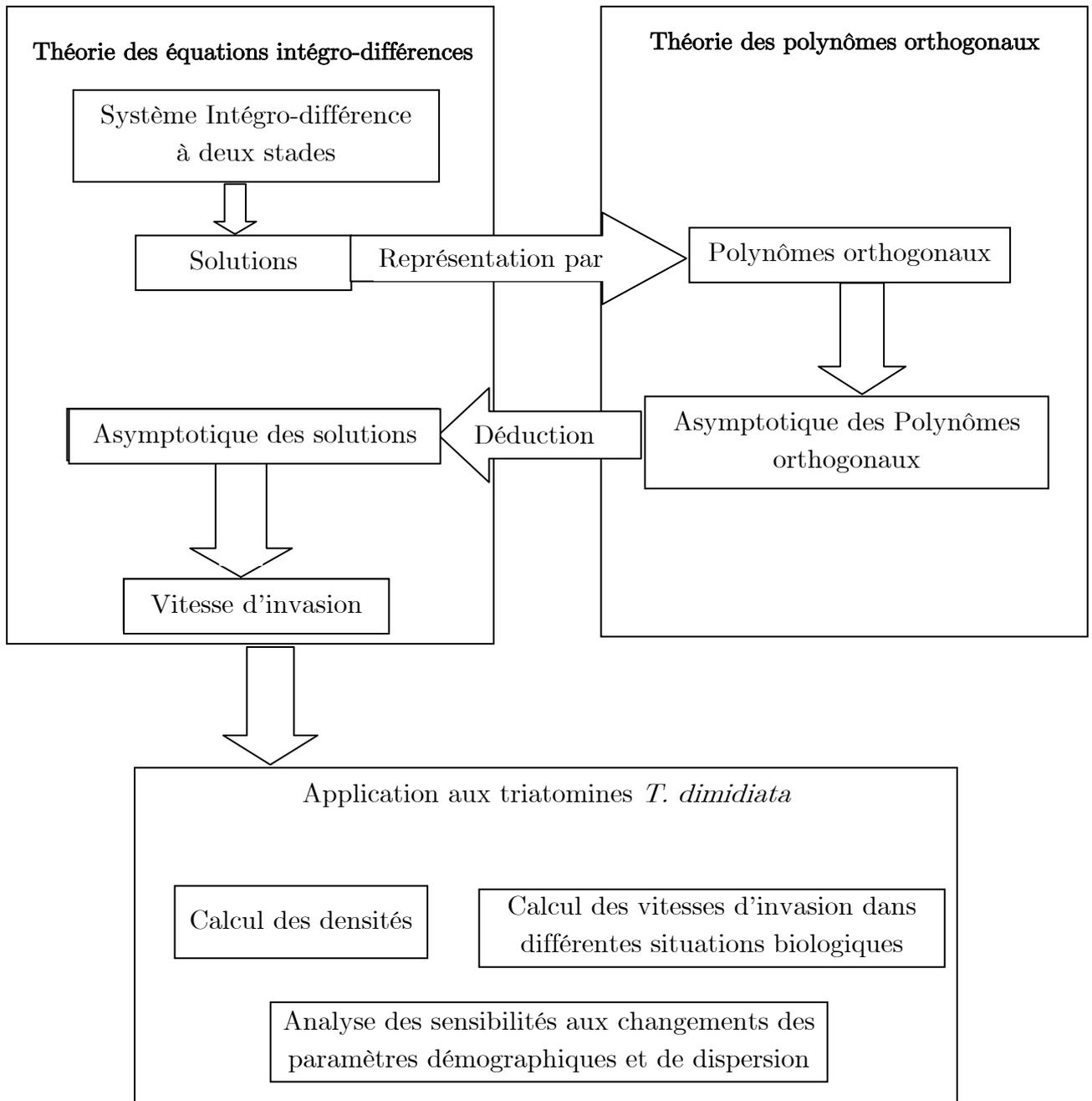


Table des matières

Résumé-Abstract-ملخص.....	i
Résumé graphique.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des figures.....	vi
Liste des tableaux.....	vii
Dédicace.....	viii
Remerciements.....	ix
Introduction.....	1
1 Outils mathématiques pour l'étude de la dispersion spatiale des populations biologiques.....	6
1.1 Equations aux dérivées partielles (EDP).....	6
1.2 Equations intégro-différentielles.....	10
1.3 Equations différentielles ordinaires (EDO).....	11
1.4 Modèles matriciels.....	12
1.5 Equations intégro-différences (EID).....	13
1.5.1 EID linéaire (approche majoration).....	20
1.5.2 EID linéaire (approche approximation).....	22
1.5.2.1 Transformation exponentielle.....	22
1.5.2.2 Méthode du point selle.....	23
1.5.2.3 Application à l'EID linéaire.....	27

2 Application des polynômes orthogonaux à la résolution d'un système d'EID linéaire	31
2.1. Importance de la structure sur une population.....	31
2.2. Solutions analytiques de certaines classes d'EID.....	32
2.2.1. Polynômes orthogonaux.....	33
2.2.2. Polynômes orthogonaux et EID : approche générale.....	35
2.2.3. Le cas du modèle constant.....	40
2.2.4. Le cas du modèle périodique.....	42
2.3. Approximation des densités des adultes.....	44
2.3.1 Le cas constant	46
2.3.2 Le cas périodique.....	47
2.4 Calcul de la vitesse d'invasion.....	48
2.4.1 Le cas constant	48
2.4.2 Le cas périodique.....	49
3 Le modèle biologique : les triatomines, vecteurs de la maladie de Chagas.....	50
3.1 La maladie de Chagas.....	50
3.2 Les triatomines vecteurs de la maladie de Chagas.....	51
3.3 Le modèle des triatomines.....	53
3.3.1. Cas constant.....	57
3.3.2. Cas périodique.....	59

3.4. Démographie, dispersion et situations biologiques considérées chez de <i>T. dimidiata</i>	60
3.4.1. Cas constant.....	60
3.4.2. Cas périodique.....	63
3.4.2.1. Situations biologiques	64
3.4.2.2. La Durée de la période de dispersion.....	66
4 Résultats numériques pour l'espèce <i>T. dimidiata</i>.....	67
4.1. Cas constant.....	67
4.2. Cas périodique	71
4.3. L'effet de la durée de la période de dispersion.....	74
4.4. Analyse de sensibilité.....	75
Discussion et perspectives.....	77
Références Bibliographiques.....	84
Annexes.....	90
A Programme Maple pour comparer les densités des adultes et leurs approximations (Fig. 4.1 du chapitre 4).....	90
B Programme Maple pour calculer l'erreur relative (Fig. 4.2 du chapitre 4). 93	
C Programme Maple donnant les graphes de (Fig. 4.4 du chapitre4).....	98
D Programme Maple pour le calcul des vitesses d'invasion (Résultats du tableau4.1, chapitre 4).....	105

Liste des figures

Fig. 1.1. Profil d'onde.....	7
Fig. 1.2. Ondes progressives entre 2 temps t_1 et t_2 dans le cas où $c > 0$	7
Fig. 1.3. Noyaux de dispersion de Laplace, de Gauss et uniforme.....	17
Fig. 1.4. Point selle de la surface $u(x, y)$	25
Fig. 1.5. La vitesse asymptotique c en fonction du taux de croissance λ de l'EID (1.9) avec un noyau de Laplace de paramètre $\alpha = 1$. La vitesse est une fonction croissante du taux de croissance λ	29
Fig. 3.1. Trois types de triatomines.....	52
Fig. 3.2. <i>Rhodnius prolixus</i> : œufs, cinq stades nymphaux et adulte.....	52
Fig. 3.3. Schéma représentant le cycle de vie des triatomines.....	56
Fig. 4.1. Les graphes des solutions exactes de (3.5) et leurs approximations (3.6) pour une distribution de Laplace avec $\alpha = 30m$	68
Fig. 4.2. L'erreur relative entre l'approximation de (3.6) et la solution exacte de (3.5) en fonction de la distance x avec $\alpha = 10m$	69
Fig. 4.3. Graphes des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas constant CD_{fa_field}	70
Fig. 4.4. Graphes des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas périodique (D_{lab}, ND_{lab}) pour quatre temps.....	71
Fig. 4.5. Graphe des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas périodique (D_{lab}, ND_{lab}) pour $t=158$	72
Fig. 4.6. Sensibilité et élasticité de la vitesse d'invasion aux changements des paramètres démographiques et de dispersion.....	76

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Exemples avec le noyau de Gauss et de Laplace. Pour le noyau de Gauss, le comportement asymptotique des densités coïncide avec la valeur exacte des densités.....	30
Tableau 3.1. Ensembles des paramètres démographiques de <i>T. dimidiata</i>	62
Tableau 4.1. Vitesses d'invasion de <i>T. dimidiata</i> dans différentes situations écologiques.....	73

À ma défunte mère Ammara,

à mes défunts grandes mères et grands pères,

je dédie cette thèse.

À mon père et ma sœur,

à ma femme Nadia et mes enfants Abdelhalim, Rayane et Mounir,

à toute ma famille.

Remerciements

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à mes directeurs de thèse le Docteur *Tewfik Mahdjoub* et le Professeur *Frédéric Menu*. Je les remercie de m'avoir encadré, orienté, aidé et conseillé.

J'adresse mes sincères remerciements au Docteur *Sébastien Gourbière* et au Professeur *Jorge E. Rabinovich* pour leur collaboration fructueuse qui a été déterminante pour mener ce travail à son terme.

Je remercie le Professeur *Tarik Mohammed Touaoula* d'avoir accepté de présider le jury de cette thèse.

Je remercie également les Professeurs *Boumédiène Abdellaoui*, *Sidi-Mohammed Bouguima* et *Ahmed Medeghri* qui ont bien voulu lire et juger ce travail.

Je renouvelle mes remerciements au Docteur *Sébastien Gourbière* d'avoir accepté de participer au jury qui examinera ce manuscrit.

Je saisis cette occasion pour exprimer ma gratitude à tout mes enseignants du primaire, du moyen, du lycée et de l'université. Et plus spécialement, à mon enseignant de mathématiques de la quatrième année moyenne Mr Djenas qui m'a poussé à apprendre les mathématiques (après ne pas avoir répondu à une question au tableau) en me disant avec un ton de réprimande: « Va à ta place mon fils, tu as beaucoup à apprendre. »; et à Mr le Professeur H. Dib avec lequel j'ai appris beaucoup de choses.

Je remercie mes amis et mes collègues qui non pas cessés de m'encourager durant ce long parcours.

Il convient aussi de remercier ceux qui, en nous froissant volontairement ou involontairement, nous offrent le déclic de cette fameuse énergie qui nous pousse à relever le défi pour atteindre prodigieusement notre objectif.

Pour finir, je remercie vivement ma famille de m'avoir encouragé à mener à bien mon projet de doctorat.

Introduction

La maladie de Chagas, également connue sous le nom de trypanosomiase américaine, est une maladie mortelle causée par le parasite protozoaire, *Trypanosoma cruzi* (*T. cruzi*). La maladie, endémique en Amérique latine où *T. cruzi* est principalement transmis par des insectes hématophages suceurs de sang (Gourbière et al., 2012), s'étend maintenant à l'extérieur de son aire de répartition géographique ancestrale en raison de l'augmentation de la mobilité humaines et des échanges internationaux (Pinto Dias, 2013; Tanowitz et al., 2011). La prévalence dans les pays non endémiques a été estimée à environ 300 000 individus infectés aux États-Unis, 5 500 au Canada, 80 000 en Europe, 3000 au Japon et 1500 en Australie (Schmunis, 2007; Schmunis and Yadon, 2010).

La lutte anti-vectorielle et de dépistage sanguin sont les principales stratégies de lutte contre la maladie en raison du manque d'un vaccin efficace et de la difficulté d'administrer des médicaments médicinales pendant la fenêtre de temps efficace, c'est-à-dire, pendant et juste après la phase aiguë de la maladie. Malgré les succès importants des programmes nationaux et internationaux de contrôle des vecteurs lancés dans les années 1990 (Abad-Franch et al., 2013), ni l'objectif de 2005 de l'interruption de la transmission de la maladie fixé par l'Organisation Mondiale de la Santé en 1998, ni l'objectif de 2010 pour son élimination n'ont été atteints (Gürtler et al., 2008).

En fait, l'évolution de la transmission de la maladie a conduit à de nouveaux défis, qui comprennent actuellement (1) l'émergence de la maladie de Chagas dans les régions précédemment considérées comme indemnes, comme le bassin de l'Amazone (WHO, 2010); (2) la réémergence de la maladie dans les régions où les contrôles des espèces domiciliés clés, telle que *Triatoma infestans*, avaient été antérieurement atteints (Gurevitz et al., 2012; Gürtler et al., 2009), et (3) la prise de conscience croissante que les espèces non-domiciliées, comme *T. dimidiata* ou *Rhodnius prolixus* (Guhl et al., 2009; Hashimoto and Schofield, 2012) peuvent contribuer à des niveaux substantiels de prévalence de l'infection chez l'homme (Nouvellet et al., 2013; Rascalou et al., 2012).

Faire face à ces défis nécessite une bonne compréhension des potentiels démographiques et de dispersion des triatomines, et leurs réponses aux

changements environnementaux en cours. La dispersion des triatomines apparaît comme l'un des traits les moins étudiés, bien que des facteurs influençant le taux d'initiation de vol et sa direction ont été étudiés dans le passé (Galvão et al., 2001; Minoli and Lazzari, 2006; Pacheco-Tucuch et al., 2012; Schofield et al., 1991). Les distances de dispersion ont été récemment estimées avec d'avantage de précision en combinant les données sur la distribution et la modélisation spatiales de *T. dimidiata* (Barbu et al., 2010; Barbu et al., 2011; Levy et al., 2008). Cependant, il reste à quantifier certaines relations entre les traits d'histoire de vie de démographie/dispersion et la capacité d'invasion des vecteurs qui se propagent dans de nouvelles zones géographiques et/ou leur vitesse d'invasion.

Une telle étude nécessite une modélisation spatiale structurée pour tenir compte des spécificités démographiques et de dispersion des juvéniles et adultes des triatomines. Pour une revue des modèles mathématiques concernant la maladie de Chagas et ces vecteurs, le lecteur pourra consulter la synthèse de Nouvellet et al. (2015). L'habitat géographique peut être modélisé de manière discrète ou continue. Parmi les modèles spatio-temporelles discrets, citons par exemple, les automates cellulaires (Cissé et al., 2016; Crawford et al., 2013; Slimi et al., 2009) et les modèles individu-centrés (Devillers et al., 2008; Yong et al., 2015) qui ont été utilisés pour étudier l'invasion des triatomines ou de *T. cruzi* des zones domestiques (ex., (Barbu et al., 2011; Slimi et al., 2009)) et sylvestres (Crawford et al., 2013). Les modèles continus largement utilisés pour étudier la propagation des populations et les épidémies sont basés sur les équations de réaction-diffusion (Petrovskii and Li, 2005; Skellam, 1951), intégro-différentielles (Medlock and Kot, 2003; Mollison, 1977) et intégro-différences (Kot and Schaffer, 1986; Shigesada and Kawasaki, 2002).

Les équations intégro-différences structurées (EIDS) offrent un cadre mathématique idéal pour modéliser les invasions biologiques dans un environnement constant (Li et al., 2005; Lui, 1989a; Lui, 1989b; Neubert and Caswell, 2000), périodique ou stochastique (Caswell et al., 2011; Schreiber and Ryan, 2011). Le fait intéressant, est que sous certaines hypothèses (en s'appuyant sur la conjecture linéaire), la vitesse d'invasion d'une EIDS non-linéaire peut être approchée par la vitesse d'invasion

(donnée par une formule explicite) d'une EIDS linéaire obtenue par linéarisation de l'EIDS non-linéaire autour des faibles densités (Caswell et al., 2011; Neubert and Caswell, 2000; Schreiber and Ryan, 2011). Cette formule peut aussi être obtenue pour une EIDS linéaire constante en utilisant une méthode d'approximation, appelé méthode du col ou du point selle ou de la descente rapide (Radcliffe and Rass, 1997). La méthode du point selle est une méthode utilisée pour approximer des intégrales spécifiques en fonction d'un paramètre lorsque ce paramètre est grand (Murray, 1984).

Récemment, elle a été utilisée dans (Kot and Neubert, 2008) pour analyser l'équation intégro-différence linéaire non structurée (EIDL) qui modélise la croissance et la propagation des populations relâchées à l'origine dans des espaces à une et deux dimensions: des solutions formelles ont été écrites pour le modèle à l'aide de la transformation exponentielle et, par la méthode du point selle, le comportement asymptotique des solutions pour les longues périodes a été déterminé. En outre, à partir de cette approximation, une paire d'équations qui caractérise la vitesse d'invasion et qui est équivalente à la formule antérieure donnée par Weinberger (Weinberger, 1982) est déduite. Kot et Neubert (2008) ont conclu que l'approximation par la méthode du point selle était excellente non seulement pour les longues périodes, mais aussi pour tous les temps, sauf (peut-être) les premières itérations. La méthode du point selle a également été appliquée à des équations intégro-différence à structure de dimension infinie (Powell et al., 2005), et utilisé pour obtenir la vitesse de propagation pour certains modèles en temps continu lorsque l'aspect spatial est décrit par des distributions de contact, par exemple (Radcliffe and Rass, 1984). Cependant, contrairement au cas non structuré, le calcul des abondances en fonction du temps et de l'espace à partir du modèle structuré n'a pas été traité.

Le premier objectif de ce travail est d'étudier la capacité d'invasion de *T. dimidiata* par le calcul de sa vitesse d'invasion et de son abondance dans le temps et l'espace. Nous avons choisi cette espèce car des données à la fois démographiques et de dispersion spatiale sont disponibles dans la littérature et pour l'importance en termes de santé publique des triatomines vecteurs de la maladie de Chagas (voir les références ci-dessus).

Notre deuxième objectif est de proposer une méthode mathématique qui s'appuie sur les polynômes orthogonaux pour permettre le calcul des abondances et de la vitesse d'invasion dans le cas d'un modèle structuré.

Nous mettons en place une modélisation par une EIDS linéaire déterministe à deux stades (adultes et juvéniles) qui représente la démographie et la dispersion des triatomines (dans les situations biologiques considérés, il est supposé que seuls les adultes dispersent) dans un habitat unidimensionnel et homogène. Comme la densité des triatomines et leur vitesse d'invasion sont des informations importantes, par exemple pour gérer le contrôle des vecteurs, nous suivons ici les étapes proposée par (Kot and Neubert, 2008) pour ce modèle qui constituera aussi, une extension théorique des idées de (Kot and Neubert, 2008) à une EIDS linéaire à deux stades. Cette extension théorique est présenté au Chapitre 2 et elle est illustrée en considérant deux cas: "dispersion constante (= continue dans le temps)" et "dispersion périodique». Les résultats généraux ainsi que les analyses détaillées de ces deux cas sont présentées dans le Chapitre 3. Les densités d'organismes en fonction du temps et de l'espace peuvent être représentées formellement par une transformation exponentielle et un ensemble de polynômes spécifiques, appelés polynômes orthogonaux qui se caractérisent par une relation de récurrence à trois termes (RRTT), (Chihara, 1978; Szegő, 1975). Par le comportement asymptotique de ces polynômes orthogonaux et la méthode du point selle, nous déterminons les approximations des densités pour les temps grands et où, à partir desquelles les formules de la vitesse peuvent être obtenues. Les conditions d'application à l'espèce *T. dimidiata* sont données dans le Chapitre 3. Plus précisément, un gradient de situations biologiques, allant de la plus favorable aux pire conditions démographiques est pris en compte dans l'estimation des abondances et vitesses d'invasions dans le cas d'une dispersion constante et périodique. Dans le Chapitre 4, nous présentons les résultats obtenus en utilisant les données disponibles sur la démographie et la dispersion de *T. dimidiata* pour notre modèle. Nous avons choisi le noyau de dispersion de Laplace en fonction d'un paramètre, la moyenne des distances de dispersion, estimée à partir des travaux de la littérature. Nous avons calculé la vitesse d'invasion des triatomines sous les deux types de dispersions citées ci-dessus. Dans chaque cas, la densité des adultes est approchée et leur vitesse

d'invasion est calculée. Nous comparons les approximations des solutions aux solutions exactes dans le cas constant. La fin du chapitre 4 est consacrée à l'analyse de sensibilité de la vitesse d'invasion aux paramètres démographiques et de dispersion. Les résultats originaux sont discutés et quelques perspectives pour affiner l'étude sont données dans la dernière partie du manuscrit.

Chapitre 1

1 Outils mathématiques pour l'étude de la dispersion spatiale des populations biologiques

Ce chapitre décrit les principaux modèles continus et discrets, par rapport au temps et/ou l'espace, de la dispersion spatiale des populations biologiques. A travers cette revue, les principales notions comme les ondes progressives la vitesse d'invasion et les noyaux de dispersion sont définies. En particulier, l'accent est mis sur les deux méthodes (de majoration et d'approximation) utilisées pour calculer la vitesse d'invasion des équations intégro-différences non structurées. La méthode d'approximation est celle utilisée dans ce travail traitant le cas structuré à deux stades.

1.1 Equations aux dérivées partielles (EDP)

En 1937 Fisher (Fisher, 1937) a proposé l'équation de réaction-diffusion suivante

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru(1 - u) \quad (0 \leq u \leq 1) \quad (1.1)$$

pour modéliser la propagation d'un gène mutant avantageux dans une population. Le D est un paramètre de diffusion et r est le taux de croissance per capita maximal. Fisher a montré que l'équation (1.1) admet des solutions positives de la forme

$$u(t, x) = W(x - ct) \quad (1.1a)$$

avec les conditions aux limites

$$W(-\infty) = 1 \text{ et } W(+\infty) = 0 \quad (1.1b)$$

si et seulement si $c \geq 2\sqrt{rD}$.

La fonction W vérifie l'équation différentielle ordinaire

$$DW'' + cW' + rW(1 - W) = 0. \quad (1.1.c)$$

Définition 1.1

- a) La solution (1.1.a) est appelée onde progressive ou front progressif. Elle se déplace en direction de l'axe des x positifs avec une vitesse c constante positive et sans changer de forme. Fig. 1.2.
- b) Cette forme est le graphe de la fonction $W(z)$, appelée profil d'onde. Voir Fig. 1.1.
- c) La variable $z = x - ct$ est appelée variable d'onde.
- d) La quantité $c \in \mathbb{R}$ est la vitesse d'onde ou vitesse du front ou vitesse de propagation ou vitesse d'invasion (dans la théorie des invasions biologiques).

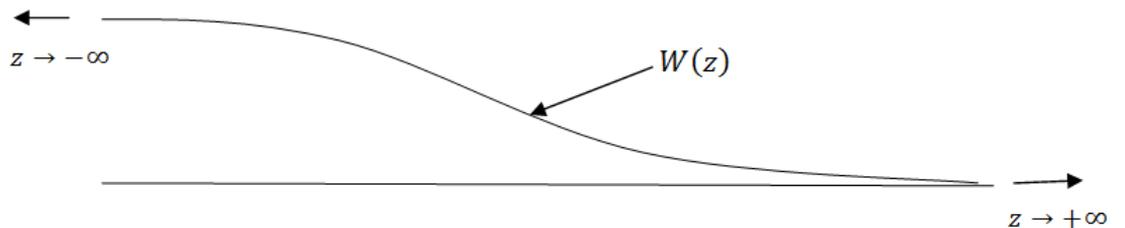


Fig. 1.1. Profil d'onde $W(z)$, vérifiant $W(-\infty) = 1$ et $W(+\infty) = 0$.

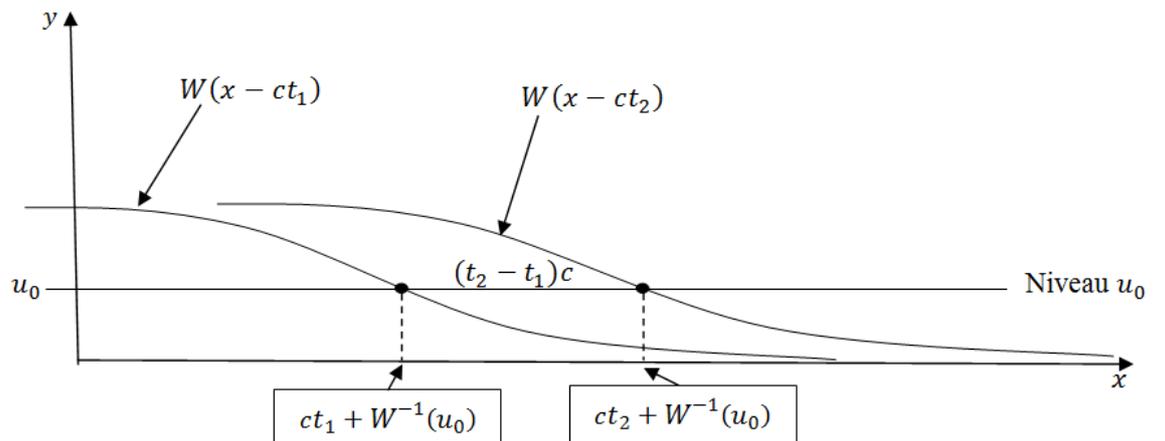


Fig. 1.2. Ondes progressives entre 2 temps t_1 et t_2 ($t_2 > t_1$) dans le cas où $c > 0$. La droite $y = u_0$, appelée niveau, qui intersecte les ondes progressives en deux points. La distance entre ces deux points est $(t_2 - t_1)c$, divisée par le temps écoulé $(t_2 - t_1)$ donne la vitesse c .

Rappelons que la vitesse s'obtient par la division d'une mesure d'une variation (de longueur, poids, volume, etc.) durant un certain temps par une mesure du temps écoulé. En particulier, en cinématique, la vitesse est une grandeur qui mesure pour un mouvement, le rapport de la distance parcourue au temps écoulé.

On distingue deux types de vitesses, la vitesse moyenne et la vitesse instantanée. La vitesse moyenne se calcule en divisant la distance parcourue par le temps de parcours; elle a un sens sur une période donnée. La vitesse instantanée est obtenue par passage à la limite de la définition de la vitesse. Elle est définie à un instant précis, via la notion de dérivation. Lorsque la distance et le temps sont continus (resp. la distance et/ou le temps ne sont pas continus), on sous-entend par vitesse la vitesse instantanée (resp. la vitesse moyenne).

Dans le modèle (1.1), la vitesse du front, c , est la dérivée de la distance par rapport au temps. En effet, fixant une quantité (appelée aussi niveau) u_0 , $0 < u_0 < 1$, on résout l'équation $W(x - ct) = u_0$ pour trouver la distance parcourus par le front suivant le niveau u_0 durant le temps t . On trouve alors

$$x(t, u_0) = ct + W^{-1}(u_0)$$

et on voit bien que $c = dx/dt$. Dans ce cas, W^{-1} est la fonction inverse de W .

Fisher (Fisher, 1937) a prédit que le gène initialement présent dans le domaine spatial $]-\infty, 0[$ et absent dans $]0, +\infty[$, occupera au cours du temps tout le domaine $]-\infty, +\infty[$ avec la vitesse minimale $2\sqrt{rD}$. Mathématiquement, on se pose les questions: est ce que les solutions $u(t, x)$ (qui ne sont pas nécessairement des fronts) s'approche du front progressif $W(x - 2\sqrt{rD}t)$ et est ce que la vitesse instantanée dx/dt ou la vitesse moyenne x/t suivant le niveau u_0 tendent vers $2\sqrt{rD}$, quand t tend vers l'infini ?

La distance $x(t, u_0) = u^{-1}(t, u_0)$ est définie par la relation implicite $u(t, u^{-1}(t, u_0)) = u_0$. Kolmogorov, Petrovskii et Piscounov

(Kolmogorov et al., 1937), noté KPP, démontrèrent cette conjecture pour l'équation

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad (x \in \mathbb{R}, t \geq 0) \quad (1.2)$$

avec la condition initiale de type Heaviside

$$u(0, x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x \leq 0 \\ 0 & \text{si } x > 0 \end{cases} \quad (1.2a)$$

et f telle que

$$\begin{cases} f(0) = f(1) = 0, f'(1) < 0 < f'(0) \\ f(u) > 0 \text{ et } f'(u) \leq f'(0) \text{ pour } 0 < u < 1. \end{cases} \quad (1.2b)$$

Théorème 1.1 (Kolmogorov et al., 1937) *Soit l'équation de réaction-diffusion suivante :*

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad (x \in \mathbb{R}, t \geq 0)$$

où f vérifie (1.2b) et de condition initiale de type Heaviside (1.2a).

Si $m(t)$ est telle que $u(t, m(t)) = \frac{1}{2}$ alors :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{m(t)}{t} = c_{\min} = 2\sqrt{f'(0)D} \quad (1.2c)$$

et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t, x + m(t)) = W_{c_{\min}}(x) \quad (1.2d)$$

où $W_{c_{\min}}(x - c_{\min}t)$ est la solution front progressif avec la vitesse c_{\min} .

La distance $m(t)$ définie par $u(t, m(t)) = \frac{1}{2}$ est unique dans ce cas, car les $u(t, x)$ sont monotones. Elle représente l'emplacement du point de $u(t, x)$ suivant la droite $y = 1/2$, ou suivant le niveau $1/2$. Les résultats du Théorème 1.1 sont aussi valides pour d'autres niveaux u_0 , $0 < u_0 < 1$. C'est-à-dire que pour $u^{-1}(t, u_0)$, qui peut être un ensemble dans d'autres cas, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{u^{-1}(t, u_0)}{t} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\partial}{\partial t} u^{-1}(t, u_0) = 2\sqrt{f'(0)D} \quad (1.3a)$$

et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t, x + u^{-1}(t, u_0)) = W_{c_{min}}(x) \quad (1.3b)$$

uniformément par rapport à $x \in \mathbb{R}$ et uniformément par rapport à u_0 dans des sous intervalles de $(0,1)$. Où $W_{c_{min}}(x)$ est le profil d'onde avec la vitesse c_{min} .

Les résultats de KPP ont été étendus et généralisés par plusieurs auteurs pour d'autres fonctions f et d'autres conditions initiales (Aronson and Weinberger, 1975; Fife and McLeod, 1977; Hamel and Roques, 2010; Kanel, 1960; Uchiyama, 1978) ainsi qu'aux cas multidimensionnels (Aronson and Weinberger, 1978) et EDP paraboliques semi linéaires d'ordres supérieurs à deux (Galaktionov, 2013). La question sur la forme de l'ensemble $u^{-1}(t, u_0)$ a été étudié par Bramson (Bramson, 1983; Bramson, 1978) par des méthodes probabilistes et revisitée par (Lau, 1985) et (Hamel et al., 2013) analytiquement. Bramson a donné une classification des données initiales pour lesquelles une relation de la forme (1.3a) est vérifiée. En particulier, pour le cas d'une condition initiale de type Heaviside, le $u^{-1}(t, u_0)$ possède le comportement asymptotique suivant

$$u^{-1}(t, u_0) \sim c_{min} t - \frac{3}{c_{min}} \ln(t) \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

Donc il n'y a pas que la partie linéaire en t , mais il y'a aussi un terme logarithmique. Remarquons que ce shift logarithmique apparait aussi pour le modèle étudié ici, voir la relation (2. 39).

1.2 Equations intégro-différentielles

En écologie, les équations de réaction-diffusion sous-estiment la vitesse d'invasion (Clark, 1998; Kot et al., 1996). Une solution à cette sous-estimation des vitesses d'invasion a été l'utilisation des opérateurs intégraux à la place des opérateurs de diffusion, résultant en des équations intégro-différentielles ou intégro-différences (Kendall, 1965; Kot and Schaffer, 1986; Lee et al., 2001). Ces modèles intègrent des informations détaillées sur le contact à petite échelle et le processus de dispersion pour prédire les effets à

grands échelles avec plus de précision. Comme exemple, (Aronson, 1977; Kendall, 1965; Mollison, 1977) étudièrent l'équation

$$\frac{\partial I}{\partial t} = \beta(N - I) \int_{\Omega} k(x, y) I(y, t) dy \quad (1.4)$$

qui modélise la propagation d'une infection par contact d'un individu sain susceptible d'être infecté, par un individu infecté d'une population de taille constante $N = S(x, t) + I(x, t)$. Où,

$S(x, t)$: représente les susceptibles au point x et au temps t .

$I(x, t)$: représente les infectés au point x et au temps t .

$k(x, y)$: est la fonction densité de probabilité exprimant que la proportion des infectés en y contacte les susceptibles en x .

β : le taux constant de transmission de l'infection.

1.3 Equations différentielles ordinaires (EDO)

Avec un temps continu et un espace discret, ex. des patches, on peut modéliser le mouvement des individus entre patches par des équations différentielles ordinaires. Par exemple, les modèles proie-prédateur ou hôte-parasite, pour une vue d'ensemble on peut voir par exemple (Briggs and Hoopes, 2004; Taylor, 1990).

Les types de modèles précédents sont à temps continu et à espace continu ou discret. Remarquons que la modélisation de la dispersion et la démographie par les équations de réaction-diffusion (1.2) suppose que les individus dispersent dans les différentes directions avec des probabilités égales conduisant à une distribution normale des distances parcourues. De plus, les deux processus (la dispersion et la démographie) se déroulent en même temps et interviennent de manière continue. Comme la plupart des organismes se reproduisent et dispersent durant des périodes de temps différentes et de manière discrète (insectes, plantes annuelles, ...), il est plus naturel dans ces cas d'utiliser des modèles à temps discret. Il est aussi

intéressant de noter que les vitesses de propagations, et dans certains cas, l'existence des ondes progressives des équations (ou systèmes) de réaction-diffusion, peuvent être étudiées dans le cadre d'un modèle à temps discret (Weinberger, 1982; Weinberger, 2002; Weinberger et al., 2002).

1.4 Modèles matriciels

Soit une population distribuée sur n patches discrets de coordonnées x_j , $j = 1, 2, \dots, n$. Soit $u_t(x_j)$ la population (nombre ou densité) sur le patch j et au début de la $t^{\text{ème}}$ phase sédentaire. L'intervalle de temps $[t, t + 1]$ est divisé en deux phases : la phase sédentaire sur $[t, t + \tau]$, $0 < \tau < 1$, où la population se multiplie (naissance et mortalité) et alors $u_t(x_j)$ devient $f(x_j, u_t(x_j))$. Pour la simplicité, on supposera que f est indépendante de la coordonnée du patch et donc on omettra le x_j . La deuxième phase, la phase dispersion qui se passe sur $[t + \tau, t + 1]$, où les proportions $k(x_i, x_j)$ de la population dispersent du patch j au patch i . On dit aussi que $k(x_i, x_j)$ est la probabilité qu'un individu se déplace, pendant la phase de dispersion, du patch j au patch i . Le résultat final est le système discret suivant

$$u_{t+1}(x_i) = \sum_{j=1}^n k(x_i, x_j) f(u_t(x_j)) \quad (1.5)$$

où $i = 1, 2, \dots, n$.

Pour deux patches identiques ($n = 2$) dans lesquels les individus ont une probabilité $1 - p$ de rester dans leur patch et une probabilité p de rejoindre le patch voisin, le système (1.5) prendra la forme

$$\begin{cases} u_{t+1}(x_1) = (1 - p)f(u_t(x_1)) + pf(u_t(x_2)) \\ u_{t+1}(x_2) = pf(u_t(x_1)) + (1 - p)f(u_t(x_2)) \end{cases} \quad (1.5a)$$

Ces modèles ont été utilisés, par exemple, pour la modélisation de l'interaction hôte-parasite (Hassell et al., 1991; John M and Barlow, 2001), contrôle biologique (Rees and Paynter, 1997; Rees and Hill, 2001), dispersion des arbres (Jiang and Zhang, 2008), le calcul de la vitesse d'invasion d'un système structuré avec application à la dispersion de la

camomille inodore (de-Camino-Beck and Lewis, 2009), et l'effet des insecticides et leurs dispersion (par la diffusion et/ou le vent) sur la dispersion des insectes (Rodrigues et al., 2014).

1.5 Equations intégrro-différences (EID)

Quand l'espace est continu, la variable x varie dans un intervalle (a, b) . $u_t(x)$ représente la densité à la position x et au début de la $t^{\text{ème}}$ phase sédentaire. De la même manière que précédemment (Modèles matriciels), et en vertu de la continuité de l'espace, la sommation devient une intégration et on obtient l'équation intégrro-différence (EID) suivante

$$u_{t+1}(x) = \int_a^b k(x, y) f(u_t(y), y) dy. \quad (1.6)$$

où $k(x, y)dy$ est la probabilité qu'un individu, durant la phase de dispersion, se déplace de l'intervalle $[y, y + dy]$ à la position x .

Définition 1.2

a) *Un espace (ou habitat) est dit homogène si les propriétés démographiques et de migrations sont les mêmes en tout point de l'espace.*

b) *Un espace (ou habitat) est dit isotrope si les propriétés de migrations sont les même pour toutes les directions de l'espace.*

Dans le cas où l'espace est homogène et isotrope, la fonction démographique f dans (1.6) ne dépend pas de la position y et le noyau de dispersion k est symétrique, i.e. $k(x, y) = k(y, x)$, et dépend de la distance entre x et y , i.e. $k(x, y) = k(x - y)$. Dans ce cas, le modèle (1.6) s'écrit

$$u_{t+1}(x) = \int_a^b k(x - y) f(u_t(y)) dy. \quad (1.6a)$$

Remarque 1.1 *On peut toujours prendre $b = -a = +\infty$ dans l'équation (1.6a) en utilisant la fonction de Heaviside $H(y) = 1$ si $a \leq y \leq b$ et $H(y) = 0$ sinon.*

La fonction démographique dans le modèle (1.6a) décrivant la dynamique locale par l'équation $u_{t+1} = f(u_t)$ peut prendre plusieurs formes,

- linéaire (croissance exponentielle, pas de facteurs limitant la démographie)

$$f(u) = e^r u.$$

- logistique

$$f(u) = (1 + r)u - \frac{r}{K}u^2.$$

- de type stock-recrutement de Beverton-Holt (Beverton and Holt, 1957)

$$f(u) = \frac{e^r u}{1 + [(e^r - 1)/K]u}.$$

- de type Ricker (Ricker, 1954)

$$f(u) = ue^{r(1-u/K)}.$$

Dans les fonctions précédentes, r est le taux de croissance intrinsèque (sans compétition) et K est la capacité d'accueil du milieu.

Pour le noyau de dispersion $k(x)$, on trouve dans la littérature trois principaux types (Kot et al., 1996) :

- a) Le noyau $k(x)$ à une fonction génératrice des moments, qu'on note $\hat{k}(s)$, définie par l'intégral

$$\hat{k}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x)e^{sx} dx$$

qui existe pour s dans un voisinage de zéro. $\hat{k}(s)$ est aussi la transformée exponentielle de $k(x)$.

Ces noyaux sont à queues exponentiellement bornées. Par exemple les noyaux de Gauss

$$k(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-x^2/2\sigma^2}$$

et de Laplace

$$k(x) = \frac{1}{2\alpha} e^{-|x|/\alpha}.$$

Les EID construites à l'aide de ces noyaux, moyennant des conditions sur f et la condition initiale, possèdent des ondes progressives (Kot, 1992; Lui, 1989a; Lui, 1989b; Weinberger, 1982).

b) Le noyau $k(x)$ possède des moments finis,

$$\mu_n = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x)x^n dx$$

de tous les ordres n , mais pas de fonction génératrice des moments.

Ces noyaux sont appelés les noyaux à queues épaisses (fat-tails, en anglais). Par exemple

$$k(x) = \frac{\alpha^2}{4} e^{-\alpha\sqrt{|x|}}.$$

c) Le noyau $k(x)$ possède des moments infinis. Ils sont à queues extrêmement épaisses comme le noyau de Cauchy défini par

$$k(x) = \frac{1}{\pi} \frac{\beta}{\beta^2 + x^2}.$$

L'estimation du noyau $k(x)$, à partir des données de terrain, a montré que le noyau n'est pas toujours normal mais qu'il peut être dans la plupart des cas leptokurtique (voir définition ci-dessous), ex. le noyau de Laplace, (Kot et al., 1996). En général les données, pour estimer le noyau $k(x)$, sont collectées de deux façons. La première, consiste à capturer un ensemble d'individus de la population pour les marquer, les libérer puis les recapturer après un certain temps (méthode de capture-marquage-recapture). Ici les données sont des distances parcourues. La deuxième, consiste à définir certains sites (ex. pièges pour insectes et graines) de distances connues (par rapport à une source de la population) dans la zone de travail et, après un certain temps, d'aller collecter les individus se trouvant dans ces sites. Ici les données sont des densités (par unité d'espace), typiquement en fonction des distances d'une certaine source. (Lewis et al., 2006).

A partir de ces données ainsi collectées, on disposera d'effectifs (ou de fréquences) en fonction des distances. Si on trouvait, par exemple, que la distribution exponentielle $\frac{1}{\alpha}e^{-x/\alpha}$ ($x > 0$) constituait une bonne approximation (par les moindres carrés) des données collectées; alors en supposant que les individus se déplacent sur l'axe des réels à gauche et à droite avec la même probabilité, le noyau de dispersion serait donc le noyau de Laplace $\frac{1}{2\alpha}e^{-|x|/\alpha}$.

Remarquons que pour ce noyau le paramètre α est une approximation de la moyenne des distances collectées, car on a :

$$\int_0^{+\infty} \frac{x}{\alpha} e^{-x/\alpha} dx = \alpha.$$

Définition 1.3

Le kurtosis (ou coefficient d'aplatissement), κ , d'un noyau de dispersion est la quantité

$$\kappa = \frac{m_4}{m_2^2}.$$

Où m_2 et m_4 sont les moments centrés d'ordres deux et quatre respectivement.

Définition 1.4

a) Si $\kappa > 3$ on dit que le noyau de dispersion est leptokurtique. (*Lepto*=mince, *Kurtique*=courbe).

b) Si $\kappa = 3$ on dit que le noyau de dispersion est mesokurtique. (*meso*=intermédiaire).

c) Si $\kappa < 3$ on dit que le noyau de dispersion est platykurtique. (*platy*=aplatie).

Le kurtosis est un paramètre qui mesure à quel point une distribution des fréquences est concentrée autour de la moyenne. En prenant trois types de noyaux centrés et de même variance on peut dire que : un noyau leptokurtique est plutôt pointue (ou mince) en sa moyenne, et a des queues épaisses comparé à un noyau mesokurtique, ex. noyau de Laplace. Un noyau platykurtique est relativement « aplatie », son centre et ses queues étant

appauvries au profit des flancs, ex. la distribution uniforme. Un noyau mesokurtique est intermédiaire, ex. distribution de Gauss. Voir figure 1.3.

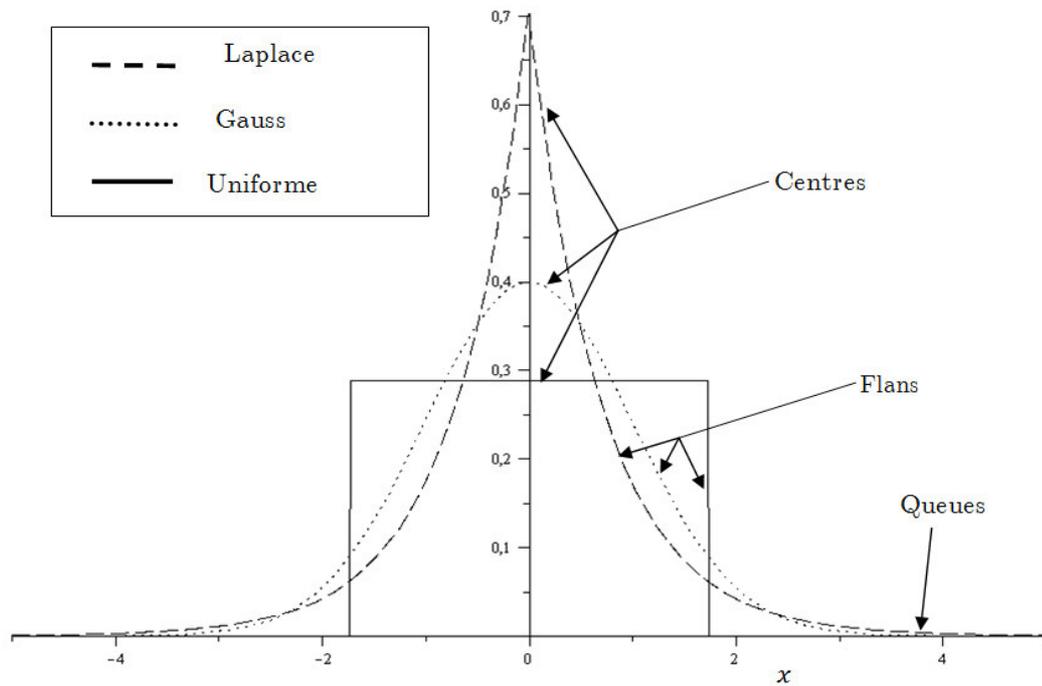


Fig. 1.3. Noyaux de dispersion de Laplace (leptokurtique), de Gauss (mesokurtique) et uniforme (platykurtique). Ces noyaux centrés (moyennes=0) et réduits (variances=1) sont définis par :

$$\text{Laplace : } k_L(x) = \exp(-|x|\sqrt{2})/\sqrt{2}$$

$$\text{Gauss : } k_G(x) = \exp(-x^2/2)/\sqrt{2\pi}$$

$$\text{Uniforme : } k_U(x) = 1/(2\sqrt{3}) \text{ si } -\sqrt{3} < x < \sqrt{3} \text{ et nul sinon}$$

Les EID de type (1.6a) construites à l'aide de noyaux exponentiellement bornés, moyennant des conditions sur f et la condition initiale, possèdent des ondes progressives comme le montre le théorème suivant (Weinberger, 1982) :

Théorème 1.2. (Weinberger, 1982) Si on a :

i) $f'(u) > 0$ pour tout $u \geq 0$.

ii) $f(u) \leq f'(0)u$ pour tout $u \geq 0$.

iii) $\hat{k}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x)e^{sx} dx$ existe pour s dans un voisinage de zéro.

Alors l'EID (1.6a) admet comme solutions des ondes progressives de vitesse minimale

$$c_W^* = \min_{0 < s < s_0} \frac{1}{s} \ln \left(f'(0) \hat{k}(s) \right). \quad (1.7)$$

De plus, si la donnée initiale $u_0(x)$ est à support compact, alors la vitesse c_W^* est asymptotique.

Comme on l'a déjà mentionné ci-dessus, quand on considère les différents types de noyaux, la condition iii) du théorème signifie que le noyau est à queues exponentiellement bornées. Par exemple, les noyaux de Gauss et de Laplace qu'on trouve souvent en pratique (Kot et al., 1996).

La condition i) signifie que la fonction démographique croît en fonction de la densité et ii) veut dire que la population ne présente pas un effet Allee, i.e. que $f(u)/u$ est maximal quand la population est faible (u tend vers zéro).

L'effet Allee (Allee, 1931), chez certaines espèces, est le fait qu'un faible effectif peut réduire la croissance alors que l'agrégation peut avoir un effet positif. Pour une dynamique locale décrite par une équation de type $u_{t+1} = f(u_t)$, l'effet Allee se traduit par l'existence d'un intervalle de $[0, K]$ dans lequel $f(u)/u > f'(0)$. L'effet Allee est dit fort si $0 \leq f'(0) < 1$ et faible si $f'(0) \geq 1$.

Le théorème 1.2 est un cas particulier d'un résultat plus général établie par (Weinberger, 1982) concernant l'équation

$$u_{t+1}(x) = Q[u_t](x). \quad (1.8)$$

Où le temps t est discret, la variable spatiale $x \in \mathbb{R}^d$ peut être continue ou discrète et Q est un opérateur qui vérifie certaines conditions, comme par exemple :

- L'opérateur Q préserve l'ordre, i.e. $u \geq v \implies Q[u] \geq Q[v]$.
- L'opérateur Q commute avec les translations (l'habitat est homogène) et les réflexions (l'habitat est isotrope).

Les résultats de Weinberger ont été généralisés à un système d'opérateurs de la forme (1.8) par Lui (Lui, 1989a; Lui, 1989b). Dans le cas d'un habitat périodique, on peut trouver des résultats pour le modèle (1.8) dans (Weinberger, 2002) et pour (1.6) dans (Weinberger et al., 2008).

Remarquons que dans le Théorème 1.2, une fonction démographique $f(u)$ et sa partie linéaire $f'(0)u$ donnent la même vitesse. Ceci est aussi observé pour les équations de réaction diffusion. En général, lorsque cette propriété est vraie pour un modèle non-linéaire quelconque, on dit que la conjecture linéaire est vérifiée (Bosch et al., 1990; Mollison, 1991; Weinberger et al., 2002). Cette conjecture linéaire repose sur les deux faits suivants :

- i) Le taux moyen de reproduction d'un individu tout au long de sa vie dans un environnement occupé par une certaine population est toujours inférieur à son taux de reproduction lorsqu'il est dans un environnement "vierge" (ex. absence d'effet Allee).
- ii) L'influence d'un individu sur l'environnement loin de sa position (présente) est négligeable.

D'après la supposition i) on s'attend à une vitesse asymptotique du modèle non-linéaire inférieur à celle du modèle linéaire associé (par linéarisation). La supposition ii) nous permet de dire que la dynamique de la population aux positions avancées des fronts est bien décrite par le modèle linéaire. Donc, on prévoit que la vitesse asymptotique du modèle non-linéaire ne peut pas être plus petite que celle du modèle linéaire. Ainsi, les deux suppositions i) et ii) sur la propagation spatiale d'une population, nous ramène à conjecturer que la vitesse asymptotique du modèle non-linéaire et celle de son modèle linéaire associé par linéarisation sont égales (Bosch et al., 1990; Mollison, 1991).

La condition ii) du théorème 1.2 qui signifie que la supposition i) de la conjecture linéaire est vérifiée permet de majorer les solutions de l'EID non-linéaire (1.6a) par les solutions de son linéarisation. Par conséquent, la

vitesse du non-linéaire est majorée par celle de son linéarisation. Cette méthode utilisée de façon générale, par exemple, dans (Neubert and Caswell, 2000) pour majorer la vitesse du cas structuré non-linéaire, est présentée ci-dessous pour l'EID (1.6a).

1.5.1 EID linéaire (approche majoration)

Pour une population qui croit de façon exponentielle, on a $f(u_t(y)) = \lambda u_t(y)$ avec $\lambda > 1$. L'équation (1.6a) devient (avec un k symétrique exponentiellement bornée et $b = -a = +\infty$)

$$u_{t+1}(x) = \lambda \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y) u_t(y) dy. \quad (1.9)$$

Une onde progressive de (1.9) s'écrit $u_t(x) = W(x-ct)$, on remplace dans (1.9) et on pose x et y à la place de $x-ct$ et $y-ct$ respectivement pour avoir

$$W(x-c) = \lambda \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y) W(y) dy. \quad (1.9a)$$

Comme (1.9a) est linéaire on envisage des solutions exponentielles

$$W(x) = ae^{-sx}, \quad (a, s \neq 0). \quad (1.9b)$$

En remplaçant dans (1.9a) et en faisant le changement de variable $z = x - y$ on obtient

$$e^{sc} = \lambda \int_{-\infty}^{+\infty} k(z) e^{sy} dy = \lambda \hat{k}(s), \quad s \in (-s_1, s_1) \setminus \{0\} \quad (1.9c)$$

Donc avec $c \equiv c(s) = \frac{1}{s} \ln(\lambda \hat{k}(s))$, les fonctions

$$u_t(x) = ae^{-s(x-ct)} \quad (1.9d)$$

sont des ondes progressives de (1.9). Pour les vitesses positives ($c > 0$), i.e. les ondes se déplacent suivant l'axe des x positives, la vitesse minimale est donc

$$c_{min} = \min_{0 < s < s_1} \frac{1}{s} \ln(\lambda \hat{k}(s)). \quad (1.10)$$

Remarquons que $u_t(x) = ae^{-s(x-c(s)t)}$ sont solutions de (1.9) pour la donnée initiale

$$u_0(x) = ae^{-sx}. \quad (1.10a)$$

En réalité, une invasion biologique ne commence pas par une donnée de la forme (1.10a), mais commence par une densité finie dans un espace limité. Donc, en termes mathématiques, à support compact.

Le fait remarquable est qu'on peut toujours choisir un s librement ($0 < s < s_1$) et ajuster le a pour majorer une donnée à support compact par une donnée de la forme (1.10a). Ainsi on déduit de l'équation (1.9) que

$$u_t(x) \leq ae^{-s(x-c(s)t)}. \quad (1.10b)$$

Où $u_t(x)$ est la solution de (1.9) avec une donnée initiale à support compact.

Maintenant, on prend un niveau v et on résout l'inégalité (1.10b) pour trouver x/t avec $u_t(x) = v$. On trouve alors

$$\frac{x}{t} \leq c(s) - \frac{1}{ts} \ln\left(\frac{a}{v}\right). \quad (1.10c)$$

L'inégalité (1.10c) est valide pour tout s , $0 < s < s_1$, et $t \geq 1$. Donc

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x}{t} \leq \min_{0 < s < s_1} c(s). \quad (1.10d)$$

D'autre part, on déduit que la vitesse asymptotique d'une population gouvernée par une EID non-linéaire du type (1.6a), avec $f(u) \leq f'(0)u$ et commençant par une donnée à support compact, est majorée par la vitesse minimale de l'EID linéaire (1.9), avec $\lambda = f'(0)$, obtenue par linéarisation de l'EID (1.6a) autour de $u = 0$.

La vitesse peut aussi être calculée en utilisant une bonne approximation des densités. La représentation des densités à l'aide de la transformation exponentielle et l'utilisation de la méthode du point selle permettent d'approximer les densités et ensuite déduire la vitesse de l'EID linéaire (1.9). Pour les détails on peut consulter (Kot and Neubert, 2008). Dans ce qui suit, on donne un bref aperçu de cette méthode qui sera utilisé dans notre modèle biologique.

1.5.2 EID linéaire (approche approximation)

Cette section est présentée comme annexe A dans (Mesk et al., 2016).

1.5.2.1 Transformation exponentielle

La transformée exponentielle d'une fonction f est définie par (voir, (Kot and Neubert, 2008) et les références cités)

$$\hat{f}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x)e^{sx} dx \quad (1.11)$$

et son inverse est donné par

$$f(x) = \frac{1}{2\pi i} \int_{\rho-i\infty}^{\rho+i\infty} \hat{f}(s)e^{-sx} ds.$$

Où ρ est choisi de sorte que l'intégrale soit convergente.

On a la propriété de convolution

$$\widehat{f * g}(s) = \hat{f}(s)\hat{g}(s)$$

où

$$(f * g)(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(y-x)g(y)dy.$$

Pour n un nombre naturel, on pose $f^{*(n+1)} = f * f^{*(n)}$ et par convention $f^{*(0)} = \delta$.

Remarque 1.2

Si $\hat{f}(0)$ existe, alors $\hat{f}(is)$ est la transformée de Fourier de $f(x)$

$$\hat{f}(is) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x)e^{isx} dx.$$

Donc la transformée inverse de la transformée exponentielle peut être écrite sous la forme

$$f(x) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \hat{f}(is) e^{-isx} ds = \frac{1}{2\pi i} \int_{-i\infty}^{i\infty} \hat{f}(s) e^{-sx} ds \quad (1.11a)$$

et on a les propriétés,

- $|\hat{f}(is)| \leq \hat{f}(0)$ pour $s \in \mathbb{R}$.
- $\lim_{|s| \rightarrow +\infty} |\hat{f}(is)| = 0$.

En particulier pour un noyau symétrique $k(x)$, on a $\hat{k}(0) = 1$ (car c'est une densité de probabilité) et pour $s \in \mathbb{R}$ on a aussi

- $\hat{k}(is) = 2 \int_0^{+\infty} k(x) \cos(sx) dx$
- $\hat{k}(is) \in \mathbb{R}$.
- $|\hat{k}(is)| \leq 1$.
- $\hat{k}(s)$ est paire.
- $\lim_{|s| \rightarrow +\infty} |\hat{k}(is)| = 0$.
- $\hat{k}''(0)$ est la variance.

1.5.2.2 Méthode du point selle

La méthode de la descente la plus rapide, méthode du col, ou méthode du point selle représente un développement naturel de la méthode de Laplace pour l'estimation asymptotique (l'approximation) des intégrales des fonctions analytiques. La méthode du col s'est développée grâce aux travaux de Cauchy, Riemann, Peter Debye et Pavel Alexeevich Nekrasov. Dans (Petrova and Solov'ev, 1997) on trouve une étude bien détaillée de la méthode du point selle. Pour les détails de la méthode on peut consulter (Murray, 1984). Pour pouvoir parler d'approximation, on a besoin des définitions suivantes.

Définition 1.5 On dit que $f_t(z)$ est équivalente à $g_t(z)$ quand $t \rightarrow +\infty$

et on note $f_t(z) \sim g_t(z)$ si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} f_t(z)/g_t(z) = 1,$$

ou bien

$$\forall \varepsilon > 0, \exists t_0 \in \mathbb{N} : t \geq t_0 \Rightarrow |f_t(z) - g_t(z)| < \varepsilon |g_t(z)|.$$

L'équivalence est uniforme si t_0 est indépendant de z .

Définition 1.6

a) On dit que $f_t = O(g_t)$ quand $t \rightarrow +\infty$, s'il existe des constantes positives M_1 et M_2 telles que $|f_t| \leq M_1 |g_t|$ pour $t \geq M_2$.

b) On dit que $f_t = o(g_t)$ quand $t \rightarrow +\infty$, si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe une constante M_2 telle que $|f_t| \leq \varepsilon |g_t|$ pour $t \geq M_2$.

Remarque 1.3 $f_t = o(g_t)$ implique que $f_t/g_t \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$, mais $f_t = O(g_t)$ implique que f_t/g_t est bornée.

On peut écrire $f_t \sim g_t$ de cette façon $f_t = g_t(1 + o(1))$.

La méthode du point selle permet d'évaluer le comportement asymptotique d'une intégrale complexe du type

$$f(t) = \int_C e^{tg(z)} h(z) dz \quad (1.12)$$

lorsque t tend vers l'infini (i.e, une expression équivalente au sens de la définition 1.3). Le C est un chemin dans le plan complexe, g et h sont analytiques en z dans un certain domaine du plan complexe qui contient C , et t est un nombre réel positif. L'idée de la méthode consiste à déformer le chemin d'intégration C en un autre chemin C' , en utilisant le théorème de Cauchy, pour que la plus grande contribution pour l'intégrale vient du voisinage d'un point. Le chemin C' qui passe par ce point (qui est un point selle) est le chemin de la descente la plus rapide au voisinage de ce point. On donne dans ce qui suit une brève description de cette méthode pour l'intégrale (1.12).

Pour $z = x + iy$ on écrit $g(z) = u(x, y) + iv(x, y)$ ce qui donne

$$e^{tg(z)} = e^{tu(x,y)} e^{itv(x,y)}.$$

Comme le module de $e^{tg(z)}$ dépend de t et $u(x, y)$, on cherchera les points critiques de $u(x, y)$, i.e. les points où les dérivées partielles u_x et u_y de u s'annulent.

On a pour la dérivée de $g(z)$

$$g'(z) = u_x + iv_x$$

avec les conditions de Cauchy-Riemann

$$u_x = v_y \text{ et } v_x = -u_y.$$

On aura : $g'(z) = 0$ si et seulement si $u_x = v_y = 0$. Donc, $z = x + iy$ est un point critique de $g(z)$ si et seulement si la paire (x, y) est un point critique de $u(x, y)$.

La nature de ce point critique est déterminée en examinant le hessien,

$$H(x, y) = \begin{vmatrix} u_{xx} & u_{xy} \\ u_{xy} & u_{yy} \end{vmatrix} = u_{xx}u_{yy} - u_{xy}^2 = -u_{xx}^2 - v_{xx}^2.$$

Un point critique est non-dégénéré si son hessien est non nul. Ceci équivaut à dire aussi que $g''(z) \neq 0$ car $g''(z) = u_{xx} + iv_{xx}$. On conclut aussi qu'un point critique non-dégénéré est un point selle car son hessien est négatif

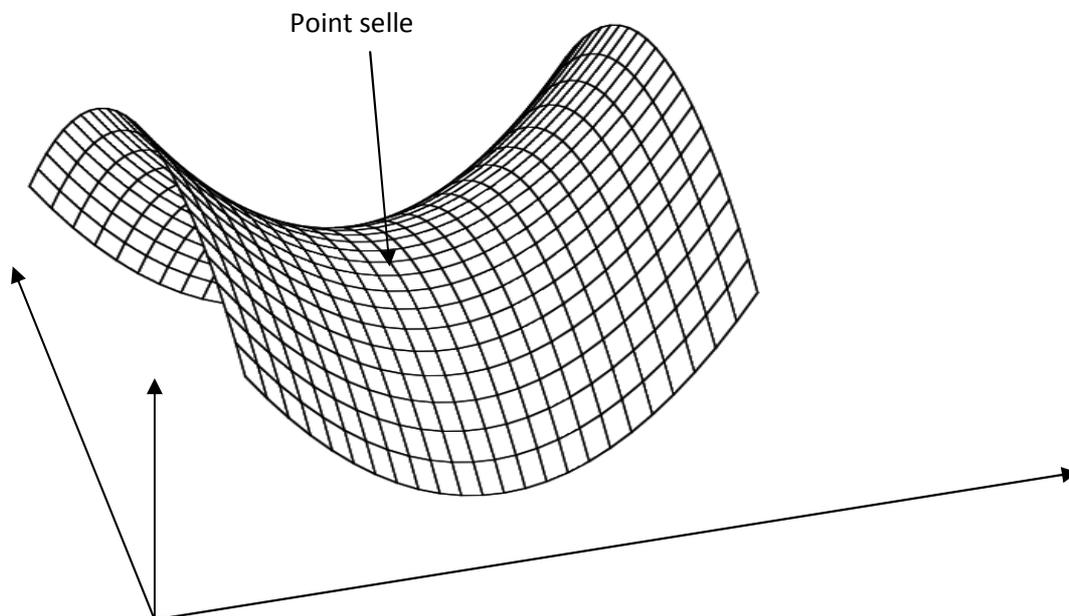


Fig. 1.4. Point selle de la surface $u(x, y)$.

Le chemin C dans (1.12) est déformé de façon à passer par un point critique non-dégénéré de $g(z)$, de sorte que $u(x, y)$ devient maximale en ce point et qu'elle décroît le plus rapidement possible au voisinage de ce point.

C'est-à-dire qu'on veut le contour déformé soit le chemin de la descente la plus rapide qui va concentrer la contribution de l'exponentielle de l'intégrale dans une petite région du chemin.

Il ne faut pas oublier $v(x, y)$, la partie imaginaire de $g(z)$, qui va contribuer à l'intégrale par des oscillations, surtout quand t augmente. Pour éliminer ces oscillations, on doit choisir un chemin de façon à rendre $v(x, y)$ constante. Donc, pour un point critique $z_0 = x_0 + iy_0$, le chemin déformé est caractérisé par

$$v(x, y) = v(x_0, y_0)$$

et

$$u(x, y) < u(x_0, y_0), \text{ sauf au point } z_0.$$

Si on développe $g(z)$ en une série de Taylor au voisinage de z_0 on trouve

$$g(z) = g(z_0) + \frac{1}{2}g''(z_0)(z - z_0)^2 + \dots$$

Au voisinage de z_0 la quantité

$$g(z) - g(z_0) = u(x, y) - u(x_0, y_0) \approx \frac{1}{2}g''(z_0)(z - z_0)^2 < 0$$

est réelle négative.

On introduit une nouvelle variable réelle, τ , telle que

$$\tau^2 = -(g(z) - g(z_0)) \approx -\frac{1}{2}g''(z_0)(z - z_0)^2.$$

En résolvant, on a

$$z \equiv z(\tau) \text{ et } z - z_0 \approx \sqrt{-2/g''(z_0)} \tau,$$

où la détermination de la racine est liée au sens d'intégration.

L'intégrale (1.12) devient

$$f(t) = e^{tg(z_0)} \int_{-\tau_1}^{\tau_2} e^{-t\tau^2} h(z(\tau)) \frac{dz}{d\tau} d\tau, \quad (1.13)$$

où $\tau_1 > 0$ et $\tau_2 > 0$ sont les extrémités du chemin \mathcal{C} après transformation à la nouvelle variable τ .

On développe $h(z)$ (avec $h(z_0) \neq 0$) en une série de Taylor au voisinage de z_0 et on remplace τ_1 et τ_2 par l'infini pour avoir

$$f(t) = e^{g(z_0)} h(z_0) \sqrt{-\frac{2}{g''(z_0)}} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-t\tau^2} d\tau + \dots \quad (1.13a)$$

Alors on a, pour $t \rightarrow \infty$, l'approximation

$$f(t) \sim h(z_0) \sqrt{-\frac{2\pi}{tg''(z_0)}} e^{tg(z_0)}. \quad (1.13b)$$

1.5.2.3 Application à l'EID linéaire

On applique maintenant cette méthode pour approximer la densité de l'EID (1.9).

On commence par appliquer la transformation exponentielle à l'EID (1.9) pour avoir

$$\hat{u}_{t+1}(s) = \lambda \hat{k}(s) \hat{u}_t(s). \quad (1.14)$$

En prenant $u_0(x) = n_0 \delta(x)$, et donc $\hat{u}_0(s) = n_0$, on trouve

$$\hat{u}_t(s) = n_0 \lambda^t \hat{k}(s)^t. \quad (1.14a)$$

On utilise la transformation exponentielle inverse pour écrire les densités sous la forme

$$u_t(x) = \frac{n_0 \lambda^t}{2\pi i} \int_{\rho-i\infty}^{\rho+i\infty} \hat{k}(s)^t e^{-sx} ds. \quad (1.14b)$$

On écrit (1.14b) de la façon suivante

$$u_t(x) = \frac{n_0 \lambda^t}{2\pi i} \int_{\rho-i\infty}^{\rho+i\infty} e^{t(\ln(\hat{k}(s)) - s\frac{x}{t})} ds \quad (1.14c)$$

pour approximer les $u_t(x)$ par la méthode du point selle. Ici, en comparant avec (1.13), on a $g(s) = \left(\ln(\hat{k}(s)) - s \frac{x}{t}\right)$, $h(s) = 1$ et le chemin \mathcal{C} est une droite parallèle à l'axe imaginaire.

Les points critiques sont solutions de l'équation $g'(s) = 0$, i.e.

$$\frac{\hat{k}'(s)}{\hat{k}(s)} = \frac{x}{t}. \quad (1.14d)$$

Cette équation admet une seule racine réelle dans le domaine de convergence de la fonction génératrice des moments $\hat{k}(s)$, (Daniels, 1954). Le point critique s_0 est une fonction de x/t et le comportement asymptotique de $u_t(x)$ est de la forme

$$u_t(x) \sim \frac{n_0 \lambda^t \hat{k}(s_0)^t e^{-s_0 x}}{\sqrt{2\pi t |g''(s_0)|}}. \quad (1.15)$$

De cette approximation on déduit une approximation des distances $x(t, v)$, suivant le niveau v , solutions de l'équation $u_t(x) = v$. On trouve alors les vitesses $x(t, v)/t$,

$$\frac{x}{t} = \frac{1}{s_0} \left[\ln(\lambda \hat{k}(s_0)) - \frac{1}{t} \ln\left(\frac{v}{n_0} \sqrt{2\pi t |g''(s_0)|}\right) \right] \quad (1.15a)$$

Si cette vitesse converge à une constante, alors s_0 et $|g''(s_0)|$ comme fonction de s_0 convergent à des constantes. La vitesse asymptotique est donc

$$c = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x}{t} = \frac{1}{s_0} \ln(\lambda \hat{k}(s_0)) \quad (1.15b)$$

qui est équivalente à

$$\lambda = \frac{e^{c s_0}}{\hat{k}(s_0)}. \quad (1.15c)$$

Toujours quand $t \rightarrow \infty$, on déduit aussi de l'équation (1.14d) que

$$c = \frac{\hat{k}'(s_0)}{\hat{k}(s_0)}. \quad (1.15d)$$

De ces deux dernières relations on déduit la paire d'équations paramétriques

$$\lambda = \frac{e^{s_0 \hat{k}'(s_0)/\hat{k}(s_0)}}{\hat{k}(s_0)} \text{ et } c = \frac{\hat{k}'(s_0)}{\hat{k}(s_0)}, \quad (1.16)$$

desquelles, pour un λ donné, on résout la première équation pour avoir le s_0 et après remplacer dans la deuxième équation pour trouver la vitesse c . En pratique, on peut tracer c en fonction de λ , en faisant varier le s_0 . Voir figure 1.5.

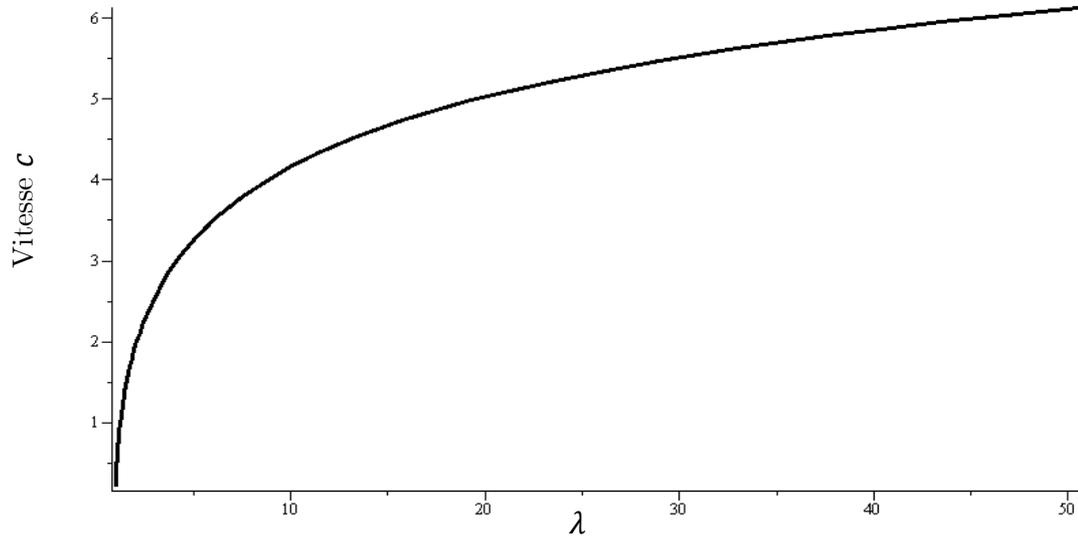


Fig. 1.4. La vitesse asymptotique c en fonction du taux de croissance λ de l'EID (1.9) avec un noyau de Laplace de paramètre $\alpha = 1$. La vitesse est une fonction croissante du taux de croissance λ .

Les deux équations (1.16) sont aussi équivalentes à la formule de Weinberger suivante

$$c = \min_{s>0} \frac{1}{s} \ln(\lambda \hat{k}(s)) \quad (1.16a)$$

qu'on a trouvée précédemment dans l'approche par majoration.

Noyau $k(x)$	Fonction des moments $\hat{k}(s)$	Point selle s_0 , solution de $\frac{\hat{k}'(s)}{\hat{k}(s)} = \frac{x}{t}$	Comportement Asymptotique des densités	Pair d'équations paramétriques de la vitesse c	La vitesse c
Gauss $\frac{e^{-x^2/2\sigma^2}}{\sigma\sqrt{2\pi}}$	$e^{\sigma^2 s^2/2}$	$\frac{x}{\sigma^2 t}$	$\frac{n_0 \lambda^t}{\sigma\sqrt{2\pi t}} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2 t}}$	$\lambda = e^{\sigma^2 s_0^2/2}$ $c = \sigma^2 s_0$	$c = \sigma\sqrt{2 \ln \lambda}$
Laplace $\frac{e^{- x /\alpha}}{2\alpha}$	$\frac{1}{1 - \alpha^2 s^2}$	$-\frac{t}{x}$ $+ \sqrt{\frac{t^2}{x^2} + \frac{1}{\alpha^2}}$	$\frac{n_0 \lambda^t (1 - \alpha^2 s_0^2)}{2\alpha\sqrt{\pi t (1 + \alpha^2 s_0^2)}} \times$ $e^{-s_0 x}$ $\times \frac{1}{(1 - \alpha^2 s^2)^t}$	$\lambda = (1 - \alpha^2 s_0^2) \times$ $\exp\left(\frac{2\alpha^2 s_0^2}{1 - \alpha^2 s_0^2}\right)$ $c = \frac{2\alpha^2 s_0}{1 - \alpha^2 s_0^2}$	implicite

Tableau 1.1. Exemples avec le noyau de Gauss et de Laplace. Pour le noyau de Gauss, le comportement asymptotique des densités coïncide avec la valeur exacte des densités.

Chapitre 2

2 Application des polynômes orthogonaux à la résolution d'un système d'EID linéaire

Dans ce chapitre la notion de polynômes orthogonaux est introduite et la méthode théorique pour faire le lien entre ces polynômes et les solutions des EID linéaires non autonomes (paramètres dépendent du temps) est présentée. Cette approche est illustrée en traitant le cas constant et le cas périodique. Pour ces deux cas, les densités sont exprimées via les polynômes de Chebyshev de deuxième espèce, et ensuite approximées en utilisant le comportement asymptotique de ces polynômes et la méthode du point selle. Enfin, ces approximations sont utilisées pour calculer la vitesse d'invasion.

2.1 Importance de la structure d'une population

L'importance de la structure de la population en démographie est bien connue (ex., (Caswell, 2001; Caswell et al., 1997)). Les individus diffèrent dans leurs taux démographiques et leurs réponses à l'environnement. Une grande partie de cette différence est déterminée par l'âge, la taille ou le stade de développement. La combinaison de ces réponses individuelles détermine le taux de croissance de la population, sa sensibilité et son élasticité et de nombreuses autres statistiques démographiques.

Dans les études d'invasion, à ces paramètres démographiques viennent s'ajouter des variations individuelles dans les caractéristiques de dispersion. Certaines espèces présentent des stades de dispersion particuliers (graines, larves) tandis que le reste du cycle de vie est sédentaire. D'autres espèces peuvent être mobiles tout au long de leur cycle de vie, mais dispersent plus loin quand ils sont jeunes (par exemple les oiseaux) ou vieux (par exemple les mammifères). Différents stades peuvent présenter différentes adaptations pour la dispersion (par exemple, le polymorphisme des graines). Même des propagules identiques produits par différents stades peuvent montrer des

caractéristiques de dispersion différentes (par exemple, les graines d'un grand arbre pourraient disperser plus loin que les graines identiques d'un petit arbre).

Des exemples pratiques (Neubert and Caswell, 2000) ont montré que le modèle non structuré surestime la vitesse de propagation par rapport au modèle structuré. Cette surestimation est le résultat de l'absence de la dispersion de certains stades. Notons que les équations (1.10) et (1.16a) impliquent que la vitesse d'invasion augmente de façon monotone avec le taux de croissance. Cependant, ce n'est pas le cas dans un modèle structuré ; les facteurs qui augmentent le taux de croissance peuvent conduire à une invasion lente (voir le modèle de la plante *Dipsacus* (teasel en anglais) dans (Neubert and Caswell, 2000)). Cependant, inclure la structure d'une population n'est pas seulement, ni même principalement, une façon d'augmenter l'exactitude du calcul de la vitesse. C'est aussi une façon d'associer un résultat (la vitesse dans ce cas) à des processus se produisant dans le cycle de vie de l'individu et étant responsable de ce résultat. En tant que tel, sa valeur fournit beaucoup plus de compréhension, ainsi qu'un peu de précision.

2.2 Solutions analytiques de certaines classes d'EID

Les solutions des EID linéaires à deux stades peuvent être exprimées formellement par les polynômes orthogonaux et la transformée exponentielle inverse. Un bref aperçu sur les polynômes orthogonaux est donné ci-dessous.

2.2.1 Polynômes orthogonaux

On peut consulter par exemple ((Chihara, 1978), Chapitre I).

Définition 2.1

Soit $\{\mu_n\}_{n \geq 0}$ une suite de nombres complexes. La fonctionnelle linéaire \mathcal{L} qui agit sur l'espace vectoriel des polynômes à coefficients complexes et à une variable réelle (noté \mathbf{P}) définie par

$$\mathcal{L}(X^n) = \mu_n \quad (2.1)$$

est appelée la fonctionnelle des moments associée à $\{\mu_n\}_{n \geq 0}$. Les μ_n sont les moments.

Définition 2.2. ((Chihara, 1978), Th.3.4,p.15; Déf.3.2, p.16).

\mathcal{L} est définie (resp. quasi-définie) positive si ces moments sont des réels et $\Delta_n > 0$ (resp. $\Delta_n \neq 0$) pour $n \geq 0$. Où $\Delta_n = \det(\mu_{i+j})_{i,j=0}^n$ sont appelés les déterminants de Hankel.

Définition 2.3. ((Chihara, 1978), Déf.2.2,p.7)

Dans \mathbf{P} , les polynômes $\{p_n\}_{n \geq 0}$ avec $\text{degr } \acute{e}(p_n) = n$ pour $n \geq 0$ sont des polynômes orthogonaux (PO) par rapport à une fonctionnelle des moments \mathcal{L} , si pour tout entiers non négatifs n et m on a :

$$\mathcal{L}(p_n p_m) = \mathcal{L}(p_n^2) \delta_{nm} \text{ et } \mathcal{L}(p_n^2) \neq 0. \quad (2.1a)$$

Où δ_{nm} est le symbole de Kronecker.

Remarque 2.1

a) Si $\mathcal{L}(p_n^2) = 1 \forall n \in \mathbb{N}$, les $\{p_n\}_{n \geq 0}$ sont appelés des polynômes orthonormaux.

b) Si $p_n(X) = X^n + \dots$, pour $n \geq 0$, les (PO) $\{p_n\}_{n \geq 0}$ sont appelés des polynômes orthogonaux unitaires (POU).

c) Si on écrit $p_n(X) = k_n X^n + \dots$, pour des (PO), alors $\{p_n/k_n\}_{n \geq 0}$ sont des (POU).

L'une des plus importantes caractéristiques des (PO) est la relation de récurrence à trois termes (RRTT). Le théorème de Favard si dessous donne cette caractérisation.

Théorème 2.1. ((Chihara, 1978), Th4.4, p.21). Si une famille de polynômes $\{p_n\}_{n \geq 0}$ satisfait cette (RRTT)

$$\begin{cases} p_n(X) = (X - c_n)p_{n-1}(X) - \lambda_n p_{n-2}(X), & n \geq 1 \\ p_{-1}(X) = 0, p_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.2)$$

Alors il existe une unique fonctionnelle des moments \mathcal{L} telle que

$$\mathcal{L}(1) = \lambda_1, \quad \mathcal{L}(p_n p_m) = 0 \quad \text{pour } m \neq n, m, n \geq 0.$$

La fonctionnelle \mathcal{L} est quasi-définie et $\{p_n\}_{n \geq 0}$ sont des (POU) si seulement si $\lambda_n \neq 0$ tandis que \mathcal{L} est définie positive si seulement si c_n est réelle et $\lambda_n > 0$ ($n \geq 1$).

Remarque 2.2.

a) Il est aussi vrai que toute famille de (POU), $\{p_n\}_{n \geq 0}$, satisfait à une (RRTT). (Chihara, Th.4.1, p.18).

b) Une famille de (PO) définie par (2.2) est indépendante de λ_1 , ((Chihara, 1978), Remarque, p.24). Donc, dans le Théorème 2.1 on peut choisir $\mathcal{L}(1) > 0$ et remplacer ($n \geq 1$) par ($n \geq 2$) pour $\lambda_n > 0$ et $\lambda_n \neq 0$.

c) Le théorème original de Favard concerne juste le cas défini positif et la fonctionnelle \mathcal{L} a été représenté par une intégral de Stieltjes ((Chihara, 1978), p.22 et Chapitre 2)

$$\mathcal{L}(p) = \int_{\mathbb{R}} p d\mu.$$

Remarque 2.3.

Dans le cas général, si une famille de polynômes $\{p_n\}_{n \geq 0}$ satisfait à une (RRTT)

$$\begin{cases} Xp_n(X) = \alpha_{1,n}p_{n+1}(X) + \alpha_{2,n}p_n(X) + \alpha_{3,n}p_{n-1}(X), & n \geq 0 \\ p_{-1}(X) = 0, p_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.3)$$

alors la famille $\{\bar{p}_n\}_{n \geq 0}$, où $\bar{p}_n = p_n/k_n$ et $k_n = \alpha_{1,n}k_{n+1}$, satisfait à la (RRTT)

$$\begin{cases} X\bar{p}_n(X) = \bar{p}_{n+1}(X) + \alpha_{2,n}\bar{p}_n(X) + \alpha_{1,n-1}\alpha_{3,n}\bar{p}_{n-1}(X), & n \geq 0 \\ p_{-1}(X) = 0, p_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.3a)$$

En comparant (2.3a) avec (2.2) on a $\lambda_n = \alpha_{1,n-2}\alpha_{3,n-1}$ pour $n \geq 2$ et $\{\bar{p}_n\}_{n \geq 0}$ sont des (POU) par rapport à la fonctionnelle \mathcal{L} qui est quasi-définie (resp. définie positive) si seulement si $\alpha_{1,n}\alpha_{3,n+1} \neq 0$ (resp. $\alpha_{2,n}$ est réel et $\alpha_{1,n}\alpha_{3,n+1} > 0$) pour $n \geq 0$.

La famille orthonormée des (PO) $\{\tilde{p}_n\}_{n \geq 0}$, où $\tilde{p}_n = \mathcal{L}(p_n^2)^{-1/2}p_n$, satisfait à la (RRTT)

$$\begin{cases} X\tilde{p}_n(X) = \sqrt{\alpha_{1,n}\alpha_{3,n+1}}\tilde{p}_{n+1}(X) + \alpha_{2,n}\tilde{p}_n(X) + \sqrt{\alpha_{1,n-1}\alpha_{3,n}}\tilde{p}_{n-1}(X), & n \geq 0 \\ \tilde{p}_{-1}(X) = 0, \tilde{p}_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.3b)$$

Pour obtenir (2.3b) on multiplie (2.3) par $\mathcal{L}(p_n^2)^{-1/2}$, et après par $\tilde{p}_{n+1}(X)$ et $\tilde{p}_{n-1}(X)$. Ensuite en appliquant \mathcal{L} on trouve $\mathcal{L}(p_{n+1}^2)/\mathcal{L}(p_n^2) = \alpha_{3,n+1}/\alpha_{1,n}$, d'où on en déduit (2.3b).

2.2.2 Polynômes orthogonaux et EID : approche générale

Un système à deux stades (J pour juvéniles et A pour adultes) d'EID linéaire non autonome (les paramètres démographiques et/ou les noyaux de dispersions dépendent du temps t) s'écrit sous la forme (voir le modèle des triatomines (3.2a) chapitre 3, (Mesk et al., 2016))

$$\begin{cases} J_{t+1}(x) = b_{11,t} \int_{-\infty}^{+\infty} k_{11,t}(x-y)J_t(y)dy + b_{12,t} \int_{-\infty}^{+\infty} k_{12,t}(x-y)A_t(y)dy \\ A_{t+1}(x) = b_{21,t} \int_{-\infty}^{+\infty} k_{21,t}(x-y)J_t(y)dy + b_{22,t} \int_{-\infty}^{+\infty} k_{22,t}(x-y)A_t(y)dy \\ A_0(x) \text{ et } J_0(x) \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.4)$$

La connexion entre les polynômes orthogonaux et les solutions de (2.4) s'établit en utilisant la RRTT satisfaite par les transformées exponentielles des A_t (ou des J_t) et le résultat suivant :

Proposition 2.1.

Soit $\{V_t\}_{t \geq 0}$ une suite définie par:

$$\begin{cases} V_{t+1} = \xi \xi_t V_t + \eta \eta_t V_{t-1} & \text{pour } t \geq 1 \\ V_0 \text{ et } V_1 \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.5)$$

avec ξ, η des nombres réels et $\{\xi_t\}_{t \geq 0}, \{\eta_t\}_{t \geq 0}$ des suites réelles telles que $\xi \eta \xi_t \neq 0$ pour $t \geq 0$, alors:

$$V_t = (-i)^t \eta^{t/2} [V_0 F_t(i \xi / \sqrt{\eta}) + i(V_1 - \xi \xi_0 V_0) \eta^{-1/2} G_{t-1}(i \xi / \sqrt{\eta})] \quad (2.5a)$$

où $i^2 = -1$, $\{F_t\}_{t \geq 0}$ et $\{G_t\}_{t \geq 0}$ sont des polynômes définies par :

$$\begin{cases} \xi_t X F_t(X) = F_{t+1}(X) + \eta_t F_{t-1}(X) \\ F_{-1}(X) = 0, F_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.5c)$$

et

$$\begin{cases} \xi_{t+1} X G_t(X) = G_{t+1}(X) + \eta_{t+1} G_{t-1}(X) \\ G_{-1}(X) = 0, G_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.5d)$$

avec $\text{degr } F_t = \text{degr } G_t = t$.

De plus, si $\eta_t \neq 0$ pour $t \geq 1$, alors les polynômes $\{F_t\}_{t \geq 0}$ et $\{G_t\}_{t \geq 0}$ sont orthogonaux.

Preuve.

On procède par récurrence sur t . Pour $t = 0$ on voit facilement que l'assertion (2.5a) est satisfaite. Supposons que (2.5a) est vraie jusqu'à t et montrons la pour $(t + 1)$.

On substitue V_t et V_{t-1} dans (2.5) pour obtenir:

$$\begin{aligned} V_{t+1} &= \xi \xi_t (-i)^t \eta^{t/2} [V_0 F_t(i \xi / \sqrt{\eta}) + i(V_1 - \xi \xi_0 V_0) \eta^{-1/2} G_{t-1}(i \xi / \sqrt{\eta})] \\ &\quad + \eta \eta_t (-i)^{t-1} \eta^{(t-1)/2} [V_0 F_{t-1}(i \xi / \sqrt{\eta}) \\ &\quad + i(V_1 - \xi \xi_0 V_0) \eta^{-1/2} G_{t-2}(i \xi / \sqrt{\eta})] \\ &= (-i)^{t+1} \eta^{(t+1)/2} [V_0 (\xi_t i \xi / \sqrt{\eta} F_t(i \xi / \sqrt{\eta}) - \eta_t F_{t-1}(i \xi / \sqrt{\eta})) \\ &\quad + i(V_1 - \xi \xi_0 V_0) \eta^{-1/2} (\xi_t i \xi / \sqrt{\eta} G_{t-1}(i \xi / \sqrt{\eta}) \\ &\quad - \eta_t G_{t-2}(i \xi / \sqrt{\eta}))] \end{aligned}$$

Maintenant, on utilise (2.5b) et (2.5c) pour avoir:

$$V_{t+1} = (-i)^{t+1} \eta^{(t+1)/2} [V_0 F_{t+1}(i\xi/\sqrt{\eta}) + i(V_1 - \xi\xi_0 V_0) \eta^{-1/2} G_t(i\xi/\sqrt{\eta})],$$

qui est la relation cherchée.

Les $\{F_t\}_{t \geq 0}$ et $\{G_t\}_{t \geq 0}$ sont des polynômes tels que $\text{degré}(F_t) = \text{degré}(G_t) = t$. Ceci peut être vérifié par récurrence des équations (2.5b) et (2.5c).

Comme $\xi_t \neq 0$ pour $t \geq 0$ et $\eta_t \neq 0$ pour $t \geq 1$, on conclut que $\frac{1}{\xi_t} \frac{\eta_{t+1}}{\xi_{t+1}} \neq 0$ pour $t \geq 0$. Donc, de (2.3a), les polynômes $\{F_t\}_{t \geq 0}$ et $\{G_t\}_{t \geq 0}$ sont orthogonaux.

Remarque 2.4.

On a $F_t(-X) = (-1)^t F_t(X)$ et $G_t(-X) = (-1)^t G_t(X)$. C'est-à-dire que si t est pair (resp. impair) les polynômes sont pairs (resp. impairs), on dit qu'ils sont symétriques. Voir ((Chihara, 1978), Th.4.3,p.21). Ceci implique qu'on peut écrire $F_t(X)$ et $G_t(X)$ sous la forme:

$$F_t(X) = \sum_{l=0}^{\lfloor t/2 \rfloor} f_{t,l} X^{t-2l} \quad (2.6a)$$

et

$$G_t(X) = \sum_{l=0}^{\lfloor t/2 \rfloor} g_{t,l} X^{t-2l} \quad (2.6b)$$

où $f_{t,l}$ et $g_{t,l}$ des coefficients réels. Ces expansions sont utilisées ultérieurement pour écrire les densités des populations (voir (2.20) et (2.29)).

Remarque 2.5.

Les polynômes $\{G_t\}$ sont appelés les polynômes associés et sont obtenus des polynômes $\{F_t\}$ par un shift sur les coefficients (ξ_t, η_t) . ((Van Assche, 1987), p.8).

Remarque 2.6.

Si $F_t(X)$ sont orthogonaux sur $[-1/a, 1/a]$, $a > 0$, alors les polynômes $\tilde{F}_t(X)$ définies par

$$\tilde{F}_t(X) = F_t(X/a)/\gamma_t$$

où $\gamma_t = \sqrt{\eta_1 \eta_2 \cdots \eta_t / \xi_t}$, avec $\gamma_0 = 1$, sont orthonormés sur $[-1, 1]$ et vérifient:

$$\begin{cases} X\tilde{F}_t(X) = a \sqrt{\frac{\eta_{t+1}}{\xi_t \xi_{t+1}}} \tilde{F}_{t+1}(X) + a \sqrt{\frac{\eta_t}{\xi_{t-1} \xi_t}} \tilde{F}_{t-1}(X) \\ \tilde{F}_{-1}(X) = 0, \tilde{F}_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.7)$$

Maintenant, en appliquant la transformation exponentielle à (2.4), supposant que $\hat{A}_0(s)$, $\hat{J}_0(s)$ et $\{\hat{k}_{lm,t}(s)\}_{t \geq 0}$ existent pour $s \in I \subset \mathbb{C}$, on obtient le système suivant:

$$\begin{cases} \hat{J}_{t+1}(s) = b_{11,t} \hat{k}_{11,t}(s) \hat{J}_t(s) + b_{12,t} \hat{k}_{12,t}(s) \hat{A}_t(s) \\ \hat{A}_{t+1}(s) = b_{21,t} \hat{k}_{21,t}(s) \hat{J}_t(s) + b_{22,t} \hat{k}_{22,t}(s) \hat{A}_t(s) \\ \hat{J}_0(s) \text{ et } \hat{A}_0(s) \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.8)$$

Remarquons que $\hat{k}_{lm,t}(0) = 1$ (car sont des densités de probabilités), et que, s'est raisonnable de supposer que $\hat{J}_0(0)$ et $\hat{A}_0(0)$ soient finis car ils sont les densités dans tout l'habitat du premier et du second stade respectivement. Donc, $0 \in I$, et ceci implique qu'on peut prendre l'axe imaginaire comme chemin d'intégration dans la transformation exponentielle inverse (remarque 1.2).

Notons que pour $s = 0$, la quantité $\hat{A}_t(0)$ est la population des adultes à l'instant t dans tout l'habitat. On note par λ_t le taux de reproduction à l'instant t des adultes dans tout l'habitat. On a:

$$\lambda_t = \hat{A}_{t+1}(0)/\hat{A}_t(0) \quad (2.9a)$$

Sa moyenne géométrique est:

$$(\lambda_0 \lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_{t-1})^{1/t} = \left(\hat{A}_t(0)/\hat{A}_0(0) \right)^{1/t} \quad (2.9b)$$

et sa limite est:

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} (\lambda_0 \lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_{t-1})^{1/t}. \quad (2.9c)$$

Maintenant, on établit la RRTT (de la forme (2.5)) des \hat{A}_t et \hat{J}_t .

Pour simplifier les calculs on pose:

$$a_t(s) = b_{11,t} \hat{k}_{11,t}(s) \quad (2.10a)$$

$$b_t(s) = b_{12,t} \hat{k}_{12,t}(s) \quad (2.10b)$$

$$c_t(s) = b_{21,t} \hat{k}_{21,t}(s) \quad (2.10c)$$

$$d_t(s) = b_{22,t} \hat{k}_{22,t}(s) \quad (2.10d)$$

Le système (2.8), où on a omit le s , prend la forme

$$\begin{cases} \hat{J}_{t+1} = a_t \hat{J}_t + b_t \hat{A}_t \\ \hat{A}_{t+1} = c_t \hat{J}_t + d_t \hat{A}_t \\ \hat{A}_0 \text{ et } \hat{J}_0 \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.11)$$

On remplace t par $(t-1)$ dans les équations (2.11) :

$$\begin{cases} \hat{J}_t = a_{t-1} \hat{J}_{t-1} + b_{t-1} \hat{A}_{t-1} \\ \hat{A}_t = c_{t-1} \hat{J}_{t-1} + d_{t-1} \hat{A}_{t-1} \end{cases} \quad (2.12)$$

L'élimination de \hat{J}_{t-1} (resp. \hat{A}_{t-1}) de la première (resp. deuxième) équation nous donne le système:

$$\begin{cases} c_{t-1} \hat{J}_t = a_{t-1} \hat{A}_t + (c_{t-1} b_{t-1} - a_{t-1} d_{t-1}) \hat{A}_{t-1} \\ b_{t-1} \hat{A}_t = d_{t-1} \hat{J}_t + (c_{t-1} b_{t-1} - a_{t-1} d_{t-1}) \hat{J}_{t-1} \end{cases} \quad (2.13)$$

Enfin, l'élimination de \hat{A}_t et \hat{A}_{t-1} (resp. \hat{J}_t et \hat{J}_{t-1}) de la première (resp. deuxième) équation de (2.13) en utilisant la deuxième (resp. première) équation de (2.13), on obtient, pour $t \geq 1$, les deux RRTT:

$$\begin{cases} b_{t-1} \hat{J}_{t+1} = (b_{t-1} a_t + b_t d_{t-1}) \hat{J}_t + b_t (c_{t-1} b_{t-1} - a_{t-1} d_{t-1}) \hat{J}_{t-1} \\ \hat{J}_0 \text{ et } \hat{J}_1 = a_0 \hat{J}_0 + b_0 \hat{A}_0 \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.14a)$$

et

$$\begin{cases} c_{t-1} \hat{A}_{t+1} = (a_{t-1} c_t + d_t c_{t-1}) \hat{A}_t + c_t (c_{t-1} b_{t-1} - a_{t-1} d_{t-1}) \hat{A}_{t-1} \\ \hat{A}_0 \text{ et } \hat{A}_1 = c_0 \hat{J}_0 + d_0 \hat{A}_0 \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.14b)$$

Les relations (2.14) sont de la forme (2.5). Par exemple, pour (2.14b) on a:

$$\xi \xi_t = \frac{a_{t-1}}{c_{t-1}} c_t + d_t \quad (2.15a)$$

$$\eta \eta_t = c_t \left(b_{t-1} - \frac{a_{t-1}}{c_{t-1}} d_{t-1} \right) \quad (2.15b)$$

$$V_0 = \hat{A}_0 \quad (2.15c)$$

$$V_1 = c_0 \hat{J}_0 + d_0 \hat{A}_0 \quad (2.15d)$$

La proposition 2.1 et les équations (2.14) permettent d'écrire les \hat{A}_t par des polynômes orthogonaux pour une large classe de systèmes de type (2.8). Donc, les $A_t(x)$ peuvent être exprimés par des polynômes orthogonaux et la transformation exponentielle inverse. Par conséquent, le comportement asymptotique des $\hat{A}_t(s)$ est obtenu en utilisant le comportement asymptotique des polynômes orthogonaux, et ensuite, par l'application de la méthode du point selle à l'intégrale (1.11a), on déduit le comportement asymptotique des $A_t(x)$.

2.2.3 Le cas du modèle constant

Ci-dessous, on montre que le système (2.4), avec $\mathbf{B}_t = \mathbf{B}$ et $\mathbf{K}_t = \mathbf{K}$, est lié aux polynômes de Chebyshev de deuxième espèce notés $\{U_t\}_{t \geq 0}$ et définis par la RRTT:

$$\begin{cases} 2XU_t(X) = U_{t+1}(X) + U_{t-1}(X) \\ U_{-1}(X) = 0, U_0(X) = 1 \end{cases} \quad (2.16)$$

Ils possèdent aussi les expressions, voir ((Magnus et al., 1966), p.257):

$$U_t(X) = \sum_{l=0}^{\lfloor t/2 \rfloor} (-1)^l \binom{t-l}{l} (2X)^{t-2l} \quad (2.17a)$$

et

$$U_t(X) = \frac{(X + \sqrt{X^2 - 1})^{t+1} - (X - \sqrt{X^2 - 1})^{t+1}}{2\sqrt{X^2 - 1}}. \quad (2.17b)$$

Dans ce cas constant, la RRTT des $\hat{A}_t(s)$ est déduite de (2.14b) comme suit:

$$\begin{cases} \hat{A}_{t+1}(s) = 2\xi(s)\hat{A}_t(s) + \eta(s)\hat{A}_{t-1}(s) & t \geq 1 \\ \hat{A}_0(s) \text{ et } \hat{A}_1(s) = b_{21}\hat{k}_{21}(s)\hat{J}_0(s) + b_{22}\hat{k}_{22}(s)\hat{A}_0(s) \text{ donnés} \end{cases} \quad (2.18)$$

où

$$2\xi(s) = b_{11}\hat{k}_{11}(s) + b_{22}\hat{k}_{22}(s) \quad (2.19a)$$

et

$$\eta(s) = b_{12}b_{21}\hat{k}_{12}(s)\hat{k}_{21}(s) - b_{11}b_{22}\hat{k}_{11}(s)\hat{k}_{22}(s). \quad (2.19b)$$

Proposition 2.2.

La densité des adultes est:

$$A_t = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} \left[A_0 * (b_{11}k_{11} + b_{22}k_{22}) + \frac{t-2l}{t-l} (b_{21}k_{21} * J_0 - b_{11}k_{11} * A_0) \right] \\ * (b_{11}k_{11} + b_{22}k_{22})^{*(t-1-2l)} * (b_{12}b_{21}k_{12} * k_{21} - b_{11}b_{22}k_{11} * k_{22})^{*(l)} \quad (2.20)$$

où la variable x est omise pour simplifier la notation et $\binom{t}{l} := \frac{t!}{l!(t-l)!}$ sont les coefficients binomiaux.

Preuve.

En appliquant la proposition 2.1 à (2.18) avec $(\xi, \xi_t, \eta, \eta_t) = (\xi(s), 2, \eta(s), 1)$, on obtient l'égalité suivante:

$$\hat{A}_t(s) = \eta^{\frac{t}{2}}(s)(-i)^t \left[\hat{A}_0(s)U_t\left(\frac{i\xi(s)}{\sqrt{\eta(s)}}\right) + i \left(b_{21}\hat{k}_{21}(s)\hat{J}_0(s) - b_{11}\hat{k}_{11}(s)\hat{A}_0(s) \right) \eta^{-\frac{1}{2}}(s)U_{t-1}\left(\frac{i\xi(s)}{\sqrt{\eta(s)}}\right) \right] \quad (2.21)$$

Où les $\{U_t\}$ sont les polynômes de Chebyshev de deuxième espèce.

De (2.17a) et sachant que $\binom{t-1-l}{l} = \frac{t-2l}{t-l}\binom{t-l}{l}$, la relation (2.21) (où le s est omis pour simplifier la notation) devient

$$\hat{A}_t = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} \left[2\xi\hat{A}_0 + \frac{t-2l}{t-l} (b_{21}\hat{k}_{21}\hat{J}_0 - b_{11}\hat{k}_{11}\hat{A}_0) \right] (2\xi)^{t-1-2l}\eta^l$$

Maintenant on applique la transformée exponentielle inverse et la propriété du produit de convolution pour avoir (2.20).

Remarque 2.7.

En utilisant (2.17b), $\hat{A}_t(s)$ dans (2.21) peut s'écrire sous la forme:

$$\hat{A}_t(s) = C(s)(\xi(s) + \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)})^t + (\hat{A}_0(s) - C(s))(\xi(s) - \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)})^t \quad (2.22)$$

avec

$$C(s) = \frac{\hat{A}_1(s) - \hat{A}_0(s)(\xi(s) - \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)})}{2\sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)}}. \quad (2.22a)$$

2.2.4 Le cas du modèle périodique

Supposons que l'environnement est cyclique, avec une période T , à travers un ensemble de T phases distinctes (ex., saisons). Pour chaque phase j , $j = 1, \dots, T$, les matrices de démographie, de dispersion et les matrices de projection des ondes sont \mathbf{B}_j , \mathbf{K}_j et \mathbf{H}_j respectivement. Sur un cycle complet, de t à $t + T$, la matrice de projection des ondes est le produit des \mathbf{H}_j , (Caswell et al., 2011):

$$\mathbf{H}(s) = \mathbf{H}_T(s)\mathbf{H}_{T-1}(s) \dots \mathbf{H}_1(s) \quad (2.23)$$

En fait on a:

$$\hat{\mathbf{n}}_{t+T}(s) = \mathbf{H}(s)\hat{\mathbf{n}}_t(s). \quad (2.24)$$

Soit r le temps du début du recensement pour chaque phase ($r = 0 \dots T - 1$), en posant $tT + r$ à la place de t dans (2.24) donne, pour un pas de temps T et une condition initiale $\hat{\mathbf{n}}_r(s)$, le système

$$\hat{\mathbf{n}}_{(t+1)T+r}(s) = \mathbf{H}(s)\hat{\mathbf{n}}_{tT+r}(s). \quad (2.25)$$

Le système (2.25) est un modèle constant similaire au système (2.8). Donc les résultats précédent du “modèle constant” s'appliquent avec une condition initiale $\mathbf{n}_r(\mathbf{x})$ et

$$\mathbf{H}(s) = \mathbf{H}(0) \circ \widehat{\mathbf{K}}(s). \quad (2.26)$$

Où $\mathbf{H}(0)$ est la matrice de projection démographique et $\widehat{\mathbf{K}}(s)$ est donnée par $\widehat{\mathbf{K}}(s) = \int \mathbf{K}(x) \exp(sx) dx$, $\mathbf{K}(x)$ est la matrice de dispersion.

Posons $\mathbf{H}(s) = (\hat{h}_{lm}(s))$, alors

$$\mathbf{H}(0) = (\hat{h}_{lm}(0)) \text{ et } \widehat{\mathbf{K}}(s) = (\hat{h}_{lm}(s)/\hat{h}_{lm}(0)).$$

Une relation similaire à la relation (2.21) (dans la preuve de la proposition 2.2) prend la forme:

$$\hat{A}_{tT+r} = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} \left[2\xi_1 \hat{A}_r + \frac{t-2l}{t-l} (\hat{h}_{21} \hat{J}_r - \hat{h}_{11} \hat{A}_r) \right] (2\xi_1)^{t-1-2l} \eta_1^l \quad (2.27)$$

avec $2\xi_1 = \hat{h}_{11} + \hat{h}_{22}$ et $\eta_1 = \hat{h}_{12} \hat{h}_{21} - \hat{h}_{11} \hat{h}_{22}$.

En appliquant la transformation exponentielle inverse dans (2.27) on obtient une expression exacte de $A_{tT+r}(x)$:

$$\begin{aligned} A_{tT+r} = & \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} \left[A_r * (h_{11} + h_{22}) + \frac{t-2l}{t-l} (h_{21} * J_r - h_{11} * A_r) \right] * \\ & * (h_{11} + h_{22})^{*(t-1-2l)} * (h_{12} * h_{21} - h_{11} * h_{22})^{*(l)}. \end{aligned} \quad (2.28)$$

On peut écrire (2.28) sous la forme :

$$\begin{aligned} A_{tT+r} = & \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} (-1)^l \left[A_r * \text{tr}(\check{\mathbf{H}}) - \frac{t-2l}{t-l} \det_{cv}(\check{\mathbf{H}}_{(r)}) \right] * [\text{tr}(\check{\mathbf{H}})]^{*(t-1-2l)} * [\det_{cv}(\check{\mathbf{H}})]^{*(l)} \end{aligned} \quad (2.29)$$

Où $\check{\mathbf{H}} = (h_{lm})$ est la transformée exponentielle inverse de \mathbf{H} et $\check{\mathbf{H}}_{(r)}$ est obtenue en changeant la seconde colonne de $\check{\mathbf{H}}$ par le vecteur $(J_r \ A_r)'$, où r est un nombre naturel. Les notations $\text{tr}(\cdot)$ et $\det(\cdot)$ représentent la trace et le déterminant d'une matrice, respectivement. On utilise aussi la notation

$\det_{cv}(\cdot)$, pour le déterminant du produit de convolution d'une matrice, i.e. $\det_{cv}(\tilde{\mathbf{H}}) = h_{11} * h_{22} - h_{12} * h_{21}$.

Remarquons que pour $r = 0$ et $T = 1$ on a le cas constant, voir (2.20).

2.3 Approximation des densités des adultes

Pour donner une approximation des densités, on procède comme dans Kot et Neubert (2008). On applique la méthode de la descente rapide à la représentation intégrale des densités après avoir remplacé les polynômes orthogonaux par leur comportement asymptotique.

Proposition 2.3. ((Murray, 1984), p.34 formule 2.33).

Supposons que les fonctions $g(s), h(s), h'(s)$ et $h''(s)$ sont réelles et continuent pour tout s réel. Si de plus $h(s) \leq h(0)$ pour tout s réel, $h'(0) = 0$, $h''(0) < 0$, $g(0) \neq 0$ et $g(s) = g(0) + sg'(0) + O(s^2)$. Alors on a l'approximation asymptotique quand $t \rightarrow \infty$:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) ds \sim \frac{g(0)e^{th(0)}\sqrt{2\pi}}{\sqrt{|h''(0)|t}}. \quad (2.30)$$

Notons que si $g(s) > 0$ dans un voisinage de $s = 0$, alors:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} |g(s)| ds \sim \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) ds \quad (2.31)$$

Proposition 2.4.

Soient g et h comme dans la proposition 2.3 avec $g(s) > 0$ dans un voisinage de $s = 0$. Supposons que $Q_t(s) \sim e^{th(s)} g(s)$ uniformément quand $t \rightarrow \infty$, alors:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} Q_t(s) \cos(sx) ds \sim \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \quad (2.32)$$

Preuve.

Soient $\varepsilon > 0$ et $\varepsilon_1 > 0$. Comme $Q_t(s) \sim e^{th(s)}g(s)$, de la définition 1.6 il existe un $t_0(\varepsilon/(1 + \varepsilon_1)) \geq 0$ tel que pour $t \geq t_0(\varepsilon/(1 + \varepsilon_1))$ on a

$$\begin{aligned} & \left| \int_{-\infty}^{+\infty} Q_t(s) \cos(sx) ds - \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \right| \\ &= \left| \int_{-\infty}^{+\infty} (Q_t(s) - e^{th(s)} g(s)) \cos(sx) ds \right| \\ &\leq \int_{-\infty}^{+\infty} |Q_t(s) - e^{th(s)} g(s)| |\cos(sx)| ds \\ &\leq \int_{-\infty}^{+\infty} |Q_t(s) - e^{th(s)} g(s)| ds \leq \frac{\varepsilon}{(1 + \varepsilon_1)} \int_{-\infty}^{+\infty} |e^{th(s)} g(s)| ds. \end{aligned}$$

Comme g est positive dans un voisinage de $s = 0$, on peut écrire

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \sim \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) ds \sim \int_{-\infty}^{+\infty} |e^{th(s)} g(s)| ds.$$

Donc pour $t \geq t_1(\varepsilon_1, x)$ on a:

$$\begin{aligned} (1 - \varepsilon_1) \left| \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \right| &\leq \int_{-\infty}^{+\infty} |e^{th(s)} g(s)| ds \\ &\leq (1 + \varepsilon_1) \left| \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \right|. \end{aligned}$$

Finalement, pour $t \geq \max(t_1(\varepsilon_1, x), t_0(\varepsilon/(1 + \varepsilon_1)))$ on trouve que

$$\begin{aligned} & \left| \int_{-\infty}^{+\infty} Q_t(s) \cos(sx) ds - \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \right| \\ &\leq \varepsilon \left| \int_{-\infty}^{+\infty} e^{th(s)} g(s) \cos(sx) ds \right| \end{aligned}$$

qui est l'équivalence dans la proposition 2.4.

2.3.1 Le cas constant

Les polynômes de Chebyshev de deuxième espèce peuvent être approximés de la façon suivante:

$$U_t(z) \sim \frac{1}{2} \frac{(z + \sqrt{z^2 - 1})^{t+1}}{\sqrt{z^2 - 1}} \quad \text{pour } z \notin [-1, 1] \quad (2.33)$$

qu'on peut déduire de (2.17b), qui est un cas spécial de l'approximation des polynômes de Jacobi (Szegő, 1975).

On obtient alors de (2.22) que:

$$\hat{A}_t(s) \sim C(s) \left(\hat{M}_1(s) \right)^t \quad (2.34a)$$

où

$$\hat{M}_1(s) = \xi(s) + \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)}. \quad (2.34b)$$

Par la transformée exponentielle inverse et en notant que $\hat{A}_t(is)$ est paire on aura:

$$\begin{aligned} A_t(x) &= \frac{1}{2\pi i} \int_{-i\infty}^{i\infty} \hat{A}_t(s) e^{-sx} ds = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \hat{A}_t(is) e^{-isx} ds = \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \hat{A}_t(is) \cos(sx) ds. \end{aligned} \quad (2.35a)$$

De (2.34a) on obtient $\hat{A}_t(is) \sim C(is) \left(\hat{M}_1(is) \right)^t$. Donc, on peut utiliser la proposition 2.4 avec $Q_t(s) = \hat{A}_t(is)$, $g(s) = C(is)$ et $h(s) = \ln \left(\hat{M}_1(is) \right)$ pour avoir

$$A_t(x) \sim \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} C(is) \left(\hat{M}_1(is) \right)^t \cos(sx) ds. \quad (2.35b)$$

Comme les fonctions $C(is)$ et $\hat{M}_1(is)$ sont paires on peut écrire

$$A_t(x) \sim \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} C(is) \left(\hat{M}_1(is) \right)^t \cos(sx) ds \sim \frac{1}{2\pi i} \int_{-i\infty}^{i\infty} C(s) \left(\hat{M}_1(s) \right)^t e^{-sx} ds \quad (2.35c)$$

La méthode du point selle est utilisée, comme dans Kot et Neubert (2008), à l'intégrale

$$\frac{1}{2\pi i} \int_{-i\infty}^{i\infty} C(s) \left(\hat{M}_1(s) \right)^t e^{-sx} ds,$$

afin d'aboutir à l'approximation

$$A_t(x) \sim \frac{c(s_0)e^{-xs_0}(\widehat{M}_1(s_0))^t}{\sqrt{2\pi|\kappa_1''(s_0)|t}}. \quad (2.36)$$

Où

$$\kappa_1(s) = \ln \widehat{M}_1(s) \quad (2.36a)$$

et s_0 est solution de l'équation

$$\frac{\widehat{M}_1'(s_0)}{\widehat{M}_1(s_0)} = \frac{x}{t}. \quad (2.36b)$$

2.3.2 Le cas périodique

Un environnement périodique peut être défini par un ensemble de phases, dans lesquelles l'environnement est constant, l'environnement variant d'une phase à l'autre. Si le nombre des phases est T , alors l'environnement est dit T -périodique. Pour chaque phase j ($j = 1, \dots, T$), les matrices démographique, de dispersion et de projection d'onde sont respectivement \mathbf{B}_j , \mathbf{K}_j et \mathbf{H}_j .

Si r est le temps de recensement au début de chaque phase ($r = 0 \dots T - 1$) alors, après t périodes, la densité des adultes est :

$$A_{tT+r} = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} (-1)^l \left[A_r * tr(\check{\mathbf{H}}) - \frac{t-2l}{t-l} det_{cv}(\check{\mathbf{H}}_{(r)}) \right] * [tr(\check{\mathbf{H}})]^{*(t-1-2l)} * [det_{cv}(\check{\mathbf{H}})]^{*(l)} \quad (2.37)$$

Où \mathbf{H} est la matrice de projection d'onde d'un cycle environnemental complet (de t à $t + T$), donnée par $\mathbf{H} = \mathbf{H}_T \mathbf{H}_{T-1} \dots \mathbf{H}_1$ et $\mathbf{H}_j = \mathbf{B}_j \circ \widehat{\mathbf{K}}_j$ (Caswell et al., 2011). Le $\check{\mathbf{H}}$ est la transformée exponentielle inverse de \mathbf{H} .

L'approximation de $A_{tT+r}(x)$ se calcule comme dans le cas constant et donne:

$$A_{tT+r}(x) \sim \frac{C_1(s_0)e^{-xs_0}(\vartheta_1(s_0))^t}{\sqrt{2\pi|\kappa_{11}''(s_0)|t}} \quad (2.38)$$

où $\vartheta_1(s) = \xi_1(s) + \sqrt{\xi_1^2(s) + \eta_1(s)}$ et $C_1(s)$ est la fonction

$$C_1(s) = \frac{\hat{A}_{T+r}(s) - \hat{A}_r(s) \left(\xi_1(s) - \sqrt{\xi_1^2(s) + \eta_1(s)} \right)}{2\sqrt{\xi_1^2(s) + \eta_1(s)}} \quad (2.38a)$$

qui dépend de $\hat{A}_r(s)$, $\hat{A}_{T+r}(s) = \hat{h}_{21}(s)\hat{f}_r(s) + \hat{h}_{22}(s)\hat{A}_r(s)$, $\xi_1(s) = \frac{1}{2}tr(\mathbf{H})$ et $\eta_1(s) = -det(\mathbf{H})$.

Ici, $\vartheta_1(s)$ est la plus grande valeur propre de la matrice $\mathbf{H}(s)$, $\kappa_{11}(s) = \ln \vartheta_1(s)$ et s_0 est la racine de l'équation

$$\frac{\vartheta_1'(s_0)}{\vartheta_1(s_0)} = \frac{x}{t}. \quad (2.38b)$$

2.4 Calcul de la vitesse d'invasion

2.4.1 Le cas constant

La vitesse d'invasion des adultes est définie comme suit: fixons un niveau critique de population noté A_{cr} qui définit l'emplacement du front de l'invasion. L'emplacement x_t de l'invasion au moment t est la plus grande valeur de x où $A_t(x) = A_{cr}$. Entre le temps zéro et le temps t , l'emplacement du front d'onde a avancé sur une distance de $x_t - x_0$, et donc la vitesse moyenne de l'invasion par le temps t est donnée par $(x_t - x_0)/t$. La « vitesse d'invasion » est obtenue en calculant la limite:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x_t - x_0)/t.$$

La vitesse d'invasion étant un résultat obtenu asymptotiquement, la formule (2.36) est utilisée pour le calcul. En choisissant une valeur critique A_{cr} de la population, nous fixons $A_t(x)$ à A_{cr} et on résout l'équation (2.36) pour trouver le rapport x/t . On obtient alors :

$$\frac{x}{t} \sim \frac{1}{s_0} \left\{ \ln[\hat{M}_1(s_0)] + \frac{1}{t} \ln \left[\frac{C(s_0)}{A \sqrt{2\pi|\kappa_{11}''(s_0)|t}} \right] \right\}. \quad (2.39)$$

En faisant tendre t vers l'infini, si le ratio x/t converge vers une constante, alors s_0 et $\kappa_1''(s_0)$ (comme fonction de s_0) convergent vers des constantes. Donc, de (2.39) la vitesse est

$$c_{cst} \equiv \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x}{t} = \frac{1}{s_0} \ln[\widehat{M}_1(s_0)]. \quad (2.40)$$

On a aussi, pour t assez grand dans (2.36b):

$$c_{cst} = \frac{\widehat{M}'_1(s_0)}{\widehat{M}_1(s_0)}. \quad (2.40a)$$

On peut facilement voir que (2.40) et (2.40a) sont équivalentes à:

$$\frac{d}{ds} \left[\frac{1}{s} \ln(\widehat{M}_1(s)) \right]_{s=s_0} = 0 \text{ et } c_{cst} = \frac{1}{s_0} \ln(\widehat{M}_1(s_0)). \quad (2.40b)$$

Ceci veut dire aussi que

$$c_{cst} = \min_{\substack{s \in I \\ s > 0}} \frac{1}{s} \ln(\widehat{M}_1(s)). \quad (2.40c)$$

2.4.2 Le cas périodique

On procède comme dans le cas constant. La vitesse d'invasion, mesurée comme distance par unité de temps de T , est alors

$$c_{per} = \min_{0 < s < \mathfrak{s}} \frac{1}{s} \ln(\vartheta_1(s)). \quad (2.41)$$

Pour les deux cas, constant et périodique, l'erreur relative $RE_t(x)$ est définie comme étant la différence entre la valeur exacte de la densité et son approximation donnée par (2.36) (modèle constant) ou (2.38) (modèle périodique), divisé par la valeur exacte.

Chapitre 3

3 Le modèle biologique : les triatomines, vecteurs de la maladie de Chagas

Dans ce chapitre, on commence par donner un bref aperçu sur la maladie de Chagas et ses vecteurs qui sont des insectes appartenant au groupe des triatomines (des punaises). Ensuite on écrit le modèle à deux stades (juvéniles et adultes) de ces vecteurs et, en utilisant les résultats théoriques obtenus au chapitre 2, on donne les expressions des densités d'adultes et de la vitesse d'invasion (Mesk et al., 2016). En particulier, pour le cas de l'espèce *T. dimidiata* on présente les différentes situations biologiques qui seront traitées numériquement au chapitre 4, (Mesk et al., 2016).

3.1 La maladie de Chagas

La maladie de Chagas ou trypanosomiase américaine est une maladie provoquée par le parasite *T. cruzi* (Chagas, 1909). La contamination se fait principalement par le contact avec les fécès des insectes qui défèquent après leur repas sanguin. Le parasite est transmis lorsque les déjections sont mises en contact avec les lésions de la peau (point de piqûre inclus), les muqueuses de l'œil ou de la bouche. Il est aussi transmis par transfusion sanguine, transmission orale, via de la nourriture contaminée, transmission verticale ou congénitale ainsi que par la transplantation d'organes infectés.

La maladie de Chagas présente deux stades: le stade aigu et le stade chronique. Le stade aigu dure de 6 à 8 semaines, durant lesquelles des symptômes peuvent apparaître comme les fièvres, malaises, gonflement de la rate et des tissus lymphatiques, ou des signes spécifiques au point d'entrée

du parasite au niveau de la peau (chagoma) ou de la muqueuse oculaire (signe de Romana) qui sans complications majeures disparaissent. Une fois que les signes du stade aigu disparaissent, la plupart des personnes infectées apparaissent en bonne santé et il n'est plus possible de mettre en évidence de lésions d'organes par les méthodes habituelles de diagnostic clinique. C'est la forme intermédiaire du stade chronique. Chez la plupart des patients, elle persistera indéfiniment. Cependant, plusieurs années après le début du stade chronique, 10 à 40% des personnes infectées, selon la région géographique, vont développer des lésions d'organes, surtout du cœur et du système digestif. Ce sont les formes cardiaque et digestive du stade chronique. Le stade chronique non-traité durera toute la vie du malade. (WHO, 2002).

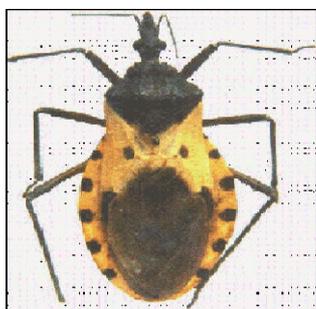
Dans les années 1960, deux traitements ont été mis au point, actifs pendant le stade aigu avec 60% de guérison. Leurs efficacité durant le stade chronique est de 10 à 20% de succès (Coura and Castro, 2002). A cause d'un manque de vaccin ou traitements spécifiques, la stratégie de lutte est principalement la prévention de la transmission par l'élimination des vecteurs domiciliés dans les habitations humaines en régions endémiques, ainsi que par le contrôle du sang destiné aux transfusions sanguines (WHO, 2010).

3.2 Les triatomines vecteurs de la maladie de Chagas

Les insectes vecteurs de *T. cruzi* appartiennent à la sous famille des Triatomines au sein de la famille des Reduviidae (Hemiptera) défini par son hématophagie et les adaptations morphologiques nécessaires à la recherche d'hôtes et à la nutrition (Schofield and Galvão, 2009).

Le cycle de vie des triatomines se compose de sept stades, œuf, cinq stades larvaires et le stade adulte. Le passage d'un stade larvaire au stade suivant puis au stade adulte, nécessite au moins un repas sanguin. Tous les stades et les adultes des deux sexes se nourrissent sur des hôtes vertébrés

(rats, souris, chauves-souris et opossums). La durée du cycle peut varier de quelques mois (*R. prolixus*, *T. infestans*) à plus d'une année (*T. dimidiata*) en fonction de la fréquence et de l'opportunité des repas sanguins, de la densité de population (Schofield, 1980) mais aussi des conditions de température et d'humidité du milieu (Luz et al., 1999). Les triatomines sont actives particulièrement la nuit. Le premier pic d'activité nocturne (à la tombée de la nuit) est lié à la recherche d'un hôte vertébré, le deuxième (à l'aube), à la recherche d'un abri (terriers, crevasses, nids d'animaux), généralement d'un hôte, pour s'y cacher pendant la journée. La reproduction, l'oviposition (la ponte des œufs chez les insectes) et la dispersion ont aussi lieu durant ces phases nocturnes.

**T. dimidiata****T. infestans****Rhodnius prolixus****Fig.3.1.**Trois types de triatomines**Fig. 3.2.***Rhodnius prolixus* : œufs, cinq stades nymphaux et adulte

La dispersion des triatomines peut être passive ou active. La dispersion passive peut être facilitée par les hôtes vertébrés à petite échelle (Schofield et al., 1999) ou par les mouvements de populations humaines (valises, meubles, etc.) à plus grande échelle. Comme seuls les adultes possèdent des ailes, le déplacement actif des nymphes se fait via la marche et le déplacement des adultes se fait par le vol et la marche (Vallvé et al., 1996). Bien que la marche soit un moyen fréquemment utilisé (D'Ascoli and Gómez-Núñez, 1965), la colonisation active d'un nouvel habitat se fait principalement par le vol (Minoli and Lazzari, 2006).

3.3 Le modèle « triatomines »

Le modèle construit, considère le développement de l'œuf au cinquième stade larvaire est pris comme étant celui d'un seul stade, qu'on appelle le stade juvénile comme dans (Menu et al., 2010). On suppose la sexe ratio équilibrée, et on se focalise donc dans le modèle sur les adultes femelles. Durant un pas de temps Δt , deux processus se produisent : la dispersion et la démographie. Il a été observé que les triatomines dispersent, en moyenne, une fois par semaine (Borges et al., 2005; Canals et al., 1999; Catala, 1991) pour se nourrir (Ceballos et al., 2005; Lehane et al., 1992; Payet et al., 2009; Wisnivesky Colli et al., 1993) afin d'atteindre leur seuil énergétique pour initier la ponte (Collier et al., 1977; Friend et al., 1965; Zeledón, 1981). Ainsi, on utilise un pas de temps Δt égal à une semaine et on suppose que la dispersion précède la démographie. Ainsi, les triatomines commencent par disperser au cours de l'intervalle de temps $[t, t + 1/2]$, puis, la démographie intervient au cours de l'intervalle $[t + 1/2, t + 1]$. Notons que la division de l'intervalle $[t, t + 1]$ en deux intervalles égaux est formelle car en réalité un des processus pourrait durer plus longtemps que l'autre.

Le processus de dispersion est décrit dans un habitat à une dimension, par un noyau de dispersion $k(x, y)$ qui représente la probabilité qu'un adulte se déplace de l'emplacement y à l'emplacement x pendant un pas de temps. L'hypothèse que l'environnement est spatialement homogène implique que $k(x, y)$ est invariant par translation, donc pour a un réel on a $k(x + a, y +$

$a) = k(x, y)$. Ce qui donne $k(x, y) = g(x - y)$. L'autre hypothèse c'est que l'espace est isotrope, c-à-d les individus peuvent aller à gauche ou à droite avec la même probabilité. Il en résulte que $k(x, y) = k(|x - y|)$ est fonction de la distance $|x - y|$ et que la fonction $k(z)$ est symétrique.

Il existe très peu d'informations sur la dispersion des triatomines selon le stade de développement. Cependant, d'après les données disponibles (Forattini et al., 1975; Tonn et al., 1976) et (Rabinovich, données non publiées), la dispersion des adultes serait le principal facteur des nouvelles fondations de colonies des triatomines. Bien que les 4ème et 5ème stades larvaires peuvent également participer au processus de dispersion (mais peut-être surtout par dispersion passive via les humains), les 1er, 2ème et 3ème stades nymphaux ne dispersent pas. Comme notre modèle n'intègre qu'un stade juvénile unique, on a choisi de négliger la dispersion juvénile dans l'étude présentée. La non dispersion des juvéniles est associé à la fonction de Dirac delta $\delta(x - y)$ (Neubert and Caswell, 2000). Les densités au temps t et au point x du stade juvénile et du stade adulte sont notées $J_t(x)$ et $A_t(x)$, respectivement.

Au cours d'un pas de temps, dans l'intervalle $[t, t + 1/2]$ les juvéniles survivant avec une probabilité $S_{j,1}(t)$ et les adultes qui dispersent et survivent avec une probabilité $S_{a,1}(t)$ sont donnés par

$$\begin{cases} J_{t+1/2}(x) = S_{j,1}(t)J_t(x) \\ A_{t+1/2}(x) = S_{a,1}(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y)A_t(y)dy \end{cases} \quad (3.1a)$$

Puis, dans l'intervalle $[t + 1/2, t + 1]$, les juvéniles survivants avec une probabilité $S_{j,2}(t)$ peuvent rester dans le stade juvénile ou se développer au stade adulte avec des probabilités $F_{sj}(t)$ et $F_{ma}(t) = 1 - F_{sj}(t)$, respectivement.

Les adultes survivent avec une probabilité $S_{a,2}(t)$ et produisent de nouveaux juvéniles avec une fécondité (nombre de juvéniles/adulte durant Δt) $f_a(t, S_{j,2}(t)J_{t+1/2}(x), S_{a,2}(t)A_{t+1/2}(x))$.

Avec ces notations, les règles de maturation et de reproduction s'écrivent

$$\begin{cases} J_{t+1}(x) = F_{s_j}(t)S_{j,2}(t)J_{t+1/2}(x) + f_a\left(t, S_{j,2}(t)J_{t+1/2}(x), S_{a,2}(t)A_{t+1/2}(x)\right)S_{a,2}(t)A_{t+1/2}(x) \\ A_{t+1}(x) = \left(1 - F_{s_j}(t)\right)S_{j,2}(t)J_{t+1/2}(x) + S_{a,2}(t)A_{t+1/2}(x) \end{cases} \quad (3.1b)$$

En combinant (3.1a) et (3.1b), avec $S_j(t) = S_{j,1}(t)S_{j,2}(t)$ et $S_a(t) = S_{a,1}(t)S_{a,2}(t)$, le modèle (3.1b) prend la forme

$$\begin{cases} J_{t+1}(x) = F_{s_j}(t)S_j(t)J_t(x) + f_a\left(t, S_j(t)J_t(x), S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy\right)S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy \\ A_{t+1}(x) = \left(1 - F_{s_j}(t)\right)S_j(t)J_t(x) + S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy \end{cases} \quad (3.1c)$$

avec $J_0(x)$ et $A_0(x)$ donnés.

En dépit de la non-linéarité de la fécondité, le principe général appelé la "conjecture linéaire" (voir Chapitre 1) affirme que la vitesse d'invasion asymptotique est déterminée par la linéarisation de (3.1c) au voisinage des faibles densités. La conjecture linéaire est prévue d'être vraie dans le cas où la survie et la reproduction sont maximales aux faibles densités (Mollison, 1991). Cette hypothèse est largement confirmée par la théorie (Lui, 1989; Weinberger, 2002; Weinberger et al., 2002) et les simulations numériques (Caswell et al, 2011; Neubert et Caswell, 2000; Neubert et al, 2000; Schreiber et Ryan, 2011).

Pour le modèle non-linéaire (3.1c), la conjecture linéaire s'applique à condition que la fécondité soit maximale pour les faibles densités, i.e. $f_a\left(t, S_j(t)J_t(x), S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy\right) \leq f_a(t, 0, 0) =: f_a(t)$. Sous cette condition, et en se fondant sur la conjecture linéaire, la vitesse d'invasion est la même que celle de l'EIDS linéaire

$$\begin{cases} J_{t+1}(x) = F_{s_j}(t)S_j(t)J_t(x) + f_a(t)S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy \\ A_{t+1}(x) = \left(1 - F_{s_j}(t)\right)S_j(t)J_t(x) + S_a(t) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)A_t(y)dy \end{cases} \quad (3.2a)$$

Les matrices démographiques et de dispersion du modèle biologique (3.2a) sont données par

$$\mathbf{B}_t := \begin{pmatrix} b_{11,t} & b_{12,t} \\ b_{21,t} & b_{22,t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_{s_j}(t)S_j(t) & f_a(t)S_a(t) \\ \left(1 - F_{s_j}(t)\right)S_j(t) & S_a(t) \end{pmatrix} \quad (3.2b)$$

et

$$\mathbf{K}(x) := \begin{pmatrix} k_{11}(x) & k_{12}(x) \\ k_{21}(x) & k_{22}(x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \delta(x) & k(x) \\ \delta(x) & k(x) \end{pmatrix}, \quad (3.2c)$$

respectivement. On notera $\mathbf{B}_t = (b_{lm,t})$ et $\mathbf{K}(x) = (k_{lm}(x))$, où $l, m \in \{1, 2\}$.

Le cycle de vie simplifié des triatomines est représenté dans la figure 3.3.

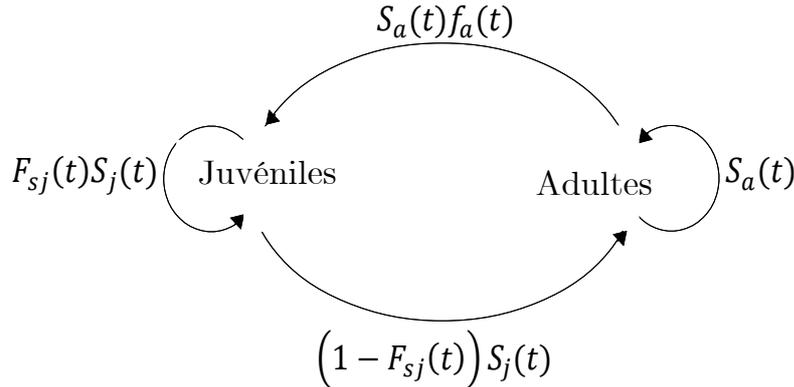


Fig. 3.3. Schéma représentant le cycle de vie simplifié des triatomines.

Avec ces notations, le système (3.2a) peut être écrit sous forme matricielle

$$\mathbf{n}_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} [\mathbf{K}(x-y) \circ \mathbf{B}_t] \mathbf{n}_t(y) dy \quad (3.3)$$

Où $\mathbf{n}_t(x) = (J_t(x), A_t(x))'$ et les notations $()'$ et \circ indiquent le transposé d'un vecteur et le produit terme à terme de Hadamard de la matrice de dispersion et de la matrice de projection décrivant la démographie, respectivement. Pour l'approche générale (voir Chapitre 2) les noyaux de dispersions k_{lm} sont pris dépendants du temps et notés $k_{lm,t}$ ainsi que la matrice de dispersion est noté \mathbf{K}_t ou $(k_{lm,t})$.

L'existence de solutions de l'équation (3.3), appelés ondes progressives, a été étudiée à la fois pour le cas scalaire (Weinberger, 1982) et pour le cas de la matrice dépendante de la densité (Caswell et al, 2011; Neubert et Caswell, 2000; Schreiber et Ryan, 2011). Il a été démontré, en particulier dans le dernier cas, et compte tenu d'un environnement constant

$(\mathbf{B}_t \equiv \mathbf{B})$, que lorsque la population commence son invasion finie en taille et limitée dans l'espace (i.e. les conditions initiales sont à support compact), les ondes se déplacent le long de la position de l'axe des x avec une vitesse d'invasion, donnée par:

$$\min_{0 < s < \hat{s}} \left[\frac{1}{s} \ln \rho_1(s) \right]. \quad (3.4)$$

Où $\rho_1(s)$ est la plus grande valeur propre de la matrice de projection d'onde $\mathbf{H}(s) = (\hat{h}_{lm}(s)) := \mathbf{B} \circ \hat{\mathbf{K}}(s) = (b_{lm} \hat{k}_{lm}(s))$, avec $s \in (0, \hat{s})$ et où \hat{s} est la plus grande valeur réelle pour laquelle les $\hat{k}_{lm}(s)$ existent. Les éléments de la matrice $\hat{\mathbf{K}}(s)$ sont les fonctions génératrices des moments (ou les transformées exponentielles) des noyaux k_{lm} , i.e. $\hat{k}_{lm}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} k_{lm}(x) e^{sx} dx$ pour $l, m \in \{1, 2\}$.

Dans les deux sections suivantes on donne les formules des densités des adultes $A_t(x)$, de leur comportement asymptotique et des vitesses d'invasion pour les cas constant et périodique.

3.3.1 Cas constant

Sous un environnement constant, la matrice de projection décrivant la démographie prend la forme

$$\mathbf{B}_t = \mathbf{B} = (b_{lm}) = \begin{pmatrix} F_{sj} S_j & f_a S_a \\ F_{ma} S_j & S_a \end{pmatrix}$$

avec

$$\mathbf{H} = \mathbf{B} \circ \hat{\mathbf{K}} = (b_{lm} \hat{k}_{lm}) = (\hat{h}_{lm}) = \begin{pmatrix} F_{sj} S_j & f_a S_a \hat{k}(s) \\ F_{ma} S_j & S_a \hat{k}(s) \end{pmatrix},$$

$$\check{\mathbf{H}} = \mathbf{B} \circ \mathbf{K} = (b_{lm} k_{lm}) = (h_{lm}) = \begin{pmatrix} F_{sj} S_j & f_a S_a k(x) \\ F_{ma} S_j & S_a k(x) \end{pmatrix}$$

et

$$\check{\mathbf{H}}_{(0)} = \begin{pmatrix} F_{sj}S_j & J_0(x) \\ F_{ma}S_j & A_0(x) \end{pmatrix}.$$

L'expression exacte des $A_t(x)$ est alors

$$A_t = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} (-1)^l \left[A_0 * tr(\check{\mathbf{H}}) - \frac{t-2l}{t-l} det_{cv}(\check{\mathbf{H}}_{(0)}) \right] * [tr(\check{\mathbf{H}})]^{*(t-1-2l)} * [det_{cv}(\check{\mathbf{H}})]^{*(l)} \quad (3.5)$$

Où la variable x est omise pour simplifier la notation, avec:

$$tr(\check{\mathbf{H}}) = F_{sj}S_j + S_a k(x),$$

$$det_{cv}(\check{\mathbf{H}}) = (F_{sj} - F_{maf_a})S_j S_a k(x),$$

et

$$det_{cv}(\check{\mathbf{H}}_{(0)}) = S_j (F_{sj}A_0(x) - F_{ma}J_0(x)).$$

Une approximation des $A_t(x)$ par la méthode du point selle donne:

$$A_t(x) \sim \frac{C(s_0)e^{-xs_0}(\vartheta(s_0))^t}{\sqrt{2\pi|\kappa_1''(s_0)|t}} \quad (3.6)$$

avec $\vartheta(s) = \xi(s) + \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)}$, $\kappa_1(s) = \ln \vartheta(s)$ et $C(s)$ est la fonction:

$$C(s) = \frac{\hat{A}_1(s) - \hat{A}_0(s)(\xi(s) - \sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)})}{2\sqrt{\xi^2(s) + \eta(s)}}. \quad (3.6a)$$

Où

$$\hat{A}_1(s) = F_{ma}S_j \hat{J}_0(s) + S_a \hat{k}(s) \hat{A}_0(s), \quad (3.6b)$$

$$\xi(s) = \frac{1}{2} tr(\mathbf{H}(s)) = \frac{1}{2} (F_{sj}S_j + S_a \hat{k}(s)) \quad (3.6c)$$

et

$$\eta(s) = -det(\mathbf{H}(s)) = (F_{maf_a} - F_{sj})S_j S_a \hat{k}(s). \quad (3.6d)$$

Toutes les fonctions dans la formule (3.6) dépendent de s_0 , racine de l'équation

$$\frac{\vartheta'(s_0)}{\vartheta(s_0)} = \frac{x}{t}. \quad (3.7)$$

La vitesse d'invasion, notée c_{cst} , est donnée par (voir chapitre 2)

$$c_{cst} = \min_{0 < s < \bar{s}} \frac{1}{s} \ln \vartheta(s). \quad (3.8)$$

Ici $\vartheta(s)$ est la plus grande valeur propre de la matrice $\mathbf{H}(s)$.

En utilisant la méthode de majoration (voir Chapitre 1), Neubert et Caswell (2000) ont montré que la formule (3.8) constitue une borne supérieure pour la vitesse d'invasion de modèles d'EID structurés en plusieurs stades avec des conditions initiales à supports compactes, i.e., de tailles finies et restreintes à des régions limitées de l'espace.

3.3.2 Cas périodique

L'année est supposée structurée en quatre saisons, 13 semaines pour chaque saison. On note par JM, AJ, JS et OD les saisons janvier-février-mars, avril-mai-juin, juillet-août-septembre et octobre-novembre-décembre. Pour $l \in \{JM, AJ, JS, OD\}$, on note par \mathbf{B}_l , \mathbf{K}_l et \mathbf{H}_l les matrices de démographie, de dispersion et de projection des ondes durant une semaine pour la saison l , respectivement. Par conséquent, \mathbf{H}_{AJ}^{13} , \mathbf{H}_{JS}^{13} , \mathbf{H}_{OD}^{13} et \mathbf{H}_{JM}^{13} sont les matrices de projections de chaque saison et la matrice

$$\mathbf{H} = \mathbf{H}_{AJ}^{13} \mathbf{H}_{JS}^{13} \mathbf{H}_{OD}^{13} \mathbf{H}_{JM}^{13}$$

est la matrice de projection pour une année, de t à $t + 52$ semaines.

L'expression exacte des $A_t(x)$ peut être écrite sous la forme

$$A_{52t+r} = \sum_{l=0}^{\lfloor \frac{t}{2} \rfloor} \binom{t-l}{l} (-1)^l \left[A_r * \text{tr}(\tilde{\mathbf{H}}) - \frac{t-2l}{t-l} \det_{cv}(\tilde{\mathbf{H}}_{(r)}) \right] * [\text{tr}(\tilde{\mathbf{H}})]^{*(t-1-2l)} \\ * [\det_{cv}(\tilde{\mathbf{H}})]^{*(l)} \quad (3.9)$$

Où La matrice $\check{\mathbf{H}} = (h_{lm})$ est la transformée exponentielle inverse de \mathbf{H} et $\check{\mathbf{H}}_{(r)}$ est obtenue en changeant la deuxième colonne de $\check{\mathbf{H}}$ par le vecteur $(J_r \quad A_r)'$, où $r \in \{0, 1, \dots, 51\}$.

La vitesse d'invasion, mesurée comme la distance par unité de temps d'un an, est calculée de l'équation (2.41), à savoir

$$c_{per} = \min_{0 < s < 51} \frac{1}{s} \ln(\vartheta_1(s)),$$

où $\vartheta_1(s)$ est la valeur propre dominante de la matrice \mathbf{H} .

3.4 Démographie, dispersion et situations biologiques considérées chez *T. dimidiata* :

3.4.1 Cas constant

Ce cas correspond à une dispersion spatiale constante durant l'année. Quatre ensembles de paramètres démographiques sont considérés selon la définition de quatre situations environnementales. Ils sont notés CD_i où (1) $i = lab$, lorsque les paramètres démographiques sont ceux mesurés à partir des expériences de laboratoire; (2) $i = 50\% lab$, lorsque les paramètres démographiques sont pris à 50% de leurs valeurs du laboratoire; (3) $i = f_{a_field}$, lorsque la fécondité est égale à celle mesurée sur le terrain, tandis que les valeurs des autres paramètres démographiques sont ceux mesurés en laboratoire (4) $i = all_bad$, lorsque les paramètres démographiques sont à leurs valeurs minimales, c'est à dire, une valeur correspondant à des mesures de terrain ou 50% de sa valeur du laboratoire. Ces valeurs démographiques peuvent être décrites comme élevées ($i = lab$), modérées ($i = 50\% lab$ ou $i = f_{a_field}$) et faibles ($i = all_bad$).

Les valeurs numériques des paramètres démographiques de *T. dimidiata*, obtenues du laboratoire (Zeledón, 1981; Zeledón et al., 1970), sont calculées pour un pas de temps $\Delta t = 1$ semaine. Le temps de

développement moyen de l'œuf à l'adulte (la durée du stade juvénile) est $\bar{T}_d = 266.35$ jours ou 38.05 semaines. La probabilité F_{sj} de rester au stade juvénile est calculée par la loi exponentielle de moyenne \bar{T}_d . Si on note par X la variable aléatoire « le temps de rester au state juvénile », alors $P(X > t) = \exp(-t/\bar{T}_d)$. Comme l'unité de temps est la semaine, on aura :

$$F_{sj} = P(X > 1) = \exp(-1/38.05) \approx 0.974.$$

Le pourcentage de survie des juvéniles est $S = 58.58\%$, donc la probabilité de survie durant le stade juvénile par unité de temps est

$$S_j = 0.5858^{\frac{1}{38.05}} \approx 0.986.$$

La durée de vie moyenne de la femelle adulte est $\bar{L} = 480$ jours ou 68.57 semaines, donc la probabilité de survie des femelles adultes est

$$S_a = \exp(-1/68.57) \approx 0.985.$$

Le nombre moyen des œufs/femelle/vie est $F = 605.86$ œufs, et pour un sexe ratio équilibré, $F_f = 303$ œufs femelle/femelle/vie. Alors

$$f_a = F_f/68.57 = 4.42 \text{ œufs femelle/semaine.}$$

Les paramètres démographiques du terrain sont la fécondité, $f_{a_field} = 0.434$ œufs femelle /trois mois, et la survie des adultes, $S_{a_field} = 0.223$ durant les trois mois (Barbu et al., 2011). En calibrant sur une semaine on trouve $f_{a_field} = 0.434/13 \approx 0.0334$ œufs femelle/semaine et $S_{a_field} = (0.223)^{1/13} \approx 0.891$.

Les valeurs des paramètres démographiques correspondant aux quatre situations biologiques CD_{lab} , $CD_{50\%lab}$, $CD_{f_{a_field}}$ et CD_{all_bad} sont reportés au Tableau 3.1 si dessous.

Ensembles des valeurs démographiques	f_a (œufs/semaine) fécondité des adultes	S_a (probabilité de survie des adultes)	S_j (probabilité de survie des juvéniles)	F_{ma} (Probabilité de transition)
CD_{lab} - D_{lab} - ND_{lab}	4.420	0.985	0.986	0.026
$CD_{50\%lab}$ - $D_{50\%lab}$ - $ND_{50\%lab}$	2.210	0.492	0.493	0.013
$D_{50\%f_a}$ - $ND_{50\%f_a}$	2.210	0.985	0.986	0.026
$D_{50\%S_a}$ - $ND_{50\%S_a}$	4.420	0.492	0.986	0.026
$D_{50\%S_j}$ - $ND_{50\%S_j}$	4.420	0.985	0.493	0.026
$D_{50\%F_{ma}}$ - $ND_{50\%F_{ma}}$	4.420	0.985	0.986	0.013
$CD_{f_a,field}$ - $D_{f_a,field}$ - $ND_{f_a,field}$	0.033	0.985	0.986	0.026
$D_{S_a,field}$ - $ND_{S_a,field}$	4.420	0.891	0.986	0.026
CD_{all_bad} - D_{all_bad} - ND_{all_bad}	0.033	0.492	0.493	0.013

Tableau 3.1: Ensembles des paramètres démographiques de *T. dimidiata* correspondant au cas constant avec dispersion (CD_i); à la période de dispersion (D_i) et de non-dispersion (ND_i) dans le cas périodique avec dispersion.

La dispersion des adultes est décrite par le noyau de Laplace $k_\alpha(x) = (1/2\alpha)\exp(-|x|/\alpha)$, ce qui implique que la probabilité de disperser diminue avec la distance de dispersion. Le paramètre alpha (exprimé en mètres) est la moyenne de la distance parcourue par un échantillon d'adultes pendant le pas de temps. La distance de dispersion moyenne de *T. dimidiata* a été estimée à partir de données issues d'une année, et dans un contexte non entièrement sylvestre, par Barbu et ses collègues (Barbu et al., 2010). Cette estimation, au cours d'une étape de temps de deux semaines, varie de 40 à 60 m. Comme dans notre modèle le pas de temps est d'une semaine, nous avons considéré une estimation sur le terrain de $\alpha = 30$ m. Ce choix de α et du noyau de Laplace est justifiée par le fait que dans le cas le plus réaliste, le cas périodique ci-dessous où $\alpha = 120$ m, le noyau de Laplace prend en compte les longues distances parcourues en un seul vol par *T. infestans* et *T. sordida* observées dans des conditions climatiques naturelles du vecteur (Schofield et al, 1991; Schofield et al, 1992). En moyenne, 44% des individus ont volé plus de 100 m pour un vol (voir (Crawford and Kribs-Zaleta, 2013) pour un résumé) et le noyau de Laplace donne pour $\alpha = 120$ m environ la même proportion $\int_{|x|>100} k_{120}(x)dx = 43.5\%$.

Cette proportion de 44% est liée à un seul vol. Comme le pas de temps de notre modèle est d'une semaine, nous avons supposé (voir ci-dessus) que les adultes (en moyenne) dispersent une fois par semaine (Borges et al., 2005; Canals et al., 1999; Catala, 1991). Nous considérons que cette valeur moyenne de α n'est pas une valeur très faible pour un environnement sylvestre.

3.4.2 Cas périodique

La saisonnalité affecte les paramètres démographiques et de dispersion. D'après les études sur terrain de *T. dimidiata* dans la péninsule Yucatan au Mexique, les insectes ont une forte tendance à disperser durant la saison (Avril-Juin) comme cela a été systématiquement observée au cours des 10 dernières années (Dumonteil et al., 2013; Dumonteil et al., 2002; Ramirez-Sierra et al., 2010). Ceci nous a conduit à considérer un noyau de

Laplace avec un paramètre de dispersion α qui représente la moyenne de la capacité à disperser en mètres par semaine pour la saison de dispersion AJ et la distribution delta de Dirac pour les autres saisons ou il n'y a pas de dispersion. Pour garder la même moyenne que la capacité à disperser que dans le cas constant (et comme expliqué dans le paragraphe précédent section 3.4.1), on a considéré $\alpha = 120$ m durant AJ.

Les ensembles des valeurs des paramètres démographiques associées aux périodes de dispersion ou non-dispersion sont notés D_i et ND_i respectivement. En plus des valeurs du modèle constant, cinq autres nouveaux ensembles de valeurs ont été définis et indexés par i (afin d'étudier l'effet des différents paramètres démographiques sur la vitesse d'invasion) où: (1) $i = 50\%f_a$ qui correspond aux valeurs mesurées aux laboratoires sauf pour la fertilité f_a qui a été réduite de 50% de sa valeur; (2) $i = 50\%S_a$ qui correspond à toutes les valeurs démographiques du laboratoire sauf pour S_a , qui a été réduite de 50% de sa valeur; (3) $i = 50\%S_j$ qui correspond à toutes les valeurs démographiques du laboratoire sauf pour S_j , qui a été réduite 50% de sa valeur au laboratoire; (4) $i = 50\%F_{ma}$ qui correspond à toutes les valeurs démographiques du laboratoire sauf pour F_{ma} , qui a été réduite de 50% de sa valeur au laboratoire, et finalement (5) $i = S_{a_field}$ qui correspond à toutes les valeurs démographiques du laboratoire sauf pour S_a qui est prise la valeur du terrain (Barbu et al., 2009).

Un environnement constant est caractérisé par un seul ensemble de paramètres démographiques mais un environnement périodique est décrit par une paire d'ensembles de paramètres démographiques (D_i, ND_j) ; $i, j \in \{lab, 50\%lab, 50\%f_a, 50\%S_a, 50\%S_j, 50\%F_{ma}, f_{a_field}, S_{a_field}, all_bad\}$. Les différentes définitions des ensembles des paramètres pour le cas périodique sont présentées dans le Tableau 3.1.

3.4.2.1 Situations biologiques

Trois situations écologiques ont été considérées par rapport aux conditions environnementales rencontrées au cours de la période de

dispersion et non-dispersion. La première situation (la situation 1), théorique, suppose les mêmes conditions démographiques pendant les périodes de dispersion et de non-dispersion. La seconde (la situation 2) et troisième situation (la situation 3), correspondent à des conditions plus réalistes. Nous supposons des conditions démographiques défavorables pendant la période de non-dispersion et des conditions démographiques favorables au cours de la période de dispersion dans la situation 2. Dans la situation 3 nous supposons une démographie favorable au cours de la période de non-dispersion et des conditions démographiques défavorables pour la période de dispersion. Ces deux situations peuvent correspondre à différentes conditions écologiques alternatives comme expliqué ci-dessous.

Situation 1

Les mêmes paramètres démographiques sont considérés lors de la dispersion et de la période non-dispersion. Bien que ce cas soit peu réaliste, il est étudié, car il est proche du cas constant. Les abondances $A_t(x)$ et leur vitesse d'invasion c_{per} sont estimées par les ensembles des paramètres (D_i, ND_j) où: (1) $i = j = lab$, (2) $i = j = 50\% lab$ et (3) $i = j = all_bad$.

Situation 2

Dans la situation 2, nous supposons une dispersion spatiale induite par le mécanisme de la dépendance à la densité durant la période où la démographie est favorable. Inversement, pendant la période de faible démographie, le milieu n'est pas saturé et donc les adultes ne vont pas disperser. Cette situation correspond alors à une démographie défavorable pendant la période sédentaire et une démographie favorable lors de la dispersion spatiale. Les ensembles représentatifs de paramètres démographiques sont (D_i, ND_j) où: $i = lab$ et $j = 50\%f_a, 50\%S_a, 50\%S_j, 50\%F_{ma}, f_{a_field}$ et S_{a_field} .

Situation 3

Dans ce cas, nous supposons une dispersion spatiale induite par le manque d'hôtes créant un environnement défavorable qui a un impact négatif sur la démographie des triatomines. Inversement, pendant la période où les hôtes sont présents, la démographie est favorable et les triatomines ne

dispersent pas. Pour résumer, la situation 3 correspond à la démographie favorable au cours de la période de non-dispersion et la démographie défavorable pendant la dispersion. Cette situation 3 peut également correspondre à l'apparition d'un ouragan (acteur connu sur la dispersion passive de triatomines, (Guzman-Tapia et al., 2005)) et étant responsable à la fois d'une faible démographie et d'une faible dispersion. Les densités $A_t(x)$ et leur vitesse d'invasion c_{per} sont estimées pour les ensembles des paramètres (D_i, ND_j) où:

$$j = lab \text{ et } i \in \{50\%f_a, 50\%S_a, 50\%S_j, 50\%F_{ma}, f_{a_field}, S_{a_field}\}.$$

3.4.2.2 La Durée de la période de dispersion

L'effet de l'allongement de la durée de dispersion a été étudié en supposant que les triatomines dispersent non seulement pendant la saison AJ mais aussi pendant JS (Juin-Septembre). Nous avons ensuite noté les paramètres démographiques par $(2D_i, ND_j)$, où i et j appartiennent au même ensemble que dans l'hypothèse d'une seule dispersion périodique. Pour maintenir une capacité moyenne de dispersion de $\alpha = 30$ m, comme dans le cas d'une dispersion constante, α a été fixée à 60 m.

Chapitre 4

4 Résultats numériques pour l'espèce *T. dimidiata*

Ce chapitre est consacré aux résultats numériques obtenus pour *T. dimidiata* dans les différentes situations biologiques décrites au chapitre précédent. Notamment, les vitesses d'invasions (Tableau 4.1), l'analyse des sensibilités de ces vitesses aux changements des paramètres démographiques et de dispersion (Fig. 4.4), ainsi qu'à la comparaison entre les densités exactes et leurs approximations (Fig. 4.1 et Fig. 4.2), (Mesk et al., 2016).

4.1 Le cas constant

Les changements des abondances des adultes dans le cas d'une dispersion constante en utilisant les paramètres de laboratoire sont représentés dans la figure 4.1. Les courbes tracées, pour un nombre de semaines 5, 10, 20 et 30, décrivent l'augmentation de la densité d'adultes par points d'habitat et l'augmentation de la distance parcourue (environ 500 m après 30 semaines).

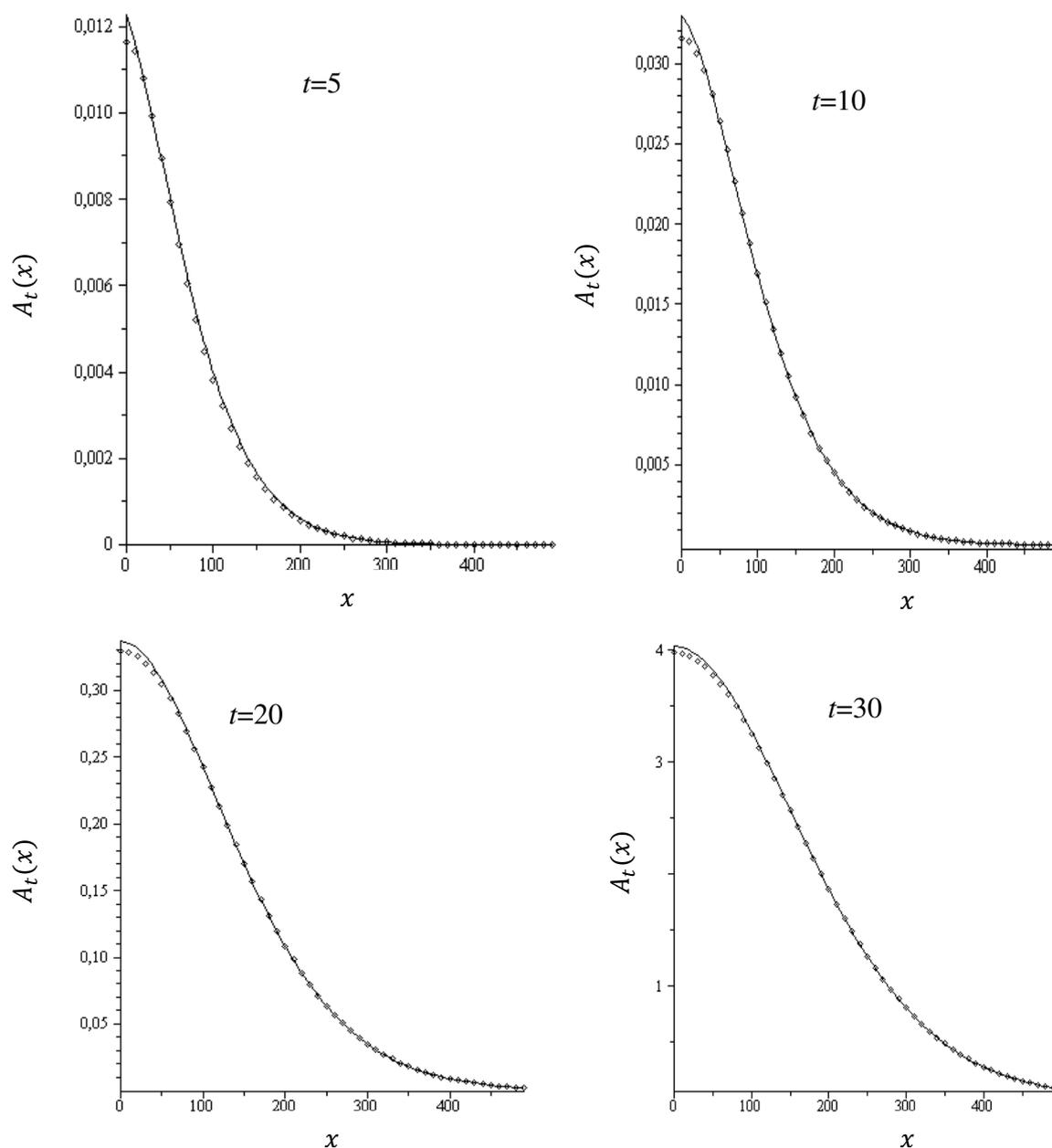


Fig. 4.1. Les graphes des solutions exactes (3.5) (courbes plaines) et leurs approximations (3.6) (courbes en pointillés) pour une distribution de Laplace avec $\alpha = 30$ m, $J_0(x) = 0$ et $A_0(x) = \delta(x)$, les ensembles des paramètres démographiques CD_{lab} pour $t = 5, 10, 20$ et 30 semaines. L'axe des x représente la distance (mesurée à partir de l'origine) parcourue par les adultes. Effectués par le programme Maple de l'annexe A.

Les courbes obtenues par l'approximation de l'équation (3.6) coïncident parfaitement avec celles obtenues par l'expression exacte définie dans l'équation (3.5) à l'exception du cas au voisinage de l'origine. D'après l'équation (3.6), l'erreur relative entre l'expression exacte et son approximation tend vers zéro. Par exemple les graphes représentés sur la figure 4.2 pour une situation choisie, montre que cette erreur diminue (s'approche de l'axe des x) quand le temps augmente.

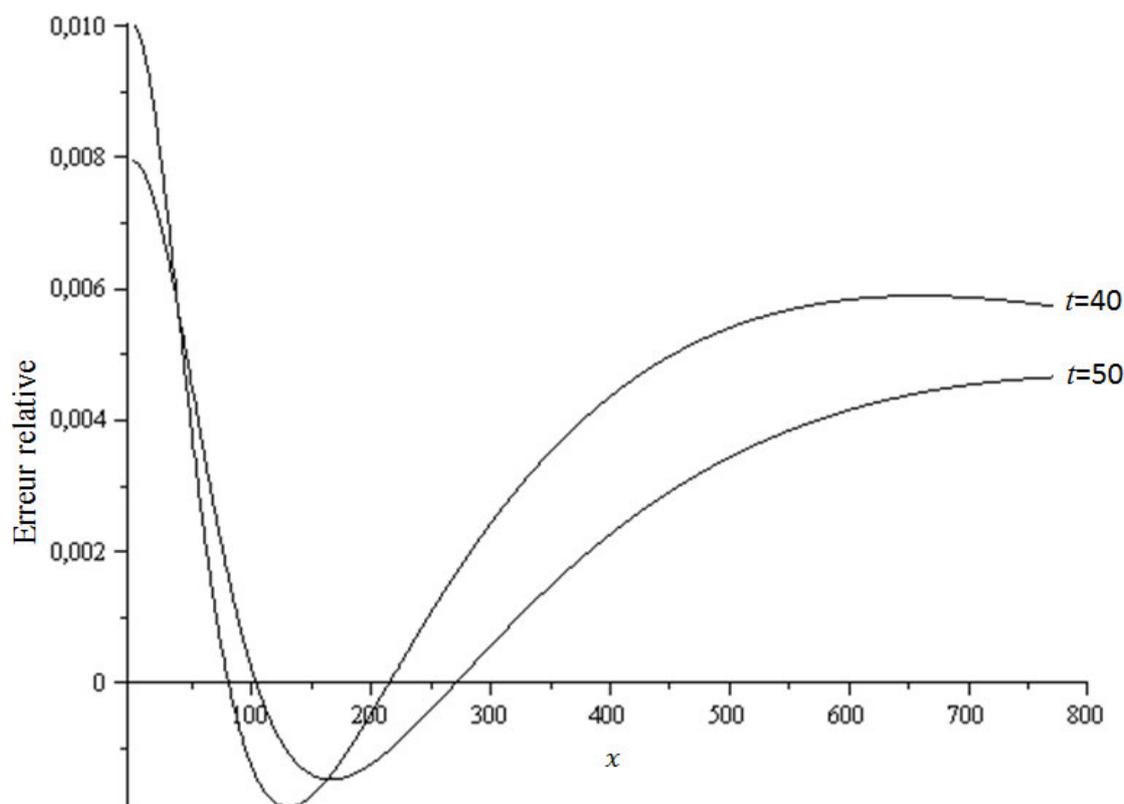


Fig. 4.2. L'erreur relative entre l'approximation (3.6) et la solution exacte (3.5) en fonction de la distance x avec $\alpha = 10$ m, pour $t = 40$ et $t = 50$ dans le cas de l'ensemble des paramètres démographiques CD_{lab} . L'erreur relative s'approche de l'axe des x (tend vers zéro) quand le temps t augmente. Effectué par le programme Maple de l'annexe B.

Ces ondes se propagent avec une vitesse d'invasion $c_{cst} = 26.80$ m/semaine. Cette valeur diminue à 3.3 m/semaine seulement si la fertilité du terrain est considérée (ondes de la figure 4.3). Dans le cas d'ensembles de paramètres démographiques $CD_{50\%lab}$ et CD_{all_bad} la population disparaît.

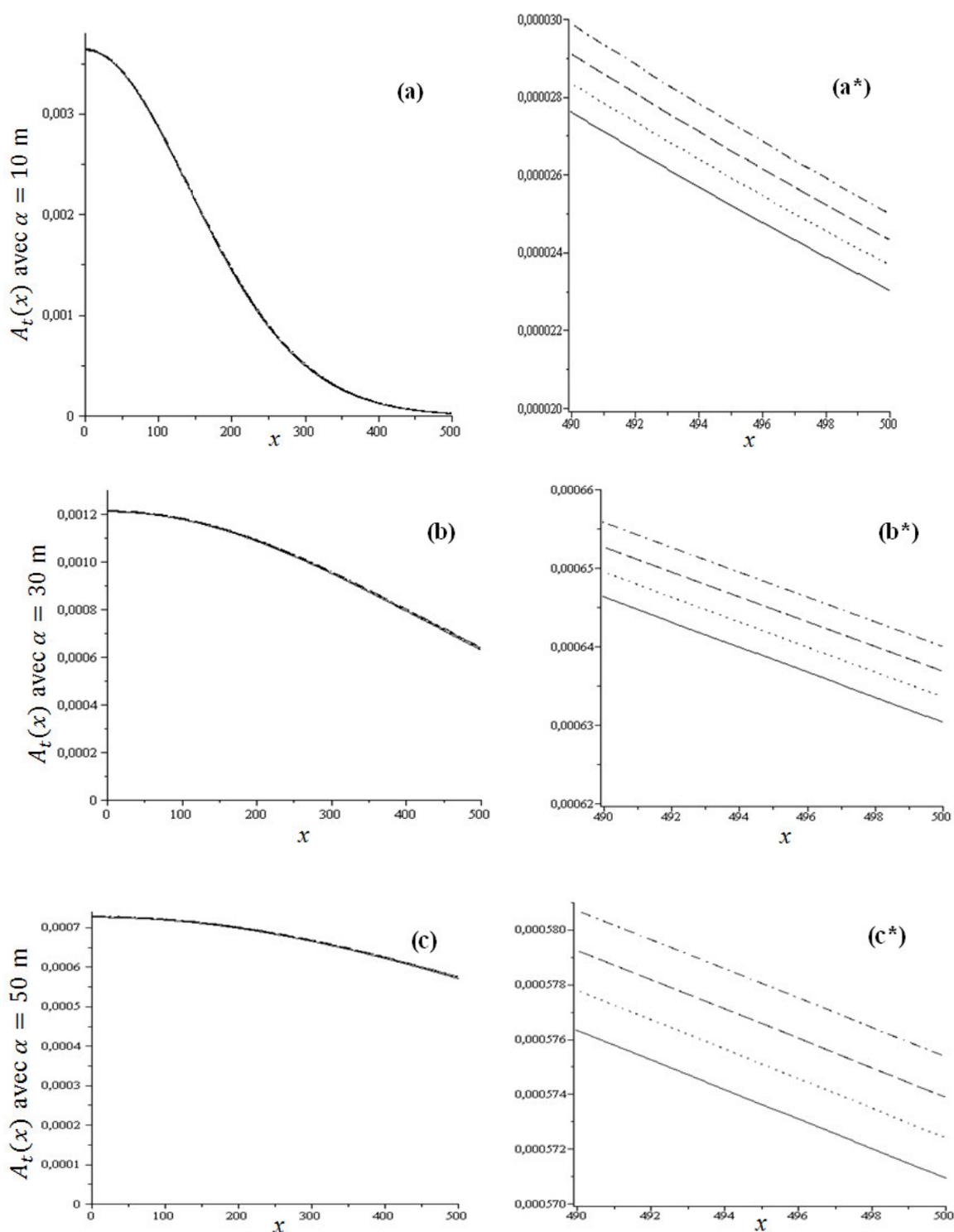


Fig. 4.3. Graphes des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas constant $CD_{f_{a,field}}$ (voir tableau 3.1) pour $t=155$ (courbes plaines), $t=156$ (pointillés), $t=157$ (tiret) et $t=158$ (tiret-pointillés) avec trois valeurs différentes de la distance de dispersion moyenne: (a) $\alpha = 10$ m, (b) $\alpha = 30$ m, et (c) $\alpha = 50$ m. Les courbes dans (a*), (b*) et (c*) montrent les queues des courbes dans (a), (b) et (c), respectivement. Effectués par le programme Maple de l'annexe A.

4.2 Le cas périodique

La répartition des densités d'adultes dans le cas d'une dispersion périodique présente le même schéma que le cas constant pour des capacités moyennes de dispersion égales sur une année (correspondant selon les cas à $\alpha = 40, 120, 200$ m) et les couples d'ensembles de paramètres démographiques (D_{lab}, ND_{lab}) (figures 4.4, 4.5).

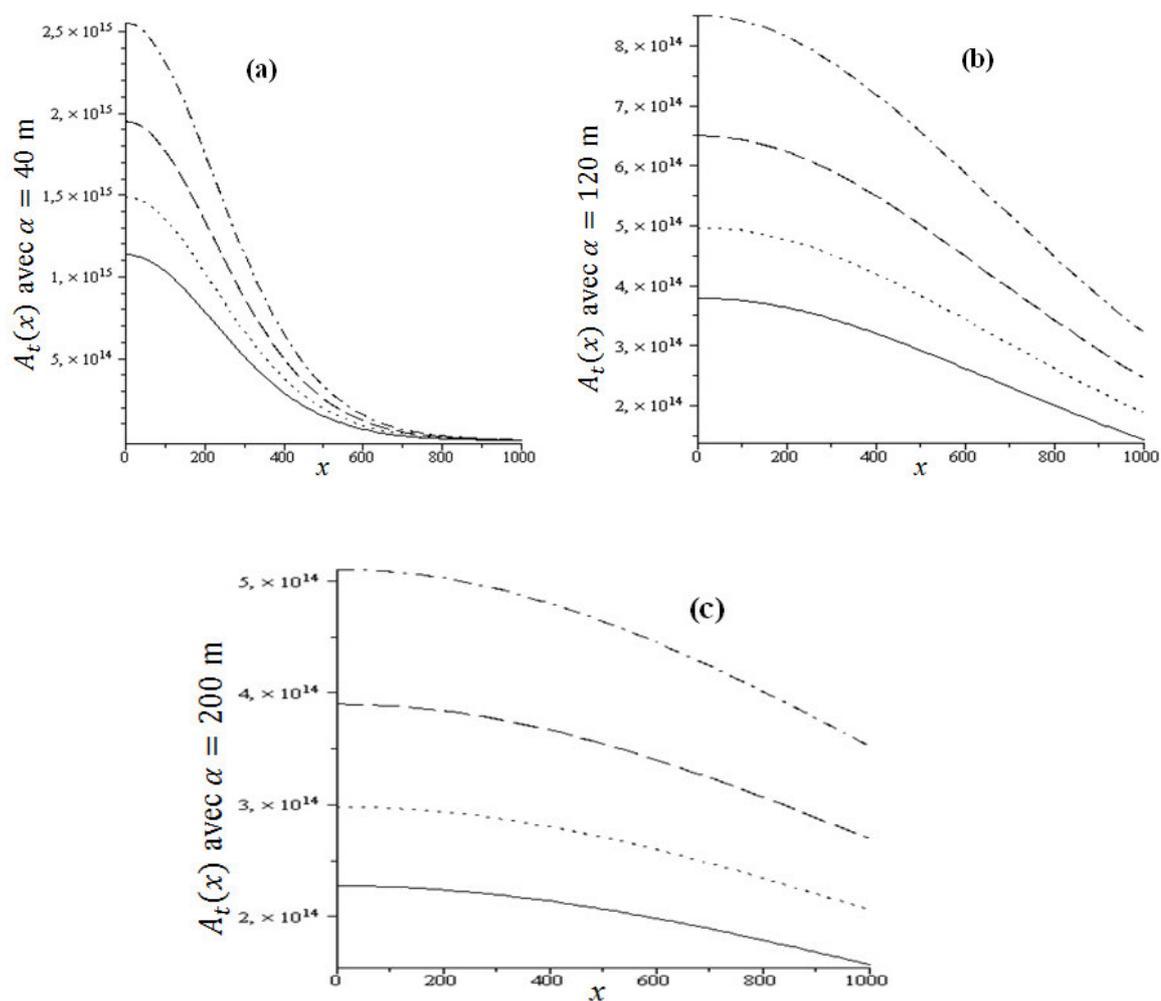


Fig. 4.4. Graphes des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas périodique (D_{lab}, ND_{lab}) (voir tableau 1) pour $t=155$ (courbes plaines), $t=156$ (pointillé), $t=157$ (tiret) et $t=158$ (tiret-pointillé) avec trois valeurs différentes de la distance moyenne de dispersion α : (a) $\alpha = 40$, (b) $\alpha = 120$ and (c) $\alpha = 200$ m. Effectués par le programme Maple de l'annexe C.

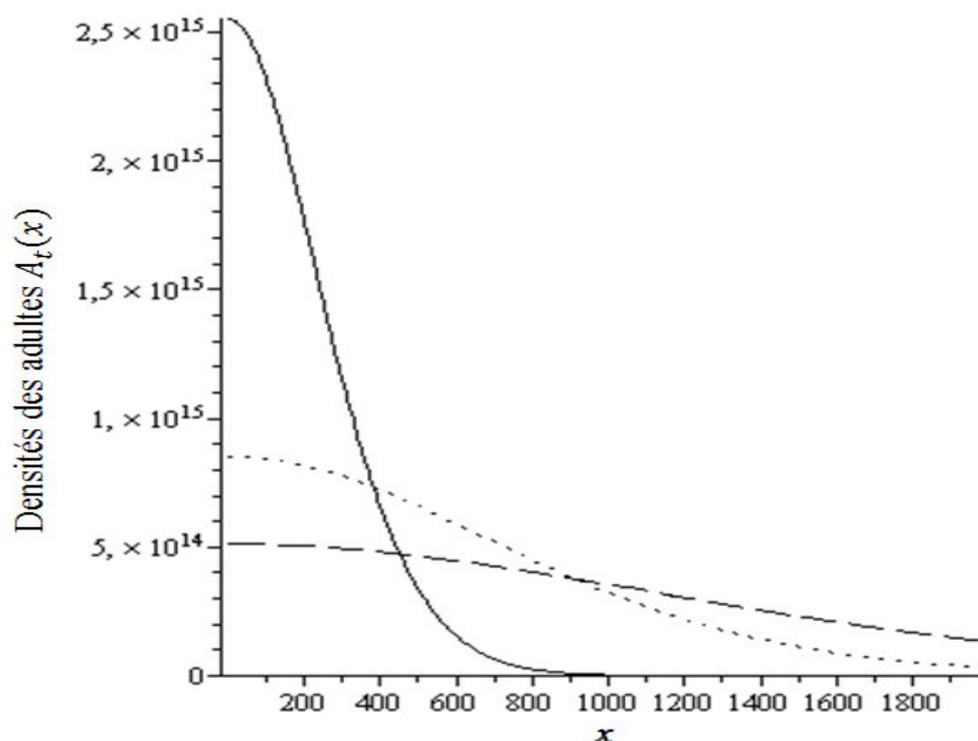


Fig. 4.5. Graphe des densités d'adultes $A_t(x)$ dans le cas périodique (D_{lab}, ND_{lab}) (voir tableau 1) pour $t=158$, avec $\alpha = 40$ (plaine), $\alpha = 120$ (pointillé) and $\alpha = 200$ m (tiret). Effectués par le programme Maple de l'annexe C.

Les résultats les plus importants concernent les vitesses d'invasion de *T. dimidiata* pour des capacités de dispersion moyenne équivalentes au cas constant et des couples d'ensembles de paramètres démographiques caractérisant les trois situations biologiques considérées: elles sont toutes supérieures à la vitesse d'invasion obtenue dans le cas constant, sauf $(D_{50\%lab}, ND_{50\%lab})$ et $(D_{all_bad}, ND_{all_bad})$ où la population s'éteint (tableau 4.1). La plus forte augmentation a été obtenue dans le cas (D_{lab}, ND_{lab}) (situation 1 dans le tableau 4.1): dans ce cas c_{per} augmente de 146.9% de c_{cst} .

Type de dispersion spatiale et les différentes situations écologiques	Ensembles des paramètres démographiques	Vitesse d'invasion (m/w) pour chaque ensemble démographique (D_i, ND_j)	Différence relative entre (D_i, ND_j) et CD_{Lab}	Vitesse d'invasion (m/w) pour chaque ensemble démographique ($2D_i, ND_j$)	Différence relative entre ($2D_i, ND_j$) et (D_i, ND_j)	
Dispersion constante	CD_{lab}	26.80	-	-	-	
	$CD_{50\%lab}$	extinction	-	-	-	
	CD_{fa_field}	3.30	-	-	-	
	CD_{all_bad}	extinction	-	-	-	
Dispersion périodique	Situation 1	(D_{lab}, ND_{lab})	66.18	1.469	41.43	0.597
		$(D_{50\%lab}, ND_{50\%lab})$	extinction	-	-	-
		$(D_{all_bad}, ND_{all_bad})$	extinction	-	-	-
	Situation 2	$(D_{lab}, ND_{50\%fa})$	56.05	1.091	35.92	0.560
		$(D_{lab}, ND_{50\%sa})$	34.89	0.302	19.57	0.783
		$(D_{lab}, ND_{50\%sj})$	39.36	0.469	27.51	0.431
		$(D_{lab}, ND_{50\%fma})$	56.43	1.106	35.96	0.569
		(D_{lab}, ND_{fa_field})	32.68	0.219	23.50	0.391
		(D_{lab}, ND_{sa_field})	59.64	1.225	36.96	0.614
	Situation 3	$(D_{50\%fa}, ND_{lab})$	63.90	1.384	39.81	0.605
		$(D_{50\%sa}, ND_{lab})$	45.43	0.695	31.25	0.454
		$(D_{50\%sj}, ND_{lab})$	62.83	1.344	38.76	0.621
		$(D_{50\%fma}, ND_{lab})$	64.22	1.396	40.06	0.603
		(D_{fa_field}, ND_{lab})	60.70	1.265	37.33	0.626
		(D_{sa_field}, ND_{lab})	62.62	1.337	39.53	0.584

Tableau 4.1: La vitesse d'invasion dans le cas constant et périodique pour une période de dispersion pendant une et deux saisons, calculée dans différents scenarii. La différence relative, premièrement, entre le cas constant avec dispersion et le cas périodique avec dispersion, et deuxièmement, entre le cas périodique d'une saison de dispersion et le cas périodique de deux saisons de dispersion; calculés pour différentes vitesses afin de faire des comparaisons. Les vitesses sont calculées par le programme Maple de l'annexe D.

Lorsque les individus de *T. Dimidiata* quittent l'habitat à cause d'une surdensité (situation 2 du tableau 4.1), les valeurs du terrain des paramètres démographiques jouent un rôle très important. En effet, la vitesse maximale de l'invasion est dans ce cas $c_{per} = 59.64$ m/semaine lorsque la probabilité de survie des adultes S_a de la période de non-dispersion est celle du terrain (les ensembles de paramètres $(D_{lab}, ND_{S_a, field})$). Cependant, elle est minimale lorsque la fertilité f_a de cette période de non dispersion est celle du terrain (les ensembles de paramètres $(D_{lab}, ND_{f_a, field})$). Ceci confirme le résultat de l'élasticité maximale de c_{per} contre S_a obtenu dans la figure 4.6.

La situation écologique où la dispersion spatiale est induite activement par le manque d'hôtes ou passivement par l'ouragan, qui est associée à une faible démographie (la situation 3), est caractérisée par la supériorité de toutes les vitesses d'invasion à celles obtenues dans la situation 2 (dispersion liée à des valeurs élevées de paramètres démographiques par l'intermédiaire de la densité dépendance de la dispersion). Ces résultats suggèrent que *T. dimidiata* présente une meilleure capacité invasive lorsque la période de non-dispersion est très favorable du point de vue démographique (ND_{lab}). Cette augmentation de la vitesse d'invasion 139.6% de c_{cst} .

4.3 L'effet de la durée de la période de dispersion

L'allongement de la période de la dispersion (dispersion durant AS avril-septembre) tout en conservant la même capacité moyenne de la dispersion dans le cas d'une saison AJ ($\alpha = 120$ m pour une saison et $\alpha = 60$ m pour les deux saisons) diminue la vitesse d'invasion des espèces (par rapport à une dispersion pendant une seule saison) de 55.8% dans la situation 2 et 58.21% dans la situation 3. Malgré la diminution de la vitesse d'invasion avec une période de dispersion plus longue, toutes les situations démographiques donnent des vitesses d'invasion supérieures à la vitesse d'invasion du cas constant, sauf dans le cas $(D_{lab}, ND_{50\%S_a})$ où $c_{per} = 19.57$ m/w ($< c_{cst} = 26.80$ m/w).

Bien que dans ce nouveau cas, la durée de la période de dispersion (AJ) et des périodes de non-dispersion (JM, JS et OD) ne soient pas égales, les vitesses d'invasion correspondant à (D_i, ND_{lab}) de la situation 3 restent supérieures aux vitesses obtenues avec (D_{lab}, ND_j) de la situation 2. Ceci confirme que les triatomines présenteraient une capacité importante d'invasion lorsque leur démographie serait favorable au cours de la période de non-dispersion.

4.4 Analyse de sensibilité

La sensibilité de la vitesse d'invasion c_j ($j=cst$ ou per) à un paramètre θ est donnée par la dérivée de c_k par rapport à θ , i.e. $dc_k/d\theta$. Avec une perturbation $\Delta\theta$ de θ , la sensibilité de c_k peut être approximée par

$$(c_k(\theta + \Delta\theta) - c_k(\theta))/\Delta\theta.$$

L'élasticité est définie comme étant $(dc_k/c_k)/(d\theta/\theta)$. Pour un environnement périodique de période T , soit θ_j la valeur de θ lors de la phase j . Alors, la sensibilité (resp. l'élasticité) de c_k à θ est la moyenne des sensibilités (resp. élasticités) de c_k aux θ_j ou $j = 1, \dots, T$, i.e.

$$\left(\sum_{j=1}^T dc_k/d\theta_j \right) / T$$

et

$$\left(\sum_{j=1}^T (\theta_j/c_k) dc_k/d\theta_j \right) / T$$

respectivement (Caswell et al., 2011).

Les sensibilités et les élasticités de la vitesse d'invasion de *T. dimidiata* aux paramètres démographiques f_a , S_a , S_j , F_{ma} , données dans le tableau 3.1, et au paramètre de dispersion α sont présentées dans la figure 4.6. Les modèles pour la dispersion constante et la dispersion périodique sont qualitativement similaires. La vitesse d'invasion est plus sensible à F_{ma} , S_a

et S_j . L'élasticité est plus grande par rapport à la survie adulte S_a : en effet, une variation de 1% de S_a provoque une variation de 1.5% de c_{cst} .

En conséquence, une stratégie efficace pour la lutte anti-vectorielle pourrait être de réduire la probabilité de transition du stade juvénile au stade adulte (F_{ma}), la survie des adultes (S_a) et la survie des juvéniles (S_j).

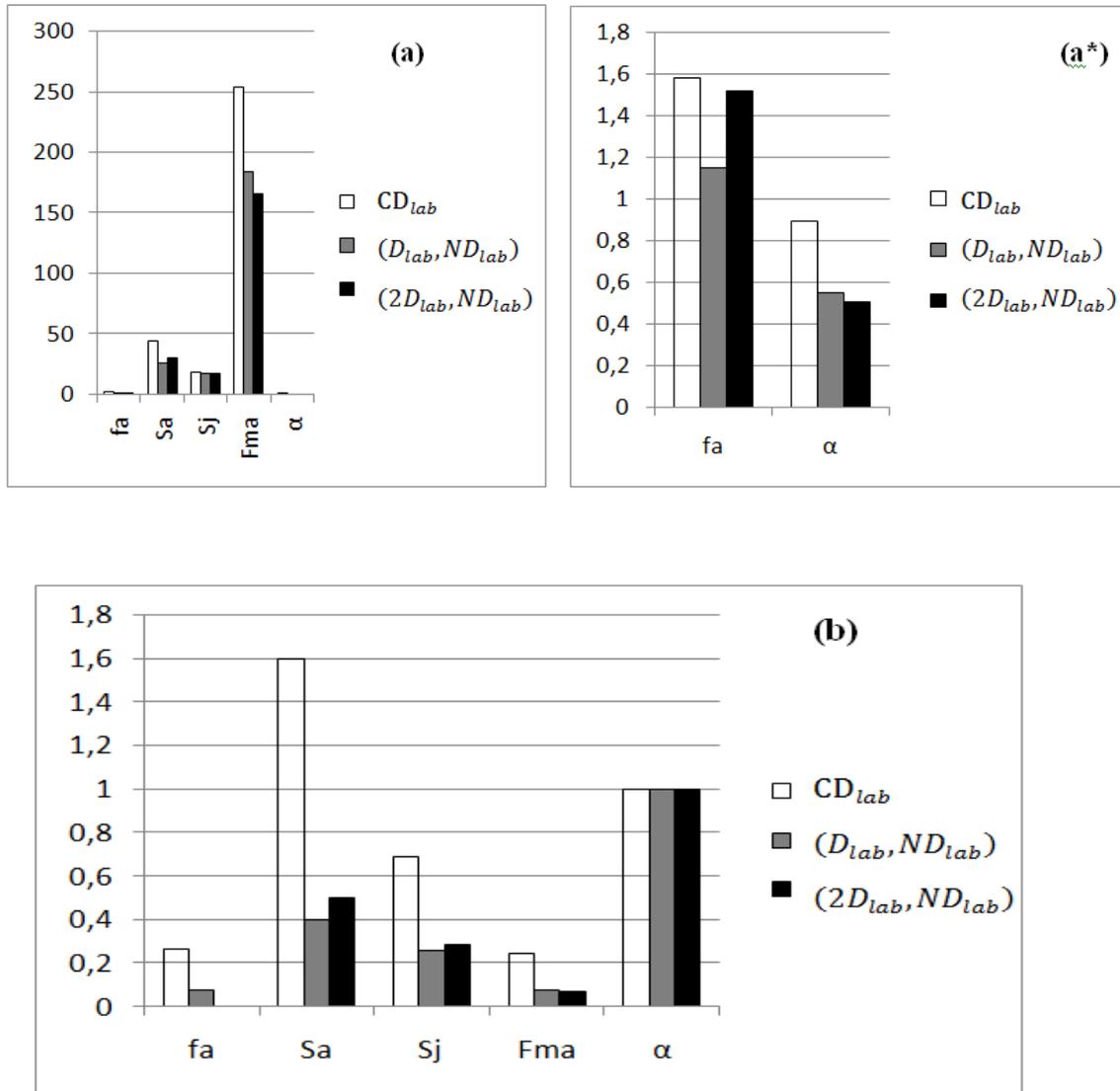


Fig. 4.6. Sensibilité et élasticité de la vitesse d'invasion aux changements des paramètres démographiques et de dispersion pour le cas constant CD_{lab} (barre transparente), le cas périodique (D_{lab}, ND_{lab}) avec une saison de dispersion (barre grise), et le cas périodique $(2D_{lab}, ND_{lab})$ avec deux saisons de dispersion (barre noir). Voir tableau 3.1 pour les paramètres démographiques. **(a)** sensibilité à f_a (fertilité), S_a (probabilité de survie d'un adulte), S_j (probabilité de survie d'un juvénile), F_{ma} (probabilité de maturation) et α (distance moyenne de dispersion), **(a*)** sensibilité à f_a et α non apparent dans (a); **(b)** élasticité.

Discussion et perspectives

Le but de cette étude était d'estimer la vitesse d'invasion de *T. dimidiata* dans différentes situations écologiques en utilisant une méthode mathématique qui permet l'intégration de deux types de dispersion spatiale : une "dispersion constante", c'est-à-dire une dispersion hebdomadaire ne variant pas au cours l'année et une "dispersion périodique", c'est-à-dire une dispersion hebdomadaire intervenant uniquement pendant une période de 3 ou 6 mois.

Les modèles constants et périodiques ont été étudiés en tenant compte de divers ensembles de paramètres démographiques représentant différentes situations entomologiques et écologiques. Dans toutes ces situations, les abondances des insectes ont été calculées analytiquement en appliquant les propriétés des polynômes de Chebyshev de deuxième espèce et asymptotiquement estimées en appliquant la méthode du point selle. L'expression de la vitesse d'invasion déduite de ces approximations coïncide avec la formule obtenue par Neubert et Caswell (2000). En conséquence, cette méthode fournit une nouvelle application des polynômes orthogonaux qui consiste en une représentation formelle des solutions des EIDS linéaires à deux stades, un comportement asymptotique des solutions et le calcul de la vitesse d'invasion. Cela a également, fournit une application biologique des coefficients de la RRTT qui ont été définis à partir des paramètres démographiques.

La première conclusion importante de cette étude est que, à capacité moyenne de dispersion sur l'année égale, la vitesse d'invasion est plus grande lorsque la dispersion est saisonnière que quand elle se produit régulièrement sur toute l'année. De plus, la vitesse d'invasion augmente avec la réduction de la durée de la saison de dispersion. Ceci a des implications importantes pour la lutte anti-vectorielle, car il existe une variabilité importante des modèles de dispersion entre les différentes espèces de triatomines (Waleckx et al., 2015) avec certaines espèces comme *T. dimidiata*, montrant une tendance saisonnière avec un pic d'abondance de trois mois observée dans les habitations humaines (Barbu et al., 2009; Dumonteil et al., 2013). Nos

résultats indiquent que les espèces hématophages à dispersion saisonnière sont plus susceptibles d'étendre leur aire géographique de distribution que les espèces dispersantes durant toute l'année. Par ailleurs, l'analyse de sensibilité montre que la lutte anti-vectorielle de ces espèces ayant un potentiel envahissant fort, devrait se concentrer principalement (si possible) sur la transition du juvénile à l'adulte, la survie des adultes et sur la survie des juvéniles.

La deuxième conclusion importante de notre étude est que la vitesse d'invasion est plus élevée (jusqu'à 34.7%) quand on suppose une dispersion liée à des valeurs faibles de paramètres démographiques, soit en raison de l'absence d'hôte soit de l'apparition d'ouragan.

Enfin, l'analyse de la distribution de la distance de dispersion des adultes montre que la distance maximale parcourue varie avec le paramètre traduisant la capacité de dispersion: α . Plus α est élevé, plus la distance maximale atteinte est grande, et ceci quelle que soit la situation écologique considérée.

Nous discutons maintenant ces principales prédictions théoriques en liaison avec les connaissances empiriques de la dispersion de quelques triatomines présentées dans la littérature.

Nous nous sommes focalisés sur *T. dimidiata* parce que sa dispersion a été identifiée comme un facteur clé de la transmission de la maladie de Chagas à l'homme chez cette espèce de vecteur non-domicilié (Gourbière et al., 2008). Cette espèce a généré des études de terrain à long terme et des travaux de modélisation offrant l'une des rares évaluations quantitatives de la dispersion des triatomines dans le domaine (Nouvellet et al., 2015). Les effets de la saisonnalité marqués de nos résultats suggèrent qu'il serait important pour des objectifs fondamentaux et appliqués de réaliser le même type d'études chez d'autres espèces de triatomines et d'estimer leur capacité d'invasion. En effet, la littérature montre que plusieurs espèces de triatomines dispersent surtout durant des périodes de temps courtes et chaudes, ce qui nous invite à supposer que ces espèces seraient plus susceptibles d'élargir leur portée géographique que les autres espèces dispersant durant toute l'année. En Amérique du Nord la dispersion

naturelle maximale de l'espèce *T. protacta* a été observé en Juillet et Août avec des mouvements confinés à une thermo-période de 15.5 °C à 24,4 °C (Wood, 1967). Zeledón (Zeledón, 1976) affirme que les températures élevées dans les pays où les saisons sont marquées semblent stimuler la dispersion de certaines espèces, cette dernière expliquant, au moins en partie, l'augmentation du nombre de cas de maladie de Chagas aiguë au cours du printemps et de l'été. Dumonteil et al. (2002) ont noté de fortes variations saisonnières dans les populations de *T. dimidiata*, avec une plus grande abondance pendant la saison chaude et sèche en Avril-Juin dans les habitations, mais une réduction de la colonisation des maisons durant le reste de l'année; cette observation couplée à une analyse de la structure en stade de développement, suggèrent que les adultes qui vols envahiraient saisonnièrement les maisons jouant ainsi un rôle important dans la transmission de *T. cruzi* à l'homme.

La relation entre la température et la dispersion des triatomines semble avoir une base physiologique. Pour *Dipetalogaster maximus*, lorsque la température augmente de 30 à 37 °C, l'activité musculaire pendant le vol est renforcée par une alimentation en énergie (Scaraffia and Gerez De Burgos, 2000). Naiff et ses collègues (Naiff et al., 1998), ont trouvé dans la localité urbaine de Manaus (Brésil) que les mâles de *P. geniculatus* étaient observés plus fréquemment pendant la saison sèche. Schofield et ses collaborateurs (Schofield et al., 1992) estiment que, chez *T. infestans*, la température influence, non seulement la proportion des insectes volants, mais aussi la distance parcourue. Vazquez Prokopec et ces collaborateurs (Vazquez Prokopec et al., 2006), ont développé un modèle empirique d'initiation de vol et prédit que la dispersion par le vol de *T. infestans* culminerait en été; quand les vents étaient inférieurs à 5 kilomètres par heure, l'arrivée des adultes *T. infestans* sur les pièges lumineux était significativement associée à la température maximale et l'humidité relative. Mac Cord et d'Almeida (Mac Cord and d'Almeida, 1986) ont observé que des individus nourris de *T. infestans*, dispersent à partir du huitième jour jeun quand ils sont exposés à 30 °C pendant quatre heures.

Nous avons également établi que la vitesse d'invasion est sensiblement plus élevée lorsque la période de dispersion est associée à des taux

démographiques faibles, ce qui pourrait survenir à la suite d'une absence d'hôtes. Ce résultat est en accord avec les travaux expérimentaux sur l'influence du jeûne sur la dispersion. Mac Cordand et d'Almeida (1986) ont constaté que la longueur de la période de jeûne avait plus d'influence sur la dispersion des triatomine que la température. Ces conclusions ont ensuite été corroborées par (Lehane et al., 1992), qui ont déterminé que l'initiation du vol en *T. infestans* est associée à un faible statut nutritionnel et augmente avec la température.

Lehane et al. (1992) ont également mis au point un modèle prédictif de la probabilité d'initiation de vol et ont conclu que le vol serait rare durant les mois froids (<20 °C), mais que de 5% à 10% de la population d'une maison infestée volerait chaque nuit au cours des mois les plus chauds lorsque la température s'approche des 30 °C. Toutefois, quand l'état nutritionnel des insectes baisse de manière significative, cette proportion décroît à 30%. D'autres recherches ont abouti à des conclusions similaires pour *T. protracta*: les vols se sont produits lorsque des insectes affamés étaient stimulés par des températures estivales supérieures à la moyenne (Sjogren and Ryckman, 1966). Notons également l'importance du vent (ce qui peut conduire à une faible démographie, en présence des ouragans), qui influence la dispersion de *R. prolixus* (D'Ascoli and Gómez-Núñez, 1966) et de *T. dimidiata* (Dumonteil et al., 2004).

Nos modèles montrent logiquement que la vitesse d'invasion dépend également de la capacité de dispersion des triatomines, à savoir le noyau de dispersion, qui varie selon l'espèce. Pour *T. dimidiata*, notre analyse montre que la vitesse croît quand la capacité de dispersion moyenne α augmente. Miles (1976) et Foratini et al. (1977) ont montré que *P. megistus* est capable de disperser sur de longues distances en direction des maisons alors qu'on a jamais observé de vol chez *T. sherlocki*. Au contraire, *T. juazeirensis* (une espèce très proche de la précédente) présente d'excellente capacité de vol et les hybrides du laboratoire entre ces deux espèces montrent des capacités de dispersion intermédiaire (Almeida et al., 2012). *T. infestans* et *R. prolixus* font également partie des espèces qui volent facilement. Ces différences entre espèces dans l'aptitude au vol s'expliqueraient par des différences de

structures morphologiques associés aux capacités locomotrices ainsi que par des variations physiologiques (Gringorten and Friend, 1979).

Par ailleurs, la vitesse d'invasion de *T. cruzi* a été étudiée par Crawford et al. (2013) sous différents scénarios de migration des vecteurs. Dans le cas où aucune direction de migration n'est privilégiée par les vecteurs, la vitesse de l'invasion de l'épidémie varie de 4.05 km/an à 8.45 km/an (ou de 78 m/semaine à 162.5 m/semaine). Lorsque les vecteurs migrent avec une direction préférentielle, cet intervalle des vitesses devient 2.56 km/an à 10.74 km/an (ou 50 m/semaine à 206.5 m/semaine). Nous avons calculé la vitesse d'invasion de *T. dimidiata* dans des environnements périodiques sous différentes situations biologiques; dans le cas périodique le plus réaliste (trois mois de dispersion), la vitesse d'invasion varie de 33 m/semaine à 64 m/semaine. Ainsi dans ces deux études, les valeurs des vitesses d'invasion sont faibles en dépit du fait, que pour notre étude en moyenne 44% des adultes présentent une capacité de voler supérieure à 100 m en un seul vol (Schofield et al., 1991; Schofield et al., 1992), information prise en compte dans le noyau de dispersion utilisé. Ceci s'explique par la saisonnalité et les faibles valeurs de certains paramètres démographiques (par exemple, la maturation $F_{ma} = 0.026$). Dans l'étude de Crawford et al. (2013) ceci dépendrait de l'hypothèse selon laquelle les triatomines peuvent disperser durant seulement 5 semaines et d'un taux de maturation affectant le taux de dispersion. Dans cette même étude, les vitesses d'invasion calculées à partir du modèle (AC) peuvent être considérées comme des valeurs supérieures pour le modèle (EIDS) car l'épidémie se propage par l'intermédiaire de deux espèces de deux triatomines (par les taux de dispersion, de migration et d'infection) et deux espèces hôtes (par les taux d'infection).

Notre analyse de sensibilité suggère que la lutte anti-vectorielle contre ces espèces devrait se concentrer principalement (si possible) sur le taux de transition du stade juvénile au stade adulte (F_{ma}), la survie des adultes (S_a) et la survie des juvéniles (S_j). Cependant, très peu de données sur l'effet des insecticides selon le stade de développement des triatomines existent. En effet, la plupart des papiers utilisent un seul stade larvaire (la recommandation actuelle de l'Organisation mondiale de la Santé est

d'utiliser uniquement le premier stade larvaire) et quand ils utilisent plusieurs stades larvaires, le type et le nombre de chaque stade ne sont en général pas indiqués et/ou les résultats ne montrent pas d'effet des stades larvaires. Lorsque la dieldrin (insecticide) a été utilisée dans les années soixante dix (cet insecticide n'est plus utilisé aujourd'hui) tous les adultes sont morts, alors que seulement 33% des larves du cinquième stade sont morts après une exposition de 48 heures au papier-filtre avec une concentration de 1.6% de dieldrin (Nocerino, 1975). Par conséquent, notre étude et celle de Nocerino montrent que l'effet des insecticides sur la survie des différents stades d'insectes devrait être étudié.

Notre analyse montre qu'un contrôle plus efficace peut consister à perturber la transition du stade larvaire au stade adulte (F_{ma}). Une possibilité pourrait être d'utiliser des substances mimétiques de l'hormone juvénile. L'hormone juvénile est une hormone qui contrôle le développement post-embryonnaire ainsi que la reproduction chez les insectes. Elle maintient les caractères juvéniles, en favorisant les mues larvaires et en retardant la métamorphose. Ces substances mimétiques, comme le Précocène, sont non toxique mais à action lente et active seulement sur quelques stades (Schofield, 1985). Garcia et ses collaborateurs (Garcia et al, 1987) indiquent que le Précocène et Azadirachtine sont des inhibiteurs efficaces de la mue et la reproduction chez *Rhodnius prolixus*; toutefois, ils mentionnent que le temps d'application est critique et que seulement les applications de ces composés au début des périodes de mue provoquent leurs effets sur les nymphes. En général la Proallatotoxin, et en particulier le Précocène, révèlent des effets importants sur l'alimentation, le cycle de mue et la reproduction dans *R. Prolixus* (Azambuja et Garcia, 1987).

Pour conclure, notre travail montre que la variation saisonnière dans le processus de dispersion ne peut être négligée lors de l'estimation de la capacité d'invasion des triatomines et, vraisemblablement pour d'autres organismes. Alors que les modèles utilisés ici considèrent un environnement déterministe (i.e. constant ou avec des variations saisonnières), les paramètres démographiques sont généralement influencés par la stochasticité environnementale (variation imprévisible) dans le temps, qui a été récemment proposé pour les triatomines (Menu et al., 2010; Pelosse et al.,

2013). Comment de telles variations imprévisibles de l'environnement affectent la démographie et/ou la dispersion des insectes et leur vitesse d'invasion reste à étudier. Comme les paramètres démographiques et de dispersion varient avec le temps, ces développements ultérieurs représenteraient une extension naturelle du cadre présenté dans cette étude, et de l'utilisation des polynômes orthogonaux et leurs propriétés asymptotiques.

Références bibliographiques

- Abad-Franch, F., Diotaiuti, L., Gurgel-Gonçalves, R., and Gürtler, R.E., 2013. Certifying the interruption of Chagas disease transmission by native vectors: cui bono? *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 108, 251-254.
- Allee, W.C., 1931. *Animal aggregations*. University of Chicago, Chicago, IL.
- Aronson, D., The asymptotic speed of propagation of a simple epidemic, *Nonlinear diffusion*, Vol. 14. Pitman London 1977, pp. 1-23.
- Aronson, D.G., and Weinberger, H.F., *Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve pulse propagation*, *Partial differential equations and related topics*, Springer 1975, pp. 5-49.
- Aronson, D.G., and Weinberger, H.F., 1978. Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Advances in Mathematics* 30, 33-76.
- Barbu, C., Dumonteil, E., and Gourbière, S., 2009. Optimization of control strategies for non-domiciliated *Triatoma dimidiata*, Chagas disease vector in the Yucatán peninsula, Mexico. *PLoS neglected tropical diseases* 3, e416.
- Barbu, C., Dumonteil, E., and Gourbière, S., 2010. Characterization of the Dispersal of Non-Domiciliated *Triatoma dimidiata* through the Selection of Spatially Explicit Models. *PLoS Negl Trop Dis* 4, e777.
- Barbu, C., Dumonteil, E., and Gourbière, S., 2011. Evaluation of spatially targeted strategies to control non-domiciliated *Triatoma dimidiata* vector of Chagas disease. *PLoS neglected tropical diseases* 5, e1045.
- Beverton, R., and Holt, S., 1957. On the dynamics of exploited fish populations, fishery investigations series II volume XIX, Ministry of Agriculture. Fisheries and Food 22.
- Borges, É.C., Dujardin, J.-P., Schofield, C.J., Romanha, A.J., and Diotaiuti, L., 2005. Dynamics between sylvatic, peridomestic and domestic populations of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) in Ceará State, Northeastern Brazil. *Acta tropica* 93, 119-126.
- Bosch, F., Metz, J.A.J., and Diekmann, O., 1990. The velocity of spatial population expansion. *Journal of Mathematical Biology* 28, 529-565.
- Bramson, M., 1983. Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves *Mem. Amer. Math. Soc.* 44.
- Bramson, M.D., 1978. Maximal displacement of branching brownian motion. *Communications on Pure and Applied Mathematics* 31, 531-581.
- Briggs, C.J., and Hoopes, M.F., 2004. Stabilizing effects in spatial parasitoid–host and predator–prey models: a review. *Theoretical population biology* 65, 299-315.
- Canals, M., Solís, R., Tapia, C., Ehrenfeld, M., and Cattán, P., 1999. Comparison of some behavioral and physiological feeding parameters of *Triatoma infestans* Klug, 1834 and *Mepraia spinolai* Porter, 1934, vectors of Chagas disease in Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94, 687-692.
- Caswell, H., 2001. *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell, H., Neubert, M., and Hunter, C., 2011. Demography and dispersal: invasion speeds and sensitivity analysis in periodic and stochastic environments. *Theoretical Ecology* 4, 407-421.
- Caswell, H., Nisbet, R.M., de Roos, A.M., and Tuljapurkar, S., *Structured-population models: many methods, a few basic concepts*, *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*, Springer 1997, pp. 3-17.
- Catala, S., 1991. biting rate of *Triatoma infestans* in Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 5, 325-333.
- Ceballos, L., Vazquez-Prokopec, G., Cecere, M., Marcet, P., and Gürtler, R., 2005. Feeding rates, nutritional status and flight dispersal potential of peridomestic populations of *Triatoma infestans* in rural northwestern Argentina. *Acta tropica* 95, 149-159.

- Chagas, C., 1909. Nova tripanozomíaze humana: estudos sobre a morfologia e o ciclo evolutivo do *Schizotrypanum cruzi* n. gen., n. sp., agente etiológico de nova entidade morbida do homem. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 1, 159-218.
- Chihara, T.S., 1978. *An Introduction to Orthogonal Polynomials*. Gordon and Breach, New York.
- Cissé, B., El Yacoubi, S., and Gourbière, S., 2016. A cellular automaton model for the transmission of Chagas disease in heterogeneous landscape and host community. *Applied mathematical modelling* 40, 782-794.
- Clark, J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist* 152, 204-224.
- Collier, B., Bosque, C., Rodriguez, E., and Rabinovich, J.E., 1977. The energy budget of *Triatoma phyllosoma* (Hemiptera, Reduviidae) under laboratory conditions. *J Med Entomol* 14, 425-433.
- Coura, J.R., and Castro, S.L.d., 2002. A Critical Review on Chagas Disease Chemotherapy. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97, 3-24.
- Crawford, B.A., and Kribs-Zaleta, C.M., 2013. Vector migration and dispersal rates for sylvatic *Trypanosoma cruzi* transmission. *Ecological Complexity* 14, 145-156.
- Crawford, B.A., Kribs-Zaleta, C.M., and Ambartsoumian, G., 2013. Invasion Speed in Cellular Automaton Models for *T. cruzi* Vector Migration. *Bulletin of Mathematical Biology* 75, 1051-1081.
- D'Ascoli, A., and Gómez-Núñez, J., 1965. [Notes on the dispersion methods of *Rhodnius prolixus* Stal]. *Acta científica venezolana* 17, 22-25.
- Daniels, H.E., 1954. Saddlepoint approximations in statistics. *Ann Math Stat* 25, 631-650.
- de-Camino-Beck, T., and Lewis, M., 2009. Invasion with stage-structured coupled map lattices: application to the spread of scentless chamomile. *Ecological Modelling* 220, 3394-3403.
- Devillers, H., Lobry, J.R., and Menu, F., 2008. An agent-based model for predicting the prevalence of *Trypanosoma cruzi* I and II in their host and vector populations. *Journal of Theoretical Biology* 255, 307-315.
- Dumonteil, E., Nouvellet, P., Rosecrans, K., Ramirez-Sierra, M.J., Gamboa-Leon, R., Cruz-Chan, V., Rosado-Vallado, M., and Gourbière, S., 2013. Eco-bio-social determinants for house infestation by non-domiciliated *Triatoma dimidiata* in the Yucatan peninsula, Mexico. *PLoS neglected tropical diseases* 7, e2466.
- Dumonteil, E., Gourbière, S., Barrera-Perez, M., Rodriguez-Felix, E., Ruiz-Pina, H., Banos-Lopez, O., Ramirez-Sierra, M.J., Menu, F., and Rabinovich, J.E., 2002. Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatan Peninsula of Mexico. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 67, 176-183.
- Fife, P.C., and McLeod, J.B., 1977. The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions. *Archive for Rational Mechanics and Analysis* 65, 335-361.
- Fisher, R.A., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7, 355-369.
- Forattini, O.P., Ferreira, O.A., Silva, E.O.d.R., and Rabello, E.X., 1975. Aspectos ecológicos da tripanossomíase americana: VII-Permanência e mobilidade do *Triatoma sordida* em relação aos ecótopos artificiais. *Rev. Saúde públ*, 467-76.
- Friend, W., Choy, C., and Cartwright, E., 1965. The effect of nutrient intake on the development and the egg Production of *Rhodnius prolixus* Ståhl (Hemiptera: Reduviidae). *Canadian journal of zoology* 43, 891-904.
- Galaktionov, V.A., 2013. The KPP-problem and log t-front shift for higher-order semilinear parabolic equations. *Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics* 283, 44-74.
- Galvão, C., Rocha, D.d.S., Jurberg, J., and Carcavallo, R., 2001. Início da atividade de vôo em *Triatoma infestans* (Klug, 1834) e *T. melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96, 137-140.
- Gourbière, S., Dorn, P., Tripet, F., and Dumonteil, E., 2012. Genetics and evolution of triatomines: from phylogeny to vector control. *Heredity* 108, 190-202.
- Gourbière, S., Dumonteil, E., Rabinovich, J.E., Minkoue, R., and Menu, F., 2008. Demographic and dispersal constraints for domestic infestation by non-domiciliated Chagas disease vectors

- in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 78, 133-139.
- Guhl, F., Pinto, N., and Aguilera, G., 2009. Sylvatic triatominae: a new challenge in vector control transmission. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 104, 71-75.
- Gurevitz, J.M., Gaspe, M.S., Enríquez, G.F., Vassena, C.V., Alvarado-Otegui, J.A., Provecho, Y.M., Cueto, G.A.M., Picollo, M.I., Kitron, U., and Gürtler, R.E., 2012. Unexpected failures to control Chagas disease vectors with pyrethroid spraying in northern Argentina. *Journal Of Medical Entomology* 49, 1379-1386.
- Gürtler, R.E., Diotaiuti, L., and Kitron, U., 2008. Commentary: Chagas disease: 100 years since discovery and lessons for the future. *International journal of epidemiology* 37, 698-701.
- Gürtler, R.E., Ceballos, L.A., Ordóñez-Krasnowski, P., Lanati, L.A., Stariolo, R., and Kitron, U., 2009. Strong host-feeding preferences of the vector *Triatoma infestans* modified by vector density: implications for the epidemiology of Chagas disease. *PLoS neglected tropical diseases* 3, e447.
- Guzman-Tapia, Y., Ramirez-Sierra, M.J., Escobedo-Ortegon, J., and Dumonteil, E., 2005. Effect of Hurricane Isidore on *Triatoma dimidiata* distribution and Chagas disease transmission risk in the Yucatan Peninsula of Mexico. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 73, 1019-1025.
- Hamel, F., and Roques, L., 2010. Fast propagation for KPP equations with slowly decaying initial conditions. *Journal of differential equations* 249, 1726-1745.
- Hamel, F., Nolen, J., Roquejoffre, J.-M., and Ryzhik, L., 2013. A short proof of the logarithmic Bramson correction in Fisher-KPP equations. *Netw. Heterog. Media* 8, 275-279.
- Hashimoto, K., and Schofield, C.J., 2012. Elimination of *Rhodnius prolixus* in Central America. *Parasit Vectors* 5, 45.
- Hassell, M.P., Comins, H.N., and May, R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353, 255-258.
- Jiang, M., and Zhang, Q., 2008. A coupled map lattice model of tree dispersion. *Discrete and Continuous Dynamical Systems Series B* 9, 83.
- John M, K., and Barlow, N.D., 2001. A spatial model for the successful biological control of *Sitona discoideus* by *Microctonus aethiopoies*. *Journal of Applied Ecology* 38, 162-169.
- Kanel, Y.I., The behavior of solutions of the Cauchy problem when the time tends to infinity, in the case of quasilinear equations arising in the theory of combustion, *Soviet Math. Dokl*, Vol. 1. 1960, pp. 533-536.
- Kendall, D.G., 1965. Mathematical models of the spread of infection. *Mathematics and computer science in biology and medicine* 213, 213-225.
- Kolmogorov, A.N., Petrovsky, I., and Piskunov, N., 1937. Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Mosc. Univ. Bull. Math* 1, 1-25.
- Kot, M., 1992. Discrete-time travelling waves: ecological examples. *Journal of Mathematical Biology* 30, 413-436.
- Kot, M., and Schaffer, W.M., 1986. Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences* 80, 109-136.
- Kot, M., and Neubert, M., 2008. Saddle-Point Approximations, Integrodifference Equations, and Invasions. *Bulletin of Mathematical Biology* 70, 1790-1826.
- Kot, M., Lewis, M.A., and Van Den Driessche, P., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77, 2027-2042.
- Lau, K.-S., 1985. On the nonlinear diffusion equation of Kolmogorov, Petrovsky, and Piskunov. *Journal of differential equations* 59, 44-70.
- Lee, C., Hoopes, M., Diehl, J., Gilliland, W., Huxel, G., Leaver, E., McCann, K., Umbanhowar, J., and Mogilner, A., 2001. Non-local concepts and models in biology. *Journal of Theoretical Biology* 210, 201-219.
- Lehane, M., McEwen, P., Whitaker, C., and Schofield, C., 1992. The role of temperature and nutritional status in flight initiation by *Triatoma infestans*. *Acta tropica* 52, 27-38.

- Levy, M.Z., Quíspe-Machaca, V.R., Ylla-Velasquez, J.L., Waller, L.A., Richards, J.M., Rath, B., Borrini-Mayori, K., del Carpio, J.G.C., Cordova-Benzaquen, E., and McKenzie, F.E., 2008. Impregnated netting slows infestation by *Triatoma infestans*. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 79, 528-534.
- Lewis, M., Neubert, M., Caswell, H., Clark, J., and Shea, K., 2006. A guide to calculating discrete-time invasion rates from data. *Conceptual ecology and invasion biology: reciprocal approaches to nature*, 169-192.
- Li, B., Weinberger, H.F., and Lewis, M.A., 2005. Spreading speeds as slowest wave speeds for cooperative systems. *Mathematical biosciences* 196, 82-98.
- Lui, R., 1989a. Biological growth and spread modeled by systems of recursions. II. biological theory. *Mathematical Biosciences* 93, 297-311.
- Lui, R., 1989b. Biological growth and spread modeled by systems of recursions. I. mathematical theory. *Mathematical Biosciences* 93, 269-295.
- Luz, C., Fargues, J., and Grunewald, J., 1999. Development of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under constant and cyclic conditions of temperature and humidity. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94, 403-409.
- Mac Cord, J.R., and d'Almeida, S.C.G.R., 1986. The Influence of Temperature on the Behaviour of *Triatoma infestans* (Klug,1834) (Hemiptera, Reduviidae) Under Laboratory Conditions: Dispersion. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 81, 162.
- Magnus, W.O., Oberhettinger, F., and Soni, R.P., 1966. *Formulas and Theorems for the Special Functions of Mathematical Physics*. Springer-Verlag.
- Medlock, J., and Kot, M., 2003. Spreading disease: integro-differential equations old and new. *Mathematical Biosciences* 184, 201-222.
- Mesk, M., Mahdjoub, T., Gourbière, S., Rabinovich, J.E., and Menu, F., 2016. Invasion speeds of *Triatoma dimidiata*, vector of Chagas disease: An application of orthogonal polynomials method. *Journal of Theoretical Biology* 395, 126-143.
- Minoli, S.A., and Lazzari, C.R., 2006. Take-off activity and orientation of triatomines (Heteroptera: Reduviidae) in relation to the presence of artificial lights. *Acta tropica* 97, 324-330.
- Mollison, D., 1977. Spatial contact models for ecological and epidemic spread. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 283-326.
- Mollison, D., 1991. Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. *Mathematical Biosciences* 107, 255-287.
- Murray, J.D., 1984. *Asymptotic analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Naiff, M., Naiff, R.D., and Barrett, T.V., 1998. Vetores selváticos de doença de Chagas na área urbana de Manaus (AM): atividade de vôo nas estações secas e chuvosas. *Rev Soc Bras Med Trop* 31, 103-105.
- Neubert, M.G., and Caswell, H., 2000. Demography and dispersal: Calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81, 1613-1628.
- Nouvellet, P., Dumonteil, E., and Gourbière, S., 2013. The improbable transmission of *Trypanosoma cruzi* to human: the missing link in the dynamics and control of Chagas disease. *PLoS neglected tropical diseases* 7, e2505.
- Nouvellet, P., Cucunubá, Z.M., and Gourbière, S., Chapter Four - Ecology, Evolution and Control of Chagas Disease: A Century of Neglected Modelling and a Promising Future, in: Roy, M. A. and Maria Gloria, B., Eds.), *Advances in Parasitology*, Vol. Volume 87. Academic Press 2015, pp. 135-191.
- Pacheco-Tucuch, F.S., Ramirez-Sierra, M.J., Gourbière, S., and Dumonteil, E., 2012. Public street lights increase house infestation by the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata*. *PLoS One* 7, e36207.
- Payet, V., Ramirez-Sierra, M., Rabinovich, J., Menu, F., and Dumonteil, E., 2009. Variations in sex ratio, feeding, and fecundity of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) among habitats in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 9, 243-251.
- Petrova, S.S., and Solov'ev, A.D., 1997. The origin of the method of steepest descent. *Historia Mathematica* 24, 361-375.

- Petrovskii, S.V., and Li, B.-L., 2005. Exactly solvable models of biological invasion. CRC Press.
- Pinto Dias, J.C., 2013. Human Chagas Disease and Migration in the Context of Globalization: Some Particular Aspects. *Journal of tropical medicine* 2013, 9.
- Powell, J.A., Slapničar, I., and van der Werf, W., 2005. Epidemic spread of a lesion-forming plant pathogen—analysis of a mechanistic model with infinite age structure. *Linear Algebra and its Applications* 398, 117-140.
- Radcliffe, J., and Rass, L., 1984. Saddle point approximations in n-type epidemics and contact birth processes. *Rocky Mountain Journal of Mathematics* 14, 599-618.
- Radcliffe, J., and Rass, L., 1997. Discrete time spatial models arising in genetics, evolutionary game theory, and branching processes. *Mathematical Biosciences* 140, 101-129.
- Ramirez-Sierra, M.J., Herrera-Aguilar, M., Gourbiere, S., and Dumonteil, E., 2010. Patterns of house infestation dynamics by non-domiciliated *Triatoma dimidiata* reveal a spatial gradient of infestation in rural villages and potential insect manipulation by *Trypanosoma cruzi*. *Tropical Medicine & International Health* 15, 77-86.
- Rascalou, G., Pontier, D., Menu, F., and Gourbière, S., 2012. Emergence and prevalence of human vector-borne diseases in sink vector populations. *PLoS One* 7, e36858.
- Rees, M., and Paynter, Q., 1997. Biological control of Scotch broom: modelling the determinants of abundance and the potential impact of introduced insect herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 1203-1221.
- Rees, M., and Hill, R.L., 2001. Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. *Journal of Applied Ecology* 38, 364-377.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and Recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11, 559-623.
- Rodrigues, L.A.D., Varriale, M.C., Godoy, W.A., and Mistro, D.C., Coupled Map Lattice Model for Insects and Spreadable Substances, *Ecological Modelling Applied to Entomology*, Springer 2014, pp. 141-169.
- Scaraffia, P.Y., and Gerez De Burgos, N.M., 2000. Effects of temperature and pH on hexokinase from the flight muscles of *Dipetalogaster maximus* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal Of Medical Entomology* 37, 689-694.
- Schmunis, G.A., 2007. Epidemiology of Chagas disease in non endemic countries: the role of international migration. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102, 75-86.
- Schmunis, G.A., and Yadon, Z.E., 2010. Chagas disease: a Latin American health problem becoming a world health problem. *Acta tropica* 115, 14-21.
- Schofield, C., and Galvão, C., 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta tropica* 110, 88-100.
- Schofield, C., Diotaiuti, L., and Dujardin, J., 1999. The process of domestication in triatominae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94, 375-378.
- Schofield, C., Lehane, M., McEwan, P., Catalá, S., and Gorla, D., 1991. Dispersive flight by *Triatoma sordida*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 85, 676-678.
- Schofield, C.J., 1980. Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 74, 761-769.
- Schofield, C.J., Lehane, M.J., McEwan, P., Catala, S.S., and Gorla, D.E., 1992. Dispersive flight by *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 6, 51-56.
- Schreiber, S., and Ryan, M., 2011. Invasion speeds for structured populations in fluctuating environments. *Theoretical Ecology* 4, 423-434.
- Shigesada, N., and Kawasaki, K., 2002. Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. *Dispersal ecology*, 350-373.
- Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 196-218.
- Slimi, R., El Yacoubi, S., Dumonteil, E., and Gourbiere, S., 2009. A cellular automata model for Chagas disease. *Applied mathematical modelling* 33, 1072-1085.
- Szegő, G., 1975. Orthogonal Polynomials. *Amer Math Soc Colloquium Publications* 23, Providence.
- Tanowitz, H.B., Weiss, L.M., and Montgomery, S.P., 2011. Chagas Disease Has Now Gone Global. *PLoS Negl Trop Dis* 5, e1136.

- Taylor, A.D., 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, 429-433.
- Tonn, R., Carcavallo, R., Ortega, R., and Carrasquero, B., 1976. Methods of studying Triatominae in a sylvatic environment. *Boletín de la Dirección de Malaria y Saneamiento Ambiental* 16, 146-152.
- Uchiyama, K., 1978. The behavior of solutions of some non-linear diffusion equations for large time. *Journal of Mathematics of Kyoto University* 18, 453-508.
- Vallvé, S.L., Rojo, H., and Wisnivesky-Colli, C., 1996. Urban ecology of *Triatoma infestans* in San Juan, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 91, 405-408.
- Van Assche, W., 1987. Asymptotics for Orthogonal Polynomials. *Lecture Notes in Math* 1265 Springer, Berlin.
- Vazquez Prokopec, G., Ceballos, L., Marcet, P., Cecere, M., Cardinal, M., Kitron, U., and Gürtler, R., 2006. Seasonal variations in active dispersal of natural populations of *Triatoma infestans* in rural north-western Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 20, 273-279.
- Waleckx, E., Gourbière, S., and Dumonteil, E., 2015. Intrusive versus domiciliated triatomines and the challenge of adapting vector control practices against Chagas disease. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 110, 1-15.
- Weinberger, H.F., 1982. Long-Time Behavior of a Class of Biological Models. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 13, 353-396.
- Weinberger, H.F., 2002. On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat. *Journal of Mathematical Biology* 45, 511-548.
- Weinberger, H.F., Lewis, M.A., and Li, B., 2002. Analysis of linear determinacy for spread in cooperative models. *Journal of mathematical biology* 45, 183-218.
- Weinberger, H.F., Kawasaki, K., and Shigesada, N., 2008. Spreading speeds of spatially periodic integro-difference models for populations with nonmonotone recruitment functions. *Journal of Mathematical Biology* 57, 387-411.
- WHO, 2002. Control of Chagas' disease (WHO Technical Report Series 905), 120.
- WHO, 2010. Weekly epidemiological record 85, 329-336.
- Wisnivesky Colli, C., Gürtler, R.E., Solarz, N.D., Schweigmann, N.J., Pietrokovsky, S.M., Alberti, A., and Flo, J., 1993. Dispersive flight and house invasion by *Triatoma guasayana* and *Triatoma sordida* in Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 88, 27-32.
- Wood, S.F., 1967. Ecological Relationships of *Triatoma p. protacta* (Uhler) in Griffith Park, Los Angeles. *Pacific Insects* 9, 537-550.
- Yong, K.E., Mubayi, A., and Kribs, C.M., 2015. Agent-based mathematical modeling as a tool for estimating *Trypanosoma cruzi* vector–host contact rates. *Acta tropica* 151, 21-31.
- Zeledón, R., 1976. Effects of Triatomine Behavior on *Trypanosoma* transmission. Pp: 326-329. In: *New Approaches in American Trypanosomiasis Research. Proceedings of an International Symposium, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil, 18-21 March 1975.* Pan American Health Organization. Scientific Publications. N 318, 410 pp.
- Zeledón, R., 1981. *El Triatoma dimidiata* [Latreille, 1811] y su Relación con la Enfermedad de Chagas. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica, 146 pp.
- Zeledón, R., Guardia, V.M., Zuñiga, A., and Swartzwelder, J.C., 1970. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) II. Life span of adults and fecundity and fertility of females. *Journal Of Medical Entomology* 7, 462-469.

Annexes

Annexe A: Programme Maple pour comparer les densités des adultes et leurs approximations. Fig. 4.1 du chapitre 4.

```
#####

Partie des packages

#`#####

with(intrans) :

with(Optimization) :

with(plots) :

with(orthopoly) :

### #####

##Partie des données

#`#####

Digits := 20 :

# pas de temps en semaines #

 $\tau l := 1 :$ 

# valeur maximale de l'intervalle des distances #

x1 := 50 :

# temps écoulé #

#t1 := 5:

# transformée exponentielle de la condition initiale des adultes #

A0 := 1 :

#transformée exponentielle de la condition initiale des juvéniles #
```

$J0 := 0 :$

**### Entrer les valeurs des paramètres dans le vecteur V0 ci-dessous
###**

$$V0 := \left[T = 266.35, L = 480, S = 0.585875686, F = 302.93, kernelA \right. \\ \left. = \frac{1}{1 - (30s)^2}, kernelJ = 1, kernelAJ = 1, kernelJA \right. \\ \left. = \frac{1}{1 - (30s)^2} \right] :$$

**# T est le temps de développement moyen de l'œuf à l'adulte où
l'unité est le jour #**

**# L est la longévité moyenne de la femelle adulte où l'unité est le
jour #**

S est la survie de l'œuf à l'adulte pour la période T

F est le nombre d'œufs femelles/femelle/vie

**# `kernelA, kernelJ, kernelAJ, kernelJA, (notés KA, KJ, KAJ, KJA
dans les formules) sont les transformées exponentielle des
noyaux de dispersion #**

#####

##Partie calculs

`#####

$$V1 := eval \left(\left[Sa = 1 - \frac{7 \tau l}{L}, Sj = S \frac{7 \tau l}{T}, Fsj = 1 - \frac{7 \tau l}{T}, fmax \right. \right. \\ \left. \left. = \frac{7 F \tau l}{L}, KA = kernelA, KJ = kernelJ, KAJ = kernelAJ, KJA \right. \right. \\ \left. \left. = kernelJA \right], V0 \right) :$$

$M1 := eval(Fsj Sj KJ + Sa KA, V1) :$

$M2 := eval(Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), V1) :$

$M3 := eval((1 - Fsj) Sj KAJ J0 - Fsj Sj KJ A0, V1) :$

MS est la plus grande valeur propre de H(s)

$$MS := eval\left(\frac{(M1 + \sqrt{M1^2 + 4 M2})}{2}, V1\right):$$

$$CS := eval\left(\frac{1}{2 \cdot \sqrt{M1^2 + 4 M2}} \left((2 \cdot ((1 - Fsj) Sj KAJ J0 + Sa KA A0) - A0 (M1 - \sqrt{M1^2 + 4 M2})) \right), V1\right):$$

X0

$$X0 := [seq(x, x = 0 .. x1, 0.5)]:$$

Valeurs exactes

$$Vexacte := \left[seq \left(eval \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} \left(eval \left((-I)^{t1} \cdot M2^{\frac{t1}{2}} \cdot \left(A0 \cdot U \left(t1, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) + \frac{I \cdot M3}{\sqrt{M2}} \cdot U \left(t1 - 1, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) \right), s = I \cdot s \right), s, x \right), x = X0[i], i = 1 .. 2 \cdot x1 + 1 \right) \right]:$$

#####

Partie Résultats

Graphes

$$p0 := eval\left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} \left(eval \left((-I)^{t1} \cdot M2^{\frac{t1}{2}} \cdot \left(A0 \cdot U \left(t1, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) + \frac{I \cdot M3}{\sqrt{M2}} \cdot U \left(t1 - 1, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) \right), s = I \cdot s \right), s, x \right), x = 0.01\right):$$

$$AL := \text{pointplot}([[0.01, p0], seq([X0[i], Vexacte[i]], i = 2 .. 2 \cdot x1 + 1)], \text{style} = \text{line}):$$

display(AL)

Annexe B: Programme Maple pour calculer l'erreur relative. Fig. 4.2
du chapitre 4.

```
#####

Partie des packages

#`#####

with(intrans) :

with(Optimization) :

with(plots) :

with(orthopoly) :

###

#####

##Partie des données

#`#####

Digits := 30 :

# pas de temps en semaines #

 $\tau l := 1 :$ 

# valeur maximale de l'intervalle des distances #

 $x l := 800 :$ 

# temps écoulé #

 $t l := 40 :$ 

# transformée exponentielle de la condition initiale des adultes #

 $A 0 := 1 :$ 

# transformée exponentielle de la condition initiale des juvéniles #

 $J 0 := 0 :$ 
```

###

Entrer les valeurs des paramètres dans le vecteur V0 ci-dessous
###

$$V0 := \left[T = 266.35, L = 480, S = 0.585875686, F = 302.93, kernelA = \frac{1}{1 - (10s)^2}, kernelJ = 1, kernelAJ = 1, kernelJA = \frac{1}{1 - (10s)^2} \right]:$$

T est le temps de développement moyen de l'œuf à l'adulte où l'unité est le jour

L est la longévité moyenne de la femelle adulte où l'unité est le jour

S est la survie de l'œuf à l'adulte pour la période T

F est le nombre d'œufs femelles/femelle/vie

kernelA, kernelJ, kernelAJ, kernelJA, (notés KA, KJ, KAJ, KJA dans les formules) sont les transformées exponentielle des noyaux de dispersion

#####

##Partie calculs

#`#####

$$V1 := eval \left(\left[Sa = 1 - \frac{7 \tau l}{L}, Sj = S \frac{7 \tau l}{T}, Fsj = 1 - \frac{7 \tau l}{T}, fmax = \frac{7 F \tau l}{L}, KA = kernelA, KJ = kernelJ, KAJ = kernelAJ, KJA = kernelJA \right], V0 \right):$$

$$M1 := eval(Fsj Sj KJ + Sa KA, V1):$$

$$M2 := eval(Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), V1):$$

$$M3 := eval((1 - Fsj) Sj KAJ J0 - Fsj Sj KJ A0, V1):$$

MS est la plus grande valeur propre de H(s)

$$MS := eval \left(\frac{(M1 + \sqrt{M1^2 + 4 M2})}{2}, V1 \right) :$$

$$CS := eval \left(\frac{1}{2 \sqrt{M1^2 + 4 M2}} \left((2 \left((1 - Fsj) S_j KAJ J0 + Sa KA A0) - A0 (M1 - \sqrt{M1^2 + 4 M2}) \right) \right), V1 \right) :$$

Résolution de $M'/M=x/t$

$$EqL := \left[seq \left(simplify \left(\frac{diff(MS, s)}{MS} \right) - \frac{x}{tI}, x = 0 .. x1 \right) \right] :$$

$$X0 := [seq(x, x = 0 .. x1)] :$$

$$EqsL := \left[seq \left(fsolve \left(EqL[i], s, 0 .. \frac{1}{10} \right), i = 1 .. x1 + 1 \right) \right] :$$

Valeurs asymptotiques

$$K2sL := [seq(eval(diff(ln(MS), s$2), s = EqsL[i]), i = 1 .. x1 + 1)] :$$

$$AsympL := \left[seq \left(eval \left(CS \cdot e^{-X0[i] \cdot s} \cdot \frac{MS^{tI}}{\sqrt{2 \cdot evalf(\pi) \cdot tI \cdot |K2sL[i]|}}, s = EqsL[i] \right), i = 1 .. x1 + 1 \right) \right] :$$

Valeurs exactes

$$Vexacte := \left[seq \left(eval \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} \left(eval \left((-I)^{tI} \cdot M2^{\frac{tI}{2}} \cdot \left(A0 \cdot U \left(tI, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) + \frac{I \cdot M3}{\sqrt{M2}} \cdot U \left(tI - 1, \frac{I \cdot M1}{2 \cdot \sqrt{M2}} \right) \right) \right), s = I \cdot s \right), s, x \right), x = X0[i], i = 1 .. x1 + 1 \right) \right] :$$

#####

Partie Résultats

#`#####

Erreur relative moyenne en %

$$Error := \left[evalf \left(seq \left(\frac{|AsympL[i] - Vexacte[i]|}{Vexacte[i]}, i = 2 .. x1 + 1 \right) \right) \right]:$$

$$MeanRelativeError = \sum_{i=1}^{x1} |Rerror[i]|$$

MeanRelativeError = 1.704639734274786748513500118

$$Rerror40 := \left[evalf \left(seq \left(\frac{Vexacte[i] - AsympL[i]}{Vexacte[i]}, i = 2 .. x1 + 1 \right) \right) \right]:$$

GrapheErreurt40 := *pointplot*([*seq*([*X0*[*i*], *Rerror40*[*i*]], *i* = 2 .. 800)], *style* = *line*) :

GrapheErreurt20 := *pointplot*([*seq*([*X0*[*i*], *Rerror20*[*i*]], *i* = 2 .. 800)], *style* = *line*, *color* = *pink*) :

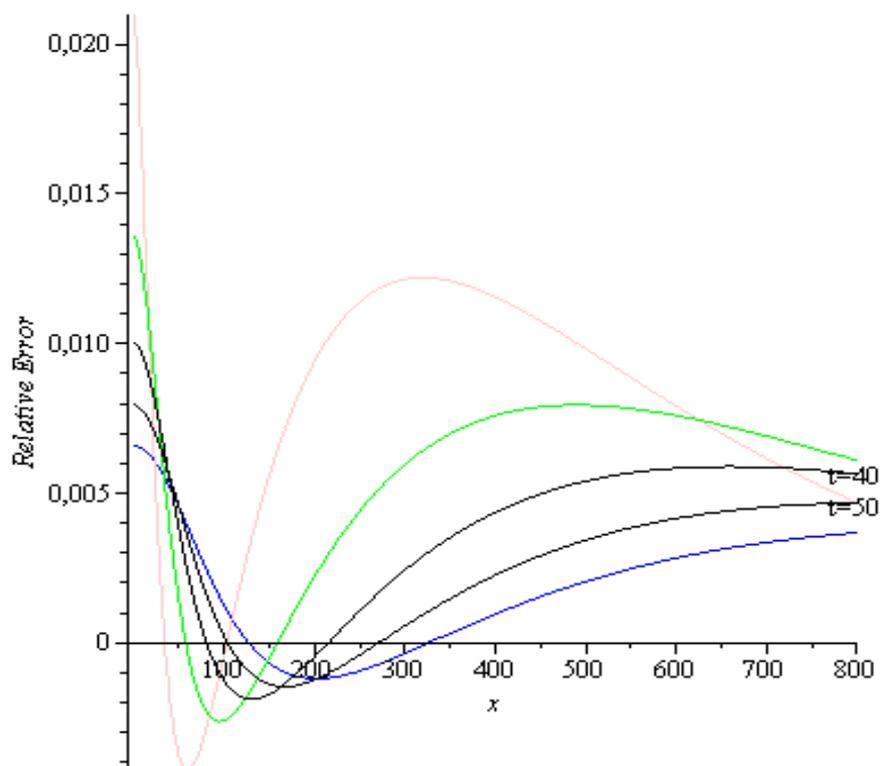
GrapheErreurt30 := *pointplot*([*seq*([*X0*[*i*], *Rerror30*[*i*]], *i* = 2 .. 800)], *style* = *line*, *color* = *green*) :

GrapheErreurt50 := *pointplot*([*seq*([*X0*[*i*], *Rerror50*[*i*]], *i* = 2 .. 800)], *style* = *line*, *labeldirections* = [*horizontal*, *vertical*], *labels* = [*x*, *Relative Error*]) :

GrapheErreurt60 := *pointplot*([*seq*([*X0*[*i*], *Rerror60*[*i*]], *i* = 2 .. 800)], *style* = *line*, *color* = *blue*) :

text1 := *textplot*({[800, 0.0045, "t=50"], [800, 0.0055, "t=40"]}) :

display(*text1*, *GrapheErreurt60*, *GrapheErreurt20*, *GrapheErreurt30*, *GrapheErreurt40*, *GrapheErreurt50*)



```
display(text1, GrapheErreurt40 , GrapheErreurt50 )
```

Annexe C : programme Maple donnant les graphes de la Fig. 4.4 du chapitre 4.

```
#####

Partie des packages

#`#####

with(intrans) :

with(Optimization) :

with(plots) :

with(orthopoly) :

with(linalg) :

with(LinearAlgebra) :

###

#####

##Partie des données

#`#####

Digits := 20 :

# pas de temps en semaines #

 $\tau l := 1 :$ 

# valeur maximale de l'intervalle des distances #

 $x l := 50 :$ 

# temps écoulé #

# transformée exponentielle de la condition initiale des adultes #

 $A0 := 1 :$ 

#transformée exponentielle de la condition initiale des juvéniles #
```

$J0 := 0 :$

###

Entrer les valeurs des paramètres dans le vecteur V0 ci-dessous
###

$$V0 := \left[T = 266.35, L = 480, S = 0.585875686, F = 302.93, kernelA \right. \\ \left. = \frac{1}{1 - (a \cdot s)^2}, kernelJ = 1, kernelAJ = 1, kernelJA \right. \\ \left. = \frac{1}{1 - (a \cdot s)^2} \right] :$$

T est le temps de développement moyen de l'œuf à l'adulte où l'unité est le jour

L est la longévité moyenne de la femelle adulte où l'unité est le jour

S est la survie de l'œuf à l'adulte pour la période T

F est le nombre d'œufs femelles/femelle/vie

kernelA, kernelJ, kernelAJ, kernelJA, (notés KA, KJ, KAJ, KJA dans les formules) sont les transformées exponentielle des noyaux de dispersion

#####

Partie calculs

#`#####

$$V00 := eval \left(\left\{ Sa = 1 - \frac{7 \tau l}{L}, S_j = S^{\frac{7 \tau l}{T}}, F_{sj} = 1 - \frac{7 \tau l}{T}, f_{max} \right. \right. \\ \left. \left. = f_{max} + 0 \cdot \frac{7 F \tau l}{L}, KA = kernelA, KJ = kernelJ, KAJ \right. \right. \\ \left. \left. = kernelAJ, KJA = kernelJA \right\}, V0 \right) :$$

$$V1 := eval \left(eval \left(\left[\xi = 0.5 \cdot (F_{sj} S_j KJ + Sa KA), \eta = S_j Sa (f_{max} (1 - F_{sj}) KAJ KJA - F_{sj} KA KJ), AS0 = 1, AS1 = Sa KA \right], V00 \right), \{ f_{max} = 4.42, a = 0 \} \right) :$$

$$AST1 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V1 \right), t=1..14 \right) \right]:$$

$$AT1 := \left[seq \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} (eval (AST1[t], s = I \cdot s), s, x), t=1..14 \right) \right]:$$

$$V2 := eval (eval ([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST1[13], AS1 = AST1[14]], V00), \{fmax = 4.42, a = 40\}):$$

$$AST2 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V2 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$\#AT2 := \left[seq \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} (eval (AST2[t], s = I \cdot s), s, x), t=1..13 \right) \right]:$$

$$V3 := eval (eval ([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST2[12], AS1 = AST2[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}):$$

$$AST3 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V3 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$\#AT3 := \left[seq \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot \text{fourier} (eval (AST3[t], s = I \cdot s), s, x), t=1..13 \right) \right]:$$

$$V4 := eval (eval ([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST3[12], AS1 = AST3[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}):$$

$$AST4 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V4 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$\#AT4 := \left[seq \left(\frac{1}{2 \cdot evalf(\pi)} \cdot fourier(eval(AST4[t], s=I \cdot s), s, x), t=1..13 \right) \right]:$$

$$V5 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax(1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST4[12], AS1 = AST4[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}):$$

$$AST5 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V5 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V6 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax(1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST5[12], AS1 = AST5[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 40\}):$$

$$AST6 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V6 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V7 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax(1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST6[12], AS1 = AST6[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}):$$

$$AST7 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V7 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V8 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax(1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST7[12], AS1 = AST7[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}):$$

$$AST8 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V8 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V9 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST8[12], AS1 = AST8[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}) :$$

$$AST9 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V9 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V10 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST9[12], AS1 = AST9[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 40\}) :$$

$$AST10 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V10 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V11 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST10[12], AS1 = AST10[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}) :$$

$$AST11 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V11 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$V12 := eval(eval([\xi = 0.5 \cdot (Fsj Sj KJ + Sa KA), \eta = Sj Sa (fmax (1 - Fsj) KAJ KJA - Fsj KA KJ), AS0 = AST11[12], AS1 = AST11[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}) :$$

$$AST12 := \left[seq \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot eval \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \cdot (AS1 - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V12 \right), t=2..14 \right) \right]:$$

$$\begin{aligned}
V13 &:= \text{eval}(\text{eval}([\xi = 0.5 \cdot (Fsj \ Sj \ KJ + Sa \ KA), \eta = Sj \ Sa \ (fmax \ (1 \\
&\quad - Fsj) \ KAJ \ KJA - Fsj \ KA \ KJ), AS0 = AST12[12], ASI \\
&\quad = AST12[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 0\}) :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
AST13 &:= \left[\text{seq} \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot \text{eval} \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \right. \right. \right. \\
&\quad \left. \left. \left. \cdot (ASI - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V13 \right), t = 2..14 \right) \right] :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
V14 &:= \text{eval}(\text{eval}([\xi = 0.5 \cdot (Fsj \ Sj \ KJ + Sa \ KA), \eta = Sj \ Sa \ (fmax \ (1 \\
&\quad - Fsj) \ KAJ \ KJA - Fsj \ KA \ KJ), AS0 = AST13[12], ASI \\
&\quad = AST13[13]], V00), \{fmax = 4.42, a = 40\}) :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
AST14 &:= \left[\text{seq} \left(\sum_{l=0}^{\text{floor}(0.5 \cdot t)} \frac{(t-l)!}{l! \cdot (t-2l)!} \cdot \text{eval} \left(\left(2 \xi \cdot AS0 + \frac{t-2l}{t-l} \right) \right. \right. \right. \\
&\quad \left. \left. \left. \cdot (ASI - 2 \cdot \xi \cdot AS0) \right) \cdot (2 \xi)^{t-1-2l} \cdot \eta^l, V14 \right), t = 2..14 \right) \right] :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\#AT5 &:= \left[\text{seq} \left(\frac{1}{2 \cdot \text{evalf}(\pi)} \cdot \text{fourier}(\text{eval}(AST5[t], s = I \cdot s), s, x), t \right. \right. \\
&\quad \left. \left. = 1..13 \right) \right] :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
AST &:= [\text{seq}(AST1[t], t = 1..14), \text{seq}(AST2[t], t = 1..13), \\
&\quad \text{seq}(AST3[t], t = 1..13), \text{seq}(AST4[t], t = 1..13), \text{seq}(AST5[t], t \\
&\quad = 1..13), \text{seq}(AST6[t], t = 1..13), \text{seq}(AST7[t], t = 1..13), \\
&\quad \text{seq}(AST8[t], t = 1..13), \text{seq}(AST9[t], t = 1..13), \text{seq}(AST10[t], t \\
&\quad = 1..13), \text{seq}(AST11[t], t = 1..13), \text{seq}(AST12[t], t = 1..13), \\
&\quad \text{seq}(AST13[t], t = 1..13), \text{seq}(AST14[t], t = 1..13)] :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
GPI55 &:= \text{plot} \left(\left[\frac{1}{2 \cdot \text{evalf}(\pi)} \cdot \text{fourier}(\text{eval}(AST[155], s = I \cdot s), s, \right. \right. \\
&\quad \left. \left. x \right), x = 0..1000, \text{color} = \text{black}, \text{style} = \text{line}, \text{linestyle} = 1, \right. \\
&\quad \left. \text{labeldirections} = [\text{horizontal}, \text{vertical}], \text{labels} = [x, \right. \\
&\quad \left. \text{adult densities } A_t(x) \text{ with } \alpha = 40 \right] \right) :
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
GPI56 &:= \text{plot} \left(\left[\frac{1}{2 \cdot \text{evalf}(\pi)} \cdot \text{fourier}(\text{eval}(AST[156], s = I \cdot s), s, \right. \right. \\
&\quad \left. \left. x \right), x = 0..1000, \text{color} = \text{black}, \text{style} = \text{line}, \text{linestyle} = 2, \right. \\
&\quad \left. \text{labeldirections} = [\text{horizontal}, \text{vertical}], \text{labels} = [x, \right. \\
&\quad \left. \text{adult densities } A_t(x) \text{ with } \alpha = 40 \right] \right) :
\end{aligned}$$

```

GP157 := plot( [ [  $\frac{1}{2 \cdot \text{evalf}(\pi)}$  · fourier(eval(AST[157], s = I·s), s,
x) ], x = 0 .. 1000, color = black, style = line, linestyle = 3,
labeldirections = [horizontal, vertical], labels = [x,
adult densities  $A_t(x)$  with  $\alpha = 40$ ] ] ) :

```

```

GP158 := plot( [ [  $\frac{1}{2 \cdot \text{evalf}(\pi)}$  · fourier(eval(AST[158], s = I·s), s,
x) ], x = 0 .. 1000, color = black, style = line, linestyle = 4,
labeldirections = [horizontal, vertical], labels = [x,
adult densities  $A_t(x)$  with  $\alpha = 40$ ] ] ) :

```

```

display(GP155, GP156, GP157, GP158)

```

Annexe D: programme Maple pour le calcul des vitesses d'invasion.
Résultats du tableau 4.1, chapitre 4.

```
#####
Partie des packages
#`#####
with(inttrans) :
with(Optimization) :
with(plots) :
with(orthopoly) :
with(linalg) :
with(LinearAlgebra) :
###
#####
###Partie des données
#`#####
Digits := 20 :
# pas de temps en semaines #
τ1 := 1 :
# valeur maximale de l'intervalle des distances #
x1 := 50 :
# temps écoulé #
# transformée exponentielle de la condition initiale des adultes #
A0 := 1 :
#transformée exponentielle de la condition initiale des juvéniles #
J0 := 0 :
###
#### Entrer les valeurs des paramètres dans le vecteur V0 ci-dessous
####
V0 := [ T = 266.35, L = 480, S = 0.585875686, F = 302.93, kernelA
=  $\frac{1}{1 - (a \cdot s)^2}$ , kernelJ = 1, kernelAJ = 1, kernelJA
=  $\frac{1}{1 - (a \cdot s)^2}$  ] :
# T est le temps de développement moyen de l'œuf à l'adulte où
l'unité est le jour #
# L est la longévité moyenne de la femelle adulte où l'unité est le
jour #
```

S est la survie de l'œuf à l'adulte pour la période T

F est le nombre d'œufs femelles/femelle/vie

`kernelA, kernelJ, kernelAJ, kernelJA, (notés KA, KJ, KAJ, KJA dans les formules) sont les transformées exponentielle des noyaux de dispersion

#####

##Partie calculs

#`#####

$$\begin{aligned}
 V00 &:= eval \left(\left\{ Sa = Sa + 0 \cdot \left(1 - \frac{7 \tau l}{L} \right), S_j = S_j + 0 \cdot S^{\frac{7 \tau l}{T}}, F_{sj} \right. \right. \\
 &= 1 - F_{ma} + 0 \cdot \left(1 - \frac{7 \tau l}{T} \right), f_{max} = f_{max} + 0 \cdot \frac{7 F \tau l}{L}, KA \\
 &= kernelA, KJ = kernelJ, KAJ = kernelAJ, KJA = kernelJA \left. \right\}, V00 \Big) \\
 &:
 \end{aligned}$$

$$MT0 := eval \left(\left[\begin{array}{cc} F_{sj} \cdot S_j \cdot KJ & Sa \cdot f_{max} \cdot KJA \\ (1 - F_{sj}) \cdot S_j \cdot KAJ & Sa \cdot KA \end{array} \right], V00 \right)$$

$$\left[\begin{array}{cc} (1 - F_{ma}) S_j & \frac{Sa f_{max}}{1 - a^2 s^2} \\ F_{ma} S_j & \frac{Sa}{1 - a^2 s^2} \end{array} \right]$$

$S := [seq(s, s = 0.005..1, 0.005)] :$

$$\begin{aligned}
 LabLab &:= \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\
 &\cdot \ln(\max(eigenvalues(Multiply(Multiply(eval(MT0, [a = 1, Sa = 0.985, f_{max} = 4.42, S_j = 0.986, F_{ma} = 0.026, s = S[i]])) \\
 &^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, f_{max} = 4.42, S_j = 0.986, \\
 &F_{ma} = 0.026, s = S[i]))^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\
 &= 0.985, f_{max} = 4.42, S_j = 0.986, F_{ma} = 0.026, s = S[i]))^{13}, \\
 &(eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, f_{max} = 4.42, S_j = 0.986, F_{ma} \\
 &= 0.026, s = S[i]))^{13}))))), i = 1..199) \Big] :
 \end{aligned}$$

$$\frac{\min(VPLabLab)}{52}$$

0.551544303531550559€

(2) · 120

66.1853164237860671€

$$\begin{aligned}
FafieldLab := & \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\
& \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\
& = 1, Sa = 0.985, fmax = \frac{0.434}{13}, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i] \left. \right) \left. \right) \\
& \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\
& Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\
& = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}, \\
& (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma \\
& = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :
\end{aligned}$$

$$\frac{\min(FafieldLab)}{52} \cdot 120$$

60.6894589924556270C

$$\begin{aligned}
SafieldLab := & \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\
& \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\
& = 1, Sa = (0.224)^{\frac{1}{13}}, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s \\
& = S[i] \left. \right) \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj \\
& = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, \\
& [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]]) \\
&)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\
& Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :
\end{aligned}$$

$$\frac{\min(SafieldLab)}{52} \cdot 120$$

62.6258423782261766C

$$\begin{aligned}
RFaLab := & \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\
& \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\
& = 1, Sa = 0.985, fmax = \frac{4.42}{2}, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i] \left. \right) \left. \right) \\
& \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\
& Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\
& = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}, \\
& (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma \\
& = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :
\end{aligned}$$

$$\frac{\min(RFaLab)}{52} \cdot 12C$$

$$RSaLab := \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\ \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\ = 1, Sa = \frac{0.985}{2}, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i] \left. \right. \left. \right) \\ \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\ Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\ = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}, \\ (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma \\ = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :$$

$$\frac{\min(RSaLab)}{52} \cdot 12C$$

$$RSjLab := \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\ \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\ = 1, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = \frac{0.986}{2}, Fma = 0.026, s = S[i] \left. \right. \left. \right) \\ \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\ Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\ = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}, \\ (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma \\ = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :$$

$$\frac{\min(RSjLab)}{52} \cdot 12C$$

$$RFmaLab := \left[seq \left(\frac{1}{S[i]} \right. \right. \\ \cdot \ln \left(\max \left(eigenvalues \left(Multiply \left(Multiply \left(\left(eval \left(MT0, \left[a \right. \\ = 1, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = \frac{0.026}{2}, s = S[i] \left. \right. \left. \right) \\ \left. \right)^{13}, (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, \\ Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}), Multiply((eval(MT0, [a = 0, Sa \\ = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma = 0.026, s = S[i]])^{13}, \\ (eval(MT0, [a = 0, Sa = 0.985, fmax = 4.42, Sj = 0.986, Fma \\ = 0.026, s = S[i]])^{13}))))), i = 1 ..199)] :$$

$$\frac{\min(RFmaLab)}{52} \cdot 12C$$