

Taux de croissance et reproductivité nette pour des modèles de populations avec un facteur périodique simple *

Nicolas Bacaër[†] Rachid Ouifki[‡]

Résumé

Pour les modèles de population en temps continu avec un coefficient périodique sinusoïdal, on montre que le taux de croissance et la reproductivité nette sont les plus grandes solutions d'équations simples faisant intervenir des fractions continues. Comme exemple, on revisite un modèle SEIS avec une période de latence fixe, une période infectieuse distribuée exponentiellement et un taux de contact sinusoïdal tiré de [*Math. Biosci.* 145 (1997) 77-88]. On montre qu'à part quelques valeurs exceptionnelles des paramètres, le seuil épidémique ne dépend pas seulement du taux de contact moyen, mais aussi de l'amplitude des fluctuations.

1 Introduction

Lotka [1] a étudié un modèle linéaire de population qui relie le nombre $B(t)$ de naissances par unité de temps au temps t avec la fertilité $f(x)$ et la mortalité $\mu(x)$ à l'âge x :

$$B(t) = \int_0^\infty \phi(x) B(t-x) dx, \quad (1)$$

où $\phi(x) = f(x) e^{-\int_0^x \mu(y) dy}$. Il a montré que $B(t)$ et la population totale croissent comme e^{rt} , où r est l'unique racine de l'équation

$$1 = \int_0^\infty \phi(x) e^{-rx} dx. \quad (2)$$

Les analogues en temps discret de (1) et de (2) sont le modèle matriciel de population de Leslie et l'équation caractéristique de la matrice de Leslie [2].

*Growth rate and basic reproduction number for population models with a simple periodic factor. *Math. Biosci.* 210 (2007) 647-658

[†]Institut de Recherche pour le Développement (I.R.D.), 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy, France. Courriel: nicolas.bacaer@ird.fr.

[‡]SACEMA, DST/NRF Centre of Excellence in Epidemiological Modelling and Analysis, Stellenbosch University, Stellenbosch, South Africa

Euler avait déjà étudié un cas particulier en 1760 [3], ce qui fait qu'on appelle souvent (2) « l'équation d'Euler-Lotka ». Lotka a utilisé la notation

$$R_0 = \int_0^\infty \phi(x) dx. \quad (3)$$

C'est le nombre moyen de descendants engendrés par un individu au cours de sa vie. On appelle R_0 la reproductivité nette. La population croît ($r > 0$) si $R_0 > 1$. Elle décroît ($r < 0$) si $R_0 < 1$. Le modèle (1) apparaît aussi dans l'étude de la stabilité linéaire de l'équilibre sans maladie des modèles épidémiques : la variable x représente alors le temps écoulé depuis l'infection et $B(t)$ l'incidence des infections au début de l'épidémie [4].

De nombreuses populations animales ou végétales et de nombreuses maladies infectieuses présentent des fluctuations saisonnières. Ces fluctuations influencent à la fois le taux de croissance et la reproductivité nette. [5, 6] remplacent le modèle (1) par

$$B(t) = \int_0^\infty \Phi(t, x) B(t - x) dx, \quad (4)$$

où $\Phi(t, x)$ est une fonction périodique de t de période T . Le taux de croissance r est alors l'unique nombre réel tel que le rayon spectral de l'opérateur intégral linéaire

$$u(t) \mapsto \int_0^\infty \Phi(t, x) e^{-rx} u(t - x) dx \quad (5)$$

sur l'espace des fonctions continues T -périodiques soit égal à 1. [7, 8] ont suggéré que la reproductivité nette peut être définie de la même manière comme le rayon spectral de l'opérateur

$$u(t) \mapsto \int_0^\infty \Phi(t, x) u(t - x) dx$$

sur le même espace de fonctions continues T -périodiques. Comme avant, $r > 0$ si $R_0 > 1$ et $r < 0$ si $R_0 < 1$. Si $\Phi(t, x)$ ne dépend pas de t , ces définitions et résultats se réduisent à ceux de Lotka.

Supposons maintenant que

$$\Phi(t, x) = [1 + \varepsilon \cos(\omega t)], \phi(x) \quad (6)$$

où $\omega = 2\pi/T$, $|\varepsilon| \leq 1$ et $\phi \geq 0$. Soit ξ la borne inférieure de tous les nombres réels s tels que $\int_0^\infty \phi(x) e^{-sx} dx$ soit fini. Supposons que $\xi < 0$. Posons

$$\phi_n(s) = \int_0^\infty \phi(x) e^{-sx - ni\omega x} dx \quad (7)$$

pour tout $n \in \mathbb{Z}$ (l'ensemble des entiers) et pour tout nombre réel $s > \xi$. Coale [9, chapitre 6] a montré avec des notations différentes que le taux de croissance r vérifie $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ pour ε petit, où r_0 est défini implicitement et r_2 explicitement par

$$1 = \phi_0(r_0) \quad \text{et} \quad r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right). \quad (8)$$

Le symbole $\operatorname{Re}(z)$ désigne la partie réelle du nombre complexe z . Dans [8], on a montré de la même manière que la reproductivité nette R_0 vérifie $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2} \varepsilon^2$ pour ε petit, où

$$R_{0,0} = \phi_0(0) \quad \text{et} \quad R_{0,2} = \frac{\phi_0(0)}{2} \operatorname{Re} \left(\frac{\phi_1(0)}{\phi_0(0) - \phi_1(0)} \right). \quad (9)$$

Dans le présent article, on adapte une méthode utilisée par [10] pour montrer plus précisément dans le cas particulier (6) mais pour tout $|\varepsilon| \leq 1$ que le taux de croissance r et la reproductivité nette R_0 sont les plus grandes racines réelles des équations suivantes faisant intervenir des fractions continues

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = 2 \operatorname{Re} \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_1(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_2(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}, \quad (10)$$

$$\frac{R_0}{\phi_0(0)} - 1 = 2 \operatorname{Re} \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{R_0}{\phi_1(0)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{R_0}{\phi_2(0)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}. \quad (11)$$

Noter une nouvelle fois sur le côté droit que l'on doit prendre la partie réelle de la fraction continue. On peut utiliser ces équations relativement simples à seulement une inconnue pour calculer numériquement le taux de croissance r et la reproductivité nette R_0 pour tout $|\varepsilon| \leq 1$. Si l'on écrit par exemple $r(\varepsilon)$ pour insister sur la dépendance du taux de croissance au paramètre ε , alors on verra qu'on a en général l'inégalité $r(\varepsilon) \neq r(0)$ pour $\varepsilon \neq 0$. Autrement dit, le seuil pour la croissance de la population ($r > 0$) ne peut être obtenu simplement en moyennant le coefficient périodique $1 + \varepsilon \cos(\omega t)$ sur une période puisque ceci équivaldrait à prendre $\varepsilon = 0$. On illustre ce point avec un modèle épidémique SEIS/SEIR tiré de [11], qui comprend une période de latence fixe et une période infectieuse distribuée exponentiellement.

Les équations (10) et (11) sont obtenues dans la section 2. À partir d'elles, on retrouve les formules approchées (8) et (9) dans la section 3. Le modèle épidémique SEIS/SEIR de [11] est pris en exemple dans la section 4. La conclusion mentionne d'autres exemples.

2 Preuve de (10) et (11)

D'après [5, 6], le rayon spectral de l'opérateur linéaire positif (5) est une fonction décroissante de r et le taux de croissance du modèle (4) est l'unique nombre réel tel que ce rayon spectral soit égal à 1. Par conséquent, le taux de croissance r est aussi le plus grand nombre réel tel qu'il existe une fonction périodique non triviale $u(t)$ vérifiant

$$\int_0^\infty \Phi(t, x) e^{-rx} u(t-x) dx = u(t) \quad (12)$$

pour tout t . Considérons tout d'abord le cas où $\Phi(t, x) = p(t)\phi(x)$ avec une fonction T -périodique $p(t)$. Considérons les décompositions en série de Fourier

$$p(t) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} p_n e^{ni\omega t}, \quad u(t) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} u_n e^{ni\omega t},$$

où $\omega = 2\pi/T$. Comme l'ont remarqué [9, 11], l'équation (12) est équivalente à un système infini d'équations linéaires

$$\sum_{n \in \mathbb{Z}} p_{k-n} \phi_n(r) u_n = u_k \quad (k \in \mathbb{Z}), \quad (13)$$

où ϕ_n est défini par (7).

Considérons maintenant le cas particulier où $p(t) = 1 + \varepsilon \cos(\omega t)$. Puisque $p(t) = 1 + \frac{\varepsilon}{2} e^{i\omega t} + \frac{\varepsilon}{2} e^{-i\omega t}$, le système (13) s'écrit

$$\frac{\varepsilon}{2} \phi_{k-1}(r) u_{k-1} + \phi_k(r) u_k + \frac{\varepsilon}{2} \phi_{k+1}(r) u_{k+1} = u_k \quad (k \in \mathbb{Z}). \quad (14)$$

On peut adapter la méthode utilisée par [10] pour un système tridiagonal similaire. Réécrivons le système (14) sous la forme

$$\frac{1}{\phi_k(r)} - 1 = \frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k-1}(r)}{\phi_k(r)} \frac{u_{k-1}}{u_k} + \frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k+1}(r)}{\phi_k(r)} \frac{u_{k+1}}{u_k}. \quad (15)$$

Lorsque $k = 0$, cette équation s'écrit

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_0(r)}{\phi_{-1}(r)} \frac{u_0}{u_{-1}}} + \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_0(r)}{\phi_1(r)} \frac{u_0}{u_1}}. \quad (16)$$

Mais (15) avec $k - 1$ ou $k + 1$ remplaçant k montre aussi que

$$\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_k(r)}{\phi_{k-1}(r)} \frac{u_k}{u_{k-1}} = \frac{1}{\phi_{k-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k-1}(r)}{\phi_{k-2}(r)} \frac{u_{k-1}}{u_{k-2}}}, \quad (17)$$

$$\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_k(r)}{\phi_{k+1}(r)} \frac{u_k}{u_{k+1}} = \frac{1}{\phi_{k+1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k+1}(r)}{\phi_{k+2}(r)} \frac{u_{k+1}}{u_{k+2}}}. \quad (18)$$

Combinons (16) et (17)-(18) itérativement. On obtient les fractions continues

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_{-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_{-2}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}} + \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_1(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_2(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}.$$

Comme $\phi_k(r)$ et $\phi_{-k}(r)$ sont des nombres complexes conjugués, on arrive à « l'équation caractéristique » (10), le taux de croissance r étant sa plus grande solution.

La preuve de (11) est similaire, en partant du problème de valeur propre

$$\int_0^\infty \Phi(t, x) u(t-x) dx = R_0 u(t). \quad (19)$$

R_0 est le plus grand nombre réel tel que cette équation ait une solution $u(t)$ non triviale de période T . Pour le cas particulier $\Phi(t, x) = (1 + \varepsilon \cos(\omega t)) \phi(x)$, l'équation (19) conduit à

$$\frac{\varepsilon}{2} \phi_{k-1}(0) u_{k-1} + \phi_k(0) u_k + \frac{\varepsilon}{2} \phi_{k+1}(0) u_{k+1} = R_0 u_k \quad (k \in \mathbb{Z}),$$

et après des calculs semblables à l'équation (11).

3 Les formules approchées (8)-(9)

En partant de (10)-(11), on peut retrouver facilement les approximations (8)-(9), qui ont été démontrées de manière plus compliquée dans [9, 8].

Commençons avec le taux de croissance r . Cherchons le début d'un développement en série pour ε petit de la forme $r \simeq r_0 + r_1 \varepsilon + r_2 \varepsilon^2$. Quand $\varepsilon = 0$, le côté droit de (10) s'annule et l'on obtient r_0 comme (unique) solution de l'équation $\phi_0(r_0) = 1$, qui est bien sûr identique à l'équation (2) d'Euler-Lotka. Par ailleurs, le changement $\varepsilon \mapsto -\varepsilon$ correspond à remplacer $p(t) = 1 + \varepsilon \cos(\omega t)$ par $p(t - T/2)$. Or l'opérateur

$$u(t) \mapsto \int_0^\infty \Phi(t - T/2, x) e^{-rx} u(t-x) dx$$

sur l'espace des fonctions T -périodiques a les mêmes valeurs propres que l'opérateur (5), les fonctions propres étant juste décalées de $T/2$. Pour mettre en évidence la dépendance de r par rapport à ε , notons la $r(\varepsilon)$. Ainsi $r(-\varepsilon) = r(\varepsilon)$ et $r_1 = 0$. [8] a utilisé une argumentation similaire pour l'approximation de la reproductivité nette R_0 .

On a par conséquent $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ et il reste à déterminer r_2 . Le taux de croissance r est une solution de l'équation implicite (10). Noter que puisque $\phi_0(r_0) = 1$, on a $\phi_0(r_0) - \phi_k(r_0) = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} (1 - e^{-ki\omega x}) dx \neq 0$ pour tout entier $k \geq 1$ (en supposant par exemple que la fonction $\phi(x)$ est strictement positive au moins sur un petit intervalle contenu dans $[0, +\infty)$). Donc $\phi_k(r_0) \neq 1$ et $1/\phi_k(r_0) - 1 \neq 0$ pour tout entier $k \geq 1$. Pour ne garder que le terme d'ordre ε^2 du côté droit de l'équation (10), on remplace le dénominateur par son approximation d'ordre le plus bas : on remplace $\phi_1(r)$ par $\phi_1(r_0)$ et l'on néglige le « reste » de la fraction continue car il est d'ordre ε^2 , ce qui donne

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 \simeq 2 \operatorname{Re} \left(\frac{\varepsilon^2/4}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right). \quad (20)$$

Mais

$$\phi_0(r) \simeq \phi_0(r_0 + r_2 \varepsilon^2) \simeq \phi_0(r_0) + r_2 \varepsilon^2 \phi_0'(r_0) = 1 + r_2 \varepsilon^2 \phi_0'(r_0).$$

On utilise l'approximation pour $\phi_0(r)$ et l'on identifie les termes d'ordre ε^2 dans (20). Cela donne

$$r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re}\left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1}\right), \quad (21)$$

qui est équivalent à (8). Noter que cette formule peut s'écrire sous une forme légèrement différente. En effet, en posant

$$c_1 = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} \cos(\omega x) dx, \quad s_1 = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} \sin(\omega x) dx,$$

on voit que $\phi_1(r_0) = c_1 - is_1$. Donc

$$r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re}\left(\frac{c_1 - is_1}{1 - c_1 + is_1}\right) = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \frac{(1 - c_1)c_1 - s_1^2}{(1 - c_1)^2 + s_1^2},$$

ce qui est essentiellement identique à la formule (6.27) de [9].

De même, posons $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2} \varepsilon^2$ pour ε petit. On sait par l'équation (3) ou par l'équation (11) avec $\varepsilon = 0$ que $R_{0,0} = \phi_0(0)$. Pour ne garder que le terme d'ordre ε^2 du côté droit de l'équation (11), on remplace le dénominateur par son approximation d'ordre le plus bas (en utilisant $R_{0,0} = \phi_0(0)$ et en négligeant le « reste » de la fraction continue car il est d'ordre ε^2), ce qui donne

$$\frac{R_0}{\phi_0(0)} - 1 \simeq 2 \operatorname{Re}\left(\frac{\varepsilon^2/4}{\phi_0(0)/\phi_1(0) - 1}\right),$$

et conduit à la formule (9).

4 Un modèle SEIS avec une période de latence fixe

4.1 Contexte

Les modèles épidémiques appelés SEIR ou SEIS comportent une période de latence et un compartiment infectieux. Ils ont fait l'objet de nombreuses études mathématiques ou numériques lorsque de plus le taux de contact est périodique [11, 12, 13, 14, 15, 16]. [17] s'intéresse plus particulièrement à la rougeole, [18] à la varicelle, tandis que [19, 20] présentent des revues générales. En dépit de son importance pour les questions d'éradication, seuls [11] et [16] ont étudié le seuil épidémique, qui dépend des équations linéarisées près de l'équilibre sans maladie. Les autres références se focalisent sur des situations endémiques, en cherchant du chaos ou en essayant d'estimer les paramètres, et ne mentionnent le problème que pour aussitôt se tourner vers des modèles plus simples sans période de latence. Toutes ces références prennent une période infectieuse distribuée exponentiellement.

[11] utilise des séries de Fourier pour étudier analytiquement le cas où la période de latence est une constante fixée et où le taux de contact est une fonction périodique arbitraire. Les auteurs affirment que le taux de croissance r des

équations linéarisées dépend du taux de contact périodique seulement par sa valeur moyenne. On montre ci-dessous pour le cas particulier d'un taux de contact sinusoïdal que ceci ne peut être vrai que pour des valeurs exceptionnelles des paramètres. On aurait pu s'en rendre compte en utilisant la formule approchée (9) de [9].

[16] étudie numériquement un modèle SEIR qui est un système d'équations différentielles ordinaires, ce qui correspond à une période de latence distribuée exponentiellement, avec un taux de contact qui varie comme $1 + \varepsilon \cos \omega t$; les auteurs ont trouvé que la valeur moyenne du taux de contact n'est pas suffisante pour déterminer le seuil épidémique. [8] a confirmé analytiquement cette observation en utilisant la formule approchée (9), qui montre dans cet exemple que la reproductivité nette, et donc aussi le seuil épidémique, dépend de ε .

[10] utilise des séries de Fourier pour étudier une équation différentielle linéaire à retard, qui est formellement la même que la linéarisation d'un modèle SEIS ou SEIR avec une période de latence fixe. Cependant l'auteur a choisi la fonction $c(t) = \varepsilon \cos(\omega t)$ pour le paramètre correspondant au taux de contact, ce qui ne convient pas dans le contexte de la dynamique des populations puisque le taux de contact doit être positif (la motivation de [10] est un problème d'ingénieur). L'auteur est arrivé pour le taux de croissance r de son modèle à une équation caractéristique faisant intervenir des fractions continues semblables à (11).

4.2 Le modèle

Retournons au cas d'une période de latence fixe considéré dans [11] et rappelons les différentes formulations possibles du même modèle SEIS. On remarque que le modèle SEIR conduit aux mêmes équations linéarisées près de l'équilibre sans maladie; donc il a le même seuil épidémique.

La formulation avec une équation aux dérivées partielles comprend trois compartiments : $S(t)$ est la population susceptible au temps t ; $E(t, x)$ est la population infectée mais pas encore infectieuse qui au temps t a été infectée depuis x unités de temps; $I(t)$ est la population infectieuse au temps t . Les paramètres du modèle sont

- N : la population totale, qui reste constante;
- L : la période de latence fixe;
- a : le taux de guérison des personnes infectieuses, de sorte que la période infectieuse soit distribuée exponentiellement;
- $c(t)$: le taux de contact au temps t , qui est une fonction T -périodique.

Le modèle prend la forme

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt}(t) &= -c(t) S(t) I(t)/N + a I(t), & E(t, 0) &= c(t) S(t) I(t)/N \\ \frac{\partial E}{\partial t}(t, x) + \frac{\partial E}{\partial x}(t, x) &= 0 & (0 < x < L), & \frac{dI}{dt}(t) &= E(t, L) - a I(t), \end{aligned}$$

avec $E(t, x) = 0$ pour $x > L$. En intégrant l'équation aux dérivées partielles le long des caractéristiques, on obtient $E(t, L) = E(t - L, 0)$. Le système peut donc

s'écrire sous une forme plus compacte en utilisant des équations différentielles à retard :

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt}(t) &= -c(t) S(t) I(t)/N + a I(t), \\ \frac{dI}{dt}(t) &= c(t-L) S(t-L) I(t-L)/N - a I(t).\end{aligned}$$

On linéarise ces équations près de l'équilibre sans maladie ($S = N, I = 0$). On obtient

$$\frac{dI^*}{dt}(t) = c(t-L) I^*(t-L) - a I^*(t). \quad (22)$$

Soit $i^*(t) = c(t) I^*(t)$ le nombre de nouvelles infections par unité de temps au temps t dans ce modèle linéarisé. Alors

$$\frac{d}{dt} [e^{at} I^*(t)] = e^{at} i^*(t-L).$$

On intègre entre $-\infty$ et t et l'on fait un changement de variable. On obtient l'équation intégrale suivante pour $i^*(t)$:

$$i^*(t) = c(t) \int_0^\infty f(x) i^*(t-x) dx, \quad (23)$$

où

$$f(x) = \begin{cases} 0 & \text{si } x < L, \\ e^{-a(x-L)} & \text{si } x > L. \end{cases} \quad (24)$$

L'équation (23) est de la forme (4) avec $\Phi(t, x) = c(t) f(x)$.

4.3 Exemple numérique

Supposons maintenant comme dans l'équation (6) que $c(t) = c_0[1 + \varepsilon \cos(\omega t)]$, de sorte que $\Phi(t, x) = (1 + \varepsilon \cos(\omega t)) \phi(x)$ avec $\phi(x) = c_0 f(x)$. D'après la définition (7), on a

$$\phi_n(s) = c_0 \int_L^\infty e^{-a(x-L)} e^{-sx - ni\omega x} dx = c_0 \frac{e^{-sL - ni\omega L}}{s + a + ni\omega}. \quad (25)$$

On peut ensuite résoudre les équations implicites (10) et (11) pour le taux de croissance r et la reproductivité nette R_0 avec différentes valeurs des paramètres en utilisant une simple dichotomie. Noter par exemple que le dénominateur du côté droit de l'équation (10) peut être approché par le nombre complexe z_1 obtenu par l'algorithme itératif

$$z_n = \frac{1}{\phi_n(r)} - 1, \quad z_{k-1} = \frac{1}{\phi_{k-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{z_k} \quad (k = n, n-1, \dots, 2).$$

L'erreur introduite est très petite si n est pris assez grand ; on a utilisé $n = 20$ mais le résultat avec $n = 2$ est déjà très proche. Par ailleurs, il a fallu faire

attention avec la dichotomie car les équations (10) et (11) peuvent avoir plusieurs racines réelles : r et R_0 sont les plus grandes. La figure 1 montre la reproductivité nette R_0 en fonction de la période de latence L pour différentes valeurs de ε mais avec T , c_0 et a fixés. Pour T et a , on a pris les mêmes valeurs que dans [11]. Pour c_0 , on a pris $c_0/a = 1,2$ au lieu de $c_0/a = 1,5$ comme dans [11]. Noter cependant avec l'équation (11) que si c_0 est multiplié par une constante, alors R_0 est multiplié par la même constante ; donc l'allure de la figure 1 reste la même mais avec une échelle différente sur l'axe vertical. Noter aussi que

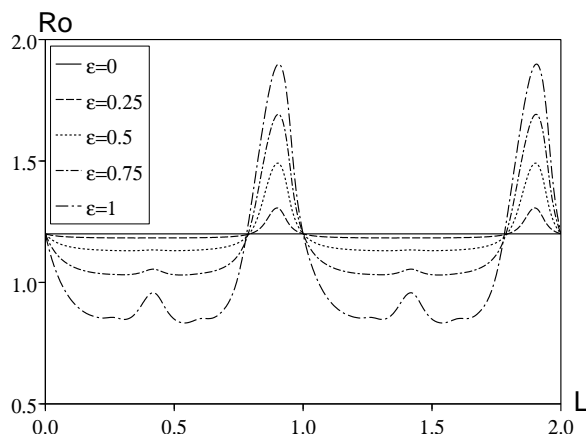


FIGURE 1 – La reproductivité nette R_0 en fonction de la période de latence L pour $\varepsilon \in \{0; 0,25; 0,5; 0,75; 1\}$. Autres paramètres : $T = 1$, $\log 2/a = 1/12$ et $c_0/a = 1,2$.

pour une valeur donnée de la période de latence L , la reproductivité nette peut varier considérablement en fonction de ε . Pour $\varepsilon = 1$, une grande partie de la courbe pour R_0 est en dessous de 1, c'est-à-dire sous le seuil épidémique, tandis que $R_{0,0} = c_0/a$ (la valeur correspondant à $\varepsilon = 0$) est au-dessus de ce seuil : moyenner le taux de contact prédirait un résultat faux. Voici quelques autres remarques :

1. R_0 est indépendant de L lorsque $\varepsilon = 0$;
2. R_0 est une fonction périodique de L , de période T ;
3. R_0 ne dépend pas de ε quand $L = 0$, et donc aussi quand L est un multiple entier de T ;
4. pour une période de latence L fixée, R_0 peut être une fonction croissante ou décroissante de ε .

Le premier point est bien connu : en utilisant (3) ou (11), on voit que $R_0 = \phi_0(0) = c_0/a$ lorsque $\varepsilon = 0$. Sans périodicité, la période de latence n'influence pas le nombre de cas secondaires parce que tous les individus survivent à la

période de latence et deviennent infectieux et parce que le taux de contact reste le même.

Le deuxième point résulte de l'équation (11) et du fait que

$$\phi_n(0) = c_0 e^{-ni\omega L}/(a + ni\omega)$$

reste inchangé quand L est remplacé par $L + T$. Intuitivement, un individu infecté fait l'expérience du même environnement après une période de latence L ou après une période de latence $L + T$; il produit le même nombre de cas secondaires.

Le troisième point est également bien connu. Quand $L = 0$, le modèle se réduit à un modèle SIS avec une période infectieuse distribuée exponentiellement. Dans ce cas particulier, la reproductivité nette s'obtient en moyennant le taux de contact ([7, §5], [8, §5.1.1] et références incluses). En effet, on peut vérifier que $R_0 = c_0/a$ est une solution de (11) lorsque $L = 0$ car $R_0/\phi_n(0) - 1 = R_0(a + ni\omega)/c_0 - 1 = ni\omega/a$ est purement imaginaire pour tout entier $n \geq 1$: les côtés gauche et droit de (11) sont égaux à 0.

Pour comprendre le quatrième point, on utilise la formule approchée (9) pour ε petit. Elle montre que la reproductivité nette R_0 vérifie $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2} \varepsilon^2$, avec

$$R_{0,0} = \frac{c_0}{a} \quad \text{et} \quad R_{0,2} = \frac{c_0}{2a} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{e^{i\omega L}(1 + i\omega/a) - 1} \right).$$

Pour ε petit, R_0 est une fonction croissante (ou décroissante) de ε si $R_{0,2} > 0$ (ou $R_{0,2} < 0$). Noter que $R_{0,2} = 0$ si et seulement si $e^{i\omega L}(1 + i\omega/a) - 1$ est un imaginaire pur. Cette condition s'écrit $\cos(\omega L) - \frac{\omega}{a} \sin(\omega L) - 1 = 0$. Soit $\psi \in (0, \pi/2)$ l'unique nombre réel tel que

$$\cos \psi = \frac{1}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}} \quad \text{et} \quad \sin \psi = \frac{\omega/a}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}},$$

c'est-à-dire $\psi = \arctan(\omega/a)$. Noter que ψ dépend seulement du produit aT . Donc $R_{0,2} = 0$ si et seulement si

$$\cos(\omega L + \psi) = \cos(\omega L) \cos \psi - \sin(\omega L) \sin \psi = \frac{1}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}} = \cos \psi,$$

c'est-à-dire $\omega L + \psi = \pm\psi + 2k\pi$ pour $k \in \mathbb{Z}$. Puisque $\omega = 2\pi/T$, on voit que $R_{0,2} = 0$ si $L = kT$ ou $L = (k - \psi/\pi)T$ pour $k \in \mathbb{Z}$. En particulier, avec les valeurs numériques de la figure 1, $R_{0,2} = 0$ quand $L/T = 1 - \psi/\pi \simeq 0,794$. Mais contrairement à ce que pourrait laisser croire la figure 1, les quatre courbes correspondant aux différentes valeurs de $\varepsilon > 0$ (ε n'est pas « petit ») ne croisent pas la ligne horizontale $R_0 = c_0/a$ exactement en $L/T = 1 - \psi/\pi$ mais très près.

De la même manière, la figure 2 montre le taux de croissance r en fonction de la période de latence L pour différentes valeurs de ε mais avec T , c_0 et a fixés comme précédemment. Le taux de croissance r n'est pas une fonction périodique de L : une période de latence plus longue tend à décroître r , quoique pas de manière monotone à cause de « résonances » entre L et T .

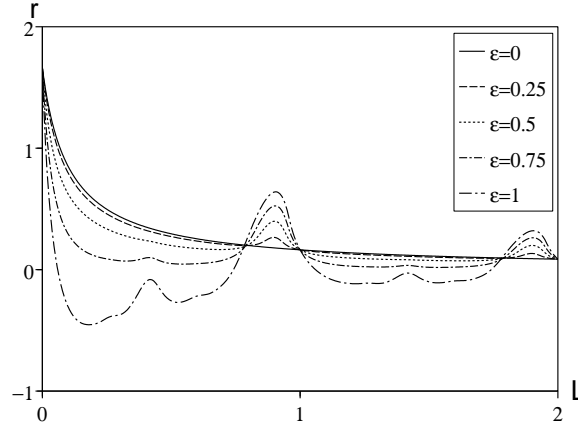


FIGURE 2 – Le taux de croissance r en fonction de la période de latence L pour $\varepsilon \in \{0; 0,25; 0,5; 0,75; 1\}$. Les autres paramètres sont comme dans la figure 1.

Cependant, r est encore indépendant de ε lorsque L est un multiple de T , c'est-à-dire $L = kT$ pour $k = 0, 1, 2 \dots$. En effet, rappelons que r_0 est l'unique solution de l'équation

$$\phi_0(r_0) = 1 \Leftrightarrow c_0 e^{-r_0 k T} / (r_0 + a) = 1.$$

Donc $r = r_0$ est aussi une solution de l'équation (10) car $1/\phi_n(r) - 1 = (r_0 + a + n i \omega) e^{r_0 k T} / c_0 - 1 = n i \omega e^{r_0 k T} / c_0$ est purement imaginaire pour tout entier $n \geq 1$: les côtés gauche et droit de (10) sont nuls.

Pour une période de latence générale L , en utilisant (8) et (25), on voit que r vérifie $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ pour ε petit, avec r_0 défini implicitement par

$$\phi_0(r_0) = 1 \Leftrightarrow c_0 e^{-r_0 L} / (r_0 + a) = 1.$$

Quant à r_2 , il est aussi donné par (8) et (25) : puisque

$$\begin{aligned} \phi_1(r_0) &= c_0 \frac{e^{-r_0 L - i \omega L}}{r_0 + a + i \omega} = c_0 \frac{e^{-r_0 L}}{r_0 + a} \times \frac{e^{-i \omega L}}{1 + i \omega / (r_0 + a)} = \frac{e^{-i \omega L}}{1 + i \omega / (r_0 + a)}, \\ \phi_0'(r_0) &= -c_0 \frac{e^{-r_0 L}}{r_0 + a} \left(L + \frac{1}{r_0 + a} \right) = - \left(L + \frac{1}{r_0 + a} \right), \end{aligned}$$

on obtient

$$\begin{aligned} r_2 &= - \frac{1}{2 \phi_0'(r_0)} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right) \\ &= \frac{1}{2[L + 1/(r_0 + a)]} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{e^{i \omega L} [1 + i \omega / (r_0 + a)] - 1} \right). \end{aligned}$$

5 Conclusion

À part les modèles SEIS/SEIR mentionnés dans la section précédente, la stabilité linéaire de l'équilibre trivial de plusieurs autres modèles de population se réduit à l'équation (4) avec $\Phi(t, x)$ donné par (6). C'est en particulier le cas pour les modèles épidémiques avec n compartiments infectés I_1, I_2, \dots, I_n , où l'infection suit un cycle ($I_1 \rightarrow I_2 \rightarrow \dots \rightarrow I_n \rightarrow I_1$) et avec seulement une fonction de contact sinusoidale (voir [8] et les références concernant le paludisme et le choléra). Le modèle épidémique SIS/SIR avec une période infectieuse fixe L et un taux de contact sinusoidal correspond à $\phi(x) = c_0$ pour $x < L$ et $\phi(x) = 0$ pour $x > L$. Puisque $\phi_n(s) = c_0(1 - e^{-sL - ni\omega L})/(s + ni\omega)$ dans ce cas, on peut montrer comme dans la section précédente que R_0 et r sont indépendants de ε lorsque L est un multiple de T . C'est un cas dégénéré, car il n'y a pas de raison que la période infectieuse ait quelque relation arithmétique avec la période des contacts, qui est ordinairement d'une semaine (moins de contacts durant les fins de semaines) ou une année (moins de contacts durant les vacances d'été pour les maladies infantiles, probabilité de transmission plus importante des maladies transmises par voie aérienne durant l'hiver). Le cas $L = T$ a néanmoins reçu beaucoup d'attention dans la littérature mathématique [21, 22, 23, 24].

La signification plus générale de nos résultats est que la moyennisation pour R_0 et r , c'est-à-dire l'obtention du même résultat pour $\varepsilon = 0$ et $\varepsilon \neq 0$, devrait être considérée comme exceptionnelle. À part les cas dégénérés semblables à ceux déjà mentionnés, la seule situation à notre connaissance où la moyennisation est correcte est celle avec un compartiment infectieux, une période infectieuse distribuée exponentiellement et pas de période de latence ([7, §5], [8, §5.1.1] et ses références). La moyennisation n'est pas correcte pour toute déviation, par exemple deux compartiments infectieux comme pour les maladies à vecteurs [8, §4.1], ou une période infectieuse qui n'est pas distribuée exponentiellement [8, §5.1.1], ou une période de latence non nulle [8, §5.1.2]).

Remerciements. Ce travail a été entrepris alors que N. B. visitait SACEMA (South African Centre in Epidemiological Modelling and Analysis) à Stellenbosch.

Références

- [1] A.J. Lotka, Théorie analytique des associations biologiques : analyse démographique avec application particulière à l'espèce humaine. Hermann, Paris, 1939.
- [2] P.H. Leslie, On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33** (1945) 213–245.
- [3] L. Euler, Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. Histoire de l'Académie royale des sciences et belles-lettres de Berlin (1767, année 1760) 144–164. <http://bibliothek.bbaw.de>.

- [4] O. Diekmann, J.A.P. Heesterbeek, *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases : Model Building, Analysis and Interpretation*. John Wiley & Sons, New York, 2000.
- [5] H.R. Thieme, Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations. *J. Integr. Equ.* **7** (1984) 253–277.
- [6] P. Jagers, O. Nerman, Branching processes in periodically varying environment, *Ann. Prob.* **13** (1985) 254–268.
- [7] N. Bacaër, S. Guernaoui, The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J. Math. Biol.* **53** (2006) 421–436.
- [8] N. Bacaër, Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* **69** (2007) 1067–1091.
- [9] A.J. Coale, *The Growth and Structure of Human Populations : A Mathematical Investigation*. Princeton University Press, 1972.
- [10] W. Just, On the eigenvalue spectrum for time-delayed Floquet problems. *Physica D* **142** (2000) 153–165.
- [11] B.G. Williams, C. Dye, Infectious disease persistence when transmission varies seasonally. *Math. Biosci.* **145** (1997) 77–88.
- [12] I.B. Schwartz, H.L. Smith, Infinite subharmonic bifurcation in an SEIR epidemic model. *J. Math. Biol.* **18** (1983) 233–253.
- [13] J.L. Aron, I.B. Schwartz, Seasonality and period-doubling bifurcations in an epidemic model. *J. Theor. Biol.* **110** (1984) 665–679.
- [14] Yu.A. Kuznetsov, C. Piccardi, Bifurcation analysis of periodic SEIR and SIR epidemic models, *J. Math. Biol.* **32** (1994) 109–121.
- [15] I.A. Moneim, D. Greenhalgh, Use of a periodic vaccination strategy to control the spread of epidemics with seasonally varying contact rate. *Math. Biosci. Eng.* **2** (2005) 591–611.
- [16] J. Ma, Z. Ma, Epidemic threshold conditions for seasonally forced SEIR models. *Math. Biosci. Eng.* **3** (2006) 161–172.
- [17] D.J.D. Earn, P. Rohani, B.M. Bolker, B.T. Grenfell, A simple model for complex dynamical transitions in epidemics. *Science* **287** (2000) 667–670.
- [18] S. Deguen, G. Thomas, N.P. Chau, Estimation of the contact rate in a seasonal SEIR model : application to chickenpox incidence in France. *Statist. Med.* **19** (2000) 1207–1216.
- [19] S. Altizer, A. Dobson, P. Hosseini, P. Hudson, M. Pascual, P. Rohani, Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecol. Lett.* **9** (2006) 467–484.
- [20] N.C. Grassly, C. Fraser, Seasonal infectious disease epidemiology. *Proc. R. Soc. B* **273** (2006) 2541–2550.
- [21] K.L. Cooke, J.L. Kaplan, A periodicity threshold theorem for epidemics and population growth. *Math. Biosci.* **31** (1976) 87–104.

- [22] H.L. Smith, On periodic solutions of a delay integral equation modelling epidemics. *J. Math. Biol.* **4** (1977) 69–80.
- [23] R.D. Nussbaum, Periodic solutions of some integral equations from the theory of epidemics. In : V. Lakshmikantham, ed., *Nonlinear Systems and Applications*, Academic Press, New York, 1977. 235–257.
- [24] R.D. Nussbaum, A periodicity threshold theorem for some nonlinear integral equations. *SIAM J. Math. Anal.* **9** (1978) 356–376.