# Sur l'interprétation biologique d'une définition du paramètre $R_0$ pour les modèles de population périodiques

Nicolas Bacaër * El Hadi Ait Dads †

J. Math. Biol. 65 (2012) 601-621

**Résumé**

Une adaptation de la définition de la reproductivité nette $R_0$ aux modèles à coefficients périodiques en temps a été suggérée il y a quelques années. Mais son interprétation biologique n'a pas été éclaircie. On montre dans cet article qu'en démographie, ce $R_0$ est le rapport asymptotique entre les naissances dans deux générations successives de l'arbre familial. En épidémiologie, c'est le rapport asymptotique entre les nouvelles infections dans deux générations successives de l'arbre d'infection. On compare ce résultat avec d'autres travaux récents.

## 1 Introduction

La saisonnalité est un aspect important de la démographie animale ou végétale et de certaines parties de l'épidémiologie, par exemple l'étude des maladies à vecteurs et des maladies à transmission aérienne. À la suite de la tentative de [25], on a proposé il y a quelques années une adaptation de la définition de la reproductivité nette $R_0$ aux modèles en temps continu qui sont périodiques en temps [13]. L'idée était de se focaliser sur l'équation de renouvellement satisfaite par le nombre de naissances par unité de temps $\beta(t)$ (ou par l'incidence de la maladie en épidémiologie) :

$$\beta(t) = \int_0^\infty K(t,x)\,\beta(t-x)\,dx\,. \tag{1}$$

Le noyau $K(t,x)$, qui peut être une matrice, est $T$-périodique par rapport à $t$ pour les modèles avec saisonnalité. La reproductivité nette $R_0$ était définie

*Institut de Recherche pour le Développement, Bondy, France. Courriel : nicolas.bacaer@ird.fr

†Université Cadi Ayyad, Département de Mathématiques, Marrakech, Maroc

comme le rayon spectral de l'opérateur

$$L : u(t) \longmapsto \int_0^\infty K(t,x)\, u(t-x)\, dx \tag{2}$$

sur l'espace des fonctions continues $T$-périodiques. En conséquence, ce $R_0$ coïncide avec la définition familière de $R_0$ comme rayon spectral de la matrice de prochaine génération pour les modèles sans saisonnalité [21] ; la position de $R_0$ par rapport à 1 détermine si la population sera ultimement croissante ou décroissante ; pour le modèle saisonnier le plus simple $dp/dt = a(t)p(t) - b(t)p(t)$, où la fécondité $a(t)$ et la mortalité $b(t)$ sont des fonctions $T$-périodiques, la fonction $\beta(t) = a(t)p(t)$ vérifie (1) avec le noyau $K(t,x) = a(t)\, \exp(-\int_{t-x}^t b(s)\, ds)$ et le rayon spectral $R_0$ de (2) est égal à $(\int_0^T a(t)\, dt)/(\int_0^T b(t)\, dt)$.

[13] ont appliqué ces idées à un système couplé d'équations différentielles ordinaires et aux dérivées partielles. Après celà, des travaux se sont intéressés à $R_0$ pour diverses classes de modèles de population périodiques : des équations différentielles ordinaires [7, 42, 12], des applications particulières se trouvant également chez [23], [35] et [43] ; des équations différentielles à retard [14, 10] ; d'autres modèles de dimension infinie [40] ; des modèles impulsifs [41]. De nombreux travaux étudient aussi la persistance en utilisant ce $R_0$ : voir [36] et les références citées. Mais aucune de ces références ne dit quoi que ce soit sur la signification biologique de $R_0$ dans un cadre périodique.

[8] a étudié le cas des modèles en temps discret $T$-périodiques de la forme $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$, où $A(t)p(t)$ est le terme de naissance et $T$ est un nombre entier, en utilisant le même type d'équation de renouvellement. La reproductivité nette $R_0$ était définie comme le rayon spectral de l'opérateur

$$u(t) \longmapsto \sum_{x=1}^{\infty} K(t,x)\, u(t-x)$$

sur l'espace des fonctions continues $T$-périodiques, avec $K(t,x) = A(t)B(t-1)B(t-2)\cdots B(t-x+1)$. Alors $R_0$ est aussi le rayon spectral de la matrice $\Omega = \mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$, où

$$\mathcal{A} = \begin{pmatrix} A(0) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & A(1) & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & A(T-1) \end{pmatrix},$$

$$\mathcal{B} = \begin{pmatrix} -B(0) & I & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -B(1) & I & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & & \ddots & \ddots & I \\ I & 0 & \cdots & 0 & -B(T-1) \end{pmatrix},$$

dans lequel $I$ figure la matrice identité. [8, §3.4] a suggéré sans donner plus de détails que la matrice $\Omega$ était une sorte de matrice de prochaine génération, à condition que la saison de naissance soit comprise dans l'espace d'état.

La question du calcul de $R_0$ pour des modèles avec saisonnalité a connu un regain d'intérêt lors de la « pandémie » de grippe H1N1 en 2009. D'après la théorie standard en épidémiologie mathématique (dans un environnement constant), il aurait suffi que les gouvernements commandent un nombre de doses de vaccin pour une fraction $1 - 1/R_0$ de la population. Une surestimation de $R_0$ conduit à des millions de doses de vaccin inutilisées, tandis qu'une sous-estimation peut faire échouer le contrôle de l'épidémie. Cependant les estimations publiées au début de l'épidémie à la fin du printemps et au début de l'été 2009 ne tenaient pas compte de la saisonnalité, alors qu'elles étaient supposées aider à prévoir si l'épidémie continuerait durant l'été (lorsque les écoles sont fermées) et à prédire la taille d'une possible seconde vague à l'automne ou en hiver. Bizarrement de nombreux gouvernements, comme ceux du Royaume Uni, de la France et des Pays-Bas, n'ont finalement pas basé la taille de leurs commandes de vaccins sur des estimations de $R_0$ : ils ont commandé bien plus de doses de vaccin que s'ils avaient appliqué la « règle du $1 - 1/R_0$ », et bien plus qu'il n'était finalement nécessaire [6].

Néanmoins, pour faciliter de possibles applications de la théorie du $R_0$ périodique ci-dessus à des problèmes réels de santé publique, [11] ont essayé d'éclaircir l'interprétation biologique de $R_0$ pour des modèles saisonniers. Retournons au vocabulaire de la démographie. Soit $\beta(n,t)$ le nombre de naissances par unité de temps dues à la génération $n$ au temps $t$. Il vérifie l'équation de renouvellement

$$\beta(n+1,t) = \int_0^{t-t_0} K(t,x)\,\beta(n,t-x)\,dx\ , \quad (t \geq t_0), \tag{3}$$

où $t_0$ est le temps initial. Lorsque $K(t,x)$ est une fonction scalaire, le nombre total de naissances dues à la génération $n$, c'est-à-dire la taille de la génération $n+1$, est donné par $g(n) = \int_{t_0}^{\infty} \beta(n,t)\,dt$. Noter cependant que les fonctions $t \mapsto \beta(n,t)$ dans (3) ne sont pas périodiques. Donc le lien entre $g(n)$ défini par (3) et la définition de $R_0$ comme rayon spectral de l'opérateur (2) n'est pas évidente. [11] ont montré que $\limsup \sqrt[n]{g(n)} = R_0$, ce qui suggère que $R_0$ peut être interprété comme un taux asymptotique de croissance par génération mais dans un sens faible. Le résultat plus fort $\lim \sqrt[n]{g(n)} = R_0$ n'a été obtenu que pour le modèle périodique le plus simple, où $dp/dt = a(t)p(t) - b(t)p(t)$, $a(t)p(t)$ étant le nombre de naissances par unité de temps.

Par ailleurs, une définition différente de « $R_0$ » a été proposée récemment dans le cas périodique, avec une interprétation différente et des propriétés différentes. Cette approche se trouve déjà chez [28, appendice], [17, p. 1772-1773] et [1, §2.2]. Elle a été généralisée par [19]. Voir aussi [2] et [18]. Enfin la définition habituelle de $R_0$ pour les modèles autonomes a aussi été récemment critiquée [34].

Pour renforcer l'interprétation de notre définition de $R_0$ et pour aider le lecteur à juger des avantages et des désavantages des différentes approches, on

améliore tout d'abord les résultats de [8] et [11] en montrant dans le présent article que $g(n+1)/g(n) \to R_0$ quand $n \to +\infty$ dans des conditions assez générales. Ainsi $R_0$ est le rapport asymptotique des naissances dans deux générations successives, en suivant la même terminologie que dans l'article original qui a introduit la notation $R_0$ [22]. En épidémiologie, les naissances doivent être remplacées par les nouvelles infections. Ceci est démontré pour des modèles en temps discret dans la section 2 et pour des modèles en temps continu dans la section 3, les détails figurant dans les appendices A et B. On peut trouver dans un article récent de [29] une comparaison entre la démonstration de l'appendice B et une autre preuve essentiellement équivalente. La section 4 se focalise sur une autre interprétation de $R_0$, comme le minimum par lequel il faut diviser les « coefficients de reproduction » pour conduire la population à l'extinction, ceci dans le cadre en temps discret. Une remarque porte sur le cas des modèles périodiques en temps continu avec diffusion spatiale. L'interpretation de la section 4 est particulièrement utile pour les applications en épidémiologie puisqu'elle montre que notre approche donne le seuil critique $1 - 1/R_0$ pour la couverture vaccinale. L'estimation de cette couverture vaccinale minimale est l'une des principales applications concrètes de la notion de reproductivité nette. On compare dans la section 5 notre approche avec celle adoptée par [19].

## 2 $R_0$ et la matrice de prochaine génération en temps discret

Notons $\rho(\cdot)$ le rayon spectral d'une matrice. Pour un vecteur réel $w$ quelle que soit sa taille, on pose $||w|| = \sum_i |w_i|$. La période est notée $T$ ($T \geq 1$) ; c'est un entier, par exemple $T = 12$ pour un modèle saisonnier avec un pas de temps d'un mois. Soient $A(t)$ et $B(t)$ des matrices carrées à coefficients positifs ou nuls $T$-périodiques par rapport à $t$. La matrice $A(t)$ représente la reproduction, $B(t)$ la survie. Posons

$$M(t) = A(t) + B(t).$$

Supposons que le vecteur de population au temps $t$ vérifie l'équation

$$p(t+1) = M(t)p(t) \qquad \forall t \geq t_0$$

avec la condition initiale $p(t_0)$ au temps $t_0$, qui est un vecteur colonne à coefficients positifs ou nuls. Sans perte de généralité, on peut supposer que $0 \leq t_0 \leq T-1$. Posons $\tau_0 = t_0 - 1$ si $t_0 \neq 0$ et $\tau_0 = T-1$ si $t_0 = 0$, de sorte que $\tau_0$ est la saison précédant l'instant $t_0$ : cette notation sera utile dans la définition de $\widehat{p}$ ci-dessous. Appelons « compartiments » les différentes composantes du vecteur de population $p(t)$.

On suppose que $\rho(B(T-1)\cdots B(1)B(0)) < 1$ : la population s'éteint s'il n'y a pas de reproduction. Pour que la matrice de survie $B(t)$ ait un sens biologique, on devrait aussi supposer que $\max_j \sum_i B_{i,j}(t) \leq 1$ pour tout $t$. Mais cette hypothèse ne sera pas utilisée dans la suite.

Supposons que la population initiale au temps $t_0$ appartienne à la génération 0. Soit $\pi(n,t)$ la population appartenant à la génération $n$ au temps $t$, donnée pour tout $t \geq t_0$ et tout $n \geq 0$ par

$$\pi(0,t_0) = p(t_0), \quad \pi(0,t+1) = B(t)\,\pi(0,t), \tag{4}$$

$$\pi(n+1,t_0) = 0, \quad \pi(n+1,t+1) = A(t)\,\pi(n,t) + B(t)\,\pi(n+1,t). \tag{5}$$

Ainsi $\sum_{n\geq 0} \pi(n,t) = p(t)$ pour tout $t \geq t_0$. De la même manière, soit $\beta(n,t)$ le vecteur des naissances dues à la génération $n$ entre les temps $t$ et $t+1$, donné pour tout $t \geq t_0$ et tout $n \geq 0$ par

$$\beta(n,t) = A(t)\,\pi(n,t). \tag{6}$$

Disons qu'un nouveau-né est né dans la saison $\tau$ s'il est né entre les temps $\tau$ et $\tau+1$ modulo $T$. Soit

$$G(n,\tau) = \sum_{q\geq q_\tau} \beta(n,\tau+qT) \quad \text{avec } q_\tau = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad t_0 \leq \tau \leq T-1 \\ 1 & \text{si} \quad 0 \leq \tau \leq t_0 - 1 \end{cases} \tag{7}$$

le vecteur des naissances dues à la génération $n$ dans la saison $\tau$. Définissons les « grands » vecteurs colonnes $\widehat{G}(n)$ et $\widehat{p}$ à partir des « petits » vecteurs colonnes $G(n,\tau)$ et $p(t_0)$ par

$$\widehat{G}(n) = \begin{pmatrix} G(n,0) \\ G(n,1) \\ \vdots \\ G(n,T-1) \end{pmatrix}, \quad \widehat{p} = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ p(t_0) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix},$$

où $p(t_0)$ est dans la « ligne » $\tau_0$ et où 0 figure des vecteurs nuls ; les « lignes » des différents blocs sont numérotés de 0 à $T-1$. $\widehat{G}(n)$ est le vecteur des naissances dues à la génération $n$ structuré par les saisons pendant lesquelles ont lieu les naissances. Soit

$$g(n) = ||\widehat{G}(n)|| = \sum_{t\geq t_0} \|\beta(n,t)\|$$

le nombre des naissances dues à la génération $n$, c'est-à-dire la taille de la génération $n+1$.

Rappelons que les matrices $\mathcal{A}$, $\mathcal{B}$ et $\Omega = \mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$ sont définies dans la section 1 et que $R_0 = \rho(\Omega)$ comme chez [8]. Étant données toutes ces notations et remarques préliminaires, on arrive à :

**Proposition 1** *Pour tout $n \geq 0$, on a $\widehat{G}(n) = \Omega^{n+1}\,\widehat{p}$. Ainsi la matrice $\Omega$ peut être interprétée comme une matrice de prochaine génération, la saison de naissance servant comme type structurant additionnel.*

**Démonstration.** Voir l'appendice A.

**Corollaire 1** *Si la matrice $\Omega$ est primitive, si $U$ est un vecteur propre à droite et $V$ un vecteur propre à gauche de $\Omega$ associé à $R_0$, si $p(t_0) \neq 0$, alors*

$$\widehat{G}(n) \underset{n\to+\infty}{\sim} (R_0)^{n+1} \frac{\langle V, \widehat{p}\rangle}{\langle V, U\rangle} U \quad \text{et} \quad \frac{g(n+1)}{g(n)} \underset{n\to+\infty}{\longrightarrow} R_0 \,,$$

*où $\langle \cdot, \cdot \rangle$ désigne le produit scalaire usuel de vecteurs réels. Ainsi la reproductivité nette $R_0$ peut être interprétée comme la rapport asymptotique des naissances dans deux générations successives. Elle est indépendante de la condition initiale et de l'instant initial $t_0$.*

**Remarques.**

- Rappelons que si $R > 0$ est une constante et si $(u_n)$ est une suite de nombres réels strictement positifs, alors $u_{n+1}/u_n \to R$ implique que $\sqrt[n]{u_n} \to R$ [24, chapitre IX]. Donc le corollaire 1 implique que $\sqrt[n]{g(n)} \to R_0$. Rappelons que la réciproque de « $u_{n+1}/u_n \to R$ implique $\sqrt[n]{u_n} \to R$ » n'est pas vraie : prendre par exemple la suite $u_n = 2^n(2+(-1)^n)$, pour laquelle $\sqrt[n]{u_n} \to 2$ tandis que $u_{n+1}/u_n$ oscille entre deux valeurs et n'a donc pas de limite. Par exemple, si la matrice $\Omega$ dans la proposition 1 est irréductible mais pas primitive, le rapport $g(n+1)/g(n)$ peut osciller.
- [8] a déjà montré que la matrice $\mathcal{B}$ est inversible et que $\mathcal{B}^{-1}$ et $\Omega$ sont des matrices à coefficients positifs ou nuls, comme il se doit. Plus précisément, pour tout $\tau$ et $\sigma$, posons $Y(\tau,\sigma) = I$ si $\tau < \sigma$ et $Y(\tau,\sigma) = B(\tau)B(\tau-1)\cdots B(\sigma)$ si $\tau \geq \sigma$. Posons $Z(\sigma) = Y(\sigma, \sigma - T + 1)$. Alors [8] montre que $\Omega$ est une matrice par blocs $(\Omega(\tau,\sigma))_{0\leq\tau,\sigma\leq T-1}$ avec

$$\Omega(\tau,\sigma) = \begin{cases} A(\tau)\,(I - Z(\tau-1))^{-1}\, Y(\tau-1, \sigma+1) & \text{si } 0 \leq \sigma \leq \tau - 1, \\ A(\tau)\,(I - Z(\tau-1))^{-1}\, Y(\tau-1, \sigma-T+1) & \text{si } \tau \leq \sigma \leq T-1. \end{cases}$$

  Avec cette notation, la proposition 1 montre que $\Omega_{i,j}(\tau,\sigma)$ est le nombre moyen d'enfants nés à la saison $\tau$ dans le compartiment $i$ d'un individu né à la saison $\sigma$ dans le compartiment $j$, comme suggéré par [8, §3.4].
- La proposition 1 peut être généralisée au cas où les $M(t)$ sont des opérateurs linéaires dans des espaces de Banach ordonnés [40].
- Si les matrices $A(t)$ et $B(t)$ pour $0 \leq t \leq T-1$ ne dépendent pas du temps $t$ (appelons les $A$ et $B$), alors le rayon spectral de la matrice $\Omega$ est égal au rayon spectral de $A(I-B)^{-1}$, comme dans la théorie pour le cas autonome [16]. Pour une démonstration, voir le dernier paragraphe de l'appendice A.

**Exemple.** L'exemple le plus simple est celui où le vecteur de population $p(t)$ et les matrices $A(t)$ et $B(t)$ sont des scalaires et où $T = 2$. Alors

$$\Omega = \begin{pmatrix} A(0) & 0 \\ 0 & A(1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -B(0) & 1 \\ 1 & -B(1) \end{pmatrix}^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{A(0)B(1)}{1-B(0)B(1)} & \frac{A(0)}{1-B(0)B(1)} \\ \frac{A(1)}{1-B(0)B(1)} & \frac{A(1)B(0)}{1-B(0)B(1)} \end{pmatrix}. \tag{8}$$

Un individu né à la saison 0 a en moyenne $A(1)$ enfants pendant le premier pas de temps, $A(0)B(1)$ enfants pendant le pas de temps suivant puisque $B(1)$ est la probabilité de survivre à la saison 1, puis $A(1)B(0)B(1)$ enfants, puis $A(0)B(1)B(0)B(1)$ enfants, etc. Donc cet individu a

$$A(0)B(1) + A(0)B(1)B(0)B(1) + \cdots = \frac{A(0)B(1)}{1 - B(0)B(1)}$$

enfants nés à la saison 0 et

$$A(1) + A(1)B(0)B(1) + \cdots = \frac{A(1)}{1 - B(0)B(1)}$$

enfants nés à la saison 1. C'est ce qu'indique la première colonne de $\Omega$. De même, on peut vérifier qu'un individu né à la saison 1 a $\frac{A(0)}{1-B(0)B(1)}$ enfants nés à la saison 0 et $\frac{A(1)B(0)}{1-B(0)B(1)}$ enfants nés à la saison 1, comme indiqué dans la seconde colonne de $\Omega$.

La matrice $\Omega^2$ donne le nombre moyen de petits-enfants nés à la saison 0 et à la saison 1 (première et seconde ligne) d'un individu né à la saison 0 ou à la saison 1 (première et seconde colonne). La matrice $\Omega^3$ donne le nombre d'arrière-petits-enfants de la même manière, etc.

Quant à l'interprétation de $R_0$, imaginons par exemple que l'on démarre avec un individu, « l'ancêtre », né à la saison 0 (donc $t_0 = 1$ et $p(t_0) = 1$). Le nombre de ses enfants, $g(0)$, est la somme de la première colonne de $\Omega$, c'est-à-dire $g(0) = \frac{A(0)B(1)+A(1)}{1-B(0)B(1)}$. Le nombre de petits-enfants, $g(1)$, est la somme de la première colonne de $\Omega^2$. Le nombre d'arrière-petits-enfants, $g(2)$, est la somme de la première colonne de $\Omega^3$, etc. La proposition 1 montre que $g(n+1)/g(n)$ converge vers $R_0$, le rayon spectral de $\Omega$ : l'arbre familial croît asymptotiquement comme $(R_0)^n$. Si l'ancêtre était né à la saison 1, $g(n+1)/g(n)$ aurait convergé vers le même $R_0$.

# 3 $R_0$ et l'opérateur de prochaine génération pour les modèles en temps continu

Les systèmes linéaires d'équations différentielles (avec ou sans retard) en dynamique des populations et les systèmes linéaires d'équations aux dérivées partielles structurées par âge de McKendrick et von Foerster peuvent en général être reformulés comme des équations intégrales de renouvellement pour le nombre de naissances par unité de temps.

Dans cette section, la période $T$ est un nombre réel positif. Supposons que le nombre de naissances par unité de temps $\beta(n,t)$ dues à la génération $n$ au temps $t$ vérifie pour $n \geq 0$ et $t \geq t_0$ l'équation de renouvellement

$$\beta(n+1,t) = \int_0^{t-t_0} K(t,x)\,\beta(n,t-x)\,dx, \tag{9}$$

où $K(t,x)$ est une matrice carrée à coefficients positifs ou nuls, continue, $T$-périodique par rapport à $t$ et telle qu'il existe $c > 0$ et $\gamma > 0$ pour lesquels $K_{i,j}(t,x) \leq c\,e^{-\gamma x}$ pour tout $i,j$. Soit

$$G(n,\tau) = \sum_{q \geq q_\tau} \beta(n,\tau+qT) \quad \text{avec } q_\tau = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad t_0 \leq \tau < T \\ 1 & \text{si} \quad 0 \leq \tau < t_0 \end{cases} \tag{10}$$

le nombre de naissances par unité de temps dues à la génération $n$ au temps $\tau$ modulo $T$, c'est-à-dire à la saison $\tau$. Étendons la fonction $G(n,\tau)$ par périodicité à toutes les valeurs réelles de $\tau$. Le nombre total de naissances $g(n)$ dues à la génération $n$ est donné par

$$g(n) = \int_0^T \|G(n,\tau)\|\,d\tau = \int_{t_0}^{\infty} \|\beta(n,t)\|\,dt\ . \tag{11}$$

La proposition suivante est analogue à la proposition 1 et au corollaire 1.

**Proposition 2** *Pour tout $n \geq 0$ et tout $\tau$, on a*

$$G(n+1,\tau) = \int_0^{\infty} K(\tau,x)\,G(n,\tau-x)\,dx\ .$$

*Si l'opérateur intégral $L$, donné par (2) et défini sur l'espace des fonctions continues $T$-périodiques, est fortement positif, si $R_0$ est son rayon spectral et si $\beta(0,t)$ n'est pas identiquement nul, alors*

$$\frac{g(n+1)}{g(n)} \underset{n\to+\infty}{\longrightarrow} R_0\,.$$

*Donc la reproductivité nette $R_0$ peut une nouvelle fois être interprétée comme le rapport asymptotique des naissances dans deux générations successives.*

**Démonstration.** Voir l'appendice B.

**Remarques.**

– Rappelons qu'un opérateur linéaire est fortement positif s'il associe à toute fonction positive ou nulle non triviale une fonction strictement positive. L'espace des fonctions continues $T$-périodiques est muni de la norme $||f||_\infty = \max_i \max\{|f_i(\tau)|;\ 0 \leq \tau \leq T\}$.

– Si $K(t,x)$ ne dépend pas de $t$, notons le $K(x)$. Alors $R_0$ est aussi le rayon spectral de la matrice de prochaine génération $\int_0^\infty K(x)\,dx$ [13]. Si cette matrice est primitive, alors $R_0$ est le rapport asymptotique des naissances dans deux générations successives. Noter que le fait de considérer le rapport asymptotique n'est pas spécifique des modèles périodiques en temps : c'est déjà le cas pour les modèles autonomes structurés (une remarque similaire aurait pu être faite dans le cas du temps discret). Cependant, si $K(x)$ est un scalaire, alors $R_0 = \int_0^\infty K(x)\,dx$ et $g(n+1) = R_0\,g(n)$ : $R_0$ n'est pas simplement le rapport asymptotique mais aussi le rapport exact entre les naissances de deux générations successives. Dans ce cas, la définition habituelle de $R_0$ en épidémiologie comme nombre moyen de cas secondaires infectés par un premier cas est justifiée.
– La proposition 2 se généralise au cas des noyaux $K(t,x)$ qui sont des opérateurs linéaires dans des espaces de Banach ordonnés, comme dans le cas des modèles épidémiques avec âge ou espace continu [40, §6].

**Exemple 1.** Soit $A(t)$ et $B(t)$ des fonctions matricielles $T$-périodiques continues. Supposons que $A(t)$ soit à coefficients positifs ou nuls pour tout $t$ et que les coefficients hors diagonale de $B(t)$ soient négatifs ou nuls. Supposons comme [42] que la population vérifie dans l'approximation linéaire le système d'équations différentielles $\frac{dp}{dt} = (A(t) - B(t))p(t)$, $A(t)p(t)$ étant le vecteur des naissances par unité de temps, avec la condition initiale $p(t_0)$ à composantes positives ou nulles au temps $t_0$ ($0 \le t_0 < T$). On suppose que le système périodique matriciel $\frac{dz}{dt} = -B(t)z(t)$ avec la condition initiale $z(0) = I$ (la matrice identité) soit tel que $\rho(z(T)) < 1$. Autrement dit, le multiplicateur de Floquet dominant est strictement inférieur à 1 ; la population finit par s'éteindre s'il n'y a pas de reproduction. Supposons que la population initiale au temps $t_0$ appartienne à la génération 0. Soit $\pi(n,t)$ la population appartenant à la génération $n$ au temps $t$, donnée pour tout $t > t_0$ et tout $n \ge 0$ par

$$\pi(0,t_0) = p(t_0), \quad \frac{d\pi}{dt}(0,t) = -B(t)\,\pi(0,t), \tag{12}$$

$$\pi(n+1,t_0) = 0, \quad \frac{d\pi}{dt}(n+1,t) = A(t)\,\pi(n,t) - B(t)\,\pi(n+1,t). \tag{13}$$

On a $\sum_{n\ge 0}\pi(n,t) = p(t)$ pour tout $t \ge t_0$. Soit $\beta(n,t)$ le vecteur des naissances par unité de temps dues à la génération $n$ au temps $t$, donné pour tout $t \ge t_0$ et tout $n \ge 0$ par $\beta(n,t) = A(t)\,\pi(n,t)$. Considérons la fonction matricielle $\Phi(\tau,\sigma)$ telle que pour tout $\tau > \sigma$, $\frac{\partial\Phi}{\partial\tau}(\tau,\sigma) = -B(\tau)\,\Phi(\tau,\sigma)$ et $\Phi(\sigma,\sigma) = I$. Alors (13) implique que $\beta(n,t)$ satisfasse à une équation de renouvellement (9) avec le noyau $K(t,x) = A(t)\,\Phi(t,t-x)$ vérifiant les hypothèses préliminaires de la proposition 2. Pour mettre en évidence la similitude avec la proposition 1 dans ce cas, la proposition 2 peut aussi s'écrire $G(n+1,\cdot) = L\,G(n,\cdot)$, où $L = \mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$ et les opérateurs $\mathcal{A}$ et $\mathcal{B}$ sont comme chez [40, §5] : $(\mathcal{A}u)(\tau) = A(\tau)u(\tau)$ et $(\mathcal{B}u)(\tau) = \frac{du}{d\tau} + B(\tau)\,u(\tau)$. La démonstration donnée dans l'appendice A pour les modèles en temps discret peut être adaptée pour obtenir une démonstration

de la proposition 2 pour les modèles d'équations différentielles ordinaires qui est plus simple que la démonstration générale donnée dans l'appendice B.

**Exemple 2.** Soit $a(t)$ et $b(t)$ des fonctions strictement positives $T$-périodiques scalaires. Considérons le modèle $dp/dt = (a(t) - b(t))p(t)$, $a(t)p(t)$ étant à nouveau le nombre de naissances par unité de temps, avec la condition initiale $p(t_0)$. Ceci n'est qu'un cas particulier de l'exemple 1. Ici

$$K(t,x) = a(t)\,\exp\left(-\int_{t-x}^{t} b(s)\,ds\right).$$

[13, section 5] ont montré que $R_0 = \int_0^T a(t)\,dt / \int_0^T b(t)\,dt$ et que $U(t) = a(t)\,e^{\int_0^t [a(s)/R_0 - b(s)]ds}$ est une fonction propre de l'opérateur $L$ associée à $R_0$. Considérons le produit scalaire $\langle u, v\rangle = \int_0^T u(t)\,v(t)\,dt$ pour toutes les fonctions $T$-périodiques continues $u(t)$ et $v(t)$. L'adjoint de l'opérateur $L$ est donné par $(L^*v)(t) = \int_0^\infty K'(t+x,x)\,v(t+x)\,dx$, où $K'(t,x)$ est dans le cas général la transposée de $K(t,x)$. Les fonctions propres positives de $L^*$ associées avec la valeur propre $R_0$ vérifient $(L^*V)(t) = R_0\,V(t)$. En prenant la dérivée de cette équation intégrale comme [13, section 5], on obtient $-dV/dt = (a(t)/R_0 - b(t))V(t)$. Donc les fonctions propres sont proportionelles à $V(t) = e^{-\int_0^t [a(s)/R_0 - b(s)]ds}$. Comme noté par [29], la théorie des opérateurs positifs et la proposition 2 impliquent que

$$G(n,\tau) \underset{n\to+\infty}{\sim} (R_0)^n \,\frac{\int_0^T V(t)\,G(0,t)\,dt}{\int_0^T V(t)\,U(t)\,dt}\,U(\tau)\,. \tag{14}$$

Mais puisque $\pi(0,t) = e^{-\int_{t_0}^t b(s)\,ds}\,p(t_0)$, on vérifie facilement que $G(0,t) = (L\widehat{\delta}_{t_0})(t)\,p(t_0)$, où $\widehat{\delta}_{t_0}$ est l'extension $T$-périodique de la mesure de Dirac en $t = t_0$. Donc $\int_0^T V(t)\,G(0,t)\,dt = \int_0^T (L^*V)(t)\,\widehat{\delta}_{t_0}(t)\,dt\;\,p(t_0) = R_0\,V(t_0)\,p(t_0)$. En résumé, (14) montre que

$$G(n,\tau) \underset{n\to+\infty}{\sim} (R_0)^{n+1}\,\frac{a(\tau)\,e^{\int_{t_0}^{\tau}[a(t)/R_0 - b(t)]\,dt}}{\int_0^T a(t)\,dt}\,p(t_0)\,,$$

ce qui implique que

$$g(n) \underset{n\to+\infty}{\sim} (R_0)^{n+1}\,\frac{\int_0^T a(\tau)\,e^{\int_{t_0}^{\tau}[a(t)/R_0 - b(t)]\,dt}\,d\tau}{\int_0^T a(\tau)\,d\tau}\,p(t_0)\,. \tag{15}$$

Ce dernier résultat asymptotique peut être vérifié dans des exemples numériques particuliers : calculer d'abord $\pi(n,t)$, soit en résolvant le système (12)-(13) soit directement en utilisant la formule

$$\pi(n,t) = e^{-\int_{t_0}^t b(s)\,ds}\,\frac{1}{n!}\Big(\int_{t_0}^t a(s)\,ds\Big)^n\,p(t_0)$$

démontrée par [11, lemme 4] ; puis se rappeler que $g(n) = \int_{t_0}^{\infty} a(t)\,\pi(n,t)\,dt$. La formule (15) est plus précise que les inégalités $c_1(R_0)^n \leq g(n) \leq c_2(R_0)^n$ obtenues par [11, p. 749]. L'exemple 2 est lié à la linéarisation de nombreux modèles épidémiques de type SIS ou SIR près de l'état sans maladie ; alors $p(t) = I(t)$.

**Exemple 3.** Considérons le système de McKendrick et von Foerster

$$\frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial x} = -b(t,x)\,p(t,x)\ , \quad p(t,0) = \int_0^{\infty} a(t,x)\,p(t,x)\,dx\ ,$$

où $a(t,x)$ et $b(t,x)$ sont des fonctions positives, scalaires et $T$-périodiques par rapport à $t$. Alors le nombre de naissances par unité de temps $p(t,0)$ vérifie une équation de renouvellement de noyau $K(t,x) = a(t,x)\,\exp(-\int_0^x b(t-x+y,y)\,dy)$. Donc la reproductivité nette $R_0$ est le rayon spectral de l'opérateur intégral (2) avec le noyau $K(t,x)$ et c'est le rapport asymptotique des naissances dans deux générations successives. Noter qu'il existe une différence importante entre les exemples 1 et 3. Dans le premier exemple, $R_0$ était le rayon spectral de l'opérateur $L = \mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$, qui est aussi le rayon spectral de l'opérateur $\mathcal{B}^{-1}\mathcal{A}$ ; cette dernière approche est celle de [42]. En revanche, il n'y a pas de telle décomposition pour l'opérateur $L$ de l'exemple 3.

# 4 Une autre interpretation de $R_0$

Retournons au cas du temps discret de la section 2. Il est important de noter que la matrice de prochaine génération $\Omega$ et son rayon spectral $R_0$ dépendent linéairement de la famille de matrices $A(t)$ : si l'on note $\Omega(\mu)$ et $\mathcal{R}_0(\mu)$ la matrice de prochaine génération et la reproductivité nette du modèle où toutes les matrices $A(t)$ ont été divisées par $\mu$, alors $\Omega(\mu) = \Omega/\mu$ et $\mathcal{R}_0(\mu) = R_0/\mu$ (une remarque similaire pour un modèle périodique particulier en temps continu se trouve chez [7, p. 1073,1079]). Ainsi $\mathcal{R}_0(\mu) < 1$ si et seulement si $\mu > R_0$. La reproductivité nette $R_0$ s'interprète comme l'effort de contrôle minimal sur les termes de « reproduction » pour amener la population à l'extinction. C'est précisément à cause de cette propriété que $R_0$ est si souvent utilisé en épidémiologie. Dans ce contexte le modèle $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$, où $A(t)p(t)$ est l'incidence de la maladie, est la linéarisation près de l'équilibre sans maladie d'un modèle épidémique non linéaire [5]. Les matrices $A(t)$ sont des matrices de transmission tandis que les matrices $B(t)$ contiennent tous les autres termes : mort, guérison, migration.... En particulier, puisque les matrices $A(t)$ sont d'habitude proportionnelles à la population susceptible dans l'état sans maladie, conséquence de la « loi d'action de masse » supposée pour l'incidence, on voit que l'éradication de la maladie se produit lorsque la population susceptible est réduite d'un facteur plus grand que $R_0$. Donc la couverture vaccinale minimale est $1 - 1/R_0$ dans un environnement périodique comme dans un environnement constant.

La proposition 3 ci-dessous présente une manière quelque peu différente de formuler cette interprétation de $R_0$, semblable au cas des équations différentielles ordinaires de [42], mais que l'on démontre avec un argument de log-convexité. Le cas autonome en temps discret, qui correspond à $T = 1$, a été étudié par [33]. [8, §3.3] a montré, en utilisant une hypothèse inutile d'irréductibilité, que $\rho(N_{R_0}) = 1$ (voir la notation ci-dessous). Un travail du même genre concernant des modèles de population non linéaires se trouve dans un manuscrit récent (Cao H, Zhou Y, The basic reproduction number of discrete SIR and SEIS models with periodic parameters).

**Proposition 3** *Mêmes notations et hypothèses que la proposition 1. Pour tout $\mu > 0$, posons $N_\mu = \big(\frac{A(T-1)}{\mu} + B(T-1)\big)\big(\frac{A(T-2)}{\mu} + B(T-2)\big)\cdots\big(\frac{A(0)}{\mu} + B(0)\big)$. Alors soit l'application $\mu \mapsto \rho(N_\mu)$ est strictement positive, décroissante et log-convexe, soit elle est identiquement nulle. Si $R_0 > 0$, alors il existe un unique $\mu^* > 0$ tel que $\rho(N_{\mu^*}) = 1$. De plus, $\mu^* = R_0$.*

**Corollaire 2** *Soit $\lambda = \rho(N_1)^{1/T}$ le paramètre malthusien. Alors $R_0 > 1 \Leftrightarrow \lambda > 1$, $R_0 = 1 \Leftrightarrow \lambda = 1$, $R_0 < 1 \Leftrightarrow \lambda < 1$.*

Les démonstrations de la proposition 3 et du corollaire 2 se trouvent dans l'appendice C.

**Remarque.** Comme il est mentionné ci-dessus, il existe des analogues de la proposition 3 pour les modèles d'équations différentielles ordinaires ([7, §3.4], [42]) et les modèles d'équations aux dérivées partielles (voir [9, §5.2] pour des modèles structurés par âge). Comme autre exemple généralisant le modèle autonome de [4], considérons un modèle épidémique linéarisé périodique en temps avec diffusion spatiale tel que

$$\frac{\partial I}{\partial t}(t,y) = a(t,y)I(t,y) - b(t,y)I(t,y) + c(t,y)\cdot\nabla_y I(t,y) + D\Delta_y I(t,y) \quad (16)$$

sur un domaine borné $\Omega$ avec des conditions aux bords homogènes de Dirichlet, Neumann ou Robin et avec une condition initiale $I(t_0, y)$. Le coefficient $a(t,y)$ est un taux de contact effectif, tandis que $b(t,y)$ est une vitesse de guérison ; tous les deux sont positifs et $T$-périodiques par rapport à $t$. Le coefficient $c(t,y)$ est un champ de vecteur de convection $T$-périodique. Le nombre $D$ est un coefficient de diffusion positif. On suppose que la valeur propre principale $\Lambda$ associée à l'équation parabolique (16) avec $a(t,y) \equiv 0$ est strictement positive : l'épidémie s'éteint sans nouvelle infection comme $e^{-\Lambda t}$. Pour des hypothèses précises concernant les espaces de fonctions, voir [27]. Cherchons l'équation de renouvellement satisfaite par l'incidence $i(t,y) = a(t,y)\,I(t,y)$. Le problème s'écrit

$$\frac{\partial I}{\partial t}(t,y) - D\Delta_y I(t,y) - c(t,y)\cdot\nabla_y I(t,y) + b(t,y)I(t,y) = i(t,y)\ .$$

Sa solution peut se mettre sous la forme

$$I(t,y) = \int_{t_0}^{t} \int_{\Omega} \widehat{k}(t,x,y,y')\, i(t-x,y')\, dy'\, dx + \int_{\Omega} \widehat{k}(t,t-t_0,y,y')\, I(t_0,y')\, dy'$$

avec une fonction de Green $\widehat{k}(t,x,y,y')$ positive ou nulle [3]. Donc $i(t,y) = a(t,y)\, I(t,y)$ vérifie l'équation de renouvellement avec le noyau $k(t,x,y,y') = a(t,y)\, \widehat{k}(t,x,y,y')$ et $R_0$ peut être défini comme le rayon spectral de l'opérateur intégral

$$u(t,y) \longmapsto \int_0^{\infty} \int_{\Omega} k(t,x,y,y')\, u(t-x,y')\, dy'\, dx$$

sur l'espace des fonctions continues $T$-périodiques en $t$. L'incidence croît (ou décroît) exponentiellement avec le temps si $R_0 > 1$ (ou $R_0 < 1$). Ce $R_0$ est le rapport asymptotique des infections dans deux générations successives. Par ailleurs, il existe un unique nombre positif $\mu = \mu^*$ tel que l'opérateur

$$\frac{\partial I}{\partial t}(t,y) - D\Delta_y I(t,y) - c(t,y) \cdot \nabla_y I(t,y) + b(t,y) I(t,y) - \frac{a(t,y)}{\mu} I(t,y)$$

avec la condition aux bords ait une valeur propre principale $\lambda_\mu$ égale à zéro ; en effet, [27, lemmes 15.4 et 15.5] montre que cette valeur propre est une fonction croissante et continue de $\mu$ qui tend vers $-\infty$ quand $\mu \to 0^+$ et vers une limite positive quand $\mu \to +\infty$. De plus, $I(t,y)$ croît ou décroît exponentiellement en temps si et seulement si $i(t,y)$ en fait autant. Donc avec les mêmes notations qu'au début de la section 4, on a $\mathcal{R}_0(\mu^*) = 1$. Mais $\mathcal{R}_0(\mu^*) = R_0/\mu^*$. Donc $\mu^* = R_0$. Sachant calculer numériquement la valeur propre principale d'un opérateur parabolique, on peut donc calculer $R_0$ par une méthode de dichotomie semblable à celle proposée par [7, §3.4]. Si les coefficients ne dépendent pas du temps, alors cette manière de définir $R_0$ coïncide avec celle d'[4, §2.3], celle de [40, §6] et celle de [32], mais pas avec celle de [39, §11.5.1] [1]. $R_0$ peut être défini de manière analogue pour les équations intégro-différentielles périodiques en temps [30].

# 5 Comparaison avec une autre approche

Suite aux travaux d'[1], [17] puis [28], [19] ont récemment suggéré que le rayon spectral de la matrice

$$(M^*(\tau) - B^*(\tau))(I - B^*(\tau))^{-1} \tag{17}$$

où $M(t) = A(t) + B(t)$, $M^*(\tau) = M(\tau + T - 1) \cdots M(\tau + 1) M(\tau)$ et $B^*(\tau) = B(\tau+T-1) \cdots B(\tau+1) B(\tau)$, était aussi une sorte de « reproductivité nette » pour les modèles en temps discret. Ils ont montré que la position de ce nombre par rapport à 1 détermine la croissance ou le déclin de la population. Insistons ici sur les propriétés qui distinguent ce nombre de notre approche :

1. Cette référence note qu'il existe $y_1$ tel que $\lambda_1 = \Lambda - a(y_1)$ et définit « $R_0$ » comme $a(y_1)/\Lambda$. Noter que si $a(y)$ est divisé par une constante, le « $R_0$ » correspondant n'est pas nécessairement divisé par la même constante puisque $y_1$ peut ne pas être le même. Ceci contraste avec notre approche.

– Notre $R_0$ ne dépend pas de la saison $\tau$, contrairement à (17) qui donne en général $T$ rayons spectraux différents pour $\tau = 0, 1, \ldots, T-1$. La notation $R_0^{(\tau)}$ utilisée par [17] serait sans doute plus adaptée que la notation « $R_0$ » utilisée par [19]. Dans l'exemple scalaire avec une période 2 de la section 2,

$$\begin{aligned} R_0^{(0)} &= \frac{A(1)A(0) + B(1)A(0) + A(1)B(0)}{1 - B(1)B(0)} \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} (A(1)A(0) + B(1)A(0) + A(1)B(0))(B(1)B(0))^m \end{aligned}$$

et $R_0^{(1)} = R_0^{(0)}$. Noter que le deuxième et le troisième terme au numérateur de $R_0^{(0)}$ apparaissent sur la diagonale de la matrice $\Omega$ donnée par (8), contrairement au premier terme.

– [37] et [26] ont introduit la notion de reproductivité nette d'un type pour les modèles autonomes. De même on peut définir la reproductivité nette d'une saison (ou d'un ensemble de saisons) dans le cadre périodique. Prenons par example le modèle matriciel général en temps discret de la section 2. Définissons la matrice de prochaine génération $\Omega$ comme dans l'introduction. Pour tout $0 \leq \tau \leq T-1$, soit $\Pi(\tau)$ la matrice de projection diagonale par blocs $\mathrm{diag}(0, \ldots, 0, I, 0, \ldots, 0)$ de la même taille que $\Omega$, avec la matrice identité $I$ dans la « ligne » (et la « colonne ») $\tau$, et avec 0 figurant les matrices nulles (voir section 2). Considérons un sous-ensemble non vide de toutes les saisons $\mathcal{E} = \{\tau_1, \ldots, \tau_k\} \subset \{0, 1, \ldots, T-1\}$, l'idée étant que l'on voudrait mesurer l'effort nécessaire pour amener la population à l'extinction en réduisant les naissances durant les saisons incluses dans $\mathcal{E}$. Soit $\Pi = \Pi(\tau_1) + \cdots + \Pi(\tau_k)$. Définissons la reproductivité nette des saisons $\mathcal{E}$ par

$$\mathcal{T}(\mathcal{E}) = \rho\Big(\Pi\Omega\left(I - (I-\Pi)\Omega\right)^{-1}\Big) = \rho\Big(\Pi\Omega \sum_{m=0}^{\infty} \big((I-\Pi)\Omega\big)^m\Big),$$

pourvu que $\rho((I-\Pi)\Omega) < 1$. La signification de cette hypothèse est la suivante : dans certains cas, si $\mathcal{E}$ est un ensemble trop petit, il est impossible d'amener la population à l'extinction. Avec cette hypothèse, $R_0 = \rho(\Omega) > 1$, $= 1$ ou $< 1$ équivaut à $\mathcal{T}(\mathcal{E}) > 1$, $= 1$ ou $< 1$, comme [37] l'ont montré. Noter que $\mathcal{T}(\{0, 1, \ldots, T-1\}) = R_0$. Pour l'exemple 2-périodique de la section 2, $\Omega = (\Omega(\tau, \sigma))_{0 \leq \tau, \sigma \leq 1}$ est donné par (8) et

l'on a les expressions

$$\begin{aligned}\mathcal{T}(\{0\}) &= \Omega(0,0) + \frac{\Omega(0,1)\Omega(1,0)}{1-\Omega(1,1)} \\ &= \Omega(0,0) + \sum_{m=0}^{\infty} \Omega(0,1)\Omega(1,1)^m\Omega(1,0) \\ &= \frac{A(0)(A(1)+B(1))}{1-(A(1)+B(1))B(0)} \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} A(0)\big[(A(1)+B(1))B(0)\big]^m(A(1)+B(1)) \qquad (18)\end{aligned}$$

pourvu que $\Omega(1,1) < 1$, c'est-à-dire $(A(1)+B(1))B(0) < 1$. On obtient des expressions similaires pour $\mathcal{T}(\{1\})$ en permutant les indices 0 et 1. Suivant l'interpretation de [37], et comme on peut le voir avec la deuxième expression pour $\mathcal{T}(\{0\})$ ci-dessus, $\mathcal{T}(\{0\})$ est l'espérance du nombre de descendants (enfants, petits-enfants...) nés à la saison 0 d'un parent né à la saison 0 avec la condition qu'aucun individu de l'arbre familial entre le parent et le descendant ne soit né à la saison 0 ; autrement dit, les branches de l'arbre familial sont coupées juste après chaque naissance à la saison 0. Ce nombre serait infini si $\Omega(1,1) \geq 1$. Une telle interprétation est valable non seulement pour l'exemple de la section 2 mais aussi en général. Comme dans la proposition 3, on peut aussi démontrer, lorsque $\mathcal{T}(\mathcal{E})$ est bien défini, que

$$\rho\Big(\Big(\frac{A(T-1)}{w(T-1)} + B(T-1)\Big)\cdots\Big(\frac{A(0)}{w(0)} + B(0)\Big)\Big) = 1\,, \qquad (19)$$

où $w(\tau) = 1$ si $\tau \notin \mathcal{E}$ et $w(\tau) = \mathcal{T}(\mathcal{E})$ si $\tau \in \mathcal{E}$. En effet, pour tout $\mu > 0$, définissons $\mathcal{A}(\mathcal{E};\mu)$, $\Omega(\mathcal{E};\mu)$ et $\mathcal{T}(\mathcal{E};\mu)$ de la même manière que $\mathcal{A}$, $\Omega$ et $\mathcal{T}(\mathcal{E})$ sauf que toutes les matrices $A(\tau)$ avec $\tau \in \mathcal{E}$ sont divisées par un scalaire $\mu$. Puisque $\Omega(\mathcal{E};\mu) = \mathcal{A}(\mathcal{E};\mu)\,\mathcal{B}^{-1}$, on voit que $\Pi\Omega(\mathcal{E};\mu) = (\Pi\Omega)/\mu$ tandis que $(I-\Pi)\Omega(\mathcal{E};\mu) = (I-\Pi)\Omega$. Donc $\mathcal{T}(\mathcal{E};\mu) = \mathcal{T}(\mathcal{E})/\mu$. En particulier, $\mathcal{T}(\mathcal{E};\mathcal{T}(\mathcal{E})) = 1$, ce qui équivaut à (19). CQFD. On peut aussi montrer, comme dans la proposition 3, que (19) caractérise $\mathcal{T}(\mathcal{E})$. Pour l'exemple scalaire 2-périodique, la résolution de (19) conduit facilement à (18). En résumé, cette reproductivité nette de saisons se focalise sur les générations comme notre $R_0$ mais dépend de la saison comme $R_0^{(\tau)}$.

– Lorsque $A(t)$ et $B(t)$ ne dépendent pas de $t$, appelons les $A$ et $B$ et posons $M = A + B$. On voit que $R_0^{(\tau)}$ est le rayon spectral de $(M^T - B^T)(I - B^T)^{-1}$, pour tout $\tau$. Ceci est différent du rayon spectral de $A(I-B)^{-1}$, qui est la définition usuelle de $R_0$ pour les modèles autonomes [16]. C'est seulement en specifiant que $T = 1$ que les deux formules coïncident. Ceci contraste avec la dernière remarque de la section 2.
– $R_0^{(\tau)}$ n'a pas de relation simple avec la couverture vaccinale minimale pour éradiquer une maladie infectieuse, contrairement à notre $R_0$ qui donne

$1 - 1/R_0$ comme seuil. L'estimation de ce seuil est semble-t-il important pour les agences de santé publique. Peut-être $R_0^{(\tau)}$ est-il plus utile en écologie.

# Appendice A : démonstrations pour la section 2

**Démonstration de la proposition 1.** Pour tout $n \geq 0$ et $0 \leq \tau \leq T-1$, posons

$$F(n,\tau) = \sum_{q \geq q_\tau} \pi(n, \tau + qT)$$

où $q_\tau$ est défini dans (7). Supposons d'abord que $0 \leq \tau \leq t_0 - 2$ ou $t_0 \leq \tau \leq T-2$. Dans les deux cas, $q_{\tau+1} = q_\tau$. Avec (5) on obtient

$$\begin{aligned} F(n+1,\tau+1) &= \sum_{q \geq q_{\tau+1}} \pi(n+1, \tau+1+qT) \\ &= \sum_{q \geq q_\tau} A(\tau+qT)\, \pi(n, \tau+qT) + B(\tau+qT)\, \pi(n+1, \tau+qT). \end{aligned}$$

Puisque $A(\tau+qT) = A(\tau)$ et $B(\tau+qT) = B(\tau)$, on a

$$F(n+1,\tau+1) = A(\tau)\, F(n,\tau) + B(\tau)\, F(n+1,\tau)\ .$$

En utilisant que $\pi(n+1, t_0) = 0$, on obtient de la même manière

$$\begin{aligned} &F(n+1,t_0) = A(t_0-1)F(n,t_0-1) + B(t_0-1)F(n+1,t_0-1) \quad \text{si } t_0 \neq 0, \\ &F(n+1,0) = A(T-1)\, F(n,T-1) + B(T-1)\, F(n+1,T-1)\,. \end{aligned}$$

En résumé, on a

$$\begin{aligned} -B(\tau)\, F(n+1,\tau) + F(n+1,\tau+1) &= A(\tau)\, F(n,\tau)\ , \quad 0 \leq \tau \leq T-2, \\ -B(T-1)\, F(n+1,T-1) + F(n+1,0) &= A(T-1)\, F(n,T-1)\ . \end{aligned}$$

Donc si l'on pose $\widehat{F}(n) = (F(n,0)'\ F(n,1)' \cdots F(n,T-1)')'$, alors $\mathcal{B}\,\widehat{F}(n+1) = \mathcal{A}\,\widehat{F}(n)$. Mais

$$G(n,\tau) = \sum_{q \geq q_\tau} A(\tau+qT)\, \pi(n, \tau+qT) = A(\tau)\, F(n,\tau)\ .$$

Donc $\widehat{G}(n) = \mathcal{A}\,\widehat{F}(n) = \mathcal{B}\,\widehat{F}(n+1)$. Par conséquent, $\widehat{G}(n+1) = \mathcal{A}\,\widehat{F}(n+1) = \mathcal{A}\,\mathcal{B}^{-1}\,\widehat{G}(n)$ pour tout $n \geq 0$.

Supposons maintenant que $0 \leq \tau \leq T-2$. En utilisant (4), on voit que

$$\begin{aligned} -B(\tau)\, F(0,\tau) + F(0,\tau+1) &= -\sum_{q \geq q_\tau} B(\tau+qT)\, \pi(0, \tau+qT) + F(0,\tau+1) \\ &= -\sum_{q \geq q_\tau} \pi(0, \tau+qT+1) + \sum_{q \geq q_{\tau+1}} \pi(0, \tau+qT+1) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad \tau \neq t_0 - 1, \\ p(t_0) & \text{si} \quad \tau = t_0 - 1. \end{cases} \end{aligned}$$

De même, on obtient

$$-B(T-1)\,F(0,T-1)+F(0,0)=\begin{cases} 0 & \text{si} \quad t_0\neq 0,\\ p(0) & \text{si} \quad t_0=0.\end{cases}$$

Donc $\mathcal{B}\widehat{F}(0)=\widehat{p}$ et $\widehat{G}(0)=\mathcal{A}\,\widehat{F}(0)=\mathcal{A}\,\mathcal{B}^{-1}\widehat{p}$. Le corollaire 1 résulte du théorème de Perron et Frobenius [38, théorème 1.2].

**Démonstration de la remarque à la fin de la section 2.** On a $\Omega=\mathcal{A}\,\mathcal{B}^{-1}$, où $\mathcal{A}$ est la matrice diagonale par blocs $\mathrm{diag}(A,\dots,A)$ et où

$$\mathcal{B}^{-1}=\mathrm{diag}((I-B^T)^{-1},\dots,(I-B^T)^{-1})\begin{pmatrix} B^{T-1} & B^{T-2} & \cdots & I\\ I & B^{T-1} & \ddots & \vdots\\ \vdots & \ddots & \ddots & B^{T-2}\\ B^{T-2} & \cdots & I & B^{T-1}\end{pmatrix}.$$

Soit $r_0$ le rayon spectral de $A(I-B)^{-1}$. Supposons d'abord que $A$ et $B$ soient des matrices à coefficients strictement positifs. Soit $v$ un vecteur propre à droite à coefficients strictement positifs de la matrice $A(I-B)^{-1}=A+AB+AB^2+\cdots$, elle-même à coefficients strictement positifs, associé à la valeur propre $r_0$ [15, théorème 2.1.3]. Posons $V=(v'\dots v')'$, le vecteur $v$ étant répété $T$ fois et $'$ désignant la transposition. Alors $\Omega\,V=(w'\dots w')'$ avec $w=A(I-B^T)^{-1}(I+B+\cdots+B^{T-1})v=A(I-B)^{-1}v=r_0\,v$. Donc $\Omega\,V=r_0\,V$ et $r_0=R_0$ puisque $R_0$ est la seule valeur propre de la matrice $\Omega$ avec un vecteur propre à coeffients strictement positifs [15, théorème 2.1.4]. Si la matrice $A$ ou la matrice $B$ n'est pas à coefficients strictement positifs, considérons la matrice $E$ de même taille mais pleine de 1 et les matrices $A^{(\varepsilon)}=A+\varepsilon\,E$ et $B^{(\varepsilon)}=B+\varepsilon\,E$ pour $\varepsilon>0$ suffisamment petit. Définissons $R_0^{(\varepsilon)}$ et $r_0^{(\varepsilon)}$ de la même manière que $R_0$ et $r_0$ sauf que $A$ et $B$ sont remplacés par $A^{(\varepsilon)}$ et $B^{(\varepsilon)}$. Alors $r_0^{(\varepsilon)}=R_0^{(\varepsilon)}$ d'après ce qui précède. Par continuité du rayon spectral quand $\varepsilon\to 0$, on obtient $r_0=R_0$.

# Appendice B : démonstration de la proposition 2

Supposons d'abord que $t_0\leq\tau<T$. Il résulte de (9) et (10) que

$$G(n+1,\tau)=\sum_{q\geq 0}\int_0^{\tau+qT-t_0}K(\tau,x)\,\beta(n,\tau+qT-x)\,dx.$$

En réorganisant la double sommation, on obtient

$$\begin{aligned}G(n+1,\tau)=&\sum_{s\geq 0}\int_{sT}^{\tau-t_0+sT}\sum_{q\geq s}K(\tau,x)\,\beta(n,\tau+qT-x)\,dx\\ &+\sum_{s\geq 0}\int_{\tau-t_0+sT}^{T+sT}\sum_{q\geq s+1}K(\tau,x)\,\beta(n,\tau+qT-x)\,dx.\end{aligned}$$

Avec le changement de variable $y = x - sT$ et $r = q - s$, on arrive à

$$G(n+1,\tau) = \sum_{s\geq 0} \int_0^{\tau-t_0} \sum_{r\geq 0} K(\tau, y+sT)\, \beta(n, \tau+rT-y)\, dy \tag{20}$$

$$+ \sum_{s\geq 0} \int_{\tau-t_0}^{T} \sum_{r\geq 1} K(\tau, y+sT)\, \beta(n, \tau+rT-y)\, dy\,. \tag{21}$$

Dans les intégrales (20), on a $0 \leq y \leq \tau - t_0$ donc $t_0 \leq \tau - y \leq \tau < T$. Dans les intégrales (21), on distingue le cas $\tau - t_0 \leq y \leq \tau$ (pour lequel $0 \leq \tau - y \leq t_0$) du cas $\tau \leq y \leq T$ (pour lequel $t_0 \leq \tau \leq T + \tau - y \leq T$). Avec la définition (10) de $G(n,\tau)$, on arrive à

$$\begin{aligned} G(n+1,\tau) = &\sum_{s\geq 0} \int_0^{\tau-t_0} K(\tau, y+sT)\, G(n, \tau-y)\, dy \\ &+ \sum_{s\geq 0} \int_{\tau-t_0}^{\tau} K(\tau, y+sT)\, G(n, \tau-y)\, dy \\ &+ \sum_{s\geq 0} \int_{\tau}^{T} K(\tau, y+sT)\, G(n, T+\tau-y)\, dy\,. \end{aligned}$$

Avec le changement de variable $\sigma = \tau - y$, on obtient

$$G(n+1,\tau) = \int_0^T \Omega(\tau,\sigma)\, G(n,\sigma)\, d\sigma\ . \tag{22}$$

avec $\Omega(\tau,\sigma)$ défini par

$$\Omega(\tau,\sigma) = \begin{cases} \sum_{s\geq 0} K(\tau, \tau-\sigma+sT) & \text{si} \quad 0 \leq \sigma < \tau, \\ \sum_{s\geq 1} K(\tau, \tau-\sigma+sT) & \text{si} \quad \tau \leq \sigma < T. \end{cases} \tag{23}$$

Lorsque $0 \leq \tau < t_0$, un calcul complètement analogue mène aussi à (22). Enfin un calcul simple (voir par exemple [7, §2]), utilisant le fait que $G(n,\tau)$ a été étendu par périodicité à tout $\tau$, montre que

$$\int_0^T \Omega(\tau,\sigma)\, G(n,\sigma)\, d\sigma = \int_0^\infty K(\tau, x)\, G(n, \tau-x)\, dx\ .$$

Il reste à utiliser le théorème de Krein et Rutman [20, chapitre VIII]. Le rayon spectral de l'opérateur compact fortement positif (22)—pour la compacité, voir [11, appendice 1]—est une valeur propre simple avec une fonction propre vectorielle positive $\widetilde{G}(\tau)$ et cette valeur propre domine toutes les autres valeurs propres. Donc il existe une constante $c > 0$ telle que $||G(n,\cdot)/R_0^n - c\,\widetilde{G}(\cdot)||_\infty \to 0$ quand $n \to \infty$. Par conséquent

$$\frac{g(n)}{R_0^n} = \frac{\int_0^T \|G(n,\tau)\|\, d\tau}{R_0^n} \underset{n\to\infty}{\longrightarrow} c \int_0^T \|\widetilde{G}(\tau)\|\, d\tau$$

et $g(n+1)/g(n) \to R_0$.

# Appendice C : démonstrations pour la section 4

**Démonstration de la proposition 3.** Pour tout $\mu > 0$, soit $C_\mu$ la matrice

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & \frac{A(T-1)}{\mu} + B(T-1) \\ \frac{A(0)}{\mu} + B(0) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \frac{A(1)}{\mu} + B(1) & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \frac{A(T-2)}{\mu} + B(T-2) & 0 \end{pmatrix}.$$

On peut vérifier que $(C_\mu)^T$ est la matrice diagonale par blocs avec la matrice produit $N_\mu$ et ses permutations circulaires sur la diagonale. Donc $\rho(N_\mu) = \rho((C_\mu)^T) = (\rho(C_\mu))^T$. L'application $\mu \mapsto C_\mu$ est croissante, c'est-à-dire, tous les coefficients sont des fonctions croissantes de $\mu$. Donc [15, corollaire 2.1.5] montrent que l'application $\mu \mapsto \rho(C_\mu)$ est croissante. Cette application est aussi continue. Comme [31], appelons $\mathfrak{S}$ l'ensemble des fonctions réelles définies sur $(0, +\infty)$ qui sont soit identiquement nulles soit strictement positives et log-convexes. Pour tout $a \geq 0$ et $b \geq 0$, la fonction $\mu \mapsto a/\mu + b$ appartient à $\mathfrak{S}$ puisque la dérivée seconde de $\log(a/\mu + b)$ par rapport à $\mu$ est strictement positive. Donc chaque élément de la matrice $C_\mu$ appartient à $\mathfrak{S}$. D'après [31], l'application $\mu \mapsto \rho(C_\mu)$ appartient à $\mathfrak{S}$. Un produit de fonctions log-convexes étant aussi log-convexe, l'application $\mu \mapsto \rho(N_\mu)$ appartient aussi à $\mathfrak{S}$.

Supposons que $R_0 > 0$. Si la matrice $C_1$ est irréductible, alors [8, §3.3] a montré que $\rho(C_{R_0}) = 1$ ; donc $\rho(N_{R_0}) = 1$. Si $C_1$ n'est pas irréductible, soit $E$ la matrice de même taille que les matrices $A(t)$ mais pleine de 1. Soit $A^{(\varepsilon)}(t) = A(t) + \varepsilon E$ pour tout $\varepsilon \geq 0$. Définissons $\mathcal{A}^{(\varepsilon)}$, $R_0^{(\varepsilon)}$, $N_\mu^{(\varepsilon)}$ et $C_\mu^{(\varepsilon)}$ de la même manière que $\mathcal{A}$, $R_0$, $N_\mu$ et $C_\mu$, sauf que $A(t)$ est remplacé par $A^{(\varepsilon)}(t)$. Comme $R_0 > 0$ et par continuité du rayon spectral, on voit que $R_0^{(\varepsilon)} > 0$ pour tout $\varepsilon \geq 0$ suffisamment petit. La matrice $C_1^{(\varepsilon)}$ est irréductible pour tout $\varepsilon > 0$. En appliquant le résultat ci-dessus, on obtient $\rho(N^{(\varepsilon)}_{R_0^{(\varepsilon)}}) = 1$ pour tout $\varepsilon > 0$ assez petit. Par continuité quand $\varepsilon \to 0^+$, on obtient $\rho(N_{R_0}) = 1$.

Supposons qu'il existe $0 < \mu_1 < \mu_2$ tel que $\rho(N_{\mu_1}) = \rho(N_{\mu_2}) = 1$. Puisque $\rho(C_\mu) = (\rho(N_\mu))^{1/T}$ pour tout $\mu > 0$, on a $\rho(C_{\mu_1}) = \rho(C_{\mu_2}) = 1$. Comme l'application $\mu \mapsto \rho(C_\mu)$ est croissante, on a $\rho(C_\mu) = 1$ pour tout $\mu \in [\mu_1, \mu_2]$. Dans le cas présent, l'application $\mu \mapsto \rho(C_\mu)$ n'est pas identiquement nulle donc elle est strictement positive et log-convexe (et donc convexe). L'application $\mu \mapsto \rho(C_\mu)$ étant croissante et convexe, il est impossible de trouver $\mu_3 > \mu_2$ tel que $\rho(C_{\mu_3}) < 1$. Ainsi $\rho(C_\mu) = 1$ pour tout $\mu \geq \mu_1$ et l'on obtient une contradiction avec le fait que $\rho(C_\mu) \to (\rho(B(T-1) \cdots B(1)B(0)))^{1/T} < 1$ quand $\mu \to +\infty$. Donc il existe au plus un $\mu$ tel que $\rho(N_\mu) = 1$. De la discussion ci-dessus sur le cas $R_0 > 0$, on voit que dans ce cas il y a un unique tel $\mu$ et que $\mu = R_0$.

**Remarque.** Si $R_0 = 0$ (ou de manière équivalente si la matrice $\Omega$ est nilpotente de sorte que la population s'éteint en un nombre fini de générations), alors l'équation $\rho(N_\mu) = 1$ n'a pas de solution $\mu > 0$. En effet, imaginons que l'équation $\rho(N_\mu) = 1$ ait une solution $\mu > 0$. Alors $\rho(C_\mu) = 1$ et [15, théorème 2.1.1] montrent qu'il existe un vecteur à coefficients positifs $v \neq 0$ tel que $C_\mu v = v$. Écrivons $v = (v(0)' \dots v(T-1)')'$. Alors $(A(t)/\mu + B(t))v(t) = v(t+1)$ pour tout $t = 0, \dots, T-1$, avec $v(T) = v(0)$. Donc $A(t)v(t) = \mu\, v(t+1) - \mu\, B(t)v(t)$ pour tout $t = 0, \dots, T-1$. Ceci montre que $\mathcal{A}v = \mu\, \mathcal{B}v$ et donc $\mathcal{B}^{-1}\mathcal{A}v = \mu\, v$. Ainsi $R_0 = \rho(\mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}) = \rho(\mathcal{B}^{-1}\mathcal{A}) \geq \mu > 0$. Contradiction.

**Preuve du corollaire 2.** Posons $\lambda = \rho(N_1)^{1/T}$. Supposons par exemple que $R_0 > 1$. Comme l'application $\mu \mapsto \rho(N_\mu)$ est croissante, on a $1 = \rho(N_{R_0}) \leq \rho(N_1) = \lambda^T$. Mais $\rho(N_1) \neq 1$ puisque $R_0 \neq 1$ et puisque $R_0$ est l'unique $\mu$ tel que $\rho(N_\mu) = 1$. Ainsi $1 < \lambda^T$ et $1 < \lambda$. De manière similaire, en renversant les inégalités, on peut montrer que $R_0 < 1$ implique $\lambda < 1$. Enfin puisque $\rho(N_{R_0}) = 1$, on voit que $R_0 = 1$ implique $\lambda = \rho(N_1)^{1/T} = 1$. Donc toutes les équivalences du corollaire 2 sont bien démontrées.

**Remerciements.** Les auteurs remercient Mamadou Lamine Diouf pour avoir attiré leur attention sur le cas des équations de diffusion et Odo Diekmann, Hans Metz et Hisashi Inaba pour leurs commentaires.

# Références

[1] J Biol Dyn 3 :101-115

[2] J Biol Dyn 5 :563-578

[3] `http://eom.springer.de/G/g045090.htm`

[4] Discr Cont Dynam Syst 21 :1-20

[5] J Differ Equat Appl 14 :1127-1147

[6] Assemblée Nationale (2010) Rapport fait au nom de la commission d'enquête sur la manière dont a été programmée, expliquée et gérée la campagne de vaccination contre la grippe A(H1N1). `http://www.assemblee-nationale.fr/13/pdf/rap-enq/r2698.pdf`

[7] Bull Math Biol 69 :1067-1091

[8] Bull Math Biol 71 :1781-1792

[9] J Math Biol. doi :10.1007/s00285-011-0417-5

[10] J Math Biol 57 :649-673

[11] J Math Biol 62 :741-762

[12] Bull Math Biol 71 :1954-1966

[13] J Math Biol 53 :421-436

[14] Math Biosci 210 :647-658

[15] Berman A, Plemmons RJ (1994) Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences. SIAM, Philadelphia

[16] Caswell H (2001) Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation, 2e éd., Sinauer Associates, Sunderland

[17] Oikos 118 :1763-1782

[18] PLoS ONE 6(6) :e20809. doi :10.1371/journal.pone.0020809

[19] J Biol Dyn doi :10.1080/17513758.2010.544410

[20] Dautray R, Lions JL (1984) Analyse mathématique et calcul numérique pour les sciences et les techniques. Masson, Paris

[21] J Math Biol 28 :365-382

[22] J Am Stat Assoc 150 :305-339

[23] Bull Math Biol 72 :541-564

[24] Hardy GH (2007) A Course of Pure Mathematics. Rough Draft Printing

[25] J Biol Syst 4 :779-787

[26] Math Biosci 206 :3-10

[27] Hess P (1991) Periodic-parabolic Boundary Value Problems and Positivity. Longman, Harlow

[28] J Animal Ecol 74 :589-600

[29] J Math Biol. doi :10.1007/s00285-011-0463-z

[30] J Math Biol. doi :10.1007/s00285-011-0465-x

[31] Quart J Math Oxford 12 :283-284

[32] Theor Ecol 3 :25-43

[33] J Math Biol 44 :450-462

[34] Comput Math Meth Med. doi :10.1155/2011/527610

[35] Envir Health Persp 118 :620-626

[36] J Math Biol. doi :10.1007/s00285-011-0440-6

[37] Proc R Soc Lond B 270 :1359-1364

[38] Seneta E (2006) Non-negative Matrices and Markov Chains. Springer, New York

[39] Smith HL, Thieme HR (2011) Dynamical Systems and Population Persistence. AMS, Providence

[40] SIAM J Appl Math 70 :188-211

[41] Evolut Ecol 25 :121-137

[42] J Dyn Differ Equat 20 :699-717

[43] Math Biosci Eng 7 :195-211