

# Les modèles matriciels périodiques de populations: taux de croissance, reproductivité nette et entropie\*

Nicolas BACAËR<sup>†</sup>

## Résumé

Cet article considère trois aspects différents des modèles matriciels périodiques de populations. Premièrement, on obtient une formule pour l'analyse de sensibilité du taux de croissance  $\lambda$  qui est plus simple que celle trouvée par Caswell et Trevisan. Deuxièmement, on généralise la formule pour la reproductivité nette  $\mathcal{R}_0$  dans un environnement constant au cas d'un environnement périodique. On généralise aussi au cas périodique des inégalités entre  $\lambda$  et  $\mathcal{R}_0$  démontrées par Cushing et Zhou. Troisièmement, on fait quelques remarques sur la notion d'entropie d'évolution  $H$ , introduite par Demetrius, et son lien avec le taux de croissance  $\lambda$  dans le cas périodique.

## 1 Introduction

Il y a environ un siècle, Lotka a étudié un modèle démographique en temps continu, linéaire et structuré par l'âge, dans lequel la population tend à croître exponentiellement; notons  $\rho$  le taux de croissance. Plusieurs auteurs, parmi lesquels Leslie, ont étudié dans les années 1940 un modèle en temps discret analogue au modèle de Lotka,  $p(t+1) = Ap(t)$  avec une matrice  $A$  positive et primitive, et ont montré que la population tend aussi à croître exponentiellement comme  $\lambda^t$ , où  $\lambda$  est le rayon spectral de  $A$ . Hamilton a étudié dans les années 1960 la sensibilité de  $\rho$  par rapport à de petits changements des taux de fertilité et de mortalité à chaque âge [1]. Demetrius [2], Goodman [3], Caswell [4] et d'autres ont étudié dans le modèle en temps discret la sensibilité de  $\lambda$  :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial A_{i,j}} = \frac{\ell_i r_j}{\langle \ell, r \rangle}, \quad (1)$$

---

\*Periodic matrix population models: growth rate, basic reproduction number, and entropy. Bull. Math. Biol. 71 (2009) 1781-1792.

<sup>†</sup>Institut de Recherche pour le Développement (IRD), 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy, France. Courriel: nicolas.bacaer@ird.fr.

où  $\ell$  est un vecteur propre à gauche,  $\ell A = \lambda \ell$ , et  $r$  un vecteur propre à droite,  $A r = \lambda r$ , de  $A$  associé à la valeur propre  $\lambda$ , et où  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  désigne le produit scalaire usuel de vecteurs réels.

Dans les années 1960, Skellam [5] a commencé à étudier les modèles matriciels périodiques en temps :  $p(t+1) = A(t)p(t)$  avec  $A(t+m) = A(t)$ . Cette généralisation est nécessaire car de nombreuses espèces d'animaux et de plantes ont des taux de fertilité et de mortalité qui sont très influencés par les saisons. À un facteur périodique près, les populations tendent toujours à croître exponentiellement comme  $\lambda^t$ , où  $\Lambda = \lambda^m$  est le rayon spectral de la matrice  $A(m-1) \cdots A(1) A(0)$ . Dans les années 1990, Caswell et Trevisan ont étudié la sensibilité de  $\Lambda$  [6]. Ils ont démontré l'égalité matricielle

$$\left( \frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i,j}(t)} \right) = (A(t-1) \cdots A(0) A(m-1) \cdots A(t+1))' \left( \frac{v_i(t) w_j(t)}{\langle v(t), w(t) \rangle} \right), \quad (2)$$

où  $'$  désigne la transposition de matrices et où  $v(t)$  est un vecteur propre à gauche et  $w(t)$  un vecteur propre à droite de

$$A^*(t) = A(t-1) \cdots A(t-m) = A(t-1) \cdots A(0) A(m-1) \cdots A(t) \quad (3)$$

associé à la valeur propre  $\Lambda$ . Lesnoff *et al.* [7] ont démontré une formule légèrement différente :

$$\left( \frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i,j}(t)} \right) = (A(m-1) \cdots A(t+1))' \left( \frac{v_i(0) w_j(0)}{\langle v(0), w(0) \rangle} \right) (A(t-1) \cdots A(0))'. \quad (4)$$

La formule (2), qui se trouve dans la seconde édition du livre de Caswell [8, p. 358], est particulièrement utilisée par les biologistes de terrain. Elle a été utilisée pour des populations de souris [9], d'hermines [10], de hiboux [11], de faucons et de mouettes [12], de palourdes [13], de pissenlits [14], d'herbes diverses [15, 16], de chênes [17], d'impatiétes du Cap [18], de mélampyres des prés [19], etc. Le premier objectif de notre article est de signaler qu'il y a une formule de sensibilité plus simple pour  $\lambda$  (et  $\Lambda = \lambda^m$ ). En effet, Gourley et Lawrence [20] ont déjà remarqué que  $\lambda$  était le rayon spectral de la matrice

$$C = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & A(m-1) \\ A(0) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & A(1) & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & A(m-2) & 0 \end{pmatrix}. \quad (5)$$

On supposera toujours que les matrices  $A(t)$  sont telles que la matrice  $C$  soit irréductible. Considérons comme dans [21] un vecteur propre à gauche  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  et un vecteur propre à droite  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$  de  $C$  associé à la valeur propre  $\lambda$ . Étendons la définition de  $\ell(t)$  et  $r(t)$  à tout  $t$  en posant  $\ell(t+m) = \ell(t)$  et  $r(t+m) = r(t)$ . On montre dans la section 2 que

$$\frac{\partial \lambda}{\partial A_{i,j}(t)} = \frac{\ell_i(t+1) r_j(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}. \quad (6)$$

Contrairement à (2) et (4), l'interprétation de (6) est une simple généralisation de celle donnée habituellement pour (1) [8] : la sensibilité de  $\lambda$  par rapport au nombre de « descendants »  $A_{i,j}(t)$  au stade  $i$  au temps  $t+1$  engendrés par un individu au stade  $j$  au temps  $t$  est proportionnelle à la population stable au stade  $j$  au temps  $t$ ,  $r_j(t)$ , et à la valeur reproductive au stade  $i$  au temps  $t+1$ ,  $\ell_i(t+1)$ . Des analogues de (6) pour des modèles en temps continu structurés par âge et périodiques se trouvent dans [22, équations (10)-(11)] mais elles s'obtiennent aussi par un passage à la limite à partir de (6).

Le taux de croissance n'est pas le seul paramètre intéressant. En épidémiologie, on accorde beaucoup d'attention à la reproductivité nette. En biologie de l'évolution, l'entropie d'évolution, qui diffère du taux de croissance mais lui est relié de près, jouerait un rôle important [24, 25, 26, 27, 28, 29]. Une question naturelle est d'adapter ces deux paramètres au cas périodique. C'est l'objet des sections 3 et 4. On explique ou rappelle seulement comment ils se calculent. On ne cherche pas à obtenir de formule explicite pour leur sensibilité par rapport aux paramètres. En pratique, les analyses de sensibilité peuvent se faire numériquement ; mais bien sûr, cela n'est guère explicatif.

Dans la section 3, on présente une définition et une formule pratique pour la reproductivité nette  $\mathcal{R}_0$  dans les modèles matriciels de populations avec coefficients périodiques de la forme

$$p(t+1) = A(t)p(t), \quad A(t) = F(t) + T(t), \quad (7)$$

où  $F(t)$  modélise la reproduction et  $T(t)$  décrit les transitions. Soit  $m$  la période commune. On suppose que  $F_{i,j}(t) \geq 0$ ,  $T_{i,j}(t) \geq 0$ ,  $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$ , et que le rayon spectral de la matrice carrée  $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$  est strictement inférieur à 1 : la population s'éteint s'il n'y a pas de reproduction. Avec ces hypothèses, on montre que  $\mathcal{R}_0$  est le rayon spectral de la matrice

$$\begin{pmatrix} F(0) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & F(1) & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & F(m-1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -T(0) & I & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -T(1) & I & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & & \ddots & \ddots & I \\ I & 0 & \cdots & 0 & -T(m-1) \end{pmatrix}^{-1} \quad (8)$$

où  $I$  désigne la matrice identité de taille adaptée. Si de plus la matrice  $C$  donnée par (5) est irréductible, alors

$$\mathcal{R}_0 \geq 1 \Rightarrow 1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0, \quad 0 < \mathcal{R}_0 \leq 1 \Rightarrow \mathcal{R}_0 \leq \lambda \leq 1. \quad (9)$$

La formule (8) et les inégalités (9) généralisent des résultats obtenus pour un environnement constant ( $m=1$ ) ;  $\mathcal{R}_0$  est alors le rayon spectral de  $F(I-T)^{-1}$  [30, 31, 32]. Rappelons que ce dernier résultat est déjà la généralisation aux modèles matriciels structurés en stades de la formule de Leslie pour  $\mathcal{R}_0$  dans les modèles matriciels structurés par âge. Pour d'autres travaux sur  $\mathcal{R}_0$  dans les modèles périodiques en temps continu, voir [33, 34, 35, 36].

Dans la section 4, on mentionne brièvement quelques formules concernant l'entropie d'évolution  $H$  dans le contexte des modèles en temps discret avec un environnement périodique, en particulier la relation avec le taux de croissance  $\lambda$ . Une étude détaillée comprenant aussi les environnements aléatoires se trouve dans [25].

## 2 Analyse de sensibilité

### 2.1 La formule (6)

Commençons par quelques remarques préliminaires avant de démontrer la formule (6). Soit  $k_t$  la taille du vecteur  $p(t)$ . Pour tout entier  $t$ , la matrice positive  $A(t)$  a  $k_{t+1}$  lignes et  $k_t$  colonnes; de plus,  $k_{t+m} = k_t$  et  $A(t+m) = A(t)$ . Soit  $\kappa = k_0 + \dots + k_{m-1}$  la taille de la matrice carrée  $C$  donnée par (5). Soit  $\lambda$  le rayon spectral de  $C$ . Rappelons que la matrice  $C$  est supposée irréductible; c'est en particulier le cas si  $C$  n'a pas de ligne ou de colonne nulle et si  $A^*(0)$  est irréductible [39, théorème 2.2.33]). Il résulte du théorème de Perron et Frobenius [40, théorème 1.5] que l'on peut trouver un vecteur propre à gauche  $L$  et un vecteur propre à droite  $R$  de la matrice  $C$  associés à la valeur propre  $\lambda$ , les deux vecteurs ayant toutes leurs composantes strictement positives :

$$LC = \lambda L, \quad CR = \lambda R. \quad (10)$$

Les vecteurs  $L$  et  $R$  sont uniques à une constante multiplicative près. Écrivons  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  et  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ , où chaque  $\ell(t)$  et  $r(t)$  est un vecteur de taille  $k_t$ . De plus, étendons la définition de  $\ell(t)$  et de  $r(t)$  à tous les entiers  $t$  de sorte que  $\ell(t+m) = \ell(t)$  et  $r(t+m) = r(t)$ . De cette manière, (10) peut se réécrire pour tout  $t$  sous la forme

$$\ell(t+1)A(t) = \lambda \ell(t), \quad A(t)r(t) = \lambda r(t+1). \quad (11)$$

Un calcul simple montre que  $C^m$  est la matrice diagonale par blocs :

$$C^m = \text{diag}[A^*(0), \dots, A^*(m-1)], \quad (12)$$

où  $A^*(t)$  est donné par (3). Comme  $\lambda$  est le rayon spectral de  $C$ ,  $\lambda^m$  est le rayon spectral de  $C^m$ . Les matrices  $A^*(t)$  pour  $0 \leq t \leq m-1$  sont des permutations cycliques l'une de l'autre. Elles ont donc le même rayon spectral que  $A^*(0)$ ; on l'a noté  $\Lambda$  dans l'introduction. Donc  $\Lambda$  est aussi le rayon spectral de la matrice du côté droit de (12) et  $\Lambda = \lambda^m$ . De (10), il résulte que  $LC^m = \lambda^m L$  et  $C^m R = \lambda^m R$ . En utilisant (12), on voit que  $\ell(t)A^*(t) = \lambda^m \ell(t)$  et que  $A^*(t)r(t) = \lambda^m r(t)$ . Donc  $\ell(t)$  est aussi un vecteur propre à gauche et  $r(t)$  un vecteur propre à droite de  $A^*(t)$  associé à la valeur propre  $\Lambda = \lambda^m$ . En utilisant (11), on voit que  $\langle \ell(t+1), p(t+1) \rangle = \langle \ell(t+1), A(t)p(t) \rangle = \langle \ell(t+1)A(t), p(t) \rangle = \lambda \langle \ell(t), p(t) \rangle$ . Donc pour tout  $t \geq \tau$ ,

$$\langle \ell(t), p(t) \rangle = \lambda^{t-\tau} \langle \ell(\tau), p(\tau) \rangle. \quad (13)$$

Autrement dit, la valeur reproductive totale croît exponentiellement comme dans les modèles en temps continu dans un environnement constant [23] ou périodique [22, appendice A]. Noter que la définition de la valeur reproductive utilisée par Tuljapurkar pour des modèles dans un environnement variable arbitraire [41, équation (3.1.8)] ne coïncide pas avec la nôtre quand elle est spécialisée au cas périodique. De (11), on voit aussi que si  $\tau = 0$  et  $p(0) = r(0)$ , alors  $p(t) = \lambda^t r(t)$ . De (13), on obtient que

$$\langle \ell(t), r(t) \rangle = \langle \ell(0), r(0) \rangle. \quad (14)$$

Puisque la matrice  $C$  est supposée irréductible, la valeur propre  $\lambda$  est une valeur propre simple [40, théorème 1.5]. Pour  $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ , il résulte de [4, équation (10)] ou de la théorie classique des perturbations [42] que

$$\frac{\partial \lambda}{\partial C_{\alpha, \beta}} = \frac{L_{\alpha} R_{\beta}}{\langle L, R \rangle}, \quad (15)$$

où  $L_{\alpha}$  est le  $\alpha^{\text{e}}$  élément de  $L$  et  $R_{\beta}$  est le  $\beta^{\text{e}}$  élément de  $R$ . Mais noter que si  $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$  (modulo  $\kappa$ ) et  $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$  avec  $0 \leq t \leq m-1$ ,  $1 \leq i \leq k_{t+1}$  et  $1 \leq j \leq k_t$ , alors  $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ,  $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ ,  $R_{\beta} = r_j(t)$ , et

$$\langle L, R \rangle = \sum_{\eta=0}^{m-1} \langle \ell(\eta), r(\eta) \rangle = m \langle \ell(0), r(0) \rangle \quad (16)$$

à cause de (14). Donc la formule de sensibilité (6) résulte finalement de (15). Noter que puisque  $\Lambda = \lambda^m$ , il y a un lien évident entre la formule de sensibilité pour  $\lambda$  et celle pour  $\Lambda$  :

$$\frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i, j}(t)} = m \lambda^{m-1} \frac{\partial \lambda}{\partial A_{i, j}(t)}. \quad (17)$$

## 2.2 Limite continue des modèles structurés par l'âge

Considérons comme dans [5] le cas particulier où chaque matrice  $A(t)$  est une « matrice de Leslie » de taille fixée  $k$  :

$$A(t) = \begin{pmatrix} f_1(t) & f_2(t) & \cdots & f_{k-1}(t) & f_k(t) \\ s_1(t) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2(t) & \ddots & & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & s_{k-1}(t) & 0 \end{pmatrix}.$$

Il résulte de (6) que

$$\frac{\partial \lambda}{\partial f_i(t)} = \frac{\ell_1(t+1) r_i(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}, \quad \frac{\partial \lambda}{\partial s_i(t)} = \frac{\ell_{i+1}(t+1) r_i(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}. \quad (18)$$

Ce sont les généralisations au cas périodique des formules donnés par exemple dans [3]. Considérons maintenant la limite continue de ce modèle, avec un pas de temps  $\delta \rightarrow 0$ , avec  $k \rightarrow +\infty$  et  $m \rightarrow +\infty$  mais avec  $m\delta = \theta$  fixé. La fonction discrète  $f_i(t)$  s'approchera, avec un petit abus dans la notation, d'une fonction continue  $f(t, x)$  telle que  $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ . De même, on peut introduire un taux de mortalité continu  $\mu(t, x)$  et des fonctions propres continues  $\ell(t, x)$  et  $r(t, x)$  associées à la limite continue du modèle de Leslie, à savoir les équations de McKendrick et von Foerster (voir [38, équations (5.5)-(5.6)] et [22, équations (5) et (7)]). Pour une petite perturbation  $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ , le taux de croissance par période  $\Lambda$  est tel que  $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$  quand  $\varepsilon \rightarrow 0$ , avec d'après (16), (17) et (18),

$$\Lambda^{(1)} = m (\Lambda^{(0)})^{\frac{m-1}{m}} \frac{\sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i=1}^k \ell_1^{(0)}(t+1) r_i^{(0)}(t) f_i^{(1)}(t)}{\sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i=1}^k \ell_i^{(0)}(t) r_i^{(0)}(t)}.$$

À la limite  $m \rightarrow +\infty$ , on obtient

$$\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \frac{\int_0^\theta \int_0^\infty \ell^{(0)}(t, 0) r^{(0)}(t, x) f^{(1)}(t, x) dx dt}{\int_0^\theta \int_0^\infty \ell^{(0)}(t, x) r^{(0)}(t, x) dx dt}. \quad (19)$$

La relation entre le taux de croissance par période  $\Lambda$  et le taux de croissance instantané  $\rho$  est  $\Lambda = e^{\rho\theta}$ . Donc  $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$  avec  $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ . De (19), on tire une formule pour  $\rho^{(1)}$  qui est identique à [22, équations (8) et (11)], comme on pouvait s'y attendre. Un passage à la limite similaire peut être appliqué à la sensibilité par rapport à  $s_\alpha(t)$  dans (18) pour obtenir les formules [22, équations (8) et (10)] correspondant à de petites variations du taux de mortalité dans le modèle en temps continu.

### 3 La reproductivité nette

#### 3.1 Définition dans le cas périodique

Pour les équations de renouvellement de la forme

$$n(t) = \sum_{x=1}^{\infty} K(t, x) n(t-x) \quad \text{ou} \quad n(t) = \sum_{x=1}^t K(t, x) n(t-x) + \nu(t) \quad (20)$$

avec un noyau *matriciel* positif  $K(t, x)$  tel que  $K(t+m, x) = K(t, x)$  pour un entier  $m$ , on définit la reproductivité nette  $\mathcal{R}_0$  comme le rayon spectral de l'opérateur linéaire

$$u(t) \mapsto \sum_{x=1}^{\infty} K(t, x) u(t-x) \quad (21)$$

sur l'espace des fonctions discrètes  $m$ -périodiques  $u(t)$ . Des conditions sur le noyau  $K(t, x)$  et sur  $\nu(t)$ , semblables à celles de [43] pour des équations de

renouvellement périodiques continues en temps, peuvent garantir que  $\mathcal{R}_0 = 1$  est bien le seuil pour le comportement asymptotique de la seconde équation de renouvellement dans (20). Mentionnons qu'une définition de  $\mathcal{R}_0$  semblable à (21) est donnée dans [33, 34, 35] pour les modèles en temps continu, et que dans un environnement constant, le noyau matriciel  $K(t, x)$  peut s'écrire  $K(x)$ . La définition basée sur (21) implique facilement que  $\mathcal{R}_0$  est le rayon spectral de la matrice de prochaine génération  $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ , ce qui est la définition usuelle de  $\mathcal{R}_0$  dans un environnement constant [44]. Dans le §3.3, on montrera que  $\mathcal{R}_0 = 1$  sert bien de seuil dans le cas particulier du §3.2.

### 3.2 Calcul de $\mathcal{R}_0$ lorsque $A(t) = F(t) + T(t)$

Prenons le modèle (7) et soit  $n(t) = F(t)p(t)$  le vecteur des naissances au temps  $t$ . Alors  $p(t) = n(t-1) + T(t-1)p(t-1)$ . Donc  $n(t) = F(t)n(t-1) + F(t)T(t-1)p(t-1)$ . En répétant ce processus, on obtient que  $n(t)$  vérifie une équation de renouvellement (20) avec un noyau

$$K(t, x) = F(t)T(t-1)T(t-2)\cdots T(t-x+1) \quad (22)$$

pour tout  $x \geq 1$ . Pour  $x = 1$ , noter que  $K(t, 1) = F(t)$  : un produit « vide » de matrices est égal à la matrice identité.

Maintenant que le noyau  $K(t, x)$  a été identifié,  $\mathcal{R}_0$  est le rayon spectral de (21). Notre but est de montrer que c'est aussi le rayon spectral d'une certaine matrice, à savoir (8). Noter que d'un point de vue pratique, il est facile de demander à un logiciel mathématique de calculer le rayon spectral de (8). Tournons-nous vers la preuve. Introduisons pour tout  $0 \leq t \leq m-1$  les matrices produits  $T^*(t) = T(t-1)\cdots T(t-m) = T(t-1)\cdots T(0)T(m-1)\cdots T(t)$ . Noter que le rayon spectral de  $T^*(t)$  est le même que celui de sa permutation circulaire  $T^*(0)$ , qui est strictement inférieure à 1 par hypothèse. Donc  $I - T^*(t)$  est inversible et  $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ . Fixons  $t$  avec  $0 \leq t \leq m-1$ . Pour toute fonction  $m$ -périodique  $u(t)$ , un simple changement d'indices et (22) montrent que

$$\sum_{x=1}^{\infty} K(t, x)u(t-x) = F(t) \sum_{s=0}^{m-1} \Theta_{t,s} u(s), \quad (23)$$

où, puisque  $T(t)$  est  $m$ -périodique,

$$\Theta_{t,s} = \sum_{j=0}^{\infty} T(t-1)\cdots T(s+1-mj) = [I - T^*(t)]^{-1}T(t-1)\cdots T(s+1)$$

si  $0 \leq s \leq t-1$  et

$$\Theta_{t,s} = \sum_{j=1}^{\infty} T(t-1)\cdots T(s+1-mj) = [I - T^*(t)]^{-1}T(t-1)\cdots T(s+1-m)$$

si  $t \leq s \leq m - 1$ . Mais  $\mathcal{R}_0$  est le rayon spectral de l'opérateur linéaire (21) sur l'espace des fonctions  $m$ -périodiques  $u(t)$  à valeurs dans  $\mathbb{R}^{k_t}$  au temps  $t$ . Cet espace s'identifie avec l'ensemble des vecteurs  $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \dots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ . Donc (23) montre que  $\mathcal{R}_0$  est aussi le rayon spectral de la matrice produit  $\mathcal{F}\Theta$ , où  $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$  et  $\Theta$  est un tableau  $m \times m$  de sous-matrices, avec  $\Theta_{t,s}$  ( $0 \leq t, s \leq m-1$ ) dans la « ligne »  $t+1$  et « colonne »  $s+1$ . Soit  $\mathcal{N}^{-1}$  la matrice du côté droit de (8). On vérifie facilement que  $\Theta$  multiplié par  $\mathcal{N}$  donne la matrice identité. Donc  $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$  et  $\mathcal{R}_0$  est le rayon spectral de la matrice  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ .

### 3.3 Inégalités entre $\mathcal{R}_0$ et $\lambda$

La preuve est une généralisation au cas périodique de celle de [32] et repose sur des propriétés des matrices positives, pas nécessairement irréductibles, qui sont résumées dans [39, p. 26-30]. Introduisons la notation  $\sigma(\cdot)$  pour le rayon spectral d'une matrice et la notation  $\text{sousdiag}(A(t); 0 \leq t \leq m-1)$  pour la matrice (5). Puisque  $\mathcal{R}_0 = \sigma(\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}) = \sigma(\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F})$  et puisque  $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$  est une matrice positive, il existe d'après [39, théorème 2.1.1] un vecteur positif et non nul  $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$  tel que  $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\Phi$ . Donc  $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ , c'est-à-dire  $F(t)\phi(t) = \mathcal{R}_0(-T(t)\phi(t) + \phi(t+1))$  pour tout  $0 \leq t \leq m-1$ , où l'on a posé  $\phi(m) = \phi(0)$ . Supposons désormais que  $\mathcal{R}_0 > 0$ . Alors

$$(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t))\phi(t) = \phi(t+1). \quad (24)$$

Mais  $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  est irréductible par hypothèse. Comme l'irréductibilité d'une matrice ne dépend que de la nullité des entrées [39, théorème 2.2.7], la matrice  $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  est aussi irréductible. L'équation (24) montre que  $\Phi$  est un vecteur propre positif de cette dernière matrice associé à la valeur propre 1. Donc les composantes de  $\Phi$  sont en réalité strictement positives [39, théorème 2.1.4]. Il résulte de [39, corollaire 2.1.12] que

$$\sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)_{0 \leq t \leq m-1}\right) = 1.$$

Supposons d'abord que  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ . Pour deux matrices positives  $M_1$  et  $M_2$ ,  $M_1 \leq M_2$  implique que  $\sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$  [39, théorème 2.1.5]. Donc

$$\begin{aligned} 1 &= \sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)_{0 \leq t \leq m-1}\right) \leq \sigma\left(\text{sousdiag}\left(F(t) + T(t)\right)_{0 \leq t \leq m-1}\right) = \lambda \leq \\ &\leq \sigma\left(\text{sousdiag}\left(F(t) + \mathcal{R}_0 T(t)\right)_{0 \leq t \leq m-1}\right) = \mathcal{R}_0 \sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)_{0 \leq t \leq m-1}\right) = \mathcal{R}_0. \end{aligned}$$

Donc  $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ . La même preuve fonctionne pour le cas où  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  mais avec tous les  $\leq$  remplacés par  $\geq$ , ce qui donne  $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ .



### 3.4 Une interprétation

La sous-matrice  $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$  est de taille  $k_{t+1} \times k_{s+1}$ . On peut vérifier en utilisant la définition de  $\Theta_{t,s}$  que l'entrée dans la ligne  $i$  et la colonne  $j$  de  $F(t)\Theta_{t,s}$  est l'espérance du nombre de descendants nés dans le compartiment  $i$  entre les temps  $t$  et  $t+1$  (modulo  $m$ ) d'un individu né dans le compartiment  $j$  entre les temps  $s$  et  $s+1$  (modulo  $m$ ). Donc  $\mathcal{FN}^{-1}$  est une sorte de matrice de prochaine génération [44], la population étant structurée par saison de naissance comme dans [20] ou [8, §13.3.1].

## 4 Quelques remarques sur l'entropie

Supposons que  $p(t+1) = A(t)p(t)$  avec la condition initiale  $p(\tau)$ , que  $A(t)$  soit une matrice positive et  $m$ -périodique en  $t$ , que la matrice  $C$  donnée par (5) soit irréductible, et que la matrice  $A^*(\tau)$  définie par (3) soit primitive. Avec  $\lambda$ ,  $\ell(t)$  et  $r(t)$  définis comme ci-dessus, posons

$$\pi_i(t) = \frac{\ell_i(t)p_i(t)}{\lambda^{t-\tau}\langle\ell(\tau), p(\tau)\rangle} \quad \omega_i(t) = \frac{\ell_i(t)r_i(t)}{\langle\ell(0), r(0)\rangle}, \quad (25)$$

$$P_{i,j}(t) = \frac{\ell_j(t+1)A_{j,i}(t)}{\lambda\ell_i(t)}, \quad Q_{i,j}(t) = \frac{A_{i,j}(t)r_j(t)}{\lambda r_i(t+1)}. \quad (26)$$

Noter que (13) et (14) impliquent que  $\pi(t)$  et  $\omega(t)$  définis par (25) sont des vecteurs de probabilité, avec  $\omega(t+m) = \omega(t)$ . L'équation  $p(t+1) = A(t)p(t)$  est équivalente à  $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ . La première équation dans (11) est équivalente au fait que  $P(t)$  soit une matrice stochastique par lignes et à  $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ . La seconde équation dans (11) est équivalente au fait que  $Q(t)$  soit une matrice stochastique par lignes et à  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ . Noter aussi que  $Q_{i,j}(t) = \omega_j(t)P_{j,i}(t)/\omega_i(t+1)$ . Donc  $P(t)$  définit une chaîne de Markov inhomogène progressive avec une distribution stationnaire périodique en temps  $\omega(t)$ , tandis que  $Q(t)$  définit une chaîne de Markov rétrograde.

Le taux d'entropie, ou « entropie d'évolution », de ces chaînes de Markov périodiques en temps est

$$H = -\frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) \log P_{i,j}(t). \quad (27)$$

Quand  $m = 1$ , les équations (25), (26) et (27) coïncident avec les formules de [24, 26, 27]. En fait le cas inhomogène en temps, y compris le cas des environnements aléatoires, a déjà été bien étudié [25]. Pour les chaînes de Markov périodiques en temps, voir aussi [45].

Comme dans un environnement constant, on peut vérifier que l'entropie est liée au taux de croissance  $\lambda$  par l'équation  $\log \lambda = H + \Phi$  si le « potentiel reproductif »  $\Phi$  est défini par

$$\Phi = \frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) \log A_{j,i}(t).$$

En effet, la stochasticité par lignes de  $P(t)$  et l'équation  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$  impliquent que

$$H + \Phi - \log \lambda = \frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) [\log \ell_i(t) - \log \ell_j(t+1)] = 0.$$

Comme dans un environnement constant,  $\Phi$  est en général différent de zéro. Donc maximiser  $H$  est différent de maximiser  $\rho = \log \lambda$ . Mais contrairement aux environnements constants, il n'y a pas de formules simples pour les vecteurs propres  $\ell(t)$  et  $r(t)$  même si l'on suppose que  $A(t)$  est une matrice de Leslie. En conséquence, il semble difficile d'obtenir des formules simples explicites pour la sensibilité de  $H$  par rapport aux entrées  $A_{i,j}(t)$ . On ne peut utiliser que des méthodes numériques.

Il serait intéressant de montrer pour des versions périodiques des modèles considérés par Demetrius *et al.* [27, 28, 29] que  $H$  est encore une bonne mesure de valeur adaptative darwinienne. Cela pourrait être l'objet d'un travail futur.

## 5 Conclusion

Cet article propose deux nouvelles formules : l'une pour la sensibilité du taux de croissance dans un environnement périodique qui est plus simple que celle de Caswell et Trevisan ; l'autre pour la reproductivité nette dans un environnement périodique. Par ailleurs, on généralise au cas périodique des inégalités entre  $\lambda$  et  $\mathcal{R}_0$  démontrées par Cushing et Zhou dans un environnement constant. On généralise aussi au cas périodique une équation reliant le taux de croissance et l'entropie d'évolution.

À notre avis, la formule pour  $\mathcal{R}_0$  dans un environnement périodique est celle qui a le plus de chance d'être utile à court terme. Le paramètre  $\mathcal{R}_0$  est effet devenu très populaire parmi les épidémiologistes. Une conférence a même été organisée uniquement sur ce sujet (Paris, 29-31 octobre 2008). De plus il y a un intérêt grandissant pour le changement climatique, une des conséquences potentielles étant l'émergence ou la résurgence de maladies à vecteurs, telles que le paludisme, la dengue, la fièvre du Nil occidental ou le chikungunya, dans des régions où ces maladies avaient disparu. Ces maladies présentent toutes de fortes fluctuations saisonnières dues à la population de vecteurs.  $\mathcal{R}_0$  est intimement lié au pourcentage de vecteurs qui doivent être tués ou au pourcentage de personnes qui doivent être vaccinées pour éviter des épidémies. La méthode habituelle de calcul d'un  $\mathcal{R}_0$  « local » pour chaque mois de l'année en utilisant les densités mensuelles de vecteurs n'a pas de fondement en terme de seuil épidémique dès que l'échelle de temps d'une épidémie dépasse quelques mois. Notre formule pour  $\mathcal{R}_0$  donne bien le seuil correct. On peut aussi utiliser cette formule pour étudier la sensibilité de  $\mathcal{R}_0$  à un petit changement climatique, en particulier si le changement n'est pas uniforme dans l'année, avec par exemple des températures estivales supérieures mais des températures hivernales inférieures. Certains paramètres des modèles tels que les taux de fertilité et de mortalité et les périodes

d'incubation peuvent être directement liés à la température.

**Remerciements.** Les sections 3 et 4 ont été ajoutées suite aux commentaires des rapporteurs. J.A.J. Metz et O. Diekmann ont suggéré l'interprétation du §3.4.

## Références

- [1] W.D. Hamilton, (1966), The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.
- [2] L. Demetrius, (1969), The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components, *Math. Biosci.* 4, 129–136.
- [3] L.A. Goodman, (1971), On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theor. Pop. Biol.* 2, 339–354.
- [4] H. Caswell, (1978), A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theor. Pop. Biol.* 14, 215–230.
- [5] J.G. Skellam (1967) in L.M. Le Cam, J. Neyman (Eds), *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability vol. 4 : biology and problems of health*, University of California Press, Berkeley CA, pp. 179–205.
- [6] H. Caswell, M.C. Trevisan, (1994), The sensitivity analysis of periodic matrix models, *Ecology* 75, 1299–1303.
- [7] M. Lesnoff, P. Ezanno, H. Caswell, (2003), Sensitivity analysis in periodic matrix models : A postscript to Caswell and Trevisan, *Math. Comput. Model.* 37, 945–948.
- [8] H. Caswell (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* 2nd ed, Sinauer Associates, Sunderland MA.
- [9] J.S. Gear, C.E. Burns, (2007), Evaluating effects of low quality habitats on regional population growth in *Peromyscus leucopus* : Insights from field-parameterized spatial matrix models, *Landscape Ecol.* 22, 45–60.
- [10] H.U. Wittmer, R.A. Powell, C.M. King, (2007), Understanding contributions of cohort effects to growth rates of fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 76, 946–956.
- [11] J.A. Gervais, C.M. Hunter, R.G. Anthony, (2006), Interactive effects of prey and  $p, p'$ -DDE on burrowing owl population dynamics, *Ecol. Appl.* 16, 666–677.
- [12] C.M. Hunter, H. Caswell, (2005), The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models, *Ecol. Model.* 188, 15–21.

- [13] B.J. Ripley, H. Caswell, (2006), Recruitment variability and stochastic population growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, Ecol. Model. 193, 517–530.
- [14] M.C. Vavrek, (1997), Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale* : season- and size-dependent survival, growth and reproduction, J. Ecol. 85, 277–287.
- [15] S.K. Mertens, F. van den Bosch, J.A.P. Heesterbeek, (2002), Weed populations and crop rotations : Exploring Dynamics of a structured periodic system, Ecol. Appl. 12, 1125–1141.
- [16] A.S. Davis, P.M. Dixon, M. Liebman, (2004), Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography, Ecol. Appl. 14, 655–668.
- [17] C. Alfonso-Corrado, R. Clark-Tapia, A. Mendoza, (2007), Demography and management of two clonal oaks : *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central México, For. Ecol. Manag. 251, 129–141.
- [18] J.A. Steets, T.M. Knight, T.-L. Ashman, (2007), The interactive effects of herbivory and mixed mating for the population dynamics of *Impatiens capensis*, Amer. Natur. 170, 113–127.
- [19] S. Ramula, (2008), Responses to the timing of damage in an annual herb : Fitness components versus population performance, Basic and Applied Ecology 9, 233–242.
- [20] R.S. Gourley, C.E. Lawrence, (1977), Stable population analysis in periodic environments, Theor. Pop. Biol. 11, 49–59.
- [21] J. Brommer, H. Kokko, H. Pietiäinen, (2000), Reproductive effort and reproductive value in periodic environments, Amer. Natur. 155, 454–472.
- [22] N. Bacaër, X. Abdurahman, (2008), Resonance of the epidemic threshold in a periodic environment, J. Math. Biol. 57, 649–673.
- [23] R.A. Fisher (1930) The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford.
- [24] L. Demetrius, (1974), Demographic parameters and natural selection, Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71, 4645–4647.
- [25] L. Arnold, V.M. Gundlach, L. Demetrius, (1994), Evolutionary formalism for products of positive random matrices. Ann. Appl. Prob. 4, 859–901.
- [26] L. Demetrius, V.M. Gundlach, G. Ochs, (2004), Complexity and demographic stability in population models, Theor. Pop. Biol. 65, 211–225.
- [27] L. Demetrius, V.M. Gundlach, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness and the intensity of natural selection : Studies in sensitivity analysis, J. Theor. Biol. 249, 641–653.
- [28] L. Demetrius, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness, Theor. Pop. Biol. 72, 323–345.
- [29] L. Demetrius, V.M. Gundlach, G. Ochs, (2009), Invasion exponents in biological networks. Physica A 388, 651–672.

- [30] J.M. Cushing, Y. Zhou, (1994), The net reproductive value and stability in structured population models. *Natural Resource Modeling* 8, 1–37.
- [31] J.M. Cushing (1998) *An Introduction to Structured Population Dynamics*. SIAM, Philadelphia.
- [32] C.-K. Li, H. Schneider, H., (2002), Applications of Perron-Frobenius theory to population dynamics. *J. Math. Biol.* 44, 450–462.
- [33] N. Bacaër, S. Guernaoui, (2006), The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J. Math. Biol.* 53, 421–436.
- [34] N. Bacaër, (2007), Approximation of the basic reproduction number  $R_0$  for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091.
- [35] N. Bacaër, R. Ouifki, (2007), Growth rate and basic reproduction number for population models with a simple periodic factor, *Math. Biosci.* 210, 647–658.
- [36] W. Wang, X. Zhao, (2008), Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J. Dyn. Diff. Equat.* 20, 699–717.
- [37] S. Tuljapurkar, (1982), Why use population entropy? It determines the rate of convergence. *J. Math. Biol.* 14, 325–337.
- [38] P. Michel, S. Mischler, B. Perthame, (2005), General relative entropy inequality : an illustration on growth models, *J. Math. Pures Appl.* 84, 1235–1260.
- [39] A. Berman, R.J. Plemmons (1979) *Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences*, Academic Press, New York.
- [40] E. Seneta (2006) *Non-negative Matrices and Markov Chains*, Springer, New York.
- [41] S. Tuljapurkar (1990) *Population Dynamics in Variable Environments*, Springer, New York.
- [42] T. Kato (1984) *Perturbation Theory for Linear Operators*, Springer, Berlin.
- [43] H.R. Thieme, (1984), Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations. *J. Integ. Equ.* 7, 253–277.
- [44] O. Diekmann, J.A.P. Heesterbeek (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester.
- [45] H. Ge, D.Q. Jiang, M. Qian, (2006), A simple discrete model of Brownian motors : time-periodic Markov chains. *J. Stat. Phys.* 123, 831–859.