

Sur la reproductivité nette dans un environnement aléatoire*

Nicolas Bacaër[†] Mohamed Khaladi[‡]

Résumé

On étudie la notion de reproductivité nette, notée R_0 , pour les problèmes de dynamique des populations dans des environnements aléatoires. Pour simplifier, on suppose que les environnements successifs suivent une chaîne de Markov. R_0 est le rayon spectral d'un opérateur de prochaine génération. Sa position par rapport à 1 détermine toujours la croissance ou la décroissance de la population dans les simulations, contrairement à un autre paramètre suggéré dans un article récent [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) *Theor Pop Biol*, doi :10.1016/j.tpb.2012.05.004]. La position de ce dernier paramètre par rapport à 1 détermine la croissance et la décroissance de l'espérance de la population. R_0 se calcule facilement dans le cas des modèles de population scalaires sans aucune structure. On s'intéresse principalement aux modèles en temps discret mais les modèles en temps continu sont aussi évoqués.

1 Introduction

Dans cet article, on considère des modèles de population de la forme

$$p(t+1) = X(t)p(t), \quad X(t) = A(t) + B(t), \quad t = 0, 1, \dots$$

avec $p(0)$ donné dans \mathbb{R}^m . Le vecteur $p(t)$ représente les différentes composantes de la population. $A(t)$ et $B(t)$ sont des matrices carrées de taille m à coefficients positifs ou nuls pour tout t : $A(t)$ est une matrice de naissance tandis que $B(t)$ est une matrice de survie. Pour simplifier, on suppose que les matrices à coefficients positifs $(A(t), B(t))$ sont choisies dans une liste finie d'environnements $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$. Il y a une probabilité $M_{i,j}$ que l'environnement de type i soit suivi par un environnement de type j ($1 \leq i, j \leq K$). Il y a aussi une probabilité μ_i que $(A(0), B(0))$ soit de type i . On suppose que la matrice $M = (M_{i,j})$ de cette chaîne de Markov est irréductible. Pour que les matrices de survie aient un sens biologique, on suppose que $\sum_i B_{i,j}^{(k)} \leq 1$ pour tout j et tout k . On suppose

*On the basic reproduction number in a random environment. *J Math Biol* 67 (2013) 1729-1739.

[†]IRD et Université Paris 6, Unité UMMISCO, France. Courriel : nicolas.bacaer@ird.fr

[‡]Université Cadi Ayyad, Département de mathématiques, Marrakech, Maroc

aussi : (H1) il existe κ tel que $\|B^{(\kappa)}\|_1 = \max_j \sum_i B_{i,j}^{(\kappa)} < 1$; (H2) les matrices $A^{(k)} + B^{(k)}$ forment un ensemble ergodique (Caswell, 2001). Par exemple, des matrices primitives avec une matrice d'incidence commune forment un ensemble ergodique. Certaines de ces hypothèses peuvent être affaiblies.

Une vaste littérature existe concernant de tels modèles de population dans un environnement aléatoire (Lewontin et Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). En particulier, en notant $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$ et $\|\cdot\|$ pour toute norme matricielle, on sait qu'avec les hypothèses ci-dessus la limite presque sûre

$$r = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\log |p(t)|)/t = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\log \|X(t-1)X(t-2) \cdots X(0)\|)/t \quad (1)$$

existe et qu'elle est indépendante de $p(0)$ et de la suite particulière d'environnements choisie au hasard suivant la chaîne de Markov (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Pour marquer la dépendance du taux de croissance r par rapport aux matrices $A(t)$ et $B(t)$, on écrit $r = r(A, B)$. Si par exemple le vecteur de population est un scalaire et si $M_{i,j} = m_j$ pour tout i et j , ce qui signifie que les environnements sont indépendants et identiquement distribués (i.i.d.), alors on sait que

$$r(A, B) = \sum_k m_k \log(A^{(k)} + B^{(k)}) \quad (2)$$

(Haccou *et al.*, 2005§2.9.2).

Bacaër et Guernaoui (2006) ont généralisé la notion classique de reproductivité nette, aussi appelée taux net de reproduction et notée R_0 , du cas des environnements constants à celui des environnements périodiques. Ce R_0 est un taux asymptotique de croissance par génération (Bacaër et Ait Dads, 2011, 2012). Thieme (2009§5.1) et Inaba (2012) ont étudié le cas des environnements déterministes en temps continu mais non périodiques. Dans un article récent, Hernandez-Suarez *et al.* (2012) ont suggéré une adaptation de R_0 aux modèles avec des environnements aléatoires. Il semble cependant que la position de leur « R_0 » par rapport à 1 ne décide pas toujours si la population finit par croître ou décroître (un contre-exemple sera présenté ci-dessous). Dans le présent article, on explique comment R_0 devrait être calculé pour donner le bon seuil : c'est l'unique solution de l'équation

$$r(A/R_0, B) = 0. \quad (3)$$

Autrement dit, R_0 est le nombre par lequel tous les taux de naissance doivent être divisés pour amener la population à la situation critique où ni la croissance exponentielle ni la décroissance exponentielle ne se produit. Une telle caractérisation de R_0 a été mise en évidence pour les environnements constants par Li et Schneider (2002, théorème 3.1) et pour les environnements périodiques en temps continu ou discret par Bacaër (2007§3.4) et Bacaër (2009, section 4).

Dans la section 2, R_0 est défini comme le rayon spectral d'un « opérateur de prochaine génération » suivant la terminologie de Diekmann et Heesterbeek (2000). La proposition 1 montre que $R_0 > 1$ si et seulement si $r > 0$. La proposition 2 montre que R_0 peut être calculé en utilisant l'équation (3). La formule

pour R_0 obtenue pour les environnements périodiques par Bacaër (2009) s'avère être un cas particulier de l'approche du présent article. La section 3 montre que le paramètre introduit récemment par Hernandez-Suarez *et al.* (2012) détermine la croissance ou le déclin de l'espérance de la population. La section 4 se concentre sur le cas scalaire, pour lequel R_0 se calcule facilement. Des exemples numériques sont présentés dans la section 5. La section 6 discute brièvement des modèles en temps continu pour faire le lien avec un récent article d'Artalejo *et al.* (2012). La conclusion explique que la différence entre notre R_0 et celui d'Hernandez-Suarez *et al.* (2012) est la même que la différence entre l'espérance du taux de croissance de la population et le taux de croissance de l'espérance de la population, différence qui a été le sujet de nombreuses discussions (Lewontin et Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

2 Définition et propriétés de R_0

Comme dans le cas périodique (Bacaër et Ait Dads, 2011, 2012), découpons la population en générations. Soit $q(n, t)$ le vecteur de population appartenant à la génération n au temps t : pour tout $t \geq 0$ et $n \geq 0$,

$$\begin{aligned} q(0, 0) &= p(0), & q(0, t+1) &= B(t)q(0, t) \\ q(n+1, 0) &= 0, & q(n+1, t+1) &= A(t)q(n, t) + B(t)q(n+1, t). \end{aligned} \quad (4)$$

Noter que le zéro dans le côté droit de l'équation $q(n+1, 0) = 0$ est le vecteur nul de \mathbb{R}^m . Alors $p(t) = \sum_{n \geq 0} q(n, t)$ vérifie $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$ pour tout $t \geq 0$. Soit $L = \ell^1(\mathbb{N}, \mathbb{R}^m)$ l'espace vectoriel des suites $(x(0), x(1), \dots)$ avec $x(t) \in \mathbb{R}^m$ pour tout $t \geq 0$ telles que $\|x\| = \sum_{t \geq 0} \sum_{i=1}^m |x_i(t)| < +\infty$. Alors L muni de cette norme est un espace de Banach. Noter que (4) s'écrit aussi

$$q(n+1, 0) = 0, \quad -B(t)q(n+1, t) + q(n+1, t+1) = A(t)q(n, t). \quad (5)$$

Introduisons les opérateurs $\mathcal{A} : L \rightarrow L$, $\mathcal{B} : L \rightarrow L$ et l'opérateur identité $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ tels que pour tout $x \in L$ et $t \geq 0$,

$$\begin{aligned} (\mathcal{A}x)(0) &= 0, & (\mathcal{A}x)(t+1) &= A(t)x(t), \\ (\mathcal{B}x)(0) &= 0, & (\mathcal{B}x)(t+1) &= B(t)x(t), \\ (\mathcal{I}x)(t) &= x(t). \end{aligned}$$

Comme $A(t)$ et $B(t)$ sont choisis parmi en ensemble fini de matrices, il est clair que $\mathcal{A}x \in L$ et $\mathcal{B}x \in L$ si $x \in L$. De plus, \mathcal{A} et \mathcal{B} sont des opérateurs linéaires bornés.

Lemme 1. *Le rayon spectral $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ est égal à $e^{r(A, B)}$.*

Démonstration. Soit $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$. Pour tout $x \in L$ et $\tau \geq 1$, on a $(\mathcal{X}^\tau x)(t) = 0$ pour $0 \leq t \leq \tau - 1$ et $(\mathcal{X}^\tau x)(t) = X(t-1)X(t-2) \cdots X(t-\tau)x(t-\tau)$ si $t \geq \tau$. Vus (1) et la formule du rayon spectral, on a

$$\rho(\mathcal{X}) = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \|\mathcal{X}^\tau\|^{1/\tau} = e^{r(A, B)},$$

où $\|\cdot\|$ est la norme d'opérateur associée avec la norme vectorielle dans L . \square

Lemme 2. $r(0, B) < 0$: la population s'éteint s'il n'y a pas de naissances.

Démonstration. On a $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$ pour tout k et $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$. L'environnement κ apparaît (quand $t \rightarrow +\infty$) dans une fraction positive π_κ des t termes du produit de matrices de l'équation (1) parce que la chaîne de Markov est supposée irréductible. Mais $\|\cdot\|_1$ est une norme sous-multiplicative. Donc on obtient $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$. \square

Puisque $r(0, B) < 0$, le lemme 1 montre que $\rho(\mathcal{B}) < 1$. Donc $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ est inversible : si $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$, alors $x = (\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}y = y + \mathcal{B}y + \mathcal{B}^2y + \dots$, c'est-à-dire

$$x(t) = \sum_{\tau=0}^t B(t-1)B(t-2)\cdots B(\tau)y(\tau)$$

pour tout $t \geq 0$. Pour tout $n \geq 0$, posons $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$. L'équation (5) équivaut à $(\mathcal{I} - \mathcal{B})q_{n+1} = \mathcal{A}q_n$, c'est-à-dire $q_{n+1} = (\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}\mathcal{A}q_n$. Comme $q_0 \in L$, on a $q_n \in L$ pour tout $n \geq 1$. Posons $g_n = \mathcal{A}q_n$. De cette manière, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ est le vecteur des naissances dues à la génération n entre les temps t et $t+1$. On arrive à la conclusion suivante :

$$g_{n+1} = \mathcal{A}q_{n+1} = \mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}g_n.$$

Plus explicitement, on a $g_{n+1}(0) = 0$ et l'équation de renouvellement pour les naissances

$$g_{n+1}(t+1) = \sum_{\tau=0}^t A(t)B(t-1)B(t-2)\cdots B(\tau)g_n(\tau) \quad (6)$$

pour tout $t \geq 0$ et $n \geq 0$.

Définition 1. Le rayon spectral de l'opérateur de prochaine génération $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$ est noté R_0 .

Noter l'analogie entre la définition 1 et la présentation de R_0 pour les modèles en temps continu dans des environnements temporellement hétérogènes de Thieme (2009§5.1) et Inaba (2012). Comme pour le taux de croissance $r(A, B)$ de la section 1, on écrit $R_0(A, B)$ pour insister sur la dépendance par rapport aux suites de matrices $A(t)$ et $B(t)$.

Proposition 1. $R_0(A, B) > 1$ si $r(A, B) > 0$, $R_0(A, B) = 1$ si $r(A, B) = 0$, et $R_0(A, B) < 1$ si $r(A, B) < 0$.

Démonstration. D'après Thieme (2009, théorème 3.10), on sait que $R_0(A, B) - 1$ a le même signe que $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$. Mais le lemme 1 dit que $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$. Donc $R_0(A, B) - 1$ a le même signe que $r(A, B)$. \square

Proposition 2. Supposons que $R_0(A, B) > 0$. Alors $R_0(A, B)$ est la solution unique de l'équation $r(A/R, B) = 0$ sur l'intervalle $R \in (0, +\infty)$.

Démonstration. Puisque la reproductivité nette dépend linéairement de l'ensemble des taux de naissances, on a $R_0(A/R_0(A, B), B) = 1$. À cause de la proposition 1, on a $r(A/R_0(A, B), B) = 0$. Ainsi l'équation $r(A/R, B) = 0$ a au moins une solution. Vu (1), l'application $R \mapsto r(A/R, B)$ est clairement décroissante sur l'intervalle $R \in (0, +\infty)$. On vérifie facilement, en dérivant deux fois, que pour tout (i, j) l'application $R \mapsto A_{i,j}(t)/R + B_{i,j}(t)$ est soit identiquement nulle soit log-convexe; ce point a déjà été utilisé par Bacaër et Ait Dads (2012, Appendix C). Alors Cohen (1980, théorème 1) montre que l'application $R \mapsto r(A/R, B)$ est convexe. Donc l'équation $r(A/R, B) = 0$ ne peut avoir plus qu'une solution. En effet, s'il y avait deux solutions distinctes R_1 et R_2 avec $R_1 < R_2$, la fonction décroissante et convexe $R \mapsto r(A/R, B)$ serait constante égale à 0 non seulement sur l'intervalle (R_1, R_2) , mais pour tout $R \geq R_1$. Cette fonction de $(0, +\infty)$ dans \mathbb{R} étant convexe, elle est aussi continue. Donc $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ quand $R \rightarrow +\infty$. On a ainsi atteint une contradiction. \square

Remarque 1. La proposition 2 montre qu'en général le calcul de R_0 est aussi difficile que le calcul de r , et nécessite plus de temps de calcul car une méthode de dichotomie doit être utilisée.

Remarque 2. Pour les environnements périodiques dans l'ordre $(1, 2, \dots, K)$, Bacaër (2009) a montré que R_0 était le rayon spectral de

$$\begin{pmatrix} A^{(1)} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & A^{(2)} & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & A^{(K)} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -B^{(1)} & I & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -B^{(2)} & I & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & I \\ I & \cdots & 0 & 0 & -B^{(K)} \end{pmatrix}^{-1} \quad (7)$$

Bacaër et Ait Dads (2012, Prop. 3) ont insisté sur le fait que ce R_0 est l'unique solution de l'équation

$$\rho \left(\left(\frac{A^{(K)}}{R} + B^{(K)} \right) \cdots \left(\frac{A^{(1)}}{R} + B^{(1)} \right) \right) = 1.$$

Étant donné l'équation (1), le côté gauche ci-dessus est visiblement égal à $e^{r(A/R, B)}$. On peut donc conclure de la proposition 2 que le R_0 de Bacaër (2009) est identique au R_0 de la définition 1 dans le cas particulier des environnements périodiques ($M_{i,j} = 1$ si $j = i + 1$ et $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$, et $M_{i,j} = 0$ sinon). On peut présenter R_0 dans un environnement périodique comme le rayon

spectral de

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & A^{(K)} \\ A^{(1)} & 0 & & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & A^{(K-1)} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I & 0 & \cdots & 0 & -B^{(K)} \\ -B^{(1)} & I & & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & I & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & -B^{(K-1)} & I \end{pmatrix}^{-1} \quad (8)$$

dont on voit facilement qu'il est égal au rayon spectral de (7) (Hernandez-Suarez *et al.*, 2012, section 5). Le fait que ce rayon spectral coïncide avec le rayon spectral de $A(I - B)^{-1}$ (Cushing et Zhou, 1994; Caswell, 2001) lorsque l'environnement est constant (avec $A^{(k)} = A$ et $B^{(k)} = B$ pour tout k) a déjà été démontré par Bacaër et Ait Dads (2012).

Proposition 3. *La définition de R_0 ci-dessus est indépendante de la suite aléatoire particulière $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ d'environnements qui suivent la chaîne de Markov de matrice M . Donc R_0 peut être appelé la reproductivité nette du modèle.*

Démonstration. Soient $(A(t), B(t))$ et $(A'(t), B'(t))$ deux suites d'environnements qui suivent la chaîne de Markov de matrice M . Soit $R_0(A, B)$ et $R_0(A', B')$ les reproductivités nettes correspondantes. On souhaite montrer que $R_0(A, B) = R_0(A', B')$. Avec la proposition 2, on sait que $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ et que $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$. Mais les taux de croissance sont indépendants de la suite particulière d'environnements (Tuljapurkar, 1990). Donc

$$0 = r(A/R_0(A, B), B) = r(A'/R_0(A, B), B').$$

On voit que $R_0(A, B)$ et $R_0(A', B')$ sont solutions de $r(A'/R, B') = 0$. La proposition 2 implique que $R_0(A, B) = R_0(A', B')$. \square

3 Un autre paramètre

Dans un article récent, Hernandez-Suarez *et al.* (2012) suggère d'appeler R_0 le rayon spectral de

$$\begin{pmatrix} M_{1,1}A^{(1)} & \cdots & M_{K,1}A^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}A^{(1)} & \cdots & M_{K,K}A^{(K)} \end{pmatrix} \left[I - \begin{pmatrix} M_{1,1}B^{(1)} & \cdots & M_{K,1}B^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}B^{(1)} & \cdots & M_{K,K}B^{(K)} \end{pmatrix} \right]^{-1}, \quad (9)$$

où I est la matrice identité de taille convenable. Pour éviter la confusion, on notera ce rayon spectral R_* .

Dans la littérature sur les environnements markoviens, il est connu que

$$\log \mu = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\log \mathbb{E}[|p(t)|]}{t} \quad (10)$$

existe (rappelons que $|\cdot|$ désigne la somme des composantes). De plus, μ est le rayon spectral de $D(M' \otimes I)$, où D est la matrice diagonale par blocs $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$, M' est la transposée de M et I est la matrice identité. Tuljapurkar (1990, p. 45) appelle cela la formule de Bharucha.

Proposition 4. $R_* > 1$ si $\log \mu > 0$, $R_* = 1$ si $\log \mu = 0$, et $R_* < 1$ si $\log \mu < 0$.

Démonstration. La matrice $D(M' \otimes I)$ est égale à

$$\begin{pmatrix} M_{1,1}(A^{(1)} + B^{(1)}) & \cdots & M_{K,1}(A^{(K)} + B^{(K)}) \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}(A^{(1)} + B^{(1)}) & \cdots & M_{K,K}(A^{(K)} + B^{(K)}) \end{pmatrix}.$$

Cette matrice est égale à $A^* + B^*$, où

$$A^* = \begin{pmatrix} M_{1,1}A^{(1)} & \cdots & M_{K,1}A^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}A^{(1)} & \cdots & M_{K,K}A^{(K)} \end{pmatrix},$$

et B^* est définie de la même manière en remplaçant A par B . D'après Thieme (2009, théorème 3.10), on sait que $\rho(A^* + B^*) - 1$ et $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ ont le même signe. Mais $\mu = \rho(A^* + B^*)$ et $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$. \square

Remarque 3. Dans un environnement périodique, on a $R_0 = R_*$, comme on peut le voir en comparant les matrices (8) et (9).

4 Le cas scalaire

Si les matrices $A(t)$ et $B(t)$ sont scalaires et si les environnements sont i.i.d., alors l'équation (2) et la proposition 2 montrent que

$$\sum_{k=1}^K m_k \log \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right) = 0,$$

ou de manière équivalente

$$\prod_{k=1}^K \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right)^{m_k} = 1.$$

Considérons maintenant le cas plus général d'une dépendance markovienne entre les environnements successifs. Rappelons que $M = (M_{i,j})$ est une matrice de probabilités de transition. La chaîne étant irréductible, soit π la distribution stationnaire positive du temps passé dans les différents environnements : $\pi_j =$

$\sum_i \pi_i M_{i,j}$ pour tout j et $\sum_j \pi_j = 1$. Haccou *et al.* (2005§2.9.2) indiquent que le taux de croissance est

$$r(A, B) = \sum_k \pi_k \log(A^{(k)} + B^{(k)})$$

Pour preuve, noter simplement que $\log p(t) = \sum_{\tau=0}^{t-1} \log X(\tau) + \log p(0)$ et que, lorsque $t \rightarrow +\infty$, le nombre de termes égaux à $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ dans la somme sur τ est $\pi_k t + o(t)$. Ainsi donc, la proposition 2 montre que R_0 est la solution de

$$\prod_{k=1}^K \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right)^{\pi_k} = 1. \quad (11)$$

Par conséquent, R_0 se calcule facilement, par exemple avec une méthode de dichotomie.

5 Exemples

Comme premier exemple, considérons une population scalaire ($m = 1$) et supposons qu'il y ait deux environnements ($K = 2$) :

$$A^{(1)} = 1, \quad B^{(1)} = 0,5, \quad A^{(2)} = 0,1, \quad B^{(2)} = 0,58, \quad M = \begin{pmatrix} 0,3 & 0,7 \\ 0,6 & 0,4 \end{pmatrix}.$$

La distribution stationnaire est $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$. L'équation (11) donne $R_0 \simeq 0,949 < 1$: la population s'éteint presque sûrement. Pour un tel exemple, l'équation (9) donne $R_* \simeq 1,050 > 1$. Plusieurs simulations de ce modèle partant de $p(0) = 1$ illustrent cela. La figure 1 suggère que le processus est effectivement sous-critique. Les valeurs des paramètres sont choisies précisément pour que $R_0 < 1$ et $R_* > 1$. Cependant il semblerait que dans de nombreux autres cas, les deux paramètres soient du même côté de 1 et ne diffèrent que très peu, la différence étant souvent inférieure à 1%. Bien qu'une telle différence puisse sembler biologiquement insignifiante, elle garde de l'importance pour démontrer mathématiquement des résultats de seuil.

Comme second exemple, considérons un modèle avec deux types et deux environnements :

$$A^{(1)} = \begin{pmatrix} 0,1 & 2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B^{(1)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0,1 & 0 \end{pmatrix},$$

$$A^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 & 0,3 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B^{(2)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0,7 & 0 \end{pmatrix}, \quad M = \begin{pmatrix} 0,5 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 \end{pmatrix}.$$

Noter que les matrices $A^{(k)} + B^{(k)}$ pour $k = 1, 2$ sont des matrices de Leslie et que les environnements sont indépendants et identiquement distribués. La formule (9) donne $R_* = 1,01 > 1$. Si l'on lance des simulations partant par exemple de

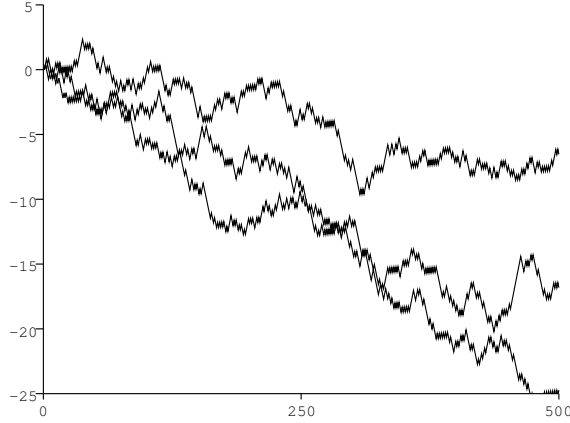


FIGURE 1 – $-\log p(t)$ en fonction de t . Ici $R_0 < 1$ tandis que $R_* > 1$.

$p(0) = (1 \ 1)'$, si l'on estime le taux de croissance r par $\frac{1}{t} \log(|p(t)|/|p(0)|)$ avec $t = 5000$, et si l'on itère le processus 1000 fois, on trouve que la moyenne du taux de croissance est $-0,1021$ avec une erreur standard de $0,0074$. Ceci suggère que $r < 0$ et donc que $R_0 < 1$. Pour estimer R_0 numériquement, on utilise la proposition 2 : on divise $A^{(k)}$ pour $k = 1, 2$ par R et on estime le nouveau taux de croissance. Avec $R = 0,84$, on trouve $r \simeq 0,0135$ avec une erreur standard de $0,0072$, ce qui suggère que $r > 0$. Avec $R = 0,88$, on trouve $r \simeq -0,0168$ avec une erreur standard de $0,0071$, ce qui suggère que $r < 0$. Il semblerait donc que $0,84 < R_0 < 0,88$.

Pour le même exemple, on peut aussi utiliser directement la définition de R_0 comme rayon spectral de l'opérateur $\Omega = \mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$. Attention cependant que cet opérateur n'a pas de valeur propre non nulle, comme dans le cas en temps continu étudié par Inaba (2012, lemme 9). Mais on peut calculer g_n pour n grand et estimer R_0 avec $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$. Dans notre exemple, noter que $B^{(k)}B^{(k')} = 0$ pour tout $k, k' = 1, 2$ et que $g_0(t) = 0$ pour tout $t \geq 3$. L'équation de renouvellement (6) montre que si $g_n(t) = 0$ pour tout $t \geq \tau$, alors $g_{n+1}(t) = 0$ pour tout $t \geq \tau + 2$. Donc $g_n(t) = 0$ pour tout $t \geq 2n + 3$. Par calculer g_n , il suffit donc de considérer l'opérateur Ω sur le sous-espace de dimension finie $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$. Avec $n = 1000$, on a choisi 10 suites aléatoires d'environnements et trouvé des estimations de R_0 avec une moyenne de $0,86$ et une erreur standard de $0,015$, en accord avec l'estimation déjà obtenue.

6 Des modèles en temps continu

Esquissons une théorie similaire pour les modèles linéaires de population en temps continu dans un environnement aléatoire ergodique. Prenons par exemple un modèle de la forme

$$dp/dt = (A(t) - B(t))p(t), \quad (12)$$

où $p(t)$ est un vecteur, $A(t)$ est une matrice carrée de taille m à coefficients positifs ou nuls, et $-B(t)$ est une matrice de la même taille avec des coefficients positifs ou nuls en dehors de la diagonale. On suppose pour simplifier que $(A(t), B(t))$ appartient à une liste finie d'environnements $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$ et que les basculements entre les environnements suivent une chaîne de Markov en temps continu inhomogène (Ge *et al.*, 2006) : la probabilité $\Pi_k(t)$ d'être dans l'état k au temps t vérifie $d\Pi/dt = Q(t)\Pi$, où $Q(t)$ est une matrice irréductible, T -périodique, avec des coefficients positifs ou nuls en dehors de la diagonale, continue par morceaux, et telle que $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$. La matrice $Q(t)$ est périodique car beaucoup de populations vivent un mélange d'effets saisonniers et d'effets aléatoires ; pour les modèles en temps discret, un tel mélange peut être incorporé dans la matrice de transition M de la section 1. Soit $\lambda_1(A, B)$ le plus grand exposant de Lyapunov (Arnold et Wihstutz, 1986) de (12). On suppose que $\lambda_1(0, B) < 0$: la population tend vers 0 sans les naissances.

La reproductivité nette R_0 peut être définie comme le rayon spectral de l'opérateur de renouvellement \mathcal{K} sur $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ donné par

$$(\mathcal{K}u)(t) = \int_0^t K(t, x)u(t-x) dx,$$

où le noyau est donné par $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ et $C(t, x)$ est la matrice de survie entre les temps $t-x$ et t : $C(t, x) = Z(t)$, $dZ/ds = -B(s)Z(s)$ pour $t-x < s < t$ et $Z(t-x) = I$ (la matrice identité). En effet, on sait d'après Bacaër et Ait Dads (2011, lemme 2) que le vecteur de naissances par unité de temps dues à la génération n vérifie une relation de récurrence impliquant l'opérateur \mathcal{K} , qui est semblable à l'équation (6). Pour une discussion du lien entre le rayon spectral de cet opérateur et R_0 mais pour les modèles déterministes, voir Inaba (2012, section 4). Si $R_0 > 0$ alors R_0 peut encore une fois être caractérisé par le fait que $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$, comme dans la proposition 2. Le rayon spectral R_0 de \mathcal{K} est presque sûrement indépendant de la suite aléatoire particulière d'environnements, comme dans la proposition 3.

Si $p(t)$ est une population scalaire, alors $\lambda_1(A, B) = \langle A \rangle - \langle B \rangle$, où par exemple $\langle A \rangle = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t A(s) ds$. Donc $R_0 = \langle A \rangle / \langle B \rangle$ comme dans le travail de Córdova-Lepe *et al.* (2012) pour un modèle à coefficients presque périodiques. Le vecteur ligne $v = (1 \ 1 \ \dots \ 1)$ vérifie $dv/dt = 0 = vQ(t)$. On peut montrer, suivant Perthame (2007§6.3.2), qu'il existe une unique solution T -périodique positive $u(t)$ de $du/dt = Q(t)u(t)$ telle que $\sum_i u_i(t) = 1$. La loi des grands nombres pour les chaînes de Markov montre que $\langle A \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T \sum_k u_k(s)A^{(k)} ds$.

Donc

$$R_0 = \frac{\int_0^T \sum_k u_k(s) A^{(k)} ds}{\int_0^T \sum_k u_k(s) B^{(k)} ds}.$$

Si de plus $Q(t)$ ne dépend pas de t , alors il existe un unique vecteur u tel que $Qu = 0$ et $\sum_i u_i = 1$. Donc $R_0 = (\sum_k u_k A^{(k)}) / (\sum_k u_k B^{(k)})$. Cette formule pour R_0 est la même que celle de Artalejo *et al.* (2012§4.1) pour « R_0^{ARA} ».

7 Conclusion

La différence entre le R_0 du présent article et le « R_0 » (noté ici R_*) de Hernandez-Suarez *et al.* (2012) est semblable à la différence entre d'une part le taux de croissance « stochastique » (1), qui est aussi égal à l'espérance du taux de croissance de la population

$$r = \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E} \left[\frac{\log |p(t)|}{t} \right],$$

d'autre part le taux de croissance de l'espérance de la population (10) (Lewontin et Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). C'est la position de r par rapport à 0 ou celle de R_0 par rapport à 1 qui décide si la population est sous-critique ou sur-critique dans les simulations. Cependant $\log \mu$ et R_* sont beaucoup plus faciles à calculer dans les environnements markoviens pour les populations structurées (non scalaires) : ils sont donnés par les rayons spectraux de simples matrices.

Remerciements. On remercie S. Méléard, O. Diekmann et particulièrement C. Hernandez-Suarez pour avoir stimulé notre intérêt pour les environnements aléatoires.

Références

- Arnold L, Wihstutz V (1986) Lyapunov exponents : a survey. In : Arnold L, Wihstutz V (eds) Lyapunov Exponents. Lecture Notes in Mathematics, Vol 1186, Springer, Berlin, pp 1-26
- Artalejo JR, Economou A, Lopez-Herrero MJ (2012) Stochastic epidemic models with random environment : quasi-stationarity, extinction and final size. J Math Biol, doi :10.1007/s00285-012-0570-5
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector-borne diseases with a periodic vector population. Bull Math Biol 69 :1067-1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models : growth rate, basic reproduction number and entropy. Bull Math Biol 71 :1781-1792
- Bacaër N, Ait Dads EH (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. J Math Biol 62 :741-762

- Bacaër N, Ait Dads EH (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter R_0 in periodic population models. *J Math Biol* 65 :601-621
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 :421-436
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cohen JE (1980) Convexity properties of products of random nonnegative matrices. *Proc Nat Acad Sci USA* 77 :3749-3752
- Córdova-Lepe F, Robledo G, Pinto M, González-Olivares E (2012) Modeling pulse infectious events irrupting into a controlled context : a SIS disease with almost periodic parameters. *Appl Math Model* 36 :1323-1337
- Cushing JM, Zhou Y (1994) The net reproductive value and stability in structured population models. *Natur Res Model* 8 :1-37
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester
- Ge H, Jiang DQ, Qian M (2006) Reversibility and entropy production of inhomogeneous Markov chains. *J Appl Probab* 43 :1028-1043
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) *Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press
- Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) The long-run distribution of births across environments under environmental stochasticity and its use in the calculation of unconditional life-history parameters. *Theor Pop Biol* doi :10.1016/j.tpb.2012.05.004
- Inaba H (2012) On a new perspective of the basic reproduction number in heterogeneous environments. *J Math Biol* 65 :309-348
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment. *Proc Nat Acad Sci USA* 62 :1056-1060
- Li CK, Schneider H (2002) Applications of Perron-Frobenius theory to population dynamics. *J Math Biol* 44 :450-462
- Perthame B (2007) *Transport Equations in Biology*. Birkhäuser, Basel
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite-dimensional population structure and time heterogeneity. *SIAM J Appl Math* 70 :188-211
- Tuljapurkar S (1990) *Population dynamics in variable environments*. Springer, New York.