



**HAL**  
open science

# Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique

Nicolas Bacaër, El Hadi Ait Dads

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaër, El Hadi Ait Dads. Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique . Journal of Mathematical Biology, 2014, 10.1007/s00285-012-0623-9 . hal-01266292v1

**HAL Id: hal-01266292**

**<https://hal.science/hal-01266292v1>**

Submitted on 2 Feb 2016 (v1), last revised 11 Jan 2023 (v4)

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique \*

Nicolas Bacaër<sup>†</sup>      El Hadi Ait Dads<sup>‡</sup>

## Résumé

Pour une certaine classe de processus de branchement en temps continu à plusieurs types dans un environnement périodique, on montre que la probabilité d'extinction est égale à 1 si et seulement si la reproductivité nette  $R_0$  est inférieure ou égale à 1. La démonstration utilise des résultats sur le comportement asymptotique des systèmes coopératifs d'équations différentielles. En épidémiologie, la probabilité d'extinction peut être utilisée comme une mesure périodique du risque épidémique. Comme exemple, on considère un modèle épidémique SEIR linéarisé et des données sur la récente épidémie de rougeole en France. On discute aussi de modèles en temps discret avec des applications potentielles en biologie de la conservation.

## 1 Introduction

Kendall (1948) a étudié les processus de naissance et de mort à un seul type dans un environnement variable. Si  $a(t)$  est la fertilité et  $b(t)$  la mortalité au temps  $t$ , alors la probabilité d'extinction partant d'un individu au temps  $t_0$  est donnée par

$$\omega = 1 - \frac{1}{1 + \int_{t_0}^{\infty} b(s) \exp\left[\int_{t_0}^s (b(u) - a(u)) du\right] ds}, \quad (1)$$

que l'intégrale au dénominateur soit finie ou infinie. Si  $a(t)$  et  $b(t)$  sont  $T$ -périodiques, alors  $\omega = 1$  si et seulement si  $\int_0^T a(t) dt \leq \int_0^T b(t) dt$ ; autrement dit,  $\omega < 1$  et  $\omega$  est une fonction  $T$ -périodique de  $t_0$  (Ball, 1983, p. 235). Rappelons que l'espérance de la taille de la population  $I(t)$  vérifie  $dI/dt = (a(t) - b(t))I(t)$ .

Les processus de naissance et de mort à plusieurs types dans un environnement constant sont bien connus (Athreya et Ney, 1972, chapitre V). Pour les environnements périodiques, Klein et Macdonald (1980) ont étudié l'espérance

---

\*On the probability of extinction in a periodic environment. J Math Biol 68 (2014) 533-548.

<sup>†</sup>IRD et Université Paris 6, UMI209-UMMISCO, Bondy, France. Courriel : nicolas.bacaer@ird.fr

<sup>‡</sup>Université Cadi Ayyad, Département de mathématiques, Marrakech, Maroc

et la variance des populations de différents types mais pas la probabilité d'extinction ; voir aussi l'article récent de Parham et Michael (2011). Le système d'équations pour les espérances est de la forme  $dI/dt = (A(t) - B(t))I(t)$ , où  $I(t)$  est le vecteur des espérances des différents types,  $A(t)$  est une matrice des fertilités à coefficients positifs ou nuls et  $-B(t)$  est une matrice coopérative contenant les mortalités et les taux de transfert entre les différents types.

Jagers et Nerman (1985) ont étudié les processus de branchement en temps continu dans un environnement périodique avec une mortalité et une fertilité dépendantes de l'âge, mais seulement pour un seul type. Le seuil était formulé en terme de paramètre malthusien.

Suivant le livre d'Anderson et May (1991), de nombreux modélisateurs utilisent la reproductivité nette  $R_0$  pour décrire le seuil des modèles de population et en particulier des modèles épidémiques. Bacaër et Guernaoui (2006, section 5) ont adapté la définition de  $R_0$  comme rayon spectral d'un opérateur de prochaine génération de Diekmann et Heesterbeek (2000) au cas des modèles périodiques. Ils ont aussi montré que  $R_0 = \int_0^T a(t) dt / \int_0^T b(t) dt$  pour les modèles à un type comme ci-dessus. Ainsi Bacaër (2007§5.2) a reformulé la propriété de seuil pour les processus linéaires de naissance et de mort à un seul type dans un environnement périodique comme suit :  $\omega = 1$  si  $R_0 \leq 1$ , tandis que  $\omega < 1$  si  $R_0 > 1$ .

Pour les populations à plusieurs types étudiées par Klein et Macdonald (1980),  $R_0$  peut être défini comme le rayon spectral de l'opérateur intégral  $u(t) \mapsto A(t) \int_0^\infty C(t, t-x) u(t-x) dx$  sur l'espace des fonctions vectorielles continues  $T$ -périodiques. Ici  $C(t, t-x) = Z(t)Z(t-x)^{-1}$ ,  $dZ/dt = -B(t)Z(t)$  et  $Z(0) = \mathbb{I}$  (la matrice identité). Allen et Lahodny (2012) ont récemment résumé les liens entre  $R_0$  et la probabilité d'extinction pour les processus de naissance et de mort à plusieurs types mais dans un environnement constant.

Dans cet article, on considère la même classe de processus de branchement à plusieurs types dans un environnement périodique que Klein et Macdonald (1980). On montre que la probabilité d'extinction  $\omega$  est égale à 1 si et seulement si  $R_0 \leq 1$ . Ceci étend les résultats concernant les populations à un seul type dans un environnement périodique et ceux concernant les populations à plusieurs types dans un environnement constant. Dans la démonstration de la section 2, on voit que le système d'équations différentielles non linéaires donnant la probabilité d'extinction est étroitement relié à l'adjoint du système linéaire vérifié par les espérances. La démonstration utilise ensuite des résultats concernant le comportement asymptotique des systèmes coopératifs d'équations différentielles. Comme exemple on considère dans la section 3.1 un modèle épidémique SEIR et sa linéarisation. On calcule la probabilité d'extinction en utilisant des données de l'épidémie récente de rougeole en France. La section 3.2 discute du cas des modèles en temps discret, qui sont utilisés en biologie de la conservation pour estimer la probabilité d'extinction d'espèces réintroduites. La section 4 suggère d'utiliser la probabilité de non-extinction  $1 - \omega$  comme mesure périodique du risque épidémique en plus des autres mesures qui ont été proposées ces dernières années.

## 2 La probabilité d'extinction

Considérons d'abord un modèle linéaire déterministe de population avec  $m$  compartiments de la forme

$$\frac{dI}{dt} = (A(t) - B(t))I(t), \quad (2)$$

où  $I = (I_1, \dots, I_m)$ ,  $A(t) = (A_{k\ell}(t))$  est une matrice à coefficients positifs ou nuls telle que  $A(t)I(t)$  soit le nombre de nouveaux individus engendrés par unité de temps, et  $B(t) = (B_{k\ell}(t))$  avec  $B_{k\ell}(t) = -b_{k\ell}(t)$  pour  $k \neq \ell$  et  $B_{\ell\ell}(t) = b_{\ell\ell}(t) + \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell}(t)$ . Le système (2) peut par exemple être la linéarisation près de la solution sans maladie d'un modèle épidémique non linéaire, le vecteur  $I(t)$  représentant les populations dans les différents compartiments infectés. Les coefficients  $b_{\ell\ell}(t)$  sont les taux de sortie tandis que les  $b_{k\ell}(t)$  pour  $k \neq \ell$  sont les taux de transfert entre les compartiments. On suppose que  $b_{k\ell} \geq 0$  pour tout  $k$  et  $\ell$ . Remarquer que  $-B(t)$  est une matrice coopérative : ses coefficients en dehors de la diagonale sont positifs ou nuls. Supposons :

**(H1)** au moins un coefficient de la matrice  $A(t)$  est strictement positif pour tout  $t$ ;

**(H2)**  $M(t) = A(t) - B(t)$  est irréductible pour tout  $t$ ;

**(H3)** les matrices  $A(t)$  et  $B(t)$  sont continues par morceaux et  $T$ -périodiques;

**(H4)** il existe  $\beta > 0$  tel que  $b_{\ell\ell}(t) \geq \beta$  pour tout  $\ell$  et tout  $t$ .

L'hypothèse (H4) implique que le multiplicateur de Floquet dominant du système  $dZ/dt = -B(t)Z(t)$  avec  $Z(0) = \mathbb{I}$ , c'est-à-dire le rayon spectral de la matrice à coefficients positifs ou nuls  $Z(T)$ , est inférieur ou égal à  $\exp(-\beta T) < 1$  (cf. par exemple le lemme 1.1 d'Inaba (1988)) : la population s'éteint si  $A(t) = 0$  pour tout  $t$ . L'hypothèse (H4) peut être affaiblie mais il est de toute façon plus réaliste biologiquement d'avoir une mortalité non nulle dans chaque compartiment.

Considérons maintenant le processus de naissance et de mort à plusieurs types associé à (2). Si  $p(t, i_1, \dots, i_m)$  est la probabilité d'avoir  $i_k$  personnes dans le compartiment  $I_k$  au temps  $t$  pour  $1 \leq k \leq m$ , alors

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}p(t, i_1, \dots, i_m) &= \sum_k \left[ A_{kk}(i_k - 1) + \sum_{\ell \neq k} A_{k\ell} i_\ell \right] p(t, i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m) \\ &\quad + \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell} (i_\ell + 1) p(t, i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_\ell + 1, \dots, i_m) \\ &\quad + \sum_k b_{k,k} (i_k + 1) p(t, i_1, \dots, i_k + 1, \dots, i_m) \\ &\quad - \sum_{k,\ell} (A_{k\ell} + b_{k\ell}) i_\ell p(t, i_1, \dots, i_m), \end{aligned}$$

où pour simplifier la dépendance en temps de  $A(t)$  et  $B(t)$  a été omise. Ce système suit ce qui se passe pendant un petit intervalle de temps  $dt$ . Si par

exemple le système est dans l'état  $(i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m)$ , alors une personne de type  $i_k$  engendre une nouvelle personne du même type avec une probabilité  $A_{kk}(i_k - 1)dt$ , dans quel cas le système se retrouve dans l'état  $(i_1, \dots, i_k, \dots, i_m)$ . Prenons comme condition initiale

$$p(t_0, i_1, \dots, i_m) = \begin{cases} 1 & \text{si } (i_1, \dots, i_m) = (I_1(t_0), \dots, I_m(t_0)), \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

L'objectif est de calculer la probabilité d'extinction  $\omega$ , qui est la limite de  $p(t, 0, \dots, 0)$  quand  $t \rightarrow +\infty$ . Rappelons que l'équation (2) est vérifiée par l'espérance du nombre de personnes dans les différents compartiments (Klein et Macdonald, 1980).

**Proposition 1.** *Si  $R_0 \leq 1$ , alors  $\omega = 1$ . Si  $R_0 > 1$ , alors  $\omega < 1$ .*

*Démonstration.* La fonction génératrice

$$g(t, x_1, \dots, x_m) = \sum_{i_1, \dots, i_m \geq 0} p(t, i_1, \dots, i_m) x_1^{i_1} \dots x_m^{i_m}$$

vérifie l'équation de Kolmogorov progressive

$$\frac{\partial g}{\partial t} = \sum_{k, \ell} [A_{k\ell}(t)x_\ell - B_{k\ell}(t)](x_k - 1) \frac{\partial g}{\partial x_\ell},$$

avec la condition initiale

$$g(t_0, x_1, \dots, x_m) = x_1^{I_1(t_0)} \dots x_m^{I_m(t_0)}. \quad (3)$$

Le système des caractéristiques de cette équation aux dérivées partielles linéaire du premier ordre est

$$\frac{dX_\ell}{dt} = \sum_k [A_{k\ell}(t)X_\ell - B_{k\ell}(t)](1 - X_k). \quad (4)$$

Alors  $\frac{d}{dt}[g(t, X_1(t), \dots, X_m(t))] = 0$  et

$$g(t, X_1(t), \dots, X_m(t)) = g(t_0, X_1(t_0), \dots, X_m(t_0)). \quad (5)$$

Soit  $X^{(\tau)}(t)$  la solution du système (4) telle que  $X^{(\tau)}(\tau) = 0$  (le vecteur nul). En utilisant (3) et en prenant  $t = \tau$  dans (5), on obtient que

$$p(\tau, 0, \dots, 0) = g(\tau, 0, \dots, 0) = (X_1^{(\tau)}(\tau_0))^{I_1(t_0)} \dots (X_m^{(\tau)}(\tau_0))^{I_m(t_0)}. \quad (6)$$

Donc la probabilité d'extinction est donnée par  $\omega = (\omega_1)^{I_1(t_0)} \dots (\omega_m)^{I_m(t_0)}$ , pourvu que  $\omega_\ell$  soit la limite de  $X_\ell^{(\tau)}(\tau_0)$  quand  $\tau \rightarrow +\infty$ . Le problème se ramène par conséquent à l'étude du système d'équations différentielles (4). Posons

$$Y_\ell^{(\tau)}(s) = 1 - X_\ell^{(\tau)}(\tau - s). \quad (7)$$

On obtient

$$\frac{dY_\ell^{(\tau)}}{ds}(s) = \sum_k \left[ A_{\ell k}^*(\tau - s) \left( 1 - Y_\ell^{(\tau)}(s) \right) - B_{\ell k}^*(\tau - s) \right] Y_k^{(\tau)}(s), \quad (8)$$

où  $A^*$  et  $B^*$  sont les matrices transposées de  $A$  et  $B$ . La condition initiale est  $Y_\ell^{(\tau)}(0) = 1$  pour tout  $\ell$ . L'hypothèse (H3) implique que

$$Y_\ell^{(\tau)}(s) = Y_\ell^{(\tau+T)}(s) \quad (9)$$

pour tout  $s, \tau$  et  $\ell$ .

Pour appliquer le théorème 2.3.4 de Zhao (2003), vérifions les analogues des hypothèses (A1)-(A4) du théorème 3.1.2 de cette référence, à ceci près que le système (8) évolue dans le cube unité  $K = [0, 1]^m$  au lieu de  $\mathbb{R}_+^m$ . Tout d'abord, le système (8) laisse  $K$  invariant. En effet, soit  $F_\ell(s, Y^{(\tau)}(s))$  le côté droit de (8). Si  $Y \in K$  alors

$$\begin{aligned} Y_\ell = 0 &\Rightarrow F_\ell(s, Y) = \sum_{k \neq \ell} \left( A_{\ell k}^*(\tau - s) + b_{k\ell}(\tau - s) \right) Y_k \geq 0, \\ Y_\ell = 1 &\Rightarrow F_\ell(s, Y) = -b_{\ell\ell}(\tau - s) - \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell}(\tau - s)(1 - Y_k) < 0, \end{aligned} \quad (10)$$

l'inégalité stricte dans (10) étant due à (H4). La proposition B.7 de Smith et Waltman (1995) montre que pour toute condition initiale dans  $K$  au temps  $s_0$ , la solution correspondante de (8) reste dans  $K$  pour tout  $s \geq s_0$ . Par ailleurs, si  $Y_\ell(s_0) = 1$  pour un  $\ell$ , alors (10) implique que  $Y_\ell(s) < 1$  pour tout  $s > s_0$ .

Le système (8) est coopératif sur  $K$  : si  $Y \in K$  alors pour tout  $k \neq \ell$  on a

$$\frac{\partial F_\ell}{\partial Y_k}(s, Y) = A_{\ell k}^*(\tau - s)(1 - Y_\ell) + b_{k\ell}(\tau - s) \geq 0.$$

Le théorème de Kamke (Smith et Waltman, 1995, théorème B.1) montre que les applications de Poincaré du système (8) sur  $K$  sont monotones. L'hypothèse (H2) implique que la matrice jacobienne  $\left( \frac{\partial F_\ell}{\partial Y_k}(s, Y) \right)$  est irréductible pour tout  $s$  et tout  $Y \in \widehat{K} = \{Y \in K : Y_\ell < 1 \text{ pour tout } \ell\}$ . Cette propriété et l'inégalité stricte (10) impliquent que les applications de Poincaré de (8) sur  $K$  (projetant la solution du temps  $s_0$  au temps  $s_0 + T$ ) sont en réalité fortement monotones. En effet, si  $Y(s_0) \neq Y'(s_0) \in K$  et  $Y(s_0) \leq Y'(s_0)$  (c'est-à-dire  $Y_\ell(s_0) \leq Y'_\ell(s_0)$  pour tout  $\ell$ ), alors on a  $Y(s_0 + T/2) \leq Y'(s_0 + T/2)$ , les deux vecteurs étant différents et dans  $\widehat{K}$ . En utilisant l'irréductibilité dans  $\widehat{K}$ , le théorème B.3 de Smith et Waltman (1995) montre que  $Y_\ell(s_0 + T) < Y'_\ell(s_0 + T)$  pour tout  $\ell$ .

Le système (8) est strictement sous-homogène. En effet, pour tout  $\alpha \in (0, 1)$  et  $Y \in K$  avec  $Y_\ell > 0$  pour tout  $\ell$ , on a

$$F_\ell(s, \alpha Y) = \alpha F_\ell(s, Y) + \alpha(1 - \alpha) \sum_k A_{\ell k}^*(\tau - s) Y_\ell Y_k.$$

Par conséquent,  $F_\ell(s, \alpha Y) \geq \alpha F_\ell(s, Y)$  et  $F(s, \alpha Y) \neq \alpha F(s, Y)$  d'après l'hypothèse (H1).

On a  $F(s, 0) = 0$ . Soit  $f(s, Y)$  la partie linéaire de  $F(s, Y)$  près de  $Y = 0$ . Alors  $f_\ell(s, Y) = (M^*(\tau - s)Y)_\ell$  et

$$F_\ell(s, Y) = f_\ell(s, Y) - \sum_k A_{\ell k}^*(\tau - s)Y_\ell Y_k.$$

Par conséquent  $F_\ell(s, Y) \leq f_\ell(s, Y)$  et, vu l'hypothèse (H1),  $F(s, Y) \neq f(s, Y)$  si  $Y_\ell > 0$  pour tout  $\ell$ .

Le multiplicateur de Floquet dominant du système  $\frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y$  est le même que celui du système  $\frac{dY}{dt} = M(t)Y$ . En effet, soient  $\Phi_1(t)$ ,  $\Phi_2(t)$ ,  $\Phi_3(t)$  et  $\Phi_4(t)$  les solutions fondamentales (avec la matrice identité comme condition initiale au temps 0) dans l'ordre de

$$\frac{dY}{dt} = M(t)Y, \quad \frac{dY}{dt} = M(\tau + t)Y, \quad \frac{dY}{dt} = -M^*(\tau + t)Y, \quad \frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y.$$

Le deuxième système est le même que le premier mais translaté dans le temps. Le troisième est l'adjoint du deuxième. Le quatrième est identique au troisième sauf que le temps est renversé. Donc

$$\Phi_2(T) = \Phi_1(\tau)\Phi_1(T)(\Phi_1(\tau))^{-1}, \quad \Phi_3(T) = ((\Phi_2(T))^*)^{-1}, \quad \Phi_4(T) = (\Phi_3(T))^{-1}$$

(Hsieh et Sibuya, 1999). Par conséquent, les rayons spectraux de  $\Phi_1(T)$  et  $\Phi_4(T)$  sont égaux (disons à  $\rho_0$ ), comme annoncé.

Appliquons le théorème 2.3.4 de Zhao (2003). Si  $\rho_0 \leq 1$  alors l'équilibre 0 du système (8) est globalement asymptotiquement stable dans  $K$ ; en particulier,  $Y^{(\tau)}(s) \rightarrow 0$  quand  $s \rightarrow +\infty$ . Si  $\rho_0 > 1$  alors le système (8) a une unique solution strictement positive et  $T$ -périodique, qui est globalement asymptotiquement stable dans  $K \setminus \{0\}$  et attire donc  $Y^{(\tau)}(s)$  quand  $s \rightarrow +\infty$ .

Avec (6) on voit que  $X_\ell^{(\tau)}(t_0) = p(\tau, 0, \dots, 0)$  quand  $I_\ell(t_0) = 1$  et  $I_k(t_0) = 0$  pour  $k \neq \ell$ . L'application  $\tau \mapsto p(\tau, 0, \dots, 0)$  est visiblement croissante, par exemple parce que  $\frac{d}{dt}p(t, 0, \dots, 0) = \sum_k b_{kk}p(t, 0, \dots, 1, \dots, 0) \geq 0$ . Cette application est aussi majorée par 1, étant une probabilité. Donc  $X_\ell^{(\tau)}(t_0)$  converge vers une limite  $\omega_\ell \leq 1$  quand  $\tau \rightarrow +\infty$ .

Revenons au système (4) où le temps est renversé. On a  $X_\ell^{(\tau)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau - t_0)$ . En utilisant (9), on a pour tout  $\tau > t_0$  et tout entier  $n$  que  $X_\ell^{(\tau+nT)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau + nT - t_0)$ . En prenant la limite  $n \rightarrow +\infty$ , on conclut de ce qui précède que  $\omega_\ell = 1$  si  $\rho_0 \leq 1$ , tandis que  $\omega_\ell < 1$  si  $\rho_0 > 1$ .

Pour conclure la démonstration, il reste à rappeler le lien entre le taux de croissance  $r_0$  (tel que  $\rho_0 = e^{r_0 T}$ ) et la reproductivité nette  $R_0$  (Bacaër et Guernaoui, 2006; Bacaër et Ait Dads, 2011; Thieme, 2009) :  $r_0 \leq 0$  si et seulement si  $R_0 \leq 1$ .  $\square$

**Remarque 1.** D'après la section 1, la reproductivité nette  $R_0$  pour le système (2) est le rayon spectral de l'opérateur intégral  $u(t) \mapsto A(t) \int_0^\infty C(t, t-x) u(t-x)$

$x) dx$  sur l'espace des fonctions continues  $T$ -périodiques à valeurs dans  $\mathbb{R}^m$ . Cet opérateur étant linéaire par rapport à  $A(t)$ , le système  $dJ/dt = (A(t)/R_0 - B(t))J(t)$  a une reproductivité nette égale à 1, autrement dit, le multiplicateur de Floquet dominant est égal à 1. Ceci donne une méthode numérique pour calculer  $R_0$  : elle a été utilisée par Bacaër (2007§3.4, §4.2, §5.1) pour plusieurs modèles particuliers tels que les modèles SEIR et les modèles de maladies à vecteurs, puis généralisée par Wang et Zhao (2008).

**Remarque 2.** Ayant déjà remarqué le rôle de l'adjoint du système (2), mentionnons le lien entre  $R_0$  et un problème de Sturm-Liouville du premier ordre. Considérons le système  $dV/dt = -B(t)V(t)$  avec la condition au bord  $V(0) = V(T)$ . Suivant Roseau (1997), la fonction de Green associée est donnée par

$$G(t, s) = \begin{cases} Z(t)[I - Z(T)]^{-1}Z(s)^{-1} & \text{si } 0 \leq s < t \leq T, \\ Z(t)[I - Z(T)]^{-1}Z(T)Z(s)^{-1} & \text{si } 0 \leq t < s \leq T, \end{cases}$$

comme chez Bacaër (2007§2). Rappelons que  $dZ/dt = -B(t)Z(t)$  et  $Z(0) = \mathbb{I}$ . Les solutions du problème différentiel de valeur propre  $\frac{dW}{dt} + B(t)W(t) = \lambda A(t)W(t)$  avec  $W(0) = W(T)$  sont données par les solutions du problème intégral de valeur propre  $W(t) = \lambda \int_0^T G(t, s)A(s)W(s) ds$ . La valeur propre principale de ce problème est  $\lambda = 1/R_0$  (cf. Bacaër et Ait Dads (2012) et Thieme (2009)).

### 3 Exemples

#### 3.1 Un modèle épidémique simple pour la rougeole

Considérons un modèle SEIR linéarisé pour le début d'une épidémie :

$$\frac{dE}{dt} = -(b + \mu)E + a(t)(1 - \phi)I \quad (11)$$

$$\frac{dI}{dt} = bE - (c + \mu)I. \quad (12)$$

Un tel modèle a été étudié par exemple par Dietz (1976).  $E$  est le nombre de personnes infectées mais non infectieuses,  $I$  est le nombre de personnes infectieuses. La période de latence moyenne est  $1/b$ . La période infectieuse moyenne est  $1/c$ . La mortalité est  $\mu$ . Le taux effectif de contacts, c'est-à-dire le produit du taux de contact et de la probabilité de transmission, est noté  $a(t)$ . On suppose que c'est une fonction positive périodique de période  $T = 1$  an, modélisant la saisonnalité.  $\phi$  est la fraction de la population qui est immunisée, soit par vaccination soit par une précédente infection. Les paramètres  $b$ ,  $c$  et  $\mu$  sont strictement positifs, tandis que  $0 \leq \phi < 1$ .

Toutes les hypothèses de la section 2 sont satisfaites avec

$$A(t) = \begin{pmatrix} 0 & a(t)(1 - \phi) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B(t) = \begin{pmatrix} b + \mu & 0 \\ -b & c + \mu \end{pmatrix}. \quad (13)$$



Calculons approximativement la probabilité d'extinction  $\omega$  du processus de naissance et de mort à plusieurs types associé avec (13) partant de la condition initiale entière  $(E(t_0), I(t_0)) \neq (0, 0)$  au temps  $t_0$ . Choisissons d'abord  $\tau$  tel que  $\tau - t_0$  soit très grand comparé à  $T$ . On sait d'après (6), (7) et (8) que

$$\omega \simeq p(\tau, 0, 0) = \left(1 - Y_1^{(\tau)}(\tau - t_0)\right)^{E(t_0)} \left(1 - Y_2^{(\tau)}(\tau - t_0)\right)^{I(t_0)}, \quad (14)$$

où<sup>1</sup>

$$\frac{dY_1^{(\tau)}}{ds}(s) = (b + \mu)Y_1^{(\tau)}(s) - bY_2^{(\tau)}(s), \quad (15)$$

$$\frac{dY_2^{(\tau)}}{ds}(s) = a(\tau - s)(1 - \phi)Y_1^{(\tau)}(s)(1 - Y_2^{(\tau)}(s)) + (c + \mu)Y_2^{(\tau)}(s), \quad (16)$$

pour  $0 < s < \tau - t_0$ ,  $Y_1^{(\tau)}(0) = 1$  et  $Y_2^{(\tau)}(0) = 1$ . Ces équations permettent de calculer  $\omega$  numériquement. Enfin on doit réutiliser le même algorithme avec une valeur plus grande de  $\tau$  pour vérifier que la valeur approchée de  $\omega$  est bien indépendante du choix de  $\tau$ , pourvu que sa première valeur ait été choisie suffisamment grande.

Comme exemple, considérons l'épidémie réémergente de rougeole en France durant les années 2008-2011 (figure 1 ; en 2006 et 2007 il y eut moins de 50 cas rapportés). En 2007, étant donnée la couverture vaccinale, on estime qu'environ 10% des enfants de deux ans et 7% des enfants de six ans en France étaient susceptibles d'attraper la rougeole (Parent du Châtelet *et al.*, 2010, p. 4) ; en 2009-2010 environ 8% de la population âgée de 6 à 29 ans était susceptible (Lepoutre *et al.*, 2011, slide 5). Étant donnée la population totale de la France (65 millions d'habitants), on peut estimer que la population susceptible est probablement supérieure à deux millions de personnes. Par ailleurs, le nombre cumulé de cas rapportés dans la figure 1 est d'environ 22 000, le nombre véritable de cas étant en certains lieux estimé être double de celui rapporté (Parent du Châtelet *et al.*, 2010, p. 3). Donc la population susceptible est probablement restée relativement stable durant les années 2008-2011, ce qui justifie le modèle linéarisé (11)-(12).

Supposons pour simplifier que  $a(t) = \bar{a}(1 + \varepsilon \cos(\omega t - \psi))$  avec  $\omega = 2\pi/T$  et  $T = 1$  an. Cette expression est le début du développement en série de Fourier de la fonction périodique  $a(t)$ . D'autres formes pour  $a(t)$ , comme la fonction en créneau (Keeling et Rohani, 2008), pourraient aussi être utilisées. Le forçage en créneau serait particulièrement approprié si une étude stratifiée par âge des cas

---

1. Erratum : les équations (15)-(16) doivent être remplacées par :

$$\begin{aligned} \frac{dY_1^{(\tau)}}{ds}(s) &= -(b + \mu)Y_1^{(\tau)}(s) + bY_2^{(\tau)}(s), \\ \frac{dY_2^{(\tau)}}{ds}(s) &= a(\tau - s)(1 - \phi)Y_1^{(\tau)}(s)(1 - Y_2^{(\tau)}(s)) - (c + \mu)Y_2^{(\tau)}(s). \end{aligned}$$

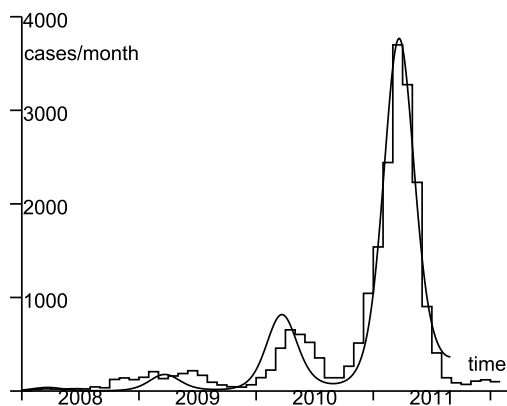


FIGURE 1 – Nombre mensuel de cas de rougeoles rapportés (fonction en escalier) de janvier 2008 à février 2012 (données de InVS (2012) et Parent du Châtelet *et al.* (2010)). Meilleur ajustement (courbe lisse) aux données de janvier 2008 à juillet 2011.

indiquait une transmission à l'école. Cependant ceci ne semble pas être le cas. L'incidence la plus élevée est parmi les enfants de moins d'un an, qui ne sont pas encore scolarisés, tandis que l'âge médian des cas rapportés est 14 ans en 2010 et 16 ans en 2011, la plupart des cas ayant moins de 30 ans (Baudon *et al.*, 2011). L'âge médian est ainsi particulièrement élevé pour une maladie telle que la rougeole. La structure par âge de l'incidence reflète en réalité la structure par âge de la population susceptible plus que la scolarisation : les enfants de moins d'un an ne sont pas encore vaccinés ; comme indiqué ci-dessus, environ 8% de ceux âgés de 1 à 30 ans sont susceptibles ; seulement 1 à 2% de ceux âgés de 30 à 50 ans sont susceptibles (Lepoutre *et al.*, 2011). Cette structure particulière est due au déclin rapide de l'incidence de la rougeole durant les années 1980 suite à la recommandation du vaccin contre la rougeole en 1983 et du vaccin ROR (rougeole, oreillons, rubéole) en 1986.

Pour estimer les paramètres inconnus, on compare le modèle déterministe (11)-(12), qui correspond à l'espérance du processus stochastique associé à (13), avec les données entre le début de janvier 2008 (disons  $t^*$ ) et juillet 2011. En juillet 2011 ont été prises une série de mesures pour contrôler l'épidémie de sorte que les paramètres ne peuvent plus être supposés les mêmes qu'auparavant. Leur effet se voit à l'absence de vague épidémique à la fin de 2011.

Supposons que  $1/b$  vale 8 jours et que  $1/c$  vale 5 jours comme dans le §3.2.2.1 de Keeling et Rohani (2008). La mortalité  $\mu$  est négligeable, comparée à  $b$  et  $c$  : on prend  $1/\mu = 70$  ans. Soit  $f$  la fraction des cas qui sont véritablement rapportés. On identifie l'incidence des cas rapportés de la figure 1 avec la fonction

$f c I(t)$ . Le système (11)-(12) étant linéaire, il est aussi vérifié par les fonctions  $\tilde{E}(t) = f E(t)$  et  $\tilde{I}(t) = f I(t)$ . L'objectif est donc de trouver  $\tilde{E}(t^*)$ ,  $\tilde{I}(t^*)$ ,  $\varepsilon$ ,  $\psi$  et le produit  $\bar{a}(1 - \phi)$  tels que  $c \tilde{I}(t)$  s'ajuste au mieux aux données. On mesure la distance aux données par la somme des valeurs absolues des différences d'incidence mensuelle. Ceci tend à donner un poids plus grand à la vague de 2011 à cause de sa taille. De toute façon les chiffres pour 2008 et 2009 sont petits et quelque peu irréguliers, probablement parce que plusieurs épidémies locales furent déclenchées par l'introduction de cas en provenance de l'étranger; on ne peut espérer un bon ajustement avec le modèle déterministe pour cette partie de la courbe épidémique, qui n'a pas encore atteint sa forme « stable » (au sens de la théorie des populations stables de Lotka). Quant à la vague de 2010, son pic a été atteint un mois plus tard que dans la vague de 2011. Ce décalage peut être dû à la stochasticité démographique ou au fait que  $a(t)$  n'est pas réellement périodique à cause de la stochasticité environnementale. À ces remarques près, on trouve un ajustement relativement bon (au moins pour la vague de 2011), étant donné la simplicité du modèle, avec

$$\tilde{E}(t^*) = 3, \tilde{I}(t^*) = 2, \varepsilon = 0,33, \frac{\psi}{2\pi} = -0,07, \bar{a}(1 - \phi) = 6,42/\text{mois} \quad (17)$$

(figure 1).

En utilisant ces valeurs de paramètres, on peut simuler le processus de naissance et de mort à deux types. La figure 1 ne montre que l'espérance du nombre de cas par mois. Dans la version stochastique, l'épidémie s'éteint dans beaucoup de simulations. La figure 2 montre une simulation où l'épidémie ne s'est pas éteinte et où la taille des différentes vagues était du même ordre que les données de la figure 1 (des dizaines de simulations ont été nécessaires avant de trouver un tel exemple).

D'après le §3.4 de Bacaër (2007), la reproductivité nette  $R_\phi$  (on garde la notation  $R_0$  pour le cas où  $\phi = 0$ ) est caractérisée par le fait que le système linéaire périodique

$$\frac{dJ}{dt} = \begin{pmatrix} -(b + \mu) & a(t)(1 - \phi)/R_\phi \\ b & -(c + \mu) \end{pmatrix} J \quad (18)$$

a un multiplicateur de Floquet dominant égal à 1. Numériquement on obtient  $R_\phi \simeq 1,06$ . Noter que  $R_\phi$  est seulement légèrement supérieur à 1; c'est parce que 90% de la population totale est déjà protégée, soit par vaccination, soit par une précédente infection.

On note d'ailleurs que le système (18) avec  $a(t)$  sinusoïdal peut être transformé en l'équation différentielle de Mathieu de la physique mathématique, comme dans le modèle de population étudié par Mingari Scarpello et Ritelli (2008).

En utilisant les équations (14)-(16), on peut calculer la probabilité  $1 - p(\tau, 0, 0)$  que le processus ne soit pas éteint au temps  $\tau$  pour un  $t_0$  fixé et tout  $\tau \geq t_0$ , en partant soit d'une personne dans le compartiment  $E$ , soit d'une personne dans le compartiment  $I$  au temps  $t_0$  (figure 3). Comme prévu,  $1 - p(\tau, 0, 0)$

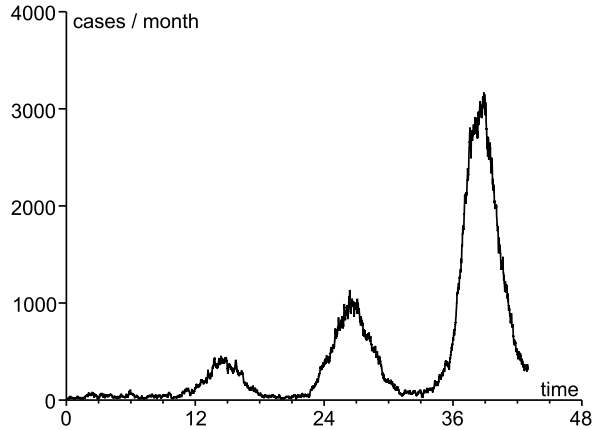


FIGURE 2 – Nombre de cas rapportés  $c\tilde{I}(t)$  en fonction du temps (en mois) dans une simulation du processus de naissance et de mort en utilisant les valeurs de paramètres (17). La condition initiale est  $\tilde{E}(t^*) = 3$  et  $\tilde{I}(t^*) = 2$ .

converge vers une limite  $1 - \omega$  quand  $\tau \rightarrow +\infty$ . La figure 3 tend à montrer que l'extinction a le plus de chance d'avoir lieu pendant la première année suivant  $t_0$ .

En choisissant  $\tau$  suffisamment grand et en répétant les calculs pour différentes valeurs de  $t_0$ , on obtient la figure 4 pour la probabilité  $1 - \omega$  que le processus de s'éteigne pas en fonction de  $t_0$ , en partant soit d'une personne dans le compartiment  $E$ , soit d'une personne dans le compartiment  $I$  au temps  $t_0$ . Cette probabilité est la plus élevée en septembre. C'est peut-être la période de l'année où les autorités sanitaires devraient faire le plus attention aux épidémies locales de rougeole pour agir le plus vite possible avant qu'elles ne déclenchent une épidémie majeure. À d'autres périodes de l'année, les épidémies ont plus de chance de s'éteindre par elles mêmes, même si  $R_\phi$  est supérieur à 1.

Noter que le pic d'incidence pour la vague de 2011 a eu lieu en mars 2011 (figure 1). L'estimation pour  $\psi$  suggère que le taux effectif de contacts  $a(t)$  a atteint son pic en décembre 2010. Le fond du creux entre les vagues de 2010 et 2011 est en août ou septembre 2010, à la saison où l'estimation de  $1 - \omega$  est la plus haute. Si l'on avait utilisé principalement la vague de 2010 pour l'ajustement des paramètres, le pic pour  $1 - \omega$  n'aurait été décalé que d'environ un mois. Donc quelle que soit la méthode,  $1 - \omega$  semble être au plus haut plus ou moins quand l'incidence est au plus bas et le rebond de l'incidence démarre.

Bien entendu, il faut garder à l'esprit que ce modèle SEIR linearisé est une représentation par trop simplifiée de la dynamique de transmission de la rougeole. En particulier, il ne prend pas en compte la structure par âge et utilise un forçage saisonnier  $a(t)$  très simple.

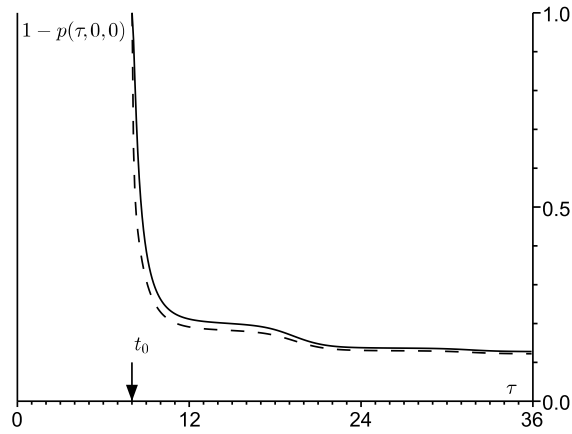


FIGURE 3 – La probabilité  $1 - p(\tau, 0, 0)$  que le processus ne soit pas éteint au temps  $\tau$  en fonction de  $\tau$  (en mois,  $\tau \geq t_0$ ) partant d'une personne dans le compartiment  $E$  (ligne pleine) ou d'une personne dans le compartiment  $I$  (ligne en pointillé) au temps  $t_0$ . Ici  $t_0$  correspond au début de septembre.

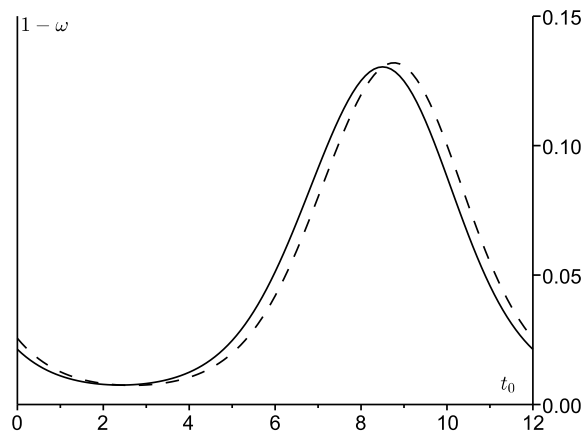


FIGURE 4 – Probabilité que le processus ne s'éteigne pas,  $1 - \omega$ , en fonction de  $t_0$  (en mois de janvier à décembre) en partant d'une personne dans le compartiment  $E$  (ligne pleine) ou d'une personne dans le compartiment  $I$  (ligne en pointillé) au temps  $t_0$ .

### 3.2 Réintroduction d'espèces en biologie de la conservation

D'autres domaines de la biologie des populations utilisent des processus de branchement, en particulier la biologie de la conservation (Caswell, 2001). Imaginons par exemple qu'une espèce animale qui est éteinte dans une certaine région soit réintroduite par les humains. Combien d'animaux faut-il réintroduire pour que la population ait une bonne chance de persister ? Avec un processus de naissance et de mort à un seul type, la probabilité d'extinction pour une population de  $n$  individus est  $\omega^n$ , où  $\omega$  est donné par (1). Connaissant  $\omega$ , on peut donc estimer  $n$  tel que  $\omega^n$  soit inférieur à un certain niveau de risque ; bien sûr, la réintroduction n'a de sens que dans les cas où  $\omega < 1$ , pour lesquels  $\omega^n$  peut être rendu petit en choisissant  $n$  assez grand. Une autre question se pose : à quel moment  $t_0$  de l'année les animaux doivent-ils être réintroduits de manière à minimiser la probabilité d'extinction  $\omega$  ? La même question se pose dans le cadre des processus de naissance et de mort à plusieurs types dans un environnement périodique, avec la possibilité supplémentaire de demander quel type d'individu doit être réintroduit pour minimiser la probabilité d'extinction.

Alors que les modèles en temps continu sont très populaires en épidémiologie, les biologistes de la conservation tendent à préférer les modèles en temps discret pour diverses raisons. Dans le reste de cette sous-section, on explique brièvement comment des probabilités d'extinction se calculent dans ce contexte. La justification du lien entre  $R_0$  et la probabilité d'extinction est en fait bien plus simple dans le cas du temps discret que dans celui du temps continu de la section 2. Il découle de méthodes connues pour les processus à plusieurs types dans un environnement constant d'une part, pour les processus à un seul type dans un environnement variant de manière déterministe d'autre part (Athreya et Ney, 1972; Haccou *et al.*, 2005).

Considérons les modèles en temps discret de la forme  $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$ , où  $A(t)$  et  $B(t)$  sont des matrices carrées de taille  $m$ , à coefficients positifs ou nuls,  $T$ -périodiques par rapport à  $t$  ( $T$  est un entier), telles que le rayon spectral de  $B(T-1) \cdots B(1)B(0)$  soit strictement inférieur à 1 et  $\sum_j B_{ij}(t) \leq 1$  pour tout  $j$ . Pour la version stochastique correspondante, on doit spécifier les probabilités  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  qu'un individu de type  $j$  donne naissance à  $(k_1, \dots, k_m)$  individus de type  $(1, \dots, m)$  entre les temps  $t$  et  $t+1$ . Les fonctions  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  sont supposées  $T$ -périodiques par rapport à  $t$ . Alors  $A_{ij}(t)$  est égal à la moyenne  $\sum_{k_1, \dots, k_m} k_i F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$ . Le coefficient  $B_{ij}(t)$  donne la probabilité pour qu'un individu de type  $j$  soit transféré vers le type  $i$  entre  $t$  et  $t+1$ . Un individu de type  $j$  au temps  $t$  est remplacé au temps  $t+1$  par une population dont la fonction génératrice est

$$g_j(t, x_1, \dots, x_m) = \left( \sum_{k_1, \dots, k_m} F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t) x_1^{k_1} \cdots x_m^{k_m} \right) \left( 1 + \sum_i B_{ij}(t)(x_i - 1) \right).$$

Ainsi un individu de type  $j$  au temps  $t_0$  est remplacé au temps  $t_0 + T$  par une population dont la fonction génératrice  $h_j(x_1, \dots, x_m)$  est obtenue en composant

les fonctions génératrices  $g_j(t, x_1, \dots, x_m)$  pour  $t = t_0, \dots, t_0 + T - 1$ . Si par exemple  $T = 2$ , alors

$$h_j(x_1, \dots, x_m) = g_j(t_0, g_1(t_0 + 1, x_1, \dots, x_m), \dots, g_m(t_0 + 1, x_1, \dots, x_m)).$$

Considérons la population aux temps  $(t_0 + nT)_{n \geq 0}$ . On sait d'après la théorie des processus de branchement à plusieurs types dans un environnement constant que les probabilités d'extinction  $\omega_j$  partant d'un individu de type  $j$  au temps  $t_0$  forment la solution minimale sur  $[0, 1]^m$  du système  $\omega_j = h_j(\omega_1, \dots, \omega_m)$  pour  $1 \leq j \leq m$ . Puisque  $\frac{\partial g_j}{\partial x_i}(t, 1, \dots, 1) = A_{ij}(t) + B_{ij}(t)$ , on peut vérifier que la matrice des moyennes, c'est-à-dire la matrice jacobienne en  $(1, \dots, 1)$ , est

$$\left( \frac{\partial h_j}{\partial x_i}(1, \dots, 1) \right)_{i,j} = (A(t_0 + T - 1) + B(t_0 + T - 1)) \cdots (A(t_0) + B(t_0)).$$

En supposant que cette matrice de moyennes soit primitive et que les fonctions génératrices  $h_j$  ne soient pas singulières (c'est-à-dire qu'il n'y ait pas de matrice  $Q$  telle que  $h_j(x_1, \dots, x_m) = \sum_k Q_{jk} x_k$  pour tout  $j$ ), le théorème 2 d'Athreya et Ney (1972, p. 186) montre que  $(\omega_1, \dots, \omega_m) = (1, \dots, 1)$  si et seulement si le rayon spectral de cette matrice des moyennes est inférieur ou égal à 1. Ceci est équivalent à  $R_0 \leq 1$ , où  $R_0$  est le rayon spectral de  $\mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$ ,  $\mathcal{A}$  est une matrice diagonale par blocs  $\text{diag}(A(0), A(1), \dots, A(T - 1))$  et

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

(Bacaër, 2009; Bacaër et Ait Dads, 2012). Avec  $p_i(t_0)$  individus de type  $i$  ( $1 \leq i \leq m$ ) au temps  $t_0$ , la probabilité d'extinction est  $\omega = (\omega_1)^{p_1(t_0)} \cdots (\omega_m)^{p_m(t_0)}$ . Donc les conclusions sont complètement analogues au cas du temps continu.

Comme exemple, considérons un modèle à un seul type  $p(t + 1) = (A(t) + B(t))p(t)$  avec  $T = 2$  et supposons que chaque individu donne naissance entre les temps  $t$  et  $t + 1$  à une progéniture suivant une distribution de Poisson de moyenne  $A(t)$ . Alors

$$\begin{aligned} g(0, x) &= e^{A(0)(x-1)} (1 - B(0) + B(0)x), \\ g(1, x) &= e^{A(1)(x-1)} (1 - B(1) + B(1)x). \end{aligned}$$

La probabilité d'extinction partant d'un individu au temps 0 est la plus petite solution de  $\omega = g(0, g(1, \omega))$  dans l'intervalle  $[0, 1]$ . De même, la probabilité d'extinction partant d'un individu au temps 1 est la plus petite solution de  $\omega = g(1, g(0, \omega))$  dans l'intervalle  $[0, 1]$ . Ces deux probabilités sont strictement

inférieures à 1 si et seulement si  $(A(1)+B(1))(A(0)+B(0)) > 1$ , ce qui équivaut à  $R_0 > 1$ ,  $R_0$  étant le rayon spectral de

$$\begin{pmatrix} A(0) & 0 \\ 0 & A(1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -B(0) & 1 \\ 1 & -B(1) \end{pmatrix}^{-1}.$$

## 4 Conclusion

Des travaux ont essayé de montrer comment le risque épidémique varie dans différents mois de l'année. Ils ont utilisé un modèle périodique en temps, calculé une « reproductivité nette »  $R(t_0)$  en supposant les coefficients du modèle gelés à leurs valeurs pour  $t = t_0$ , et dessiné  $R(t_0)$  en fonction de  $t_0$  (Hartemink *et al.*, 2009). Le problème avec cette méthode est que  $R(t_0)$  peut être inférieur à 1 pour tout  $t_0$  tandis que la maladie devient endémique. La définition de la reproductivité nette  $R_0$  utilisée dans l'article présent détermine bien si une maladie infectieuse peut être endémique (Rebello *et al.*, 2012) et comment la taille finale se comporte dans les modèles épidémiques (Bacaër et Gomes, 2009). De plus elle a une interprétation biologique simple comme taux asymptotique de croissance par génération (Bacaër et Ait Dads, 2011, 2012). Mais elle a le désavantage apparent d'être indépendante de  $t_0$ . Un autre indice de risque épidémique, ayant le bon seuil et qui est périodique par rapport à  $t_0$ , a été proposé récemment par Cushing et Ackleh (2011). Mais son interprétation biologique semble un peu compliquée.

Ici on a calculé une mesure alternative du risque épidémique, la probabilité que le processus de branchement associé à la linéarisation d'un modèle épidémique ne s'éteigne pas. Sa principale propriété mathématique est le phénomène de seuil (proposition de la section 2). Bacaër (2007§5.2) avait déjà suggéré d'utiliser cette probabilité pour des applications en épidémiologie mais n'avait considéré que le cas de populations à un seul type, pour lesquelles il existe une formule explicite. La plupart des modèles épidémiques font intervenir plusieurs compartiments infectés comme par exemple dans le cas des maladies à vecteurs. Le risque épidémique dans de tels modèles peut être analysé avec la même méthode numérique que dans la figure 2.

Les probabilités d'extinction intéressent aussi la biologie de la conservation, en particulier pour la réintroduction d'espèces. Pour certaines espèces animales, en particulier pour les oiseaux avec une période de nidification bien définie, il serait peut-être judicieux d'utiliser des modèles avec des saisons pour évaluer correctement la chance de succès d'une réintroduction.

## Références

- Allen LJS, Lahodny GE (2012) Extinction thresholds in deterministic and stochastic epidemic models. *J Biol Dynam* 6 : 590-611
- Anderson RM, May RM (1991) *Infectious Diseases of Humans : Dynamics and Control*. Oxford University Press, Oxford



- Athreya KB, Ney PE (1972) *Branching Processes*. Springer, Berlin
- 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 E (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. *J Math Biol* 62 :741-762
- Bacaër N, Ait Dads E (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, Gomes MGM (2009) On the final size of epidemics with seasonality. *Bull Math Biol* 71 :1954-1966
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 :421-436
- Ball F (1983) The threshold behaviour of epidemic models. *J Appl Prob* 20 :227-241
- Baudon C, Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Poujol I, Maine C, Levy-Bruhl D (2011) Caractéristiques de l'épidémie de rougeole démarrée en France depuis 2008 : bilan des déclarations obligatoires pour les cas survenus jusqu'au 30 avril 2011. *Bull Epidemiol Hebd* 33/34 :353-358
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cushing JM, Ackleh AS (2011) A net reproductive number for periodic matrix models. *J Biol Dyn* 6 :166-188
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester
- Dietz K (1976) The incidence of infectious diseases under the influence of seasonal fluctuations. In : Breger J, Bühler W, Repges R, Tautu P (eds) *Mathematical Models in Medicine*. Springer, New York, pp 1-15
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) *Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hartemink NA, Purse BV, Meiswinkel R, Brown HE, de Koeijer A, Elbers ARW, Boender GJ, Rogers DJ, Heesterbeek JAP (2009) Mapping the basic reproduction number ( $R_0$ ) for vector-borne diseases : a case study on bluetongue virus. *Epidemics* 1 :153-161
- Hsieh PF, Sibuya Y (1999) *Basic Theory of Ordinary Differential Equations*. Springer, New York

- Inaba H (1988) A semigroup approach to the strong ergodic theorem of the multistate stable population process. *Math Pop Stud* 1 :49-77
- InVS (2012) Epidémie de rougeole en France. Actualisation des données de surveillance au 16 mars 2012. <http://www.invs.sante.fr>
- Jagers P, Nerman O (1985) Branching processes in periodically varying environment. *Ann Probab* 13 :254-268
- Keeling MJ, Rohani P (2008) *Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals*. Princeton University Press, Princeton
- Kendall DG (1948) On the generalised 'birth-and-death' process. *Ann Math Statist* 19 :1-15
- Klein B, Macdonald PDM (1980) The multitype continuous-time Markov branching process in a periodic environment. *Adv Appl Probab* 12 :81-93
- Lepoutre A, Antona D, Fonteneau L, Baudon C, Halftermeyer-Zhou F, Le Strat Y, Levy-Bruhl D (2011) Enquête nationale de séroprévalence des maladies infectieuses 2009- 2010, 1ers résultats. *Med Mal Inf* 41(6) Suppl 1, 15-16. <http://www.infectiologie.com/site/medias/JNI/JNI11/CT/JNI2011-Sero-Inf-Lepoutre.pdf>
- Mingari Scarpello G, Ritelli D (2008) Closed form solution of a periodically forced logistic model. *Ann Univ Ferrara* 54 :85-94
- Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Muscat M, Halftermeyer-Zhou F, Maine C, Floret D, Lévy-Bruhl D (2010) Spotlight on measles 2010 : update on the ongoing measles outbreak in France, 2008-2010. *Euro Surveill* 15(36) :pii :19656.
- Parham PE, Michael E (2011) Outbreak properties of epidemic models : the roles of temporal forcing and stochasticity on pathogen invasion dynamics. *J Theor Biol* 271 :1-9
- Rebelo C, Margheri A, Bacaër N (2012) Persistence in seasonally forced epidemiological models. *J Math Biol* 64 :933-949
- Roseau M (1997) Équations différentielles. In : *Encyclopédie Universalis* (ed.) Dictionnaire des mathématiques : algèbre, analyse, géométrie. Albin Michel, Paris, pp 222-244
- Smith HL, Waltman P (1995) *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, Cambridge
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite-dimensional population structure and time heterogeneity. *SIAM J Appl Math* 70 :188-211

Wang W, Zhao XQ (2008) Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J Dyn Diff Equ* 20 :699-717

Zhao XQ (2003) *Dynamical Systems in Population Biology*. Springer, New York