



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Biomodélisation/Biological modelling

Sur l'extinction des populations avec plusieurs types dans un environnement aléatoire



On the extinction of populations with several types in a random environment

Nicolas Bacaër

Unité UMMISCO, Les Cordeliers, Institut de recherche pour le développement, 75006 Paris, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 16 novembre 2017

Accepté après révision le 26 janvier 2018

Disponible sur internet le 26 février 2018

Mots clés :

Dynamique des populations

Processus de branchement

Environnement aléatoire

Extinction

Keywords:

Population dynamics

Branching process

Random environment

Extinction

R É S U M É

On étudie le taux d'extinction d'une population modélisée par un processus de branchement à plusieurs types en temps continu dans un environnement aléatoire. Des calculs numériques dans un exemple particulier inspiré d'un modèle épidémique suggèrent une formule explicite pour ce taux d'extinction, mais seulement pour certaines valeurs des paramètres.

© 2018 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

This study focuses on the extinction rate of a population that follows a continuous-time multi-type branching process in a random environment. Numerical computations in a particular example inspired by an epidemic model suggest an explicit formula for this extinction rate, but only for certain parameter values.

© 2018 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

Supposons que l'environnement, noté k , oscille de manière aléatoire entre un nombre fini d'états $1, \dots, K$ selon une chaîne de Markov en temps continu. Pour $k \neq \ell$, la probabilité pour que l'environnement bascule de ℓ vers k est $Q_{k,\ell} dt$ pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt , avec $Q_{k,\ell} \geq 0$. Introduisons la matrice $\mathbf{Q} = (Q_{k,\ell})$ telle que $Q_{\ell,\ell} = -\sum_{k \neq \ell} Q_{k,\ell}$ pour tout ℓ ; c'est la matrice transposée du générateur infinitésimal de la chaîne [1].

Considérons, par ailleurs, une population d'individus qui peuvent être de I types différents et qui évoluent dans l'environnement aléatoire que l'on vient de décrire. Supposons qu'il y ait au moins un individu dans la population au temps initial $t = 0$. Un individu de type i dans l'environnement k a une probabilité $c_i^{(k)} dt$ de subir quelque événement pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt , avec $c_i^{(k)} > 0$. Si l'événement se produit, on trouve à la place de cet individu n_j individus de type j , pour $1 \leq j \leq I$, avec une probabilité $\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_I)$. Autrement dit, entre deux sauts de l'environnement, chaque individu a un temps de vie aléatoire qui suit une loi exponentielle de paramètre $c_i^{(k)}$; au bout de ce temps, la loi de reproduction

Adresse e-mail : nicolas.bacaer@ird.fr.

<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.01.009>

1631-0691/© 2018 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

est donnée par $(\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_l))$, indépendamment des autres individus. Il s'agit donc d'un processus de branchement en temps continu à plusieurs types [2].

Notons $p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_l)$ la probabilité que la population soit composée de n_i individus de type i pour $1 \leq i \leq l$ et que l'environnement soit k au temps t . Ordonnons les états (k, n_1, \dots, n_l) du système par groupes selon le nombre total d'individus $n = n_1 + \dots + n_l$, de manière à avoir un vecteur colonne infini $\mathbf{p}(t)$. On observe dans la section 2 que $\mathbf{p}(t)$ est solution d'un système linéaire d'équations différentielles $\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$, où \mathbf{Z} est une matrice infinie de la forme

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Z}_{0,0} & \mathbf{Z}_{0,1} & 0 & \dots & 0 & \dots \\ 0 & \mathbf{Z}_{1,1} & \mathbf{Z}_{1,2} & \ddots & \vdots & \\ 0 & \mathbf{Z}_{2,1} & \mathbf{Z}_{2,2} & \ddots & 0 & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \mathbf{Z}_{n-1,n} & \ddots \\ 0 & \mathbf{Z}_{n,1} & \mathbf{Z}_{n,2} & \dots & \mathbf{Z}_{n,n} & \ddots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots \end{pmatrix} \quad (1)$$

et les blocs $\mathbf{Z}_{m,n}$ sont eux-mêmes des matrices de tailles différentes. On voit sur la structure de cette matrice que, lorsqu'un individu subit un événement, le nombre total d'individus ne peut décroître que d'une unité, mais qu'il peut croître de plusieurs unités. De plus, la classe des états avec zéro individu est absorbante : elle correspond à l'extinction de la population. On se restreint dans la suite au cas sous-critique où la population s'éteint presque sûrement ; un résultat de [3] relatif aux modèles en temps discret permet de déterminer à quelle condition il y a extinction dans notre modèle en temps continu. L'objectif est alors d'essayer de déterminer le taux d'extinction de la population.

Les articles [4–6] ont calculé ce taux d'extinction dans un modèle analogue mais en temps discret, où les environnements successifs sont aléatoires, indépendants et identiquement distribués. Les deux premières références donnent une formule simple pour le taux d'extinction, mais avec des conditions assez restrictives sur les différents environnements (les matrices moyennes doivent avoir un vecteur propre commun). Vatutin et Wachtel [6] donnent une formule moins explicite, mais avec des hypothèses plus générales, en restant néanmoins dans le cas fortement sous-critique.

Le taux d'extinction dépend des propriétés spectrales de la sous-matrice infinie extraite de (1) avec $\mathbf{Z}_{1,1}$ dans son coin supérieur gauche. Notons

$$M_{ij}^{(k)} = c_j^{(k)} \left(\sum_{n_1, \dots, n_l \geq 0} n_i \pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_l) - \delta_{ij} \right), \quad (2)$$

où $\delta_{ij} = 1$ si $i = j$, $\delta_{ij} = 0$ sinon. Soit $\mathbf{M}^{(k)}$ la matrice $(M_{ij}^{(k)})$. Notons $\text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)})$ la matrice diagonale par blocs avec $\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}$ sur la diagonale. Notons ω_1 la borne spectrale, c'est-à-dire la valeur propre de plus grande partie réelle, de la matrice

$$\mathbf{W}^{[1]} = \mathbf{Q} \otimes \mathbf{I} + \text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}),$$

où \mathbf{I} est la matrice identité d'ordre l et $\mathbf{Q} \otimes \mathbf{I}$ est le produit tensoriel des deux matrices. Les calculs de la

section 2 suggèrent que ω_1 serait le taux d'extinction de la population pour certaines valeurs des paramètres. Cela reste néanmoins une conjecture.

Dans la section 3, on considère tout d'abord le cas particulier des processus de naissance et de mort à plusieurs types, puis on se restreint aux populations avec seulement deux types d'individus. On présente un exemple où l'on compare la valeur numérique de ω_1 avec la limite α_1 quand $n \rightarrow \infty$ de la borne spectrale de la sous-matrice finie de (1) avec $\mathbf{Z}_{1,1}$ dans son coin supérieur gauche et $\mathbf{Z}_{n,n}$ dans son coin inférieur droit. Les résultats numériques suggèrent l'égalité de ces deux nombres pour certaines valeurs des paramètres, mais pas pour toutes, comme d'ailleurs dans le cas où il n'y a qu'un seul type d'individu [7]. On conjecture par ailleurs que la limite α_1 est bien le taux d'extinction de la population, défini, par exemple, comme étant la limite

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{t} \log p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_l).$$

D'après [8] (section 4.5), cette limite (appelée paramètre de Kingman) ne dépend ni de k , ni de (n_1, \dots, n_l) pourvu que $n_1 + \dots + n_l \geq 1$, ni des conditions initiales (environnement et nombre d'individus des différents types).

2. Cas général

2.1. Le système d'équations différentielles

Notons $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_l)$ et $\mathbf{0} = (0, \dots, 0)$ le vecteur dont les l composantes sont égales à 0. Convenons que $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$ signifie que $n_i \geq 0$ pour tout i . Notons $\mathbf{u}_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$ le vecteur avec le 1 en j^{e} position. Les hypothèses du modèle impliquent que

$$\begin{aligned} \frac{d\mathbf{p}^{(k)}}{dt}(t, \mathbf{n}) &= - \sum_{j=1}^l n_j c_j^{(k)} p^{(k)}(t, \mathbf{n}) + \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} p^{(\ell)}(t, \mathbf{n}) \\ &+ \sum_{j=1}^l \sum_{\mathbf{r}+\mathbf{s}=\mathbf{n}} (r_j + 1) c_j^{(k)} p^{(k)}(t, \mathbf{r} + \mathbf{u}_j) \pi_j^{(k)}(\mathbf{s}), \end{aligned} \quad (3)$$

où $\mathbf{r} = (r_1, \dots, r_l) \geq \mathbf{0}$ et $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_l) \geq \mathbf{0}$ sont des vecteurs de nombres entiers positifs ou nuls. En effet, s'il y a \mathbf{n} individus dans l'environnement k au temps t , alors il y a pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt une probabilité $n_j c_j^{(k)} dt$ qu'un événement survienne pour l'un des n_j individus de type j , et aussi une probabilité $-Q_{k,k} dt$ que l'environnement bascule dans un autre état. Si, en revanche, il y a \mathbf{n} individus dans un environnement $\ell \neq k$, il y a une probabilité $Q_{k,\ell} dt$ que l'environnement bascule vers l'état k . Enfin, s'il y a $\mathbf{r} + \mathbf{u}_j$ individus dans l'environnement k , un événement survient chez l'un des $(r_j + 1)$ individus de type j avec une probabilité $(r_j + 1) c_j^{(k)} dt$, et l'on retrouve à sa place \mathbf{s} individus des différents types avec une probabilité $\pi_j^{(k)}(\mathbf{s})$; si $\mathbf{r} + \mathbf{s} = \mathbf{n}$, on se retrouve avec n_i

individus de type i pour tout i . Le système (3) a bien la structure (1).

2.2. Le système d'équations aux dérivées partielles

Notons $\mathbf{1} = (1, \dots, 1)$ et $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_i)$. Introduisons les fonctions génératrices

$$f^{(k)}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{n} \geq 0} p^{(k)}(t, \mathbf{n}) x_1^{n_1} \dots x_i^{n_i},$$

où les x_i sont des nombres complexes et les indices n_i des entiers. Puisque $\sum_k \sum_{\mathbf{n}_i \geq 0} p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_i) = 1$, le domaine de convergence de ces séries inclut l'ensemble $\{(x_1, \dots, x_i) ; |x_i| < 1 \text{ pour tout } i\}$ [9] (chapitre IV). Notons

$$g_j^{(k)}(\mathbf{x}) = \sum_{n \geq 0} \pi_j^{(k)}(n) x_1^{n_1} \dots x_i^{n_i}.$$

On a $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$. Alors

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{r} \geq 0} (r_j + 1) p^{(k)}(t, \mathbf{r} + \mathbf{u}_j) x_1^{r_1} \dots x_i^{r_i}.$$

et

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial t}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{n} \geq 0} \frac{dp^{(k)}}{dt}(t, \mathbf{n}) x_1^{n_1} \dots x_i^{n_i}.$$

Avec le système (3), on obtient

$$\begin{aligned} \frac{\partial f^{(k)}}{\partial t} &= \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} f^{(\ell)} \\ &+ \sum_{j=1}^I c_j^{(k)} (g_j^{(k)}(x_1, \dots, x_i) - x_j) \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}. \end{aligned} \tag{4}$$

C'est une généralisation du système (3) dans [7], qui correspond à $I = 1$.

2.3. Le vecteur des espérances

Introduisons les espérances

$$E_i^{(k)}(t) = \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_i}(t, \mathbf{1}) = \sum_{\mathbf{n} \geq 0} n_i p^{(k)}(t, \mathbf{n}).$$

Comme $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$, on déduit de l'équation (4), en prenant sa dérivée partielle par rapport à x_i puis en prenant $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, que

$$\frac{dE_i^{(k)}}{dt} = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} E_i^{(\ell)} + \sum_{j=1}^I M_{ij}^{(k)} E_j^{(k)},$$

où

$$M_{ij}^{(k)} = c_j^{(k)} \left(\frac{\partial g_j^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) - \delta_{ij} \right) \tag{5}$$

comme dans l'introduction, et on suppose que $M_{ij}^{(k)} < +\infty$ pour toutes les valeurs des indices. C'est la généralisation de l'équation (4) de [7], qui correspondait à $I = 1$. Soit \mathbf{E} le vecteur colonne

$$(E_1^{(1)}, \dots, E_i^{(1)}, \dots, E_1^{(K)}, \dots, E_i^{(K)}).$$

Alors $\frac{d\mathbf{E}}{dt} = W^{[1]}\mathbf{E}$, avec

$$W^{[1]} = \begin{pmatrix} Q_{1,1}\mathbf{I} + \mathbf{M}^{(1)} & Q_{1,2}\mathbf{I} & \dots & Q_{1,K}\mathbf{I} \\ Q_{2,1}\mathbf{I} & Q_{2,2}\mathbf{I} + \mathbf{M}^{(2)} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & Q_{K-1,K}\mathbf{I} \\ Q_{K,1}\mathbf{I} & \dots & Q_{K,K-1}\mathbf{I} & Q_{K,K}\mathbf{I} + \mathbf{M}^{(K)} \end{pmatrix}$$

comme dans l'introduction. Rappelons que ω_1 est la borne spectrale de cette matrice, c'est-à-dire la valeur propre de plus grande partie réelle. Comme $Q_{k,\ell} \geq 0$ pour $k \neq \ell$ et $M_{ij}^{(k)} \geq 0$ pour $i \neq j$, on remarque, en effet, que $W^{[1]}$ est une matrice dont les coefficients en dehors de la diagonale sont tous ≥ 0 . D'après un corollaire du théorème de Perron et Frobenius, $W^{[1]}$ a bien une valeur propre réelle dominante, c'est-à-dire supérieure à la partie réelle de toutes les autres valeurs propres.

Supposons, pour simplifier, que la matrice \mathbf{Q} soit irréductible : pour tout $k \neq \ell$, il existe une suite (k_0, \dots, k_N) telle que $k_0 = k$, $k_N = \ell$, et $Q_{k_n, k_{n+1}} > 0$ pour tout n . Supposons de plus que les matrices $\mathbf{M}^{(k)}$ soient toutes irréductibles. Alors, la matrice $W^{[1]}$ est elle aussi irréductible. Puisque $\mathbf{E}(0) \neq 0$, on a

$$\frac{1}{t} \log \|\mathbf{E}(t)\| \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} \omega_1$$

et ω_1 est le taux de croissance ou de décroissance du vecteur des espérances $\mathbf{E}(t)$.

2.4. Le cas sous-critique

Considérons une suite fixée d'environnements engendrés par la chaîne de Markov en temps continu de matrice \mathbf{Q} : l'environnement est d'abord k_0 pour $t_0 < t < t_1$ avec $t_0 = 0$, puis k_1 pour $t_1 < t < t_2$, etc. Entre deux sauts de l'environnement, la population évolue selon un processus de branchement en temps continu à plusieurs types dans un environnement constant. À notre processus en temps continu, on peut donc associer un processus en temps discret qui ne considère que l'état de la population aux instants t_n où l'environnement bascule. Les deux processus sont simultanément surcritiques, critiques ou sous-critiques.

Le vecteur des espérances $\mathbf{e}(t) = (e_1(t), \dots, e_l(t))$ des populations de chaque type, sachant que l'environnement est k_n pour $t_n < t < t_{n+1}$, est solution de $\frac{d\mathbf{e}}{dt} = \mathbf{M}^{(k_n)} \mathbf{e}(t)$

pendant cet intervalle de temps. Notons $\tau_n = t_{n+1} - t_n$. Alors, $\mathbf{e}(t_{n+1}) = \exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \mathbf{e}(t_n)$. D'après [3] (section~4), la suite

$$\frac{1}{n} \log \|\exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \dots \exp(\tau_0 \mathbf{M}^{(k_0)})\| \tag{6}$$

converge presque sûrement vers une limite indépendante de la suite particulière d'environnements ; de plus, la population dans le processus en temps discret s'éteint presque sûrement dans le cas sous-critique où $\lambda_1 < 0$ et ne s'éteint pas avec une probabilité > 0 lorsque $\lambda_1 > 0$. Ainsi, le processus en temps continu dans notre modèle de départ est aussi sous-critique quand $\lambda_1 < 0$. Si T est la limite de t_n/n quand $n \rightarrow +\infty$, on remarque que λ_1/T est l'exposant de Lyapounoff du système différentiel pour $\mathbf{e}(t)$.

Notons enfin que la borne spectrale ω_1 de la section précédente peut être positive alors que λ_1 est négatif ; c'est déjà possible lorsqu'il n'y a qu'un seul type d'individus [10].

2.5. Les valeurs propres dans le cas régulier

Cherchons des solutions du système (4) de la forme $f^{(k)}(t, \mathbf{x}) = e^{\omega t} F^{(k)}(\mathbf{x})$ avec des fonctions $F^{(k)}(\mathbf{x})$ qui ne sont pas toutes identiquement nulles. Ainsi,

$$\omega F^{(k)}(\mathbf{x}) = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} F^{(\ell)}(\mathbf{x}) + \sum_{j=1}^I c_j^{(k)} (g_j^{(k)}(\mathbf{x}) - x_j) \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_j}(\mathbf{x}). \tag{7}$$

En prenant $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, on voit que

$$\omega F^{(k)}(\mathbf{1}) = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} F^{(\ell)}(\mathbf{1}).$$

Ou bien $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0$ pour tout k , ou bien ω est une valeur propre de la matrice \mathbf{Q} .

Si les fonctions $F^{(k)}(\mathbf{x})$ sont analytiques dans un voisinage de $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ (c'est le cas régulier), alors on voit, comme dans la section 2.3, en dérivant l'équation (7) par rapport à x_i et en prenant $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, que

$$\omega \phi_i^{(k)} = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} \phi_i^{(\ell)} + \sum_{j=1}^I M_{ij}^{(k)} \phi_j^{(k)},$$

où $\phi_i^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1})$. Donc ou bien $\frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) = 0$ pour tout i et tout k , ou bien ω est une valeur propre de $W^{[1]}$.

Pour tout entier $n \geq 1$, pour toute suite d'indices $(i_1, \dots, i_n) \in \{1, \dots, I\}^n$, notons

$$\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = \frac{\partial^n F^{(k)}}{\partial x_{i_1} \partial x_{i_2} \dots \partial x_{i_n}}(\mathbf{1}).$$

Soit $n \geq 2$. Supposons que $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_m}^{(k)} = 0$ pour tous les indices $1 \leq k \leq K$, $1 \leq m < n$ et $(i_1, \dots, i_m) \in \{1, \dots, I\}^m$. Dérivons l'équation (7) par rapport à x_{i_1}, \dots, x_{i_n} et prenons $\mathbf{x} = \mathbf{1}$. À cause de l'hypothèse sur les dérivées

partielles d'ordre $< n$ et puisque $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$, il ne reste que les termes suivants :

$$\omega \phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = \sum_{j=1}^I [M_{ij}^{(k)} \phi_{j, i_2, \dots, i_n}^{(k)} + \dots + M_{i_n j}^{(k)} \phi_{i_1, i_2, \dots, j}^{(k)}] + \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} \phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(\ell)} \tag{8}$$

pour tout $(i_1, \dots, i_n) \in \{1, \dots, I\}^n$ et $1 \leq k \leq K$. Donc, ou bien $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = 0$ pour tous les indices i_1, \dots, i_n et k , ou bien ω est une valeur propre de la matrice carrée $W^{[n]}$ d'ordre $K \times I^n$ définie par les équations linéaires (8).

En résumé, on conclut que si les fonctions propres $F^{(k)}(\mathbf{x})$ associées à la valeur propre ω sont analytiques dans un voisinage de $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, alors, ou bien ω est une valeur propre de la matrice \mathbf{Q} , ou bien ω est une valeur propre d'une matrice $W^{[n]}$ pour un certain $n \geq 1$. En effet, si tel n'était pas le cas, on aurait $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0$ et $\phi_i^{(k)} = 0$ pour tous les indices. D'après ce qui précède, on en déduirait par récurrence que $\phi_{i_1, \dots, i_n}^{(k)} = 0$ pour tous les indices avec $n \geq 2$. D'après le principe du prolongement analytique [9] (chapitre~IV), l'application $F(\mathbf{x})$ serait identiquement nulle, ce qui n'est pas possible.

Remarque. Pour $I = 1$, on note plus simplement

$$\psi_n^{(k)} = \frac{\partial^n F^{(k)}}{\partial x_1^n}(\mathbf{1}), \quad M^{(k)} = c_1^{(k)} \left(\frac{\partial g_1^{(k)}}{\partial x_1}(\mathbf{1}) - 1 \right).$$

L'équation (8) s'écrit alors

$$\omega \psi_n^{(k)} = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} \psi_n^{(\ell)} + n M^{(k)} \psi_n^{(k)}.$$

On en déduit que ω est une valeur propre de la matrice \mathbf{Q} ou d'une matrice $\mathbf{Q} + n \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})$ avec $n \geq 1$. La section 4.2 de [11] avait déjà remarqué ce cas particulier pour les processus linéaires de naissances et de mort à un seul type.

2.6. La matrice tronquée

Notons \mathbf{Y}_n la sous-matrice finie de la matrice (1) avec $\mathbf{Z}_{1,1}$ dans son coin supérieur gauche et $\mathbf{Z}_{n,n}$ dans son coin inférieur droit. Sa borne spectrale μ_n est telle que $\mu_n \leq \mu_{n+1} \leq 0$. En effet, comme dans la proposition 2 de [11], notons $\mathbf{1}$ le vecteur ligne $(1, \dots, 1)$ de taille convenable. Alors $\mathbf{1Y}_n \leq \mathbf{0} = \mathbf{0} \cdot \mathbf{1}$. Donc $\mu_n \leq 0$ (voir par exemple [12] [théorème 30.1]). Soit $\mathbf{v}_n \neq \mathbf{0}$ un vecteur colonne tel que $\mathbf{Y}_n \mathbf{v}_n = \mu_n \mathbf{v}_n$ et $\mathbf{v}_n \geq \mathbf{0}$. Soit \mathbf{w}_n le vecteur colonne $(\mathbf{v}_n, \mathbf{0})$. Alors $\mathbf{Y}_{n+1} \mathbf{w}_n \geq \mu_n \mathbf{w}_n$ puisque les matrices $\mathbf{Z}_{n+1,1}, \dots, \mathbf{Z}_{n+1,n}$ sont toutes à coefficients ≥ 0 . On en déduit que $\mu_{n+1} \geq \mu_n$ d'après [12] (théorème 30.3). De ceci, il résulte aussi que la limite α_1 de μ_n quand $n \rightarrow \infty$ existe bien.

3. Cas particuliers

3.1. Les processus de naissance et de mort

Pour chaque environnement k , on se donne comme dans [13] trois matrices de même taille : une matrice de naissance $\mathbf{A}^{(k)} = (A_{ij}^{(k)})$ à coefficients ≥ 0 , une matrice de transfert $\mathbf{T}^{(k)} = (T_{ij}^{(k)})$ telle que $\sum_i T_{ij}^{(k)} = 0$ pour tout j et $T_{ij}^{(k)} \leq 0$ pour tout $i \neq j$, et une matrice diagonale de sortie $\mathbf{S}^{(k)} = (S_{ij}^{(k)})$ avec $S_{jj}^{(k)} \geq 0$ pour tout j . Autrement dit, chaque individu de type j qui se trouve dans l'environnement k , pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt , une probabilité $A_{ij}^{(k)} dt$ de donner naissance à un nouvel individu de type i , une probabilité $-T_{ij}^{(k)} dt$ de se transformer en un individu de type i pour $i \neq j$, et une probabilité $S_{jj}^{(k)} dt$ de mourir ou de sortir de la population. Ainsi,

$$c_j^{(k)} = \sum_i A_{ij}^{(k)} + T_{jj}^{(k)} + S_{jj}^{(k)}$$

et

$$g_j^{(k)}(x_1, \dots, x_I) = \left[\sum_i A_{ij}^{(k)} x_i x_j + S_{jj}^{(k)} - \sum_{i \neq j} T_{ij}^{(k)} x_i \right] / c_j^{(k)}.$$

Posons $B_{ij}^{(k)} = T_{ij}^{(k)} + S_{ij}^{(k)}$. Alors, l'équation (4) s'écrit

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial t} = \sum_{\ell=1}^K Q_{k,\ell} f^{(\ell)} + \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^I [x_i - 1] [A_{ij}^{(k)} x_j - B_{ij}^{(k)}] \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}, \quad (9)$$

qui est la généralisation de l'équation présentée dans la section 2 de [14] au cas d'un environnement aléatoire, ou encore la généralisation de l'équation (5) de [11] au cas de plusieurs types. En distinguant le cas où $i=j$ de celui où $i \neq j$, on montre facilement que $M_{ij}^{(k)}$, défini par l'équation (5), est donné par $M_{ij}^{(k)} = A_{ij}^{(k)} - B_{ij}^{(k)}$. La population est sous-critique lorsque la limite λ_1 de (6) est < 0 .

3.2. Deux types d'individus

Prenons le cas d'un processus de naissance et de mort où il n'y a que $I=2$ types, ce qui permet d'ordonner facilement les différents états de la population. Introduisons les matrices diagonales

$$\mathbf{C}_j = \text{diag} (c_j^{(1)}, \dots, c_j^{(K)}), \quad \mathbf{A}_{ij} = \text{diag} (A_{ij}^{(1)}, \dots, A_{ij}^{(K)}),$$

$$\mathbf{T}_{ij} = \text{diag} (T_{ij}^{(1)}, \dots, T_{ij}^{(K)}), \quad \mathbf{S}_{jj} = \text{diag} (S_{jj}^{(1)}, \dots, S_{jj}^{(K)}).$$

Ordonnons les fonctions $p^{(k)}(t, n_1, n_2)$ selon le nombre total $n_1 + n_2$ d'individus, et ce nombre fixé, par le nombre

d'individus de type 1 puis par l'environnement. Avec cet ordre, on considère le vecteur colonne infini

$$\mathbf{p}(t) = (p^{(1)}(t, 0, 0), \dots, p^{(K)}(t, 0, 0), p^{(1)}(t, 1, 0), \dots, p^{(K)}(t, 1, 0), p^{(1)}(t, 0, 1), \dots, p^{(K)}(t, 0, 1), p^{(1)}(t, 2, 0), \dots, p^{(K)}(t, 2, 0), p^{(1)}(t, 1, 1), \dots, p^{(K)}(t, 1, 1), p^{(1)}(t, 0, 2), \dots, p^{(K)}(t, 0, 2), \dots).$$

Alors le système (3) s'écrit aussi $d\mathbf{p}/dt = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$, où $-\mathbf{Z}$ est la matrice infinie tridiagonale par blocs

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Z}_{0,0} & \mathbf{Z}_{0,1} & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} & \dots \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{1,1} & \mathbf{Z}_{1,2} & \ddots & \vdots & \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{2,1} & \mathbf{Z}_{2,2} & \ddots & \mathbf{0} & \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \mathbf{Z}_{n-1,n} & \ddots \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{n,n-1} & \mathbf{Z}_{n,n} & \ddots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots \end{pmatrix}$$

et les zéros sont des matrices nulles de la taille qui convient ;

$-\mathbf{Z}_{n,n}$ est la matrice carrée d'ordre $(n+1)K$ tridiagonale par blocs qui décrit les transitions lorsque le nombre total d'individus est n et lorsque celui-ci ne change pas (saut de l'environnement ou individu transféré dans l'autre des deux types)

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Q} - n\mathbf{C}_1 & -\mathbf{T}_{1,2} & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} \\ -n\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - (n-1)\mathbf{C}_1 - \mathbf{C}_2 & -2\mathbf{T}_{1,2} & \dots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & -(n-1)\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - (n-2)\mathbf{C}_1 - 2\mathbf{C}_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & -n\mathbf{T}_{1,2} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \dots & -\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - n\mathbf{C}_2 \end{pmatrix}$$

et $\mathbf{Z}_{0,0} = \mathbf{Q}$;

$-\mathbf{Z}_{n-1,n}$ est la matrice rectangulaire à nK lignes et $(n+1)K$ colonnes qui n'a que deux bandes de blocs non nuls et qui décrit les transitions où le nombre total d'individus passe de n à $n-1$ (morts ou sorties)

$$\begin{pmatrix} n\mathbf{S}_{1,1} & \mathbf{S}_{2,2} & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & (n-1)\mathbf{S}_{1,1} & 2\mathbf{S}_{2,2} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} & \mathbf{S}_{1,1} & n\mathbf{S}_{2,2} \end{pmatrix} ;$$

$-\mathbf{Z}_{n+1,n}$ est la matrice rectangulaire à $(n+2)K$ lignes et $(n+1)K$ colonnes, également avec deux bandes de blocs non nuls, qui décrit les transitions où le nombre total d'individus passe de n à $n+1$ (naissances)

$$\begin{pmatrix} n\mathbf{A}_{1,1} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} \\ n\mathbf{A}_{2,1} & (n-1)\mathbf{A}_{1,1} + \mathbf{A}_{1,2} & \mathbf{0} & & \vdots \\ \mathbf{0} & (n-1)\mathbf{A}_{2,1} + \mathbf{A}_{2,2} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \mathbf{A}_{1,1} + (n-1)\mathbf{A}_{1,2} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \dots & \dots & \mathbf{A}_{2,1} + (n-1)\mathbf{A}_{2,2} & n\mathbf{A}_{1,2} \\ & & & \mathbf{0} & n\mathbf{A}_{2,2} \end{pmatrix}$$

3.3. Exemple

Comme exemple de processus avec deux types d'individus, considérons le cas du modèle épidémique linéaire de [14], où les individus de type 1 sont les personnes infectées, mais pas encore infectieuses (c'est-à-dire dans la phase latente), et les individus de type 2, autrement dit ceux qui sont infectieux. Le cas linéaire sous-critique correspond par exemple à la situation où la maladie est importée dans un environnement aléatoire défavorable à sa propagation. Alors

$$\mathbf{T}^{(k)} = \begin{pmatrix} \tau & 0 \\ -\tau & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A}^{(k)} = \begin{pmatrix} 0 & \beta^{(k)} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{S}^{(k)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

Le paramètre τ est le taux auquel les personnes dans la phase latente deviennent infectieuses, indépendamment de l'environnement. Le paramètre $\beta^{(k)}$ est le taux selon lequel les personnes infectieuses infectent de nouvelles personnes au début d'une épidémie ; il dépend de l'environnement à cause de l'influence du climat sur la probabilité de transmission. Le paramètre γ est le taux de guérison des personnes infectieuses. Ainsi,

$$\mathbf{M}^{(k)} = \begin{pmatrix} -\tau & \beta^{(k)} \\ \tau & -\gamma \end{pmatrix}.$$

Supposons de plus qu'il n'y ait que $K=2$ environnements différents et posons :

$$\mathbf{Q} = \begin{pmatrix} -q_1 & q_2 \\ q_1 & -q_2 \end{pmatrix}.$$

Le système (9) s'écrit

$$\frac{\partial f^{(1)}}{\partial t} = q_2 f^{(2)} - q_1 f^{(1)} + \tau(x_2 - x_1) \frac{\partial f^{(1)}}{\partial x_1} + [\beta^{(1)}(x_1 - 1)x_2 - \gamma(x_2 - 1)] \frac{\partial f^{(1)}}{\partial x_2}$$

et

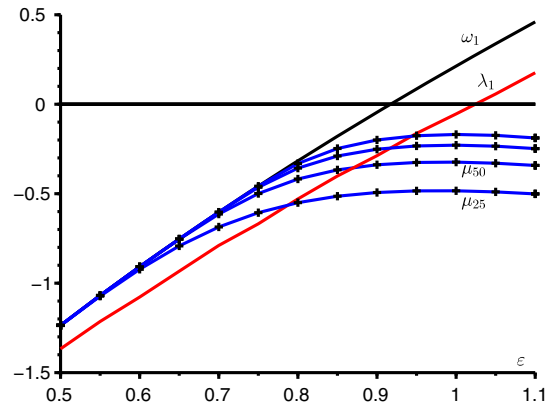


Fig. 1. Le paramètre critique λ_1 (en rouge), la borne spectrale ω_1 (en noir) et la borne spectrale μ_n (en bleu avec des croix pour $n \in \{25, 50, 100, 200\}$ de bas en haut) en fonction de ε . Notons que α_1 , qui doit être le taux d'extinction, est la limite de μ_n quand $n \rightarrow \infty$.

$$\frac{\partial f^{(2)}}{\partial t} = q_1 f^{(1)} - q_2 f^{(2)} + \tau(x_2 - x_1) \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_1} + [\beta^{(2)}(x_1 - 1)x_2 - \gamma(x_2 - 1)] \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_2}.$$

On a choisi les valeurs numériques suivantes, utilisées dans [14] pour la rougeole : $1/\tau=8$ jours, $1/\gamma=5$ jours. Quant à $\beta^{(k)}$, supposons que $\beta^{(1)}=4\varepsilon$ par mois (avec un mois de 30 jours) et que $\beta^{(2)}=8\varepsilon$ par mois ; dans [14], le coefficient β variait de manière périodique entre 4 et 8 par mois pour avoir un bon ajustement avec la courbe épidémique. Le paramètre ε est destiné à varier. Supposons enfin que $q_1 = q_2 = 1$, de sorte que l'environnement passe en moyenne la moitié du temps dans chacun des deux états.

Avec une méthode itérative qui tire avantage de la structure tridiagonale par blocs [15], on estime la borne spectrale μ_n de la sous-matrice finie \mathbf{Y}_n de \mathbf{Z} lorsque n vaut successivement 25, 50, 100 et 200. Cette sous-matrice carrée est d'ordre $2K + 3K + \dots + (n + 1)K = n(n + 3)K/2$. On estime, par ailleurs, le paramètre critique λ_1 lié à l'exposant de Lyapunov en utilisant par exemple 5000 sauts de l'environnement. Les résultats sont exposés sur la Fig. 1. Notons que si l'environnement était constant, le processus serait sous-critique pour $\beta < \gamma$.

La figure suggère qu'on a $\alpha_1 = \omega_1$ lorsque ε est petit, en particulier tant que $\beta^{(1)} < \gamma$ et $\beta^{(2)} < \gamma$, ce qui équivaut à $\frac{8\varepsilon}{30} < \frac{1}{5}$ ou $\varepsilon < 0,75$. Mais $\alpha_1 < \omega_1$ dans une zone où λ_1 reste < 0 . Malheureusement, on n'est pas parvenu à déterminer α_1 plus explicitement. On s'attend à ce que $\alpha_1 = 0$ lorsque $\lambda_1 = 0$. Rappelons que, lorsqu'il n'y a qu'un seul type d'individus ($I = 1$), les matrices $\mathbf{M}^{(k)}$ sont en fait des nombres scalaires $M^{(k)}$, et Bacaër [7] tendait à montrer dans ce cas que

$$\alpha_1 = \min_{0 \leq \theta \leq 1} s(\mathbf{Q} + \theta \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})),$$

où $s(\cdot)$ désigne la borne spectrale. L'analogie de cette formule lorsqu'il y a plusieurs types d'individus reste à déterminer. Dyakonova [4,5] et Vatutin et Wachtel [6] n'y

étaient pas non plus parvenus dans le cadre des modèles en temps discret. Sans doute une meilleure compréhension du comportement des fonctions $F^{(k)}(\mathbf{x})$ près du point singulier $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ dans le système (7) permettrait de progresser.

Références

- [1] B. Sericola, Chaînes de Markov – théorie, algorithmes et applications, Lavoisier, Paris, 2013.
- [2] S. Méléard, Modèles aléatoires en écologie et évolution, Springer/SMAL, Berlin, 2016.
- [3] K.B. Athreya, S. Karlin, On branching processes with random environments: I. Extinction probabilities, *Ann. Math. Stat.* 42 (1971) 1499–1520.
- [4] E.E. Dyakonova, On subcritical multi-type branching process in random environment, *Discr. Math. Theor. Comput. Sci. Proc. AI* (2008) 397–404.
- [5] E.E. Dyakonova, Multitype subcritical branching processes in a random environment, *Proc. Steklov Inst. Math.* 282 (2013) 80–89.
- [6] V. Vatutin, V. Wachtel, Subcritical multitype branching process in random environment, 2017 (arXiv : 1711.07453).
- [7] N. Bacaër, Sur la vitesse d'extinction d'une population dans un environnement aléatoire, *C.R. Biologies* 340 (2017) 259–263.
- [8] P. Collet, S. Martinez, J. San Martin, *Quasi-stationary Distributions*, Springer, Berlin, 2013.
- [9] H. Cartan, *Théorie élémentaire des fonctions analytiques d'une ou plusieurs variables complexes*, Hermann, Paris, 1961.
- [10] N. Bacaër, A. Ed-Darraz, Sur les processus linéaires de naissance et de mort dans un environnement aléatoire, 2014 <https://www.hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266287>.
- [11] N. Bacaër, Sur les processus linéaires de naissance et de mort sous-critiques dans un environnement aléatoire, *J. Math. Biol.* 75 (2017) 85–108.
- [12] L. Nkague Nkamba, Robustesse des seuils en épidémiologie et stabilité asymptotique d'un modèle à infectivité et susceptibilité différentielle, 2012 (thèse de l'université de Lorraine).
- [13] N. Bacaër, Sur la probabilité d'extinction dans des modèles mathématiques d'épidémies, *C.R. Biologies* 340 (2017) 453–455.
- [14] N. Bacaër, E.H. Ait Dads, Sur la probabilité d'extinction dans un environnement périodique, 2014 <https://www.hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266292>.
- [15] P.G. Ciarlet, *Introduction à l'analyse numérique matricielle et à l'optimisation*, Dunod, Paris, 2006.