

PIERRE-ANDRÉ NOËL

**Dynamique de modèles épidémiologiques**  
**Applications au cas du virus du Nil occidental**

Mémoire présenté  
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval  
dans le cadre du programme de maîtrise Maîtrise en physique  
pour l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE  
UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

2007

# Résumé

Des modèles épidémiologiques capables de représenter des situations naturelles peuvent en principe permettre de caractériser et quantifier les risques d'épidémies ainsi que d'optimiser les moyens de les contrôler. On présente d'abord quelques modèles épidémiologiques d'usage courant et évalue leur capacité à représenter correctement une situation biologique. L'emphase est placée sur l'importance des délais ainsi que sur l'impact des conditions environnantes. On montre que des modèles basés sur l'équation de diffusion répondent particulièrement bien à ces critères et mènent à une formulation générale, directe et élégante. Sous certaines hypothèses, ces systèmes peuvent être partiellement solutionnés analytiquement, réduisant substantiellement les traitements numériques et permettant une meilleure compréhension de structures sous-jacentes. On compare ensuite certains de ces modèles dans le contexte particulier du virus du Nil Occidental et élabore une approche spécifique et réaliste afin de fournir des outils supplémentaires au processus décisionnel de prévention de cette maladie.

# Abstract

Epidemiological models capable of representing naturally occurring situations may in principle permit the characterization of the risks of epidemics as well as the optimization of means for controlling them. First, we present some typical epidemiological models currently in use and evaluate their ability to correctly describe a biological situation. Emphasis is placed on the possibility of the treatment of delays and on the inclusion of the effects of environmental conditions. We show that models based on a diffusion-type equation are particularly well suited to satisfy these conditions and lead to a general, direct and elegant formulation. Under not too restrictive hypotheses, the corresponding models can in part be treated analytically, reducing substantially the computational efforts, and allowing for a better understanding of the associated underlying structures. We then compare some of the models for the application to the West Nile virus and develop a specific and realistic approach to provide additional tools for the decision process in matters of prevention and propagation of the disease.

# Avant-propos

Ce mémoire aurait pu traiter de contrôle du chaos et de cristaux liquides, mais il parle plutôt d'épidémiologie et de moustiques. Chose certaine, il n'aurait pu être écrit sans l'apport de plusieurs personnes autres que le nom figurant sur sa page couverture.

Je tiens d'abord à remercier mon directeur Louis J. Dubé pour ses conseils, sa patience, sa compréhension et son soutien. Il a su me laisser suffisamment de liberté pour me permettre de développer de nouvelles aptitudes en recherche tout en sachant me ramener sur terre lorsque le bruit était trop fort. C'est également lui que vous devez remercier si vous appréciez que ce document fasse moins de mille pages.

C'est face à l'esprit critique de mon co-directeur Bernard Doyon que je me suis moi-même convaincu à bien des reprises de la pertinence de ses objections. Je le remercie grandement pour ses commentaires sur des versions préliminaires de ce document ainsi que sur la multitude de rapports qui les ont précédés.

Je ne peux passer sous silence l'apport de Christian Back et Jacques Boisvert à qui je dois une meilleure compréhension de la situation du virus du Nil Occidental ainsi que des informations importantes sur les valeurs des paramètres de ce système. Je remercie également Mondher Bouden, Pierre Gosselin, Bernard Moulin et le reste du groupe VNO-MAGS pour leur support, leur confiance et pour le sujet même de ce document.

Je souhaite souligner le support de mes collaborateurs Antoine Allard, Josette Lépine, Guillaume Painchaud-April, Julien Poirier et Pierre-Yves St-Louis. Ils m'ont accompagné religieusement lorsque venait l'heure du café tout en sachant tolérer mes excentricités.

Je suis aussi grandement redevable du soutien et de la compréhension de mes proches, de mon frère Mathieu Noël, de Babak Pourbohloul ainsi que de tout ceux qui ont été affectés par les effets d'une rédaction plus longue que prévue. Il peuvent maintenant recommencer à vivre un peu plus normalement.

*À la caféine.*

*Knowledge is no more expensive than  
ignorance, and at least as satisfying.*  
- Barrin (M:TG)

# Table des matières

|   |          |
|---|----------|
| Résumé  | ii       |
| Abstract  | iii      |
| Avant-propos  | iv       |
| Table des matières  | vi       |
| Liste des tableaux  | ix       |
| Table des figures   | x        |
| Glossaire   | xi       |
| Prologue  | 1        |
| <b>1 Modèles compartimentaux</b>  | <b>4</b> |
| 1.1 Les grands classiques . . . . .   | 4        |
| 1.1.1 Modèles SI . . . . .  | 4        |
| 1.1.2 Modèles SIS . . . . .   | 5        |
| 1.1.3 Modèles SIR et SIRS . . . . .   | 6        |
| 1.1.4 Modèles SEI, SEIS, SEIR et SEIRS . . . . .                            | 6        |
| 1.1.5 Modèles considérant la natalité et la mortalité . . . . .             | 7        |
| 1.1.6 Modèles logistiques . . . . .   | 8        |
| 1.1.7 Modèles à plusieurs stades de développement . . . . .                 | 8        |
| 1.1.8 Modèles impliquant plus d'une espèce . . . . .                        | 9        |
| 1.2 Recherche d'équilibre et nombre de reproduction de base $R_0$ . . . . . | 10       |
| 1.2.1 Dynamique d'un modèle SIS : approche reproductive . . . . .           | 10       |
| 1.2.2 Dynamique d'un modèle SIS : approche temporelle . . . . .             | 12       |
| 1.3 Limitations des modèles compartimentaux . . . . .                       | 13       |
| 1.3.1 Populations discrète . . . . .  | 14       |
| 1.3.2 Inexistence de sous groupe d'individus identiques . . . . .           | 14       |
| 1.3.3 Discernabilité et organisation des individus . . . . .                | 15       |
| 1.3.4 Évolution temporelle des individus . . . . .                          | 15       |

|          |  |           |
|----------|--|-----------|
| <b>2</b> | <b>Sur les délais I</b>                                      | <b>18</b> |
| 2.1      | Équations différentielles à délais . . . . .                 | 18        |
| 2.1.1    | Un modèle simple à délais . . . . .                          | 18        |
| 2.1.2    | Ajout d'un délai . . . . .                                   | 20        |
| 2.1.3    | Distribution de délais . . . . .                             | 21        |
| 2.1.4    | Variation des paramètres . . . . .                           | 22        |
| 2.2      | Une méthode Monte Carlo . . . . .                            | 25        |
| 2.2.1    | Le modèle . . . . .  | 25        |
| 2.2.2    | Caractéristiques du modèle . . . . .                         | 26        |
| 2.3      | Chaînes de compartiments . . . . .                           | 28        |
| 2.3.1    | Correspondance avec un délai . . . . .                       | 28        |
| 2.3.2    | Vers un modèle diffusif . . . . .                            | 29        |
| <b>3</b> | <b>Sur les délais II</b>                                     | <b>32</b> |
| 3.1      | Modèles diffusifs . . . . .                                  | 33        |
| 3.1.1    | Postulat des modèles diffusifs . . . . .                     | 33        |
| 3.1.2    | Correspondance avec un compartiment à mémoire . . . . .      | 34        |
| 3.1.3    | Solutions de l'équation de diffusion . . . . .               | 35        |
| 3.1.4    | Correspondance avec les degrés-jours cumulés . . . . .       | 37        |
| 3.1.5    | Généralité de l'équation de diffusion . . . . .              | 39        |
| 3.1.6    | Diffusion multidimensionnelle . . . . .                      | 41        |
| 3.2      | Modèles de cohortes . . . . .                                | 42        |
| 3.2.1    | Des cohortes . . . . .                                       | 43        |
| 3.2.2    | Cohortes gaussiennes . . . . .                               | 45        |
| 3.2.3    | Exemple où une solution analytique complète existe . . . . . | 48        |
| 3.2.4    | Comparaison des temps de calculs . . . . .                   | 50        |
| <b>4</b> | <b>Application au virus du Nil Occidental</b>                | <b>52</b> |
| 4.1      | Situation à modéliser et contraintes . . . . .               | 52        |
| 4.1.1    | Le virus du Nil occidental au Québec . . . . .               | 53        |
| 4.1.2    | Requêtes particulières pour le projet VNO-MAGS . . . . .     | 54        |
| 4.2      | Modèle compartimental pour VNO . . . . .                     | 55        |
| 4.2.1    | Élaboration du modèle . . . . .                              | 55        |
| 4.2.2    | Résultats . . . . .  | 58        |
| 4.2.3    | Commentaires . . . . .                                       | 67        |
| 4.3      | Modèle diffusif pour VNO . . . . .                           | 71        |
| 4.3.1    | Élaboration du modèle . . . . .                              | 71        |
| 4.3.2    | Commentaires . . . . .                                       | 76        |
| 4.4      | Modèle de cohortes pour VNO . . . . .                        | 79        |
| 4.4.1    | Élaboration du modèle . . . . .                              | 79        |
| 4.4.2    | Résultats . . . . .  | 84        |

|                                    |   |            |
|------------------------------------|---|------------|
| 4.4.3                              | Commentaires . . . . .  | 93         |
| <b>Conclusions et perspectives</b> |   | <b>97</b>  |
| <b>A</b>                           | <b>Analyse de stabilité de modèles compartimentaux</b>                                    | <b>101</b> |
| A.1                                | Systématisation de l'analyse de stabilité . . . . .                                       | 101        |
| A.2                                | Exemple pour un modèle de transmission du virus du Nil occidental . . . . .               | 104        |
| A.3                                | Approche reproductive pour un modèle de transmission du virus du Nil occidental . . . . . | 108        |
| <b>B</b>                           | <b>Quelques résultats sur les chaînes de compartiments</b>                                | <b>110</b> |
| B.1                                | Nombre infini de compartiments . . . . .  | 110        |
| B.2                                | Nombre fini de compartiments, première approche . . . . .                                 | 112        |
| B.3                                | Nombre fini de compartiments, conditions quelconques . . . . .                            | 114        |
| B.4                                | Méthode alternative pour les flux . . . . .   | 116        |
| B.5                                | Lien avec l'équation de diffusion . . . . .   | 118        |
| <b>C</b>                           | <b>Modèles diffusifs et mémoire</b>   | <b>119</b> |
| C.1                                | Considérations sur la mémoire . . . . .   | 119        |
| C.2                                | Mémoire «parfaite» . . . . .  | 120        |
| C.3                                | Limite sans mémoire . . . . .   | 122        |
| C.4                                | Justification d'utiliser la limite sans mémoire . . . . .                                 | 129        |
| C.5                                | Alternative à mémoire parfaite . . . . .  | 131        |
| <b>D</b>                           | <b>Implantation numérique du modèle de cohortes</b>                                       | <b>132</b> |
| D.1                                | Outils et classes de données . . . . .  | 132        |
| D.2                                | Calcul préalable de quantités importantes pour les cohortes. . . . .                      | 135        |
| D.3                                | Évolution dynamique du système épidémiologique. . . . .                                   | 137        |
| <b>E</b>                           | <b>Paramètres choisis pour les modèles diffusif et de cohorte</b>                         | <b>142</b> |
| <b>Bibliographie</b>               |   | <b>146</b> |
| <b>Index</b>                       |   | <b>148</b> |

# Liste des tableaux

|     |  |     |
|-----|--|-----|
| 4.1 | Valeurs utilisées pour les divers paramètres du modèle compartimental. . .                       | 60  |
| 4.2 | Temps importants pour une réalisation du modèle de cohortes. . . . .                             | 85  |
| 4.3 | Comparaison des délais générés par le modèle de cohortes à des observations biologiques. . . . . | 87  |
| E.1 | Paramètres choisis pour les populations de moustiques. . . . .                                   | 143 |
| E.2 | Paramètres choisis pour la maladie. . . . .  | 144 |

# Table des figures

|      |   |     |
|------|---|-----|
| 2.1  | Effet de la variation du délai. . . . .   | 23  |
| 3.1  | Relations entre les cohortes. . . . .   | 43  |
| 4.1  | Populations de moustiques du modèle compartimental pour $\beta = 0.3$ (sous le seuil). . . . .                | 61  |
| 4.2  | Populations de moustiques du modèle compartimental pour $\beta = 0.537$ (seuil critique). . . . .             | 62  |
| 4.3  | Populations de moustiques du modèle compartimental pour $\beta = 0.8$ (au dessus du seuil). . . . .           | 63  |
| 4.4  | Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour $R_0 = 0.5$ (sous le seuil). . . . .      | 64  |
| 4.5  | Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour $R_0 = 1.0$ (seuil critique). . . . .     | 65  |
| 4.6  | Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour $R_0 = 2.0$ (au dessus du seuil). . . . . | 66  |
| 4.7  | Modèle diffusif pour VNO. . . . .   | 73  |
| 4.8  | Représentation graphique du tableau (4.2). . . . .  | 86  |
| 4.9  | Arbre généalogique pour une réalisation du modèle de cohortes. . . . .  | 86  |
| 4.10 | Progression de $\bar{x}_A$ et $\bar{x}_L$ pour les différentes cohortes. . . . .                              | 88  |
| 4.11 | Populations des cohortes et populations totales. . . . .  | 89  |
| 4.12 | Populations totales pour différents paramètres. . . . .   | 90  |
| 4.13 | Distributions des individus dans $x_A$ et $x_L$ . . . . .   | 91  |
| C.1  | Contours d'intégration. . . . .   | 127 |
| E.1  | Exemple de températures. . . . .  | 145 |

# Glossaire

Tout au long de ce mémoire, on utilise des lettres latines majuscules pour représenter les divers compartiments utilisés dans les modèles présentés. Les types de compartiments suivants y sont utilisés de façon récurrente et une lettre spécifique leur a été attribuée.

- A* : **Adulte**. Utilisé lorsqu'il y a présence d'au moins une autre étape d'évolution au comportement significativement différent (e.g. état larvaire *L* d'un insecte).
- E* : **Exposé**. Contient les individus exposés à la maladie mais n'en subissant pas les effets et ne pouvant pas la propager pour l'instant. Normalement utilisé lorsqu'une période d'incubation est nécessaire.
- I* : **Infecté (ou infectieux)**. Contient les individus pouvant propager la maladie et en ressentant (infectés) ou non (infectieux) les effets.
- L* : **Larvaire**. Dans le cas d'insectes, utilisé conjointement avec d'autres compartiments (e.g. état adulte *A*) pour tenir compte de changements significatifs de comportements avec l'évolution temporelle des individus.
- N* : **Nombre total**. Objet permettant de regrouper plusieurs compartiments lorsque le phénomène étudié ne permet pas de faire la distinction entre eux. Par exemple, pour une maladie sans symptôme apparent, le nombre d'individus observés au total en un temps donné parmi une population de susceptibles et d'infectés serait  $N(t) = S(t) + I(t)$ .
- R* : **Retiré**. Contient les individus retirés de la dynamique de la maladie. Un tel retrait peut par exemple être causé par la guérison d'un individu précédemment infecté avec gain d'immunité (de façon temporaire ou permanente). Le chapitre 4 utilise également ce compartiment pour les moustiques en état de diapause.
- S* : **Susceptible**. Contient les individus sains mais pouvant potentiellement être infectés par la maladie.
- X* : **Mort**. Comptabilise tous les morts depuis le début de la simulation. N'est utilisé que pour mettre en évidence ce phénomène lorsque ceci est jugé nécessaire.

Ces compartiments peuvent être indexés pour indiquer un état de développement et/ou l'appartenance à une espèce donnée. De plus, on utilisera les compartiments *A*, *B*,

$C...$  comme compartiments génériques dans les cas où on souhaite mettre en évidence la généralité.

On réfère à la population (ou densité de population) contenue dans un compartiment en  $y$  accolant un ou plusieurs des arguments suivants.

- $t$  : **Dimension temporelle** du système.  $A(t)$  correspond à la population totale contenue dans le compartiment  $A$  au temps  $t$ . Les exemples de ce document utilisent le jour comme unité de temps.
- $x$  : **Dimension d'état** du compartiment. Correspond typiquement à une étape de développement, que ce soit le niveau de maturation normal d'un organisme ou de développement d'une infection. Il y a  $A(x, t)dx$  individus dans l'intervalle infinitésimal  $[x, x + dx]$  du compartiment  $A$  au temps  $t$ .  $x$  est normalement contraint à des valeurs réelles positives et on a alors  $A(t) = \int_0^\infty A(x', t)dx'$ .
- $y$  : **Dimension d'état** du compartiment, au même titre que  $x$ . Malgré que le traitement mathématique soit le même pour ces deux cas, on tentera d'utiliser  $x$  lorsqu'il s'agit d'un niveau de développement de l'individu et  $y$  pour le stade de développement d'une infection. Des contractions du genre  $A(t) = \int \int A(x', y', t)dy'dx'$  ou encore  $A(x, t) = \int A(x, y', t)dy'$  sont également possibles.

On utilise  $a, b, c...$  comme taux génériques de transfert entre les compartiments. Cependant, certains symboles spécifiques sont attribués à des taux correspondants à des situations fréquentes. Il est à noter que la signification exacte du terme «taux» dépend du contexte.

- $g$  : **Taux de guérison sans gain d'immunité** (i.e.  $I \rightarrow S$ ).
- $i$  : **Taux d'infection** (i.e.  $S \rightarrow I$  ou  $S \rightarrow E$ ).
- $k$  : **Taux de développement de la maladie** (i.e.  $E \rightarrow I$ ).
- $m$  : **Taux de maturation** (e.g.  $L \rightarrow A$ ).
- $r$  : **Taux de guérison avec gain d'immunité** (i.e.  $I \rightarrow R$ ).
- $s$  : **Taux de perte d'immunité** (i.e.  $R \rightarrow S$ ).
- $\beta$  : **Taux de natalité** (e.g.  $S \rightarrow S$  ou  $A \rightarrow L$ , dans tous les cas sans retrait des parents) ou nombre de progénitures par portée, ponte, etc.
- $\mu$  : **Taux de mortalité** (e.g.  $I \rightarrow X$ ).

Enfin, voici d'autres symboles utilisés fréquemment au cours du texte.

- $i$  : **Nombre imaginaire** ( $i^2 = -1$ ). Le contexte permet de distinguer cette quantité d'un taux d'infection.
- $z^*$  : **Complexe conjugué**  $z^* = \Re(z) - i\Im(z)$ . Le symbole  $*$  est également utilisé à d'autres fins mais le contexte permet de lever toute confusion.

$D$  : **Coefficient de diffusion.**

$F_g^k$  : Nom donné à une **cohorte** (à partir du chapitre 3). L'indice inférieur  $g$  qualifie la génération de la cohorte alors que le vecteur supérieur  $k$  (de longueur  $g$ ) qualifie chaque cohorte de façon unique en informant de sa généalogie.

$R_0$  : **Nombre de reproduction** (défini au chapitre 1).

$T$  : **Température.** Toutes les températures de ce document sont données en degrés Celsius.

$\tau$  : **Délai temporel** ou **temps caractéristique.**

$\phi$  : **Flux d'individus**, que ce soit le flux entre deux compartiments ou un flot à l'intérieur d'un même compartiment dans une certaine direction (dimension d'état).

$\sigma$  : **Écart type.**

$\omega$  : **Fréquence angulaire** ou **poids d'individus** de différentes espèces dans un certain phénomène.

$[x]$  : **Arrondissement de  $x \in \mathbb{R}$  à l'entier inférieur.**

$\langle x_k \rangle_{a_k}$  : **Moyenne** d'une quantité discrète  $\langle x_k \rangle_{a_k} = \sum_k a_k x_k / \sum_k a_k$ . On utilise  $a_k = 1$  si aucune fonction de poids n'est fournie. Les quantités moyennes de ce document sont souvent représentées à l'aide d'une barre verticale (e.g.  $\bar{x}$ ) mais contrairement à  $\langle \dots \rangle$ , il ne s'agit là que d'une notation et non d'un processus de prise de moyenne.

$\langle x \rangle_{a(x)}$  : **Moyenne** d'une quantité continue  $\langle x \rangle_{a(x)} = \int x' a(x') dx' / \int a(x') dx'$ . La distribution  $a(x)$  peut être sous-entendue.

$(a * b)(x)$  : **Convolution**  $(a * b)(x) = \int_{-\infty}^{\infty} a(x') b(x - x') dx'$ .

$(a \star b)(x)$  : **Corrélation croisée**  $(a \star b)(x) = \int_{-\infty}^{\infty} a^*(-x') b(x - x') dx' = \int_{-\infty}^{\infty} a^*(x') b(x + x') dx'$ .

$\mathcal{F}_t\{f(t)\}(\omega)$  : **Transformée de Fourier**  $\mathcal{F}_t\{f(t)\}(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t') e^{-i\omega t'} dt'$ . On note d'un accent circonflexe les quantités dans l'espace des fréquences (e.g.  $\hat{f}(\omega)$ ).

$\mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{f}(\omega)\}(t)$  : **Transformée de Fourier inverse**  $\mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{f}(\omega)\}(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega') e^{i\omega' t} d\omega'$ . La transformée inverse d'une transformée de Fourier est la quantité initiale  $f(t) = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\mathcal{F}_t\{f(t)\}(\omega)\}(t) = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{f}(\omega)\}(t)$ .

$\mathcal{O}(x^n)$  : **Termes d'ordre  $n$  en  $x$  ou supérieur** (e.g.  $\sin(x) = x + \mathcal{O}(x^3)$ ).

$\mathcal{P}$  : **Partie principale de Cauchy.**

$\mathcal{T}$  : **Degrés-jours cumulés** au dessus d'une certaine température seuil. Introduit au chapitre 3 dans plus de détails.

# Prologue

Au milieu du siècle dernier, on aurait pu croire que le développement de programmes de vaccination, le progrès des mesures sanitaires et la récente découverte des antibiotiques auraient tôt fait de mettre fin aux menaces des maladies infectieuses. Malgré de grandes victoires comme l'éradication de la variole, l'histoire s'est avérée différente : apparition de souches de bactéries résistantes aux antibiotiques, fréquentes mutations de certains virus rendant difficile une vaccination efficace, émergence de nouvelles maladies comme le syndrome d'immunodéficience acquise (sida)... Encore aujourd'hui, les maladies infectieuses sont la cause du quart des décès annuels à travers le monde (26% en 2002, [1]) et la menace d'une nouvelle pandémie d'influenza inquiète la communauté internationale.

Alors que la lutte n'est pas gagnée, des armes existent contre ces ennemis et chaque année de nouvelles sont découvertes. Même si des méthodes de contrôle spécifiques à une maladie comme la vaccination et l'usage d'antibiotiques ou d'antiviraux peuvent ne pas être disponibles pour une infection donnée en un temps donné, des méthodes plus générales comme l'augmentation des mesures sanitaires, la quarantaine, la fermeture de lieux publics ou le contrôle des populations de vecteurs (dans le cas d'une maladie vectorielle) peuvent tout de même être accessibles. Cependant, l'usage de toutes ces méthodes est restreint par divers facteurs plus ou moins directs tel un nombre de doses de vaccin limité ou des pertes économiques dues à la restriction de lieux publics.

Les agents de la santé publique doivent donc posséder des informations leur permettant de décider des meilleures méthodes de contrôle à privilégier afin de réaliser un certain objectif (e.g. minimiser la morbidité ou la mortalité) à l'intérieur des limites prescrites. Même en sachant, pour chacune des méthodes, leur efficacité en tant que remède ou moyen de prévention individuelle, un outil est tout de même nécessaire pour traduire ces données en une connaissance des effets qu'elles apportent sur toute la société. En concevant un modèle mathématique représentant la dynamique de la situation épidémiologique, il peut être possible d'y inclure les différents modes d'intervention à évaluer et d'observer leurs effets sur les prévisions du modèle, permettant donc de com-

parer les méthodes entre elles ou avec la situation sans interventions. Il ne s'agit pas là du seul avantage d'une telle modélisation mathématique.

En effet, cette approche peut également permettre de connaître le seuil où un risque de propagation épidémique apparaît ou encore de déterminer si l'éradication de la maladie est envisageable à l'aide des moyens actuels et si oui, quelle est la meilleure façon d'y parvenir. Le modèle peut également être utilisé à contresens de façon à vérifier la valeur de certains paramètres ne pouvant être observés directement à partir des conséquences visibles d'une maladie infectieuse. De la même façon, des hypothèses sur le mécanisme de transmission de maladies peu connues peuvent être réfutées ou renforcées lorsque la dynamique des modèles qu'elles entraînent est comparée aux faits.

Pour parvenir aux fins venant d'être mentionnées, il faut posséder un modèle *mécaniste* correctement conçu et suffisamment complet pour qu'il soit représentatif de la situation que l'on souhaite étudier. En effet, un modèle *empirique* correspond à une interpolation à l'intérieur d'observations et ne permet donc pas de considérer les interactions entre différents mécanismes. De plus, un modèle mécaniste peut être valable dans certaines limites sans toutefois considérer des phénomènes pouvant être importants dans d'autres situations.

Le traitement effectué dans ce document suppose que la probabilité de transmission de la maladie entre deux individus est identique pour tous les couples d'individus possibles. Ce type d'approximation, fréquent dans ce genre de modélisations, n'est pas valable lorsqu'il existe des structures à l'intérieur de la population qui affectent la transmission de la maladie ou encore lorsque la dimension géographique du système est suffisamment grande pour que les conditions initiales et/ou les paramètres du système diffèrent grandement d'un point à un autre de ce dernier. On suppose également que les diverses populations peuvent être traitées comme continues et donc que la nature discrète de la population n'apporte pas de variations importantes.

Par contre, on porte une attention particulière aux délais et à leurs impacts sur la dynamique du système. De même, on souhaite que les divers paramètres puissent varier dans le temps de façon à pouvoir tenir compte des conditions extérieures agissant sur le système. L'esthétique, la simplicité et la généralité sont également au rang des caractéristiques privilégiées dans cette étude.

Le chapitre 1 s'attarde exclusivement à une classe de modèles très répandus en épidémiologie : les *modèles compartimentaux*. L'usage de ce terme est expliqué par le fait qu'ils sont fondés sur une subdivision des populations du système en classes d'individus indiscernables appelées compartiments. Parmi les avantages de ces modèles, on note la

simplicité et l'élégance de leur conception en plus du fait qu'ils se prêtent souvent très bien à un traitement analytique fort révélateur de leur comportement. Ils présentent cependant des défaillances majeures lorsque l'on compare leur dynamique à celle de la situation biologique à modéliser, particulièrement en ce qui a trait aux délais.

C'est pour cette dernière raison que le chapitre 2 présente trois méthodes alternatives assez fréquentes lorsque des délais importants sont présents dans la dynamique du système à modéliser. Alors que les deux premières de ces méthodes introduisent les délais du système de façon plutôt directe, la troisième consiste à enchaîner un grand nombre de modèles compartimentaux afin d'obtenir une meilleure représentation des délais que ne l'aurait fait un seul.

Sur le plan conceptuel, cette approche est semblable à celle du chapitre 3 où on utilise l'équation de diffusion pour concevoir des modèles très généraux de conception simple et directe. Ces avantages viennent au coût de temps de calculs pouvant devenir considérables et c'est pourquoi on propose un modèle basé sur un traitement de cohortes d'individus permettant de sacrifier un peu de généralité au profit de la vitesse.

À des fins de comparaison et dans le cadre du projet VNO-MAGS (voir section (4.1.2)), le chapitre 4 présente l'application de trois des modèles mentionnés plus tôt à la situation du Virus du Nil Occidental au Québec. Des résultats sont produits pour deux d'entre eux et une courte discussion les accompagne.

Si certains calculs relativement courts sont directement incorporés au texte principal, les plus longs sont relayés en annexes. Il en est de même pour les détails techniques de l'implantation numérique du modèle de cohortes ainsi que pour les paramètres qui y sont utilisés.

# Chapitre 1

## Modèles compartimentaux

Malgré leur simplicité, les modèles compartimentaux jouent un rôle crucial en épidémiologie. Leur étude permet d'en apprendre beaucoup sur les comportements de base des systèmes épidémiologiques et aide au raisonnement lorsque l'on doit faire face à des modèles plus complexes. Ce chapitre présente d'abord un certain nombre de modèles compartimentaux très répandus puis explique comment on peut étudier leur comportement. On y mentionne également les limitations de ces modèles et suggère des améliorations et alternatives lorsqu'ils ne suffisent pas. Le lecteur intéressé pourra consulter [4, 10, 14] pour plus de détails sur ce genre de modèle.

### 1.1 Les grands classiques

On présente d'abord des modèles compartimentaux à la base de presque tous les autres, même les plus complexes. Quelle que soit la situation épidémiologique à modéliser, il y aura toujours des individus infectés et d'autres pouvant être infectés. On introduit ensuite certains ajouts permettant de tenir compte des fluctuations de populations causées par la reproduction et la mortalité, ainsi que des cas où plusieurs espèces sont mises en cause.

#### 1.1.1 Modèles SI

On considère d'abord une maladie se transmettant directement d'un membre d'une population donnée à un autre en un temps suffisamment court pour que les naissances

et morts «naturelles» aient un impact négligeable sur la dynamique de la maladie. On appelle *susceptible* la fraction de population qui est saine mais pouvant potentiellement devenir infectée par la maladie et note  $S$  le compartiment contenant ces individus. En un instant  $t$ , le compartiment  $S$  comporte  $S(t)$  individus. De la même façon, on qualifie d'*infectés*<sup>1</sup> les individus affligés par la maladie. Le compartiment contenant cette fraction de la population sera noté  $I$  et contient  $I(t)$  individus au temps  $t$ .

On considère maintenant que la probabilité qu'un individu susceptible devienne infecté est proportionnelle<sup>2</sup> au nombre d'individus actuellement infectés et que le coefficient de proportionnalité soit<sup>3</sup>  $i \geq 0$ . Si un grand nombre d'individus est en cause<sup>4</sup>, on peut s'attendre à ce que  $iIS$  d'entre eux deviennent nouvellement infectés chaque jour. Sous forme d'équations différentielles, ceci devient

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -iIS \\ \frac{dI}{dt} &= iIS \end{aligned} \quad (1.1)$$

On nomme *modèle SI* ce genre de modèle très simple où le seul «événement» pouvant survenir est l'infection d'un individu susceptible.

### 1.1.2 Modèles SIS

Pour bon nombre de maladies, la guérison est heureusement possible. Si à chaque unité de temps un individu infecté a une probabilité<sup>5</sup>  $g$  de «guérir» de la maladie et de redevenir susceptible, on a en moyenne (dans les mêmes limites que précédemment)  $gI$  individus guérissant chaque jour. Le système d'équations devient donc

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -iIS + gI \\ \frac{dI}{dt} &= iIS - gI \end{aligned} \quad (1.2)$$

---

<sup>1</sup>Malgré l'emploi de ce terme, les modèles compartimentaux ne se limitent pas à la propagation de virus et bactéries dans une population mais peuvent également être appliqués, par exemple, aux parasites.

<sup>2</sup>Il ne faut pas laisser prendre au piège de la routine : une telle loi d'action de masse ne s'applique pas dans toutes les situations. Un grand soin doit être porté aux détails lors de la conception d'un tel modèle épidémiologique.

<sup>3</sup>La plupart des paramètres de ce document sont contraints à des valeurs  $\geq 0$ .

<sup>4</sup>On suppose ici que le grand nombre d'individus permet de traiter le système comme continu. La section (1.3.1) présente les impacts de la nature discrète du système lorsque le nombre d'individus est relativement petit.

<sup>5</sup>On nommera «taux de guérison» ce paramètre indiquant la fraction de population guérissant par unité de temps.

et l'on y réfère en tant que *modèle SIS*.

### 1.1.3 Modèles SIR et SIRS

Certaines maladies sont mortelles. Afin d'en tenir compte, on utilise le compartiment  $X$  pour stocker les individus *décédés*<sup>6</sup> suite à la maladie à un taux de mortalité  $\mu$ .

De plus, pour bon nombre de maladies, les individus ayant guéri d'une infection développent une immunité à cette infection. Dans certain cas, cette immunité est permanente et dans d'autres, elle est temporaire. La lettre  $R$  sera utilisée pour référer aux individus ayant guéri de la maladie à un taux  $r$  et en ayant maintenant acquis l'*immunité*<sup>7</sup>. Ces individus perdront leur immunité à un taux  $s$  et retourneront dans le compartiment susceptible  $S$ .

Le système d'équations différentielles régissant un tel modèle prend la forme

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= -iIS + sR \\ \frac{dI}{dt} &= iIS - rI - \mu I \\ \frac{dR}{dt} &= rI - sR \\ \frac{dX}{dt} &= \mu I\end{aligned}\tag{1.3}$$

Il sera nommé *modèle SIR* lorsque  $s = 0$  et *modèle SIRS* dans les cas où  $s > 0$ .

### 1.1.4 Modèles SEI, SEIS, SEIR et SEIRS

Lorsqu'un individu susceptible est infecté par la maladie, un certain temps est normalement nécessaire avant que des symptômes apparaissent et/ou que l'individu de-

<sup>6</sup>On utilise ici un tel compartiment dans le but de mettre en évidence les individus morts suite à la maladie, ce qui peut être pratique lorsque cette quantité est une observable du système. Cependant, on n'explicitera normalement pas ce compartiment dans les systèmes d'équations différentielles présentés dans ce document par soucis de simplicité, cette information étant plus ou moins redondante.

<sup>7</sup>Dans la littérature, le compartiment  $R$  est souvent utilisé pour les individus qui ont été retirés du système, que ce soit parce qu'il sont immunisés, morts, en quarantaine... On préférera ici dédier ce compartiment à la période réfractaire (pouvant également être illimitée) et utiliser d'autres compartiments (tels que  $X$ ) pour stocker les individus retirés pour d'autres raisons. Néanmoins, un modèle où la maladie peut entraîner la mort et où aucun individu ne développe d'immunité sera tout de même appelé «modèle SIR».

viennent contagieux. Une façon de tenir compte de ces effets<sup>8</sup> est d'introduire un nouveau compartiment d'individus *exposés*  $E$  dans lequel on place tous les individus qui deviendront éventuellement infectés à un taux  $k$ . Le système d'équations différentielles

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= -iIS \\ \frac{dE}{dt} &= iIS - kE \\ \frac{dI}{dt} &= kE\end{aligned}\tag{1.4}$$

présente ces caractéristiques et porte le nom de *modèle SEI*. On peut également ajouter un tel compartiment d'individus exposés aux autres modèles venant d'être introduits pour obtenir des *modèles SEIS*, *SEIR* ou même *SEIRS*.

### 1.1.5 Modèles considérant la natalité et la mortalité

Les modèles présentés jusqu'ici sont limités aux cas où la maladie évolue rapidement comparativement aux variations «naturelles» de la population. Or, ce genre d'approximation n'est pas valide pour certaines maladies et on doit en tenir compte lorsque l'on tente de modéliser ces situations.

On considère donc un modèle SIR<sup>9</sup> au taux d'infection  $i$  et au taux de mortalité due à la maladie  $\mu_I$  auquel on ajoute le taux de natalité  $\beta$  (prenant en considération le ratio des sexes si nécessaire) et le taux de mortalité «naturelle»  $\mu_S$ . Le système d'équations différentielles représentant le système est donné par<sup>10</sup>

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \beta S - \mu_S S - iIS \\ \frac{dI}{dt} &= \beta I - (\mu_S + \mu_I) I + iIS\end{aligned}\tag{1.5}$$

<sup>8</sup>On commentera en section (1.3.4) l'efficacité de cette méthode.

<sup>9</sup>Il a déjà été mentionné que l'appellation SIR n'implique pas nécessairement la présence d'individus immunisés.

<sup>10</sup>Il est à noter que l'on considère ici que les individus nés de mère infectée étaient eux aussi infectés. Il est bien sûr possible de faire autrement si ce n'est pas le cas pour la maladie que l'on souhaite modéliser et, dans un cas plus général où une fraction  $0 \leq \rho \leq 1$  des individus nés de mères infectées sont eux aussi infectés, on aurait plutôt

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \beta(S + (1 - \rho)I) - \mu_S S - iIS \\ \frac{dI}{dt} &= \beta\rho I - (\mu_S + \mu_I)I + iIS\end{aligned}$$

### 1.1.6 Modèles logistiques

Le phénomène de compétition intraspécifique, bien connu des biologistes, découle simplement du fait que lorsque la densité de population d'une espèce devient très élevée, ceci nuit normalement aux membres de cette espèce. La trop forte population ne peut être supportée par le milieu<sup>11</sup> et cause typiquement une augmentation de la mortalité ou un ralentissement du développement, quoique d'autres paramètres biologiques peuvent être affectés.

Soit une population  $S$  (en l'absence de maladie) dont la mortalité augmente lorsque la population devient trop importante. Si cette population a un taux de natalité  $\beta$ , un taux de mortalité de base (sans compétition)  $\mu$  et un terme logistique  $\nu$ , l'équation différentielle régissant le système sera

$$\frac{dS}{dt} = \beta S - \mu S - \nu S^2 \quad . \quad (1.6)$$

Cette équation est souvent présentée en utilisant la capacité maximale  $n_c = (\beta - \mu) / \nu$  comme paramètre et en mettant en évidence ses points fixes en 0 et  $n_c$

$$\frac{dS}{dt} = (\beta - \mu) \left(1 - \frac{S}{n_c}\right) S \quad . \quad (1.7)$$

### 1.1.7 Modèles à plusieurs stades de développement

Il arrive que divers stades de développement existent pour une même espèce et que les paramètres biologiques tels que le taux mortalité ou de transmission de la maladie diffèrent considérablement d'un stade à l'autre. Une façon aisée de traiter un tel cas dans un modèle compartimental est d'utiliser un compartiment différent pour chacune des combinaisons de stades de développement et d'état d'infection pouvant survenir.

Dans le cas d'une espèce possédant deux stades de développement bien distincts (qui porteront les noms de «stade 1» et «stade 2») pouvant tous deux être susceptibles ou infectés, il faudra quatre compartiments qui seront notés  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $I_1$  et  $I_2$ . On considère que les individus du stade 1 passent au stade 2 à un taux  $m$ , que les individus du stade 2 ont des enfants (stade 1) à un taux  $\beta$  et que les taux de mortalité dans chacun des stades sont respectivement  $\mu_{S1}$  et  $\mu_{S2}$ . En l'absence de maladie, un tel système est régi

<sup>11</sup>On peut penser à un manque de nourriture, d'oxygène (en milieu aquatique) ou même à un manque d'espace physique. Si la population ne cesse de croître, quelque chose viendra un jour à manquer.

par les équations différentielles

$$\begin{aligned}\frac{dS_1}{dt} &= \beta S_2 - mS_1 - \mu_{S_1} S_1 \\ \frac{dS_2}{dt} &= mS_1 - \mu_{S_2} S_2\end{aligned}\quad (1.8)$$

Maintenant, soient les taux d'infections d'un individu de stade 1 à un autre,  $i_{11}$ , d'un stade 2 à un stade 1,  $i_{21}$ , d'un stade 1 à un stade 2,  $i_{12}$  et d'un stade 2 à un autre,  $i_{22}$ . De plus, on considère qu'un individu infecté au stade 1 le sera encore s'il passe au stade 2, que les enfants des individus infectés sont sains, que les taux de mortalité associés à la maladie sont pour les individus de stade 1 et 2 respectivement de  $\mu_{I_1}$  et  $\mu_{I_2}$  et que le taux de maturation  $m$  n'est pas affecté par la maladie. Le système devient alors

$$\begin{aligned}\frac{dS_1}{dt} &= \beta (S_2 + I_2) - mS_1 - \mu_{S_1} S_1 - (i_{11} I_1 + i_{21} I_2) S_1 \\ \frac{dS_2}{dt} &= mS_1 - \mu_{S_2} S_2 - (i_{12} I_1 + i_{22} I_2) S_2 \\ \frac{dI_1}{dt} &= (i_{11} I_1 + i_{21} I_2) S_1 - mI_1 - (\mu_{S_1} + \mu_{I_1}) I_1 \\ \frac{dI_2}{dt} &= (i_{12} I_1 + i_{22} I_2) S_2 + mI_1 - (\mu_{S_2} + \mu_{I_2}) I_2\end{aligned}\quad (1.9)$$

### 1.1.8 Modèles impliquant plus d'une espèce

De façon semblable à ce qui vient d'être fait en section (1.1.7) pour les stades de développement, il est possible de traiter des situations impliquant plus d'une espèce à l'aide de modèles compartimentaux munis d'un compartiment pour chacun des états possibles de chacune des espèces.

Soit une espèce  $a$  pouvant être susceptible ( $S_a$ ) ou infectée ( $I_a$ ) mais dont les membres infectés ne peuvent pas directement transmettre la maladie aux susceptibles. Les individus infectés de cette espèce meurent à un taux  $\mu_{I_a}$  et les cycles naturels de naissance et mortalité de cette espèce sont très lents par rapport à la propagation de la maladie. Une seconde espèce, l'espèce  $b$ , joue le rôle de vecteur de maladie entre les individus de l'espèce  $a$  et n'est elle même pas affectée par l'infection : on parlera donc d'individus susceptibles ( $S_b$ ) et *infectieux* ( $I_b$ ). Les individus de cette espèce se reproduisent à un taux  $\beta$ , une fraction  $\rho$  des enfants de mère infectée étant infectés, et meurent de façon naturelle à un taux  $\mu_{S_b}$ . L'infection des individus de l'espèce  $b$  par ceux de l'espèce  $a$  se fait à un taux  $i_{ab}$ , celle en sens inverse se fait à un taux  $i_{ba}$  et il n'y a pas de propagation de maladie directement à l'intérieur de la même espèce. Les

équations différentielles régissant un tel système sont

$$\begin{aligned}
 \frac{dS_a}{dt} &= -i_{ba}I_bS_a \\
 \frac{dI_a}{dt} &= i_{ba}I_bS_a - \mu_{Ia}I_a \\
 \frac{dS_b}{dt} &= \beta(S_b + (1 - \rho)I_b) - \mu_{Sb}S_b - i_{ab}I_aS_b \\
 \frac{dI_b}{dt} &= \beta\rho I_b - \mu_{Sb}I_b + i_{ab}I_aS_b \quad .
 \end{aligned}
 \tag{1.10}$$

## 1.2 Recherche d'équilibre et nombre de reproduction de base $R_0$

L'analyse linéaire permet d'obtenir une quantité impressionnante d'informations sur un système dynamique sans même avoir à le résoudre complètement. Avant d'utiliser cet outil, on tente d'abord une approche plus intuitive permettant de définir clairement le nombre de reproduction  $R_0$  caractérisant la stabilité du système. Le même exemple est ensuite repris dans un contexte d'analyse linéaire de la stabilité du système. Ces méthodes sont réutilisées en annexe A de façon plus formelles et un exemple plus complexe y est présenté.

### 1.2.1 Dynamique d'un modèle SIS : approche reproductive

On considère à nouveau le modèle SIS présenté en section (1.1.2). Puisque les individus infectés guérissent à un taux  $g$ , un groupe composé initialement de  $I_0$  d'entre eux respectera

$$\frac{dI}{dt} = -gI$$

si aucune réinfection n'est considérée. Il restera donc au temps  $t$

$$I(t) = I_0e^{-gt}$$

de ces infectés initiaux, qui resteront en moyenne infectés pendant un temps

$$\tau_g = \frac{\int_0^\infty I_0t'e^{-gt'} dt'}{\int_0^\infty I_0e^{-gt'} dt'} = \frac{I_0/g^2}{I_0/g} = \frac{1}{g} \quad , \tag{1.11}$$

qui est aussi le temps nécessaire pour que  $I(\tau_g)/I_0 = 1/e$ .

On s'intéresse maintenant au nombre typique de cas secondaires découlant directement d'un unique cas initial (restant infecté pendant un temps moyen  $\tau_g$ ) dans une population uniquement composée d'individus susceptibles. On définit le nombre de reproduction de base  $R_0$  comme étant cette quantité<sup>12</sup>

$$R_0 = i\tau_g N = \frac{iN}{g} \quad . \quad (1.12)$$

Lorsque cette quantité (toujours positive par construction) est inférieure à 1, ceci signifie qu'un individu atteint infectera en moyenne *moins d'un individu* avant de guérir et de façon globale, la maladie devrait éventuellement disparaître. Au contraire, si  $R_0 > 1$ , chaque individu infecté infecte *plus d'un individu* : la situation est épidémique.  $R_0$  est donc un paramètre critique permettant de déterminer si un système est en situation épidémique ou non.

Une telle approche peut également être employée pour déterminer si une population est dans une situation d'extinction. On considère le système (1.5) de la section (1.1.5) lorsque la maladie est absente du système. De façon semblable à ce qui vient d'être fait, on peut réaliser que chaque individu vit en moyenne pendant un temps  $\tau_\mu = 1/\mu$  et a le temps de produire en moyenne  $R_0 = \beta\tau_\mu = \beta/\mu$  individus avant de mourir. Si  $R_0 > 1$ , la population croît<sup>13</sup> et si  $R_0 < 1$ , elle diminue jusqu'à l'extinction. La dynamique d'une maladie n'est donc pas très différente de celle d'une population. L'appellation «nombre de reproduction de base» découle en fait d'une telle comparaison.

Une méthode systématique et générale d'obtention du nombre de reproduction  $R_0$  est présentée dans [26]. La section (A.3) emploie cette méthode sur le système compartimental présenté en section (4.2.1), plus complexe que le modèle SIS utilisé ici.

<sup>12</sup>On utilise dans cette expression  $N$  individus pouvant potentiellement être infectés alors qu'il y en a en fait  $N - 1$  si l'un d'entre eux l'est déjà. Cependant, on souhaite obtenir une quantité générale informant du nombre de cas secondaires moyens découlant de chaque individu infecté quand la fraction de population infectée est faible et dans cette limite  $N$  est un aussi bon estimé de la population pouvant potentiellement être infectée que  $N - 1$ . Évidemment, si  $N \gg 1$ , la différence n'a pas de conséquences.

<sup>13</sup>Dans ce cas particulier, le nombre de reproduction ne varie pas avec le nombre d'individus et un  $R_0$  positif assure (dans les limites du modèle) une croissance peu importe la population actuelle. Il n'en serait cependant pas de même avec, par exemple, un modèle logistique tel que celui présenté en section (1.1.6) et l'approche du nombre de reproduction de base  $R_0$  ne permet normalement de se prononcer que sur la dynamique lorsque la population est très faible.

### 1.2.2 Dynamique d'un modèle SIS : approche temporelle

Alors que la section (1.2.1) considère les cas d'infection secondaires découlant d'une première infection pour savoir si un système est dans une situation épidémique, celle-ci se penche directement sur l'évolution temporelle du nombre d'infectés pour parvenir au même résultat.

On reprend à nouveau les équations (1.2) du modèle SIS venant d'être étudié. Soit  $N(t) = S(t) + I(t)$  la population totale régie par l'équation différentielle

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= \frac{dS}{dt} + \frac{dI}{dt} \\ &= (-iIS + gI) + (iIS - gI) = 0\end{aligned}$$

dont on peut déduire que  $N$  est une constante. Les quantités  $S(t)$  et  $I(t)$  ne sont donc pas indépendantes et le système d'équations différentielles (1.2) peut être réduit à

$$\frac{dI}{dt} = i(N - I)I - gI = i\left(N - \frac{g}{i} - I\right)I \quad (1.13)$$

L'équation (1.13) s'annule en  $I = 0$  et  $I = N - g/i$ . Ces points seront appelés *points fixes* puisque si le système est placé dans cet état, il y restera perpétuellement. Une approximation en série de Taylor autour du premier de ces points fixes

$$\frac{dI}{dt} = (iN - g)I + \mathcal{O}(I^2) \quad (1.14)$$

permet de réaliser que le système se comporte de façon exponentielle près de ce point et pour une condition initiale  $I(0) = I_0$  près de zéro

$$I(t) \approx I_0 e^{(iN - g)t} \quad (1.15)$$

tant que  $I$  reste suffisamment près de 0. Ainsi, un tel système dans un état  $I_0$  près de 0 tendra à s'éloigner de ce point fixe (*instable*) lorsque  $iN > g$  et de s'en approcher (point fixe *stable*) lorsque  $iN < g$ . La quantité  $iN - g$  joue donc le rôle d'un paramètre critique : une valeur positive de ce paramètre reflète une situation «épidémique» alors qu'une valeur négative laisse entrevoir l'extinction de la maladie.

La même approximation autour du point fixe  $I = N - g/i$  donne

$$\frac{dI}{dt} = (-iN + g)(I - N + g/i) + \mathcal{O}((I - N + g/i)^2)$$

et le paramètre critique est cette fois  $-iN + g$ . Ce point fixe sera donc stable lorsque  $I = 0$  est un point fixe instable et *vice versa*. Cependant, la position du point fixe

$N - g/i$  lorsqu'il est instable (i.e. lorsque  $iN < g$ ) correspond à un nombre d'individus infectés négatif et n'a ici aucune signification biologique puisque  $I \in [0, N]$ .

La situation peut être résumée comme suit. Lorsque  $iN < g$ , le point fixe  $I = 0$  est stable et est le seul point fixe situé dans l'intervalle accessible à  $I$ . Dans un tel cas, peu importe les conditions initiales, ce modèle prévoit que la maladie viendra à s'éteindre. Au contraire<sup>14</sup>, si  $iN > g$ , le point fixe  $I = 0$  devient instable alors que le point fixe  $I = N - g/i$  est stable et dans l'intervalle  $[0, N]$ . À moins que la maladie soit totalement absente du système (auquel cas  $I(t) = 0$ ), le nombre d'infectés tendra éventuellement vers  $I = N - g/i$  et la maladie ne disparaîtra jamais du système. Une telle succession d'événements où deux points fixes «s'échangent» ainsi leur stabilité porte le nom de *bifurcation transcritique*. Bien entendu, la transition entre les situations épidémie et extinction de la maladie se produit au même point que celui prédit par la méthode du nombre de reproduction de base  $R_0$  présentée à la section (1.2.1).

Il s'avère que l'équation (1.13) possède la solution analytique

$$I(t) = \frac{I_0 e^{(iN-g)t}}{1 + \frac{I_0}{N-g/i} (e^{(iN-g)t} - 1)}$$

qui est en fait une sigmoïde se comportant tel qu'il vient d'être mentionné. Il n'est cependant pas toujours possible d'obtenir une telle solution analytique et l'analyse de stabilité permet d'en faire ressortir la plupart des comportements importants sans avoir à solutionner le problème. Une fois systématisée, cette approche se révèle une puissante alliée. Cet effort de systématisation fait l'objet de la section (A.1).

### 1.3 Limitations des modèles compartimentaux

L'utilisation des modèles compartimentaux tels que ceux venant d'être présentés repose sur le fait que l'on puisse séparer la population composée d'un grand nombre d'individus en un nombre fini de sous-groupes d'individus identiques, indiscernables et dont la dynamique ne dépend pas du temps depuis lequel ils sont dans ce compartiment. Il n'existe probablement aucun système biologique naturel satisfaisant simultanément

---

<sup>14</sup>Le cas limite  $iN = g$  n'a pas vraiment de signification biologique puisque des incertitudes considérables s'appliquent normalement aux divers paramètres. D'un point de vue dynamique, lorsque le premier terme d'une équation de la forme (1.14) s'annule, ce sont les termes suivants qui gouvernent la dynamique autour du point fixe. Dans le cas actuel, le terme suivant,  $-iI^2$ , est toujours négatif et le point fixe serait stable pour ces valeurs positives de  $I$  et répulsif pour des valeurs négatives, ce dernier cas n'ayant aucune signification biologique.

tous ces critères. Néanmoins, certains en sont parfois suffisamment près pour être traités comme tels de façon approximative. On verra dans cette section pourquoi ces contraintes sont importantes, jusqu'à quel point elles peuvent être outrepassées et quelles en sont les conséquences si on va trop loin. Des modifications ou des modèles alternatifs sont suggérés pour traiter les situations ne respectant pas ces critères.

### 1.3.1 Populations discrète

Les populations sont des quantités entières; une fraction d'individu ne porte pas de sens biologique. Or, ceci est incompatible avec l'utilisation d'équations différentielles ordinaires, nécessitant que l'on travaille avec des quantités réelles (ou complexes).

Quelles sont les implications de traiter un système discret comme s'il était continu? On considère l'exemple du modèle SIS présenté en section (1.1.2) et dont la stabilité a été analysée en sections (1.2.1) et (1.2.2). Si pour la densité de population actuelle un individu infecté transmet en moyenne la maladie à une personne tous les deux jours (i.e.  $iN = 0.5$ ) et guéri en moyenne après 6 jours (i.e.  $g = 1/6$ ), on peut s'attendre à ce que, en moyenne, un individu infecté transmette la maladie à  $R_0 = 3 > 1$  autres individus et donc qu'il y ait une épidémie. Cependant, il s'agit là de moyennes. S'il y avait un seul individu initialement ( $I_0 = 1$ ), il est possible qu'il guérisse avant de transmettre la maladie à qui que ce soit et dans ce cas, il n'y a pas d'épidémie. Des équations stochastiques permettraient de mieux tenir compte de tels effets.

La situation aurait été différente si on avait eu un grand nombre d'individus infectés initialement ( $I_0 \gg 1$ ) mais représentant une faible fraction de la population totale ( $I_0/N \ll 1$ ), elle-même grande. Il est probablement justifiable de considérer le système comme continu dans une telle limite, n'interdisant donc pas l'utilisation d'équations différentielles ordinaires.

### 1.3.2 Inexistence de sous groupe d'individus identiques

En général, chaque individu d'un système biologique est unique. Néanmoins, il peut normalement être incorporé à une catégorie d'individus semblables qui, dans le cas des modèles compartimentaux, devient l'un des compartiments. On utilise alors comme paramètres de ces compartiments la moyenne sur la population des paramètres correspondant pour chaque individu, négligeant ainsi les déviations à l'intérieur d'un même groupe. Une telle approche est normalement justifiable lorsque ces déviations sont pe-

tites face aux moyennes des paramètres, mais l'approximation risque d'influencer les résultats lorsque ce n'est pas le cas. Ceci devient particulièrement problématique lorsque les déviations de paramètres différents sont corrélées entre elles (e.g. taux de mortalité plus élevé chez des individus se développant plus lentement). Lorsque les populations sont hétérogènes, un modèle e.g. de type Monte Carlo, où on produit une population en sélectionnant leurs paramètres au hasard (en tenant compte d'éventuelles corrélations) dans une distribution suivie d'une moyenne sur plusieurs réalisations, pourrait apporter des résultats complémentaires.

### 1.3.3 Discernabilité et organisation des individus

La force d'un modèle compartimental repose sur le fait qu'il regroupe dans un même compartiment tous les individus d'une population se comportant de la même façon. Peu importe la grandeur de la population totale du système, il suffit maintenant d'établir les interactions entre un nombre constant et relativement petit de compartiments. Lorsque tous les individus d'un compartiment sont indiscernables (e.g. un individu infecté a autant de chances de transmettre la maladie à chacun des individus susceptibles), ces interactions sont aisément modélisables.

Il arrive qu'une organisation interne rende les individus discernables les uns des autres. La maladie peut par exemple mieux se propager à l'intérieur de certains sous-groupes plutôt qu'entre eux. Lorsque ces effets deviennent importants, on peut tout de même tenter d'augmenter le nombre de compartiments et ainsi traiter ces sous-groupes de façon distincte. Cependant, les méthodes d'analyse propres aux modèles compartimentaux cesseront d'être applicables s'il faut toujours plus de compartiments lorsque la population augmente : on tombe alors dans le domaine fort actif des «réseaux de contacts». Le lecteur intéressé pourra consulter [17, 18, 19] pour plus de détails sur ces nouvelles approches.

### 1.3.4 Évolution temporelle des individus

L'indiscernabilité des individus à l'intérieur d'un compartiment va plus loin que leurs paramètres biologiques ou leur organisation interne : il faut également qu'en un temps donné, des individus entrés dans le compartiment en des temps différents se comportent de la même façon. Ceci exclut par exemple la possibilité de donner un taux de mortalité plus élevé à des individus plus âgés ou de correctement traiter l'effet des délais<sup>15</sup> dans la

---

<sup>15</sup>Ce sont dans ce cas les taux de transferts qui sont fonction du temps passé dans le compartiment.

dynamique. Il est tout de même possible d'effectuer une approximation en utilisant des valeurs moyennes<sup>16</sup> si les paramètres varient peu en fonction du temps qu'ils passent dans le compartiment. Toutefois, le cas des délais est particulier.

On considère le modèle SEI<sup>17</sup> présenté en section (1.1.4) et utilise un raisonnement semblable à celui utilisé à l'équation (1.11) pour affirmer que si les individus exposés prennent un temps  $\tau$  pour passer du compartiment  $E$  à  $I$ , le taux de passage d'exposés à infectés sera  $k = 1/\tau$ . Ceci correspond à dire que s'il faut  $\tau$  jours pour que tous les individus exposés deviennent infectés, il y a une fraction  $k$  d'entre eux qui effectuent le passage chaque jour. Une telle vision continue des choses n'est certainement pas valable d'un point de vue temporel lorsque l'on introduit un grand nombre d'individus exposés «d'un seul coup» puisqu'une fraction  $k$  d'entre eux seront infectés le jour suivant alors qu'il ne devrait pas y en avoir un seul avant  $\tau$  jours. Ces phénomènes sont moins prononcés pour des changements plus lents et peuvent être acceptables lorsqu'on souhaite effectuer une analyse de stabilité plutôt que d'observer directement l'évolution temporelle du système.

Toutefois, ce genre de modèle réagit particulièrement mal lorsqu'un autre flux sortant (comme une mortalité) est ajouté au compartiment de délai. On ajoute au modèle un taux de natalité  $\beta$  (tous les nouveaux individus sont susceptibles) et un taux de mortalité  $\mu$  s'appliquant à tous les compartiments

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \beta(S + E + I) - iIS - \mu S \\ \frac{dE}{dt} &= iIS - kE - \mu E \\ \frac{dI}{dt} &= kE - \mu I \quad .\end{aligned}$$

On suppose maintenant que les individus exposés sont totalement découplés du reste du système (ce qui survient lorsque  $i = 0$  par exemple). Le système devient

$$\frac{dE}{dt} = -(k + \mu) E$$

et a pour solution

$$E(t) = E_0 e^{-(k+\mu)t}$$

si on place  $E_0$  individus nouvellement exposés dans le système à  $t = 0$ . Le nombre total

<sup>16</sup>Il s'agit plutôt de valeurs «efficaces» comme il faut pondérer la moyenne par le nombre d'individus restants parmi ceux ayant été introduit dans le compartiment au même moment.

<sup>17</sup>Des effets semblables surviennent dans des cas avec guérison, dans des stades d'évolutions ou dans tout autre phénomène impliquant un délai plutôt qu'une certaine probabilité à chaque instant.

d'individus effectuant éventuellement le passage vers les infectés devient donc

$$\int_0^{\infty} kE(t')dt' = \int_0^{\infty} kE_0e^{-(k+\mu)t'} dt' = \frac{kE_0}{k+\mu} = \frac{E_0}{1+\mu\tau}$$

selon ce modèle SEI. La situation que l'on souhaite initialement modéliser est que les  $E_0$  individus exposés à la maladie meurent à un taux  $\mu$  sans qu'aucun d'entre eux ne devienne infecté avant  $\tau$  jours, moment auquel les survivants deviennent tous infectés. On devrait donc avoir  $E_0e^{-\mu\tau}$  individus devenant infectés plutôt que  $(1+\mu\tau)^{-1}$ . En comparant les séries de Taylor

$$e^{-\mu\tau} = 1 - \mu\tau + \frac{1}{2}(\mu\tau)^2 + \mathcal{O}((\mu\tau)^3) \quad (1.16)$$

$$\frac{1}{1+\mu\tau} = 1 - \mu\tau + (\mu\tau)^2 + \mathcal{O}((\mu\tau)^3) \quad (1.17)$$

on peut remarquer que le modèle SEI possède le bon comportement lorsque le produit  $\mu\tau \ll 1$ . Cependant, pour de plus grandes valeurs, les ordres supérieurs deviennent rapidement importants et le modèle SEI surestime grandement<sup>18</sup> le nombre d'individus devenant éventuellement infectés.

On peut grandement améliorer le comportement de tels modèles SEI en ajoutant un grand nombre  $n$  de compartiments intermédiaires exposés successifs entre les susceptibles et infectés, créant ainsi un modèle<sup>19</sup> SE<sup>n</sup>I. Il est également possible d'utiliser des équations différentielles à délai plutôt que des équations différentielles ordinaires. Le chapitre suivant est consacré à l'étude de quelques unes de ces alternatives.

---

<sup>18</sup>L'importance de l'erreur n'est pas ici donnée par la *différence* entre ces deux quantités (qui ici est relativement petite et converge vers zéro) mais bien par leur *ratio* (divergeant exponentiellement).

<sup>19</sup>Notez que cette notation n'est pas utilisée dans la littérature, contrairement aux autres types de modèles vus jusqu'à présent.

# Chapitre 2

## Sur les délais I

Les modèles compartimentaux du chapitre 1 s'avèrent avoir des failles majeures face à la présence de délais dans le système à modéliser. Ce chapitre présente trois méthodes différentes utilisées dans la littérature, certaines plus que d'autres, pour tenir compte de tels délais. Leurs particularités, avantages et inconvénients sont mis en lumière et on développe des bases conceptuelles qui seront récupérées dans l'élaboration d'un nouveau modèle au chapitre 3.

### 2.1 Équations différentielles à délais

Lorsque l'on observe les systèmes d'équations différentielles du chapitre (1) et que l'on mentionne qu'elles ne tiennent pas correctement compte des délais, il peut être tentant de simplement introduire un délai dans l'instant auquel sont évalués un ou plusieurs des termes des membres de droite de ces équations. Cette section s'attarde à développer une méthode procédant de la sorte et on y constate que cette procédure se révèle plus complexe que l'on pourrait le croire à première vue.

#### 2.1.1 Un modèle simple à délais

On considère un cas où l'on souhaite modéliser une population d'insectes dont les individus peuvent être catégorisés en deux groupes : les larves et les adultes. On utilise respectivement les compartiments  $L$  et  $A$  pour représenter ces groupes et suppose que tous les individus à l'intérieur d'un même groupe se comportent de la même façon. On

suppose que les larves prennent un temps  $\tau_m$  pour devenir adultes et meurent à un taux  $\mu_L$  alors que les adultes produisent en moyenne  $\beta$  nouvelles larves par jour chacun<sup>1</sup> et meurent à un taux  $\mu_A$ . Puisque  $\beta A(t)$  larves naissent chaque jour et que  $\mu_L L(t)$  larves et  $\mu_A A(t)$  adultes meurent chaque jour, il est possible de représenter ce système à l'aide des équations différentielles à délais

$$\begin{aligned}\frac{dL(t)}{dt} &= \beta A(t) - \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_L L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_A A(t)\end{aligned}$$

où  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  est le flux de nouveaux adultes quittant le compartiment  $L$  pour aller au compartiment  $A$  en l'instant  $t$ . On pourrait croire à première vue que cette dernière quantité est simplement donnée par  $\phi_{L \rightarrow A}(t) = L(t - \tau_m)$ , mais il n'en est rien. Les larves qui passent à l'état adulte au temps  $t$  ne sont pas celles qui étaient présentes dans le compartiment  $L$  au temps  $t - \tau_m$  mais plutôt celles qui y ont été *ajoutées* en cet instant. Autre considération importante : des  $\beta A(t - \tau_m)$  larves ajoutées au temps  $t - \tau_m$ , seule une fraction  $e^{-\mu_L \tau_m}$  d'entre elles seront encore en vie au temps  $t$  pour pouvoir passer à l'état adulte. En tenant compte de ces points, le système devient<sup>2</sup>

$$\frac{dL(t)}{dt} = \beta A(t) - \beta e^{-\mu_L \tau_m} A(t - \tau_m) - \mu_L L(t) \quad (2.1a)$$

$$\frac{dA(t)}{dt} = \beta e^{-\mu_L \tau_m} A(t - \tau_m) - \mu_A A(t) \quad (2.1b)$$

Il est à noter que les conditions initiales d'un tel système doivent être spécifiées sur un intervalle de temps, ici de durée  $\tau_m$  (e.g.  $[-\tau_m, 0]$ ), plutôt qu'en un seul instant.

Alors que les modèles à équations différentielles ordinaires du chapitre 1 ne permettent de tenir compte des délais que de façon indirecte et dans certaines limites contraignantes, le système d'équations différentielles à délais (2.1) modélise le système de larves et d'adultes tel qu'il est présenté au début de cette section en tenant correctement compte du délai  $\tau_m$ . Il n'est cependant plus possible d'écrire directement les équations du modèle à partir des divers taux comme on le faisait précédemment.

En effet, lors de l'écriture des équations (2.1), il est nécessaire d'effectuer un pré-traitement équivalent à solutionner analytiquement l'équation (2.1a). On peut ainsi remarquer que l'équation (2.1b) semble être totalement indépendante de la population de larves  $L(t)$  : toute la dynamique des larves y a été intégrée à l'aide du flux  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  et la moindre modification de l'équation (2.1a) nécessite une révision de ce flux. Introduire un autre délai au système rajoute encore aux prétraitements devant être faits.

<sup>1</sup> $\beta$  prend en compte le ratio mâles/femelles et chaque adulte est ensuite considéré comme ayant un potentiel reproductif identique.

<sup>2</sup>La référence [2] utilise un modèle très semblable, si ce n'est de la présence d'un terme logistique de mortalité des adultes.

### 2.1.2 Ajout d'un délai

On suppose maintenant que, plutôt que de produire des larves à un taux moyen constant, les adultes produisent maintenant  $\tilde{\beta} = \beta\tau_p$  larves chacun à intervalles réguliers  $\tau_p$  jusqu'à leur mort. Les équations d'un tel système sont

$$\frac{dL(t)}{dt} = \phi_\beta(t) - \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_L L(t) \quad (2.2a)$$

$$\frac{dA(t)}{dt} = \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_A A(t) \quad (2.2b)$$

où  $\phi_\beta(t)$  est le flux des nouvelles naissances, devant lui aussi être fixé. De façon similaire à ce qui est fait en section (2.1.1), on peut déterminer

$$\phi_{L \rightarrow A}(t) = e^{-\mu_L \tau_m} \phi_\beta(t - \tau_m) \quad (2.3)$$

à l'aide du fait qu'une fraction  $e^{-\mu_L \tau_m}$  des  $\phi_\beta(t - \tau_m)$  larves produites en  $t - \tau_m$  seront encore vivantes à l'instant  $t$  de leur maturation. Pour ce qui est des nouvelles naissances, le flux

$$\phi_\beta(t) = \tilde{\beta} e^{-\mu_A \tau_p} \left( \phi_{L \rightarrow A}(t - \tau_p) + \frac{\phi_\beta(t - \tau_p)}{\tilde{\beta}} \right)$$

est obtenu en considérant que<sup>3</sup>  $\phi_{L \rightarrow A}(t - \tau_p) + \phi_\beta(t - \tau_p)/\tilde{\beta}$  adultes par intervalle de temps ont au temps  $t - \tau_p$  le potentiel de produire des larves au temps  $t$ , qu'une fraction  $e^{-\mu_A \tau_p}$  d'entre eux survivront jusqu'à cet instant  $t$  et que de chacun de ces survivants découlera  $\tilde{\beta}$  descendants. Le système devient donc

$$\begin{aligned} \frac{dL(t)}{dt} &= \phi_\beta(t) - e^{-\mu_L \tau_m} \phi_\beta(t - \tau_m) - \mu_L L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= e^{-\mu_L \tau_m} \phi_\beta(t - \tau_m) - \mu_A A(t) \end{aligned} \quad (2.4)$$

et la relation de récurrence<sup>4</sup>

$$\phi_\beta(t) = \tilde{\beta} e^{-\mu_A \tau_p} \left( e^{-\mu_L \tau_m} \phi_\beta(t - \tau_m - \tau_p) + \frac{\phi_\beta(t - \tau_p)}{\tilde{\beta}} \right) \quad (2.5)$$

<sup>3</sup>Puisqu'un adulte arrivant tout juste du stade larvaire produira des larves dans un temps  $\tau_p$  et qu'il en est de même pour un adulte venant de compléter un cycle de production de larves.

<sup>4</sup>En isolant  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  dans l'équation (2.2b) que l'on convertit en  $\phi_\beta(t - \tau_m)$  avec (2.3), il est possible d'expliciter la récurrence (2.5) sous une forme dépendant explicitement de  $A(t)$  et de sa première dérivée

$$\phi_\beta(t) = \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\mu_A k \tau_p} \left( \tilde{\beta} \left. \frac{dA(t')}{dt'} \right|_{t'=t-k\tau_p} + \mu_A A(t - k\tau_p) \right)$$

ce qui permet d'exprimer le système (2.4) de façon «autonome». Néanmoins, la discussion qui suit sur le travail de résolution devant être effectué avant même l'écriture du modèle sous forme d'équations différentielles à délais est toujours valable.

doit être respectée.

On peut constater que le système d'équations différentielles (2.4) joue un rôle plutôt «passif» de dénombrement alors que toute la dynamique de reproduction est traitée par la relation de récurrence (2.5). Tout comme cela se produit en section (2.1.1), le système doit être en partie résolu avant même que les équations différentielles soit clairement posées. Ces modèles à équations différentielles à délais permettent de traiter correctement les délais mais leur conception se fait de façon beaucoup moins «esthétique» que celle des modèles du chapitre 1. Ces efforts sont cependant récompensés par un modèle tenant correctement compte d'un nombre fini de délais fixes et il est possible d'utiliser un formalisme très semblable pour des distributions de délais.

### 2.1.3 Distribution de délais

Jusqu'ici, on a utilisé des délais clairement définis pour caractériser les temps requis à des phénomènes comme la maturation des larves ou le cycle de ponte d'insectes adultes. Cependant, dans le système biologique réel correspondant, on ne s'attend pas à ce que ces phénomènes soient de durée exactement égale pour tous les individus d'un groupe. Dans les cas où ces déviations sont négligeables, il peut être justifié d'utiliser un délai unique pour modéliser la situation. Il arrive cependant que cette approximation soit impossible et qu'une distribution de délais soit plus appropriée.

On reprend l'exemple du système larves/adultes utilisé en sections (2.1.1) mais cette fois en utilisant une distribution de délais  $\rho(\tau_m)$  respectant la condition de causalité

$$\rho(\tau_m) = 0 \quad \forall \quad \tau_m < 0$$

et la condition de normalisation

$$\int_0^{\infty} \rho(\tau') d\tau' = 1 \quad .$$

En excluant toutes considérations de mortalité, une larve nouvellement produite a une probabilité  $\rho(\tau_m)d\tau$  de prendre un temps dans l'intervalle  $[\tau_m, \tau_m + d\tau]$  pour passer à l'état adulte.

On utilise le même raisonnement qu'en section (2.1.1) pour calculer le flux  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  de larves passant à l'état adulte. Les larves ayant pris un délai compris dans l'intervalle  $[\tau_m, \tau_m + d\tau]$  pour passer à l'état adulte au temps  $t$  contribueront au flux pour  $\beta e^{-\mu_L \tau_m} \rho(\tau_m) A(t - \tau_m) d\tau$  nouveaux adultes et le flux total sera

$$\phi_{L \rightarrow A}(t) = \int_0^{\infty} \beta e^{-\mu_L \tau'} \rho(\tau') A(t - \tau') d\tau'$$

pour un système complet

$$\begin{aligned}\frac{dL(t)}{dt} &= \beta A(t) - \int_0^\infty \beta e^{-\mu_L \tau'} \rho(\tau') A(t - \tau') d\tau' - \mu_L L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= \int_0^\infty \beta e^{-\mu_L \tau'} \rho(\tau') A(t - \tau') d\tau' - \mu_A A(t) \quad .\end{aligned}$$

Cette façon de procéder peut être utilisée en autant qu'un seul terme de délai agit à la fois sur l'équation différentielle affectée par la distribution de délai et que cette distribution ne change pas sous évolution temporelle. Des complications plus sérieuses peuvent survenir lorsque l'on rend les paramètres du modèle dépendants du temps.

### 2.1.4 Variation des paramètres

Même si cela n'est pas explicitement mentionné au chapitre 1, aucune modification majeure n'est normalement nécessaire lorsqu'un ou plusieurs des paramètres d'un modèle compartimental à équations différentielles ordinaires varient dans le temps. Si on reprend l'exemple du système larves/adultes utilisé en sections (2.1.1) et (2.1.2), cette fois à l'aide d'un modèle compartimental tel que ceux présentés au chapitre 1, on a

$$\begin{aligned}\frac{dL(t)}{dt} &= \beta A(t) - mL(t) - \mu_L L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= mL(t) - \mu_A A(t)\end{aligned}$$

avec les correspondances  $m = 1/\tau_m$  (taux de maturation) et  $\beta = \frac{\hat{\beta}}{\tau_p}$  (taux de natalité). Le même modèle avec des paramètres variant en fonction du temps est tout simplement donné par

$$\begin{aligned}\frac{dL(t)}{dt} &= \beta(t)A(t) - m(t)L(t) - \mu_L(t)L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= m(t)L(t) - \mu_A(t)A(t) \quad .\end{aligned}$$

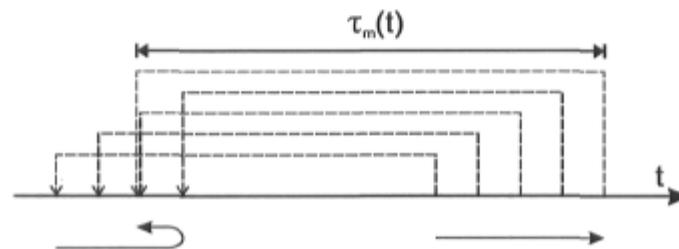
Il n'est généralement pas possible d'obtenir une solution analytique d'un tel système. Par contre, si les fonctions  $\beta(t)$ ,  $m(t)$ ,  $\mu_L(t)$  et  $\mu_A(t)$  sont suffisamment régulières, il est normalement relativement aisé d'en effectuer l'intégration numérique.

Il n'en est malheureusement pas de même avec les équations différentielles à délais. Si l'on souhaite obtenir un équivalent au système (2.1) (un seul délai, section (2.1.1)) où les paramètres  $\beta$ ,  $\mu_L$  et  $\mu_A$  peuvent varier dans le temps ( $\tau_m$  reste constant), il faut obtenir  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  en considérant ces variations. Ainsi, des  $\beta(t - \tau_m)A(t - \tau_m)$  larves

produites au temps  $t - \tau_m$ , la fraction de celles qui survivront jusqu'au temps  $t$  est maintenant<sup>5</sup> donné par  $\exp\left(-\int_{t-\tau_m}^t \mu_L(t')dt'\right)$  et le système prend la forme

$$\begin{aligned} \frac{dL(t)}{dt} &= \beta(t)A(t) - \beta(t - \tau_m) \exp\left(-\int_{t-\tau_m}^t \mu_L(t')dt'\right) A(t - \tau_m) - \mu_L(t)L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= \beta(t - \tau_m) \exp\left(-\int_{t-\tau_m}^t \mu_L(t')dt'\right) A(t - \tau_m) - \mu_A(t)A(t) \end{aligned} \quad (2.6)$$

Quoique légèrement plus lourd que (2.1), ce système demeure normalement possible à résoudre de façon numérique. Par contre, son utilisation requiert que le paramètre de délai  $\tau_m$  y soit toujours constant.



**Fig. 2.1: Effet de la variation du délai.** À tout instant  $t$  (point de départ des flèches en pointillé), on observe le nombre de larves ayant été produit à l'instant  $t - \tau_m(t)$  (pointe de la flèche en pointillé correspondante). On détermine ensuite combien de ces larves survivent à la période  $\tau_m(t)$  nécessaire à leur maturation puis retire ce nombre de larves à  $L(t)$  pour les ajouter à  $A(t)$ . Si le délai  $\tau_m(t)$  augmente trop rapidement (flèche rouge en pointillé), il est possible que la procédure venant d'être décrite mène au retrait de larves ayant déjà été retirées. Ceci n'est qu'un cas extrême d'un problème plus fondamental.

Lever cette dernière contrainte s'avère plus difficile qu'on ne pourrait le croire à première vue. La situation présentée en figure (2.1) met en évidence l'un des problèmes survenant si l'on effectue naïvement la substitution  $\tau_m \rightarrow \tau_m(t)$  dans l'équation (2.6). En un instant  $t$ , on «observe» le nombre de larves ayant été produites à l'instant  $t - \tau_m(t)$ , détermine combien d'entre elles sont encore en vie à l'instant  $t$ , puis enlève cette quantité au compartiment  $L$  pour le transférer dans le compartiment  $A$ . Maintenant, si le délai augmente trop rapidement, le point  $t - \tau_m(t)$  observé correspondra à des larves ayant déjà été traitées pour le passage à l'état adulte. Le fait de les enlever à nouveau révèle évidemment un problème et il est même possible d'obtenir des populations négatives en procédant de la sorte.

<sup>5</sup>On peut remarquer que pour  $\mu_L(t) = \mu_L$  constant, l'intégrale donne  $\mu_L \tau_m$  et on récupère correctement la forme  $e^{-\mu_L \tau_m}$  du système (2.1).

Cette situation n'est qu'une manifestation d'un problème beaucoup plus fondamental : les larves passant à l'état adulte pendant l'intervalle de temps  $[t, t + dt]$  ne sont pas celles produites sur  $[t - \tau_m(t), t - \tau_m(t) + dt]$  mais plutôt sur  $[t - \tau_m(t), t - \tau_m(t + dt) + dt]$ . Puisque l'on peut écrire  $\tau_m(t + dt) = \tau_m(t) + \tau'_m(t)dt + \mathcal{O}(dt^2)$  (où les termes d'ordre supérieurs sont négligeables), l'intervalle de temps où sont produites les larves passant à l'état adulte dans l'intervalle  $[t, t + dt]$  sera de largeur  $(1 - \tau'_m(t))dt$ . Ainsi,

$$\phi_{L \rightarrow A}(t)dt = \beta(t - \tau_m(t))(1 - \tau'_m(t)) \exp\left(-\int_{t - \tau_m(t)}^t \mu_L(t')dt'\right) A(t - \tau_m(t))dt \quad (2.7)$$

larves y seront produites et survivront jusqu'à l'intervalle  $[t, t + dt]$ .

Le critère  $\tau'_m(t) = 1$  correspond au cas limite où le délai augmente à la même vitesse que le temps s'écoule. Passé ce seuil ( $\tau'_m(t) > 1$ ), le phénomène présenté en figure (2.1) entre en jeu et il ne faut plus faire passer les larves en  $t - \tau_m(t)$  à l'état adulte (comme elles y sont déjà) en désactivant le flux  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  (i.e.  $\phi_{L \rightarrow A}(t) = 0$  pour ces temps). Il ne pourra pas être réactivé aussitôt que  $\tau'_m(t) \leq 1$  mais il faudra plutôt attendre que  $t - \tau_m(t)$  «rattrape» le dernier point où le flux avait été actif.

Le système qui découle de ces remarques est gouverné par les équations

$$\begin{aligned} \frac{dL(t)}{dt} &= \beta(t)A(t) - \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_L(t)L(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} &= \phi_{L \rightarrow A}(t) - \mu_A(t)A(t) \end{aligned} \quad (2.8)$$

où  $\phi_{L \rightarrow A}(t)$  est donné par l'équation (2.7) lorsque le flux est activé et par  $\phi_{L \rightarrow A}(t) = 0$  lorsqu'il ne l'est pas. Ce système permet la variation du délai  $\tau_m(t)$  (ainsi que de ses autres paramètres), est auto-cohérent et peut être résolu de façon numérique au prix de quelques modifications des algorithmes d'intégration. Néanmoins, il reste assez lourd<sup>6</sup> et son obtention est inesthétique comparativement aux méthodes simples et directes du chapitre 1.

De plus, ce système permet de varier le délai entre le temps actuel et l'instant où ont été produites les larves passant maintenant à l'état adulte, certes, mais est-ce là réellement ce que l'on souhaite obtenir ? Si les conditions extérieures (e.g. température) sont favorables à un développement rapide des larves en un temps  $t$  mais qu'elles se détériorent peu après, on a  $\tau_m(t) < \tau_m(t + \epsilon)$  où  $0 < \epsilon \ll \tau_m(t)$ . Si la variation des conditions est suffisante pour que  $\tau'_m(t + \epsilon) > 1$ , la situation décrite jusqu'ici prévoit

<sup>6</sup>Ceci est d'autant plus vrai pour un modèle utilisant des distributions de délais (telles que celles de la section (2.1.3)) pouvant cette fois varier dans le temps.

qu'aucune larve n'atteindra l'état adulte pendant un certain temps (approximativement d'une durée de  $\tau_m(t+\epsilon) - \tau_m(t)$  s'il n'y a pas d'autres variations) et ce comportement est consistant avec une telle variation du délai. Par contre, d'un point de vue «biologique», certaines larves étaient probablement déjà en un point avancées dans leur processus de maturation à l'instant  $t + \epsilon$  et devraient passer à l'état adulte bientôt, ne créant ainsi pas de coupure nette où aucun nouvel adulte n'est produit. Il est possible d'imaginer une fonction  $\tilde{\tau}_m(t)$  variant plus lentement et tenant compte de cet effet de «mémoire» des conditions (ou délais) passées mais d'autres types de modèles sont mieux adaptés et tiennent intrinsèquement compte de ce genre de situations.

## 2.2 Une méthode Monte Carlo

Les méthodes de type *Monte Carlo* se distinguent des autres méthodes numériques par leur utilisation de distributions aléatoires dans leur algorithme. Cette section présente de façon plutôt concise<sup>7</sup> une méthode Monte Carlo pour traiter des situations épidémiologiques où des délais interviennent et sont importants dans la dynamique du système. On introduit d'abord le modèle de base puis y ajoute quelques variations et le compare à ceux présentés jusqu'à présent.

### 2.2.1 Le modèle

On souhaite modéliser une situation où un délai  $\tau$  s'écoule entre deux événements affectant des individus. La méthode introduite ici consiste simplement à mettre de côté pendant un temps  $\tau$  les individus affectés par le premier événement puis leur faire subir le second événement lorsque ce temps est écoulé. Si la population considérée est constituée d'un nombre suffisamment petit d'individus discrets (e.g. un petit nombre d'humains, des bêtes d'élevage etc.), il peut être envisageable de considérer chaque individu de façon indépendante et isolée. Par contre, pour des populations plus considérables (e.g. des populations d'insectes, de rongeurs etc.), il est plus réaliste d'un point de vue numérique de regrouper ces individus en groupes plutôt que de les traiter individuellement.

Lorsque le délai entre les deux événements n'est pas bien défini mais plutôt fourni

---

<sup>7</sup>Ce modèle n'a pas été étudié dans le cadre du travail rapporté dans ce mémoire. Il a fait l'objet d'une conversation personnelle [7] après une conférence [8] et est mentionné ici en tant qu'alternative possible. Il s'avère de plus très utile sur le plan conceptuel à la section (3.2).

par une distribution  $\rho(\tau)$  (comme à la section (2.1.3)), il est possible de sélectionner aléatoirement un délai dans cette distribution pour chacun des groupes (d'où la désignation «Monte Carlo»). La distribution  $\rho(\tau)$  peut être quelconque (en autant qu'elle puisse être normalisée) et il s'agit là en fait de l'un des attraits majeurs de cette méthode. Dans une telle approche, l'utilisation d'un nombre plus élevé de groupes apporte de meilleurs résultats et il est normalement nécessaire d'en effectuer une moyenne sur plusieurs réalisations.

La question du choix de la méthode utilisée pour former les groupes est délicate. Il est par exemple possible de former un nouveau groupe à intervalles de temps constants ou encore d'accumuler le flux d'entrée jusqu'à une certaine valeur avant de former un groupe, uniformisant ainsi leur contenu en individu plutôt que leur distribution temporelle. La seconde méthode concentre probablement mieux les ressources numériques de la simulation aux «endroits» qui semblent importants mais risque de ne pas en déployer suffisamment là où la dynamique est plus lente. Il est donc envisageable de considérer une méthode intermédiaire formant des groupes relativement uniformes mais jamais séparés temporellement par plus d'une certaine quantité. Dans tous les cas, on doit considérer la quantité de ressources libérées suite à l'écoulement du délai des groupes lors de l'attribution de nouvelles ressources. Il s'avère cependant que ce modèle possède certains avantages pouvant justifier ces nouvelles complications d'ordre numérique.

## 2.2.2 Caractéristiques du modèle

Le modèle présenté en section (2.2.1) est très «direct» dans le sens où on traite un délai entre deux événements par une simple attente d'une durée de ce délai. Il en découle un avantage considérable sur le modèle à équations différentielles à délais présenté en section (2.1) : aucun prétraitement n'est nécessaire à l'écriture d'un modèle Monte Carlo de ce type.

Ainsi, on peut considérer chacun des groupes comme un compartiment  $A_k$  indépendant où un indice  $k$  différent est attribué à chaque groupe. Si ces individus sont susceptibles à une mortalité  $\mu$ , on peut écrire

$$\frac{dA_k(t)}{dt} = -\mu A_k(t) \quad (2.9)$$

pour chacun de ces compartiments et le nombre total d'individus actuellement dans cet état intermédiaire entre deux événements est simplement donné par la somme  $\sum_k A_k(t)$  en tout temps  $t$ . De plus, ceci reste vrai si l'on modifie la distribution  $\rho(\tau)$  au fil du temps.

Il est mentionné en section (2.1.4) qu'un modèle pouvait être auto-cohérent face à un délai  $\tau(t)$  pouvant varier dans le temps sans pour autant correctement représenter la situation biologique que l'on a tenté de modéliser. Dans les systèmes à équations différentielles à délais de la section (2.1), ce qui se produit à l'instant  $t$  est fonction de ce qui s'est produit à l'instant  $t^* = t - \tau(t)$ . Dans le modèle Monte Carlo tel qu'introduit jusqu'ici, ce qui se produit à l'instant  $t$  est fonction de ce qui s'est produit à l'instant  $t^* = t - \tau(t^*)$ . Or, on peut s'attendre à ce que dans un système biologique le délai entre les instants  $t^*$  et  $t$  soit fonction des conditions du système durant tout l'intervalle  $[t^*, t]$ . Il est également mentionné en (2.1.4) qu'il peut être possible de convertir  $\tau(t)$  en une fonction  $\tilde{\tau}(t)$  tenant compte de ces phénomènes (par un processus s'apparentant à un filtre passe-bas) mais qu'une telle entreprise risque de s'avérer périlleuse. Le modèle Monte Carlo introduit dans cette section est beaucoup mieux adapté à un tel ajout.

Soit une quantité  $x_k \in [0, 1]$  définie pour chacun des groupes  $k$  comme étant nulle à l'instant  $t_k^*$  où le processus «d'attente» est déclenché et comme  $x = 1$  à l'instant  $t_k$  où il se termine. Les valeurs intermédiaires peuvent être obtenues grâce à

$$x_k(t) = \int_{t_k^*}^t m(t') dt' \quad (2.10)$$

où le taux  $m(t)$  est défini comme respectant

$$\int_{t_k^*}^{t_k} m(t') dt' = 1 \quad .$$

Dans le cas d'un délai indépendant du temps, on a  $m = 1/\tau$  et on peut remarquer une correspondance directe avec les modèles de type SEI ou ceux de passage d'un stade évolutif à un autre du chapitre 1. On peut généraliser cette relation au cas dépendant du temps  $m(t) = 1/\tau(t)$  si on définit  $\tau(t)$  comme correspondant au délai qui aurait été nécessaire si les conditions aux temps passés et futurs correspondent toutes à celles régnant actuellement. On montre en section (3.1.4) que cette façon de procéder est entre autre compatible avec les «degrés-jours» utilisés en biologie.

Contrairement au modèle à équations différentielles à délai de la section (2.1), ce modèle Monte Carlo peut être transposé directement<sup>8</sup> vers un cas où la mortalité (équation (2.9)) est jointe à une distribution de délais  $\rho(\tau, t)$  dépendante du temps, sans

<sup>8</sup>Une légère difficulté survient lorsque l'on souhaite rendre la distribution de délais dépendante du temps : si le délai est sélectionné aléatoirement dans la distribution lorsque le groupe est créé, comment le modifier dans le temps par la suite ? Lorsque la variation dans le temps de la distribution correspond à une translation, i.e.  $\rho(\tau, t) = \rho(\tilde{\tau}(t) + \tau)$ , la réponse à cette question est simple : sélectionner un délai  $\tau_k$  au hasard dans la distribution mais en utilisant  $\tilde{\tau}(t) = 0$  puis par la suite utiliser  $m_k(t) = 1/(\tau_k + \tilde{\tau}(t))$  dans l'équation (2.10). Si la forme de la distribution est affectée par l'évolution temporelle, une solution possible serait de conserver la «position relative» dans la distribution du délai sélectionné aléatoirement

intégration partielle préalable du modèle. Malgré le fait que de grandes quantités de ressources informatiques peuvent être nécessaires pour obtenir la précision désirée, l'approche Monte Carlo est d'implantation aisée et demeure compétitive sur le plan computationnel dans plusieurs cas. Cependant, cette méthode est très numérique et est difficilement utilisable d'un point de vue analytique. Le modèle introduit en section (3.2) lui emprunte tout de même certains concepts dans le but d'accélérer les calculs d'un modèle très général découlant conceptuellement des chaînes de compartiments de la section suivante.

## 2.3 Chaînes de compartiments

On mentionne à la fin de la section (1.3.4) qu'un modèle de type SEI contenant une succession d'un grand nombre de compartiments exposés  $E$  (formant ainsi un modèle SE<sup>n</sup>I) permet de mieux tenir compte des délais que les simples modèles SEI qui y sont présentés. Cette section a pour but de justifier ces allégations ainsi que de préparer le terrain pour les modèles diffusifs introduits au chapitre 3.

### 2.3.1 Correspondance avec un délai

Soit une séquence de  $n$  compartiments  $A_k$  où  $k \in \{0, 1, \dots, n-1\}$ . On souhaite que le flux  $\phi_i(t)$  d'individus introduits dans le compartiment  $A_0$  en l'instant  $t$  quitte le compartiment  $A_{n-1}$  au temps  $t + \tau$ . Les modèles de type SEI (sans mortalité) du chapitre 1 correspondent au cas  $n = 1$  gouverné par l'équation

$$\frac{dA_0(t)}{dt} = \phi_i(t) - \frac{1}{\tau}A_0(t)$$

où le flux de sortie est donné par  $\phi_o(t) = \tau^{-1}A_0(t)$ . On peut enchaîner  $n > 1$  de ces compartiments en utilisant le flux de sortie de l'un d'entre eux comme flux d'entrée du suivant. Les individus doivent cependant passer un temps  $\tau/n$  dans chacun de ces compartiments pour qu'ils prennent au total un temps  $\tau$  pour traverser les  $n$  compartiments.

---

au temps  $t_k$  et ce pour tout les temps  $t$  ultérieurs. Puisque la distribution est normalisée, ce critère peut s'écrire  $\int_0^{1/m_k(t)} \rho(\tau', t) d\tau' = \int_0^{1/m_k(t_k)} \rho(\tau', t_k) d\tau' \forall t \geq t_k$ . Cette procédure reste tout de même relativement simple.

Le système devient donc

$$\begin{aligned}\frac{dA_0(t)}{dt} &= \phi_i(t) - \frac{n}{\tau}A_0(t) \\ \frac{dA_k(t)}{dt} &= \frac{n}{\tau}(A_{k-1}(t) - A_k(t)) \quad \forall k \in \{1, 2, \dots, n-1\}\end{aligned}\tag{2.11}$$

et le flux de sortie est cette fois donné par  $\phi_o(t) = n\tau^{-1}A_{n-1}(t)$ .

La section (B.1) de l'annexe B montre que lorsqu'un nombre infini de compartiments est utilisé, le système (2.11) a pour solution  $\phi_o(t) = \phi_i(t - \tau)$  et correspond donc à un délai. Pour un nombre de compartiments fini mais tout de même très grand, les sections (B.3) et (B.4) montrent que le flux réel est plutôt donné (approximativement) par la convolution

$$\rho(t) = \left( \frac{\sqrt{n}e^{-n(t-\tau)^2/(2\tau^2)}}{\sqrt{2\pi\tau}} \right)\tag{2.12}$$

$$\phi_o(t) \sim (\rho * \phi_i)(t) \quad .\tag{2.13}$$

La correspondance avec un délai n'est donc pas parfaite puisque des variations rapides dans  $\phi_i$  ne se répercutent pas directement sur  $\phi_o$ . En plus d'être retardé par un délai  $\tau$ , le flux de sortie correspond à une version filtrée du flux d'entrée telle que l'on obtiendrait en effectuant une moyenne glissante avec un poids gaussien d'écart type  $\tau/\sqrt{n}$ . Augmenter le nombre de compartiment rend donc le système plus représentatif d'un réel délai mais la convergence est plutôt lente, de l'ordre de  $\sqrt{n}$ . Ce phénomène correspondant à une «erreur» par rapport à un réel délai  $\tau$  mais il est également possible d'en profiter afin de tenir compte de variabilité dans le délai.

### 2.3.2 Vers un modèle diffusif

La section (1.3.4) mentionne qu'un modèle de type SE<sup>n</sup>I avec  $n$  élevé traite mieux les systèmes contenant des délais qu'un modèle SEI de base. On explique en section (2.3.1) qu'il existe une correspondance directe entre une chaîne infinie de compartiments et un modèle à équations différentielles à délais tel que ceux de la section (2.1). Même lorsque  $n$  reste fini, les sections (B.3) et (B.4) montrent que, pour un nombre suffisamment élevé de compartiments, le délai nécessaire pour traverser les  $n$  compartiments correspond en moyenne au délai  $\tau$  que l'on souhaite obtenir.

Cependant, on observe également un étalement des distributions pour des chaînes finies. Il s'avère que ce phénomène, pouvant être perçu comme une erreur de modélisation, peut également correspondre à une distribution de délais  $\rho(\tau)$  (équation (2.12))

telles que celles utilisées en sections (2.1.3) et (2.2). En effet, une impulsion  $\phi_i(t) = \delta(t)$  apporte une sortie  $\phi_o(t) = \rho(t)$  et des individus entrant tous dans la chaîne au même instant la quitteront après des délais  $\tau$  différents respectant la distribution  $\rho(\tau)$ .

Les chaînes de compartiments peuvent donc être utilisées pour modéliser des distributions de délais à la condition que ces distributions soient approximativement des Gaussiennes. Le fait que plusieurs phénomènes naturels montrent une distribution de délais gaussienne, dû au théorème central de la limite, rend cette possibilité intéressante. Cependant, on doit également considérer que l'écart type  $\tau/\sqrt{n}$  est directement lié au délai par le facteur  $1/\sqrt{n}$  et que  $n$  doit être entier et suffisamment grand. Le premier de ces critères, soit  $n \in \mathbb{N}^*$ , réduit les choix d'écart type possibles lorsqu'ils sont près de  $\tau$ . Ceci n'est pas vraiment contraignant puisque l'erreur commise par cette modélisation en chaîne de compartiment est déjà assez grande dans cette limite. Pour ce qui est du second critère, soit que  $n$  soit suffisamment grand, l'expérience montre que ce genre de modèles apporte des résultats satisfaisants pour  $n \geq 10$ . Si la forme de la distribution n'est pas particulièrement importante, il est possible d'utiliser des quantités aussi petites que  $n = 3$  ou 4 mais mieux vaut alors calculer la forme de  $\rho(\tau)$  à partir de la «réponse impulsionnelle» (formalisme de la section (B.4)) plutôt que de considérer qu'il s'agit d'une Gaussienne.

Le délai peut être directement rendu dépendant du temps sans aucune autre modification du système. Cependant, puisque le paramètre  $n$  est fixé pour un modèle donné, l'écart type de la distribution sera également affecté par la modification du délai moyen. Puisqu'il s'agit de modèles compartimentaux, on peut également ajouter la mortalité au modèle sans aucun prétraitement ni modification particulière autre que le simple ajout du terme de mortalité

$$\frac{dA_k(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} (A_{k-1}(t) - A_k(t)) - \mu A_k(t) \quad .$$

Ces modèles à chaîne de compartiments possèdent donc l'élégance des modèles compartimentaux du chapitre 1 (construction simple et absence de prétraitement) tout en pouvant, dans une certaine limite, traiter correctement des distributions de délais. De plus, les traitements de l'annexe B montrent qu'il existe une correspondance entre la position relative d'un compartiment dans la chaîne et un «niveau de développement»  $x$  comparable à celui de l'équation (2.10), ceci permettant une meilleure représentation de la situation naturelle que ne l'aurait fait un modèle à équations différentielles à délais. Ils présentent également l'avantage de pouvoir être étudiés analytiquement à l'aide de l'analyse de stabilité présentée en section (1.2.2) et élaborée en section (A.1). Ils possèdent cependant des restrictions quant à la distribution de délais et notamment, leur écart type est contraint à être une fraction  $1/\sqrt{n}$  de leur délai où  $n$  est lui

même contraint à une certaine fourchette de valeurs. Le nombre de compartiments doit être suffisamment grand pour que l'on puisse utiliser l'approximation gaussienne mais également suffisamment petit pour que le système puisse être intégré numériquement.

La section (B.5) montre que les solutions des chaînes de compartiments répondent à une équation aux dérivées partielles importante en physique : l'équation de diffusion. Il s'avère que les solutions de cette équation possèdent les mêmes avantages que ceux venant d'être mentionnés pour les chaînes de compartiments tout en permettant de relaxer certaines contraintes gênantes. Le chapitre 3 fait usage de l'équation de diffusion comme noyau d'un modèle aux richesses étonnantes.

# Chapitre 3

## Sur les délais II

Au chapitre 1, on énonce que l'une des conditions nécessaires à l'utilisation de modèles compartimentaux est que la dynamique d'un individu soit indépendante du temps écoulé depuis qu'il est dans ce compartiment. Jointe à d'autres hypothèses simplificatrices, cette condition permet la construction de modèles simples et élégants applicables à une multitude de situations. Cependant, il s'avère que c'est cette même condition qui rend inadéquat le traitement des délais par ces modèles. Au chapitre 2, trois alternatives ont été explorées pour contourner ce problème : gérer certains flux en observant directement un état passé du système plutôt que l'état actuel, discrétiser les populations en des groupes d'individus ayant passé un temps semblable dans cet état pour pouvoir les traiter de la même façon et enfin enchaîner un grand nombre de compartiments dans l'idée que ceux placés plus loin dans la séquence devraient normalement contenir des individus ajoutés à la chaîne il y a plus longtemps que ceux placés au tout début. C'est à cette dernière approche que ce chapitre emprunte le plus de concepts en introduisant les modèles diffusifs. En plus d'être très généraux et simples d'utilisation, ils permettent de conserver des informations sur l'historique des individus et donc de traiter adéquatement les délais. En effectuant certaines approximations additionnelles et en récupérant certains concepts des modèles Monte Carlo du chapitre précédent, on trouve une solution semi-analytique à ces modèles diffusifs et introduit ainsi des modèles basés sur une approche en cohortes.

## 3.1 Modèles diffusifs

On constate en section (2.3) que la position d'un compartiment dans une chaîne apporte des informations sur le temps écoulé depuis que les individus qu'il contient ont été ajoutés à la chaîne. On y voit également que cette mémoire est parfaite dans la limite où un nombre infini de compartiments est utilisé et qu'il y a correspondance avec un modèle à délais sans les complications de ce dernier reliées au prétraitement. Dans cette limite, la dynamique d'une chaîne de compartiments correspond à celle de l'équation de transport (section (B.1)) et il est possible de d'utiliser cette équation pour concevoir un modèle profitant des avantages d'une chaîne de compartiments infinie<sup>1</sup>. Cependant, il s'avère que «l'erreur» commise en utilisant un nombre fini de compartiments permet de tenir compte d'une distribution de délais et on voit en section (B.5) que la dynamique du système s'approche alors plutôt de celle de l'équation de diffusion. C'est afin de profiter simultanément de tous ces avantages que cette section élabore un modèle basé sur cette dernière équation.

### 3.1.1 Postulat des modèles diffusifs

Soit la quantité  $x \in \mathbb{R}$  caractérisant l'état<sup>2</sup> d'un individu faisant partie d'un compartiment  $A$ . On définit la densité d'individus  $A(x, t)$  de façon à ce qu'il y ait  $A(x, t)dx$  individus dont l'état est compris dans l'intervalle infinitésimal  $[x, x + dx]$  au temps  $t$ . Le nombre d'individus tout état confondu dans le compartiment  $A$  est au temps  $t$  donné par  $A(t) = \int_{-\infty}^{\infty} A(x', t)dx'$ .

On peut remarquer que ce formalisme est très semblable à celui utilisé en section (2.3) lorsque l'on y effectue l'approximation qu'une séquence d'un grand nombre de compartiments puisse être considérée comme continue. Cette approximation permet d'y constater que la solution d'un tel système tend asymptotiquement vers la solution de l'équation de diffusion. On y mentionne également qu'il s'avère exister une correspondance directe entre ces solutions et un système possédant une distribution gaussienne de délais.

---

<sup>1</sup>En fait, il est tout à fait logique et justifiable d'utiliser l'équation de transport pour modéliser un vieillissement d'individus (translation dans l'espace d'âge) sans avoir à établir de lien avec une chaîne de compartiments (e.g. [13]).

<sup>2</sup>On voit dans les sections suivantes que cet état, défini ici de façon tout à fait générale, peut être utilisé pour caractériser l'âge des individus, leur niveau de développement, la progression de l'incubation d'une maladie etc.

On postule le *modèle diffusif* respectant l'équation de diffusion

$$\frac{\partial A(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 A(x, t)}{\partial x^2} - v \frac{\partial A(x, t)}{\partial x} - \mu A(x, t) \quad (3.1)$$

où  $D$  est le coefficient de diffusion,  $v$  la vitesse de déplacement dans la direction des  $x$  positifs et  $\mu$  le taux de pertes (normalement dues à la mortalité). Ce postulat est justifié *a posteriori* en section (3.1.2) par le fait qu'il correspond, dans certaines limites, à un compartiment conservant la mémoire du temps depuis lequel on lui a ajouté chacun des individus. De façon plus générale, on voit également que ses solutions détiennent des caractéristiques très intéressantes pour un modèle tel que celui que l'on souhaite établir.

### 3.1.2 Correspondance avec un compartiment à mémoire

Cette section a pour but de montrer que lorsque  $D = 0$  et  $v = 1$  pour tout  $t$ , le modèle diffusif postulée en section (3.1.1) correspond directement à un compartiment muni d'une mortalité  $\mu$  et conservant la mémoire du «temps écoulé»  $x$  depuis lequel chacun des individus le composant a été ajouté en  $x = 0$ . Dans de telles conditions, le modèle devient

$$\frac{\partial A(x, t)}{\partial t} = - \frac{\partial A(x, t)}{\partial x} - \mu A(x, t) \quad . \quad (3.2)$$

Cette équation de transport est très semblable à l'équation (B.3) de la section (B.1) à la différence qu'elle possède un «amortissement»  $\mu$ . Elle a pour solution  $A(x, t) = A(x - t', t - t')e^{-\mu t'}$

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial A(x, t + t')}{\partial t'} \right|_{t'=0} &= - \left. \frac{\partial A(x', t)}{\partial x'} \right|_{x'=x} - \mu A(x, t) \\ \left. \frac{\partial (A(x - t', t)e^{-\mu t'})}{\partial t'} \right|_{t'=0} &= - \left. \frac{\partial A(x', t)}{\partial x'} \right|_{x'=x} - \mu A(x, t) \\ \left( e^{-\mu t'} \frac{\partial A(x - t', t)}{\partial t'} - \mu e^{-\mu t'} A(x - t', t) \right) \Big|_{t'=0} &= - \left. \frac{\partial A(x', t)}{\partial x'} \right|_{x'=x} - \mu A(x, t) \\ - \left. \frac{\partial A(x', t)}{\partial x'} \right|_{x'=x} - \mu A(x, t) &= - \left. \frac{\partial A(x', t)}{\partial x'} \right|_{x'=x} - \mu A(x, t) \quad . \end{aligned}$$

On souhaite que la seule «source» d'individus présents dans le compartiment  $A$  soit le flux  $\phi_i(t)$  ajouté en  $x = 0$  à chaque instant  $t$  et de façon plus concrète, ceci correspond à une *condition de Dirichlet*<sup>3</sup>  $A(0, t) = \phi_i(t)$  à la frontière gauche du domaine  $x \in [0, \infty]$ . La solution sera donc reliée au flux par

$$A(x, t) = e^{-\mu x} \phi_i(t - x) \quad (3.3)$$

<sup>3</sup>Ceci est particulier au cas  $D = 0$  et  $v = 1$ .

et on peut observer que les  $A(x, t)dx$  individus ayant un paramètre d'état dans l'intervalle  $[x, x + dx]$  au temps  $t$  sont les survivants des  $\phi(t - x)dx = \phi(t - x)dt$  individus qui ont été ajoutés au compartiment  $x$  unités de temps auparavant (avec un taux de survie de  $e^{-\mu x}$ ). La variable d'état  $x$  représente donc en quelque sorte l'«âge» des individus du compartiment. En fait, si les nouveaux individus ajoutés par le flux  $\phi(t)$  correspondent à des individus venant de naître, l'analogie avec l'âge est complète.

La forme de l'équation (3.3) n'est pas sans rappeler celle des équations différentielles à délai de la section (2.1). Aussi, si l'on désire que le compartiment  $L$  représente des larves d'insectes ajoutées en  $x = 0$  par le flux  $\phi_\beta(t)$  et passant à l'état adulte lorsqu'elles atteignent l'âge  $x = \tau_m$ , le nombre de nouveaux adultes produit pendant l'intervalle de temps  $[t, t + dt]$  sera  $L(\tau_m, t)dt = e^{-\mu\tau_m}\phi_\beta(t - \tau_m)dt$ , soit le même que celui prédit par l'équation (2.3).

Les équations (3.3) et (2.3) sont néanmoins totalement différentes sur le plan conceptuel : la première est la solution du modèle représenté par l'équation (3.2) alors que la seconde fait partie des postulats nécessaires à l'écriture d'un modèle à équations différentielles à délai. De plus, on a vu que l'équation (2.3) n'est plus valide lorsque la mortalité  $\mu$  était rendu fonction du temps et il en sera bien entendu de même pour (3.3). Cependant, l'équation transport (3.2) tient toujours si l'on y effectue une simple substitution de la mortalité pour  $\mu(t)$  et en fait, on peut même utiliser  $\mu(x, t)$  pour la rendre dépendante de l'âge  $x$ .

Il est donc possible d'utiliser une version simplifiée de l'équation de diffusion (3.1) pour produire un modèle conservant la mémoire du «temps écoulé» depuis que les individus ont été ajoutés aux compartiments le composant. On voit plus loin qu'un modèle diffusif complet permet ces mêmes possibilités en plus de posséder d'autres avantages intéressants. Pour ce faire, une solution plus générale des modèles diffusifs est nécessaire.

### 3.1.3 Solutions de l'équation de diffusion

Lorsque les modèles diffusifs ne possèdent pas de frontières, il peuvent être solutionnés analytiquement et ce même pour des paramètres  $D(t)$ ,  $v(t)$  et  $\mu(t)$  variant en fonction du temps. On obtient d'abord la solution de l'équation de diffusion pour une condition initiale  $\tilde{A}(x, 0) = \delta(x)$  grâce à l'*Ansatz*

$$\tilde{A}(x, t) = \frac{\tilde{A}(t)}{\sqrt{2\pi\sigma(t)}} \exp\left(\frac{-(x - \bar{x}(t))^2}{2\sigma^2(t)}\right) \quad (3.4)$$

où  $\sigma(t)$ ,  $\bar{x}(t)$  et  $\tilde{A}(t)$  sont des fonctions indéterminées du temps correspondant respectivement à l'écart type, la moyenne et l'aire (population totale) de la distribution  $\tilde{A}(x, t)$ . Pour les déterminer et vérifier l'Ansatz, on introduit cette solution dans l'équation de diffusion (3.1)

$$\begin{aligned} & \left[ \left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^3(t)} - \frac{1}{\sigma(t)} \right) \frac{d\sigma(t)}{dt} + \frac{(x - \bar{x})}{\sigma^2(t)} \frac{d\bar{x}(t)}{dt} + \frac{1}{\tilde{A}(t)} \frac{d\tilde{A}(t)}{dt} \right] \tilde{A}(x, t) = \\ & \left[ D(t) \left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^4(t)} - \frac{1}{\sigma^2(t)} \right) - v(t) \left( -\frac{(x - \bar{x}(t))}{\sigma^2(t)} \right) - \mu(t) \right] \tilde{A}(x, t) \\ & \left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^3(t)} - \frac{1}{\sigma(t)} \right) \frac{d\sigma(t)}{dt} + \frac{(x - \bar{x})}{\sigma^2(t)} \frac{d\bar{x}(t)}{dt} + \frac{1}{\tilde{A}(t)} \frac{d\tilde{A}(t)}{dt} = \\ & \frac{D(t)}{\sigma(t)} \left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^3(t)} - \frac{1}{\sigma(t)} \right) + v(t) \left( \frac{(x - \bar{x}(t))}{\sigma^2(t)} \right) - \mu(t) \quad . \quad (3.5) \end{aligned}$$

On souhaite que la population totale  $\tilde{A}(t)$  soit uniquement dépendante de la mortalité  $\mu(t)$  et on souhaite donc que leur contribution à l'équation (3.5) se compense

$$\frac{1}{\tilde{A}(t)} \frac{d\tilde{A}(t)}{dt} = -\mu(t) \quad .$$

Cette équation est séparable et de solution

$$\tilde{A}(t) = e^{-\int_0^t \mu(t') dt'}$$

où la condition initiale  $\tilde{A}(0) = 1$  a été utilisée. Dans le cas particulier où  $\mu(t) = \mu$  est indépendant du temps, l'aire est donnée par  $\tilde{A}(t) = e^{-\mu t}$ . De la même façon, on souhaite que la moyenne  $\bar{x}(t)$  soit uniquement dépendante de la vitesse  $v(t)$  et demande donc

$$\frac{(x - \bar{x})}{\sigma^2(t)} \frac{d\bar{x}(t)}{dt} = v(t) \left( \frac{(x - \bar{x}(t))}{\sigma^2(t)} \right)$$

qui est également séparable. La solution est

$$\bar{x}(t) = \int_0^t v(t') dt'$$

où on a utilisé  $\bar{x}(0) = 0$ . Pour une vitesse  $v(t) = v$  indépendante du temps, la moyenne est donc simplement  $\bar{x}(t) = vt$ . Enfin, on demande que  $\sigma(t)$  ne dépende que de  $D(t)$  et il faut

$$\left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^3(t)} - \frac{1}{\sigma(t)} \right) \frac{d\sigma(t)}{dt} = \frac{D(t)}{\sigma(t)} \left( \frac{(x - \bar{x}(t))^2}{\sigma^3(t)} - \frac{1}{\sigma(t)} \right)$$

qui est également séparable et a pour solution

$$\sigma^2(t) = 2 \int_0^t D(t') dt'$$

où on a utilisé  $\sigma(0) = 0$ . Pour un coefficient de diffusion  $D(t) = D$  constant, la variance est simplement donnée par  $\sigma^2(t) = 2Dt$ .

L'Ansatz (3.4) étant vérifié, la linéarité de l'équation de diffusion permet d'utiliser à nouveau la méthode de convolution introduite en (B.3) pour obtenir la solution de l'équation de diffusion (3.1.1) avec une condition initiale quelconque  $A(x, 0) = A_0(x)$

$$A(x, t) = (A_0 * \tilde{A}_t)(x)$$

où  $\tilde{A}_t(x) = \tilde{A}(x, t)$ . Les propriétés de la convolution mentionnée en section (B.3) permettent d'obtenir l'aire (population totale du compartiment), la moyenne et l'écart type de la solution  $A(x, t)$

$$\begin{aligned} A(t) &= A(0)\tilde{A}(t) = A(0)e^{-\int_0^t \mu(t') dt'} \\ \langle x \rangle_{A(x,t)} &= \langle x \rangle_{A_0} + \bar{x}(t) = \langle x \rangle_{A_0} + \int_0^t v(t') dt' \\ \sqrt{\langle (x - \langle x \rangle_{\tilde{A}(x,t)})^2 \rangle_{A(x,t)}} &= \sqrt{\langle (x - \langle x \rangle_{\tilde{A}(x,t)})^2 \rangle_{A_0} + \sigma^2(t)} \\ &= \sqrt{\langle (x - \langle x \rangle_{\tilde{A}(x,t)})^2 \rangle_{A_0} + 2 \int_0^t D(t') dt'} \end{aligned} \quad (3.6)$$

Chacune de ces quantités peut être associée à un terme de l'équation (3.1) qui à son tour peut être lié à un phénomène dont on souhaite que les modèles diffusifs puissent tenir compte. Ainsi, la variation de la population totale  $A(t)$  est attribuable au terme d'amortissement  $-\mu A(x, t)$  de l'équation de diffusion et correspond à un retrait du système de certains individus, normalement pour cause de mortalité. Quant à elle, la quantité  $\langle x \rangle_{A(x,t)}$  est gouvernée par le terme propagateur  $-v\partial A(x, t)/\partial x$  et sa variation reflète la progression moyenne des individus dans l'espace  $x$ . Enfin, l'écart type  $\sqrt{\langle (x - \langle x \rangle_{\tilde{A}(x,t)})^2 \rangle_{A(x,t)}}$ , gouverné par le terme diffusif  $D\partial^2 A(x, t)/\partial x^2$ , est une mesure de la dispersion des individus dans leur espace  $x$ . La signification biologique exacte de ces deux derniers paramètres dépend de celle que l'on donne à la variable d'état  $x$ . Un choix judicieux de cette dernière permet de tenir compte de phénomènes biologiques importants.

### 3.1.4 Correspondance avec les degrés-jours cumulés

En section (3.1.2), une correspondance a été établie entre une version simplifiée des modèles diffusifs et un modèle compartimental conservant l'information de «l'âge» des

individus le composant. Il ne s'agit cependant pas de la seule façon de procéder et «l'âge» n'est pas la seule signification que le paramètre  $x$  puisse prendre.

Une quantité de signification biologique importante est le nombre de degrés-jours  $\mathcal{T}(t)$  cumulés au dessus d'un seuil  $T_s$  depuis un temps  $t_0$  au temps  $t$  définis comme

$$\mathcal{T}(t) = \int_{t_0}^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \quad (3.7)$$

où  $T(t)$  est la température de l'environnement au temps  $t$  et  $H(x)$  la fonction de Heaviside

$$H(x) = \begin{cases} 0 & \text{si } x < 0 \\ \frac{1}{2} & \text{si } x = 0 \\ 1 & \text{si } x > 0 \end{cases} .$$

En effet, l'accumulation d'une certaine quantité critique  $\mathcal{T}_c$  de degrés-jours est nécessaire à la réalisation de plusieurs phénomènes biologiques comme le bourgeonnement de certaines plantes, la maturation de plusieurs larves d'insectes et l'incubation de nombreuses maladies. Une telle situation peut être directement modélisée grâce à un modèle diffusif pour lequel  $D = 0$  et  $v(t) = (T(t) - T_s) H(T(t) - T_s)$ . En effet, les résultats de la section (3.1.3) indiquent qu'une condition initiale  $\tilde{A}(x, 0) = \delta(x)$  apporte une solution<sup>4</sup>

$$\begin{aligned} \tilde{A}(x, t) &= \delta \left( x - \int_0^t v(t') dt' \right) e^{-\int_0^t \mu(t') dt'} \\ &= \delta \left( x - \int_0^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \right) e^{-\int_0^t \mu(t') dt'} \end{aligned}$$

et donc que pour une condition initiale quelconque  $A(x, 0) = A_0(x)$

$$\begin{aligned} A(x, t) &= A_0 * \tilde{A} \\ &= A_0 \left( x - \int_0^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \right) e^{-\int_0^t \mu(t') dt'} \end{aligned} \quad (3.8)$$

où on a utilisé les propriétés de convolution d'un  $\delta$  de Dirac. Puisque

$$\begin{aligned} x - \int_0^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \\ &= x - \int_{t_0}^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' - \int_0^{t_0} (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \\ &= x - \mathcal{T}(t) - \int_0^{t_0} (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' \end{aligned}$$

<sup>4</sup>On a ici considéré la mortalité  $\mu(t)$  comme indépendante de  $x$ . Cette condition n'est pas nécessaire à l'établissement d'une correspondance entre les modèles diffusifs et les degrés-jours cumulés mais simplifie l'expression des solutions  $\tilde{A}(x, t)$  et  $A(x, t)$ .

on peut établir le lien entre l'instant  $t_0$  et l'instant  $t$  comme

$$A(x, t) = A(x - \mathcal{T}(t), t_0) e^{-\int_{t_0}^t \mu(t') dt'}$$

De la même façon que l'état  $x$  peut en section (3.1.2) être identifié à un «âge», il peut ici être considéré comme le nombre de degrés-jours cumulés par un individu depuis son introduction dans le compartiment. Ainsi, le nombre d'individus ayant cumulé un nombre de degrés jours dans l'intervalle  $[\mathcal{T}_c, \mathcal{T}_c + d\mathcal{T}]$  au temps  $t$  sera donné par  $A(\mathcal{T}_c, t)d\mathcal{T}$ . Cependant, le lien entre  $dt$  et  $d\mathcal{T}$  n'est pas direct comme en section (3.1.2), où  $dt = dx$ , mais plutôt donné par

$$d\mathcal{T} = \frac{d\mathcal{T}}{dt} dt = dt \frac{d}{dt} \int_0^t (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt' = (T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt$$

et donc,  $A(\mathcal{T}_c, t)(T(t') - T_s) H(T(t') - T_s) dt$  individus atteignent le nombre de degrés-jours critique  $\mathcal{T}_c$  pendant l'intervalle de temps  $[t, t + dt]$ .

Puisque  $\mathcal{T}_c$  est constant, on peut obtenir la variable d'état  $x = \mathcal{T}/\mathcal{T}_c$  en utilisant simplement  $v(t) = (T(t) - T_s) H(T(t) - T_s)/\mathcal{T}_c$  plutôt que son ancienne valeur. Une telle variable  $x$  est normalisée de façon à ce que le seuil critique soit à  $x = 1$  et reflète donc le niveau de complétion de l'étape qu'elle caractérise. On appelle par exemple  $x$  le *niveau de développement*<sup>5</sup> dans le cas où le seuil correspond au passage d'un stade évolutif à un autre et le *niveau d'infection* dans le cas où il s'agit de la fin d'une phase d'incubation d'une maladie.

Les modèles diffusifs permettent de modéliser une multitude de situations nécessitant l'accumulation d'une certaine quantité jusqu'à une certaine valeur critique ou encore avec une certaine distribution autour de cette valeur. Dans maintes situations biologiques, cette distribution s'approche d'une Gaussienne (explicable par le théorème central de la limite) et la section (3.1.5) explique comment un modèle diffusif peut tenir compte de ce genre de distributions.

### 3.1.5 Généralité de l'équation de diffusion

Les sections (3.1.2) et (3.1.4) montrent que la dimension d'état  $x$  peut représenter l'âge des individus ou la quantité de degrés-jours qu'ils ont cumulés lorsque l'on effectue un choix judicieux pour le paramètre  $v$ . À la fin de la section (3.1.4), on a mentionné que ces échelles peuvent être normalisées de façon à ce que l'événement attendu se produise à la valeur critique  $x = 1$ .

<sup>5</sup>Cette définition de niveau de développement est compatible avec celle utilisée en section (2.3).

De façon plus générale, si le paramètre  $v$  est choisi de façon qu'un événement particulier se produise au temps  $t^*$  tel que

$$x_c = \int_{t_0}^{t^*} v(t') dt' \quad (3.9)$$

est respecté, alors les individus ajoutés à l'instant  $t = t_0$  au point  $x = 0$  d'un modèle diffusif  $A$  où  $D = 0$  atteindront son point  $x = x_c$  à l'instant  $t = t^*$ . Pour un modèle semblable utilisant  $\tilde{v} = v/x_c$  plutôt que  $v$  (et toujours pour  $D = 0$ ), les individus ajoutés en  $x = 0$  au temps  $t = t_0$  atteindront  $x = 1$  à ce même temps  $t^*$ .

Maintenant, si  $D > 0$ , la méthode utilisée en section (2.3.2) permet de constater que les individus ajoutés en  $x = 0$  au temps  $t = t_0$  n'atteindront pas le point critique<sup>6</sup>  $x = x_c$  au même instant puisque leur distribution a subi un étalement pendant leur trajet. Dans ces conditions, le flux  $\phi_o(t)$  d'individus traversant ce seuil critique à chaque instant  $t$  est

$$\phi_o(t) = \frac{v(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma(t)} e^{-(x_c - \bar{x}(t))^2 / (2\sigma^2(t))} \quad (3.10)$$

exprimé en fraction de la population totale<sup>7</sup> ajoutée en  $x = 0$  à  $t = t_0$ . Si  $\bar{x}(t)$  est strictement<sup>8</sup> croissant, le théorème des fonctions implicites garanti l'existence d'une fonction  $t(\bar{x})$  permettant de connaître le temps correspondant à une position moyenne  $\bar{x}$  donnée. On peut ainsi connaître l'écart type  $\sigma(t(\bar{x}))$  de la distribution en fonction de la position de sa moyenne et en renversant la perspective, ceci permet d'écrire une distribution de valeurs critiques  $x_c$  équivalente

$$\begin{aligned} \rho_{x_c}(x) &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma(t(x))} e^{-(x_c - x)^2 / (2\sigma^2(t(x)))} \\ &\approx \frac{v(t^*)}{\sqrt{2\pi}\sigma(t^*)} e^{-(x - x_c)^2 / (2\sigma^2(t^*))} \quad , \end{aligned} \quad (3.11)$$

l'approximation étant valide pour  $v(t)$  variant lentement et  $D(t)$  petit<sup>9</sup>. Ceci permet de constater qu'un cas utilisant un coefficient de diffusion  $D > 0$  et une valeur critique  $x_c$

<sup>6</sup>Le cas normalisé est retrouvé en utilisant  $x_c = 1$ .

<sup>7</sup>Dû à la variation de  $\sigma(t)$  dans le temps, il n'est pas garanti que l'intégrale  $\int_{-\infty}^{\infty} \phi_o(t') dt'$  donne exactement la population totale ajoutée en  $x = 0$  à  $t = t_0$ . En fait, le flux n'est pas donné par  $\phi_o(t) = vA(x_c, t)$  mais plutôt par  $\phi_o(t) = vA(x_c, t) - D\partial A(x_c, t)/\partial x$ . Ceci n'invalide pas la démonstration actuelle (qu'un  $D > 0$  permet d'introduire une certaine distribution de la quantité  $x$  nécessaire) mais affecte l'expression exacte des équations.

<sup>8</sup>Ceci nécessite  $v(t) > 0 \forall t$ . Alors qu'il est biologiquement justifiable de ne pas considérer les valeurs négatives, il n'en est pas de même pour le cas  $v(t) = 0$ . On choisit ici d'imposer  $\bar{x}(t)$  strictement croissant pour faciliter la démonstration mais on peut montrer (e.g. en travaillant sous forme paramétrique en  $t$ ) que ceci reste vrai si  $v(t) = 0$  pour certains  $t$ .

<sup>9</sup>Ces conditions sont nécessaires afin que la forme de la distribution reste sensiblement la même au cours du passage de la valeur critique et que ce passage s'effectue à une vitesse relativement constante.

possède une correspondance avec un cas utilisant un coefficient de diffusion  $D = 0$  et une distribution de valeurs critiques  $\rho_{x_c}(x)$ . Dans les limites où elle est valide, l'équation (3.11) montre que cette distribution est approximativement gaussienne avec un écart type  $\sigma(t^*)$  et une moyenne  $x_c$ .

L'emploi de l'équation de diffusion pour la conception d'un modèle épidémiologique peut donc être justifié par le fait que ses solutions permettent de tenir compte de délais ou de distributions de délais<sup>10</sup>. De plus, il est non seulement possible de créer une grande diversité de modèles permettant de représenter une multitude de situations différentes mais également de tenir compte de plus d'une de ces situations à l'intérieur du même modèle. C'est à cette fin que la section (3.1.6) présente une version généralisée multidimensionnelle des modèles diffusifs pouvant traiter des cas où plus d'un phénomène affectent simultanément les individus.

### 3.1.6 Diffusion multidimensionnelle

On a vu que les modèles diffusifs pouvaient permettre de tenir compte de l'âge des individus, de tenir compte du nombre de degrés-jours cumulés par ces individus au dessus d'une certaine valeur seuil ou encore de modéliser tout processus semblable possédant un seuil critique pouvant être exprimé sous la forme (3.9). Or, que ce produit-il lorsque l'on souhaite considérer une situation nécessitant plus d'une de ces fonctionnalités ?

Une solution possible serait d'utiliser la dimension d'état  $x$  pour modéliser l'âge puis d'établir un lien entre cette quantité et les autres quantités d'intérêt. Cependant, une telle procédure s'avère lourde et plusieurs des avantages des modèles diffusifs sont perdus dans cette démarche. Une solution plus intéressante consiste à ajouter autant de dimensions d'états au système qu'il en est nécessaire pour tenir compte de tout ces seuils. Un système possédant  $d$  de ces dimensions prend la forme

$$\frac{\partial A(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 A(\mathbf{x}, t)}{\partial x_1^2} + D_2 \frac{\partial^2 A(\mathbf{x}, t)}{\partial x_2^2} + \dots - v_1 \frac{\partial A(\mathbf{x}, t)}{\partial x_1} - v_2 \frac{\partial A(\mathbf{x}, t)}{\partial x_2} - \dots - \mu A(\mathbf{x}, t) \quad (3.12)$$

où  $\mathbf{x} = [x_1, x_2, \dots, x_d]^T$  est le vecteur d'état, les  $D_k$  sont les coefficients de diffusions rattachés aux états  $x_k$  et les  $v_k$  sont les vitesses de propagations dans les directions  $x_k$  correspondantes. Si l'on suppose que les  $D_k$  sont indépendants de la variable  $x_k$

<sup>10</sup>Des considérations additionnelles sont données en annexe C afin de savoir si l'équation de diffusion peut représenter le système de façon plus fondamentale («mécaniste»).

correspondante, l'équation peut être écrite sous une forme plus compacte

$$\frac{\partial A(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = \nabla \cdot \mathbf{D} \cdot \nabla A(\mathbf{x}, t) - \mathbf{v} \cdot \nabla A(\mathbf{x}, t) - \mu A(\mathbf{x}, t) \quad (3.13)$$

où

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} D_1 & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & D_2 & 0 & \cdots \\ 0 & 0 & D_3 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{v} = \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \end{bmatrix}. \quad (3.14)$$

La section (4.3) apporte un exemple d'une telle utilisation d'un modèle diffusif multidimensionnel.

Ce dernier ajout dote les modèles diffusifs d'une énorme capacité de modélisation pour des situations des plus diversifiées. Leur écriture se fait de façon directe et élégante et il est possible de les solutionner grâce à des algorithmes numériques de type différences finies ou éléments finis. Cependant, l'importance des calculs numériques qui en découlent croît exponentiellement avec la dimension du modèle et ceci peut dans certains cas devenir très exigeant<sup>11</sup>. L'ajout de contraintes additionnelles permet d'effectuer certains traitements analytiques menant à des modèles plus efficaces pour des systèmes de hautes dimensions, les modèles de cohortes.

## 3.2 Modèles de cohortes

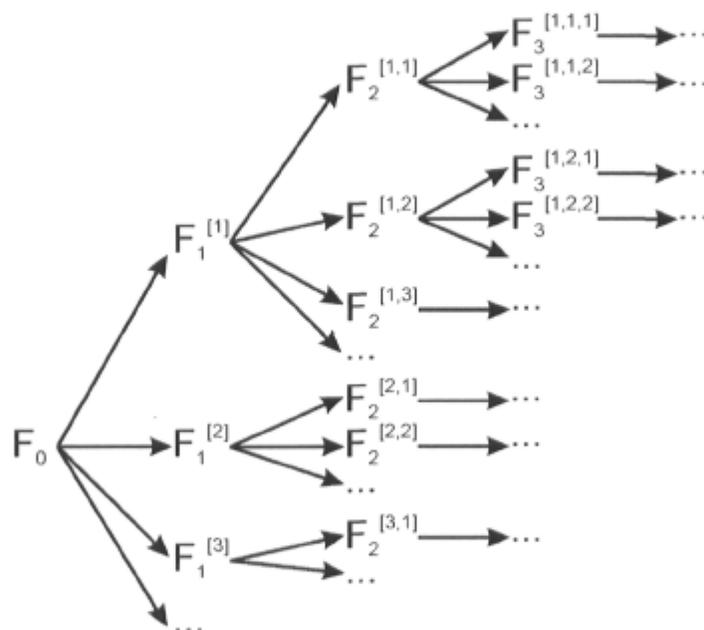
Les modèles diffusifs introduits en section (3.1) s'avèrent être des outils très puissants et généraux mais peuvent cependant exiger de grandes ressources numériques lorsque la dimensionnalité du système est élevée. Dans de telles conditions, les solutions numériques de type Monte Carlo gagnent normalement en rentabilité face à d'autres types d'algorithmes «normaux». La méthode présentée dans cette section présente certains liens avec les méthodes Monte Carlo mais est plus restrictive dans son application comme elle nécessite que les populations étudiées possèdent une structure naturelle en «cohortes». Lorsqu'une telle structure existe, les modèles de cohortes profitent de celle-ci pour effectuer ce qui dans certaines situations correspond à un «choix optimal» des groupes d'individus<sup>12</sup>. Il en résulte des gains appréciables dans les temps de calculs numériques.

<sup>11</sup>Il est à noter que dans une telle situation, des modèles à équations différentielles à délais ou encore à séquences de compartiments présenteraient le même problème.

<sup>12</sup>Dans le cadre d'une méthode Monte Carlo, ces groupes d'individus auraient été choisis aléatoirement.

### 3.2.1 Des cohortes

Dans ce document, on entend par *cohorte* tout groupe (d'événements ou d'individus) pour lequel une corrélation (temporelle ou dans une autre dimension d'état) existe parmi ses composants. À ceci on ajoute la requête que si un de ces groupes «découle» d'une façon ou d'une autre d'un second, les caractéristiques du premier peuvent être déduites de celles du dernier. De façon plus concrète et dans le cas particulier «généalogique», une *cohorte fille* est un groupe d'individus nés approximativement au même moment et dont les parents sont issus d'une même *cohorte mère*<sup>13</sup>. Le modèle de cohorte est ici développé dans ce contexte généalogique et le vocabulaire utilisé fera mention de «naissances» et de «parents», mais ceci ne restreint pas son utilisation dans des cas non généalogiques.



**Fig. 3.1: Relations entre les cohortes.** L'indice inférieur informe de la génération d'une cohorte alors que le vecteur d'indices supérieurs permet de retracer sa «généalogie».

Soit une *cohorte initiale* que l'on note  $F_0$  et dont découlent toutes les cohortes subséquentes. Les descendants immédiats de  $F_0$  sont notés  $F_1$ , les descendants de ces descendants sont  $F_2 \dots$ . De plus, pour distinguer les cohortes de même génération mais produites en des temps différents, on note  $F_1^{[1]}$  la première cohorte fille de  $F_0$ ,  $F_1^{[2]}$  la

<sup>13</sup>Dans le cas d'une reproduction sexuée, on ne demande pas que les deux parents proviennent de la même cohorte mère mais uniquement la femelle. On effectue ici ce choix puisque les événements affectant les femelles risquent de se répercuter plus directement sur la descendance (e.g. mort de la femelle après la reproduction mais avant la naissance contre mort du mâle au même moment). Ceci n'est aucunement relié au choix des termes «cohorte fille» et «cohorte mère».

seconde... À la prochaine génération, on note  $F_2^{[1,1]}$  la première cohorte fille de  $F_1^{[1]}$ ,  $F_2^{[1,2]}$  la seconde cohorte fille de  $F_1^{[1]}$ ...  $F_2^{[2,1]}$  la première cohorte fille de  $F_1^{[2]}$ ,  $F_2^{[2,2]}$  la seconde cohorte fille de  $F_1^{[2]}$ ... Une cohorte  $F_g^{\mathbf{k}}$  peut donc être identifiée par son indice inférieur  $g$ , informant sur la génération de la cohorte, et par son indice supérieur  $\mathbf{k} = [k_1, k_2, \dots, k_g]$ , un vecteur de dimension  $g$  permettant de retracer les origines de la cohorte. La figure (3.1) résume cette notation.

Ce formalisme contraint l'utilisation des modèles de cohortes à des cas où une certaine cohorte initiale  $F_0$  peut générer toutes les populations ultérieures<sup>14</sup>. Une telle situation peut par exemple survenir chez des insectes au cycle de développement rapide (plusieurs générations au cours de l'été) pour lesquels la population estivale découle des individus ayant survécu à l'hiver. Cependant, les modèles de cohortes ne peuvent pas être utilisés lorsque la situation biologique correspondante ne comporte aucune structure en cohorte bien déterminée (e.g. humains, certaines situations tropicales). Toutefois, ces contraintes apportent également certains gains majeurs.

Soit  $A$  un modèle diffusif tel que ceux décrits en section (3.1) possédant une dimension  $x$  caractérisant la reproduction de l'espèce. Il y a production de  $\beta$  nouveaux-nés ( $x = 0$ ) par adulte<sup>15</sup> traversant les seuils  $x = x_1, x_2, x_3 \dots$  ordonnés de façon à ce que  $0 < x_1 < x_2 < x_3 \dots$ . On connaît la distribution initiale  $A(x, 0) = A_{F_0}(x, 0)$  composée uniquement de la cohorte  $F_0$  à l'instant  $t = 0$ . À la différence d'un modèle diffusif de la section (3.1), on subdivise la population de façon à ce que chaque cohorte ait son propre modèle dans lequel diffuser

$$\begin{aligned} A(x, t) &= A_{F_0}(x, t) + A_{F_1^{[1]}}(x, t) + A_{F_1^{[2]}}(x, t) + \dots + A_{F_2^{[1,1]}}(x, t) + \dots \\ &= A_{F_0}(x, t) + \sum_{k_1=1}^{\infty} A_{F_1^{[k_1]}}(x, t) + \sum_{k_1=1}^{\infty} \sum_{k_2=1}^{\infty} A_{F_2^{[k_1, k_2]}}(x, t) + \dots \\ &= \sum_{g, \mathbf{k}} A_{F_g^{\mathbf{k}}}(x, t) \end{aligned} \quad (3.15)$$

De plus, si  $\phi(x, t)$  est le flux traversant le point  $x$  du modèle  $A$  au temps  $t$  et que  $\phi_{F_g^{\mathbf{k}}}(x, t)$  est le même objet pour  $F_g^{\mathbf{k}}$ , la relation entre les flux du modèle diffusif  $A$

<sup>14</sup>Lorsque la reproduction s'effectue plutôt sur une base annuelle, il est plus judicieux d'utiliser une cohorte  $F_k$  différente pour chaque année  $k$  de naissance. Si une quantité négligeable d'individus vivent plus de  $a$  années, les conditions initiales requièrent la connaissance des population des cohortes  $F_{1-a}, F_{2-a}, \dots, F_{-1}$  en  $t = 0$  en plus de celle de  $F_0$ . Le flux entrant dans une cohorte sera alors de la forme  $\phi_{F_k}(0, t) = \beta \sum_{j=1}^a \phi_{F_{k-j}}(x_j, t)$  et le reste du formalisme développé dans cette section peut également être adapté à ce cas.

<sup>15</sup> $\beta$  tient compte du ratio des sexes. Il est également possible d'utiliser un  $\beta(x_j, t)$  différent pour divers points de production et pour divers temps.

seront

$$\phi(0, t) = \beta \sum_{i=1}^{\infty} \phi(x_i, t)$$

alors que celle entre ceux du modèle de cohortes équivalent sera

$$\begin{aligned} \phi_{F_1^{|k_1|}}(0, t) &= \beta \phi_{F_0}(x_{k_1}, t) \\ \phi_{F_2^{|k_1, k_2|}}(0, t) &= \beta \phi_{F_1^{|k_1|}}(x_{k_2}, t) \\ \phi_{F_3^{|k_1, k_2, k_3|}}(0, t) &= \beta \phi_{F_2^{|k_1, k_2|}}(x_{k_3}, t) \\ &\dots \end{aligned}$$

que l'on peut également noter

$$\phi_{F_{g+1}^{|k_1, k_2, \dots, k_g, k_{g+1}|}}(0, t) = \beta \phi_{F_g^{|k_1, k_2, \dots, k_g|}}(x_{k_{g+1}}, t)$$

ou encore

$$\phi_{F_{g+1}^{|k, k_{g+1}|}}(0, t) = \beta \phi_{F_g^k}(x_{k_{g+1}}, t) \quad (3.16)$$

Puisque l'équation de diffusion correspond à une convolution par une Gaussienne de moyenne, écart type et aire calculés en (3.1.3) et que la condition initiale  $A_{F_0}(x, 0)$  est connue, on peut déterminer le flux  $\phi_{F_0}(x_{k_1}, t)$  entrant dans les différents  $A_{F_1^{k_1}}$  et subissant à leur tour l'effet de l'équation de diffusion. Dans certaines conditions, une solution semi analytique (voir même totalement analytique) peut être obtenue pour chacune des cohortes et il ne reste qu'à recomposer la population totale à l'aide de l'équation (3.15). La section (3.2.2) explore une hypothèse simplificatrice additionnelle requérant que les cohortes puissent toutes être traitées comme gaussiennes.

### 3.2.2 Cohortes gaussiennes

Une des forces du modèle de cohortes est qu'il peut dans certains cas être solutionné en partie ou même totalement de façon analytique. Ceci apporte bien entendu des contraintes additionnelles et cette section se consacre à évaluer les contraintes nécessaires pour que l'on puisse considérer toutes les cohortes comme approximativement gaussiennes tout au long de leur développement.

Soit une cohorte  $F_g^k$  gaussienne ayant au temps  $t = 0$  une position moyenne  $\bar{x}_{F_g^k}(0)$ , un écart type  $\sigma_{F_g^k}(0)$  et contenant une population totale  $A_{F_g^k}(0)$ . La distribution de population de cette cohorte est donc donnée par

$$A_{F_g^k}(x, 0) = \frac{A_{F_g^k}(0)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{F_g^k}(0)} \exp\left(\frac{-(x - \bar{x}_{F_g^k}(0))^2}{2\sigma_{F_g^k}^2(0)}\right)$$

et puisque la convolution d'une Gaussienne par une autre Gaussienne est également une Gaussienne, la solution de l'équation de diffusion en utilisant cette condition initiale deviendra

$$A_{F_g^k}(x, t) = (A_{F_g^k}(0) * \tilde{A}(t))(x) = \frac{A_{F_g^k}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{F_g^k}(t)} \exp\left(\frac{-(x - \bar{x}_{F_g^k}(t))^2}{2\sigma_{F_g^k}^2(t)}\right) \quad (3.17)$$

La cohorte reste donc gaussienne tout au long de sa propagation «normale» dans la dimension  $x$  et les quantités  $A_{F_g^k}(t)$ ,  $\bar{x}_{F_g^k}(t)$  et  $\sigma_{F_g^k}(t)$  sont toutes calculées en section (3.1.3). Si la cohorte initiale  $F_0$  est gaussienne, il reste à s'assurer que cette forme soit conservée lors de la production des cohortes filles pour pouvoir affirmer que toutes les cohortes sont gaussiennes.

On considère le cas où les individus possèdent tous les mêmes paramètres peu importe la cohorte à laquelle ils appartiennent et peu importe  $x$ . Soit  $A_m(x, t)$  la fonction de distribution de la cohorte mère dont les individus traversant le seuil  $x_c$  produisent une cohorte fille de distribution  $A_f(x, t)$  grâce à la relation entre les flux

$$\phi_f(0, t) = \beta\phi_m(x_c, t) \quad .$$

Ceci entraîne directement

$$A_f(x, t) = \beta A_m(x + x_c, t)$$

puisque les deux cohortes répondent à la même équation de diffusion avec les mêmes paramètres et la forme de la Gaussienne est donc conservée, à un facteur multiplicatif  $\beta$  près. On peut considérer une nouvelle «condition initiale» pour cette cohorte fille comme étant

$$A_f(x, 0) = \beta A_m(x + x_c, t^*) = \frac{\beta A_m(t^*)}{\sqrt{2\pi}\sigma_m(t^*)} e^{-x^2/(2\sigma_m^2(t^*))}$$

où  $t^*$  est l'instant où la moyenne de la cohorte mère traverse la valeur seuil  $x_c$  et respectant donc  $\bar{x}_m(t^*) = x_c$ . Cette nouvelle condition initiale peut être utilisée dans l'équation (3.17) pour connaître l'évolution future de cette cohorte gaussienne qui produira à son tour des cohortes filles également gaussiennes. Cependant, ceci n'est généralement plus vrai lorsque les paramètres varient en fonction de  $x$ .

On considère l'exemple d'un cas où la valeur seuil  $x_c$  détermine un point où les paramètres du système changent subitement de façon à ce qu'à gauche de cette valeur ( $[0, x_c]$ ) la mortalité soit  $\mu_g(t)$ , la vitesse  $v_g(t)$  et le coefficient de diffusion  $D_g(t)$  et qu'à droite ( $[x_c, \infty]$ ) on ait  $\mu_d(t)$ ,  $v_d(t)$  et  $D_d(t)$ . La distribution de cette cohorte  $A_{F_g^k}(x, t)$  peut être obtenue grâce aux fonctions  $A_g(x, t)$  et  $A_d(x, t)$  définissant la distributions

sur chacun de ces intervalles

$$A_{F_g^k}(x, t) = \begin{cases} A_g(x, t) & \text{si } x \in [0, x_c] \\ A_d(x, t) & \text{si } x \in ]x_c, \infty[ \end{cases} .$$

Un tel «interface»<sup>16</sup> peu par exemple survenir lorsque les individus possèdent des stages de développement bien définis.

Soit d'abord un cas  $\mu_g(t) = \mu_d(t)$ ,  $D_g(t) = D_d(t) = 0$  et où le ratio  $v_d(t)/v_g(t) = \kappa$  est constant. On choisi

$$\begin{aligned} A_g(x, t) &= \frac{A_g(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_g} e^{-(x-\bar{x}_g(t))^2/(2\sigma_g^2)} \\ A_d(x, t) &= \frac{A_d(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_d} e^{-(x-\bar{x}_d(t))^2/(2\sigma_d^2)} , \end{aligned}$$

la première de ces relations étant en accord avec le comportement de  $A_{F_g^k}$  associé et la seconde étant un *Ansatz* à vérifier. Le flux traversant l'interface est donnée par

$$\phi_{F_g^k}(x_c, t) = v_g(t)A_g(x_c, t)$$

et la conservation des individus demande  $v_g(t)A_g(x_c, t) = v_d(t)A_d(x_c, t)$ , donc

$$\frac{v_g(t)A_g(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_g} e^{-(x_c-\bar{x}_g(t))^2/(2\sigma_g^2)} = \frac{v_d(t)A_d(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_d} e^{-(x_c-\bar{x}_d(t))^2/(2\sigma_d^2)} . \quad (3.18)$$

Puisqu'à l'instant  $t^*$  (défini par  $\bar{x}_g(t^*) = x_c$ ) la moitié des individus ont traversés l'interface en  $x_c$ , on demande que  $\bar{x}_d(t^*) = x_c$  ainsi que  $A_g(t^*) = A_d(t^*)$ . Ceci apporte directement

$$\begin{aligned} \bar{x}_g(t) &= x_c + \int_{t^*}^t v_g(t') dt' \\ \bar{x}_d(t) &= x_c + \int_{t^*}^t v_d(t') dt' = x_c + \int_{t^*}^t \kappa v_g(t') dt' = x_c + (\bar{x}_g(t) - x_c)\kappa \end{aligned}$$

ainsi que

$$\begin{aligned} A_g(t) &= A_g(t^*) \exp\left(-\int_{t^*}^t \mu_g(t') dt'\right) \\ A_d(t) &= A_d(t^*) \exp\left(-\int_{t^*}^t \mu_d(t') dt'\right) = A_g(t^*) \exp\left(-\int_{t^*}^t \mu_g(t') dt'\right) = A_g(t) \end{aligned}$$

qui, introduits dans (3.18), donne

$$\begin{aligned} \frac{v_g(t)A_g(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_g} \exp\left(\frac{-(x_c - \bar{x}_g(t))^2}{2\sigma_g^2}\right) &= \frac{\kappa v_g(t)A_g(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_d} \exp\left(\frac{-\kappa^2(x_c - \bar{x}_g(t))^2}{2\sigma_d^2}\right) \\ \frac{1}{\sigma_g} \exp\left(\frac{-(x_c - \bar{x}_g(t))^2}{2\sigma_g^2}\right) &= \frac{1}{\sigma_d/\kappa} \exp\left(\frac{-(x_c - \bar{x}_g(t))^2}{2(\sigma_d/\kappa)^2}\right) \end{aligned}$$

<sup>16</sup>Ce terme est choisi par analogie avec l'interface entre deux milieux optiques différents.

ce qui fixe  $\sigma_d = \kappa\sigma_g$  et vérifie l'*Ansatz*. La nature gaussienne d'une cohorte est donc conservée à un interface entre deux milieux sans diffusion, de même mortalité et dont les vitesses diffèrent par une certaine quantité constante mais son écart type sera altéré par le ratio des deux vitesses différentes.

Maintenant, si le ratio des vitesses  $\kappa$  varie dans le temps et est par exemple plus élevé pour  $t < t^*$  et change brusquement vers une valeur inférieure à  $t = t^*$  pour ensuite conserver cette valeur, la cohorte observée dans le second milieu prend la forme de deux demi Gaussiennes accolées, la moitié gauche ayant un écart type inférieur à celui de la moitié droite. Toute variation de  $\kappa$  dans le temps a pour effet d'éliminer le caractère gaussien de la cohorte du second milieu, mais certaines variations l'affectent plus que d'autres. Si la variation de  $\kappa$  à  $t = t^*$  décrite plus haut est infime, il peut être justifiable d'effectuer l'approximation que la cohorte résultante soit encore gaussienne. De la même façon, si une forte variation de  $\kappa$  survient lorsque la moyenne de la cohorte est très éloignée de l'interface (en unité d'écart type), la section de la Gaussienne qui sera affectée contient un très faible nombre d'individus et leur impact peut parfois être négligé. Un critère plus spécifique serait de demander

$$\left| \exp\left(\frac{-(x_c - \bar{x}_g(t))^2}{2\sigma_g^2}\right) \frac{v_g(t)}{\sigma_g} \frac{d}{dt} \left(\frac{v_d(t)}{v_g(t)}\right) \right| \ll 1 \quad \forall t$$

où  $v_g(t)/\sigma_g$  est un estimé du temps de passage qui, multiplié par la dérivée<sup>17</sup>, fourni un estimé de la variation de  $\kappa$  au cours de ce passage. Des considérations semblables peuvent être obtenues pour  $\mu$  et  $D$ .

### 3.2.3 Exemple où une solution analytique complète existe

Les modèles de cohortes sont beaucoup plus contraignants que les modèles diffusifs en ce qui a trait aux paramètres qu'on peut y utiliser. Ils ont cependant l'avantage de parfois pouvoir être solutionnés en partie ou même en totalité de façon analytique. Cette section présente une solution analytique complète au cas présenté en section (3.2.1) lorsque les paramètres sont constants dans le temps. Un exemple nécessitant une solution semi-analytique est relégué à la section (4.4) et les détails numériques sont traités en annexe D.

On reprend le modèle présenté à la fin de la section (3.2.1). On a vu à la section (3.2.2) que pour une cohorte initiale  $F_0$  possédant une distribution gaussienne dans sa

<sup>17</sup>Cette formulation peut être trop restrictive lorsque  $\kappa$  varie peu autour d'une certaine moyenne temporelle mais que les faibles variations se font selon un bruit haute fréquence contribuant fortement à la dérivée.

dimension  $x$ , toutes les autres cohortes d'un tel modèle sont également gaussiennes si les paramètres  $\mu$ ,  $v$  et  $D$  sont fixes. Dans une telle situation, une cohorte  $F_g^{\mathbf{k}}$  produite (ajoutée en  $x = 0$ ) à l'instant  $t_{F_g^{\mathbf{k}}}$  contiendra une population totale

$$A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t) = A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_g^{\mathbf{k}}})e^{-\mu(t-t_{F_g^{\mathbf{k}}})} \quad , \quad (3.19)$$

une position moyenne sur l'axe  $x$  de

$$\bar{x}_{F_g^{\mathbf{k}}}(t) = v(t - t_{F_g^{\mathbf{k}}})$$

et un écart type

$$\sigma_{F_g^{\mathbf{k}}}(t) = \sqrt{\sigma_{F_g^{\mathbf{k}}}^2(t_{F_g^{\mathbf{k}}}) + 2D(t - t_{F_g^{\mathbf{k}}})} \quad .$$

On considère maintenant des seuils  $x_1, x_2, x_3, \dots$  où il y a production de nouveaux individus. Ces seuils sont uniformément espacés par un intervalle  $\Delta x_p$  à l'exception du premier qui lui est situé à une distance  $\Delta x_m$  de l'origine

$$x_j = \Delta x_m + (j - 1)\Delta x_p \quad .$$

Une cohorte  $F_g^{\mathbf{k}}$  produira des cohortes filles  $F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}$  aux instants où sa moyenne traverse les divers seuils

$$\begin{aligned} x_{k_{g+1}} &= \bar{x}_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}}) = v(t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}} - t_{F_g^{\mathbf{k}}}) \\ t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}} &= t_{F_g^{\mathbf{k}}} + \frac{x_{k_{g+1}}}{v} = t_{F_g^{\mathbf{k}}} + \frac{\Delta x_m}{v} + (k_{g+1} - 1)\frac{\Delta x_p}{v} \\ &= t_{F_g^{\mathbf{k}}} + \tau_m + (k_{g+1} - 1)\tau_p \end{aligned}$$

où on a défini les délais  $\tau_m = \Delta x_m/v$  et  $\tau_p = \Delta x_p/v$ . Puisque  $t_{F_0} = 0$ , cette équation de récurrence peut être composée avec elle même pour produire le temps de naissance d'une cohorte  $F_g^{\mathbf{k}}$  quelconque

$$t_{F_g^{\mathbf{k}}} = \tau_m g + \tau_p \sum_{j=1}^g (k_j - 1)$$

où  $\mathbf{k} = [k_1, k_2, \dots, k_g]$ . Cette quantité peut être utilisée dans la relation des flux (3.16) pour générer l'équation de récurrence

$$\begin{aligned} A_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}}(t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}}) &= \beta A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}}) = \beta A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_g^{\mathbf{k}}}) \exp \left[ -\mu \left( t_{F_{g+1}^{[\mathbf{k}, k_{g+1}]}} - t_{F_g^{\mathbf{k}}} \right) \right] \\ &= \beta A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_g^{\mathbf{k}}}) e^{-\mu[\tau_m + (k_{g+1} - 1)\tau_p]} \end{aligned}$$

et puisqu'au temps  $t = 0$  tous les individus sont de la cohorte  $F_0$ ,  $A(0) = A_{F_0}(0)$  permet d'écrire la population de chaque cohorte au temps  $t_{F_g^{\mathbf{k}}}$  qui lui est associé

$$A_{F_g^{\mathbf{k}}}(t_{F_g^{\mathbf{k}}}) = A(0)\beta^g \exp \left( -\mu t_{F_g^{\mathbf{k}}} \right) \quad .$$

En combinant cette relation à l'équation (3.19), on obtient une relation fort simple pour la population de chaque cohorte en tout temps

$$A_{F_g^k}(t) = A(0)\beta^g e^{-\mu t} \quad .$$

On procède de la même façon pour la variance

$$\sigma_{F_{g+1}^{[k,k_{g+1}]}}^2(t_{F_{g+1}^{[k,k_{g+1}]}}) = \sigma_{F_g^k}^2(t_{F_{g+1}^{[k,k_{g+1}]}}) = \sigma_{F_g^k}^2(t_{F_{g+1}^{[k,k_{g+1}]}}) + 2D(t_{F_{g+1}^{[k,k_{g+1}]}} - t_{F_g^k})$$

et pour un écart type initial  $\sigma_A(0) = \sigma_{F_0}(0)$  on obtient

$$\sigma_{F_g^k}(t) = \sqrt{\sigma_A^2(0) + 2Dt} \quad .$$

La distribution d'une cohorte quelconque devient donc

$$A_{F_g^k}(x, t) = \frac{A(0)\beta^g e^{-\mu t}}{\sqrt{2\pi(\sigma_A^2(0) + 2Dt)}} \exp\left(\frac{-(x - (t - t_{F_g^k})v)^2}{2(\sigma_A^2(0) + 2Dt)}\right)$$

et peut être utilisée dans (3.15) pour connaître la distribution complète  $A(x, t)$  de toutes les cohortes. La population complète  $A(t)$  en un temps donné est donc donnée par

$$A(t) = \int_0^\infty A(x', t) dx' = \int_0^\infty \sum_{g,k} A_{F_g^k}(x', t) dx' = \sum_{g,k} \int_0^\infty A_{F_g^k}(x', t) dx'$$

$$A(t) = \frac{A(0)e^{-\mu t}}{2} \sum_{g,k} \beta^g \operatorname{erf}\left(\frac{x - \left(t - \tau_m g - \tau_p \sum_{j=1}^g (k_j - 1)\right)v}{\sqrt{2(\sigma_A^2(0) + 2Dt)}}\right) \quad .$$

### 3.2.4 Comparaison des temps de calculs

La section (3.1.6) mentionne que les modèles diffusifs offrent la possibilité de traiter le développement des individus (ainsi que des maladies les affligeant) dans autant de dimensions d'état qu'il en est nécessaire. Cependant, obtenir une solution numérique pour un système d'équations différentielles partielles (tel que ceux produits par les modèles diffusifs) nécessite normalement l'utilisation d'une «grille» possédant autant de dimensions que le système a de dimensions d'état. Si chacune des  $d$  dimensions nécessite d'être discrétisée en  $N$  nœuds pour que la précision numérique obtenue soit acceptable, il faudra typiquement une grille de  $N^d$  points pour solutionner numériquement le problème. Cette quantité peut rapidement devenir très élevée.

Tous les éléments d'une telle grille ne sont pas toujours aussi importants les uns que les autres. De par la façon dont ils sont conçus, les modèles diffusifs introduits en

section (3.1) ont souvent tendance à avoir comme solution des populations concentrées dans des zones plus ou moins tubulaires (hypertubulaires) à l'intérieur de cette grille multidimensionnelle. Dans de tels cas, le nombre de points vraiment utiles à la solution de l'équation est de l'ordre de  $Np$  plutôt que  $N^p$ . Un modèle Monte Carlo comme ceux introduits en section (2.2) peut profiter d'une telle géométrie pour produire des calculs plus rapides.

Les modèles de cohortes, lorsqu'il peut être utilisé, profite lui aussi de cette géométrie particulière. En fait, de par le fait qu'il s'agit d'une structure apparaissant naturellement dans le système, les cohortes correspondent souvent au choix optimal de groupement des individus qui aurait été, dans le cas d'un modèle Monte Carlo, effectué plus ou moins aléatoirement. De plus, on profite également de la connaissance de la solution analytique ou semi analytique de chaque cohorte.

Cependant, ces avantages s'estompent lorsque le nombre de cohortes présentes dans le système devient du même ordre que le nombre de groupes qui aurait été nécessaire à un modèle Monte Carlo, ou encore à la taille de la grille  $N^d$  utilisée pour une solution aux éléments (ou différences) finis. La somme (3.15), qui a été jusqu'ici considérée infinie, doit être tronquée pour pouvoir être éventuellement utilisable numériquement. Si jamais plus de  $k_{\max}$  cohortes ne découlent de la même cohorte mère, les  $g$  sommes sur les éléments du vecteur  $\mathbf{k}$  de l'équation (3.15) peuvent être effectuées jusqu'à  $k_{\max}$  plutôt que  $\infty$ . De plus, puisque la simulation est d'une durée limitée dans le temps, certaines générations ne verront jamais le jour au cours de cette période, ce qui permet également de tronquer la somme sur les générations  $g$ . Il reste maintenant à vérifier si le nombre de cohortes restantes est suffisamment petit pour justifier l'emploi d'un modèle de cohortes<sup>18</sup>.

L'élaboration théorique et les justifications de ce chapitre sont incomplètes et des efforts futurs sont nécessaires afin de combler ces manques. Néanmoins, des commentaires additionnels sont tout de même donnés en sections (4.4) et en annexe D pour des applications particulières au virus du Nil Occidental, permettant de mieux percevoir les avantages et faiblesses d'une telle approche.

---

<sup>18</sup>Pour le cas d'une reproduction s'effectuant sur une base annuelle comme cela est traité dans la note (14) de la section (3.2.1), le nombre de cohortes croit linéairement avec la durée de la simulation. Ce nombre est considérablement moindre que pour une structure en «arbre» comme celle traitée jusqu'ici.

# Chapitre 4

## Application au virus du Nil Occidental

Jusqu'ici, plusieurs alternatives différentes de modélisation d'un système épidémiologique ont été explorées d'un point de vue théorique mais aucune application bien tangible n'a été explorée. Cette section a pour but de remédier à ce manque et de placer dans un contexte réaliste les méthodes introduites précédemment afin de modéliser la transmission d'une maladie infectieuse : le virus du Nil Occidental (VNO). On présente d'abord un bref aperçu de la situation naturelle à modéliser puis développe un modèle compartimental, un modèle diffusif et un modèle de cohortes conçus dans le but de représenter le mieux possible cette situation. Des résultats sont présentés pour le premier et le dernier de ces modèles, le second n'ayant pas été implanté sous une version informatique complète.

### 4.1 Situation à modéliser et contraintes

Malgré le fait que plusieurs similarités puissent lier différentes situations biologiques, les détails spécifiques de chacune d'entre elles les rendent uniques. Cette section a pour but de présenter une courte description de la situation naturelle à modéliser ainsi que certaines contraintes que l'on doit tenter de respecter. On doit toujours conserver ces prémisses en tête lors de l'écriture et de l'analyse des modèles présentés en sections (4.2), (4.3) et (4.4).

### 4.1.1 Le virus du Nil occidental au Québec

Le virus du Nil Occidental a été pour la première fois repéré en Amérique du Nord en 1999 [9]. La population aviaire a été identifiée comme étant le principal hôte de la maladie mais cette dernière se transmet rarement directement d'un oiseau à l'autre. Les moustiques jouent le rôle de vecteurs : ils s'exposent au virus lorsqu'ils piquent un oiseau infecté puis retransmettent la maladie lors d'une piqûre ultérieure à un oiseau sain. Les mammifères, y compris les humains, sont plutôt des hôtes accidentels dans la propagation de la maladie et ne semblent pas jouer un rôle important dans la dynamique de la maladie.

Les moustiques *Culex pipiens pipiens* sont au Québec d'importants vecteurs de la maladie. Leur cycle de vie est relativement rapide et le renouvellement de leur population ne peut pas être négligé au cours d'un été. Seules les femelles piquent et ce uniquement dans le but de pondre des œufs. Ces œufs sont regroupés en radeaux à la surface d'étendus d'eau relativement stagnante : mares de toute sorte en milieu rural, puisards et fossés en milieu urbain. Les larves issues de ces œufs prennent un certain temps, fonction des conditions environnantes, pour se développer puis éventuellement émerger et passer au stade adulte. Lorsqu'ils sont exposés à la maladie au cours d'une piqûre, un certain temps d'incubation est nécessaire avant que ces adultes ne deviennent infectieux. La durée de cette période d'incubation dépend fortement des conditions environnantes (notamment de la température) et on soupçonne que ceci eût un impact considérable sur la dynamique épidémiologique. La transmission de la maladie d'une femelle infectée vers sa descendance (transmission verticale) est possible mais très rare (de l'ordre d'une chance sur mille). Les moustiques infectieux eux mêmes semblent être aucunement affectés par la maladie si ce n'est du fait qu'ils puissent la transmettre lors d'une piqûre ultérieure.

De leur côté, les oiseaux peuvent être fortement affectés par la maladie, particulièrement les corvidés. Chez les corneilles *Corvus brachyrhynchos*, la mort s'ensuit généralement après aussi peu que trois jours. Par contre, leur cycle de vie «naturel» est beaucoup plus lent que celui des moustiques et en absence de maladie, leur population est approximativement constante au cours de la saison estivale.

Alors que les moustiques ont un rayon d'action de l'ordre du kilomètre, les oiseaux se déplacent sur des distances considérables et risquent donc d'avoir un impact important sur la propagation géographique de la maladie. Ces déplacements peuvent également être responsables de l'introduction de la maladie dans le système au printemps via l'arrivée d'oiseaux provenant du sud.

Des moustiques infectés peuvent également se trouver parmi les adultes survivants à l'hiver via la transmission verticale. En effet, les larves femelles qui passent à l'état adulte lorsque la photopériode est inférieure 14.25 heures de luminosité par jour (ce qui survient autour du 12 août dans la grande région de Montréal) sont en état de *diapause* et ne tentent pas de se reproduire mais plutôt de se préparer à survivre à l'hiver [9]. Or, puisque les femelles ne piquent que dans un but de reproduction et que les femelles qui ne sont pas en diapause ne survivent pas à l'hiver, les moustiques présents au printemps n'ont jamais piqué. Ils ne peuvent donc être infectés que s'ils ont hérité de la maladie de leur mère par transmission verticale.

Dans tous les modèles qui suivront, on choisit de ne modéliser que des moustiques ayant un cycle de vie comparable à celui venant d'être décrit (celui de *Culex pipiens pipiens*) puisqu'ils semblent être les principaux vecteurs de cette maladie dans le contexte Québécois<sup>1</sup>. On considère également un certain nombre d'espèces d'oiseaux hôte, certaines plus affectées que d'autres par la maladie, et néglige l'impact des autres animaux sur la maladie (mais les considère tout de même comme cible pour les piqûres des moustiques). On ne cherche pas non plus à directement modéliser le nombre de cas humains mais plutôt à évaluer le nombre de moustiques infectés pour ensuite en estimer le risque qui en découle.

#### 4.1.2 Requêtes particulières pour le projet VNO-MAGS

Le projet VNO-MAGS vise à concevoir un logiciel permettant de simuler la propagation du virus du Nil occidental dans le sud du Québec. On demande entre autre à ce logiciel de pouvoir tenir compte des conditions météorologiques et de permettre des interventions humaines comme l'application de larvicides tout en s'exécutant suffisamment rapidement pour que l'utilisateur puisse considérer plusieurs scénarios possibles en un temps raisonnable. On souhaite concevoir un modèle épidémiologique de base effectuant la gestion locale des populations d'oiseaux et de moustiques alors que la propagation spatiale des oiseaux hôtes est gérée par un système de géosimulations multi-agents (MAGS<sup>2</sup>) qui ne fait pas l'objet du présent document.

En plus des effets climatiques, le modèle épidémiologique de base doit pouvoir tenir compte de l'effet de l'utilisation de larvicides comme le méthoprène. Ce larvicide a la

---

<sup>1</sup>Il est très difficile de distinguer *Culex pipiens pipiens* de *Culex restuans* lorsqu'ils sont à l'état adulte et pour cette raison, plusieurs articles regroupent ces deux espèces dans la même classe lors de leur analyse. Néanmoins, leur cycle de vie est comparable et il semble en être de même pour ce qui est de leur aptitude à transmettre la maladie.

<sup>2</sup>«Multi-agent geo-simulation».

particularité de ne pas immédiatement tuer les larves mais plutôt de les empêcher de passer à l'état adulte. Les larves affectées poursuivent donc leur processus de maturation et, l'instant de l'émergence venu, meurent.

Le modèle doit également pouvoir prendre en considération le phénomène de «lessivage»<sup>3</sup>. Ce phénomène particulier aux milieux urbains survient lorsque de fortes pluies créent d'importantes turbulences dans les puisards et les vident de leur contenu, entraînant par le fait même les larves de moustiques qui pouvaient s'y trouver mais également le larvicide qu'on aurait pu y avoir placé.

Finalement, on souhaite que le modèle soit suffisamment «léger» pour que son implantation numérique s'exécute rapidement et n'exige pas trop de ressources (mémoire vive). Il ne faut pas oublier que des centaines de copies de ce modèle auront à s'exécuter simultanément de façon à représenter chacune des municipalités régionales de comté (MRC) et ce, en même temps que toute l'infrastructure MAGS.

## 4.2 Modèle compartimental pour VNO

L'élaboration d'un modèle compartimental (introduit au chapitre 1) est normalement la première alternative sélectionnée lors de la modélisation d'un nouveau système épidémiologique, et souvent la dernière. La grande force d'un tel modèle réside dans sa simplicité, autant dans la conception que dans l'analyse, mais des faiblesses majeures découlent également de cette simplicité. On élabore ici un modèle compartimental pour la situation présentée en section (4.1) puis on obtient certains résultats analytiques en plus de quelques solutions numériques. On discute ensuite les résultats obtenus et on les compare entre autre à ceux d'un modèle semblable introduit dans la référence [28].

### 4.2.1 Élaboration du modèle

On mentionne en section (4.1.1) qu'un modèle épidémiologique pour le virus du Nil occidental doit minimalement tenir compte de population d'oiseaux et de moustiques, les seconds nécessitant également un traitement de leur processus reproductif. On utilisera les compartiments  $S_{Bj}$ ,  $I_{Bj}$ ,  $R_{Bj}$  et  $X_{Bj}$  pour représenter les oiseaux hôtes de l'espèce  $j$  respectivement susceptibles (non infectés mais pouvant éventuellement le devenir), infectés, guéris (ainsi que maintenant immunisés à la maladie) et morts (cumulés

---

<sup>3</sup>Aussi connu sous le terme «flush».

depuis le début de la saison). Du côté des vecteurs, on se limite à une seule espèce de moustiques<sup>4</sup> et utilisera les compartiments  $S_M$ ,  $E_M$  et  $I_M$  pour les moustiques adultes femelles<sup>5</sup> respectivement susceptibles, exposés (en période d'incubation) et infectieux (non affectés par la maladie mais pouvant la transmettre aux hôtes). On utilise également le compartiment  $R_M$  pour tenir le compte des moustiques en état de diapause ne participant ni à la reproduction, ni à la transmission de la maladie (puisqu'ils ne piquent pas). À ceci on ajoute le compartiment  $L_M$  pour les larves de moustiques femelles pour lesquelles on néglige toute possibilité d'infection. Ceci est justifié par le fait que la transmission verticale est très improbable<sup>6</sup>.

Afin de simplifier l'écriture, s'il y a  $n_B^{\text{ spp.}}$  espèces différentes d'oiseaux hôte, on définit le nombre total d'oiseaux susceptibles  $S_B(t)$ , infectés  $I_B(t)$ , guéris  $R_B(t)$  et morts  $X_B(t)$  ainsi que le nombre total  $N_{B_j}(t)$  d'oiseaux de l'espèce  $j$  et le grand total  $N_B(t)$  toutes espèces confondues

$$S_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} S_{B_j}(t) \quad I_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} I_{B_j}(t) \quad R_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} R_{B_j}(t) \quad X_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} X_{B_j}(t)$$

$$N_{B_j}(t) = S_{B_j}(t) + I_{B_j}(t) + R_{B_j}(t) + X_{B_j}(t)$$

$$N_B(t) = S_B(t) + I_B(t) + R_B(t) + X_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} N_{B_j}(t) \quad .$$

Les moustiques femelles adultes produisent des larves femelles à un taux  $\beta$  (tenant compte du ratio des sexes). Ces larves émergent à un taux de maturation  $m$  et une fraction  $\eta \in [0, 1]$  (normalement dépendante du temps) de ces nouveaux adultes sont initialement susceptibles, le reste (i.e.  $1 - \eta$ ) étant en état de diapause. Lors d'une piqûre sur un oiseau infecté, un moustique susceptible a une probabilité  $i_M$  de devenir exposé et ces derniers effectuent le passage vers les infectieux à un taux  $k$ . De plus, les larves meurent à un taux de mortalité  $\mu_L$  alors que les adultes périssent plutôt à un taux  $\mu_A$ ,

<sup>4</sup>On peut aisément généraliser ce modèle à plus d'une espèce de moustiques en procédant de la même façon que pour les oiseaux hôtes.

<sup>5</sup>Le nombre de mâles n'est pas directement modélisé mais puisque le ratio des sexes est très près de 1/2 et que les taux de mortalité sont semblables d'un sexe à l'autre, on sait qu'il doit y avoir autant de mâles que de femelles.

<sup>6</sup>Les observations semblent montrer que la transmission verticale survient une fois sur mille. Les effets de ce genre de transmission sont donc fort probablement très faibles au cours de la saison mais peuvent possiblement être importants pour l'introduction de la maladie en début de saison : puisque les moustiques survivants à l'hiver n'ont jamais piqué, la transmission verticale est le seul type de transmission pouvant potentiellement les rendre infectieux.

peu importe leur état d'infection<sup>7</sup>. On ne tient aucun compte du nombre de moustiques morts.

Du côté des oiseaux, un individu susceptible de l'espèce hôte  $j$  qui est piqué par un moustique infecté a une probabilité  $i_{Bj}$  de devenir infecté. Ces oiseaux infectés guérissent de la maladie (et gagnent par le fait même l'immunité contre des infections futures) à un taux  $r_j$  s'ils survivent au taux de mortalité  $\mu_{Bj}$ . Les compartiments  $X_{Bj}$  tiennent le compte du nombre d'oiseaux morts de la maladie puisqu'il s'agit d'une observable biologique intéressante. On néglige toute mortalité pour les oiseaux sains (i.e. susceptibles et guéris).

Il reste maintenant à connaître le nombre de piqûres effectuées par des moustiques susceptibles sur des oiseaux infectés et celles effectuées par des moustiques infectés sur des oiseaux sains. Les moustiques adultes effectuent des piqûres à un taux  $p$  et choisissent de piquer l'espèce d'oiseau hôte  $j$  avec une préférence<sup>8</sup>  $\omega_{Bj}$ . Cependant, les oiseaux hôtes ne sont pas les seuls animaux pouvant être pris pour cible par les moustiques et on définit donc une préférence pour une espèce  $j$  *autre* que les oiseaux hôtes  $\omega_{Oj}$  dont la population est donnée par  $N_{Oj}$ . S'il y a  $n_O^{\text{ spp.}}$  espèces différentes d'autres animaux, le nombre de piqûres par jour faites par des moustiques susceptibles sur des oiseaux hôtes infectés (toutes espèces confondues) est donc donné par

$$\frac{pS_M(t) \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} \omega_{Bj} I_{Bj}(t)}{\sum_{j=1}^{n_O^{\text{ spp.}}} \omega_{Oj} N_{Oj}(t) + \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} \omega_{Bj} N_{Bj}(t)} = \frac{pS_M(t) \tilde{I}_B(t)}{\tilde{N}_O(t) + \tilde{N}_B(t)}$$

et le nombre de piqûres par jour faites par des moustiques infectés sur des oiseaux hôtes infectés de l'espèce  $j$  est donné par

$$\frac{pI_M(t) S_{Bj}(t)}{\sum_{j=1}^{n_O^{\text{ spp.}}} \omega_{Aj} N_{Oj}(t) + \sum_{j=1}^{n_B^{\text{ spp.}}} \omega_{Bj} N_{Bj}(t)} = \frac{pI_M(t) S_{Bj}(t)}{\tilde{N}_O(t) + \tilde{N}_B(t)}$$

<sup>7</sup>Il peut arriver que cette mortalité soit différente pour les moustiques en état de diapause. Cependant, on utilise ici  $\mu_A$  comme aucune information n'a été trouvée à ce sujet.

<sup>8</sup>La préférence  $\omega_{Bj}$  est définie de façon à ce que si l'on place le même nombre d'individus des espèces  $k$  et  $l$  en présence de moustiques et que  $\omega_{Bk}$  moustiques piquent des individus de l'espèce  $k$ , en moyenne  $\omega_{Bl}$  moustiques piqueront des individus de l'espèce  $l$ . Cette quantité est définie à une constante multiplicative près mais peut être fixée en choisissant une espèce  $m$  comme référence et en imposant  $\omega_{Bm} = 1$ .

où on a défini

$$\tilde{N}_O(t) = \sum_{j=1}^{n_O^{\text{pp}}} \omega_{O_j} N_{O_j}(t) \quad \tilde{N}_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{pp}}} \omega_{B_j} N_{B_j}(t) \quad \tilde{I}_B(t) = \sum_{j=1}^{n_B^{\text{pp}}} \omega_{B_j} I_{B_j}(t) .$$

Le système d'équations différentielles complet peut maintenant être écrit

$$\begin{aligned} \frac{dS_{B_j}}{dt} &= - \frac{i_{B_j} p \omega_{B_j} I_M S_{B_j}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \\ \frac{dI_{B_j}}{dt} &= \frac{i_{B_j} p \omega_{B_j} I_M S_{B_j}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - r_j I_{B_j} - \mu_{B_j} I_{B_j} \\ \frac{dR_{B_j}}{dt} &= r_j I_{B_j} \\ \frac{dX_{B_j}}{dt} &= \mu_{B_j} I_{B_j} \\ \frac{dL_M}{dt} &= \beta(S_M + E_M + I_M) - m L_M - \mu_L L_M \\ \frac{dS_M}{dt} &= \eta m L_M - \frac{i_M p S_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - \mu_A S_M \\ \frac{dE_M}{dt} &= \frac{i_M p S_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - k E_M - \mu_A E_M \\ \frac{dI_M}{dt} &= k E_M - \mu_A I_M \\ \frac{dR_M}{dt} &= (1 - \eta) m L_M - \mu_A R_M . \end{aligned} \tag{4.1}$$

Ces  $5 + 4n_B^{\text{pp}}$  équations différentielles ordinaires peuvent être solutionnées numériquement grâce, par exemple, à un algorithme de type Runge-Kutta à pas adaptatif. Des résultats analytiques peuvent également être obtenus à l'aide des méthodes utilisées en section (1.2).

## 4.2.2 Résultats

Il est difficile d'obtenir des informations biologiques permettant de calibrer les multiples paramètres affectant la dynamique des différentes espèces d'oiseaux. Pour cette raison et afin de simplifier l'analyse du système, on limite ici le système (4.1) à une seule espèce d'oiseaux ( $n_B^{\text{pp}} = 1$ ). Dans un tel cas, l'indice  $j$  de ces équations devient inutile et ne sera donc pas explicité. De plus, la quantité  $\tilde{N}'_O = \tilde{N}_O / \omega_B$  est définie afin de simplifier l'écriture du système. On utilise ici  $\eta = 1 \forall t$  et n'utilise pas le compartiment  $R_M$  puisque l'on ne souhaite pas s'attarder sur les effets de la diapause pour l'instant.

Comme les modèles compartimentaux se prêtent bien à l'analyse, certains résultats analytiques peuvent être obtenus relativement aisément pour ce système. La section (A.1) présente une méthode systématique d'analyse de stabilité telle que celle effectuée en section (1.2.2) et cette technique est utilisée sur le système (4.1) (simplifié pour  $n_B^{pp} = 1$ ) à la section (A.2).

L'un des résultats qui y est obtenu mentionne que lorsque les paramètres du système respectent  $\beta m < (m + \mu_L)\mu_A$ , les populations de moustiques (larves et adultes) décroissent exponentiellement vers une valeur nulle et l'espèce est donc vouée à l'extinction. Pour la valeur critique  $\beta m = (m + \mu_L)\mu_A$ , les populations des larves et des adultes ( $A_M(t) = S_M(t) + E_M(t) + I_M(t)$ ) tendent exponentiellement vers une certaine valeur d'équilibre telle que le ratio de la première sur la seconde respecte la relation  $L_M/A_M = \mu_A/m$ . Enfin, les populations de larves et d'adultes croissent exponentiellement vers l'infini lorsque  $\beta m > (m + \mu_L)\mu_A$ . Dans tous les cas, le ratio  $L_M/A_M$  tend vers

$$\frac{L_M}{A_M} = \frac{\mu_A - m - \mu_L + \sqrt{(m + \mu_L + \mu_A)^2 + 4(\beta m - (m + \mu_L)\mu_A)}}{2m} \quad (4.2)$$

La section (A.2) nous informe également que lorsque l'on considère  $A_M$  comme un *paramètre* imposé au système (par opposition à une *variable dynamique* faisant partie du système), la condition

$$\frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} > \mu_A (r + \mu_B) (k + \mu_A) \quad (4.3)$$

est nécessaire à ce que l'introduction de la maladie dans le système mène à une épidémie. Cette information peut également être obtenue au moyen du nombre de reproduction  $R_0$  de la maladie

$$R_0 = \sqrt{\frac{p^2 k i_B S_B i_M S_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2 \mu_A (k + \mu_A) (r + \mu_B)}} \quad (4.4)$$

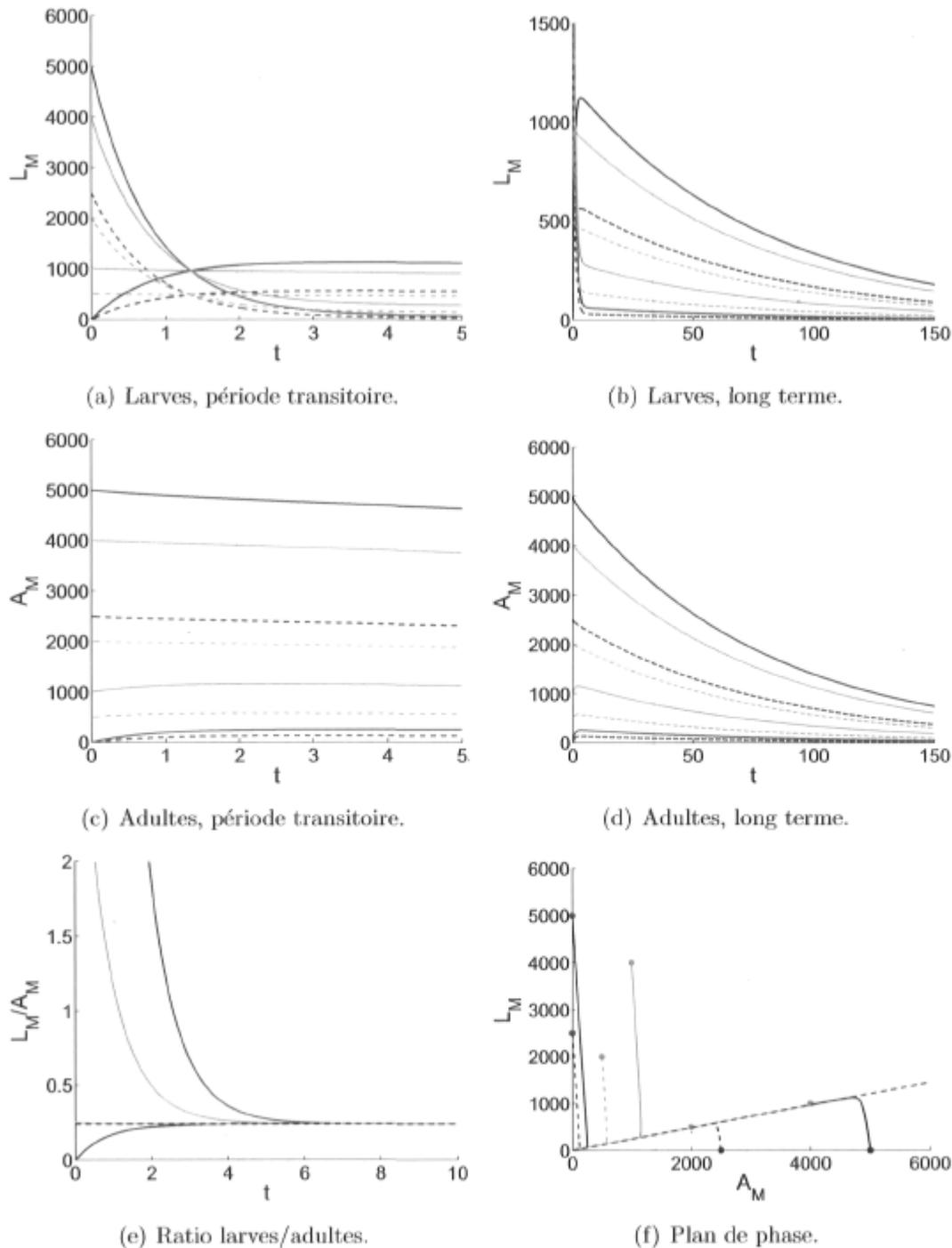
obtenue en section (A.3).

Les figures (4.1) à (4.6) présentent des solutions numériques aux équations (4.1) utilisant les paramètres du tableau (4.1). On observe d'abord les populations de moustiques en l'absence de maladies pour trois différentes valeurs du paramètre  $\beta$  entraînant des comportements qualitativement différents (figures (4.1), (4.2) et (4.3)) avant de se

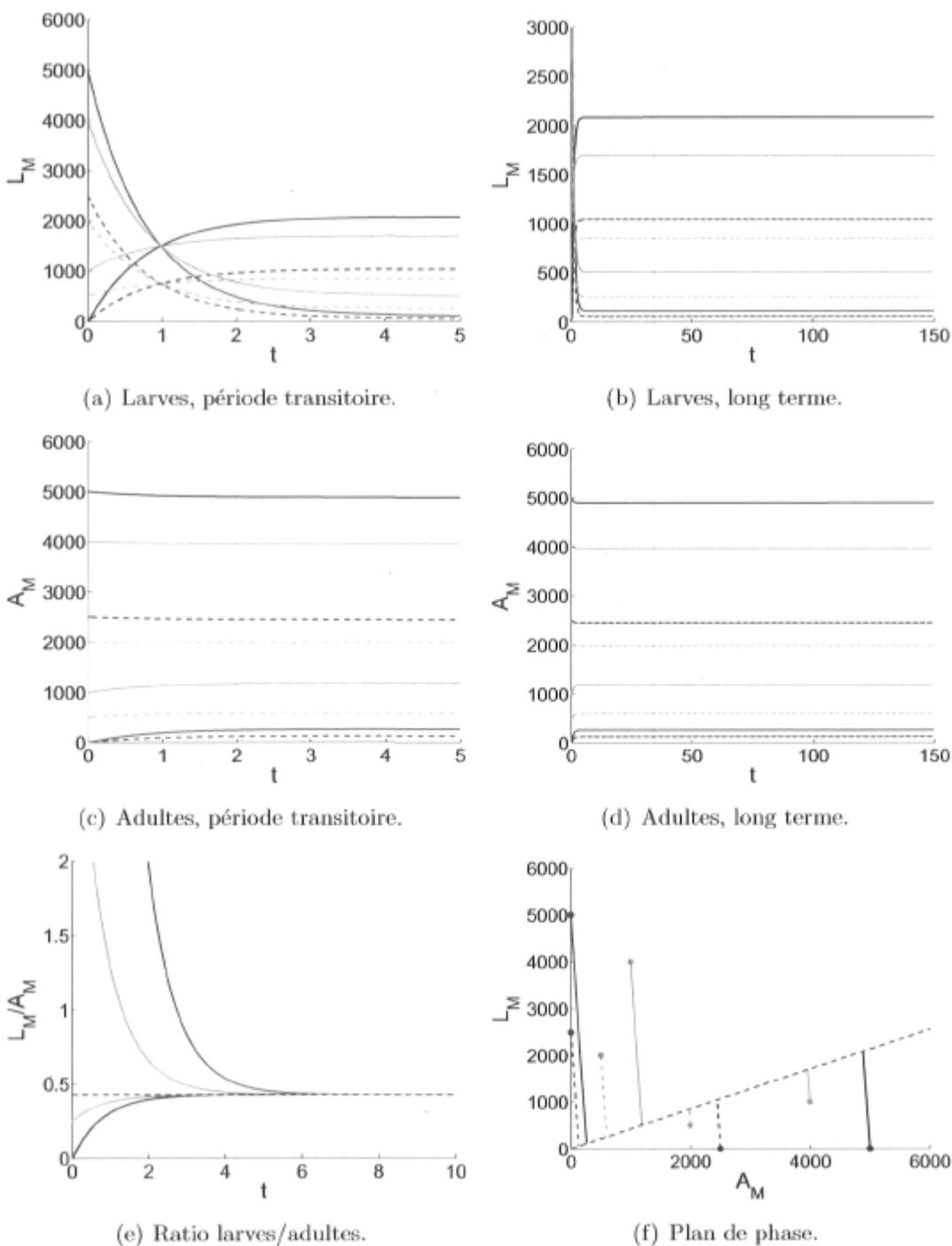
<sup>9</sup>La valeur donnée au paramètre  $p$  dans le tableau (4.1) ne possède pas de correspondance directe dans le tableau 1 de [28]. Cependant, la note <sup>a</sup> au bas du tableau 1 de [28] mentionne que ce modèle considère que les moustiques effectuent une piqûre tous les trois jours, d'où  $p = 1/3$ .

**Tab. 4.1: Valeurs utilisées pour les divers paramètres du modèle compartimental.** Les valeurs suivantes sont toutes directement tirées du tableau 1 de [28] et correspondent aux valeurs qui ont été utilisées dans cet article pour un modèle très semblable à celui présenté ici.

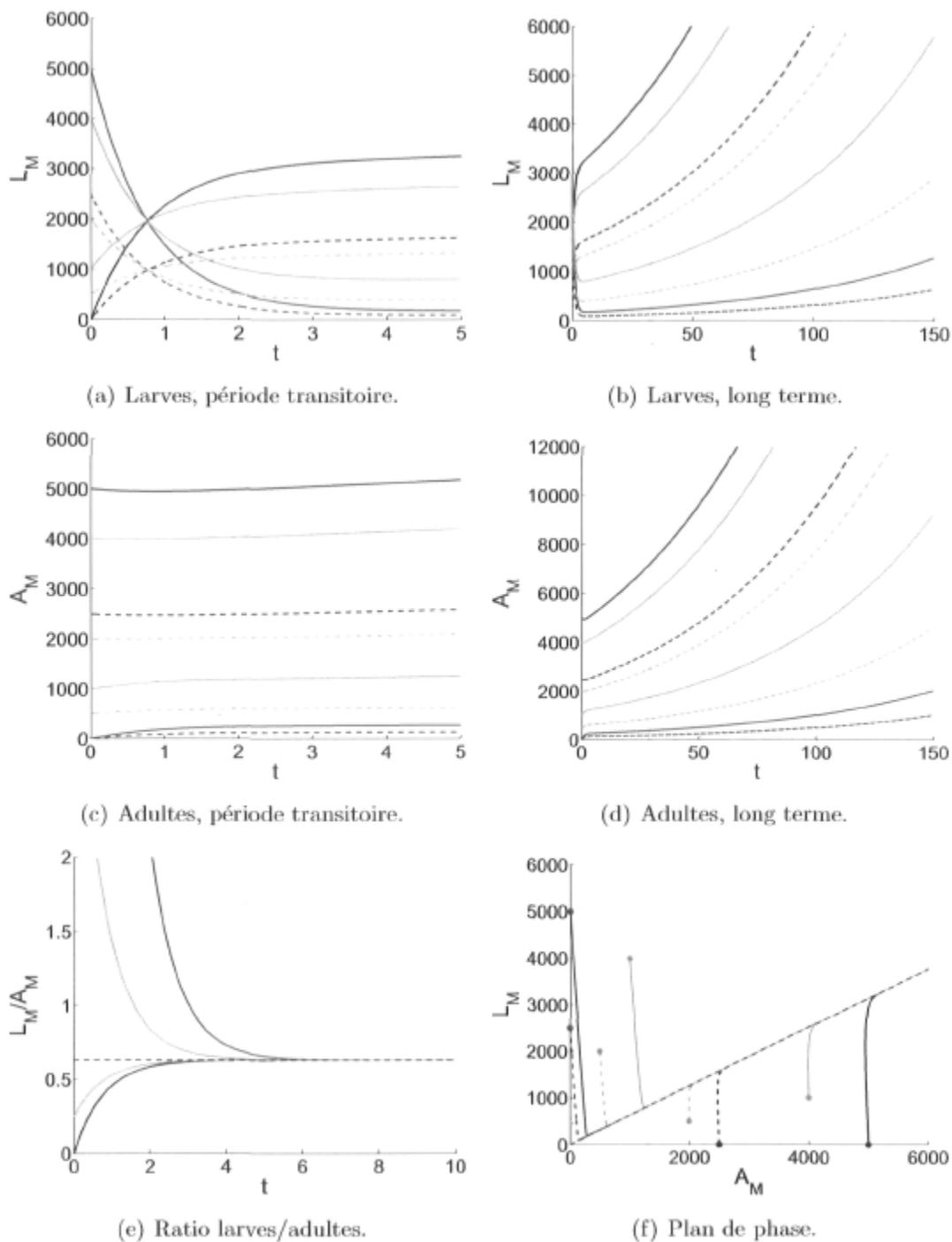
| Paramètre | Signification  | Valeur |
|-----------|--|--------|
| $i_B$     | Probabilité d'infection d'un oiseau lorsque piqué par un moustique infectieux. | 0.88   |
| $i_M$     | Probabilité d'exposition d'un moustique lorsqu'il pique un oiseau infecté.     | 0.16   |
| $p$       | Taux de piqûre des moustiques adultes <sup>9</sup> .                           | 1/3    |
| $m$       | Taux de maturation des larves de moustiques.                                   | 0.068  |
| $k$       | Taux de transfert des moustiques exposés aux moustiques infectieux.            | 0.106  |
| $\mu_A$   | Taux de mortalité des moustiques adultes.                                      | 0.029  |
| $\mu_L$   | Taux de mortalité des larves de moustiques.                                    | 1.191  |
| $\mu_B$   | Taux de mortalité des oiseaux infectés.  | 0.143  |
| $r$       | Taux de guérison des oiseaux infectés.   | 0      |



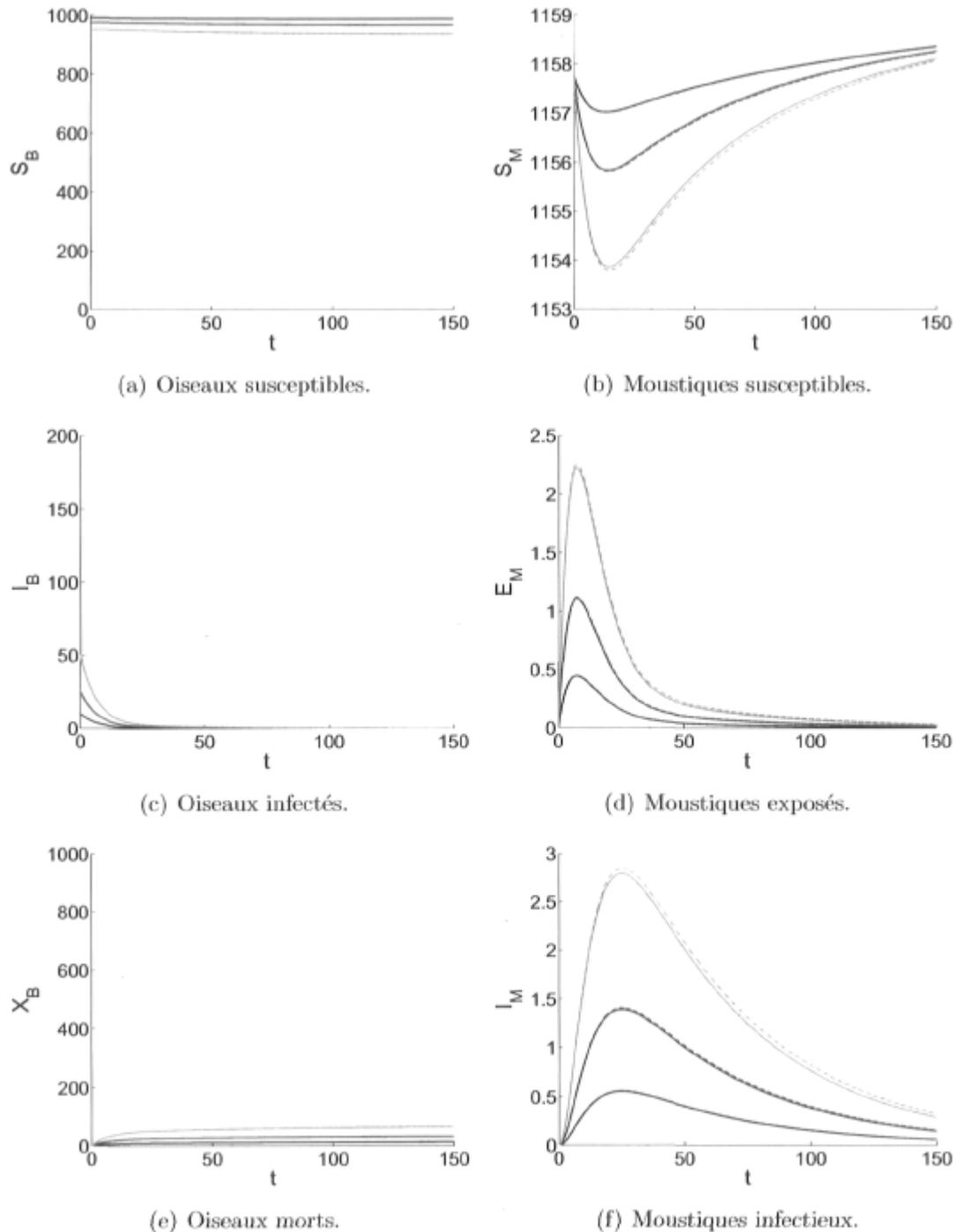
**Fig. 4.1: Populations de moustiques du modèle compartimental pour  $\beta = 0.3$  (sous le seuil).** Le modèle compartimental caractérisé par les équations (4.1) et les paramètres du tableau (4.1) est utilisé dans une situation sans maladie. On présente l'évolution des populations de moustiques à l'état larvaire et à l'état adulte au cours de la période transitoire (respectivement (a) et (c)) ainsi qu'à plus long terme ((b) et (d)). On trace également la valeur du ratio larves/adultes ((e)) ainsi que le plan de phase du système ((f)). Les lignes noires en hachuré de ces deux derniers graphiques représentent le ratio larves/adultes prédit à long terme par l'équation (4.2). Les conditions initiales (cercles) déterminent la couleur (ratio  $L_M/A_M$ ) et le trait pointillé ou plein (population 2500 ou 5000).



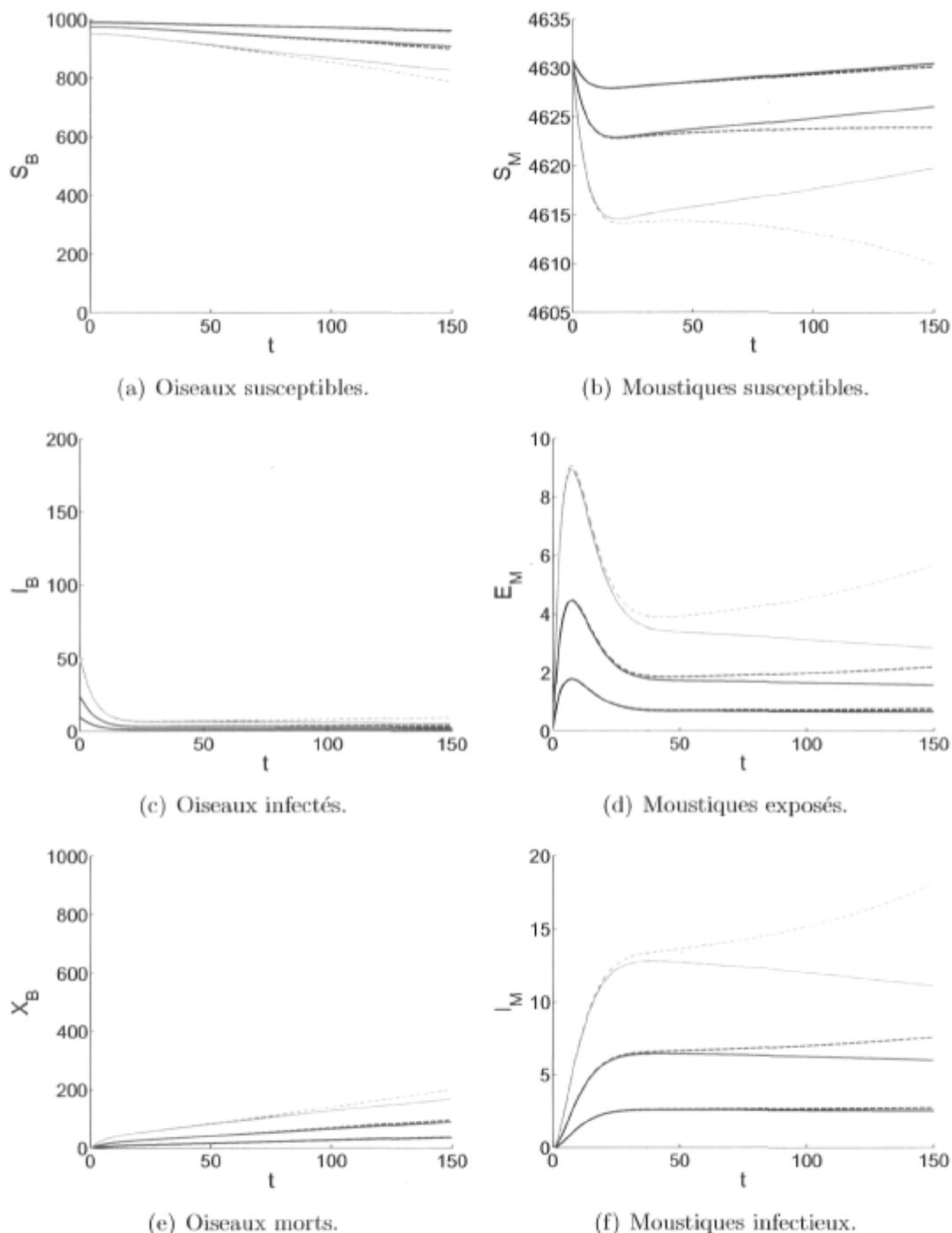
**Fig. 4.2: Populations de moustiques du modèle compartimental pour  $\beta = 0.537$  (seuil critique).**  
 Voir texte descriptif de la figure (4.1).



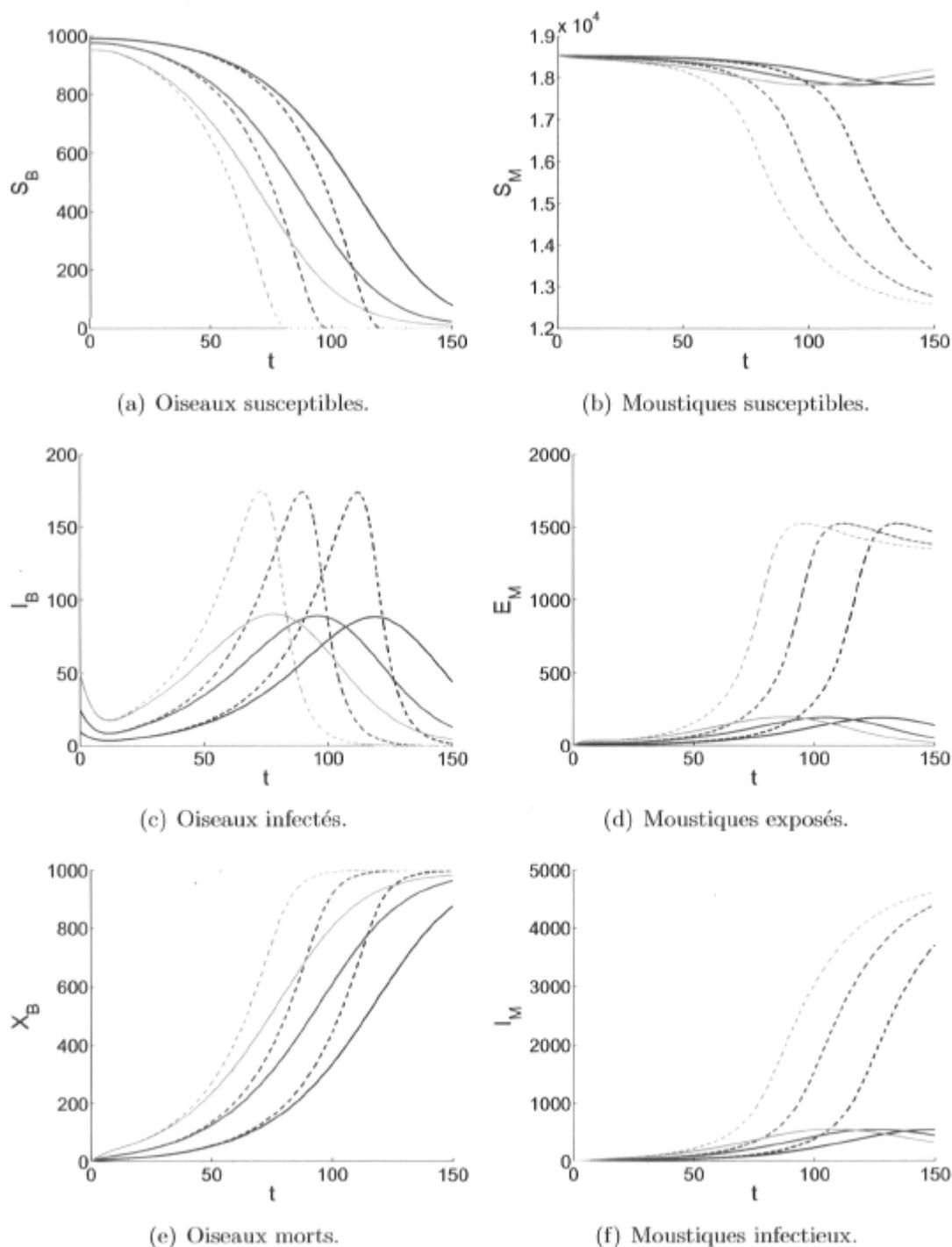
**Fig. 4.3: Populations de moustiques du modèle compartimental pour  $\beta = 0.8$  (au dessus du seuil). Voir texte descriptif de la figure (4.1).**



**Fig. 4.4: Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour  $R_0 = 0.5$  (sous le seuil).** On utilise comme conditions initiales  $N_B(0) = 1000$  oiseaux au total dont 10, 25 et 50 d'entre eux sont initialement infectés (courbes respectivement bleues, rouges et vertes). On utilise les paramètres  $\tilde{N}'_0 = N_B(0)(1 - 0.27)/0.27$  (courbes pleines) et  $\tilde{N}'_0 = 0$  (courbes hachurées) de façon à ce que respectivement 27% et 100% des piqûres soient initialement faites sur les oiseaux hôtes. Dans le dernier cas ( $\tilde{N}'_0 = 0$ ), on utilise  $p = 0.27/3 = 0.09$  plutôt que  $1/3$  afin qu'une seule et même population de moustiques adultes (initialement tous susceptibles) puisse satisfaire l'équation (4.4) pour la valeur de  $R_0$  imposée. Enfin, l'utilisation de la valeur critique  $\beta = 0.537$  ainsi que d'un nombre de larves (non montrées sur cette figure) donné par (4.2) permet que les populations de moustiques restent les mêmes tout au long de la simulation.



**Fig. 4.5: Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour  $R_0 = 1.0$  (seuil critique).** Voir texte descriptif de la figure (4.4).



**Fig. 4.6: Populations du modèle compartimental en présence de la maladie pour  $R_0 = 2.0$  (au dessus du seuil). Voir texte descriptif de la figure (4.4).**

concentrer sur la dynamique de la maladie dans les trois différents régimes épidémiologiques gouvernés par la valeur de  $R_0$  lorsque les populations de moustiques sont à l'équilibre (figures (4.4), (4.5) et (4.6)). Pour chacun de ces trois cas, on utilise deux différents choix de paramètres entraînant la même valeur de  $R_0$  pour une même population de moustiques, soit  $\tilde{N}'_0 = N_B(0)(1 - 0.27)/0.27$  avec  $p = 1/3$  (courbe pleine) et  $\tilde{N}'_0 = 0$  avec  $p = 0.27/3 = 0.09$  (courbe hachurée). Les différents résultats sont commentés à la section suivante.

### 4.2.3 Commentaires

Les résultats analytiques obtenus en section (A.2) sont en accord avec les simulations numériques de la section (4.4.2). Ainsi, les figures (4.1), (4.2) et (4.3) montrent que les populations de moustiques présentent une période transitoire pendant laquelle le ratio  $L_M/A_M$  tends vers la valeur prédite par l'équation (4.2). Pour ce qui est du comportement à long terme, il y a extinction de l'espèce lorsque  $\beta m < (m + \mu_L)\mu_A$  (figure (4.1)), atteinte d'un état d'équilibre pour  $\beta m = (m + \mu_L)\mu_A$  (figure (4.2)) et croissance exponentielle de la population pour  $\beta m > (m + \mu_L)\mu_A$  (figure (4.3)). Dans la situation naturelle, cette croissance est limitée vers la fin de la saison alors que les températures moins clémentes ralentissent l'évolution des individus et que le phénomène de diapause entre en jeu (diminution de  $\eta$ ). D'autres limitations peuvent survenir si la densité des individus devient trop élevée et que le milieu n'a pas la capacité nécessaire pour entretenir une telle population. Dans ce cas, l'ajout d'un terme logistique aux équations différentielles gouvernant le système serait à considérer.

On peut constater que pour les paramètres utilisés, la population des larves est inférieure à celle des adultes une fois l'équilibre de leur ratio atteint. Or, il s'avère que dans la situation naturelle, la population des larves soit (pendant presque toute la saison) supérieure à celle des adultes. On pourrait bien entendu corriger cette situation en utilisant des paramètres différents de ceux du tableau (4.1) afin que l'équation (4.2) produise un ratio  $L_M/A_M > 1$ . Cependant, les effets (concernant l'impact de plus d'un flux quittant un compartiment) présentés en section (1.3.4) (plus précisément les résultats (1.16) et (1.17)) doivent également être considérés. En effet, puisque les paramètres du tableau (4.1) prévoient qu'un temps  $\tau_m = 1/m \approx 14.7$  est nécessaire pour que les larves puissent passer à l'état adulte ( $\mu_L\tau_m \approx 17.5 \gg 0$ ), la fraction générée par ce modèle compartimental des nouvelles larves qui atteindront un jour le stade adulte est de 0.054 alors que le «traitement correct» mentionné en section (1.3.4) prévoit plutôt  $2.47 \times 10^{-8}$ , soit une différence de plus de 6 ordres de grandeur.

Malgré l'importance de l'erreur causée par ce phénomène, cette situation n'a aucun

impact sur la dynamique de la maladie. Alors que le paramètre  $m$  du tableau (4.1) a été choisi (dans [28]) de façon à correspondre à des observations biologiques voulant que le temps nécessaire pour qu'il y ait maturation soit de 14.7 jours, le paramètre  $\mu_L$  quant à lui est obtenu en *imposant* (toujours dans [28]) qu'une fraction 0.054 des nouvelles larves atteignent un jour l'état adulte. Le modèle représente donc bien la quantité de larves sortant du compartiment  $L_M$  par rapport à celle qui y entre mais le taux de mortalité utilisé ne sera pas représentatif de celui que l'on devrait obtenir lors d'une observation biologique et il en est de même pour la valeur de la population des larves (donc pour le ratio  $L_M/A_M$ ). Le modèle donne ainsi la fausse impression d'être mécaniste et semble permettre de prédire  $\mu_L$  à partir de l'émergence (ou encore de déterminer le ratio  $L_M/A_M$ ) alors qu'il n'en est rien. Si l'on est intéressé par le cas où les populations de moustiques sont fixes (on impose  $A_M(t) = \text{constante}$ ), un modèle alternatif ne donnant pas de telles fausses impressions peut être obtenu en remplaçant les équations de la dynamique des moustiques par

$$\begin{aligned}\frac{dS_M}{dt} &= \mu_A A_M - \frac{i_{MP} S_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - \mu_A S_M \\ \frac{dE_M}{dt} &= \frac{i_{MP} S_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - k E_M - \mu_A E_M \\ \frac{dI_M}{dt} &= k E_M - \mu_A I_M\end{aligned}$$

(où on a supposé que tout adulte mort est immédiatement remplacé) et en conservant les équations du système (4.1) relatives aux populations d'oiseaux.

En présence de maladie, l'équation (4.4) prédit correctement qu'il y a extinction de la maladie ainsi qu'un nombre limité d'oiseaux morts pour un nombre de reproduction  $R_0 < 1$  (figure (4.4)) et que la situation devient épidémique lorsque  $R_0 > 1$  (figure (4.6)). Pour la situation critique  $R_0 = 1$  (figure (4.5)), le sort à long terme de la population est différent si l'on utilise  $\tilde{N}'_0 = N_B(0)(1 - 0.27)/0.27$  avec  $p = 1/3$  (courbe pleine) ou si l'on choisit plutôt  $\tilde{N}'_0 = 0$  avec  $p = 0.27/3 = 0.09$  (courbe hachurée), deux choix de paramètres entraînant pourtant la même valeur de  $R_0$ . Il faut cependant se rappeler que le nombre de reproduction  $R_0$  découle d'une analyse linéaire autour du point d'équilibre sans maladie et que cette simple analyse ne permet pas de se prononcer dans un tel cas non hyperbolique. On peut tout de même constater que la distinction entre les courbes pleines et hachurées sont moindres pour des nombres d'infections initiales inférieurs et que les populations d'infectés restent relativement stables pendant un certain temps, les populations d'oiseaux susceptibles décroissant de façon linéaire plutôt qu'exponentielle sur cette période.

Le choix du paramètre  $\tilde{N}'_0 = N_B(0)(1 - 0.27)/0.27$  correspond à une situation où initialement 27% des piqûres des moustiques sont effectuées sur des oiseaux de l'espèce

considérée (les 73% restants étant fait sur les autres espèces, celles contribuant à  $\tilde{N}'_0$ ) et l'usage de  $p = 1/3$  découle de la considération qu'une piqûre est effectuée tous les trois jours par les moustiques femelles. Dans le second cas (correspondant à celui représenté par le modèle introduit dans [28]), on suppose une population nulle d'autres cibles  $\tilde{N}'_0 = 0$  (toutes les piqûres des moustiques sont donc effectuées sur les oiseaux de l'espèce considérée) et ajuste le paramètre  $p$  de façon à ce qu'initialement un même nombre de piqûres soit effectué sur chacun des individus de l'espèce considérée. Malgré le fait que ces deux situations soient similaires lorsque le système est dans le voisinage de l'équilibre sans maladie, il n'en est pas de même lorsque la maladie devient plus présente. Ainsi, dans le cas extrême où il ne reste plus qu'un seul oiseau de l'espèce considérée, le second choix de paramètres prévoit que toutes les piqûres des moustiques seront effectuées sur ce dernier individu alors que le premier prévoit une redistribution des piqûres à travers toutes les espèces mises en cause.

L'une des conclusions de la référence [28] est qu'une intervention permettant de diminuer la population des moustiques devrait «améliorer» la situation épidémiologique (diminuer  $R_0$ ) alors qu'une autre visant à diminuer la population des oiseaux serait néfaste (augmentation de  $R_0$ ). Il s'avère que les considérations venant d'être apportées sur le rôle de  $\tilde{N}'_0$  affectent ce dernier résultat. L'équation (4.4) permet d'écrire la condition  $R_0 < 1$  (nécessaires à ce que la situation sans maladie soit un équilibre stable) sous la forme

$$\frac{S_B}{(\tilde{N}'_0 + S_B)^2} < \frac{\mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A)}{p^2 k i_B i_M A_M} .$$

Sous cette forme, il est clair qu'un contrôle de la maladie par l'entremise des populations d'oiseaux doit avoir comme but de réduire la quantité  $S_B/(\tilde{N}'_0 + S_B)^2$ . Or, cette quantité possède un maximum en  $S_B = \tilde{N}'_0$  puisque sa dérivée est nulle en ce point

$$\frac{d}{dS_B} \left( \frac{S_B}{(\tilde{N}'_0 + S_B)^2} \right) \Big|_{S_B = \tilde{N}'_0} = \frac{\tilde{N}'_0 - \tilde{N}'_0}{(\tilde{N}'_0 + \tilde{N}'_0)^3} = 0$$

et que sa dérivée seconde y est négative

$$\frac{d^2}{dS_B^2} \left( \frac{S_B}{(\tilde{N}'_0 + S_B)^2} \right) \Big|_{S_B = \tilde{N}'_0} = \frac{-2(2\tilde{N}'_0 - \tilde{N}'_0)}{(\tilde{N}'_0 + \tilde{N}'_0)^4} = \frac{-1}{8(\tilde{N}'_0)^3} < 0 .$$

Ainsi, pour des  $S_B > \tilde{N}'_0$ , une petite réduction de la population d'hôtes  $S_B$  ne fait qu'augmenter la quantité  $S_B/(\tilde{N}'_0 + S_B)^2$  et «aggrave» la situation, en accord avec les résultats de [28]. À l'opposé, si  $S_B < \tilde{N}'_0$ , une diminution de population d'hôtes  $S_B$  entraîne une diminution de  $S_B/(\tilde{N}'_0 + S_B)^2$  et aide donc au contrôle de la maladie. Cette méthode est d'autant plus efficace que  $S_M$  est inférieur à  $\tilde{N}'_0$  puisque la dérivée  $(\tilde{N}'_0 - S_B)/(\tilde{N}'_0 + S_B)^3$  sera plus grande. Dans le cas où 27% des piqûres sont faites

sur les oiseaux hôtes,  $\tilde{N}'_0 = 2.7N_B(0)$  et l'on se trouve donc dans la seconde<sup>10</sup> de ces situations, une conclusion allant à l'encontre de celle de [28].

Il est mentionné au chapitre 1 que les paramètres d'un tel modèle compartimental peuvent être directement rendus fonction du temps sans considérations additionnelles (par opposition à un modèle à équations différentielles à délais par exemple). On pourrait donc tenter de trouver des fonctions du temps et des conditions environnementales permettant d'obtenir des valeurs pour chacun des paramètres du tableau (4.1) et ainsi espérer obtenir une dynamique réaliste permettant de prévoir les populations de moustiques et l'état d'infection des moustiques et oiseaux tout au long d'un été. Cependant, les choses ne sont pas aussi simples.

En effet, on a déjà mentionné que les apparences mécanistes du modèle en ce qui a trait aux prédictions des populations de moustiques à l'aide de leur cycle de reproduction étaient trompeuses. Même si ce n'était pas du phénomène traité en section (1.3.4), il restera toujours le problème qu'un modèle compartimental de ce type ne conserve aucune mémoire de son état antérieur et ne peut donc pas correctement gérer les délais. Au mieux, on pourrait obtenir une croissance exponentielle (avec une modulation due aux conditions ambiantes) de la population au cours de l'été suivie d'une décroissance due aux conditions ambiantes défavorables ainsi qu'au phénomène de diapause. Cependant, la situation biologique [5, 6] est plus complexe et présente entre autre des oscillations plus ou moins cycliques dans les populations de moustiques, oscillations découlant de la présence de délais dans le système (e.g. temps pris par une larve pour devenir adulte, temps entre les pontes des adultes).

De plus, des problèmes peuvent également survenir du point de vue de la maladie. Malgré le fait que les effets mentionnés en (1.3.4) peuvent être considérés négligeables<sup>11</sup> pour le passage de  $E_M$  à  $I_M$  avec les paramètres du tableau (4.1), les réalisations temporelles générées par le modèle seront tout de même faussées par son mauvais traitement des délais et on risque de surestimer l'importance de l'infection.

<sup>10</sup>On n'allègue pas ici qu'il en est de même pour la situation biologique mais plutôt que les résultats de [28] sont inconsistants avec les paramètres qui y sont utilisés. Pour déterminer où se place une situation naturelle, il faut considérer toutes les espèces  $j$  pouvant servir d'hôte à la maladie ainsi que leurs coefficients  $i_{B_j}$  et  $i_{M_j}$  respectifs. Même si plus de 50% des piqûres sont effectuées sur des hôtes potentiels, il se peut que réduire la population des espèces d'hôtes possédant des coefficients de transmission plus élevés permette de réduire  $R_0$ .

<sup>11</sup>Avec  $\mu_A = 0.029$  et  $\tau_k = 1/k \approx 9.43$ , le modèle compartimental prévoit que 78.5% des individus exposés effectuent éventuellement le passage vers l'état adulte alors qu'un traitement «correct» du délai apporte 76.1%, deux valeurs comparables. Il est à noter que ces paramètres sont remis en question à l'annexe E et que dans certaines conditions (e.g. température basse), la différence entre les deux résultats peut devenir importante.

Il est tout de même possible d'utiliser le résultat (4.4) à des fins de prédictions en remplaçant chacun des paramètres  $y$  entrant par une fonction du temps et des conditions ambiantes donnant leur valeur tout au cours de l'été. Puisque l'on ne peut pas utiliser le modèle pour prédire adéquatement les populations d'adultes, on considère également cette population comme un paramètre que l'on fixe au meilleur de notre connaissance de la situation actuelle ou en utilisant les données d'années antérieures. On obtient ainsi une valeur de  $R_0$  à tout instant au cours de l'été et on peut qualifier une situation comme «à risque» si cette valeur demeure supérieure à 1 pendant une «longue période».

Dans le cadre du projet VNO-MAGS, une telle procédure n'est cependant pas jugée satisfaisante puisque l'on souhaite estimer la population des moustiques en considérant l'impact des interventions humaines pouvant être prises en plus de l'effet des conditions environnementales. C'est pourquoi la section suivante s'attarde à la conception d'un modèle mécaniste traitant correctement les différents délais mis en cause et permettant de tenir compte des divers effets mentionnés. On devra également revoir les différents paramètres du système puisque ceux du tableau (4.1) sont jugés inadéquats pour la situation québécoise. Ce dernier point est discuté à l'annexe E.

## 4.3 Modèle diffusif pour VNO

Plusieurs auteurs utilisent des modèles comportant des chaînes de compartiments dans le but de pouvoir utiliser des paramètres vitaux différents à divers stages de développement. Il s'avère cependant que l'usage de chaînes de compartiments a également l'avantage de pouvoir mieux tenir compte des délais qu'un modèle compartimental classique mais que le nombre de compartiments utilisés ne soit pas un choix aussi arbitraire qu'il ne pourrait le paraître à première vue (section (2.3)). L'élaboration d'un modèle diffusif permet de se libérer de ces considérations lors de sa conception et de reporter ces choix au moment où on souhaite l'implanter.

### 4.3.1 Élaboration du modèle

On considère qu'il est important de tenir compte des délais de temps de maturation des larves de moustiques, du cycle de piqûre et de pontes d'œufs par les adultes ainsi que d'incubation de la maladie chez les moustiques exposés et on utilise donc des modèles diffusifs pour modéliser les populations de moustiques. Toutefois, on considère que l'incubation et la mortalité/guérison des oiseaux se produit sur des échelles de

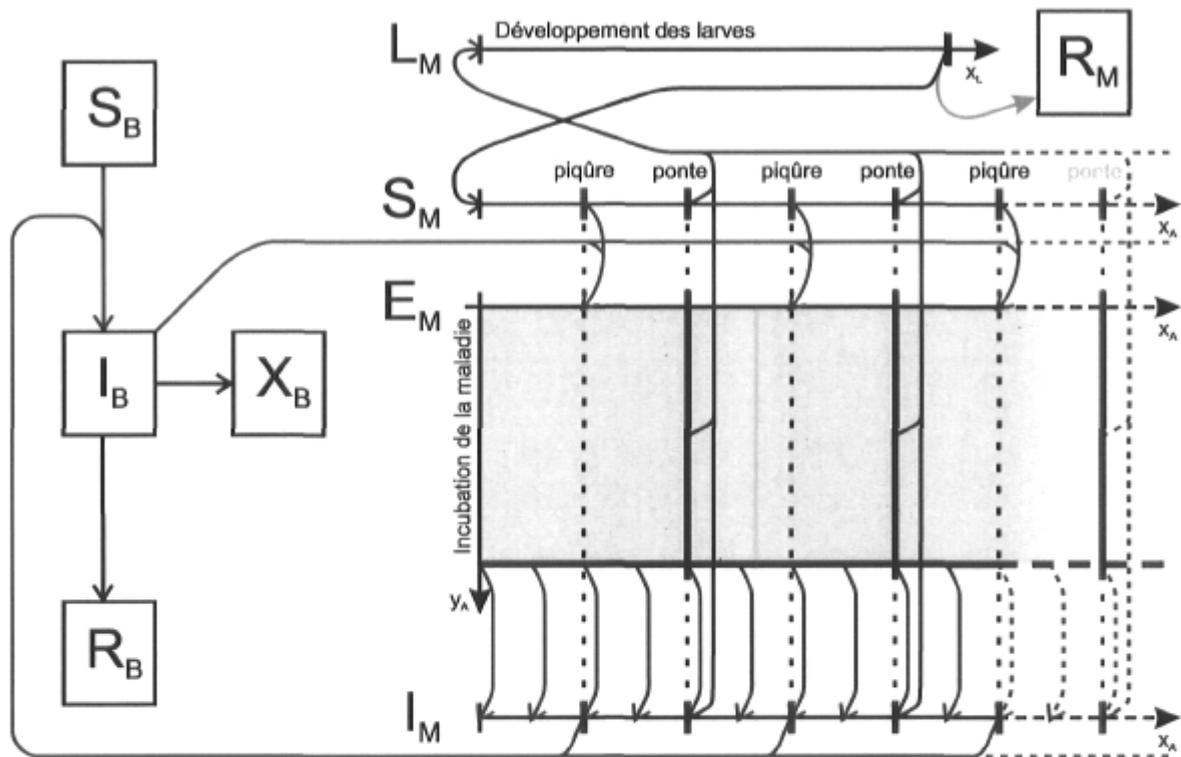
temps suffisamment rapides<sup>12</sup> pour que l'on puisse conserver des modèles compartimentaux (modèle diffusif de dimension zéro). Cette approche est utilisée afin de simplifier l'intégration de ce modèle (ou plutôt du modèle de cohortes équivalent) à l'outil VNO-MAGS (dont il est fait mention en section (4.1.2)) tout en tenant correctement compte des délais jugés importants.

Les oiseaux susceptibles  $S_B$ , infectés  $I_B$ , guéris  $R_B$  et morts  $X_B$  ainsi que les moustiques en diapause  $R_M$  sont représentés par des compartiments répondants globalement à la même dynamique que ceux de la section (4.2). La dimension d'état  $x_L$  caractérise le niveau de développement des larves  $L_M$  alors que  $x_A$  représente l'évolution du processus de piqûre/ponte des adultes susceptibles  $S_M$ , exposés  $E_M$  et infectés  $I_M$ . De plus,  $E_M$  possède une dimension additionnelle  $y_A$  tenant compte de l'incubation de la maladie. Le système d'équations différentielles (totales et partielles) prend la forme

$$\begin{aligned}
\frac{dS_{Bj}}{dt} &= -\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \\
\frac{dI_{Bj}}{dt} &= \frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - r_j I_{Bj} - \mu_{Bj} I_{Bj} \\
\frac{dR_{Bj}}{dt} &= r_j I_{Bj} \\
\frac{dX_{Bj}}{dt} &= \mu_{Bj} I_{Bj} \\
\frac{\partial L_M}{\partial t} &= D_{x_L} \frac{\partial^2 L_M}{\partial x_L^2} - v_{x_L} \frac{\partial L_M}{\partial x_L} - \mu_L L_M \\
\frac{\partial S_M}{\partial t} &= D_{x_A} \frac{\partial^2 S_M}{\partial x_A^2} - v_{x_A} \frac{\partial S_M}{\partial x_A} - \mu_A S_M \\
\frac{\partial E_M}{\partial t} &= D_{x_A} \frac{\partial^2 E_M}{\partial x_A^2} + D_{y_A} \frac{\partial^2 E_M}{\partial y_A^2} - v_{x_A} \frac{\partial E_M}{\partial x_A} - v_{y_A} \frac{\partial E_M}{\partial y_A} - \mu_A E_M \\
\frac{\partial I_M}{\partial t} &= D_{x_A} \frac{\partial^2 I_M}{\partial x_A^2} - v_{x_A} \frac{\partial I_M}{\partial x_A} - \mu_A I_M \\
\frac{dR_M}{dt} &= \phi_{RM} - \mu_A R_M
\end{aligned} \tag{4.5}$$

et est complété par les transferts entre les compartiments diffusifs et la «pression d'in-

<sup>12</sup>Une corneille *Corvus brachyrhynchos* infectée survie environ trois jours alors que les délais affectant les moustiques sont tous de l'ordre des dizaines de journées.



**Fig. 4.7: Modèle diffusif pour VNO.** Les oiseaux susceptibles  $S_B$ , infectés  $I_B$ , guéris  $R_B$  et morts  $X_B$  ainsi que les moustiques en diapause  $R_M$  sont représentés par des compartiments répondants globalement à la même dynamique que ceux de la section (4.2). Les larves de moustiques  $L_M$ , les moustiques susceptibles  $S_M$  ainsi que les moustiques infectieux  $I_M$  sont représentés par des modèles diffusifs unidimensionnels alors que la dynamique des moustiques exposés  $E_M$  est gouvernée par un modèle diffusif bidimensionnel. Les larves se développent jusqu'à ce qu'elles aient accumulé suffisamment de degrés-jours pour émerger à l'état adulte (flèche bleu foncé pour le passage vers les susceptibles, flèche grise pour le passage vers ceux en état de diapause). Les nouveaux adultes prennent un certain temps avant leur repas de sang puis produisent des œufs afin de les pondre (oviposition, flèche verte) et ce cycle se répète jusqu'à leur mort. Lorsqu'un moustique adulte pique un oiseau infecté, il a une certaine probabilité de devenir exposé (flèches mauves). Son cycle piqûre/pontes n'est pas affecté par la maladie mais cette dernière se développe jusqu'à la fin de la période d'incubation où il devient infectieux (flèches rouges). Le cycle de reproduction n'est toujours pas interrompu mais un oiseau susceptible piqué par un moustique infectieux a une certaine probabilité de devenir infecté (flèche bleu pâle).

fection<sup>13</sup>» sur les oiseaux  $\psi_{MB}$

$$\phi_{LM}(0, t) = \beta \sum_{m=1}^{\infty} \phi_{AM}(x_m^{\text{ponte}}, t) \quad (\text{vert}) \quad (4.6a)$$

$$\phi_{AM}(x, t) = \phi_{SM}(x, t) + \int_0^{y^{\text{incub.}}} \phi_{EM,x}(x, y', t) dy' + \phi_{IM}(x, t) \quad (4.6b)$$

$$\phi_{SM}(0, t) = \eta(t) \phi_{LM}(x^{\text{émer.}}, t) \quad (\text{bleu foncé}) \quad (4.6c)$$

$$\phi_{RM}(t) = (1 - \eta(t)) \phi_{LM}(x^{\text{émer.}}, t) \quad (\text{gris}) \quad (4.6d)$$

$$\phi_{EM,y}(x_l^{\text{piq.}}, 0, t) = \frac{i_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \phi_{SM}(x_l^{\text{piq.}} - \epsilon, t) \quad (\text{mauve}) \quad (4.6e)$$

$$\phi_{SM}(x_l^{\text{piq.}} + \epsilon, t) = \left( 1 - \frac{i_M \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \right) \phi_{SM}(x_l^{\text{piq.}} - \epsilon, t) \quad (4.6f)$$

$$\phi_{IM}(x, t) = \phi_{EM,y}(x, y^{\text{incub.}}, t) \quad (\text{rouge}) \quad (4.6g)$$

$$\psi_{MB} = \sum_{l=1}^{\infty} \phi_{IM}(x_l^{\text{piq.}}, t) \quad (\text{bleu pâle}) \quad (4.6h)$$

Les noms de couleurs font référence aux flèches de la figure (4.7) résumant de façon graphique ce modèle diffusif. Les multiples quantités introduites dans les équations (4.5) et (4.6) sont expliquées dans la suite de cette section.

Les larves  $L_M$  se propagent dans la dimension  $x_L$  jusqu'à ce qu'elles atteignent le seuil critique d'émergence  $x_L^{\text{émer.}}$ , où elles deviennent des moustiques adultes susceptibles  $S_M$  (fraction  $\eta$ ) ou en diapause  $R_M$  (fraction  $1 - \eta$ ). Les équations (4.6c) et (4.6d) expriment ces conditions aux frontières en utilisant la notation  $\phi_{SM}(x, t)$  pour le flux au temps  $t$  d'adultes susceptibles  $S_M$  traversant le point  $x_A = x$ ,  $\phi_{RM}(t)$  pour le flux de nouveaux adultes en état de diapause entrants au temps  $t$  dans  $R_M$  ainsi que  $\phi_{LM}(x, t)$  pour le flux au temps  $t$  de larves  $L_M$  traversant le point  $x_L = x$ .

Les moustiques adultes actifs, peu importe leur état d'infection (donc  $S_M$ ,  $E_M$  et  $I_M$ ), produisent  $\beta$  nouveaux œufs (représenté ici par le début du compartiment  $L_M$ ) chacun lorsqu'ils traversent les points critiques de ponte  $x_A = x_m^{\text{ponte}}$ . L'équation (4.6a) permet de prendre compte de ce phénomène. On explicite la quantité  $\phi_{AM}(x, t)$ , nécessaire à la dernière relation, grâce à la relation (4.6b) où on a défini  $\phi_{EM,x}(x, y, t)$  le flux à l'instant  $t$  d'adultes exposés  $E_M$  s'écoulant dans la direction  $x_A$  au point où  $x_A = x$  et  $y_A = y$  ainsi que  $\phi_{IM}(x, t)$  le flux au temps  $t$  d'adultes infectés  $I_M$  traversant le point  $x_A = x$ . L'intégrale est utilisée pour connaître le flux total d'adultes exposés traversant la limite  $x_A = x_m^{\text{ponte}}$  peu importe leur état d'incubation  $y_A \in [0, y^{\text{incub.}}]$ .

<sup>13</sup>Cette quantité joue le même rôle que le terme  $pI_M$  de l'équation (4.1).

Les adultes actifs effectuent un repas de sang (piqûre) à chaque fois qu'ils traversent l'un des points  $x_A = x_l^{\text{piq.}}$  et si un adulte susceptibles  $S_M$  pique un oiseau infecté lors de l'une de ces piqûres, il a une probabilité  $i_M$  de devenir exposé. En définissant  $\phi_{EM,y}(x, y, t)$  le flux à l'instant  $t$  d'adultes exposés  $E_M$  s'écoulant dans la direction  $y_A$  au point où  $x_A = x$  et  $y_A = y$  et en réutilisant les  $\tilde{I}_B$ ,  $\tilde{N}_O$  et  $\tilde{N}_B$  définis en section (4.2.1), le flux de nouveaux adultes exposés en chacun des  $x_l^{\text{piq.}}$  est donné par l'équation (4.6e). Cependant, ces individus maintenant exposés doivent être retirés du compartiment  $S_M$  d'où ils originent et ce rôle est joué par l'équation (4.6f). La quantité  $\epsilon$ , définie comme positive et infiniment petite, est utilisée dans le but d'observer ce qui se produit tout juste avant ou après la position critique<sup>14</sup>  $x_l^{\text{piq.}}$ .

L'équation (4.6g) est utilisée pour tenir compte du fait que les adultes exposés deviennent infectieux lorsqu'ils traversent le seuil  $y_A = y^{\text{incub.}}$ . Ils poursuivent ensuite toujours leur progression en  $x_A$  de la même façon que le font les moustiques susceptibles et exposés puisque la maladie ne les affecte pas directement. Cependant, les oiseaux piqués par ces moustiques infectieux ont une probabilité  $i_B$  de devenir infectés et la quantité  $\psi_{MB}$  définie en équation (4.6h) est nécessaire pour compléter (4.5).

On suppose que la maturation des larves et l'incubation de la maladie chez les adultes exposés sont gouvernés par un processus d'accumulation de degrés-jours au dessus d'une certaine température (tel qu'expliqué en section (3.1.4)) et utilise donc les vitesses

$$v_{x_L}(t) = \frac{(T_{\text{eau}}(t) - T_s^{\text{émer.}})}{\mathcal{T}_c^{\text{émer.}}} H(T_{\text{eau}}(t) - T_s^{\text{émer.}})$$

$$v_{y_A}(t) = \frac{(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{incub.}})}{\mathcal{T}_c^{\text{incub.}}} H(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{incub.}})$$

dépendantes de la température du milieu dans lequel se trouvent les individus, soit la température de l'eau  $T_{\text{eau}}$  pour les larves et la température de l'air  $T_{\text{air}}$  pour les adultes. Lorsque l'on choisi  $x_L^{\text{émer.}} = y_A^{\text{incub.}} = 1$ , ces vitesses impliquent qu'une nouvelle larve doit cumuler  $\mathcal{T}_c^{\text{émer.}}$  degrés-jours au dessus de la température seuil  $T_s^{\text{émer.}}$  pour émerger et qu'un individu infecté nécessite  $\mathcal{T}_c^{\text{incub.}}$  degrés-jours cumulés au dessus de  $T_s^{\text{incub.}}$  pour devenir infectieux. Pour l'évolution du processus de piqûre/ponte des adultes, on utilise la vitesse

$$v_{x_A}(x, t) = \begin{cases} 1/(2\tau^{\text{1ière piq.}}(t)) & \text{si } x \in [0, x_1^{\text{piq.}}[ \\ 1/(2\tau^{\text{piq.}}(t)) & \text{si } x \in \bigcup_{l=2}^{\infty} [x_{l-1}^{\text{ponte}}, x_l^{\text{piq.}}[ \\ \frac{(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{ponte}})}{2\mathcal{T}_c^{\text{ponte}}} H(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{ponte}}) & \text{si } x \in \bigcup_{m=1}^{\infty} [x_m^{\text{piq.}}, x_m^{\text{ponte}}[ \end{cases} \quad (4.7)$$

<sup>14</sup>Le système est discontinu aux points  $x_l^{\text{piq.}}$ . On peut percevoir la situation comme si les deux côtés de cette discontinuité étaient des compartiments diffusifs bien distincts.

discontinue<sup>15</sup> le long de l'axe  $x_A$ . Si l'on définit  $x_l^{\text{piq.}} = l - 1/2$  et  $x_m^{\text{ponte}} = m$ , il faut donc un temps  $\tau^{\text{1ière piq.}}$  avant qu'un adulte nouvellement émergé effectue sa première piqûre, un moustique venant de piquer doit cumuler  $\mathcal{T}_c^{\text{ponte}}$  degrés-jours au dessus de  $T_s^{\text{ponte}}$  pour pouvoir pondre et un adulte venant de pondre nécessite un temps  $\tau^{\text{piq.}}$  avant d'effectuer la prochaine piqûre. La forme exacte que doivent prendre les différents coefficients de diffusion pour représenter le mieux possible la situation du VNO au Québec est encore inconnue comme aucune information biologique pertinente n'a pu être obtenue à ce sujet. On considère tout de même que  $D_{x_A}$  est discontinu dans la dimension  $x_A$  aux mêmes endroits que  $v_{x_A}$  alors que  $D_{x_L}$  et  $D_{y_A}$  sont continus.

Pour la diapause, on utilise la fonction

$$\eta(t) = \frac{1}{2} \left( 1 - \tanh \left( \frac{t - t^{\text{diap.}}}{\tau^{\text{diap.}}} \right) \right) \quad (4.8)$$

passant de 1 à 0 autour de l'instant  $t^{\text{diap.}}$ . Malgré le fait que cette fonction ne vaut jamais vraiment 1 ou 0, la transition s'effectue principalement sur l'intervalle  $[t^{\text{diap.}} - \tau^{\text{diap.}}, t^{\text{diap.}} + \tau^{\text{diap.}}]$  et est donc approximativement de durée  $2\tau^{\text{diap.}}$ .

### 4.3.2 Commentaires

Aucune information permettant de connaître les valeurs à utiliser pour les coefficients de diffusion  $D_{x_L}$ ,  $D_{x_A}$  et  $D_{y_A}$  n'a été trouvée dans la littérature. Pour fixer  $D_{x_L}$  par exemple, on aurait non seulement besoin du temps moyen pris par les larves pour passer à l'état adulte mais également de l'écart type de la distribution autour de cette valeur de délai. L'obtention de cette quantité ne demande pas beaucoup plus sur le plan expérimental<sup>16</sup> et il se peut que les expérimentateurs jugent inutile d'inclure ce type de valeurs lorsqu'ils publient des informations sur les délais biologiques mis en cause puisque les modèles conventionnels ne permettent pas de les considérer de toute façon.

Le choix d'utiliser un modèle compartimental classique pour gouverner la dynamique des oiseaux peut apporter des problèmes lorsque  $\mu_{B_j}$  et  $r_j$  sont tout deux simultanément non nuls. Bien entendu, de tels taux soumettent le compartiment  $I_{B_j}$  aux effets discutés en section (1.3.4) mais cela ne s'arrête pas là. On ne peut pas simplement utiliser

<sup>15</sup>La dimension  $x_A$  peut être perçue comme une succession de compartiments diffusifs distincts à l'intérieur desquels la vitesse  $v_{x_A}(t)$  est constante. Cette perspective est compatible avec celle mentionnée à la note (14).

<sup>16</sup>Il est nécessaire d'obtenir une quantité du genre pour connaître l'erreur commise sur la valeur moyenne donnée.

l'inverse du temps moyen nécessaire à ce qu'un individu meurt ou guérisse mais on doit également considérer quelle fraction de la population subira l'un de ces sorts plutôt que l'autre : que signifie l'affirmation que des individus meurent 5 jours après l'infection mais qu'ils prennent 12 jours à s'en rétablir ? Si une fraction  $g_j$  des individus vont éventuellement survivre à la maladie, le meilleur choix de  $\mu_{Bj}$  et  $r_j$  permis par le modèle actuel pour que les bonnes populations se retrouvent éventuellement dans  $X_{Bj}$  et  $R_{Bj}$  est de considérer le temps moyen  $\tau_{IBj}$  passé par les individus dans le compartiment  $I_{Bj}$  puis de fixer  $\mu_{Bj} = (1 - g_j)/\tau_{IBj}$  et  $r_j = g_j/\tau_{IBj}$ . Si les délais mis en cause sont très différents l'un de l'autre, une alternative possible serait de remplacer les équations gouvernant les populations d'oiseaux du système (4.5) par

$$\begin{aligned}\frac{dS_{Bj}}{dt} &= -\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \\ \frac{dI_{Bj}^X}{dt} &= (1 - g_j)\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - \mu_{Bj}I_{Bj}^X \\ \frac{dI_{Bj}^R}{dt} &= g_j\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - r_jI_{Bj}^R \\ \frac{dR_{Bj}}{dt} &= r_jI_{Bj}^R \\ \frac{dX_{Bj}}{dt} &= \mu_{Bj}I_{Bj}^X\end{aligned}$$

où  $I_{Bj}^X$  sont des oiseaux infectés qui vont éventuellement mourir et  $I_{Bj}^R$  sont ceux qui en guériront. Dans une telle situation, les taux  $\mu_{Bj}$  et  $r_j$  portent leur signification habituelle.

Aucune version informatique complète de ce modèle n'a été implantée dans le contexte des travaux reliés à ce mémoire. Quelques expériences préliminaires ont tout de même été réalisées sur des compartiments diffusifs unidimensionnels (système larves/adultes sans maladie) en utilisant un algorithme de type Crank-Nicholson (différences finies) ou encore en profitant du lien étroit entre la convolution et la solution de l'équation de diffusion pour solutionner le système en plusieurs pas avec l'algorithme de transformée de Fourier rapide («Fast Fourier Transform», FFT). Ces avenues n'ont pas été explorées avec suffisamment de détails pour produire ici des résultats quantitatifs significatifs mais certains commentaires qualitatifs généraux sont tout de même donnés.

La présence d'un coefficient de diffusion non nul aide à stabiliser autant l'algorithme Crank-Nicholson que celui basé sur la FFT. En effet, ces deux algorithmes ont tendance à être instables près des discontinuités de la fonction (hautes fréquences) lorsqu'il y a absence de diffusion (transport pur). Ces derniers cas (sans diffusion) seraient probablement mieux traités par une approche s'apparentant plus à celles utilisées pour des équations différentielles à délai ou encore en utilisant une interpolation par spline

cubique (ou similaire) que l'on «déplace» à la vitesse souhaitée.

Les principaux problèmes rencontrés chez les deux algorithmes sont tous liés à l'application des conditions aux frontières. Pour ce qui est de l'algorithme Crank-Nicholson, le problème se pose dans l'implantation de conditions «réfléchissantes» à la diffusion à l'une des extrémités (la gauche) des compartiments ( $L$  et  $A$ ) et dans le décompte des individus quittant  $L$  par diffusion ou traversant les seuils de  $A$  de la même façon et ce, tout en gérant les divers flux entre les compartiments découlant de la partie «transport» de l'équation. Un problème plus intrinsèque survient pour l'algorithme utilisant la FFT. En effet, lorsque l'on effectue une convolution en utilisant cette méthode, il faut se rappeler que les conditions aux frontières sont périodiques et l'on doit éviter les «débordements» en utilisant des séquences plus longues que nécessaire dont les éléments excédentaires contiennent des zéros («zero padding»). Tout le traitement des conditions aux frontières consiste alors à réinjecter au bon endroit et à chaque intervalle de temps les individus ayant quitté les compartiments en débordant sur cette zone excédentaire et à choisir des intervalles de temps adéquats.

Une alternative plus simple consiste à profiter des observations de la section (2.3.2) et de concevoir un modèle à chaînes de compartiments équivalent au système diffusif étudié. Le concept de «chaîne» de compartiments peut également être généralisé pour représenter des modèles diffusifs à plusieurs dimensions et par exemple, le modèle diffusif bidimensionnel  $E_M$  serait représenté par une «matrice de compartiments». Dans un tel cas, les conditions aux frontières s'avèrent triviales et l'implantation numérique en devient aisée (le système résultant pouvant être intégré grâce à un algorithme de type Runge-Kutta standard ou autre). L'un des désavantages d'une telle approche comparativement à un «véritable» algorithme de solution de l'équation de diffusion réside dans le fait qu'alors qu'il est possible d'obtenir une solution arbitrairement précise avec ces derniers (e.g. convergence quadratique de l'erreur pour Crank-Nicholson), la précision de la méthode par analogie avec les chaînes de compartiments est contrainte par la valeur du coefficient de diffusion  $D$  (voir (2.3.2)) et dans le cas particulier où  $D = 0$ , l'erreur diminue selon la racine du nombre de compartiments utilisés (convergence lente). Néanmoins, l'erreur dont on parle ici est commise sur la forme de la distribution (donc sur la distribution de délais mise en cause) plutôt que directement sur les valeurs des populations totales du modèle épidémiologique et il faut également garder à l'esprit que le modèle diffusif apporte lui même de telles approximations.

Si aucune version informatique complète du modèle diffusif venant d'être introduit n'a été implantée, un modèle de cohortes correspondant a tout de même été produit. La section suivante présente ce modèle.

## 4.4 Modèle de cohortes pour VNO

Le modèle diffusif est excessivement général et utile lors de l'élaboration d'un modèle épidémiologique. Cependant, son implantation numérique peut être relativement lente d'exécution et une méthode semi analytique comme le modèle de cohortes peut être une solution envisageable. Le modèle de cohortes permet également de visualiser et de comprendre la structure interne des différentes générations d'individus composant une population là où le modèle diffusif les confond toutes.

### 4.4.1 Élaboration du modèle

Au printemps de chaque année, les survivants parmi les moustiques adultes *Culex pipiens pipiens* entrés en diapause à la fin de l'été précédent recommencent leurs activités. Ils sont à ce moment les seuls représentants de leur espèce et la population de tout l'été sera (au Québec) entièrement formée de trois<sup>17</sup> générations découlant de ces individus. Cette situation se prête bien à l'utilisation du modèle de cohortes puisque chaque adulte femelle pond rarement plus de trois fois au cours de sa vie et donc, un maximum de 40 cohortes<sup>18</sup> peuvent exister au cours de l'été. La démarche employée dans cette section est donc la suivante : on gère la dynamique des diverses espèces d'oiseaux hôtes à l'aide d'un modèle compartimental ayant la même forme que celui de la section (4.3)

$$\begin{aligned}\frac{dS_{Bj}}{dt} &= -\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \\ \frac{dI_{Bj}}{dt} &= \frac{i_{Bj}\omega_{Bj}\psi_{MB}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} - r_j I_{Bj} - \mu_{Bj} I_{Bj} \\ \frac{dR_{Bj}}{dt} &= r_j I_{Bj} \\ \frac{dX_{Bj}}{dt} &= \mu_{Bj} I_{Bj}\end{aligned}$$

puis on convertit en un modèle de cohortes le modèle diffusif qui y traite les populations de moustiques.

À cette fin, le formalisme de la section (3.2) peut être appliqué au modèle diffusif de la section (4.3) pour permettre de connaître l'état de la population de moustiques en

<sup>17</sup>Il est possible qu'une quatrième génération puisse survenir, apportant à 121 le nombre total de cohortes possibles.

<sup>18</sup>En utilisant les paramètres de l'annexe E, environ la moitié de ces cohortes ne naîtront pas avant la fin de la saison (voir tableau (4.2)).

tout temps. Puisque les larves d'une même cohorte  $F_g^k$  sont indiscernables et soumises aux mêmes conditions, on note simplement ces individus  $L_{F_g^k}$  et il en est de même pour les individus en diapause  $R_{F_g^k}$  de la même cohorte. Cependant, plus d'informations sont nécessaires chez les adultes actifs et on note  $S_{F_g^k}^{\text{ars},l}$  les individus susceptibles,  $E_{F_g^k,h}^{\text{ars},l}$  les exposés et  $I_{F_g^k}^{\text{ars},l}$  les infectés dont la prochaine «action» sera d'effectuer la  $l$ -ième piqûre («ars» pour «avant repas de sang», les individus pour lesquels  $x_A \in [0, x_1^{\text{piq}}[$  si  $l = 1$  ou  $x_A \in [x_{l-1}^{\text{ponte}}, x_l^{\text{piq}}[$  si  $l \in \mathbb{N}^* \setminus \{1\}$ ) ainsi que  $S_{F_g^k}^{\text{grav},m}$  les individus susceptibles,  $E_{F_g^k,h}^{\text{grav},m}$  les exposés et  $I_{F_g^k}^{\text{grav},m}$  les infectés dont la prochaine «action» sera d'effectuer la  $m$ -ième ponte («grav.» pour «gravides», les individus pour lesquels  $x_A \in [x_m^{\text{piq}}, x_m^{\text{ponte}}]$ ). L'indice inférieur  $h$  supplémentaire des exposés informe que les membres de cette cohorte ont été exposés à la maladie lors de leur  $h$ -ième piqûre. À l'exception des individus en diapause pour lesquels on ne s'intéresse qu'à la population totale  $R_{F_g^k}(t)$  de chaque cohorte au temps  $t$ , on suppose que les cohortes sont toutes gaussiennes (voir section (3.2.2)) et respectent les relations

$$L_{F_g^k}(x, t) = \frac{L_{F_g^k}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{x_L, F_g^k}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{L, F_g^k}(t))^2}{2(\sigma_{x_L, F_g^k}(t))^2}\right) \quad (4.9)$$

$$S_{F_g^k}^{\text{ars},l}(x, t) = \frac{S_{F_g^k}^{\text{ars},l}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2}\right) \quad (4.10)$$

$$S_{F_g^k}^{\text{grav},m}(x, t) = \frac{S_{F_g^k}^{\text{grav},m}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2}\right) \quad (4.11)$$

$$E_{F_g^k,h}^{\text{ars},l}(x, y, t) = \frac{E_{F_g^k,h}^{\text{ars},l}(t)}{2\pi\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t)\sigma_{y_A, F_g^k,h}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2} - \frac{(y - \bar{y}_{A, F_g^k,h}(t))^2}{2(\sigma_{y_A, F_g^k,h}(t))^2}\right) \quad (4.12)$$

$$E_{F_g^k,h}^{\text{grav},m}(x, y, t) = \frac{E_{F_g^k,h}^{\text{grav},m}(t)}{2\pi\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t)\sigma_{y_A, F_g^k,h}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2} - \frac{(y - \bar{y}_{A, F_g^k,h}(t))^2}{2(\sigma_{y_A, F_g^k,h}(t))^2}\right) \quad (4.13)$$

$$I_{F_g^k}^{\text{ars},l}(x, t) = \frac{I_{F_g^k}^{\text{ars},l}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{ars},l}(t))^2}\right) \quad (4.14)$$

$$I_{F_g^k}^{\text{grav},m}(x, t) = \frac{I_{F_g^k}^{\text{grav},m}(t)}{\sqrt{2\pi}\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t)} \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}_{A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2}{2(\sigma_{x_A, F_g^k}^{\text{grav},m}(t))^2}\right) \quad (4.15)$$

Lorsque les tous les paramètres de ces relations sont connus pour toutes les cohortes  $F_g^k$  du système, on peut réobtenir les  $L_M$ ,  $S_M$ ,  $E_M$ ,  $I_M$  et  $R_M$  de la section (4.3) à l'aide

des relations

$$\begin{aligned}
 L_M(x, t) &= \sum_{g, \mathbf{k}} L_{F_g^{\mathbf{k}}}(x, t) \\
 S_M(x, t) &= \sum_{g, \mathbf{k}} \begin{cases} S_{F_g^{\mathbf{k}}}^{\text{ars}, l}(x, t) & \text{si } x \in [0, x_1^{\text{piq.}} \cup \bigcup_{l=1}^{\infty} [x_{l-1}^{\text{ponte}}, x_l^{\text{piq.}}[ \\ S_{F_g^{\mathbf{k}}}^{\text{grav.}, m}(x, t) & \text{si } x \in \bigcup_{m=1}^{\infty} [x_m^{\text{piq.}}, x_m^{\text{ponte}}[ \end{cases} \\
 E_M(x, y, t) &= \sum_{g, \mathbf{k}, h} \begin{cases} E_{F_g^{\mathbf{k}}, h}^{\text{ars}, l}(x, y, t) & \text{si } x \in [0, x_1^{\text{piq.}} \cup \bigcup_{l=1}^{\infty} [x_{l-1}^{\text{ponte}}, x_l^{\text{piq.}}[ \\ E_{F_g^{\mathbf{k}}, h}^{\text{grav.}, m}(x, y, t) & \text{si } x \in \bigcup_{m=1}^{\infty} [x_m^{\text{piq.}}, x_m^{\text{ponte}}[ \end{cases} \\
 I_M(x, t) &= \sum_{g, \mathbf{k}} \begin{cases} I_{F_g^{\mathbf{k}}}^{\text{ars}, l}(x, t) & \text{si } x \in [0, x_1^{\text{piq.}} \cup \bigcup_{l=1}^{\infty} [x_{l-1}^{\text{ponte}}, x_l^{\text{piq.}}[ \\ I_{F_g^{\mathbf{k}}}^{\text{grav.}, m}(x, t) & \text{si } x \in \bigcup_{m=1}^{\infty} [x_m^{\text{piq.}}, x_m^{\text{ponte}}[ \end{cases} \\
 R_M(t) &= \sum_{g, \mathbf{k}} R_{F_g^{\mathbf{k}}}(t)
 \end{aligned}$$

et  $\psi_{MB}$  est toujours donné par l'équation (4.6h). Il reste donc à clairement définir les distributions données par les équations (4.9) à (4.15) ainsi que les  $R_{F_g^{\mathbf{k}}}(t)$  pour que le système soit complet.

On considère que le moment où un événement se produit pour une cohorte  $F_g^{\mathbf{k}}$  est l'instant où la moyenne des individus de cette cohorte a traversé le seuil définissant cet événement et on définit ainsi les temps d'émergence  $t_{F_g^{\mathbf{k}}}^{\text{émer.}}$ , de  $l$ -ième piqûre  $t_{F_g^{\mathbf{k}}, l}^{\text{piq.}}$ , de  $m$ -ième ponté  $t_{F_g^{\mathbf{k}}, m}^{\text{ponte}}$  et de  $h$ -ième fin de période d'incubation  $t_{F_g^{\mathbf{k}}, h}^{\text{incub.}}$ . Ces multiples temps peuvent être fixés en utilisant les diverses vitesses et conditions aux frontières de la section (4.3). Puisqu'une condition initiale est nécessaire, on débute avec la cohorte  $F_0$  ayant survécu à l'hiver et reprenant ses activités au temps<sup>19</sup>  $t_{F_0}^{\text{émer.}}$ . Les divers temps

<sup>19</sup>Bien entendu, il ne s'agit pas là d'une émergence : ces individus sont à l'état adulte depuis la fin de l'été précédent. Cependant, tout comme les nouveaux adultes venant d'émerger du stade larvaire, les adultes sortant de la période de diapause se trouvent au point  $x_A = 0$  du compartiment  $S_M$ .

doivent donc respecter les conditions

$$\begin{aligned}
 \int_{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}}^{t_{F_g^k,1}^{\text{piq.}}} v_{x_A}^{\text{ars},1}(t') dt' &= \frac{1}{2} \\
 \int_{t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}}}^{t_{F_g^k,m}^{\text{ponte}}} v_{x_A}^{\text{grav.}}(t') dt' &= \frac{1}{2} \quad \forall m \in \mathbb{N}^* \\
 \int_{t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}}}^{t_{F_g^k,l}^{\text{piq.}}} v_{x_A}^{\text{ars},l}(t') dt' &= \frac{1}{2} \quad \forall l \in \mathbb{N}^* \setminus \{1\} \\
 \int_{t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}}}^{t_{F_g^k,h}^{\text{incub.}}} v_{y_A}(t') dt' &= 1 \quad \forall h \in \mathbb{N}^* \\
 \int_{t_{F_g^k}^{\text{naiss.}}}^{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}} v_{x_L}(t') dt' &= 1 \quad \forall g \in \mathbb{N}^*
 \end{aligned}$$

où le temps de naissance  $t_{F_g^k}^{\text{naiss.}}$  d'une cohorte  $F_g^k$  est défini comme l'instant où la cohorte mère a pondu les œufs desquels découle cette cohorte

$$t_{F_g^k}^{\text{naiss.}} = t_{F_{g-1}^k}^{\text{ponte}} \quad \forall g \in \mathbb{N}^*$$

et les vitesses  $v_{x_A}^{\text{ars},l}$  et  $v_{x_A}^{\text{grav.}}$  ont été définies pour simplifier l'écriture

$$\begin{aligned}
 v_{x_A}^{\text{ars},l}(t) &= \begin{cases} \frac{1}{2\tau^{\text{lière piq.}}(t)} & \text{si } l = 1 \\ \frac{1}{2\tau^{\text{piq.}}(t)} & \text{si } l > 1 \end{cases} \\
 v_{x_A}^{\text{grav.}}(t) &= \frac{(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{ponte}})}{2\mathcal{T}_c^{\text{ponte}}} H(T_{\text{air}}(t) - T_s^{\text{ponte}}) .
 \end{aligned}$$

Il est à noter que ces définitions sont en accord avec la définition de  $v_{x_A}$  donnée en équation (4.7).

On souhaite avoir la possibilité d'utiliser une condition initiale où certains moustiques adultes peuvent être déjà infectés sans toutefois qu'il ne puisse y avoir initialement de moustiques exposés. On considère donc que la cohorte  $F_0$  possède au temps  $t_{F_0}^{\text{émer.}}$  une distribution gaussienne de position moyenne  $\bar{x}_{A,F_0}^{\text{ars},1}(t) = 0$ , d'écart type  $\sigma_{x_A,F_0}^{\text{ars},1}(t_{F_0}^{\text{émer.}})$  ainsi que de population susceptible  $S_{F_0}^{\text{ars},1}(t_{F_0}^{\text{émer.}})$  et infectée  $I_{F_0}^{\text{ars},1}(t_{F_0}^{\text{émer.}})$ . Toujours en appliquant la méthode développée à la section (3.2) sur le système de la section (4.3), on

obtient l'expression des positions moyennes

$$\begin{aligned}\bar{x}_{L,F_g^k}(t) &= \int_{t_{F_g^k}^{\text{naiss.}}}^t v_{x_L}(t') dt' \\ \bar{x}_{A,F_g^k}^{\text{ars},l}(t) &= \begin{cases} \int_{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}}^t v_{x_A}^{\text{ars},l}(t') dt' & \text{si } l = 1 \\ l - 1 + \int_{t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}}}^t v_{x_A}^{\text{ars},l}(t') dt' & \text{si } l > 1 \end{cases} \\ \bar{x}_{A,F_g^k}^{\text{grav},m}(t) &= m - \frac{1}{2} + \int_{t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}}}^t v_{x_A}^{\text{grav},m}(t') dt' \\ \bar{y}_{A,F_g^k,h}(t) &= \int_{t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}}}^t v_{y_A}(t') dt' \quad ,\end{aligned}$$

des écarts types<sup>20</sup>

$$\begin{aligned}\sigma_{x_L,F_g^{\{k_1,\dots,k_g\}}}(t) &= \sqrt{\left(\frac{v_{x_L}(t_{F_g^{\{k_1,\dots,k_g\}}}^{\text{naiss.}})}{v_{x_A}^{\text{grav},k_g}(t_{F_g^{\{k_1,\dots,k_g\}}}^{\text{naiss.}})}\right)^2 \left(\sigma_{x_A,F_{g-1}^{\{k_1,\dots,k_{g-1}\}}}(t_{F_g^{\{k_1,\dots,k_g\}}}^{\text{naiss.}})}\right)^2 + \int_{t_{F_g^{\{k_1,\dots,k_g\}}}^{\text{naiss.}}}^t 2D_{x_L}(t') dt'} \\ \sigma_{x_A,F_g^k}^{\text{ars},l}(t) &= \begin{cases} \sqrt{\left(\frac{v_{x_A}^{\text{ars},1}(t_{F_g^k}^{\text{émer.}})}{v_{x_L}(t_{F_g^k}^{\text{émer.}})}\right)^2 \left(\sigma_{x_L,F_g^k}(t_{F_g^k}^{\text{émer.}})}\right)^2 + \int_{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}}^t 2D_{x_A}^{\text{ars},1}(t') dt'} & \text{si } l = 1 \\ \sqrt{\left(\frac{v_{x_A}^{\text{ars},l}(t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}})}{v_{x_A}^{\text{grav},l-1}(t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}})}\right)^2 \left(\sigma_{x_A,F_g^k}^{\text{grav},l-1}(t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}})}\right)^2 + \int_{t_{F_g^k,l-1}^{\text{ponte}}}^t 2D_{x_A}^{\text{ars},l}(t') dt'} & \text{si } l > 1 \end{cases} \\ \sigma_{x_A,F_g^k}^{\text{grav},m}(t) &= \sqrt{\left(\frac{v_{x_A}^{\text{grav},m}(t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}})}{v_{x_A}^{\text{ars},m}(t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}})}\right)^2 \left(\sigma_{x_A,F_g^k}^{\text{ars},m}(t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}})}\right)^2 + \int_{t_{F_g^k,m}^{\text{piq.}}}^t 2D_{x_A}^{\text{grav},m}(t') dt'} \\ \sigma_{y_A,F_g^k,h}(t) &= \sqrt{\left(\frac{v_{y_A}(t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}})}{v_{x_A}^{\text{ars},h}(t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}})}\right)^2 \left(\sigma_{x_A,F_g^k}^{\text{ars},h}(t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}})}\right)^2 + \int_{t_{F_g^k,h}^{\text{piq.}}}^t 2D_{y_A}(t') dt'}\end{aligned}$$

<sup>20</sup>Il est à noter que ces résultats (de même que ceux des populations) sont obtenus dans l'approximation où les paramètres du système et la forme des cohortes changent peu lors du passage des interfaces par les diverses cohortes. Cette question est traitée en plus de détails en section (3.2.2).

ainsi que des populations

$$\begin{aligned}
 L_{F_g^{\{k_1, \dots, k_g\}}}(t) &= \beta(t_{F_g^{\{k_1, \dots, k_g\}}}^{\text{naiss.}}) S_{F_g^{\{k_1, \dots, k_{g-1}\}}}^{\text{grav.}, k_g}(t_{F_g^{\{k_1, \dots, k_g\}}}^{\text{naiss.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^{\{k_1, \dots, k_g\}}}^{\text{naiss.}}}^t \mu_L(t') dt'\right) \\
 S_{F_g^k}^{\text{ars}, l}(t) &= \begin{cases} \eta(t_{F_g^k}^{\text{émer.}}) L_{F_g^k}(t_{F_g^k}^{\text{émer.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}}^t \mu_A(t') dt'\right) & \text{si } l = 1 \\ S_{F_g^k}^{\text{grav.}, l-1}(t_{F_g^k}^{\text{ponte}, l-1}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{ponte}, l-1}}^t \mu_A(t') dt'\right) & \text{si } l > 1 \end{cases} \\
 S_{F_g^k}^{\text{grav.}, m}(t) &= \left(1 - \psi_{BM}(t_{F_g^k}^{\text{piq.}})\right) S_{F_g^k}^{\text{ars}, m}(t_{F_g^k}^{\text{piq.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{piq.}}}^t \mu_A(t') dt'\right) \\
 E_{F_g^k, h}^{\text{ars}, l}(t) &= \begin{cases} 0 & \text{si } l \leq h \\ E_{F_g^k, h}^{\text{grav.}, l-1}(t_{F_g^k}^{\text{ponte}, l-1}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{ponte}, l-1}}^t \mu_A(t') dt'\right) & \text{si } l > h \end{cases} \\
 E_{F_g^k, h}^{\text{grav.}, m}(t) &= \begin{cases} 0 & \text{si } m < h \\ \psi_{BM}(t_{F_g^k}^{\text{piq.}}) S_{F_g^k}^{\text{ars}, m}(t_{F_g^k}^{\text{piq.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{piq.}}}^t \mu_A(t') dt'\right) & \text{si } m = h \\ E_{F_g^k, h}^{\text{ars}, m}(t_{F_g^k}^{\text{piq.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{piq.}}}^t \mu_A(t') dt'\right) & \text{si } m > h \end{cases} \\
 I_{F_g^k}^{\text{ars}, l}(t) &= \sum_{h=1}^{l-1} \frac{1}{2} \left( \operatorname{erf}\left(\frac{\bar{y}_{A, F_g^k, h}(t) - 1}{\sqrt{2}\sigma_{y_{A, F_g^k, h}}(t)}\right) + 1 \right) E_{F_g^k, h}^{\text{ars}, l}(t) \\
 I_{F_g^k}^{\text{grav.}, m}(t) &= \sum_{h=1}^m \frac{1}{2} \left( \operatorname{erf}\left(\frac{\bar{y}_{A, F_g^k, h}(t) - 1}{\sqrt{2}\sigma_{y_{A, F_g^k, h}}(t)}\right) + 1 \right) E_{F_g^k, h}^{\text{grav.}, m}(t) \\
 R_{F_g^k}(t) &= \left(1 - \eta(t_{F_g^k}^{\text{émer.}})\right) L_{F_g^k}(t_{F_g^k}^{\text{émer.}}) \exp\left(-\int_{t_{F_g^k}^{\text{émer.}}}^t \mu_A(t') dt'\right)
 \end{aligned}$$

où  $\psi_{BM}(t)$  est la «pression d'infection» des moustiques par les oiseaux et est donnée par

$$\psi_{BM}(t) = \frac{i_{MP} \tilde{I}_B}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B}$$

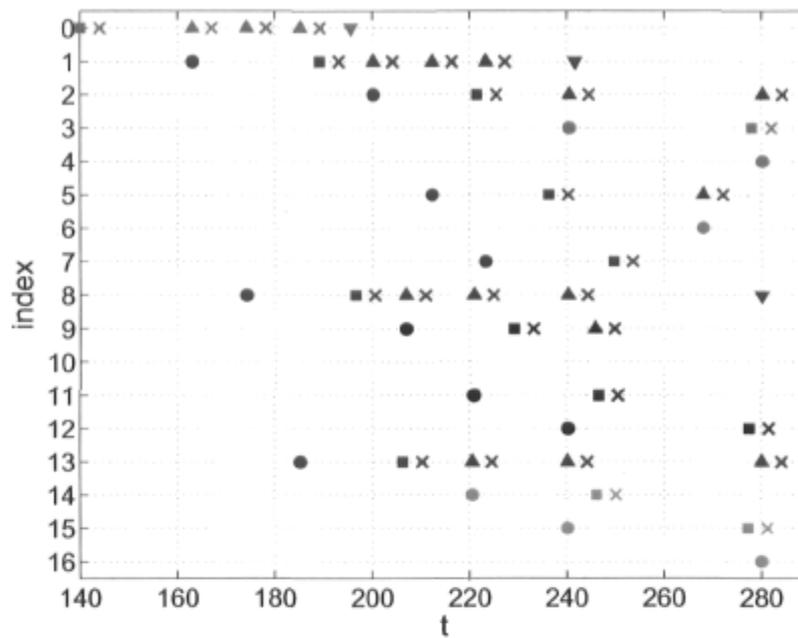
L'annexe D explique comment la version informatique de ce modèle a été implantée.

#### 4.4.2 Résultats

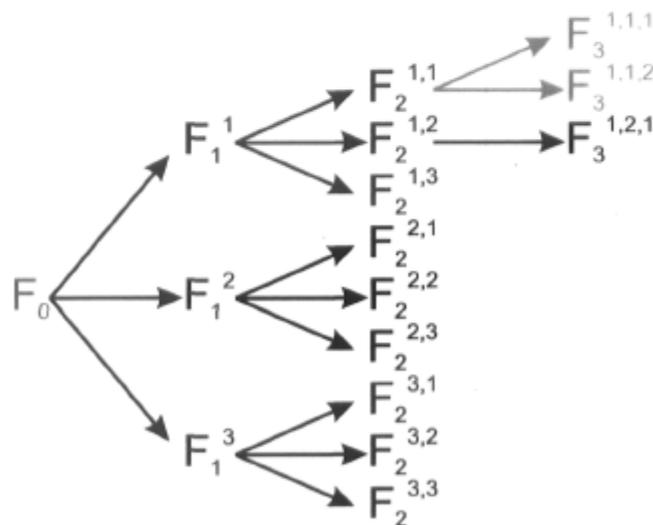
Puisque les paramètres et conditions relatifs à la dynamique de la maladie sont plus incertains, les résultats de cette section sont consacrés à la dynamique des populations de moustiques en absence de maladie. À l'exception de  $\beta$ , on utilise les paramètres présentés

**Tab. 4.2: Temps importants pour une réalisation du modèle de cohortes.** Ces temps sont produits par l'implantation numérique décrite en annexe D du modèle de cohortes introduit en section (4.4.1) en utilisant les paramètres suggérés en annexe E (à l'exception de  $\beta$ , voir texte) ainsi que la réalisation de températures présentée en figure (E.1). On limite à 3 le nombre de pontes par femelle (nombre de cohortes filles par cohorte mère) et des  $1 + 3 + 9 + 27 = 40$  cohortes pouvant donc potentiellement exister sur 4 générations, seulement 17 d'entre elles «ont le temps» de naître avant la fin de l'été. Les temps portant le symbole † découlent directement du choix plus ou moins arbitraire  $t_{F_0}^{\text{fémer.}} = 140$  mais l'impact sur les autres temps est faible pour des raisons mentionnées dans le texte. Tous les temps sont en jours écoulés depuis le premier janvier à minuit.

| index | mère | $g$ | $k$     | $t_{F_k}^{\text{naiss.}}$ | $t_{F_k}^{\text{fémer.}}$ | $t_{F_k,1}^{\text{ptq.}}$ | $t_{F_k,2}^{\text{ptq.}}$ | $t_{F_k,3}^{\text{ptq.}}$ | $t_{F_k,4}^{\text{ptq.}}$ |
|-------|------|-----|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| 0     | -    | 0   | [ ]     | -                         | 140†                      | 144†                      | 167.0                     | 178.2                     | 189.2                     |
| 1     | 0    | 1   | [1]     | 163.0                     | 189.1                     | 193.1                     | 204.1                     | 216.3                     | 227.2                     |
| 2     | 1    | 2   | [1,1]   | 200.1                     | 221.4                     | 225.4                     | 244.5                     | 284.2                     | -                         |
| 3     | 2    | 3   | [1,1,1] | 240.5                     | 278.0                     | 282.0                     | -                         | -                         | -                         |
| 4     | 2    | 3   | [1,1,2] | 280.2                     | -                         | -                         | -                         | -                         | -                         |
| 5     | 1    | 2   | [1,2]   | 212.3                     | 236.2                     | 240.2                     | 272.0                     | -                         | -                         |
| 6     | 5    | 3   | [1,2,1] | 268.0                     | -                         | -                         | -                         | -                         | -                         |
| 7     | 1    | 2   | [1,3]   | 223.2                     | 249.6                     | 253.6                     | -                         | -                         | -                         |
| 8     | 0    | 1   | [2]     | 174.2                     | 196.5                     | 200.5                     | 210.9                     | 224.9                     | 244.2                     |
| 9     | 8    | 2   | [2,1]   | 206.9                     | 229.1                     | 233.1                     | 249.7                     | -                         | -                         |
| 10    | 9    | 3   | [2,1,1] | 245.7                     | 290.8                     | 294.8                     | -                         | -                         | -                         |
| 11    | 8    | 2   | [2,2]   | 220.9                     | 246.5                     | 250.5                     | -                         | -                         | -                         |
| 12    | 8    | 2   | [2,3]   | 240.2                     | 277.5                     | 281.5                     | -                         | -                         | -                         |
| 13    | 0    | 1   | [3]     | 185.2                     | 206.2                     | 210.2                     | 224.5                     | 244.1                     | 284.0                     |
| 14    | 13   | 2   | [3,1]   | 220.5                     | 246.0                     | 250.0                     | -                         | -                         | -                         |
| 15    | 13   | 2   | [3,2]   | 240.1                     | 277.2                     | 281.2                     | -                         | -                         | -                         |
| 16    | 13   | 2   | [3,3]   | 280.0                     | -                         | -                         | -                         | -                         | -                         |



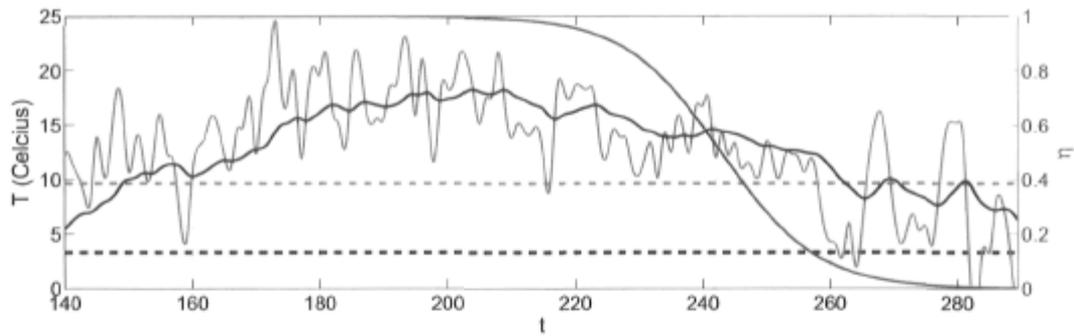
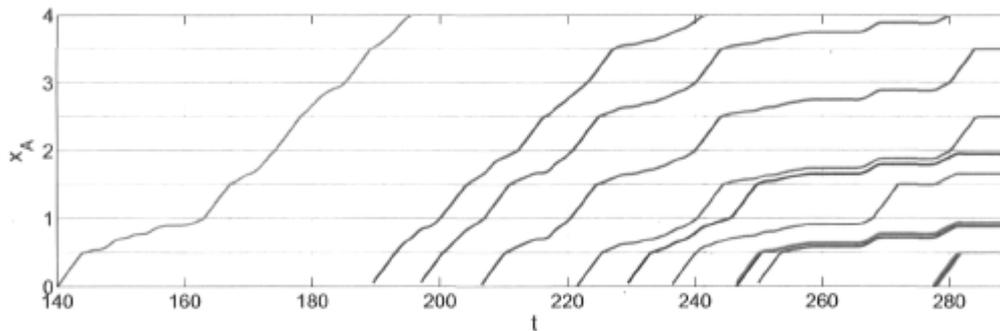
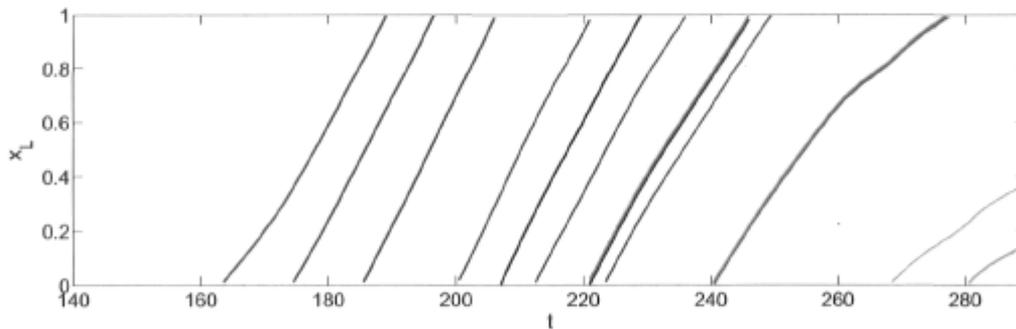
**Fig. 4.8: Représentation graphique du tableau (4.2).** On présente les instants de naissance (●), d'émergence (■), de piqûres (×) et de pontes (▲) de chacune des cohortes du tableau (4.2) indexées de 0 à 16. On présente également l'instant auquel aurait eu lieu la quatrième ponte (▼) si un tel événement avait été permis. Les cohortes représentées par la même couleur sont des cohortes sœurs (provenant de la même cohorte mère).



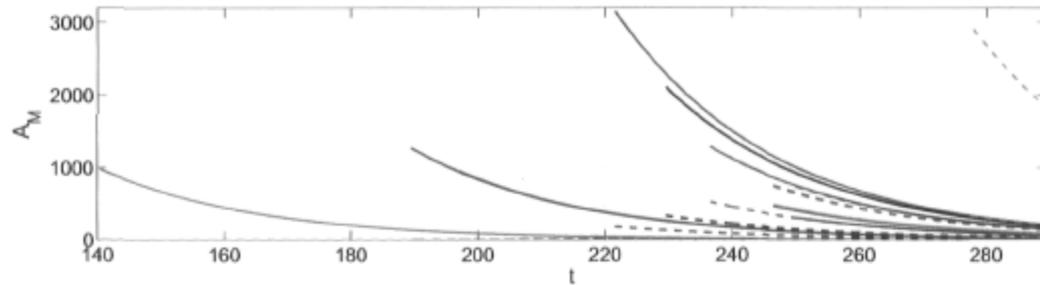
**Fig. 4.9: Arbre généalogique pour une réalisation du modèle de cohortes.** On présente le lien entre les diverses cohortes présentes dans le tableau (4.2). Les couleurs utilisées sont les mêmes qu'en figure (4.8) (des cohortes sœurs sont représentées par la même couleur).

**Tab. 4.3: Comparaison des délais générés par le modèle de cohortes à des observations biologiques.** On compare certains délais (colonnes  $\Delta$ ) générés par le modèle de cohortes utilisant les mêmes paramètres qu'au tableau (4.2) à ceux observés par Madder *et al.* [16] dans le sud de l'Ontario (conditions météorologiques différentes). Seuls les premières cohortes de chaque génération sont observées et la cohorte  $F_4^{[1,1,1,1]}$  n'apparaît pas dans le modèle de cohortes. Les stages embryonnaires, larvaires et pupaires sont tous regroupés sous le nom «développement aquatique» (une date intermédiaire d'éclosion des œufs est fournie dans [16]). Le temps portant le symbole † est soumis à la même critique qu'au tableau (4.2) et les délais munis d'un ‡ sont directement imposés par le modèle/protocole, autant pour le modèle de cohortes que pour les observations biologiques tirées de [16].

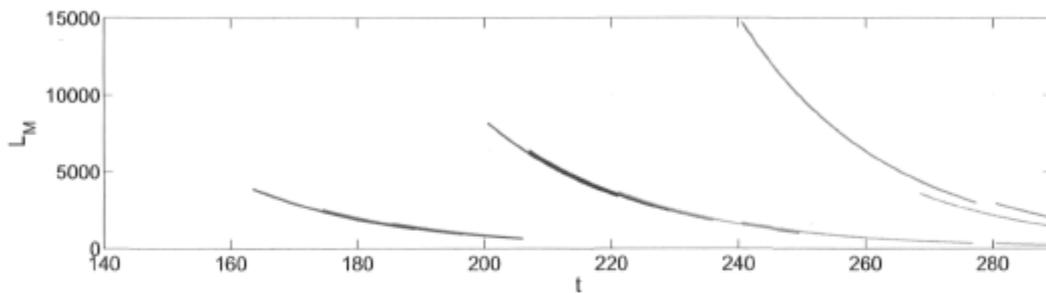
| $g$ | Événements                                 | Modèle de cohortes |      |      |          | Madder <i>et al.</i> [16] |      |     |          |
|-----|--|--------------------|------|------|----------|---------------------------|------|-----|----------|
|     |  | mois               | jour | $t$  | $\Delta$ | mois                      | jour | $t$ | $\Delta$ |
| 0   | Fin de diapause et repas de sang ( $F_0$ ) | 5                  | 23   | 144† |          | 5                         | 1    | 122 |          |
|     | Développement ovarien                      |                    |      |      | 19       |                           |      |     | 18       |
| 1   | Oviposition ( $F_1^{[1]}$ )                | 6                  | 11   | 163  |          | 5                         | 19   | 140 |          |
|     | Développement aquatique                    |                    |      |      | 26       |                           |      |     | 23       |
|     | Émergence des adultes                      | 7                  | 7    | 189  |          | 6                         | 11   | 163 |          |
|     | Activités avant repas de sang              |                    |      |      | 4†       |                           |      |     | 4†       |
|     | Repas de sang                              | 7                  | 11   | 193  |          | 6                         | 15   | 167 |          |
|     | Développement ovarien                      |                    |      |      | 7        |                           |      |     | 9        |
| 2   | Oviposition ( $F_2^{[1,1]}$ )              | 7                  | 18   | 200  |          | 6                         | 24   | 176 |          |
|     | Développement aquatique                    |                    |      |      | 21       |                           |      |     | 13       |
|     | Émergence des adultes                      | 8                  | 8    | 221  |          | 7                         | 7    | 189 |          |
|     | Activités avant repas de sang              |                    |      |      | 4†       |                           |      |     | 4†       |
|     | Repas de sang                              | 8                  | 12   | 225  |          | 7                         | 11   | 193 |          |
|     | Développement ovarien                      |                    |      |      | 16       |                           |      |     | 5        |
| 3   | Oviposition ( $F_3^{[1,1,1]}$ )            | 8                  | 28   | 241  |          | 7                         | 16   | 198 |          |
|     | Développement aquatique                    |                    |      |      | 37       |                           |      |     | 12       |
|     | Émergence des adultes                      | 10                 | 4    | 278  |          | 7                         | 28   | 210 |          |
|     | Activités avant repas de sang              |                    |      |      | 4†       |                           |      |     | 4†       |
|     | Repas de sang                              | 10                 | 8    | 282  |          | 8                         | 1    | 214 |          |
|     | Développement ovarien                      |                    |      |      |          |                           |      |     | 6        |
| 4   | Oviposition ( $F_4^{[1,1,1,1]}$ )          |                    |      |      |          | 8                         | 7    | 220 |          |
|     | Développement aquatique                    |                    |      |      |          |                           |      |     | 12       |
|     | Émergence des adultes                      |                    |      |      |          | 8                         | 19   | 232 |          |

(a) Températures et fonction de diapause  $\eta$  utilisées.(b) Progression du cycle gonotrophique des cohortes adultes (position  $\bar{x}_A$ ).(c) Progression de la maturation des cohortes à l'état larvaire (position  $\bar{x}_L$ ).

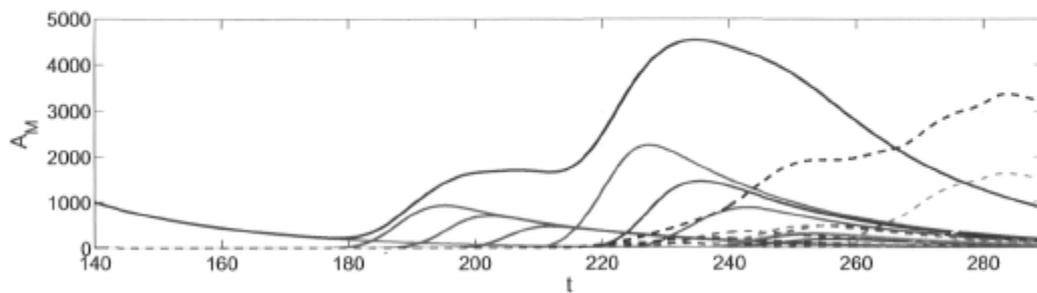
**Fig. 4.10: Progression de  $\bar{x}_A$  et  $\bar{x}_L$  pour les différentes cohortes.** On réutilise les paramètres et conditions du tableau (4.2) pour générer les positions moyennes  $\bar{x}_A$  et  $\bar{x}_L$  de chacune des cohortes. La figure (a) rappelle la température de l'air (courbe verte) et de l'eau (courbe bleue) présentées en figure (E.1) ainsi que les seuils  $T_s^{\text{émer.}}$  (trait bleu hachuré) et  $T_s^{\text{ponte}}$  (trait vert hachuré) au dessus desquels on cumule les degrés jours respectivement pour le processus d'émergence des larves et de ponte de nouveaux œufs. La fonction  $\eta$  déterminant la fraction des nouveaux adultes émergés à un instant  $t$  qui ne sont pas dans un état de diapause est représentée par la courbe rouge continue (échelle de droite). La figure (b) présente la progression de la position moyenne  $\bar{x}_A$  des cohortes adultes alors que la figure (c) présente celle des larves  $\bar{x}_L$ . Les couleurs utilisées pour représenter les diverses cohortes sont les mêmes qu'en figure (4.8). Les traits pleins horizontaux rouges et bleus de la figure (b) représentent respectivement les seuils de piqûre  $x_t^{\text{piq.}}$  et de ponte  $x_m^{\text{ponte}}$ . Certaines courbes se superposent.



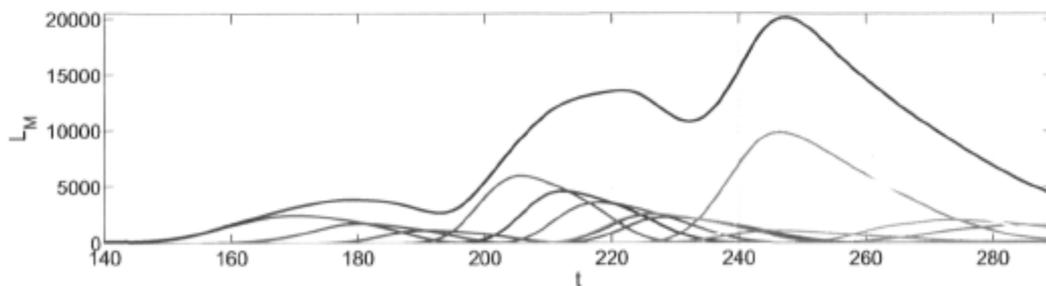
(a) Population des cohortes adultes.



(b) Population des cohortes à l'état larvaire.

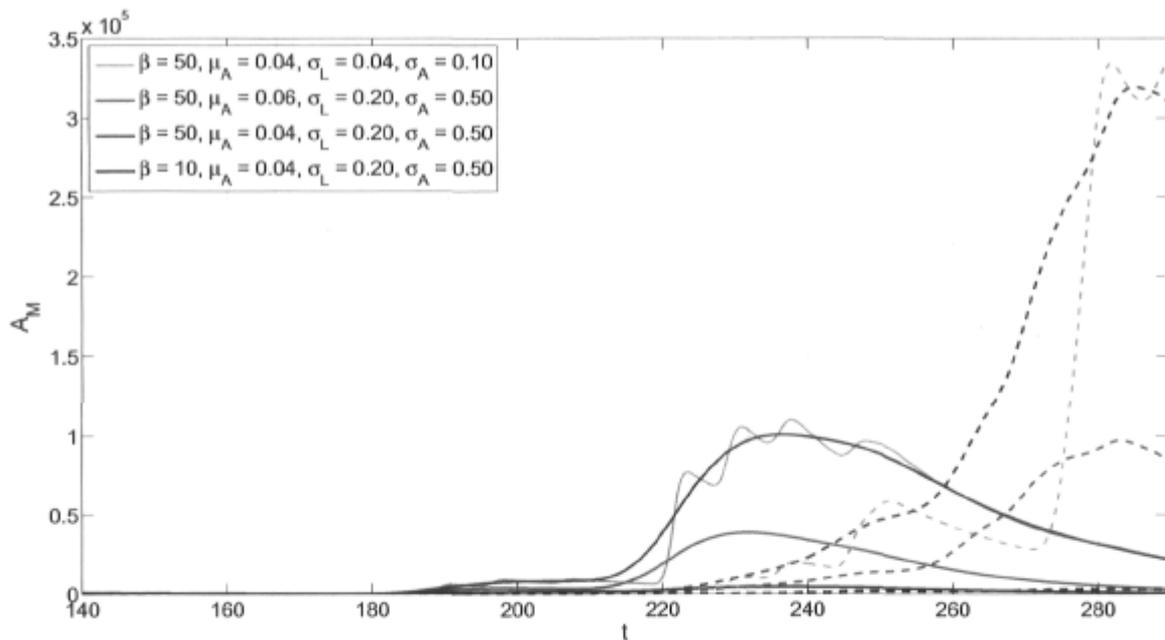


(c) Population totale des adultes.

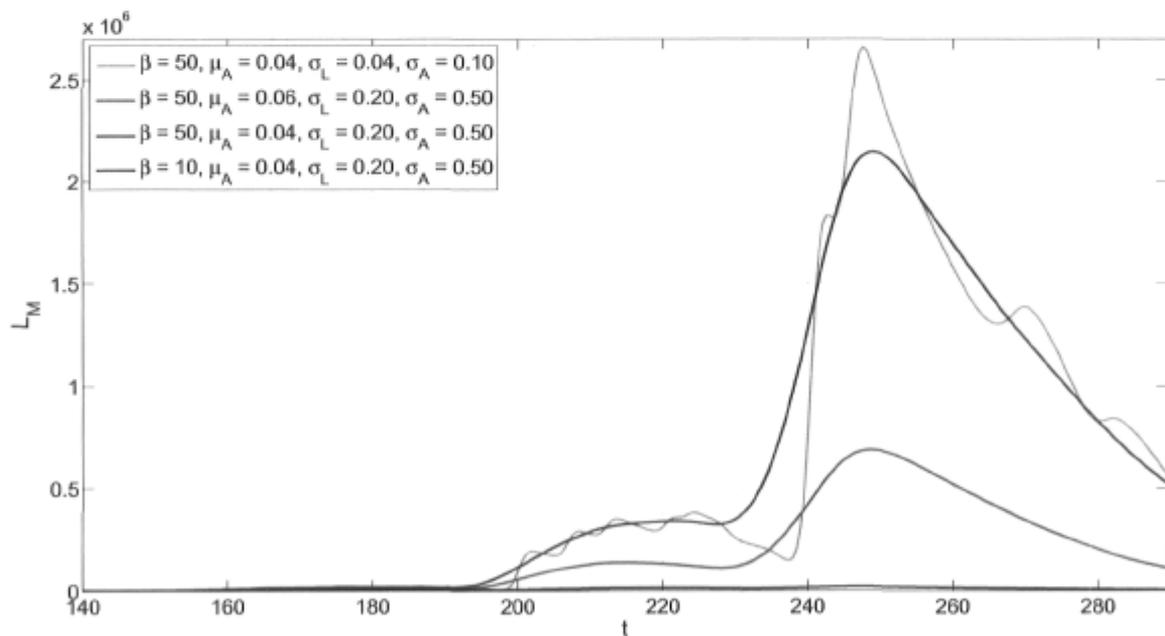


(d) Population totale des larves.

**Fig. 4.11: Populations des cohortes et populations totales.** Les figures (a) et (b) présentent la population des cohortes respectivement adultes et à l'état larvaire. Les couleurs utilisées sont les mêmes qu'en figure (4.8) et les traits hachurés représentent des individus en état de diapause. Les figures (c) et (d) présentent les populations totales (noir) ainsi que la contribution de chacune des cohortes (couleurs) aux populations respectivement d'adultes et de larves. Ces dernières populations sont les «observables biologiques» obtenues en ne considérant que les individus dans l'intervalle  $x_A \in [0, \infty]$  pour les adultes et  $x_L \in [0, 1]$  pour les larves (avec  $\sigma_A = 1/2$  et  $\sigma_L = 1/5$ , voir texte).

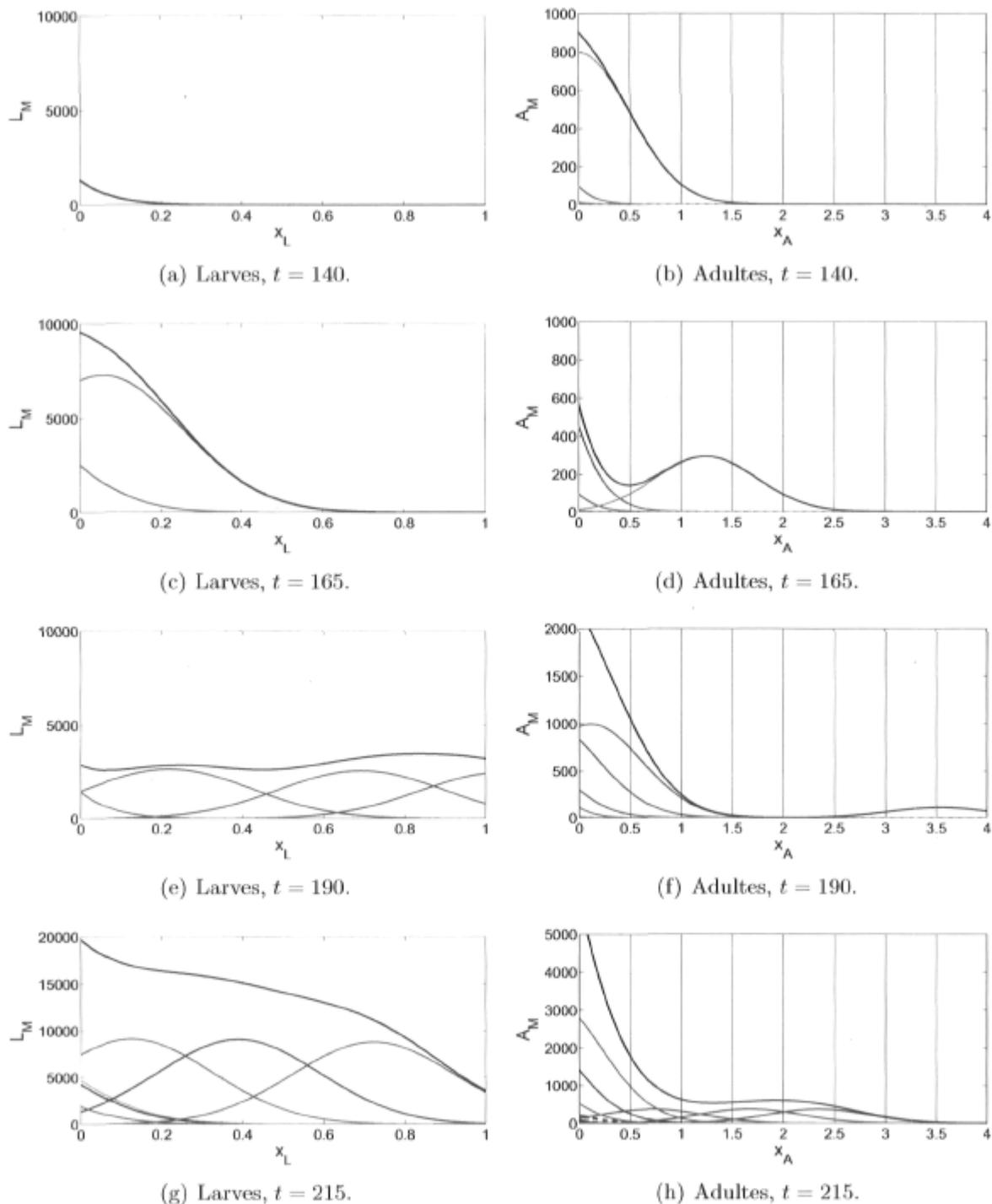


(a) Population totale des adultes.



(b) Population totale des larves.

**Fig. 4.12: Populations totales pour différents paramètres.** Les courbes noires (près des axes des abscisses) des figures (a) et (b) reproduisent respectivement les résultats des figures 4.11(c) et 4.11(d). Les autres courbes représentent les mêmes quantités mais pour des paramètres différents. Les individus en diapause sont représentés par des pointillés.



**Fig. 4.13: Distributions des individus dans  $x_A$  et  $x_L$ .** Distributions des larves dans l'espace  $x_L$  ((a), (c), (e) et (g)) et des adultes dans l'espace  $x_A$  ((b), (d), (f) et (h)) aux temps  $t = 140$  ((a) et (b)),  $t = 165$  ((c) et (d)),  $t = 190$  ((e) et (f)) et  $t = 215$  ((g) et (h)). Les courbes noires présentent les populations totales alors que celles de couleurs (même légende qu'en figure (4.8)) montrent la contribution de chacune des cohortes. Les lignes verticale rouges et bleues des figures (b), (d), (f) et (h) indiquent respectivement les seuils de piqûre  $x_l^{\text{piq.}}$  et de ponte  $x_m^{\text{ponte}}$ .

en annexe E ainsi que l'exemple des températures d'air et d'eau qui est fourni dans ce même annexe (reproduit en figure (4.10(a))) dans le but de prévoir les populations des moustiques (larves et d'adultes) tout au long d'un été si leur population initiale comporte 1000 adultes femelle (et autant de mâles).

On utilise  $\beta = 20/2 = 10$  plutôt que la valeur de  $100/2 = 50$  suggérée en annexe E pour une simple raison de visibilité. En effet, les populations des cohortes de troisième générations sont tellement élevées lorsque l'on utilise  $\beta = 50$  (voir figure (4.12)) que l'on ne peut plus distinguer celles des génération antérieures. On peut reproduire l'effet d'un  $\beta$  cinq fois supérieur en multipliant par 5 la contribution des cohortes de génération  $g = 1$ , par 25 celle des  $g = 2$  et par 125 celle des  $g = 3$ .

Le tableau (4.2) présente les temps importants devant être calculés avant de procéder au reste d'une simulation à l'aide du modèle de cohortes. Le choix particulier du temps de fin de diapause  $t_{F_0}^{\text{émer.}} = 140$  jours est arbitraire mais ce choix n'apporte pas d'impact majeur sur les autres temps (à l'exception de  $t_{F_0,1}^{\text{piq.}} = 144$  jours puisque la période avant une piqûre est fixée à 4 jours). En effet, le fait que la température avant cet instant soit globalement sous la barre  $T_s^{\text{ponte}}$  apporte que même en choisissant  $t_{F_0}^{\text{émer.}} = 0$ , ceci n'entraîne qu'un décalage de 6 jours sur le reste des temps par rapport à ceux obtenus avec  $t_{F_0}^{\text{émer.}} = 140$  jours. On peut constater que des 40 cohortes pouvant potentiellement découler de trois générations de trois pontes, ces paramètres et conditions météorologiques ne permettent qu'à 17 d'entre elles de naître avant que n'arrive la fin de l'été. La figure (4.8) présente ces résultats sous forme graphique et le code de couleurs utilisé, soit que les cohortes sœurs (provenant de la même cohorte mère, voir figure (4.9)) sont représentées par la même couleur, sera réutilisé tout au long de cette section. Le tableau (4.3) s'attarde aux délais mis en cause entre chacun des événements présents dans le tableau (4.2) pour la première cohorte de chacune des générations et les compare à ceux présentés dans [16].

La figure (4.10) présente la progression de  $\bar{x}_A$  et  $\bar{x}_L$  pour chacune des différentes cohortes. On peut remarquer que la pente de  $\bar{x}_A$  est toujours la même pendant les périodes avant les piqûres puisque ces périodes sont fixées à 4 jours. De plus, il n'y a aucune progression du processus de ponte lorsque la température de l'air est inférieure à  $T_s^{\text{ponte}}$ . Pour ce qui est des populations de chacune des cohortes, elles sont représentées aux figures (4.11(a)) et (4.11(b)). Les populations totales de larves et d'adultes ainsi que la contribution de chacune des cohortes à ces quantités sont données en (4.11(c)) et (4.11(d)) pour  $\sigma_A = 1/2$  et  $\sigma_L = 1/5$ . Enfin, la figure (4.12) présente la progression de ces populations totales pour des paramètres légèrement différents alors que le détail des distributions dans les espaces  $x_A$  et  $x_L$  à quelques instants donnés (pour  $\sigma_A = 1/2$  et  $\sigma_L = 1/5$ ) est présenté en figure (4.13).

Il est à noter que ces dernières représentations utilisent des valeurs fixes pour  $\sigma_A$  et  $\sigma_L$  plutôt que de faire appel aux équations de la section (4.4.1) et l'on n'y considère pas les discontinuités aux instants de piqûres et de pontes. Ces choix sont détaillés en plus de détails dans les commentaires de la section suivante.

### 4.4.3 Commentaires

De façon générale, les résultats produits sont «qualitativement corrects» malgré le fait qu'il est clair que des efforts futurs devront être apportés au calibrage ainsi qu'à certaines modifications du modèle pour qu'il puisse générer des résultats représentatifs de la réalité biologique.

La comparaison au tableau (4.3) des délais générés par le modèle à ceux de [16] permet de remarquer qu'à peu près tout se produit plus lentement dans ce modèle que dans la situation biologique étudiée dans [16] en Ontario. Puisque ces données ne sont pas disponibles pour la situation québécoise, il est difficile de savoir si ceci est dû à un problème du modèle ou s'il s'agit d'une réalité biologique. Cependant, la façon dont sont obtenues les températures de l'air et de l'eau est en elle-même discutable. En effet, la méthode actuelle ne prévoit cumuler aucun degrés-jours si la température moyenne de l'air est inférieure à  $T_s^{\text{ponte}}$  malgré des variations journalières apportant la température au dessus de ce seuil<sup>21</sup>. De plus, la méthode utilisée pour obtenir la température de l'eau (moyenne avec poids exponentiel de temps caractéristique 10 jours) est arbitraire et une multitude d'effets (e.g. évaporation de l'eau, température du sol, ombrage) peuvent affecter cette quantité.

La figure (4.10) montre un comportement général de  $\bar{x}_A$  et  $\bar{x}_L$  en accord avec la réalisation de température utilisée. Il est intéressant de constater que le processus de ponte est excessivement ralenti, voire même arrêté, lorsque le phénomène de diapause devient important. Ainsi, on peut constater en figure (4.11) que les cohortes contenant une grande proportion d'individus en état de diapause n'auraient pas produit de descendants même si on ne leur avait pas interdit. La considération de la diapause ne semble donc pas primordiale pour prévoir les populations de moustiques<sup>22</sup> mais reste tout de même très importante du point de vue de la maladie : un individu en diapause ne pique pas et ne transmet donc pas la maladie.

<sup>21</sup>Par exemple, une application directe de l'équation (3.7) sur une température donnée par  $T(t) = T_s^{\text{ponte}} - \Delta T \sin(t/(2\pi))$  devrait apporter une accumulation de degrés-jours si  $\Delta T \neq 0$ .

<sup>22</sup>Des paramètres différents (e.g. une  $T_s^{\text{ponte}}$  plus basse ou des températures plus chaudes en fin d'été) pourraient amener des résultats différents.

Les populations totales présentées en figures (4.11(c)) et (4.11(d)) sont plus représentatives de la situation biologique que celles du modèle compartimental (voir figure (4.3)) dans le sens où elles présentent grossièrement une croissance exponentielle mais que cette dernière est modulée par des oscillations plus ou moins cycliques dues à l'arrivée de nouvelles générations. De plus, les populations de larves sont supérieures à celles des adultes en hautes saison, tel qu'observé dans la situation biologique.

Lorsque l'on utilise le paramètre  $\beta = 50$  suggéré en annexe E, les populations des dernières générations deviennent très élevées par rapport à celles des premières (figure (4.12)). Ce phénomène, quoique ici très prononcé, n'est pas nécessairement en contradiction avec la situation biologique. De grandes variations sont effectivement observées dans le cas naturel mais il est difficile de qualifier à quel point. Chose certaine, une femelle produit plus de 20 œufs lors d'une ponte et si les variations doivent être moindre, il y a probablement contribution d'autres effets comme une mortalité d'adultes supérieure à celle utilisée, un taux d'émergence inférieur ou encore une capacité limitée du milieu à entretenir un grand nombre d'individus (effets logistiques).

Un problème plus fondamental du modèle de cohorte est que si un événement ne se produit pas pour la majorité des individus d'une cohorte, il ne peut se produire pour aucun des individus de la cohorte. Ainsi, on peut remarquer dans la figure (4.10(b)) que la cohorte  $F_2^{[2,1]}$  émergeant à  $t_{F_2^{[2,1]}}^{\text{émer.}} = 229.1$  (la première courbe bleue à partir de la gauche) est très près du seuil critique de ponte  $x = 2$  lorsque la température devient trop froide pour que la progression puisse s'achever (autour de  $t = 280$ ). Or, si l'écart type de la cohorte correspond à au moins quelques jours, on peut s'attendre à ce qu'une fraction des individus de cette cohorte pondent des œufs et qu'une cohorte  $F_3^{[2,1,1]}$  voit le jour. Cette situation, interdite par le modèle de cohorte utilisé ici, serait «correctement» traitée par un modèle diffusif complet.

Il est mentionné en section (3.2.2) que si les paramètres du système varient relativement lentement lorsqu'une cohorte traverse un interface, celle-ci devrait approximativement demeurer gaussienne. Or, l'utilisation d'une accumulation de degrés-jours peut apporter des variations très rapides de la fonction de vitesse, particulièrement lorsque la température traverse la valeur seuil. Si ceci ne semble pas arriver aux larves sur la période d'intérêt (figure (4.10(c))), il n'en est pas de même pour le cycle de ponte des adultes (figure (4.10(b))). Ceci devrait avoir pour effet de «couper» la distribution en plusieurs morceaux séparés par des vides correspondant aux instants où la vitesse de progression était nulle. Le modèle de cohortes actuel ne tient pas compte de cet effet et suppose simplement une distribution toujours gaussienne autour de la moyenne. Malgré le fait que l'on puisse argumenter qu'un coefficient de diffusion non nul devrait atténuer les vides entre les «morceaux» pour éventuellement retrouver une distribution

approximativement gaussienne, l'écart type de cette distribution devrait être plus grand et la position de la moyenne pourrait également être changée. Encore ici, ces problèmes n'apparaissent pas dans le modèle diffusif complet.

C'est entre autres pour ces raisons que des valeurs fixes de  $\sigma_A$  et  $\sigma_L$  identiques pour toutes les cohortes ont été utilisées (plutôt que les relations de la section (4.4.1)). En effet, le fait de produire les écarts types en utilisant le ratio des vitesses à l'instant où la moyenne traverse un interface perd toute signification si ce ratio de vitesses varie rapidement autour de cet instant. Plutôt que d'utiliser ces écarts types plus ou moins aléatoires, on choisit les valeurs  $\sigma_A = 1/2$  et  $\sigma_L = 1/5$  (sauf pour la courbe verte de la figure (4.12)) de façon plus ou moins arbitraire<sup>23</sup>. Il faut cependant noter que ces choix n'affectent que les variations à court terme des populations plutôt que leur progression à long terme (courbes vertes et bleues de la figure (4.12)). On a également omis de traiter la discontinuité aux interfaces (instants de piqure et de ponte) des populations adultes en figure (4.13) puisque ces effets ne sont importants sur la dynamique que lorsqu'il y a présence de la maladie.

Comme mentionné en annexe D, il est difficile de tenir compte d'interventions extérieures (e.g. larvicide, lessivage des larves) dans un tel modèle de cohortes et les méthodes qui y sont utilisées ne sont pas jugées satisfaisantes, autant d'un point de vue théorique que pratique. Encore une fois, il s'agit là d'un problème fondamental du modèle de cohortes qui n'apparaît pas dans le modèle diffusif complet correspondant.

Le temps d'exécution d'un seul de ces modèles de cohortes pour une saison (sans aucun couplage à MAGS, voir (4.1.2)) est inférieur à 3 secondes sur un Intel® Pentium® 4 3000 MHz, la majorité du temps étant consacrée à la création de fichiers de sortie. Les requêtes aux bases de données rendent la version MAGS plus lente.

Suite à ces expériences avec le modèle de cohortes, son utilisation n'est pas recommandée dans un contexte semblable à celui présenté en section (4.1). Un modèle diffusif tel que celui de la section (4.3.1) (ou son équivalent en chaînes de compartiments) est plutôt conseillé pour sa généralité et sa simplicité malgré des temps d'exécution plus longs. Le modèle de cohortes tel qu'élaboré ici place probablement trop d'emphase sur la rapidité d'exécution et il n'est probablement pas réaliste d'espérer obtenir des résultats représentatifs pour tout le sud du Québec à l'intérieur d'un intervalle de temps suffisamment court pour qu'un opérateur puisse produire successivement plusieurs simulations tout en restant assis devant l'écran.

<sup>23</sup>On a tout de même considéré les «temps moyens» passés par les cohortes dans les stades adultes et larvaires pour faire ce choix.

Néanmoins, si les calculs finaux devraient être relayés à un «véritable» modèle diffusif, le modèle de cohortes peut être utilisé pour rapidement obtenir un aperçu de la situation et de vérifier si des paramètres apportent des résultats probants avant de lancer une simulation plus complète. De plus, la possibilité de pouvoir produire des tables telles que (4.2) ou de pouvoir visualiser l'évolution du système avec une figure semblable à (4.10) est très intéressante en elle-même et peut parfois apporter plus d'information qu'une réalisation du modèle diffusif, où toutes les cohortes se chevauchent et seul le résultat final peut être perçu.

# Conclusions et perspectives

Les modèles compartimentaux étudiés au chapitre 1, d'emploi direct simple, permettent de modéliser une grande variété de situations différentes tout en rendant possible la variation dans le temps des divers paramètres qui les gouvernent. Ils bénéficient également de l'avantage considérable que leur dynamique puisse être étudiée aisément grâce à une analyse de stabilité apportant de façon systématique de l'information sur les paramètres où s'effectuent les changements importants dans le comportement du modèle. On a cependant montré qu'ils présentaient des failles majeures en ce qui a trait au traitement de délais dans la dynamique du système.

L'introduction directe d'un délai dans les équations différentielles du système est une méthode efficace pour traiter un délai fixe lorsque certains calculs préalables ont été correctement effectués. Il est également possible d'utiliser plusieurs délais ou même des distributions de délais ainsi que de faire varier les autres paramètres du système. Cependant, ces modifications doivent être faites de façon indirecte en effectuant au préalable un travail de traitement pouvant devenir considérable. Les choses se compliquent davantage lorsque vient le temps d'introduire des variations temporelles dans les délais (simples ou distributions), autant du point de vue des traitements préalables à effectuer que dans la capacité du système de correctement représenter la situation biologique à modéliser. Il n'est pas impossible d'écrire des équations différentielles à délais tenant correctement compte de variations dans les délais mais la tâche est ardue et les systèmes deviennent rapidement complexes.

La méthode Monte Carlo dont il est question à la section (2.2) permet de traiter les cas où tous les paramètres du système, y compris les délais, varient dans le temps. Tout comme les modèles basés sur des équations différentielles à délais, ils peuvent tenir compte de distributions de délais quelconques là où les modèles à chaînes de compartiments, les modèles diffusifs et les modèles de cohortes ne s'appliquent qu'aux distributions de délais gaussiennes. Par contre, il s'agit d'une méthode très «numérique» semblant difficilement utilisable d'un point de vue analytique et son traitement n'a pas été poussé en profondeur.

Les chaînes de compartiments sont de bonnes candidates lorsque l'on souhaite modéliser la dynamique d'un système possédant des délais distribués de façon gaussienne et variant en fonction des conditions environnantes. Le nombre de compartiments formant ces chaînes n'est pas aussi arbitraire que l'on pourrait le croire à première vue. Des justifications de ce nombre par des correspondances avec la quantité de stades évolutifs composant le cas biologique devraient être remplacées par des considérations sur la réponse impulsionnelle du système. Puisque pour un modèle diffusif ces considérations peuvent être reportées à l'étape des choix de paramètres, il est suggéré de d'abord concevoir un modèle diffusif, plus compact et général, et ensuite de le convertir en une chaîne de compartiments de longueur appropriée.

Les modèles diffusifs semblent être, parmi ceux étudiés, les mieux adaptés du point de vue des caractéristiques privilégiées dans ce document. Leur conception se fait de façon directe et aisée, leur traitement des distributions gaussiennes de délais permet, via le théorème central de la limite, de modéliser un grand nombre de situations biologiques et des dépendances du système en fonction des conditions extérieures peuvent être utilisées sans considérations additionnelles. Leurs extensions multidimensionnelles permettent de considérer simultanément un grand nombre de phénomènes comme des probabilités de mortalité variant en fonction de l'âge des individus, des processus reproductifs et le développement d'infections. De plus, on peut profiter de la grande généralité des modèles diffusifs en les utilisant comme base de réflexion théorique lors des premières étapes de la conception et, au besoin, de le convertir vers un autre type de modèle plus tard. Il est à noter que conserver un modèle diffusif pour l'étape des calculs numériques permet de profiter d'une convergence typiquement plus rapide que pour une chaîne de compartiments mais le traitement des flux  $y$  est plus délicat.

Les modèles de cohortes sont moins généraux que les modèles diffusifs mais ils permettent d'obtenir des solutions semi-analytiques (voire même totalement analytiques) à ces cas plus restreints. Ceci apporte des solutions numériques plus rapides en plus de permettre de révéler le «squelette» des solutions du modèle diffusif sous-jacent. Le premier de ces avantages perd de la valeur lorsque l'on souhaite considérer des scénarios d'interventions sur la dynamique du système mais le second demeure intéressant. Le développement de ces modèles de cohortes est encore incomplet et pour l'instant, on suggère de ne les utiliser que pour leurs capacités d'analyse des modèles diffusifs, les calculs numériques étant effectués par ces derniers ou par leur équivalent en chaînes de compartiments. Si ces modèles doivent être utilisés dans leur état actuel, il est fortement conseillé d'effectuer un filtrage passe-bas sur les différentes vitesses avant de procéder à tout autre calcul.

L'utilisation d'un modèle compartimental pour représenter la situation du VNO

au Québec s'avère posséder des failles majeures en ce qui a trait aux délais, failles se répercutant directement et de façon non négligeable sur les populations d'individus. Quelques résultats analytiques sont tout de même obtenus et leur cohérence interne a été vérifiée à l'aide des solutions numériques du système d'équations. On note entre autre qu'un grand soin doit être porté lors de l'écriture des termes de transmission de la maladie et que des résultats contradictoires sur les méthodes de contrôle via la réduction du nombre d'hôtes peuvent découler de négligences sur ce point.

L'écriture d'un modèle diffusif pour représenter cette situation s'avère relativement aisée et directe malgré le nombre de phénomènes différents dont le modèle tient compte. Fixer la valeur des paramètres biologiques à utiliser se révèle cependant beaucoup plus ardu qu'escompté. Aucun résultat numérique n'est directement obtenu pour ce modèle.

Le modèle de cohortes obtenu du modèle diffusif précédent s'avère d'écriture complexe, particulièrement lorsque l'on souhaite tenir compte de la transmission de la maladie et d'interventions extérieures. Des résultats numériques sont produits en absence de maladie et leur comportement général (forme) est relativement «correct», mais les valeurs mises en cause semblent révéler des paramètres erronés.

Ainsi, tous les paramètres concernant les modèles sur le VNO, diffusif et de cohortes, doivent être remis en question. De plus, la possibilité de considérer les délais chez les oiseaux doit être réévaluée et il en est de même pour le fait que la probabilité de transmission de la maladie puisse dépendre de la température. On doit également considérer plusieurs espèces d'oiseaux et obtenir leurs paramètres respectifs, en gardant à l'esprit que même si une espèce a une probabilité de transmission très élevée comparativement aux autres, l'effet peut en être annulé si il y a mort (ou guérison) rapide de l'hôte.

L'introduction d'un terme logistique aux équations gouvernant les populations de moustiques est une possibilité à considérer. En effet, les différences de population entre le début et la fin de la saison s'étalent sur plusieurs ordres de grandeur rendant difficile de concevoir que les mêmes paramètres puissent s'appliquer aux deux situations sans que quoique ce soit vienne à manquer. De plus, alors qu'on observe dans la situation naturelle que l'augmentation du nombre potentiel de milieux de développement pour les larves, causée par des précipitations favorise le développement des populations de moustiques, les modèles traités ici ne permettent pas de considérer ces effets. Si ce nouvel apport en milieux de développement réduit la compétition intraspécifique chez les larves, l'impact des précipitations devrait se faire sentir sur la dynamique à travers un terme logistique. Il est également possible que le temps de recherche nécessaire à une femelle pour trouver un milieu adéquat à la ponte entre également en jeu.

Si l'introduction d'un terme logistique peut se faire de façon directe dans un modèle diffusif sans considérations additionnelles, il en est autrement pour les modèles de cohortes. En effet, l'ajout d'un tel terme brise la condition de linéarité du système et empêche donc une superposition directe des cohortes. Si les instants auxquels arrivent les divers événements peuvent rester inchangés, les populations et distributions risquent d'être affectées. Des travaux futurs pourraient sûrement révéler les limites où un traitement de cohortes reste tout de même possible.

La recherche d'algorithmes numériques efficaces pour solutionner le genre de problèmes générés par les modèles diffusifs est également une avenue intéressante. Il serait possible de vérifier la précision de ces algorithmes à l'aide de cas particuliers où un modèle de cohortes complètement analytique existe. Dans une telle recherche, une attention particulière doit être apportée aux conditions aux frontières et des mesures doivent être prises pour éviter la présence de populations négatives en tout temps.

Tous les modèles présentés dans ce document prennent pour acquis qu'il n'existe aucune structure particulière susceptibles d'affecter la transmission de la maladie à l'intérieur des populations. Ainsi, on suppose qu'en tout temps la probabilité de transmission entre deux individus d'un couple (hôte-hôte pour une maladie sans vecteurs et vecteur-hôte pour une maladie vectorielle) est identique peu importe le choix spécifique de ce couple à travers les individus de la population. Si cette supposition est probablement acceptable dans le cas de moustiques piquant des oiseaux dans une région géographiquement petite, il en est autrement des réseaux sociaux humains. La structure complexe de ces réseaux apporte des effets importants sur la dynamique de la transmission des maladies [17, 18, 19] et il devient essentiel de considérer ces effets. Cette structure est loin d'être statique et progresse en même temps que la maladie se propage. L'étude de ce sujet passionnant pourra mener à l'optimisation des méthodes d'interventions actuelles afin de mieux tenir compte des particularités de ces structures.

# Annexe A

## Analyse de stabilité de modèles compartimentaux

La section (1.3) mentionne que le réalisme de la représentation d'un système biologique par des modèles compartimentaux est limité par plusieurs facteurs. Cependant, il s'avère que ces modèles se prêtent bien à une analyse de leur comportement en fonction des différents paramètres dont ils dépendent. Une telle analyse est effectuée en section (1.2.2) mais la méthode qui y est utilisée est spécifique et le système étudié y est très simple. La section (A.1) du présent annexe systématise de façon très générale ce genre d'analyse de stabilité alors que la section (A.2) emploie ce formalisme dans le cadre de l'analyse d'un modèle compartimental beaucoup plus complet. Enfin, la section (A.3) analyse le même système mais cette fois avec une approche *reproductive* telle que celle de la section (1.2.1) (par opposition à une approche *temporelle*).

### A.1 Systématisation de l'analyse de stabilité

Cette section introduit de façon systématique et générale la méthode classique d'analyse de stabilité utilisée en section (1.2.2). La section (A.2) donne une application spécifique de cette méthode systématisée.

Soit un système dynamique autonome<sup>1</sup> gouverné par le système d'équations diffé-

---

<sup>1</sup>Si  $\mathbf{F}$  a une dépendance explicite en temps, il suffit d'ajouter une variable  $x_{n+1} = t$  au système gouvernée par  $F_{n+1} = 1$  et on obtient un système autonome équivalent à  $n + 1$  dimensions.

rentielles

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x})$$

où  $\mathbf{x} = [x_1 \ x_2 \ \dots \ x_n]^T$  est un vecteur colonne de dimension  $n$  caractérisant l'état du système en un temps  $t$  et  $\mathbf{F}(\mathbf{x}) = [F_1(\mathbf{x}) \ F_2(\mathbf{x}) \ \dots \ F_n(\mathbf{x})]^T$  est un vecteur de fonctions également de taille  $n$  caractérisant la dynamique du système. La *matrice jacobienne* d'un tel système est définie comme

$$\mathbf{D}_x\mathbf{F} = \begin{bmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x_1} & \frac{\partial F_1}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial F_2}{\partial x_1} & \frac{\partial F_2}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_n}{\partial x_1} & \frac{\partial F_n}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_n}{\partial x_n} \end{bmatrix}$$

et permet d'exprimer le système sous la forme

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x}_0) + \mathbf{D}_x\mathbf{F}(\mathbf{x}_0) \cdot (\mathbf{x} - \mathbf{x}_0) + \mathcal{O}(|\mathbf{x} - \mathbf{x}_0|^2)$$

autour d'un point  $\mathbf{x}_0$  quelconque.

Lorsque le point  $\mathbf{x}_0$  choisi est un point fixe, i.e. respectant  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_0) = \mathbf{0}$ , le système devient

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{D}_x\mathbf{F}(\mathbf{x}_0) \cdot (\mathbf{x} - \mathbf{x}_0) + \mathcal{O}(|\mathbf{x} - \mathbf{x}_0|^2)$$

autour de ce point fixe. On peut toujours choisir un système de coordonnées tel que  $\mathbf{x}_0 = \mathbf{0}$  et dans ce cas

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{D}_x\mathbf{F}(\mathbf{0}) \cdot \mathbf{x} + \mathcal{O}(|\mathbf{x}|^2)$$

On effectue maintenant la *diagonalisation* de la matrice Jacobienne, méthode consistant à rechercher les  $n$  racines  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  (pouvant être dégénérées) de l'équation caractéristique

$$\det(\mathbf{D}_x\mathbf{F}(\mathbf{0}) - \lambda\mathbf{1}) = 0$$

que l'on nommera *valeurs propres* puis d'obtenir les  $n$  *vecteurs propres*  $\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \dots, \mathbf{e}_n$  associés à ces valeurs propres et respectant

$$(\mathbf{D}_x\mathbf{F}(\mathbf{0}) - \lambda_k\mathbf{1}) \cdot \mathbf{e}_k = \mathbf{0} \quad \forall \quad k \in \{1, 2, \dots, n\}$$

On appelle *espace stable* l'espace  $E_s$  généré par les  $\mathbf{e}_k$  respectant  $\Re(\lambda_k) < 0$ , *espace central* l'espace  $E_c$  généré par les  $\mathbf{e}_k$  respectant  $\Re(\lambda_k) = 0$  et *espace instable* l'espace  $E_u$  généré par les  $\mathbf{e}_k$  respectant  $\Re(\lambda_k) > 0$ . On a  $\mathbb{R}^n = E_s \oplus E_c \oplus E_u$  et on qualifie d'*hyperbolique* un point fixe dont l'espace central est vide.

Soit le vecteur  $\xi = [\xi_1 \ \xi_2 \ \dots \ \xi_n]^T$  correspondant au vecteur  $\mathbf{x}$  exprimé dans la base diagonalisée  $\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \dots, \mathbf{e}_n$  et permettant d'écrire le système sous la forme

$$\frac{d\xi_k}{dt} = \lambda_k \xi_k + \mathcal{O}(|\xi|^2) \quad \forall k \in \{1, 2, \dots, n\} \quad .$$

En négligeant les termes d'ordres supérieurs<sup>2</sup>, la solution du système à proximité du point fixe devient

$$\xi_k(t) \approx \xi_k(0)e^{\lambda_k t} \quad \forall k \in \{1, 2, \dots, n\}$$

ce qui correspond à

$$\mathbf{x}(t) \approx \sum_{k=1}^n \xi_k(0)e^{\lambda_k t} \mathbf{e}_k \quad (\text{A.1})$$

dans la base d'origine. On remarque que les  $\lambda_k$  et  $\mathbf{e}_k$  peuvent être complexes mais que  $\mathbf{x}$  restera tout de même réel si le système (et les conditions initiales) sont réels.

On peut déduire de ces résultats qu'à proximité d'un point fixe hyperbolique, les composantes d'une trajectoire faisant partie de  $E_s$  diminueront en grandeur alors que celles de  $E_u$  augmenteront. Ceci a pour effet que dans cette région, toutes les trajectoires semblent se diriger vers l'espace instable  $E_u$ .

Dans le cas particulier où l'espace stable  $E_s$  contient l'ensemble du système autour d'un point fixe (i.e. si toutes les valeurs propres ont leur partie réelle négative en ce point), l'équation (A.1) prévoit que toutes les trajectoires partant de conditions initiales suffisamment près du point fixe considéré tendront vers ce point fixe : on parle alors d'un point fixe stable. Par contre, si au moins une des valeurs propres est de partie réelle positive, toute trajectoire dont les conditions initiales ne sont pas exactement placées sur l'espace stable s'éloignera éventuellement de ce point fixe instable.

Le phénomène de bifurcation peut survenir lorsque les valeurs propres en un point fixe dépendent d'un ou de plusieurs paramètres et que cette dépendance leur permet de traverser l'axe imaginaire<sup>3</sup>. Lorsque ceci survient, des points fixes peuvent apparaître,

<sup>2</sup>Cette approximation est valable à proximité d'un point fixe si ce dernier est hyperbolique.

<sup>3</sup>Notez que le point fixe ne peut donc pas être hyperbolique au moment de la bifurcation et que le comportement (A.1) n'y est donc pas valable.

disparaître, changer de stabilité etc. Il existe toute une nomenclature pour qualifier les points fixes et les bifurcations qui y surviennent. On ne s'attardera pas ici sur ces détails et le lecteur intéressé pourra consulter [3, 12, 15, 25, 27].

## A.2 Exemple pour un modèle de transmission du virus du Nil occidental

Cette section utilise le formalisme développé en section (A.1) afin d'analyser la stabilité du modèle compartimental pour le virus du Nil occidental (VNO) développé en section (4.2.1).

Afin de simplifier cette analyse, on se limite à une seule espèce d'oiseaux et l'indice de discernement des espèces  $j$  n'est pas écrit ( $S_{Bj} \rightarrow S_B, I_{Bj} \rightarrow I_B, \dots$ ). On utilise ici  $\eta = 1 \forall t$  et n'utilise pas le compartiment  $R_M$  puisque l'on ne souhaite pas s'attarder sur les effets de la diapause pour l'instant. De plus, on peut remarquer que les quantités  $R_B$  et  $X_B$  dépendent de l'état du système via  $I_B$  mais que le reste du système n'a aucune dépendance en ces quantités. L'analyse de stabilité peut donc se limiter au système de six équations différentielles ordinaires

$$\begin{aligned}
\frac{dS_B}{dt} &= -\frac{i_{BP} I_M S_B}{\tilde{N}'_O + N_B} \\
\frac{dI_B}{dt} &= \frac{i_{BP} I_M S_B}{\tilde{N}'_O + N_B} - r I_B - \mu_B I_B \\
\frac{dL_M}{dt} &= \beta(S_M + E_M + I_M) - m L_M - \mu_L L_M \\
\frac{dS_M}{dt} &= m L_M - \frac{i_{MP} S_M I_B}{\tilde{N}'_O + N_B} - \mu_A S_M \\
\frac{dE_M}{dt} &= \frac{i_{MP} S_M I_B}{\tilde{N}'_O + N_B} - k E_M - \mu_A E_M \\
\frac{dI_M}{dt} &= k E_M - \mu_A I_M
\end{aligned} \tag{A.2}$$

où on a explicité  $\tilde{N}_B = \omega_B N_B$  et  $\tilde{I}_B = \omega_B I_B$  puis définit<sup>4</sup>  $\tilde{N}'_O = \tilde{N}_O / \omega_B$ . Dans le but de découpler la dynamique des populations de moustiques de celle de la maladie, on définit  $A_M(t) = S_M(t) + E_M(t) + I_M(t)$  représentant le nombre total de moustiques femelles adultes en un instant donné. On remplace tous les  $S_M$  du système (A.2) par

<sup>4</sup>Dans un tel cas où il y a une seule espèce hôte, il est normalement logique d'imposer  $\omega_B = 1$ , fixant ainsi les  $\omega_{Oj}$ . Lorsqu'un tel choix est fait,  $\tilde{N}'_O = \tilde{N}_O$ .

leur équivalent  $A_M - E_M - I_M$  et procède de la même façon pour la dérivée

$$\begin{aligned}
\frac{dS_B}{dt} &= \frac{i_{BP} I_M S_B}{\tilde{N}'_O + N_B} \\
\frac{dI_B}{dt} &= \frac{i_{BP} I_M S_B}{\tilde{N}'_O + N_B} - \tau I_B - \mu_B I_B \\
\frac{dL_M}{dt} &= \beta A_M - m L_M - \mu_L L_M \\
\frac{dA_M}{dt} &= m L_M - \mu_A A_M \\
\frac{dE_M}{dt} &= \frac{i_{MP} (A_M - E_M - I_M) I_B}{\tilde{N}'_O + N_B} - k E_M - \mu_A E_M \\
\frac{dI_M}{dt} &= k E_M - \mu_A I_M .
\end{aligned} \tag{A.3}$$

Les compartiments  $L_M$  et  $A_M$  ne présentent maintenant aucune dépendance envers le reste du système et on peut appliquer la méthode d'analyse de stabilité de la section (A.1) en utilisant

$$\mathbf{x} = \begin{bmatrix} L_M \\ A_M \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{F}(\mathbf{x}) = \begin{bmatrix} \beta A_M - m L_M - \mu_L L_M \\ m L_M - \mu_A A_M \end{bmatrix} .$$

Le seul point d'équilibre (i.e. satisfaisant  $\mathbf{F}(\mathbf{x}^*) = \mathbf{0}$ ) de ce système est  $\mathbf{x}^* = \mathbf{0}$  et la linéarisation du sous-système en ce point devient

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{D}_x \mathbf{F}(\mathbf{0}) \cdot \mathbf{x} \quad \begin{bmatrix} \frac{dL_M}{dt} \\ \frac{dA_M}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -(m + \mu_L) & \beta \\ m & -\mu_A \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} L_M \\ A_M \end{bmatrix}$$

qui est en fait exact pour tout point  $\mathbf{x}$ . L'équation caractéristique donnée par

$$\det(\mathbf{D}_x \mathbf{F}(\mathbf{0}) - \lambda \mathbf{1}) = \lambda^2 + (m + \mu_L + \mu_A)\lambda + (m + \mu_L)\mu_A - \beta m = 0$$

permet d'obtenir les valeurs propres

$$\begin{aligned}
\lambda_1 &= \frac{-(m + \mu_L + \mu_A) + \sqrt{(m + \mu_L + \mu_A)^2 + 4(\beta m - (m + \mu_L)\mu_A)}}{2} \\
\lambda_2 &= \frac{-(m + \mu_L + \mu_A) - \sqrt{(m + \mu_L + \mu_A)^2 + 4(\beta m - (m + \mu_L)\mu_A)}}{2}
\end{aligned}$$

ainsi que les vecteurs propres associés

$$\mathbf{e}_1 = \begin{bmatrix} \mu_A + \lambda_1 \\ m \end{bmatrix} \quad \mathbf{e}_2 = \begin{bmatrix} \mu_A + \lambda_2 \\ m \end{bmatrix} .$$

La valeur propre  $\lambda_2$  est toujours négative pour des paramètres positifs réels (ceux permis par la situation biologique) alors que le signe de  $\lambda_1$  change en fonction de celui de  $\beta m - (m + \mu_L)\mu_A$

$$\lambda_1 \begin{cases} < 0 & \text{lorsque } \beta m < (m + \mu_L)\mu_A \\ = 0 & \text{lorsque } \beta m = (m + \mu_L)\mu_A \\ > 0 & \text{lorsque } \beta m > (m + \mu_L)\mu_A \end{cases} .$$

Ainsi, l'origine est globalement attractif lorsque  $\beta m < (m + \mu_L)\mu_A$  et ceci mène donc à une éventuelle extinction de l'espèce (moustiques vecteurs) peu importe les conditions initiales. Pour la valeur critique  $\beta m = (m + \mu_L)\mu_A$ , toute condition initiale  $\mathbf{x} = a \mathbf{e}_1 + b \mathbf{e}_2$  tendra asymptotiquement vers le point  $\mathbf{x} = b \mathbf{e}_2$  d'une droite de points fixes telle que le ratio larves/adultes soit  $L_M/A_M = \mu_A/m$ . Enfin, l'origine devient un point de selle pour  $\beta m > (m + \mu_L)\mu_A$  et la population totale augmente exponentiellement vers l'infini en même temps que le ratio larves/adultes tend vers  $L_M/A_M = (\mu_A + \lambda_1)/m$ .

Afin d'effectuer une analyse semblable sur le reste du système (A.3), on y considère  $A_M$  comme un paramètre imposé au système plutôt qu'une variable dynamique. On utilise

$$\mathbf{y} = \begin{bmatrix} S_B \\ I_B \\ E_M \\ I_M \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{G}(\mathbf{y}) = \begin{bmatrix} -\frac{i_{BP}I_M S_B}{N'_O + N_B} \\ \frac{i_{BP}I_M S_B}{N'_O + N_B} - rI_B - \mu_B I_B \\ \frac{i_{MP}(A_M - E_M - I_M)I_B}{N'_O + N_B} - kE_M - \mu_A E_M \\ kE_M - \mu_A I_M \end{bmatrix}$$

qui possède une infinité de points fixes sur la droite  $\mathbf{y}^* = [S_B, 0, 0, 0]^T$  correspondant à un équilibre<sup>5</sup> sans maladie. La matrice jacobienne à cet équilibre

$$\mathbf{D}_y \mathbf{G}(\mathbf{y}^*) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \frac{-i_{BP}S_B}{N'_O + S_B} \\ 0 & -(r + \mu_B) & 0 & \frac{i_{BP}S_B}{N'_O + S_B} \\ 0 & \frac{i_{MP}A_M}{N'_O + S_B} & -(k + \mu_A) & 0 \\ 0 & 0 & k & -\mu_A \end{bmatrix}$$

permet d'obtenir l'équation caractéristique

$$\det(\mathbf{D}_y \mathbf{G}(\mathbf{y}^*) - \lambda \mathbf{1}) = \lambda \left( (r + \mu_B + \lambda)(k + \mu_A + \lambda)(\mu_A + \lambda) - \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} \right) \quad (\text{A.4})$$

<sup>5</sup>On parle ici d'un équilibre pour le sous système  $[S_B, I_B, E_M, I_M]^T$  malgré le fait que le système complet (incluant  $L_M$  et  $A_M$ ) ne soit pas nécessairement à l'équilibre.

La valeur propre  $\lambda_3 = 0$  est aisément isolée et est associée au vecteur propre  $\mathbf{e}_3 = [1, 0, 0, 0]^T$ . Les autres valeurs propres,  $\lambda_4$ ,  $\lambda_5$  et  $\lambda_6$ , sont données par les racines du polynôme de degré 3

$$\lambda^3 + (r + \mu_B + k + 2\mu_A)\lambda^2 + ((r + \mu_B)(k + 2\mu_A) + \mu_A(k + \mu_A))\lambda + \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) - \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} \quad (\text{A.5})$$

Le théorème de Routh-Hurwitz<sup>6</sup> appliqué à un polynôme de la forme  $x^3 + ax^2 + bx + c$  garanti que toutes ses racines ont une partie réelle négative si et seulement si  $a > 0$ ,  $b > 0$  et  $0 < c < ab$ . Dans le cas du polynôme (A.5), les deux premières conditions sont toujours respectées. Pour ce qui est du critère  $c < ab$ , il prend la forme

$$\mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) - \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} < (r + \mu_B + k + 2\mu_A)((r + \mu_B)(k + 2\mu_A) + \mu_A(k + \mu_A))$$

et puisque

$$\mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) - \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} \leq \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) \quad ,$$

le critère  $c < ab$  est respecté si

$$\begin{aligned} \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) &< (r + \mu_B + k + 2\mu_A)((r + \mu_B)(k + 2\mu_A) + \mu_A(k + \mu_A)) \\ 0 &< (r + \mu_B + k + 2\mu_A)(r + \mu_B)(k + 2\mu_A) + \mu_A(k + \mu_A)(k + 2\mu_A) \end{aligned}$$

et comme cette relation est toujours vraie, le critère  $c < ab$  est toujours respecté. Ainsi, la partie réelle des valeurs propres  $\lambda_4$ ,  $\lambda_5$  et  $\lambda_6$  est négative si et seulement si  $0 < c$

$$\begin{aligned} 0 &< \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) - \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} \\ \frac{p^2 k i_B S_B i_M A_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2} &< \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A) \quad . \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Lorsque la relation (A.6) est respectée, le sous système  $[I_B, E_M, I_M]^T$  possède un point fixe stable globalement attractif à l'origine et cette approximation locale prévoit une extinction de la maladie. À l'opposé, lorsque  $(p^2 k i_B S_B i_M A_M)/(\tilde{N}'_O + S_B)^2 > \mu_A(r + \mu_B)(k + \mu_A)$ , l'origine de ce sous-système devient un point de selle et la situation est potentiellement épidémique.

<sup>6</sup>Plus particulièrement le test présenté dans [24].

### A.3 Approche reproductive pour un modèle de transmission du virus du Nil occidental

La section (A.1) introduit une méthode systématique d'analyse de stabilité suivant une approche temporelle. Or, il est également possible d'effectuer une telle systématisation pour une approche reproductive (telle que celle de la section (1.2.1)) et ceci est effectuée dans [26]. Cette section utilise directement le formalisme<sup>7</sup> de [26] pour connaître le nombre de reproduction de base  $R_0$  du système (4.1).

Comme précédemment (section (A.2)), on simplifie le système de la section (A.1) en ne considérant pas la diapause, en se limitant à une seule espèce d'oiseaux et en utilisant à nouveau la définition  $\tilde{N}'_O = \tilde{N}_O/\omega_B$ . On considère les compartiments  $I_B$ ,  $E_M$ , et  $I_M$  comme des compartiments «infectés» (les autres étant considérés comme «sains») et on définit  $\mathbf{x} = [I_B, E_M, I_M]^T$ . Malgré le fait que le système complet puisse être hors équilibre lorsqu'il n'y a pas de maladie (variations des populations saines de moustiques), le sous système  $\mathbf{x}$  possède un point d'équilibre à  $\mathbf{x} = \mathbf{0}$ . De la même façon que [28], on écrit les fonctions  $\mathbf{f}(\mathbf{x})$  et  $\mathbf{v}(\mathbf{x})$  telles que  $d\mathbf{x}/dt = \mathbf{f}(\mathbf{x}) - \mathbf{v}(\mathbf{x})$  et de façon à ce que la première traite uniquement les nouvelles infections et que la seconde gère tous les autres transferts

$$\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \begin{bmatrix} \frac{i_{BP}I_M S_B}{\tilde{N}'_O + S_B} \\ \frac{i_{MP}S_M I_B}{\tilde{N}'_O + S_B} \\ 0 \end{bmatrix} \quad \mathbf{v}(\mathbf{x}) = \begin{bmatrix} (r + \mu_B)I_B \\ (k + \mu_A)E_M \\ -kE_M + \mu_A I_M \end{bmatrix}$$

On écrit ensuite les matrices jacobiennes  $\mathbf{F} = \mathbf{D}_{\mathbf{x}}\mathbf{f}(\mathbf{0})$  et  $\mathbf{V} = \mathbf{D}_{\mathbf{x}}\mathbf{v}(\mathbf{0})$  évaluées en un point sans maladie

$$\mathbf{F} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \frac{i_{BP}S_B}{\tilde{N}'_O + N_B} \\ \frac{-i_{MP}S_M}{\tilde{N}'_O + N_B} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad \mathbf{V} = \begin{bmatrix} r + \mu_B & 0 & 0 \\ 0 & k + \mu_A & 0 \\ 0 & -k & \mu_A \end{bmatrix}$$

puis calcule  $\mathbf{V}^{-1}$

$$\mathbf{V}^{-1} = \begin{bmatrix} \frac{1}{r + \mu_B} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{k + \mu_A} & 0 \\ 0 & \frac{k}{\mu_A(k + \mu_A)} & \frac{1}{\mu_A} \end{bmatrix}$$

<sup>7</sup>La même méthode est utilisée dans [28] sur un système très semblable.

afin d'obtenir la matrice de prochaine génération [26]  $\mathbf{FV}^{-1}$

$$\mathbf{FV}^{-1} = \begin{bmatrix} 0 & \frac{pki_B S_B}{(\tilde{N}'_O + N_B)\mu_A(k + \mu_A)} & \frac{pi_B S_B}{(\tilde{N}'_O + N_B)\mu_A} \\ \frac{-pi_M S_M}{(\tilde{N}'_O + N_B)(r + \mu_B)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} .$$

Le nombre de reproduction de base  $R_0$  est donné par le rayon spectral  $\rho(\mathbf{FV}^{-1})$  de la matrice de prochaine génération [26]

$$\det(\mathbf{FV}^{-1} - \lambda \mathbf{1}) = -\lambda \left( \lambda^2 + \frac{p^2 ki_B S_B i_M S_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2 \mu_A (k + \mu_A) (r + \mu_B)} \right)$$

$$R_0 = \rho(\mathbf{FV}^{-1}) = \sqrt{\frac{p^2 ki_B S_B i_M S_M}{(\tilde{N}'_O + S_B)^2 \mu_A (k + \mu_A) (r + \mu_B)}} . \quad (\text{A.7})$$

Ce résultat est compatible avec celui de la section (A.2).

# Annexe B

## Quelques résultats sur les chaînes de compartiments

Cette annexe présente le cheminement mathématique menant aux résultats présentés en section (2.3.1). On effectue un premier calcul correspondant à un nombre infini de compartiments puis utilise une approche asymptotique de cette limite pour connaître le comportement du système pour un nombre très grand mais fini de compartiments. Puisque ce dernier calcul est effectué pour des conditions initiales très particulières, son résultat est ensuite généralisé.

### B.1 Nombre infini de compartiments

On étudie ici le système (2.11) dans la limite où le nombre de compartiment est infini. On définit la fonction de distribution<sup>1</sup>

$$a(x, t) = \lim_{n \rightarrow \infty} nA_{\lfloor xn \rfloor}(t) \quad (\text{B.1})$$

contenant  $a(x, t)dx$  individus de *niveau de développement*<sup>2</sup> compris dans l'intervalle  $[x, x + dx]$  à l'instant  $t$ . Cette définition associe à tout individu dans le compartiment  $A_k$  un niveau de développement  $x \in [k/n, (k+1)/n[$ , les individus venant tout juste d'être ajoutés correspondant à  $x = 0$  et ceux sur le point de quitter le modèle à  $x = 1$ .

---

<sup>1</sup> $\lfloor xn \rfloor$  signifie «arrondir le produit  $xn$  à l'entier inférieur».

<sup>2</sup>Il peut s'agir du développement d'une maladie ou de l'individu en tant que tel. La généralité du concept est discutée au chapitre 3.

L'équation (B.1) implique

$$a(k/n, t) \stackrel{n \rightarrow \infty}{=} nA_k(t)$$

ainsi que

$$\begin{aligned} A_{\lfloor xn \rfloor}(t) &\stackrel{n \rightarrow \infty}{=} \int_x^{x+1/n} a(x', t) dx' \\ A_k(t) &\stackrel{n \rightarrow \infty}{=} \int_{k/n}^{(k+1)/n} a(x', t) dx' \end{aligned} \quad (\text{B.2})$$

On réexprime le système (2.11) à l'aide de la fonction de distribution

$$\begin{aligned} \frac{\partial a(x, t)}{\partial t} \frac{1}{n} &\stackrel{n \rightarrow \infty}{=} \frac{n}{\tau} \left( \frac{a(x - 1/n, t)}{n} - \frac{a(x, t)}{n} \right) \\ \frac{\partial a(x, t)}{\partial t} &= -\frac{1}{\tau} \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{a(x, t) - a(x - 1/n, t)}{1/n} \end{aligned}$$

et utilisant  $\Delta x = 1/n$ , on a

$$\begin{aligned} \frac{\partial a(x, t)}{\partial t} &= -\frac{1}{\tau} \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{a(x, t) - a(x - \Delta x, t)}{\Delta x} \\ \frac{\partial a(x, t)}{\partial t} &= -\frac{1}{\tau} \frac{\partial a(x, t)}{\partial x} \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

avec la condition  $a(0, t) = \tau\phi_i(t)$  à la frontière gauche et le flux  $\phi_o(t) = (1/\tau)a(1, t)$  est observé à la frontière droite.

On appelle l'équation (B.3) *équation de transport* puisque sa solution  $a(x, t) = a(x - t/\tau, t - t')$  correspond à une simple translation des conditions initiales. On peut en déduire que

$$a(1, t) = a(1 - \tau/\tau, t - \tau) = a(0, t - \tau)$$

ce qui permet d'établir le lien entre les deux flux aux frontières

$$\phi_o(t) = \frac{1}{\tau} a(1, t) = \frac{1}{\tau} a(0, t - \tau) = \frac{1}{\tau} \tau \phi_i(t - \tau)$$

i.e.

$$\phi_o(t) = \phi_i(t - \tau) \quad .$$

La chaîne de compartiments répondant à (B.1) correspond donc correctement à un délai  $\tau$  dans la limite  $n \rightarrow \infty$ . Puisque de façon pratique on ne peut pas utiliser une infinité de compartiments dans une simulation numérique, il est important de connaître le comportement du système lorsque l'on s'approche de cette limite.

## B.2 Nombre fini de compartiments, première approche

On tente ici d'intégrer directement les équations du système de chaîne de compartiments (B.1) pour un flux d'entrée  $\phi_i(t) = 0$  nul et des conditions initiales particulières. La solution doit bien entendu correspondre à celle de la section (B.1) pour  $n \rightarrow \infty$  mais doit également être asymptotiquement valide pour  $n$  grand. Il est à noter que contrairement à ce qui est fait à la section précédente, il y a ici toujours une infinité de compartiments  $A_k$  avec  $k \in \mathbb{Z}$ . Le paramètre  $n$  dénombre les compartiments par unité de  $x \in \mathbb{R}$  (i.e. il y a encore  $n$  compartiments qui correspondent à l'intervalle  $x \in [0, 1[$  mais on permet  $x \in \mathbb{R}$ ).

On considère donc le système

$$\frac{dA_k(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} (A_{k-1}(t) - A_k(t)) \quad \forall k \in \mathbb{Z} \quad (\text{B.4})$$

avec les conditions initiales

$$\begin{aligned} A_0(0) &= 1 \\ A_k(0) &= 0 \quad \forall k \in \mathbb{Z}^* \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

Puisqu'un compartiment  $A_k$  ne dépend d'aucun des compartiments  $A_j$  avec  $j > k$  dans l'équation différentielle, il est impossible que la propagation se fasse «vers l'arrière». Ainsi, puisque  $A_k(0) = 0 \quad \forall k \in \mathbb{Z} \mid k < 0$ , il en découle directement

$$A_k(t) = 0 \quad \forall k \in \mathbb{Z} \mid k < 0 \text{ et } t \geq 0 \quad .$$

Maintenant, le système pour  $A_0(t)$

$$\frac{dA_0(t)}{dt} = -\frac{nA_0(t)}{\tau}$$

est de type séparable et solvable analytiquement, à savoir  $A_0(t) = A_0(0)e^{-nt/\tau} = e^{-nt/\tau}$ . Ceci permet de définir l'équation différentielle linéaire non homogène de premier ordre gouvernant  $A_1(t)$

$$\frac{dA_1(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} (e^{-nt/\tau} - A_1(t)) \quad .$$

Une telle équation peut aussi être résolue facilement [11] de solution

$$A_1(t) = \frac{nt}{\tau} e^{-nt/\tau}$$

qui à son tour permet d'obtenir l'équation gouvernant  $A_2(t)$

$$\frac{dA_2(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} \left( \frac{nt}{\tau} e^{-nt/\tau} - A_2(t) \right)$$

que l'on solutionne de la même façon

$$A_2(t) = \frac{1}{2} \left( \frac{nt}{\tau} \right)^2 e^{-nt/\tau} .$$

Par induction, il est simple de montrer que

$$A_k(t) = \frac{1}{k!} \left( \frac{nt}{\tau} \right)^k e^{-nt/\tau} \quad \forall k \in \mathbb{N} \quad (\text{B.6})$$

solution de l'équation différentielle ( $k \geq 1$ )

$$\frac{dA_k(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} \left( \frac{1}{(k-1)!} \left( \frac{nt}{\tau} \right)^{k-1} e^{-nt/\tau} - A_k(t) \right)$$

On utilise maintenant l'équation (B.1) pour obtenir la fonction de distribution correspondante

$$a(x, t) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{n}{[xn]!} \left( \frac{nt}{\tau} \right)^{[xn]} e^{-nt/\tau} .$$

Cependant, on n'effectue pas la limite  $n \rightarrow \infty$  mais cherche plutôt à connaître le comportement de la distribution pour de grands  $n$  et de grands  $t/\tau$ . En utilisant  $[xn] \sim xn$  ainsi que l'approximation de Stirling  $k! \sim k^k e^{-k}$ , on a

$$a(x, t) \sim \frac{\Omega n}{(xn)^{xn} e^{-xn}} \left( \frac{nt}{\tau} \right)^{xn} e^{-nt/\tau} \sim \Omega n \left( \frac{t}{x\tau} \right)^{xn} e^{n(x-t/\tau)} \quad (\text{B.7})$$

où le facteur  $\Omega$  (actuellement indéterminé) a été introduit pour préserver la normalisation. En effet, l'équation différentielle (B.4) conserve la population totale  $\sum_k A_k(t) = \sum_k A_k(0) = 1$  et la fonction de distribution doit donc respecter  $\int_0^\infty a(x', t) dx' = 1 \quad \forall t > 0$  malgré les approximations effectuées.

L'équation (B.7) possède un terme croissant en  $x$  très rapidement de façon monotone  $e^{n(x-t/\tau)}$  multiplié par un terme décroissant très rapidement de façon monotone  $(t/x\tau)^{xn}$ . Le produit est donc une fonction ayant un unique maximum formant un pic très étroit situé en  $\tilde{x}$  respectant

$$\left. \frac{\partial \ln(a(x, t))}{\partial x} \right|_{x=\tilde{x}} = n \ln \left( \frac{t}{\tilde{x}\tau} \right) = 0$$

puisque le logarithme est une fonction monotone. Le sommet est donc situé en  $\tilde{x} = t/\tau$  et en ce point

$$\left. \frac{\partial^2 \ln(a(x, t))}{\partial x^2} \right|_{x=t/\tau} = -\frac{n}{x} \Big|_{x=t/\tau} = -\frac{n\tau}{t}$$

ce qui permet d'exprimer

$$a(x, t) \sim \Omega' \exp \left[ -\frac{n\tau}{2t} \left( x - \frac{t}{\tau} \right)^2 + \mathcal{O} \left( \left( x - \frac{t}{\tau} \right)^3 \right) \right]$$

où  $\Omega'$  est utilisé pour les mêmes raisons que  $\Omega$ . En tronquant les termes d'ordre supérieur dans l'exponentielle et en fixant  $\Omega'$  de façon à respecter la normalisation, on obtient<sup>3</sup>

$$a(x, t) \sim \sqrt{\frac{n\tau}{2\pi t}} \exp \left( -\frac{n\tau(x - t/\tau)^2}{2t} \right) \quad (\text{B.8})$$

Ainsi, pour de grands  $n$  et  $t/\tau$ , la solution tend asymptotiquement vers une Gaussienne de position moyenne

$$\langle x \rangle_{a(x, t)} = \frac{t}{\tau}$$

et d'écart type

$$\sigma = \sqrt{\frac{t}{n\tau}}$$

Entre autres, pour  $n \rightarrow \infty$ , on observe un  $\delta$  de Dirac ( $\sigma = 0$ ) se déplaçant vers la droite à une vitesse  $1/\tau$ , ce qui correspond à la solution obtenue à la section (B.1) appliquée à ces conditions initiales (soit  $a(x, 0) = \delta(x)$ ). Cette solution peut être généralisée pour des conditions initiales quelconques.

### B.3 Nombre fini de compartiments, conditions quelconques

On reprend un système très semblable à celui de la section (B.2) composé de compartiments  $B_k$  avec  $k \in \mathbb{Z}$  et répondant à l'équation différentielle

$$\frac{dB_k(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} (B_{k-1}(t) - B_k(t)) \quad \forall \quad k \in \mathbb{Z}$$

<sup>3</sup>Ce genre d'approximations est utilisé de façon courante en physique statistique [20, 22].

Cette fois par contre, les conditions initiales  $B_k(0)$  sont libres et on recherche la solution générale  $B_k(t) \forall k \in \mathbb{Z}$  asymptotiquement valable dans la limite de grands  $n$  et  $t/\tau$ .

Puisque l'équation différentielle est linéaire, on peut superposer la contribution de chacun des compartiments à la solution de façon à obtenir

$$B_k(t) = \sum_{k'=-\infty}^{\infty} B_{k'}(0) A_{k-k'}(t) \quad (\text{B.9})$$

où on a profité des conditions initiales particulières  $A_k(0)$ . En définissant

$$b(x, t) = \lim_{n \rightarrow \infty} n B_{[xn]}(t) \quad ,$$

la version continue de l'équation (B.9) sera la convolution

$$b(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} b(x', 0) a(x - x', t) dx'$$

que l'on note

$$b(x, t) = (b_0 * a_t)(x) \quad (\text{B.10})$$

où  $b_0 = b(x, 0)$  et  $a_t(x) = a(x, t)$ . En utilisant la solution asymptotique de  $a(x, t)$  obtenue en section (B.2), on peut donc obtenir une solution asymptotique pour  $b(x, t)$  puis utiliser

$$B_k(t) \sim \int_{k/n}^{(k+1)/n} b(x', t) dx'$$

pour transposer le résultat vers le système original discret de compartiments.

Des informations peuvent être obtenues sur la progression de cette fonction en profitant du fait que la convolution a comme propriété que ses moyenne et variance sont simplement la somme de celles des deux fonctions convoluées

$$\begin{aligned} \langle x \rangle_{b(x,t)} &\sim \langle x \rangle_{b(x,0)} + \frac{t}{\tau} \\ \left\langle (x - \langle x \rangle_{b(x,t)})^2 \right\rangle_{b(x,t)} &\sim \left\langle (x - \langle x \rangle_{b(x,0)})^2 \right\rangle_{b(x,0)} + \frac{t}{n\tau} \end{aligned} \quad (\text{B.11})$$

Pour un écart type initial  $\left\langle (x - \langle x \rangle_{b(x,0)})^2 \right\rangle_{b(x,0)}$  fini, ce terme devient éventuellement négligeable pour de grands<sup>4</sup>  $t/\tau$

$$\sqrt{\left\langle (x - \langle x \rangle_{b(x,t)})^2 \right\rangle_{b(x,t)}} \sim \sqrt{\frac{t}{n\tau}} \quad .$$

<sup>4</sup>Puisque les calculs précédents demandaient  $n$  grand, cette équation devient valide dans la limite  $1 \ll n \ll t/\tau$ .

Pour  $n \rightarrow \infty$ , l'écart type devient invariant dans le temps et seule la moyenne augmente à un taux  $1/\tau$ , en accord avec les résultats de la section (B.1).

Si l'on s'intéresse à nouveau aux flux entrant et quittant le système plutôt qu'au comportement interne des divers compartiments, un flux correspondant à  $\phi_i(t) = \delta(t)$  apporte une distribution initiale  $b(x, 0) \sim \tau\phi(-\tau x)$  correspondant également à un  $\delta$  de Dirac. Au temps  $t = \tau$ , la moyenne de cette distribution atteint la fin de la chaîne avec un écart type  $\sqrt{1/n}$  et apporte un flux sortant<sup>5</sup>  $\phi_o(t) \sim b(1, t)/\tau$ . En procédant de la même façon que précédemment, on peut superposer les solutions pour obtenir le flux sortant peu importe la condition initiale

$$\rho(t) = \left( \frac{\sqrt{n}e^{-n(t-\tau)^2/(2\tau^2)}}{\sqrt{2\pi\tau}} \right)$$

$$\phi_o(t) \sim (\rho * \phi_i)(t) \quad . \quad (B.12)$$

Ainsi, en plus d'apporter un délai  $\tau$ , le système effectue une moyenne glissante en utilisant une fonction de poids gaussienne d'écart type de  $\tau/\sqrt{n}$ . Dans la limite  $n \rightarrow \infty$ , on retrouve correctement un délai pur. Ce résultat est retrouvé d'une façon plus directe en section (B.4).

## B.4 Méthode alternative pour les flux

L'équation (B.12) peut être obtenue d'une façon beaucoup plus directe en traitant le système comme une séquence de filtres passe-bas. Puisque le flux entrant dans le compartiment  $k$  est  $\phi_{i,k} = (n/\tau)A_{k-1}$  (à l'exception de  $\phi_{i,0} = \phi_i$ ) et que le flux sortant du même compartiment est  $\phi_{o,k} = (n/\tau)A_k$ , l'équation (2.11) apporte

$$\frac{d\phi_{o,k}(t)}{dt} = \frac{n}{\tau} (\phi_{i,k}(t) - \phi_{o,k}(t)) \quad .$$

Ce système linéaire indépendant du temps peut être vu comme un filtre  $\hat{W}(\omega)$  (complexe) agissant sur chacune des fréquences  $\omega$  de façon à ce que  $\hat{\phi}_{o,k}(\omega) = \hat{W}(\omega)\hat{\phi}_{i,k}(\omega)$  où  $\hat{\phi}_{o,k}(\omega) = \mathcal{F}_t\{\phi_{o,k}(t)\}(\omega)$  et  $\hat{\phi}_{i,k}(\omega) = \mathcal{F}_t\{\phi_{i,k}(t)\}(\omega)$  sont la *transformée de Fourier* de respectivement  $\phi_{o,k}(t)$  et  $\phi_{i,k}$  telle que définie en équation (C.7).

<sup>5</sup>On suppose ici que l'écart type de la distribution varie peu au cours du laps de temps que la Gaussienne traverse prend à traverser le dernier compartiment. Puisque la densité d'une Gaussienne est concentrée dans quelques écarts type autour de sa moyenne, cette approximation est valable lorsque  $\tau/\sqrt{n} \ll \tau$ , donc lorsque  $\sqrt{n} \gg 1$ .

On peut obtenir la forme de ce filtre en analysant une fréquence à la fois la sortie  $\phi_{o,k} = \hat{W}(\omega)e^{i\omega t}$  pour une entrée  $\phi_{i,k} = e^{i\omega t}$

$$\frac{\tau}{n}\hat{W}(\omega)i\omega e^{i\omega t} + \hat{W}(\omega)e^{i\omega t} = e^{i\omega t}$$

et il est donc aisé d'isoler

$$\hat{W}(\omega) = \frac{1}{1 + \frac{i\omega\tau}{n}} = \left(1 + \frac{\omega^2\tau^2}{n^2}\right)^{-1/2} e^{i\tan^{-1}(-\omega\tau/n)} .$$

Puisque  $\phi_{i,k+1} = \phi_{o,k}$ , la sortie  $\phi_o$  après  $n$  de ces filtres doit respecter  $\hat{\phi}_o(\omega) = \hat{W}^n(\omega)\hat{\phi}_i$ . Dans la limite  $n \gg 1$  et  $|\omega\tau| \ll n$ , la phase  $\tan^{-1}(-\omega\tau/n)$  de  $\hat{W}(\omega)$  est approximativement donnée par  $-\omega\tau/n$

$$\hat{W}^n(\omega) \sim \exp\left[-\frac{n}{2}\ln\left(1 + \frac{\omega^2\tau^2}{n^2}\right)\right] e^{-i\omega\tau}$$

et on peut utiliser la même méthode qu'en section (B.1) pour obtenir une approximation de la dépendance en  $\omega$  de la norme. En effet, la dérivée

$$\frac{d}{d\omega}\left[-\frac{n}{2}\ln\left(1 + \frac{\omega^2\tau^2}{n^2}\right)\right] = -\frac{\omega\tau^2 n}{n^2 + \omega^2\tau^2}$$

possède uniquement des zéros à  $\omega = 0$  et à  $\omega = \pm\infty$  et la dérivée seconde

$$\frac{d^2}{d\omega^2}\left[-\frac{n}{2}\ln\left(1 + \frac{\omega^2\tau^2}{n^2}\right)\right]\Bigg|_{\omega=0} = -\frac{\tau^2 n(n^2 - \omega^2\tau^2)}{n^2 + \omega^2\tau^2}\Bigg|_{\omega=0} = -\frac{\tau^2}{n}$$

permet d'obtenir

$$\hat{W}^n(\omega) \sim \Omega e^{-\tau^2\omega^2/(2n)} e^{-i\omega\tau}$$

où  $\Omega$  est un facteur de normalisation (semblable à celui de la section (B.1)) défini de façon à ce que la *réponse impulsionnelle*

$$\rho(t) = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{W}^n(\omega)\}(t) \sim \frac{\sqrt{n}e^{-n(t-\tau)^2/(2\tau^2)}}{\sqrt{2\pi\tau}}$$

possède une aire de 1. Le flux de sortie est donc donné<sup>6</sup> par

$$\phi_o(t) = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{W}^n\hat{\phi}_i\}(t) = (\rho * \phi_i)(t)$$

en accord avec l'équation (B.12).

<sup>6</sup>On utilise ici le théorème de la convolution, rappelé en équation (C.9).

## B.5 Lien avec l'équation de diffusion

On peut vérifier que la solution asymptotique obtenue pour  $b(x, t)$  en équation (B.10) respecte l'équation de diffusion<sup>7</sup>

$$\begin{aligned} \frac{\partial b(x, t)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 b(x, t)}{\partial x^2} - v \frac{\partial b(x, t)}{\partial x} \\ \frac{\partial (b_0 * a_t)(x)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 (b_0 * a_t)(x)}{\partial x^2} - v \frac{\partial (b_0 * a_t)(x)}{\partial x} \\ \left( b_0 * \frac{\partial a_t}{\partial t} \right)(x) &= D \left( b_0 * \frac{\partial^2 a_t}{\partial x^2} \right)(x) - v \left( b_0 * \frac{\partial a_t}{\partial x} \right)(x) \end{aligned} \quad (\text{B.13})$$

où on a utilisé le fait que  $b_0$  est indépendant du temps ainsi que la propriété de la convolution  $\partial(f * g)(x)/\partial x = (f * (\partial g/\partial x))(x) = ((\partial f/\partial x) * g)(x)$ . On utilise maintenant l'expression asymptotique de  $a(x, t)$  pour expliciter les dérivées

$$\begin{aligned} \left( \frac{n\tau^2 x^2 - \tau t - nt^2}{2\tau t^2} \right) (b_0 * a_t)(x) &= \\ D \left( \frac{n(n\tau^2 x^2 - \tau t - 2n\tau x t + nt^2)}{t^2} \right) (b_0 * a_t)(x) - v \left( \frac{n(t - \tau x)}{t} \right) (b_0 * a_t)(x) \\ \left( \frac{n\tau^2 x^2 - \tau t - nt^2}{2\tau t^2} \right) &= D \left( \frac{n(n\tau^2 x^2 - \tau t - 2n\tau x t + nt^2)}{t^2} \right) - v \left( \frac{n(t - \tau x)}{t} \right) \end{aligned}$$

puis on collecte les puissances de  $t$

$$(2Dn^2\tau^3 x^2 - n\tau^2 x^2) + (\tau - 2Dn\tau^2 - 4Dn^2\tau^2 x + 2vn\tau^2 x) t + (n - 2vn\tau + 2Dn^2) t^2 = 0$$

et comme ceci doit être vrai pour tout  $t > 0$ , chacun des coefficients de ces puissances de  $t$  doivent s'annuler. Le terme en  $t^0$  permet de trouver le coefficient de diffusion

$$D = \frac{1}{2n\tau}$$

et en utilisant cette quantité dans les deux autres coefficients, on obtient la vitesse de déplacement

$$v = \frac{1}{\tau} .$$

La solution asymptotique pour  $b(x, t)$  satisfait donc l'équation de diffusion

$$\frac{\partial b(x, t)}{\partial t} = \frac{1}{2n\tau} \frac{\partial^2 b(x, t)}{\partial x^2} - \frac{1}{\tau} \frac{\partial b(x, t)}{\partial x}$$

et on retrouve correctement l'équation de transport (B.3) dans la limite  $n \rightarrow \infty$ .

<sup>7</sup>L'équation de diffusion est étudiée en plus de détails au chapitre 3.

# Annexe C

## Modèles diffusifs et mémoire

Les modèles diffusifs introduits en section (3.1) s'avèrent excessivement généraux et utiles. Ils permettent entre autre de modéliser plusieurs phénomènes nécessitant l'accumulation d'une certaine quantité avant de se réaliser et peuvent même utiliser des distributions plutôt qu'un unique seuil fixe. Cette annexe montre que même s'il peut être normalement incorrect de considérer une situation comme répondant à l'équation de diffusion, les solutions obtenues peuvent tout de même être valables.

### C.1 Considérations sur la mémoire

La capacité des modèles diffusifs à utiliser des seuils «flous» plutôt que bien définis découle du postulat de l'équation de diffusion, le moteur de ce modèle, qui apporte des solutions s'étalant au fil du temps et ne passant donc pas le seuil critique au même moment. On simule donc une distribution de valeurs critiques d'une certaine quantité à cumuler à partir d'un seul seuil bien défini. Cependant, on ne doit pas oublier que cette façon de faire est plutôt *empirique* que *mécaniste* (à moins que la situation à modéliser respecte certaines conditions très particulières). L'analogie avec la diffusion est très utile mais ne doit pas être poussée trop loin.

De façon mécaniste, une équation de diffusion de la forme (3.1) (ou son équivalent multidimensionnel (3.13)) s'applique à des systèmes *sans mémoire*<sup>1</sup> où les éléments qui y diffusent possèdent une distribution gaussienne de «vitesses» de déplacement dans

---

<sup>1</sup>Le terme «mémoire» employé dans cette annexe fait référence à un concept différent de celui utilisé dans le texte principal. On peut voir la «mémoire» traitée dans cette annexe comme *la mémoire de la mémoire* traitée dans les chapitres.

la dimension  $x$  (ou dans chacune des dimensions  $x_0, x_1, \text{etc.}$ ). Par «sans mémoire», on entend ici que la vitesse de chacun des éléments en un temps donné est totalement indépendante de son histoire, de sa vitesse et position en un temps antérieur, et ne dépend que du temps et de sa position actuelle, si dépendance il y a. Normalement, cette condition n'est qu'approximativement vraie dans une limite où on observe le système en des intervalles de temps beaucoup plus longs qu'un certain temps de corrélation caractérisant la «durée» de la «mémoire» du système.

Plusieurs cas biologiques présentent, lorsque l'on tente de les modéliser à l'aide d'un modèle diffusif, une quantité  $x$  correspondant à un niveau d'achèvement d'une certaine étape (e.g. maturation, incubation) et pouvant être normalisée de façon à ce que  $x = 1$  corresponde à l'événement particulier terminant cette étape. On considère qu'un individu  $k$  de ce système possède une vitesse  $\nu_k(t)$  de progression dans la direction  $x$  pouvant potentiellement être fonction des conditions environnementales auxquelles l'individu est soumis, de la nature propre de cet individu, du temps écoulé depuis lequel il est dans cet état, de la quantité  $x$  en tant que telle ou même d'autres informations sur l'historique de l'individu (représentables ou non sous forme de dimensions d'état).

Dans un cas particulier où la vitesse  $\nu(t)$  de progression dans la direction  $x$  (donc le temps nécessaire pour atteindre  $x = 1$  à partir de  $x = 0$ ) ne dépend que de conditions environnementales identiques pour tous les individus, de leur âge ou de la quantité  $x$  en tant que telle, cette vitesse en un temps donné sera la même pour tous les individus nés au même instant et ces derniers atteindront également  $x = 1$  en même temps. Si l'on considère maintenant que les individus sont intrinsèquement différents à leur naissance et que certains auront une vitesse  $\nu_k(t)$  plus grande que d'autres tout au long de leur parcours jusqu'à  $x = 1$ , il est clair que des individus nés au même instant n'atteindront pas nécessairement  $x = 1$  en même temps. L'instant d'arrivée en  $x = 1$  d'individus ajoutés en  $x = 0$  au même instant risque également d'être différent si les conditions environnementales ne sont pas les mêmes pour tous les individus et que ces conditions affectent la vitesse  $\nu_k(t)$ . Même si le résultat en  $x = 1$  est le même dans ces deux cas, l'évolution intermédiaire se fait différemment et la description mécaniste des deux situations est fondamentalement différente.

## C.2 Mémoire «parfaite»

Pour des individus intrinsèquement différents à la naissance («avantages» génétiques, malformations, masse à la naissance etc.) et conservant ces caractères les distinguant pendant tout leur cheminement jusqu'à  $x = 1$ , le système a une forte mémoire

et la vitesse  $\nu_k(t)$  d'un individu est fortement corrélée à celle en un temps antérieur  $\nu_k(t - \tau)$ . Pour le cas extrême où les individus possèdent en tout temps  $t$  une distribution de vitesses gaussienne de moyenne  $\bar{\nu}(t)$  et d'écart type  $\sigma_\nu(t)$  dans laquelle la position relative de chaque individu reste constante (leur «rang» reste le même dans la distribution et la quantité  $(\nu_k(t) - \bar{\nu}(t))/\sigma_\nu(t)$  est conservée dans le temps  $\forall k$ ), la position  $x_k(t)$  d'un individu ajouté en  $x = 0$  à  $t_0$  sera

$$x_k(t) = \int_{t_0}^t \nu_k(t') dt'$$

et la position moyenne  $\bar{x}(t)$  du groupe de  $n$  individus soumis aux même conditions sera donnée par

$$\bar{x}(t) = \frac{1}{n} \sum_{k=0}^n \int_{t_0}^t \nu_k(t') dt' = \int_{t_0}^t \frac{1}{n} \sum_{k=0}^n \nu_k(t') dt' = \int_{t_0}^t \bar{\nu}(t') dt' \quad .$$

La variance  $\sigma_x^2(t) = \langle (x_k(t) - \bar{x}(t))^2 \rangle$  de la position  $x$  d'une population d'individus nés au même instant est donnée par

$$\begin{aligned} \sigma_x^2(t) &= \left\langle \left( \int_{t_0}^t \nu_k(t') dt' - \int_{t_0}^t \bar{\nu}(t') dt' \right)^2 \right\rangle \\ &= \left\langle \left( \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') \frac{\nu_k(t') - \bar{\nu}(t')}{\sigma_\nu(t')} dt' \right)^2 \right\rangle \end{aligned}$$

et puisque  $(\nu_k(t) - \bar{\nu}(t))/\sigma_\nu(t)$  est une constante dans le temps,

$$\begin{aligned} \sigma_x^2(t) &= \left\langle \left( \frac{\nu_k(t) - \bar{\nu}(t)}{\sigma_\nu(t)} \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') dt' \right)^2 \right\rangle \\ &= \left\langle \left( \frac{\nu_k(t) - \bar{\nu}(t)}{\sigma_\nu(t)} \right)^2 \right\rangle \left( \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') dt' \right)^2 \\ &= \frac{\langle (\nu_k(t) - \bar{\nu}(t))^2 \rangle}{\sigma_\nu^2(t)} \left( \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') dt' \right)^2 \\ &= \left( \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') dt' \right)^2 \end{aligned}$$

pour un écart type

$$\sigma_x(t) = \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') dt' \quad . \quad (C.1)$$

Dans le cas particulier où  $\sigma_\nu$  est indépendant du temps,  $\sigma_x(t) = (t - t_0)\sigma_\nu$  et l'écart type est donc directement proportionnel au temps écoulé depuis l'ajout des individus

au système. Or, cette même mesure d'écart type prise dans le contexte de l'équation de diffusion est proportionnelle à la *racine* du temps écoulé depuis l'ajout au système. Cette différence provient directement du non respect de la condition que le système soit sans mémoire. En fait, la situation venant d'être décrite correspond à une mémoire «parfaite».

### C.3 Limite sans mémoire

L'origine de la distribution de vitesses  $\nu_k(t)$  peut également découler du fait que les conditions environnementales auxquelles les individus sont soumis diffèrent d'un individu à l'autre. Une partie de cet effet peut, comme précédemment, correspondre à une mémoire parfaite du système. Ceci se produit lorsque certaines des conditions environnementales demeurent semblables pour un même individu tout au long de son cheminement sur l'intervalle  $x \in [0, 1]$ . Une telle situation peut par exemple survenir lorsqu'une population d'individus *a priori* identiques se trouvent dans plusieurs milieux isolés aux conditions environnementales différentes; chaque individu est prisonnier de ce milieu et ceci influence toujours de la même façon sa vitesse  $\nu_k(t)$ . Cependant, une autre partie de cet effet peut correspondre à une situation possédant une mémoire imparfaite n'étant valable que pour une certaine période de temps  $\gamma^{-1}$ . Dans la situation précédente, ceci peut correspondre à une migration des individus de l'un de ces milieux à un autre avec un temps caractéristique<sup>2</sup>  $\gamma^{-1}$  nécessaire à cette transition ou encore à une variation au fil du temps des conditions dans chacun des milieux.

On considère le cas particulier où la vitesse au temps  $t$  de progression d'un individu  $k$  dans l'espace  $x$  est donnée par

$$\nu_k(t) = \bar{\nu}(t) + \sigma_\nu(t)\xi_k(t)$$

où  $\xi_k(t)$  est un bruit rouge (basse fréquence) gaussien stationnaire de moyenne  $\langle \xi_k(t) \rangle = 0$ , d'écart type  $\langle \xi_k^2(t) \rangle = 1$  et d'*autocorrélation*

$$\langle \xi_k(t)\xi_k(t+s) \rangle = e^{-\gamma|s|} \quad . \quad (C.2)$$

En un temps donné  $t$ , les vitesses  $\nu_k(t)$  des divers individus suivent une distribution gaussienne d'écart type  $\sigma_\nu(t)$  de moyenne  $\bar{\nu}(t)$ . Pour un individu  $k$  particulier,  $\xi_k(t)$  varie relativement lentement dans le temps par rapport à un temps caractéristique  $\gamma^{-1}$  correspondant à une mesure de la durée de la «mémoire» du système. Cependant, un

---

<sup>2</sup>Une correspondance peut être établie entre cette situation et la diffusion de particules dans un gaz où  $\gamma^{-1}$  est le temps entre les collisions intermoléculaires.

échantillonnage de  $\xi_k(t)$  en des intervalles de temps réguliers beaucoup plus longs que  $\gamma^{-1}$  semblera tiré d'une distribution aléatoire gaussienne de moyenne nulle et d'écart type unitaire. La vitesse  $\nu_k(t)$  d'un individu hérite de ces caractéristiques lorsque  $\sigma_\nu(t)$  et  $\bar{\nu}(t)$  varie peu sur les intervalles de temps considérés :  $\nu_k(t)$  varie lentement par rapport à un temps  $\gamma^{-1}$  alors qu'un échantillonnage sur des temps beaucoup plus long révèle une distribution de moyenne  $\bar{\nu}(t)$  et d'écart type  $\sigma_\nu(t)$ . La limite  $\gamma \rightarrow 0$  permet de retrouver le cas de la section (C.2) de temps de corrélation infini (mémoire parfaite) où le rang de chaque individu est conservé dans la distribution  $((\nu_k(t) - \bar{\nu}(t))/\sigma_\nu(t) = \text{constante})$ .

La position d'individus respectant une telle distribution est donnée par

$$x_k(t) = \int_{t_0}^t \nu_k(t') dt' = \int_{t_0}^t \bar{\nu}(t') dt' + \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') \xi_k(t') dt' = \bar{x}(t) + \chi_k(t)$$

où

$$\bar{x}(t) = \int_{t_0}^t \bar{\nu}(t') dt' \quad \text{et} \quad \chi_k(t) = \int_{t_0}^t \sigma_\nu(t') \xi_k(t') dt' \quad . \quad (\text{C.3})$$

Comme précédemment,  $\bar{x}(t)$  donne la position moyenne alors que  $\chi_k(t)$  est la position de chaque individu par rapport à cette moyenne ( $\langle \chi_k(t) \rangle = 0$  puisque  $\langle \xi_k(t) \rangle = 0$ ). On réécrit l'équation (C.3) en utilisant le changement de variables  $\theta' = t' - t_0 + \theta$

$$\chi_k(t) = \int_{\theta}^{\theta+t-t_0} \sigma_\nu(\theta' - \theta + t_0) \xi_k(\theta' - \theta + t_0) d\theta' \quad .$$

On peut remarquer que  $\sigma_\nu(t)$  est non stationnaire et indépendant de l'individu observé alors que  $\xi_k(t)$  est stationnaire mais est différent d'un individu  $k$  à un autre ; le « temps absolu » est important pour  $\sigma_\nu(t)$  mais il n'en est pas de même pour  $\xi_k(t)$ . Soit  $\xi(t)$  (sans indice  $k$ ) un bruit rouge gaussien ayant les mêmes caractéristiques statistiques que celles des  $\xi_k(t)$ . Pour tout intervalle  $[t_0, t]$  de durée  $\tau = t - t_0$  et pour un  $k$  donné, il existe un  $\theta$  pour lequel  $\xi(t + \theta)$  est aussi semblable à  $\xi_k(t)$  que l'on le souhaite sur cet intervalle. Cette constatation permet d'écrire

$$\chi_\tau(\theta) = \int_{\theta}^{\theta+\tau} \sigma_\nu(\theta' - \theta + t_0) \xi(\theta') d\theta' \quad . \quad (\text{C.4})$$

Ainsi, la quantité permettant de distinguer un individu des autres est maintenant<sup>3</sup>  $\theta$  plutôt que  $k$  et  $\chi_\tau(\theta)$  ne dépend plus explicitement du temps absolu  $t$  mais plutôt du paramètre  $\tau$  caractérisant le temps depuis lequel l'individu a été ajouté au système, le temps initial  $t_0$  affectant uniquement  $\sigma_\nu(t)$ . Les bornes d'intégrations de l'équation (C.4) peuvent être étendues à l'infini en introduisant la contrainte à même l'équation

$$\chi_\tau(\theta) = \int_{-\infty}^{\infty} \sigma_\nu(t_0 + \theta' - \theta) \xi(\theta') [H(\tau + \theta - \theta') - H(\theta - \theta')] d\theta'$$

<sup>3</sup>Il est important de noter l'interversion de la signification de la quantité présente en indice et de celle en paramètre lors du passage de  $\chi_k(t)$  à  $\chi_\tau(\theta)$ .

et en définissant

$$W_\tau(t) = \sigma_\nu(t_0 - t) [H(\tau + t) - H(t)] \quad (\text{C.5})$$

$\chi_\tau(\theta)$  peut être exprimé comme une convolution

$$\chi_\tau(\theta) = \int_{-\infty}^{\infty} \xi(\theta') W_\tau(\theta - \theta') d\theta' = (\xi * W_\tau)(\theta) \quad (\text{C.6})$$

Soient la transformée de Fourier  $\mathcal{F}$  et son inverse  $\mathcal{F}^{-1}$  définies<sup>4</sup> comme

$$\hat{f}(\omega) = \mathcal{F}_t\{f(t)\}(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t') e^{-i\omega t'} dt' \quad (\text{C.7})$$

$$f(t) = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{f}(\omega)\}(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega') e^{i\omega' t} d\omega' \quad (\text{C.8})$$

En introduisant ces relations dans la définition de la convolution

$$\begin{aligned} (f * g)(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} f(t') g(t - t') dt' = \int_{-\infty}^{\infty} f(t') \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{g}(\omega)\}(t - t') dt' \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(t') \int_{-\infty}^{\infty} \hat{g}(\omega') e^{i\omega'(t-t')} d\omega' dt' \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} f(t') e^{-i\omega' t'} dt' \hat{g}(\omega') e^{i\omega' t} d\omega' \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega') \hat{g}(\omega') e^{i\omega' t} d\omega' = \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{f}(\omega) \hat{g}(\omega)\}(t) \end{aligned}$$

puis en prenant la transformée de Fourier des deux côtés, on obtient la relation

$$\mathcal{F}_t\{(f * g)(t)\}(\omega) = \hat{f}(\omega) \hat{g}(\omega) \quad (\text{C.9})$$

qui est connue sous le nom de *théorème de la convolution*.

On définit  $\hat{\xi}(\omega)$ ,  $\hat{\chi}(\omega)$  et  $\hat{W}_\tau(\omega)$  respectant

$$\begin{aligned} \hat{\xi}(\omega) &= \mathcal{F}_\theta\{\xi(\theta)\}(\omega) & \hat{\chi}(\omega) &= \mathcal{F}_\theta\{\chi(\theta)\}(\omega) & \hat{W}_\tau(\omega) &= \mathcal{F}_\theta\{W_\tau(\theta)\}(\omega) \\ \xi(\theta) &= \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{\xi}(\omega)\}(\theta) & \chi(\theta) &= \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{\chi}(\omega)\}(\theta) & W_\tau(\theta) &= \mathcal{F}_\omega^{-1}\{\hat{W}_\tau(\omega)\}(\theta) \end{aligned}$$

qui, à l'aide du théorème de la convolution, permettent d'exprimer (C.6) sous la forme

$$\hat{\chi}_\tau(\omega) = \hat{\xi}(\omega) \hat{W}_\tau(\omega) \quad .$$

En multipliant chacun des côtés par son complexe conjugué, on obtient

$$\left| \hat{\chi}_\tau(\omega) \right|^2 = \left| \hat{\xi}(\omega) \right|^2 \left| \hat{W}_\tau(\omega) \right|^2 \quad (\text{C.10})$$

<sup>4</sup>Plusieurs définitions différentes existent pour la transformée de Fourier.

qui met en relation les «spectres de puissance» de  $\chi_\tau(t)$ ,  $\xi(t)$  et  $W_\tau(t)$ .

Soit la *corrélation croisée* («cross correlation») de  $f(t)$  et  $g(t)$  définie comme

$$(f \star g)(t) = \int_{-\infty}^{\infty} f^*(t')g(t+t')dt'$$

où  $f^*(t)$  représente le complexe conjugué de  $f(t)$ . En y exprimant  $f(t)$  et  $g(t)$  à l'aide de leur transformée de Fourier

$$\begin{aligned} (f \star g)(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega') e^{i\omega' t'} d\omega' \right)^* \left( \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{g}(\omega'') e^{i\omega''(t+t')} d\omega'' \right) dt' \\ &= \frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}^*(\omega') e^{-i\omega' t'} d\omega' \int_{-\infty}^{\infty} \hat{g}(\omega'') e^{i\omega''(t+t')} d\omega'' dt' \\ &= \frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}^*(\omega') \int_{-\infty}^{\infty} \hat{g}(\omega'') e^{i\omega'' t} \int_{-\infty}^{\infty} e^{i(\omega'' - \omega') t'} dt' d\omega'' d\omega' \\ &= \frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}^*(\omega') \int_{-\infty}^{\infty} \hat{g}(\omega'') e^{i\omega'' t} 2\pi \delta(\omega'' - \omega') d\omega'' d\omega' \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}^*(\omega') \hat{g}(\omega') e^{i\omega' t} d\omega' = \mathcal{F}_\omega^{-1} \{ \hat{f}^*(\omega) \hat{g}(\omega) \} (t) \end{aligned}$$

puis en prenant la transformée de Fourier des deux côtés, on obtient

$$\mathcal{F}_t \{ (f \star g)(t) \} (\omega) = \hat{f}^*(\omega) \hat{g}(\omega)$$

qui est le *théorème de la corrélation croisée*. Dans le cas particulier où  $f(t) = g(t)$ , ceci devient

$$\mathcal{F}_t \{ (f \star f)(t) \} (\omega) = |\hat{f}(\omega)|^2$$

qui est le *théorème de Wiener-Khintchine*.

Puisque  $\xi(t)$  possède les mêmes caractéristiques statistiques que les  $\xi_k(t)$ , sa fonction d'autocorrélation sera donnée par

$$\langle \xi(t+\theta)\xi(t+\theta+s) \rangle = e^{-\gamma|\theta|}$$

où la moyenne est effectuée sur les différents individus, donc sur  $\theta$ . La stationnarité de  $\xi(t)$  permet de choisir  $t = 0$  et la moyenne sur un nombre infini de  $\theta$  différents peut être écrite sous la forme d'une intégrale

$$\int_{-\infty}^{\infty} \xi(\theta') \xi(\theta' + s) d\theta' = e^{-\gamma|s|} .$$

On utilise maintenant le fait que  $\xi(t)$  est réel ( $\xi(t) = \xi^*(t)$ ) pour écrire

$$\int_{-\infty}^{\infty} \xi^*(\theta') \xi(\theta' + s) d\theta' = (\xi \star \xi)(s) = e^{-\gamma|s|}$$

qui permet l'utilisation du théorème de Wiener-Khintchine

$$\begin{aligned} |\hat{\xi}(\omega)|^2 &= \mathcal{F}_s\{e^{-\gamma|s|}\}(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{-\gamma|s'|} e^{-i\omega s'} ds' = \int_{-\infty}^0 e^{s'(\gamma-i\omega)} ds' + \int_0^{\infty} e^{-s'(\gamma+i\omega)} ds' \\ &= \frac{e^{s'(\gamma-i\omega)}|_0^{-\infty}}{\gamma-i\omega} - \frac{e^{-s'(\gamma+i\omega)}|_0^{\infty}}{\gamma+i\omega} = \frac{1}{\gamma-i\omega} + \frac{1}{\gamma+i\omega} \end{aligned}$$

ou encore

$$|\hat{\xi}(\omega)|^2 = \frac{2\gamma}{\omega^2 + \gamma^2} .$$

Le spectre de puissance de  $\xi(t)$  peut être utilisé dans la relation (C.10) pour obtenir

$$|\hat{\chi}_\tau(\omega)|^2 = \frac{2\gamma}{\omega^2 + \gamma^2} |\hat{W}_\tau(\omega)|^2 . \quad (\text{C.11})$$

Lorsque  $\sigma_\nu(t)$  est connu,  $W_\tau(t)$  est donné par l'équation (C.5) et permet d'obtenir  $|\hat{W}_\tau(\omega)|^2$  qui à son tour définit complètement  $|\hat{\chi}_\tau(\omega)|^2$  par l'équation (C.11). Cette dernière quantité fournie, grâce au théorème de Wiener-Khintchine, la fonction d'auto-corrélation de  $\chi_\tau(t)$ .

Dans le cas particulier où  $\sigma_\nu(t) = \sigma_\nu$  est constant, le filtre  $W_\tau(t)$  devient

$$W_\tau(t) = \sigma_\nu [H(t+\tau) - H(t)]$$

et sa transformée de Fourier

$$\hat{W}_\tau(\omega) = \sigma_\nu \int_{-\infty}^{\infty} [H(t'+\tau) - H(t')] e^{-i\omega t'} dt' = \sigma_\nu \int_{-\tau}^0 e^{-i\omega t'} dt' = \frac{i\sigma_\nu(1 - e^{i\omega\tau})}{\omega}$$

permet de connaître le spectre de puissance de  $W_\tau(t)$

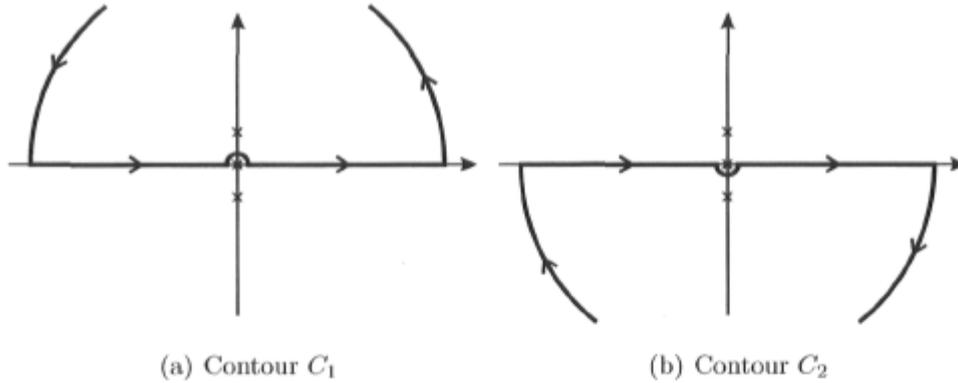
$$|\hat{W}_\tau(\omega)|^2 = \frac{\sigma_\nu^2(2 - e^{i\omega\tau} - e^{-i\omega\tau})}{\omega^2} .$$

Le spectre de puissance de  $\chi_\tau(t)$  est donc complètement connu

$$|\hat{\chi}_\tau(\omega)|^2 = \frac{2\gamma\sigma_\nu^2(2 - e^{i\omega\tau} - e^{-i\omega\tau})}{\omega^2(\omega^2 + \gamma^2)}$$

et le théorème de Wiener-Khintchine permet donc d'en connaître la fonction d'autocorrélation

$$\begin{aligned} (\chi_\tau \star \chi_\tau)(s) &= \mathcal{F}_\omega^{-1} \left\{ |\hat{\chi}_\tau(\omega)|^2 \right\} (s) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{2\gamma\sigma_\nu^2(2 - e^{i\omega'\tau} - e^{-i\omega'\tau}) e^{i\omega' s}}{\omega'^2(\omega'^2 + \gamma^2)} d\omega' \\ &= \frac{\gamma\sigma_\nu^2}{\pi} \left( \int_{-\infty}^{\infty} \frac{2e^{i\omega' s}}{\omega'^2(\omega'^2 + \gamma^2)} d\omega' - \int_{-\infty}^{\infty} \frac{e^{i\omega'(s+\tau)}}{\omega'^2(\omega'^2 + \gamma^2)} d\omega' - \int_{-\infty}^{\infty} \frac{e^{i\omega'(s-\tau)}}{\omega'^2(\omega'^2 + \gamma^2)} d\omega' \right) \\ &= \frac{\gamma\sigma_\nu^2}{\pi} \left( \int_{-\infty}^{\infty} \psi_1(\omega') d\omega' - \int_{-\infty}^{\infty} \psi_2(\omega') d\omega' - \int_{-\infty}^{\infty} \psi_3(\omega') d\omega' \right) \quad (\text{C.12}) \end{aligned}$$



**Fig. C.1: Contours d'intégration.** Représentation schématique des contours utilisés lors de l'intégration de l'équation (C.12). L'axe réel est parcouru de  $-\infty$  à  $\infty$  en contournant le pôle à l'origine par le demi cercle de rayon infiniment petit  $C_1^{\epsilon}$  passant au dessus (a) pour  $C_1$  et par le  $C_2^{\epsilon}$  passant au dessous (b) pour  $C_2$ . Le contour  $C_1$  est refermé à l'infini dans le sens anti horaire par le demi cercle  $C_1^{\infty}$  et  $C_2$  l'est dans le sens horaire par  $C_2^{\infty}$ .

où on a défini  $\psi_1(\omega)$ ,  $\psi_2(\omega)$  et  $\psi_3(\omega)$  pour alléger la notation. Ces trois intégrales possèdent chacune un pôle de degré 2 en  $\omega' = 0$  ainsi que deux pôles de degré 1 en  $\omega' = i\gamma$  et  $\omega' = -i\gamma$ .

Lorsque  $s \geq 0$  et que l'on choisi le contour  $C_1$  (les contours utilisés sont tous décrits en figure (C.1)) pour intégrer

$$\psi_1(\omega) = \frac{2e^{i\omega s}}{\omega^2(\omega^2 + \gamma^2)} ,$$

la partie principale de Cauchy (notée  $\mathcal{P}$ ) de l'intégrale sur l'axe réel sera donnée par

$$\begin{aligned} \mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_1(\omega') d\omega' &= \oint_{C_1} \psi_1(\omega') d\omega' - \int_{C_1^{\epsilon}} \psi_1(\omega') d\omega' - \int_{C_1^{\infty}} \psi_1(\omega') d\omega' \\ &= 2\pi i \operatorname{Res}[\psi_1(\omega), i\gamma] + \pi i \operatorname{Res}[\psi_1(\omega), 0] \end{aligned}$$

puisque  $C_1^{\infty}$  a une contribution nulle, l'exponentielle décroissant beaucoup plus rapidement que  $\omega^{-1}$ . Le résidu en  $i\gamma$  est donné par

$$\operatorname{Res}[\psi_1(\omega), i\gamma] = \lim_{\omega \rightarrow i\gamma} (\omega - i\gamma) \psi_1(\omega) = \lim_{\omega \rightarrow i\gamma} \frac{2e^{i\omega s}}{\omega^2(\omega + i\gamma)} = \frac{-e^{-\gamma s}}{i\gamma^3}$$

et celui à l'origine par

$$\operatorname{Res}[\psi_1(\omega), 0] = \lim_{\omega \rightarrow 0} \frac{d(\omega^2 \psi_1(\omega))}{d\omega} = \lim_{\omega \rightarrow 0} \frac{2ise^{i\omega s}}{\omega^2 + \gamma^2} - \frac{4\omega e^{i\omega s}}{(\omega^2 + \gamma^2)^2} = \frac{2is}{\gamma^2}$$

pour un résultat

$$\mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_1(\omega') d\omega' = \frac{-2\pi}{\gamma^2} \left( \frac{e^{-\gamma s}}{\gamma} + s \right) \quad (s \geq 0) . \quad (\text{C.13})$$

Le cas  $s \leq 0$  est traité de façon semblable mais cette fois à l'aide du contour  $C_2$

$$\begin{aligned} \mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_1(\omega') d\omega' &= \oint_{C_2} \psi_1(\omega') d\omega' - \int_{C_2^i} \psi_1(\omega') d\omega' - \int_{C_2^\infty} \psi_1(\omega') d\omega' \\ &= -2\pi i \operatorname{Res}[\psi_1(\omega), -i\gamma] - \pi i \operatorname{Res}[\psi_1(\omega), 0] \\ &= \frac{-2\pi}{\gamma^2} \left( \frac{e^{\gamma s}}{\gamma} - s \right) \quad (s \leq 0) \quad . \end{aligned}$$

On peut regrouper ce dernier résultat avec (C.13) pour obtenir

$$\mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_1(\omega') d\omega' = \frac{-2\pi}{\gamma^2} \left( \frac{e^{-\gamma|s|}}{\gamma} + |s| \right) \quad .$$

L'intégrale de

$$\psi_2(\omega) = \frac{e^{i\omega(s+\tau)}}{\omega^2(\omega^2 + \gamma^2)} \quad ,$$

est effectuée sur le contour  $C_1$  et on ne considère que le cas  $-s \leq \tau$  avec  $\tau \geq 0$

$$\begin{aligned} \mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_2(\omega') d\omega' &= \oint_{C_1} \psi_2(\omega') d\omega' - \int_{C_1^i} \psi_2(\omega') d\omega' - \int_{C_1^\infty} \psi_2(\omega') d\omega' \\ &= 2\pi i \operatorname{Res}[\psi_2(\omega), i\gamma] + \pi i \operatorname{Res}[\psi_2(\omega), 0] \\ &= \frac{-\pi}{\gamma^2} \left( \frac{e^{-\gamma(\tau+s)}}{\gamma} + \tau + s \right) \quad . \end{aligned}$$

De façon très semblable, l'intégrale de

$$\psi_3(\omega) = \frac{e^{i\omega(s-\tau)}}{\omega^2(\omega^2 + \gamma^2)} \quad ,$$

est effectuée sur le contour  $C_2$  en ne considérant que le cas  $s \leq \tau$

$$\begin{aligned} \mathcal{P} \int_{-\infty}^{\infty} \psi_3(\omega') d\omega' &= \oint_{C_2} \psi_3(\omega') d\omega' - \int_{C_2^i} \psi_3(\omega') d\omega' - \int_{C_2^\infty} \psi_3(\omega') d\omega' \\ &= -2\pi i \operatorname{Res}[\psi_3(\omega), -i\gamma] - \pi i \operatorname{Res}[\psi_3(\omega), 0] \\ &= \frac{-\pi}{\gamma^2} \left( \frac{e^{-\gamma(\tau-s)}}{\gamma} + \tau - s \right) \quad . \end{aligned}$$

On combine maintenant ces relations pour obtenir la solution de l'intégrale (C.12)

$$(\chi_\tau \star \chi_\tau)(s) = \frac{2\sigma_\nu^2}{\gamma} \left( -|s| + \tau - \frac{e^{-\gamma|s|} - e^{-\gamma\tau} \cosh(\gamma s)}{\gamma} \right)$$

valide lorsque  $|s| \leq \tau$ . On retourne maintenant à une expression de l'autocorrélation dans le formalisme initial

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} \chi_{\tau}(\theta') \chi_{\tau}(\theta' + s) d\theta' &= \frac{2\sigma_{\nu}^2}{\gamma} \left( -|s| + \tau - \frac{e^{-\gamma|s|} - e^{-\gamma\tau} \cosh(\gamma s)}{\gamma} \right) \\ \langle \chi_{\tau}(\theta) \chi_{\tau}(\theta + s) \rangle &= \frac{2\sigma_{\nu}^2}{\gamma} \left( -|s| + \tau - \frac{e^{-\gamma|s|} - e^{-\gamma\tau} \cosh(\gamma s)}{\gamma} \right) \\ \langle \chi_k(t) \chi_k(t + s) \rangle &= \frac{2\sigma_{\nu}^2}{\gamma} \left( -|s| + (t - t_0) - \frac{e^{-\gamma|s|} - e^{-\gamma(t-t_0)} \cosh(\gamma s)}{\gamma} \right) \end{aligned}$$

que l'on peut évaluer à  $s = 0$  pour obtenir la dépendance temporelle de la variance de la distribution en  $x$  des individus<sup>5</sup>

$$\sigma_x^2(t) = \langle \chi_k^2(t) \rangle = \frac{2\sigma_{\nu}^2}{\gamma} \left( (t - t_0) - \frac{1 - e^{-\gamma(t-t_0)}}{\gamma} \right) .$$

Dans la limite où  $t \ll \gamma^{-1}$ , la mémoire du système est à toute fin pratique parfaite pour la période considérée et l'expression de la variance devient

$$\sigma_x^2(t) \sim \sigma_{\nu}^2(t - t_0)^2$$

en accord avec l'équation (C.1). Cependant, pour des temps  $t \gg \gamma^{-1}$  beaucoup plus longs que la mémoire du système, la variance prend plutôt la forme

$$\sigma_x^2(t) \sim 2 \frac{\sigma_{\nu}^2}{\gamma} (t - t_0)$$

qui est celle que prend les solutions du modèle diffusif de la section (3.1) lorsque  $D = \sigma_{\nu}^2/\gamma$ .

## C.4 Justification d'utiliser la limite sans mémoire

On vient de constater qu'une diffusion dans laquelle l'écart type des distributions augmente proportionnellement à la racine du temps peut être explicable lorsque l'on observe un système sur des périodes de temps bien supérieures à la portée de la mémoire du système. Cette condition est-elle remplie dans les situations biologiques dans lesquelles on peut souhaiter utiliser le modèle diffusif ?

<sup>5</sup>Il existe une correspondance directe entre ce résultat et celui obtenu à l'équation 15.10.12 de [22] pour un gaz dont la fonction d'autocorrélation des vitesses des particules (équation 15.10.9 de [22]) est la même que celle donnée en équation (C.2) pour la «vitesse» des individus dans la dimension  $x$ .

En général, la réponse à cette question est probablement «non». Cependant, le fait que la mémoire d'un système soit du même ordre que les temps caractéristiques des phénomènes que l'on souhaite modéliser n'invalide pas la solution diffusiv pour autant. L'écart type de la distribution de population dans la dimension d'état  $x$  sera probablement erroné, soit, mais un choix judicieux du coefficient de diffusion  $D$  permet d'obtenir la bonne distribution pour les instants où les individus parviennent au seuil critique. L'utilisation de l'équation de diffusion est alors totalement justifiable si les paramètres du système ne dépendent pas de la quantité  $x$  et que cette dernière n'est utilisée que pour connaître l'instant critique auquel l'événement attendu survient.

Dans certaines situations, il est possible de considérer des cas où les paramètres du système sont fonction de la quantité  $x$  et ce même si  $D$  est non nul. Par exemple, dans le cas où la mortalité des individus est fonction de l'âge *et* qu'un phénomène critique se produit après un certain âge tiré d'une distribution gaussienne, il suffit d'utiliser la dimension d'état  $x$  comme possédant  $D = 0$  et  $v = 1$  ainsi que la dimension d'état  $y$  ayant  $D > 0$  et  $v = 1$ . On rend maintenant la mortalité fonction de  $x$ , le «vrai» âge, et observe  $y$  pour connaître le moment où les individus traversent le seuil critique. Une telle pratique n'est cependant possible que dans les cas où la distribution se trouve dans le seuil critique de la variable d'état à *atteindre* (e.g. âge) plutôt que dans la *vitesse* à laquelle cette variable d'état est accumulée (ce qui est possiblement le cas pour les degrés-jours cumulés).

Il est possible d'obtenir la bonne distribution de délais pour le temps requis avant un événement malgré le fait que le modèle diffusif ne puisse tenir compte de la mémoire d'un système. Cependant, ceci ne sera pas vrai pour un second événement suivant le premier. Soit par exemple une situation naturelle où un individu produit un certain nombre de descendants à certains seuils  $x_1, x_2, \dots$  de la dimension d'état  $x$  et conserve, de l'un de ces seuils à l'autre, une mémoire de la vitesse à laquelle il les produit. Dans un tel cas, il peut être possible d'écrire une équation de diffusion apportant la bonne distribution lors du passage en  $x_1$  mais générant une distribution trop étroite arrivé en  $x_2$  (puisqu'elle augmente selon la racine du temps). La mémoire du système biologique doit tout de même être considérablement plus longue pour que ces phénomènes entrent en ligne de compte et l'atteinte du seuil elle même est souvent une frontière mémorielle considérable (e.g. recherche d'un nouveau milieu propice et de nourriture pour produire d'autre descendants, passage d'un état larvaire à un état adulte). La mort de l'individu garanti une éventuelle perte de cette mémoire, à moins que ses «avantages» ou «désavantages» soient transmis à sa descendance. Il est à noter que cette question ne se pose normalement pas dans le cas où l'atteinte d'un certain seuil met fin à la période d'incubation d'une infection, à moins que l'instant de mort (ou de guérison) de l'individu dépende du temps qui a été nécessaire à l'incubation. Dans tous ces cas, il

faut se souvenir que lorsque l'on a négligé la mémoire du système biologique, l'erreur apparaîtra dans l'écart type des distributions et non dans les délais moyens.

## C.5 Alternative à mémoire parfaite

Il peut arriver que des observations biologiques montrent que la mémoire d'un système particulier d'un événement à l'autre (ou d'une génération à l'autre) ne puisse être négligée et soit importante dans la dynamique du système. Cette section présente rapidement<sup>6</sup> une alternative au modèle diffusif qui pourrait possiblement être utilisée dans une telle situation.

Si l'équation de diffusion (3.1) ne peut pas tenir compte de la mémoire d'un système, c'est parce que les informations qui lui sont accessibles, soit la distribution actuelle du système dans l'espace d'état considéré, ne lui apportent aucune information sur le passé ni lui permettent de discriminer les individus les uns des autres. On ne peut pas simplement chercher une autre équation différentielle partielle d'une forme légèrement différente recevant les mêmes informations et tenant compte de la mémoire du système puisqu'un tel objet n'existe pas : la limitation se trouve au niveau des informations accessibles à l'équation de diffusion.

Une solution réaliste consiste à ajouter au système une dimension  $y$  contenant l'information manquante : la vitesse des individus dans la dimension  $x$ . On choisit alors  $D_x = 0$  et  $v_x = y$  pour gérer la dynamique de  $x$  et  $D_y = v_y = 0$  pour celle de  $y$ , demeurant statique. De façon plus générale,  $y$  peut plutôt contenir l'information sur le «rang» des individus par rapport aux autres (soit l'équivalent de  $(\nu_k(t) - \bar{\nu}(t))/\sigma_\nu(t)$  en section (C.2)). On peut imaginer d'autres mécanismes plus complexes pour la dynamique de  $y$  mais ceci requiert une grande compréhension de la situation biologique correspondante.

---

<sup>6</sup>Cette alternative n'a pas été étudiée en profondeur et n'est présentée ici qu'en tant qu'avenue possible.

# Annexe D

## Implantation numérique du modèle de cohortes

Si l'implantation numérique d'un modèle compartimental tel que celui traité en section (4.2) est relativement triviale, il n'en est pas de même pour le modèle de cohortes pour le VNO introduit en section (4.4). Cet annexe explique rapidement les méthodes utilisées pour l'implantation numérique de ce modèle sous Microsoft® Visual C++® 6.0. On mentionne ici la fonction de chacune des composantes du programme et réfère aux algorithmes par leur noms plutôt que de décrire dans le détail tout le processus ou de réécrire ici l'ensemble du programme sous une forme de pseudocode.

### D.1 Outils et classes de données

Malgré le fait que l'ensemble du modèle soit implanté sous forme de classes, la plupart d'entre elles sont des classes de données ou des outils assez courts appelés par deux classes plus spécialisées. Cette section traite de ces blocs de construction simples mais essentiels au fonctionnement des classes plus complexes introduites dans les sections (D.2) et (D.3).

D'abord, la classe `Tvecteur<>` est un patron («template») permettant d'allouer dynamiquement de l'espace pour un vecteur de n'importe quel type d'objets ainsi que de correctement libérer la mémoire lors de la destruction. Elle possède entre autre des accesseurs permettant d'obtenir un pointeur pointant directement vers les objets du vecteur (`Ptr()` et `PtrRO()`, le second ne fournissant qu'un accès en lecture seulement)

et permettant ainsi un accès très rapide aux informations. Presque toutes les données pouvant être placées dans un vecteur sont stockées dans une instance de cette classe.

La classe `Tspline<>` (également un patron) permet d'effectuer l'interpolation en splines cubiques d'une séquence en utilisant principalement les algorithmes `spline` et `splinet` de [21], à quelques modifications près. Un ajout important est la possibilité d'obtenir l'intégrale de la courbe de son origine à un certain point grâce à l'appel du membre `Tspline<>::Int()`. L'évaluation de cette intégrale est accélérée par le fait que sa valeur peut être préalablement évaluée pour tous les points d'interpolation et stockée de façon à ce qu'il ne reste plus qu'à trouver la position du point d'évaluation de l'intégrale dans la spline, de calculer (analytiquement) l'intégrale du polynôme cubique entre le dernier point d'interpolation et cette position et d'y ajouter l'intégrale jusqu'au dernier point d'interpolation. L'intégrale entre un point  $a$  et un point  $b$  peut être simplement obtenue en soustrayant la valeur de `Tspline<>::Int()` retournée pour le second point à celle du premier. Le stockage interne des informations est fait dans des instances de `Tvecteur<>`.

La classe `Todeint` est un intégrateur d'équations différentielles ordinaires de type Runge-Kutta Cash-Karp à pas adaptatif (estimation de l'erreur par comparaison des ordres 4 et 5) presque intégralement tiré de [21]. La méthode `odeint()` existe en deux versions surchargées, l'une travaillant sur l'état original et l'autre effectuant une copie, laissant l'original intact. Les données sont passées à l'aide d'un vecteur de pointeurs (pas nécessairement un `Tvecteur` mais pouvant l'être grâce à `Tvecteur::Ptr()` ou `Tvecteur::PtrRO()`) permettant de lever la restriction que les objets sur lesquels on souhaite travailler soient ordonnés de façon consécutive en mémoire.

Les fichiers `VNOdatatypes.h` et `VNOdatatypes.cpp` contiennent de petites structures, classes et définitions permettant le stockage des populations et températures du système. Elles contiennent également une équation différentielle très simple (`EqDiff-FiltreExp()`) permettant, à l'aide de `Todeint`, d'effectuer une moyenne glissante d'une séquence avec une fonction de poids donné par une exponentielle. Si

$$M_\tau(t) = \frac{1}{\tau} \int_{-\infty}^t x(t') e^{(t'-t)/\tau} dt'$$

est cette moyenne pour  $x(t)$  (en utilisant un temps caractéristique  $\tau$  pour l'exponentielle), on utilise son équivalent

$$\frac{dM_\tau(t)}{dt} = \frac{x(t) - M_\tau(t)}{\tau}$$

Cette façon de procéder est utilisée lors du traitement des températures afin d'obtenir celle de l'eau (voir figure (E.1)).

La classe `TVNOevents` est une classe mère ne pouvant être utilisée par elle-même mais nécessitant plutôt que l'on en dérive une classe permettant au modèle de gérer un type particulier de situation. Afin d'éviter d'avoir à utiliser une classe virtuelle (ralentissant considérablement l'exécution), cette classe mère possède un membre permettant à la classe dérivée d'identifier son type lors de la construction. Jusqu'ici, un seul type d'événement (classe dérivée) a été implanté, `TVNOeventTueLarves`. Cette classe contient les informations nécessaires au modèle pour gérer une situation où une fraction donnée du nombre total de larves est retirée en un instant précis et peut donc correspondre à une situation de lessivage.

De façon similaire, la classe `TVNOfonctionMeteoEvents` est une classe mère permettant de gérer paramètres ou conditions pouvant être fonctions du temps, des conditions météorologiques ainsi que des divers événements pouvant affecter le système. Tout comme `TVNOevents`, elle ne peut être employée par elle-même et les classes qui en sont dérivées doivent s'identifier lors de leur construction. De plus, la fonction membre `TVNOfonctionMeteoEvents::fonction()` de la classe mère se charge d'appeler le membre équivalent de la classe dérivée grâce à un `static_cast<>`. Les fonctions membres implantées jusqu'ici permettent de gérer des valeurs constantes (`TVNOfonctionFixe`, utilisé pour les paramètres considérés constants comme  $\mu_L$ ,  $\mu_A$  et la vitesse  $v_{x_A}^{ars,l}$ ), une fonction linéaire en température avec coupure lorsque négative (`TVNOfonctionLinearT`, utilisé pour fournir  $v_{x_L}$  et  $v_{x_A}^{grav.}$ ), le passage d'une valeur à une autre suivant une tangente hyperbolique (`TVNOfonctionTanh`, utilisé pour la diapause) et une fonction ayant l'apparence d'une impulsion (`TVNOfonctionPulse`, utilisé pour simuler l'application de méthoprène).

La classe `TVNOpopdisease` gère les groupes de populations d'oiseaux et de moustiques tout en conservant à l'interne un vecteur de pointeurs vers chacune des quantités définissant les populations et leur état d'infection. Ceci permet à `Todeint` de pouvoir avoir accès au système complet tout en conservant la structure inhérente aux cohortes de moustiques et aux groupes d'oiseaux. Ces groupes d'oiseaux peuvent être utilisés par l'architecture MAGS afin de représenter un «agent». Des fonctions permettent un ajout et un retrait facile des groupes d'oiseaux de façon à faciliter l'implantation du passage d'un agent d'une région à une autre.

## D.2 Calcul préalable de quantités importantes pour les cohortes.

La fonction de la classe `TVNOpreparedynmoust` est de préparer la structure `VNO-DynPopMoust` à son utilisation par `TVNOdiseasemodel`. Cette structure contient toute l'information nécessaire à la description des cohortes et des relations les unissant.

La première tâche remplie par `TVNOpreparedynmoust::FaitDynamique()` est d'évaluer en divers instants les valeurs de `TVNOfonctionMeteoEvents::fonction()` correspondant aux paramètres du système pouvant potentiellement varier dans le temps et d'utiliser ces quantités pour construire des splines cubiques `Tspline<>`. On prépare ensuite des vecteurs pour contenir les divers temps importants et informations concernant les cohortes en prévoyant suffisamment d'espace pour le nombre maximal de cohortes pouvant être produite considérant le nombre de cohortes filles allouées par cohorte mère ainsi que le nombre maximal de génération prévu au cours de l'été. Un simple index  $f$  est attribué à chacune de ces cohortes de façon à permettre l'accès à chacune de ces quantités pour la cohorte désirée<sup>1</sup>. Les paramètres de la cohorte initiale  $F_0$ , toujours d'index 0, sont préalablement fournis et la boucle principale peut débuter.

Pour chacune des cohortes (en ordre croissant d'index et en débutant par l'index 0), on calcule le temps nécessaire à ce que les larves de cette cohorte passent à l'état adulte en appelant la fonction `TVNOpreparedynmoust::MaturationAugmente1()`, décrite plus loin, pour  $v_{x_L}$  (cette étape n'est pas effectuée pour  $F_0$ ). On entre ensuite dans une seconde boucle où on calcule grâce à la fonction `TVNOpreparedynmoust::MaturationAugmente1()` tous les instants de piqûre et de pontes que l'on souhaite considérer respectivement avec<sup>2</sup>  $v_{x_A}^{\text{ars},l}$  et  $v_{x_A}^{\text{grav}}$ . Cette boucle complétée, on vérifie si le nombre maximal de génération permet à la cohorte actuelle de produire des descendants. Si oui, on attribue à la cohorte d'index suivant un temps de naissance égal au premier temps de ponte de la cohorte d'index considéré en plus de lui apprendre l'index de sa mère puis passe à l'itération suivante pour la boucle principale. Si le nombre maximal de génération est atteint, on remonte dans l'arbre jusqu'à ce que l'on atteigne une cohorte mère pour laquelle toutes les cohortes filles potentielles n'ont pas encore été calculées. On donne alors à la cohorte d'index suivant un temps de naissance égal au temps de ponte associé de la cohorte mère et lui apprend également l'index de cette dernière. La boucle principale est répétée jusqu'à ce que l'arbre soit complet.

<sup>1</sup>On peut voir le lien entre  $f$  et  $F_g^k$  comme si  $F$  était une fonction de  $g$  et  $k$  retournant un index  $f$  unique pour chaque cohorte.

<sup>2</sup>La version informatique de ces paramètres est un facteur 2 fois plus grande que celle introduite en section (4.4.1) de façon à ce que l'on aie à cumuler 1 plutôt que 1/2 pour chacun des événements.

La fonction `TVNOpreparedynmoust::SimplifieDynamique` effectue ensuite un nettoyage de cet arbre où toutes les cohortes ne voyant jamais le jour (parce que les paramètres et conditions météorologiques ne permettent pas de remplir la condition recherchée par la fonction `TVNOpreparedynmoust::MaturationAugmente1()`) sont retirées et où la taille de l'arbre est réduite au minimum. Pour ce faire, on effectue une copie conforme de l'arbre, parcourt l'arbre une première fois pour générer un vecteur attribuant un nouvel index à l'ancien index d'une cohorte et un autre vecteur effectuant l'inverse, redimensionne l'arbre original à sa nouvelle taille puis utilise la copie et les vecteurs précédents pour construire le nouvel arbre lors d'une seconde boucle.

On peut constater que toute la partie «active» de ce code est effectuée par la fonction `TVNOpreparedynmoust::MaturationAugmente1()`. Cette dernière utilise un algorithme de type Newton-Raphson pour trouver la valeur de  $t$  nécessaire à ce que l'intégrale d'une spline (obtenue par `Tspline<>::Int()`) en ce temps  $t$  soit supérieur de 1 à celle en un temps spécifié. Cette tâche est simplifiée par le fait que puisque les vitesses utilisées sont toujours positives, leurs intégrales sont toujours croissantes et il existe donc qu'une seule solution au problème. De plus, la dérivée est connue analytiquement puisqu'il ne s'agit que de la valeur de la spline en ce point. L'algorithme est écrit de façon à toujours conserver les valeurs du meilleur estimé d'une borne inférieure et d'une borne supérieure obtenues jusqu'à présent et si jamais une itération Newton-Raphson retourne une valeur à l'extérieur de cette borne, on utilise plutôt la valeur centrale de cet intervalle comme prochaine évaluation. De cette façon, la taille de l'intervalle décroît par un facteur 2 à chaque itération dans le pire des cas alors que la convergence est quadratique dans le meilleur.

Une fois ces informations connues, les relations de la section (4.4.1) peuvent être directement appliquées pour obtenir les populations de larves et de moustiques. En fait, il s'agit de la méthode utilisée pour produire les figures de la section (4.4.2) : les informations concernant les cohortes sont générées par `TVNOpreparedynmoust::FaitDynamique()` puis exportées dans MATLAB® où l'on recompose les populations en utilisant les relations de la section (4.4.1). Cependant, il faut procéder autrement lorsqu'il y a présence de maladie et que l'on souhaite agir sur le système (e.g. lessivage et larvicides).

### D.3 Évolution dynamique du système épidémiologique.

Afin de pouvoir tenir compte d'événements extérieurs pouvant survenir à tout moments, la classe `TVNOdiseasemodel` utilise un modèle compartimental particulier tenant compte de la structure en cohortes des populations de moustiques et dont les flux entre les compartiments sont modulés par les flux prévus par le modèle de cohorte. À ce jour, les justifications analytiques de cette approche sont incomplètes et il se peut qu'elle soit erronée.

Du point de vue de l'utilisateur, il suffit d'appeler `TVNOdiseasemodel::Step()` pour passer de l'état actuel (un objet `TVNOpopdisease`) à un état ultérieur spécifié. Cette fonction s'assure que tous les événements devant survenir pendant cet intervalle de temps surviennent et utilisent le système d'équations différentielles `VNOSystemeEqsDiffDiseaseModel()` avec l'intégrateur `Todeint` pour passer au nouvel état. Les difficultés résident donc dans l'élaboration de la fonction `VNOSystemeEqsDiffDiseaseModel()`.

Pour chaque cohorte d'indexe  $f$ , on utilise un compartiment  $L_{Mf}$  pour tenir le compte du nombre actuel de larves de cette cohorte respectant  $x_L \in [0, 1]$  et le compartiment  $L_{Mf}^{\text{buff}}$  pour représenter la population de larves que l'on aurait si les larves ne devenaient jamais adultes (le nombre de larves de cette cohorte pour lesquelles  $x_L \in [0, \infty]$ ). De la même façon, on définit les vecteurs  $E_{Mf,l}$  et  $E_{Mf,l}^{\text{buff}}$ , les éléments du premier contenant la population «observable» d'individus exposés à la maladie lors de la  $f$ -ième piqûre<sup>3</sup> et ceux du second contenant celle que les mêmes individus auraient s'ils ne devenaient jamais infectés. Pour les susceptibles, on utilise le vecteur  $S_{Mf,l}$  dont l'élément  $l = 0$  contient la population qu'auraient les susceptibles si aucun d'entre eux n'était infecté lors des piqûres, l'élément  $l = 1$  contient ce que serait cette population si on considère la première piqûre mais aucune autre et ainsi de suite jusqu'au dernier élément  $l = n_{\text{piq}}$  contenant la véritable population susceptible (considérant un nombre fini  $n_{\text{piq}}$  de piqûres possibles). Enfin, les compartiments  $I_{Mf}$  et  $R_{Mf}$  contiennent respectivement le nombre observable d'individus infectés et en diapause.

Chaque flux quittant un compartiment est approximativement donné par [la population se trouvant dans ce compartiment en ne considérant pas le flux pour lequel on souhaite une valeur (les versions «buff» des compartiments ou l'équivalent pour  $S$ )]  $\times$  [l'amplitude à l'interface de la Gaussienne normalisée représentant cette cohorte]  $\times$  [la

<sup>3</sup>Ceci est différent dans le code C++ comme la numérotation des vecteurs commence à 0.

vitesse de traversée de cet interface] / [la fraction de la population ayant déjà traversé le flux *précédent*].

Ce dernier ratio du nombre d'individus déjà ajoutés au compartiment à droite de l'interface par rapport à celui de ceux qui effectueront éventuellement ce passage si les conditions actuelles se maintiennent est donné par fonction `IntGaussExp()` correspondant à

$$\Theta(\Delta x, \sigma, v, \Delta\mu) = \frac{1}{2} \left( 1 + \operatorname{erf} \left( \frac{1}{\sqrt{2}} \left( \frac{\Delta x}{\sigma} + \frac{\sigma \Delta\mu}{v} \right) \right) \right)$$

où  $\Delta x$  est la position de la cohorte par rapport à l'interface,  $\sigma$  est l'écart type de la cohorte dans les mêmes unités,  $v$  est la vitesse de la cohorte dans les mêmes unités divisé par du temps et  $\Delta\mu$  est la différence entre la mortalité des individus à gauche de l'interface et celle à droite. La fonction d'erreur `erf()` est calculée en utilisant la fonction `erfcc()` de [21] (implantée sous le nom `NRerf()`) basée sur une approximation de Chebyshev apportant une erreur inférieure à  $1.2 \times 10^{-7}$  pour tout argument.

On définit<sup>4</sup>

$$\begin{aligned} x_L(t) &= \int_0^t v_{x_L}(t') dt' & x_{Lf}^{\text{émer.}} &= x_L(t_f^{\text{émer.}}) \\ x_A^{\text{ars}}(t) &= \int_0^t v_{x_A}^{\text{ars}}(t') dt' & x_{Af,l}^{\text{piq.}} &= x_A^{\text{ars}}(t_{f,l}^{\text{émer.}}) \\ x_A^{\text{grav.}}(t) &= \int_0^t v_{x_A}^{\text{grav.}}(t') dt' & x_{Af,m}^{\text{ponte}} &= x_A^{\text{grav.}}(t_{f,m}^{\text{ponte}}) \\ y_A(t) &= \int_0^t v_{y_A}(t') dt' & y_{Af,h}^{\text{incub.}} &= y_A(t_{f,h}^{\text{incub.}}) \end{aligned}$$

et utilise la macro `TVNODISEASEMODEL_GAUSSIENNE()` correspondant à

$$G(\Delta x, \sigma) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp \left( -\frac{(\Delta x)^2}{2\sigma^2} \right)$$

<sup>4</sup>Les  $x_L(t)$ ,  $x_A^{\text{ars}}(t)$ ,  $x_A^{\text{grav.}}(t)$  et  $y_A(t)$  correspondent à l'appel du membre `Tspline::Int()` alors que les  $x_{Lf}^{\text{émer.}}$ ,  $x_{Af,l}^{\text{piq.}}$ ,  $x_{Af,m}^{\text{ponte}}$  et  $y_{Af,h}^{\text{incub.}}$  sont calculés dans `TVNOppreparedynmoust` en même temps que les temps correspondants.

pour simplifier l'écriture des diverses dérivées

$$\begin{aligned}
\frac{dS_{Bj}}{dt} &= -\frac{i_{Bj}\omega_{Bj}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \left( \sum_{f,l} I_{Mf} G\left(x_A^{\text{ars}}(t) - x_{Af,l}^{\text{piq.}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars},l}\right) \right) \\
\frac{dI_{Bj}}{dt} &= \frac{i_{Bj}\omega_{Bj}S_{Bj}}{\tilde{N}_O + \tilde{N}_B} \left( \sum_{f,l} I_{Mf} G\left(x_A^{\text{ars}}(t) - x_{Af,l}^{\text{piq.}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars},l}\right) \right) - r_j I_{Bj} - \mu_{Bj} I_{Bj} \\
\frac{dR_{Bj}}{dt} &= r_j I_{Bj} \\
\frac{dX_{Bj}}{dt} &= \mu_{Bj} I_{Bj} \\
\frac{dL_{Mf}^{\text{buff}}}{dt} &= \frac{\beta S_{M\tilde{j},0} v_{x_A}^{\text{ars}} G\left(x_A^{\text{grav.}}(t) - x_{A\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}, \sigma_{x_{A,\tilde{j}}}^{\text{grav.}}\right)}{\Theta\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}, v_{x_L}(t_{\tilde{j}}^{\text{émer.}}), \mu_L - \mu_A\right)} - \mu_L L_{Mf}^{\text{buff}} \\
\frac{dL_{Mf}}{dt} &= \frac{\beta S_{M\tilde{j},0} v_{x_A}^{\text{ars}} G\left(x_A^{\text{grav.}}(t) - x_{A\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}, \sigma_{x_{A,\tilde{j}}}^{\text{grav.}}\right)}{\Theta\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}, v_{x_L}(t_{\tilde{j}}^{\text{émer.}}), \mu_L - \mu_A\right)} \\
&\quad - \frac{L_{Mf}^{\text{buff}} v_{x_L} G\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}\right)}{\Theta\left(x_A^{\text{grav.}}(t) - x_{A\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}, \sigma_{x_{A,\tilde{j}}}^{\text{grav.}}, v_{x_A}^{\text{ars}}(t_{\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}), \mu_A - \mu_L\right)} - \mu_L L_{Mf} \\
\frac{dS_{Mf,l}}{dt} &= \frac{\eta L_{Mf}^{\text{buff}} v_{x_L} G\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}\right)}{\Theta\left(x_A^{\text{grav.}}(t) - x_{A\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}, \sigma_{x_{A,\tilde{j}}}^{\text{grav.}}, v_{x_A}^{\text{ars}}(t_{\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}), \mu_A - \mu_L\right)} - \mu_A S_{Mf,l} \\
&\quad - \frac{\tilde{I}_B v_{x_A}^{\text{ars}} S_{Mf,(l-1)} \sum_{i=1}^l G\left(x_{Af}(t) - x_{Af,i}^{\text{piq.}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars}}\right)}{(\tilde{N}'_O + N_B) \Theta\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}, v_{x_L}(t_{\tilde{j}}^{\text{émer.}}), \mu_L - \mu_A\right)} \\
\frac{dE_{Mf,l}^{\text{buff}}}{dt} &= \frac{\tilde{I}_B v_{x_A}^{\text{ars}} S_{Mf,(l-1)} G\left(x_{Af}(t) - x_{Af,l}^{\text{piq.}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars}}\right)}{(\tilde{N}'_O + N_B) \Theta\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}, v_{x_L}(t_{\tilde{j}}^{\text{émer.}}), \mu_L - \mu_A\right)} - \mu E_{Mf,l}^{\text{buff}} \\
\frac{dE_{Mf,l}}{dt} &= \frac{\tilde{I}_B v_{x_A}^{\text{ars}} S_{Mf,(l-1)} G\left(x_{Af}(t) - x_{Af,l}^{\text{piq.}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars}}\right)}{(\tilde{N}'_O + N_B) \Theta\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}, v_{x_L}(t_{\tilde{j}}^{\text{émer.}}), \mu_L - \mu_A\right)} - \mu E_{Mf,l} \\
&\quad - \frac{v_{y_A} E_{Mf,l}^{\text{buff}} G\left(y_A(t) - y_{Af,l}^{\text{incub.}}, \sigma_{y_{A,f}}\right)}{\Theta\left(x_{Af}(t) - x_{Af}^{\text{ars}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars}}, v_{x_A}^{\text{ars}}(t_{f,l}^{\text{piq.}}), 0\right)} \\
\frac{dI_{Mf}}{dt} &= \frac{v_{y_A} E_{Mf,l}^{\text{buff}} G\left(y_A(t) - y_{Af,l}^{\text{incub.}}, \sigma_{y_{A,f}}\right)}{\Theta\left(x_{Af}(t) - x_{Af}^{\text{ars}}, \sigma_{x_{A,f}}^{\text{ars}}, v_{x_A}^{\text{ars}}(t_{f,l}^{\text{piq.}}), 0\right)} - \mu_A I_{Mf} \\
\frac{dR_{Mf}}{dt} &= \frac{(1 - \eta) L_{Mf}^{\text{buff}} v_{x_L} G\left(x_L(t) - x_{L\tilde{j}}^{\text{émer.}}, \sigma_{x_{L,\tilde{j}}}\right)}{\Theta\left(x_A^{\text{grav.}}(t) - x_{A\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}, \sigma_{x_{A,\tilde{j}}}^{\text{grav.}}, v_{x_A}^{\text{ars}}(t_{\tilde{j},\tilde{m}}^{\text{ponte}}), \mu_A - \mu_L\right)} - \mu_A R_{Mf}
\end{aligned}$$

(D.1)

où  $\tilde{f}$  réfère à la cohorte mère de  $f$  et  $\tilde{m}$  est le numéro séquentiel caractérisant cette ponte (les œufs d'une cohorte  $f$  sont donc pondue à l'instant  $t_f^{\text{naiss.}} = t_{\tilde{f},\tilde{m}}^{\text{ponte}}$ ). Par définition, une somme de la forme  $\sum_{i=1}^0$  a une valeur nulle. Dans la version informatique de ces équations, les compartiments de larves incluent mâles et femelles et ceux d'adultes ne comportent que des femelles. Ainsi, on y utilise le nombre d'œufs par femelle par ponte comme paramètre  $\beta$  (par opposition au nombre d'œufs *de femelles* par femelle par ponte) et un facteur 1/2 multiplie le flux lors du passage à l'état adulte. De plus, le ratio d'individus en diapause  $\eta$  du code C++ correspond à  $1 - \eta$  dans la notation de ce document.

Lorsqu'un terme  $\Theta$  intervient, l'implantation C++ de ces équations différentielles fait appel à la macro `TVNODISEASEMODEL_DIV()` qui ajoute une petite quantité au dénominateur afin d'éviter toute division par zéro. De plus, la macro `TVNODISEASEMODEL_SAFETIME()` est utilisée pour s'assurer que les événements ne survenant jamais aient une contribution nulle aux flux.

Lorsque la fonction `TVNodiseasemodel::Step()` repère un événement de lessivage `TVNodiseasemodel::TueLarves`, elle effectue l'intégration jusqu'à cet instant particulier, appelle la fonction `TVNodiseasemodel::TueLarves()` puis reprend l'intégration jusqu'au point demandé par l'utilisateur. Pour un lessivage affectant une fraction  $w^{\text{flush}}$  des larves au temps  $t^{\text{flush}}$ , `TVNodiseasemodel::TueLarves()` multiplie par

$$\frac{w^{\text{flush}}}{2} \left( \operatorname{erf} \left( \frac{x_A^{\text{grav.}}(t^{\text{flush}}) - x_{A\tilde{f},\tilde{m}}^{\text{ponte}}}{\sqrt{2}\sigma_{x_A,\tilde{f}}^{\text{grav.}}} \right) - \operatorname{erf} \left( \frac{x_L(t^{\text{flush}}) - x_{L\tilde{f}}^{\text{émer.}}}{\sqrt{2}\sigma_{x_L,\tilde{f}}} \right) \right)$$

les populations de tous les compartiments de chaque cohorte  $f$  (sauf  $F_0$ ), y compris les adultes. En plus de ne pas considérer que la distribution n'est plus gaussienne mais plutôt une Gaussienne tronquée, cette façon de procéder peut être incorrecte si la cohorte est suffisamment étalée pour que le flux soit simultanément non négligeable aux deux extrémités de l'état larvaire ou encore si les adultes avaient commencé à produire des œufs de la prochaine génération<sup>5</sup>.

L'application d'un larvicide pour lequel l'impact sur les moustiques se fait sentir de façon similaire à celui du méthoprène (incluant ce dernier) est représentée par une perte dans le flux de passage à l'état adulte. Le flux affectant le compartiment  $L$  reste inchangé alors que celui ajouté aux adultes est multiplié par

$$1 - \frac{2w^{\text{meth.}}\tau_{\text{durée}}^{\text{meth.}} \exp\left(\frac{t^{\text{meth.}} - t}{\tau_{\text{durée}}^{\text{meth.}}}\right)}{\tau_{\text{activ.}}^{\text{meth.}} \exp\left(\frac{2(t^{\text{meth.}} - t)}{\tau_{\text{activ.}}^{\text{meth.}}}\right) - 2}$$

<sup>5</sup>Il faudrait également multiplier les populations de cette nouvelle génération (et de tout autre descendant) par le même facteur pour corriger cette situation.

où  $w^{\text{meth.}}$  est l'efficacité maximale du larvicide,  $t^{\text{meth.}}$  est l'instant d'application,  $\tau_{\text{activ.}}^{\text{meth.}}$  est une faible quantité caractérisant la rapidité de l'augmentation de la mortalité et  $\tau_{\text{durée}}^{\text{meth.}}$  caractérisant la période où le produit est efficace<sup>6</sup>. Plusieurs de ces applications peuvent survenir au cours d'un été et on suppose que l'efficacité du larvicide est autant affectée lors d'un lessivage que ne le sont les populations de moustiques. La fonction `TVNOfonctionPulse` permet de tenir compte de ces effets.

Il est à noter que les commentaires de la section (4.4.3) découragent l'utilisation de cette approche discutable (surtout lorsque les vitesses changent de façon substantielle au cours du passage d'un interface par une cohorte) et recommandent plutôt un retour à un modèle diffusif où l'élaboration d'un modèle de chaîne de compartiments équivalent lorsque l'on est en présence d'une telle situation complexe comportant des événements extérieurs.

Une façon de rendre ce code utilisable dans un cas «réel» serait d'appliquer un filtre passe-bas sur  $v_{xA}^{\text{grav.}}$  et de se contenter d'écart types relativement petits. Ceci permettrait également de pouvoir considérer «correctement» les températures minimales et maximales journalières.

---

<sup>6</sup>Cette façon d'agir peut fausser la correction `IntGaussExp()` ( $\Theta$ ) et doit être reconsidérée.

# Annexe E

## Paramètres choisis pour les modèles diffusif et de cohorte

Cette courte annexe présente les divers paramètres utilisés pour produire les résultats de la section (4.4.2) (tableau (E.1)) ainsi les paramètres additionnels utilisés dans l'implantation C++ du modèle de cohorte (décrite en annexe D) lorsqu'en présence de maladie (tableau (E.2)). Un exemple de températures est également présenté (figure (E.1)).

On ne peut trop insister sur le fait que ces paramètres sont présentés à titre indicatif seulement. Plusieurs d'entre eux sont hérités de choix arbitraires faits lors de la programmation à un moment où une valeur, quelle qu'elle soit, était nécessaire afin que le programme puisse compiler. Ces paramètres doivent *tous*<sup>1</sup> être revus avant une quelconque utilisation sérieuse du modèle.

---

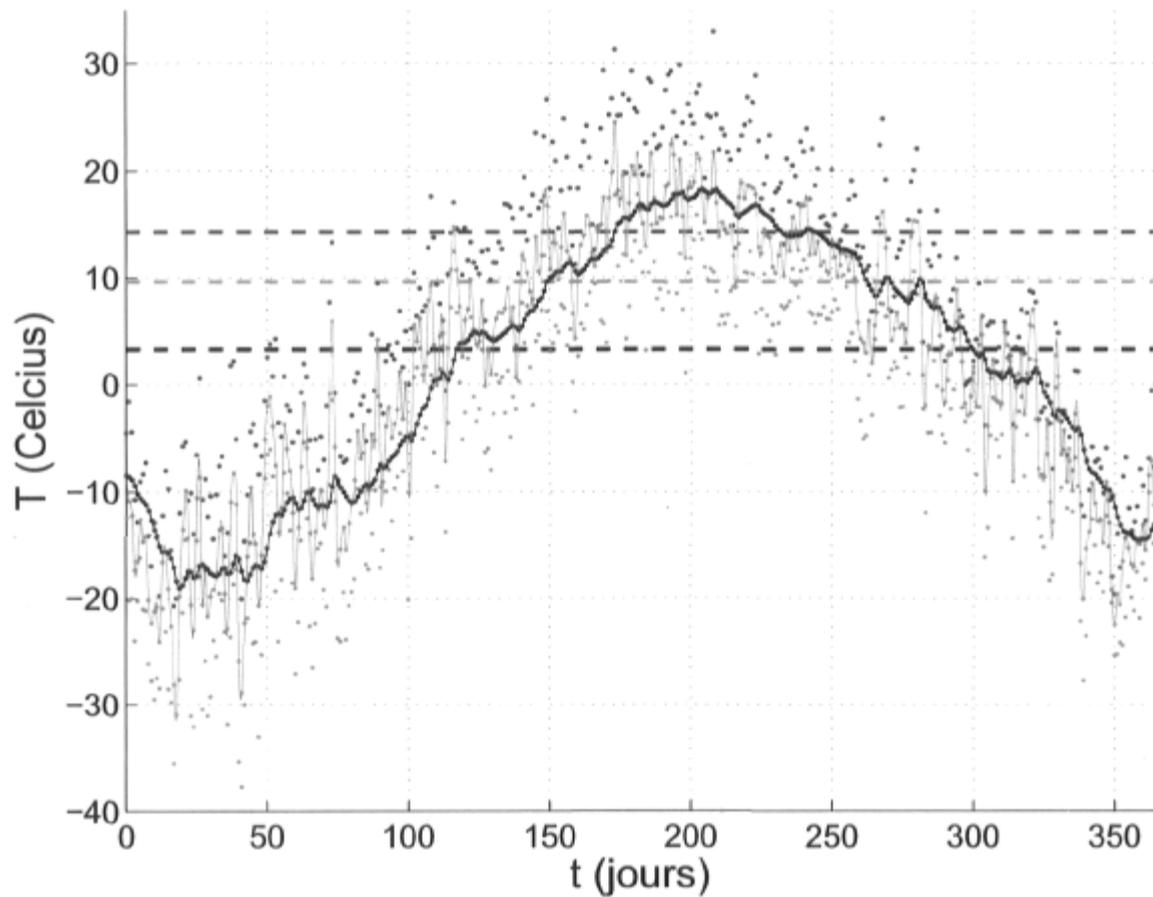
<sup>1</sup>Ceci inclut également la façon dont les températures de l'air et (surtout) de l'eau sont obtenues.

**Tab. E.1: Paramètres choisis pour les populations de moustiques.** Ces valeurs sont présentées à titre indicatif seulement. Les populations sont en unités d'individus, les temps en jours et les températures en degrés Celsius.

| Paramètre                 | Signification  | Valeur | Commentaire   |
|---------------------------|--|--------|---|
| $\beta$                   | Nombre d'œufs (de femelles) produits par ponte par femelle.                            | 100/2  | Nombre arbitraire choisi suite à des conversations personnelles avec un biologiste [5, 6]. Les valeurs mentionnées dans [16] sont plus de l'ordre de 200 en début de saison et de 300 en temps normal (pour <i>Culex pipiens</i> ).   |
| $T_s^{\text{émer.}}$      | Température seuil d'émergence.   | 3.3    | Valeur de [16] pour <i>Culex pipiens</i> en conditions terrain pour une densité de 100 larves par 700 ml d'eau. Les conditions de laboratoire pour une densité de 50 larves par 700 ml apportent plutôt $T_s^{\text{émer.}} = 9.4$ .  |
| $T_c^{\text{émer.}}$      | Degrés-jours à cumuler au dessus de $T_s^{\text{émer.}}$ avant l'émergence des larves. | 297    | Valeur de [16] pour <i>Culex pipiens</i> en conditions terrain pour une densité de 100 larves par 700 ml d'eau. Les conditions de laboratoire pour une densité de 50 larves par 700 ml apportent plutôt $T_c^{\text{émer.}} = 132$ .  |
| $\mu_L$                   | Taux de mortalité des larves.  | 0.043  | Choisie de façon à ce que le ratio de larves parvenant éventuellement à l'état adulte (pour un temps de développement de 12 jours, [16] en fin de saison) sur le nombre total d'œufs pondus soit de $e = 0.6$ [16]. Le ratio utilisé par [28] est plutôt de $e = 0.054$ et apporte $\mu_L = 0.24$ . |
| $\tau^{\text{1ère piq.}}$ | Temps entre l'émergence et la première piqûre.   | 4      | Valeur choisie par [16] pour <i>Culex pipiens</i> et <i>Culex restuans</i> dans un contexte sud-ontarien.   |
| $\tau^{\text{piq.}}$      | Temps entre une ponte et la prochaine piqûre.  | 4      | Arbitrairement choisi identique à $\tau^{\text{1ère piq.}}$ .   |
| $T_s^{\text{ponte}}$      | Température seuil de ponte.  | 9.6    | Valeur de [16] pour <i>Culex pipiens</i> en conditions terrain. Les conditions de laboratoire apportent plutôt $T_s^{\text{ponte}} = 10.0$ .  |
| $T_c^{\text{ponte}}$      | Degrés-jours à cumuler au dessus de $T_s^{\text{ponte}}$ avant la ponte.               | 57.8   | Valeur de [16] pour <i>Culex pipiens</i> en conditions terrain. Les conditions de laboratoire apportent plutôt $T_c^{\text{ponte}} = 71.0$ .  |
| $\mu_A$                   | Taux de mortalité des moustiques adultes.  | 0.040  | Arbitraire. On dégage de discussions avec un biologiste [5, 6] que très peu d'adultes vivent plus de 30 jours. La valeur présentée est probablement trop faible puisqu'elle apporte un taux de survie de 30% après 30 jours et de 9% après 60 jours.  |
| $t^{\text{diap.}}$        | Jour auquel la moitié des nouveaux adultes sont en diapause.                           | 243    | Correspond approximativement au 30 août.  |
| $\tau^{\text{diap.}}$     | Demi-longueur de la période de transition vers diapause.                               | 15     | Correspond à une période de transition s'étalant sur approximativement un mois, donc à partir de la mi-août lorsque $t^{\text{diap.}} = 243$ .  |

**Tab. E.2: Paramètres choisis pour la maladie.** Ces valeurs sont présentées à titre indicatif seulement. Les populations sont en unités d'individus, les temps en jours et les températures en degrés Celsius.

| Paramètre             | Signification   | Valeur | Commentaire  |
|-----------------------|---|--------|--|
| $T_s^{\text{incub.}}$ | Température seuil d'incubation de la maladie dans un moustique.                     | 14.3   | Valeur pour <i>Culex tarsalis</i> [23]. Peut être différente pour <i>Culex pipiens</i> .   |
| $T_c^{\text{incub.}}$ | Degrés-jours à cumuler au dessus de $T_s^{\text{incub.}}$ pour fin de l'incubation. | 108.7  | Valeur pour <i>Culex tarsalis</i> [23]. Peut être différente pour <i>Culex pipiens</i> .   |
| $i_{B1}$              | Probabilité d'infection d'une corneille piquée par un moustique infectieux.         | 0.88   | Valeur de [28].  |
| $i_{M1}$              | Probabilité d'exposition d'un moustique piquant une corneille infectée.             | 0.16   | Valeur de [28].  |
| $\omega_1$            | Poids des corneilles en tant que cibles pour les piqûres de moustiques.             | 1      | Imposé : on choisit la corneille comme espèce de référence.  |
| $r_1$                 | Taux de guérison des corneilles.  | 0      | Valeur de [28] supposant qu'aucune corneille ne se remet de la maladie.  |
| $\mu_{B1}$            | Taux de mortalité des corneilles infectées.   | 0.143  | Valeur de [28].  |
| $i_{B2}$              | Probabilité d'infection d'un autre hôte piqué par un moustique infectieux.          | 0.88   | Arbitrairement choisi identique à $i_{B1}$ .   |
| $i_{M2}$              | Probabilité d'exposition d'un moustique piquant un autre hôte infecté.              | 0.16   | Arbitrairement choisi identique à $i_{M1}$ .   |
| $\omega_2$            | Poids des autres hôtes en tant que cibles pour les piqûres de moustiques.           | 0.5    | Arbitraire. Correspond à une situation où les moustiques «préfèrent» deux fois plus les corneilles que les autres espèces hôte.  |
| $r_2$                 | Taux de guérison des autres hôtes.  | 0.143  | Arbitrairement choisi pour amener la même durée de période où la maladie peut être transmise que pour les corneilles. Cette période est probablement plus longue pour les autres espèces hôtes (donc $r_2$ devrait être inférieur à la valeur actuelle). |
| $\mu_{B2}$            | Taux de mortalité des autres hôtes infectés.  | 0      | Arbitraire. Correspond à une situation où les autres espèces hôtes ne peuvent pas mourir de la maladie.  |



**Fig. E.1: Exemple de températures.** Les points cyan et rouges correspondent respectivement aux températures minimales et maximales journalières fournies au modèle. La moyenne de ces deux quantités (points verts) donne la température de l'air  $T_{air}$  utilisée (la spline correspondante est donnée par la ligne verte pleine). On filtre cette dernière quantité à l'aide d'une moyenne glissante utilisant un poids exponentiel de temps caractéristique de 10 jours pour produire la température de l'eau  $T_{eau}$  utilisée (en bleu, les points montrent l'échantillonnage utilisé pour générer la spline qui elle est représentée par la ligne pleine). On présente également les températures seuil  $T_s^{émer}$ ,  $T_s^{ponte}$  et  $T_s^{incub}$  à l'aide des droites hachurées respectivement bleue, verte et rouge.

# Bibliographie

- [1] *Rapport sur la santé dans le monde, 2004 – changer le cours de l’histoire*, Organisation mondiale de la Santé, 2004.
- [2] W. G. AIELLO ET H. I. FREEDMAN, *A time-delay model of single-species growth with stage structure*, *Mathematical Biosciences*, 101 (1990), p. 139–153.
- [3] K. T. ALLIGOOD, T. D. SAUER ET J. A. YORKE, *Chaos : An Introduction to Dynamical Systems*, Springer-Verlag, 1996.
- [4] R. M. ANDERSON ET R. M. MAY, *Infectious Diseases of Humans : Dynamics and Control*, Oxford University Press, 1991.
- [5] C. BACK. Conversation personnelle dans le cadre du projet VNO-MAGS, 2005.
- [6] ——. Conversation personnelle dans le cadre du projet VNO-MAGS, 2006.
- [7] D. J. BICOUT. Conversation personnelle, 2005.
- [8] ——. *Épidémiologie de West Nile en Camargue*. Conférence donnée à la Faculté de médecine vétérinaire de l’Université de Montréal, Campus de St-Hyacinthe, 2005.
- [9] D. BOLDOC, R. CÔTÉ, M. DOUVILLE-FRADET, L. LAMBERT ET L. PINSON-NEAULT, *Le risque relié au virus du Nil occidental au Québec et les interventions à privilégier*, 2006.
- [10] O. DIEKMANN ET J. A. P. HEESTERBEEK, *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases : Model Building, Analysis and Interpretation*, John Wiley & Sons Ltd, 2000.
- [11] M. D. GREENBERG, *Advanced Engineering Mathematics*, Prentice Hall, 1998.
- [12] J. GUCKENHEIMER ET P. HOLMES, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer-Verlag, 1983.
- [13] W. S. GURNEY, R. M. NISBET ET J. H. LAWTON, *The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure*, *Journal of Animal Ecology*, 52 (1983), p. 479–495.
- [14] H. W. HETHCOTE, *The mathematics of infectious diseases*, *SIAM Review*, 42 (2000), p. 599–653.

- [15] M. W. HIRSCH, S. SMALE ET R. L. DEVANEY, *Differential Equations, Dynamical Systems & An Introduction to Chaos*, Elsevier, 2004.
- [16] D. J. MADDER, *Number of generations, egg production, and developmental time of culex pipiens and Culex restuans (Diptera : Culicidae) in southern Ontario*, J. Med. Entomol., 20 (1983), p. 275–287.
- [17] M. NEWMAN, A. BARABÁSI ET D. J. WATTS, *The Structure and Dynamics of Networks*, Princeton University Press, 2006.
- [18] M. E. J. NEWMAN, *Spread of epidemic disease on networks*, Physical Review E, 66 (2002), p. 016128(1–11).
- [19] ———, *The structure and function of complex networks*, SIAM Review, 45 (2003), p. 167–256.
- [20] R. K. PATHRIA, *Statistical Mechanics*, Elsevier Butterworth-Heinemann, 1996.
- [21] W. H. PRESS, *Numerical Recipes in C++ : The Art of Scientific Computing*, Cambridge University Press, 2002.
- [22] F. REIF, *Fundamentals of Statistical and Thermal Physics*, McGraw-Hill, 1965.
- [23] W. K. REISEN, Y. FANG ET V. M. MARTINEZ, *Effect of temperature on the transmission of West Nile virus by Culex tarsalis (Diptera : Culicidae)*, J. Med. Entomol, 43 (2006), p. 309–317.
- [24] S. STRELITZ, *On the Routh-Hurwitz problem*, The American Mathematical Monthly, 84 (1977), p. 542–544.
- [25] S. H. STROGATZ, *Nonlinear Dynamics and Chaos with Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering*, Addison-Wesley, 1994.
- [26] P. VAN DEN DRIESSCHE ET J. WATMOUGH, *Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission*, Mathematical Biosciences, 180 (2002), p. 29–48.
- [27] S. WIGGINS, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, Springer-Verlag, 1990.
- [28] M. J. WONHAM, T. DE-CAMINO BECK ET M. A. LEWIS, *An epidemiological model for West Nile virus : invasion analysis and control applications*, Proc. R. Soc. Lond. B, 271 (2004), p. 501–507.

# Index

- Âge, 35
- Analyse de stabilité, 12, 101
  - appliquée au VNO, 104
  - systématisation de l', 101
- Application au virus du Nil Occidental,  
voir Virus du Nil Occidental
- Autocorrélation, 122, 125, 126
  
- Chaînes de compartiments, 17, 28, 110
  - avec paramètres variables, 30
  - comme approximation de délais, 29, 111
  - détails des calculs pour les, 110
  - et absence de prétraitement, 30
  - et distributions de délais, 29, 116
  - et équation de diffusion, 31, 118
  - et niveau de développement  $x$ , 30, 110
  - et traitement direct des flux, 116
  - limitations des, 30
  - nombre fini de compartiments, 112, 114
  - nombre infini de compartiments, 110
- Compétition intraspécifique, 8
- Condition de Dirichlet, 34
- Contrôle via les populations d'hôtes, 69
- Convolution, 29, 37, 115, 117, 124
  - théorème de la, 117, 124
- Corrélation croisée, 125
  - théorème de la, 125
- Corvus brachyrhynchos*, 53
- Crank-Nicholson (algorithme), 77
- Cross correlation, voir Corrélation croisée
  
- Culex pipiens pipiens*, 53, 79
  
- Délais, 15, 18, 25, 28, 111
- Degrés-jours, 37
- Délais variables et cas biologique, 24, 27, 30
- Diapause, 54
- Discernabilité des individus, 15
- Distributions de délais, 21, 29, 116
  
- Équation de diffusion, 31, 34, 118, 119
- Équation de transport, 34, 111, 118
- Équations différentielles à délais, voir Modèles à délais
- Évolution temporelle, 15
  
- FFT (algorithme), 77
- Flush, voir Lessivage
- Fonctions implicites (théorème des), 40
  
- Larvicides, 54, 140
- Lessivage, 55, 140
- Limite sans mémoire, 122, 129
  
- Matrice de prochaine génération, 109
- Matrice jacobienne, 102, 106, 108
- Méthoprène, voir Larvicides
- Modèles à délais, 18
  - avec distributions de délais, 21
  - avec paramètres variables, 22
  - avec plusieurs délais, 20
  - prétraitement dans les, 19
  - simple, 18
- Modèles compartimentaux, 4, 101
  - analyse de stabilité des, 12, 101
  - avec natalité et mortalité, 7

- avec paramètres variables, 22
- avec stades de développement, 8, 22
- et applications au VNO, voir Virus du Nil Occidental
- et nombre de reproduction  $R_0$ , 10, 108
- limitations des, 13
- logistiques, 8
- pour plusieurs espèces, 9
- SEI, 6, 16, 28
- SEIR, 6
- SEIRS, 6
- SEIS, 6
- SE<sup>n</sup>I, voir Chaînes de compartiments
- SI, 4
- SIR, 6
- SIRS, 6
- SIS, 5, 10, 12
- Modèles de cohortes, 42
  - élaboration des, 44
  - cohorte (définition), 43
  - et cohortes gaussiennes, 45
  - et solution analytique, 48
  - et temps de calculs, 50
- Modèles diffusifs, 33, 119
  - équation de diffusion, 34
  - avec paramètres variables, 35
  - et âge des individus, 34
  - et absence de prétraitement, 35
  - et calculs numériques, 42
  - et degrés-jours cumulés, 37
  - et mémoire, 119
  - et niveau de développement  $x$ , 33, 35, 39
  - généralité des, 39
  - multidimensionnels, 41
  - postulat des, 34
  - solutions des, 35
- Modèles logistiques, 8, 67, 94
- Modèles Monte Carlo, 25
  - caractéristiques des, 26
  - distribution de délais dans les, 26
  - et absence de prétraitement, 26
  - et niveau de développement  $x$ , 27
- Newton-Raphson (algorithme), 136
- Niveau de développement  $x$ , 27, 30, 33, 35, 39, 88, 110
- Nombre de reproduction  $R_0$ , 10, 59, 108
- Partie principale de Cauchy, 127
- Plusieurs flux sortants d'un compartiment, 16, 67, 76
- Populations discrète, 14
- Populations hétérogènes, 14
- Prétraitement, 19, 26, 30, 35
- Réponse impulsionnelle, 30, 117
- Routh-Hurwitz (théorème de), 107
- Runge-Kutta Cash-Karp (intégrateur), 133
- Spline cubique, 78, 133
- Stirling (approximation de), 113
- Températures (exemple de), 145
- Transformée de Fourier, 116, 124
- Variation des paramètres, 22, 30, 35, 48
- Vecteur (espèce), 9, 53
- Virus du Nil Occidental, 52
  - et le projet VNO-MAGS, 54, 71, 72
  - le  $\sim$  au Québec, 53
  - modèle compartimental, 55
    - élaboration, 55
    - analyse de stabilité, 59, 104
    - commentaires, 67
    - nombre de reproduction  $R_0$ , 59, 108
    - résultats, 58
  - modèle de cohortes, 79
    - élaboration, 79
    - commentaires, 93
    - implantation numérique, 132
    - résultats, 84

modèle diffusif, 71  
  élaboration, 71  
  commentaire, 76  
paramètres choisis, 60, 142

Wiener-Khinchine (théorème de), 125