Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com

Biomodélisation / Biological modelling Sur la taille finale des épidémies dans un environnement

périodique

Nicolas Bacaër

Institut de recherche pour le développement, campus des Cordeliers, 32, avenue Henri-Varagnat, 93143 Bondy, Paris, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article : Reçu le 1^{er} juillet 2018 Accepté après révision le 12 juillet 2019 Disponible sur internet le 22 août 2019

Mots clés : Épidémie Modèle mathématique Saisonnalité

1. Introduction

Une épidémie de dengue sévit actuellement sur l'île de la Réunion, dans l'océan Indien. Plus de 5 000 cas ont été confirmés biologiquement entre janvier et juin 2018, et plus de 16 000 cas évocateurs de la dengue ont été signalés (Figure 1). Fin juin, du fait de l'arrivée de l'hiver austral, mais aussi de la lutte antivectorielle, l'épidémie recule. Cependant, il est difficile de prévoir si le nombre d'infections diminuera suffisamment pour empêcher une seconde vague épidémique à la fin 2018, lorsque les conditions climatiques seront plus favorables aux moustiques vecteurs de la maladie. C'est cette deuxième vague qui, en 2006, avait infecté presqu'un tiers de la population avec le chikungunya.

Il serait tentant de modéliser mathématiquement la propagation de la dengue de manière réaliste tout en limitant la complexité du modèle pour n'avoir que quelques paramètres inconnus, comme on a essayé de le faire pour le chikungunya dans [2]. Mais les incertitudes qui pèsent sur ces paramètres et sur leur dépendance par

RÉSUMÉ

Il est difficile de prédire la taille finale d'une épidémie comme celle de dengue qui sévit actuellement à la Réunion, d'autant qu'il faut tenir compte de la saisonnalité. Dans cet article, on se propose d'étudier d'un point de vue théorique comment, dans le cadre d'un modèle très simple de type S–I–R pour une maladie à transmission directe, un environnement saisonnier périodique peut modifier la taille finale d'une épidémie. On obtient des résultats analytiques en supposant que l'amplitude de la saisonnalité est faible. © 2019 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/ 4.0/).

> rapport aux variables climatiques sont si grandes que les résultats numériques risquent fort d'être assez douteux [4]. On se contentera ci-dessous d'un modèle épidémique extrêmement simplifié à transmission directe et non vectorielle, qui ne prétend donc pas pouvoir être appliqué au cas de la dengue à la Réunion. Cela n'aurait pas vraiment de sens de vouloir ajuster ses paramètres aux données épidémiques. L'objectif est plutôt d'attirer l'attention sur la question de la taille finale d'une épidémie dans un environnement saisonnier périodique, qui a été peu étudiée d'un point de vue théorique.

> Même les modèles mathématiques les plus simples qui tiennent compte de la saisonnalité présentent de nombreuses difficultés. On sait depuis longtemps que pour les modèles de maladies endémiques, un coefficient périodique peut engendrer des oscillations avec une période différente, voire des oscillations chaotiques [5]. Dans l'étude [2], inspirée de l'épidémie de chikungunya à la Réunion, on a vu par ailleurs que même la notion classique de reproductivité (notée $\mathbf{R_0}$ à la suite de Lotka [6]) dans les modèles périodiques devait être définie avec quelques précautions pour que l'inégalité $\mathbf{R_0} > 1$ traduise bien l'instabilité de la situation sans épidémie ; la difficulté apparaît notamment pour les modèles avec au moins deux compartiments infectés.

https://doi.org/10.1016/j.crvi.2019.07.001







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

^{1631-0691/© 2019} Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (http:// creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).



Fig. 1. Courbe en noir du haut (échelle sur l'axe vertical de gauche) : estimation du nombre de cas hebdomadaires évocateurs de la dengue à la Réunion entre janvier et juin 2018, d'après [1]. Courbe en noir du bas (même échelle) : cas hebdomadaires de chikungunya en 2005, avant le grand pic de la fin 2005 et du début de 2006 [2]. Données climatiques à la station de l'aéroport de la Réunion, d'après [3] : en bleu, température minimale (de 18,0 à 23,7°C) et température maximale (de 25,2 à 30,1°C) ; en rouge, précipitations mensuelles (de 43 à 351 mm).

Dans [7], on a abordé le modèle S–I–R périodique, simple généralisation du modèle classique de Kermack et McKendrick [8, p. 75] :

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = -a(t)\frac{SI}{N}, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = a(t)\frac{SI}{N} - bI, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = bI, \tag{1}$$

où N est la taille de la population, S(t) le nombre de personnes susceptibles d'être infectées, I(t) le nombre de personnes infectées, R(t) le nombre de personnes guéries, a(t) le taux de contact infectieux et b le taux de guérison. Les conditions initiales sont $S(t_0) = s = N - i$ avec 0 < i < N, $I(t_0) = i$ et $R(t_0) = 0$. La fonction a(t) est périodique, de période *T*. Après avoir posé $R_0 = \frac{1}{bT} \int_0^T a(t) dt$, on a montré que la propriété de seuil épidémique se traduisait de la manière suivante : si $\mathbf{R}_0 < 1$, alors la taille finale $R(\infty)$ de l'épidémie tend vers 0 si *i* tend vers 0 ; si, au contraire, $\mathbf{R}_{\mathbf{0}} > 1$, alors $R(\infty) > N(1 - 1/\mathbf{R}_{\mathbf{0}})$, quel que soit 0 < i < N. Cette propriété s'étend d'ailleurs des modèles avec une transmission directe, comme le système (1), aux modèles avec une transmission vectorielle, comme pour la dengue. Dans [10, figure 1], on a étudié numériquement comment la taille finale $R(\infty)$ de l'épidémie dépend de l'instant initial t_0 et de l'amplitude du taux de contact infectieux a(t). On a observé que $R(\infty)$ pouvait varier du simple au double pour une même valeur de la reproductivité **R**₀.

En combinant méthodes numériques et méthodes analytiques, on étudie ici plus attentivement la taille finale de l'épidémie dans le cas particulier où

$$a(t) = a_0(1 + \varepsilon \phi(t))$$

avec une fonction $\phi(t)$ (disons continue par morceaux) qui est périodique de période *T* et de moyenne nulle, et avec un paramètre ε qui est petit, de sorte que l'environnement n'est que faiblement saisonnier. Notons $S_{\varepsilon}(t)$, $I_{\varepsilon}(t)$ et $R_{\varepsilon}(t)$ les solutions correspondantes, mais avec toujours la même condition initiale (N - i, i, 0). On montre dans la section 2 que

$$R_{\varepsilon}(\infty) = R_0(\infty) + Nc \,\varepsilon + o(\varepsilon)$$

quand $\varepsilon \to 0$, où $R_0(\infty)$ est la taille finale de l'épidémie dans un environnement constant. Le coefficient correcteur *c* peut être positif ou négatif.

Si $\phi(t) = \cos(\omega t)$, si le nombre de personnes infectées au départ est petit devant la taille de la population $(i \ll N)$; si **R**₀ = $a_0/b > 1$ avec **R**₀ proche de 1 et si $i/N \ll (\mathbf{R}_0 - 1)^2$, alors on détermine analytiquement le coefficient correcteur *c* en fonction des paramètres *N*, *i*, a_0 , *b*, t_0 et ω du modèle. On trouve que l'environnement périodique augmente la taille finale de l'épidémie (c > 0) si le taux de contact infectieux vérifie $a(t_0 + \tau) > a_0$, où $t_0 + \tau$ est le moment où l'épidémie atteindrait son pic dans un environnement constant.

2. Formule exacte pour le coefficient correcteur

Rappelons tout d'abord qu'à partir du système différentiel (1), on montre que: $S_{\varepsilon}(t) + I_{\varepsilon}(t) + R_{\varepsilon}(t) = N$ pour tout $t \ge t_0$; $S_{\varepsilon}(t) > 0$, $I_{\varepsilon}(t) > 0$ et $R_{\varepsilon}(t) \ge 0$ pour tout $t \ge t_0$; $S_{\varepsilon}(t)$ est une fonction décroissante qui tend vers une limite $S_{\varepsilon}(\infty)$; $R_{\varepsilon}(t)$ est une fonction croissante qui tend vers une limite $R_{\varepsilon}(\infty)$; $I_{\varepsilon}(t)$ tend vers une limite qui ne peut être que 0 [7]. Intégrons la troisième équation différentielle de t_0 à l'infini : cela donne $R_{\varepsilon}(\infty) = b \int_{t_0}^{\infty} I_{\varepsilon}(t) dt$. Par ailleurs, la première équation différentielle s'écrit $\frac{1}{S_{\varepsilon}} \frac{dS_{\varepsilon}}{dt} = -a(t)I_{\varepsilon}(t)/N$. Intégrons de même pour obtenir

$$\log \frac{S_{\varepsilon}(\infty)}{N-i} = -\frac{a_0}{N} \int_{t_0}^{\infty} I_{\varepsilon}(t) \, \mathrm{d}t - \frac{a_0}{N} \varepsilon \int_{t_0}^{\infty} I_{\varepsilon}(t) \, \phi(t) \, \mathrm{d}t \, .$$

On peut remplacer la première intégrale et tenir compte de ce que $S_{\varepsilon}(\infty) = N - R_{\varepsilon}(\infty)$ pour obtenir l'équation implicite

$$\log \frac{N - R_{\varepsilon}(\infty)}{N - i} + \frac{a_0}{b} \frac{R_{\varepsilon}(\infty)}{N} + \frac{a_0}{N} \varepsilon \int_{t_0}^{\infty} I_{\varepsilon}(t) \phi(t) dt = 0, \quad (2)$$

qui est de la forme $F(R_{\varepsilon}(\infty), \varepsilon) = 0$. Lorsque $\varepsilon = 0$, le dernier terme à droite disparaît et on reconnaît l'équation classique pour la taille finale de l'épidémie dans un environnement constant [8, p. 76]. D'après le théorème des fonctions implicites [9, p. 892], la fonction qui à ε associe $R_{\varepsilon}(\infty)$ est continûment dérivable au voisinage de $\varepsilon = 0$, de sorte que $R_{\varepsilon}(\infty) = R_0(\infty) + N c \varepsilon + o(\varepsilon)$ pour $\epsilon \to 0$, avec

$$Nc = -rac{\partial F}{\partial arepsilon}(R_0(\infty), \mathbf{0}) / rac{\partial F}{\partial R}(R_0(\infty), \mathbf{0}) \,.$$

On trouve ainsi

$$c = \frac{a_0/N}{\frac{N}{N-R_0(\infty)} - \frac{a_0}{b}} \int_{t_0}^{\infty} I_0(t) \phi(t) \, \mathrm{d}t \,.$$
(3)

Rappelons comme dans l'introduction que $R_0(\infty) > N(1 - b/a_0)$. Donc le dénominateur de la formule (3) est strictement positif et en particulier non nul. Le coefficient *c* a le même signe que l'intégrale $\int_{t_0}^{\infty} I_0(t) \phi(t) dt$.

On peut évaluer numériquement cette intégrale. On utilise d'abord un logiciel de calcul numérique (tel que Scilab et sa fonction << ode >>, voir www.scilab.org/fr) pour résoudre le système différentiel (1) avec $\varepsilon = 0$). On obtient ainsi ($S_0(t)$, $I_0(t)$, $R_0(t)$) pour un ensemble discret de valeurs de t, avec un petit pas de temps. On en déduit en particulier la valeur $R_0(\infty)$. Puis on calcule l'intégrale avec cette même discrétisation du temps. On en déduit la valeur du coefficient c.

Prenons un exemple. Supposons que $\phi(t) = \cos(\omega t)$ avec $\omega = 2\pi/T$, N = 10000, i = 1, T = 12 mois, $a_0 = 10$ /mois et b = 5/mois. Alors la reproductivité est $\mathbf{R}_0 = 2$; la taille finale de l'épidémie dans un environnement constant est $R_0(\infty) \simeq 7968$. La Figure 2 montre comment $R_e(\infty)$ varie en fonction de ε ($0 \le \varepsilon \le 1$) lorsque t_0 prend trois valeurs différentes, qui correspondent à trois moments différents d'introduction du premier cas infecté dans la population : 0,5 mois, 2 mois ou 3 mois. La figure montre aussi l'approximation $R_0(\infty) + N \ \varepsilon \$ pour ε petit, avec le coefficient correcteur c calculé selon la formule (3). On observe que le coefficient *c* peut être positif ou négatif, de sorte que la taille finale de l'épidémie peut être plus grande ou plus petite que dans un environnement constant. On observe aussi que pour $t_0 = 3$ mois, la fonction $R_{\varepsilon}(\infty)$ varie en fonction de ε de manière plus compliquée que pour les deux autres valeurs de t_0 : en particulier, cette fonction n'est décroissante que tant que $\varepsilon < 0,3$.

3. Formules approchées

Kermack et McKendrick ont trouvé (voir par exemple [11, §2] ou [12, p. 235]) une approximation pour $I_0(t)$ à partir de l'équation exacte $dR_0/dt = b(N - s e^{-a_0R_0}/(Nb) - R_0)$ vérifiée par $R_0(t)$. Un développement limité de l'exponentielle $e^{-x} = 1 - x + x^2/2 + o(x^2)$ tronqué à l'ordre 2 conduit à une équation de Ricatti résoluble pour $R_0(t)$ et à une courbe en cloche symétrique pour $I_0(t)$,

$$H_0(t) \simeq \frac{NX}{\operatorname{ch}^2(Y(t-t_0)-Z)}$$

pour tout $t > t_0$, où

$$X = \frac{b^2 N W^2}{2 a_0^2 s}, \quad Y = \frac{b W}{2}, \quad th(Z) = \frac{a_0 s}{b_N} - 1,$$

et

$$W = \sqrt{\left(\frac{a_0 s}{b N} - 1\right)^2 + 2 \frac{s i}{N^2} \frac{a_0^2}{b^2}}.$$

Ici, ch(·) et th(·) désignent le cosinus et la tangente hyperboliques. Rappelons que s = N - i. L'approximation pour $I_0(t)$ est d'autant meilleure que $a_0R_0(\infty)/(Nb)$, la



Fig. 2. La taille finale de l'épidémie en fonction de ε pour trois valeurs différentes de t_0 . En bleu : l'approximation $R_0(\infty) + N c \varepsilon$.

valeur maximale du terme dans l'exponentielle, est petit devant 1. Alors

$$c \simeq \frac{a_0 X}{\frac{N}{N - R_0(\infty)} - \frac{a_0}{b}} \int_{t_0}^{\infty} \frac{\phi(t)}{ch^2(Y(t - t_0) - Z)} dt \,.$$
(4)

Supposons plus précisément que $\mathbf{R}_0 = a_0/b \to 1$ avec $\mathbf{R}_0 > 1$ et que $(i/N)/(\mathbf{R}_0 - 1)^2 \to 0$; autrement dit, \mathbf{R}_0 est proche de 1 et $i/N \ll (\mathbf{R}_0 - 1)^2$. Alors $i \to 0$ et on a bien $R_0(\infty) \to 0$ d'après l'équation (2) avec $\varepsilon = 0$. Comme on a aussi $i/N \ll (\mathbf{R}_0 - 1)$, on trouve que

$$W \sim \frac{a_0}{b} - 1, \quad X \sim \frac{(1 - b/a_0)^2}{2}, \quad Y \sim \frac{a_0 - b}{2}$$

et $1 - \text{th}(Z) \sim \frac{i/N}{(b/a_0 - 1)^2}$. Donc $Z \to +\infty$ et $1 - \text{th}(Z) \sim 2 \text{ e}^{-2Z}$
ce qui donne

$$Z \sim \frac{1}{2} \log \frac{2(b/a_0 - 1)^2}{i/N}$$

Posons $\tau = Z/Y$; c'est en $t = t_0 + \tau$ que l'approximation de $I_0(t)$ atteint son pic. Notons que $Y \rightarrow 0$ et que $\tau \rightarrow +\infty$. Après le changement de variable $t = t_0 + \tau + u$, on remarque que la fonction $1/ch^2(Yu)$ est presque nulle en dehors du voisinage de u = 0, de sorte que

$$\int_{-\tau}^{\infty} \frac{\phi(t_0+\tau+u)}{ch^2(Yu)} \, \mathrm{d}u \simeq \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\phi(t_0+\tau+u)}{ch^2(Yu)} \, \mathrm{d}u \, .$$

Cette dernière intégrale se calcule explicitement lorsque $\phi(t) = \cos(\omega t)$. En effet,

$$\int_{-\infty}^{\infty} \frac{\cos(\omega(t_0 + \tau + u))}{ch^2(Yu)} \, du = \cos(\omega(t_0 + \tau)) \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\cos(\omega u)}{ch^2(Yu)} \, du$$

puisque l'intégrale avec la fonction impaire $sin(\omega u)$ s'annule. D'après la formule dans l'appendice de [13], on a

$$\int_{-\infty}^{\infty} \frac{\cos(\omega u)}{\operatorname{ch}^2(Yu)} \mathrm{d}u = \frac{\frac{\pi\omega}{Y^2}}{\operatorname{sh}(\frac{\pi\omega}{2Y})} \,,$$

où sh(\cdot) désigne le sinus hyperbolique. Avec les équivalents de X et Y déjà obtenus, on arrive finalement à

$$c \simeq \frac{\cos(\omega(t_0 + \tau))}{\frac{N}{N - R_0(\infty)} - \frac{a_0}{b}} \frac{\frac{2\pi\omega}{a_0}}{\operatorname{sh}(\frac{\pi\omega}{a_0 - b})} \,.$$
(5)

On voit que le signe de *c* est le même que celui de $\cos(\omega(t_0 + \tau))$. Donc l'environnement périodique augmente la taille finale de l'épidémie si $a(t_0 + \tau) > a_0$, où $t_0 + \tau$ est le moment où l'épidémie atteindrait son pic dans un environnement constant.

Comme exemple, prenons les mêmes valeurs des paramètres que dans la Figure 2, sauf que $a_0 = 6/mois$ pour avoir $\mathbf{R}_0 = 1,2$ plus proche de 1 ; [12, p. 240] indique d'ailleurs que l'approximation en cloche symétrique de Kermack et McKendrick n'est satisfaisante que pour $R_0 < 1,5$. La Figure 3 compare l'expression exacte (3) du coefficient correcteur c avec les approximations (4) et (5). Avec nos valeurs numériques, ces deux dernières approximations sont indiscernables. Elles sont d'autant plus proches de la valeur exacte que $\mathbf{R_0}$ est proche de 1. Notons qu'ici $i/N = 10^{-4} \ll (\mathbf{R_0} - 1)^2 = 0.04$. La figure s'interprète comme ceci : si l'épidémie démarrait à $t_0 = 0$, les valeurs des paramètres conduiraient à un pic de l'épidémie environ $\tau \simeq 6,3$ mois plus tard dans un environnement constant ; or, l'environnement périodique sera défavorable à ce moment (on sera dans le creux du facteur cos ωt); donc, la taille finale de l'épidémie sera moindre et c < 0.

4. Remarque

On peut adapter la formule exacte (3) pour le coefficient correcteur *c* à des modèles plus complexes. Supposons par



Fig. 3. Le coefficient correcteur *c* pour la taille finale de l'épidémie en fonction de *t*₀, l'instant du début de l'épidémie. Comparaison de l'expression exacte (3) [en noir] avec les approximations (4) [points] et (5) [en bleu].

exemple que l'épidémie se propage entre deux populations (comme des hommes et des vecteurs) suivant le schéma S– I–R, avec $N_1 = S_1(t) + I_1(t) + R_1(t)$ et $N_2 = S_2(t) + I_2(t) + R_2(t)$:

$$\frac{\mathrm{d}S_1}{\mathrm{d}t} = -a(t)S_1\frac{I_2}{N_2}, \quad \frac{\mathrm{d}I_1}{\mathrm{d}t} = a(t)S_1\frac{I_2}{N_2} - b_1I_1, \quad \frac{\mathrm{d}R_1}{\mathrm{d}t} = b_1I_1,$$

$$\frac{dS_2}{dt} = -a(t)I_1\frac{S_2}{N_2}, \quad \frac{dI_2}{dt} = a(t)I_1\frac{S_2}{N_2} - b_2I_2, \quad \frac{dR_2}{dt} = b_2I_2$$

Supposons aussi que $a(t) = a_0(1 + \varepsilon \phi(t))$, comme précédemment. Notons $S_{1,\varepsilon}(t)$, $I_{1,\varepsilon}(t)$, etc., les solutions. Posons $i_1 = I_1(t_0)$ et $i_2 = I_2(t_0)$. On trouve facilement l'équivalent de l'équation (2), qui est un système :

$$\log \frac{N_1 - R_{1,\varepsilon}(\infty)}{N_1 - i_1} + \frac{a_0}{b_2} \frac{R_{2,\varepsilon}(\infty)}{N_2} + \frac{a_0}{N_2} \varepsilon \int_{t_0}^{\infty} I_{2,\varepsilon}(t) \phi(t) \, \mathrm{d}t = 0$$

 $\log \frac{N_2 - R_{2,\varepsilon}(\infty)}{N_2 - i_2} + \frac{a_0}{b_1} \frac{R_{1,\varepsilon}(\infty)}{N_2} + \frac{a_0}{N_2} \varepsilon \int_{t_0}^{\infty} I_{1,\varepsilon}(t) \phi(t) dt = 0.$

Ce système a des solutions de la forme $R_{k,\varepsilon}(\infty) = R_{k,0}(\infty) + N_k c_k \varepsilon + o(\varepsilon)$ pour k = 1 ou 2. Avec le théorème des fonctions implicites, on trouve que

$$\begin{pmatrix} N_1 c_1 \\ N_2 c_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{N_1 - R_{1,0}(\infty)} & -\frac{a_0}{b_2 N_2} \\ -\frac{a_0}{b_1 N_2} & \frac{1}{N_2 - R_{2,0}(\infty)} \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \frac{a_0}{N_2} \int_{t_0}^{\infty} I_{2,0}(t)\phi(t) dt \\ \frac{a_0}{N_2} \int_{t_0}^{\infty} I_{1,0}(t)\phi(t) dt \end{pmatrix}$$

Il n'est cependant pas possible de poursuivre comme dans la section 3, car on ne dispose pas de formules approchées explicites pour $I_{1,0}(t)$ et $I_{2,0}(t)$.

5. Conclusion

On a déterminé de manière analytique comment la taille finale de l'épidémie était influencée par un taux de

contact infectieux périodique de faible amplitude, lorsque la reproductivité \mathbf{R}_0 reste proche de 1. Il s'agit d'un petit progrès par rapport aux études précédentes, qui étaient soient qualitatives comme dans [7], soit purement numériques comme dans [10, figure 1]. Les hypothèses sont néanmoins assez restrictives. Elles évitent en particulier les cas où plusieurs pics épidémiques se produisent, puisque l'on reste proche de la situation à un seul pic des environnements constants. Or ce sont justement ces cas qui risquent de se présenter avec l'épidémie de dengue à la Réunion.

Références

- [1] Santé publique France, Épidémie de dengue à la Réunion Point épidémiologique au 19 juin 2018 ; invs.santepubliquefrance.fr.
- [2] N. Bacaër, Approximation de la reproductivité nette R₀ pour les maladies à vecteurs avec une population périodique de vecteurs, hal.archives-ouvertes.fr/hal-01291211, 2007.
- [3] Météo France, Données climatiques de la station de Gillot-aéroport ; www.meteofrance.re/climat/reunion/gillot-aeroport/97418110/normales.
- [4] D. Raoult, Les modèles prédictifs sont des prophéties modernes, in : D. Raoult, Arrêtons d'avoir peur, Michel Lafon, Neuilly-sur-Seine, 2016.
- [5] M. Choisy, B. Cazelles, Conséquences des dynamiques épidémiques en santé publique : rôle des modèles mathématiques, in : J.-F. Guégan, M. Choisy (Eds.), Introduction à l'épidémiologie intégrative des maladies infectieuses et parasitaires, De Boeck, Bruxelles, 2009, pp. 3–39.
- [6] A.J. Lotka, Théorie analytique des associations biologiques, 2^e partie, Hermann, Paris, 1939.
- [7] N. Bacaër, M.G.M. Gomes, Sur la taille finale des épidémies avec saisonnalité, hal.archives-ouvertes.fr/hal-01299608, 2009.
- [8] A. Hillion, Les théories mathématiques des populations, Presses universitaires de France, Paris, 1986.
- [9] C. Deschamps, A. Warusfel, Mathématiques, 2^e année, Dunod, Paris, 2001.
- [10] N. Bacaër, E.H. Ait Dads, Les généalogies avec saisonnalité, la reproductivité nette et la pandémie de grippe, hal.archives-ouvertes.fr/hal-01274025, 2011.
- [11] N. Bacaër, Le modèle de Kermack et McKendrick pour la peste à Bombay et la reproductivité nette d'un type avec saisonnalité, hal.archivesouvertes.fr/hal-01340008, 2012.
- [12] J. Gani, J. Badrikian, Processus stochastiques de population, in : P.-L. Hennequin (Ed.), École d'été de probabilités de Saint-Flour IV, 1974, Springer, Berlin, 1975, pp. 188–293.
- [13] N. Bacaër, Sur le modèle stochastique SIS pour une épidémie dans un environnement périodique, hal.archives-ouvertes.fr/hal-01265563, 2015.