

# Über die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens in einer periodischen Umgebung

J. Math. Biol. 68 (2014) 533-548  
<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266292>

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, Bondy, Frankreich  
nicolas.bacaer@ird.fr

El Hadi Ait Dads

Cadi Ayyad Universität, Fakultät für Mathematik, Marrakesch, Marokko

## Zusammenfassung

Für Verzweigungsprozesse mit mehreren Typen in einer periodischen Umgebung zeigen wir, dass die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens genau dann gleich 1 ist, wenn die Reproduzierbarkeit kleiner oder gleich 1 ist. Die Demonstration verwendet Ergebnisse zum asymptotischen Verhalten kooperativer Systeme von Differentialgleichungen. In der Epidemiologie kann die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens als periodisches Maß für das Epidemierisiko verwendet werden. Als Beispiel untersuchen wir ein linearisiertes SEIR-Epidemiemodell und Daten zu einer Masernepidemie in Frankreich. Diskrete Zeitmodelle werden auch mit möglichen Anwendungen in der Naturschutzbiologie diskutiert.

## 1. Einleitung

Kendall (1948) untersuchte die Geburts- und Todesprozesse eines einzelnen Typs in einer variablen Umgebung. Wir definieren

- $a(t)$ : Fruchtbarkeit
- $b(t)$ : Mortalität zum Zeitpunkt  $t$ .

Ausgehend von einer Person zu der Zeit  $t_0$  ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens

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

ob das Integral im Nenner endlich oder unendlich ist. Im Falle  $a(t+T) = a(t)$  und  $b(t+T) = b(t)$ ,  $\omega = 1$  dann und nur dann, wenn

$$\int_0^T a(t) dt \leq \int_0^T b(t) dt.$$

Mit anderen Worten,  $\omega < 1$  und  $\omega$  ist eine periodische Funktion von  $t_0$  (Ball, 1983, S. 235). Die Erwartung der Bevölkerungsgröße ist eine Lösung von

$$\frac{dI}{dt} = (a(t) - b(t)) I(t).$$

Die Prozesse von Geburt und Tod verschiedener Arten in einer konstanten Umgebung sind bekannt (Athreya und Ney, 1972, Kapitel V). Für periodische Umgebungen untersuchten Klein und Macdonald (1980) die Erwartung und Varianz von Populationen verschiedener Typen, jedoch nicht die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens. Siehe auch (Parham und Michael, 2011). Das Gleichungssystem für Erwartungen hat die Form

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

- der Vektor  $I(t)$  ist der Vektor der Erwartungen verschiedener Typen
- $A(t)$  ist eine Fruchtbarkeitsmatrix mit positiven oder Nullkoeffizienten
- $-B(t)$  ist eine kooperative Matrix, die Sterblichkeit und Übertragungsraten zwischen verschiedenen Typen enthält.

Jagers und Nerman (1985) untersuchten die Prozesse der kontinuierlichen Zeitverzweigung in einer periodischen Umgebung mit altersabhängiger Mortalität und Fertilität, jedoch nur für einen Typ. Der Schwellenwert wurde in Bezug auf den malthusianischen Parameter formuliert.

Nach dem Buch von Anderson und May (1991) verwenden viele Modellierer die Reproduzierbarkeit, um die Schwelle von Bevölkerungsmodellen und insbesondere von Epidemiemodellen zu beschreiben. Bacaër und Guernaoui (2006, Abschnitt 5) haben die Definition der Reproduzierbarkeit als Spektralradius eines Operators der nächsten Generation von Diekmann und Heesterbeek (2000) an den Fall periodischer Modelle angepasst. Das haben sie auch gezeigt

$$R_0 = \frac{\int_0^T a(t) dt}{\int_0^T b(t) dt}$$

für Eintypmodelle wie oben. So formulierte Bacaër (2007, §5.2) die Schwellenwertigkeit für lineare Prozesse von Geburt und Tod in einer periodischen Umgebung wie folgt auf einen einzigen Typ um:  $\omega = 1$  wenn  $R_0 \leq 1$  während  $\omega < 1$  wenn  $R_0 > 1$ .

Für die von Klein und Macdonald (1980) untersuchten Populationen mit verschiedenen Typen,  $R_0$  kann als der Spektralradius des Integraloperators definiert werden

$$u(t) \mapsto A(t) \int_0^{\infty} C(t, t-x) u(t-x) dx$$

auf den Raum der periodischen stetigen Funktionen der Periode  $T$ . Hier

$$C(t, t-x) = Z(t)Z(t-x)^{-1}, \quad \frac{dZ}{dt} = -B(t)Z(t), \quad Z(0) = \mathbb{I}$$

(die Identitätsmatrix). Allen und Lahodny (2012) haben kürzlich die Zusammenhänge zwischen Reproduzierbarkeit und der Wahrscheinlichkeit des Aussterbens für Geburts- und Todesprozesse verschiedener Art, jedoch in einer konstanten Umgebung, zusammengefasst.

In diesem Artikel betrachten wir dieselbe Klasse von Verzweigungsprozessen für mehrere Typen in einer periodischen Umgebung wie Klein und Macdonald (1980). Wir zeigen, dass die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens  $\omega$  ist genau dann gleich 1, wenn  $R_0 \leq 1$ . Dies erweitert die Ergebnisse in Bezug auf Populationen mit einem einzigen Typ in einer periodischen Umgebung und diejenigen in Bezug auf Populationen mit mehreren Typen in einer konstanten Umgebung. Im Beweis von Abschnitt 2 sehen wir, dass das System nichtlinearer Differentialgleichungen, das die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens angibt, eng mit dem obigen linearen System für den Vektor der Erwartungen verwandt ist. Der Beweis verwendet dann Ergebnisse bezüglich des asymptotischen Verhaltens kooperativer Differentialgleichungssysteme. Als Beispiel betrachten wir in Abschnitt 3.1 ein SEIR-Epidemiemodell und seine Linearisierung. Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens wird anhand von Daten einer Masernepidemie in Frankreich berechnet. In Abschnitt 3.2 wird der Fall diskreter Zeitmodelle erörtert, die in der Naturschutzbiologie verwendet werden, um die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens wieder eingeführter Arten abzuschätzen. In Abschnitt 4 wird vorgeschlagen, die Wahrscheinlichkeit der Nichtauslöschung  $1 - \omega$  zusätzlich zu den anderen in den letzten Jahren vorgeschlagenen Techniken als periodisches Maß für das Epidemierisiko zu verwenden.

## 2. Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens

Betrachten Sie zunächst ein deterministisches lineares Populationsmodell

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

- $I = (I_1, \dots, I_m)$
- $A(t) = (A_{k\ell}(t))$ ,  $A_{k\ell}(t) \geq 0$ ,  $A(t)I(t)$  ist die Anzahl der neuen Personen, die pro Zeiteinheit erzeugt werden.
- $B(t) = (B_{k\ell}(t))$  mit

$$B_{k\ell}(t) = -b_{k\ell}(t) \quad \forall k \neq \ell, \quad B_{\ell\ell}(t) = b_{\ell\ell}(t) + \sum_{k \neq \ell} b_{k\ell}(t).$$

Das System (2) kann die Linearisierung in der Nähe der krankheitsfreien Lösung eines nichtlinearen Epidemiemodells sein. Der Vektor  $I(t)$  repräsentiert die Populationen in den verschiedenen infizierten Kompartimenten. Die Koeffizienten  $b_{\ell\ell}(t)$  sind Ausstiegsraten.  $b_{k\ell}(t)$  ist eine Übertragungsrate zwischen Fächern ( $k \neq \ell$ ). Wir nehmen das an

$$b_{k\ell}(t) \geq 0, \quad \forall k \quad \forall \ell.$$

$-B(t)$  ist eine kooperative Matrix: Ihre Koeffizienten außerhalb der Diagonale sind positiv oder Null. Wir nehmen an

- (H1): mindestens ein Koeffizient der Matrix  $A(t)$  ist streng positiv für alle  $t$
- (H2):  $M(t) = A(t) - B(t)$  ist für alle  $t$  irreduzibel
- (H3): die Matrizen  $A(t)$  und  $B(t)$  sind stückweise stetige Funktionen,  $A(t+T) = A(t)$ ,  $B(t+T) = B(t)$
- (H4):  $\exists \beta > 0$ ,  $\forall \ell$ ,  $\forall t$ ,  $b_{\ell\ell}(t) \geq \beta$ .

Die Hypothese (H4) impliziert, dass der dominante Floquet-Multiplikator des Systems

$$\frac{dZ}{dt} = -B(t)Z(t), \quad Z(0) = \mathbb{I},$$

d.h. der Spektralradius der Matrix mit positiven oder Nullkoeffizienten  $Z(T)$  ist kleiner oder gleich  $\exp(-\beta T) < 1$ . Siehe zum Beispiel Lemma 1.1 von (Inaba, 1988). Die Bevölkerung stirbt, wenn  $A(t) = 0$  für alle  $t$ . Die Hypothese (H4) kann geschwächt werden, aber es ist ohnehin biologisch realistischer, in jedem Kompartiment eine Mortalität ungleich Null zu haben.

Betrachten Sie nun den mit (2) verbundenen Multi-Typ-Geburts- und Todesprozess.  $p(t, i_1, \dots, i_m)$  ist die Wahrscheinlichkeit zu haben  $i_k$  Leute im Abteil  $I_k$  zum Zeitpunkt  $t$  für  $1 \leq k \leq m$  :

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

wobei die Zeitabhängigkeit der Koeffizienten weggelassen wurde. Dieses System verfolgt, was für ein kleines Zeitintervall  $dt$  passiert. Wenn sich das System beispielsweise im Status befindet  $(i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m)$  ist dann die Wahrscheinlichkeit, dass eine Person vom Typ  $k$  eine neue Person des gleichen Typs erzeugt  $A_{kk}(i_k - 1) dt$ . In diesem Fall befindet sich das System im Status  $(i_1, \dots, i_k, \dots, i_m)$ . Nehmen Sie als Ausgangsbedingung

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

Ziel ist es, die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens zu berechnen

$$\omega = \lim_{t \rightarrow +\infty} p(t, 0, \dots, 0).$$

Denken Sie daran, dass Gleichung (2) durch die Erwartung der Anzahl der Personen in den verschiedenen Kompartimenten verifiziert wird (Klein und Macdonald, 1980).

### Vorschlag.

- $\omega = 1$  wenn  $R_0 \leq 1$ ,
- $\omega < 1$  wenn  $R_0 > 1$ .

*Beweise.* Die Erzeugungsfunktion

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

ist die Lösung der Gleichung

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

mit dem Ausgangszustand

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

Die Kennlinien dieser linearen partiellen Differentialgleichung erster Ordnung sind

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

Damit

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

und

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

Wir definieren  $X^{(\tau)}(t)$ , Lösung des Systems (4) mit

$$X^{(\tau)}(\tau) = 0.$$

Mit (3) und  $t = \tau$  in (5) bekommen wir

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

Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens ist also gegeben durch

$$\omega = (\omega_1)^{I_1(t_0)} \dots (\omega_m)^{I_m(t_0)}, \quad \omega_\ell = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} X_\ell^{(\tau)}(t_0).$$

Das Problem besteht daher in der Untersuchung des Differentialgleichungssystems (4). Wir definieren

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

Wir erhalten

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

$A^*$  und  $B^*$  sind die Matrizen transponiert von  $A$  und  $B$ . Die Ausgangsbedingung ist

$$Y_\ell^{(\tau)}(0) = 1, \quad \forall \ell.$$

Die Hypothese (H3) impliziert dies

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

Um Satz 2.3.4 von (Zhao, 2003) anzuwenden, überprüfen wir die Analoga der Hypothesen (A1) - (A4) von Satz 3.1.2 dieser Referenz, mit der Ausnahme, dass sich das System (8) im Einheitswürfel entwickelt  $K = [0, 1]^m$  anstatt  $\mathbb{R}_+^m$ . Erstens lässt das System (8)  $K$  invariant. In der Tat, wenn  $F_\ell(s, Y^{(\tau)}(s))$  ist die rechte Seite von (8), und wenn  $Y \in K$ ,

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

Die strikte Ungleichung in (10) ist auf (H4) zurückzuführen. Satz B.7 von (Smith und Waltman, 1995) zeigt, dass für jeden Anfangszustand in  $K$  zum Zeitpunkt  $s_0$  Die entsprechende Lösung von (8) bleibt dann in  $K$ . Weiterhin ist gemäß (10)

$$(\exists \ell, \quad Y_\ell(s_0) = 1) \Rightarrow (\forall s > s_0, \quad Y_\ell(s) < 1).$$

Das System (8) ist kooperativ in  $K$ :

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

Nach dem Satz von Kamke (Smith und Waltman, 1995, Satz B.1) sind die Poincaré-Anwendungen des Systems (8) auf  $K$  monoton. Hypothese (H2) impliziert, dass die Jacobi-Matrix

$$\left( \frac{\partial F_\ell}{\partial Y_k}(s, Y) \right) \quad \forall s, \quad \forall Y \in \widehat{K} = \{Y \in K : Y_\ell < 1 \forall \ell\}$$

ist nicht reduzierbar. Diese Eigenschaft und die strikte Ungleichung (10) implizieren, dass die Poincaré-Anwendungen von (8) in  $K$  die Lösung der Zeit projizieren  $s_0$  bis zur Zeit  $s_0 + T$  sind eigentlich sehr eintönig. In der Tat, wenn

$$Y(s_0) \neq Y'(s_0), \quad Y(s_0) \leq Y'(s_0),$$

das heißt  $Y_\ell(s_0) \leq Y'_\ell(s_0)$  für alles  $\ell$ , dann haben wir

$$Y(s_0 + T/2) \leq Y'(s_0 + T/2),$$

die zwei Vektoren sind unterschiedlich und in  $\widehat{K}$ . Verwendung der Irreduzibilität in  $\widehat{K}$  Satz B.3 von (Smith und Waltman, 1995) zeigt dies

$$Y_\ell(s_0 + T) < Y'_\ell(s_0 + T) \quad \forall \ell.$$

Das System (8) ist streng subhomogen. In der Tat für alles  $\alpha \in (0, 1)$  und  $Y \in K$  mit  $Y_\ell > 0$  für alles  $\ell$ , wir haben

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

Deshalb,  $F_\ell(s, \alpha Y) \geq \alpha F_\ell(s, Y)$  und  $F(s, \alpha Y) \neq \alpha F(s, Y)$  gemäß Hypothese (H1).

Wir haben  $F(s, 0) = 0$ . Wir definieren  $f(s, Y)$ , der lineare Teil von  $F(s, Y)$  in der Nähe von  $Y = 0$

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

Deshalb  $F_\ell(s, Y) \leq f_\ell(s, Y)$  und unter Berücksichtigung der Hypothese (H1)  $F(s, Y) \neq f(s, Y)$  wenn  $Y_\ell > 0$  für alles  $\ell$ .

Der dominante Floquet-Multiplikator im System  $\frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y$  ist das gleiche wie das des Systems  $\frac{dY}{dt} = M(t)Y$ . Beobachten wir in der Tat die Lösungen (mit der Identitätsmatrix als Anfangsbedingung zum Zeitpunkt 0)  $\Phi_1(t)$ ,  $\Phi_2(t)$ ,  $\Phi_3(t)$  und  $\Phi_4(t)$  von

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

Das zweite System ist das gleiche wie das erste, jedoch zeitlich verzögert. Der dritte ist die Transponierte des zweiten. Der vierte ist identisch mit dem dritten, außer dass die Zeit umgekehrt ist. Damit

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

(Hsieh und Sibuya, 1999). Daher der Spektralradius  $\rho_0$  von  $\Phi_1(T)$  ist gleich dem von  $\Phi_4(T)$ , Wie angekündigt.

Wenden Sie Satz 2.3.4 von (Zhao, 2003) an. Mit  $\rho_0 \leq 1$  Das Gleichgewicht 0 des Systems (8) ist in  $K$  im Allgemeinen asymptotisch stabil. Bestimmtes,

$$Y^{(\tau)}(s) \xrightarrow{s \rightarrow +\infty} 0.$$

Mit  $\rho_0 > 1$  hat das System (8) eine einzige streng positive, periodische Lösung der Periode  $T$ , die global asymptotisch stabil ist  $K \setminus \{0\}$  und zieht an  $Y^{(\tau)}(s)$  wenn  $s \rightarrow +\infty$ .

Mit (6) sehen wir das

$$X_\ell^{(\tau)}(t_0) = p(\tau, 0, \dots, 0)$$

wenn

$$I_\ell(t_0) = 1, \quad I_k(t_0) = 0 \quad \forall k \neq \ell.$$

Funktion  $\tau \mapsto p(\tau, 0, \dots, 0)$  nimmt sichtbar zu, zum Beispiel weil

$$\frac{d}{dt} p(t, 0, \dots, 0) = \sum_k b_{kk} p(t, 0, \dots, 1, \dots, 0) \geq 0.$$

Diese Funktion ist ebenfalls  $\leq 1$ , was eine Wahrscheinlichkeit ist. Damit  $X_\ell^{(\tau)}(t_0)$  konvergiert an eine Grenze  $\omega_\ell \leq 1$  wenn  $\tau \rightarrow +\infty$ .

Kehren wir zu dem System (4) zurück, in dem die Zeit umgekehrt ist. Wir haben  $X_\ell^{(\tau)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau - t_0)$ . Mit (9) haben wir für alles  $\tau > t_0$  und alle  $n$

$$X_\ell^{(\tau+nT)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau + nT - t_0).$$

Mit  $n \rightarrow +\infty$ , Wir schließen daraus  $\omega_\ell = 1$  wenn  $\rho_0 \leq 1$  während  $\omega_\ell < 1$  wenn  $\rho_0 > 1$ .

Zum Abschluss der Demonstration muss noch an den Zusammenhang zwischen der Wachstumsrate erinnert werden  $r_0$  (sowie  $\rho_0 = e^{r_0 T}$ ) und Reproduzierbarkeit  $R_0$  (Bacaër und Guernaoui, 2006; Bacaër und Ait Dads, 2011; Thieme, 2009):  $r_0 \leq 0$  dann und nur dann, wenn  $R_0 \leq 1$ .

**Anmerkung 1.** Gemäß Abschnitt 1 ist die Reproduzierbarkeit für das System (2) der Spektralradius des Integraloperators

$$u(t) \mapsto A(t) \int_0^\infty C(t, t-x) u(t-x) dx$$

auf dem Raum der periodischen stetigen Funktionen der Periode  $T$  mit Werten in  $\mathbb{R}^m$ . Dieser Operator ist linear in Bezug auf  $A(t)$ . Das System

$$\frac{dJ}{dt} = (A(t)/R_0 - B(t))J(t)$$

hat eine Reproduzierbarkeit gleich 1, mit anderen Worten, der dominante Floquet-Multiplikator ist gleich 1. Dies ergibt eine numerische Methode zur Berechnung der Reproduzierbarkeit. Es wurde von (Bacaër, 2007, §3.4, §4.2, §5.1) für mehrere bestimmte Modelle wie die SEIR-Modelle und die Vektorkrankheitsmodelle verwendet und dann von (Wang und Zhao, 2008) verallgemeinert.

**Anmerkung 2.** Nachdem wir die Rolle der Transponierung des Systems (2) bereits bemerkt haben, erwähnen wir den Zusammenhang zwischen  $R_0$  und ein Sturm-Liouville-Problem erster Ordnung. Betrachten Sie das System  $dV/dt = -B(t)V(t)$  mit dem Zustand am Rande  $V(0) = V(T)$ . Nach (Roseau, 1997) ist die zugehörige Greensche Funktion gegeben durch

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

wie in (Bacaër, 2007, §2). Erinnern wir uns daran  $dZ/dt = -B(t)Z(t)$  und  $Z(0) = \mathbb{I}$ . Lösungen für das Differentialeigenwertproblem

$$\frac{dW}{dt} + B(t)W(t) = \lambda A(t)W(t), \quad W(0) = W(T)$$

sind durch die Lösungen des integralen Eigenwertproblems gegeben

$$W(t) = \lambda \int_0^T G(t, s) A(s) W(s) ds.$$

Der Haupteigenwert dieses Problems ist  $\lambda = 1/R_0$  (vgl. Bacaër und Ait Dads (2012) und Thieme (2009)).

### 3. Beispiele

#### 3.1 Ein einfaches epidemisches Modell für Masern

Betrachten Sie ein linearisiertes SEIR-Modell für den Beginn einer Epidemie:

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

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

Ein solches Modell wurde beispielsweise von Dietz (1976) untersucht.

- $E$  ist die Anzahl der infizierten, aber nicht infektiösen Personen
- $I$  ist die Anzahl der ansteckenden Menschen
- $1/b$  ist die durchschnittliche Latenzzeit
- $1/c$  ist die mittlere Infektionsperiode
- $\mu$  ist Sterblichkeit
- $a(t)$  ist die effektive Kontaktrate, d. h. das Produkt aus der Kontaktrate und der Übertragungswahrscheinlichkeit. Wir gehen davon aus, dass es sich um eine periodisch positive Funktion mit einer Periode  $T = 1$  Jahr handelt, die die Saisonalität modelliert.
- $\phi$  ist der Anteil der Bevölkerung, der entweder durch Impfung oder durch eine frühere Infektion immun ist. Wir haben  $0 \leq \phi < 1$ .

Die Parameter  $b$ ,  $c$  und  $\mu$  sind streng positiv.

Alle Annahmen in Abschnitt 2 sind erfüllt

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

Wir berechnen ungefähr die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens  $\omega$  des Geburts- und Todesprozesses & mit verschiedenen Typen, die mit (13) assoziiert sind, ausgehend vom gesamten Anfangszustand  $(E(t_0), I(t_0)) \neq (0, 0)$ . Wir wählen zuerst  $\tau$  so, dass  $\tau - t_0$  sehr groß ist im Vergleich zu  $T$ . Wir wissen aus (6), (7) und (8), dass

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

mit

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

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

wenn  $0 < s < \tau - t_0$ ,

$$Y_1^{(\tau)}(0) = 1, \quad Y_2^{(\tau)}(0) = 1.$$

Diese Gleichungen berechnen  $\omega$ . Schließlich müssen wir denselben Algorithmus mit einem größeren Wert von  $\tau$  wiederverwenden, um zu überprüfen, ob der ungefähre Wert von  $\omega$  tatsächlich unabhängig von der Wahl von  $\tau$  ist, vorausgesetzt, sein erster Wert wurde ausreichend groß gewählt.

Betrachten Sie als Beispiel die wieder auftretende Masernepidemie in Frankreich in den Jahren 2008-2011 (Abbildung 1; in den Jahren 2006 und 2007 wurden weniger als 50 Fälle gemeldet). Angesichts der Impfquote im Jahr 2007 könnten schätzungsweise 10% der zweijährigen Kinder und 7% der sechsjährigen Kinder in Frankreich Masern bekommen (Parent du Châtelet et al., 2010, S. 4). In den Jahren 2009-2010 waren ungefähr 8% der Bevölkerung im Alter von 6 bis 29 Jahren anfällig (Lepoutre et al., 2011, S. 5). Angesichts der Gesamtbevölkerung Frankreichs (65 Millionen Einwohner) kann geschätzt werden, dass die gefährdete Bevölkerung mehr als zwei Millionen Menschen beträgt. Darüber hinaus beträgt die kumulierte Anzahl der in Abbildung 1 gemeldeten Fälle ungefähr 22.000. Die tatsächliche Anzahl der Fälle wird an einigen Stellen auf das Doppelte der gemeldeten Fälle geschätzt (Parent du Châtelet et al., 2010, S. 3). Daher blieb die anfällige Bevölkerung in den Jahren 2008-2011 wahrscheinlich relativ stabil, was das linearisierte Modell (11) - (12) rechtfertigt.

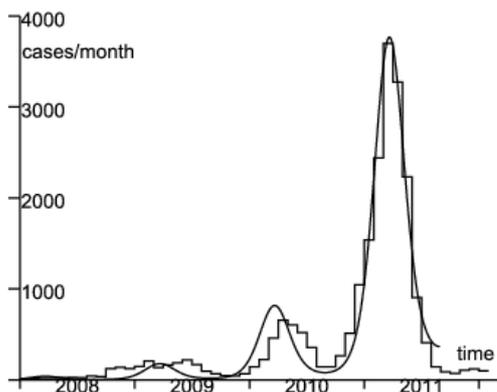


Abbildung 1. Monatliche Anzahl der gemeldeten Masernfälle (Treppenfunktion) von Januar 2008 bis Februar 2012 (Daten von (InVS, 2012) und (Parent du Châtelet et al., 2010)). Bessere Anpassung (glatte Kurve) an Daten von Januar 2008 bis Juli 2011.

Nehmen wir der Einfachheit halber an, dass  $a(t) = \bar{a}(1 + \varepsilon \cos(\omega t - \psi))$  mit  $\omega = 2\pi/T$  und  $T = 1$  Jahr. Dieser Ausdruck ist der Beginn der Fourierreihenentwicklung der periodischen Funktion  $a(t)$ . Andere Formen für  $a(t)$ , wie die Treppenfunktion (Keeling und Rohani, 2008), könnte auch verwendet werden. Treppenzwang wäre besonders angebracht, wenn eine altersstratifizierte Studie der Fälle eine Übertragung auf die Schule anzeigt. Dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Die höchste Inzidenz ist bei Kindern unter einem Jahr zu verzeichnen, die noch nicht zur Schule gehen. Das Durchschnittsalter der gemeldeten Fälle beträgt 2010 14 Jahre und 2011 16 Jahre, die meisten Fälle sind jedoch jünger als 30 Jahre (Baudon et al., 2011). Das Durchschnittsalter ist daher besonders hoch für eine Krankheit wie Masern. Die Altersstruktur der Inzidenz spiegelt tatsächlich mehr die Altersstruktur der anfälligen Bevölkerung wider als die Schulbildung. Kinder unter einem Jahr sind noch nicht geimpft. Wie oben erwähnt, Etwa 8% der 1- bis 30-Jährigen sind anfällig. Nur 1 bis 2% der 30- bis 50-Jährigen sind anfällig (Lepoutre et al., 2011). Diese besondere Struktur ist auf den raschen Rückgang der Maserninzidenz in den 1980er Jahren zurückzuführen, nachdem 1983 der Masernimpfstoff und 1986 der MMR-Impfstoff (Masern, Mumps, Röteln) empfohlen wurden.

Um die unbekannt Parameter abzuschätzen, vergleichen wir das deterministische Modell (11) - (12), das der Erwartung des mit (13) verbundenen stochastischen Prozesses entspricht, mit den Daten zwischen Anfang Januar 2008 und Juli 2011. Hygienemaßnahmen wurden dann genommen, um die Epidemie zu kontrollieren. Es kann nicht mehr davon ausgegangen werden, dass die Parameter dieselben sind wie zuvor. Ihre Wirkung ist in Abwesenheit einer Epidemiewelle Ende 2011 zu beobachten.

Wir nehmen an  $1/b = 8$  Tage und  $1/c = 5$  Tage wie in §3.2.2.1 von (Keeling und Rohani, 2008). Die Mortalität  $\mu$  ist im Vergleich zu  $b$  und  $c$  vernachlässigbar : wir nehmen  $1/\mu = 70$  Jahre. Sei  $f$  der Bruchteil der Fälle, die tatsächlich gemeldet werden. Wir identifizieren die Inzidenz der in Abbildung 1 angegebenen Fälle mit der Funktion  $f c I(t)$ . Da das System (11) - (12) linear ist, wird es auch von den Funktionen überprüft  $\tilde{E}(t) = f E(t)$  und  $\tilde{I}(t) = f I(t)$ . Das Ziel ist daher zu finden  $\tilde{E}(t^*)$ ,  $\tilde{I}(t^*)$ ,  $\varepsilon$ ,  $\psi$  und das Produkt  $\bar{a}(1 - \phi)$  damit  $c \tilde{I}(t)$  passt am besten zu den Daten. Der Abstand zu den Daten wird durch die Summe der Absolutwerte der monatlichen Inzidenzdifferenzen gemessen. Dies verleiht der Welle von 2011 aufgrund ihrer Größe tendenziell ein größeres Gewicht. In jedem Fall sind die Zahlen für 2008 und 2009 gering und etwas unregelmäßig, wahrscheinlich weil mehrere lokale Epidemien durch die Einführung von Fällen aus dem Ausland ausgelöst wurden. Wir können nicht auf eine gute Übereinstimmung mit dem deterministischen Modell für diesen Teil der Epidemiekurve hoffen, der seine "stabile" Form (im Sinne von Lotkas stabiler Bevölkerungstheorie) noch nicht erreicht hat. Bei der Welle von 2010 wurde der Höhepunkt einen Monat später als bei der Welle von 2011 erreicht. Diese Verzögerung kann auf die demografische Stochastizität oder die Tatsache zurückzuführen sein, dass  $a(t)$  ist aufgrund der Umweltstochastizität nicht wirklich periodisch. Mit diesen Bemerkungen finden wir eine relativ gute Übereinstimmung (zumindest für die Welle 2011) angesichts der Einfachheit des Modells mit

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

(Abbildung 1).

Mit diesen Parameterwerten können wir den Geburts- und Todesprozess simulieren. Abbildung 1 zeigt nur die Erwartung der Anzahl der Fälle pro Monat. In der stochastischen Version wird die Epidemie in vielen Simulationen gelöscht. Abbildung 2 zeigt eine Simulation, bei der die Epidemie nicht endete und bei der die Größe der verschiedenen Wellen in der gleichen Größenordnung wie die Daten in Abbildung 1 lag (Dutzende von Simulationen waren erforderlich, bevor ein solches Beispiel gefunden wurde).

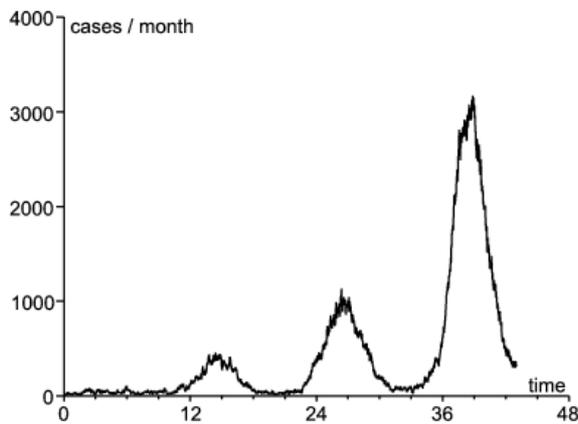


Abbildung 2. Anzahl der gemeldeten Fälle  $c\tilde{I}(t)$  als Funktion der Zeit (in Monaten) in einer Simulation des Geburts- und Todesprozesses unter Verwendung der Parameterwerte (17). Die Ausgangsbedingung ist  $\tilde{E}(t^*) = 3$  und  $\tilde{I}(t^*) = 2$ .

Wir behalten die Notation  $R_0$  im Falle  $\phi = 0$ . Nach (Bacaër, 2007, §3.4) ist die Reproduzierbarkeit  $R_\phi$  zeichnet sich dadurch aus, dass das periodische lineare System

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

hat einen dominanten Floquet-Multiplikator gleich 1. Numerisch erhalten wir  $R_\phi \simeq 1,06$ . Beachten Sie, dass  $R_\phi$  ist nur geringfügig höher als 1. Dies liegt daran, dass 90% der Gesamtbevölkerung bereits geschützt sind, entweder durch Impfung oder durch eine frühere Infektion.

Wir stellen auch fest, dass das System (18) mit  $a(t)$  sinusförmig kann in Mathieus Differentialgleichung der mathematischen Physik umgewandelt werden, wie im Populationsmodell, das von Mingari Scarpello und Ritelli (2008) untersucht wurde.

Mit den Gleichungen (14) - (16) können wir die Wahrscheinlichkeit berechnen  $1 - p(\tau, 0, 0)$  dass der Prozess zum Zeitpunkt  $\tau$  nicht gestoppt wird ( $\tau \geq t_0$ ). Wir beginnen entweder von einer Person in Fach  $E$  oder von einer Person in Fach  $I$  (Figur 3). Wie erwartet,  $1 - p(\tau, 0, 0)$  konvergiert gegen eine Grenze  $1 - \omega$  wenn  $\tau \rightarrow +\infty$ . Gemäß Abbildung 3 ist das Aussterben am wahrscheinlichsten im ersten Jahr nach dem ursprünglichen Datum.

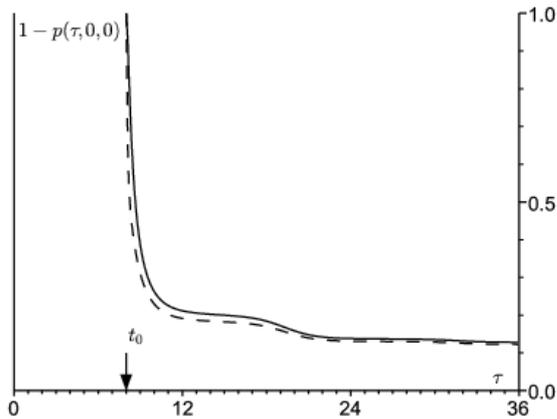


Abbildung 3. Die Wahrscheinlichkeit  $1 - p(\tau, 0, 0)$  dass der Prozess zum Zeitpunkt  $\tau$  nicht gestoppt wird (in Monaten,  $\tau \geq t_0$ ), beginnend mit einer Person in Fach  $E$  (durchgezogene Linie) oder von einer Person in Fach  $I$  (gepunktete Linie) zur Zeit  $t_0$ . Hier  $t_0$  entspricht Anfang September.

Durch Auswahl von  $\tau$  ausreichend groß und durch Wiederholen der Berechnungen für verschiedene Werte von  $t_0$  erhalten wir Abbildung 4 für die Wahrscheinlichkeit  $1 - \omega$ , dass der Prozess nicht ausstirbt. Wir beginnen entweder von einer Person in Fach  $E$  oder von einer Person in Fach  $I$ . Diese Wahrscheinlichkeit ist im September am höchsten. Dies ist vielleicht die Jahreszeit, in der die Gesundheitsbehörden den lokalen Masernepidemien die größte Aufmerksamkeit widmen sollten, um so schnell wie möglich zu reagieren, bevor sie eine schwere Epidemie auslösen. Zu anderen Jahreszeiten verschwinden Epidemien eher von selbst, selbst wenn  $R_\phi > 1$ .

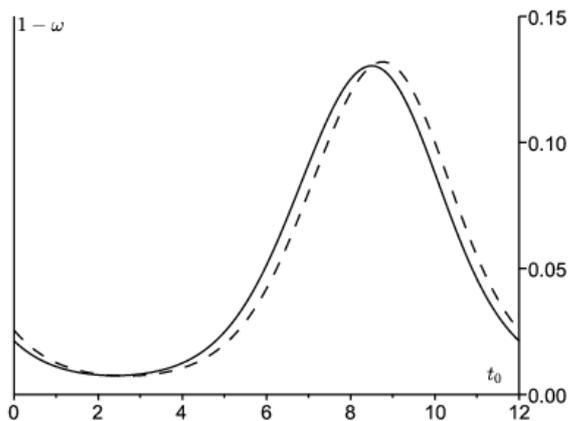


Abbildung 4. Wahrscheinlichkeit, dass der Prozess nicht aussterben wird,  $1 - \omega$ , als Funktion von  $t_0$  (im Januar bis Dezember). Wir starten von einer Person in Fach  $E$  (volle Linie) oder von einer Person in Fach  $I$  (gepunktete Linie) zur Zeit  $t_0$ .

Beachten Sie, dass die Spitzeninzidenz für die Welle 2011 im März 2011 auftrat (Abbildung 1). Die Schätzung für  $\psi$  legt nahe, dass die effektive Kontaktrate  $a(t)$  erreichte seinen Höhepunkt im Dezember 2010. Der Tiefpunkt zwischen den Wellen von 2010 und 2011 liegt im August oder September 2010, in der Saison, in der die Schätzung von  $1 - \omega$  am höchsten ist. Wenn wir die Welle von 2010 hauptsächlich zur Anpassung der Parameter verwendet hätten, wäre der Peak für  $1 - \omega$  nur um etwa einen Monat versetzt worden. Unabhängig von der Methode scheint  $1 - \omega$  höher oder niedriger zu sein, wenn die Inzidenz am niedrigsten ist und der Rückprall der Inzidenz beginnt.

Natürlich sollte berücksichtigt werden, dass dieses lineare SEIR-Modell eine stark vereinfachte Darstellung der Dynamik der Masernübertragung ist. Insbesondere wird die Altersstruktur nicht berücksichtigt und es wird ein sehr einfaches saisonales Erzwingen von Kontakten verwendet.

### 3.2 Wiedereinführung von Tierarten in die Naturschutzbiologie

Andere Bereiche der Populationsbiologie verwenden Verzweigungsprozesse, insbesondere die Naturschutzbiologie (Caswell, 2001). Stellen Sie sich zum Beispiel vor, dass eine Tierart, die in einer bestimmten Region ausgestorben ist, vom Menschen wieder eingeführt wird. Wie viele Tiere müssen wieder eingeführt werden, damit die Population eine gute Chance hat, zu bestehen? Bei einem Geburts- und Todesprozess für einen einzelnen Tierart beträgt die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens für eine Population von  $n$  Tieren  $\omega^n$  wobei  $\omega$  durch (1) gegeben ist. Wenn wir  $\omega$  kennen, können wir  $n$  so schätzen, dass  $\omega^n$  liegt unter einem bestimmten Risiko. Natürlich ist eine Wiedereinführung nur in Fällen sinnvoll, in denen  $\omega < 1$  ist, wofür  $\omega^n$  kann klein gemacht werden, indem man  $n$  groß genug wählt. Eine andere Frage stellt sich: Zu welcher Jahreszeit sollten Tiere wieder eingeführt werden, um die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens  $\omega$  zu minimieren? Die gleiche Frage stellt sich im Zusammenhang mit Geburts- und Todesprozessen mit mehreren Typen in einer periodischen Umgebung, mit der zusätzlichen Möglichkeit zu fragen, welcher Typ von Individuum wieder eingeführt werden sollte, um die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens zu minimieren.

Während zeitkontinuierliche Modelle in der Epidemiologie sehr beliebt sind, bevorzugen Naturschutzbiologen aus verschiedenen Gründen zeitdiskrete Modelle. Im Rest dieses Unterabschnitts erklären wir kurz, wie Extinktionswahrscheinlichkeiten in diesem Zusammenhang berechnet werden. Begründung des Zusammenhangs zwischen  $R_0$  und die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens ist im Fall der diskreten Zeit tatsächlich viel einfacher als im Fall der kontinuierlichen Zeit in Abschnitt 2. Sie folgt aus bekannten Verfahren

- für Prozesse mit mehreren Typen in einer konstanten Umgebung einerseits,
- für Prozesse vom Einzeltyp in einer deterministisch variierenden Umgebung (Athreya und Ney (1972); Haccou et al., 2005).

Betrachten Sie die zeitdiskreten Modelle

$$p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t).$$

$A(t)$  und  $B(t)$  sind quadratische Matrizen der Größe  $m$  mit positiven oder Null-Koeffizienten. Wir nehmen an

- $A(t+T) = A(t)$  und  $B(t+T) = B(t)$  für alle  $t$  ( $T$  ist eine ganze Zahl)
- der spektrale Radius von  $B(T-1) \cdots B(1)B(0)$  ist streng kleiner als 1
- $\sum_j B_{ij}(t) \leq 1$  für alle  $j$ .

Für die entsprechende stochastische Version müssen wir die Wahrscheinlichkeiten angeben  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  dass ein Individuum vom Typ  $j$  gebiert  $k_1$  Typ 1 Individuen, ...,  $k_m$  Individuen vom Typ  $m$  zwischen den Zeitpunkten  $t$  und  $t+1$ . Die Funktionen  $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$  sind periodische Funktionen der Periode  $T$  in Bezug auf  $t$ . Damit

$$A_{ij}(t) = \sum_{k_1, \dots, k_m} k_i F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t).$$

Der Koeffizient  $B_{ij}(t)$  gibt die Wahrscheinlichkeit an, dass eine Person vom Typ  $j$  zwischen  $t$  und  $t+1$  auf den Typ  $i$  übertragen wird. Ein Individuum vom Typ  $j$  zum Zeitpunkt  $t$  wird zum Zeitpunkt  $t+1$  durch eine Population ersetzt, deren Erzeugungsfunktion ist

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

Zwischen den Momenten  $t_0$  und  $t_0+T$  wird ein Individuum vom Typ  $j$  durch eine Population ersetzt, deren Erzeugungsfunktion  $h_j(x_1, \dots, x_m)$  wird durch Zusammensetzen der Erzeugungsfunktionen erhalten  $g_j(t, x_1, \dots, x_m)$  mit  $t = t_0, \dots, t_0+T-1$ . Wenn zum Beispiel  $T=2$ ,

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

Betrachten Sie die Momente  $(t_0+nT)_{n \geq 0}$ . Wir wissen aus der Theorie der Verzweigungsprozesse zu verschiedenen Typen in einer konstanten Umgebung, dass die Extinktionswahrscheinlichkeiten  $\omega_j$  ausgehend von einer Person vom Typ  $j$  zu der Zeit  $t_0$  sind die minimale Lösung auf  $[0, 1]^m$  vom System

$$\omega_j = h_j(\omega_1, \dots, \omega_m), \quad 1 \leq j \leq m.$$

Wir haben

$$\frac{\partial g_j}{\partial x_i}(t, 1, \dots, 1) = A_{ij}(t) + B_{ij}(t).$$

Die Mittelwertmatrix, d. H. Die Jacobi-Matrix in  $(1, \dots, 1)$ , ist

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

Wir nehmen an, dass diese Mittelmatrix primitiv ist und dass die generierenden Funktionen  $h_j$  sind nicht singular, d. h. es gibt keine Matrix  $Q$ , so dass

$$h_j(x_1, \dots, x_m) = \sum_k Q_{jk} x_k, \quad \forall j.$$

Satz 2 von Athreya und Ney (1972, S. 186) zeigt dies  $(\omega_1, \dots, \omega_m) = (1, \dots, 1)$  genau dann, wenn der spektrale Radius dieser Mittelwertmatrix kleiner oder gleich 1 ist. Dies entspricht äquivalent zu  $R_0 \leq 1$ , und

- $R_0$  ist der spektrale Radius von  $\mathcal{A}\mathcal{B}^{-1}$ ,
- $\mathcal{A}$  ist eine diagonale Blockmatrix  $\text{diag}(A(0), A(1), \dots, A(T-1))$

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

(Bacaer, 2009; Bacaer und Ait Dads, 2012). Mit  $p_i(t_0)$  Individuen vom Typ  $i$  ( $1 \leq i \leq m$ ) ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens

$$\omega = (\omega_1)^{p_1(t_0)} \cdots (\omega_m)^{p_m(t_0)}.$$

Die Schlussfolgerungen sind also völlig analog zum Fall der kontinuierlichen Zeit.

Betrachten Sie als Beispiel ein Modell mit nur einem Tierart:  $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$  mit  $T=2$ . Es wird angenommen, dass jedes Individuum zwischen den Zeitpunkten  $t$  und  $t+1$  einen Nachwuchs gemäß einer Poisson-Verteilung zur Welt bringt. Der Durchschnitt ist  $A(t)$ . Damit

$$g(0, x) = e^{A(0)(x-1)} (1 - B(0) + B(0)x),$$

$$g(1, x) = e^{A(1)(x-1)} (1 - B(1) + B(1)x).$$

Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens ausgehend von einem Individuum zum Zeitpunkt 0 ist die kleinste Lösung von

$$\omega = g(0, g(1, \omega)), \quad \omega \in [0, 1].$$

In ähnlicher Weise ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens ausgehend von einem Individuum zum Zeitpunkt 1 die kleinste Lösung für

$$\omega = g(1, g(0, \omega)), \quad \omega \in [0, 1].$$

Diese beiden Wahrscheinlichkeiten sind streng kleiner als 1, wenn

$$(A(1) + B(1))(A(0) + B(0)) > 1.$$

Dies entspricht  $R_0 > 1$ .  $R_0$  ist der spektrale Radius von

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

#### 4. Fazit

Studien haben versucht zu zeigen, wie unterschiedlich das Epidemierisiko in verschiedenen Monaten des Jahres ist. Sie verwendeten ein periodisches Modell. Sie berechneten "Reproduzierbarkeit"  $R(t_0)$  unter der Annahme, dass die Koeffizienten des Modells eingefroren sind. Sie zeichneten  $R(t_0)$  bezüglich  $t_0$  (Hartemink et al., 2009). Das Problem bei dieser Methode ist das  $R(t_0)$  kann die ganze Zeit kleiner als 1 sein, während die Krankheit endemisch wird.

Die in unserem Artikel verwendete Definition der Reproduzierbarkeit bestimmt eindeutig, ob eine Infektionskrankheit endemisch sein kann (Rebelo et al., 2012) und wie sich die endgültige Größe in epidemischen Modellen verhält (Bacaër und Gomes, 2009). Darüber hinaus hat es eine einfache biologische Interpretation als asymptotische Wachstumsrate nach Generation (Bacaër und Ait Dads, 2011; Bacaër und Ait Dads, 2012). Aber es hat den offensichtlichen Nachteil, zeitunabhängig zu sein. Ein weiterer epidemischer Risikoindex mit der richtigen und periodischen Schwelle wurde kürzlich von (Cushing und Ackleh, 2011) vorgeschlagen. Aber seine biologische Interpretation scheint etwas kompliziert.

Hier haben wir ein alternatives Maß für das Epidemierisiko berechnet, die Wahrscheinlichkeit, dass der mit der Linearisierung eines Epidemiemodells verbundene Verbindungsprozess nicht aussterben wird. Seine mathematische Haupteigenschaft ist das Schwellenphänomen (Satz von Abschnitt 2). (Bacaër, 2007, §5.2) hatte bereits vorgeschlagen, diese Wahrscheinlichkeit für Anwendungen in der Epidemiologie zu verwenden, jedoch nur den Fall von Populationen mit einem einzigen Typ berücksichtigt, für den es eine explizite Formel gibt. Die meisten Epidemiemodelle betreffen mehrere infizierte Kompartimente, beispielsweise bei durch Vektoren übertragenen Krankheiten. Das Epidemierisiko in solchen Modellen kann mit derselben numerischen Methode wie in Abbildung 2 analysiert werden.

Die Wahrscheinlichkeiten des Aussterbens interessieren auch die Naturschutzbiologie, insbesondere für die Wiedereinführung von Arten. Für einige Tierarten, insbesondere Vögel mit einer genau definierten Brutzeit, kann es ratsam sein, Modelle mit Jahreszeiten zu verwenden, um die Chance auf eine erfolgreiche Wiedereinführung richtig einzuschätzen.

## Verweise

- Allen LJS, Lahodny GE (2012) Extinction thresholds in deterministic and stochastic epidemic models. *J Biol Dynam* 6 : 590–611
- Anderson RM, May RM (1991) *Infectious Diseases of Humans : Dynamics and Control*. Oxford University Press, Oxford
- Athreya KB, Ney PE (1972) *Branching Processes*. Springer, Berlin
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number  $R_0$  for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull Math Biol* 69 : 1067–1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models : growth rate, basic reproduction number and entropy. *Bull Math Biol* 71 : 1781–1792
- Bacaër N, Ait Dads E (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. *J Math Biol* 62 : 741–762
- Bacaër N, Ait Dads E (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter  $R_0$  in periodic population models. *J Math Biol* 65 : 601–621
- Bacaër N, Gomes MGM (2009) On the final size of epidemics with seasonality. *Bull Math Biol* 71 : 1954–1966
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 : 421–436
- Ball F (1983) The threshold behaviour of epidemic models. *J Appl Prob* 20 : 227–241
- Baudon C, Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Poujol I, Maine C, Levy-Bruhl D (2011) Caractéristiques de l'épidémie de rougeole démarrée en France depuis 2008 : bilan des déclarations obligatoires pour les cas survenus jusqu'au 30 avril 2011. *Bull Epidemiol Hebd* 33/34 : 353–358
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cushing JM, Ackleh AS (2011) A net reproductive number for periodic matrix models. *J Biol Dyn* 6 : 166–188
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester
- Dietz K (1976) The incidence of infectious diseases under the influence of seasonal fluctuations. In : Breger J, Bühler W, Repges R, Tautu P (eds) *Mathematical Models in Medicine*. Springer, New York, p. 1–15
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) *Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hartemink NA, Purse BV, Meiswinkel R, Brown HE, de Koeijer A, Elbers ARW, Boender GJ, Rogers DJ, Heesterbeek JAP (2009) Mapping the basic reproduction number  $R_0$  for vector-borne diseases : a case study on bluetongue virus. *Epidemics* 1 : 153–161
- Hsieh PF, Sibuya Y (1999) *Basic Theory of Ordinary Differential Equations*. Springer, New York
- Inaba H (1988) A semigroup approach to the strong ergodic theorem of the multistate stable population process. *Math Pop Stud* 1 : 49–77
- InVS (2012) Epidémie de rougeole en France. Actualisation des données de surveillance au 16 mars 2012. <http://www.invs.sante.fr>
- Jagers P, Nerman O (1985) Branching processes in periodically varying environment. *Ann Probab* 13 : 254–268
- Keeling MJ, Rohani P (2008) *Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals*. Princeton University Press, Princeton
- Kendall DG (1948) On the generalised 'birth-and-death' process. *Ann Math Statist* 19 : 1–15
- Klein B, Macdonald PDM (1980) The multitype continuous-time Markov branching process in a periodic environment. *Adv Appl Probab* 12 : 81–93
- Lepoutre A, Antona D, Fonteneau L, Baudon C, Halftermeyer-Zhou F, Le Strat Y, Levy-Bruhl D (2011) Enquête nationale de séroprévalence des maladies infectieuses 2009–2010, 1ers résultats. *Med Mal Inf* 41(6) Suppl 1, 15–16. <http://www.infectiologie.com/site/medias/JNI/JNI11/CT/JNI2011-Sero-Inf-Lepoutre.pdf>
- Mingari Scarpello G, Ritelli D (2008) Closed form solution of a periodically forced logistic model. *Ann Univ Ferrara* 54 : 85–94
- Parent du Châtelet I, Antona D, Freymuth F, Muscat M, Halftermeyer-Zhou F, Maine C, Floret D, Lévy-Bruhl D (2010) Spotlight on measles 2010 : update on the ongoing measles outbreak in France, 2008–2010. *Euro Surveill* 15(36) : pii : 19656.
- Parham PE, Michael E (2011) Outbreak properties of epidemic models : the roles of temporal forcing and stochasticity on pathogen invasion dynamics. *J Theor Biol* 271 : 1–9
- Rebelo C, Margheri A, Bacaër N (2012) Persistence in seasonally forced epidemiological models. *J Math Biol* 64 : 933–949
- Roseau M (1997) Équations différentielles. In : *Encyclopédie Universalis* (ed.) Dictionnaire des mathématiques : algèbre, analyse, géométrie. Albin Michel, Paris, p. 222–244
- Smith HL, Waltman P (1995) *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, Cambridge
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite-dimensional population structure and time heterogeneity. *SIAM J Appl Math* 70 : 188–211
- Wang W, Zhao XQ (2008) Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J Dyn Diff Equ* 20 : 699–717
- Zhao XQ (2003) *Dynamical Systems in Population Biology*. Springer, New York