

关于周期性环境中灭绝的可能性

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, 法国邦迪
nicolas.bacaer@ird.fr

El Hadi Ait Dads

卡迪艾亚德大学数学系, 摩洛哥马拉喀什

摘要

对于周期性环境中具有几种类型的分支过程, 我们证明了当且仅当可重复性小于或等于1时, 灭绝的概率才等于1。该演示使用了合作系统渐近行为的结果微分方程组。在流行病学中, 可以将灭绝的可能性用作流行病风险的定期量度。例如, 我们研究了线性SEIR流行病模型和法国麻疹流行病的数据。还讨论了离散时间模型及其在保护生物学中的潜在应用。

1.简介

肯德尔 (Kendall, 1948) 研究了在可变环境中单一类型的出生和死亡过程。我们定义

- $a(t)$: 生育力
- $b(t)$: 在时间 t 的死亡率。

从当时的个人开始 t_0 , 灭绝的概率是

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

分母中的积分是有限的还是无限的。在这种情况下 $a(t+T) = a(t)$ 和 $b(t+T) = b(t)$, $\omega = 1$ 当且仅当

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

换一种说法, $\omega < 1$ 是 t_0 (Ball, 1983, p.235)。对人口规模的期望是解决

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

在恒定的环境中, 几种类型的出生和死亡过程是众所周知的 (Athreya和Ney, 1972, 第五章)。对于周期性环境, Klein和Macdonald (1980) 研究了不同类型种群的期望和方差, 但没有研究灭绝的可能性。另见 (Parham和Michael, 2011年)。期望方程组的形式为

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

- 向量 $I(t)$ 是不同类型期望的向量
- $A(t)$ 是系数为正或为零的生育力矩阵
- $-B(t)$ 是一个合作矩阵, 其中包含不同类型之间的死亡率和转移率。

Jagers和Nerman (1985) 研究了周期性环境中的连续时间分支过程, 该环境具有与年龄相关的死亡率和生育力, 但仅针对一种类型。该阈值是根据马尔萨斯参数制定的。

继安德森 (Anderson) 和梅 (May) (1991) 撰写的书之后, 许多建模人员使用可再现性来描述人口模型, 尤其是流行病模型的阈值。Bacaër和Guernaoui (2006, 第5节) 修改了可再现性的定义, 将其作为Diekmann和Heesterbeek (2000) 的下一代算子的光谱半径应用于周期模型的情况。他们还表明

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

适用于上述一种型号。因此, Bacaër (2007, §5.2) 将周期性的出生和死亡线性过程的阈值属性重构为单一类型, 如下所示: $\omega = 1$ 如果 $R_0 \leq 1$, 而 $\omega < 1$ 如果 $R_0 > 1$ 。

对于Klein和Macdonald (1980) 研究的几种类型的人群, R_0 可以定义为积分算子的光谱半径

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

关于周期 T 的周期连续函数的空间。这里

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

(身份矩阵)。Allen和Lahodny (2012) 最近总结了在恒定环境下几种类型的出生和死亡过程的再现性与灭绝概率之间的联系。

在本文中, 我们将周期性环境中的同一类分支过程视为几种类型的分支过程, 如Klein和Macdonald (1980)。我们证明了灭绝的可能性 ω 当且仅当等于 $R_0 \leq 1$ 。这扩展了关于周期性环境中单一类型人口和恒定环境中几种类型人口的结果。在第2节的证明中, 我们看到给出了灭绝概率的非线性微分方程组与上述期望矢量的线性系统密切相关。然后, 证明使用关于微分方程合作系统的渐近行为的结果。例如, 我们在3.1节中考虑了SEIR流行病模型及其线性化。灭绝的可能性是根据法国麻疹疫情的数据计算得出的。第3.2节讨论了离散时间模型的情况, 它们在保护生物学中用于估计再引入物种灭绝的可能性。第4节建议, 除了近年来提出的其他技术外, 还应将未灭绝的概率 $1-\omega$ 用作流行病风险的定期衡量指标。

2. 灭绝的可能性

首先考虑确定性线性总体模型

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

- $I = (I_1, \dots, I_m)$
- $A(t) = (A_{k\ell}(t))$, $A_{k\ell}(t) \geq 0$, $A(t)I(t)$ 是每单位时间产生的新个体数量,
- $B(t) = (B_{k\ell}(t))$ 与

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

系统 (2) 可以是非线性流行病模型的无病解附近的线性化。向量 $I(t)$ 代表各种感染区室中的人口。系数 $b_{\ell\ell}(t)$ 是退出率。 $b_{k\ell}(t)$ 是隔室之间的传输速率 ($k \neq \ell$)。我们认为

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

$-B(t)$ 是一个合作矩阵: 对角线之外的系数为正或零。我们猜测

- (H1) : 矩阵的至少一个系数 $A(t)$ 是严格正对所有 t
- (H2) : $M(t) = A(t) - B(t)$ 是所有 t 不可约的
- (H3) : 矩阵 $A(t)$ 和 $B(t)$ 是分段连续函数, $A(t+T) = A(t)$, $B(t+T) = B(t)$
- (H4) : $\exists \beta > 0, \forall \ell, \forall t, b_{\ell\ell}(t) \geq \beta$ 。

假设 (H4) 表示系统的主要Floquet乘数

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

即系数为正或为零的矩阵的光谱半径 $Z(T)$, 小于或等于 $\exp(-\beta T) < 1$ 。参见例如 (Inaba, 1988) 的引理1.1。如果人口死亡 $A(t) = 0$ 对于所有 t 。假设 (H4) 可以减弱, 但从生物学角度讲, 每个部分的死亡率都为非零是更现实的。

现在考虑与 (2) 相关的多类型出生和死亡过程。 $p(t, i_1, \dots, i_m)$ 是拥有的概率 i_k 车厢里的人 I_k 在时间 t 有 $1 \leq k \leq m$:

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

其中省略了系数的时间依赖性。该系统在短时间间隔 dt 内跟踪发生的情况。例如, 如果系统处于状态 $(i_1, \dots, i_k - 1, \dots, i_m)$, 则类型为 k 的人生成相同类型的新人的概率为 $A_{kk}(i_k - 1)dt$ 。在这种情况下, 系统以 $(i_1, \dots, i_k, \dots, i_m)$ 。以初始条件

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

目的是计算灭绝的可能性

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

回想一下, 方程 (2) 是通过在不同隔间中人数的期望来验证的 (Klein and Macdonald, 1980)。

提案。

- $\omega = 1$ 如果 $R_0 \leq 1$,
- $\omega < 1$ 如果 $R_0 > 1$ 。

证据。 生成功能

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

是方程式的解

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

有初始条件

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

该一阶线性偏微分方程的特征曲线为

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

所以

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

和

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

我们定义 $X^{(\tau)}(t)$, 系统的解决方案 (4)

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

使用 (3) 和 $t = \tau$ 在 (5) 中, 我们得到

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

因此灭绝的概率由下式给出

$$\omega = (\omega_1)^{I_1(t_0)} \dots (\omega_m)^{I_m(t_0)}, \quad \omega_\ell = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} X_\ell^{(\tau)}(\tau_0).$$

因此, 问题归结于对微分方程系统的研究 (4)。我们定义

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

我们获得

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

A^* 和 B^* 是从中转置的矩阵 A 和 B 。初始条件是

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

假设 (H3) 表示

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

为了应用 (Zhao, 2003) 的定理 2.3.4, 让我们检查该参考定理 3.1.2 的假设 (A1) - (A4) 的类似物, 不同之处在于系统 (8) 在单位立方体中演化 $K = [0, 1]^m$ 代替 \mathbb{R}_+^m 。首先, 系统 (8) 使 K 不变。确实, 如果 $F_\ell(s, Y^{(\tau)}(s))$ 是 (8) 的右侧, 如果 $Y \in K$,

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

(10) 中的严格不等式归因于 (H4)。的命题B.7 (Smith和沃尔特曼, 1995) 显示, 在任何初始条件 k 在时间 s_0 然后, (8) 的对应解仍在 K 中。此外, 根据 (10),

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

系统 (8) 在 K 中是协作的:

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

根据Kamke定理 (Smith和Waltman, 1995年, 定理B.1), 系统 (8) 在 K 上的Poincaré应用是单调的。假设 (H2) 表示雅可比矩阵

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

是不可约的。此属性和严格不等式 (10) 暗示 (8) 在庞加莱应用 k , 哪个项目的时间的解决方案 s_0 直到时间 $s_0 + T$, 实际上是高度单调的。确实, 如果

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

也就是说 $Y_\ell(s_0) \leq Y'_\ell(s_0)$ 为了一切 ℓ , 那么我们有

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

两个向量是不同的 \hat{K} 。在中使用不可约 \hat{K} , (Smith and Waltman, 1995) 的定理B.3表明:

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

系统 (8) 严格地是次均质的。确实, 对于一切 $\alpha \in (0, 1)$ 和 $Y \in K$ 与 $Y_\ell > 0$ 为了一切 ℓ , 我们有

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

因此, $F_\ell(s, \alpha Y) \geq \alpha F_\ell(s, Y)$ 和 $F(s, \alpha Y) \neq \alpha F(s, Y)$ 根据假设 (H1)。

我们有 $F(s, 0) = 0$ 。我们定义 $f(s, Y)$, 的线性部分 $F(s, Y)$ 近 $Y = 0$

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

因此 $F_\ell(s, Y) \leq f_\ell(s, Y)$ 并且考虑假设 (H1), $F(s, Y) \neq f(s, Y)$ 如果 $Y_\ell > 0$ 为了一切 ℓ 。

系统中占主导地位的Floquet乘数 $\frac{dY}{ds} = M^*(\tau - s)Y$ 与系统相同 $\frac{dY}{dt} = M(t)Y$ 。确实, 让我们观察解 (以单位矩阵为时间0的初始条件) $\Phi_1(t)$, $\Phi_2(t)$, $\Phi_3(t)$ 和 $\Phi_4(t)$ 的

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

第二个系统与第一个系统相同, 但时间有所延迟。第三个是第二个的转置。第四个与第三个相同, 除了时间相反。所以

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

(Hsieh和Sibuya, 1999年)。因此, 光谱半径 ρ_0 的 $\Phi_1(T)$ 等于 $\Phi_4(T)$, 如宣布。

应用 (Zhao, 2003) 的定理2.3.4。用 $\rho_0 \leq 1$, 系统 (8) 的平衡0通常在 K 上渐近稳定。特别是,

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

用 $\rho_0 > 1$, 系统 (8) 具有周期 T 的单个严格正周期解, 它在时点是全局渐近稳定的 $K \setminus \{0\}$ 并吸引 $Y^{(\tau)}(s)$ 如果 $s \rightarrow +\infty$ 。

借助 (6), 我们看到

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

如果

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

功能 $\tau \mapsto p(\tau, 0, \dots, 0)$ 明显增加, 例如因为

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

此函数也 ≤ 1 ，是一个概率。所以 $X_\ell^{(\tau)}(t_0)$ 收敛到极限 $\omega_\ell \leq 1$ 如果 $\tau \rightarrow +\infty$ 。

让我们回到时间逆转的系统 (4)。我们有 $X_\ell^{(\tau)}(t_0) = 1 - Y_\ell^{(\tau)}(\tau - t_0)$ 。使用 (9)，我们拥有了一切 $\tau > t_0$ 和所有 n

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

用 $n \rightarrow +\infty$ ，我们得出的结论是 $\omega_\ell = 1$ 如果 $\rho_0 \leq 1$ ，而 $\omega_\ell < 1$ 如果 $\rho_0 > 1$ 。

最后，示范还需要回顾增长率之间的联系。 r_0 (如 $\rho_0 = e^{r_0 T}$) 和可重复性 R_0 (Bacaerand Guernaoui, 2006; Bacaerand Ait Dads, 2011; Thieme, 2009) : $r_0 \leq 0$ 当且仅当 $R_0 \leq 1$ 。

注1. 根据第1节，系统 (2) 的重现性是积分算子的光谱半径

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

在周期为 T 的周期连续函数的空间上，其值为 \mathbb{R}^m 。该算子相对于 $A(t)$ 。系统

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

具有等于1的可再现性，换句话说，优势Floquet乘数等于1。这提供了一种计算可再现性的数值方法。(Bacaer, 2007, §3.4, §4.2, §5.1) 将其用于多个特定模型，例如SEIR模型和媒介疾病模型，然后由 (Wang and Zhao, 2008) 推广。

注意2. 在已经注意到系统转置 (2) 的作用之后，让我们提一下 R_0 以及一阶Sturm-Liouville问题。考虑系统 $dV/dt = -B(t)V(t)$ 边缘条件 $V(0) = V(T)$ 。随后 (Roseau, 1997)，相关的格林函数由下式给出：

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

如 (Bacaer, 2007, §2)。让我们记住 $dZ/dt = -B(t)Z(t)$ 和 $Z(0) = \mathbb{I}$ 。微分特征值问题的解决方案

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

由积分特征值问题的解给出

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

这个问题的主要特征值是 $\lambda = 1/R_0$ (参见Bacaer和Ait Dads (2012) 和Thieme (2009))。

3.例子

3.1麻疹的简单流行病模型

考虑一个线性SEIR模型来开始流行：

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

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

Dietz (1976) 例如研究了这种模型。

- E 感染但没有传染的人数
- I 是感染人数
- $1/b$ 是平均延迟时间
- $1/c$ 是平均传染期
- μ 是死亡率
- $a(t)$ 是有效的接触率，即接触率与传播概率的乘积。我们假设它是周期为 $T = 1$ 年的周期性正函数，该函数模拟季节性。
- ϕ 是通过疫苗接种或先前感染而免疫的人群比例。我们有 $0 \leq \phi < 1$ 。

参数 b , c 和 μ 严格为正。

第2节中的所有假设均满足

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

我们从整个初始条件出发，计算出生和死亡过程的灭绝概率 ω 以及与 (13) 相关的几种类型的灭绝概率 $(E(t_0), I(t_0)) \neq (0, 0)$ 。我们首先选择 $\tau - t_0$ 与 T 相比非常大。从 (6), (7) 和 (8) 我们知道

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

与

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

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

如果 $0 < s < \tau - t_0$,

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

这些方程计算 ω 。最后，我们必须重复使用具有较大 τ 值的相同算法，以验证 ω 的近似值确实与 τ 的选择无关，只要已将其第一个值选择得足够大即可。

例如，请考虑一下法国在2008-2011年期间再次出现的麻疹流行病（图1；2006和2007年报告的病例不到50例）。在2007年，鉴于接种疫苗的覆盖面，据估计法国约有10%的两岁儿童和7%的六岁儿童会得麻疹（Parent duChâtelet等人，2010年，第4页）。在2009-2010年间，约有8%的6至29岁人口易感（Lepoutre等，2011，第5页）。鉴于法国的总人口（6500万居民），可以估计处于危险中的人口超过200万人。此外，图1中报告的累计病例数约为22,000，据估计，在某些地方，实际病例数是报告的两倍（Parent duChâtelet等人，2010年，第3页）。因此，易感人群在2008-2011年期间可能保持相对稳定，这证明了线性化模型 (11) - (12) 是合理的。

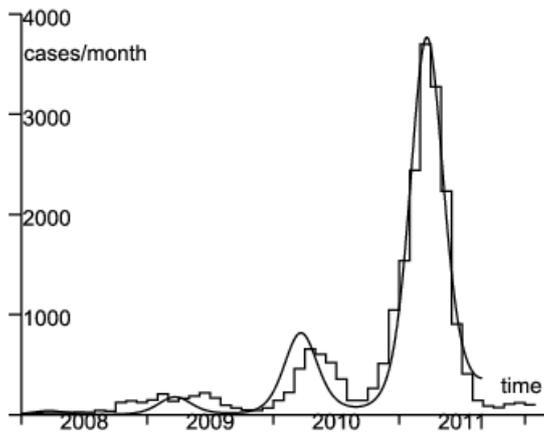


图1. 2008年1月至2012年2月每月报告的麻疹病例数（阶梯功能）（数据来自（InVS，2012年）和（Parent duChâtelet等人，2010年）。更好地拟合（平滑曲线）2008年1月至2011年7月的数据。

为了简单起见，假设 $a(t) = \bar{a}(1 + \varepsilon \cos(\omega t - \psi))$ 与 $\omega = 2\pi/T$ 和 $T = 1$ 年。该表达式是周期函数傅里叶级数发展的开始 $a(t)$ 。其他形式 $a(t)$ ，如阶梯函数（Keeling和Rohani，2008），也可以使用。如果对年龄进行分层的研究表明已转入学校，则强制上楼梯特别合适。但是，似乎并非如此。发病率最高的是未上学的一岁以下儿童。报告的病例中位年龄在2010年为14岁，在2011年为16岁，但大多数病例不到30岁（Baudon等，2011）。因此，中位数年龄对于麻疹等疾病特别高。实际上，发病年龄结构比学校教育更能反映易感人群的年龄结构。一岁以下的儿童尚未接种疫苗。如上所述，1至30岁的人群中约有8%易感；在30至50岁的人群中，只有1-2%易感（Lepoutre等人，2011）。这种特殊的结构是由于在1983年推荐了麻疹疫苗和1986年推荐了MMR疫苗（麻疹，腮腺炎，风疹）之后，1980年代麻疹的发病率迅速下降。

为了估计未知参数，我们将确定性模型 (11) - (12) 与2008年1月开始至2011年7月之间的数据进行比较，该模型对应于与 (13) 相关的随机过程的期望。然后采取控制流行病。不能再假定参数与以前相同。在2011年底没有疫情流行的情况下，可以看到它们的效果。

我们猜测 $1/b = 8$ 天和 $1/c = 5$ （Keeling and Rohani，2008）§3.2.2.1中的天数。与 b 和 c 相比，死亡率 μ 可以忽略不计： $1/\mu = 70$ 年份。令 f 为实际报告病例的分数。我们使用函数确定图1中报告的病例的发生率 $f c I(t)$ 。系统 (11) - (12) 是线性的，也可以通过功能进行检查 $\hat{E}(t) = f E(t)$ 和 $\hat{I}(t) = f I(t)$ 。因此，目标是找到 $\hat{E}(t^*)$, $\hat{I}(t^*)$, ε , ψ 和产品 $\bar{a}(1-\phi)$ 以便 $c \hat{I}(t)$ 最适合数据。到数据的距离是通过每月发生率差异的绝对值之和来衡量的。由于其规模，这往往会给2011年的海浪带来更大的影响。无论如何，2008年和2009年的数字很小，而且有些不规则，可能是由于从国外引进病例引发了几起当地流行病。我们不能希望与流行曲线这部分的确定性模型很好地吻合，该模型尚未达到其“稳定”形式（就洛特卡的稳定人口理论而言）。至于2010年的浪潮，其高峰比2011年的浪潮晚了一个月，这可能是由于人口的

随机性或 $a(t)$ 由于环境的随机性，它不是真正的周期性。除了这些说明以外，考虑到模型的简单性，还存在相对较好的拟合度（至少对于2011年的wave）。

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

(图1)。

使用这些参数值，我们可以模拟出生和死亡过程。图1仅显示了每月病例数的预期。在随机版本中，流行病在许多模拟中都被扑灭。图2显示了一个流行病并未结束且不同波的大小与图1中的数据处于同一数量级的模拟（在找到这样的示例之前，必须进行数十次模拟）。

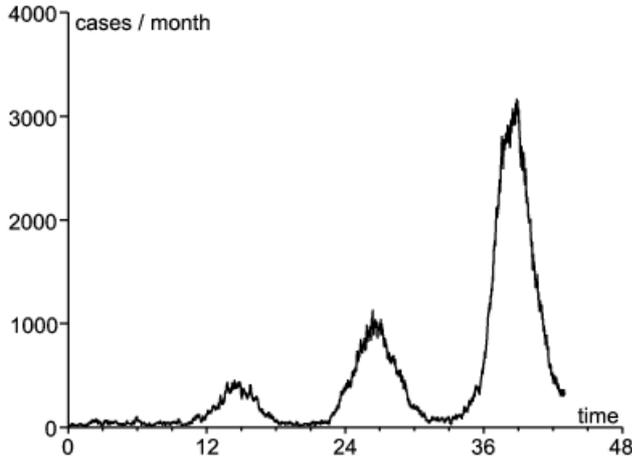


图2.报告的案件数 $c\bar{I}(t)$ 使用参数值模拟出生和死亡过程中的时间（以月为单位）(17)。初始条件是 $\bar{E}(t^*) = 3$ 和 $\bar{I}(t^*) = 2$ 。

我们保持符号 R_0 如果 $\phi = 0$ 。根据 (Bacaer, 2007, §3.4)，可再性 R_ϕ 其特征是周期线性系统

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

有一个占主导地位的Floquet乘数等于1。 $R_\phi \simeq 1,06$ 。注意 R_ϕ 仅略高于1。这是因为90%的总人口已经通过疫苗接种或以前的感染得到了保护。

我们还注意到系统(18)具有 $a(t)$ 正弦曲线可以转化为Mathieu的数学物理微分方程，就像Mingari Scarpello和Ritelli (2008) 研究的人口模型一样。

使用公式(14) - (16)，我们可以计算概率 $1 - p(\tau, 0, 0)$ 该过程在时间 τ ($\tau \geq t_0$)。我们从隔室 E 中的人开始，或者从隔室中的人开始 I (图3)。不出所料 $1 - p(\tau, 0, 0)$ 如果收敛到极限 $1 - \omega$ $\tau \rightarrow +\infty$ 。根据图3，灭绝最有可能发生在初始日期之后的第一年。

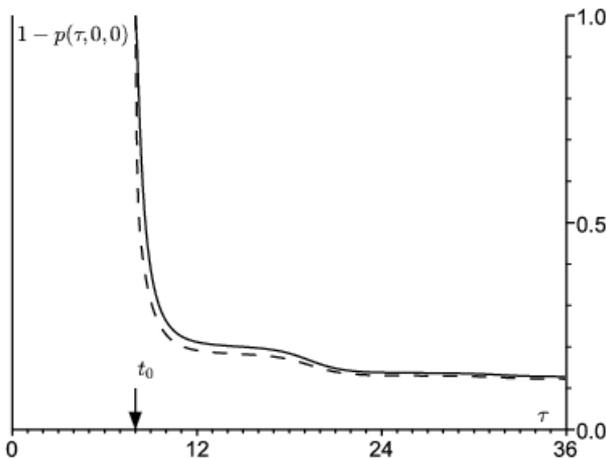


图3.概率 $1 - p(\tau, 0, 0)$ 该过程没有在时间 τ 停止（以月为单位， $\tau \geq t_0$ ），从隔室 E （实线）中的人开始或从隔室中的人开始 I （虚线） t_0 。这里 t_0 对应于9月初。

通过选择足够大的 τ 并针对不同的值重复计算 t_0 ，我们获得图4的概率为 $1-\omega$ ，该过程将不会消失。我们从隔室 E 中的人开始，或者从隔室中的人开始 I 。这种可能性在9月份最高。也许每年的这个时候，卫生官员应该最关注麻疹的地方流行病，以便在引发重大流行病之前尽快采取行动。在一年中的其他时间，流行病更可能自行消失，即使 $R_0 > 1$ 。

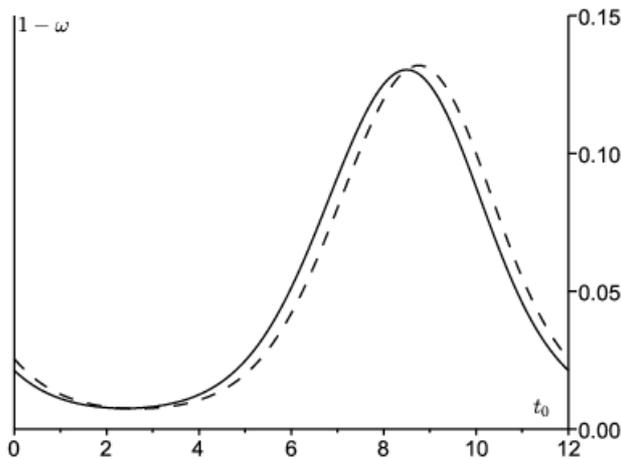


图4.该过程不会消失的概率， $1-\omega$ ，是 t_0 （在一月至十二月）。我们从隔室 E （实线）中的人开始或从隔室中的人开始 I （虚线） t_0 。

请注意，2011年波动的峰值发生在2011年3月（图1）。 ψ 的估计表明有效接触率 $a(t)$ 在2010年12月达到顶峰。2010年和2011年之间的波谷在2010年8月或2010年9月，此时 $1-\omega$ 的估计值最高。如果我们主要使用2010年的波动来调整参数，则 $1-\omega$ 的峰值只会被抵消大约一个月。因此，无论采用哪种方法，当发病率最低且发病率开始反弹时， $1-\omega$ 似乎更高或更低。

当然，应该记住，这种线性SEIR模型是麻疹传播动力学的过度简化表示。特别是，它没有考虑年龄结构，而是使用非常简单的季节性联系方式强迫。

3.2在保护生物学中重新引入动物物种

人口生物学的其他领域使用分支过程，特别是保护生物学（Caswell, 2001）。例如，假设某个区域灭绝的动物物种被人类重新引入。必须重新引入几只动物，才能使种群有很大的生存机会？对于单一类型动物的生灭过程， n 种动物种群灭绝的概率为 ω^n ，其中 ω 由（1）给出。知道了 ω ，我们就可以这样估计 n ： ω^n 低于一定风险。当然，重新引入仅在 $\omega < 1$ 的情况下才有意义，对于 ω^n 通过选择足够大的 n 可以使它变小。另一个问题出现了：应该在一年中的什么时候重新引入动物，以最大程度地减少灭绝 ω 的可能性？在周期性环境中的多种类型的出生和死亡过程的背景下，会出现相同的问题，另外还有一个可能性，即询问应重新引入哪种类型的个体以最大程度地减少灭绝的可能性。

尽管连续时间模型在流行病学中非常流行，但是出于各种原因，保护生物学家倾向于使用离散时间模型。在本小节的其余部分，我们将简要说明在这种情况下如何计算灭绝概率。两者之间联系的合理性 R_0 而且离散时间的灭绝概率实际上比第2节中的连续时间要简单得多。

- 一方面，对于恒定环境中的多种类型的过程，
- 另一方面，在确定性变化的环境中，单一类型的过程也是如此（Athreya和Ney（1972）；Haccou等人，2005）。

考虑离散时间模型

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

$A(t)$ 和 $B(t)$ 是大小为 m ，正系数或零系数的平方矩阵。我们猜测

- $A(t+T) = A(t)$ 和 $B(t+T) = B(t)$ 对于所有 t （ T 是整数）
- 的光谱半径 $B(T-1) \cdots B(1)B(0)$ 严格小于1
- $\sum_j B_{ij}(t) \leq 1$ 对于所有 j 。

对于相应的随机版本，我们必须指定概率 $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$ 一个 j 型个体的出生 k_1 类型1个人， \dots ， k_m 在时间 t 和 $t+1$ 之间的 m 型个体。功能 $F_{k_1, \dots, k_m}^{(j)}(t)$ 是周期 T 相对于 t 的周期函数。所以

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

系数 $B_{ij}(t)$ 给出了类型 j 的个体在 t 和 $t+1$ 之间转移到类型 i 的概率。在时间 t 处类型为 j 的个体在时间 $t+1$ 处被其生成函数为

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

片刻之间 t_0 和 $t_0 + T$, 类型 j 的个体 被其生成函数的总体替代 $h_j(x_1, \dots, x_m)$ 通过合成生成函数获得 $g_j(t, x_1, \dots, x_m)$ 与 $t = t_0, \dots, t_0 + T - 1$ 。例如 $T = 2$,

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

考虑一下时刻 $(t_0 + nT)_{n \geq 0}$ 。从恒定过程中的分支过程理论到几种类型, 我们知道灭绝概率 ω_j 从当时类型为 j 的个人开始 t_0 是最小的解决方案 $[0, 1]^m$ 系统的

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

我们有

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

均值矩阵, 即 $(1, \dots, 1)$ 中的雅可比矩阵为

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

我们假设均值矩阵是原始的, 并且生成函数 h_j 不是奇异的, 即没有矩阵 Q 使得

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

Athreya and Ney (1972, p. 186) 的定理2表明: $(\omega_1, \dots, \omega_m) = (1, \dots, 1)$ 当且仅当此均值矩阵的光谱半径小于或等于1时。这等效于 $R_0 \leq 1$ 和

- R_0 是的光谱半径 $\mathcal{A}B^{-1}$,
- \mathcal{A} 是对角块矩阵 $\text{diag}(A(0), A(1), \dots, A(T-1))$

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

(Bacaër, 2009年; Bacaër和Ait Dads, 2012年)。用 $p_i(t_0)$ i 型个人 ($1 \leq i \leq m$), 灭绝的概率为

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

因此, 结论完全类似于连续时间的情况。

例如, 考虑一个只有一种动物的模型, $p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t)$, 带有 $T = 2$ 。假定每个人根据泊松分布在时间 t 和 $t+1$ 之间为后代生育。平均值是 $A(t)$ 。所以

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

从个体在时间0开始的灭绝概率是

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

同样, 在时间1从一个人开始灭绝的概率是

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

如果这两个概率严格小于1

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

这相当于 $R_0 > 1$ 。 R_0 是的光谱半径

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

4. 结论

研究试图证明在一年中不同月份的流行风险如何变化。他们使用了周期性模型。他们计算出“可重复性” $R(t_0)$, 假设模型的系数冻结。他们画了 $R(t_0)$ 就.....而言 t_0 (Hartemink et al., 2009)。这种方法的问题是 $R(t_0)$ 在疾病成为地方病的同时, 可能一直少于1。

我们在本文中使用的可重复性定义清楚地确定了传染病是否可以地方病 (Rebelo等人, 2012), 以及在流行病模型中最终大小的行为方式 (Bacaër和Gomes, 2009)。此外, 它具有简单的生物学解释, 即世代的渐近增长率 (Bacaër和Ait Dads, 2011; Bacaër和Ait Dads, 2012)。但这显然具有与时间无关的缺点。(Cushing and Ackleh, 2011) 最近提出了另一种具有正确阈值且具有周期性的流行病风险指数。但是其生物学解释似乎有点复杂。

在这里, 我们已经计算出流行病风险的另一种度量, 即与流行病模型的线性化相关的连接过程不会消失的可能性。它的主要数学特性是阈值现象 (第2节的命题)。(Bacaër, 2007年, 第5.2节) 已经建议将这种可能性用于流行病学研究中, 但仅考虑了单一类型人群的情况, 对此有一个明确的公式。大多数流行病模型都涉及多个感染区室, 例如在媒介传播疾病的情况下。可以使用与图2相同的数值方法来分析此类模型中的流行病风险。

灭绝的可能性也引起保护生物学的兴趣, 特别是对于物种的重新引入。对于某些动物物种, 尤其是具有明确筑巢期的鸟类, 使用具有季节的模型来正确评估成功引入的机会可能是明智的。

参考文献

- 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