

على التكاثر في بيئة عشوائية

J. Math. Biol. 67 (2013) 1729–1739

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01267142>

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement ، بوندي ، فرنسا
nicolas.bacaer@ird.fr

Mohamed Khaladi

جامعة القاضي عياض ، قسم الرياضيات ، مراكش ، المغرب

الملخص

لاحظنا دراسة مفهوم التكاثر R_0 ، لمشاكل ديناميات السكان في بيئات عشوائية. للتبسيط، نفترض أن البيئات المتعاقبة تتبع سلسلة ماركوف. R_0 هو نصف القطر الطيفي لمشغل الجيل التالي. يحدد موقفها بالنسبة إلى 1 دائمًا نمو أو انخفاض عدد السكان في المحاكاة، على عكس معلمة أخرى مقترحة في مقالة حديثة [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. يحدد موضع هذه المعلمة الأخيرة فيما يتعلق بـ 1 النمو والانخفاض في توقعات السكان. R_0 يتم حسابها بسهولة في حالة النماذج السكانية العددية بدون أي هيكل. نحن مهتمون بشكل رئيسي بنماذج زمنية منفصلة ولكن يتم ذكر نماذج زمنية مستمرة أيضًا.

1. مقدمة

في هذه المقالة، نعتبر النماذج السكانية للنموذج

$$p(t+1) = X(t)p(t), \quad X(t) = A(t) + B(t), \quad t = 0, 1, \dots$$

مع $p(0)$ معين \mathbb{R}^m . ناقل $p(t)$ يمثل المكونات المختلفة للسكان. $A(t)$ و $B(t)$ هي مصفوفات مربعة بحجم m مع المعاملات $0 \leq t$ لجميع t . $A(t)$ مصفوفة ولادة. $B(t)$ مصفوفة للبقاء. لتبسيط، نفترض أن المصفوفات $(A(t), B(t))$ يتم اختيارهم من قائمة محدودة من البيئات $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$. تتبع البيئة من النوع i بيئة من النوع j ($1 \leq i, j \leq K$) مع احتمال $M_{i,j}$. مع احتمال μ_i ، $(A(0), B(0))$ من النوع i . نفترض أن المصفوفة $M = (M_{i,j})$ من سلسلة ماركوف هذه لا يمكن اختزاله. لمصفوفات البقاء معنى بيولوجي إذا

$$\sum_i B_{i,j}^{(k)} \leq 1, \quad \forall j, \quad \forall k.$$

نفترض أيضًا:

- $\exists \kappa, \quad \|B^{(\kappa)}\|_1 = \max_j \sum_i B_{i,j}^{(\kappa)} < 1$ (H1)
- (H2) المصفوفات $A^{(k)} + B^{(k)}$ هي "ergodic" (كاسويل، 2001).

على سبيل المثال، المصفوفات البدائية ذات مصفوفة الورد الشائعة هي ergodic. يمكن إضعاف بعض هذه الافتراضات.

هناك أدبيات كبيرة حول هذه النماذج السكانية في بيئة عشوائية (Lewontin و Cohen، 1969؛ Tuljapurkar، 1990). نحدد

$$|p(t)| = \sum_i p_i(t) \quad \bullet$$
$$\|\cdot\| \text{ معيار مصفوفة.} \quad \bullet$$

مع الافتراضات المذكورة أعلاه،

$$r = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\log |p(t)|)/t = \lim_{t \rightarrow +\infty} (\log \|X(t-1)X(t-2) \cdots X(0)\|)/t. \quad (1)$$

يكاد يكون هذا الحد موجودًا بشكل مستقل وهو مستقل عن الحالة الأولية والتسلسل الخاص للبيانات المختارة عشوائيًا على طول سلسلة ماركوف (Tuljapurkar ، 1990 ، ص 26). للإشارة إلى اعتماد معدل النمو r على المصفوفات ، نكتب $r = r(A, B)$. إذا كان متجه السكان على سبيل المثال عدديًا وإذا كانت البيئات مستقلة وموزعة بشكل متماثل ، فعندئذٍ

$$M_{i,j} = m_j \quad \forall i, j,$$

و

$$r(A, B) = \sum_k m_k \log(A^{(k)} + B^{(k)}) \quad (2)$$

(Haccou وآخرون ، 2005 ، §2.9.2).

قام باكير وجبرناوي (2006) بتعميم الفكرة الكلاسيكية للتكاثر ، والتي تسمى أيضًا معدل التكاثر ، في حالة البيئات الدورية. R_0 هو معدل نمو مقارب بالحيل (Bacaër و Ait Dads ، 2011 و Thieme (2009 ، §5.1) درس (2012). Inaba (2012) حالة البيئات الحتمية في وقت مستمر ولكن ليس دوريًا. في مقال حديث ، اقترح (Hernandez-Suarez et al. ، 2012) تكييف قابلية التكاثر مع النماذج ذات البيئات العشوائية. ومع ذلك ، يبدو أن موقفهم R_0 مقارنة بـ 1 لا تقرر دائمًا ما إذا كان عدد السكان يزيد أو ينقص في النهاية (سيتم عرض مثال مضاد أدناه). في هذه المقالة ، نفسر كيف R_0 يجب حسابها لإعطاء العتبة الصحيحة: هذا هو الحل الوحيد للمعادلة

$$r(A/R_0, B) = 0. \quad (3)$$

بعبارة أخرى ، R_0 هو العدد الذي يجب أن تقسم به جميع معدلات المواليد حتى يصل السكان إلى الوضع الحرج حيث لا يحدث نمو أسي أو انحلال أسي. مثل هذا الوصف R_0 تم تسليط الضوء على البيئات الثابتة بواسطة (Li and Schneider ، 2002 ، Theorem 3.1) وللبيئات الدورية في وقت مستمر أو منفصل بواسطة (Bacaër ، 2007 ، §3.4) و (Bacaër ، 2009 ، section 4).

في القسم 2 ، يتم تعريف قابلية التكاثر على أنها نصف القطر الطيفي "المشغل الجيل التالي" وفقًا لمصطلحات (ديكمان وهيستريبك ، 2000). وفقًا للمقترح 1 ، $R_0 > 1$ إذا فقط إذا $r > 0$. يوضح الاقتراح 2 أنه يمكن حساب الاستنساخ باستخدام المعادلة (3). صيغة التكاثر التي تم الحصول عليها للبيئات الدورية بواسطة (Bacaër ، 2009) هي حالة خاصة لنهج هذه المقالة. يوضح القسم 3 أن المعلمة التي تم تقديمها مؤخرًا بواسطة (Hernandez-Suarez et al. ، 2012) تحدد النمو أو الانخفاض في توقعات السكان. يركز القسم 4 على الحالة العددية ، التي يتم حساب التكاثر لها بسهولة. يتم عرض أمثلة عددية في القسم 5. يناقش القسم 6 بإيجاز نماذج الوقت المستمر للارتباط بمقال حديث (Artalejo et al. ، 2012). يشرح الاستنتاج الفرق بين قابليتنا للتكاثر وتلك الخاصة بـ (Hernandez-Suarez et al. ، 2012). هناك نفس الاختلاف بين توقع معدل النمو ومعدل النمو للتوقعات. كان هذا الاختلاف موضوع الكثير من النقاش (Cohen و Lewontin ، 1969 ؛ Tuljapurkar ، 1990).

2. تعريف وخصائص R_0

كما هو الحال في الحالة الدورية (Baca andr و Ait Dads ، 2011 و Thieme (2009 ، §5.1) درس (2012) ، فإننا نقسم السكان إلى أجيال. $q(n, t)$ هو ناقل السكان الذي ينتمي إلى الجيل n في الوقت t : لجميع $t \geq 0$ و $n \geq 0$ ،

$$\begin{aligned} q(0, 0) &= p(0), & q(0, t+1) &= B(t)q(0, t) \\ q(n+1, 0) &= 0, & q(n+1, t+1) &= A(t)q(n, t) + B(t)q(n+1, t). \end{aligned} \quad (4)$$

لاحظ أن الصفر في الجانب الأيمن من المعادلة $q(n+1, 0) = 0$ هو متجه الصفر \mathbb{R}^m . إذا

$$p(t) = \sum_{n \geq 0} q(n, t)$$

ثم

$$p(t+1) = (A(t) + B(t))p(t) \quad \forall t \geq 0.$$

نحدد

$$L = \ell^1(\mathbb{N}, \mathbb{R}^m) = \left\{ (x(0), x(1), \dots); \quad x(t) \in \mathbb{R}^m \quad \forall t \geq 0, \quad \|x\| = \sum_{t \geq 0} \sum_{i=1}^m |x_i(t)| < +\infty \right\}.$$

ثم L هو مساحة Banach مع هذا المعيار. لاحظ أن (4) مكتوب أيضًا

$$q(n+1, 0) = 0, \quad -B(t)q(n+1, t) + q(n+1, t+1) = A(t)q(n, t). \quad (5)$$

أعرض عوامل التشغيل $\mathcal{A} : L \rightarrow L$ ، $\mathcal{B} : L \rightarrow L$ وعامل الهوية $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ مع كل شيء $x \in L$ و $t \geq 0$

$$\begin{aligned} (\mathcal{A}x)(0) &= 0, & (\mathcal{A}x)(t+1) &= A(t)x(t), \\ (\mathcal{B}x)(0) &= 0, & (\mathcal{B}x)(t+1) &= B(t)x(t), \\ (\mathcal{I}x)(t) &= x(t). \end{aligned}$$

لأن $A(t)$ و $B(t)$ يتم اختيارهم من بين مجموعة محدودة من المصفوفات، فمن الواضح أن $\mathcal{A}x \in L$ و $\mathcal{B}x \in L$ إذا $x \in L$. بالإضافة إلى ذلك، \mathcal{A} و \mathcal{B} هي عوامل خطية محدودة.

ليما 1. نصف القطر الطيفي $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ يساوي $e^{r(A, B)}$.

إثبات. نحدد $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$. للجميع $x \in L$ و $\tau \geq 1$ لدينا

$$(\mathcal{X}^\tau x)(t) = 0, \quad 0 \leq t \leq \tau - 1,$$

$$(\mathcal{X}^\tau x)(t) = X(t-1)X(t-2) \cdots X(t-\tau)x(t-\tau), \quad t \geq \tau.$$

رأينا (1) وصيغة الشعاع الطيفي لدينا

$$\rho(\mathcal{X}) = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \|\mathcal{X}^\tau\|^{1/\tau} = e^{r(A, B)},$$

أين $\|\cdot\|$ هو معيار المشغل المرتبط بمعيار المتجه.

ليما 2. $r(0, B) < 0$: ينطفيء السكان إذا لم تكن هناك ولادات.

إثبات. لقد فعلنا $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$ للجميع k و $\|B^{(k)}\|_1 < 1$. البيئية κ يظهر (إذا $t \rightarrow +\infty$ في جزء موجب π_κ من طن من المعادلة (1) لأن سلسلة ماركوف هي غير القابل للاختزال. لكن $\|\cdot\|_1$ هو معيار الضرب الفرعي. لذا نحصل $\|B^{(k)}\|_1 < 1$ و $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(k)}\|_1 < 0$.

لأن $r(0, B) < 0$ يظهر ليما 1 ذلك $\rho(\mathcal{B}) < 1$. لذا $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ غير قابل للانعكاس: إذا $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$ ، ثم

$$x = (\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}y = y + \mathcal{B}y + \mathcal{B}^2y + \cdots,$$

هذا يعني

$$x(t) = \sum_{\tau=0}^t B(t-1)B(t-2) \cdots B(\tau)y(\tau)$$

ل $t \geq 0$. إذا $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ ثم المعادلة (5) تعادل

$$(\mathcal{I} - \mathcal{B})q_{n+1} = \mathcal{A}q_n,$$

هذا يعني

$$q_{n+1} = (\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1} \mathcal{A}q_n.$$

لأن $q_0 \in L$ ، لدينا $q_n \in L$ ل $n \geq 1$. نحدد $g_n = \mathcal{A}q_n$. بهذه الطريقة، $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ هو ناقل الموالي بسبب الجيل n في هذه الأثناء t و $t+1$. نصل إلى الاستنتاج التالي:

$$g_{n+1} = \mathcal{A}q_{n+1} = \mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}g_n.$$

بشكل أكثر وضوحاً، لدينا $g_{n+1}(0) = 0$ ومعادلة التجديد للولادات

$$g_{n+1}(t+1) = \sum_{\tau=0}^t A(t)B(t-1)B(t-2) \cdots B(\tau)g_n(\tau) \quad (6)$$

ل $t \geq 0$ و $n \geq 0$.

التعريف 1. R_0 هو نصف القطر الطيفي لمشغل الجبل التالي $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$.

لاحظ التشابه بين التعريف 1 والعرض R_0 للنماذج الزمنية المستمرة في البيئات غير المتجانسة مؤقتاً (Thieme، 2009، §5.1) و (Inaba، 2012). نكتب $R_0(A, B)$ للتأكيد على الاعتماد على سلسلة المصفوفات.

الافتراض 1.

- $r(A, B) > 0$ إذا $R_0(A, B) > 1$
- $r(A, B) = 0$ إذا $R_0(A, B) = 1$
- $r(A, B) < 0$ إذا $R_0(A, B) < 1$

إثبات. وفقاً لـ (Thieme، 2009، Theorem 3.10)، $R_0(A, B) - 1$ له نفس علامة $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$. ولكن يقول ليما 1 $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$. لذا $R_0(A, B) - 1$ له نفس علامة $r(A, B)$.

الافتراض 2. لنفترض ذلك $R_0(A, B) > 0$. ثم $R_0(A, B)$ هو الحل الفريد للمعادلة $r(A/R, B) = 0$ $R \in (0, +\infty)$.

إثبات. نظراً لأن التكاثر يعتمد بشكل خطي على مجموعة معدلات المواليد، فقد قمنا بذلك

$$R_0(A/R_0(A, B), B) = 1.$$

مع الافتراض 1، لدينا

$$r(A/R_0(A, B), B) = 0.$$

إذن المعادلة $r(A/R, B) = 0$ لديه حل واحد على الأقل. مع (1)،

$$R \mapsto r(A/R, B), \quad R \in (0, +\infty)$$

هي وظيفة متناقصة. من خلال أخذ ضعف المشتق فيما يتعلق بـ R ، يمكننا أن نرى ذلك بسهولة

$$R \mapsto A_{i,j}(t)/R + B_{i,j}(t) \quad \forall (i, j)$$

دالة إما صفر متطابقة أو محدبة السجل. هذه النقطة تم استخدامها بالفعل من قبل (Bacaër and Ait Dads، 2012، Appendix C). وفقاً لـ (Cohen، 1980، theorem 1)، $R \mapsto r(A/R, B)$ هي دالة محدبة. إذن المعادلة $r(A/R, B) = 0$ يمكن أن يكون لها حل واحد فقط. في الواقع، إذا كان هناك حلان متميزان R_1 و R_2 مع $R_1 < R_2$ ، وظيفتنا متناقصة ومحدبة $R \mapsto r(A/R, B)$ ستكون ثابتة 0 ليس فقط بين هاتين القيمتين ولكن لـ $R \geq R_1$. هذه الوظيفة $[0, +\infty[$ في \mathbb{R} هو محدب. كما أنها مستمرة. لذا $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ إذا $R \rightarrow +\infty$ وهكذا وصلنا إلى تناقض.

ملاحظة 1. يوضح الافتراض 2 أنه بشكل عام حساب R_0 أمر صعب مثل حساب r ، ويتطلب وقتاً أطول في الحساب حيث يجب استخدام طريقة الانقسام.

ملاحظة 2. للبيئات الدورية بالترتيب $(1, 2, \dots, K)$ (باكير 2009) أظهر ذلك R_0 كان نصف قطرها الطيفي

$$\left(\begin{array}{cccc} A^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & A^{(2)} & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & A^{(K)} \end{array} \right) \left(\begin{array}{ccccc} -B^{(1)} & I & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -B^{(2)} & I & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & I \\ I & \dots & 0 & 0 & -B^{(K)} \end{array} \right)^{-1}. \quad (7)$$

أصر باكير وأيت دادس (2012، الافتراض 3) على أن هذا R_0 هو الحل الوحيد للمعادلة

$$\rho \left(\left(\frac{A^{(K)}}{R} + B^{(K)} \right) \dots \left(\frac{A^{(1)}}{R} + B^{(1)} \right) \right) = 1.$$

مع المعادلة (1)، فإن الجانب الأيسر أعلاه يساوي بشكل واضح $e^{r(A/R, B)}$. لذلك يمكننا أن نستنتج من الافتراض 2 ذلك R_0 في (باقر، 2009) مطابق لـ R_0 التعريف 1 في حالة معينة من البيئات الدورية ($M_{i,j} = 1$ إذا $j = i + 1$ و $1 \leq i \leq K - 1$ ، $M_{K,1} = 1$ و

$M_{i,j} = 0$ وإلا). يمكننا تقديم R_0 في بيئة دورية مثل نصف قطر الطيفي

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & A^{(K)} \\ A^{(1)} & 0 & & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & A^{(K-1)} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I & 0 & \dots & 0 & -B^{(K)} \\ -B^{(1)} & I & & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & I & 0 \\ 0 & \dots & 0 & -B^{(K-1)} & I \end{pmatrix}^{-1} \quad (8)$$

التي يمكننا رؤيتها بسهولة تساوي نصف القطر الطيفي لـ (7) (Hernandez-Suarez et al., 2012, section 5). وفقاً لـ (Bacaër and Ait Dads, 2012)، فإن نصف القطر الطيفي هذا يساوي نصف القطر الطيفي لـ $A(I - B)^{-1}$ (كوشينغ وزو، 1994؛ كاسويل، 2001) عندما تكون البيئة ثابتة، مع $A^{(k)} = A$ و $B^{(k)} = B$ للجميع k .

الاقتراح 3. تعريف R_0 أعلاه مستقلة عن تسلسل عشوائي معين $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ ، الذي يتبع سلسلة ماركوف. لذا R_0 يمكن أن يسمى استنساخ النموذج.

إثبات. هل $(A(t), B(t))$ و $(A'(t), B'(t))$ تسلسلتين من البيئات التي تتبع سلسلة ماركوف. النسخ المقابلة هي $R_0(A, B)$ و $R_0(A', B')$. نريد أن نظهر ذلك $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ مع الاقتراح 2، لدينا $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ و $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ لكن معدلات النمو مستقلة عن التسلسل الخاص للبيئات (Tuljapurkar, 1990). لذا

$$0 = r(A/R_0(A, B), B) = r(A'/R_0(A, B), B').$$

$R_0(A, B)$ و $R_0(A', B')$ هي حلول $r(A'/R, B') = 0$ وفقاً للاقتراح 2، $R_0(A, B) = R_0(A', B')$.

3. معلمة أخرى

مقال حديث (Hernandez-Suarez et al., 2012) يقترح تعريف التكاثر على أنه نصف القطر الطيفي للمصفوفة

$$\begin{pmatrix} M_{1,1}A^{(1)} & \dots & M_{K,1}A^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}A^{(1)} & \dots & M_{K,K}A^{(K)} \end{pmatrix} \left[I - \begin{pmatrix} M_{1,1}B^{(1)} & \dots & M_{K,1}B^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}B^{(1)} & \dots & M_{K,K}B^{(K)} \end{pmatrix} \right]^{-1}, \quad (9)$$

أين I هي مصفوفة الهوية ذات الحجم المناسب. نلاحظ هذا الشعاع الطيفي R_* لتجنب الارتباك.

في الأدب عن بيئات ماركوف، من المعروف أن

$$\log \mu = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\log \mathbb{E}[|p(t)|]}{t} \quad (10)$$

موجود (|·| يشير إلى مجموع المكونات). علاوة على ذلك، μ هو نصف قطر الطيف $D(M' \otimes I)$ ، أين

- D هي مصفوفة كتلة قطرية $(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$
- M' هي المصفوفة المنقولة لـ M
- I هي مصفوفة الهوية.

يطلق على (1990) Tuljapurkar، ص 45) هذه الصيغة Bharucha.

اقتراح.

- $R_* > 1$ إذا $\log \mu > 0$
- $R_* = 1$ إذا $\log \mu = 0$
- $R_* < 1$ إذا $\log \mu < 0$

إثبات. لقد فعلنا

$$D(M' \otimes I) = \begin{pmatrix} M_{1,1}(A^{(1)} + B^{(1)}) & \cdots & M_{K,1}(A^{(K)} + B^{(K)}) \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}(A^{(1)} + B^{(1)}) & \cdots & M_{K,K}(A^{(K)} + B^{(K)}) \end{pmatrix}.$$

هذه المصفوفة تساوي $A^* + B^*$ ، أين

$$A^* = \begin{pmatrix} M_{1,1}A^{(1)} & \cdots & M_{K,1}A^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}A^{(1)} & \cdots & M_{K,K}A^{(K)} \end{pmatrix},$$

و B^* ويعرف بنفس الطريقة عن طريق استبدال A بواسطة B . وفقاً لـ (Thieme, 2009, Theorem 3.10)، $\rho(A^* + B^*) - 1$ و $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ لها نفس العلامة. لكن $\mu = \rho(A^* + B^*)$ و $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$.

ملاحظة 3. في بيئة دورية لدينا $R_0 = R_*$ كما يتبين من مقارنة المصفوفات (8) و (9).

4. الحالة العددية

إذا $A(t)$ و $B(t)$ هي عددية وإذا كانت البيئات مستقلة وموزعة بشكل متماثل، فإن المعادلة (2) والمقترح 2 يوضحان ذلك

$$\sum_{k=1}^K m_k \log \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right) = 0,$$

أو ما يعادلها

$$\prod_{k=1}^K \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right)^{m_k} = 1.$$

دعونا الآن ننظر في الحالة الأكثر عمومية لاعتماد ماركوف بين البيئات المتعاقبة. نذكر أن $M = (M_{i,j})$ مصفوفة احتمالات الانتقال. بما أن السلسلة غير قابلة للاختزال، فلنكن التوزيع الثابت للوقت المستغرق في البيئات المختلفة:

$$\pi_j = \sum_i \pi_i M_{i,j} \quad \forall j, \quad \sum_j \pi_j = 1.$$

(Haccou وآخرون، 2005، §2.9.2) يشير إلى أن معدل النمو هو

$$r(A, B) = \sum_k \pi_k \log(A^{(k)} + B^{(k)})$$

لإثبات، ببساطة لاحظ ذلك

$$\log p(t) = \sum_{\tau=0}^{t-1} \log X(\tau) + \log p(0).$$

إذا $t \rightarrow +\infty$ ، عدد المصطلحات يساوي $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ في المجموع فوق τ $\pi_k t + o(t)$. لذا فإن الاقتراح 2 يظهر ذلك R_0 هو حل

$$\prod_{k=1}^K \left(\frac{A^{(k)}}{R_0} + B^{(k)} \right)^{\pi_k} = 1. \quad (11)$$

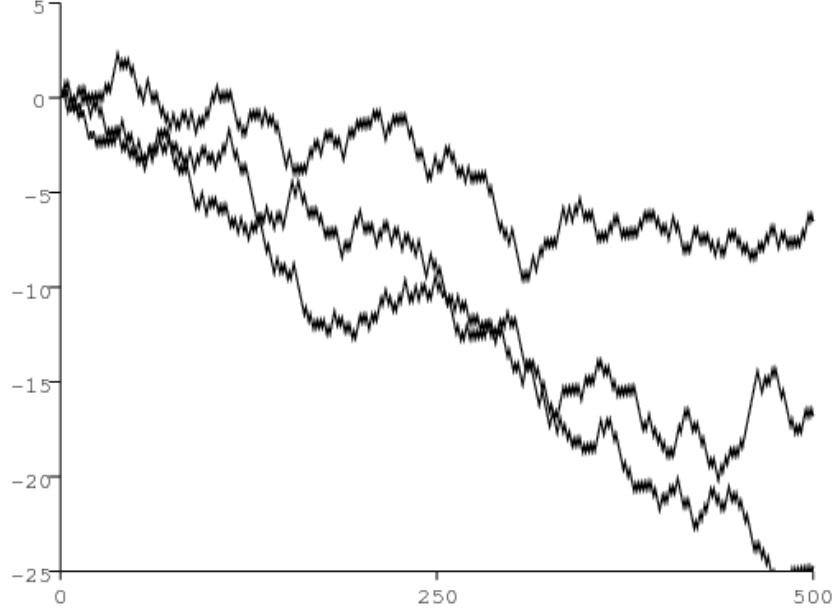
لذلك، R_0 يمكن حسابها بسهولة، على سبيل المثال باستخدام طريقة الانقسام.

5. أمثلة

كمثال أول ، ضع في اعتبارك عددًا قياسيًّا ($m = 1$) ونفترض أن هناك بيئتان ($K = 2$):

$$A^{(1)} = 1, B^{(1)} = 0,5, A^{(2)} = 0,1, B^{(2)} = 0,58, M = \begin{pmatrix} 0,3 & 0,7 \\ 0,6 & 0,4 \end{pmatrix}.$$

التوزيع الثابت $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$. المعادلة (11) تعطي $R_0 \simeq 0,949 < 1$: يخرج السكان بالتأكد. على سبيل المثال ، المعادلة (9) تعطي $R_* \simeq 1,050 > 1$. العديد من المحاكاة لهذا النموذج بدءًا من $p(0) = 1$ يشير الشكل 1 إلى أن العملية في الواقع هي دون حرج. يتم اختيار قيم المعلمات بدقة بحيث $R_0 < 1$ و $R_* > 1$. ومع ذلك ، يبدو أنه في العديد من الحالات الأخرى ، توجد المعلمتان على نفس الجانب من 1 وتختلفان قليلاً جدًا ، وغالبًا ما يكون الفرق أقل من 1%. في حين أن هذا الاختلاف قد يبدو غير ذي أهمية بيولوجيًا ، إلا أنه بظلم مهمًا لإظهار نتائج العتبة رياضياً.



الشكل 1. $\log p(t)$ بالاعتماد على t . هنا $R_0 < 1$ بينما $R_* > 1$.

كمثال ثاني ، ضع في اعتبارك نموذجًا بنوعين وبيئتين:

$$A^{(1)} = \begin{pmatrix} 0,1 & 2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, B^{(1)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0,1 & 0 \end{pmatrix},$$

$$A^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 & 0,3 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, B^{(2)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0,7 & 0 \end{pmatrix}, M = \begin{pmatrix} 0,5 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 \end{pmatrix}.$$

لاحظ أن المصفوفات $A^{(k)} + B^{(k)}$ ل $k = 1, 2$ هي مصفوفات ليزلي وأن البيئات مستقلة وموزعة بشكل متماثل. تعطي الصيغة (9) $R_* = 1,01 > 1$. إذا قدرنا معدل النمو r بالصيغة

$$\frac{1}{t} \log(|p(t)|/|p(0)|)$$

مع $t = 5000$ ، وإذا قمنا بتكرار العملية 1000 مرة ، نجد أن متوسط معدل النمو هو $-0,1021$ مع وجود خطأ قياسي في $0,0074$. هذا يشير إلى $r < 0$ وبالتالي $R_0 < 1$. لتقدير قابلية التكاثر عددًا ، نستخدم الاقتراح 2: نقسم $A^{(k)}$ ل $k = 1, 2$ بواسطة R ونقدر معدل النمو الجديد. مع $R = 0,84$ ، نجد $r \simeq 0,0135$ مع وجود خطأ قياسي في $0,0072$ ، مما يوحي بذلك $r > 0$ مع $R = 0,88$ ، نجد $r \simeq -0,0168$ مع وجود خطأ قياسي في $0,0071$ ، مما يوحي بذلك $r < 0$. لذلك يبدو ذلك $0,84 < R_0 < 0,88$.

بالنسبة للمثال نفسه ، يمكننا أيضًا استخدام تعريف قابلية التكرار مباشرة كنصف الطيف الخاص بالمشغل.

$$\Omega = A(I - B)^{-1}.$$

لاحظ مع ذلك أن هذا العامل لا يحتوي على قيمة eigen غير صفرية ، كما هو الحال في الوقت المستمر الذي درسه (Inaba، 2012، lemma 9). لكن يمكننا أن نحسب g_n ل n كبيرة وتقدير التكاثر مع $\sqrt{\|g_n\|/\|g_0\|}$. في مثالنا ، لاحظ ذلك $B^{(k)}B^{(k')} = 0$ للجميع $k, k' = 1, 2$ و $g_0(t) = 0$ للجميع $t \geq 3$. تظهر معادلة التجديد (6) أنه إذا $g_n(t) = 0$ للجميع $t \geq \tau$ ، ثم $g_{n+1}(t) = 0$ للجميع $t \geq \tau + 2$. لذا $g_n(t) = 0$ للجميع $t \geq 2n + 3$. لحساب g_n ، لذلك فقط فكر في عامل التشغيل Ω في الفضاء البعد المحدود $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ مع $n = 1000$ ، اخترنا 10 سلاسل عشوائية من البيانات. تم العثور على تقديرات التكاثر بمتوسط 0.86 وخطأ قياسي 0.015 ، بالاتفاق مع التقدير الذي تم الحصول عليه بالفعل.

6. نماذج مع وقت مستمر

دعونا نرسم نظرية مماثلة للنماذج الخطية من السكان في وقت مستمر في بيئة عشوائية ergodic. لنأخذ على سبيل المثال نموذجًا

$$\frac{dp}{dt} = (A(t) - B(t))p(t), \quad (12)$$

أين

- $p(t)$ هو ناقل ،
- $A(t)$ هي مصفوفة مربعة بحجم m مع معاملات موجبة أو صفرية ،
- $-B(t)$ هي مصفوفة من نفس الحجم مع معاملات موجبة أو صفرية خارج القطر.

نفترض أن تبسط

- $(A(t), B(t))$ ينتمي إلى قائمة محدودة من البيانات $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- تتبع التبديل بين البيانات سلسلة ماركوف المستمرة غير المتجانسة (Ge et al. ، 2006). احتمالية التواجد في الحالة k في الوقت t ، الذي تمت ملاحظته $\Pi_k(t)$ ، هو حل

$$\frac{d\Pi}{dt} = Q(t)\Pi,$$

أين $Q(t)$ هي مصفوفة غير قابلة للاختزال ، $-T$ غير دورية ، مع معاملات موجبة أو صفرية خارج القطر ، متصلة بالقطع ، وما إلى ذلك $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$.

المصفوفة $Q(t)$ دورية لأن العديد من السكان يعانون من مزيج من التأثيرات الموسمية والعشوائية. بالنسبة للنماذج المنفصلة ، يمكن دمج هذا الخليط في مصفوفة الانتقال M في القسم 1. $\lambda_1(A, B)$ هو أكبر أس ل Lyapunov من (12) (Arnold and Wihstutz ، 1986). نفترض ذلك $\lambda_1(0, B) < 0$: السكان يتقاربون إلى صفر بدون ولادات.

يمكن تعريف الاستنساخ بأنه نصف القطر الطيفي لعامل التجديد \mathcal{K} على $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ قدمها

$$(\mathcal{K}u)(t) = \int_0^t K(t, x)u(t - x) dx,$$

حيث تُعطى النواة $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ و $C(t, x)$ هي مصفوفة البقاء بين الأوقات t و $t - x$:

$$C(t, x) = Z(t), \quad \frac{dZ}{ds} = -B(s)Z(s) \quad (t - x < s < t), \quad Z(t - x) = I$$

(مصفوفة الهوية). في الواقع ، نعلم من (Bacaër and Ait Dads، 2011، lemma 2) أن ناقلات المواليد لكل وحدة زمنية بسبب الجيل n تقي بعلاقة التكرار التي تنطوي على هذا العامل الخطي ، والذي يشبه المعادلة (6). للحصول على مناقشة للصلة بين نصف القطر الطيفي لهذا المشغل وقابلية التكاثر ولكن للنماذج القطعية ، انظر (Inaba، 2012، section 4). إذا $R_0 > 0$ ثم يمكن استنساخها مرة أخرى بحقيقة ذلك $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ ، كما في الاقتراح 2. الشعاع الطيفي R_0 من \mathcal{K} يكاد يكون مستقلاً عن التسلسل العشوائي الخاص بالبيانات ، كما هو الحال في الاقتراح 3.

إذا $p(t)$ عدد سكاني ، لذلك لدينا

$$\lambda_1(A, B) = \langle A \rangle - \langle B \rangle,$$

أين على سبيل المثال

$$\langle A \rangle = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t A(s) ds.$$

لذا

$$R_0 = \frac{\langle A \rangle}{\langle B \rangle}$$

كما في عمل (Cordova-Lepe et al., 2012) لنموذج ذو معاملات دورية تقريبياً. لمتجه الخط $v = (1 \ 1 \dots 1)$ لدينا $dv/dt = 0 = vQ(t)$ يمكننا أن نثبت، وفقاً لـ (Perthame, 2007, §3.6.3)، أن هناك حل إيجابي واحد T -فترة $u(t)$ من

$$\frac{du}{dt} = Q(t)u(t), \quad \sum_i u_i(t) = 1.$$

يوضح قانون الأعداد الكبيرة لسلاسل ماركوف ذلك

$$\langle A \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T \sum_k u_k(s) A^{(k)} ds.$$

لذا

$$R_0 = \frac{\int_0^T \sum_k u_k(s) A^{(k)} ds}{\int_0^T \sum_k u_k(s) B^{(k)} ds}.$$

إذا $Q(t)$ لا تعتمد على r ، ثم هناك ناقل فريد u كما

$$Qu = 0, \quad \sum_i u_i = 1.$$

لذا

$$R_0 = \frac{\sum_k u_k A^{(k)}}{\sum_k u_k B^{(k)}}.$$

هذه الصيغة لـ R_0 هو نفسه الموجود في (Artalejo et al., 2012, §4.1) " R_0^{ARA} "

7. الخلاصة

الفرق بين R_0 من هذه المقالة و " R_0 " (لاحظ هنا R_*) في (Hernandez-Suarez et al., 2012) يشبه الفرق بين معدل النمو العشوائي " (1) من ناحية، وهو ما يساوي أيضاً توقع معدل النمو السكاني

$$r = \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E} \left[\frac{\log |p(t)|}{t} \right],$$

من ناحية أخرى، معدل نمو التوقع السكاني (10) (Lewontin and Cohen, 1969؛ Tuljapurkar, 1990). هذا هو موقف r بالنسبة للصفر أو موقف R_0 مقارنة بـ 1، التي تقرر ما إذا كان السكان دون الحرجة أو فوق الحرجة في المحاكاة. ومع ذلك $\log \mu$ و R_* أسهل بكثير في الحساب في بيانات ماركوف للمجموعات المنظمة (غير العددية): يتم الحصول عليها من خلال الأشعة الطيفية للمصفوفات البسيطة.

شكر وتقدير

نود أن نشكر سيلفي ميليار، أودو ديكمان، وخاصة كارلوس هيرانانديز سواريز على تحفيز اهتمامنا بالبيانات العشوائية.

المراجع

- Arnold L, Wihstutz V (1986) Lyapunov exponents : a survey.
In : Arnold L, Wihstutz V (eds) Lyapunov Exponents.
Lecture Notes in Mathematics, Vol 1186, Springer, Berlin, p. 1–26
- Artalejo JR, Economou A, Lopez–Herrero MJ (2012)
Stochastic epidemic models with random environment :
quasi–stationarity, extinction and final size. *J Math Biol*, doi : 10.1007/s00285–012–0570–5
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number R_0
for vector–borne diseases with a periodic vector population. *B Math Biol* 69 : 1067–1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models :
growth rate, basic reproduction number and entropy. *B Math Biol* 71 : 1781–1792
- Bacaër N, Ait Dads EH (2011)
Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic.
J Math Biol 62 : 741–762
- Bacaër N, Ait Dads EH (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, Guernaoui S (2006)
The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 : 421–436
- Caswell H (2001) Matrix Population Models :
Construction, Analysis, and Interpretation, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cohen JE (1980) Convexity properties of products of random nonnegative matrices.
Proc Nat Acad Sci USA 77 : 3749–3752
- Cordova–Lepe F, Robledo G, Pinto M, Gonzalez–Olivares E (2012)
Modeling pulse infectious events irrupting into a controlled context : a SIS disease with almost 1
Appl Math Model 36 : 1323–1337
- Cushing JM, Zhou Y (1994)
The net reproductive value and stability in structured population models.
Natur Res Model 8 : 1–37
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases.
Wiley, Chichester
- Ge H, Jiang DQ, Qian M (2006)
Reversibility and entropy production of inhomogeneous Markov chains.
J Appl Probab 43 : 1028–1043
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) Branching Processes :
Variation, Growth, and Extinction of Populations. Cambridge University Press
- Hernandez–Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012)
The long–run distribution of births across environments under environmental stochasticity
and its use in the calculation of unconditional life–history parameters.
Theor Pop Biol, doi : 10.1016/j.tpb.2012.05.004
- Inaba H (2012)
On a new perspective of the basic reproduction number in heterogeneous environments.
J Math Biol 65 : 309–348
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment.
Proc Nat Acad Sci USA 62 : 1056–1060
- Li CK, Schneider H (2002) Applications of Perron–Frobenius theory to population dynamics.
J Math Biol 44 : 450–462
- Perthame B (2007) Transport Equations in Biology. Birkhäuser, Basel
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number
for infinite–dimensional population structure and time heterogeneity.
SIAM J Appl Math 70 : 188–211
- Tuljapurkar S (1990) Population dynamics in variable environments. Springer, New York.