

# Sobre la reproducibilidad en un entorno aleatorio

J. Math. Biol. 67 (2013) 1729–1739  
<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01267142>

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

Universidad Cadi Ayyad, Departamento de Matemáticas, Marrakech, Marruecos

## Resumen

Estudiamos la noción de reproducibilidad, notada  $R_0$ , para problemas de dinámica de poblaciones en entornos aleatorios. Para simplificar, suponemos que los entornos sucesivos siguen una cadena de Markov.  $R_0$  es el radio espectral de un operador de próxima generación. Su posición con respecto a 1 siempre determina el crecimiento o la disminución de la población en las simulaciones, al contrario de otro parámetro sugerido en un artículo reciente [Hernández-Suárez C, Rabinovich J, Hernández K (2012) *Theor. Pop. Biol.*, doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004] La posición de este último parámetro con respecto a 1 determina el crecimiento y la disminución de las expectativas de la población.  $R_0$  se calcula fácilmente en el caso de modelos de población escalar sin ninguna estructura. Estamos principalmente interesados en modelos de tiempo discreto, pero también se mencionan modelos de tiempo continuo.

## 1. Introducción

En este artículo, consideramos modelos de población de la forma

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

con  $p(0)$  dado en  $\mathbb{R}^m$ . Vector  $p(t)$  representa los diferentes componentes de la población.  $A(t)$  y  $B(t)$  son matrices cuadradas de tamaño  $m$  con coeficientes  $\geq 0$  para todas las  $t$ .  $A(t)$  Es una matriz de nacimiento.  $B(t)$  es una matriz de supervivencia. Para simplificar, suponemos que las matrices  $(A(t), B(t))$  son elegidos de una lista finita de ambientes  $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$ . El entorno tipo  $i$  es seguido por un entorno tipo  $j$  ( $1 \leq i, j \leq K$ ) con una probabilidad  $M_{i,j}$ . Con una probabilidad  $\mu_i$ ,  $(A(0), B(0))$  es de tipo  $i$ . Suponemos que la matriz  $M = (M_{i,j})$  de esta cadena de Markov es irreducible. Las matrices de supervivencia tienen un significado biológico si

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

También asumimos:

- (H1)  $\exists \kappa, \quad \|B^{(\kappa)}\|_1 = \max_j \sum_i B_{i,j}^{(\kappa)} < 1$
- (H2) las matrices  $A^{(k)} + B^{(k)}$  son "ergódicas" (Caswell, 2001).

Por ejemplo, las matrices primitivas con una matriz de incidencia común son ergódicas. Algunos de estos supuestos pueden debilitarse.

Existe una vasta literatura sobre tales modelos de población en un entorno aleatorio (Lewontin y Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Definimos

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$  Una matriz estándar.

Con los supuestos anteriores,

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

Es casi seguro que este límite existe y es independiente de la condición inicial y la secuencia particular de entornos elegidos al azar a lo largo de la cadena de Markov (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Para marcar la dependencia de la tasa de crecimiento  $r$  en las matrices, escribimos  $r = r(A, B)$ . Si, por ejemplo, el vector de población es escalar y los entornos son independientes e idénticamente distribuidos, entonces

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

y

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2).

Bacaër y Guernaoui (2006) generalizaron la noción clásica de reproducibilidad, también llamada tasa de reproducción, del caso de los entornos periódicos.  $R_0$  es una tasa de crecimiento asintótica por generación (Bacaër y Ait Dads, 2011 y 2012). Thieme (2009, §5.1) e Inaba (2012) estudiaron el caso de entornos deterministas en tiempo continuo pero no periódico. En un artículo reciente, (Hernández-Suárez et al., 2012) sugirió adaptar la reproducibilidad a modelos con entornos aleatorios. Sin embargo, parece que la posición de su  $R_0$  en comparación con 1 no siempre se decide si la población eventualmente aumenta o disminuye (a continuación se presentará un contraejemplo). En este artículo, explicamos cómo  $R_0$  debe calcularse para dar el umbral correcto: esta es la única solución a la ecuación

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

Dicho de otro modo,  $R_0$  es el número por el cual todas las tasas de natalidad deben dividirse para llevar a la población a la situación crítica en la que no se produce crecimiento exponencial ni decadencia exponencial. Tal caracterización de  $R_0$  fue resaltado para entornos constantes por (Li y Schneider, 2002, Teorema 3.1) y para entornos periódicos en tiempo continuo o discreto por (Bacaër, 2007, §3.4) y (Bacaër, 2009, sección 4).

En la sección 2, la reproducibilidad se define como el radio espectral de un "operador de la próxima generación" de acuerdo con la terminología de (Diekmann y Heesterbeek, 2000). De acuerdo con la Proposición 1,  $R_0 > 1$  si y solo si  $r > 0$ . La Proposición 2 muestra que la reproducibilidad se puede calcular usando la ecuación (3). La fórmula de reproducibilidad obtenida para entornos periódicos por (Bacaër, 2009) es un caso particular del enfoque de este artículo. La sección 3 muestra que el parámetro introducido recientemente por (Hernández-Suárez et al., 2012) determina el crecimiento o la disminución de las expectativas de la población. La sección 4 se centra en el caso escalar, para el cual la reproducibilidad se calcula fácilmente. En la sección 5 se presentan ejemplos numéricos. La sección 6 discute brevemente los modelos de tiempo continuo para vincular a un artículo reciente (Artalejo et al., 2012). La conclusión explica la diferencia entre nuestra reproducibilidad y la de (Hernández-Suárez et al., 2012). Hay la misma diferencia entre la expectativa de la tasa de crecimiento y la tasa de crecimiento de la expectativa. Esta diferencia ha sido objeto de mucha discusión (Lewontin y Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

## 2. Definición y propiedades de $R_0$

Como en el caso periódico (Bacaër y Ait Dads, 2011 y 2012), dividimos a la población en generaciones.  $q(n, t)$  es el vector de población que pertenece a la generación  $n$  en el tiempo  $t$ : para todos  $t \geq 0$  y  $n \geq 0$ ,

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

Tenga en cuenta que el cero en el lado derecho de la ecuación  $q(n+1, 0) = 0$  es el vector cero de  $\mathbb{R}^m$ . Si

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

entonces

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

Definimos

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

Entonces  $L$  es un espacio de Banach con esta norma. Tenga en cuenta que (4) también está escrito

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

Introducir a los operadores  $\mathcal{A} : L \rightarrow L$ ,  $\mathcal{B} : L \rightarrow L$  y el operador de identidad  $\mathcal{I} : L \rightarrow L$  con para todo  $x \in L$  y  $t \geq 0$ ,

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

Porque  $A(t)$  y  $B(t)$  se eligen de entre un conjunto finito de matrices, está claro que  $\mathcal{A}x \in L$  y  $\mathcal{B}x \in L$  si  $x \in L$ . De más,  $\mathcal{A}$  y  $\mathcal{B}$  son operadores lineales acotados.

**Lema 1.** *El radio espectral  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$  es igual a  $e^{r(A, B)}$ .*

**Prueba.** Definimos  $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$ . Por todo  $x \in L$  y  $\tau \geq 1$ , se tiene

$$\begin{aligned} (\mathcal{X}^\tau x)(t) &= 0, & 0 \leq t \leq \tau - 1, \\ (\mathcal{X}^\tau x)(t) &= X(t-1)X(t-2) \cdots X(t-\tau)x(t-\tau), & t \geq \tau. \end{aligned}$$

Visto (1) y la fórmula del radio espectral, tenemos

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

donde  $\|\cdot\|$  es el estándar de operador asociado con el estándar de vector.

**Lema 2.**  $r(0, B) < 0$ : *la población se extingue si no hay nacimientos.*

**Prueba.** Se tiene  $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$  por todo  $k$  y  $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$ . El medio ambiente  $\kappa$  aparece (si  $t \rightarrow +\infty$ ) en una fracción positiva  $\pi_\kappa$  de  $t$  de la ecuación (1), porque la cadena de Markov es irreducible. Pero  $\|\cdot\|_1$  Es un estándar sub-multiplicativo. Entonces obtenemos  $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$ .

Porque  $r(0, B) < 0$  Lema 1 muestra que  $\rho(\mathcal{B}) < 1$ . Entonces  $\mathcal{I} - \mathcal{B}$  es invertible: si  $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$ , entonces

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

es decir

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

para  $t \geq 0$ . Si  $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ , entonces la ecuación (5) es equivalente a

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

es decir

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

Porque  $q_0 \in L$ , se tiene  $q_n \in L$  para  $n \geq 1$ . Definimos  $g_n = \mathcal{A}q_n$ . De esta manera,  $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$  es el vector de nacimientos debido a la generación  $n$  mientras tanto  $t$  y  $t+1$ . Llegamos a la siguiente conclusión:

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

Más explícitamente, tenemos  $g_{n+1}(0) = 0$  y la ecuación de renovación para nacimientos

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

para  $t \geq 0$  y  $n \geq 0$ .

**Definición 1.**  $R_0$  es el radio espectral del operador de próxima generación  $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$ .

Tenga en cuenta la analogía entre la definición 1 y la presentación de  $R_0$  para modelos de tiempo continuo en entornos temporalmente heterogéneos de (Thieme, 2009, §5.1) e (Inaba, 2012). Escribimos  $R_0(A, B)$  enfatizar la dependencia de la serie de matrices.

**Proposición 1.**

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

**Prueba.** De acuerdo con (Thieme, 2009, Teorema 3.10),  $R_0(A, B) - 1$  tiene el mismo signo que  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$ . Pero el Lema 1 dice  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$ . Entonces  $R_0(A, B) - 1$  tiene el mismo signo que  $r(A, B)$ .

**Proposición 2.** Suponga que  $R_0(A, B) > 0$ . Entonces  $R_0(A, B)$  es la solución única a la ecuación  $r(A/R, B) = 0$  para  $R \in (0, +\infty)$ .

**Prueba.** Dado que la reproducibilidad depende linealmente del conjunto de tasas de natalidad, tenemos

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

Con la proposición 1, tenemos

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

Entonces la ecuación  $r(A/R, B) = 0$  tiene al menos una solución. Con (1),

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

Es una función decreciente. Al tomar dos veces la derivada con respecto a  $R$ , podemos ver fácilmente que

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

es una función idénticamente cero o log-convexa. Este punto ya ha sido utilizado por (Bacaër y Ait Dads, 2012, apéndice C). Según (Cohen, 1980, teorema 1),  $R \mapsto r(A/R, B)$  Es una función convexa. Entonces la ecuación  $r(A/R, B) = 0$  Solo puede tener una solución. De hecho, si hubiera dos soluciones distintas  $R_1$  y  $R_2$  con  $R_1 < R_2$ , la función decreciente y convexa  $R \mapsto r(A/R, B)$  sería constante 0 no solo entre estos dos valores sino también para  $R \geq R_1$ . Esta función de  $]0, +\infty[$  dentro  $\mathbb{R}$  es convexo También es continuo. Entonces  $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$  si  $R \rightarrow +\infty$ . Así llegamos a una contradicción.

**Observación 1.** La Proposición 2 muestra que, en general, el cálculo de  $R_0$  es tan difícil como calcular  $r$ , y requiere más tiempo de cálculo ya que debe usarse un método de dicotomía.

**Nota 2.** Para entornos periódicos en orden  $(1, 2, \dots, K)$ , (Bacaër, 2009) ha demostrado que  $R_0$  era el radio espectral de

$$\begin{pmatrix} A^{(1)} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & A^{(2)} & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & A^{(K)} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -B^{(1)} & I & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -B^{(2)} & I & & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & I \\ I & \cdots & 0 & 0 & -B^{(K)} \end{pmatrix}^{-1}. \quad (7)$$

Bacaër y Ait Dads (2012, Proposición 3) insistieron en que esto  $R_0$  es la única solución a la ecuación

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

Con la ecuación (1), el lado izquierdo de arriba es visiblemente igual a  $e^{r(A/R, B)}$ . Por lo tanto, podemos concluir de la proposición 2 que  $R_0$  en (Bacaër, 2009) es idéntico al  $R_0$  de definición 1 en el caso particular de entornos periódicos ( $M_{i,j} = 1$  si  $j = i + 1$  y  $1 \leq i \leq K - 1$ ,  $M_{K,1} = 1$  y  $M_{i,j} = 0$  de lo contrario). Podemos presentar  $R_0$  en un entorno periódico como el radio espectral de

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

que podemos ver fácilmente es igual al radio espectral de (7) (Hernández-Suárez et al., 2012, sección 5). Según (Bacaër y Ait Dads, 2012), este radio espectral es igual al radio espectral de  $A(I - B)^{-1}$  (Cushing y Zhou, 1994; Caswell, 2001) cuando el ambiente es constante, con  $A^{(k)} = A$  y  $B^{(k)} = B$  para todos los  $k$ .

**Proposición 3.** La definición de  $R_0$  anterior es independiente de la secuencia aleatoria particular  $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ , que sigue la cadena de Markov. Entonces  $R_0$  se puede llamar la reproducibilidad del modelo.

**Prueba.** Sean  $(A(t), B(t))$  y  $(A'(t), B'(t))$  dos secuencias de ambientes que siguen la cadena de Markov. Las reproductividades correspondientes son  $R_0(A, B)$  y  $R_0(A', B')$ . Queremos mostrar que  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ . Con la proposición 2, tenemos  $r(A/R_0(A, B), B) = 0$  y  $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ . Pero las tasas de crecimiento son independientes de la secuencia particular de entornos (Tuljapurkar, 1990). Entonces

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

$R_0(A, B)$  y  $R_0(A', B')$  son soluciones de  $r(A'/R, B') = 0$ . De acuerdo con la proposición 2,  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ .

### 3. Otro parámetro

Un artículo reciente (Hernández-Suárez et al., 2012) sugiere definir la reproducibilidad como el radio espectral de la matriz

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

donde  $I$  es la matriz de identidad de tamaño adecuado. Notamos este radio espectral  $R_*$  para evitar confusiones

En la literatura sobre entornos de Markov, se sabe que

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

existe ( $|\cdot|$  denota la suma de los componentes). Además,  $\mu$  es el radio espectral de  $D(M' \otimes I)$  donde

- $D$  es la matriz de bloques diagonales  $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$ ,
- $M'$  es la matriz transpuesta de  $M$
- $I$  es la matriz de identidad

Tuljapurkar (1990, p. 45) llama a esto la fórmula Bharucha.

**Propuesta.**

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

**Prueba.** Se tiene

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

Esta matriz es igual a  $A^* + B^*$  donde

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

y  $B^*$  se define de la misma manera mediante la sustitución de  $A$  por  $B$ . De acuerdo con (Thieme, 2009, Teorema 3.10),  $\rho(A^* + B^*) - 1$  y  $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$  tienen el mismo signo Pero  $\mu = \rho(A^* + B^*)$  y  $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$ .

**Nota 3.** En un entorno periódico, tenemos  $R_0 = R_*$ , como se puede ver al comparar las matrices (8) y (9).

### 4. El caso escalar

Si  $A(t)$  y  $B(t)$  son escalares y si los entornos son independientes e idénticamente distribuidos, entonces la ecuación (2) y la proposición 2 muestran que

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

o equivalente

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

Consideremos ahora el caso más general de una dependencia markoviana entre entornos sucesivos. Recordemos que  $M = (M_{i,j})$  es una matriz de probabilidades de transición. Como la cadena es irreducible, deje que  $\pi$  sea la distribución estacionaria del tiempo que pasa en los diferentes entornos:

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2) indican que la tasa de crecimiento es

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

Como prueba, simplemente tenga en cuenta que

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

Si  $t \rightarrow +\infty$ , el número de términos igual a  $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$  en la suma sobre  $\tau$  es  $\pi_k t + o(t)$ . Entonces la proposición 2 muestra que  $R_0$  es la solución de

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

En consecuencia,  $R_0$  fácil de calcular, por ejemplo con un método de dicotomía.

## 5. Ejemplos

Como primer ejemplo, considere una población escalar ( $m = 1$ ) y supongamos que hay dos entornos ( $K = 2$ ):

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

La distribución estacionaria es  $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$ . La ecuación (11) da  $R_0 \simeq 0,949 < 1$ : la población casi seguramente sale. Para tal ejemplo, la ecuación (9) da  $R_* \simeq 1,050 > 1$ . Varias simulaciones de este modelo a partir de  $p(0) = 1$  ilustra esto. La figura 1 sugiere que el proceso es de hecho subcrítico. Los valores de los parámetros se eligen precisamente para que  $R_0 < 1$  y  $R_* > 1$ . Sin embargo, parece que en muchos otros casos, los dos parámetros están en el mismo lado de 1 y difieren muy poco, la diferencia a menudo es inferior al 1%. Si bien dicha diferencia puede parecer biológicamente insignificante, sigue siendo importante para demostrar matemáticamente los resultados del umbral.

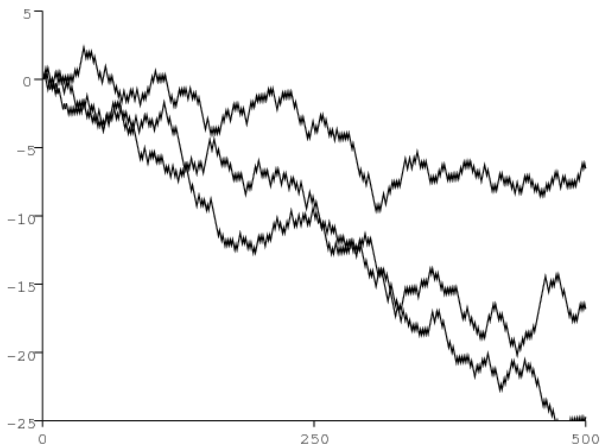


Figura 1  $\log p(t)$  en función de  $t$ . Aquí  $R_0 < 1$  mientras que  $R_* > 1$ .

Como segundo ejemplo, considere un modelo con dos tipos y dos entornos:

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

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

Tenga en cuenta que las matrices  $A^{(k)} + B^{(k)}$  para  $k = 1, 2$  son matrices de Leslie y que los entornos son independientes e idénticamente distribuidos. La fórmula (9) da  $R_* = 1,01 > 1$ . Si  $p(0) = (1 \ 1)'$ , si estimamos la tasa de crecimiento  $r$  con la fórmula

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

con  $t = 5000$ , y si iteramos el proceso 1000 veces, encontramos que la tasa de crecimiento promedio es  $-0,1021$  con un error estándar de  $0,0074$ . Esto sugiere  $r < 0$  y por lo tanto  $R_0 < 1$ . Para estimar numéricamente la reproducibilidad, usamos la proposición 2: dividimos  $A^{(k)}$  para  $k = 1, 2$  por  $R$  y estimamos la nueva tasa de crecimiento. Con  $R = 0,84$ , encontramos  $r \simeq 0,0135$  con un error estándar de  $0,0072$ , lo que sugiere que  $r > 0$ . Con  $R = 0,88$ , encontramos  $r \simeq -0,0168$  con un error estándar de  $0,0071$ , lo que sugiere que  $r < 0$ . Entonces parece que  $0,84 < R_0 < 0,88$ .

Para el mismo ejemplo, también podemos usar directamente la definición de reproducibilidad como el radio espectral del operador.

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

Sin embargo, tenga en cuenta que este operador no tiene un valor propio distinto de cero, como en el caso del tiempo continuo estudiado por (Inaba, 2012, lema 9). Pero podemos calcular  $g_n$  para  $n$  grande y estimar la reproducibilidad con  $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$ . En nuestro ejemplo, tenga en cuenta que  $B^{(k)}B^{(k')} = 0$  por todo  $k, k' = 1, 2$  y  $g_0(t) = 0$  por todo  $t \geq 3$ . La ecuación de renovación (6) muestra que si  $g_n(t) = 0$  por todo  $t \geq \tau$ , entonces  $g_{n+1}(t) = 0$  por todo  $t \geq \tau + 2$ . Entonces  $g_n(t) = 0$  por todo  $t \geq 2n + 3$ . Para calcular  $g_n$ , así que solo considera al operador  $\Omega$  en el subespacio de dimensión finita  $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ . Con  $n = 1000$ , elegimos 10 secuencias aleatorias de entornos. Se encontraron estimaciones de reproducibilidad con una media de  $0,86$  y un error estándar de  $0,015$ , de acuerdo con la estimación ya obtenida.

## 6. Modelos con tiempo continuo

Esbozemos una teoría similar para modelos lineales de población en tiempo continuo en un entorno aleatorio ergódico. Tomemos por ejemplo un modelo

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

donde

- $p(t)$  es un vector
- $A(t)$  es una matriz cuadrada de tamaño  $m$  con coeficientes positivos o cero,
- $-B(t)$  es una matriz del mismo tamaño con coeficientes positivos o cero fuera de la diagonal.

Suponemos simplificar

- $(A(t), B(t))$  pertenece a una lista finita de entornos  $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- los cambios entre entornos siguen una cadena de Markov de tiempo continuo no homogénea (Ge et al., 2006). La probabilidad de estar en el estado  $k$  en el tiempo  $t$ , que se observa  $\Pi_k(t)$ , es solución de

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

donde  $Q(t)$  es una matriz irreducible,  $T$ -periódica, con coeficientes positivos o cero fuera de la diagonal, continua por partes, y de tal manera  $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$ .

La matriz  $Q(t)$  es periódico porque muchas poblaciones experimentan una mezcla de efectos estacionales y aleatorios. Para modelos de tiempo discreto, dicha mezcla se puede incorporar a la matriz de transición  $M$  en la sección 1.  $\lambda_1(A, B)$  es el mayor exponente de Lyapunov de (12) (Arnold y Wihstutz, 1986). Suponemos que  $\lambda_1(0, B) < 0$ : la población converge a 0 sin nacimientos.

La reproducibilidad se puede definir como el radio espectral del operador de renovación  $\mathcal{K}$  sobre  $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$  dado por

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

donde el núcleo está dado por  $K(t, x) = A(t)C(t, x)$  y  $C(t, x)$  es la matriz de supervivencia entre los tiempos  $t-x$  y  $t$ :

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

(la matriz de identidad). De hecho, sabemos por (Bacaër y Ait Dads, 2011, lema 2) que el vector de nacimientos por unidad de tiempo debido a la generación  $n$  satisface una relación de recurrencia que involucra a este operador lineal, que es similar a la ecuación (6) Para una discusión sobre el vínculo entre el radio espectral de este operador y la reproducibilidad, pero para modelos deterministas, ver (Inaba, 2012, sección 4). Si  $R_0 > 0$  entonces la reproducibilidad puede volver a caracterizarse por el hecho de que  $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ , como en la proposición 2. El radio espectral  $R_0$  de  $\mathcal{K}$  es casi seguro independiente de la secuencia aleatoria particular de entornos, como en la Proposición 3.

Si  $p(t)$  es una población escalar, entonces tenemos

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

donde por ejemplo

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

Entonces

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

como en el trabajo de (Cordova-Lepe et al., 2012) para un modelo con coeficientes casi periódicos. Para el vector de línea  $v = (1 \ 1 \dots 1)$ , se tiene  $dv/dt = 0 = vQ(t)$ . Podemos demostrar, de acuerdo con (Perthame, 2007, §6.3.2), que hay una única solución  $T$ -periódica positiva  $u(t)$  de

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

La ley de los grandes números para las cadenas de Markov muestra que

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

Entonces

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

Si  $Q(t)$  no depende de  $t$ , entonces hay un solo vector  $u$  tal que

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

Entonces

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

Esta fórmula para  $R_0$  es el mismo que el de (Artalejo et al., 2012, §4.1) para " $R_0^{ARA}$ "

## 7. Conclusión

La diferencia entre el  $R_0$  de este artículo y el " $R_0$ " (Anotado aquí  $R_*$ ) en (Hernández-Suárez et al., 2012) es similar a la diferencia entre, por un lado, la tasa de crecimiento "estocástico" (1), que también es igual a la expectativa de la tasa de crecimiento de la población

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

por otro lado, la tasa de crecimiento de la expectativa de población (10) (Lewontin y Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Esta es la posición de  $r$  con respecto a 0, o la de  $R_0$  en comparación con 1, que decide si la población es subcrítica o supercrítica en las simulaciones. Sin embargo  $\log \mu$  y  $R_*$  son mucho más fáciles de calcular en entornos markovianos para poblaciones estructuradas (no escalares): están dadas por los rayos espectrales de matrices simples.

## Agradecimientos

Nos gustaría agradecer a Sylvie Méléard, Odo Diekmann y en particular a Carlos Hernández-Suárez por haber estimulado nuestro interés en entornos aleatorios.

## Referencias

- 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 periodic parameters. 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.