

# Over reproduceerbaarheid in een willekeurige omgeving

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

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

Cadi Ayyad University, Departement Wiskunde, Marrakech, Marokko

## Overzicht

We bestuderen het begrip reproduceerbaarheid  $R_0$ , voor problemen van populatiedynamiek in willekeurige omgevingen. Om het eenvoudiger te maken, veronderstellen we dat opeenvolgende omgevingen een Markov-keten volgen.  $R_0$  is de spectrale straal van een operator van de volgende generatie. Zijn positie ten opzichte van 1 bepaalt altijd de groei of de afname van de populatie in de simulaties, in tegenstelling tot een andere parameter die in een recent artikel wordt gesuggereerd [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. De positie van deze laatste parameter ten opzichte van 1 bepaalt de groei en de afname van de verwachting van de bevolking.  $R_0$  is eenvoudig te berekenen in het geval van scalaire populatiemodellen zonder enige structuur. We zijn vooral geïnteresseerd in discrete tijdsmodellen, maar ook continue tijdsmodellen worden genoemd.

## 1. Inleiding

In dit artikel beschouwen we populatiemodellen van het formulier

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

met  $p(0)$  gegeven in  $\mathbb{R}^m$ . Vector  $p(t)$  vertegenwoordigt de verschillende componenten van de bevolking.  $A(t)$  en  $B(t)$  zijn vierkante matrices van maat  $m$  met coëfficiënten  $\geq 0$  voor alle  $t$ .  $A(t)$  is een geboortematrix.  $B(t)$  is een overlevingsmatrix. Om het eenvoudiger te maken, veronderstellen we dat de matrices  $(A(t), B(t))$  worden gekozen uit een eindige lijst van omgevingen  $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$ . De type  $i$  omgeving wordt gevolgd door een type  $j$  omgeving ( $1 \leq i, j \leq K$ ) met een waarschijnlijkheid  $M_{i,j}$ . Met een waarschijnlijkheid  $\mu_i$ ,  $(A(0), B(0))$  is van het type  $i$ . We gaan ervan uit dat de matrix  $M = (M_{i,j})$  van deze Markov-ketting is onherleidbaar. Overlevingsmatrices hebben een biologische betekenis als

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

We gaan er ook van uit:

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

Zo zijn primitieve matrices met een gemeenschappelijke incidentie-matrix ergodisch. Sommige van deze veronderstellingen kunnen worden afgezwakt.

Er is een grote literatuur over dergelijke populatiemodellen in een willekeurige omgeving (Lewontin en Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). We definiëren

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$  een matrixstandaard.

Met de bovenstaande aannames,

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

Deze limiet bestaat vrijwel zeker en is onafhankelijk van de initiële toestand en de specifieke volgorde van willekeurig gekozen omgevingen langs de Markov-keten (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Om de afhankelijkheid van de groeisnelheid  $r$  van de matrices te markeren, schrijven we  $r = r(A, B)$ . Als de populatievector bijvoorbeeld een scalar is en als de omgevingen onafhankelijk en identiek verdeeld zijn, dan

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

en

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2).

Bacaër en Guernaoui (2006) generaliseerden het klassieke idee van reproduceerbaarheid, ook wel reproductiesnelheid genoemd, van het geval van periodieke omgevingen.  $R_0$  is een asymptotisch groeipercentage per generatie (Bacaër en Ait Dads, 2011 en 2012). Thieme (2009, §5.1) en Inaba (2012) bestudeerden het geval van deterministische omgevingen in continue tijd maar niet periodiek. In een recent artikel (Hernandez-Suarez et al., 2012) stelde voor om de reproduceerbaarheid aan te passen aan modellen met willekeurige omgevingen. Het lijkt er echter op dat de positie van hun  $R_0$  vergeleken met 1 beslist niet altijd of de populatie uiteindelijk toeneemt of afneemt (een tegenvoorbeeld wordt hieronder weergegeven). In dit artikel leggen we uit hoe  $R_0$  moet worden berekend om de juiste drempel te geven: dit is de enige oplossing voor de vergelijking

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

Met andere woorden  $R_0$  is het aantal waarmee alle geboortecijfers moeten worden verdeeld om de bevolking in de kritieke situatie te brengen waarin noch exponentiële groei, noch exponentieel verval optreedt. Dergelijke karakterisering van  $R_0$  werd gemarkeerd voor constante omgevingen door (Li en Schneider, 2002, Stelling 3.1) en voor periodieke omgevingen in continue of discrete tijd door (Bacaër, 2007, §3.4) en (Bacaër, 2009, sectie 4).

In sectie 2 wordt reproduceerbaarheid gedefinieerd als de spectrale straal van een “next generation operator” volgens de terminologie van (Diekmann en Heesterbeek, 2000). Volgens Proposition 1,  $R_0 > 1$  als en alleen als  $r > 0$ . Stelling 2 laat zien dat reproduceerbaarheid kan worden berekend met vergelijking (3). De formule voor reproduceerbaarheid verkregen voor periodieke omgevingen door (Bacaër, 2009) is een speciaal geval van de benadering van dit artikel. Paragraaf 3 laat zien dat de recent geïntroduceerde parameter (Hernandez-Suarez et al., 2012) de groei of afname van de verwachting van de bevolking bepaalt. Sectie 4 richt zich op de scalaire casus, waarvoor reproduceerbaarheid gemakkelijk kan worden berekend. Numerieke voorbeelden worden gepresenteerd in sectie 5. Sectie 6 bespreekt kort de continue-tijdmodellen om te linken naar een recent artikel (Artalejo et al., 2012). De conclusie verklaart het verschil tussen onze reproduceerbaarheid en die van (Hernandez-Suarez et al., 2012). Er is hetzelfde verschil als tussen de verwachting van het groeipercentage en het groeipercentage van de verwachting. Over dit verschil is veel gediscussieerd (Lewontin en Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

## 2. Definitie en eigenschappen van $R_0$

Net als in het periodieke geval (Bacaër en Ait Dads, 2011 en 2012) verdelen we de bevolking in generaties.  $q(n, t)$  is de populatievector die tot generatie  $n$  behoort op tijdstip  $t$ : voor allen  $t \geq 0$  en  $n \geq 0$ ,

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

Merk op dat de nul aan de rechterkant van de vergelijking  $q(n+1, 0) = 0$  is de nulvector van  $\mathbb{R}^m$ . Als

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

dus

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

We definiëren

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

Dan is  $L$  een Banachruimte met deze norm. Merk op dat (4) ook geschreven is

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

Stel de operators voor  $\mathcal{A} : L \rightarrow L$ ,  $\mathcal{B} : L \rightarrow L$  en de identiteitsoperator  $\mathcal{I} : L \rightarrow L$  met voor alles  $x \in L$  en  $t \geq 0$ ,

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

Omdat  $A(t)$  en  $B(t)$  worden gekozen uit een eindige set matrices, dat is duidelijk  $\mathcal{A}x \in L$  en  $\mathcal{B}x \in L$  als  $x \in L$ . Bovendien  $\mathcal{A}$  en  $\mathcal{B}$  zijn begrensde lineaire operators.

**Lemma 1.** *De spectrale straal  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$  is gelijk aan  $e^{r(A,B)}$ .*

**Bewijs.** We definiëren  $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$ . Voor alles  $x \in L$  en  $\tau \geq 1$ , men heeft

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

Gezien (1) en de formule van de spectrale straal hebben we

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

waar  $\|\cdot\|$  is de operatorstandaard die bij de vectorstandaard hoort.

**Lemma 2.**  $r(0, B) < 0$ : *de populatie wordt gedoofd als er geen geboorten zijn.*

**Bewijs.** Men heeft  $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$  voor alles  $k$  en  $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$ . De omgeving  $\kappa$  verschijnt (als  $t \rightarrow +\infty$ ) in een positieve fractie  $\pi_\kappa$  van  $t$  van de vergelijking (1) omdat de Markov keten irreducibel. Maar  $\|\cdot\|_1$  is een sub-multiplicatieve standaard. Dus we krijgen  $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$ .

Omdat  $r(0, B) < 0$ , Lemma 1 laat dat zien  $\rho(\mathcal{B}) < 1$ . Dus  $\mathcal{I} - \mathcal{B}$  is omkeerbaar: als  $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$ , dus

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

dat wil zeggen

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

voor  $t \geq 0$ . Als  $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ , dan is vergelijking (5) gelijk aan

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

dat wil zeggen

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

Omdat  $q_0 \in L$ , men heeft  $q_n \in L$  voor  $n \geq 1$ . We definiëren  $g_n = \mathcal{A}q_n$ . Op deze manier  $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$  is de vector van geboorten als gevolg van generatie  $n$  ondertussen  $t$  en  $t+1$ . We komen tot de volgende conclusie:

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

Meer expliciet hebben we  $g_{n+1}(0) = 0$  en de vernieuwingsvergelijking voor geboorten

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

voor  $t \geq 0$  en  $n \geq 0$ .

**Definitie 1.**  $R_0$  is de spectrale straal van de operator van de volgende generatie  $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$ .

Let op de analogie tussen definitie 1 en de presentatie van  $R_0$  voor continue tijdsmodellen in temporeel heterogene omgevingen van (Thieme, 2009, §5.1) en (Inaba, 2012). We schrijven  $R_0(A, B)$  om de afhankelijkheid van de reeks matrices te benadrukken.

**Stelling 1.**

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

**Bewijs.** Volgens (Thieme, 2009, Stelling 3.10),  $R_0(A, B) - 1$  heeft hetzelfde teken als  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$ . Maar Lemma 1 zegt  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$ . Dus  $R_0(A, B) - 1$  heeft hetzelfde teken als  $r(A, B)$ .

**Stelling 2.** Stel dat  $R_0(A, B) > 0$ . Dus  $R_0(A, B)$  is de unieke oplossing voor de vergelijking  $r(A/R, B) = 0$  voor  $R \in (0, +\infty)$ .

**Bewijs.** Omdat reproduceerbaarheid lineair afhangt van het aantal geboortecijfers, hebben we

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

Met voorstel 1 hebben we

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

Dus de vergelijking  $r(A/R, B) = 0$  heeft minstens één oplossing. Met (1),

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

is een afnemende functie. Door tweemaal de afgeleide te nemen ten opzichte van  $R$ , kunnen we dat gemakkelijk zien

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

is een functie die identiek nul is of log-convex. Dit punt is al gebruikt door (Bacaër en Ait Dads, 2012, appendix C). Volgens (Cohen, 1980, stelling 1),  $R \mapsto r(A/R, B)$  is een convexe functie. Dus de vergelijking  $r(A/R, B) = 0$  kan maar één oplossing hebben. Inderdaad, als er twee verschillende oplossingen waren  $R_1$  en  $R_2$  met  $R_1 < R_2$ , de afnemende en convexe functie  $R \mapsto r(A/R, B)$  zou constant 0 zijn, niet alleen tussen deze twee waarden, maar voor  $R \geq R_1$ . Deze functie van  $]0, +\infty[$  in  $\mathbb{R}$  is convex. Het is ook continu. Dus  $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$  als  $R \rightarrow +\infty$ . We bereiken dus een tegenstrijdigheid.

**Opmerking 1.** Uit voorstel 2 blijkt dat in het algemeen de berekening van  $R_0$  is net zo moeilijk als het berekenen van  $r$  en vereist meer rekentijd omdat er een dichotomiemethode moet worden gebruikt.

**Opmerking 2.** Voor periodieke omgevingen in orde  $(1, 2, \dots, K)$ , (Bacaër, 2009) heeft dat aangetoond  $R_0$  was de spectrale straal van

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

Bacaër en Ait Dads (2012, Proposition 3) stonden erop dat dit  $R_0$  is de enige oplossing voor de vergelijking

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

Met vergelijking (1) is de linkerkant hierboven zichtbaar gelijk aan  $e^{r(A/R, B)}$ . Uit voorstel 2 kunnen we daarom concluderen dat  $R_0$  in (Bacaër, 2009) is identiek aan de  $R_0$  van definitie 1 in het specifieke geval van periodieke omgevingen ( $M_{i,j} = 1$  als  $j = i + 1$  en  $1 \leq i \leq K - 1$ ,  $M_{K,1} = 1$ , en  $M_{i,j} = 0$  anders). We kunnen presenteren  $R_0$  in een periodieke omgeving zoals de spectrale straal van

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

wat we gemakkelijk kunnen zien is gelijk aan de spectrale straal van (7) (Hernandez-Suarez et al., 2012, sectie 5). Volgens (Bacaër en Ait Dads, 2012) is deze spectrale straal gelijk aan de spectrale straal van  $A(I - B)^{-1}$  (Cushing en Zhou, 1994; Caswell, 2001) wanneer de omgeving constant is, met  $A^{(k)} = A$  en  $B^{(k)} = B$  voor alle  $k$ .

**Stelling 3.** De definitie van  $R_0$  hierboven is onafhankelijk van de bepaalde willekeurige volgorde  $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ , die de Markov-keten volgt. Dus  $R_0$  kan de reproduceerbaarheid van het model worden genoemd.

**Bewijs.** Zijn  $(A(t), B(t))$  en  $(A'(t), B'(t))$  twee reeksen omgevingen die de Markov-keten volgen. De bijbehorende reproductiviteit is  $R_0(A, B)$  en  $R_0(A', B')$ . Dat willen we laten zien  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ . Met voorstel 2 hebben we  $r(A/R_0(A, B), B) = 0$  en  $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ . Maar groeipercentages zijn onafhankelijk van de specifieke volgorde van omgevingen (Tuljapurkar, 1990). Dus

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

$R_0(A, B)$  en  $R_0(A', B')$  zijn oplossingen van  $r(A'/R, B') = 0$ . Volgens stelling 2,  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ .

### 3. Een andere parameter

Een recent artikel (Hernandez-Suarez et al., 2012) stelt voor om reproduceerbaarheid te definiëren als de spectrale straal van de matrix

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

waar  $I$  is de identiteitsmatrix van geschikte grootte. We merken deze spectrale straal op  $R_*$  om verwarring te voorkomen.

In de literatuur over Markov-omgevingen is dat bekend

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

bestaat ( $|\cdot|$  geeft de som van de componenten aan). Bovendien is  $\mu$  de spectrale straal van  $D(M' \otimes I)$ , waar

- $D$  is de diagonale blokmatrix  $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$ ,
- $M'$  is de getransponeerde matrix van  $M$
- $I$  is de identiteitsmatrix.

Tuljapurkar (1990, p. 45) noemt dit de Bharucha-formule.

**Voorstel.**

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

**Bewijs.** Men heeft

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

Deze matrix is gelijk aan  $A^* + B^*$ , waar

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

en  $B^*$  is gedefinieerd op dezelfde wijze door het vervangen  $A$  door  $B$ . Volgens (Thieme, 2009, Stelling 3.10),  $\rho(A^* + B^*) - 1$  en  $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$  hetzelfde teken hebben. Maar  $\mu = \rho(A^* + B^*)$  en  $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$ .

**Opmerking 3.** In een periodieke omgeving hebben we  $R_0 = R_*$ , zoals kan worden gezien door matrices (8) en (9) te vergelijken.

### 4. De scalaire zaak

Als  $A(t)$  en  $B(t)$  zijn scalair en als de omgevingen onafhankelijk en identiek verdeeld zijn, dan laten vergelijking (2) en voorstel 2 dat zien

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

of gelijkwaardig

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

Laten we nu eens kijken naar het meer algemene geval van een Markoviaanse afhankelijkheid tussen opeenvolgende omgevingen. Onthoud dat  $M = (M_{i,j})$  is een matrix van overgangskansen. Aangezien de ketting onherleidbaar is, laat  $\pi$  de stationaire verdeling zijn van de tijd doorgebracht in de verschillende omgevingen:

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2) geven aan dat het groeipercentage is

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

Als bewijs, noteer dat gewoon

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

Als  $t \rightarrow +\infty$ , het aantal termen gelijk aan  $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$  in de som over  $\tau$  is  $\pi_k t + o(t)$ . Dus voorstel 2 laat dat zien  $R_0$  is de oplossing van

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

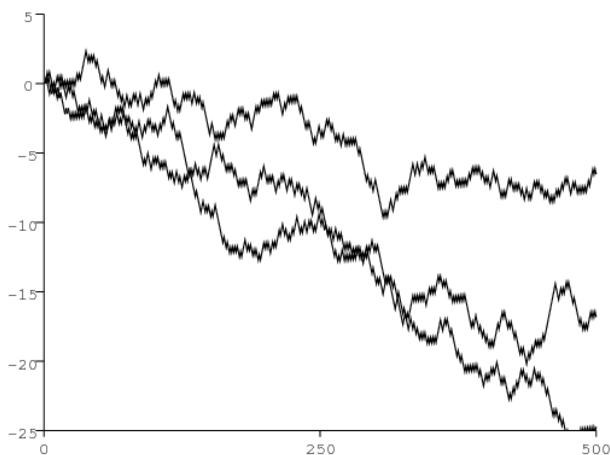
Daarom  $R_0$  eenvoudig te berekenen, bijvoorbeeld met een dichotomiemethode.

## 5. Voorbeelden

Beschouw als eerste voorbeeld een scalaire populatie ( $m = 1$ ) en stel dat er twee omgevingen zijn ( $K = 2$ ):

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

De stationaire distributie is  $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$ . Vergelijking (11) geeft  $R_0 \simeq 0,949 < 1$ : de bevolking gaat vrijwel zeker uit. Voor zo'n voorbeeld geeft vergelijking (9)  $R_* \simeq 1,050 > 1$ . Verschillende simulaties van dit model beginnen  $p(0) = 1$  illustreren dit. Figuur 1 suggereert dat het proces inderdaad subkritisch is. Parameterwaarden worden precies zo gekozen dat  $R_0 < 1$  en  $R_* > 1$ . Het lijkt er echter op dat in veel andere gevallen de twee parameters aan dezelfde kant van 1 staan en slechts zeer weinig verschillen, waarbij het verschil vaak minder dan 1% is. Hoewel een dergelijk verschil biologisch onbeduidend lijkt, blijft het belangrijk voor het wiskundig aantonen van drempelresultaten.



Figuur 1.  $\log p(t)$  afhankelijk van  $t$ . Hier  $R_0 < 1$  terwijl  $R_* > 1$ .

Overweeg als tweede voorbeeld een model met twee typen en twee omgevingen:

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

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

Merk op dat de matrices  $A^{(k)} + B^{(k)}$  voor  $k = 1, 2$  zijn Leslie-matrices en dat de omgevingen onafhankelijk en identiek zijn verdeeld. Formule (9) geeft  $R_* = 1,01 > 1$ . Als  $p(0) = (1\ 1)'$ , als we de groeisnelheid  $r$  schatten met de formule

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

met  $t = 5000$ , en als we het proces 1000 keer herhalen, zien we dat de gemiddelde groeisnelheid is  $-0,1021$  met een standaardfout van  $0,0074$ . Dit suggereert  $r < 0$  en daarom  $R_0 < 1$ . Om de reproduceerbaarheid numeriek in te schatten, gebruiken we voorstel 2: we delen  $A^{(k)}$  voor  $k = 1, 2$  door  $R$  en we schatten het nieuwe groeipercentage. Met  $R = 0,84$ , vinden we  $r \simeq 0,0135$  met een standaardfout van  $0,0072$ , wat suggereert dat  $r > 0$ . Met  $R = 0,88$ , vinden we  $r \simeq -0,0168$  met een standaardfout van  $0,0071$ , wat suggereert dat  $r < 0$ . Dus het lijkt erop dat  $0,84 < R_0 < 0,88$ .

Voor hetzelfde voorbeeld kunnen we ook direct de definitie van reproduceerbaarheid gebruiken als de spectrale straal van de operator.

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

Merk echter op dat deze operator geen eigenwaarde heeft die niet nul is, zoals in het geval van continue tijd bestudeerd door (Inaba, 2012, lemma 9). Maar we kunnen berekenen  $g_n$  voor  $n$  groot en schat de reproduceerbaarheid met  $\sqrt[4]{\|g_n\|/\|g_0\|}$ . Merk in ons voorbeeld dat op  $B^{(k)}B^{(k')} = 0$  voor alle  $k, k' = 1, 2$  en  $g_0(t) = 0$  voor alle  $t \geq 3$ . De vernieuwingsvergelijking (6) laat zien dat als  $g_n(t) = 0$  voor alle  $t \geq \tau$ , dus  $g_{n+1}(t) = 0$  voor alle  $t \geq \tau + 2$ . Dus  $g_n(t) = 0$  voor alle  $t \geq 2n + 3$ . Om te berekenen  $g_n$ , dus overweeg gewoon de operator  $\Omega$  op de eindige dimensie subruimte  $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ . Met  $n = 1000$  hebben we 10 willekeurige reeksen omgevingen gekozen. In overeenstemming met de reeds verkregen schatting werden schattingen van reproduceerbaarheid gevonden met een gemiddelde van  $0,86$  en een standaardfout van  $0,015$ .

## 6. Modellen met continue tijd

Laten we een vergelijkbare theorie schetsen voor lineaire populatiemodellen in continue tijd in een ergodische willekeurige omgeving. Laten we bijvoorbeeld een model nemen

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

waar

- $p(t)$  is een vector,
- $A(t)$  is een vierkante matrix van maat  $m$  met positieve of nulcoëfficiënten,
- $-B(t)$  is een matrix van dezelfde grootte met positieve of nulcoëfficiënten buiten de diagonaal.

We veronderstellen te vereenvoudigen

- $(A(t), B(t))$  behoort tot een eindige lijst van omgevingen  $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- schakelaars tussen omgevingen volgen een inhomogene continue tijd Markov-keten (Ge et al., 2006). De kans om op het tijdstip  $t$  in staat  $k$  te zijn, wordt genoteerd  $\Pi_k(t)$ , is oplossing van

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

waar  $Q(t)$  is een onherleidbare matrix,  $T$ -periode, met positieve of nul coëfficiënten buiten de diagonaal, continu door stukjes, en zodanig dat  $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$ .

De matrix  $Q(t)$  is periodiek omdat veel populaties een mix van seizoensgebonden en willekeurige effecten ervaren. Voor discrete-tijdmodellen kan een dergelijk mengsel worden opgenomen in de overgangsmatrix  $M$  in sectie 1.  $\lambda_1(A, B)$  is Lyapunovs grootste exponent van (12) (Arnold en Wihstutz, 1986). We gaan ervan uit dat  $\lambda_1(0, B) < 0$ : de populatie convergeert naar 0 zonder geboorten.

Reproduceerbaarheid kan worden gedefinieerd als de spectrale straal van de vernieuwingsoperator  $\mathcal{K}$  zeker  $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$  gegeven door

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

waar de kern wordt gegeven door  $K(t, x) = A(t)C(t, x)$  en  $C(t, x)$  is de overlevingsmatrix tussen de tijden  $t-x$  en  $t$ :

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

(de identiteitsmatrix). We weten inderdaad uit (Bacaër en Ait Dads, 2011, lemma 2) dat de vector van geboorten per tijdseenheid als gevolg van generatie  $n$  voldoet aan een herhalingsrelatie met deze lineaire operator, die vergelijkbaar is met de vergelijking (6). Voor een bespreking van het verband tussen de spectrale straal van deze operator en reproduceerbaarheid maar voor deterministische modellen, zie (Inaba, 2012, paragraaf 4). Als  $R_0 > 0$  dan kan reproduceerbaarheid weer worden gekenmerkt door het feit dat  $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ , zoals in stelling 2. De spectrale straal  $R_0$  van  $\mathcal{K}$  is vrijwel zeker onafhankelijk van de bepaalde willekeurige volgorde van omgevingen, zoals in Proposition 3.

Als  $p(t)$  is een scalaire populatie, dus we hebben

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

waar bijvoorbeeld

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

Dus

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

zoals in het werk van (Cordova-Lepe et al., 2012) voor een model met bijna periodieke coëfficiënten. Voor lijnvector  $v = (1 \ 1 \dots 1)$ , men heeft  $dv/dt = 0 = vQ(t)$ . We kunnen aantonen volgens (Perthame, 2007, §6.3.2) dat er één positieve  $T$ -periode oplossing is  $u(t)$  van

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

Dat blijkt uit de wet van grote aantallen voor Markov-ketens

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

Dus

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

Als  $Q(t)$  is niet afhankelijk van  $t$ , dan is er een enkele vector  $u$  zodat

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

Dus

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

Deze formule voor  $R_0$  is hetzelfde als die van (Artalejo et al., 2012, §4.1) voor " $R_0^{ARA}$ "

## 7. Conclusie

Het verschil tussen de  $R_0$  van dit artikel en de " $R_0$ " (Hier vermeld  $R_*$ ) in (Hernandez-Suarez et al., 2012) is vergelijkbaar met het verschil tussen enerzijds de "stochastische" groeisnelheid (1), die ook gelijk is aan de verwachting van de bevolkingsgroei

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

aan de andere kant het groeipercentage van de bevolkingsverwachting (10) (Lewontin en Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Dit is de positie van  $r$  ten opzichte van 0, of die van  $R_0$  vergeleken met 1, die beslist of de populatie in de simulaties subkritisch of superkritisch is. Maar  $\log \mu$  en  $R_*$  zijn veel gemakkelijker te berekenen in Markoviaanse omgevingen voor gestructureerde (niet-scalaire) populaties: ze worden gegeven door de spectrale stralen van eenvoudige matrices.

## Dankwoord

We willen Sylvie Méléard, Odo Diekmann en in het bijzonder Carlos Hernandez-Suarez bedanken voor het stimuleren van onze interesse in willekeurige omgevingen.

## Referenties

- 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.