

# О воспроизводимости в случайной среде

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, Бонди, Франция  
nicolas.bacaer@ird.fr

Mohamed Khaladi

Университет Кади Айяд, математический факультет, Марракеш, Марокко

## резюме

Мы изучаем понятие воспроизводимости, отметили  $R_0$ , для задач динамики населения в случайных средах. Для упрощения предположим, что последовательные среды следуют по цепочке Маркова.  $R_0$  спектральный радиус оператора следующего поколения. Его положение относительно 1 всегда определяет рост или уменьшение численности населения при моделировании, в отличие от другого параметра, предложенного в недавней статье [Эрнандес-Суарес С., Рабинович Дж., Эрнандес К. (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. Положение этого последнего параметра по отношению к 1 определяет рост и уменьшение ожиданий населения.  $R_0$  легко вычисляется в случае скалярных популяционных моделей без какой-либо структуры. В основном нас интересуют модели с дискретным временем, но также упоминаются модели с непрерывным временем.

## 1. Введение

В этой статье мы рассмотрим популяционные модели вида

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

с  $p(0)$  дано в  $\mathbb{R}^m$ , вектор  $p(t)$  представляет различные компоненты населения.  $A(t)$  и  $B(t)$  являются квадратными матрицами размера  $m$  с коэффициентами  $\geq 0$  для всех  $t$ .  $A(t)$  это матрица рождения  $B(t)$  это матрица выживания. Для упрощения предположим, что матрицы  $(A(t), B(t))$  выбираются из конечного списка сред  $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$ . За средой типа  $i$  следует среда типа  $j$  ( $1 \leq i, j \leq K$ ) с вероятностью  $M_{i,j}$ , с вероятностью  $\mu_i$ .  $(A(0), B(0))$  имеет тип  $i$ . Мы предполагаем, что матрица  $M = (M_{i,j})$  этой цепи Маркова неприводима. Матрицы выживания имеют биологическое значение, если

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

Мы также предполагаем:

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

Например, примитивные матрицы с общей матрицей инцидентности являются эргодическими. Некоторые из этих предположений могут быть ослаблены.

Существует большая литература по таким популяционным моделям в случайной среде (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Мы определяем

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$  матричный стандарт.

С учетом вышеизложенных предположений,

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

Этот предел почти наверняка существует и не зависит от начального условия и конкретной последовательности сред, выбранных случайным образом вдоль цепи Маркова (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Чтобы обозначить зависимость скорости роста  $r$  от матриц, запишем  $r = r(A, B)$ . Если, например, вектор населения является скалярным и если среды независимы и одинаково распределены, то

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

и

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

(Naccou et al., 2005, §2.9.2).

Bacaër и Guernaoui (2006) обобщили классическое понятие воспроизводимости, также называемое скоростью воспроизводства, для случая периодических сред.  $R_0$  асимптотическая скорость роста по поколениям (Bacaër and Ait Dads, 2011 и 2012). Thieme (2009, §5.1) и Inaba (2012) изучили случай детерминированных сред в непрерывном времени, но не в периодическом. В недавней статье (Hernandez-Suarez et al., 2012) предложено адаптировать воспроизводимость к моделям со случайными средами. Тем не менее, похоже, что положение их  $R_0$  по сравнению с 1 не всегда решается, будет ли население в конечном итоге увеличиваться или уменьшаться (контрпример будет представлен ниже). В этой статье мы объясним, как  $R_0$  следует рассчитать, чтобы получить правильный порог: это единственное решение уравнения

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

Другими словами,  $R_0$  это число, на которое необходимо разделить все коэффициенты рождаемости, чтобы привести население к критической ситуации, когда не наблюдается ни экспоненциального роста, ни экспоненциального спада. Такая характеристика  $R_0$  было выделено для постоянных сред (Li и Schneider, 2002, теорема 3.1) и для периодических сред в непрерывном или дискретном времени (Bacaër, 2007, §3.4) и (Bacaër, 2009, раздел 4).

В разделе 2 воспроизводимость определяется как спектральный радиус «оператора следующего поколения» в соответствии с терминологией (Diekmann and Heesterbeek, 2000). Согласно предложению 1,  $R_0 > 1$  если и только если  $r > 0$ . Предложение 2 показывает, что воспроизводимость может быть рассчитана с использованием уравнения (3). Формула воспроизводимости, полученная для периодических сред (Bacaër, 2009), является частным случаем подхода этой статьи. Раздел 3 показывает, что параметр, недавно введенный (Hernandez-Suarez et al., 2012), определяет рост или снижение ожиданий населения. Раздел 4 посвящен скалярному случаю, для которого легко вычисляется воспроизводимость. Численные примеры представлены в разделе 5. В

разделе 6 кратко обсуждаются модели с непрерывным временем для ссылки на недавнюю статью (Artalejo et al., 2012). Заключение объясняет разницу между нашей воспроизводимостью и воспроизводимостью (Hernandez-Suarez et al., 2012). Существует такая же разница, как между ожиданием темпов роста и темпами роста ожиданий. Эта разница была предметом многочисленных дискуссий (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

## 2. Определение и свойства $R_0$

Как и в периодическом случае (Васаеґ и Ait Dads, 2011 и 2012), мы делим население на поколения.  $q(n, t)$  вектор популяции, принадлежащий поколению  $n$  в момент времени  $t$ : для всех  $t \geq 0$  и  $n \geq 0$ ,

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

Обратите внимание, что ноль в правой части уравнения  $q(n+1, 0) = 0$  нулевой вектор  $\mathbb{R}^m$ , если

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

то

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

Мы определяем

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

Тогда  $L$  - банахово пространство с этой нормой. Обратите внимание, что (4) также написано

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

Ввести операторов  $\mathcal{A} : L \rightarrow L$ ,  $\mathcal{B} : L \rightarrow L$  и оператор идентичности  $\mathcal{I} : L \rightarrow L$  с за все  $x \in L$  и  $t \geq 0$ ,

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

потому что  $A(t)$  и  $B(t)$  выбираются из конечного набора матриц, ясно, что  $\mathcal{A}x \in L$  и  $\mathcal{B}x \in L$  если  $x \in L$ , Кроме того,  $\mathcal{A}$  и  $\mathcal{B}$  ограниченные линейные операторы.

**Лемма 1.** *Спектральный радиус  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$  равно  $e^{r(A, B)}$ ,*

**Доказательство.** Мы определяем  $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$ , Для всего  $x \in L$  и  $\tau \geq 1$  у нас есть

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

Видно (1) и по формуле спектрального радиуса имеем

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

где  $\|\cdot\|$  является стандартом оператора, связанным с векторным стандартом.

**Лемма 2.**  $r(0, B) < 0$ : *население исчезает, если нет рождений.*

**Доказательство.** У нас есть  $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$  для всего  $k$  и  $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$ , Окружающая среда  $\kappa$  появляется (если  $t \rightarrow +\infty$ ) в положительной фракции  $\pi_\kappa$  из  $m$  уравнения (1), так как цепь Маркова неприводима. но  $\|\cdot\|_1$  является суб-мультипликативным стандартом. Итак, мы получаем  $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$ ,

потому что  $r(0, B) < 0$  Лемма 1 показывает, что  $\rho(\mathcal{B}) < 1$ , поэтому  $\mathcal{I} - \mathcal{B}$  обратим: если  $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$  тогда

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

то есть

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

для  $t \geq 0$ , если  $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$  тогда уравнение (5) эквивалентно

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

то есть

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

потому что  $q_0 \in L$  у нас есть  $q_n \in L$  для  $n \geq 1$ , Мы определяем  $g_n = \mathcal{A}q_n$ , Таким образом,  $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$  вектор рождений из-за поколения  $n$  тем временем  $t$  и  $t+1$ , Мы приходим к следующему выводу:

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

Более конкретно, мы имеем  $g_{n+1}(0) = 0$  и уравнение обновления для рождений

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

для  $t \geq 0$  и  $n \geq 0$ ,

**Определение 1.**  $R_0$  спектральный радиус оператора следующего поколения  $\mathcal{A}(I - B)^{-1}$ ,

Обратите внимание на аналогию между определением 1 и представлением  $R_0$  для моделей с непрерывным временем во временных неоднородных средах (Thieme, 2009, §5.1) и (Inaba, 2012). Мы пишем  $R_0(A, B)$  подчеркнуть зависимость от ряда матриц.

**Предложение 1.**

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

**Доказательство.** Согласно (Тим, 2009, теорема 3.10),  $R_0(A, B) - 1$  имеет тот же знак, что и  $\rho(A + B) - 1$ , Но лемма 1 говорит  $\rho(A + B) = e^{r(A, B)}$ , поэтому  $R_0(A, B) - 1$  имеет тот же знак, что и  $r(A, B)$ ,

**Предложение 2.** Предположим, что  $R_0(A, B) > 0$ , то  $R_0(A, B)$  является единственным решением уравнения  $r(A/R, B) = 0$  для  $R \in (0, +\infty)$ ,

**Доказательство.** Поскольку воспроизводимость линейно зависит от набора показателей рождаемости, мы имеем

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

С предложением 1 мы имеем

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

Итак, уравнение  $r(A/R, B) = 0$  есть хотя бы одно решение. С (1),

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

является убывающей функцией. Взяв дважды производную по  $R$ , мы легко видим, что

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

является функцией либо тождественно нулевой, либо лог-выпуклой. Этот момент уже использовался (Басаеф and Ait Dads, 2012, приложение С). Согласно (Козн, 1980, теорема 1),  $R \mapsto r(A/R, B)$  является выпуклой функцией. Итак, уравнение  $r(A/R, B) = 0$  может иметь только одно решение. Действительно, если бы было два разных решения  $R_1$  и  $R_2$  с  $R_1 < R_2$ , убывающая и выпуклая функция  $R \mapsto r(A/R, B)$  будет постоянным 0 не только между этими двумя значениями, но для  $R \geq R_1$ , Эта функция  $]0, +\infty[$  в  $\mathbb{R}$  выпуклый Это также непрерывно. поэтому  $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$  если  $R \rightarrow +\infty$ , Таким образом, мы пришли к противоречию.

**Замечание 1.** Предложение 2 показывает, что в целом расчет  $R_0$  это так же сложно, как вычисление  $r$ , и требует больше времени вычисления, так как должен использоваться метод дихотомии.

**Примечание 2.** Для периодических сред в порядке  $(1, 2, \dots, K)$  (Басаеф, 2009) показал, что  $R_0$  был спектральный радиус

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

Бакаер и Айт Папс (2012, предложение 3) настаивали на том, чтобы это  $R_0$  является единственным решением уравнения

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

С помощью уравнения (1) левая часть выше визуально равна  $e^{r(A/R, B)}$ , Поэтому мы можем сделать вывод из предложения 2, что  $R_0$  в (Басаеф, 2009) идентичен  $R_0$  определения 1 в частном случае периодических сред ( $M_{i,j} = 1$  если  $j = i + 1$  и  $1 \leq i \leq K - 1$ ,  $M_{K,1} = 1$  и  $M_{i,j} = 0$  в противном случае). Мы можем представить  $R_0$  в периодической среде, такой как спектральный радиус

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

который мы легко видим, равен спектральному радиусу (7) (Эрнандес-Суарес и др., 2012, раздел 5). Согласно (Басаеф and Ait Dads, 2012), этот спектральный радиус равен спектральному радиусу  $A(I - B)^{-1}$  (Cushing and Zhou, 1994; Caswell, 2001), когда среда постоянна, с  $A^{(k)} = A$  и  $B^{(k)} = B$  для всех  $k$ .

**Предложение 3.** Определение  $R_0$  выше не зависит от конкретной случайной последовательности  $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ , которая следует цепочке Маркова. поэтому  $R_0$  Можно назвать воспроизводимость модели.

**Доказательство.** позволять  $(A(t), B(t))$  и  $(A'(t), B'(t))$  две последовательности окружений, которые следуют за цепью Маркова. Соответствующие репродуктивности  $R_0(A, B)$  и  $R_0(A', B')$ . Мы хотим показать, что  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ , С предложением 2 мы имеем  $r(A/R_0(A, B), B) = 0$  и  $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ , Но темпы роста не зависят от конкретной последовательности сред (Tuljapurkar, 1990). поэтому

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

$R_0(A, B)$  и  $R_0(A', B')$  являются решениями  $r(A'/R, B') = 0$ , Согласно предложению 2,  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ ,

### 3. Еще один параметр

В недавней статье (Hernandez-Suarez et al., 2012) предлагается определить воспроизводимость как спектральный радиус матрицы.

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

где  $I$  это единичная матрица подходящего размера. Отметим этот спектральный радиус  $R_*$  чтобы избежать путаницы.

В литературе по марковским средам известно, что

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

существует ( $|\cdot|$  обозначает сумму компонентов). Кроме того,  $\mu$  - спектральный радиус  $D(M' \otimes I)$  где

- $D$  матрица диагонального блока  $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$ ,
- $M'$  транспонированная матрица  $M$
- $I$  это единичная матрица.

Tuljapurkar (1990, стр. 45) называет это формулой Бхаручи.

**Предложение.**

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

**Доказательство.** У нас есть

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

Эта матрица равна  $A^* + B^*$  где

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

и  $B^*$  определяется таким же образом, путем замены  $A$  на  $B$ . Согласно (Тим, 2009, теорема 3.10),  $\rho(A^* + B^*) - 1$  и  $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$  имеют такой же знак. но  $\mu = \rho(A^* + B^*)$  и  $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$ ,

**Примечание 3.** В периодической среде мы имеем  $R_0 = R_*$  Как видно из сравнения матриц (8) и (9).

## 4. Скалярный случай

если  $A(t)$  и  $B(t)$  являются скалярными и если среды независимы и одинаково распределены, то уравнение (2) и предложение 2 показывают, что

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

или эквивалент

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

Рассмотрим теперь более общий случай марковской зависимости между последовательными средами. Помни что  $M = (M_{i,j})$  является матрицей переходных вероятностей. Поскольку цепочка неприводима, пусть  $\pi$  будет стационарным распределением времени, проведенного в разных средах:

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

(Nassou et al., 2005, §2.9.2) указывают, что скорость роста

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

Для доказательства просто отметьте, что

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

если  $t \rightarrow +\infty$  количество членов равно  $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$  в сумме по  $t$   $\pi_k t + o(t)$ , Таким образом, предложение 2 показывает, что  $R_0$  это решение

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

Таким образом,  $R_0$  легко вычисляется, например, методом дихотомии.

## 5. Примеры

В качестве первого примера рассмотрим скалярную популяцию ( $m = 1$ ) и предположим, что есть две среды ( $K = 2$ ):

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

Стационарное распределение  $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$ , Уравнение (11) дает  $R_0 \simeq 0,949 < 1$ : население почти наверняка уходит. Для такого примера уравнение (9) дает  $R_* \simeq 1,050 > 1$ , Несколько симуляций этой модели, начиная с  $p(0) = 1$  проиллюстрируем это. Рисунок 1 предполагает, что процесс действительно является докритическим. Значения параметров выбираются точно так, чтобы  $R_0 < 1$  и  $R_* > 1$ , Однако может показаться, что во многих других случаях два параметра находятся на одной стороне от 1 и отличаются лишь очень незначительно, причем разница часто составляет менее 1%. Хотя такая разница может показаться биологически незначимой, она остается важной для математической демонстрации пороговых результатов.

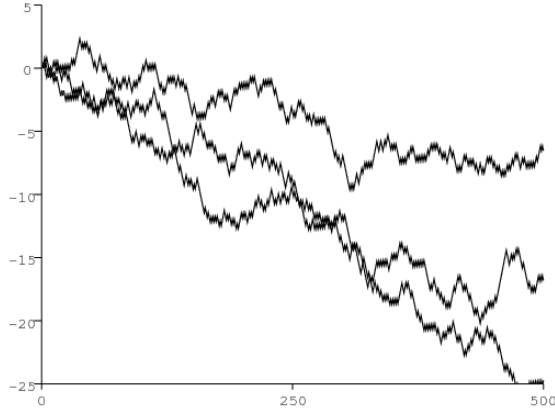


Рисунок 1  $\log p(t)$  в зависимости от  $t$ , здесь  $R_0 < 1$  в то время как  $R_* > 1$ ,

В качестве второго примера рассмотрим модель с двумя типами и двумя средами:

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

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

Обратите внимание, что матрицы  $A^{(k)} + B^{(k)}$  для  $k = 1, 2$  являются матрицами Лесли и что среды независимы и одинаково распределены. Формула (9) дает  $R_* = 1,01 > 1$ , если  $p(0) = (1 \ 1)'$ , если мы оценим скорость роста  $r$  по формуле

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

с  $t = 5000$ , и если мы повторим процесс 1000 раз, мы обнаружим, что средняя скорость роста  $-0,1021$  со стандартной ошибкой  $0,0074$ , Это говорит о  $r < 0$  и, следовательно,  $R_0 < 1$ , Чтобы оценить воспроизводимость численно, мы используем предложение 2: мы делим  $A^{(k)}$  для  $k = 1, 2$  на  $R$  и мы оцениваем новый темп роста. с  $R = 0,84$  мы находим  $r \simeq 0,0135$  со стандартной ошибкой  $0,0072$  что говорит о том, что  $r > 0$ , с  $R = 0,88$  мы находим  $r \simeq -0,0168$  со стандартной ошибкой  $0,0071$  что говорит о том, что  $r < 0$ , Так что казалось бы, что  $0,84 < R_0 < 0,88$ ,

Для того же примера мы также можем непосредственно использовать определение воспроизводимости в качестве спектрального радиуса оператора.

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

Отметим, однако, что этот оператор не имеет ненулевого собственного значения, как в случае непрерывного времени, изучаемого (Inaba, 2012, лемма 9). Но мы можем рассчитать  $g_n$  для  $n$  больших и оценим воспроизводимость с  $\sqrt{\|g_n\|/\|g_0\|}$ . В нашем примере обратите внимание, что  $B^{(k)}B^{(k')} = 0$  для всего  $k, k' = 1, 2$  и  $g_0(t) = 0$  для всего  $t \geq 3$ , Уравнение восстановления (6) показывает, что если  $g_n(t) = 0$  для всего  $t \geq \tau$  тогда  $g_{n+1}(t) = 0$  для всего  $t \geq \tau + 2$ , поэтому  $g_n(t) = 0$  для всего  $t \geq 2n + 3$ , Рассчитать  $g_n$  так что просто рассмотрим оператор  $\Omega$  на конечномерном подпространстве  $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ , При  $n = 1000$  мы выбрали 10 случайных последовательностей сред. Оценки воспроизводимости были найдены со средним значением  $0,86$  и стандартной ошибкой  $0,015$  в соответствии с уже полученной оценкой.

## 6. Модели с непрерывным временем

Давайте наметим аналогичную теорию для линейных моделей населения в непрерывном времени в эргодической случайной среде. Давайте возьмем для примера модель

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

где

- $p(t)$  это вектор,
- $A(t)$  квадратная матрица размера  $m$  с положительными или нулевыми коэффициентами,
- $-B(t)$  является матрицей одинакового размера с положительными или нулевыми коэффициентами вне диагонали.

Мы предполагаем упростить

- $(A(t), B(t))$  принадлежит к конечному списку сред  $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- переключение между средами происходит по неоднородной непрерывной временной цепи Маркова (Ge et al., 2006). Вероятность нахождения в состоянии  $k$  в момент времени  $t$ , что отмечается  $\Pi_k(t)$  является решением

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

где  $Q(t)$  является неприводимой матрицей,  $T$ -периодической, с положительными или нулевыми коэффициентами вне диагонали, непрерывной по частям и такой, что  $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$ ,

Матрица  $Q(t)$  является периодической, потому что многие популяции испытывают смесь сезонных и случайных эффектов. Для моделей с дискретным временем такая смесь может быть включена в матрицу переходов  $M$  в разделе 1.  $\lambda_1(A, B)$  является крупнейшим показателем Ляпунова (12) (Arnold and Wihstutz, 1986). Мы предполагаем, что  $\lambda_1(0, B) < 0$ : население сходится к 0 без рождения.

Воспроизводимость может быть определена как спектральный радиус оператора обновления  $\mathcal{K}$  на  $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$  дано

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

где ядро дается  $K(t, x) = A(t)C(t, x)$  и  $C(t, x)$  является матрицей выживания между временами  $t-x$  и  $t$ :

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

(единичная матрица). Действительно, из (Vasaer and Ait Dads, 2011, лемма 2) мы знаем, что вектор рождений на единицу времени из-за генерации  $n$  удовлетворяет рекуррентному соотношению с участием этого линейного оператора, который аналогичен уравнению (6). Обсуждение связи между спектральным радиусом этого оператора и воспроизводимостью, но для детерминированных моделей, см. (Inaba, 2012, раздел 4). если  $R_0 > 0$  тогда воспроизводимость снова может характеризоваться тем, что  $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ , как в предложении 2. Спектральный радиус  $R_0$  из  $\mathcal{K}$  почти наверняка не зависит от конкретной случайной последовательности окружений, как в предложении 3.

если  $p(t)$  скалярная популяция, поэтому мы имеем

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

где например

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

поэтому

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

как в работе (Кордова-Лепе и др., 2012) для модели с почти периодическими коэффициентами. Для линии вектора  $v = (1 \ 1 \dots 1)$  у нас есть  $dv/dt = 0 = vQ(t)$ , Согласно (Perthame, 2007, § 6.3.2), мы можем показать, что существует одно положительное  $T$ -периодическое решение  $u(t)$  из

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

Закон больших чисел для цепей Маркова показывает, что

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

поэтому

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

если  $Q(t)$  не зависит от  $t$ , то существует один вектор  $u$  такой, что

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

поэтому

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

Эта формула для  $R_0$  такой же, как у (Artalejo et al., 2012, §4.1) для « $R_0^{ARA}$ ».

## 7. Заключение

Разница между  $R_0$  этой статьи и " $R_0$ " (Отмечено здесь  $R_*$ ) в (Hernandez-Suarez et al., 2012) аналогична разнице между, с одной стороны, «стохастическим» темпом роста (1), который также равен ожиданию темпа роста населения

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

с другой стороны, темпы роста ожиданий населения (10) (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Это позиция  $z$  относительно 0, или позиция  $R_0$  по сравнению с 1, который решает, является ли популяция докритической или сверхкритической в моделировании. однако  $\log \mu$  и  $R_*$  Гораздо легче вычислить в марковских средах для структурированных (нескалярных) популяций: они задаются спектральными лучами простых матриц.

**спасибо**

Мы хотели бы поблагодарить Sylvie Méléard, Odo Diekmann и, в частности, Carlos Hernandez-Suarez за то, что они стимулировали наш интерес к случайным средам.

**ссылки**

- 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.