

随机环境中的重现性

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

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

卡迪艾亚德大学数学系, 摩洛哥马拉喀什

总结

我们研究了可重复性的概念, R_0 , 用于解决随机环境中的人口动态问题。为简化起见, 我们假设连续的环境遵循马尔可夫链。 R_0 是下一代算子的频谱半径。在最近的文章中[Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]。最后一个参数相对于1的位置决定了总体预期的增长和下降。 R_0 对于没有任何结构的标量总体模型, 可以很容易地计算出。我们主要对离散时间模型感兴趣, 但也提到了连续时间模型。

1.简介

在本文中, 我们考虑以下形式的人口模型

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

与 $p(0)$ 给定 \mathbb{R}^m 。向量 $p(t)$ 代表人口的不同组成部分。 $A(t)$ 和 $B(t)$ 是大小为 m 的方阵, 所有 i 的系数 ≥ 0 。 $A(t)$ 是出生矩阵。 $B(t)$ 是生存矩阵。为简化起见, 我们假设矩阵 $(A(t), B(t))$ 从有限的环境列表中选择 $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$ 。类型 i 环境后跟类型 j 环境 ($1 \leq i, j \leq K$) 很有可能 $M_{i,j}$ 。很有可能 μ_i , $(A(0), B(0))$ 是类型 i 。我们假设矩阵 $M = (M_{i,j})$ 这个马尔可夫链是不可约的。如果, 生存矩阵具有生物学意义

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

我们还假设:

- (H1) $\exists \kappa, \quad \|B^{(\kappa)}\|_1 = \max_j \sum_i B_{i,j}^{(\kappa)} < 1$
- (H2) 矩阵 $A^{(k)} + B^{(k)}$ 是“遍历的” (Caswell, 2001)。

例如, 具有公共入射矩阵的原始矩阵是遍历的。其中一些假设可以削弱。

在随机环境中, 有大量关于此类人口模型的文献 (Lewontin和Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990)。我们定义

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$ 矩阵标准。

基于以上假设,

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

这个限制几乎肯定存在, 并且与初始条件和沿着马尔可夫链随机选择的特定环境顺序无关 (Tuljapurkar, 1990, 第26页)。为了标记增长率 r 对矩阵的依赖性, 我们写 $r = r(A, B)$ 。例如, 如果总体向量是一个标量, 并且环境是独立且分布均匀的, 则

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

和

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

(Haccou et al. , 2005, §2.9.2)。

Bacaër和Guernaoui (2006) 概括了周期性环境下的可再现性的经典概念, 也称为再现率。 R_0 是代的渐进增长率 (Bacaër和Ait Dads, 2011年和2012年)。Thieme (2009, §5.1) 和Inaba (2012) 研究了连续时间而非周期性的确定性环境的情况。在最近的一篇文章中 (Hernandez-Suarez等人, 2012) 建议将可复制性调整为具有随机环境的模型。但是, 似乎他们的位置 R_0 与1相比, 并不总是决定总体最终是增加还是减少 (下面将提供一个反例)。在本文中, 我们解释了如何 R_0 应该计算出正确的阈值: 这是方程的唯一解

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

换句话说, R_0 是所有人口的出生率必须除以的数字, 以使人口处于既没有指数增长也没有指数衰减的临界状态。这样的表征 R_0 (Li and Schneider, 2002, Theorem 3.1) 强调了恒定环境, (Bacaër, 2007, §3.4) 和 (Bacaër, 2009, section 4) 强调了连续或离散时间的周期性环境。

在第2节中, 根据 (Diekmann and Heesterbeek, 2000) 的术语, 将可重复性定义为“下一代算子”的光谱半径。根据主张1, $R_0 > 1$ 当且仅当 $r > 0$ 。命题2表明, 可使用公式 (3) 计算可重复性。(Bacaër, 2009年) 针对周期性环境获得的可再现性公式是本文方法的特例。第三部分显示 (Hernandez-Suarez等, 2012) 最近引入的参数决定了人口期望的增长或下降。第4节着重于标量情况, 其重现性易于计算。第5节提供了数值示例。第6节简要讨论了与最新文章相关的连续时间模型 (Artalejo等, 2012)。结论说明了我们的可重复性与 (Hernandez-Suarez等人, 2012) 之间的差异。预期增长率和预期增长率之间存在相同的差异。这种差异一直是许多讨论的主题 (Lewontin和Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990)。

2.的定义和性质 R_0

与周期性情况一样 (Bacaër和Ait Dads, 2011年和2012年), 我们将人口分为几代人。 $q(n, t)$ 是在时间 t 属于第 n 代的总体向量: 对于所有 $t \geq 0$ 和 $n \geq 0$,

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

请注意, 等式右侧的零 $q(n+1, 0) = 0$ 是零向量 \mathbb{R}^m 。如果

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

所以

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

我们定义

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

那么 L 是具有该范数的Banach空间。注意 (4) 也写成

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

介绍操作员 $\mathcal{A}: L \rightarrow L$, $\mathcal{B}: L \rightarrow L$ 和身份运算符 $\mathcal{I}: L \rightarrow L$ 与一切 $x \in L$ 和 $t \geq 0$,

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

因为 $A(t)$ 和 $B(t)$ 从一组有限的矩阵中选择, 很明显, $\mathcal{A}x \in L$ 和 $\mathcal{B}x \in L$ 如果 $x \in L$ 。另外, \mathcal{A} 和 \mathcal{B} 是有界线性算子。

引理1. 光谱半径 $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ 等于 $e^{r(A, B)}$ 。

证明。 我们定义 $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$ 。为了一切 $x \in L$ 和 $\tau \geq 1$, 我们有

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

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

看到 (1) 和光谱半径的公式, 我们有

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

哪里 $\|\cdot\|$ 是与向量标准关联的运营标准。

引理2。 $r(0, B) < 0$: 如果没有生育, 人口将被扑灭。

证明。 我们有 $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1$ 为了一切 k 和 $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$ 。环境 κ 出现 (如果 $t \rightarrow +\infty$) 积极地 π_κ 的吨等式 (1), 因为马尔科夫链是不可约的。但是 $\|\cdot\|_1$ 是一个可乘的标准。所以我们得到 $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$ 。

因为 $r(0, B) < 0$, 引理1显示 $\rho(B) < 1$ 。所以 $\mathcal{I} - B$ 是可逆的: 如果 $y = (\mathcal{I} - B)x$, 然后

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

那就是说

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

为 $t \geq 0$ 。如果 $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$, 则等式 (5) 等于

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

那就是说

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

因为 $q_0 \in L$, 我们有 $q_n \in L$ 为 $n \geq 1$ 。我们定义 $g_n = Aq_n$ 。这样, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ 是世代相生的载体 n 在此期间 t 和 $t+1$ 。我们得出以下结论:

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

更明确地说, 我们有 $g_{n+1}(0) = 0$ 和出生的更新方程

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

为 $t \geq 0$ 和 $n \geq 0$ 。

定义1。 R_0 是下一代算子的频谱半径 $A(\mathcal{I} - B)^{-1}$ 。

请注意, 定义1与表述1之间的类比 R_0 (Thieme, 2009, §5.1) 和 (Inaba, 2012) 的时间异构环境中的连续时间模型。我们写 $R_0(A, B)$ 强调对矩阵系列的依赖。

命题1。

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

证明。 根据 (Thieme, 2009, Theorem 3.10), $R_0(A, B) - 1$ 与...具有相同的符号 $\rho(A + B) - 1$ 。但是引理1说 $\rho(A + B) = e^{r(A, B)}$ 。所以 $R_0(A, B) - 1$ 与...具有相同的符号 $r(A, B)$ 。

命题2。 假设 $R_0(A, B) > 0$ 。所以 $R_0(A, B)$ 是方程的唯一解 $r(A/R, B) = 0$ 为 $R \in (0, +\infty)$ 。

证明。 由于可重复性线性地取决于出生率的集合, 所以我们有

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

关于命题1, 我们有

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

所以等式 $r(A/R, B) = 0$ 有至少一种解决方案。有了 (1) ,

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

是递减函数。通过对 R 取两倍的导数, 我们可以很容易地看到

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

是一个等于零或对数凸的函数。(Bacaër和Ait Dads, 2012, 附录C) 已经使用了这一点。根据 (Cohen, 1980, 定理 1) , $R \mapsto r(A/R, B)$ 是凸函数。所以等式 $r(A/R, B) = 0$ 只能有一个解决方案。确实, 如果有两种不同的解决方案 R_1 和 R_2 与 $R_1 < R_2$, 递减和凸函数 $R \mapsto r(A/R, B)$ 不仅在这两个值之间, 而且对于 $R \geq R_1$ 。此功能 $]0, +\infty[$ 在 \mathbb{R} 是凸的。它也是连续的。所以 $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ 如果 $R \rightarrow +\infty$ 。因此, 我们陷入了矛盾。

备注1. 命题2表明, 一般而言, R_0 它与计算 r 一样困难, 并且需要更多的计算时间, 因为必须使用二分法。

注2.对于周期性环境 $(1, 2, \dots, K)$, (Bacaër, 2009年) 表明 R_0 是的光谱半径

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

Bacaër and Ait Dads (2012, Proposition 3) 坚持认为 R_0 是方程的唯一解决方案

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

对于公式 (1) , 上面的左侧明显等于 $e^{r(A/R, B)}$ 。因此, 我们可以从命题2得出结论: R_0 (Bacaër, 2009) 中的 R_0 在周期性环境的特定情况下定义 $M_{i,j} = 1$ 如果 $j = i + 1$ 和 $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$ 和 $M_{i,j} = 0$ 否则)。我们可以呈现 R_0 在周期性的环境中, 例如

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

我们很容易看到它等于 (7) 的光谱半径 (Hernandez-Suarez等人, 2012, 第5节)。根据 (Bacaër and Ait Dads, 2012) , 此光谱半径等于 $A(I - B)^{-1}$ (Cushing and Zhou, 1994; Caswell, 2001) , 当环境恒定时, $A^{(k)} = A$ 和 $B^{(k)} = B$ 对于所有 k 。

命题3. R_0 以上与特定的随机序列无关 $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$, 它遵循马尔可夫链。所以 R_0 可以称为模型的可复制性。

证明. 是 $(A(t), B(t))$ 和 $(A'(t), B'(t))$ 遵循马尔可夫链的两个环境序列。相应的重复性是 $R_0(A, B)$ 和 $R_0(A', B')$ 。我们想证明 $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ 。关于命题2, 我们有 $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ 和 $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ 。但是增长率与环境的特定顺序无关 (Tuljapurkar, 1990) 。所以

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

$R_0(A, B)$ 和 $R_0(A', B')$ 是...的解决方案 $r(A'/R, B') = 0$ 。根据命题2, $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ 。

3.另一个参数

最近的一篇文章 (Hernandez-Suarez等, 2012) 建议将可再现性定义为基质的光谱半径

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

哪里 I 是合适大小的单位矩阵。我们注意到这个光谱半径 R_* 避免混乱。

在有关马尔可夫环境的文献中, 众所周知

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

存在 ($|\cdot|$ 表示组成部分的总和)。此外, μ 是 $D(M' \otimes I)$, 在哪里

- D 是对角块矩阵 $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$,
- M' 是 M 的转置矩阵
- I 是单位矩阵。

Tuljapurkar (1990, p. 45) 称其为Bharucha公式。

提案。

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

证明。 我们有

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

这个矩阵等于 $A^* + B^*$, 在哪里

$$A^* = \left(\begin{array}{ccc} M_{1,1}A^{(1)} & \cdots & M_{K,1}A^{(K)} \\ \vdots & & \vdots \\ M_{1,K}A^{(1)} & \cdots & M_{K,K}A^{(K)} \end{array} \right),$$

和 B^* 以相同的方式通过替换定义阿由乙。根据 (Thieme, 2009, Theorem 3.10), $\rho(A^* + B^*) - 1$ 和 $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ 具有相同的符号。但是 $\mu = \rho(A^* + B^*)$ 和 $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$ 。

注3: 在周期性环境中, 我们有 $R_0 = R_*$, 可以通过比较矩阵 (8) 和 (9) 看到。

4.标量情况

如果 $A(t)$ 和 $B(t)$ 是标量的, 并且如果环境是独立且均匀分布的, 则等式 (2) 和命题2表明

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

或同等学历

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

现在让我们考虑连续环境之间的马尔可夫依赖的更一般的情况。请记住 $M = (M_{i,j})$ 是转移概率矩阵。由于链条是不可约的，因此令 π 为在不同环境中花费的时间的固定分布：

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

(Haccou et al. , 2005, §2.9.2) 指出增长率为

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

为了证明，只需注意

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

如果 $t \rightarrow +\infty$ ，项数等于 $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ 在 τ 上的总和是 $\pi_k t + o(t)$ 。命题2表明 R_0 是...的解决方案

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

因此， R_0 容易计算，例如使用二分法。

5.例子

作为第一个示例，考虑标量总体 ($m = 1$)，并假设有两种环境 ($K = 2$)：

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

固定分布为 $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$ 。等式 (11) 给出 $R_0 \simeq 0,949 < 1$ ：人口几乎肯定会外流。对于这样的示例，公式 (9) 给出 $R_* \simeq 1,050 > 1$ 。此模型的几个模拟从 $p(0) = 1$ 说明这一点。图1表明该过程确实是次临界的。精确选择参数值，以便 $R_0 < 1$ 和 $R_* > 1$ 。但是，在许多其他情况下，这两个参数似乎在1的同一侧，并且仅相差很小，相差通常小于1%。尽管这种差异在生物学上似乎微不足道，但对于数学上证明阈值结果仍然很重要。

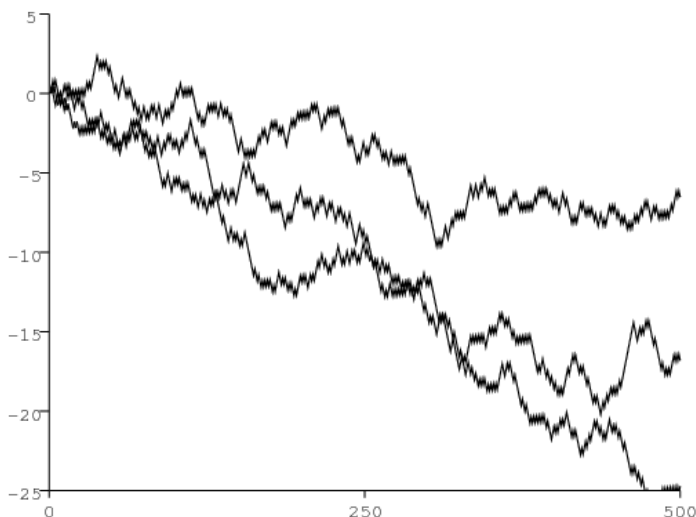


图1。 $\log p(t)$ 取决于 t 。在这里 $R_0 < 1$ 一会儿 $R_* > 1$ 。

作为第二个示例，请考虑具有两种类型和两种环境的模型：

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

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

注意矩阵 $A^{(k)} + B^{(k)}$ 为 $k = 1, 2$ 是Leslie矩阵, 并且环境是独立且分布均匀的。公式 (9) 给出 $R_* = 1,01 > 1$ 。如果 $p(0) = (11)'$, 如果我们用公式 估算增长率

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

当 $t = 5000$ 时, 如果将过程迭代1000次, 我们发现平均增长率为 $-0,1021$ 标准误差为 $0,0074$ 。这表明 $r < 0$, 因此 $R_0 < 1$ 。为了用数字估算可重复性, 我们使用命题2: 除以 $A^{(k)}$ 为 $k = 1, 2$ 由 R , 我们估计新的增长率。用 $R = 0,84$, 我们发现 $r \simeq 0,0135$ 标准误差为 $0,0072$, 这表明 $r > 0$ 。用 $R = 0,88$, 我们发现 $r \simeq -0,0168$ 标准误差为 $0,0071$, 这表明 $r < 0$ 。所以看来 $0,84 < R_0 < 0,88$ 。

对于同一示例, 我们还可以直接使用可重复性的定义作为操作员的光谱半径。

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

但是, 请注意, 该运算符没有非零特征值, 例如 (Inaba, 2012, 引理9) 研究的连续时间。但是我们可以计算 g_n 对于 n 大, 并估计其重现性 $\sqrt{\|g_n\|/\|g_0\|}$ 。在我们的示例中, 请注意 $B^{(k)}B^{(k')} = 0$ 为了一切 $k, k' = 1, 2$ 和 $g_0(t) = 0$ 为了一切 $t \geq 3$ 。更新方程 (6) 表明, 如果 $g_n(t) = 0$ 为了一切 $t \geq \tau$, 然后 $g_{n+1}(t) = 0$ 为了一切 $t \geq \tau + 2$ 。所以 $g_n(t) = 0$ 为了一切 $t \geq 2n + 3$ 。计算 g_n , 因此只需考虑运算符 Ω 在有限维子空间上 $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ 。当 $n = 1000$ 时, 我们选择10个随机环境序列。发现可重复性的估计值的平均值为 $0,86$, 标准误为 $0,015$, 与已经获得的估计值一致。

6.连续时间的模型

让我们为遍历遍历随机环境中连续时间的总体线性模型绘制一个类似的理论。让我们以一个模型为例

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

哪里

- $p(t)$ 是向量
- $A(t)$ 是大小为 m 且具有正或零系数的方阵,
- $-B(t)$ 是相同大小的矩阵, 对角线之外为正或零系数。

我们假设简化

- $(A(t), B(t))$ 属于有限的环境列表 $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- 环境之间的切换遵循不均匀的连续时间马尔可夫链 (Ge等, 2006)。在时间 t 处在状态 k 的概率, 注意到 $\Pi_k(t)$, 是

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

哪里 $Q(t)$ 是一个不可约矩阵 T 周期, 对角线之外为正或零系数, 逐段连续, 使得 $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$ 。

矩阵 $Q(t)$ 这是周期性的, 因为许多人口经历了季节性和随机影响的混合。对于离散时间模型, 可以在第1节中将这种混合物合并到转换矩阵 M 中。 $\lambda_1(A, B)$ 是李雅普诺夫 (12) 的最大指数 (Arnold和Wihstutz, 1986年)。我们假设 $\lambda_1(0, B) < 0$: 人口在没有生育的情况下收敛到0。

可再现性可以定义为更新算子的光谱半径 \mathcal{K} 在 $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ 由

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

原子核是由 $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ 和 $C(t, x)$ 是时间之间的生存矩阵 $t-x$ 和 t :

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

(身份矩阵)。实际上, 我们从 (Bacaër和Ait Dads, 2011, 引理2) 知道, 由于生成 n 而导致的每个时间单位的出生向量满足涉及该线性算子的递归关系, 这类似于方程 (6)。有关此算子的光谱半径与可重复性之间的联系, 但对于确定性模型, 请参见 (Inaba, 2012年, 第4节)。如果 $R_0 > 0$ 那么再现性可以再次以以下事实为特征: $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$, 如命题2所示。光谱半径 R_0 的 \mathcal{K} 如命题3所示, 几乎可以肯定它独立于特定的环境随机序列。

如果 $p(t)$ 是一个标量人口, 所以我们有

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

例如

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

所以

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

就像 (Cordova-Lepe et al., 2012) 研究具有几乎周期性系数的模型一样。对于线向量 $v = (1 \ 1 \dots 1)$, 我们有 $dv/dt = 0 = vQ(t)$ 。根据 (Perthame, 2007, §6.3.2), 我们可以证明只有一个正 T 周期解 $u(t)$ 的

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

马尔可夫链的大数定律表明

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

所以

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

如果 $Q(t)$ 不依赖于 t , 则存在单个向量 u 使得

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

所以

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

这个公式 R_0 与 (Artalejo et al., 2012, §4.1) 中的“ R_0^{ARA} ”

7.结论

两者之间的区别 R_0 本文的“ R_0 ” (在此注明 R_* (Hernandez-Suarez et al., 2012) 中的) 一方面类似于“随机”增长率 (1) 之间的差异, 这也等于对人口增长率的期望

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

另一方面, 人口期望的增长率 (10) (Lewontin和Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990)。这是 r 相对于0的位置, 或 R_0 与1相比, 它决定了模拟中总体是次临界还是超临界。可是 $\log \mu$ 和 R_* 在马尔可夫环境中, 对于结构化 (非标量) 总体而言, 计算起来要容易得多: 它们是由简单矩阵的光谱射线给出的。

致谢

我们要感谢SylvieMéléard, Odo Diekmann, 尤其是Carlos Hernandez-Suarez激发了我们对随机环境的兴趣。

参考文献

- 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 interrupting 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.