

Zur Reproduzierbarkeit in einer zufälligen Umgebung

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

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

Cadi Ayyad Universität, Fakultät für Mathematik, Marrakesch, Marokko

Zusammenfassung

Wir untersuchen den Begriff der Reproduzierbarkeit R_0 für Probleme der Populationsdynamik in zufälligen Umgebungen. Zur Vereinfachung nehmen wir an, dass aufeinanderfolgende Umgebungen einer Markov-Kette folgen. R_0 ist der Spektralradius eines Operators der nächsten Generation. Seine Position relativ zu 1 bestimmt immer das Wachstum oder die Abnahme der Population in den Simulationen, im Gegensatz zu einem anderen Parameter, der in einem kürzlich erschienenen Artikel vorgeschlagen wurde [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. Die Position dieses letzten Parameters in Bezug auf 1 bestimmt das Wachstum und die Abnahme der Erwartung der Bevölkerung. R_0 ist bei skalaren Populationsmodellen ohne Struktur leicht zu berechnen. Wir sind hauptsächlich an diskreten Zeitmodellen interessiert, aber es werden auch kontinuierliche Zeitmodelle erwähnt.

1. Einleitung

In diesem Artikel betrachten wir Populationsmodelle der Form

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

mit $p(0)$ gegeben in \mathbb{R}^m . Der Vektor $p(t)$ repräsentiert die verschiedenen Komponenten der Bevölkerung. $A(t)$ und $B(t)$ sind quadratische Matrizen der Größe m mit Koeffizienten ≥ 0 für alle t . $A(t)$ ist eine Geburtsmatrix. $B(t)$ ist eine Überlebensmatrix. Zur Vereinfachung nehmen wir an, dass die Matrizen $(A(t), B(t))$ werden aus einer endlichen Liste von Umgebungen ausgewählt $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$. Auf die Umgebung vom Typ i folgt eine Umgebung vom Typ j ($1 \leq i, j \leq K$) mit einer Wahrscheinlichkeit $M_{i,j}$. Mit einer Wahrscheinlichkeit μ_i , $(A(0), B(0))$ ist vom Typ i . Wir nehmen an, dass die Matrix $M = (M_{i,j})$ dieser Markov-Kette ist nicht reduzierbar. Überlebensmatrizen haben eine biologische Bedeutung, wenn

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

Wir gehen auch davon aus:

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

Beispielsweise sind primitive Matrizen mit einer gemeinsamen Inzidenzmatrix ergodisch. Einige dieser Annahmen können geschwächt werden.

Es gibt eine umfangreiche Literatur zu solchen Bevölkerungsmodellen in einer zufälligen Umgebung (Lewontin und Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Wir definieren

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$ ein Matrixstandard.

Mit den obigen Annahmen

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

Diese Grenze existiert mit ziemlicher Sicherheit und ist unabhängig von der Anfangsbedingung und der besonderen Reihenfolge der Umgebungen, die gemäß der Markov-Kette zufällig ausgewählt wurden (Tuljapurkar, 1990, S. 26). Um die Abhängigkeit der Wachstumsrate r von den Matrizen zu markieren, schreiben wir $r = r(A, B)$. Wenn zum Beispiel der Populationsvektor ein Skalar ist und die Umgebungen unabhängig und identisch verteilt sind, dann

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

und

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2).

Bacaër und Guernaoui (2006) verallgemeinerten den klassischen Begriff der Reproduzierbarkeit, auch Reproduktionsrate genannt, in periodischen Umgebungen. R_0 ist eine asymptotische Wachstumsrate nach Generation (Bacaër und Ait Dads, 2011 und 2012). Thieme (2009, §5.1) und Inaba (2012) untersuchten den Fall deterministischer Umgebungen in kontinuierlicher Zeit, jedoch nicht periodisch. In einem kürzlich erschienenen Artikel (Hernandez-Suarez et al., 2012) wurde vorgeschlagen, die Reproduzierbarkeit an Modelle mit zufälligen Umgebungen anzupassen. Es scheint jedoch, dass die Position ihrer R_0 im Vergleich zu 1 entscheidet nicht immer, ob die Population letztendlich zunimmt oder abnimmt (ein Gegenbeispiel wird unten dargestellt). In diesem Artikel erklären wir, wie R_0 sollte berechnet werden, um den richtigen Schwellenwert zu erhalten: Dies ist die einzige Lösung für die Gleichung

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

Mit anderen Worten, R_0 ist die Zahl, durch die alle Geburtenraten geteilt werden müssen, um die Bevölkerung in die kritische Situation zu bringen, in der weder exponentielles Wachstum noch exponentieller Zerfall auftritt. Eine solche Charakterisierung von R_0 wurde für konstante Umgebungen von (Li und Schneider, 2002, Satz 3.1) und für periodische Umgebungen in kontinuierlicher oder diskreter Zeit von (Bacaër, 2007, §3.4) und (Bacaër, 2009, Abschnitt 4) hervorgehoben.

In Abschnitt 2 wird die Reproduzierbarkeit als der Spektralradius eines Operators der nächsten Generation gemäß der Terminologie von (Diekmann und Heesterbeek, 2000) definiert. Nach Satz 1 $R_0 > 1$ dann und nur dann, wenn $r > 0$. Satz 2 zeigt, dass die Reproduzierbarkeit unter Verwendung von Gleichung (3)

berechnet werden kann. Die von (Bacaër, 2009) für periodische Umgebungen erhaltene Formel für die Reproduzierbarkeit ist ein Sonderfall des Ansatzes dieses Artikels. Abschnitt 3 zeigt, dass der kürzlich von (Hernandez-Suarez et al., 2012) eingeführte Parameter das Wachstum oder den Rückgang der Erwartung der Bevölkerung bestimmt. Abschnitt 4 konzentriert sich auf den Skalarfall, für den die Reproduzierbarkeit leicht berechnet werden kann. Numerische Beispiele werden in Abschnitt 5 vorgestellt. In Abschnitt 6 werden kurz die zeitkontinuierlichen Modelle erläutert, die mit einem aktuellen Artikel verknüpft werden sollen (Artalejo et al., 2012). Die Schlussfolgerung erklärt den Unterschied zwischen unserer Reproduzierbarkeit und der von (Hernandez-Suarez et al., 2012). Es gibt den gleichen Unterschied zwischen der Erwartung der Wachstumsrate und der Wachstumsrate der Erwartung. Dieser Unterschied war Gegenstand vieler Diskussionen (Lewontin und Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

2. Definition und Eigenschaften von R_0

Wie im periodischen Fall (Bacaër und Ait Dads, 2011 und 2012) teilen wir die Bevölkerung in Generationen auf. $q(n, t)$ ist der Populationsvektor der Generation n zum Zeitpunkt t : für alle $t \geq 0$ und $n \geq 0$,

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

Beachten Sie, dass die Null auf der rechten Seite der Gleichung $q(n+1, 0) = 0$ ist der Nullvektor von \mathbb{R}^m . Mit

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

wir haben

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

Wir definieren

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

Dann ist L ein Banachraum mit dieser Norm. Beachten Sie, dass (4) ebenfalls geschrieben ist

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

Stellen Sie die Operatoren vor $\mathcal{A} : L \rightarrow L$, $\mathcal{B} : L \rightarrow L$ und der Identitätsoperator $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ mit

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

weil $A(t)$ und $B(t)$ aus einer endlichen Menge von Matrizen ausgewählt werden, ist es klar, dass $\mathcal{A}x \in L$ und $\mathcal{B}x \in L$ wenn $x \in L$. Außerdem, \mathcal{A} und \mathcal{B} sind begrenzte lineare Operatoren.

Lemma 1. Der Spektralradius $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ entspricht $e^{r(A, B)}$.

Beweis. Wir definieren $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$. Wir haben $\forall x \in L, \forall \tau \geq 1$,

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

Mit (1) und der Formel des Spektralradius haben wir

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

$\|\cdot\|$ ist der Operatorstandard, der dem Vektorstandard zugeordnet ist.

Lemma 2. $r(0, B) < 0$: Die Bevölkerung ist vom Aussterben bedroht, wenn keine Geburten vorliegen.

Beweis. Wir haben $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1 \quad \forall k$ und $\|B^{(k)}\|_1 < 1$. Die Umgebung κ erscheint (wenn $t \rightarrow +\infty$) in einer positiven Fraktion π_κ aus den Begriffen von Gleichung (1), weil die Markov-Kette nicht reduzierbar ist. Aber $\|\cdot\|_1$ ist ein submultiplikativer Standard. Also bekommen wir $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(k)}\|_1 < 0$.

weil $r(0, B) < 0$, Lemma 1 zeigt das $\rho(B) < 1$. Damit $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ ist invertierbar: wenn $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$, wir haben

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

das heißt

$$x(t) = \sum_{\tau=0}^t B(t-1)B(t-2) \cdots B(\tau)y(\tau), \quad \forall t \geq 0.$$

Mit $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ ist Gleichung (5) äquivalent zu

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

das heißt

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

weil $q_0 \in L$, wir haben $q_n \in L \quad \forall n \geq 1$. Wir definieren $g_n = \mathcal{A}q_n$. Auf diese Weise, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ ist der Vektor der Geburten aufgrund der Generation n zwischen den Zeitpunkten t und $t+1$. Wir kommen zu folgendem Schluss:

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

Genauer gesagt haben wir $g_{n+1}(0) = 0$ und die Erneuerungsgleichung für Geburten

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

Definition 1. R_0 ist der Spektralradius des Operators der nächsten Generation $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$.

Beachten Sie die Analogie zwischen Definition 1 und der Darstellung von R_0 für kontinuierliche Zeitmodelle in zeitlich heterogenen Umgebungen von (Thieme, 2009, §5.1) und (Inaba, 2012). Wir schreiben $R_0(A, B)$ die Abhängigkeit von der Reihe der Matrizen zu betonen.

Satz 1.

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

Beweise. Nach (Thieme, 2009, Satz 3.10), $R_0(A, B) - 1$ hat das gleiche Vorzeichen wie $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$. Aber Lemma 1 sagt $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$. $R_0(A, B) - 1$ hat daher das gleiche Vorzeichen wie $r(A, B)$.

Satz 2. Nehmen wir an, dass $R_0(A, B) > 0$. $R_0(A, B)$ ist die einzigartige Lösung der Gleichung $r(A/R, B) = 0$ mit $R \in (0, +\infty)$.

Beweise. Da die Reproduzierbarkeit linear von der Geburtenrate abhängt, haben wir

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

Mit Satz 1 haben wir

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

Also die Gleichung $r(A/R, B) = 0$ hat mindestens eine Lösung. Mit (1),

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

ist eine abnehmende Funktion. Wenn wir die doppelte Ableitung in Bezug auf R nehmen, können wir das leicht erkennen

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

ist eine Funktion, die entweder identisch Null oder logarithmisch konvex ist. Dieser Punkt wurde bereits von (Bacaër und Ait Dads, 2012, Anhang C) verwendet. Nach (Cohen, 1980, Satz 1), $R \mapsto r(A/R, B)$ ist eine konvexe Funktion. Also die Gleichung $r(A/R, B) = 0$ kann nur eine Lösung haben. In der Tat, wenn es zwei unterschiedliche Lösungen gäbe R_1 und R_2 mit $R_1 < R_2$, die abnehmende und konvexe Funktion $R \mapsto r(A/R, B)$ wäre konstant 0 nicht nur zwischen diesen beiden Werten, sondern für $R \geq R_1$. Diese Funktion von $]0, +\infty[$ im \mathbb{R} ist konvex. Es ist auch kontinuierlich. Also haben wir $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ wenn $R \rightarrow +\infty$. Damit haben wir einen Widerspruch erreicht.

Bemerkung 1. Satz 2 zeigt, dass im Allgemeinen die Berechnung von R_0 ist so schwierig wie die Berechnung von r und erfordert mehr Rechenzeit, da eine Dichotomiemethode verwendet werden muss.

Hinweis 2. Für periodische Umgebungen in der richtigen Reihenfolge $(1, 2, \dots, K)$, (Bacaër, 2009) hat das gezeigt R_0 war der spektrale Radius von

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

Bacaër und Ait Dads (2012, Proposition 3) bestanden darauf R_0 ist die einzige Lösung für die Gleichung

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

Mit Gleichung (1) ist die linke Seite oben sichtbar gleich $e^{r(A/R, B)}$. Wir können daher aus Satz 2 schließen, dass R_0 in (Bacaër, 2009) ist identisch mit dem R_0 der Definition 1 im besonderen Fall von periodischen Umgebungen ($M_{i,j} = 1$ wenn $j = i + 1$ und $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$, und $M_{i,j} = 0$ wenn nicht). Wir können präsentieren R_0 in einer periodischen Umgebung wie dem Spektralradius von

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

was wir leicht sehen können, ist gleich dem Spektralradius von (7) (Hernandez-Suarez et al., 2012, Abschnitt 5). Nach (Bacaër und Ait Dads, 2012) ist dieser Spektralradius gleich dem Spektralradius von $A(I - B)^{-1}$ (Cushing und Zhou, 1994; Caswell, 2001), wenn die Umgebung konstant ist, mit $A^{(k)} = A$ und $B^{(k)} = B \forall k$.

Satz 3. Die Definition von R_0 oben ist unabhängig von der jeweiligen Zufallsfolge $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$, die der Markov-Kette folgt. Damit R_0 kann als Reproduzierbarkeit des Modells bezeichnet werden.

Beweise. Wir wählen zwei Sequenzen von Umgebungen, die der Markov-Kette folgen: $(A(t), B(t))$ und $(A'(t), B'(t))$. Die entsprechenden Reproduktivitäten sind $R_0(A, B)$ und $R_0(A', B')$. Das wollen wir zeigen $R_0(A, B) = R_0(A', B')$. Mit Satz 2 haben wir $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ und $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$. Die Wachstumsraten sind jedoch unabhängig von der jeweiligen Abfolge der Umgebungen (Tuljapurkar, 1990). Also haben wir

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

$R_0(A, B)$ und $R_0(A', B')$ sind Lösungen von $r(A'/R, B') = 0$. Nach Satz 2, $R_0(A, B) = R_0(A', B')$.

3. Ein weiterer Parameter

Ein kürzlich veröffentlichter Artikel (Hernandez-Suarez et al., 2012) schlägt vor, die Reproduzierbarkeit als den spektralen Radius der Matrix zu definieren

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

I ist die Identitätsmatrix geeigneter Größe. Wir notieren diesen Spektralradius R_* um Verwirrung zu vermeiden.

In der Literatur zu Markov-Umgebungen ist bekannt, dass

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

existieren ($|\cdot|$ bezeichnet die Summe der Komponenten). Außerdem,

- μ ist der Spektralradius von $D(M' \otimes I)$,
- D ist die diagonale Blockmatrix $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$,
- M' ist die transponierte Matrix von M .
- I ist die Identitätsmatrix.

Tuljapurkar (1990, S. 45) nennt dies die Bharucha-Formel.

Vorschlag.

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

Beweis. Wir haben

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

Diese Matrix ist gleich $A^* + B^*$ mit

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

und B^* wird auf die gleiche Weise definiert, indem A durch B ersetzt wird. Nach (Thieme, 2009, Satz 3.10), $\rho(A^* + B^*) - 1$ und $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ habe das gleiche Zeichen. Aber $\mu = \rho(A^* + B^*)$ und $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$.

Anmerkung 3. In einer periodischen Umgebung haben wir $R_0 = R_*$, wie aus dem Vergleich der Matrizen (8) und (9) ersichtlich ist.

4. Der Skalarfall

Wenn die Geburts- und Überlebensmatrizen $A(t)$ und $B(t)$ sind skalar und wenn die Umgebungen unabhängig und identisch verteilt sind, dann zeigen Gleichung (2) und Satz 2 dies

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

oder gleichwertig

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

Betrachten wir nun den allgemeineren Fall einer markovschen Abhängigkeit zwischen aufeinanderfolgenden Umgebungen. $M = (M_{i,j})$ ist eine Matrix von Übergangswahrscheinlichkeiten. Da die Kette nicht reduzierbar ist, sei π die stationäre Verteilung der Zeit, die in den verschiedenen Umgebungen verbracht wird:

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2) geben an, dass die Wachstumsrate ist

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

Beachten Sie zum Beweis einfach das

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

Mit $t \rightarrow +\infty$ ist die Anzahl der Begriffe gleich $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ in der Summe über τ ist $\pi_k t + o(t)$. Satz 2 zeigt das also R_0 ist die Lösung von

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

Daher berechnen wir leicht R_0 zum Beispiel mit einer Dichotomie-Methode.

5. Beispiele

Betrachten Sie als erstes Beispiel eine skalare Population ($m = 1$) und nehmen wir an, es gibt zwei Umgebungen ($K = 2$):

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

Die stationäre Verteilung ist $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$. Gleichung (11) ergibt $R_0 \simeq 0,949 < 1$: Die Bevölkerung wird mit ziemlicher Sicherheit aussterben. Für ein solches Beispiel gibt Gleichung (9) an $R_* \simeq 1,050 > 1$. Mehrere Simulationen dieses Modells ausgehend von $p(0) = 1$ veranschaulichen dies. Abbildung 1 legt nahe, dass der Prozess tatsächlich unterkritisch ist. Parameterwerte werden genau so gewählt $R_0 < 1$ und $R_* > 1$. Es scheint jedoch, dass in vielen anderen Fällen die beiden Parameter auf derselben Seite von 1 liegen und sich nur sehr wenig unterscheiden, wobei der Unterschied häufig weniger als 1% beträgt. Obwohl ein solcher Unterschied biologisch unbedeutend erscheint, bleibt er wichtig, um die Schwellenwerte mathematisch nachzuweisen.

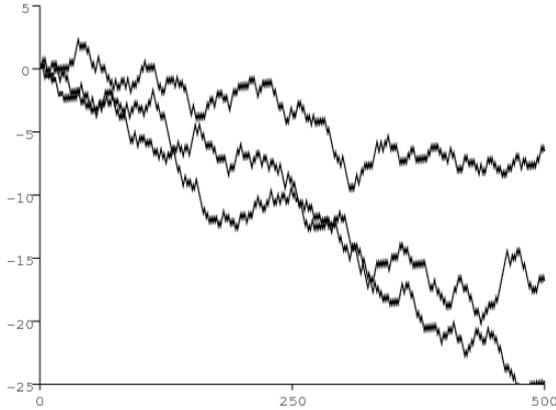


Abbildung 1. $\log p(t)$ bezüglich t . Hier $R_0 < 1$ während $R_* > 1$.

Betrachten Sie als zweites Beispiel ein Modell mit zwei Typen und zwei Umgebungen:

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

Beachten Sie, dass die Matrizen $A^{(k)} + B^{(k)}$ mit $k = 1, 2$ sind Leslie-Matrizen und dass die Umgebungen unabhängig und identisch verteilt sind. Formel (9) gibt $R_* = 1,01 > 1$. Mit $p(0) = (1, 1)'$ schätzen wir die Wachstumsrate r mit der Formel

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

mit $t = 5000$. Der Prozess wird 1000 Mal wiederholt. Wir finden, dass die durchschnittliche Wachstumsrate ist $-0,1021$ mit einem Standardfehler von $0,0074$. Dies legt nahe, dass $r < 0$ und daher ist $R_0 < 1$. Um die Reproduzierbarkeit numerisch abzuschätzen, verwenden wir Satz 2: Wir teilen $A^{(k)}$ mit $k = 1, 2$ durch R und wir schätzen die neue Wachstumsrate. Mit $R = 0,84$, wir finden $r \simeq 0,0135$ mit einem Standardfehler von $0,0072$, was darauf hindeutet $r > 0$. Mit $R = 0,88$, wir finden $r \simeq -0,0168$ mit einem Standardfehler von $0,0071$, was darauf hindeutet $r < 0$. So scheint es $0,84 < R_0 < 0,88$.

Für dasselbe Beispiel können wir auch direkt die Definition der Reproduzierbarkeit als Spektralradius des Operators verwenden

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

Beachten Sie jedoch, dass dieser Operator keinen Eigenwert ungleich Null hat, wie im Fall der von (Inaba, 2012, Lemma 9) untersuchten kontinuierlichen Zeit. Aber wir können rechnen g_n für n groß und schätze die Reproduzierbarkeit mit $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$. Beachten Sie in unserem Beispiel Folgendes $B^{(k)} B^{(k')} = 0 \forall k, k' = 1, 2$ und $g_0(t) = 0 \forall t \geq 3$. Die Erneuerungsgleichung (6) zeigt, dass wenn $g_n(t) = 0 \forall t \geq \tau$, damit $g_{n+1}(t) = 0 \forall t \geq \tau + 2$. Also haben wir $g_n(t) = 0 \forall t \geq 2n + 3$.

Berechnen g_n . Es reicht also aus, den Operator Ω im Unterraum mit endlicher Dimension zu berücksichtigen $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$. Mit $n = 1000$ haben wir 10 zufällige Folgen von Umgebungen ausgewählt. Schätzungen der Reproduzierbarkeit wurden mit einem Mittelwert von $0,86$ und einem Standardfehler von $0,015$ in Übereinstimmung mit der bereits erhaltenen Schätzung gefunden.

6. Modelle mit kontinuierlicher Zeit

Lassen Sie uns eine ähnliche Theorie für lineare Populationsmodelle in kontinuierlicher Zeit in einer ergodischen Zufallsumgebung skizzieren. Nehmen wir zum Beispiel ein Modell

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

- $p(t)$ ist ein Vektor,
- $A(t)$ ist eine quadratische Matrix der Größe m mit positiven oder Nullkoeffizienten,
- $-B(t)$ ist eine Matrix gleicher Größe mit positiven oder Nullkoeffizienten außerhalb der Diagonale.

Wir nehmen an, zu vereinfachen

- $(A(t), B(t))$ gehört zu einer endlichen Liste von Umgebungen $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- Wechsel zwischen Umgebungen folgen einer inhomogenen zeitkontinuierlichen Markov-Kette (Ge et al., 2006). Die Wahrscheinlichkeit, zum Zeitpunkt t im Zustand k zu sein, wird notiert $\Pi_k(t)$ ist eine Lösung von

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

$Q(t)$ ist eine irreduzible, periodische Matrix der Periode T mit positiven oder Null-Koeffizienten außerhalb der Diagonale, stückweise stetig und so, dass $Q_{ij}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$.

Die Matrix $Q(t)$ ist periodisch, weil viele Populationen eine Mischung aus saisonalen und zufälligen Effekten erfahren. Für zeitdiskrete Modelle kann eine solche Mischung in die Übergangsmatrix M in Abschnitt 1 aufgenommen werden. $\lambda_1(A, B)$ ist Lyapunovs größter Exponent von (12) (Arnold und Wihstutz, 1986). Wir nehmen das an $\lambda_1(0, B) < 0$: Die Bevölkerung konvergiert ohne Geburt gegen 0.

Die Reproduzierbarkeit kann als der Spektralradius des Erneuerungsoperators definiert werden \mathcal{K} auf dem Weltraum $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ gegeben durch

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

wo der Kern gegeben ist durch $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ und $C(t, x)$ ist die Überlebensmatrix zwischen den Zeiten $t-x$ und t :

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

(die Identitätsmatrix). In der Tat wissen wir aus (Bacaër und Ait Dads, 2011, Lemma 2), dass der Vektor der Geburten pro Zeiteinheit aufgrund der Generation n eine Wiederholungsbeziehung erfüllt, an der dieser lineare Operator beteiligt ist, der der Gleichung ähnlich ist (6). Für eine Diskussion des Zusammenhangs zwischen dem Spektralradius dieses Operators und der Reproduzierbarkeit, jedoch für deterministische Modelle, siehe (Inaba, 2012, Abschnitt 4). Im Falle $R_0 > 0$ Die Reproduzierbarkeit kann wiederum dadurch charakterisiert werden, dass $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ wie in Satz 2. Der Spektralradius R_0 von \mathcal{K} ist mit ziemlicher Sicherheit unabhängig von der jeweiligen zufälligen Abfolge von Umgebungen, wie in Satz 3.

Wenn die Bevölkerung $p(t)$ ist ein Skalar, den wir haben

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

wo zum Beispiel

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

Also haben wir

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

wie in der Arbeit von (Cordova-Lepe et al., 2012) für ein Modell mit nahezu periodischen Koeffizienten. Für Linienvektor $v = (1 \ 1 \ \dots \ 1)$, wir haben $dv/dt = 0 = vQ(t)$. Wir können gemäß (Perthame, 2007, §6.3.2) zeigen, dass es eine einzige periodische Lösung von Periode T und positiv gibt $u(t)$ von

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

Das Gesetz der großen Zahlen für Markov-Ketten zeigt dies

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

Also haben wir

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

Wenn die Matrix $Q(t)$ hängt nicht von t ab, dann gibt es einen einzelnen Vektor u , so dass

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

Also haben wir

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

Diese Formel für R_0 ist dasselbe wie das von (Artalejo et al., 2012, §4.1) für " R_0^{ARA} "

7. Fazit

Der Unterschied zwischen dem R_0 dieses Artikels und der " R_0 " (Hier notiert R_*) in (Hernandez-Suarez et al., 2012) ähnelt dem Unterschied zwischen der „stochastischen“ Wachstumsrate (1) einerseits, die auch der Erwartung der Bevölkerungswachstumsrate entspricht

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

andererseits die Wachstumsrate der Bevölkerungserwartung (10) (Lewontin und Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Dies ist die Position von r in Bezug auf 0 oder die von R_0 im Vergleich zu 1, das entscheidet, ob die Population in den Simulationen unterkritisch oder überkritisch ist. jedoch $\log \mu$ und R_* sind in markovschen Umgebungen für strukturierte (nicht skalare) Populationen viel einfacher zu berechnen: Sie werden durch die Spektralstrahlen einfacher Matrizen gegeben.

Vielen Dank

Wir möchten Sylvie Méléard, Odo Diekmann und insbesondere Carlos Hernandez-Suarez dafür danken, dass sie unser Interesse an zufälligen Umgebungen geweckt haben.

Literaturhinweise

- 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. Birkhbeimuser, 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.