

Sulla riproducibilità in un ambiente casuale

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

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

Università Cadi Ayyad, Dipartimento di Matematica, Marrakech, Marocco

riassunto

Studiamo il concetto di riproducibilità, osservato R_0 , per problemi di dinamica della popolazione in ambienti casuali. Per semplificare, supponiamo che gli ambienti successivi seguano una catena di Markov. R_0 è il raggio spettrale di un operatore di prossima generazione. La sua posizione relativa a 1 determina sempre la crescita o la diminuzione della popolazione nelle simulazioni, a differenza di un altro parametro suggerito in un recente articolo [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. La posizione di quest'ultimo parametro rispetto a 1 determina l'aumento e la diminuzione delle aspettative della popolazione. R_0 viene facilmente calcolato nel caso di modelli di popolazione scalare senza alcuna struttura. Siamo principalmente interessati a modelli temporali discreti, ma vengono menzionati anche modelli temporali continui.

1. Introduzione

In questo articolo, consideriamo i modelli di popolazione del modulo

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

con $p(0)$ ceduto \mathbb{R}^m . Il vettore $p(t)$ rappresenta le diverse componenti della popolazione. $A(t)$ e $B(t)$ sono matrici quadrate di dimensione m con coefficienti ≥ 0 per tutte le t . $A(t)$ è una matrice di nascita. $B(t)$ è una matrice di sopravvivenza. Per semplificare, supponiamo che le matrici $(A(t), B(t))$ sono scelti da un elenco finito di ambienti $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$. L'ambiente di tipo i è seguito da un ambiente di tipo j ($1 \leq i, j \leq K$) con una probabilità $M_{i,j}$. Con una probabilità μ_i , $(A(0), B(0))$ è di tipo i . Partiamo dal presupposto che la matrice $M = (M_{i,j})$ di questa catena di Markov è irriducibile. Le matrici di sopravvivenza hanno un significato biologico se

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

Assumiamo anche:

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

Ad esempio, le matrici primitive con una matrice di incidenza comune sono ergodiche. Alcune di queste ipotesi possono essere indebolite.

Esiste una vasta letteratura riguardante tali modelli di popolazione in un ambiente casuale (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Definiamo

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$ uno standard di matrice.

Con i presupposti di cui sopra,

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

Questo limite esiste quasi certamente ed è indipendente dalla condizione iniziale e dalla particolare sequenza di ambienti scelti a caso secondo la catena di Markov (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Per contrassegnare la dipendenza del tasso di crescita r dalle matrici, scriviamo $r = r(A, B)$. Se ad esempio il vettore della popolazione è uno scalare e se gli ambienti sono indipendenti e distribuiti in modo identico, allora

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

e

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2).

Bacaër e Guernaoui (2006) hanno generalizzato la nozione classica di riproducibilità, chiamata anche velocità di riproduzione, nel caso di ambienti periodici. R_0 è un tasso di crescita asintotico per generazione (Bacaër e Ait Dads, 2011 e 2012). Thieme (2009, §5.1) e Inaba (2012) hanno studiato il caso di ambienti deterministici in tempo continuo ma non periodico. In un recente articolo (Hernandez-Suarez et al., 2012) hanno suggerito di adattare la riproducibilità ai modelli con ambienti casuali. Tuttavia, sembra che la loro posizione R_0 rispetto a 1 non sempre decide se la popolazione alla fine aumenta o diminuisce (di seguito verrà presentato un controesempio). In questo articolo, spieghiamo come R_0 dovrebbe essere calcolato per dare la giusta soglia: questa è l'unica soluzione all'equazione

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

In altre parole, R_0 è il numero in base al quale tutti i tassi di natalità devono essere divisi per portare la popolazione alla situazione critica in cui non si verificano né crescita esponenziale né decadimento esponenziale. Tale caratterizzazione di R_0 è stato messo in evidenza per ambienti costanti da (Li e Schneider, 2002, Teorema 3.1) e per ambienti periodici in tempo continuo o discreto da (Bacaër, 2007, §3.4) e (Bacaër, 2009, sezione 4).

Nella sezione 2, la riproducibilità è definita come il raggio spettrale di un "operatore di prossima generazione" secondo la terminologia di (Diekmann e Heesterbeek, 2000). Secondo la proposta 1, $R_0 > 1$ se e solo se $r > 0$. La proposizione 2 mostra che la riproducibilità può essere calcolata usando l'equazione

(3). La formula per la riproducibilità ottenuta per ambienti periodici da (Bacaër, 2009) è un caso particolare dell'approccio di questo articolo. La sezione 3 mostra che il parametro recentemente introdotto da (Hernandez-Suarez et al., 2012) determina la crescita o il declino delle aspettative della popolazione. La sezione 4 si concentra sul caso scalare, per il quale è facilmente calcolabile la riproducibilità. Esempi numerici sono presentati nella sezione 5. La sezione 6 discute brevemente i modelli a tempo continuo da collegare a un recente articolo (Artalejo et al., 2012). La conclusione spiega la differenza tra la nostra riproducibilità e quella di (Hernandez-Suarez et al., 2012). C'è la stessa differenza tra l'aspettativa del tasso di crescita e il tasso di crescita dell'aspettativa. Questa differenza è stata oggetto di molte discussioni (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

2. Definizione e proprietà di R_0

Come nel caso periodico (Bacaër e Ait Dads, 2011 e 2012), dividiamo la popolazione in generazioni. $q(n, t)$ è il vettore di popolazione appartenente alla generazione n al tempo t : per tutti $t \geq 0$ e $n \geq 0$,

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

Si noti che lo zero nella parte destra dell'equazione $q(n+1, 0) = 0$ è il vettore zero di \mathbb{R}^m . Con

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

noi abbiamo

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

Definiamo

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

Quindi L è uno spazio di Banach con questa norma. Si noti che anche (4) è scritto

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

Presentare gli operatori $\mathcal{A} : L \rightarrow L$, $\mathcal{B} : L \rightarrow L$ e l'operatore di identità $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ con

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

Perché $A(t)$ e $B(t)$ sono scelti tra una serie finita di matrici, è chiaro che $\mathcal{A}x \in L$ e $\mathcal{B}x \in L$ se $x \in L$. Più, \mathcal{A} e \mathcal{B} sono operatori lineari limitati.

Lemma 1. Il raggio spettrale $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ è uguale a $e^{r(A, B)}$.

Prova. Definiamo $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$. abbiamo $\forall x \in L, \forall \tau \geq 1$,

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

Con (1) e la formula del raggio spettrale, abbiamo

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

$\|\cdot\|$ è lo standard dell'operatore associato allo standard vettoriale.

Lemma 2. $r(0, B) < 0$: la popolazione si estingue se non ci sono nascite.

Prova. abbiamo $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1 \quad \forall k$ e $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$. L'ambiente κ appare (se $t \rightarrow +\infty$) in una frazione positiva π_κ dai termini dell'equazione (1), perché la catena di Markov è irriducibile. Ma $\|\cdot\|_1$ è uno standard sub moltiplicativo. Quindi otteniamo $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$.

Perché $r(0, B) < 0$, Lemma 1 lo dimostra $\rho(\mathcal{B}) < 1$. pertanto $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ è invertibile: if $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$, noi abbiamo

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

cioè

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

Con $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$, l'equazione (5) è equivalente a

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

cioè

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

Perché $q_0 \in L$, noi abbiamo $q_n \in L \quad \forall n \geq 1$. Definiamo $g_n = \mathcal{A}q_n$. In questo modo, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ è il vettore delle nascite dovuto alla generazione n tra i tempi t e $t+1$. Arriviamo alla seguente conclusione:

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

Più esplicitamente, abbiamo $g_{n+1}(0) = 0$ e l'equazione di rinnovo per le nascite

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

Definizione 1. R_0 è il raggio spettrale dell'operatore di prossima generazione $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$.

Nota l'analogia tra la definizione 1 e la presentazione di R_0 per modelli temporali continui in ambienti temporalmente eterogenei di (Thieme, 2009, §5.1) e (Inaba, 2012). Scriviamo $R_0(A, B)$ enfatizzare la dipendenza dalla serie di matrici.

Proposta 1.

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

Prova. Secondo (Thieme, 2009, Teorema 3.10), $R_0(A, B) - 1$ ha lo stesso segno di $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$. Ma Lemma 1 dice $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$. $R_0(A, B) - 1$ quindi ha lo stesso segno di $r(A, B)$.

Proposizione 2. Supponiamo che $R_0(A, B) > 0$. $R_0(A, B)$ è la soluzione unica all'equazione $r(A/R, B) = 0$ con $R \in (0, +\infty)$.

Prova. Poiché la riproducibilità dipende linearmente dall'insieme dei tassi di natalità, abbiamo

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

Con la proposizione 1, abbiamo

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

Quindi l'equazione $r(A/R, B) = 0$ ha almeno una soluzione. Con (1),

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

è una funzione decrescente. Prendendo il doppio della derivata rispetto a R , possiamo facilmente vederlo

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

è una funzione identicamente zero o log-concava. Questo punto è già stato utilizzato da (Bacaër e Ait Dads, 2012, appendice C). Secondo (Cohen, 1980, teorema 1), $R \mapsto r(A/R, B)$ è una funzione convessa. Quindi l'equazione $r(A/R, B) = 0$ può avere solo una soluzione. Anzi, se ci fossero due soluzioni distinte R_1 e R_2 con $R_1 < R_2$, la funzione decrescente e convessa $R \mapsto r(A/R, B)$ sarebbe costante 0 non solo tra questi due valori ma per $R \geq R_1$. Questa funzione di $]0, +\infty[$ in \mathbb{R} è convessa. È anche continuo. Quindi abbiamo $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ Se $R \rightarrow +\infty$. Abbiamo così raggiunto una contraddizione.

Nota 1. La proposizione 2 mostra che in generale il calcolo di R_0 è difficile come calcolare r , e richiede più tempo di calcolo poiché è necessario utilizzare un metodo dicotomico.

Nota 2. Per ambienti periodici in ordine $(1, 2, \dots, K)$, (Bacaër, 2009) lo ha dimostrato R_0 era il raggio spettrale di

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

Bacaër e Ait Dads (2012, Proposition 3) hanno insistito su questo R_0 è l'unica soluzione all'equazione

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

Con l'equazione (1), il lato sinistro sopra è visibilmente uguale a $e^{r(A/R, B)}$. Possiamo quindi concludere dalla proposizione 2 che R_0 in (Bacaër, 2009) è identico al R_0 della definizione 1 nel caso particolare di ambienti periodici ($M_{i,j} = 1$ Se $j = i + 1$ e $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$, e $M_{i,j} = 0$ altrimenti). Possiamo presentare R_0 in un ambiente periodico come il raggio spettrale di

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

che possiamo facilmente vedere è uguale al raggio spettrale di (7) (Hernandez-Suarez et al., 2012, sezione 5). Secondo (Bacaër e Ait Dads, 2012), questo raggio spettrale è uguale al raggio spettrale di $A(I - B)^{-1}$ (Cushing e Zhou, 1994; Caswell, 2001) quando l'ambiente è costante, con $A^{(k)} = A$ e $B^{(k)} = B \forall k$.

Proposizione 3. La definizione di R_0 sopra è indipendente dalla particolare sequenza casuale $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$, che segue la catena di Markov. pertanto R_0 può essere chiamata la riproducibilità del modello.

Prova. Scegliamo due sequenze di ambienti che seguono la catena Markov, $(A(t), B(t))$ e $(A'(t), B'(t))$. Le riproduttività corrispondenti sono $R_0(A, B)$ e $R_0(A', B')$. Vogliamo dimostrarlo $R_0(A, B) = R_0(A', B')$. Con la proposizione 2, abbiamo $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ e $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$. Ma i tassi di crescita sono indipendenti dalla particolare sequenza di ambienti (Tuljapurkar, 1990). Quindi abbiamo

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

$R_0(A, B)$ e $R_0(A', B')$ sono soluzioni di $r(A'/R, B') = 0$. Secondo la proposizione 2, $R_0(A, B) = R_0(A', B')$.

3. Un altro parametro

Un recente articolo (Hernandez-Suarez et al., 2012) suggerisce di definire la riproducibilità come raggio spettrale della matrice

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

I è la matrice di identità di dimensioni adeguate. Notiamo questo raggio spettrale R_* per evitare confusione.

Nella letteratura sugli ambienti Markov, è noto che

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

esiste ($|\cdot|$ indica la somma dei componenti). Più,

- μ è il raggio spettrale di $D(M' \otimes I)$,
- D è la matrice del blocco diagonale $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$,
- M' è la matrice trasposta di M
- I è la matrice dell'identità.

Tuljapurkar (1990, p. 45) chiama questa la formula di Bharucha.

Proposta.

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

Prova. abbiamo

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

Questa matrice è uguale a $A^* + B^*$, con

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

e B^* è definito nello stesso modo sostituendo A per B . Secondo (Thieme, 2009, Teorema 3.10), $\rho(A^* + B^*) - 1$ e $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ hanno lo stesso segno. Ma $\mu = \rho(A^* + B^*)$ e $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$.

Nota 3. In un ambiente periodico, abbiamo $R_0 = R_*$, come si può vedere confrontando le matrici (8) e (9).

4. Il caso scalare

Se le matrici di nascita e sopravvivenza $A(t)$ e $B(t)$ sono scalari e se gli ambienti sono indipendenti e distribuiti in modo identico, l'equazione (2) e la proposizione 2 lo dimostrano

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

o equivalente

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

Consideriamo ora il caso più generale di una dipendenza markoviana tra ambienti successivi. $M = (M_{i,j})$ è una matrice di probabilità di transizione. Poiché la catena è irriducibile, sia π la distribuzione stazionaria del tempo trascorso nei diversi ambienti:

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2) indicano che il tasso di crescita è

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

Per la prova, basta notare che

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

Con $t \rightarrow +\infty$, il numero di termini è uguale a $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ nella somma sopra $\tau \approx \pi_k t + o(t)$. Quindi la proposizione 2 lo dimostra R_0 è la soluzione di

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

Pertanto, calcoliamo facilmente R_0 , ad esempio con un metodo dicotomico.

5. Esempi

Come primo esempio, considera una popolazione scalare ($m = 1$) e supponiamo che ci siano due ambienti ($K = 2$):

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

La distribuzione stazionaria è $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$. Equazione (11) dà $R_0 \simeq 0,949 < 1$: la popolazione sta quasi sicuramente per estinguersi. Per un tale esempio, l'equazione (9) fornisce $R_* \simeq 1,050 > 1$. Diverse simulazioni di questo modello a partire da $p(0) = 1$ illustrano. La Figura 1 suggerisce che il processo è effettivamente subcritico. I valori dei parametri sono scelti esattamente in modo tale $R_0 < 1$ e $R_* > 1$. Tuttavia, sembrerebbe che in molti altri casi, i due parametri si trovino sullo stesso lato di 1 e differiscano solo molto poco, con una differenza spesso inferiore all'1%. Sebbene tale differenza possa sembrare biologicamente insignificante, rimane importante per dimostrare matematicamente i risultati soglia.

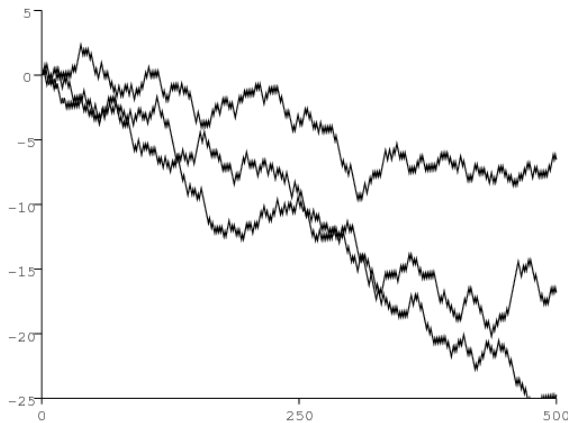


Figura 1. $\log p(t)$ in termini di t . Qua $R_0 < 1$ mentre $R_* > 1$.

Come secondo esempio, considera un modello con due tipi e due ambienti:

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

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

Si noti che le matrici $A^{(k)} + B^{(k)}$ con $k = 1, 2$ sono matrici di Leslie e gli ambienti sono indipendenti e distribuiti in modo identico. Formula (9) dà $R_* = 1,01 > 1$. Con $p(0) = (1 \ 1)'$, stimiamo il tasso di crescita r con la formula

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

con $t = 5000$. Il processo è ripetuto 1000 volte. Scopriamo che il tasso di crescita medio è $-0,1021$ con un errore standard di $0,0074$. Questo suggerisce $r < 0$ e quindi $R_0 < 1$. Per stimare numericamente la riproducibilità, usiamo la proposizione 2: dividiamo $A^{(k)}$ con $k = 1, 2$ per R e stimiamo il nuovo tasso di crescita. Con $R = 0,84$, noi troviamo $r \simeq 0,0135$ con un errore standard di $0,0072$, il che suggerisce questo $r > 0$. Con $R = 0,88$, noi troviamo $r \simeq -0,0168$ con un errore standard di $0,0071$, il che suggerisce questo $r < 0$. Quindi sembrerebbe quello $0,84 < R_0 < 0,88$.

Per lo stesso esempio, possiamo anche utilizzare direttamente la definizione di riproducibilità come raggio spettrale dell'operatore.

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

Tuttavia, si noti che questo operatore non ha autovalori diversi da zero, come nel caso del tempo continuo studiato da (Inaba, 2012, lemma 9). Ma possiamo calcolare g_n per n grande e stimare la riproducibilità con $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$. Nel nostro esempio, si noti che $B^{(k)} B^{(k')} = 0 \forall k, k' = 1, 2$ e $g_0(t) = 0 \forall t \geq 3$. L'equazione di rinnovo (6) mostra che se $g_n(t) = 0 \forall t \geq \tau$, allora $g_{n+1}(t) = 0 \forall t \geq \tau + 2$. Quindi abbiamo $g_n(t) = 0 \forall t \geq 2n + 3$. Calcolare g_n , è sufficiente considerare l'operatore Ω sul sottospazio di dimensione finita $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$. Con $n = 1000$, abbiamo scelto 10 sequenze casuali di ambienti. Le stime di riproducibilità sono state trovate con una media di $0,86$ e un errore standard di $0,015$, in accordo con la stima già ottenuta.

6. Modelli con tempo continuo

Cerchiamo di delineare una teoria simile per i modelli lineari di popolazione in tempo continuo in un ambiente casuale ergodico. Prendiamo ad esempio un modello

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

- $p(t)$ è un vettore,
- $A(t)$ è una matrice quadrata di dimensione m con coefficienti positivi o zero,
- $-B(t)$ è una matrice della stessa dimensione con coefficienti positivi o zero al di fuori della diagonale.

Supponiamo di semplificare

- $(A(t), B(t))$ appartiene a un elenco finito di ambienti $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- gli scambi tra ambienti seguono una catena Markov a tempo continuo non omogenea (Ge et al., 2006). La probabilità di essere nello stato k al tempo t , che è notato $\Pi_k(t)$, è la soluzione di

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

$Q(t)$ è una matrice periodica irriducibile del periodo T , con coefficienti positivi o zero al di fuori della diagonale, continua per pezzi e tale che $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$.

La matrice $Q(t)$ è periodico perché molte popolazioni sperimentano una miscela di effetti stagionali e casuali. Per i modelli a tempo discreto, una tale miscela può essere incorporata nella matrice di transizione M nella sezione 1. $\lambda_1(A, B)$ è il più grande esponente di Lyapunov di (12) (Arnold e Wihstutz, 1986). Supponiamo che $\lambda_1(0, B) < 0$: la popolazione converge a 0 senza nascite.

La riproducibilità può essere definita come il raggio spettrale dell'operatore di rinnovo \mathcal{K} sullo spazio $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ dato da

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

dove il nucleo è dato da $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ e $C(t, x)$ è la matrice di sopravvivenza tra i tempi $t-x$ e t :

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

(la matrice dell'identità). In effetti, sappiamo da (Bacaër e Ait Dads, 2011, lemma 2) che il vettore di nascite per unità di tempo dovuto alla generazione n soddisfa una relazione di ricorrenza che coinvolge questo operatore lineare, che è simile all'equazione (6). Per una discussione sul legame tra il raggio spettrale di questo operatore e la riproducibilità ma per i modelli deterministici, vedere (Inaba, 2012, sezione 4). Nel caso $R_0 > 0$, la riproducibilità può essere nuovamente caratterizzata dal fatto che $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$, come nella proposizione 2. Il raggio spettrale R_0 di \mathcal{K} è quasi certamente indipendente dalla particolare sequenza casuale di ambienti, come nella proposizione 3.

Se la popolazione $p(t)$ è uno scalare, abbiamo

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

dove per esempio

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

Quindi abbiamo

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

come nel lavoro di (Cordova-Lepe et al., 2012) per un modello con coefficienti quasi periodici. Per linea vettoriale $v = (1 \ 1 \dots 1)$, noi abbiamo $dv/dt = 0 = vQ(t)$. Possiamo dimostrare, secondo (Perthame, 2007, §6.3.2), che esiste un'unica soluzione periodica del periodo T e positiva $u(t)$ di

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

La legge dei grandi numeri per le catene di Markov lo dimostra

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

Quindi abbiamo

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

Se la matrice $Q(t)$ non dipende t , allora v è un singolo vettore u tale che

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

Quindi abbiamo

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

Questa formula per R_0 è uguale a quello di (Artalejo et al., 2012, §4.1) per " R_0^{ARA} "

7. Conclusione

La differenza tra il R_0 di questo articolo e il " R_0 " (Notato qui R_*) in (Hernandez-Suarez et al., 2012) è simile alla differenza tra da un lato il tasso di crescita "stocastica" (1), che è anche uguale all'aspettativa del tasso di crescita della popolazione

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

d'altra parte il tasso di crescita delle aspettative della popolazione (10) (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Questa è la posizione di r rispetto a 0, o quella di R_0 rispetto a 1, che decide se la popolazione è subcritica o supercritica nelle simulazioni. però $\log \mu$ e R_* sono molto più facili da calcolare in ambienti markoviani per popolazioni strutturate (non scalari): sono date dai raggi spettrali di matrici semplici.

Grazie

Vorremmo ringraziare Sylvie Méléard, Odo Diekmann e in particolare Carlos Hernandez-Suarez per aver stimolato il nostro interesse per gli ambienti casuali.

Riferimenti bibliografici

- 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. Birkhauser, 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.