

# ランダム環境での再現性について

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement、ボンディ、フランス  
nicolas.bacaer@ird.fr

Mohamed Khaladi

Cadi Ayyad大学、数学科、マラケシュ、モロッコ

## 概要

私たちは再現性の概念を研究し、 $R_0$ 、ランダムな環境における人口動態の問題のため。単純化するために、連続する環境がマルコフ連鎖に従うと仮定します。 $R_0$  次世代オペレーターのスペクトル半径です。最近の記事で提案されている別のパラメーターとは対照的に、シミュレーションに対する人口の増加または減少は常に1に対する相対的な位置によって決まります[Hernandez-Suarez C、Rabinovich J、Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]。1に関するこの最後のパラメーターの位置は、母集団の期待の増減を決定します。 $R_0$  構造のないスカラー母集団モデルの場合、簡単に計算されます。私たちは主に離散時間モデルに関心がありますが、連続時間モデルについても触れています。

## 1.はじめに

この記事では、次の形式の母集団モデルを検討します。

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

と  $p(0)$  与えられた  $\mathbb{R}^m$ 。ベクトル  $p(t)$  母集団のさまざまなコンポーネントを表します。 $A(t)$  そして  $B(t)$  すべての  $t$  に対して係数  $\geq 0$  のサイズ  $m$  の正方行列です。 $A(t)$  出生行列です。 $B(t)$  生存行列です。簡単にするために、行列は  $(A(t), B(t))$  環境の有限リストから選択されます  $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$ 。タイプ  $i$  環境の後にタイプ  $j$  環境が続きます  $(1 \leq i, j \leq K)$  確率で  $M_{i,j}$ 。確率で  $\mu_i$ 、 $(A(0), B(0))$  タイプです  $i$ 。行列は  $M = (M_{i,j})$  このマルコフ連鎖の既約です。生存行列は生物学的意味を持っています

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

また、次のことも想定しています。

- (H1)  $\exists \kappa, \quad \|B^{(\kappa)}\|_1 = \max_j \sum_i B_{i,j}^{(\kappa)} < 1$
- (H2) 行列  $A^{(k)} + B^{(k)}$  "エルゴード" (Caswell, 2001)。

たとえば、共通の発生行列を持つプリミティブ行列はエルゴードです。これらの仮定のいくつかは弱められる可能性があります。

ランダムな環境でのそのような人口モデルに関する大規模な文献があります (LewontinおよびCohen、1969年; Tuljapurkar、1990年)。私たちは定義します

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$  マトリックス標準。

上記の仮定で、

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

この制限はほぼ確実に存在し、初期条件やマルコフ連鎖に従ってランダムに選択された特定の環境シーケンスとは無関係です (Tuljapurkar, 1990, p. 26)。成長率 $r$ の行列への依存性をマークするには、次のように書きます。

$r = r(A, B)$ 。たとえば、母集団ベクトルがスカラーであり、環境が独立していて同一に分布している場合、

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

そして

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

(Haccou et al.、2005、§2.9.2)。

BacaërとGuernaoui (2006) は、周期的な環境の場合、再現率とも呼ばれる再現性の古典的な概念を一般化しました。 $R_0$  世代別の漸近的な成長率です (BacaërとAit Dads、2011年と2012年)。Thieme (2009、§5.1) とInaba (2012) は、継続的時間ではあるが周期的ではない決定論的環境のケースを研究しました。最近の記事 (Hernandez-Suarez et al.、2012) では、ランダム環境のモデルへの再現性の適応を提案しています。しかし、彼らの位置は  $R_0 > 1$  と比較しても、人口が最終的に増加するか減少するかは常に判断されるわけではありません (反例を以下に示します)。この記事では、 $R_0$  正しいしきい値を与えるように計算する必要があります。これが方程式の唯一の解です

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

言い換えると、 $R_0$  指数関数的な増加も指数関数的な減衰も発生しない臨界状態に人口をもたらすために、すべての出生率を分割する必要がある数です。そのような特徴付け  $R_0$  (Li and Schneider, 2002, Theorem 3.1) によって一定の環境について、(Bacaër, 2007、§3.4) および (Bacaër, 2009、セクション4) によって連続時間または離散時間の周期的環境について強調されました。

セクション2では、再現性は (Diekmann and Heesterbeek, 2000) の用語に従って「次世代オペレーター」のスペクトル半径として定義されます。命題1によると、 $R_0 > 1$  もしそうなら  $r > 0$ 。命題2は、再現性が式 (3) を使用して計算できることを示しています。(Bacaër, 2009) によって周期的な環境で得られる再現性の式は、この記事のアプローチの特定のケースです。セクション3は、(Hernandez-Suarez et al.、2012) によって最近導入されたパラメーターが、人口の期待の増加または減少を決定することを示しています。セクション4では、再現性を簡単に計算できるスカラーのケースに焦点を当てます。数値例はセクション5に示されています。セクション6は、最近の記事 (Artalejo et al.、2012) にリンクするための連続時間モデルについて簡単に説明しています。結論は、再現性と (Hernandez-Suarez et al.、2012) の違いを説明しています。成長率の期待と期待の成長率には同じ違いがあります。この違いは多くの議論の対象となっています (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990)。

## 2.の定義とプロパティ $R_0$

定期的なケース (BacaërとAit Dads, 2011および2012) と同様に、人口を世代に分割します。 $q(n, t)$  時間  $t$  の世代  $n$  に属する母集団ベクトルです。 $t \geq 0$  そして  $n \geq 0$ ,

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

方程式の右辺のゼロに注意してください  $q(n+1, 0) = 0$  のゼロベクトルです  $\mathbb{R}^m$ 。と

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

我々は持っています

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

私たちは定義します

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

次に、 $L$  はこの基準を持つバナッハ空間です。(4) も書かれていることに注意してください

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

オペレーターを紹介する  $\mathcal{A}: L \rightarrow L$ 、 $\mathcal{B}: L \rightarrow L$  とアイデンティティ演算子  $\mathcal{I}: L \rightarrow L$  と

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

なぜなら  $A(t)$  そして  $B(t)$  有限の行列のセットから選択されていることは明らかです  $\mathcal{A}x \in L$  そして  $\mathcal{B}x \in L$  もし  $x \in L$ 。さらに、 $\mathcal{A}$  そして  $\mathcal{B}$  有界線形演算子です。

**補題1.** スペクトル半径  $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$  等しい  $e^{r(\mathcal{A}, \mathcal{B})}$ 。

**証拠.** 私たちは定義します  $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$ 。我々は持っています  $\forall x \in L, \quad \forall \tau \geq 1$ 、

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

(1) とスペクトル半径の式により、

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

$\|\cdot\|$  ベクトル標準に関連付けられた演算子標準です。

**補題2.**  $r(0, B) < 0$  : 出生がない場合、人口は絶滅します。

**証拠.** 我々は持っています  $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1 \forall k$  そして  $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$ 。環境  $\kappa$  表示されます ( $t \rightarrow +\infty$ ) 正の割合で  $\pi_\kappa$  マルコフ連鎖は既約なので、式 (1) の項から。だが  $\|\cdot\|_1$  は、乗法の標準です。だから私たちは  $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$ 。

なぜなら  $r(0, B) < 0$ 、補題1は、 $\rho(\mathcal{B}) < 1$ 。そう  $\mathcal{I} - \mathcal{B}$  は反転可能です:  $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$ 、我々は持っています

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

つまり

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

と  $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ 、方程式 (5) は

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

つまり

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

なぜなら  $q_0 \in L$ 、我々は持っています  $q_n \in L \forall n \geq 1$ 。私たちは定義します  $g_n = \mathcal{A}q_n$ 。この方法では、 $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$  時間  $t$  と  $t+1$  の間の世代  $n$  による出産のベクトルです。次の結論に達しました。

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

より明確には、 $g_{n+1}(0) = 0$  と出生の更新方程式

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

**定義1.**  $R_0$  次世代オペレーターのスペクトル半径  $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$ 。

定義1と表示の類似性に注意してください  $R_0$  (Thieme、2009、§5.1) および (Inaba、2012) の時間的に異質な環境での連続時間モデルの場合。私たちは書く  $R_0(A, B)$  一連の行列への依存を強調します。

**命題1。**

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

**証拠。** (Thieme、2009、Theorem 3.10) によれば、 $R_0(A, B) - 1$  と同じ符号を持っています  $\rho(A + B) - 1$ 。しかし、補題1は言う  $\rho(A + B) = e^{r(A, B)}$ 。  $R_0(A, B) - 1$  したがって、と同じ符号を持っています  $r(A, B)$ 。

**2.命題** と仮定  $R_0(A, B) > 0$ 。  $R_0(A, B)$  方程式のユニークな解です  $r(A/R, B) = 0$  と  $R \in (0, +\infty)$ 。

**証拠。** 再現性は一連の出生率に線形に依存するため、

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

命題1では、

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

だから方程式  $r(A/R, B) = 0$  少なくとも1つのソリューションがあります。(1) で、

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

減少関数です。  $R$ に関する導関数を2倍にすることで、次のことが簡単にわかります。

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

完全にゼロまたは対数凸の関数です。この点はすでに使用されています (BacaërおよびAit Dads、2012、付録C)。

(コーエン、1980、定理1) によると、  $R \mapsto r(A/R, B)$  凸関数です。だから方程式  $r(A/R, B) = 0$  1つのソリューションしか持てません。実際、2つの異なるソリューションがあった場合  $R_1$  そして  $R_2$  と  $R_1 < R_2$ 、減少および凸関数  $R \mapsto r(A/R, B)$  これら2つの値の間だけでなく、定数0になります  $R \geq R_1$ 。この機能  $]0, +\infty[$  に  $\mathbb{R}$  凸状です。また、継続的です。だから私たちは  $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$  もし  $R \rightarrow +\infty$ 。このようにして矛盾に達した。

**備考1.** 命題2は、一般に  $R_0$  は  $r$ を計算するのと同じくらい難しく、二分法を使用する必要があるため、計算時間が長くなります。

**注2.** 定期的な環境の場合  $(1, 2, \dots, K)$ 、 (Bacaër、2009) は、  $R_0$  のスペクトル半径でした

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

BacaërとAit Dads (2012、命題3) は、これは  $R_0$  方程式の唯一の解です

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

式 (1) を使用すると、上記の左側は目に見えて次のようになります。  $e^{r(A/R, B)}$ 。したがって、命題2から、  $R_0$

(Bacaër、2009) は、  $R_0$  周期的な環境の特定のケースにおける定義1の ( $M_{i,j} = 1$  もし  $j = i + 1$  そして  $1 \leq i \leq K - 1$ 、  $M_{K,1} = 1$ 、および  $M_{i,j} = 0$  そうでない場合)。プレゼントできます  $R_0$  のスペクトル半径のような周期的環境では

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

簡単に確認できるのは、(7) のスペクトル半径に等しい (Hernandez-Suarez et al.、2012、セクション5)。

(Bacaerand Ait Dads、2012) によれば、このスペクトル半径は  $A(I - B)^{-1}$  (Cushing and Zhou、1994; Caswell、2001) 環境が一定の場合、 $A^{(k)} = A$  そして  $B^{(k)} = B \forall k$ 。

**命題3.** の定義  $R_0$  上記は特定のランダムなシーケンスとは無関係です  $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$ 、これはマルコフ連鎖に従います。そう  $R_0$  モデルの再現性と呼ぶことができます。

**証拠.** マルコフ連鎖に従う環境の2つのシーケンスを選択します。  $(A(t), B(t))$  そして  $(A'(t), B'(t))$ 。対応する再現性は  $R_0(A, B)$  そして  $R_0(A', B')$ 。それを示したい  $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ 。命題2では、 $r(A/R_0(A, B), B) = 0$  そして  $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$ 。しかし、成長率は環境の特定のシーケンスとは無関係です (Tuljapurkar、1990)。だから私たちは

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

$R_0(A, B)$  そして  $R_0(A', B')$  の解決策です  $r(A'/R, B') = 0$ 。命題2によると、 $R_0(A, B) = R_0(A', B')$ 。

### 3.別のパラメーター

最近の記事 (Hernandez-Suarez et al.、2012) は、再現性をマトリックスのスペクトル半径として定義することを提案しています

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

$I$  は、適切なサイズの単位行列です。このスペクトル半径に注意します  $R_*$  混乱を避けるために。

マルコフ環境に関する文献では、

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

存在する ( $|\cdot|$  コンポーネントの合計を示します)。さらに、

- $\mu$  は、 $D(M' \otimes I)$ 、
- $D$  対角ブロック行列です  $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$ 、
- $M' M$  の転置行列
- $I$  単位行列です。

Tuljapurkar (1990、p. 45) はこれをバルチャ式と呼んでいます。

**提案。**

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

**証拠.** 我々は持っています

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

この行列は次と等しい  $A^* + B^*$ 、

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

そして  $B^*$  同様に、 $A$ を $B$ に置き換えることで定義されます。(Thieme、2009、Theorem 3.10) によれば、 $\rho(A^* + B^*) - 1$  そして  $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$  同じ記号を持っています。だが  $\mu = \rho(A^* + B^*)$  そして  $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$ 。

**注3.** 定期的な環境では、 $R_0 = R_*$ 、行列 (8) と (9) を比較するとわかるように。

## 4. スカラーケース

出生と生存行列  $A(t)$  そして  $B(t)$  がスカラーであり、環境が独立しており、同一に分布している場合、方程式 (2) と命題2は、

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

または同等

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

次に、連続する環境間のマルコフ依存のより一般的なケースを考えてみましょう。 $M = (M_{i,j})$  遷移確率の行列です。連鎖は既約なので、 $\pi$ をさまざまな環境で費やした時間の定常分布とします。

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

(Haccou et al.、2005、§2.9.2) は、成長率が

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

証明のために、単にそれに注意してください

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

と  $t \rightarrow +\infty$ 、等しい項の数  $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$   $\tau$ の合計は  $\pi_k t + o(t)$ 。命題2は  $R_0$  の解決策です

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

したがって、簡単に計算できます  $R_0$ 、例えば二分法による。

## 5. 例

最初の例として、スカラー母集団 ( $m = 1$ )、2つの環境があるとし (  $K = 2$  ) :

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

定常分布は  $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$ 。式 (11) は  $R_0 \simeq 0,949 < 1$  : 人口はほぼ確実に絶滅の危機に瀕しています。そのような例では、方程式 (9) は  $R_* \simeq 1,050 > 1$ 。から始まるこのモデルのいくつかのシミュレーション  $p(0) = 1$  これを説明します。図1は、プロセスが実際に垂臨界であることを示しています。パラメータ値は正確に選択されるため、 $R_0 < 1$  そして  $R_* > 1$ 。ただし、他の多くの場合、2つのパラメータは1の同じ側にあり、ほんのわずかしき違いがないように思われます。その違いは、多くの場合1%未満です。このような違いは生物学的には重要ではないと思われるかもしれませんが、数学的に閾値の結果を証明するには重要なことです。

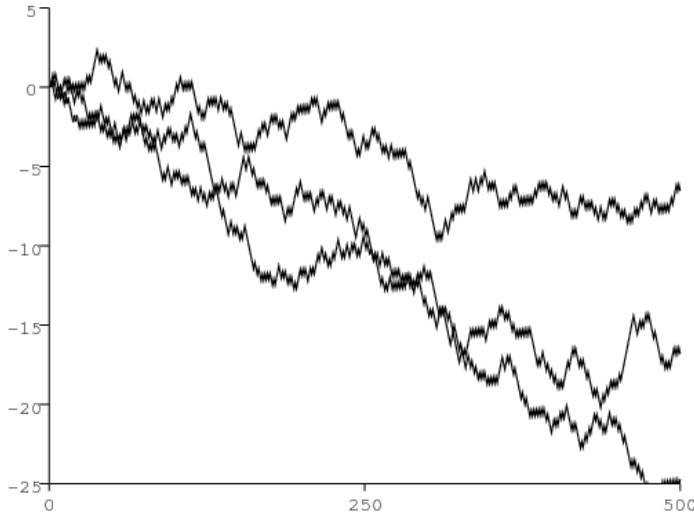


図1。  $\log p(t)$  の面では  $t$ 。ここに  $R_0 < 1$  ながら  $R_* > 1$ 。

2番目の例として、2つのタイプと2つの環境を持つモデルを考えます。

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

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

行列に注意してください  $A^{(k)} + B^{(k)}$  と  $k = 1, 2$  はレスリー行列であり、環境は独立しており、同じように分散しています。式 (9) は  $R_* = 1,01 > 1$ 。と  $p(0) = (1,1)'$ 、次の式で成長率  $r$  を推定します

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

が 5000 を =。プロセスは 1000 回繰り返されます。平均成長率は  $-0,1021$  標準エラー  $0,0074$ 。これは  $r < 0$  を示唆しているため、 $R_0 < 1$ 。再現性を数値的に推定するには、命題 2 を使用します。 $A^{(k)}$  と  $k = 1, 2$   $R$  によって、新しい成長率を推定します。と  $R = 0,84$ 、我々は気づく  $r \simeq 0,0135$  標準エラー  $0,0072$ 、それは示唆しています  $r > 0$ 。と  $R = 0,88$ 、我々は気づく  $r \simeq -0,0168$  標準エラー  $0,0071$ 、それは示唆しています  $r < 0$ 。だからそれは  $0,84 < R_0 < 0,88$ 。

同じ例で、再現性の定義を演算子のスペクトル半径として直接使用することもできます。

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

ただし、(Inaba, 2012, lemma 9) によって調査された連続時間の場合のように、この演算子にはゼロ以外の固有値がないことに注意してください。でも計算できます  $g_n$  以下のための  $N$  大として再現性を見積もります  $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$ 。この例では、 $B^{(k)}B^{(k')} = 0 \forall k, k' = 1, 2$  そして  $g_0(t) = 0 \forall t \geq 3$ 。更新方程式 (6) は、 $g_n(t) = 0 \forall t \geq \tau$ 、そう  $g_{n+1}(t) = 0 \forall t \geq \tau + 2$ 。だから私たちは  $g_n(t) = 0 \forall t \geq 2n + 3$ 。計算するには  $g_n$ 、有限次元部分空間上の演算子  $\Omega$  を検討するだけで十分です  $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$ 。では、 $N = 1000$ 、我々は環境の 10 のランダムな配列を選択しました。再現性の推定値は、すでに得られた推定値と一致して、平均  $0,86$  および標準誤差  $0,015$  で見つかりました。

## 6.連続時間のあるモデル

エルゴードのランダム環境における連続時間の人口の線形モデルについて、同様の理論をスケッチしましょう。モデルを例にとってみましょう

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

- $p(t)$  ベクトルです
- $A(t)$  正またはゼロの係数を持つサイズ  $m$  の正方行列です。
- $-B(t)$  対角の外側に正またはゼロの係数をもつ同じサイズの行列です。

簡略化するとします

- $(A(t), B(t))$  環境の有限リストに属している  $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- 環境間の切り替えは、不均一な連続時間のマルコフ連鎖に従います (Ge et al.、2006)。状態である確率  $K$  時刻における  $T$  注目されます、 $\Pi_k(t)$ 、の解決策です

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

$Q(t)$  は、周期  $T$  の既約の周期行列であり、対角の外側に正またはゼロの係数があり、断片で連続しているため、次のようになります。  $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$ 。

マトリックス  $Q(t)$  多くの集団が季節的な影響とランダムな影響の混合を経験するため、周期的です。離散時間モデルの場合、このような混合はセクション1の遷移行列  $M$  に組み込むことができます。  $\lambda_1(A, B)$  リアプノフの (12) の最大の指数です (Arnold and Wihstutz、1986)。と思う  $\lambda_1(0, B) < 0$  : 人口は出生なしで0に収束します。

再現性は、更新演算子のスペクトル半径として定義できます  $\mathcal{K}$  宇宙で  $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$  によって与えられた

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

ここで、核は  $K(t, x) = A(t)C(t, x)$  そして  $C(t, x)$  時代間の生存行列  $t-x$  そして  $t$  :

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

(単位行列)。実際、(Bacař and Ait Dads、2011、lemma 2) から、世代  $n$  による時間単位あたりの出産のベクトルは、この線形演算子を含む反復関係を満たすことがわかります。(6)。この演算子のスペクトル半径と再現性の間のリンクの説明については、決定論的モデルについては、(Inaba、2012、セクション4)を参照してください。その場合  $R_0 > 0$ 、再現性は、 $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$ 、命題2のように。スペクトル半径  $R_0$  の  $\mathcal{K}$  命題3のように、環境の特定のランダムなシーケンスからほぼ確実に独立しています。

人口が  $p(t)$  スカラーです。

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

たとえば

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

だから私たちは

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

ほぼ周期的な係数を持つモデルの (Cordova-Lepe et al.、2012) の作業と同様です。行ベクトルの場合  $v = (1 \ 1 \dots 1)$ 、我々は持っています  $dv/dt = 0 = vQ(t)$ 。(Perthame、2007、§6.3.2)によれば、周期  $T$  と正の単一の周期解が存在することを示すことができます  $u(t)$  の



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

マルコフ連鎖の多数の法則は、

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

だから私たちは

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

マトリックスの場合  $Q(t)$   $t$  に依存しない場合、次のような単一のベクトル  $u$  があります。

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

だから私たちは

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

この式  $R_0$  「Artalejo et al.、2012、§4.1」と同じです。  $R_0^{ARA}$  」

## 7.まとめ

の違い  $R_0$  この記事と「  $R_0$  」 (ここに記載  $R_*$ ) (Hernandez-Suarez et al.、2012) は、一方では「確率的」成長率 (1) との違いに類似しており、これは人口成長率の期待値にも等しい

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

一方、人口期待の増加率 (10) (Lewontin and Cohen、1969; Tuljapurkar、1990)。これは、0に対する  $r$  の位置、または  $R_0$  1と比較して、シミュレーションで母集団が亜臨界であるか超臨界であるかを決定します。しかしながら  $\log \mu$  として  $R_*$  構造化された (非スカラー) 母集団のマルコフ環境では、計算がはるかに簡単です。それらは、単純な行列のスペクトル光線によって与えられます。

## ありがとう

ランダム環境への関心を刺激してくれた Sylvie Méléard、Odo Diekmann、特に Carlos Hernandez-Suarez に感謝します。

## 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 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. Birkhuser, 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.