

Sobre reprodutibilidade em um ambiente aleatório

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

Nicolas Bacaër

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

Mohamed Khaladi

Universidade Cadi Ayyad, Departamento de Matemática, Marrakech, Marrocos

resumo

Estudamos a noção de reprodutibilidade, notada R_0 , para problemas de dinâmica populacional em ambientes aleatórios. Para simplificar, supomos que ambientes sucessivos sigam uma cadeia de Markov. R_0 é o raio espectral de um operador de próxima geração. Sua posição em relação a 1 sempre determina o crescimento ou a diminuição da população nas simulações, ao contrário de outro parâmetro sugerido em um artigo recente [Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004] A posição deste último parâmetro em relação a 1 determina o aumento e a diminuição da expectativa da população. R_0 é facilmente calculado no caso de modelos de população escalar sem nenhuma estrutura. Estamos interessados principalmente em modelos de tempo discretos, mas também são mencionados modelos de tempo contínuos.

1. Introdução

Neste artigo, consideramos modelos populacionais da forma

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

com $p(0)$ dado em \mathbb{R}^m . O vetor $p(t)$ representa os diferentes componentes da população. $A(t)$ e $B(t)$ são matrizes quadradas de tamanho m com coeficientes ≥ 0 para todos os t . $A(t)$ é uma matriz de nascimento. $B(t)$ é uma matriz de sobrevivência. Para simplificar, supomos que as matrizes $(A(t), B(t))$ são escolhidos de uma lista finita de ambientes $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$. O ambiente tipo i é seguido por um ambiente tipo j ($1 \leq i, j \leq K$) com uma probabilidade $M_{i,j}$. Com uma probabilidade μ_i , $(A(0), B(0))$ é do tipo i . Assumimos que a matriz $M = (M_{i,j})$ desta cadeia de Markov é irredutível. As matrizes de sobrevivência têm um significado biológico se

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

Também assumimos:

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

Por exemplo, matrizes primitivas com uma matriz de incidência comum são ergódicas. Algumas dessas suposições podem ser enfraquecidas.

Existe uma vasta literatura sobre esses modelos de população em um ambiente aleatório (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Nós definimos

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$ um padrão de matriz.

Com as premissas acima,

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

Esse limite quase certamente existe e é independente da condição inicial e da sequência específica de ambientes escolhidos aleatoriamente de acordo com a cadeia de Markov (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Para marcar a dependência da taxa de crescimento r das matrizes, escrevemos $r = r(A, B)$. Se, por exemplo, o vetor populacional for escalar e se os ambientes forem independentes e distribuídos de forma idêntica, então

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

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) generalizaram a noção clássica de reprodutibilidade, também denominada taxa de reprodução, no caso de ambientes periódicos. R_0 é uma taxa de crescimento assintótico por geração (Bacaër e Ait Dads, 2011 e 2012). Thieme (2009, §5.1) e Inaba (2012) estudaram o caso de ambientes determinísticos em tempo contínuo, mas não periódico. Em artigo recente, (Hernandez-Suarez et al., 2012) sugeriu adaptar a reprodutibilidade a modelos com ambientes aleatórios. No entanto, parece que a posição de seus R_0 comparado a 1 nem sempre decide se a população eventualmente aumenta ou diminui (um contraexemplo será apresentado abaixo). Neste artigo, explicamos como R_0 deve ser calculado para fornecer o limiar correto: esta é a única solução para a equação

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

Em outras palavras, R_0 é o número pelo qual todas as taxas de natalidade devem ser divididas para levar a população à situação crítica em que não ocorre crescimento exponencial nem decaimento exponencial. Essa caracterização de R_0 foi destacado para ambientes constantes por (Li e Schneider, 2002, Teorema 3.1) e para ambientes periódicos em tempo contínuo ou discreto por (Bacaër, 2007, §3.4) e (Bacaër, 2009, seção 4).

Na seção 2, a reprodutibilidade é definida como o raio espectral de um "operador de próxima geração" de acordo com a terminologia de (Diekmann e Heesterbeek, 2000). De acordo com a proposição 1, $R_0 > 1$ se e apenas se $r > 0$. A proposição 2 mostra que a reprodutibilidade pode ser calculada usando a equação (3). A fórmula de reprodutibilidade obtida para ambientes periódicos por (Bacaër, 2009) é um caso particular da abordagem deste artigo. A seção 3 mostra que o parâmetro recentemente introduzido por (Hernandez-Suarez et al., 2012) determina o crescimento ou declínio na expectativa da população. A Seção 4 concentra-se no caso escalar, para o qual a reprodutibilidade é facilmente calculada. Exemplos numéricos são apresentados na seção 5. A Seção 6 discute

brevemente os modelos de tempo contínuo a serem vinculados a um artigo recente (Artalejo et al., 2012). A conclusão explica a diferença entre nossa reprodutibilidade e a de (Hernandez-Suarez et al., 2012). Existe a mesma diferença entre a expectativa da taxa de crescimento e a taxa de crescimento da expectativa. Essa diferença tem sido objeto de muita discussão (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

2. Definição e propriedades de R_0

Como no caso periódico (Bacaër e Ait Dads, 2011 e 2012), dividimos a população em gerações. $q(n, t)$ é o vetor populacional pertencente à geração n no tempo t : para todos $t \geq 0$ e $n \geq 0$,

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

Observe que o zero no lado direito da equação $q(n+1, 0) = 0$ é o vetor zero de \mathbb{R}^m . Com

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

temos

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

Nós definimos

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

Então L é um espaço de Banach com essa norma. Observe que (4) também está escrito

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

Introduzir os operadores $\mathcal{A} : L \rightarrow L$, $\mathcal{B} : L \rightarrow L$ e o operador de identidade $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ com

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

Porque $A(t)$ e $B(t)$ são escolhidos dentre um conjunto finito de matrizes, é claro que $\mathcal{A}x \in L$ e $\mathcal{B}x \in L$ e se $x \in L$. Além disso, \mathcal{A} e \mathcal{B} são operadores lineares limitados.

Lema 1. O raio espectral $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ é igual a $e^{r(A, B)}$.

Evidência. Nós definimos $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$. Nós temos $\forall x \in L, \forall \tau \geq 1$,

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

Com (1) e a fórmula do raio espectral, temos

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

$\|\cdot\|$ é o padrão do operador associado ao padrão vetorial.

Lema 2. $r(0, B) < 0$: a população vai à extinção se não houver nascimentos.

Evidência. Nós temos $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1 \forall k$ e $\|B^{(k)}\|_1 < 1$. O ambiente κ aparece (se $t \rightarrow +\infty$) em uma fração positiva π_κ dos termos da equação (1), porque a cadeia de Markov é irredutível. Mas $\|\cdot\|_1$ é um padrão sub-multiplicativo. Então nós temos $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(k)}\|_1 < 0$.

Porque $r(0, B) < 0$, O lema 1 mostra que $\rho(\mathcal{B}) < 1$. assim $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ é invertível: se $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$, temos

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

isto é dizer

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

Com $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$, a equação (5) é equivalente a

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

isto é dizer

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

Porque $q_0 \in L$, temos $q_n \in L \forall n \geq 1$. Nós definimos $g_n = \mathcal{A}q_n$. Nesse caminho, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ é o vetor de nascimentos devido à geração n entre os tempos t e $t+1$. Chegamos à seguinte conclusão:

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

Mais explicitamente, temos $g_{n+1}(0) = 0$ e a equação de renovação para nascimentos

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

Definição 1. R_0 é o raio espectral do operador de próxima geração $\mathcal{A}(\mathcal{I} - \mathcal{B})^{-1}$.

Observe a analogia entre a definição 1 e a apresentação do R_0 para modelos de tempo contínuos em ambientes temporalmente heterogêneos de (Thieme, 2009, §5.1) e (Inaba, 2012). Nós escrevemos $R_0(A, B)$ enfatizar a dependência das séries de matrizes.

Proposição 1.

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

Evidência. De acordo com (Thieme, 2009, Teorema 3.10), $R_0(A, B) - 1$ tem o mesmo sinal que $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$. Mas o Lema 1 diz $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$. $R_0(A, B) - 1$ portanto, tem o mesmo sinal que $r(A, B)$.

Proposição 2. Suponha que $R_0(A, B) > 0$. $R_0(A, B)$ é a solução única para a equação $r(A/R, B) = 0$ com $R \in (0, +\infty)$.

Evidência. Como a reprodutibilidade depende linearmente do conjunto de taxas de natalidade, temos

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

Com a proposição 1, temos

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

Então a equação $r(A/R, B) = 0$ tem pelo menos uma solução. Com (1),

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

é uma função decrescente. Tomando o dobro da derivada em relação a R , podemos ver facilmente que

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

é uma função idêntica a zero ou log-convexa. Este ponto já foi utilizado por (Bacaër e Ait Dads, 2012, apêndice C). De acordo com (Cohen, 1980, teorema 1), $R \mapsto r(A/R, B)$ é uma função convexa. Então a equação $r(A/R, B) = 0$ pode ter apenas uma solução. De fato, se houvesse duas soluções distintas R_1 e R_2 com $R_1 < R_2$, a função decrescente e convexa $R \mapsto r(A/R, B)$ seria constante 0, não apenas entre esses dois valores, mas para $R \geq R_1$. Esta função de $]0, +\infty[$ no \mathbb{R} é convexo. Também é contínuo. Então nós temos $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ E se $R \rightarrow +\infty$. Chegamos assim a uma contradição.

Observação 1. A proposição 2 mostra que, em geral, o cálculo de R_0 é tão difícil quanto calcular r e requer mais tempo de cálculo, pois um método de dicotomia deve ser usado.

Nota 2. Para ambientes periódicos em ordem $(1, 2, \dots, K)$, (Bacaër, 2009) mostrou que R_0 foi o raio espectral de

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

Bacaër e Ait Dads (2012, Proposição 3) insistiram que esse R_0 é a única solução para a equação

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

Com a equação (1), o lado esquerdo acima é visivelmente igual a $e^{r(A/R, B)}$. Podemos, portanto, concluir da proposição 2 que R_0 em (Bacaër, 2009) é idêntico ao R_0 da definição 1 no caso particular de ambientes periódicos ($M_{i,j} = 1$ E se $j = i + 1$ e $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$ e $M_{i,j} = 0$ se não). Nós podemos apresentar R_0 em um ambiente periódico como o raio espectral de

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

que podemos ver facilmente é igual ao raio espectral de (7) (Hernandez-Suarez et al., 2012, seção 5). De acordo com (Bacaër e Ait Dads, 2012), esse raio espectral é igual ao raio espectral de $A(I - B)^{-1}$ (Cushing e Zhou, 1994; Caswell, 2001) quando o ambiente é constante, com $A^{(k)} = A$ e $B^{(k)} = B \forall k$.

Proposição 3. A definição de R_0 acima é independente da seqüência aleatória particular $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$, que segue a cadeia de Markov. assim R_0 pode ser chamado de reprodutibilidade do modelo.

Evidência. Escolhemos duas seqüências de ambientes que seguem a cadeia de Markov, $(A(t), B(t))$ e $(A'(t), B'(t))$. As reprodutividades correspondentes são $R_0(A, B)$ e $R_0(A', B')$. Queremos mostrar que $R_0(A, B) = R_0(A', B')$. Na proposição 2, temos $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ e $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$. Mas as taxas de crescimento são independentes da seqüência particular de ambientes (Tuljapurkar, 1990). Então nós temos

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

$R_0(A, B)$ e $R_0(A', B')$ são soluções de $r(A'/R, B') = 0$. De acordo com a proposição 2, $R_0(A, B) = R_0(A', B')$.

3. Outro parâmetro

Um artigo recente (Hernandez-Suarez et al., 2012) sugere definir reprodutibilidade como o raio espectral da matriz

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

I é a matriz de identidade de tamanho adequado. Notamos esse raio espectral R_* para evitar qualquer confusão.

Na literatura sobre ambientes Markov, sabe-se que

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

existir ($|\cdot|$ denota a soma dos componentes). Além disso,

- μ é o raio espectral de $D(M' \otimes I)$,
- D é a matriz de blocos diagonal $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$,
- M' é a matriz transposta de M
- I é a matriz de identidade.

Tuljapurkar (1990, p. 45) chama isso de fórmula Bharucha.

Proposta.

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

Evidência. Nós temos

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

Essa matriz é igual a $A^* + B^*$ com

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

e B^* é definido do mesmo modo substituindo por um por B . De acordo com (Thieme, 2009, Teorema 3.10), $\rho(A^* + B^*) - 1$ e $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ tem o mesmo sinal. Mas $\mu = \rho(A^* + B^*)$ e $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$.

Nota 3. Em um ambiente periódico, temos $R_0 = R_*$, como pode ser visto comparando matrizes (8) e (9).

4. O caso escalar

Se as matrizes de nascimento e sobrevivência $A(t)$ e $B(t)$ são escalares e se os ambientes são independentes e distribuídos de forma idêntica, a equação (2) e a proposição 2 mostram que

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

ou equivalente

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

Vamos agora considerar o caso mais geral de dependência markoviana entre ambientes sucessivos. $M = (M_{i,j})$ é uma matriz de probabilidades de transição. Como a cadeia é irredutível, seja π a distribuição estacionária do tempo gasto nos diferentes ambientes:

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

(Haccou et al., 2005, §2.9.2) indicam que a taxa de crescimento é

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

Para prova, basta observar que

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

Com $t \rightarrow +\infty$, o número de termos igual a $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ na soma sobre τ é $\pi_k t + o(t)$. A proposição 2 mostra que R_0 é a solução de

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

Portanto, calculamos facilmente R_0 , por exemplo, com um método de dicotomia.

5. Exemplos

Como primeiro exemplo, considere uma população escalar ($m = 1$) e suponha que haja dois ambientes ($K = 2$):

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

A distribuição estacionária é $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$. A equação (11) fornece $R_0 \simeq 0,949 < 1$: a população está quase certamente indo para a extinção. Para esse exemplo, a equação (9) fornece $R_* \simeq 1,050 > 1$. Várias simulações deste modelo a partir de $p(0) = 1$ ilustrar isso. A Figura 1 sugere que o processo é realmente subcrítico. Os valores dos parâmetros são escolhidos precisamente para que $R_0 < 1$ e $R_* > 1$. No entanto, parece que em muitos outros casos, os dois parâmetros estão do mesmo lado de 1 e diferem apenas muito pouco, sendo a diferença geralmente inferior a 1%. Embora essa diferença possa parecer biologicamente insignificante, continua sendo importante para provar matematicamente os resultados do limiar.

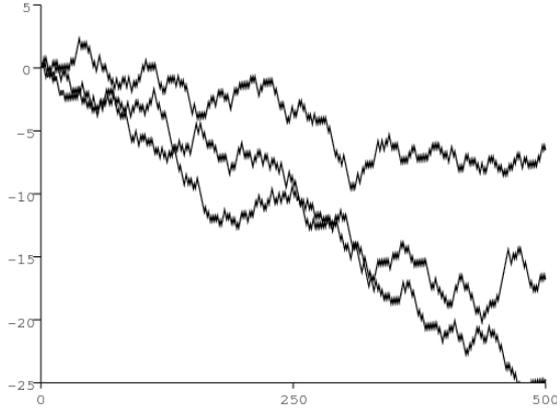


Figura 1. $\log p(t)$ em termos de t . Aqui $R_0 < 1$ enquanto $R_* > 1$.

Como segundo exemplo, considere um modelo com dois tipos e dois ambientes:

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

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

Observe que as matrizes $A^{(k)} + B^{(k)}$ com $k = 1, 2$ são matrizes de Leslie e que os ambientes são independentes e identicamente distribuídos. A fórmula (9) fornece $R_* = 1,01 > 1$. Com $p(0) = (1, 1)'$, estimamos a taxa de crescimento r com a fórmula

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

com $t = 5000$. O processo é repetido 1000 vezes. Nós achamos que a taxa média de crescimento é $-0,1021$ com um erro padrão de $0,0074$. Isso sugere $r < 0$ e, portanto, $R_0 < 1$. Para estimar numericamente a reprodutibilidade, usamos a proposição 2: dividimos $A^{(k)}$ com $k = 1, 2$ por R e estimamos a nova taxa de crescimento. Com $R = 0,84$, nós achamos $r \simeq 0,0135$ com um erro padrão de $0,0072$, o que sugere que $r > 0$. Com $R = 0,88$, nós achamos $r \simeq -0,0168$ com um erro padrão de $0,0071$, o que sugere que $r < 0$. Então parece que $0,84 < R_0 < 0,88$.

Para o mesmo exemplo, também podemos usar diretamente a definição de reprodutibilidade como raio espectral do operador

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

Observe, no entanto, que esse operador não possui um autovalor diferente de zero, como no caso de tempo contínuo estudado por (Inaba, 2012, lema 9). Mas podemos calcular g_n para n grande e estimar a reprodutibilidade com $\sqrt[n]{\|g_n\|/\|g_0\|}$. No nosso exemplo, observe que $B^{(k)}B^{(k')} = 0 \forall k, k' = 1, 2$ e $g_0(t) = 0 \forall t \geq 3$. A equação de renovação (6) mostra que se $g_n(t) = 0 \forall t \geq \tau$, então $g_{n+1}(t) = 0 \forall t \geq \tau + 2$. Então nós temos $g_n(t) = 0 \forall t \geq 2n + 3$. Calcular g_n , basta considerar o operador subs no subespaço de dimensão finita $\ell^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$. Com $n = 1000$, escolhemos 10 seqüências aleatórias de ambientes. As estimativas de reprodutibilidade foram encontradas com média de $0,86$ e erro padrão de $0,015$, de acordo com a estimativa já obtida.

6. Modelos com tempo contínuo

Vamos esboçar uma teoria semelhante para modelos lineares de população em tempo contínuo em um ambiente aleatório ergódico. Vamos pegar, por exemplo, um modelo

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

- $p(t)$ é um vetor,
- $A(t)$ é uma matriz quadrada de tamanho m com coeficientes positivos ou zero,
- $-B(t)$ é uma matriz do mesmo tamanho com coeficientes positivos ou zero fora da diagonal.

Supomos simplificar

- $(A(t), B(t))$ pertence a uma lista finita de ambientes $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- as alternâncias entre ambientes seguem uma cadeia Markov de tempo contínuo não homogênea (Ge et al., 2006). A probabilidade de estar no estado k no tempo t , que é observado $\Pi_k(t)$, é solução de

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

$Q(t)$ é uma matriz periódica irredutível do período T , com coeficientes positivos ou zero fora da diagonal, contínuos por peças e de modo que $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$.

O Matrix $Q(t)$ é periódico porque muitas populações experimentam uma mistura de efeitos sazonais e aleatórios. Para modelos de tempo discreto, essa mistura pode ser incorporada na matriz de transição M na seção 1. $\lambda_1(A, B)$ é o maior expoente de Lyapunov de (12) (Arnold e Wihstutz, 1986). Supomos que $\lambda_1(0, B) < 0$: a população converge para 0 sem nascimentos.

Reprodutibilidade pode ser definida como o raio espectral do operador de renovação \mathcal{K} no espaço $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ dado por

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

onde o núcleo é dado por $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ e $C(t, x)$ é a matriz de sobrevivência entre os tempos $t-x$ e t :

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

(a matriz de identidade). De fato, sabemos (Bacaër e Ait Dads, 2011, lema 2) que o vetor de nascimentos por unidade de tempo devido à geração n satisfaz uma relação de recorrência envolvendo esse operador linear, que é semelhante à equação (6) Para uma discussão sobre a ligação entre o raio espectral desse operador e a reprodutibilidade, mas para modelos determinísticos, consulte (Inaba, 2012, seção 4). Dentro do estorjo $R_0 > 0$, a reprodutibilidade pode mais uma vez ser caracterizada pelo fato de que $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$, como na proposição 2. O raio espectral R_0 do \mathcal{K} é quase certamente independente da sequência aleatória particular de ambientes, como na Proposição 3.

Se a população $p(t)$ é escalar, temos

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

onde por exemplo

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

Então nós temos

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

como no trabalho de (Cordova-Lepe et al., 2012) para um modelo com coeficientes quase periódicos. Para vetor de linha $v = (1 \ 1 \dots 1)$, temos $dv/dt = 0 = vQ(t)$. Podemos mostrar, de acordo com (Perthame, 2007, §6.3.2), que existe uma única solução periódica do período T e positivo $u(t)$ do

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

A lei dos grandes números para as cadeias de Markov mostra que

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

Então nós temos

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

Se a matriz $Q(t)$ não depende de t , existe um único vetor u tal que

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

Então nós temos

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

Esta fórmula para R_0 é igual ao de (Artalejo et al., 2012, §4.1) para " R_0^{ARA} "

7. Conclusão

A diferença entre o R_0 deste artigo e o " R_0 " (Anotado aqui R_*) em (Hernandez-Suarez et al., 2012) é semelhante à diferença entre, por um lado, a taxa de crescimento "estocástica" (1), que também é igual à expectativa da taxa de crescimento da população

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

por outro lado, a taxa de crescimento da expectativa da população (10) (Lewontin e Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Essa é a posição de r em relação a 0 ou a de R_0 comparado a 1, que decide se a população é subcrítica ou supercrítica nas simulações. Contudo $\log \mu$ e R_* são muito mais fáceis de calcular em ambientes markovianos para populações estruturadas (não escalares): elas são dadas pelos raios espectrais de matrizes simples.

obrigado

Gostaríamos de agradecer a Sylvie Méléard, Odo Diekmann e, em particular, Carlos Hernandez-Suarez por terem estimulado nosso interesse em ambientes aleatórios.

Referências bibliográficas

- Arnold L, Wihstutz V (1986) Lyapunov exponents : a survey. In : Arnold L, Wihstutz V (eds) Lyapunov Exponents. Lecture Notes in Mathematics, Vol 1186, Springer, Berlin, p. 1–26

- Artalejo JR, Economou A, Lopez–Herrero MJ (2012) Stochastic epidemic models with random environment : quasi–stationarity, extinction and final size. *J Math Biol*, doi : 10.1007/s00285–012–0570–5
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector–borne diseases with a periodic vector population. *B Math Biol* 69 : 1067–1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models : growth rate, basic reproduction number and entropy. *B Math Biol* 71 : 1781–1792
- Bacaër N, Ait Dads EH (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. *J Math Biol* 62 : 741–762
- Bacaër N, Ait Dads EH (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter R_0 in periodic population models. *J Math Biol* 65 : 601–621
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 : 421–436
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cohen JE (1980) Convexity properties of products of random nonnegative matrices. *Proc Nat Acad Sci USA* 77 : 3749–3752
- Cordova–Lepe F, Robledo G, Pinto M, Gonzalez–Olivares E (2012) Modeling pulse infectious events irrupting into a controlled context : a SIS disease with almost periodic parameters. *Appl Math Model* 36 : 1323–1337
- Cushing JM, Zhou Y (1994) The net reproductive value and stability in structured population models. *Natur Res Model* 8 : 1–37
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester
- Ge H, Jiang DQ, Qian M (2006) Reversibility and entropy production of inhomogeneous Markov chains. *J Appl Probab* 43 : 1028–1043
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) *Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press
- Hernandez–Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) The long–run distribution of births across environments under environmental stochasticity and its use in the calculation of unconditional life–history parameters. *Theor Pop Biol*, doi : 10.1016/j.tpb.2012.05.004
- Inaba H (2012) On a new perspective of the basic reproduction number in heterogeneous environments. *J Math Biol* 65 : 309–348
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment. *Proc Nat Acad Sci USA* 62 : 1056–1060
- Li CK, Schneider H (2002) Applications of Perron–Frobenius theory to population dynamics. *J Math Biol* 44 : 450–462
- Perthame B (2007) *Transport Equations in Biology*. Birkhäuser, Basel
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite–dimensional population structure and time heterogeneity. *SIAM J Appl Math* 70 : 188–211
- Tuljapurkar S (1990) *Population dynamics in variable environments*. Springer, New York.