

О воспроизводимости в случайной среде

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, Бонди, Франция
nicolas.bacaer@ird.fr

Mohamed Khaladi

Университет Кади Айяд, математический факультет, Марракеш, Марокко

резюме

Мы изучаем понятие воспроизводимости, отметил R_0 , для задач динамики населения в случайных средах. Для упрощения предположим, что последовательные среды следуют по цепочке Маркова. R_0 спектральный радиус оператора следующего поколения. Его положение относительно 1 всегда определяет рост или уменьшение популяции при моделировании, в отличие от другого параметра, предложенного в недавней статье [Эрнандес-Суарес С., Рабинович Дж., Эрнандес К. (2012) Theor. Pop. Biol., doi:10.1016/j.tpb.2012.05.004]. Положение этого последнего параметра по отношению к 1 определяет рост и уменьшение ожиданий населения. R_0 легко вычисляется в случае скалярных популяционных моделей без какой-либо структуры. В основном нас интересуют модели с дискретным временем, но также упоминаются модели с непрерывным временем.

1. Введение

В этой статье мы рассмотрим популяционные модели вида

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

с $p(0)$ приведены в \mathbb{R}^m , Вектор $p(t)$ представляет различные компоненты населения. $A(t)$ а также $B(t)$ являются квадратными матрицами размера m с коэффициентами ≥ 0 для всех t . $A(t)$ это матрица рождения $B(t)$ это матрица выживания. Для упрощения предположим, что матрицы $(A(t), B(t))$ выбираются из конечного списка сред $(A^{(k)}, B^{(k)})_{1 \leq k \leq K}$, За средой типа i следует среда типа j ($1 \leq i, j \leq K$) с вероятностью $M_{i,j}$, С вероятностью μ_i , $(A(0), B(0))$ имеет тип i , Мы предполагаем, что матрица $M = (M_{i,j})$ этой цепи Маркова неприводима. Матрицы выживания имеют биологическое значение, если

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

Мы также предполагаем:

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

Например, примитивные матрицы с общей матрицей инцидентности являются эргодическими. Некоторые из этих предположений могут быть ослаблены.

Существует обширная литература о таких моделях населения в случайной среде (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Мы определяем

- $|p(t)| = \sum_i p_i(t)$
- $\|\cdot\|$ матричный стандарт.

С учетом вышеизложенных предположений,

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

Этот предел почти наверняка существует, и он не зависит от начального условия и конкретной последовательности сред, выбранных случайным образом в соответствии с цепью Маркова (Tuljapurkar, 1990, p. 26). Чтобы обозначить зависимость скорости роста r от матриц, запишем $r = r(A, B)$, Если, например, вектор населения является скалярным и если среды независимы и одинаково распределены, то

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

а также

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

(Nassou et al., 2005, §2.9.2).

Бакаер и Гернауи (2006) обобщили классическое понятие воспроизводимости, также называемое скоростью воспроизведения, в случае периодических сред. R_0 асимптотическая скорость роста по поколениям (Bacaër and Ait Dads, 2011 и 2012). Thieme (2009, §5.1) и Inaba (2012) изучили случай детерминированных сред в непрерывном времени, но не в периодическом. В недавней статье (Hernandez-Suarez et al., 2012) предложено адаптировать воспроизводимость к моделям со случайными средами. Тем не менее, похоже, что положение их R_0 по сравнению с 1 не всегда решается, будет ли популяция в конечном итоге увеличиваться или уменьшаться (контрпример будет представлен ниже). В этой статье мы объясняем, как R_0 следует рассчитать, чтобы получить правильный порог: это единственное решение уравнения

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

Другими словами, R_0 это число, на которое необходимо разделить все коэффициенты рождаемости, чтобы привести население к критической ситуации, когда не наблюдается ни экспоненциального роста, ни экспоненциального спада. Такая характеристика R_0 было выделено для постоянных сред (Li и Schneider, 2002, теорема 3.1) и для периодических сред в непрерывном или дискретном времени (Bacaër, 2007, §3.4) и (Bacaër, 2009, раздел 4).

В разделе 2 воспроизводимость определяется как спектральный радиус «оператора следующего поколения» в соответствии с терминологией (Diekmann and Heesterbeek, 2000). Согласно предложению 1, $R_0 > 1$ если и только если $r > 0$, Предложение 2 показывает, что воспроизводимость может быть рассчитана с использованием уравнения (3). Формула воспроизводимости, полученная для периодических сред (Bacaër, 2009), является частным случаем подхода этой статьи. Раздел 3 показывает, что параметр, недавно введенный (Hernandez-Suarez et al., 2012), определяет рост или снижение ожиданий

населения. Раздел 4 посвящен скалярному случаю, для которого легко вычисляется воспроизводимость. Численные примеры представлены в разделе 5. В разделе 6 кратко обсуждаются модели с непрерывным временем для ссылки на недавнюю статью (Artalejo et al., 2012). Заключение объясняет разницу между нашей воспроизводимостью и воспроизводимостью (Hernandez-Suarez et al., 2012). Существует такая же разница, как между ожиданием темпов роста и темпами роста ожиданий. Эта разница была предметом многочисленных дискуссий (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990).

2. Определение и свойства R_0

Как и в периодическом случае (Васаёг и Ait Dads, 2011 и 2012), мы делим население на поколения. $q(n, t)$ вектор популяции, принадлежащий поколению n в момент времени t : для всех $t \geq 0$ а также $n \geq 0$,

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

Обратите внимание, что ноль в правой части уравнения $q(n+1, 0) = 0$ нулевой вектор \mathbb{R}^m, \mathbb{C}

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

у нас есть

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

Мы определяем

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

Тогда L - банахово пространство с этой нормой. Обратите внимание, что (4) также написано

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

Ввести операторов $\mathcal{A} : L \rightarrow L, \mathcal{B} : L \rightarrow L$ и оператор идентичности $\mathcal{I} : L \rightarrow L$ с

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

Потому что $A(t)$ а также $B(t)$ выбираются из конечного набора матриц, ясно, что $\mathcal{A}x \in L$ а также $\mathcal{B}x \in L$ если $x \in L$. Более того, \mathcal{A} а также \mathcal{B} ограниченные линейные операторы.

Лемма 1. *Спектральный радиус $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B})$ равно $e^{r(A, B)}$,*

Доказательство. Мы определяем $\mathcal{X} = \mathcal{A} + \mathcal{B}$, у нас есть $\forall x \in L, \forall \tau \geq 1$,

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

С учетом (1) и формулы спектрального радиуса имеем

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

$\|\cdot\|$ является стандартом оператора, связанным с векторным стандартом.

Лемма 2. $r(0, B) < 0$: *население исчезает, если нет рождений.*

Доказательство. У нас есть $\|B^{(k)}\|_1 \leq 1 \quad \forall k$ а также $\|B^{(\kappa)}\|_1 < 1$, Окружение κ появляется (если $t \rightarrow +\infty$) в положительной дроби π_κ из членов уравнения (1), поскольку цепь Маркова неприводима. Но $\|\cdot\|_1$ является суб-мультипликативным стандартом. Итак, мы получаем $r(0, B) \leq \pi_\kappa \log \|B^{(\kappa)}\|_1 < 0$,

Потому что $r(0, B) < 0$ Лемма 1 показывает, что $\rho(\mathcal{B}) < 1$, Так $\mathcal{I} - \mathcal{B}$ обратим: если $y = (\mathcal{I} - \mathcal{B})x$, у нас есть

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

то есть

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

С $q_n = (q(n, t))_{t \geq 0}$ уравнение (5) эквивалентно

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

то есть

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

Потому что $q_0 \in L$, у нас есть $q_n \in L \quad \forall n \geq 1$, Мы определяем $g_n = \mathcal{A}q_n$, Таким образом, $g_n(t+1) = A(t)q(n, t)$ является вектором рождений из поколения n между моментами времени t и $t+1$. Мы приходим к следующему выводу:

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

Более конкретно, мы имеем $g_{n+1}(0) = 0$ и уравнение обновления для рождений

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

Определение 1. R_0 спектральный радиус оператора следующего поколения $\mathcal{A}(\mathcal{T} - \mathcal{B})^{-1}$,

Обратите внимание на аналогию между определением 1 и представлением R_0 для моделей с непрерывным временем во временных неоднородных средах (Thieme, 2009, §5.1) и (Inaba, 2012). Мы пишем $R_0(A, B)$ подчеркнуть зависимость от ряда матриц.

Предложение 1.

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

Доказательство. Согласно (Тим, 2009, теорема 3.10), $R_0(A, B) - 1$ имеет тот же знак, что и $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) - 1$, Но лемма 1 говорит $\rho(\mathcal{A} + \mathcal{B}) = e^{r(A, B)}$, $R_0(A, B) - 1$ поэтому имеет тот же знак, что и $r(A, B)$,

Предложение 2. Предположим, что $R_0(A, B) > 0$. $R_0(A, B)$ является единственным решением уравнения $r(A/R, B) = 0$ с $R \in (0, +\infty)$,

Доказательство. Поскольку воспроизводимость линейно зависит от набора показателей рождаемости, мы имеем

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

С предложением 1 мы имеем

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

Итак, уравнение $r(A/R, B) = 0$ есть хотя бы одно решение. С (1),

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

является убывающей функцией. Взяв дважды производную по R , мы легко видим, что

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

является функцией либо тождественно нулевой, либо лог-выпуклой. Этот момент уже использовался (Васаёв and Ait Dads, 2012, приложение С). Согласно (Козн, 1980, теорема 1), $R \mapsto r(A/R, B)$ является выпуклой функцией. Итак, уравнение $r(A/R, B) = 0$ может иметь только одно решение. Действительно, если бы было два разных решения R_1 а также R_2 с $R_1 < R_2$, убывающая и выпуклая функция $R \mapsto r(A/R, B)$ будет постоянным 0 не только между этими двумя значениями, но для $R \geq R_1$, Эта функция $]0, +\infty[$ в \mathbb{R} выпуклый Это также непрерывно. Итак, мы имеем $r(A/R, B) \rightarrow r(0, B) < 0$ если $R \rightarrow +\infty$, Таким образом, мы пришли к противоречию.

Замечание 1. Предложение 2 показывает, что в целом расчет R_0 это так же сложно, как вычисление r , и требует больше времени вычисления, так как должен использоваться метод дихотомии.

Примечание 2. Для периодических сред в порядке $(1, 2, \dots, K)$ (Васаёв, 2009) показал, что R_0 был спектральный радиус

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

Бакаер и Айт Дадс (2012, предложение 3) настаивали на том, что это R_0 является единственным решением уравнения

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

С помощью уравнения (1) левая часть выше визуально равна $e^{r(A/R, B)}$, Поэтому мы можем сделать вывод из предложения 2, что R_0 в (Васаёв, 2009) идентичен R_0 определения 1 в частном случае периодических сред ($M_{i,j} = 1$ если $j = i + 1$ а также $1 \leq i \leq K - 1$, $M_{K,1} = 1$, а также $M_{i,j} = 0$ если не). Мы можем представить R_0 в периодической среде, такой как спектральный радиус

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

которое мы легко видим, равно спектральному радиусу (7) (Эрнандес-Суарес и др., 2012, раздел 5). Согласно (Васаёв and Ait Dads, 2012), этот спектральный радиус равен спектральному радиусу $\mathcal{A}(I - \mathcal{B})^{-1}$ (Cushing and Zhou, 1994; Caswell, 2001), когда среда постоянна, с $A^{(k)} = A$ а также $B^{(k)} = B \forall k$,

Предложение 3. Определение R_0 выше не зависит от конкретной случайной последовательности $(A(t), B(t))_{t \geq 0}$, которая следует цепочке Маркова. Так R_0 Можно назвать воспроизводимость модели.

Доказательство. Мы выбираем две последовательности сред, которые следуют по цепочке Маркова, $(A(t), B(t))$ а также $(A'(t), B'(t))$, Соответствующие репродуктивности $R_0(A, B)$ а также $R_0(A', B')$, Мы хотим показать, что $R_0(A, B) = R_0(A', B')$, С предложением 2 мы имеем $r(A/R_0(A, B), B) = 0$ а также $r(A'/R_0(A', B'), B') = 0$, Но темпы роста не зависят от конкретной последовательности сред (Tuljapurkar, 1990). Итак, мы имеем

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

$R_0(A, B)$ а также $R_0(A', B')$ являются решениями $r(A'/R, B') = 0$, Согласно предложению 2, $R_0(A, B) = R_0(A', B')$,

3. Еще один параметр

В недавней статье (Hernandez-Suarez et al., 2012) предлагается определить воспроизводимость как спектральный радиус матрицы.

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

I это единичная матрица подходящего размера. Отметим этот спектральный радиус R_* чтобы избежать путаницы.

Из литературы по марковским средам известно, что

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

существовать ($|\cdot|$ обозначает сумму компонентов). Более того,

- μ - спектральный радиус $D(M' \otimes I)$,
- D матрица диагонального блока $D = \text{diag}(A^{(1)} + B^{(1)}, \dots, A^{(K)} + B^{(K)})$,
- M' транспонированная матрица M
- I это единичная матрица.

Tuljapurkar (1990, стр. 45) называет это формулой Бхаручи.

Предложение.

- $R_* > 1$ если $\log \mu > 0$
- $R_* = 1$ если $\log \mu = 0$
- $R_* < 1$ если $\log \mu < 0$,

Доказательство. У нас есть

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

Эта матрица равна $A^* + B^*$, с

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

а также B^* определяется таким же образом, путем замены A на B . Согласно (Тим, 2009, теорема 3.10), $\rho(A^* + B^*) - 1$ а также $\rho(A^*(I - B^*)^{-1}) - 1$ иметь такой же знак. Но $\mu = \rho(A^* + B^*)$ а также $R_* = \rho(A^*(I - B^*)^{-1})$,

Примечание 3. В периодической среде мы имеем $R_0 = R_*$ Как видно из сравнения матриц (8) и (9).

4. Скалярный случай

Если матрицы рождения и выживания $A(t)$ а также $B(t)$ являются скалярными и если среды независимы и одинаково распределены, то уравнение (2) и предложение 2 показывают, что

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

или эквивалент

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

Рассмотрим теперь более общий случай марковской зависимости между последовательными средами. $M = (M_{i,j})$ является матрицей переходных вероятностей. Поскольку цепь неприводима, пусть π будет стационарным распределением времени, проведенного в различных средах:

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

(Нассоу et al., 2005, §2.9.2) указывают, что скорость роста

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

Для доказательства просто отметьте, что

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

С $t \rightarrow +\infty$ количество членов равно $\log(A^{(k)} + B^{(k)})$ в сумме по τ $\pi_k t + o(t)$, Таким образом, предложение 2 показывает, что R_0 это решение

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

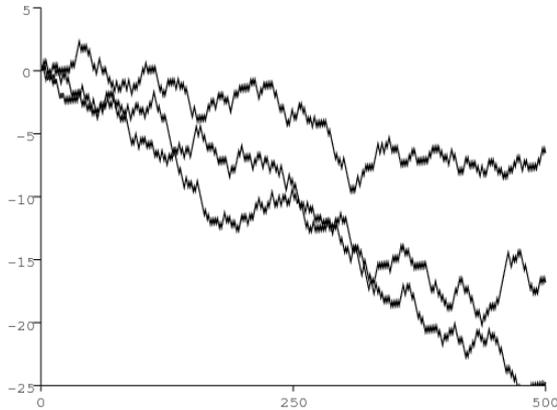
Поэтому мы легко вычисляем R_0 например, с помощью метода дихотомии.

5. Примеры

В качестве первого примера рассмотрим скалярную популяцию ($m = 1$) и предположим, что есть две среды ($K = 2$):

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

Стационарное распределение $(\pi_1, \pi_2) = (6/13, 7/13)$, Уравнение (11) дает $R_0 \simeq 0,949 < 1$: население почти наверняка исчезнет. Для такого примера уравнение (9) дает $R_* \simeq 1,050 > 1$, Несколько симуляций этой модели, начиная с $p(0) = 1$ проиллюстрируем это. Рисунок 1 предполагает, что процесс действительно является докритическим. Значения параметров выбираются точно так, чтобы $R_0 < 1$ а также $R_* > 1$, Однако может показаться, что во многих других случаях два параметра находятся на одной стороне от 1 и отличаются лишь очень незначительно, причем разница часто составляет менее 1%. Хотя такая разница может показаться биологически незначимой, она остается важной для математического доказательства пороговых результатов.



Фигура 1. $\log p(t)$ с точки зрения t , Вот $R_0 < 1$ пока $R_* > 1$,

В качестве второго примера рассмотрим модель с двумя типами и двумя средами:

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

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

Обратите внимание, что матрицы $A^{(k)} + B^{(k)}$ с $k = 1, 2$ являются матрицами Лесли и что среды независимы и одинаково распределены. Формула (9) дает $R_* = 1,01 > 1$, С $p(0) = (1 \ 1)'$ Оценим скорость роста r по формуле

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

с $m = 5000$. Процесс повторяется 1000 раз. Мы находим, что средний темп роста $-0,1021$ со стандартной ошибкой $0,0074$, Это говорит о $r < 0$ и, следовательно, $R_0 < 1$, Чтобы оценить воспроизводимость численно, мы используем предложение 2: мы делим $A^{(k)}$ с $k = 1, 2$ на R и мы оцениваем новый темп роста. С $R = 0,84$, мы нашли $r \simeq 0,0135$ со стандартной ошибкой $0,0072$ что говорит о том, что $r > 0$, С $R = 0,88$, мы нашли $r \simeq -0,0168$ со стандартной ошибкой $0,0071$ что говорит о том, что $r < 0$, Так что казалось бы, что $0,84 < R_0 < 0,88$,

Для того же примера мы также можем непосредственно использовать определение воспроизводимости в качестве спектрального радиуса оператора.

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

Однако обратите внимание, что этот оператор не имеет ненулевого собственного значения, как в случае изучаемого непрерывного времени (Inaba, 2012, лемма 9). Но мы можем рассчитать g_n для n больших и оценим воспроизводимость с $\sqrt[3]{\|g_n\|/\|g_0\|}$, В нашем примере обратите внимание, что $B^{(k)}B^{(k')} = 0 \forall k, k' = 1, 2$ а также $g_0(t) = 0 \forall t \geq 3$, Уравнение восстановления (6) показывает, что если $g_n(t) = 0 \forall t \geq \tau$, так $g_{n+1}(t) = 0 \forall t \geq \tau + 2$, И так, мы имеем $g_n(t) = 0 \forall t \geq 2n + 3$, Вычислять g_n , достаточно рассмотреть оператор Ω на конечномерном подпространстве $l^1(\{0, 1, \dots, 2n + 2\}, \mathbb{R}^2)$, С $n = 1000$ мы выбрали 10 случайных последовательностей сред. Оценки воспроизводимости были найдены со средним значением $0,86$ и стандартной ошибкой $0,015$ в соответствии с уже полученной оценкой.

6. Модели с непрерывным временем

Давайте наметим аналогичную теорию для линейных моделей населения в непрерывном времени в эргодической случайной среде. Давайте возьмем для примера модель

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

- $p(t)$ это вектор,
- $A(t)$ квадратная матрица размера m с положительными или нулевыми коэффициентами,
- $-B(t)$ является матрицей одинакового размера с положительными или нулевыми коэффициентами вне диагонали.

Мы предполагаем упростить

- $(A(t), B(t))$ принадлежит к конечному списку сред $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$
- переключение между средами происходит по неоднородной непрерывной цепи Маркова (Ge et al., 2006). Вероятность нахождения в состоянии k в момент времени t , что отмечается $\Pi_k(t)$ является решением

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

$Q(t)$ является неприводимой периодической матрицей периода T с положительными или нулевыми коэффициентами вне диагонали, непрерывными по частям и такими, что $Q_{jj}(t) = -\sum_{i \neq j} Q_{ij}(t)$,

Матрица $Q(t)$ является периодической, потому что многие популяции испытывают смесь сезонных и случайных эффектов. Для моделей с дискретным временем такая смесь может быть включена в матрицу переходов M в разделе 1. $\lambda_1(A, B)$ является крупнейшим показателем Ляпунова (12) (Arnold and Wihstutz, 1986). Мы предполагаем, что $\lambda_1(0, B) < 0$: население сходится к 0 без рождения.

Воспроизводимость может быть определена как спектральный радиус оператора обновления \mathcal{K} в космосе $L^1((0, \infty), \mathbb{R}^m)$ дано

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

где ядро дается $K(t, x) = A(t)C(t, x)$ а также $C(t, x)$ является матрицей выживания между временами $t-x$ и m :

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

(единичная матрица). Действительно, из (Vacař and Ait Dads, 2011, лемма 2) мы знаем, что вектор рождений на единицу времени из-за генерации n удовлетворяет рекуррентному соотношению с участием этого линейного оператора, который аналогичен уравнению (6). Обсуждение связи между спектральным радиусом этого оператора и воспроизводимостью, но для детерминированных моделей, см. (Inaba, 2012, раздел 4). В случае $R_0 > 0$ Воспроизводимость может быть еще раз характеризуется тем, что $\lambda_1(A/R_0, B) = 0$, как в предложении 2. Спектральный радиус R_0 из \mathcal{K} почти наверняка не зависит от конкретной случайной последовательности окружений, как в предложении 3.

Если население $p(t)$ это скаляр, у нас есть

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

где например

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

Итак, мы имеем

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

как и в работе (Кордова-Лепа и др., 2012) для модели с почти периодическими коэффициентами. Для линии вектора $v = (1 \ 1 \ \dots \ 1)$, у нас есть $dv/dt = 0 = vQ(t)$. Согласно (Perthame, 2007, §6.3.2), мы можем показать, что существует единственное периодическое решение периода T с положительным $u(t)$ из

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

Закон больших чисел для цепей Маркова показывает, что

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

Итак, мы имеем

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

Если матрица $Q(t)$ не зависит от t , то существует один вектор u такой, что

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

Итак, мы имеем

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

Эта формула для R_0 такой же, как у (Artalejo et al., 2012, §4.1) для « R_0^{ARA} »

7. Заключение

Разница между R_0 этой статьи и " R_0 " (Отмечено здесь R_*) в (Hernandez-Suarez et al., 2012) аналогична разнице между, с одной стороны, «стохастическим» темпом роста (1), который также равен ожиданию темпа роста населения

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

с другой стороны, темпы роста ожиданий населения (10) (Lewontin and Cohen, 1969; Tuljapurkar, 1990). Это позиция g относительно 0, или позиция R_0 по сравнению с 1, который решает, является ли популяция докритической или сверхкритической в моделировании. Однако $\log \mu$ а также R_* Гораздо легче вычислить в марковских средах для структурированных (нескалярных) популяций: они задаются спектральными лучами простых матриц.

Спасибо

Мы хотели бы поблагодарить Сильви Мелар, Одо Дикманна и, в частности, Карлоса Эрнандеса-Суареса за то, что он стимулировал наш интерес к случайным окружающим средам.

Библиографические ссылки

- Arnold L, Wihstutz V (1986) Lyapunov exponents : a survey. In : Arnold L, Wihstutz V (eds) Lyapunov Exponents. Lecture Notes in Mathematics, Vol 1186, Springer, Berlin, p. 1–26
- Artalejo JR, Economou A, Lopez–Herrero MJ (2012) Stochastic epidemic models with random environment : quasi–stationarity, extinction and final size. J Math Biol, doi : 10.1007/s00285–012–0570–5
- Bacaër N (2007) Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector–borne diseases with a periodic vector population. B Math Biol 69 : 1067–1091
- Bacaër N (2009) Periodic matrix population models : growth rate, basic reproduction number and entropy. B Math Biol 71 : 1781–1792
- Bacaër N, Ait Dads EH (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. J Math Biol 62 : 741–762
- Bacaër N, Ait Dads EH (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter R_0 in periodic population models. J Math Biol 65 : 601–621
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality. J Math Biol 53 : 421–436
- Caswell H (2001) Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Cohen JE (1980) Convexity properties of products of random nonnegative matrices. Proc Nat Acad Sci USA 77 : 3749–3752
- Cordova–Lepe F, Robledo G, Pinto M, Gonzalez–Olivares E (2012) Modeling pulse infectious events interrupting into a controlled context : a SIS disease with almost periodic parameters. Appl Math Model 36 : 1323–1337
- Cushing JM, Zhou Y (1994) The net reproductive value and stability in structured population models. Natur Res Model 8 : 1–37
- Diekmann O, Heesterbeek JAP (2000) Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases. Wiley, Chichester
- Ge H, Jiang DQ, Qian M (2006) Reversibility and entropy production of inhomogeneous Markov chains. J Appl Probab 43 : 1028–1043
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) Branching Processes : Variation, Growth, and Extinction of Populations. Cambridge University Press
- Hernandez–Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) The long–run distribution of births across environments under environmental stochasticity and its use in the calculation of unconditional life–history parameters. Theor Pop Biol, doi : 10.1016/j.tpb.2012.05.004
- Inaba H (2012) On a new perspective of the basic reproduction number in heterogeneous environments. J Math Biol 65 : 309–348
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment. Proc Nat Acad Sci USA 62 : 1056–1060
- Li CK, Schneider H (2002) Applications of Perron–Frobenius theory to population dynamics. J Math Biol 44 : 450–462
- Perthame B (2007) Transport Equations in Biology. Birkhäuser, Basel
- Thieme HR (2009) Spectral bound and reproduction number for infinite–dimensional population structure and time heterogeneity. SIAM J Appl Math 70 : 188–211
- Tuljapurkar S (1990) Population dynamics in variable environments. Springer, New York.