

Modelos de matriz periódica de poblaciones: tasa de crecimiento, reproducibilidad y entropía

B. Math. Biol. 71 (2009) 1781-1792

Nicolas Bacaër

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

Resumen

Este artículo considera tres aspectos diferentes de los modelos de matriz periódica de poblaciones. Primero, obtenemos una fórmula para el análisis de sensibilidad de la tasa de crecimiento λ que es más simple que la encontrada por Caswell y Trevisan. Segundo, generalizamos la fórmula de reproducibilidad \mathcal{R}_0 en un entorno constante en el caso de un entorno periódico. También generalizamos las desigualdades entre λ y \mathcal{R}_0 demostrado por Cushing y Zhou. Tercero, se hacen algunos comentarios sobre la noción de entropía evolutiva H , introducida por Demetrius, y su vínculo con la tasa de crecimiento λ en el caso periódico.

1. Introducción

Hace aproximadamente un siglo, Lotka estudió un modelo demográfico en tiempo continuo, lineal y estructurado por edad, en el que la población tiende a crecer exponencialmente. La tasa de crecimiento es ρ . Varios autores, incluido Leslie, estudiaron en la década de 1940 un modelo de tiempo discreto similar al modelo de Lotka,

$$p(t+1) = Ap(t)$$

con una matriz positiva y primitiva A . Si λ es el radio espectral de A , la población tiende a crecer exponencialmente como λ^t . Hamilton estudió en la década de 1960 la sensibilidad de ρ a pequeños cambios en las tasas de fertilidad y mortalidad en cada edad (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) y otros estudiaron en el modelo de tiempo discreto la sensibilidad de λ :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial A_{i,j}} = \frac{\ell_i r_j}{\langle \ell, r \rangle}, \quad (1)$$

donde ℓ es un vector propio a la izquierda, $\ell A = \lambda \ell$, y r un vector propio a la derecha, $A r = \lambda r$ de A asociado con el valor propio λ , y donde $\langle \cdot, \cdot \rangle$ denota el producto escalar habitual de vectores reales.

En la década de 1960, Skellam (1967) comenzó a estudiar modelos de matriz periódica.

$$p(t+1) = A(t)p(t)$$

con $A(t+m) = A(t)$. Esta generalización es necesaria porque muchas especies de animales y plantas tienen tasas de fertilidad y mortalidad que están muy influenciadas por las estaciones. Excepto por un factor periódico, las poblaciones tienden a crecer exponencialmente, ya que λ^t . $\Lambda = \lambda^m$ es el radio espectral de la matriz

$$A(m-1) \cdots A(1) A(0).$$

En la década de 1990, Caswell y Trevisan (1994) estudiaron la sensibilidad de Λ . Demostraron la igualdad de la matriz

$$\left(\frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i,j}(t)} \right) = (A(t-1) \cdots A(0) A(m-1) \cdots A(t+1))' \left(\frac{v_i(t) w_j(t)}{\langle v(t), w(t) \rangle} \right), \quad (2)$$

donde $'$ denota la transposición de matrices y donde $v(t)$ es un vector propio a la izquierda y $w(t)$ un vector propio a la derecha de

$$A^*(t) = A(t-1) \cdots A(t-m) = A(t-1) \cdots A(0) A(m-1) \cdots A(t) \quad (3)$$

asociado con el valor propio Λ . Lesnoff y col. (2003) demostró una fórmula ligeramente diferente:

$$\left(\frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i,j}(t)} \right) = (A(m-1) \cdots A(t+1))' \left(\frac{v_i(0) w_j(0)}{\langle v(0), w(0) \rangle} \right) (A(t-1) \cdots A(0))'. \quad (4)$$

La fórmula (2), encontrada en la segunda edición del libro de Caswell (2001, p. 358), es particularmente utilizada por los biólogos de campo. Se ha utilizado para muchas poblaciones: ratones (Grear y Burns, 2007), armiños (Wittmer et al., 2007), búhos (Gervais et al., 2006), halcones y gaviotas (Hunter y Caswell, 2005), almejas (Ripley y Caswell, 2006), dientes de león (Vavrek, 1997), varios pastos (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), robles (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), melampyres de pradera (Ramula, 2008), etc. El primer objetivo de nuestro artículo es señalar una fórmula de sensibilidad más simple para λ (y $\Lambda = \lambda^m$). De hecho, Gourley y Lawrence (1977) ya han notado que λ es el radio espectral de la matriz C , con

$$C = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & A(m-1) \\ A(0) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & A(1) & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & A(m-2) & 0 \end{pmatrix}. \quad (5)$$

Siempre asumiremos que la matriz C es irreducible. Considere como en (Brommer et al., 2000) un vector propio a la izquierda $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ y un vector propio a la derecha $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ de C asociado con el valor propio λ . Extendemos la definición de $\ell(t)$ y $r(t)$ para que $\ell(t+m) = \ell(t)$ y $r(t+m) = r(t)$. Mostramos en la sección 2 que

$$\frac{\partial \lambda}{\partial A_{i,j}(t)} = \frac{\ell_i(t+1) r_j(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}. \quad (6)$$

A diferencia de (2) y (4), la interpretación de (6) es una generalización simple de lo que generalmente se da para (1) (Caswell, 2001). $A_{i,j}(t)$ es el número de "descendientes" de tipo i en el tiempo $t+1$ generado por un individuo de tipo j en el tiempo t . La sensibilidad de λ con respecto a $A_{i,j}(t)$ es proporcional a la población estable de tipo j en el tiempo t , $r_j(t)$, y al valor reproductivo del tipo i en el tiempo $t+1$, $\ell_i(t+1)$. Los análogos de (6) para modelos periódicos en tiempo continuo estructurados por edad se encuentran en (Bacaër y Abdurahman, 2008, ecuaciones (10) - (11)) pero también se obtienen al ir al límite con (6)

La tasa de crecimiento no es el único parámetro interesante. En epidemiología, se presta mucha atención a la reproducibilidad. En biología evolutiva, la entropía evolutiva, que difiere de la tasa de crecimiento pero está estrechamente relacionada con ella, jugaría un papel importante (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius y Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Una pregunta natural es adaptar estos dos parámetros al caso periódico. Este es el tema de las secciones 3 y 4. Solo explicamos o recordamos cómo se calculan. No se intenta obtener una fórmula explícita para su sensibilidad con respecto a los parámetros. En la práctica, los análisis de sensibilidad se pueden hacer digitalmente. Pero esto no es explicativo.

En la sección 3, presentamos una definición y una fórmula práctica para la reproducibilidad en modelos matriciales de poblaciones con coeficientes periódicos de la forma

$$p(t+1) = A(t)p(t), \quad A(t) = F(t) + T(t), \quad (7)$$

donde $F(t)$ modela la reproducción y $T(t)$ describe las transiciones. Asumimos

- $F(t+m) = F(t), T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- el radio espectral de la matriz cuadrada $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$ es estrictamente menor que 1: la población se extingue si no hay reproducción.

Con estas hipótesis, mostramos que \mathcal{R}_0 es el radio espectral de la matriz

$$\begin{pmatrix} F(0) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & F(1) & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & F(m-1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -T(0) & I & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -T(1) & I & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & & \ddots & \ddots & I \\ I & 0 & \cdots & 0 & -T(m-1) \end{pmatrix}^{-1} \quad (8)$$

donde I denota la matriz de identidad de tamaño adecuado. Si además la matriz C dada por (5) es irreducible, entonces

$$\mathcal{R}_0 \geq 1 \Rightarrow 1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0, \quad 0 < \mathcal{R}_0 \leq 1 \Rightarrow \mathcal{R}_0 \leq \lambda \leq 1. \quad (9)$$

La fórmula (8) y las desigualdades (9) generalizan los resultados obtenidos para un entorno constante ($m=1$); \mathcal{R}_0 es entonces el radio espectral de $F(I-T)^{-1}$ (Cushing y Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li y Schneider, 2002). Este último resultado ya es la generalización de la fórmula de Leslie (en modelos matriciales estructurados por edad) a modelos matriciales estructurados en tipos. Para otro trabajo en \mathcal{R}_0 en modelos periódicos de tiempo continuo, ver (Bacaër y Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaër y Ouifki, 2007; Wang y Zhao, 2008).

En la sección 4, mencionamos brevemente algunas fórmulas sobre la entropía de evolución H en el contexto de modelos de tiempo discretos con un entorno periódico, en particular la relación con la tasa de crecimiento λ . Un estudio detallado que incluye entornos aleatorios se encuentra en (Arnold et al., 1994).

2. Análisis de sensibilidad

2.1 La fórmula (6)

Comencemos con algunos comentarios preliminares antes de demostrar la fórmula (6). $p(t)$ es un vector con k_t componentes. Para todos los enteros t , $A(t)$ es una matriz positiva con k_{t+1} líneas y k_t columnas. De más, $k_{t+m} = k_t$ y $A(t+m) = A(t)$. El tamaño de la matriz cuadrada C dada por (5) es $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$. El radio espectral de C es λ . Suponemos que la matriz C es irreducible. Este es particularmente el caso si C no tiene fila o columna cero y si $A^*(0)$ es irreducible (Berman y Plemmons, 1979, Teorema 2.2.33). Del teorema

de Perron y Frobenius (Seneta, 2006, Teorema 1.5) se deduce que se puede encontrar un vector propio a la izquierda L y un vector propio a la derecha R de la matriz C asociada con el valor propio λ ,

$$LC = \lambda L, \quad CR = \lambda R, \quad (10)$$

y los dos vectores tienen sus componentes estrictamente positivos. Los vectores L y R son únicos, excepto por una constante multiplicativa. Vamos a escribir $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ y $R = (r(0), \dots, r(m-1))$, donde cada $\ell(t)$ y $r(t)$ es un vector con k_t componentes. Además, ampliamos la definición de $\ell(t)$ y $r(t)$ a todos los enteros t para que $\ell(t+m) = \ell(t)$ y $r(t+m) = r(t)$. De esta manera, (10) puede reescribirse para todas las t en el formulario

$$\ell(t+1)A(t) = \lambda \ell(t), \quad A(t)r(t) = \lambda r(t+1). \quad (11)$$

Un cálculo simple muestra que C^m es la matriz diagonal por bloques:

$$C^m = \text{diag}[A^*(0), \dots, A^*(m-1)], \quad (12)$$

donde $A^*(t)$ está dado por (3). Como λ es el radio espectral de C , λ^m es el radio espectral de C^m . Las matrices $A^*(t)$ para $0 \leq t \leq m-1$ son permutaciones cíclicas entre sí. Por lo tanto, tienen el mismo radio espectral que $A^*(0)$. Lo notamos Λ en la introducción. Entonces Λ es también el radio espectral de la matriz en el lado derecho de (12) y $\Lambda = \lambda^m$. Con (10), tenemos

$$LC^m = \lambda^m L, \quad C^m R = \lambda^m R.$$

Usando (12),

$$\ell(t)A^*(t) = \lambda^m \ell(t), \quad A^*(t)r(t) = \lambda^m r(t).$$

Entonces $\ell(t)$ también es un vector propio a la izquierda y $r(t)$ un vector propio a la derecha de $A^*(t)$ asociado con el valor propio $\Lambda = \lambda^m$. Usando (11), tenemos

$$\langle \ell(t+1), p(t+1) \rangle = \langle \ell(t+1), A(t)p(t) \rangle = \langle \ell(t+1)A(t), p(t) \rangle = \lambda \langle \ell(t), p(t) \rangle.$$

Entonces para todo $t \geq \tau$,

$$\langle \ell(t), p(t) \rangle = \lambda^{t-\tau} \langle \ell(\tau), p(\tau) \rangle. \quad (13)$$

En otras palabras, el valor reproductivo total aumenta exponencialmente como en los modelos de tiempo continuo en un entorno constante (Fisher, 1930) o periódico (Bacaër y Abdurahman, 2008, apéndice A). Tenga en cuenta que la definición de valor reproductivo utilizada por Tuljapurkar (2000, ecuación (3.1.8)) para modelos en un entorno variable arbitrario no coincide con la nuestra cuando se especializa en el caso periódico. De (11), también vemos que si $\tau = 0$ y $p(0) = r(0)$, entonces $p(t) = \lambda^t r(t)$. De (13), obtenemos

$$\langle \ell(t), r(t) \rangle = \langle \ell(0), r(0) \rangle. \quad (14)$$

Dado que se supone que la matriz C es irreducible, el valor propio λ es un valor propio simple (Seneta, 2006, Teorema 1.5). Para $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$, se sigue de (Caswell, 1978, ecuación (10)) o de la teoría clásica de las perturbaciones (Kato, 1984) que

$$\frac{\partial \lambda}{\partial C_{\alpha, \beta}} = \frac{L_{\alpha} R_{\beta}}{\langle L, R \rangle}, \quad (15)$$

donde L_{α} es el elemento en la posición α de L , y R_{β} es el elemento en la posición β del vector R . Pero tenga en cuenta que si $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ (módulo κ) y $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ con $0 \leq t \leq m-1$, $1 \leq i \leq k_{t+1}$ y $1 \leq j \leq k_t$, entonces $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$, $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$, $R_{\beta} = r_j(t)$ y

$$\langle L, R \rangle = \sum_{\eta=0}^{m-1} \langle \ell(\eta), r(\eta) \rangle = m \langle \ell(0), r(0) \rangle \quad (16)$$

por (14). Entonces, la fórmula de sensibilidad (6) finalmente resulta de (15). Porque $\Lambda = \lambda^m$, existe un vínculo obvio entre la fórmula de sensibilidad para λ y la de Λ

$$\frac{\partial \Lambda}{\partial A_{i, j}(t)} = m \lambda^{m-1} \frac{\partial \lambda}{\partial A_{i, j}(t)}. \quad (17)$$

2.2 Límite continuo de modelos estructurados por edad.

Considere como en (Skellam, 1967) el caso particular donde cada matriz $A(t)$ es una "matriz de Leslie" de tamaño fijo k

$$A(t) = \begin{pmatrix} f_1(t) & f_2(t) & \cdots & f_{k-1}(t) & f_k(t) \\ s_1(t) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2(t) & \ddots & & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & s_{k-1}(t) & 0 \end{pmatrix}.$$

Con (6), tenemos

$$\frac{\partial \lambda}{\partial f_i(t)} = \frac{\ell_1(t+1) r_i(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}, \quad \frac{\partial \lambda}{\partial s_i(t)} = \frac{\ell_{i+1}(t+1) r_i(t)}{m \langle \ell(0), r(0) \rangle}. \quad (18)$$

Estas son las generalizaciones al caso periódico de las fórmulas dadas, por ejemplo, en (Goodman, 1971). Consideremos ahora el límite continuo de este modelo, con un paso de tiempo $\delta \rightarrow 0$, con $k \rightarrow +\infty$ y $m \rightarrow +\infty$ pero con $m\delta = \theta$ constante. La discreta función $f_i(t)$ se acercará, con un pequeño abuso en la notación, a una función continua $f(t, x)$ con $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$. Del mismo modo, podemos introducir una tasa de mortalidad continua $\mu(t, x)$ y funciones propias continuas $\ell(t, x)$ y $r(t, x)$ asociado con el límite continuo del modelo de Leslie, a saber, las ecuaciones de McKendrick y von Foerster; ver (Michel et al., 2005, ecuaciones (5.5) - (5.6)) y (Bacaër y Abdurahman, 2008, ecuaciones (5) y (7)). Por una pequeña molestia $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$, la tasa de crecimiento por período Λ es tal que $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ si $\varepsilon \rightarrow 0$, con de (16), (17) y (18),

$$\Lambda^{(1)} = m (\Lambda^{(0)})^{\frac{m-1}{m}} \frac{\sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i=1}^k \ell_1^{(0)}(t+1) r_i^{(0)}(t) f_i^{(1)}(t)}{\sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i=1}^k \ell_i^{(0)}(t) r_i^{(0)}(t)}.$$

Al límite $m \rightarrow +\infty$, obtenemos

$$\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \frac{\int_0^\theta \int_0^\infty \ell^{(0)}(t, 0) r^{(0)}(t, x) f^{(1)}(t, x) dx dt}{\int_0^\theta \int_0^\infty \ell^{(0)}(t, x) r^{(0)}(t, x) dx dt}. \quad (19)$$

La relación entre la tasa de crecimiento por período Λ y la tasa de crecimiento instantáneo ρ es $\Lambda = e^{\rho\theta}$. Entonces $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ con $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$. Con (19), obtenemos una fórmula para $\rho^{(1)}$ que es idéntico a (Bacaër y Abdurahman, 2008, ecuaciones (8) y (11)), como podría esperarse. Un cruce de límite similar en (18) se puede aplicar a la sensibilidad con respecto a $s_\alpha(t)$. Obtenemos las fórmulas (8) y (10) de Bacaër y Abdurahman (2008), que corresponden a pequeñas variaciones en la tasa de mortalidad en el modelo de tiempo continuo.

3. Reproducibilidad

3.1 Definición en el caso periódico

Para las ecuaciones de renovación

$$n(t) = \sum_{x=1}^{\infty} K(t, x) n(t-x), \quad n(t) = \sum_{x=1}^t K(t, x) n(t-x) + \nu(t) \quad (20)$$

con un núcleo matricial positivo $K(t, x)$ con $K(t+m, x) = K(t, x)$ para un entero m , definimos la reproducibilidad \mathcal{R}_0 como el radio espectral del operador lineal

$$u(t) \mapsto \sum_{x=1}^{\infty} K(t, x) u(t-x) \quad (21)$$

en el espacio de funciones discretas periódicas del período m . Las condiciones en el núcleo K y en ν , similares a las de (Thieme, 1984) para las ecuaciones de renovación periódicas continuas en el tiempo, pueden garantizar que $\mathcal{R}_0 = 1$ es, de hecho, el umbral para el comportamiento asintótico de la segunda ecuación de renovación en (20). Tenga en cuenta que una definición de \mathcal{R}_0 similar a (21) se da en (Bacaër y Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaër y Ouifki, 2007) para modelos de tiempo continuo. En un ambiente constante, tenemos $K(t, x) = K(x)$. La definición basada en (21) implica fácilmente que \mathcal{R}_0 es el radio espectral de la matriz de la próxima generación $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$, que es la definición habitual de \mathcal{R}_0 en un ambiente constante (Diekmann y Heesterbeek, 2000). En §3.3, mostraremos que $\mathcal{R}_0 = 1$ sirve bien como umbral en el caso particular del §3.2.

3.2 Cálculo de \mathcal{R}_0 si $A(t) = F(t) + T(t)$

Toma el modelo (7). El vector de nacimientos en el tiempo t es

$$n(t) = F(t) p(t).$$

Entonces

$$p(t) = n(t-1) + T(t-1) p(t-1).$$

Entonces

$$n(t) = F(t) n(t-1) + F(t) T(t-1) p(t-1).$$

Al repetir este proceso, obtenemos $n(t)$ una ecuación de renovación (20) con un núcleo

$$K(t, x) = F(t) T(t-1) T(t-2) \cdots T(t-x+1) \quad (22)$$

por todo $x \geq 1$. Para $x = 1$, se tiene $K(t, 1) = F(t)$: un producto "vacío" de matrices es igual a la matriz de identidad.

Ahora que el núcleo $K(t, x)$ ha sido identificado, \mathcal{R}_0 es el radio espectral de (21). Nuestro objetivo es mostrar que también es el radio espectral de una determinada matriz, a saber (8). Tenga en cuenta que desde un punto de vista práctico, es fácil pedirle a un software matemático que calcule el radio espectral de (8). Pasemos a la prueba. Para $0 \leq t \leq m-1$, definamos

$$T^*(t) = T(t-1) \cdots T(t-m) = T(t-1) \cdots T(0) T(m-1) \cdots T(t).$$

Tenga en cuenta que el radio espectral de $T^*(t)$ es lo mismo que su permutación circular $T^*(0)$, que es estrictamente menor que 1 por supuesto. Entonces $I - T^*(t)$ es invertible y $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$. Si $0 \leq t \leq m-1$ si $u(t)$ es una función periódica, un simple cambio de índices y (22) da

$$\sum_{x=1}^{\infty} K(t, x) u(t-x) = F(t) \sum_{s=0}^{m-1} \Theta_{t,s} u(s), \quad (23)$$

donde

$$\Theta_{t,s} = \sum_{j=0}^{\infty} T(t-1) \cdots T(s+1-mj) = [I - T^*(t)]^{-1} T(t-1) \cdots T(s+1)$$

si $0 \leq s \leq t-1$ y

$$\Theta_{t,s} = \sum_{j=1}^{\infty} T(t-1) \cdots T(s+1-mj) = [I - T^*(t)]^{-1} T(t-1) \cdots T(s+1-m)$$

si $t \leq s \leq m-1$. Pero \mathcal{R}_0 es el radio espectral del operador lineal (21) sobre el espacio de funciones m -periódico $u(t)$ con valores en \mathbb{R}^{k_t} a tiempo t . Este espacio se identifica con todos los vectores. $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$. Entonces (23) muestra que \mathcal{R}_0 es también el radio espectral de la matriz $\mathcal{F}\Theta$ donde

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ es una matriz $m \times m$ de submatrices, con $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) en la "línea" $t+1$ y "columna" $s+1$.

Si \mathcal{N}^{-1} es la matriz en el lado derecho de (8), podemos verificar fácilmente que Θ multiplicado por \mathcal{N} da la matriz de identidad. Entonces $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ y \mathcal{R}_0 es el radio espectral de la matriz $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$.

3.3 Desigualdades entre \mathcal{R}_0 y λ

La prueba es una generalización del caso periódico de (Li y Schneider, 2002) y se basa en propiedades de matrices positivas, no necesariamente irreducibles, que se resumen en (Berman y Plemmons, 1979, p. 26-30). Vamos a introducir la notación. $\sigma(\cdot)$ para el radio espectral de una matriz y la notación

$$\text{sousdiag}(A(t); 0 \leq t \leq m-1)$$

para la matriz (5). Porque

$$\mathcal{R}_0 = \sigma(\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}) = \sigma(\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F})$$

y porque $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ es una matriz positiva, existe de acuerdo con (Berman y Plemmons, 1979, teorema 2.1.1) un vector positivo y distinto de cero $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$ con

$$\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\Phi.$$

Entonces $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ es decir

$$F(t)\phi(t) = \mathcal{R}_0(-T(t)\phi(t) + \phi(t+1))$$

para $0 \leq t \leq m-1$, donde ponemos $\phi(m) = \phi(0)$. Ahora suponga que $\mathcal{R}_0 > 0$. Entonces

$$(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t))\phi(t) = \phi(t+1). \quad (24)$$

Pero $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ es irreducible por hipótesis. Dado que la irreducibilidad de una matriz solo depende de la nulidad de las entradas (Berman y Plemmons, 1979, Teorema 2.2.7), la matriz $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ También es irreducible. La ecuación (24) muestra que Φ es un vector propio positivo de esta última matriz asociada con el valor propio 1. Entonces, los componentes de Φ en realidad son estrictamente positivos (Berman y Plemmons, 1979, Teorema 2.1.4). Se sigue de (Berman y Plemmons, 1979, corolario 2.1.12) que

$$\sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)\right) = 1.$$

Supongamos primero que $\mathcal{R}_0 \geq 1$. Para dos matrices positivas M_1 y M_2 , $M_1 \leq M_2$ implica $\sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (Berman y Plemmons, 1979, Teorema 2.1.5). Entonces

$$\begin{aligned} 1 &= \sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)\right) \leq \sigma\left(\text{sousdiag}(F(t) + T(t))\right) = \lambda \leq \\ &\leq \sigma\left(\text{sousdiag}(F(t) + \mathcal{R}_0 T(t))\right) = \mathcal{R}_0 \sigma\left(\text{sousdiag}\left(\frac{F(t)}{\mathcal{R}_0} + T(t)\right)\right) = \mathcal{R}_0. \end{aligned}$$

Entonces $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$. La misma prueba funciona para el caso donde $\mathcal{R}_0 \leq 1$ pero con todo \leq reemplazado por \geq , que da $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$.

3.4 Una interpretación

El tamaño de la submatriz $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ es $k_{t+1} \times k_{s+1}$. Con la definición de $\Theta_{t,s}$, podemos verificar que la entrada en la línea i y la columna j de $F(t)\Theta_{t,s}$ es el número esperado de descendientes nacidos en el compartimento i entre el tiempo t y $t + 1$ (módulo m) de una persona nacida en el compartimento j entre el tiempo de s y $s + 1$ (módulo m). Entonces \mathcal{FN}^{-1} es una especie de matriz de próxima generación (Diekmann y Heesterbeek, 2000), la población está estructurada por temporada de nacimiento como en (Gourley y Lawrence, 1977) o (Caswell, 2001, §13.3.1).

4. Algunas observaciones sobre la entropía

Asumimos

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ con la condición inicial $p(\tau)$
- $A(t)$ es una matriz positiva y periódica del período m
- la matriz C dada por (5) es irreducible
- la matriz $A^*(\tau)$ definido por (3) es primitivo.

Con λ , $\ell(t)$ y $r(t)$ definido como arriba,

$$\pi_i(t) = \frac{\ell_i(t) p_i(t)}{\lambda^{t-\tau} \langle \ell(\tau), p(\tau) \rangle} \quad \omega_i(t) = \frac{\ell_i(t) r_i(t)}{\langle \ell(0), r(0) \rangle}, \quad (25)$$

$$P_{i,j}(t) = \frac{\ell_j(t+1) A_{j,i}(t)}{\lambda \ell_i(t)}, \quad Q_{i,j}(t) = \frac{A_{i,j}(t) r_j(t)}{\lambda r_i(t+1)}. \quad (26)$$

Tenga en cuenta que (13) y (14) implican que $\pi(t)$ y $\omega(t)$ definidos por (25) son vectores de probabilidad, con $\omega(t+m) = \omega(t)$. La ecuación $p(t+1) = A(t)p(t)$ es equivalente a $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$. La primera ecuación en (11) es equivalente a

- $P(t)$ es una matriz estocástica por líneas
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$.

La segunda ecuación en (11) es equivalente a

- $Q(t)$ es una matriz estocástica por líneas
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$.

También tenga en cuenta que

$$Q_{i,j}(t) = \omega_j(t) P_{j,i}(t) / \omega_i(t+1).$$

Entonces $P(t)$ define una cadena de Markov no homogénea progresiva con una distribución estacionaria periódica en el tiempo $\omega(t)$, mientras que $Q(t)$ define una cadena retrógrada de Markov.

La tasa de entropía, o "entropía evolutiva", de estas cadenas periódicas de Markov en el tiempo es

$$H = -\frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) \log P_{i,j}(t). \quad (27)$$

Si $m = 1$, las ecuaciones (25), (26) y (27) coinciden con las fórmulas de (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). De hecho, el caso de tiempo no homogéneo, incluido el caso de entornos aleatorios, ya ha sido bien estudiado (Arnold et al., 1994). Para las cadenas periódicas de Markov, ver también (Ge et al., 2006).

Como en un entorno constante, podemos verificar que la entropía está vinculada a la tasa de crecimiento λ por la ecuación $\log \lambda = H + \Phi$ si el "potencial reproductivo" Φ se define por

$$\Phi = \frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) \log A_{j,i}(t).$$

De hecho, la estocasticidad por líneas de $P(t)$ y la ecuación $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ implica que

$$H + \Phi - \log \lambda = \frac{1}{m} \sum_{t=0}^{m-1} \sum_{i,j} \omega_i(t) P_{i,j}(t) [\log \ell_i(t) - \log \ell_j(t+1)] = 0.$$

Como en un ambiente constante, Φ es generalmente diferente de cero. Entonces maximizar H es diferente de maximizar $\rho = \log \lambda$. Pero a diferencia de los entornos constantes, no existen fórmulas simples para los vectores propios. $\ell(t)$ y $r(t)$ incluso si suponemos que $A(t)$ es una matriz de Leslie Como resultado, parece difícil obtener fórmulas explícitas simples para la sensibilidad de H a las entradas $A_{i,j}(t)$. Solo se pueden usar métodos numéricos.

Sería interesante mostrar para las versiones periódicas de los modelos considerados por (Demetrius et al., 2007; Demetrius y Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009) que H sigue siendo una buena medida del valor adaptativo darwiniano. Este podría ser el tema del trabajo futuro.

5. Conclusión

Este artículo propone dos nuevas fórmulas: una para la sensibilidad de la tasa de crecimiento en un entorno periódico que es más simple que la de Caswell y Trevisan; el otro para la reproducibilidad en un entorno periódico. Además, generalizamos al caso periódico las desigualdades entre λ y \mathcal{R}_0 demostrado por Cushing y Zhou en un ambiente constante. También generalizamos al caso periódico una ecuación que relaciona la tasa de crecimiento y la entropía de la evolución.

En nuestra opinión, la fórmula para \mathcal{R}_0 en un entorno periódico es más probable que sea útil a corto plazo. El parámetro \mathcal{R}_0 de hecho se ha vuelto muy popular entre los epidemiólogos. Incluso se organizó una conferencia sobre este tema (París, 29 y 31 de octubre de 2008). Además, existe un creciente interés en el cambio climático, una de las posibles consecuencias es la aparición o el resurgimiento de enfermedades transmitidas por vectores, como la malaria, el dengue, la fiebre del Nilo Occidental o la chikungunya, en regiones donde Estas enfermedades se habían ido. Todas estas enfermedades exhiben fuertes fluctuaciones estacionales debido a la población de vectores. \mathcal{R}_0 está íntimamente relacionado con el porcentaje de vectores que necesitan ser eliminados o el porcentaje de personas que necesitan ser vacunadas para prevenir brotes. El método habitual de cálculo. \mathcal{R}_0 "Localmente" para cada mes del año, usar densidades de vectores mensuales no tiene base en términos de umbral epidémico tan pronto como la escala de tiempo de una epidemia excede algunos meses. Nuestra fórmula para \mathcal{R}_0 da el umbral correcto. También podemos usar esta fórmula para estudiar la sensibilidad a un pequeño cambio climático, en particular si el cambio no es uniforme en el año, por ejemplo con temperaturas más altas en verano pero temperaturas más bajas en invierno. Ciertos parámetros del modelo, como las tasas de fertilidad y mortalidad y los períodos de incubación pueden estar directamente relacionados con la temperatura.

Agradecimientos

Se agregaron las secciones 3 y 4 a raíz de los comentarios de los relatores. JAJ Metz y O. Diekmann sugirieron la interpretación del §3.4.

Referencias

- W. D. Hamilton, (1966), The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.
- L. Demetrius, (1969), The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components, *Math. Biosci.* 4, 129–136.
- L. A. Goodman, (1971), On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theor. Pop. Biol.* 2, 339–354.
- H. Caswell, (1978), A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theor. Pop. Biol.* 14, 215–230.
- J. G. Skellam (1967) in L. M. Le Cam, J. Neyman (Eds), *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* vol. 4 : biology and problems of health, University of California Press, Berkeley, pp. 179–205.
- H. Caswell, M. C. Trevisan, (1994), The sensitivity analysis of periodic matrix models, *Ecology* 75, 1299–1303.
- M. Lesnoff, P. Ezanno, H. Caswell, (2003), Sensitivity analysis in periodic matrix models : A postscript to Caswell and Trevisan, *Math. Comput. Model.* 37, 945–948.
- H. Caswell (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* 2nd ed, Sinauer Associates, Sunderland MA.
- J. S. Grear, C. E. Burns, (2007), Evaluating effects of low quality habitats on regional population growth in *Peromyscus leucopus* : Insights from field-parameterized spatial matrix models, *Landscape Ecol.* 22, 45–60.
- H. U. Wittmer, R. A. Powell, C. M. King, (2007), Understanding contributions of cohort effects to growth rates of fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 76, 946–956.
- J. A. Gervais, C. M. Hunter, R. G. Anthony, (2006), Interactive effects of prey and p, p'-DDE on burrowing owl population dynamics, *Ecol. Appl.* 16, 666–677.
- C. M. Hunter, H. Caswell, (2005), The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models, *Ecol. Model.* 188, 15–21.
- B. J. Ripley, H. Caswell, (2006), Recruitment variability and stochastic population growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, *Ecol. Model.* 193, 517–530.
- M. C. Vavrek, (1997), Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale* : season- and size-dependent survival, growth and reproduction, *J. Ecol.* 85, 277–287.
- S. K. Mertens, F. van den Bosch, J. A. P. Heesterbeek, (2002), Weed populations and crop rotations : Exploring Dynamics of a structured periodic system, *Ecol. Appl.* 12, 1125–1141.
- A. S. Davis, P. M. Dixon, M. Liebman, (2004), Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography, *Ecol. Appl.* 14, 655–668.
- C. Alfonso-Corrado, R. Clark-Tapia, A. Mendoza, (2007), Demography and management of two clonal oaks : *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central México, *For. Ecol. Manag.* 251, 129–141.
- J. A. Steets, T. M. Knight, T. -L. Ashman, (2007), The interactive effects of herbivory and mixed mating for the population dynamics of *Impatiens capensis*, *Amer. Natur.* 170, 113–127.
- S. Ramula, (2008), Responses to the timing of damage in an annual herb : Fitness components versus population performance, *Basic and Applied Ecology* 9, 233–242.
- R. S. Gourley, C. E. Lawrence, (1977), Stable population analysis in periodic environments, *Theor. Pop. Biol.* 11, 49–59.
- J. Brommer, H. Kokko, H. Pietiäinen, (2000), Reproductive effort and reproductive value in periodic environments, *Amer. Natur.* 155, 454–472.
- N. Bacaër, X. Abdurahman, (2008), Resonance of the epidemic threshold in a periodic environment, *J. Math. Biol.* 57, 649–673.

- R. A. Fisher (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford.
- L. Demetrius, (1974), Demographic parameters and natural selection, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71, 4645–4647.
- L. Arnold, V. M. Gundlach, L. Demetrius, (1994), Evolutionary formalism for products of positive random matrices. *Ann. Appl. Prob.* 4, 859–901.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, G. Ochs, (2004), Complexity and demographic stability in population models, *Theor. Pop. Biol.* 65, 211–225.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness and the intensity of natural selection : Studies in sensitivity analysis, *J. Theor. Biol.* 249, 641–653.
- L. Demetrius, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness, *Theor. Pop. Biol.* 72, 323–345.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, G. Ochs, (2009), Invasion exponents in biological networks. *Physica A* 388, 651–672.
- J. M. Cushing, Y. Zhou, (1994), The net reproductive value and stability in structured population models. *Natural Resource Modeling* 8, 1–37.
- J. M. Cushing (1998) *An Introduction to Structured Population Dynamics*. SIAM, Philadelphie.
- C.-K. Li, H. Schneider, H. , (2002), Applications of Perron–Frobenius theory to population dynamics. *J. Math. Biol.* 44, 450–462.
- N. Bacaër, S. Guernaoui, (2006), The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality. *J. Math. Biol.* 53, 421–436.
- N. Bacaër, (2007),
Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector–borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091.
- N. Bacaër, R. Ouifki, (2007),
Growth rate and basic reproduction number for population models with a simple periodic factor, *Math. Biosci.* 210, 647–658.
- W. Wang, X. Zhao, (2008), Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J. Dyn. Diff. Equat.* 20, 699–717.
- P. Michel, S. Mischler, B. Perthame, (2005), General relative entropy inequality : an illustration on growth models, *J. Math. Pures Appl.* 84, 1235–1260.
- A. Berman, R. J. Plemmons (1979) *Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences*, Academic Press, New York.
- E. Seneta (2006) *Non–negative Matrices and Markov Chains*, Springer, New York.
- S. Tuljapurkar (1990) *Population Dynamics in Variable Environments*, Springer, New York.
- T. Kato (1984) *Perturbation Theory for Linear Operators*, Springer, Berlin.
- H. R. Thieme, (1984), Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations. *J. Integ. Equ.* 7, 253–277.
- O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester.
- H. Ge, D. Q. Jiang, M. Qian, (2006), A simple discrete model of Brownian motors : time–periodic Markov chains. *J. Stat. Phys.* 123, 831–859.