

# Modelos matriciais periódicos de populações: taxa de crescimento, reprodutibilidade e entropia

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

Nicolas Bacaer

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

## Sumário

Este artigo considera três aspectos diferentes dos modelos de matriz periódica de populações. Primeiro, obtemos uma fórmula para a análise de sensibilidade da taxa de crescimento  $\lambda$ , que é mais simples que a encontrada por Caswell e Trevisan. Segundo, generalizamos a fórmula da reprodutibilidade  $\mathcal{R}_0$  em um ambiente constante no caso de um ambiente periódico. Também generalizamos as desigualdades entre  $\lambda$  e  $\mathcal{R}_0$  demonstrado por Cushing e Zhou. Terceiro, alguns comentários são feitos sobre a noção de entropia evolutiva  $H$ , introduzida por Demetrius, e sua ligação com a taxa de crescimento  $\lambda$  no caso periódico.

## 1. Introdução

Há cerca de um século, Lotka estudou um modelo demográfico em tempo contínuo, linear e estruturado por idade, no qual a população tende a crescer exponencialmente. A taxa de crescimento é  $\rho$ . Vários autores, incluindo Leslie, estudaram na década de 1940 um modelo de tempo discreto semelhante ao modelo de Lotka,

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

com uma matriz positiva e primitiva  $A$ . Se  $\lambda$  é o raio espectral de  $A$ , a população tende a crescer exponencialmente  $\lambda^t$ . Hamilton estudou na década de 1960 a sensibilidade de  $\rho$  a pequenas mudanças nas taxas de fertilidade e mortalidade em cada idade (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) e outros estudaram no modelo de tempo discreto a sensibilidade de  $\lambda$ :

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

onde  $\ell$  é um vetor próprio à esquerda,  $\ell A = \lambda \ell$  e  $r$  um vetor próprio à direita,  $A r = \lambda r$ , de  $A$  associado ao valor próprio  $\lambda$  e onde  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  denota o produto escalar usual de vetores reais.

Na década de 1960, Skellam (1967) começou a estudar modelos matriciais periódicos

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

com  $A(t+m) = A(t)$ . Essa generalização é necessária porque muitas espécies de animais e plantas apresentam taxas de fertilidade e mortalidade que são muito influenciadas pelas estações do ano. Exceto por um fator periódico, as populações ainda tendem a crescer exponencialmente, pois  $\Lambda = \lambda^m$  é o raio espectral da matriz

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

Nos anos 90, Caswell e Trevisan (1994) estudaram a sensibilidade de  $\Lambda$ . Eles demonstraram igualdade matricial

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

onde  $'$  denota a transposição de matrizes e onde  $v(t)$  é um vetor próprio à esquerda e  $w(t)$  um autovetor à direita de

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

associado ao valor próprio  $\Lambda$ . Lesnoff et al. (2003) demonstraram uma fórmula ligeiramente diferente:

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

A fórmula (2), encontrada na segunda edição do livro de Caswell (2001, p. 358), é particularmente usada por biólogos de campo. Tem sido usado para muitas populações: camundongos (Gear e Burns, 2007), estatuetas (Wittmer et al., 2007), corujas (Gervais et al., 2006), gaviões e gaivotas (Hunter e Caswell, 2005), amêijoas (Ripley e Caswell, 2006), dentes-de-leão (Vavrek, 1997), diversas gramíneas (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), carvalhos (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et

al., 2007), melampiros do prado (Ramula, 2008), etc. O primeiro objetivo do nosso artigo é apontar uma fórmula de sensibilidade mais simples para  $\lambda$  (e  $\Lambda = \lambda^m$ ). De fato, Gourley e Lawrence (1977) já notaram que  $\lambda$  é o raio espectral da matriz  $C$ , com

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

Sempre assumiremos que a matriz  $C$  é irredutível. Considere como em (Brommer et al., 2000) um vetor próprio à esquerda  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  e um vetor próprio à direita  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$  de  $C$  associado ao valor próprio  $\lambda$ . Estendemos a definição de  $\ell(t)$  e  $r(t)$  para que  $\ell(t+m) = \ell(t)$  e  $r(t+m) = r(t)$ . Mostramos na seção 2 que

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

Diferentemente de (2) e (4), a interpretação de (6) é uma simples generalização da que é geralmente dada em (1) (Caswell, 2001).  $A_{i,j}(t)$  é o número de “descendentes” do tipo  $i$  no tempo  $t+1$  gerado por um indivíduo do tipo  $j$  no tempo  $t$ . A sensibilidade de  $\lambda$  em relação a  $A_{i,j}(t)$  é proporcional à população estável do tipo  $j$  no tempo  $t$ ,  $r_j(t)$  e ao valor reprodutivo do tipo  $i$  no tempo  $t+1$ ,  $\ell_i(t+1)$ . Análogos de (6) para modelos periódicos em tempo contínuo estruturados por idade são encontrados nas equações (Bacaër e Abdurahman, 2008, equações (10) - (11)), mas também são obtidos indo ao limite com (6)

A taxa de crescimento não é o único parâmetro interessante. Em epidemiologia, muita atenção é dada à reprodutibilidade. Na biologia evolutiva, a entropia evolutiva, que difere da taxa de crescimento, mas está intimamente relacionada a ela, teria um papel importante (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius e Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Uma questão natural é adaptar esses dois parâmetros ao caso periódico. Esse é o assunto das seções 3 e 4. Nós apenas explicamos ou lembramos como eles são calculados. Nenhuma tentativa é feita para obter uma fórmula explícita para sua sensibilidade em relação aos parâmetros. Na prática, as análises de sensibilidade podem ser feitas digitalmente. Mas isso não é explicativo.

Na seção 3, apresentamos uma definição e uma fórmula prática para reprodutibilidade em modelos matriciais de populações com coeficientes periódicos da forma

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

onde  $F(t)$  modela a reprodução e  $T(t)$  descreve transições. Assumimos

- $F(t+m) = F(t), T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- o raio espectral da matriz quadrada  $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$  é estritamente menor que 1: a população é extinta se não houver reprodução.

Com essas hipóteses, mostramos que  $\mathcal{R}_0$  é o raio espectral da matriz

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

onde  $I$  denota a matriz de identidade de tamanho adequado. Se além disso a matriz  $C$  dada por (5) for irredutível, então

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

A fórmula (8) e as desigualdades (9) generalizam os resultados obtidos para um ambiente constante ( $m=1$ );  $\mathcal{R}_0$  é então o raio espectral de  $F(I-T)^{-1}$  (Cushing e Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li e Schneider, 2002). Este último resultado já é a generalização da fórmula de Leslie (em modelos matriciais estruturados por idade) para modelos matriciais estruturados em tipos. Para outros trabalhos sobre  $\mathcal{R}_0$  em modelos periódicos de tempo contínuo, ver (Bacaër e Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaer e Ouifki, 2007; Wang e Zhao, 2008).

Na seção 4, mencionamos brevemente algumas fórmulas relativas à entropia de evolução  $H$  no contexto de modelos de tempo discretos com um ambiente periódico, em particular a relação com a taxa de crescimento  $\lambda$ . Um estudo detalhado, incluindo ambientes aleatórios, é encontrado em (Arnold et al., 1994).

## 2. Análise de sensibilidade

### 2.1 A fórmula (6)

Vamos começar com algumas observações preliminares antes de demonstrar a fórmula (6).  $p(t)$  é um vetor com  $k_t$  componentes. Para todo o número inteiro  $t$ ,  $A(t)$  é uma matriz positiva com  $k_{t+1}$  linhas e  $k_t$  colunas. Além disso,  $k_{t+m} = k_t$  e  $A(t+m) = A(t)$ . O tamanho da matriz quadrada  $C$  dada por (5) é  $\kappa = k_0 + \dots + k_{m-1}$ . O raio espectral de  $C$  é  $\lambda$ . Assumimos que a matriz  $C$  é irredutível. Este é particularmente o caso se  $C$  não tiver zero linha ou coluna e se  $A^*(0)$  é irredutível (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.2.33). Do teorema de Perron e Frobenius (Seneta, 2006, Teorema 1.5), pode-se encontrar um vetor próprio no lado esquerdo  $L$  e um vetor próprio no lado direito  $R$  da matriz  $C$  associada ao valor próprio  $\lambda$ ,

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

e os dois vetores têm componentes estritamente positivos. Os vetores  $L$  e  $R$  são únicos, exceto por uma constante multiplicativa. Vamos escrever  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  e  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ , onde cada  $\ell(t)$  e  $r(t)$  é um vetor com  $k_t$  componentes. Além disso, vamos estender a definição de  $\ell(t)$  e de  $r(t)$  para todos os inteiros  $t$  para que  $\ell(t+m) = \ell(t)$  e  $r(t+m) = r(t)$ . Dessa forma, (10) pode ser reescrito para todos os  $t$  na forma

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

Um cálculo simples mostra que  $C^m$  é a matriz diagonal por blocos:

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

onde  $A^*(t)$  é dado por (3). Como  $\lambda$  é o raio espectral de  $C$ ,  $\lambda^m$  é o raio espectral de  $C^m$ . As matrizes  $A^*(t)$  para  $0 \leq t \leq m-1$  são permutações cíclicas uma da outra. Eles, portanto, têm o mesmo raio espectral que  $A^*(0)$ . Nós notamos isso na introdução. Então  $\Lambda$  também é o raio espectral da matriz no lado direito de (12) e  $\Lambda = \lambda^m$ . Com (10), temos

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

Usando (12),

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

Então  $\ell(t)$  também é um vetor próprio à esquerda e  $r(t)$  um autovetor à direita de  $A^*(t)$  associado ao autovalor  $\Lambda = \lambda^m$ . Usando (11), temos

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

Então, para tudo  $t \geq \tau$ ,

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

Em outras palavras, o valor reprodutivo total aumenta exponencialmente como nos modelos de tempo contínuo em um ambiente constante (Fisher, 1930) ou periódico (Bacaër e Abdurahman, 2008, apêndice A). Observe que a definição de valor reprodutivo usada por Tuljapurkar (2000, equação (3.1.8)) para modelos em um ambiente variável arbitrário não coincide com a nossa quando é especializada no caso periódico. De (11), também vemos que se  $\tau = 0$  e  $p(0) = r(0)$  então  $p(t) = \lambda^t r(t)$ . De (13), obtemos

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

Como a matriz  $C$  é considerada irredutível, o autovalor  $\lambda$  é um autovalor simples (Seneta, 2006, Teorema 1.5). Para  $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ , decorre da (equação de Caswell, 1978, (10)) ou da teoria clássica dos distúrbios (Kato, 1984) que

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

onde  $L_{\alpha}$  é o elemento na posição  $\alpha$  de  $L$ , e  $R_{\beta}$  é o elemento em posição  $\beta$  do vector  $R$ . Mas note que se  $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$  (módulo  $\kappa$ ) e  $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$  com  $0 \leq t \leq m-1$ ,  $1 \leq i \leq k_{t+1}$  e  $1 \leq j \leq k_t$  então  $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ,  $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ ,  $R_{\beta} = r_j(t)$  e

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

por causa de (14). Portanto, a fórmula de sensibilidade (6) resulta em última análise de (15). Porque  $\Lambda = \lambda^m$ , existe um vínculo óbvio entre a fórmula de sensibilidade para  $\lambda$  e a para  $\Lambda$

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

## 2.2 Limite contínuo de modelos estruturados por idade

Considere como em (Skellam, 1967) o caso particular em que cada matriz  $A(t)$  é uma "matriz Leslie" de tamanho fixo  $k$

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

Com (6), temos

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

Estas são as generalizações para o caso periódico das fórmulas dadas, por exemplo, em (Goodman, 1971). Vamos agora considerar o limite contínuo desse modelo, com um intervalo de tempo  $\delta \rightarrow 0$  com  $k \rightarrow +\infty$  e  $m \rightarrow +\infty$  mas com  $m\delta = \theta$  constante. A função discreta  $f_i(t)$  abordará, com um pequeno abuso na notação, uma função contínua  $f(t, x)$  com  $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ . Da mesma forma, podemos introduzir uma taxa de mortalidade contínua  $\mu(t, x)$  e autofunções contínuas  $\ell(t, x)$  e  $r(t, x)$  associado ao limite contínuo do modelo de Leslie, a saber, as equações de McKendrick e von Foerster; ver (Michel et al., 2005, equações (5.5) - (5.6)) e (Bacaër e Abdurahman, 2008, equações (5) e (7)). Por um pequeno distúrbio  $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ , a taxa de crescimento por período  $\Lambda$  é tal que  $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$  se  $\varepsilon \rightarrow 0$ , com de (16), (17) e (18),

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

No limite  $m \rightarrow +\infty$ , nós obtemos

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

A relação entre a taxa de crescimento por período  $\Lambda$  e a taxa de crescimento instantâneo  $\rho$  é  $\Lambda = e^{\rho\theta}$ . Então  $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$  com  $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ . Com (19), obtemos uma fórmula para  $\rho^{(1)}$  que é idêntico a (Bacaër e Abdurahman, 2008, equações (8) e (11)), como seria de esperar. Um cruzamento de fronteira semelhante em (18) pode ser aplicado à sensibilidade em relação a  $s_\alpha(t)$ . Obtemos as fórmulas (8) e (10) de Bacaër e Abdurahman (2008), que correspondem a pequenas variações na taxa de mortalidade no modelo de tempo contínuo.

## 3. Reprodutibilidade

### 3.1 Definição no caso periódico

Para as equações de renovação

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

com um núcleo positivo da matriz  $K(t, x)$  com  $K(t+m, x) = K(t, x)$  para um número inteiro  $m$ , definimos a reprodutibilidade  $\mathcal{R}_0$  como o raio espectral do operador linear

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

no espaço de funções discretas periódicas do período  $m$ . Condições no núcleo  $K$  e em  $\nu$ , semelhantes às de (Thieme, 1984) para equações periódicas de renovação contínuas no tempo, podem garantir que  $\mathcal{R}_0 = 1$  é de fato o limiar para o comportamento assintótico da segunda equação de renovação em (20). Observe que uma definição de  $\mathcal{R}_0$  semelhante a (21) é apresentado em (Bacaër e Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaër e Ouifki, 2007) para modelos de tempo contínuo. Em um ambiente constante, temos  $K(t, x) = K(x)$ . A definição baseada em (21) implica facilmente que  $\mathcal{R}_0$  é o raio espectral da matriz de próxima geração  $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ , que é a definição usual de  $\mathcal{R}_0$  em um ambiente constante (Diekmann e Heesterbeek, 2000). No §3.3, mostraremos que  $\mathcal{R}_0 = 1$  serve bem como um limiar no caso particular do §3.2.

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

Pegue o modelo (7). O vetor de nascimentos no momento  $t$  é

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

Então

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

Então

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

Repetindo esse processo, obtemos  $n(t)$  uma equação de renovação (20) com um núcleo

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

por tudo  $x \geq 1$ . Para  $x = 1$  nós temos  $K(t, 1) = F(t)$ : um produto "vazio" de matrizes é igual à matriz de identidade.

Agora que o núcleo  $K(t, x)$  foi identificado,  $\mathcal{R}_0$  é o raio espectral de (21). Nosso objetivo é mostrar que também é o raio espectral de uma determinada matriz, a saber (8). Observe que, do ponto de vista prático, é fácil solicitar a um software matemático que calcule o raio espectral de (8). Vamos voltar para a prova. Para  $0 \leq t \leq m-1$ , vamos definir

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

Observe que o raio espectral de  $T^*(t)$  é o mesmo da permutação circular  $T^*(0)$ , que é estritamente menor que 1 por suposição. Então  $I - T^*(t)$  é invertível e  $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ . Se  $0 \leq t \leq m-1$ , se  $u(t)$  é uma função periódica, uma simples mudança de índices e (22) fornece

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

onde

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

se  $0 \leq s \leq t-1$  e

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

se  $t \leq s \leq m-1$ . Mas  $\mathcal{R}_0$  é o raio espectral do operador linear (21) no espaço de funções  $m$ -periódico  $u(t)$  com valores em  $\mathbb{R}^{k_t}$  no momento  $t$ . Este espaço se identifica com todos os vetores  $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ . Então (23) mostra que  $\mathcal{R}_0$  é também o raio espectral da matriz  $\mathcal{F}\Theta$  onde

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- $\Theta$  é uma matriz  $m \times m$  sub-matrizes, com  $\Theta_{t,s}$  ( $0 \leq t, s \leq m-1$ ) na "linha"  $t+1$  e "coluna"  $s+1$ .

Se  $\mathcal{N}^{-1}$  é a matriz no lado direito de (8), podemos verificar facilmente que  $\Theta$  multiplicado por  $\mathcal{N}$  dá a matriz de identidade. Então  $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$  e  $\mathcal{R}_0$  é o raio espectral da matriz  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ .

### 3.3 Desigualdades entre $\mathcal{R}_0$ e $\lambda$

A prova é uma generalização para o caso periódico daquele de (Li e Schneider, 2002) e baseia-se em propriedades de matrizes positivas, não necessariamente irredutíveis, que estão resumidas em (Berman e Plemmons, 1979, p. 26-30). Vamos apresentar a notação  $\sigma(\cdot)$  para o raio espectral de uma matriz e a notação

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

para a matriz (5). Porque

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

e porque  $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$  é uma matriz positiva, existe de acordo com (Berman e Plemmons, 1979, teorema 2.1.1) um vetor positivo e diferente de zero  $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$  com

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

Então  $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0 \mathcal{N}\Phi$ , isto é,

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

para  $0 \leq t \leq m-1$  onde colocamos  $\phi(m) = \phi(0)$ . Agora assuma que  $\mathcal{R}_0 > 0$ . Então

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

Mas  $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  é irreduzível por hipótese. Como a irreduzibilidade de uma matriz depende apenas da nulidade dos insumos (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.2.7), a matriz  $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  também é irreduzível. A equação (24) mostra que  $\Phi$  é um vetor próprio positivo dessa última matriz associada ao valor próprio 1. Portanto, os componentes de  $\Phi$  são realmente estritamente positivos (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.1.4). Resulta de (Berman e Plemmons, 1979, corolário 2.1.12) que

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

Suponha primeiro que  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ . Para duas matrizes positivas  $M_1$  e  $M_2$ ,  $M_1 \leq M_2$  implica  $\sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$  (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.1.5). Então

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

Então  $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ . A mesma prova funciona para o caso em que  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  mas com tudo  $\leq$  substituído por  $\geq$ , o que dá  $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ .

### 3.4 Uma interpretação

O tamanho da sub-matriz  $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$  é  $k_{t+1} \times k_{s+1}$ . Com a definição de  $\Theta_{t,s}$ , podemos verificar se a entrada na linha  $i$  e coluna  $j$  de  $F(t)\Theta_{t,s}$  é o número esperado de descendentes carregados no compartimento  $de$   $i$  entre o tempo  $t$  e  $t+1$  (modulo  $m$ ) de uma pessoa que nasce no compartimento  $j$  entre o tempo de  $s$  e  $s+1$  (modulo  $m$ ). Então  $\mathcal{FN}^{-1}$  é um tipo de matriz de próxima geração (Diekmann e Heesterbeek, 2000), sendo a população estruturada por estação de nascimento como em (Gourley e Lawrence, 1977) ou (Caswell, 2001, §13.3.1).

## 4. Algumas observações sobre entropia

Assumimos

- $p(t+1) = A(t)p(t)$  com a condição inicial  $p(\tau)$
- $A(t)$  é uma matriz positiva e periódica do período  $m$
- a matriz  $C$  dada por (5) é irreduzível
- a matriz  $A^*(\tau)$  definido por (3) é primitivo.

Com  $\lambda$ ,  $\ell(t)$  e  $r(t)$  definido como acima,

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

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

Observe que (13) e (14) implicam que  $\pi(t)$  e  $\omega(t)$  definidos por (25) são vetores de probabilidade, com  $\omega(t+m) = \omega(t)$ . A equação  $p(t+1) = A(t)p(t)$  é equivalente a  $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ . A primeira equação em (11) é equivalente a

- $P(t)$  é uma matriz estocástica por linhas
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ .

A segunda equação em (11) é equivalente a

- $Q(t)$  é uma matriz estocástica por linhas
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ .

Observe também que

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

Então  $P(t)$  define uma cadeia Markov progressiva e não homogênea com uma distribuição estacionária periódica no tempo  $\omega(t)$  enquanto  $Q(t)$  define uma cadeia de Markov retrógrada.

A taxa de entropia, ou "entropia evolutiva", dessas cadeias periódicas de Markov no tempo é

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

Se  $m = 1$ , as equações (25), (26) e (27) coincidem com as fórmulas de (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). De fato, o caso não homogêneo do tempo, incluindo o caso de ambientes aleatórios, já foi bem estudado (Arnold et al., 1994). Para cadeias periódicas de Markov, veja também (Ge et al., 2006).

Como em um ambiente constante, podemos verificar que a entropia está ligada à taxa de crescimento  $\lambda$  pela equação  $\log \lambda = H + \Phi$  se o "potencial reprodutivo"  $\Phi$  é definido 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 fato, a estocástica pelas linhas de  $P(t)$  e a equação  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$  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 em um ambiente constante,  $\Phi$  geralmente é diferente de zero. Portanto, maximizar  $H$  é diferente de maximizar  $\rho = \log \lambda$ . Mas, diferentemente dos ambientes constantes, não existem fórmulas simples para vetores próprios  $\ell(t)$  e  $r(t)$  mesmo se assumirmos que  $A(t)$  é uma matriz de Leslie. Como resultado, parece difícil obter fórmulas explícitas simples para a sensibilidade de  $H$  às entradas  $A_{i,j}(t)$ . Somente métodos numéricos podem ser usados.

Seria interessante mostrar para versões periódicas dos modelos considerados por (Demetrius et al., 2007; Demetrius e Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009) que  $H$  ainda é uma boa medida do valor adaptativo darwiniano. Este poderia ser o assunto de trabalhos futuros.

## 5. Conclusão

Este artigo propõe duas novas fórmulas: uma para a sensibilidade da taxa de crescimento em um ambiente periódico mais simples que a de Caswell e Trevisan; o outro para reprodutibilidade em um ambiente periódico. Além disso, generalizamos para as desigualdades periódicas de casos entre  $\lambda$  e  $\mathcal{R}_0$  demonstrado por Cushing e Zhou em um ambiente constante. Também generalizamos para o caso periódico uma equação que relaciona a taxa de crescimento e a entropia da evolução.

Em nossa opinião, a fórmula para  $\mathcal{R}_0$  em um ambiente periódico é mais provável que seja útil a curto prazo. O parâmetro  $\mathcal{R}_0$  de fato se tornou muito popular entre os epidemiologistas. Até mesmo uma conferência foi organizada sobre esse assunto (Paris, 29-31 de outubro de 2008). Além disso, há um interesse crescente pelas mudanças climáticas, uma das possíveis conseqüências sendo o surgimento ou ressurgimento de doenças transmitidas por vetores, como malária, dengue, febre do Nilo Ocidental ou chikungunya, em regiões onde essas doenças se foram. Todas essas doenças exibem fortes flutuações sazonais devido à população de vetores.  $\mathcal{R}_0$  está intimamente ligada à porcentagem de vetores que precisam ser mortos ou à porcentagem de pessoas que precisam ser vacinadas para evitar surtos. O método usual de calcular  $\mathcal{R}_0$  "Localmente" para cada mês do ano usando as densidades mensais do vetor não tem base em termos de limiar de epidemia, assim que a escala de tempo de uma epidemia exceder alguns meses. Nossa fórmula para  $\mathcal{R}_0$  fornece o limite correto. Também podemos usar esta fórmula para estudar a sensibilidade a uma pequena mudança climática, principalmente se a mudança não for uniforme no ano, com, por exemplo, temperaturas mais altas no verão, mas temperaturas mais baixas no inverno. Certos parâmetros do modelo, como taxas de fertilidade e mortalidade e períodos de incubação, podem estar diretamente relacionados à temperatura.

## Agradecimentos

As seções 3 e 4 foram adicionadas na sequência dos comentários dos relatores. JAJ Metz e O. Diekmann sugeriram a interpretação do §3.4.

## Referências

- 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. Gear, 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, Philadelphia.
- 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.