

Периодические матричные модели популяций: скорость роста, воспроизводимость и энтропия

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

Nicolas Bacaër

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

резюме

В данной статье рассматриваются три различных аспекта периодических матричных моделей популяций. Во-первых, мы получаем формулу для анализа чувствительности скорости роста λ , которая проще, чем найденная Касвеллом и Тревисаном. Во-вторых, мы обобщаем формулу воспроизводимости \mathcal{R}_0 в постоянной среде в случае периодической среды. Мы также обобщаем неравенства между λ и \mathcal{R}_0 продемонстрировано Кушингом и Чжоу. В-третьих, некоторые комментарии сделаны к введенному Деметрием понятию эволюционной энтропии H и ее связи со скоростью роста λ в периодическом случае.

1. Введение

Около века назад Лотка изучал демографическую модель в непрерывном времени, линейном и структурированном по возрасту, в котором население имеет тенденцию к экспоненциальному росту. Скорость роста ρ . Несколько авторов, в том числе Лесли, в 1940-х годах изучали модель с дискретным временем, аналогичную модели Лотки,

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

с положительной и примитивной матрицей A . Если λ - спектральный радиус A , популяция имеет тенденцию к экспоненциальному росту λ^t . Гамильтон в 1960-х годах изучал чувствительность ρ к небольшим изменениям коэффициентов рождаемости и смертности в каждом возрасте (Hamilton, 1966). Деметрий (1969), Гудман (1971), Касвелл (1978) и другие исследовали в модели с дискретным временем чувствительность λ :

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

где ℓ Собственный вектор слева, $\ell A = \lambda \ell$ и r собственный вектор справа, $A r = \lambda r$ A связано с собственным значением λ , и где $\langle \cdot, \cdot \rangle$ обозначает обычное скалярное произведение вещественных векторов.

В 1960-е годы Скеллам (1967) начал изучать периодические матричные модели.

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

с $A(t+m) = A(t)$, Это обобщение необходимо, потому что многие виды животных и растений имеют коэффициенты рождаемости и смертности, которые сильно зависят от времени года. За исключением периодического фактора, население все еще имеет тенденцию к экспоненциальному росту, так как λ^t , $\Lambda = \lambda^m$ спектральный радиус матрицы

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

В 1990-х годах Caswell и Trevisan (1994) изучали чувствительность Λ . Они продемонстрировали матричное равенство

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

где $'$ обозначает транспонирование матриц и где $v(t)$ Собственный вектор слева и $w(t)$ Собственный вектор справа от

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

связано с собственным значением Λ . Lesnoff et al. (2003) продемонстрировали немного другую формулу:

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

Формула (2), найденная во втором издании книги Касвелла (2001, с. 358), особенно используется полевыми биологами. Он использовался для многих популяций: мышей (Grear and Burns, 2007), горностаев (Wittmer et al., 2007), сов (Gervais et al., 2006), ястребов и чаек (Hunter and Caswell), 2005), моллюски (Ripley and Caswell, 2006), одуванчики (Vavrek, 1997), различные травы (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), дубы (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), луговые мелапиры (Ramula, 2008) и др. Первая цель нашей статьи - указать на более простую формулу чувствительности для λ (и $\Lambda = \lambda^m$). Действительно, Гурли и Лоуренс (1977) уже заметили, что λ - спектральный радиус матрицы C , причем

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

Мы всегда будем предполагать, что матрица C неприводима. Рассмотрим, как в (Броммер и др., 2000) собственный вектор слева $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ и собственный вектор справа $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ из C связано с собственным значением λ . Мы расширим определение $\ell(t)$ и $r(t)$ так что $\ell(t+m) = \ell(t)$ и $r(t+m) = r(t)$, Мы показываем в разделе 2, что

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

В отличие от (2) и (4), интерпретация (6) является простым обобщением того, что обычно дается для (1) (Caswell, 2001). $A_{i,j}(t)$ число «потомков» типа i в момент времени $t+1$, созданное индивидуумом типа j в момент времени t . Чувствительность λ по отношению к $A_{i,j}(t)$ пропорционально стабильной

популяции типа j в момент времени $t, r_j(t)$ и репродуктивной ценности типа i в момент времени $t + 1, \ell_i(t + 1)$, Аналоги (6) для периодических моделей в непрерывном времени, структурированном по возрасту, найдены в (Vasaçr and Abdurahman, 2008, уравнения (10) - (11)), но они также получены путем перехода к пределу с (6).

Темпы роста - не единственный интересный параметр. В эпидемиологии большое внимание уделяется воспроизводимости. В эволюционной биологии эволюционная энтропия, которая отличается от скорости роста, но тесно связана с ней, будет играть важную роль (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Естественным вопросом является адаптация этих двух параметров к периодическому случаю. Это тема разделов 3 и 4. Мы только объясняем или вспоминаем, как они рассчитываются. Не делается попытка получить явную формулу их чувствительности по отношению к параметрам. На практике анализ чувствительности может быть выполнен в цифровом виде. Но это вряд ли объясняет.

В разделе 3 мы даем определение и практическую формулу воспроизводимости в матричных моделях популяций с периодическими коэффициентами вида

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

где $F(t)$ моделирует воспроизведение и $T(t)$ описывает переходы. Мы предполагаем

- $F(t + m) = F(t), T(t + m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- спектральный радиус квадратной матрицы $T(m - 1)T(m - 2) \cdots T(0)$ строго меньше 1: население вымерло, если нет воспроизводства.

С этими гипотезами мы показываем, что \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы

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

где I обозначает единичную матрицу подходящего размера. Кроме того, если матрица C , заданная формулой (5), неприводима, то

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

Формула (8) и неравенства (9) обобщают результаты, полученные для постоянной среды ($m = 1$); \mathcal{R}_0 то спектральный радиус $F(I - T)^{-1}$ (Cushing and Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li and Schneider, 2002). Этот последний результат уже является обобщением формулы Лесли (в матричных моделях, структурированных по возрасту) на матричные модели, структурированные по типам. Для другой работы на \mathcal{R}_0 в периодических моделях с непрерывным временем см. (Vasaçr and Guernaoui, 2006; Vasaçr, 2007; Vasaçr and Ouifki, 2007; Wang and Zhao, 2008).

В разделе 4 мы кратко упомянем некоторые формулы, касающиеся эволюционной энтропии H в контексте моделей с дискретным временем и периодической средой, в частности, связь со скоростью роста λ . Подробное исследование, включающее случайные среды, найдено в (Arnold et al., 1994).

2. Анализ чувствительности

2.1 Формула (6)

Давайте начнем с нескольких предварительных замечаний, прежде чем демонстрировать формулу (6). $p(t)$ вектор с k_t компоненты. Для всего целого числа m , $A(t)$ является положительной матрицей с k_{t+1} линии и k_t колонны. Кроме того, $k_{t+m} = k_t$ и $A(t + m) = A(t)$. Размер квадратной матрицы C (5) равен $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$. Спектральный радиус C равен λ . Предположим, что матрица C неприводима. Это особенно верно, если C не имеет нулевой строки или столбца и если $A^*(0)$ неприводимо (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.2.33). Из Перрона и теоремы Фробениуса (Сенеты, 2006, теорема 1.5), что мы можем найти правильный вектор влево L и правый собственный вектор R матрица C , связанный с собственным значением λ ,

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

и оба вектора имеют свои строго положительные компоненты. Векторы L и R являются уникальными, за исключением мультипликативной константы. Давайте напомним $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ и $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ где каждый $\ell(t)$ и $r(t)$ вектор с k_t компоненты. Кроме того, давайте расширим определение $\ell(t)$ и из $r(t)$ для всех целых m , так что $\ell(t + m) = \ell(t)$ и $r(t + m) = r(t)$. Таким образом, (10) можно переписать для всех t в виде

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

Простой расчет показывает, что C^m это диагональная матрица по блокам:

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

где $A^*(t)$ дается формулой (3). Поскольку λ является спектральным радиусом C , λ^m спектральный радиус C^m . Матрицы $A^*(t)$ для $0 \leq t \leq m-1$ являются циклическими перестановками друг друга. Поэтому они имеют тот же спектральный радиус, что и $A^*(0)$. Мы отметили это во введении. Таким образом, Λ также является спектральным радиусом матрицы в правой части (12) и $\Lambda = \lambda^m$. С помощью (10) имеем

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

Используя (12),

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

поэтому $\ell(t)$ также собственный вектор слева и $r(t)$ Собственный вектор справа от $A^*(t)$ связано с собственным значением $\Lambda = \lambda^m$. Используя (11), мы имеем

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

Так что за все $t \geq \tau$,

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

Другими словами, общая репродуктивная ценность возрастает экспоненциально, как в моделях с непрерывным временем в постоянной (Fisher, 1930) или периодической (Vasaer and Abdurahman, 2008, приложение А) среде. Обратите внимание, что определение репродуктивной ценности, используемое Tuljapurkar (2000, уравнение (3.1.8)) для моделей в произвольной переменной среде, не совпадает с нашим, когда оно специализируется на периодическом случае. Из (11) мы также видим, что если $\tau = 0$ и $p(0) = r(0)$ тогда $p(t) = \lambda^t r(t)$, Из (13) получаем

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

Поскольку матрица C предполагается неприводимой, собственное значение λ является простым собственным значением (Seneta, 2006, теорема 1.5). для $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ из (Caswell, 1978, уравнение (10)) или из классической теории возмущений следует (Kato, 1984), что

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

где L_{α} является элементом в положении α L , и R_{β} является элементом в положении β вектора R . Но учтите, что если $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ (по модулю κ) и $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ $0 \leq t \leq m-1$, $1 \leq i \leq k_{t+1}$ и $1 \leq j \leq k_t$ тогда $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$, $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$, $R_{\beta} = r_j(t)$ и

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

из-за (14). Таким образом, формула чувствительности (6) в конечном итоге получается из (15). потому что $\Lambda = \lambda^m$, существует очевидная связь между формулой чувствительности для λ и формулой для 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 Непрерывный предел возрастных моделей

Рассмотрим, как в (Skellam, 1967), особый случай, когда каждая матрица $A(t)$ является «матрицей Лесли» фиксированного размера k

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

С помощью (6) имеем

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

Это обобщения для периодического случая формул, приведенных, например, в (Goodman, 1971). Давайте теперь рассмотрим непрерывный предел этой модели с шагом по времени $\delta \rightarrow 0$ с $k \rightarrow +\infty$ и $m \rightarrow +\infty$ но с $m\delta = \theta$ постоянная. Дискретная функция $f_i(t)$ подойдет, с небольшим злоупотреблением в обозначениях, непрерывной функции $f(t, x)$ с $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$. Точно так же мы можем ввести непрерывный уровень смертности $\mu(t, x)$ и непрерывные собственные функции $\ell(t, x)$ и $r(t, x)$ связан с непрерывным пределом модели Лесли, а именно с уравнениями Маккендрика и фон Ферстера; см. (Мишель и др., 2005, уравнения (5.5) - (5.6)) и (Бакаер и Абдурахман, 2008, уравнения (5) и (7)). За небольшое беспокойство $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ скорость роста за период Λ такова, что $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ если $\varepsilon \rightarrow 0$, из (16), (17) и (18),

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

На пределе $m \rightarrow +\infty$ мы получаем

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

Связь между темпами роста по периодам Λ и мгновенный темп роста ρ является $\Lambda = e^{\rho \theta}$, поэтому $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ с $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$, С помощью (19) получаем формулу для $\rho^{(1)}$ что идентично (Vasaer and Abdurahman, 2008, уравнения (8) и (11)), как и следовало ожидать. Аналогичное пересечение границ в (18) может быть применено к чувствительности по отношению к $s_{\alpha}(t)$, Мы получаем формулы (8) и (10) от Vasaer and Abdurahman (2008), которые соответствуют небольшим вариациям уровня смертности в модели с непрерывным временем.

3. Воспроизводимость

3.1 Определение в периодическом случае

Для уравнений восстановления

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

с положительным матричным ядром $K(t, x)$ с $K(t+m, x) = K(t, x)$ для целого числа m определим воспроизводимость \mathcal{R}_0 как спектральный радиус линейного оператора

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

на пространстве периодических дискретных функций периода m . Условия на ядре K и на ν , аналогичные условиям (Тим, 1984) для уравнений периодического восстановления, непрерывных во времени, могут гарантировать, что $\mathcal{R}_0 = 1$ действительно является порогом асимптотического поведения второго уравнения восстановления в (20). Обратите внимание, что определение \mathcal{R}_0 аналогично (21) приведено в (Vasaer and Guernaoui, 2006; Vasaer, 2007; Vasaer and Ouifki, 2007) для моделей с непрерывным временем. В постоянной среде мы имеем $K(t, x) = K(x)$, Определение, основанное на

(21), легко подразумевает, что \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы следующего поколения $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$, которое является обычным определением \mathcal{R}_0 в постоянном окружении (Diekmann и Heesterbeek, 2000). В §3.3 мы покажем, что $\mathcal{R}_0 = 1$ служит хорошим порогом в частном случае §3.2.

3.2 Расчет \mathcal{R}_0 если $A(t) = F(t) + T(t)$

Возьмите модель (7). Вектор рождения в момент времени t является

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

то

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

поэтому

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

Повторяя этот процесс, мы получаем для $n(t)$ уравнение восстановления (20) с ядром

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

для всего $x \geq 1$, для $x = 1$ у нас есть $K(t, 1) = F(t)$: «пустое» произведение матриц равно единичной матрице.

Теперь, когда ядро $K(t, x)$ был идентифицирован, \mathcal{R}_0 спектральный радиус (21). Наша цель - показать, что это также спектральный радиус определенной матрицы, а именно (8). Обратите внимание, что с практической точки зрения легко попросить математическое программное обеспечение рассчитать спектральный радиус (8). Давайте обратимся к доказательству. для $0 \leq t \leq m-1$ давайте определимся

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

Обратите внимание, что спектральный радиус $T^*(t)$ такой же, как у его круговой перестановки $T^*(0)$ что строго меньше 1 по предположению. поэтому $I - T^*(t)$ является обратимым и $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$, если $0 \leq t \leq m-1$ если $u(t)$ периодическая функция, простая смена индексов и (22) дают

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

где

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

если $0 \leq s \leq t-1$ и

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

если $t \leq s \leq m-1$, но \mathcal{R}_0 спектральный радиус линейного оператора (21) в пространстве функций m -Periodicals $u(t)$ со значениями в \mathbb{R}^k в то время t . Это пространство идентифицируется со всеми векторами $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \dots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$, Итак (23) показывает, что \mathcal{R}_0 также спектральный радиус матрицы \mathcal{F} где

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ это массив $m \times m$ субматриц, с $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) в "линии" $t+1$ и "колонна" $s+1$,

если \mathcal{N}^{-1} является матрицей в правой части (8), мы можем легко проверить, что Θ умножается на \mathcal{N} дает тождественную матрицу. поэтому $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ и \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$,

3.3 Неравенство между \mathcal{R}_0 и λ

Доказательство является обобщением на периодический случай случая (Ли и Шнайдер, 2002) и основано на свойствах положительных матриц, не обязательно неприводимых, которые обобщены в (Berman and Plemmons, 1979, p. 26-30). Давайте введем обозначение $\sigma(\cdot)$ для спектрального радиуса матрицы и обозначений

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

для матрицы (5). потому что

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

и потому что $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ является положительной матрицей, согласно (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.1) существует положительный и ненулевой вектор $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$ с

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

поэтому $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ то есть

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

для $0 \leq t \leq m-1$ куда мы положили $\phi(m) = \phi(0)$, Предположим теперь, что $\mathcal{R}_0 > 0$, то

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

но $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ неприводим по гипотезе. Поскольку неприводимость матрицы зависит только от недействительности входов (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.2.7), матрица $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ также неснижаемо. Уравнение (24) показывает, что Φ является положительным собственным вектором этой последней матрицы, связанной с собственным значением 1. Таким образом, компоненты Φ на самом деле строго положительны (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.4). Из (Berman and Plemmons, 1979, следствие 2.1.12) следует, что

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

Предположим сначала, что $\mathcal{R}_0 \geq 1$. Для двух положительных матриц M_1 и M_2 , $M_1 \leq M_2$ подразумевает $\sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.5). поэтому

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

поэтому $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$. То же самое доказательство работает для случая, когда $\mathcal{R}_0 \leq 1$ но со всеми \leq заменено на \geq , который дает $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$.

3.4 Интерпретация

Размер подматрицы $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ является $k_{t+1} \times k_{s+1}$. С определением $\Theta_{t,s}$ Мы можем убедиться в том, что запись в строке j и столбца i из $F(t)\Theta_{t,s}$ является ожиданием количества потомков, рожденных в отсеке i между моментами t и $t+1$ (по модулю m) индивидуума, рожденного в отсеке j между моментами s и $s+1$ (по модулю m). поэтому \mathcal{FN}^{-1} является своего рода матрицей следующего поколения (Diekmann and Heesterbeek, 2000), население которой структурировано по сезону рождения, как в (Gourley and Lawrence, 1977) или (Caswell, 2001, §13.3.1).

4. Несколько замечаний по энтропии

Мы предполагаем

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ с начальным условием $p(\tau)$
- $A(t)$ является положительной и периодической матрицей периода m
- матрица C , заданная формулой (5), неприводима
- матрица $A^*(\tau)$ определяется по (3) примитивно.

с λ , $\ell(t)$ и $r(t)$ как указано выше,

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

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

Обратите внимание, что (13) и (14) подразумевают, что $\pi(t)$ и $\omega(t)$ (25) - векторы вероятности, причем $\omega(t+m) = \omega(t)$, Уравнение $p(t+1) = A(t)p(t)$ эквивалентно $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$, Первое уравнение в (11) эквивалентно

- $P(t)$ стохастическая матрица по линиям
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$,

Второе уравнение в (11) эквивалентно

- $Q(t)$ стохастическая матрица по линиям
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$,

Также обратите внимание, что

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

поэтому $P(t)$ определяет прогрессивно-неоднородную цепь Маркова с периодическим стационарным распределением по времени $\omega(t)$ в то время как $Q(t)$ определяет ретроградную цепь Маркова.

Скорость энтропии, или «эволюционной энтропии», этих периодических цепей Маркова во времени

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

если $m=1$ уравнения (25), (26) и (27) совпадают с формулами (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). Фактически, неоднородный по времени случай, включая случай случайных сред, уже хорошо изучен (Arnold et al., 1994). Для периодических цепей Маркова см. Также (Ge et al., 2006).

Как и в постоянной среде, мы можем проверить, что энтропия связана со скоростью роста λ с помощью уравнения $\log \lambda = H + \Phi$ если «репродуктивный потенциал» Φ определяется

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

Действительно, стохастичность по линиям $P(t)$ и уравнение $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ подразумевают, что

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

Как в постоянной среде, Φ как правило, отличается от нуля. Таким образом, максимизация H отличается от максимизации $\rho = \log \lambda$. Но, в отличие от постоянных сред, не существует простых формул для собственных векторов $\ell(t)$ и $r(t)$ даже если мы предположим, что $A(t)$ это матрица Лесли. В результате, кажется, трудно получить простые явные формулы для чувствительности H к входам $A_{i,j}(t)$. Могут быть использованы только численные методы.

Было бы интересно показать для периодических версий моделей, рассматриваемых (Demetrius et al., 2007; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009), что H все еще является хорошим показателем адаптивного значения Дарвина. Это может быть предметом будущей работы.

5. Заключение

В этой статье предлагаются две новые формулы: одна для чувствительности скорости роста в периодической среде, которая проще, чем у Caswell и Trevisan; другой для воспроизводимости в периодической среде. Кроме того, мы обобщаем на периодические неравенства между λ и \mathcal{R}_0 продемонстрировано Кушингом и Чжоу в постоянной среде. Мы также обобщаем на периодический случай уравнение, связывающее скорость роста и энтропию эволюции.

По нашему мнению, формула для \mathcal{R}_0 в периодической среде, скорее всего, будет полезным в краткосрочной перспективе. Параметр \mathcal{R}_0 действительно стал очень популярным среди эпидемиологов. Конференция была даже организована исключительно на эту тему (Париж, 29-31 октября 2008 г.). Кроме того, растет интерес к изменению климата, одним из возможных последствий которого является появление или возобновление трансмиссивных болезней, таких как малярия, лихорадка денге, лихорадка Западного Нила или чикунгунья, в регионах, где эти болезни исчезли. Все эти болезни демонстрируют сильные сезонные колебания из-за популяции переносчиков. \mathcal{R}_0 тесно связана с процентом переносчиков, которые необходимо убить, или процентом людей, которым необходимо сделать прививку для предотвращения вспышек. Обычный метод расчета \mathcal{R}_0 «Локально» для каждого месяца года с использованием месячной плотности векторов не имеет оснований с точки зрения эпидемического порога, как только временной масштаб эпидемии превышает несколько месяцев. Наша формула для \mathcal{R}_0 дает правильный порог. Мы также можем использовать эту формулу для изучения чувствительности к небольшому изменению климата, в частности, если изменение не является равномерным в течение года, например, с более высокими летними температурами, но более низкими зимними температурами. Некоторые параметры модели, такие как коэффициенты рождаемости и смертности и инкубационные периоды, могут быть напрямую связаны с температурой.

спасибо

Разделы 3 и 4 были добавлены после комментариев докладчиков. JAJ Metz и O. Diekmann предложили интерпретацию §3.4.

ссылки

- 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' -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-Corral, 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.