

نماذج المصفوفة الدورية للسكان: معدل النمو ، التكاثر والانتروبيا

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement ، بوندي ، فرنسا
nicolas.bacaer@ird.fr

ملخص

تتناول هذه المقالة ثلاثة جوانب مختلفة لنماذج المصفوفة الدورية للسكان. أولاً ، نحصل على صيغة لتحليل الحساسية لمعدل النمو λ وهي أبسط من تلك التي وجدها Caswell و Trevisan. ثانياً ، نقوم بتعميم صيغة التكرار R_0 في بيئة ثابتة في حالة البيئة الدورية. نعمم أيضاً عدم المساواة بين λ و R_0 أثبت كوشينغ وتشو. ثالثاً ، يتم تقديم بعض التعليقات حول فكرة الكون التطوري H ، الذي قدمه ديميتريوس ، وارتباطه بمعدل النمو λ في الحالة الدورية.

1 المقدمة

قبل حوالي قرن من الزمان ، درس لوتكا نموذجاً ديموغرافياً في الوقت المستمر ، خطياً ومنظماً حسب العمر ، حيث يميل السكان إلى النمو بشكل كبير. معدل النمو p . درس العديد من المؤلفين ، بما في ذلك ليزلي ، في الأربعينيات نموذجاً زمنياً منفصلاً يشبه نموذج لوتكا ،

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

مع مصفوفة إيجابية وبدائية. إذا كانت λ نصف القطر الطيفي لـ A ، يميل السكان إلى النمو بشكل كبير λ^t . درس هاملتون في الستينات حساسية p للتغيرات الصغيرة في معدلات الخصوبة والوفيات في كل عمر (هاملتون ، 1966). درس ديميتريوس (1969) وجودمان (1971) وكاسويل (1978) وآخرون حساسية λ في نموذج الزمن المنفصل:

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

ℓ هو ناقل ذاتي على اليسار ، $A = \lambda \ell$ و r هو متجه ذاتي على الحق ، $Ar = \lambda r$ ، من عند A المرتبطة بالقيمة الذاتية λ . $\langle \cdot, \cdot \rangle$ يشير إلى المنتج القياسي المعتاد للمتجهات الحقيقية.

في (1967) Skellam (1960s) بدأ بدراسة نماذج المصفوفة الدورية

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

مع $A(t+m) = A(t)$. هذا التعميم ضروري لأن العديد من أنواع الحيوانات والنباتات لديها معدلات خصوبة ووفيات تتأثر بشدة بالموسم. وبصرف النظر عن العامل الدوري ، يميل السكان دائماً إلى النمو بشكل مطرد ، مثل λ^t . $\Lambda = \lambda^m$ نصف القطر الطيفي للمصفوفة

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

في التسعينيات ، درس Caswell و Trevisan (1994) حساسية Λ . أثبتوا المساواة مصفوفة

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

'يدل على تبديل المصفوفات. $v(t)$ هو ناقل ذاتي على اليسار و $w(t)$ متجه خارجي على يمين

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

المرتبطة بالقيمة الذاتية Λ . ليسونوف وآخرون. (2003) أثبتت صيغة مختلفة قليلاً:

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

الصيغة (2) ، وجدت في الطبعة الثانية من كتاب كاسويل (2001 ، ص 358) ، يستخدم بشكل خاص من قبل علماء الأحياء الميدانيين. تم استخدامه للعديد من السكان: الفئران (Wittmer et al. ، 2007) ، stoats (Grear and Burns ، 2007) ، اليوم (Gervais) وآخرون ، (2006) ، الصقور وطيور النورس (Hunter and Caswell ، 2005) ، المحار (Ripley and Caswell ، 2006) ، الهنباء (Vavrek ، 1997) ، الأعشاب المختلفة (Davis ؛ Mertens et al. ، 2002) وآخرون (2004) ، السنديان (Alfonso-Corrado et al. ، 2007) ، meadowsweet (Ramula ، 2008) ، Cape impatiens (Steets et al. ، 2007) ، إلخ. الهدف الأول من مقالتنا هو الإشارة إلى صيغة حساسية أبسط لـ λ (و $\Lambda = \lambda^m$) في الواقع ، لاحظ غورلي ولورنس (1977) بالفعل أن λ هو نصف القطر الطيفي للمصفوفة C ، مع

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

سنفترض دائماً أن المصفوفة C غير قابلة للاختزال. ضع في اعتبارك كما في (Brommer et al. ، 2000) متجهاً ذاتياً على اليسار

$$L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$$

وناقلاً ذاتياً على اليمين

$$R = (r(0), \dots, r(m-1))$$

من C المرتبطة بالقيمة الذاتية λ . نحن نوسع تعريف $\ell(t)$ و $r(t)$ لكي $\ell(t+m) = \ell(t)$ و $r(t+m) = r(t)$. نعرض في القسم 2 ذلك

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

على عكس (2) و (4) ، فإن تفسير (6) هو تعميم بسيط للتفسير المعطى عادة لـ (1) (كاسويل ، 2001). $A_{i,j}(t)$ هو عدد من نوع ط "أحفاد" في وقت $t+1$ ولدت من قبل فرد من نوع i في وقت t . حساسية respect فيما يتعلق $A_{i,j}(t)$ يتناسب مع العدد المستقر من النوع j في الوقت t ، $r_j(t)$ ، وإلى القيمة الإيجابية للنوع i في الوقت $t+1$ ، $\ell_i(t+1)$. تم العثور على نظائر (6) للنماذج الدورية في الوقت المستمر المنظمة حسب العمر في (باقر وعبد الرحمن ، 2008 ، المعادلات (10) - (11)) ولكن يتم الحصول عليها أيضاً من خلال الذهاب إلى الحد الأقصى مع (6) .

معدل النمو ليس المعلمة الوحيدة المثيرة للاهتمام. في علم الأوبئة ، يتم إيلاء الكثير من الاهتمام للتكاثر. في علم الأحياء التطوري ، تلعب الإنتروبيا التطورية ، التي تختلف عن معدل النمو ولكنها ترتبط ارتباطاً وثيقاً به ، دوراً مهماً (Demetrius ، 1974 ؛ Arnold et al. ، 1994 ؛ Demetrius et al. ، 2004 ؛ ديميتريوس وزيهي ، 2007 ؛ ديميتريوس وآخرون ، 2009). السؤال الطبيعي هو تكييف هذه المعلمتين مع الحالة الدورية. هذا هو موضوع القسمين 3 و 4. نحن فقط نوضح أو نتذكر كيف يتم حسابها. لا توجد محاولة للحصول على صيغة صريحة لحساسيتهم فيما يتعلق بالمعلمات. من الناحية العملية ، يمكن إجراء تحليلات الحساسية رقمياً. لكن هذا بالكاد شرح.

في القسم 3 ، نقدم تعريفاً وصيغة عملية للتكاثر في نماذج مصفوفة من السكان مع معاملات دورية للشكل

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

$F(t)$ نماذج التكاثر و $T(t)$ يصف التحولات. ومن المفترض

- $\forall t T(t+m) = T(t), F(t+m) = F(t)$
- $T_{i,j}(t) \geq 0, F_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- نصف القطر الطيفي للمصفوفة المربعة $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$ أقل من 1 تماماً: ينقرض السكان إذا لم يكن هناك تكاثر.

مع هذه الفرضيات ، نظهر ذلك \mathcal{R}_0 نصف القطر الطيفي للمصفوفة

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

I يدل على مصفوفة الهوية ذات الحجم المناسب. إذا كان المصفوفة C المعطاة بواسطة (5) غير قابلة للاختزال ، ثم

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

الصيغة (8) وعدم المساواة (9) تعمم النتائج التي تم الحصول عليها لبيئة ثابتة ($m = 1$) ؛ \mathcal{R}_0 هو نصف قطرها الطيفي $F(I - T)^{-1}$ (كوشينغ وزو ، 1994 ؛ كوشينغ ، 1998 ؛ لي وشنايدر ، 2002). هذه النتيجة الأخيرة هي بالفعل تعميم صيغة ليزلي (في نماذج المصفوفة المنظمة حسب العمر) إلى نماذج المصفوفة المنظمة في الأنواع. لأعمال أخرى على \mathcal{R}_0 في النماذج الدورية المستمرة ، انظر (Bacær and Guernaoui ، 2006 ؛ Bacær ، 2007 ؛ Bacær and Ouifki ، 2007 ؛ Wang and Zhao ، 2008).

في القسم 4 ، نذكر بإيجاز بعض الصيغ المتعلقة بتطور الإنتروبيا H في سياق نماذج الوقت المنفصل مع بيئة دورية ، ولا سيما العلاقة مع معدل النمو λ . تم العثور على دراسة تفصيلية بما في ذلك البيئات العشوائية في (Arnold et al. ، 1994).

2. تحليل الحساسية

2.1 الصيغة (6)

لنبدأ ببعض الملاحظات الأولية قبل إثبات الصيغة (6). $p(t)$ هو ناقل مع k_t المكونات. للجميع صحيح r ، $A(t)$ هي مصفوفة إيجابية مع k_{t+1} خطوط و k_t الأعمدة. علاوة على ذلك ، $k_{t+m} = k_t$ و $A(t+m) = A(t)$. حجم المصفوفة المربعة C المعطى بواسطة (5) هو $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$. نصف قطر C الطيفي هو λ . نفترض أن المصفوفة C غير قابلة للاختزال. هذا هو الحال بشكل خاص إذا كان C لا يحتوي على صف أو عمود صفري وإذا $A^*(0)$ غير قابل للاختزال (Berman and Plemmons ، 1979 ، Theorem 2.2.33). يستنتج من نظرية Perron و Frobenius (Seneta ، 2006 ، theorem 1.5) أنه يمكن للمرء أن يجد متجهًا على اليسار L ومتجهًا على اليمين R للمصفوفة C المرتبطة بالقيمة الذاتية λ ،

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

وجميع مكونات المتجهين إيجابية تمامًا. تكون المتجهات L و R فريدة باستثناء ثابت الضرب. دعنا نكتب $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ و $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ حيث كل منها $\ell(t)$ و $r(t)$ هو ناقل مع k_t المكونات. علاوة على ذلك ، دعنا نوسع تعريف $\ell(t)$ وبناءً على $r(t)$ لجميع الأعداد الصحيحة r بحيث $\ell(t+m) = \ell(t)$ و $r(t+m) = r(t)$. بهذه الطريقة ، يمكن إعادة كتابة (10) لكل t في النموذج

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

يظهر حساب بسيط ذلك C^m هي المصفوفة القطرية بالكتل:

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

و $A^*(t)$ تعطى بواسطة (3). لأن λ هو نصف قطر C الطيفي ، λ^m هو نصف قطر الطيف C^m . المصفوفات $A^*(t)$ مع $0 \leq t \leq m-1$ هي تبادلات دورية لبعضها البعض. لذلك لديهم نفس نصف قطر الطيف $A^*(0)$. لاحظنا ذلك في المقدمة. لذا Λ هو نصف القطر الطيفي للمصفوفة على الجانب الأيمن من (12) و $\Lambda = \lambda^m$ مع (10) لدينا

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

باستخدام (12) ،

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

وبالتالي $\ell(t)$ هو أيضًا eigenvector على اليسار و $r(t)$ متجه خارجي على يمين $A^*(t)$ المرتبطة بالقيمة الذاتية $\Lambda = \lambda^m$. باستخدام (11) ، لدينا

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

إذا لدينا

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

وبعبارة أخرى ، فإن القيمة الإيجابية الإجمالية تزداد أضعافاً مضاعفة كما هو الحال في نماذج الزمن المستمر في بيئة ثابتة (فيشر ، 1930) أو دورية (باكير وعبد الرحمن ، 2008 ، الملحق أ). لاحظ أن تعريف القيمة التناسلية المستخدمة بواسطة Tuljapurkar (2000) ، المعادلة (3.1.8) للنماذج في بيئة متغيرة تعسفية لا يتطابق مع منطقتنا عندما تكون متخصصة في الحالة الدورية. من (11) نرى أيضاً ذلك $\tau = 0$ و $p(0) = r(0)$ ، نملك $p(t) = \lambda^t r(t)$. من (13) نحصل

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

بما أن المصفوفة C يفترض أنها غير قابلة للاختزال ، فإن القيمة الذاتية λ هي قيمة ذاتية بسيطة (Seneta، 2006، Theorem 1.5). مع $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ يستنتج من (كاسويل ، 1978 ، المعادلة (10)) أو من النظرية الكلاسيكية للاضطرابات (كاتو ، 1984)

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

L_{α} هو العنصر في الموضع α من L و R_{β} هو العنصر في β موقف ناقلات R . لكن لاحظ أنه إذا $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ و $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ مع $0 \leq t \leq m-1$ ، $1 \leq i \leq k_{t+1}$ و $1 \leq j \leq k_t$ ، نملك $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ، $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ و $R_{\beta} = r_j(t)$.

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

بسبب (14). لذا فإن صيغة الحساسية (6) تنتج في النهاية عن (15). لأن $\Lambda = \lambda^m$ ، هناك ارتباط واضح بين صيغة الحساسية لـ λ وتلك الخاصة بـ 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 الحد المستمر للنماذج المنظمة حسب العمر

اعتبر كما في (Skellam، 1967) الحالة الخاصة حيث كل مصفوفة $A(t)$ مصفوفة ليزلي ذات حجم ثابت k

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

مع (6) ، لدينا

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

هذه هي تعميمات الحالة الدورية للصيغ المعطاة على سبيل المثال في (Goodman، 1971). دعونا الآن ننظر في الحد المستمر لهذا النموذج بخطوة زمنية $\delta \rightarrow 0$ مع $k \rightarrow +\infty$ و $m \rightarrow +\infty$ لكن مع $\delta = \theta$ ثابت. الوظيفة المنفصلة $f_i(t)$ سيقترب ، مع القليل من إساءة الاستخدام في التدوين ، لوظيفة مستمرة $f(t, x)$ مع $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)$. وبالمثل ، يمكننا إدخال معدل وفيات مستمر $\mu(t, x)$ والوظائف الذاتية المستمرة $\ell(t, x)$ و $r(t, x)$ المرتبطة بالحد المستمر لنموذج ليزلي ، وهما معادلات ماكنديريك وفون فورستر. انظر (ميشيل وآخرون ، 2005 ، المعادلات (5.5) - (5.6)) و (باقر وعبد الرحمن ، 2008 ، المعادلتان (5) و (7)). لاضطراب صغير ε ، $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ ، معدل النمو لكل فترة Λ هو أن $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ من (16) و (17) و (18) ،

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

عند الحد $m \rightarrow +\infty$ ، نحصل

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

بين معدل النمو لكل فترة Λ ومعدل النمو الآني ρ ، لدينا العلاقة

$$\Lambda = e^{\rho \theta} .$$

إذا لدينا $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ مع $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ ، نحصل على صيغة لـ $\rho^{(1)}$ وهو مطابق لـ (باقر وعبد الرحمن ، 2008 ، المعادلتان (8) و (11)) ، كما هو متوقع. حد مماثل في (18) يعطي حساسية فيما يتعلق $s_\alpha(t)$. نحصل على الصيغتين (8) و (10) من باقر وعبد الرحمن (2008) ، والتي تتوافق مع الاختلافات الصغيرة في معدل الوفيات في نموذج الوقت المستمر.

3. استنتاج

3.1 التعريف في الحالة الدورية

لمعادلات التجديد

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

مع مصفوفة إيجابية $K(t, x)$ مع $K(t+m, x) = K(t, x)$ لعدد صحيح m ، نحدد التكاثر \mathcal{R}_0 مثل نصف القطر الطيفي للعامل الخطي

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

على مساحة الوظائف الدورية للفترة m . يمكن أن تضمن شروط النواة K و similar ، مثل تلك الموجودة في (Thieme ، 1984) لمعادلات التجديد الدورية المستمرة في الوقت ، أن $\mathcal{R}_0 = 1$ هو بالفعل عتبة السلوك المقارب لمعادلة التجديد الثانية في (20). لاحظ أن تعريف \mathcal{R}_0 على غرار (21) في (Bacær and Guernaoui ، 2006 ؛ Bacær ، 2007 ؛ Bacær ، 2007 ؛ Bacaer and Ouifki ، 2007) للنماذج الزمنية المستمرة. في بيئة ثابتة لدينا $K(t, x) = K(x)$. التعريف المبني على (21) يعني ذلك بسهولة \mathcal{R}_0 هو نصف القطر الطيفي لمصفوفة الجبل التالي $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ ، وهو التعريف المعتاد لـ \mathcal{R}_0 في بيئة ثابتة (ديكمان وهيستريبك ، 2000). في الفقرة 3.3 ، سوف نظهر ذلك $\mathcal{R}_0 = 1$ بمثابة عتبة في حالة معينة من 3.2.

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

خذ النموذج (7). متجه من الولادات في وقت r هو

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

لدينا بعد ذلك

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

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

بتكرار هذه العملية ، نحصل على $n(t)$ معادلة تجديد (20) مع

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

مع $s = 1$ ، لدينا $K(t, 1) = F(t)$: منتج "المصفوفات" "الفارغ" يساوي مصفوفة الهوية.

الآن ذلك $K(t, x)$ تم تحديدها، \mathcal{R}_0 هو نصف قطر الطيف (21). هدفنا هو إظهار أنه أيضًا نصف قطر طيفي لمصفوفة معينة ، وهي (8). لاحظ أنه من الناحية العملية ، من السهل أن تطلب من برنامج رياضي حساب نصف القطر الطيفي لـ (8). دعونا ننتقل إلى البرهان. نحدد

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

لاحظ أن نصف قطر الطيف $T^*(t)$ هو نفس التقسيم الدائري $T^*(0)$ ، وهو أقل من 1 بالافتراض. لذلك هو عكسها و مع وظيفة دورية $u(t)$ تغيير بسيط للمؤشرات و (22) عطاء

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

مع

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

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

لكن \mathcal{R}_0 هو نصف القطر الطيفي للعامل الخطي (21) على مساحة الوظائف الدورية للفترة m بقيم في \mathbb{R}^{kt} في الوقت t . يتم تحديد هذه المساحة مع جميع المتجهات $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \dots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$. لذلك (23) يظهر ذلك \mathcal{R}_0 هو أيضًا نصف القطر الطيفي للمصفوفة $\mathcal{F}\Theta$.

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ صيف $m \times m$ المصفوفات الفرعية مع $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) على الخط " $t+1$ و " العمود " $s+1$.

\mathcal{N}^{-1} هي مصفوفة على الجانب الأيمن من (8). يمكننا التحقق بسهولة من ذلك Θ مضروباً في \mathcal{N} يعطي مصفوفة الهوية. إذا لدينا $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ و \mathcal{R}_0 نصف القطر الطيفي للمصفوفة $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$.

3.3 عدم المساواة بين \mathcal{R}_0 و λ

والدليل هو تعميم للحالة الدورية لقضية (Li and Schneider، 2002) ويستند إلى خصائص المصفوفات الإيجابية ، التي لا يمكن اختزالها بالضرورة ، والتي يتم تلخيصها في (Berman and Plemmons، 1979، p.26-30). دعنا نقدم التعريف ($\sigma(\cdot)$ لنصف القطر الطيفي للمصفوفة والتدوين

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

للمصفوفة (5). لان

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

ولأن $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ هي مصفوفة موجبة ، يوجد وفقاً لـ (Berman and Plemmons، 1979، theorem 2.1.1) ناقل إيجابي وغير صفري مع $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$

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

إذا لدينا $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ ، ذلك بالقول

$$F(t)\phi(t) = \mathcal{R}_0(-T(t)\phi(t) + \phi(t+1)), \quad 0 \leq t \leq m-1,$$

مع $\phi(m) = \phi(0)$. افترض الآن أن $\mathcal{R}_0 > 0$. لدينا بعد ذلك

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

لكن $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ غير قابل للاختزال عن طريق الفرضية. نظراً لأن عدم قابلية اختزال المصفوفة يعتمد فقط على بطلان المدخلات (Berman and Plemmons، 1979، Theorem 2.2.7) ، فإن المصفوفة

الإيجابي لهذه المصفوفة الأخيرة المرتبطة بالقيمة الذاتية 1. إذن مكونات Φ هي في الواقع إيجابية بشكل صارم (Berman and Plemmons، 1979، Theorem 2.1.4). ويترتب على ذلك (برمان و بليمنوس ، 1979 ، النتيجة الطبيعية 2.1.12) ذلك

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

لنفترض ذلك أولاً $\mathcal{R}_0 \geq 1$ لمصفوفات موجبة M_1 و M_2 ، $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (برمان و بليمنوس ، 1979 ، نظرية 2.1.5). اذا لدينا

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

لقد فعلنا ذلك $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$. نفس الإثبات يعمل في الحالة حيث $\mathcal{R}_0 \leq 1$ ولكن مع كل شيء \leq وحل محله \geq . هذا يعطي $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$.

3.4 تفسير

المصفوفة الفرعية $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ مصفوفة مع k_{t+1} خطوط و k_{s+1} الأعمدة. مع تعريف $\Theta_{t,s}$ ، يمكننا التحقق من أن الإدخال في السطر i والعمود j من $F(t)\Theta_{t,s}$ هو توقع عدد الأحفاد المولودين في المقصورة i بين الأوقات t و $t+1$ (modulo m) للفرد المولود في المقصورة j بين الأوقات s و $s+1$ (modulo m). وبالتالي \mathcal{FN}^{-1} هو نوع من مصفوفة الجيل التالي (ديكمان و هيبستريك ، 2000) ، ويتم تنظيم السكان حسب موسم الولادة كما في (غورلي ولورنس ، 1977) أو (كاسويل ، 2001 ، § 13.3.1).

4. بعض الملاحظات حول الكون

ومن المفترض

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ مع الشرط الأولي $p(\tau)$
- $A(t)$ مصفوفة موجبة ودورية للفترة m
- المصفوفة C المعطاة بواسطة (5) غير قابلة للاختزال
- المصفوفة $A^*(\tau)$ يعرف بـ (3) بدائي.

مع λ ، $\ell(t)$ و $r(t)$ المعرفة على النحو الوارد أعلاه ،

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

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

لاحظ أن (13) و (14) تعني ذلك $\pi(t)$ و $\omega(t)$ يعرف بـ (25) موجبات احتمالية مع $\omega(t+m) = \omega(t)$. المعادلة $p(t+1) = A(t)p(t)$ ما يعادل $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$. المعادلة الأولى في (11) تعادل

- $P(t)$ هي مصفوفة عشوائية بخطوط
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$.

المعادلة الثانية في (11) تعادل

- $Q(t)$ هي مصفوفة عشوائية بخطوط
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$.

لاحظ أيضًا أن

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

$P(t)$ لذلك يحدد سلسلة ماركوف غير المتجانسة التقدمية مع توزيع ثابت دوري في الوقت المناسب $\omega(t)$ ، في حين $Q(t)$ يحدد سلسلة ماركوف التراجعية.

معدل الانتروبيا ، أو "الانتروبيا التطورية" ، لسلاسل ماركوف الدورية في الوقت المناسب

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

إذا كانت $m = 1$ ، فإن المعادلات (25) و (26) و (27) تتوافق مع صيغ (Demetrius، 1974؛ Demetrius et al.، 2004؛ Demetrius et al.، 2007). في الواقع ، تم بالفعل دراسة الحالة غير المتجانسة في الوقت المناسب ، بما في ذلك حالة البيئات العشوائية (Arnold et al.، 1994). لسلاسل ماركوف الدورية ، انظر أيضًا (Ge et al. ، 2006).

كما هو الحال في بيئة ثابتة ، يمكننا التحقق من ارتباط الإنتروبيا بمعدل النمو λ بواسطة المعادلة $\log \lambda = H + \Phi$ إذا كانت "الإمكانات الإيجابية" Φ يعرف بواسطة

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

في الواقع ، العشوائية بخطوط $P(t)$ والمعادلة $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ يعني أن

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

كما في بيئة ثابتة ، Φ بشكل عام يختلف عن الصفر. لذا فإن تكبير H يختلف عن تكبير $\lambda = \log \rho$. ولكن على عكس البيئات الثابتة ، لا توجد صيغ بسيطة للمتجهات الذاتية $\ell(t)$ و $r(t)$ حتى لو افترضنا ذلك $A(t)$ مصفوفة ليزلي. ونتيجة لذلك ، يبدو من الصعب الحصول على صيغ بسيطة وصريحة لحساسية H فيما يتعلق بالمدخلات $A_{i,j}(t)$. يمكن استخدام الطرق العددية فقط.

سيكون من المثير للاهتمام إظهار النسخ الدورية للنماذج التي نظر فيها (Demetrius et al.، 2007؛ Demetrius and Ziehe، 2007؛ Demetrius et al.، 2009) أن H لا يزال مقياسًا جيدًا للقيمة التكيفية الداروينية. قد يكون هذا موضوع العمل المستقبلي.

5. الخلاصة

تقترح هذه المقالة صيغتين جديدتين: واحدة لحساسية معدل النمو في بيئة دورية أبسط من تلك الخاصة بـ Caswell و Trevisan. والآخر للتكاثر في بيئة دورية. علاوة على ذلك ، نقوم بتعميم التفاوتات الدورية بين λ و \mathcal{R}_0 أثبت كوشينغ وتشو في بيئة ثابتة. نقوم أيضًا بتعميم الحالة الدورية معادلة تتعلق بمعدل النمو و إنتروبيا التطور.

في رأينا ، صيغة \mathcal{R}_0 في بيئة دورية من المرجح أن تكون مفيدة على المدى القصير. المعلمة \mathcal{R}_0 أصبح بالفعل شائعًا جدًا بين علماء الأوبئة. تم تنظيم مؤتمر فقط حول هذا الموضوع (باريس ، 29-31 أكتوبر 2008). بالإضافة إلى ذلك ، هناك اهتمام متزايد بتغيير المناخ ، ومن العواقب المحتملة ظهور أو عودة ظهور الأمراض المنقولة بالنواقل ، مثل الملاريا وحمى الضنك وحمى غرب النيل أو الشيكونغونيا ، في المناطق التي اختفت هذه الأمراض. تظهر جميع هذه الأمراض تقلبات موسمية قوية بسبب عدد ناقلات المرض. \mathcal{R}_0 يرتبط ارتباطًا وثيقًا بنسبة المتجهات التي يجب قتلها أو النسبة المئوية للأشخاص الذين يحتاجون إلى التطعيم لمنع تفشي المرض. طريقة الحساب المعتادة \mathcal{R}_0 "محليًا" لكل شهر من شهور السنة باستخدام كثافات ناقلات شهرية ليس له أساس من حيث عتبة الوباء بمجرد أن يتجاوز النطاق الزمني للوباء بضعة أشهر. صيغتنا \mathcal{R}_0 يعطي العتبة الصحيحة. يمكننا أيضًا استخدام هذه الصيغة لدراسة الحساسية لتغير مناخي صغير ، لا سيما إذا لم يكن التغيير متجانسًا في العام ، على سبيل المثال درجات حرارة الصيف المرتفعة ولكن درجات حرارة الشتاء المنخفضة. يمكن أن ترتبط معلمات نموذجية معينة مثل معدلات الخصوبة والوفيات وفترات الحضانه ارتباطًا مباشرًا بدرجات الحرارة.

شكر

تمت إضافة القسمين 3 و 4 بعد تعليقات المقررين. اقترح JAJ Metz و O. Diekmann تفسير الفقرة 3.4.

المراجع الببليوغرافية

- 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 rate
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 predator-dependent dynamics on burrowing owl population dynamics,
Ecol. Appl. 16, 666–677.
- C. M. Hunter, H. Caswell, (2005),
The use of the vector-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*
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 v
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.