

# Periodische Matrixmodelle von Populationen: Wachstumsrate, Reproduzierbarkeit und Entropie

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

Nicolas Bacaër

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

## Zusammenfassung

Dieser Artikel behandelt drei verschiedene Aspekte von periodischen Matrixmodellen von Populationen. Zunächst erhalten wir eine Formel für die Sensitivitätsanalyse der Wachstumsrate  $\lambda$ , die einfacher ist als die von Caswell und Trevisan gefundene. Zweitens verallgemeinern wir die Formel für die Reproduzierbarkeit  $\mathcal{R}_0$  in einer konstanten Umgebung im Fall einer periodischen Umgebung. Wir verallgemeinern auch Ungleichungen zwischen  $\lambda$  und  $\mathcal{R}_0$  bewiesen von Cushing und Zhou. Drittens werden einige Anmerkungen zum von Demetrius eingeführten Begriff der evolutionären Entropie  $H$  und seinem Zusammenhang mit der Wachstumsrate  $\lambda$  im periodischen Fall gemacht.

## 1. Einleitung

Vor etwa einem Jahrhundert untersuchte Lotka ein demografisches Modell in kontinuierlicher Zeit, linear und nach Alter strukturiert, bei dem die Bevölkerung tendenziell exponentiell wächst. Die Wachstumsrate beträgt  $\rho$ . Mehrere Autoren, darunter Leslie, untersuchten in den 1940er Jahren ein zeitdiskretes Modell ähnlich dem Lotka-Modell.

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

mit einer positiven und primitiven Matrix  $A$ . Wenn  $\lambda$  der Spektralradius von  $A$  ist, neigt die Population dazu, exponentiell zu wachsen als  $\lambda^t$ . Hamilton untersuchte in den 1960er Jahren die Empfindlichkeit von  $\rho$  gegenüber kleinen Veränderungen der Fertilitäts- und Mortalitätsraten in jedem Alter (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) und andere untersuchten die Empfindlichkeit von  $\lambda$  im diskreten Zeitmodell:

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

$\ell$  ist ein Eigenvektor auf der linken Seite,  $\ell A = \lambda \ell$  und  $r$  ein Eigenvektor rechts,  $A r = \lambda r$ , von  $A$  verbunden mit dem Eigenwert  $\lambda$ .  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  bezeichnet das übliche Skalarprodukt reeller Vektoren.

In den 1960er Jahren begann Skellam (1967), periodische Matrixmodelle zu untersuchen

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

mit  $A(t+m) = A(t)$ . Diese Verallgemeinerung ist notwendig, da viele Tier- und Pflanzenarten Fruchtbarkeits- und Sterblichkeitsraten aufweisen, die stark von den Jahreszeiten beeinflusst werden. Abgesehen von einem periodischen Faktor neigen die Populationen immer dazu, exponentiell zu wachsen  $\lambda^t$ .  $\Lambda = \lambda^m$  ist der spektrale Radius der Matrix

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

In den 1990er Jahren untersuchten Caswell und Trevisan (1994) die Empfindlichkeit von  $\Lambda$ . Sie bewiesen Matrixgleichheit

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

' bezeichnet die Transposition von Matrizen.  $v(t)$  ist ein Eigenvektor auf der linken Seite und  $w(t)$  ein Eigenvektor rechts von

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

verbunden mit dem Eigenwert  $\Lambda$ . Lesnoff et al. (2003) haben eine etwas andere Formel bewiesen:

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

Die Formel (2), die in der zweiten Ausgabe von Caswells Buch (2001, S. 358) zu finden ist, wird insbesondere von Feldbiologen verwendet. Es wurde für viele Populationen verwendet: Mäuse (Gear and Burns, 2007), Hähne (Wittmer et al., 2007), Eulen (Gervais et al., 2006), Falken und Möwen (Hunter und Caswell), 2005), Muscheln (Ripley und Caswell, 2006), Löwenzahn (Vavrek, 1997), verschiedene Gräser (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), Eichen (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), Wiesenmelampyres (Ramula, 2008) usw. Das erste Ziel unseres Artikels ist es, eine einfachere Empfindlichkeitsformel für  $\lambda$  (und  $\Lambda = \lambda^m$ ). In der Tat haben Gourley und Lawrence (1977) bereits bemerkt, dass  $\lambda$  der spektrale Radius der Matrix  $C$  ist, mit

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

Wir werden immer annehmen, dass die Matrix  $C$  nicht reduzierbar ist. Betrachten Sie wie in (Brommer et al., 2000) einen Eigenvektor auf der linken Seite

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

und ein Eigenvektor rechts

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

von  $C$  mit dem Eigenwert  $\lambda$  assoziiert. Wir erweitern die Definition von  $\ell(t)$  und  $r(t)$  damit  $\ell(t+m) = \ell(t)$  und  $r(t+m) = r(t)$ . Wir zeigen in Abschnitt 2, dass

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

Im Gegensatz zu (2) und (4) ist die Interpretation von (6) eine einfache Verallgemeinerung der normalerweise für (1) angegebenen (Caswell, 2001).  $A_{i,j}(t)$  ist die Anzahl von Typ  $i$  "Nachkommen" zum Zeitpunkt  $t+1$ , die von einer Person vom Typ  $j$  zum Zeitpunkt  $t$  erzeugt werden. Die Empfindlichkeit von  $\lambda$  in Bezug auf  $A_{i,j}(t)$  ist proportional zur stabilen Population vom Typ  $j$  zum Zeitpunkt  $t$ ,  $r_j(t)$  und auf den Reproduktionswert vom Typ  $i$  zum Zeitpunkt  $t+1$ ,  $\ell_i(t+1)$ . Analoga von (6) für periodische Modelle in kontinuierlicher Zeit, die nach Alter strukturiert sind, finden sich in (Bacaer und Abdurahman, 2008, Gleichungen (10) - (11)), aber sie werden auch erhalten, indem man mit (6) an die Grenze geht.

Die Wachstumsrate ist nicht der einzige interessante Parameter. In der Epidemiologie wird der Reproduzierbarkeit viel Aufmerksamkeit geschenkt. In der Evolutionsbiologie würde die evolutionäre Entropie, die sich von der Wachstumsrate unterscheidet, aber eng damit verbunden ist, eine wichtige Rolle spielen (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius und Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Eine natürliche Frage ist, diese beiden Parameter an den periodischen Fall anzupassen. Dies ist Gegenstand der Abschnitte 3 und 4. Wir erklären oder erinnern uns nur daran, wie sie berechnet werden. Es wird kein Versuch unternommen, eine explizite Formel für ihre Empfindlichkeit in Bezug auf die Parameter zu erhalten. In der Praxis können Sensitivitätsanalysen digital durchgeführt werden. Dies ist jedoch kaum erklärend.

In Abschnitt 3 präsentieren wir eine Definition und eine praktische Formel für die Reproduzierbarkeit in Matrixmodellen von Populationen mit periodischen Koeffizienten der Form

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

$F(t)$  modelliert die Reproduktion und  $T(t)$  beschreibt Übergänge. Wir nehmen an

- $F(t+m) = F(t), T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- der spektrale Radius der quadratischen Matrix  $T(m-1)T(m-2) \cdots T(0)$  ist streng kleiner als 1: Die Bevölkerung ist ausgestorben, wenn es keine Reproduktion gibt.

Mit diesen Hypothesen zeigen wir das  $\mathcal{R}_0$  ist der spektrale Radius der Matrix

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

$I$  bezeichnet die Identitätsmatrix geeigneter Größe. Wenn außerdem die durch (5) gegebene Matrix  $C$  nicht reduzierbar ist, dann

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

Die Formel (8) und die Ungleichungen (9) verallgemeinern die Ergebnisse, die für eine konstante Umgebung erhalten wurden ( $m=1$ );  $\mathcal{R}_0$  ist dann der spektrale Radius von  $F(I-T)^{-1}$  (Cushing und Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li und Schneider, 2002). Dieses letzte Ergebnis ist bereits die Verallgemeinerung der Leslie-Formel (in nach Alter strukturierten Matrixmodellen) auf in Typen strukturierte Matrixmodelle. Für andere Arbeiten an  $\mathcal{R}_0$  in periodischen zeitkontinuierlichen Modellen siehe (Bacaer und Guernaoui, 2006; Bacaer, 2007; Bacaer und Ouifki, 2007; Wang und Zhao, 2008).

In Abschnitt 4 erwähnen wir kurz einige Formeln bezüglich der Evolutionsentropie  $H$  im Zusammenhang mit zeitdiskreten Modellen mit einer periodischen Umgebung, insbesondere der Beziehung zur Wachstumsrate  $\lambda$ . Eine detaillierte Studie mit zufälligen Umgebungen findet sich in (Arnold et al., 1994).

## 2. Empfindlichkeitsanalyse

### 2.1 Die Formel (6)

Beginnen wir mit einigen Vorbemerkungen, bevor wir die Formel (6) beweisen.  $p(t)$  ist ein Vektor mit  $k_t$  Komponenten. Für alle ganzen Zahlen  $t$ ,  $A(t)$  ist eine positive Matrix mit  $k_{t+1}$  Linien und  $k_t$  Säulen. Außerdem,  $k_{t+m} = k_t$  und  $A(t+m) = A(t)$ . Die Größe der durch (5) gegebenen quadratischen Matrix  $C$  beträgt  $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$ . Der Spektralradius von  $C$  ist  $\lambda$ . Wir nehmen an, dass die Matrix  $C$  nicht reduzierbar ist. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn  $C$  keine Nullzeile oder -spalte hat und wenn  $A^*(0)$  ist irreduzibel (Berman und Plemmons, 1979, Satz 2.2.33). Aus dem Satz von Perron und Frobenius (Seneta, 2006, Satz 1.5) folgt, dass man links einen Eigenvektor  $L$  und rechts einen Eigenvektor  $R$  der Matrix  $C$  finden kann, die dem Eigenwert  $\lambda$  zugeordnet ist.

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

und alle Komponenten der beiden Vektoren sind streng positiv. Die Vektoren  $L$  und  $R$  sind bis auf eine multiplikative Konstante eindeutig. Lass uns schreiben  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  und  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ , wo jeder  $\ell(t)$  und  $r(t)$  ist ein Vektor mit  $k_t$  Komponenten. Erweitern wir außerdem die Definition von  $\ell(t)$  und von  $r(t)$  zu allen ganzen Zahlen  $t$  so dass  $\ell(t+m) = \ell(t)$  und  $r(t+m) = r(t)$ . Auf diese Weise kann (10) für alle  $t$  in der Form neu geschrieben werden

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

Eine einfache Berechnung zeigt das  $C^m$  ist die diagonale Matrix durch Blöcke:

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

und  $A^*(t)$  ist gegeben durch (3). Weil  $\lambda$  der spektrale Radius von  $C$  ist,  $\lambda^m$  ist der spektrale Radius von  $C^m$ . Matrizen  $A^*(t)$  mit  $0 \leq t \leq m-1$  sind zyklische Permutationen voneinander. Sie haben daher den gleichen Spektralradius wie  $A^*(0)$ . Wir haben es  $\Lambda$  in der Einleitung notiert.  $\Lambda$  ist also auch der spektrale Radius der Matrix auf der rechten Seite von (12) und  $\Lambda = \lambda^m$ . Mit (10) haben wir

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

Mit (12),

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

Damit  $\ell(t)$  ist auch ein Eigenvektor auf der linken Seite und  $r(t)$  ein Eigenvektor rechts von  $A^*(t)$  mit dem Eigenwert verbunden  $\Lambda = \lambda^m$ . Mit (11) haben wir

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

Also haben wir

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

Mit anderen Worten, der gesamte Reproduktionswert steigt exponentiell an wie in den zeitkontinuierlichen Modellen in einer konstanten (Fisher, 1930) oder periodischen (Bacaër und Abdurahman, 2008, Anhang A) Umgebung. Beachten Sie, dass die von Tuljapurkar (2000, Gleichung (3.1.8)) für Modelle in einer Umgebung mit beliebigen Variablen verwendete Definition des Reproduktionswerts nicht mit unserer übereinstimmt, wenn sie auf den periodischen Fall spezialisiert ist. Aus (11) sehen wir auch, dass wenn  $\tau = 0$  und  $p(0) = r(0)$ , wir haben  $p(t) = \lambda^t r(t)$ . Aus (13) erhalten wir

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

Da angenommen wird, dass die Matrix  $C$  irreduzibel ist, ist der Eigenwert  $\lambda$  ein einfacher Eigenwert (Seneta, 2006, Satz 1.5). Mit  $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$  folgt aus (Caswell, 1978, Gleichung (10)) oder aus der klassischen Störungstheorie (Kato, 1984)

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

$L_{\alpha}$  ist das Element in Position  $\alpha$  von  $L$  und  $R_{\beta}$  in Position  $\beta$  des Vektors ist das Element  $R$ . Beachten Sie jedoch, dass wenn  $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$  (Modulo  $\kappa$ ) und  $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$  mit  $0 \leq t \leq m-1$ ,  $1 \leq i \leq k_{t+1}$  und  $1 \leq j \leq k_t$ , wir haben  $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ,  $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ ,  $R_{\beta} = r_j(t)$ , und

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

wegen (14). Die Sensitivitätsformel (6) ergibt sich also letztendlich aus (15), weil  $\Lambda = \lambda^m$  gibt es einen offensichtlichen Zusammenhang zwischen der Empfindlichkeitsformel für  $\lambda$  und der für  $\Lambda$

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

## 2.2 Kontinuierliche Begrenzung altersstrukturierter Modelle

Betrachten wir wie in (Skellam, 1967) den speziellen Fall, in dem jede Matrix  $A(t)$  ist eine "Leslie-Matrix" fester Größe  $k$

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

Mit (6) haben wir

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

Dies sind die Verallgemeinerungen zum periodischen Fall der Formeln, die beispielsweise in (Goodman, 1971) angegeben sind. Betrachten wir nun die kontinuierliche Grenze dieses Modells mit einem Zeitschritt  $\delta \rightarrow 0$  mit  $k \rightarrow +\infty$  und  $m \rightarrow +\infty$  aber mit  $m\delta = \theta$  Konstante. Die diskrete Funktion  $f_i(t)$  wird sich mit ein wenig Missbrauch in der Notation einer kontinuierlichen Funktion nähern  $f(t, x)$  mit  $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ . Ebenso können wir eine kontinuierliche Sterblichkeitsrate einführen  $\mu(t, x)$  und kontinuierliche Eigenfunktionen  $\ell(t, x)$  und  $r(t, x)$  verbunden mit der kontinuierlichen Grenze des Leslie-Modells, nämlich den Gleichungen von McKendrick und von Foerster. Siehe (Michel et al., 2005, Gleichungen (5.5) - (5.6)) und (Bacaër und Abdurahman, 2008, Gleichungen (5) und (7)). Für eine kleine Störung  $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$  ist die Wachstumsrate pro Periode  $\Lambda$  so, dass  $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$  wenn  $\varepsilon \rightarrow 0$  mit aus (16), (17) und (18),

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

An der Grenze  $m \rightarrow +\infty$ , wir erhalten

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

Zwischen der Wachstumsrate pro Periode  $\Lambda$  und der momentanen Wachstumsrate  $\rho$  haben wir die Beziehung

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

Also haben wir  $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$  mit  $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ . Mit (19) erhalten wir eine Formel für  $\rho^{(1)}$  Dies ist erwartungsgemäß identisch mit (Bacaër und Abdurahman, 2008, Gleichungen (8) und (11)). Eine ähnliche Grenze in (18) gibt die Empfindlichkeit in Bezug auf  $s_{\alpha}(t)$ . Wir erhalten die Formeln (8) und (10) von Bacaër und Abdurahman (2008), die kleinen Variationen der Sterblichkeitsrate im kontinuierlichen Zeitmodell entsprechen.

## 3. Reproduzierbarkeit

### 3.1 Definition im periodischen Fall

Für die Erneuerungsgleichungen

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

mit einer positiven Matrix  $K(t, x)$  mit  $K(t+m, x) = K(t, x)$  Für eine ganze Zahl  $m$  definieren wir die Reproduzierbarkeit  $\mathcal{R}_0$  als spektraler Radius des linearen Operators

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

auf dem Raum der periodischen diskreten Funktionen der Periode  $m$ . Bedingungen auf dem Kern  $K$  und auf  $v$ , ähnlich denen von (Thieme, 1984) für kontinuierliche periodische Erneuerungsgleichungen in der Zeit, können dies garantieren  $\mathcal{R}_0 = 1$  ist in der Tat die Schwelle für das asymptotische Verhalten der zweiten Erneuerungsgleichung in (20). Beachten Sie, dass eine Definition von  $\mathcal{R}_0$  ähnlich wie (21) ist in (Bacaër und Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaer und Oufki, 2007) für kontinuierliche Zeitmodelle angegeben. In einer konstanten Umgebung haben wir  $K(t, x) = K(x)$ . Die auf (21) basierende Definition impliziert dies leicht  $\mathcal{R}_0$  ist der Spektralradius der Matrix der nächsten Generation  $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ , das ist die übliche Definition von  $\mathcal{R}_0$  in einer konstanten Umgebung (Diekmann und Heesterbeek, 2000). In §3.3 werden wir das zeigen  $\mathcal{R}_0 = 1$  dient im besonderen Fall von §3.2 als Schwelle.

### 3.2 Berechnung von $\mathcal{R}_0$ wenn $A(t) = F(t) + T(t)$

Nimm das Modell (7). Der Vektor der Geburten zum Zeitpunkt  $t$  ist

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

Wir haben dann

$$\begin{aligned} p(t) &= n(t-1) + T(t-1) p(t-1), \\ n(t) &= F(t) n(t-1) + F(t) T(t-1) p(t-1). \end{aligned}$$

Indem wir diesen Vorgang wiederholen, erhalten wir für  $n(t)$  eine Erneuerungsgleichung (20) mit

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

Mit  $x=1$  haben wir  $K(t, 1) = F(t)$ : Ein „leeres“ Produkt von Matrizen entspricht der Identitätsmatrix.

Nun das  $K(t, x)$  wurde identifiziert,  $\mathcal{R}_0$  ist der spektrale Radius von (21). Unser Ziel ist es zu zeigen, dass es sich auch um den Spektralradius einer bestimmten Matrix handelt, nämlich (8). Beachten Sie, dass es aus praktischer Sicht leicht ist, eine mathematische Software zu bitten, den Spektralradius von (8) zu berechnen. Wenden wir uns dem Beweis zu. Wir definieren

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

Beachten Sie, dass der Spektralradius von  $T^*(t)$  ist das gleiche wie das seiner zirkulären Permutation  $T^*(0)$ , die unter der Annahme streng kleiner als 1 ist.  $I - T^*(t)$  ist daher invertierbar und  $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ . Mit einer periodischen Funktion  $u(t)$ , eine einfache Änderung der Indizes und (22) geben

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

mit

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

Aber  $\mathcal{R}_0$  ist der spektrale Radius des linearen Operators (21) über den Raum der periodischen Funktionen der Periode  $m$  mit Werten in  $\mathbb{R}^{k_t}$  zum Zeitpunkt  $t$ . Dieser Raum identifiziert sich mit allen Vektoren  $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ . Also (23) zeigt das  $\mathcal{R}_0$  ist auch der spektrale Radius der Matrix  $\mathcal{F}\Theta$ ,

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- $\Theta$  ist ein Array  $m \times m$  von Untermatrizen mit  $\Theta_{t,s}$  ( $0 \leq t, s \leq m-1$ ) in der Schlange"  $t+1$  und "Spalte"  $s+1$ .

$\mathcal{N}^{-1}$  ist die Matrix auf der rechten Seite von (8). Wir können das leicht überprüfen  $\Theta$  multipliziert mit  $\mathcal{N}$  gibt die Identitätsmatrix an. Also haben wir  $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$  und  $\mathcal{R}_0$  ist der spektrale Radius der Matrix  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ .

### 3.3 Ungleichungen zwischen $\mathcal{R}_0$ und $\lambda$

Der Beweis ist eine Verallgemeinerung auf den periodischen Fall von (Li und Schneider, 2002) und basiert auf Eigenschaften von nicht unbedingt irreduziblen positiven Matrizen, die in (Berman und Plemmons, 1979, S. 26-30) zusammengefasst sind. Lassen Sie uns die Notation einführen  $\sigma(\cdot)$  für den Spektralradius einer Matrix und die Notation

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

für die Matrix (5). weil

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

und weil  $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$  eine positive Matrix ist, existiert nach (Berman und Plemmons, 1979, Satz 2.1.1) ein positiver Vektor und ein Vektor ungleich Null  $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$  mit

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

Also haben wir  $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ , das heißt

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

mit  $\phi(m) = \phi(0)$ . Nehmen wir jetzt das an  $\mathcal{R}_0 > 0$ . Wir haben dann

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

Aber  $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  ist durch Hypothese nicht reduzierbar. Da die Irreduzibilität einer Matrix nur von der Nichtigkeit der Einträge abhängt (Berman und Plemmons, 1979, Satz 2.2.7), ist die Matrix  $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  ist auch nicht reduzierbar. Gleichung (24) zeigt das

$\Phi$  ist ein positiver Eigenvektor dieser letzten Matrix, die dem Eigenwert 1 zugeordnet ist. Also die Komponenten von  $\Phi$  sind tatsächlich streng positiv (Berman und Plemmons, 1979, Satz 2.1.4). Aus (Berman und Plemmons, 1979, Folgerung 2.1.12) folgt, dass

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

Nehmen wir zuerst an, dass  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ . Für zwei positive Matrizen  $M_1$  und  $M_2$ ,  $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$  (Berman und Plemmons, 1979, Satz 2.1.5). Also haben wir

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

Wir haben also  $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ . Der gleiche Beweis gilt für den Fall, in dem  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  aber mit allen  $\leq$  ersetzt durch  $\geq$ . Das gibt  $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ .

### 3.4 Eine Interpretation

Die Submatrix  $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$  ist eine Matrix mit  $k_{t+1}$  Linien und  $k_{s+1}$  Säulen. Mit der Definition von  $\Theta_{t,s}$  können wir überprüfen, ob der Eintrag in Zeile  $i$  und Spalte  $j$  von  $F(t)\Theta_{t,s}$  ist die Erwartung der Anzahl von Nachkommen, die in Kompartiment  $i$  zwischen den Zeiten  $t$  und  $t+1$  (Modulo  $m$ ) eines in Kompartiment  $j$  geborenen Individuums zwischen den Zeiten  $s$  und  $s+1$  (Modulo  $m$ ) geboren wurden. Damit  $\mathcal{FN}^{-1}$  ist eine Art Matrix der nächsten Generation (Diekmann und Heesterbeek, 2000), wobei die Bevölkerung nach Geburtsjahreszeiten wie in (Gourley und Lawrence, 1977) oder (Caswell, 2001, §13.3.1) strukturiert ist.

## 4. Einige Anmerkungen zur Entropie

Wir nehmen an

- $p(t+1) = A(t)p(t)$  mit dem Ausgangszustand  $p(\tau)$
- $A(t)$  ist eine positive und periodische Matrix der Periode  $m$
- Die durch (5) gegebene Matrix  $C$  ist nicht reduzierbar
- die Matrix  $A^*(\tau)$  definiert durch (3) ist primitiv.

Mit  $\lambda$ ,  $\ell(t)$  und  $r(t)$  definiert wie oben,

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

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

Beachten Sie, dass (13) und (14) dies implizieren  $\pi(t)$  und  $\omega(t)$  definiert durch (25) sind Wahrscheinlichkeitsvektoren mit  $\omega(t+m) = \omega(t)$ . Die Gleichung  $p(t+1) = A(t)p(t)$  ist äquivalent zu  $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ . Die erste Gleichung in (11) ist äquivalent zu

- $P(t)$  ist eine stochastische Matrix durch Linien
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ .

Die zweite Gleichung in (11) ist äquivalent zu

- $Q(t)$  ist eine stochastische Matrix durch Linien
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ .

Beachten Sie auch das

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

$P(t)$  definiert daher eine progressive inhomogene Markov-Kette mit einer periodischen stationären zeitlichen Verteilung  $\omega(t)$  während  $Q(t)$  definiert eine retrograde Markov-Kette.

Die Entropierate oder "evolutionäre Entropie" dieser periodischen Markov-Ketten in der Zeit ist

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

Wenn  $m=1$  ist, stimmen die Gleichungen (25), (26) und (27) mit den Formeln von (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007) überein. Tatsächlich wurde der inhomogene Fall in der Zeit, einschließlich des Falls zufälliger Umgebungen, bereits gut untersucht (Arnold et al., 1994). Für periodische Markov-Ketten siehe auch (Ge et al., 2006).

Wie in einer konstanten Umgebung können wir überprüfen, ob die Entropie durch die Gleichung mit der Wachstumsrate  $\lambda$  verbunden ist  $\log \lambda = H + \Phi$  wenn das "Fortpflanzungspotential"  $\Phi$  wird definiert durch

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

In der Tat ist die Stochastizität durch Linien von  $P(t)$  und die Gleichung  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$  implizieren das

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

Wie in einer konstanten Umgebung,  $\Phi$  ist im Allgemeinen von Null verschieden. Das Maximieren von  $H$  unterscheidet sich also vom Maximieren  $\rho = \log \lambda$ . Im Gegensatz zu konstanten Umgebungen gibt es jedoch keine einfachen Formeln für Eigenvektoren  $\ell(t)$  und  $r(t)$  auch wenn wir das annehmen  $A(t)$  ist eine Leslie-Matrix. Infolgedessen scheint es schwierig zu sein, einfache explizite Formeln für die Empfindlichkeit von  $H$  gegenüber Eingaben zu erhalten  $A_{i,j}(t)$ . Es können nur numerische Methoden verwendet werden.

Es wäre interessant, für periodische Versionen der von (Demetrius et al., 2007; Demetrius und Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009) betrachteten Modelle zu zeigen, dass  $H$  immer noch ein gutes Maß für den darwinistischen Anpassungswert ist. Dies könnte Gegenstand künftiger Arbeiten sein.

## 5. Schlussfolgerung

Dieser Artikel schlägt zwei neue Formeln vor: eine für die Empfindlichkeit der Wachstumsrate in einer periodischen Umgebung, die einfacher ist als die von Caswell und Trevisan; die andere für die Reproduzierbarkeit in einer periodischen Umgebung. Weiterhin verallgemeinern wir auf die periodischen Fallungleichungen zwischen  $\lambda$  und  $\mathcal{R}_0$  von Cushing und Zhou in einer konstanten Umgebung bewiesen. Wir verallgemeinern auch auf den periodischen Fall eine Gleichung, die die Wachstumsrate und die Entropie der Evolution in Beziehung setzt.

Unserer Meinung nach ist die Formel für  $\mathcal{R}_0$  in einem periodischen Umfeld ist höchstwahrscheinlich kurzfristig nützlich. Der Parameter  $\mathcal{R}_0$  ist in der Tat unter Epidemiologen sehr beliebt geworden. Eine Konferenz wurde sogar nur zu diesem Thema organisiert (Paris, 29.-31. Oktober 2008). Darüber hinaus besteht ein wachsendes Interesse am Klimawandel. Eine der möglichen Folgen ist das Auftreten oder Wiederauftreten von durch Vektoren übertragenen Krankheiten wie Malaria, Dengue-Fieber, West-Nil-Fieber oder Chikungunya in Regionen, in denen diese Krankheiten waren verschwunden. Diese Krankheiten weisen alle starke saisonale Schwankungen aufgrund der Vektorpopulation auf.  $\mathcal{R}_0$  ist eng mit dem Prozentsatz der Vektoren verbunden, die getötet werden müssen, oder dem Prozentsatz der Personen, die geimpft werden müssen, um Ausbrüche zu verhindern. Die übliche Berechnungsmethode  $\mathcal{R}_0$  "Lokal" für jeden Monat des Jahres unter Verwendung der monatlichen Vektordichten hat keine Grundlage für die Epidemieschwelle, sobald die Zeitskala einer Epidemie einige Monate überschreitet. Unsere Formel für  $\mathcal{R}_0$  gibt den richtigen Schwellenwert an. Wir können diese Formel auch verwenden, um die Empfindlichkeit gegenüber einem kleinen Klimawandel zu untersuchen, insbesondere wenn die Änderung im Jahr nicht einheitlich ist, beispielsweise mit höheren Sommertemperaturen, aber niedrigeren Wintertemperaturen. Bestimmte Modellparameter wie Fertilitäts- und Mortalitätsraten sowie Inkubationszeiten können direkt mit der Temperatur zusammenhängen.

### Vielen Dank

Die Abschnitte 3 und 4 wurden nach den Kommentaren der Berichterstatter hinzugefügt. JAJ Metz und O. Diekmann schlugen die Auslegung von §3.4 vor.

### Literaturhinweise

- W. D. Hamilton, (1966), The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.
- L. Demetrius, (1969), The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components, *Math. Biosci.* 4, 129–136.
- L. A. Goodman, (1971), On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theor. Pop. Biol.* 2, 339–354.
- H. Caswell, (1978), A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theor. Pop. Biol.* 14, 215–230.
- J. G. Skellam (1967) in L. M. Le Cam, J. Neyman (Eds), *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability vol. 4 : biology and problems of health*, University of California Press, Berkeley, pp. 179–205.
- H. Caswell, M. C. Trevisan, (1994), The sensitivity analysis of periodic matrix models, *Ecology* 75, 1299–1303.
- M. Lesnoff, P. Ezanno, H. Caswell, (2003), Sensitivity analysis in periodic matrix models : A postscript to Caswell and Trevisan, *Math. Comput. Model.* 37, 945–948.
- H. Caswell (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* 2nd ed, Sinauer Associates, Sunderland MA.
- J. S. Grear, C. E. Burns, (2007), Evaluating effects of low quality habitats on regional population growth in *Peromyscus leucopus* : Insights from field-parameterized spatial matrix models, *Landscape Ecol.* 22, 45–60.
- H. U. Wittmer, R. A. Powell, C. M. King, (2007), Understanding contributions of cohort effects to growth rates of fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 76, 946–956.
- J. A. Gervais, C. M. Hunter, R. G. Anthony, (2006), Interactive effects of prey and  $p, p'$ -DDE on burrowing owl population dynamics, *Ecol. Appl.* 16, 666–677.
- C. M. Hunter, H. Caswell, (2005), The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models, *Ecol. Model.* 188, 15–21.
- B. J. Ripley, H. Caswell, (2006), Recruitment variability and stochastic population growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, *Ecol. Model.* 193, 517–530.
- M. C. Vavrek, (1997), Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale* : season- and size-dependent survival, growth and reproduction, *J. Ecol.* 85, 277–287.
- S. K. Mertens, F. van den Bosch, J. A. P. Heesterbeek, (2002), Weed populations and crop rotations : Exploring Dynamics of a structured periodic system, *Ecol. Appl.* 12, 1125–1141.
- A. S. Davis, P. M. Dixon, M. Liebman, (2004), Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography, *Ecol. Appl.* 14, 655–668.
- C. Alfonso-Corradó, 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. Aburahman, (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.