

# Modelli a matrice periodica di popolazioni: tasso di crescita, riproducibilità ed entropia

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

Nicolas Bacaër

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

## riassunto

Questo articolo prende in considerazione tre diversi aspetti dei modelli periodici a matrice di popolazioni. Innanzitutto, otteniamo una formula per l'analisi della sensibilità del tasso di crescita  $\lambda$  che è più semplice di quella trovata da Caswell e Trevisan. In secondo luogo, generalizziamo la formula per la riproducibilità  $\mathcal{R}_0$  in un ambiente costante nel caso di un ambiente periodico. Generalizziamo anche le disuguaglianze tra  $\lambda$  e  $\mathcal{R}_0$  dimostrato da Cushing e Zhou. In terzo luogo, vengono fatti alcuni commenti sulla nozione di entropia evolutiva  $H$ , introdotta da Demetrio, e sul suo legame con il tasso di crescita  $\lambda$  nel caso periodico.

## 1. Introduzione

Circa un secolo fa, Lotka ha studiato un modello demografico in tempo continuo, lineare e strutturato per età, in cui la popolazione tende a crescere esponenzialmente. Il tasso di crescita è  $\rho$ . Diversi autori, tra cui Leslie, negli anni '40 studiarono un modello a tempo discreto simile al modello Lotka,

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

con una matrice positiva e primitiva  $A$ . Se  $\lambda$  è il raggio spettrale di  $A$ , la popolazione tende a crescere esponenzialmente come  $\lambda^t$ . Hamilton ha studiato negli anni '60 la sensibilità di  $\rho$  a piccoli cambiamenti nei tassi di fertilità e mortalità ad ogni età (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) e altri hanno studiato la sensibilità di  $\lambda$  nel modello temporale discreto:

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

$\ell$  è un autovettore a sinistra,  $\ell A = \lambda \ell$  e  $r$  un autovettore a destra,  $A r = \lambda r$ , a partire dal  $A$  associato all'autovalore  $\lambda$ .  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  indica il solito prodotto scalare di vettori reali.

Negli anni '60 Skellam (1967) iniziò a studiare modelli a matrice periodica

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

con  $A(t+m) = A(t)$ . Questa generalizzazione è necessaria perché molte specie di animali e piante hanno tassi di fertilità e mortalità che sono molto influenzati dalle stagioni. A parte un fattore periodico, le popolazioni tendono sempre a crescere esponenzialmente, come  $\lambda^t$ .  $\Lambda = \lambda^m$  è il raggio spettrale della matrice

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

Negli anni '90, Caswell e Trevisan (1994) hanno studiato la sensibilità di  $\Lambda$ . Hanno dimostrato l'uguaglianza della matrice

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

' indica la trasposizione delle matrici.  $v(t)$  è un autovettore a sinistra e  $w(t)$  un autovettore a destra di

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

associato all'autovalore  $\Lambda$ . Lesnoff et al. (2003) ha dimostrato una formula leggermente diversa:

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

La formula (2), trovata nella seconda edizione del libro di Caswell (2001, p. 358), è particolarmente usata dai biologi sul campo. È stato usato per molte popolazioni: topi (Gear e Burns, 2007), stoat (Wittmer et al., 2007), gufi (Gervais et al., 2006), falchi e gabbiani (Hunter e Caswell, 2005), vongole (Ripley e Caswell, 2006), denti di leone (Vavrek, 1997), erbe varie (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), querce (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), melampiri di prato (Ramula, 2008), ecc. Il primo obiettivo del nostro articolo è di evidenziare una formula di sensibilità più semplice per  $\lambda$  (e  $\Lambda = \lambda^m$ ). In effetti, Gourley e Lawrence (1977) hanno già notato che  $\lambda$  è il raggio spettrale della matrice  $C$ , con

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

Supponiamo sempre che la matrice  $C$  sia irriducibile. Considera come in (Brommer et al., 2000) un autovettore a sinistra

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

e un autovettore a destra

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

di  $C$  associato all'autovalore  $\lambda$ . Estendiamo la definizione di  $\ell(t)$  e  $r(t)$  così che  $\ell(t+m) = \ell(t)$  e  $r(t+m) = r(t)$ . Lo mostriamo nella sezione 2 che

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

Diversamente da (2) e (4), l'interpretazione di (6) è una semplice generalizzazione di quella generalmente fornita per (1) (Caswell, 2001).  $A_{i,j}(t)$  è il numero di "discendenti" di tipo  $i$  al tempo  $t+1$  generato da un individuo di tipo  $j$  al tempo  $t$ . La sensibilità di  $\lambda$  rispetto a  $A_{i,j}(t)$  è proporzionale alla popolazione stabile di tipo  $j$  al tempo  $t$ ,  $r_j(t)$  e al valore riproduttivo di tipo  $i$  al tempo  $t+1$ ,  $\ell_i(t+1)$ . Gli analoghi di (6) per i modelli periodici in tempo continuo strutturati per età si trovano in (Bacaër e Abdurahman, 2008, equazioni (10) - (11)) ma si ottengono anche andando al limite con (6).

Il tasso di crescita non è l'unico parametro interessante. In epidemiologia, molta attenzione è rivolta alla riproducibilità. Nella biologia evolutiva, l'entropia evolutiva, che differisce dal tasso di crescita ma è strettamente correlata ad esso, avrebbe un ruolo importante (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Una domanda naturale è di adattare questi due parametri al caso periodico. Questo è l'argomento delle sezioni 3 e 4. Spieghiamo o ricordiamo solo come vengono calcolati. Non viene fatto alcun tentativo per ottenere una formula esplicita per la loro sensibilità rispetto ai parametri. In pratica, le analisi di sensibilità possono essere eseguite digitalmente. Ma questo non è affatto esplicativo.

Nella sezione 3, presentiamo una definizione e una formula pratica per la riproducibilità nei modelli matriciali di popolazioni con coefficienti periodici della forma

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

$F(t)$  modella la riproduzione e  $T(t)$  descrive le transizioni. Assumiamo

- $F(t+m) = F(t)$ ,  $T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0$ ,  $T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- il raggio spettrale della matrice quadrata  $T(m-1)T(m-2) \cdots T(0)$  è strettamente inferiore a 1: la popolazione si estingue se non c'è riproduzione.

Con queste ipotesi, lo dimostriamo  $\mathcal{R}_0$  è il raggio spettrale della matrice

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

$I$  indica la matrice di identità di dimensioni adeguate. Se inoltre la matrice  $C$  data da (5) è irriducibile, allora

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

La formula (8) e le disuguaglianze (9) generalizzano i risultati ottenuti per un ambiente costante ( $m=1$ );  $\mathcal{R}_0$  è quindi il raggio spettrale di  $F(I-T)^{-1}$  (Cushing e Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li e Schneider, 2002). Quest'ultimo risultato è già la generalizzazione della formula di Leslie (in modelli a matrice strutturati per età) a modelli a matrice strutturati in tipi. Per altri lavori su  $\mathcal{R}_0$  in modelli periodici a tempo continuo, vedi (Bacaër e Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaër e Ouifki, 2007; Wang e Zhao, 2008).

Nella sezione 4, menzioniamo brevemente alcune formule relative all'entropia evolutiva  $H$  nel contesto di modelli a tempo discreto con un ambiente periodico, in particolare la relazione con il tasso di crescita  $\lambda$ . Uno studio dettagliato che include ambienti casuali si trova in (Arnold et al., 1994).

## 2. Analisi di sensibilità

### 2.1 La formula (6)

Cominciamo con alcune osservazioni preliminari prima di provare la formula (6).  $p(t)$  è un vettore con  $k_t$  componenti. Per tutto il numero intero  $t$ ,  $A(t)$  è una matrice positiva con  $k_{t+1}$  linee e  $k_t$  colonne. Più,  $k_{t+m} = k_t$  e  $A(t+m) = A(t)$ . La dimensione della matrice quadrata  $C$  data da (5) è  $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$ . Il raggio spettrale di  $C$  è  $\lambda$ . Partiamo dal presupposto che la matrice  $C$  è irriducibile. Ciò è particolarmente vero se  $C$  non ha riga o colonna zero e se  $A^*(0)$  è irriducibile (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.2.33). Dal teorema di Perron e Frobenius (Seneta, 2006, teorema 1.5) risulta che si può trovare un autovettore sulla sinistra  $L$  e un autovettore sulla destra  $R$  della matrice  $C$  associata all'autovalore  $\lambda$ ,

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

e tutti i componenti dei due vettori sono strettamente positivi. I vettori  $L$  e  $R$  sono unici ad eccezione di una costante moltiplicativa. Scriviamo  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  e  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ , dove ciascuno  $\ell(t)$  e  $r(t)$  è un vettore con  $k_t$  componenti. Inoltre, estendiamo la definizione di  $\ell(t)$  e di  $r(t)$  a tutti i numeri interi  $t$  in modo che  $\ell(t+m) = \ell(t)$  e  $r(t+m) = r(t)$ . In questo modo, (10) può essere riscritto per tutte le  $t$  nel modulo

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

Un semplice calcolo lo dimostra  $C^m$  è la matrice diagonale per blocchi:

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

e  $A^*(t)$  è dato da (3). Poiché  $\lambda$  è il raggio spettrale di  $C$ ,  $\lambda^m$  è il raggio spettrale di  $C^m$ . matrici  $A^*(t)$  con  $0 \leq t \leq m-1$  sono permutazioni cicliche reciproche. Hanno quindi lo stesso raggio spettrale di  $A^*(0)$ . L'abbiamo notato  $\Lambda$  nell'introduzione. Quindi  $\Lambda$  è anche il raggio spettrale della matrice sul lato destro di (12) e  $\Lambda = \lambda^m$ . Con (10), abbiamo

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

Utilizzando (12),

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

pertanto  $\ell(t)$  è anche un autovettore a sinistra e  $r(t)$  un autovettore a destra di  $A^*(t)$  associato con autovalore  $\Lambda = \lambda^m$ . Usando (11), abbiamo

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

Quindi abbiamo

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

In altre parole, il valore riproduttivo totale aumenta esponenzialmente come nei modelli a tempo continuo in un ambiente costante (Fisher, 1930) o periodico (Bacaër e Abdurahman, 2008, appendice A). Si noti che la definizione di valore riproduttivo usata da Tuljapurkar (2000, equazione (3.1.8)) per i modelli in un ambiente variabile arbitrario non coincide con la nostra quando è specializzata nel caso periodico. Da (11), vediamo anche che se  $\tau = 0$  e  $p(0) = r(0)$ , noi abbiamo  $p(t) = \lambda^t r(t)$ . Da (13), otteniamo

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

Poiché si ritiene che la matrice  $C$  sia irriducibile, l'autovalore  $\lambda$  è un autovalore semplice (Seneta, 2006, Teorema 1.5). Con  $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ , deriva da (Caswell, 1978, equazione (10)) o dalla teoria classica dei disturbi (Kato, 1984) che

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

$L_{\alpha}$  è l'elemento in posizione  $\alpha$  di  $L$  e  $R_{\beta}$  è l'elemento in posizione  $\beta$  del vettore  $R$ . Ma nota che se  $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$  (modulo  $\kappa$ ) e  $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$  con  $0 \leq t \leq m-1$ ,  $1 \leq i \leq k_{t+1}$  e  $1 \leq j \leq k_t$ , noi abbiamo  $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ,  $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ ,  $R_{\beta} = r_j(t)$ , e

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

a causa di (14). Quindi la formula della sensibilità (6) alla fine risulta da (15). Perché  $\Lambda = \lambda^m$ , esiste un legame evidente tra la formula di sensibilità per  $\lambda$  e quella per  $\Lambda$

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

## 2.2 Limite continuo di modelli strutturati per età

Consideriamo come in (Skellam, 1967) il caso particolare in cui ciascuna matrice  $A(t)$  è una "matrice Leslie" di dimensione fissa  $k$

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

Con (6), abbiamo

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

Queste sono le generalizzazioni al caso periodico delle formule fornite ad esempio in (Goodman, 1971). Consideriamo ora il limite continuo di questo modello, con un passo temporale  $\delta \rightarrow 0$ , con  $k \rightarrow +\infty$  e  $m \rightarrow +\infty$  ma con  $m\delta = \theta$  costante. La funzione discreta  $f_i(t)$  affronterà, con un piccolo abuso nella notazione, una funzione continua  $f(t, x)$  con  $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ . Allo stesso modo, possiamo introdurre un tasso di mortalità continuo  $\mu(t, x)$  e autofunzioni continue  $\ell(t, x)$  e  $r(t, x)$  associato al limite continuo del modello di Leslie, in particolare le equazioni di McKendrick e von Foerster. Vedi (Michel et al., 2005, equazioni (5.5) - (5.6)) e (Bacaër e Abdurahman, 2008, equazioni (5) e (7)). Per un piccolo disturbo  $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ , il tasso di crescita per periodo  $\Lambda$  è tale che  $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ . Se  $\varepsilon \rightarrow 0$ , con da (16), (17) e (18),

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

Al limite  $m \rightarrow +\infty$ , otteniamo

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

Tra il tasso di crescita per periodo  $\Lambda$  e il tasso di crescita istantaneo  $\rho$ , abbiamo la relazione

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

Quindi abbiamo  $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$  con  $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ . Con (19), otteniamo una formula per  $\rho^{(1)}$  che è identico a (Bacaër e Abdurahman, 2008, equazioni (8) e (11)), come ci si potrebbe aspettare. Un limite simile in (18) fornisce la sensibilità rispetto a  $s_\alpha(t)$ . Otteniamo le formule (8) e (10) da Bacaër e Abdurahman (2008), che corrispondono a piccole variazioni del tasso di mortalità nel modello temporale continuo.

### 3. Riproducibilità

#### 3.1 Definizione nel caso periodico

Per le equazioni di rinnovo

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

con una matrice positiva  $K(t, x)$  con  $K(t+m, x) = K(t, x)$  per un numero intero  $m$ , definiamo la riproducibilità  $\mathcal{R}_0$  come raggio spettrale dell'operatore lineare

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

sullo spazio delle periodiche funzioni discrete del periodo  $m$ . Condizioni sul kernel  $K$  e su  $\nu$ , simili a quelle di (Thieme, 1984) per equazioni di rinnovo periodiche continue nel tempo, possono garantire che  $\mathcal{R}_0 = 1$  è in effetti la soglia per il comportamento asintotico della seconda equazione di rinnovo in (20). Si noti che una definizione di  $\mathcal{R}_0$  simile a (21) è riportato in (Bacaër e Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaer e Ouifki, 2007) per i modelli a tempo continuo. In un ambiente costante, abbiamo  $K(t, x) = K(x)$ . La definizione basata su (21) implica facilmente questo  $\mathcal{R}_0$  è il raggio spettrale della matrice di prossima generazione  $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ , che è la solita definizione di  $\mathcal{R}_0$  in un ambiente costante (Diekmann e Heesterbeek, 2000). Nel §3.3, lo dimostreremo  $\mathcal{R}_0 = 1$  funge da soglia nel caso particolare del §3.2.

#### 3.2 Calcolo di $\mathcal{R}_0$ Se $A(t) = F(t) + T(t)$

Prendi il modello (7). Il vettore di nascite al tempo  $t$  è

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

Abbiamo quindi

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

Ripetendo questo processo, otteniamo  $n(t)$  un'equazione di rinnovo (20) con

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

Con  $x=1$ , abbiamo  $K(t, 1) = F(t)$ : un prodotto "vuoto" di matrici è uguale alla matrice identità.

Ora che  $K(t, x)$  è stato identificato,  $\mathcal{R}_0$  è il raggio spettrale di (21). Il nostro obiettivo è mostrare che è anche il raggio spettrale di una certa matrice, vale a dire (8). Da un punto di vista pratico, è facile chiedere a un software matematico di calcolare il raggio spettrale di (8). Passiamo alla prova. Definiamo

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

Si noti che il raggio spettrale di  $T^*(t)$  è uguale a quello della sua permutazione circolare  $T^*(0)$ , che è strettamente inferiore a 1 per ipotesi.  $I - T^*(t)$  è quindi invertibile e  $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ . Con una funzione periodica  $u(t)$ , un semplice cambio di indici e (22) danno

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

con

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

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

Ma  $\mathcal{R}_0$  è il raggio spettrale dell'operatore lineare (21) sullo spazio delle funzioni periodiche del periodo  $m$  con valori in  $\mathbb{R}^{k_t}$  al momento  $t$ . Questo spazio si identifica con tutti i vettori  $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ . Quindi (23) lo dimostra  $\mathcal{R}_0$  è anche il raggio spettrale della matrice  $\mathcal{F}\Theta$ ,

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- $\Theta$  è un array  $m \times m$  di sotto-matrici, con  $\Theta_{t,s}$  ( $0 \leq t, s \leq m-1$ ) nella "linea"  $t+1$  e "colonna"  $s+1$ .

$\mathcal{N}^{-1}$  è la matrice sul lato destro di (8). Possiamo verificarlo facilmente  $\Theta$  moltiplicato per  $\mathcal{N}$  dà la matrice identità. Quindi abbiamo  $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$  e  $\mathcal{R}_0$  è il raggio spettrale della matrice  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ .

#### 3.3 Disuguaglianze tra $\mathcal{R}_0$ e $\lambda$

La dimostrazione è una generalizzazione al caso periodico di quello di (Li e Schneider, 2002) e si basa su proprietà di matrici positive, non necessariamente irriducibili, che sono riassunte in (Berman e Plemmons, 1979, p. 26-30). Introduciamo la notazione  $\sigma(\cdot)$  per il raggio spettrale di una matrice e la notazione

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

per la matrice (5). Perché

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

E perché  $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$  è una matrice positiva, esiste secondo un vettore positivo e diverso da (Berman e Plemmons, 1979, teorema 2.1.1)  $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$  con

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

Quindi abbiamo  $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ , vale a dire

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

con  $\phi(m) = \phi(0)$ . Supponiamo ora che  $\mathcal{R}_0 > 0$ . Abbiamo quindi

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

Ma  $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  è irriducibile per ipotesi. Poiché l'irriducibilità di una matrice dipende solo dalla nullità delle voci (Berman e Plemmons, 1979, teorema 2.2.7), la matrice  $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  è anche irriducibile. L'equazione (24) lo dimostra  $\Phi$  è un autovettore positivo di quest'ultima matrice associata all'autovalore 1. Quindi i componenti di  $\Phi$  sono in realtà strettamente positivi (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.1.4). Ne consegue (Berman e Plemmons, 1979, corollario 2.1.12) che

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

Supponiamo innanzitutto che  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ . Per due matrici positive  $M_1$  e  $M_2$ ,  $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$  (Berman e Plemmons, 1979, Teorema 2.1.5). Quindi abbiamo

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

Abbiamo così  $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ . La stessa prova funziona per il caso in cui  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  ma con tutto  $\leq$  sostituito da  $\geq$ . Questo da  $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ .

### 3.4 Un'interpretazione

La matrice secondaria  $(\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$  è una matrice con  $k_{t+1}$  linee e  $k_{s+1}$  colonne. Con la definizione di  $\Theta_{t,s}$ , possiamo verificare che la voce nella riga  $i$  e nella colonna  $j$  di  $F(t)\Theta_{t,s}$  è l'aspettativa del numero di discendenti nati nel compartimento  $i$  tra tempi  $t$  e  $t+1$  (modulo  $m$ ) di un individuo nato nel compartimento  $j$  tra tempi  $s$  e  $s+1$  (modulo  $m$ ). pertanto  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$  è una specie di matrice di prossima generazione (Diekmann e Heesterbeek, 2000), la popolazione è strutturata per stagione di nascita come in (Gourley e Lawrence, 1977) o (Caswell, 2001, § 13.3.1).

## 4. Alcune osservazioni sull'entropia

Assumiamo

- $p(t+1) = A(t)p(t)$  con la condizione iniziale  $p(\tau)$
- $A(t)$  è una matrice positiva e periodica del periodo  $m$
- la matrice  $C$  data da (5) è irriducibile
- la matrice  $A^*(\tau)$  definito da (3) è primitivo.

Con  $\lambda$ ,  $\ell(t)$  e  $r(t)$  definito come sopra,

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

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

Si noti che (13) e (14) lo implicano  $\pi(t)$  e  $\omega(t)$  definiti da (25) sono vettori di probabilità, con  $\omega(t+m) = \omega(t)$ . L'equazione  $p(t+1) = A(t)p(t)$  è equivalente a  $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ . La prima equazione in (11) è equivalente a

- $P(t)$  è una matrice stocastica per linee
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ .

La seconda equazione in (11) è equivalente a

- $Q(t)$  è una matrice stocastica per linee
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ .

Si noti anche che

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

$P(t)$  definisce quindi una catena di Markov progressiva e disomogenea con una distribuzione stazionaria periodica nel tempo  $\omega(t)$ , mentre  $Q(t)$  definisce una catena Markov retrograda.

Il tasso di entropia, o "entropia evolutiva", di queste periodiche catene di Markov nel tempo è

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

Se  $m = 1$ , le equazioni (25), (26) e (27) coincidono con le formule di (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). In effetti, il caso disomogeneo nel tempo, incluso il caso di ambienti casuali, è già stato ben studiato (Arnold et al., 1994). Per le catene periodiche di Markov, vedi anche (Ge et al., 2006).

Come in un ambiente costante, possiamo verificare che l'entropia sia collegata al tasso di crescita  $\lambda$  dall'equazione  $\log \lambda = H + \Phi$  se il "potenziale riproduttivo"  $\Phi$  è definito da

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

In effetti, la stocastica da linee di  $P(t)$  e l'equazione  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$  implica questo

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

Come in un ambiente costante,  $\Phi$  è generalmente diverso da zero. Quindi massimizzare  $H$  è diverso dal massimizzare  $\rho = \log \lambda$ . Ma a differenza degli ambienti costanti, non esistono formule semplici per gli autovettori  $\ell(t)$  e  $r(t)$  anche se lo ipotizziamo  $A(t)$  è una matrice di Leslie. Di conseguenza, sembra difficile ottenere formule semplici esplicite per la sensibilità di  $H$  rispetto agli input  $A_{i,j}(t)$ . È possibile utilizzare solo metodi numerici.

Sarebbe interessante dimostrare per le versioni periodiche dei modelli considerati da (Demetrius et al., 2007; Demetrius e Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009) che  $H$  è ancora una buona misura del valore adattativo darwiniano. Questo potrebbe essere oggetto di futuri lavori.

## 5. conclusione

Questo articolo propone due nuove formule: una per la sensibilità del tasso di crescita in un ambiente periodico che è più semplice di quella di Caswell e Trevisan; l'altro per la riproducibilità in un ambiente periodico. Inoltre, generalizziamo alle disuguaglianze del caso periodico tra  $\lambda$  e  $\mathcal{R}_0$  dimostrato da Cushing e Zhou in un ambiente costante. Generalizziamo anche al caso periodico un'equazione relativa al tasso di crescita e all'entropia dell'evoluzione.

A nostro avviso, la formula per  $\mathcal{R}_0$  in un ambiente periodico è molto probabile che sia utile a breve termine. Il parametro  $\mathcal{R}_0$  è infatti diventato molto popolare tra gli epidemiologi. Una conferenza è stata persino organizzata solo su questo argomento (Parigi, 29-31 ottobre 2008). Inoltre, vi è un crescente interesse per i cambiamenti climatici, una delle potenziali conseguenze è l'emergere o la rinascita di malattie trasmesse da vettori, come la malaria, la febbre dengue, la febbre del Nilo occidentale o la chikungunya, nelle regioni in cui queste malattie erano sparite. Tutte queste malattie mostrano forti fluttuazioni stagionali dovute alla popolazione vettoriale.  $\mathcal{R}_0$  è intimamente legato alla percentuale di vettori che devono essere uccisi o alla percentuale di persone che devono essere vaccinate per prevenire le epidemie. Il solito metodo di calcolo  $\mathcal{R}_0$  "Localmente" per ogni mese dell'anno utilizzando densità vettoriali non ha base in termini di soglia epidemica non appena la scala temporale di un'epidemia supera alcuni mesi. La nostra formula per  $\mathcal{R}_0$  dà la soglia corretta. Possiamo anche usare questa formula per studiare la sensibilità a un piccolo cambiamento climatico, in particolare se il cambiamento non è uniforme durante l'anno, ad esempio con temperature estive più alte ma temperature invernali più basse. Alcuni parametri del modello come i tassi di fertilità e mortalità e i periodi di incubazione possono essere direttamente correlati alla temperatura.

## Grazie

Le sezioni 3 e 4 sono state aggiunte in seguito alle osservazioni dei relatori. JAJ Metz e O. Diekmann hanno suggerito l'interpretazione del §3.4.

## Riferimenti bibliografici

- W. D. Hamilton, (1966), The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.
- L. Demetrius, (1969), The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components, *Math. Biosci.* 4, 129–136.
- L. A. Goodman, (1971), On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theor. Pop. Biol.* 2, 339–354.
- H. Caswell, (1978), A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theor. Pop. Biol.* 14, 215–230.
- J. G. Skellam (1967) in L. M. Le Cam, J. Neyman (Eds), *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* vol. 4 : biology and problems of health, University of California Press, Berkeley, pp. 179–205.
- H. Caswell, M. C. Trevisan, (1994), The sensitivity analysis of periodic matrix models, *Ecology* 75, 1299–1303.
- M. Lesnoff, P. Ezanno, H. Caswell, (2003), Sensitivity analysis in periodic matrix models : A postscript to Caswell and Trevisan, *Math. Comput. Model.* 37, 945–948.
- H. Caswell (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* 2nd ed, Sinauer Associates, Sunderland MA.
- J. S. Gear, C. E. Burns, (2007), Evaluating effects of low quality habitats on regional population growth in *Peromyscus leucopus* : Insights from field-parameterized spatial matrix models, *Landscape Ecol.* 22, 45–60.
- H. U. Wittmer, R. A. Powell, C. M. King, (2007), Understanding contributions of cohort effects to growth rates of fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 76, 946–956.
- J. A. Gervais, C. M. Hunter, R. G. Anthony, (2006), Interactive effects of prey and p, p'-DDE on burrowing owl population dynamics, *Ecol. Appl.* 16, 666–677.

- C. M. Hunter, H. Caswell, (2005), The use of the vec–permutation matrix in spatial matrix population models, *Ecol. Model.* 188, 15–21.
- B. J. Ripley, H. Caswell, (2006), Recruitment variability and stochastic population growth of the soft–shell clam, *Mya arenaria*, *Ecol. Model.* 193, 517–530.
- M. C. Vavrek, (1997), Within–population variation in demography of *Taraxacum officinale* : season– and size–dependent survival, growth and reproduction, *J. Ecol.* 85, 277–287.
- S. K. Mertens, F. van den Bosch, J. A. P. Heesterbeek, (2002), Weed populations and crop rotations : Exploring Dynamics of a structured periodic system, *Ecol. Appl.* 12, 1125–1141.
- A. S. Davis, P. M. Dixon, M. Liebman, (2004), Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography, *Ecol. Appl.* 14, 655–668.
- C. Alfonso–Corrado, R. Clark–Tapia, A. Mendoza, (2007), Demography and management of two clonal oaks : *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central México, *For. Ecol. Manag.* 251, 129–141.
- J. A. Steets, T. M. Knight, T. –L. Ashman, (2007), The interactive effects of herbivory and mixed mating for the population dynamics of *Impatiens capensis*, *Amer. Natur.* 170, 113–127.
- S. Ramula, (2008), Responses to the timing of damage in an annual herb : Fitness components versus population performance, *Basic and Applied Ecology* 9, 233–242.
- R. S. Gourley, C. E. Lawrence, (1977), Stable population analysis in periodic environments, *Theor. Pop. Biol.* 11, 49–59.
- J. Brommer, H. Kokko, H. Pietiäinen, (2000), Reproductive effort and reproductive value in periodic environments, *Amer. Natur.* 155, 454–472.
- N. Bacaër, X. Abdurahman, (2008), Resonance of the epidemic threshold in a periodic environment, *J. Math. Biol.* 57, 649–673.
- R. A. Fisher (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford.
- L. Demetrius, (1974), Demographic parameters and natural selection, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71, 4645–4647.
- L. Arnold, V. M. Gundlach, L. Demetrius, (1994), Evolutionary formalism for products of positive random matrices. *Ann. Appl. Prob.* 4, 859–901.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, G. Ochs, (2004), Complexity and demographic stability in population models, *Theor. Pop. Biol.* 65, 211–225.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness and the intensity of natural selection : Studies in sensitivity analysis, *J. Theor. Biol.* 249, 641–653.
- L. Demetrius, M. Ziehe, (2007), Darwinian fitness, *Theor. Pop. Biol.* 72, 323–345.
- L. Demetrius, V. M. Gundlach, G. Ochs, (2009), Invasion exponents in biological networks. *Physica A* 388, 651–672.
- J. M. Cushing, Y. Zhou, (1994), The net reproductive value and stability in structured population models. *Natural Resource Modeling* 8, 1–37.
- J. M. Cushing (1998) *An Introduction to Structured Population Dynamics*. SIAM, Philadelphia.
- C. –K. Li, H. Schneider, H. , (2002), Applications of Perron–Frobenius theory to population dynamics. *J. Math. Biol.* 44, 450–462.
- N. Bacaër, S. Guernaoui, (2006), The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality. *J. Math. Biol.* 53, 421–436.
- N. Bacaër, (2007), Approximation of the basic reproduction number  $R_0$  for vector–borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091.
- N. Bacaër, R. Ouifki, (2007), Growth rate and basic reproduction number for population models with a simple periodic factor, *Math. Biosci.* 210, 647–658.
- W. Wang, X. Zhao, (2008), Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments. *J. Dyn. Diff. Equat.* 20, 699–717.
- P. Michel, S. Mischler, B. Perthame, (2005), General relative entropy inequality : an illustration on growth models, *J. Math. Pures Appl.* 84, 1235–1260.
- A. Berman, R. J. Plemmons (1979) *Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences*, Academic Press, New York.
- E. Seneta (2006) *Non–negative Matrices and Markov Chains*, Springer, New York.
- S. Tuljapurkar (1990) *Population Dynamics in Variable Environments*, Springer, New York.
- T. Kato (1984) *Perturbation Theory for Linear Operators*, Springer, Berlin.
- H. R. Thieme, (1984), Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations. *J. Integ. Equ.* 7, 253–277.
- O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases*. Wiley, Chichester.
- H. Ge, D. Q. Jiang, M. Qian, (2006), A simple discrete model of Brownian motors : time–periodic Markov chains. *J. Stat. Phys.* 123, 831–859.