

# 母集団の周期行列モデル：成長率、再現性、エントロピー

—

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement、ボンディ、フランス  
nicolas.bacaer@ird.fr

## 概要

この記事では、母集団の周期行列モデルの3つの異なる側面について検討します。最初に、成長率 $\lambda$ の感度分析の式を取得します。これは、CaswellとTrevisanが見つけたものよりも簡単です。第二に、再現性の公式を一般化します $R_0$  定期的な環境の場合、一定の環境で。また、 $\lambda$ と $R_0$  クッシングと周によって証明されました。第三に、いくつかのコメントは、デメトリウスによって導入された進化的エントロピー $H$ の概念と、定期的なケースでの成長率 $\lambda$ との関連について行われています。

## 1.はじめに

1世紀ほど前、ロトカは人口が指数関数的に増加する傾向がある、年齢によって線形かつ構造化された連続時間で人口統計モデルを研究しました。成長率は $\rho$ です。レスリーを含む数人の著者は、1940年代にロトカモデルに類似した離散時間モデルを研究しました。

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

正のプリミティブ行列 $A$ を使用します。 $\lambda$ が $A$ のスペクトル半径である場合、母集団は次のように指数関数的に増加する傾向があります。 $\lambda^t$ 。ハミルトンは1960年代に、各年齢での出生率と死亡率の小さな変化に対する $\rho$ の感度を研究しました (Hamilton, 1966)。Demetrius (1969)、Goodman (1971)、Caswell (1978)などは、離散時間モデルにおける $\lambda$ の感度を研究しました。

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

$\ell$  左側の固有ベクトルです。 $\ell A = \lambda \ell$ 、 $r$ は右側の固有ベクトル、 $Ar = \lambda r$ 、の $A$ 固有値 $\lambda$ に関連付けられています。 $\langle \cdot, \cdot \rangle$  実数ベクトルの通常のスカラー積を示します。

1960年代にスケルラム (1967) は周期行列モデルの研究を始めました

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

と $A(t+m) = A(t)$ 。この一般化が必要なのは、動植物の多くの種が繁殖率と死亡率を持っているためです。周期的な要因とは別に、人口は常に指数関数的に増加する傾向があります。 $\lambda^t$ 。 $\Lambda = \lambda^m$  マトリックスのスペクトル半径

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

1990年代に、CaswellおよびTrevisan (1994) は、 $\Lambda$ の感度を調査しました。彼らは行列の等価性を証明しました

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

' 行列の転置を示します。 $v(t)$  左側の固有ベクトルであり、 $w(t)$  の右側の固有ベクトル

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

固有値associatedに関連付けられています。レズノフ等。(2003) わずかに異なる式を証明しました：

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

キャスウェルの本の第2版(2001, p. 358)にある式(2)は、特にフィールド生物学者によって使用されます。マウス(Grear and Burns, 2007年)、イタチ(Wittmer et al., 2007年)、フクロウ(Gervais et al., 2006年)、タカとカモメ(Hunter and Caswell, 2005)、アサリ(Ripley and Caswell, 2006)、タンポポ(Vavrek, 1997)、さまざまな草(Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004)、オーク(Alfonso-Corrado et al., 2007)、ケーブインパチエンス(Steets et al., 2007)、メドウスウィート(Ramula, 2008)など。この記事の最初の目的は、 $\lambda$  (および  $\Lambda = \lambda^m$ )。実際、Gourley、ローレンス(1977)は、既に $\lambda$ は、行列のスペクトル半径であることに気づいたこと、

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

常に行列Cは既約であると仮定します。(Brommer et al., 2000)のように左側の固有ベクトルを考えます。

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

右側に固有ベクトル

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

Cの固有値 $\lambda$ に関連付け。の定義を拡張します $\ell(t)$  そして  $r(t)$  そのため  $\ell(t+m) = \ell(t)$  そして  $r(t+m) = r(t)$ 。セクション2でそれを示します

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

(2) や (4) とは異なり、(6) の解釈は、通常(1)に与えられたものを単純に一般化したものです(Caswell, 2001)。  $A_{i,j}(t)$  種類の数であるI「子孫」時間におけるT+I型の個体によって生成J時刻でtは。に関する $\lambda$ の感度  $A_{i,j}(t)$ 時間tでのタイプjの安定した母集団に比例します。  $r_j(t)$ 、および時間t+Iでのタイプiの生殖値に、  $\ell_i(t+1)$ 。年齢で構成された連続時間の周期モデルの(6)の類似体は、(Bacaer and Abdurahman, 2008, Equations (10) - (11)) にありますが、(6)。

成長率だけが興味深いパラメータではありません。疫学では、再現性に多くの注意が払われています。進化生物学では、成長率とは異なるがそれに密接に関連している進化的エントロピーが重要な役割を果たすでしょう

(Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009)。自然な問題は、これら2つのパラメータを定期的なケースに適応させることです。これは、セクション3と4の主題です。ここでは、それらがどのように計算されるかについての説明または想起します。パラメータに関する感度の明示的な式を取得する試みは行われません。実際には、感度分析はデジタルで行うことができます。しかし、これはほとんど説明的ではありません。

セクション3では、次の形式の周期係数を持つ母集団の行列モデルにおける再現性の定義と実用的な公式を示します。

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

$F(t)$  複製をモデル化し、  $T(t)$  遷移について説明します。とする

- $F(t+m) = F(t)$ 、  $T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0$ 、  $T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$

- 正方行列のスペクトル半径  $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$  厳密には1未満です。繁殖がなければ、人口は絶滅します。

これらの仮説により、 $\mathcal{R}_0$  マトリックスのスペクトル半径

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

$I$ 適切なサイズの単位行列を示します。さらに、(5) で与えられる行列 $C$ が既約であれば、

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

式(8)と不等式(9)は、一定の環境( $m=1$ );  $\mathcal{R}_0$ 次に、のスペクトル半径  $F(I-T)^{-1}$  (Cushing and Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li and Schneider, 2002)。この最後の結果は、レスリーの公式(年齢で構成されたマトリックスモデル)を型で構成されたマトリックスモデルに一般化したものです。その他の作業について  $\mathcal{R}_0$  定期的な連続時間モデルについては、(Bacaer and Guernaoui, 2006; Bacaer, 2007; Bacaer and Ouyfki, 2007; Wang and Zhao, 2008)を参照してください。

セクション4では、周期的環境の離散時間モデルのコンテキストでの進化的エントロピー $H$ に関するいくつかの式、特に成長率 $\lambda$ との関係について簡単に触れます。ランダム環境も含む詳細な研究は、(Arnold et al., 1994)にあります。

## 2.感度分析

### 2.1式(6)

式(6)を証明する前に、いくつかの予備的見解から始めましょう。 $p(t)$ はベクトルです  $k_t$  コンポーネント。すべての整数 $t$ について、 $A(t)$ は正の行列です  $k_{t+1}$  ラインと  $k_t$  列。さらに、 $k_{t+m} = k_t$  そして  $A(t+m) = A(t)$ 。  
(5)で与えられる正方行列 $C$ のサイズは  $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$ 。  $C$ のスペクトル半径は $\lambda$ です。行列 $C$ は既約であると仮定します。これは特に、 $C$ に行または列がゼロでなく、かつ  $A^*(0)$ は既約です (Berman and Plemmons, 1979, Theorem 2.2.33)。ペロンとフロベニウスの定理 (Seneta, 2006, 定理1.5)から、固有値 $\lambda$ に関連付けられた行列 $C$ の左 $L$ の固有ベクトルと右 $R$ の固有ベクトルを見つけることができます。

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

そして、2つのベクトルのすべてのコンポーネントは厳密に正です。ベクトル $L$ と $R$ は、乗法定数を除いて一意です。かきましよう  $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$  そして  $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ 、それぞれ  $\ell(t)$  そして  $r(t)$  はベクトルです  $k_t$  コンポーネント。さらに、の定義を拡張しましょう  $\ell(t)$  との  $r(t)$  すべての整数  $t$ に  $\ell(t+m) = \ell(t)$  そして  $r(t+m) = r(t)$ 。このようにして、(10)は次の形式ですすべての $t$ について書き換えることができます。

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

簡単な計算は、 $C^m$  ブロックごとの対角行列です。

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

そして  $A^*(t)$  (3)で与えられます。 $\lambda$ は $C$ のスペクトル半径なので、 $\lambda^m$ のスペクトル半径  $C^m$ 。行列  $A^*(t)$  と  $0 \leq t \leq m-1$  相互の巡回置換です。したがって、これらのスペクトル半径は  $A^*(0)$ 。はじめにnotedと書きました。したがって、 $\Lambda$ は(12)の右側の行列のスペクトル半径でもあり、 $\Lambda = \lambda^m$ 。(10)で、

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

(12) を使用して、

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

そう  $\ell(t)$  左側の固有ベクトルでもあり、 $r(t)$  の右側の固有ベクトル  $A^*(t)$  固有値に関連付けられています  $\Lambda = \lambda^m$ 。  
 (11) を使用して、

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

だから私たちは

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

言い換えると、一定の環境 (Fisher, 1930年) または周期的な環境 (BacaërおよびAbdurahman, 2008年、付録A) での連続時間モデルの場合と同様に、総生殖値は指数関数的に増加します。Tuljapurkar (2000、方程式 (3.1.8)) が任意の変数環境のモデルに使用する生殖値の定義は、周期的なケースに特化している場合、我々の値と一致しないことに注意してください。(11) から、 $\tau = 0$  そして  $p(0) = r(0)$ 、我々は持っています  $p(t) = \lambda^t r(t)$ 。(13) から、

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

行列  $C$  は既約であると仮定されているため、固有値  $\lambda$  は単純な固有値です (Seneta, 2006、定理1.5)。と  $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ 、それは (Caswell, 1978、式 (10)) または古典的な外乱理論 (Kato, 1984) から

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

$L_{\alpha}$   $L$  の位置  $\alpha$  の要素であり、 $R_{\beta}$  ベクトル  $R$  の位置  $\beta$  の要素です。ただし、 $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$  (モジュロ  $\kappa$ ) および  $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$  と  $0 \leq t \leq m-1$ 、 $1 \leq i \leq k_{t+1}$  そして  $1 \leq j \leq k_t$ 、我々は持っています  $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ 、 $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ 、 $R_{\beta} = r_j(t)$ 、および

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

(14) のためしたがって、感度式 (6) は最終的に (15) から得られます。なぜなら  $\Lambda = \lambda^m$ 、 $\lambda$  の感度式と  $\Lambda$  の感度式の間には明らかなリンクがあります。

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

## 2.2 年齢構成モデルの継続的な制限

(Skellam, 1967) のように、各行列が  $A(t)$  固定サイズ  $k$  の「レスリー行列」

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

(6) で、

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

これらは、たとえば (Goodman, 1971) で与えられた式の周期的なケースの一般化です。次に、このモデルの継続的な限界を考えます。 $\delta \rightarrow 0$ 、 $k \rightarrow +\infty$  そして  $m \rightarrow +\infty$  しかし  $m\delta = \theta$  絶え間ない。離散関数  $f_i(t)$  表記法を少し乱用して、連続関数に近づきます  $f(t, x)$  と  $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ 。同様に、連続死亡率を導入できます  $\mu(t, x)$  と連

続固有関数  $\ell(t, x)$  そして  $r(t, x)$  レスリーモデルの連続極限、つまりマッケンドリックとフォンフェルスターの方程式に関連しています。(Michel et al.、2005、方程式 (5.5) - (5.6) ) および (Bacaer and Abdurahman、2008、方程式 (5) および (7) ) を参照してください。小さな妨害のために  $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ 、期間あたりの成長率  $\Lambda$  は、 $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$  もし  $\varepsilon \rightarrow 0$ 、(16)、(17) および (18) から、

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

限界で  $m \rightarrow +\infty$ 、私達は手に入れました

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

期間あたりの成長率  $\Lambda$  と瞬間的な成長率  $\rho$  の間には、次の関係があります。

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

だから私たちは  $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$  と  $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ 。(19) を使用して、 $\rho^{(1)}$  予想通り、これは (Bacaer および Abdurahman、2008、方程式 (8) および (11) ) と同じです。(18) の同様の制限により、 $s_\alpha(t)$ 。連続時間モデルの死亡率の小さな変動に対応するバカエルとアブドウラマン (2008) から式 (8) と (10) を取得します。

## 3.再現性

### 3.1 定期的な場合の定義

更新方程式について

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

正の行列  $K(t, x)$  と  $K(t+m, x) = K(t, x)$  整数  $m$  の場合、再現性を定義します  $\mathcal{R}_0$  線形演算子のスペクトル半径として

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

周期  $m$  の周期的離散関数の空間について。カーネル  $K$  と  $\nu$  の条件は、(Thieme、1984) のように、時間的に連続する周期的更新方程式の条件と同様に、次のことを保証できます。 $\mathcal{R}_0 = 1$  は確かに (20) の2番目の更新方程式の漸近挙動のしきい値です。の定義に注意してください  $\mathcal{R}_0$  (21) と同様に、連続時間モデルの (Bacaer and Guernaoui、2006; Bacaer、2007; Bacaer and Ouifki、2007) で与えられています。一定の環境では、 $K(t, x) = K(x)$ 。(21) に基づく定義は、 $\mathcal{R}_0$  次世代行列のスペクトル半径  $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$ 、これは通常の見方です  $\mathcal{R}_0$  一定の環境で (Diekmann and Heesterbeek、2000)。 $\S 3.3$  では、それを示します  $\mathcal{R}_0 = 1$   $\S 3.2$  の特定の環境のしきい値として機能します。

### 3.2 の計算 $\mathcal{R}_0$ もし $A(t) = F(t) + T(t)$

モデル (7) を取り上げます。時間  $t$  における出生のベクトルは

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

私たちは

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

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

このプロセスを繰り返すことにより、 $n(t)$  次の更新方程式 (20)

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

では、 $X=1$ 、我々は持っています  $K(t, 1) = F(t)$  : 行列の「空の」積は単位行列と同じです。

今  $K(t, x)$  識別された、 $\mathcal{R}_0$  (21) のスペクトル半径です。私たちの目標は、それが特定の行列のスペクトル半径、つまり (8) であることを示すことです。実用的な観点からは、数学的なソフトウェアに (8) のスペクトル半径を計算するように依頼するのは簡単です。証明に移りましょう。私たちは定義します

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

のスペクトル半径が  $T^*(t)$  その循環置換のそれと同じです  $T^*(0)$ 、これは仮定により厳密に1未満です。  $I - T^*(t)$  したがって、可逆であり、 $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ 。周期関数を使って  $u(t)$ 、インデックスの簡単な変更と (22) を与える

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

と

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

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

だが  $\mathcal{R}_0$  は値が次の周期  $m$  の周期関数の空間上の線形演算子 (21) のスペクトル半径です  $\mathbb{R}^{k_t}$  時間のトン。このスペースはすべてのベクトルで識別されます  $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ 。(23) は  $\mathcal{R}_0$  マトリックスのスペクトル半径でもあります  $\mathcal{F}\Theta$ 、

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- $\Theta$  配列です  $m \times m$  サブ行列の  $\Theta_{t,s}$  ( $0 \leq t, s \leq m-1$ ) 「行」で  $t+1$  そして「コラム」  $s+1$ 。

$\mathcal{N}^{-1}$  (8) の右側の行列です。簡単に確認できます  $\Theta$  掛ける  $\mathcal{N}$  単位行列を与えます。だから私たちは  $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$  そして  $\mathcal{R}_0$  マトリックスのスペクトル半径  $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ 。

### 3.3間の不等式 $\mathcal{R}_0$ そして $\lambda$

証明は、(Li and Schneider, 2002) の定期的なケースの一般化であり、(Berman and Plemmons, 1979, p. 26-30) に要約されている、必ずしも既約ではない正行列の特性に基づいています。表記を紹介しましょう  $\sigma(\cdot)$  行列のスペクトル半径と表記

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

マトリックス用 (5) なぜなら

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

そして、 $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$  は正の行列であり、(Berman and Plemmons, 1979, theorem 2.1.1) に従って存在し、正で非ゼロのベクトル  $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$  と

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

だから私たちは  $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ 、つまり

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

と  $\phi(m) = \phi(0)$ 。今それを仮定します  $\mathcal{R}_0 > 0$ 。私たちは

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

だが  $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  仮説では既約です。行列の既約性は入力の無効性にのみ依存するため (Berman and Plemmons、1979、Theorem 2.2.7)、行列  $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$  また、既約です。式 (24) は、 $\Phi$  は、固有値1に関連付けられたこの最後の行列の正の固有ベクトルです。したがって、 $\Phi$  実際には厳密に肯定的です (Berman and Plemmons、1979、Theorem 2.1.4)。(Berman and Plemmons、1979、corollary 2.1.12) によると、

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

最初に  $\mathcal{R}_0 \geq 1$ 。2つの正の行列の場合  $M_1$  そして  $M_2$ 、 $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$  (Berman and Plemmons、1979、Theorem 2.1.5)。だから私たちは

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

このように  $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ 。同じ証明が次の場合にも機能します。 $\mathcal{R}_0 \leq 1$  しかし、すべて  $\leq$  と取り換える  $\geq$ 。これは与える  $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ 。

### 3.4 解釈

サブマトリックス  $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$  の行列です  $k_{t+1}$  ラインと  $k_{s+1}$  列。の定義で  $\Theta_{t,s}$ 、行  $i$  と列  $j$  のエントリが  $F(t)\Theta_{t,s}$  時間  $s$  と  $s+1$  (モジュール  $m$ ) の間にコンパートメント  $j$  で生まれた個人の時間  $t$  と  $t+1$  (モジュール  $m$ ) の間にコンパートメント  $i$  で生まれた子孫の数の期待値です。そう  $\mathcal{FN}^{-1}$  は一種の次世代マトリックス (Diekmann and Heesterbeek、2000) であり、人口は (Gourley and Lawrence、1977) または (Caswell、2001、§13.3.1) のように誕生シーズンによって構成されます。

## 4. エントロピーに関する注意

とする

- $p(t+1) = A(t)p(t)$  初期状態で  $p(\tau)$
- $A(t)$  周期  $m$  の正の周期行列です
- (5) で与えられる行列  $C$  は既約です
- マトリックス  $A^*(\tau)$  (3) で定義されているのはプリミティブです。

と  $\lambda$ 、 $\ell(t)$  そして  $r(t)$  上記のように定義され、

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

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

(13) と (14) は、 $\pi(t)$  そして  $\omega(t)$  (25) で定義される確率ベクトルは、 $\omega(t+m) = \omega(t)$ 。方程式  $p(t+1) = A(t)p(t)$  に相当  $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ 。(11) の最初の方程式は、

- $P(t)$  線による確率行列です
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ 。

(11) の2番目の方程式は、

- $Q(t)$  線による確率行列です
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ 。

また注意してください

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

$P(t)$  したがって、時間的に周期的な定常分布を持つ漸進的不均一マルコフ連鎖を定義します  $\omega(t)$ 、 $Q(t)$  逆行マルコフ連鎖を定義します。

時間におけるこれらの周期的マルコフ連鎖のエントロピー率、つまり「進化的エントロピー」は

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

$m=1$  の場合、方程式 (25)、(26) および (27) は (Demetrius、1974; Demetrius et al.、2004; Demetrius et al.、2007) の式と一致します。実際、不規則な環境の場合を含む、時間の不均一なケースはすでに十分に研究されています (Arnold et al.、1994)。定期的なマルコフ連鎖については、(Ge et al.、2006) も参照してください。

一定の環境の場合と同様に、エントロピーが成長率  $\lambda$  にリンクされていることを次の方程式で検証できます。  
 $\log \lambda = H + \Phi$  「生殖能力」の場合  $\Phi$  によって定義されます

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

確かに、次の行による確率性  $P(t)$  そして方程式  $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$  それを暗示する

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

一定の環境のように、 $\Phi$  通常、ゼロとは異なります。したがって、 $H$ の最大化は最大化とは異なります  $\rho = \log \lambda$ 。しかし、定数環境とは異なり、固有ベクトルの単純な式はありません  $\ell(t)$  そして  $r(t)$  それを仮定しても  $A(t)$  レスリー行列です。その結果、入力に関する  $H$ の感度の明示的な単純な式を取得することは難しいようです  $A_{i,j}(t)$ 。数値法しか使用できません。

(Demetrius et al.、2007; Demetrius and Ziehe、2007; Demetrius et al.、2009) によって検討されたモデルの定期的なバージョンについて、 $H$ がダーウィンの適応値の優れた尺度であることを示すことは興味深いでしょう。これは、今後の作業の対象になる可能性があります。

## 5. 結論

この記事では、2つの新しい公式を提案しています。もう1つは、定期的な環境での再現性です。さらに、 $\lambda$ との間の不等式の周期的なケースに一般化します。 $\mathcal{R}_0$  クッシングと周によって一定の環境で証明されました。また、成長の速度と進化のエントロピーを関連付ける方程式を周期的なケースに一般化します。

私たちの意見では、式  $\mathcal{R}_0$  定期的な環境では、短期的に役立つ可能性が最も高いです。パラメータ  $\mathcal{R}_0$  確かに疫学者の間で非常に人気があります。会議もこのテーマのみで開催されました (パリ、2008年10月29~31日)。さらに、気候変動への関心が高まっています。潜在的な結果の1つは、マラリア、デング熱、西ナイル熱、チクングニアなどの媒介動物感染症の発生または再発です。これらの病気はなくなりました。これらの疾患はすべて、媒介動物の個体群により強い季節変動を示します。 $\mathcal{R}_0$  発生を防ぐために殺される必要があるベクトルの割合またはワクチン接種される必要がある人々の割合に密接に関連しています。通常の方法  $\mathcal{R}_0$  流行のタイムスケールが数か月を超えるとすぐに、月次ベクトル密度を使用してその年の各月について「ローカルに」は流行のしきい値に関して根拠がなくなります。の式  $\mathcal{R}_0$  正しいしきい値を与えます。また、この式を使用して、特に夏の気温が高く冬の気温が低くなるなど、年間の変動が均一でない場合に、小さな気候変動に対する感度を調べることもできます。出生率、死亡率、潜伏期間などの特定のモデルパラメータは、温度に直接関係します。

ありがとう

報告者のコメントに続いて、セクション3および4が追加されました。JAJ MetzとO. Diekmannは、§3.4の解釈を提案しました。

## 参考文献

- 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, Philadelphie.
- 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.