

Periodieke matrixmodellen van populaties: groeisnelheid, reproduceerbaarheid en entropie

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

Nicolas Bacaër

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

Overzicht

Dit artikel behandelt drie verschillende aspecten van periodieke matrixmodellen van populaties. Eerst krijgen we een formule voor de gevoeligheidsanalyse van de groeisnelheid λ die eenvoudiger is dan die van Caswell en Trevisan. Ten tweede generaliseren we de formule voor reproduceerbaarheid \mathcal{R}_0 in een constante omgeving in het geval van een periodieke omgeving. We generaliseren ook ongelijkheden tussen λ en \mathcal{R}_0 bewezen door Cushing en Zhou. Ten derde worden enkele opmerkingen gemaakt over het idee van evolutionaire entropie H , geïntroduceerd door Demetrius, en het verband met de groeisnelheid λ in het periodieke geval.

1. Inleiding

Ongeveer een eeuw geleden bestudeerde Lotka een demografisch model in continue tijd, lineair en gestructureerd naar leeftijd, waarin de bevolking de neiging heeft exponentieel te groeien. De groeisnelheid is ρ . Verschillende auteurs, waaronder Leslie, bestudeerden in de jaren veertig een discreet-tijdmodel vergelijkbaar met het Lotka-model,

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

met een positieve en primitieve matrix A . Als λ de spectrale straal van A is, heeft de populatie de neiging exponentieel te groeien als λ^t . Hamilton onderzocht in de jaren zestig de gevoeligheid van ρ voor kleine veranderingen in vruchtbaarheid en sterftecijfers op elke leeftijd (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) en anderen bestudeerden de gevoeligheid van λ in het discrete tijdmodel:

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

ℓ is een eigenvector aan de linkerkant, $\ell A = \lambda \ell$, en r een eigenvector aan de rechterkant, $A r = \lambda r$, van A geassocieerd met de eigenwaarde λ . $\langle \cdot, \cdot \rangle$ duidt het gebruikelijke scalaire product van echte vectoren aan.

In de jaren zestig begon Skellam (1967) met het bestuderen van periodieke matrixmodellen

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

met $A(t+m) = A(t)$. Deze veralgemening is nodig omdat veel soorten dieren en planten vruchtbaarheids- en sterftecijfers hebben die sterk worden beïnvloed door de seizoenen. Behalve een periodieke factor, groeien populaties nog steeds exponentieel, zoals λ^t . $\Lambda = \lambda^m$ is de spectrale straal van de matrix

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

In de jaren negentig bestudeerden Caswell en Trevisan (1994) de gevoeligheid van Λ . Ze bewezen matrixgelijkheid

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

' duidt de omzetting van matrices aan. $v(t)$ is een eigenvector aan de linkerkant en $w(t)$ een eigenvector rechts van

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

geassocieerd met de eigenwaarde Λ . Lesnoff et al. (2003) bleek een iets andere formule:

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

Formule (2), gevonden in de tweede editie van Caswell's boek (2001, p. 358), wordt met name gebruikt door veldbiologen. Het is voor veel populaties gebruikt: muizen (Gear and Burns, 2007), hermelijnen (Wittmer et al., 2007), uilen (Gervais et al., 2006), haviken en meeuwen (Hunter en Caswell, 2005), venusschelpen (Ripley en Caswell, 2006), paardebloemen (Vavrek, 1997), verschillende grassen (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), eiken (Alfonso-Corradó et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), weidemelampyres (Ramula, 2008), etc. De eerste doelstelling van ons artikel is om te wijzen op een eenvoudigere gevoeligheidsformule voor λ (en $\Lambda = \lambda^m$). Inderdaad, Gourley en Lawrence (1977) hebben al opgemerkt dat λ de spectrale straal van de matrix C is, met

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

We gaan er altijd van uit dat de matrix C onherleidbaar is. Beschouw als in (Brommer et al., 2000) een eigenvector aan de linkerkant

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

en een eigenvector aan de rechterkant

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

van C geassocieerd met de eigenwaarde λ . We breiden de definitie van uit $\ell(t)$ en $r(t)$ zodat $\ell(t+m) = \ell(t)$ en $r(t+m) = r(t)$. We laten dat in sectie 2 zien

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

In tegenstelling tot (2) en (4), is de interpretatie van (6) een simpele veralgemening van die welke gewoonlijk wordt gegeven voor (1) (Caswell, 2001). $A_{i,j}(t)$ is het aantal type i "afstammelingen" op tijdstip $t+1$ gegenereerd door een individu van type j op tijdstip t . De gevoeligheid van λ ten opzichte van $A_{i,j}(t)$ is evenredig met de stabiele populatie van type j op tijdstip t , $r_j(t)$, en naar de reproductieve waarde van type i op tijdstip $t+1$, $\ell_i(t+1)$. Analogen van (6) voor periodieke modellen in continue tijd gestructureerd naar leeftijd zijn te vinden in (Bacaër en Abdurahman, 2008, vergelijkingen (10) - (11)) maar ze worden ook verkregen door met (6) tot het uiterste te gaan).

De groeisnelheid is niet de enige interessante parameter. In de epidemiologie wordt veel aandacht besteed aan reproduceerbaarheid. In de evolutiebiologie zou evolutionaire entropie, die verschilt van de groeisnelheid maar er nauw mee verwant is, een belangrijke rol spelen (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius en Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Een natuurlijke vraag is om deze twee parameters aan te passen aan het periodiek geval. Dit is het onderwerp van secties 3 en 4. We leggen alleen uit of herinneren ons hoe ze zijn berekend. Er wordt geen poging gedaan om een expliciete formule te verkrijgen voor hun gevoeligheid met betrekking tot de parameters. In de praktijk kunnen gevoeligheidsanalyses digitaal worden uitgevoerd. Maar dit is nauwelijks verklarend.

In sectie 3 presenteren we een definitie en een praktische formule voor reproduceerbaarheid in matrixmodellen van populaties met periodieke coëfficiënten van de vorm

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

$F(t)$ modelleert de reproductie en $T(t)$ beschrijft overgangen. Wij nemen aan

- $F(t+m) = F(t), T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- de spectrale straal van de vierkante matrix $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$ is strikt kleiner dan 1: de populatie is uitgestorven als er geen reproductie is.

Met deze hypothesen laten we dat zien \mathcal{R}_0 is de spectrale straal van de matrix

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

I geeft de identiteitsmatrix van geschikte grootte aan. Als bovendien de matrix C gegeven door (5) onherleidbaar is, dan

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

De formule (8) en de ongelijkheden (9) generaliseren resultaten die zijn verkregen voor een constante omgeving ($m=1$); \mathcal{R}_0 is dan de spectrale straal van $F(I-T)^{-1}$ (Cushing en Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li en Schneider, 2002). Dit laatste resultaat is al de veralgemening van Leslie's formule (in matrixmodellen gestructureerd naar leeftijd) naar matrixmodellen gestructureerd in typen. Voor ander werk aan \mathcal{R}_0 in periodieke modellen met continue tijd, zie (Bacaër en Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaer en Ouifki, 2007; Wang en Zhao, 2008).

In paragraaf 4 noemen we kort enkele formules met betrekking tot de evolutionaire entropie H in de context van discrete-tijdmodellen met een periodieke omgeving, in het bijzonder de relatie met de groeisnelheid λ . Een gedetailleerde studie die ook willekeurige omgevingen omvat, is te vinden in (Arnold et al., 1994).

2. Gevoeligheidsanalyse

2.1 De formule (6)

Laten we beginnen met een paar inleidende opmerkingen voordat we formule (6) bewijzen. $p(t)$ is een vector met k_t componenten. Voor alle gehele getallen t , $A(t)$ is een positieve matrix met k_{t+1} lijnen en k_t kolommen. Bovendien $k_{t+m} = k_t$ en $A(t+m) = A(t)$. De grootte van de vierkante matrix C gegeven door (5) is $\kappa = k_0 + \cdots + k_{m-1}$. De spectrale straal van C is λ . We nemen aan dat de matrix C onherleidbaar is. Dit is met name het geval als C geen rij of kolom met nul heeft en als $A^*(0)$ is onherleidbaar (Berman and Plemmons, 1979, Theorem 2.2.33). Uit de stelling van Perron en Frobenius (Seneta, 2006, Stelling 1.5) volgt dat we een eigenvector links L en een eigenvector rechts R van de matrix C geassocieerd met de eigenwaarde λ kunnen vinden,

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

en alle componenten van de twee vectoren zijn strikt positief. De vectoren L en R zijn uniek, behalve een multiplicatieve constante. Laten we schrijven $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ en $R = (r(0), \dots, r(m-1))$, où chaque $\ell(t)$ en $r(t)$ is een vector met k_t componenten. Laten we bovendien de definitie van uitbreiden $\ell(t)$ en van $r(t)$ tot alle gehele getallen t zodat $\ell(t+m) = \ell(t)$ en $r(t+m) = r(t)$. Op deze manier kan (10) voor alle t in het formulier worden herschreven

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

Een simpele berekening laat dat zien C^m is de diagonale matrix met blokken:

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

en $A^*(t)$ wordt gegeven door (3). Omdat λ de spectrale straal van C is, λ^m is de spectrale straal van C^m . Matrices $A^*(t)$ met $0 \leq t \leq m-1$ zijn cyclische permutaties van elkaar. Ze hebben daarom dezelfde spectrale straal als $A^*(0)$. We hebben het opgemerkt Λ in de inleiding. Dus Λ is ook de spectrale straal van de matrix aan de rechterkant van (12) en $\Lambda = \lambda^m$. Met (10) hebben we

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

Met behulp van (12),

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

Dus $\ell(t)$ is ook een eigenvector aan de linkerkant en $r(t)$ een eigenvector rechts van $A^*(t)$ geassocieerd met eigenwaarde $\Lambda = \lambda^m$. Met (11) hebben we

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

Dus we hebben

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

Met andere woorden, de totale reproductieve waarde neemt exponentieel toe zoals in de modellen met continue tijd in een constante (Fisher, 1930) of periodieke (Bacaër en Abdurahman, 2008, appendix A) omgeving. Merk op dat de definitie van reproductieve waarde die wordt gebruikt door Tuljapurkar (2000, vergelijking (3.1.8)) voor modellen in een willekeurige variabele omgeving niet samenvalt met de onze wanneer deze gespecialiseerd is in het periodieke geval. Vanaf (11) zien we ook dat als $\tau = 0$ en $p(0) = r(0)$, men heeft $p(t) = \lambda^t r(t)$. Van (13) krijgen we

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

Aangezien aangenomen wordt dat de matrix C onherleidbaar is, is de eigenwaarde λ een simpele eigenwaarde (Seneta, 2006, Stelling 1.5). Met $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ volgt uit (Caswell, 1978, vergelijking (10)) of uit de klassieke theorie van verstoringen (Kato, 1984) dat

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

L_{α} is het element op positie α van L , en R_{β} het element in positie β de vector R . Maar merk op dat als $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ (modulo κ) en $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ met $0 \leq t \leq m-1$, $1 \leq i \leq k_{t+1}$ en $1 \leq j \leq k_t$, men heeft $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$, $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$, $R_{\beta} = r_j(t)$, en

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

vanwege (14). Dus de gevoeligheidsformule (6) komt uiteindelijk voort uit (15). Omdat $\Lambda = \lambda^m$ is er een duidelijk verband tussen de gevoeligheidsformule voor λ en die voor Λ

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

2.2 Continue limiet van leeftijdstructureerde modellen

Laten we eens kijken naar (in Skellam, 1967) het specifieke geval waarin elke matrix $A(t)$ is een "Leslie matrix" van vaste grootte k

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

Met (6) hebben we

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

Dit zijn de veralgemeningen van het periodieke geval van de formules die bijvoorbeeld zijn gegeven in (Goodman, 1971). Laten we nu eens kijken naar de continue limiet van dit model, met een tijdsstap $\delta \rightarrow 0$, met $k \rightarrow +\infty$ en $m \rightarrow +\infty$ maar met $m\delta = \theta$ constante. De discrete functie $f_i(t)$ zal, met een beetje misbruik in de notatie, een continue functie benaderen $f(t, x)$ met $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$. Evenzo kunnen we een continu sterftecijfer invoeren $\mu(t, x)$ en continue eigenfuncties $\ell(t, x)$ en $r(t, x)$ geassocieerd met de continue limiet van het Leslie-model, namelijk de vergelijkingen van McKendrick en von Foerster. Zie (Michel et al., 2005, vergelijkingen (5.5) - (5.6)) en (Bacaër en Abdurahman, 2008, vergelijkingen (5) en (7)). Voor een kleine storing $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ is het groeipercentage per periode dat zodanig $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ als $\varepsilon \rightarrow 0$, met vanaf (16), (17) en (18),

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

Op de limiet $m \rightarrow +\infty$, we verkrijgen

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

Tussen de groeisnelheid per periode Λ en de instantane groeisnelheid ρ hebben we de relatie

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

Dus we hebben $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ met $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$. Met (19) krijgen we een formule voor $\rho^{(1)}$ die identiek is aan (Bacaër en Abdurahman, 2008, vergelijkingen (8) en (11)), zoals te verwachten is. Een vergelijkbare limiet in (18) geeft de gevoeligheid met betrekking tot $s_{\alpha}(t)$. We verkrijgen formules (8) en (10) van Bacaër en Abdurahman (2008), die overeenkomen met kleine variaties in het sterftecijfer in het continue tijdmodel.

3. Reproduceerbaarheid

3.1 Definitie in het periodiek geval

Voor de vernieuwingsvergelijkingen

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

met een positieve matrix $K(t, x)$ met $K(t+m, x) = K(t, x)$ voor een geheel getal m definiëren we de reproduceerbaarheid \mathcal{R}_0 als de spectrale straal van de lineaire operator

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

op de ruimte van periodieke discrete functies van periode m . Voorwaarden aan de kern K en aan v , vergelijkbaar met die van (Thieme, 1984) voor periodieke vernieuwingsvergelijkingen die in de tijd continu zijn, kunnen garanderen dat $\mathcal{R}_0 = 1$ is inderdaad de drempel voor het asymptotische gedrag van de tweede vernieuwingsvergelijking in (20). Merk op dat een definitie van \mathcal{R}_0 vergelijkbaar met (21) wordt gegeven in (Bacaër en Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007; Bacaer en Oufiki, 2007) voor continue tijdmodellen. In een constante omgeving hebben we $K(t, x) = K(x)$. De definitie gebaseerd op (21) impliceert dat gemakkelijk \mathcal{R}_0 is de spectrale straal van de volgende generatie matrix $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$, wat de gebruikelijke definitie is van \mathcal{R}_0 in een constante omgeving (Diekmann en Heesterbeek, 2000). In §3.3 laten we dat zien $\mathcal{R}_0 = 1$ dient als een drempel in het specifieke geval van §3.2.

3.2 Berekening van \mathcal{R}_0 als $A(t) = F(t) + T(t)$

Neem het model (7). De vector van geboorten op tijdstip t is

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

We hebben dan

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

Door dit proces te herhalen, krijgen we voor $n(t)$ een vernieuwingsvergelijking (20) met

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

Met $x=1$ hebben we $K(t, 1) = F(t)$: een "leeg" product van matrices is gelijk aan de identiteitsmatrix.

Dat $K(t, x)$ werd geïdentificeerd, \mathcal{R}_0 is de spectrale straal van (21). Ons doel is om te laten zien dat het ook de spectrale straal van een bepaalde matrix is, namelijk (8). Merk op dat het vanuit praktisch oogpunt gemakkelijk is om wiskundige software te vragen om de spectrale straal van (8) te berekenen. Laten we naar het bewijs gaan. We definiëren

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

Merk op dat de spectrale straal van $T^*(t)$ is hetzelfde als die van zijn circulaire permutatie $T^*(0)$, die volgens veronderstelling strikt kleiner is dan 1. $I - T^*(t)$ is daarom omkeerbaar en $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$. Met een periodieke functie $u(t)$, een simpele verandering van indices en (22) geven

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

met

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

Maar \mathcal{R}_0 is de spectrale straal van de lineaire operator (21) over de ruimte van periodieke functies van periode m met waarden in \mathbb{R}^{k_t} op het moment t . Deze ruimte identificeert zich met alle vectoren $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \cdots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$. Dus (23) laat dat zien \mathcal{R}_0 is ook de spectrale straal van de matrix $\mathcal{F}\Theta$,

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ is een array $m \times m$ van submatrices, met $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) in de rij " $t+1$ " en "kolom" $s+1$.

\mathcal{N}^{-1} is de matrix aan de rechterkant van (8). We kunnen dat gemakkelijk verifiëren Θ vermenigvuldigd met \mathcal{N} geeft de identiteitsmatrix. Dus we hebben $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ en \mathcal{R}_0 is de spectrale straal van de matrix $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$.

3.3 Ongelijkheden tussen \mathcal{R}_0 en λ

Het bewijs is een veralgemening naar het periodieke geval van dat van (Li en Schneider, 2002) en is gebaseerd op eigenschappen van positieve matrices, niet noodzakelijkerwijs onherleidbaar, die zijn samengevat in (Berman and Plemmons, 1979, p. 26-30). Laten we de notatie introduceren $\sigma(\cdot)$ voor de spectrale straal van een matrix en de notatie

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

voor de matrix (5). Omdat

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

en omdat $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ is een positieve matrix, er bestaat volgens (Berman en Plemmons, 1979, stelling 2.1.1) een positieve en niet-nulvector $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$ met

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

Dus we hebben $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$. Het is te zeggen

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

met $\phi(m) = \phi(0)$. Stel nu dat $\mathcal{R}_0 > 0$. We hebben dan

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

Maar $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ is onherleidbaar door hypothese. Aangezien de onherleidbaarheid van een matrix alleen afhangt van de nietigheid van de inputs (Berman en Plemmons, 1979, Stelling 2.2.7), is de matrix $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ is ook onherleidbaar. Vergelijking (24) laat dat zien Φ is een positieve eigenvector van deze laatste matrix behorende bij de eigenwaarde 1. Dus de componenten van Φ zijn eigenlijk strikt positief (Berman en Plemmons, 1979, Stelling 2.1.4). Uit (Berman en Plemmons, 1979, uitvloeisel 2.1.12) volgt dat

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

Stel eerst dat $\mathcal{R}_0 \geq 1$. Voor twee positieve matrices M_1 en M_2 , $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (Berman and Plemmons, 1979, Stelling 2.1.5). Dus we hebben

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

We hebben dus $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$. Hetzelfde bewijs werkt voor het geval waar $\mathcal{R}_0 \leq 1$ maar met alles \leq vervangen door \geq . Dit geeft $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$.

3.4 Een interpretatie

De submatrix $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ is een matrix met k_{t+1} lijnen en k_{s+1} kolommen. Met de definitie van $\Theta_{t,s}$ kunnen we controleren of de invoer in regel i en kolom j van $F(t)\Theta_{t,s}$ is de verwachting van het aantal nakomelingen in compartiment i geboren tussen tijden t en $t+1$ (modulo m) van een individu geboren in compartiment j tussen tijden s en $s+1$ (modulo m). Dus \mathcal{FN}^{-1} is een soort matrix van de volgende generatie (Diekmann en Heesterbeek, 2000), waarbij de populatie wordt gestructureerd volgens het geboorteseizoen zoals in (Gourley en Lawrence, 1977) of (Caswell, 2001, §13.3.1).

4. Enkele opmerkingen over entropie

Wij nemen aan

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ met de beginconditie $p(\tau)$
- $A(t)$ is een positieve en periodieke matrix van periode m
- de matrix C gegeven door (5) is onherleidbaar
- de matrix $A^*(\tau)$ gedefinieerd door (3) is primitief.

Met λ , $\ell(t)$ en $r(t)$ zoals hierboven gedefinieerd,

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

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

Merk op dat (13) en (14) dat impliceren $\pi(t)$ en $\omega(t)$ gedefinieerd door (25) zijn kansvectoren, met $\omega(t+m) = \omega(t)$. De vergelijking $p(t+1) = A(t)p(t)$ is gelijk aan $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$. De eerste vergelijking in (11) komt overeen met

- $P(t)$ is een stochastische matrix door lijnen
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$.

De tweede vergelijking in (11) komt overeen met

- $Q(t)$ is een stochastische matrix door lijnen
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$.

Merk ook op dat

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

$P(t)$ definieert daarom een progressieve inhomogene Markov-keten met een periodieke stationaire verdeling in de tijd $\omega(t)$, terwijl $Q(t)$ definieert een retrograde Markov-ketting.

De snelheid van entropie, of "evolutionaire entropie", van deze periodieke Markov-ketens in de tijd is

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

Als $m=1$, vallen vergelijkingen (25), (26) en (27) samen met de formules van (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). In feite is het tijdhomogene geval, inclusief het geval van willekeurige omgevingen, al goed bestudeerd (Arnold et al., 1994). Zie ook voor periodieke Markov-ketens (Ge et al., 2006).

Net als in een constante omgeving kunnen we verifiëren dat de entropie door de vergelijking is gekoppeld aan de groeisnelheid $\lambda \log \lambda = H + \Phi$ als het "reproductieve potentieel" Φ wordt gedefinieerd door

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

Inderdaad, de stochasticiteit door lijnen van $P(t)$ en de vergelijking $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ impliceren dat

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

Net als in een constante omgeving, Φ is over het algemeen verschillend van nul. Maximaliseren H is dus anders dan maximaliseren $\rho = \log \lambda$. Maar in tegenstelling tot constante omgevingen zijn er geen eenvoudige formules voor eigenvectoren $\ell(t)$ en $r(t)$ zelfs als we dat aannemen $A(t)$ is een Leslie-matrix. Bijgevolg lijkt het moeilijk om expliciete eenvoudige formules te verkrijgen voor de gevoeligheid van H met betrekking tot de inputs $A_{i,j}(t)$. Alleen numerieke methoden kunnen worden gebruikt.

Het zou interessant zijn om voor periodieke versies van de modellen die worden overwogen (Demetrius et al., 2007; Demetrius en Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009) aan te tonen dat H nog steeds een goede maatstaf is voor de darwinistische adaptieve waarde. Dit kan het onderwerp zijn van toekomstig werk.

5. Conclusie

Dit artikel stelt twee nieuwe formules voor: een voor de gevoeligheid van de groeisnelheid in een periodieke omgeving die eenvoudiger is dan die van Caswell en Trevisan; de andere voor reproduceerbaarheid in een periodieke omgeving. Verder generaliseren we naar de periodieke ongelijkheden tussen λ en \mathcal{R}_0 bewezen door Cushing en Zhou in een constante omgeving. We veralgemenen ook naar het periodiek geval een vergelijking met betrekking tot de groeisnelheid en de entropie van evolutie.

Naar onze mening is de formule voor \mathcal{R}_0 in een periodieke omgeving is op korte termijn waarschijnlijk nuttig. De parameter \mathcal{R}_0 is inderdaad erg populair geworden onder epidemiologen. Alleen over dit onderwerp werd zelfs een conferentie georganiseerd (Parijs, 29-31 oktober 2008). Daarnaast is er een groeiende belangstelling voor klimaatverandering, een van de mogelijke gevolgen is de opkomst of heropleving van door vectoren overgedragen ziekten, zoals malaria, dengue, West-Nijlkoorts of chikungunya, in regio's waar deze ziekten waren verdwenen. Deze ziekten vertonen allemaal sterke seizoensfluctuaties als gevolg van de vectorpopulatie. \mathcal{R}_0 is nauw verbonden met het percentage vectoren dat moet worden gedood of het percentage mensen dat moet worden gevaccineerd om uitbraken te voorkomen. De gebruikelijke berekeningsmethode \mathcal{R}_0 "Lokaal" voor elke maand van het jaar met gebruikmaking van maandelijks vectordichtheden heeft geen basis voor de epidemiedrempel zodra de tijdschaal van een epidemie een paar maanden overschrijdt. Onze formule voor \mathcal{R}_0 geeft de juiste drempel. We kunnen deze formule ook gebruiken om de gevoeligheid voor een kleine klimaatverandering te bestuderen, vooral als de verandering niet uniform is in het jaar, met bijvoorbeeld hogere zomertemperaturen maar lagere wintertemperaturen. Bepaalde modelparameters zoals vruchtbaarheid en sterftecijfers en incubatietijden kunnen direct gerelateerd zijn aan temperatuur.

Bedankt

De secties 3 en 4 zijn toegevoegd naar aanleiding van de opmerkingen van de rapporteurs. JAJ Metz en O. Diekmann suggereerden de interpretatie van §3.4.

Bibliografische referenties

- 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.