

Периодические матричные модели популяций: скорость роста, воспроизводимость и энтропия

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, Бонди, Франция
nicolas.bacaer@ird.fr

резюме

В данной статье рассматриваются три различных аспекта периодических матричных моделей популяций. Во-первых, мы получаем формулу для анализа чувствительности скорости роста λ , которая проще, чем найденная Касвеллом и Тревизаном. Во-вторых, мы обобщаем формулу воспроизводимости \mathcal{R}_0 в постоянной среде в случае периодической среды. Мы также обобщаем неравенства между λ и \mathcal{R}_0 доказано Кушингом и Чжоу. В-третьих, некоторые замечания сделаны к введенному Деметрием понятию эволюционной энтропии H и ее связи с темпом роста λ в периодическом случае.

1. Введение

Около века назад Лотка изучал демографическую модель в непрерывном времени, линейном и структурированном по возрасту, в котором население имеет тенденцию к экспоненциальному росту. Скорость роста ρ . Несколько авторов, в том числе Лесли, в 1940-х годах изучали модель с дискретным временем, аналогичную модели Лотки,

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

с положительной и примитивной матрицей A . Если λ - спектральный радиус A , популяция имеет тенденцию к экспоненциальному росту λ^t . Гамильтон изучал в 1960-х годах чувствительность ρ к небольшим изменениям коэффициентов рождаемости и смертности в каждом возрасте (Hamilton, 1966). Demetrius (1969), Goodman (1971), Caswell (1978) и другие исследовали чувствительность λ в модели с дискретным временем:

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

ℓ Собственный вектор слева, $\ell A = \lambda \ell$ и r собственный вектор справа, $A r = \lambda r$ A связано с собственным значением λ . $\langle \cdot, \cdot \rangle$ обозначает обычное скалярное произведение вещественных векторов.

В 1960-е годы Скеллам (1967) начал изучать периодические матричные модели.

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

с $A(t+m) = A(t)$, Это обобщение необходимо, потому что многие виды животных и растений имеют коэффициенты фертильности и смертности, которые сильно зависят от времени года. За исключением периодического фактора, население все еще имеет тенденцию к экспоненциальному росту, так как λ^t , $\Lambda = \lambda^m$ спектральный радиус матрицы

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

В 1990-х годах Caswell и Trevisan (1994) изучали чувствительность Λ . Они доказали равенство матриц

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

' обозначает транспонирование матриц. $v(t)$ Собственный вектор слева и $w(t)$ Собственный вектор справа от

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

связано с собственным значением Λ . Lesnoff et al. (2003) доказали немного другую формулу:

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

Формула (2), найденная во втором издании книги Касвелла (2001, с. 358), особенно используется полевыми биологами. Он использовался для многих популяций: мышей (Grear and Burns, 2007), горностаев (Wittmer et al., 2007), сов (Gervais et al., 2006), ястребов и чаек (Hunter and Caswell, 2005), моллюски (Ripley and Caswell, 2006), одуванчики (Vavrek, 1997), различные травы (Mertens et al., 2002; Davis et al., 2004), дубы (Alfonso-Corrado et al., 2007), Cape impatiens (Steets et al., 2007), луговые мелапиры (Ramula, 2008) и др. Первая цель нашей статьи - указать на более простую формулу чувствительности для λ (и $\Lambda = \lambda^m$). Действительно, Гурли и Лоуренс (1977) уже заметили, что λ - спектральный радиус матрицы C , причем

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

Мы всегда будем предполагать, что матрица C неприводима. Рассмотрим, как в (Броммер и др., 2000) собственный вектор слева

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

и собственный вектор справа

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

из C , связанный с собственным значением λ . Мы расширим определение $\ell(t)$ а также $r(t)$ так что $\ell(t+m) = \ell(t)$ а также $r(t+m) = r(t)$, Мы показываем в разделе 2, что

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

В отличие от (2) и (4), интерпретация (6) является простым обобщением того, что обычно дается для (1) (Caswell, 2001). $A_{i,j}(t)$ число «потомков» типа i в момент времени $t+1$, созданное индивидуумом типа j в момент времени t . Чувствительность λ по отношению к $A_{i,j}(t)$ пропорционально стабильной популяции типа j в момент времени t , $r_j(t)$ и репродуктивной ценности типа i в момент времени $t+1$, $\ell_i(t+1)$. Аналоги (6) для периодических моделей в непрерывном времени, структурированном по возрасту, найдены в (Vacaer and Abdurahman, 2008, уравнения (10) - (11)), но они также получены путем перехода к пределу с (6).

Темпы роста - не единственный интересный параметр. В эпидемиологии большое внимание уделяется воспроизводимости. В эволюционной биологии эволюционная энтропия, которая отличается от скорости роста, но тесно связана с ней, будет играть важную роль (Demetrius, 1974; Arnold et al., 1994; Demetrius et al., 2004; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009). Естественным вопросом является адаптация этих двух параметров к периодическому случаю. Это тема разделов 3 и 4. Мы только объясняем или вспоминаем, как они рассчитываются. Не делается попытка получить явную формулу их чувствительности по отношению к параметрам. На практике анализ чувствительности может быть выполнен в цифровом виде. Но это вряд ли объясняет.

В разделе 3 мы даем определение и практическую формулу воспроизводимости в матричных моделях популяций с периодическими коэффициентами вида

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

$F(t)$ моделирует воспроизведение и $T(t)$ описывает переходы. Мы предполагаем

- $F(t+m) = F(t), T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- спектральный радиус квадратной матрицы $T(m-1)T(m-2)\dots T(0)$ строго меньше 1: население вымерло, если нет воспроизводства.

С этими гипотезами мы показываем, что \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы

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

I обозначает единичную матрицу подходящего размера. Кроме того, если матрица C , заданная формулой (5), неприводима, то

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

Формула (8) и неравенства (9) обобщают результаты, полученные для постоянной среды ($m=1$); \mathcal{R}_0 то спектральный радиус $F(I-T)^{-1}$ (Cushing and Zhou, 1994; Cushing, 1998; Li and Schneider, 2002). Этот последний результат уже является обобщением формулы Лесли (в матричных моделях, структурированных по возрасту) на матричные модели, структурированные по типам. Для другой работы на \mathcal{R}_0 в периодических моделях с непрерывным временем см. (Vacaer and Guernaoui, 2006; Vacaer, 2007; Vacaer and Ouifki, 2007; Wang and Zhao, 2008).

В разделе 4 мы кратко упомянем некоторые формулы, касающиеся эволюционной энтропии H в контексте моделей с дискретным временем и периодической средой, в частности, связь со скоростью роста λ . Подробное исследование, включающее случайные среды, найдено в (Arnold et al., 1994).

2. Анализ чувствительности

2.1 Формула (6)

Давайте начнем с нескольких предварительных замечаний, прежде чем доказывать формулу (6). $p(t)$ вектор с k_t компоненты. Для всего целого числа m , $A(t)$ является положительной матрицей с k_{t+1} линии и k_t колонны. Более того, $k_{t+m} = k_t$ а также $A(t+m) = A(t)$, Размер квадратной матрицы C (5) равен $\kappa = k_0 + \dots + k_{m-1}$, Спектральный радиус C равен λ . Предположим, что матрица C неприводима. Это особенно верно, если C не имеет нулевой строки или столбца и если $A^*(0)$ неприводимо (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.2.33). Из теоремы Перрона и Фробениуса (Seneta, 2006, теорема 1.5) следует, что мы можем найти собственный вектор слева L и собственный вектор справа R матрицы C , связанный с собственным значением λ ,

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

и все компоненты двух векторов строго положительны. Векторы L и R являются уникальными, за исключением мультипликативной константы. Давайте напомним $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ а также $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ где каждый $\ell(t)$ а также $r(t)$ вектор с k_t компоненты. Кроме того, давайте расширим определение $\ell(t)$ и из $r(t)$ для всех целых m , так что $\ell(t+m) = \ell(t)$ а также $r(t+m) = r(t)$, Таким образом, (10) можно переписать для всех t в виде

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

Простой расчет показывает, что C^m это диагональная матрица по блокам:

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

а также $A^*(t)$ дается формулой (3). Поскольку λ является спектральным радиусом C , λ^m спектральный радиус C^m , Матрицы $A^*(t)$ с $0 \leq t \leq m-1$ являются циклическими перестановками друг друга. Поэтому они имеют тот же спектральный радиус, что и $A^*(0)$, Мы отметили это во введении. Таким образом, Λ также является спектральным радиусом матрицы в правой части (12) и $\Lambda = \lambda^m$, С помощью (10) имеем

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

Используя (12),

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

Так $\ell(t)$ также собственный вектор слева и $r(t)$ Собственный вектор справа от $A^*(t)$ связано с собственным значением $\Lambda = \lambda^m$, Используя (11), мы имеем

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

Итак, мы имеем

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

Другими словами, общая репродуктивная ценность возрастает экспоненциально, как в моделях с непрерывным временем в постоянной (Fisher, 1930) или периодической (Vasaev and Abdurahman, 2008, приложение А) среде. Обратите внимание, что определение репродуктивной ценности, используемое Tuljapurkar (2000, уравнение (3.1.8)) для моделей в произвольной переменной среде, не совпадает с нашим, когда оно специализируется на периодическом случае. Из (11) мы также видим, что если $\tau = 0$ а также $p(0) = r(0)$, у нас есть $p(t) = \lambda^t r(t)$, Из (13) получаем

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

Поскольку матрица C предполагается неприводимой, собственное значение λ является простым собственным значением (Seneta, 2006, теорема 1.5). C $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ из (Caswell, 1978, уравнение (10)) или из классической теории возмущений следует (Kato, 1984), что

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

L_{α} является элементом в положении α L , и R_{β} является элементом в положении β вектора R . Но учтите, что если $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ (по модулю κ) а также $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ с $0 \leq t \leq m-1$, $1 \leq i \leq k_{t+1}$ а также $1 \leq j \leq k_t$, у нас есть $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$, $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$, $R_{\beta} = r_j(t)$, а также

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

из-за (14). Таким образом, формула чувствительности (6) в конечном итоге получается из (15). Потому что $\Lambda = \lambda^m$, существует очевидная связь между формулой чувствительности для λ и формулой для 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 Непрерывный предел возрастных моделей

Рассмотрим, как в (Skellam, 1967), частный случай, когда каждая матрица $A(t)$ является «матрицей Лесли» фиксированного размера k

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

С помощью (6) имеем

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

Это обобщения для периодического случая формул, приведенных, например, в (Goodman, 1971). Давайте теперь рассмотрим непрерывный предел этой модели с шагом по времени $\delta \rightarrow 0$, с $k \rightarrow +\infty$ а также $m \rightarrow +\infty$ но с $m \delta = \theta$ постоянная. Дискретная функция $f_i(t)$ подойдет, с небольшим злоупотреблением в обозначениях, непрерывной функции $f(t, x)$ с $f_i(t) \simeq f(t \delta, i \delta) \delta$. Точно так же мы можем ввести непрерывный уровень смертности $\mu(t, x)$ и непрерывные собственные функции $\ell(t, x)$ а также $r(t, x)$ связан с непрерывным пределом модели Лесли, а именно с уравнениями Маккендрика и фон Фёрстера. См. (Мишель и др., 2005, уравнения (5.5) - (5.6)) и (Бакаер и Абдурахман, 2008, уравнения (5) и (7)). За небольшое беспокойство $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ скорость роста за период Λ такова, что $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ если $\varepsilon \rightarrow 0$, из (16), (17) и (18),

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

На пределе $m \rightarrow +\infty$, мы получаем

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

Между скоростью роста за период Λ и мгновенной скоростью роста ρ имеем соотношение

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

Итак, мы имеем $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ с $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$, С помощью (19) получаем формулу для $\rho^{(1)}$ что идентично (Vasaev and Abdurahman, 2008, уравнения (8) и (11)), как и следовало ожидать. Аналогичный предел в (18) дает чувствительность по отношению к $s_{\alpha}(t)$. Мы получаем формулы (8) и (10) от Vasaev and Abdurahman (2008), которые соответствуют небольшим изменениям уровня смертности в модели с непрерывным временем.

3. Воспроизводимость

3.1 Определение в периодическом случае

Для уравнений восстановления

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

с положительной матрицей $K(t, x)$ с $K(t+m, x) = K(t, x)$ для целого числа m определим воспроизводимость \mathcal{R}_0 как спектральный радиус линейного оператора

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

на пространстве периодических дискретных функций периода m . Условия на ядре K и на v , аналогичные условиям (Thieme, 1984) для уравнений непрерывного периодического восстановления во времени, могут гарантировать, что $\mathcal{R}_0 = 1$ действительно является порогом асимптотического поведения второго уравнения восстановления в (20). Обратите внимание, что определение \mathcal{R}_0 аналогично (21) приведено в (Vasaer and Guernaoui, 2006; Vasaer, 2007; Vasaer and Ouifki, 2007) для моделей с непрерывным временем. В постоянной среде мы имеем $K(t, x) = K(x)$, Определение, основанное на (21), легко подразумевает, что \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы следующего поколения $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$, которое является обычным определением \mathcal{R}_0 в постоянной среде (Diekmann и Heesterbeek, 2000). В §3.3 мы покажем, что $\mathcal{R}_0 = 1$ служит порогом в частном случае §3.2.

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

Возьмите модель (7). Вектор родов в момент времени t является

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

У нас тогда

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

Повторяя этот процесс, мы получаем для $n(t)$ уравнение обновления (20) с

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

С $x=1$ мы имеем $K(t, 1) = F(t)$: «пустое» произведение матриц равно единичной матрице.

Теперь, когда $K(t, x)$ был идентифицирован, \mathcal{R}_0 спектральный радиус (21). Наша цель - показать, что это также спектральный радиус определенной матрицы, а именно (8). Обратите внимание, что с практической точки зрения легко попросить математическое программное обеспечение рассчитать спектральный радиус (8). Давайте обратимся к доказательству. Мы определяем

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

Обратите внимание, что спектральный радиус $T^*(t)$ такой же, как у его круговой перестановки $T^*(0)$ что строго меньше 1 по предположению. $I - T^*(t)$ поэтому является обратимым и $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$, С периодической функцией $u(t)$ Простое изменение индексов и (22) дают

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

с

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

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

Но \mathcal{R}_0 является спектральным радиусом линейного оператора (21) в пространстве периодических функций периода m со значениями в \mathbb{R}^{k_t} в момент времени t . Это пространство идентифицируется со всеми векторами $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \dots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$, Итак (23) показывает, что \mathcal{R}_0 также спектральный радиус матрицы $\mathcal{F}\Theta$,

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ это массив $m \times m$ субматриц, с $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) в соответствии "t + 1" и "колонна" s + 1,

\mathcal{N}^{-1} это матрица в правой части (8). Мы можем легко проверить, что Θ умножается на \mathcal{N} дает тождественную матрицу. Итак, мы имеем $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ а также \mathcal{R}_0 спектральный радиус матрицы $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$,

3.3 Неравенство между \mathcal{R}_0 а также λ

Доказательство является обобщением периодического случая (Li и Schneider, 2002) и основано на свойствах положительных матриц, не обязательно неприводимых, которые обобщены в (Beran and Plemmons, 1979, p. 26-30). Давайте введем обозначение $\sigma(\cdot)$ для спектрального радиуса матрицы и обозначений

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

для матрицы (5). Потому что

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

и потому что $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ является положительной матрицей, согласно (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.1) существует положительный и ненулевой вектор $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$ с

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

Итак, мы имеем $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$ то есть

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

с $\phi(m) = \phi(0)$, Предположим теперь, что $\mathcal{R}_0 > 0$, У нас тогда

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

Но $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ неприводим по гипотезе. Поскольку неприводимость матрицы зависит только от недействительности элементов (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.2.7), матрица $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ также неснижаемо. Уравнение (24) показывает,

что Φ является положительным собственным вектором этой последней матрицы, связанной с собственным значением 1. Таким образом, компоненты Φ на самом деле строго положительны (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.4). Из (Berman and Plemmons, 1979, следствие 2.1.12) следует, что

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

Предположим сначала, что $\mathcal{R}_0 \geq 1$. Для двух положительных матриц M_1 а также M_2 , $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (Берман и Племмонс, 1979, теорема 2.1.5). Итак, мы имеем

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

У нас есть таким образом $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$. То же самое доказательство работает для случая, когда $\mathcal{R}_0 \leq 1$ но со всеми \leq заменяется \geq . Это дает $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$.

3.4 Интерпретация

Субматрица $(\mathcal{FN}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ это матрица с k_{t+1} линии и k_{s+1} колонны. С определением $\Theta_{t,s}$, Мы можем убедиться, что запись в строке l и столбца j из $F(t)\Theta_{t,s}$ является ожиданием количества потомков, рожденных в отсеке i между моментами t и $t+1$ (по модулю m) индивидуума, рожденного в отсеке j между моментами s и $s+1$ (по модулю m). Так \mathcal{FN}^{-1} является своего рода матрицей следующего поколения (Diekmann and Heesterbeek, 2000), население которой структурируется по сезону рождения, как в (Gourley and Lawrence, 1977) или (Caswell, 2001, §13.3.1).

4. Несколько замечаний по энтропии

Мы предполагаем

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ с начальным условием $p(\tau)$
- $A(t)$ является положительной и периодической матрицей периода m
- матрица C , заданная формулой (5), неприводима
- матрица $A^*(\tau)$ определяется по (3) примитивно.

С λ , $\ell(t)$ а также $r(t)$ как указано выше,

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

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

Обратите внимание, что (13) и (14) подразумевают, что $\pi(t)$ а также $\omega(t)$ (25) - векторы вероятности, причем $\omega(t+m) = \omega(t)$, Уравнение $p(t+1) = A(t)p(t)$ эквивалентно $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$, Первое уравнение в (11) эквивалентно

- $P(t)$ стохастическая матрица по линиям
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$,

Второе уравнение в (11) эквивалентно

- $Q(t)$ стохастическая матрица по линиям
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$,

Также обратите внимание, что

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

$P(t)$ поэтому определяет прогрессивно-неоднородную цепь Маркова с периодическим стационарным распределением по времени $\omega(t)$, пока $Q(t)$ определяет ретроградную цепь Маркова.

Скорость энтропии, или «эволюционной энтропии», этих периодических цепей Маркова во времени

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

Если $m=1$, уравнения (25), (26) и (27) совпадают с формулами (Demetrius, 1974; Demetrius et al., 2004; Demetrius et al., 2007). Фактически, неоднородный по времени случай, включая случай случайных сред, уже хорошо изучен (Arnold et al., 1994). Для периодических цепей Маркова см. Также (Ge et al., 2006).

Как и в постоянной среде, мы можем проверить, что энтропия связана с темпом роста λ с помощью уравнения $\log \lambda = H + \Phi$ если «репродуктивный потенциал» Φ определяется

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

Действительно, стохастичность по линиям $P(t)$ и уравнение $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ подразумевать, что

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

Как в постоянной среде, Φ как правило, отличается от нуля. Таким образом, максимизация H отличается от максимизации $\rho = \log \lambda$. Но, в отличие от постоянных сред, не существует простых формул для собственных векторов $\ell(t)$ а также $r(t)$ даже если мы предположим, что $A(t)$ это матрица Лесли. Следовательно, кажется трудным получить явные простые формулы для чувствительности H относительно входов $A_{i,j}(t)$. Могут быть использованы только численные методы.

Было бы интересно показать для периодических версий моделей, рассматриваемых (Demetrius et al., 2007; Demetrius and Ziehe, 2007; Demetrius et al., 2009), что H все еще является хорошим показателем адаптивного значения Дарвина. Это может быть предметом будущей работы.

5. Заключение

В этой статье предлагаются две новые формулы: одна для чувствительности скорости роста в периодической среде, которая проще, чем у Caswell и Trevisan; другой для воспроизводимости в периодической среде. Кроме того, мы обобщаем на периодические неравенства между λ и \mathcal{R}_0 доказано Кушингом и Чжоу в постоянной среде. Мы также обобщаем на периодический случай уравнение, связывающее скорость роста и энтропию эволюции.

По нашему мнению, формула для \mathcal{R}_0 в периодической среде, скорее всего, будет полезным в краткосрочной перспективе. Параметр \mathcal{R}_0 действительно стал очень популярным среди эпидемиологов. Конференция была даже организована только на эту тему (Париж, 29-31 октября 2008 г.). Кроме того, растет интерес к изменению климата, одним из возможных последствий которого является появление или возрождение трансмиссивных болезней, таких как малярия, лихорадка денге, лихорадка Западного Нила или чикунгунья, в регионах, где эти болезни исчезли. Все эти болезни демонстрируют сильные сезонные колебания из-за популяции переносчиков. \mathcal{R}_0 тесно связан с процентом переносчиков, которые необходимо убить, или процентом людей, которым необходимо сделать прививку для предотвращения вспышек. Обычный метод расчета \mathcal{R}_0 «Локально» для каждого месяца года с использованием месячной плотности векторов не имеет оснований с точки зрения эпидемического порога, как только временной масштаб эпидемии превышает несколько месяцев. Наша формула для \mathcal{R}_0 дает правильный порог. Мы также можем использовать эту формулу для изучения чувствительности к небольшому изменению климата, в частности, если изменение не является равномерным в течение года, например, с более высокими летними температурами, но более низкими зимними температурами. Некоторые параметры модели, такие как коэффициенты рождаемости и смертности и инкубационные периоды, могут быть напрямую связаны с температурой.

Спасибо

Разделы 3 и 4 были добавлены после комментариев докладчиков. JAJ Metz и O. Diekmann предложили интерпретацию §3.4.

Библиографические ссылки

- W. D. Hamilton, (1966), The moulding of senescence by natural selection, *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.
- L. Demetrius, (1969), The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components, *Math. Biosci.* 4, 129–136.
- L. A. Goodman, (1971), On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theor. Pop. Biol.* 2, 339–354.
- H. Caswell, (1978), A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theor. Pop. Biol.* 14, 215–230.
- J. G. Skellam (1967) in L. M. Le Cam, J. Neyman (Eds), *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability vol. 4 : biology and problems of health*, University of California Press, Berkeley, pp. 179–205.
- H. Caswell, M. C. Trevisan, (1994), The sensitivity analysis of periodic matrix models, *Ecology* 75, 1299–1303.
- M. Lesnoff, P. Ezanno, H. Caswell, (2003), Sensitivity analysis in periodic matrix models : A postscript to Caswell and Trevisan, *Math. Comput. Model.* 37, 945–948.
- H. Caswell (2001) *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* 2nd ed, Sinauer Associates, Sunderland MA.
- J. S. Grear, C. E. Burns, (2007), Evaluating effects of low quality habitats on regional population growth in *Peromyscus leucopus* : Insights from field-parameterized spatial matrix models, *Landscape Ecol.* 22, 45–60.
- H. U. Wittmer, R. A. Powell, C. M. King, (2007), Understanding contributions of cohort effects to growth rates of fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 76, 946–956.
- J. A. Gervais, C. M. Hunter, R. G. Anthony, (2006), Interactive effects of prey and p, p' -DDE on burrowing owl population dynamics, *Ecol. Appl.* 16, 666–677.
- C. M. Hunter, H. Caswell, (2005), The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models, *Ecol. Model.* 188, 15–21.
- B. J. Ripley, H. Caswell, (2006), Recruitment variability and stochastic population growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, *Ecol. Model.* 193, 517–530.
- M. C. Vavrek, (1997), Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale* : season- and size-dependent survival, growth and reproduction, *J. Ecol.* 85, 277–287.
- S. K. Mertens, F. van den Bosch, J. A. P. Heesterbeek, (2002), Weed populations and crop rotations : Exploring Dynamics of a structured periodic system, *Ecol. Appl.* 12, 1125–1141.
- A. S. Davis, P. M. Dixon, M. Liebman, (2004), Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography, *Ecol. Appl.* 14, 655–668.
- C. Alfonso-Corradó, R. Clark-Tapia, A. Mendoza, (2007), Demography and management of two clonal oaks : *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central México, *For. Ecol. Manag.* 251, 129–141.
- J. A. Steets, T. M. Knight, T.-L. Ashman, (2007), The interactive effects of herbivory and mixed mating for the population dynamics of *Impatiens capensis*, *Amer. Natur.* 170, 113–127.
- S. Ramula, (2008), Responses to the timing of damage in an annual herb : Fitness components versus population performance, *Basic and Applied Ecology* 9, 233–242.
- R. S. Gourley, C. E. Lawrence, (1977), Stable population analysis in periodic environments, *Theor. Pop. Biol.* 11, 49–59.
- J. Brommer, H. Kokko, H. Pietiäinen, (2000), Reproductive effort and reproductive value in periodic environments, *Amer. Natur.* 155, 454–472.
- N. Bacaër, X. 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.