

人口周期矩阵模型：增长率，可重复性和熵

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

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, 法国邦迪
nicolas.bacaer@ird.fr

摘要

本文考虑了人口周期矩阵模型的三个不同方面。首先，我们获得了用于增长率 λ 敏感性分析的公式，该公式比Caswell和Trevisan所发现的公式更简单。其次，我们推广可重复性的公式 \mathcal{R}_0 在周期性环境中处于恒定环境中。我们还概括了 λ 和之间的不等式 \mathcal{R}_0 由Cushing和Zhou证明。第三，对德米特里乌斯提出的进化熵 H 的概念及其在周期性情况下与增长率 λ 的关系作了一些评论。

1.简介

大约一个世纪前，洛特卡（Lotka）研究了一种连续的，线性的，年龄结构的人口模型，该模型中的人口呈指数增长趋势。增长率为 ρ 。包括莱斯利（Leslie）在内的几位作者在1940年代研究了类似于Lotka模型的离散时间模型，

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

具有正矩阵和原始矩阵 A 。如果 λ 是 A 的光谱半径，则总体趋向于随着 λ^t 。汉密尔顿（Hamilton）在1960年代研究了 ρ 对每个年龄的生育力和死亡率微小变化的敏感性（Hamilton, 1966）。Demetrius（1969），Goodman（1971），Caswell（1978）等在离散时间模型中研究了 λ 的敏感性：

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

ℓ 是左侧的特征向量 $\ell A = \lambda \ell$ 和 r 右边的特征向量， $Ar = \lambda r$ ，共 A 与特征值 λ 相关联。 $\langle \cdot, \cdot \rangle$ 表示实向量的通常标量积。

1960年代Skellam（1967）开始研究周期矩阵模型

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

与 $A(t+m) = A(t)$ 。这种概括是必要的，因为许多动植物种类都具有受季节影响很大的繁殖力和死亡率。除周期性因素外，人口总是趋向于指数增长，因为 λ^t 。 $\Lambda = \lambda^m$ 是矩阵的光谱半径

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

在1990年代，Caswell和Trevisan（1994）研究了 Λ 的敏感性。他们证明了矩阵相等

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

' 表示矩阵的转置。 $v(t)$ 是左侧的特征向量 $w(t)$ 右边的特征向量

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

与特征值 Λ 相关联。Lesnoff等。（2003年）证明了一个略有不同的公式：

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

公式 (2) , 在卡斯韦尔 (Caswell) 的第二版 (2001, p. 358) 中发现, 是野外生物学家特别使用的公式。它已被用于许多种群: 小鼠 (Gear和Burns, 2007年), 白鼬 (Wittmer等人, 2007年), 猫头鹰 (Gervais等人, 2006年), 鹰和海鸥 (Hunter和Caswell), 2005), 蛤 (Ripley和Caswell, 2006), 蒲公英 (Vavrek, 1997), 各种草 (Mertens等, 2002; Davis等, 2004), 橡树 (Alfonso-Corrado等, 2004)。 (2007年), 凤仙花 (Steets等人, 2007年), 草甸lamp鱼 (Ramula, 2008年) 等。本文的首要目标是为 λ (和 $\Lambda = \lambda^m$)。实际上, Gourley和Lawrence (1977) 已经注意到 λ 是矩阵 C 的光谱半径,

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

我们将始终假定矩阵 C 是不可约的。考虑 (Brommer et al., 2000) 左边的特征向量

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

在右边有一个特征向量

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

与特征值 λ 相关的 C 的 C 。我们扩展了 $\ell(t)$ 和 $r(t)$ 以便 $\ell(t+m) = \ell(t)$ 和 $r(t+m) = r(t)$ 。我们在第2节中表明

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

与 (2) 和 (4) 不同, (6) 的解释是对 (1) 通常给出的解释的简单概括 (Caswell, 2001)。 $A_{i,j}(t)$ 是的类型数我“后代”在时间 $t+1$ 的由类型的单个产生 j 在时间 t 。 λ 相对于 $A_{i,j}(t)$ 与在时间 t 的 j 型稳定种群成正比, $r_j(t)$, 以及在时间 $t+1$ 时类型 i 的生殖值, $\ell_i(t+1)$ 。在 (Bacaër和Abdurahman, 2008, 方程 (10) - (11)) 中找到了按年龄构成的连续时间周期模型的 (6) 的类似物, 但它们也可以通过将 (6) 推到极限来获得)。

增长率不是唯一有趣的参数。在流行病学中, 可重复性引起了很多关注。在进化生物学中, 与生长速率不同但与生长速率密切相关的进化熵将发挥重要作用 (Demetrius, 1974; Arnold等, 1994; Demetrius等, 2004; Arnold等, 1994)。 Demetrius和Ziehe, 2007; Demetrius等, 2009)。一个自然的问题是使这两个参数适应周期性情况。这是第3节和第4节的主题。我们仅解释或回顾它们的计算方式。对于它们相对于参数的敏感性, 未尝试获得明确的公式。在实践中, 灵敏度分析可以通过数字方式进行。但这很难解释。

在第3节中, 我们给出了具有以下形式的周期性系数的总体矩阵模型中的可再现性的定义和实用公式

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

$F(t)$ 模拟复制并 $T(t)$ 描述过渡。我们猜测

- $F(t+m) = F(t), \quad T(t+m) = T(t) \quad \forall t$
- $F_{i,j}(t) \geq 0, \quad T_{i,j}(t) \geq 0$
- $\sum_i T_{i,j}(t) \leq 1$
- 方阵的光谱半径 $T(m-1)T(m-2)\cdots T(0)$ 严格小于1: 如果没有繁殖, 人口就灭绝了。

利用这些假设, 我们表明 \mathcal{R}_0 是矩阵的光谱半径

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

I 表示合适大小的单位矩阵。此外，如果由(5)给出的矩阵 C 是不可约的，则

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

公式(8)和不等式(9)概括了在恒定环境($m=1$)； \mathcal{R}_0 然后是 $F(I-T)^{-1}$ (Cushing and Zhou, 1994；Cushing, 1998；Li and Schneider, 2002)。最后的结果已经是将Leslie公式(在按年龄构造的矩阵模型中)推广为按类型构造的矩阵模型。对于其他工作 \mathcal{R}_0 在周期性连续时间模型中，请参见(Bacaër和Guernaoui, 2006；Bacaër, 2007；Bacaer和Ouifki, 2007；Wang和Zhao, 2008)。

在第4节中，我们简要地提到了在具有周期性环境的离散时间模型的上下文中有关演化熵 H 的一些公式，特别是与增长率 λ 的关系。在(Arnold et al., 1994)中可以找到包括随机环境在内的详细研究。

2.敏感性分析

2.1公式(6)

在证明公式(6)之前，让我们先做一些初步说明。 $p(t)$ 是一个向量 k_t 组件。对于所有整数 t ， $A(t)$ 是一个正矩阵 k_{t+1} 线和 k_t 列。此外， $k_{t+m} = k_t$ 和 $A(t+m) = A(t)$ 。由(5)给出的方阵 C 的大小为 $\kappa = k_0 + \dots + k_{m-1}$ 。 C 的光谱半径为 λ 。我们假设矩阵 C 是不可约的。如果 C 没有零行或零列并且如果 $A^*(0)$ 是不可约的(Berman and Plemmons, 1979, Theorem 2.2.33)。根据Perron和Frobenius定理(Seneta, 2006年, 定理1.5)，我们可以在矩阵 C 的左 L 处找到一个特征向量，在右 R 处找到一个与特征值 λ 相关的特征向量，

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

并且两个向量的所有分量都严格为正。向量 L 和 R 是唯一的，除了乘法常数。让我们写 $L = (\ell(0), \dots, \ell(m-1))$ 和 $R = (r(0), \dots, r(m-1))$ ，每个 $\ell(t)$ 和 $r(t)$ 是一个向量 k_t 组件。此外，让我们扩展对 $\ell(t)$ 和 $r(t)$ 所有整数 t 迫使 $\ell(t+m) = \ell(t)$ 和 $r(t+m) = r(t)$ 。这样，可以为形式中的所有 t 重写(10)

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

一个简单的计算表明 C^m 是按块对角矩阵：

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

和 $A^*(t)$ 由(3)给出。因为 λ 是 C 的光谱半径， λ^m 是 C^m 的光谱半径。矩阵 $A^*(t)$ 与 $0 \leq t \leq m-1$ 是彼此的循环排列。因此，它们具有与 $A^*(0)$ 。我们在引言中提到了 Λ 。因此 Λ 也是(12)右边的矩阵的光谱半径 $\Lambda = \lambda^m$ 。对于(10)，我们有

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

使用(12)，

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

所以 $\ell(t)$ 也是左侧的特征向量 $r(t)$ 右边的特征向量 $A^*(t)$ 与特征值相关 $\Lambda = \lambda^m$ 。使用(11)，我们有

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

所以我们有

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

换句话说，在恒定(Fisher, 1930)或周期性(Bacaër和Abdurahman, 2008, 附录A)环境中，总生殖价值与连续时间模型中的指数增长一样。请注意，在任意变量环境中，Tuljapurkar(2000, 公式(3.1.8))对模型使用的生殖价值的定义与我们在周期性情况下的模型的定义不符。从(11)，我们还可以看到 $\tau=0$ 和 $p(0) = r(0)$ ，我们有 $p(t) = \lambda^t r(t)$ 。从(13)，我们得到

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

由于假定矩阵 C 是不可约的，因此特征值 λ 是简单的特征值（Seneta, 2006年, 定理1.5）。用 $1 \leq \alpha, \beta \leq \kappa$ ，它来自（Caswell, 1978, 公式（10））或经典的扰动理论（Kato, 1984），

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

L_{α} 是位于 L 的位置 α 的元素，并且 R_{β} 是向量 R 的位置 β 中的元素。但请注意，如果 $\alpha = k_0 + \dots + k_t + i$ （取模 κ ）和 $\beta = k_0 + \dots + k_{t-1} + j$ 与 $0 \leq t \leq m-1$ ， $1 \leq i \leq k_{t+1}$ 和 $1 \leq j \leq k_t$ ，我们有 $C_{\alpha, \beta} = A_{i, j}(t)$ ， $L_{\alpha} = \ell_i(t+1)$ ， $R_{\beta} = r_j(t)$ 和

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

由于（14）。因此，灵敏度公式（6）最终由（15）得出。因为 $\Lambda = \lambda^m$ ， λ 的灵敏度公式与 Λ 的灵敏度公式之间存在明显的联系

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

2.2 年龄结构模型的连续极限

考虑一下（Skellam, 1967）的特殊情况，其中每个矩阵 $A(t)$ 是固定大小 k 的“莱斯利矩阵”

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

对于（6），我们有

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

这些是对（Goodman, 1971）中给出的公式的周期性情况的概括。现在让我们考虑一下该模型的连续极限 $\delta \rightarrow 0$ ，带有 $k \rightarrow +\infty$ 和 $m \rightarrow +\infty$ 但随着 $m\delta = \theta$ 不变。离散功能 $f_i(t)$ 将在符号上稍加滥用的情况下实现连续功能 $f(t, x)$ 与 $f_i(t) \simeq f(t\delta, i\delta)\delta$ 。同样，我们可以引入连续死亡率 $\mu(t, x)$ 和连续本征函数 $\ell(t, x)$ 和 $r(t, x)$ 与莱斯利模型的连续极限相关联，即麦克肯德里克和冯·福斯特方程。参见（Michel et al., 2005, 公式（5.5）-（5.6））和（Bacaër和Abdurahman, 2008, 公式（5）和（7））。小干扰 $f_i(t) = f_i^{(0)}(t) + \varepsilon f_i^{(1)}(t)$ ，每个周期的增长率 Λ 使得 $\Lambda = \Lambda^{(0)} + \varepsilon \Lambda^{(1)} + o(\varepsilon)$ 如果 $\varepsilon \rightarrow 0$ ，来自（16），（17）和（18），

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

在极限 $m \rightarrow +\infty$ ，我们获得

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

在每个周期的增长率 Λ 与瞬时增长率 ρ 之间，我们具有以下关系：

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

所以我们有 $\rho = \rho^{(0)} + \varepsilon \rho^{(1)} + o(\varepsilon)$ 与 $\Lambda^{(1)} = \theta \Lambda^{(0)} \rho^{(1)}$ 。通过（19），我们获得以下公式： $\rho^{(1)}$ 正如预期的那样，它与（Bacaër和Abdurahman, 2008, 等式（8）和（11））相同。（18）中的类似限制给出了相对于 $s_{\alpha}(t)$ 。我们从Bacaër和Abdurahman（2008）获得公式（8）和（10），它们对应于连续时间模型中死亡率的微小变化。

3.重现性

3.1定期情况下的定义

对于续约方程式

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

具有正矩阵 $K(t, x)$ 与 $K(t+m, x) = K(t, x)$ 对于整数 m , 我们定义了可再现性 \mathcal{R}_0 作为线性算子的谱半径

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

关于周期 m 的周期离散函数的空间。类似于连续时间周期更新方程的 (Thieme, 1984) 的条件, 内核 K 和 ν 的条件可以保证: $\mathcal{R}_0 = 1$ 的确是 (20) 中第二个更新方程的渐近行为的阈值。请注意, \mathcal{R}_0 连续时间模型在 (Bacaer和Guernaoui, 2006; Bacaer, 2007; Bacaer和Oufiki, 2007) 中给出了类似于 (21) 的模型。在恒定的环境中, 我们拥有 $K(t, x) = K(x)$ 。基于 (21) 的定义很容易暗示 \mathcal{R}_0 是下一代矩阵的光谱半径 $\sum_{x=1}^{\infty} K(x)$, 这是通常的定义 \mathcal{R}_0 在恒定的环境中 (Diekmann和Heesterbeek, 2000年)。在第3.3节中, 我们将显示 $\mathcal{R}_0 = 1$ 在第3.2节的特定情况下用作阈值。

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

取得模型 (7)。在时间 t 的出生向量为

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

然后我们有

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

通过重复此过程, 我们得到了 $n(t)$ 具有的更新方程式 (20)

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

随着 $x=1$, 我们有 $K(t, 1) = F(t)$: 矩阵的“空”乘积等于单位矩阵。

现在 $K(t, x)$ 被确定, \mathcal{R}_0 是 (21) 的光谱半径。我们的目标是证明它也是特定矩阵的光谱半径, 即 (8)。请注意, 从实际角度出发, 很容易要求数学软件来计算 (8) 的光谱半径。我们来看一下证明。我们定义

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

请注意, $T^*(t)$ 与它的循环排列相同 $T^*(0)$, 根据假设严格小于1。 $I - T^*(t)$ 因此是可逆的 $\sum_{j=0}^{\infty} T^*(t)^j = [I - T^*(t)]^{-1}$ 。具有周期性功能 $u(t)$, 对索引进行简单的更改, 然后 (22) 给出

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

与

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

但 \mathcal{R}_0 是线性算子 (21) 在周期 m 的周期函数空间上的谱半径, 其值为 \mathbb{R}^{k_t} 在时间 t 。这个空间代表所有向量 $(u(0), \dots, u(m-1)) \in \mathbb{R}^{k_0} \times \dots \times \mathbb{R}^{k_{m-1}}$ 。因此 (23) 表明 \mathcal{R}_0 也是矩阵的光谱半径 $\mathcal{F}\Theta$,

- $\mathcal{F} = \text{diag}[F(0), \dots, F(m-1)]$
- Θ 是一个数组 $m \times m$ 的子矩阵 $\Theta_{t,s}$ ($0 \leq t, s \leq m-1$) 在“行”中 $t+1$ 和“列” $s+1$ 。

\mathcal{N}^{-1} 是 (8) 右侧的矩阵。我们可以轻松地验证 Θ 乘以 \mathcal{N} 给出单位矩阵。所以我们有 $\Theta = \mathcal{N}^{-1}$ 和 \mathcal{R}_0 是矩阵的光谱半径 $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ 。

3.3 之间的不平等 \mathcal{R}_0 和 λ

证明是对 (Li and Schneider, 2002) 的周期性情况的一个概括, 它基于正矩阵的性质, 不一定是不可约的, 总结于 (Berman and Plemmons, 1979, p. 26-30)。让我们介绍一下符号 $\sigma(\cdot)$ 矩阵的光谱半径和符号

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

对于矩阵 (5)。因为

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

而且因为 $\mathcal{N}^{-1}\mathcal{F}$ 是一个正矩阵, 根据 (Berman和Plemmons, 1979, 定理2.1.1) 存在一个正和非零向量 $\Phi = (\phi(0), \dots, \phi(m-1))$ 与

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

所以我们有 $\mathcal{F}\Phi = \mathcal{R}_0\mathcal{N}\Phi$, 也就是说

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

与 $\phi(m) = \phi(0)$ 。现在假设 $\mathcal{R}_0 > 0$ 。然后我们有

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

但 $C = \text{sousdiag}(F(t) + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ 通过假设是不可约的。由于矩阵的不可约性仅取决于输入的有效性 (Berman和Plemmons, 1979年, 定理2.2.7), $\text{sousdiag}(F(t)/\mathcal{R}_0 + T(t); 0 \leq t \leq m-1)$ 也是不可约的。等式 (24) 表明 Φ 是与特征值1相关的最后一个矩阵的正特征向量。 Φ 实际上是严格正的 (Berman和Plemmons, 1979, 定理 2.1.4)。从 (Berman和Plemmons, 1979, 推论2.1.12) 可以得出:

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

首先假设 $\mathcal{R}_0 \geq 1$ 。对于两个正矩阵 M_1 和 M_2 , $M_1 \leq M_2 \Rightarrow \sigma(M_1) \leq \sigma(M_2)$ (Berman and Plemmons, 1979, 定理 2.1.5)。所以我们有

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

因此, 我们有 $1 \leq \lambda \leq \mathcal{R}_0$ 。同样的证明适用于以下情况 $\mathcal{R}_0 \leq 1$ 但与所有 \leq 取而代之 \geq 。这给 $1 \geq \lambda \geq \mathcal{R}_0$ 。

3.4 解释

子矩阵 $(\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1})_{t,s} = F(t)\Theta_{t,s}$ 是一个矩阵 k_{t+1} 线和 k_{s+1} 列。用的定义 $\Theta_{t,s}$, 我们可以验证, 在线路进入我和列 j 的 $F(t)\Theta_{t,s}$ 是对在时间 s 和 $s+1$ 之间 (模 m) 在隔间 j 中出生的个体在时间 t 和 $t+1$ (模 m) 之间在隔室 i 中出生的后代数目的期望。所以 $\mathcal{F}\mathcal{N}^{-1}$ 是一种下一代矩阵 (Diekmann和Heesterbeek, 2000年), 按出生季节 (如Gourley和Lawrence, 1977年) 或 (Caswell, 2001年, 第13.3.1节) 构造人口。

4.关于熵的一些评论

我们猜测

- $p(t+1) = A(t)p(t)$ 有初始条件 $p(\tau)$
- $A(t)$ 是周期 m 的正周期矩阵
- (5) 给出的矩阵 C 是不可约的
- 矩阵 $A^*(\tau)$ (3) 定义的是原始的。

用 λ , $\ell(t)$ 和 $r(t)$ 定义如上

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

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

请注意, (13) 和 (14) 暗示 $\pi(t)$ 和 $\omega(t)$ 由 (25) 定义的是概率向量, 其中 $\omega(t+m) = \omega(t)$ 。等式 $p(t+1) = A(t)p(t)$ 相当于 $\pi(t+1) = \pi(t)P(t)$ 。(11) 中的第一个方程等价于

- $P(t)$ 是由线组成的随机矩阵
- $\omega(t) = \omega(t+1)Q(t)$ 。

(11) 中的第二个等式等于

- $Q(t)$ 是由线组成的随机矩阵
- $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ 。

另请注意

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

$P(t)$ 因此定义了一个渐进的不均匀马尔可夫链, 其时间具有周期性的平稳分布 $\omega(t)$, 而 $Q(t)$ 定义逆行马尔可夫链。

这些周期性马尔可夫链在时间上的熵率或“进化熵”为

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

如果 $m=1$, 则方程 (25), (26) 和 (27) 与 (Demetrius, 1974; Demetrius等, 2004; Demetrius等, 2007) 的公式一致。实际上, 时间不均匀的情况, 包括随机环境的情况, 已经得到了很好的研究 (Arnold等, 1994)。关于周期性马尔可夫链, 另请参见 (Ge等, 2006)。

在恒定的环境中, 我们可以通过以下公式验证熵与增长率 λ 相关 $\log \lambda = H + \Phi$ 如果“生殖潜力” Φ 由定义

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

确实, 按行划分的随机性 $P(t)$ 和等式 $\omega(t+1) = \omega(t)P(t)$ 暗示

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

就像在恒定的环境中一样 Φ 通常不同于零。因此, 最大化 H 与最大化 $\rho = \log \lambda$ 。但是不同于恒定环境, 特征向量没有简单的公式 $\ell(t)$ 和 $r(t)$ 即使我们假设 $A(t)$ 是莱斯利矩阵。结果, 似乎很难获得 H 对输入的敏感性的简单显式公式 $A_{i,j}(t)$ 。只能使用数值方法。

对于 (Demetrius等, 2007; Demetrius和Ziehe, 2007; Demetrius等, 2009) 考虑的模型的周期性版本, H 仍然是达尔文自适应值的良好度量。这可能是未来工作的主题。

5. 结论

本文提出了两个新的公式: 一个是对周期性环境中增长率的敏感度, 它比Caswell和Trevisan的简单。另一个是在周期性环境中的可重复性。此外, 我们推广到 λ 和之间的周期性情况不等式 \mathcal{R}_0 由Cushing和Zhou在恒定的环境中证明。我们还将周期情况推广到一个与增长速度和进化熵相关的方程。

我们认为, \mathcal{R}_0 在短期内最有可能在短期内有用。参数 \mathcal{R}_0 在流行病学家中确实很流行。甚至只组织了一次有关此主题的会议 (2008年10月29日至31日, 巴黎)。此外, 人们对气候变化的兴趣与日俱增, 潜在后果之一是在以下地区, 诸如疟疾, 登革热, 西尼罗河热或基孔肯雅热等媒介传播疾病的出现或复发。这些疾病都消失了。由于病媒数量众多, 这些疾病均表现出强烈的季节性波动。 \mathcal{R}_0 与需要杀死的病媒百分比或需要接种疫苗以预防疾病暴发的人数密切相关。常用的计算方法 \mathcal{R}_0 一旦流行病的时间跨度超过数月, 使用流行病阈值的每月每个月度的“本地”就没有基础。我们的公式 \mathcal{R}_0 给出正确的阈值。我们还可以使用此公式来研究对小气候变化的敏感性, 尤其是当一年中气候变化不均匀时, 例如夏季温度较高而冬季温度较低时。某些模型参数 (例如生育率, 死亡率和潜伏期) 可以直接与温度相关。

谢谢

根据报告员的评论, 增加了第3节和第4节。JAJ Metz和O. Diekmann建议对第3.4节进行解释。

书目参考

- 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.