

# Über das Aussterben von Populationen mit verschiedenen Typen in einer zufälligen Umgebung

C. R. Biol. 341 (2018) 145–151  
<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.01.009>

Nicolas Bacaër

Institut de recherche pour le développement  
 Mathematische und Computermodellierungseinheit komplexer Systeme  
 Les Cordeliers, Paris, Frankreich  
 nicolas.bacaer@ird.fr

## Zusammenfassung

Wir untersuchen die Extinktionsrate eines Verzweigungsprozesses mit mehreren Typen in kontinuierlicher Zeit in einer zufälligen Umgebung. Numerische Berechnungen in einem bestimmten Beispiel, die von einem epidemischen Modell inspiriert sind, legen eine explizite Formel für diese Extinktionsrate nahe, jedoch nur für bestimmte Werte der Parameter.

## 1. Einleitung

Wir nehmen an, dass die Umgebung, notiert  $k$ , zufällig zwischen einer endlichen Anzahl von Zuständen  $1, \dots, K$  gemäß einer Markov-Kette in kontinuierlicher Zeit oszilliert. Für  $k \neq h$  beträgt die Wahrscheinlichkeit, dass die Umgebung von  $h$  nach  $k$  wechselt  $Q_{k,h} dt$  während jedes infinitesimalen Zeitintervalls  $dt$  mit  $Q_{k,h} \geq 0$ . Wir definieren die Matrix  $\mathbf{Q} = (Q_{k,h})$  mit

$$Q_{h,h} = - \sum_{k \neq h} Q_{k,h} \quad \forall h.$$

Es ist die transponierte Matrix des infinitesimalen Generators der Kette (Sericola, 2013).

Betrachten wir eine Population von Individuen, die von mehreren Typen sein können:  $1, 2, \dots, J$ . Diese Population entwickelt sich in der zufälligen Umgebung, die wir gerade beschrieben haben. Es wird davon ausgegangen, dass sich zu diesem Zeitpunkt mindestens eine Person in der Bevölkerung befindet  $t = 0$ . Ein Individuum vom Typ  $i$  in der Umgebung  $k$  hat eine Wahrscheinlichkeit  $c_i^{(k)} dt$  während jedes infinitesimalen Zeitintervalls  $dt$  ein Ereignis durchlaufen, mit  $c_i^{(k)} > 0$ . Wenn das Ereignis eintritt, finden wir anstelle dieser Person  $n_j$  Individuen vom Typ  $j$  für  $1 \leq j \leq J$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $\pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_J)$ . Mit anderen Worten, zwischen zwei Sprüngen in der Umgebung hat jedes Individuum eine zufällige "Lebenszeit", die einem exponentiellen Parametergesetz folgt  $c_i^{(k)}$ . Am Ende dieser Zeit ist das Gesetz der Reproduktion gegeben durch  $(\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_J))$  unabhängig von anderen Personen. Es handelt sich also um einen Verzweigungsprozess mit mehreren Typen in kontinuierlicher Zeit (Méléard, 2016).

Wir definieren  $p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J)$ , die Wahrscheinlichkeit, aus der sich die Bevölkerung zusammensetzt  $n_i$  Individuen vom Typ  $i$  für  $1 \leq i \leq J$  und dass die Umgebung zum Zeitpunkt  $t$   $k$  ist. Wir arrangieren die Staaten  $(k, n_1, \dots, n_J)$  des Systems nach Gruppen nach der Gesamtzahl der Einzelpersonen  $n = n_1 + \dots + n_J$ , um einen unendlichen Spaltenvektor zu haben  $\mathbf{p}(t)$ . Wir beobachten in Abschnitt 2, dass  $\mathbf{p}(t)$  ist die Lösung eines linearen Differentialgleichungssystems  $\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{Z} \mathbf{p}(t)$ .  $\mathbf{Z}$  ist eine unendliche Matrix der Form

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Z}_{0,0} & \mathbf{Z}_{0,1} & \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} & \cdots \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{1,1} & \mathbf{Z}_{1,2} & \ddots & \vdots & \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{2,1} & \mathbf{Z}_{2,2} & \ddots & \mathbf{0} & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \mathbf{Z}_{n-1,n} & \ddots \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{n,1} & \mathbf{Z}_{n,2} & \ddots & \mathbf{Z}_{n,n} & \ddots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots \end{pmatrix} \quad (1)$$

und die Blöcke  $\mathbf{Z}_{m,n}$  sind selbst Matrizen unterschiedlicher Größe. Wir sehen in der Struktur dieser Matrix, dass, wenn ein Individuum einem Ereignis ausgesetzt ist, die Gesamtzahl der Individuen nur um eine Einheit abnehmen kann, aber um mehrere Einheiten zunehmen kann. Darüber hinaus absorbiert die Klasse der Staaten mit null Individuen: Sie entspricht dem Aussterben der Bevölkerung. Wir beschränken uns im Folgenden auf den unterkritischen Fall, in dem die Bevölkerung mit ziemlicher Sicherheit ausstirbt. Ein Ergebnis von (Athreya und Karlin, 1971) in Bezug auf diskrete Zeitmodelle ermöglicht es uns, die Bedingung zu bestimmen, unter der es in unserem kontinuierlichen Zeitmodell zum Aussterben kommt. Ziel ist es dann, die Aussterberate der Bevölkerung zu bestimmen.

Die Artikel (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin und Wachtel, 2017) berechneten diese Extinktionsrate in einem analogen Modell, jedoch in diskreter Zeit, in der die aufeinanderfolgenden Umgebungen zufällig, unabhängig und identisch verteilt sind. Die ersten beiden Referenzen geben eine einfache Formel für die Extinktionsrate an, jedoch mit ziemlich restriktiven Bedingungen für die verschiedenen Umgebungen (die Durchschnittsmatrizen müssen einen gemeinsamen Eigenvektor haben). (Vatutin und Wachtel, 2017) gibt eine weniger explizite Formel an, jedoch mit allgemeineren Hypothesen, während sie im Fall „stark unterkritisch“ bleibt.

Die Extinktionsrate hängt von den spektralen Eigenschaften der aus (1) mit extrahierten unendlichen Submatrix ab  $\mathbf{Z}_{1,1}$  in seiner oberen linken Ecke. Wir definieren

$$M_{i,j}^{(k)} = c_j^{(k)} \left( \sum_{n_1, \dots, n_J \geq 0} n_i \pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_J) - \delta_{i,j} \right), \quad (2)$$

mit  $\delta_{i,j} = 1$  wenn  $i = j$ ,  $\delta_{i,j} = 0$  wenn  $i \neq j$ . Wir definieren

- $\mathbf{M}^{(k)}$ : die Matrix  $(M_{i,j}^{(k)})$
- $\text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)})$ : die diagonale Blockmatrix mit  $\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}$  auf der Diagonale
- $\omega_1$ : die spektrale Grenze, dh der Eigenwert des größten Realteils der Matrix

$$\Omega^{[1]} = \mathbf{Q} \otimes \mathbf{I} + \text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}).$$

$\mathbf{I}$  ist die Identitätsmatrix der Ordnung  $J$  und  $\mathbf{Q} \otimes \mathbf{I}$  ist das Tensorprodukt der beiden Matrizen.

Die Berechnungen in Abschnitt 2 legen dies nahe  $\omega_1$  wäre die Populationsaussterberate für bestimmte Werte der Parameter. Dies bleibt jedoch eine Vermutung.

In Abschnitt 3 betrachten wir zunächst den besonderen Fall der Geburts- und Sterbevorgänge verschiedener Arten und beschränken uns dann auf Populationen mit nur zwei Arten von Personen. Wir präsentieren ein Beispiel, in dem wir den numerischen Wert von  $\omega_1$  mit dem Limit  $\alpha_1$  wenn  $n \rightarrow \infty$  der Spektralgrenze der endlichen Submatrix von (1) mit  $\mathbf{Z}_{1,1}$  in seiner oberen linken Ecke und  $\mathbf{Z}_{n,n}$  in seiner unteren rechten Ecke. Numerische Ergebnisse legen die Gleichheit dieser beiden Zahlen für bestimmte Werte der Parameter nahe, jedoch nicht für alle, wie im Fall, in dem es nur einen Typ von Individuum gibt (Bacaër, 2017c). Wir vermuten auch, dass die Grenze  $\alpha_1$  ist die Aussterberate der Bevölkerung, die beispielsweise als Grenze definiert wird

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{t} \log p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J).$$

Nach (Collet et al., 2013, Abschnitt 4.5) hängt diese Grenze (als Kingman-Parameter bezeichnet) weder von  $k$  noch von  $(n_1, \dots, n_J)$  unter der Voraussetzung, dass  $n_1 + \dots + n_J \geq 1$  noch die Anfangsbedingungen (Umgebung und Anzahl der Individuen der verschiedenen Typen).

## 2. Allgemeiner Fall

### 2.1 Das System der Differentialgleichungen

Notationen:

- $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_J)$
- $\mathbf{0} = (0, \dots, 0)$ : der Vektor, dessen  $J$ -Komponenten gleich 0 sind.
- $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$  bedeuten  $n_i \geq 0 \quad \forall i$
- $\mathbf{u}_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$ : der Vektor mit der 1 in Position  $j$ .

Die Modellhypthesen implizieren dies

$$\begin{aligned} \frac{dp^{(k)}}{dt}(t, \mathbf{n}) = & - \sum_{j=1}^J n_j c_j^{(k)} p^{(k)}(t, \mathbf{n}) + \sum_{h=1}^K Q_{k,h} p^{(h)}(t, \mathbf{n}) \\ & + \sum_{j=1}^J \sum_{\mathbf{r}+\mathbf{s}=\mathbf{n}} (r_j + 1) c_j^{(k)} p^{(k)}(t, \mathbf{r} + \mathbf{u}_j) \pi_j^{(k)}(\mathbf{s}). \end{aligned} \quad (3)$$

$\mathbf{r} = (r_1, \dots, r_J) \geq \mathbf{0}$  und  $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_J) \geq \mathbf{0}$  sind Vektoren von positiven oder Null-Ganzzahlen. Wenn sich zum Zeitpunkt  $t$  Individuen in der Umgebung  $k$  befinden, gibt es tatsächlich während jedes infinitesimalen Zeitintervalls  $dt$  eine Wahrscheinlichkeit  $n_j c_j^{(k)} dt$  dass ein Ereignis für eine der  $n_j$  Individuen vom Typ  $j$  und auch eine Wahrscheinlichkeit  $-Q_{k,k} dt$  dass die Umgebung in einen anderen Zustand wechselt. Befinden sich andererseits  $\mathbf{n}$  Individuen in einer Umgebung  $h \neq k$ , besteht eine Wahrscheinlichkeit  $Q_{k,h} dt$  dass die Umgebung in den Zustand  $k$  wechselt. Schließlich, wenn es gibt  $\mathbf{r} + \mathbf{u}_j$  Personen in der Umgebung  $k$  tritt ein Ereignis in einem der  $(r_j + 1)$  Typ  $j$  Personen mit einer Wahrscheinlichkeit  $(r_j + 1) c_j^{(k)} dt$  und wir finden an seiner Stelle  $\mathbf{s}$  Individuen verschiedener Typen mit Wahrscheinlichkeit  $\pi_j^{(k)}(\mathbf{s})$ . Wenn wir haben  $\mathbf{r} + \mathbf{s} = \mathbf{n}$ , wir enden mit  $n_i$  Individuen vom Typ  $i$  für alle  $i$ . Das System (3) hat die Struktur (1).

### 2.2 Das System der partiellen Differentialgleichungen

Wir definieren  $\mathbf{1} = (1, \dots, 1)$  und  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_J)$ . Wir definieren die Erzeugungsfunktionen

$$f^{(k)}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{n} \geq \mathbf{0}} p^{(k)}(t, \mathbf{n}) x_1^{n_1} \dots x_J^{n_J},$$

bei dem die  $x_i$  sind komplexe Zahlen und die Indizes  $n_i$  ganze Zahlen. weil

$$\sum_k \sum_{\mathbf{n} \geq \mathbf{0}} p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J) = 1,$$

Die Konvergenzdomäne dieser Reihen umfasst die Menge  $\{(x_1, \dots, x_J); |x_i| < 1 \forall i\}$  (Cartan, 1961, Kapitel IV). Wir definieren

$$g_j^{(k)}(\mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{n} \geq \mathbf{0}} \pi_j^{(k)}(\mathbf{n}) x_1^{n_1} \dots x_J^{n_J}.$$

Wir haben  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$ . Wir haben dann

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{r} \geq \mathbf{0}} (r_j + 1) p^{(k)}(t, \mathbf{r} + \mathbf{u}_j) x_1^{r_1} \dots x_J^{r_J}.$$

und

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial t}(t, \mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{n} \geq \mathbf{0}} \frac{dp^{(k)}}{dt}(t, \mathbf{n}) x_1^{n_1} \dots x_J^{n_J}.$$

Mit dem System (3) erhalten wir

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial t} = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} f^{(h)} + \sum_{j=1}^J c_j^{(k)} (g_j^{(k)}(x_1, \dots, x_J) - x_j) \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}. \quad (4)$$

Es ist eine Verallgemeinerung des Systems (3) in (Bacaër, 2017c), die entspricht  $J = 1$ .

### 2.3 Der Mittelwertvektor

Wir definieren die Durchschnittswerte

$$E_i^{(k)}(t) = \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_i}(t, \mathbf{1}) = \sum_{\mathbf{n} \geq \mathbf{0}} n_i p^{(k)}(t, \mathbf{n}).$$

Mit  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$  ziehen wir aus Gleichung (4) und nehmen ihre partielle Ableitung in Bezug auf  $x_i$  dann nehmen  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ ,

$$\frac{dE_i^{(k)}}{dt} = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} E_i^{(h)} + \sum_{j=1}^J M_{i,j}^{(k)} E_j^{(k)},$$

mit

$$M_{i,j}^{(k)} = c_j^{(k)} \left( \frac{\partial g_j^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) - \delta_{i,j} \right) \quad (5)$$

wie in der Einleitung, und wo wir das annehmen  $M_{i,j}^{(k)} < +\infty$  für alle Indexwerte. Es ist die Verallgemeinerung von Gleichung (4) von (Bacaër, 2017c), die  $J = 1$  entsprach. Wir definieren  $\mathbf{E}$ , den Spaltenvektor

$$(E_1^{(1)}, \dots, E_J^{(1)}, \dots, E_1^{(K)}, \dots, E_J^{(K)}).$$

Wir haben dann  $\frac{d\mathbf{E}}{dt} = \mathbf{\Omega}^{[1]} \mathbf{E}$  mit

$$\mathbf{\Omega}^{[1]} = \begin{pmatrix} Q_{1,1} \mathbf{I} + \mathbf{M}^{(1)} & Q_{1,2} \mathbf{I} & \cdots & Q_{1,K} \mathbf{I} \\ Q_{2,1} \mathbf{I} & Q_{2,2} \mathbf{I} + \mathbf{M}^{(2)} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & Q_{K-1,K} \mathbf{I} \\ Q_{K,1} \mathbf{I} & \cdots & Q_{K,K-1} \mathbf{I} & Q_{K,K} \mathbf{I} + \mathbf{M}^{(K)} \end{pmatrix}$$

wie in der Einleitung. Wir erinnern uns daran  $\omega_1$  ist die spektrale Grenze dieser Matrix, dh der Eigenwert des größten Realteils. weil  $Q_{k,h} \geq 0 \forall k \neq h$  und  $M_{i,j}^{(k)} \geq 0 \forall i \neq j$  das merken wir ja  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  ist eine Matrix, deren Koeffizienten außerhalb der Diagonale alle  $\geq 0$  sind. Nach einer Folgerung aus dem Satz von Perron und Frobenius  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  hat einen dominanten reellen Eigenwert, dh größer als der Realteil aller anderen Eigenwerte.

Zur Vereinfachung nehmen wir an, dass die Matrix  $\mathbf{Q}$  nicht reduzierbar ist:  $\forall k \neq h, \exists (k_0, \dots, k_N), k_0 = k, k_N = h, Q_{k_n, k_{n+1}} > 0 \forall n$ . Wir nehmen auch an, dass die Matrizen  $\mathbf{M}^{(k)}$  sind alle irreduzibel. Also die Matrix  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  ist auch nicht reduzierbar. Mit  $\mathbf{E}(0) \neq 0$ , wir haben

$$\frac{1}{t} \log \|\mathbf{E}(t)\| \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} \omega_1$$

und  $\omega_1$  ist die Wachstums- oder Abnahmerate des Erwartungsvektors  $\mathbf{E}(t)$ .

## 2.4 Der unterkritische Fall

Betrachten wir eine feste Folge von Umgebungen, die von der Markov-Kette in der kontinuierlichen Zeit der Matrix  $\mathbf{Q}$  erzeugt werden: Die Umgebung steht an erster Stelle  $k_0$  zum  $t_0 < t < t_1$  mit  $t_0 = 0$ , dann  $k_1$  zum  $t_1 < t < t_2$ , usw. Zwischen zwei Sprüngen in der Umgebung entwickelt sich die Bevölkerung nach einem kontinuierlichen zeitlichen Verbindungsprozess mit mehreren Typen in einer konstanten Umgebung. Wir können daher unserem kontinuierlichen Zeitprozess einen diskreten Zeitprozess zuordnen, der nur den Zustand der Bevölkerung zu den Zeitpunkten berücksichtigt  $t_n$  wo sich die Umgebung ändert. Die beiden Prozesse sind gleichzeitig überkritisch, kritisch oder unterkritisch.

Der Vektor der Erwartungen der Populationen jedes Typs,  $\mathbf{e}(t) = (e_1(t), \dots, e_J(t))$  zu wissen, dass die Umwelt ist  $k_n$  zum  $t_n < t < t_{n+1}$  ist eine Lösung von  $\frac{d\mathbf{e}}{dt} = \mathbf{M}^{(k_n)} \mathbf{e}(t)$  während dieses Zeitintervalls. Mit  $\tau_n = t_{n+1} - t_n$ , wir haben  $\mathbf{e}(t_{n+1}) = \exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \mathbf{e}(t_n)$ . Nach (Athreya und Karlin, 1971, Abschnitt 4) gilt Folgendes

$$\frac{1}{n} \log \|\exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \cdots \exp(\tau_0 \mathbf{M}^{(k_0)})\| \quad (6)$$

konvergiert fast sicher an eine Grenze  $\lambda_1$  unabhängig von der jeweiligen Suite von Umgebungen. Darüber hinaus stirbt die Bevölkerung im zeitdiskreten Prozess mit ziemlicher Sicherheit in dem unterkritischen Fall aus, in dem  $\lambda_1 < 0$  und es gibt kein Aussterben mit einer streng positiven Wahrscheinlichkeit, wenn  $\lambda_1 > 0$ . Der kontinuierliche Zeitprozess in unserem Startmodell ist also auch unterkritisch, wenn  $\lambda_1 < 0$ . Wenn  $T$  die Grenze von ist  $t_n/n$  wenn  $n \rightarrow +\infty$ , Wir notieren das  $\lambda_1/T$  ist Lyapounoffs Exponent des Differentialsystems für  $\mathbf{e}(t)$ .

Schließlich ist zu beachten, dass die Spektralgrenze  $\omega_1$  aus dem vorherigen Abschnitt kann dabei positiv sein  $\lambda_1$  ist negativ. Dies ist bereits möglich, wenn es nur einen Individuentyp gibt (Bacaër und Ed-Darraz, 2014).

## 2.5 Eigenwerte im regulären Fall

Für System (4) suchen wir nach Lösungen

$$f^{(k)}(t, \mathbf{x}) = e^{\omega t} F^{(k)}(\mathbf{x})$$

mit Funktionen  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  die nicht alle identisch Null sind. Wir haben also

$$\omega F^{(k)}(\mathbf{x}) = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} F^{(h)}(\mathbf{x}) + \sum_{j=1}^J c_j^{(k)} (g_j^{(k)}(\mathbf{x}) - x_j) \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_j}(\mathbf{x}). \quad (7)$$

Nehmen  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ , wir sehen das

$$\omega F^{(k)}(\mathbf{1}) = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} F^{(h)}(\mathbf{1}).$$

Es gibt zwei mögliche Fälle:

- $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0 \forall k$ ,
- $\omega$  ist ein Eigenwert der Matrix  $\mathbf{Q}$ .

Wenn die Funktionen  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  sind analytisch in einer Nachbarschaft von  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$  (dies ist der "reguläre Fall"), dann sehen wir wie in Abschnitt 2.3, indem wir Gleichung (7) in Bezug auf ableiten  $x_i$  und nehmen  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ ,

$$\omega \phi_i^{(k)} = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} \phi_i^{(h)} + \sum_{j=1}^J M_{i,j}^{(k)} \phi_j^{(k)},$$

mit  $\phi_i^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1})$ . Es gibt also auch zwei mögliche Fälle:

- $\frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) = 0 \forall i, \forall k$ ,
- $\omega$  ist ein Eigenwert von  $\Omega^{[1]}$ .

Wir definieren

$$\forall n \geq 1, \quad \forall (i_1, \dots, i_n) \in \{1, \dots, J\}^n, \quad \phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = \frac{\partial^n F^{(k)}}{\partial x_{i_1} \partial x_{i_2} \dots \partial x_{i_n}}(\mathbf{1}).$$

Wir wählen  $n \geq 2$ . Wir nehmen das an  $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_m}^{(k)} = 0 \forall 1 \leq k \leq K, 1 \leq m < n$  und  $(i_1, \dots, i_m) \in \{1, \dots, J\}^m$ . Wir leiten Gleichung (7) in Bezug auf  $x_{i_1}, \dots, x_{i_n}$  und wir nehmen  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ . Wegen der Annahme partieller Ableitungen der Ordnung  $< n$  und weil  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$  Es bleiben nur die folgenden Begriffe übrig:

$$\omega \phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = \sum_{j=1}^J \left[ M_{i_1, j}^{(k)} \phi_{j, i_2, \dots, i_n}^{(k)} + \dots + M_{i_n, j}^{(k)} \phi_{i_1, i_2, \dots, j}^{(k)} \right] + \sum_{h=1}^K Q_{k,h} \phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(h)} \quad \forall (i_1, \dots, i_n) \in \{1, \dots, J\}^n, \quad 1 \leq k \leq K. \quad (8)$$

Es gibt also zwei mögliche Fälle:

- $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = 0 \forall i_1, \dots, i_n, \quad \forall k$ ,
- $\omega$  ist ein Eigenwert der quadratischen Matrix  $\Omega^{[n]}$  der Ordnung  $K \times J^n$  definiert durch lineare Gleichungen (8).

Zusammenfassend schließen wir, dass wenn die Eigenfunktionen  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  mit dem Eigenwert  $\omega$  assoziiert sind in einer Nachbarschaft von analytisch  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$  dann ist  $\omega$  ein Eigenwert der Matrix  $\mathbf{Q}$  oder  $\omega$  ist ein Eigenwert einer Matrix  $\Omega^{[n]}$  für ein bestimmtes  $n \geq 1$ . In der Tat, wenn dies nicht der Fall wäre, hätten wir

$$F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0, \quad \phi_i^{(k)} = 0 \quad \forall i, \forall k.$$

Aus dem oben Gesagten würden wir durch Induktion ableiten, dass  $\phi_{i_1, \dots, i_n}^{(k)} = 0$  für alle Indizes mit  $n \geq 2$ . Nach dem Prinzip der analytischen Erweiterung (Cartan, 1961, Kapitel IV),  $F(x)$  wäre identisch Null, was nicht möglich ist.

Wenn  $J = 1$  ist, schreiben wir einfacher

$$\psi_n^{(k)} = \frac{\partial^n F^{(k)}}{\partial x_1^n}(\mathbf{1}), \quad M^{(k)} = c_1^{(k)} \left( \frac{\partial g_1^{(k)}}{\partial x_1}(\mathbf{1}) - 1 \right).$$

Gleichung (8) wird dann geschrieben

$$\omega \psi_n^{(k)} = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} \psi_n^{(h)} + n M^{(k)} \psi_n^{(k)}.$$

Daraus schließen wir  $\omega$  ist ein Eigenwert der Matrix  $\mathbf{Q}$  oder eine Matrix  $\mathbf{Q} + n \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})$  mit  $n \geq 1$ . Abschnitt 4.2 von (Bacaër, 2017a) hatte diesen speziellen Fall bereits für die linearen Prozesse von Geburten und Todesfällen mit einem einzigen Typ bemerkt.

## 2.6 Die abgeschnittene Matrix

Wir definieren  $\mathbf{Y}_n$ , die endliche Untermatrix der Matrix (1) mit  $\mathbf{Z}_{1,1}$  in seiner oberen linken Ecke und  $\mathbf{Z}_{n,n}$  in seiner unteren rechten Ecke. Die spektrale Grenze dieser Matrix ist so, dass  $\mu_n \leq \mu_{n+1} \leq 0$ . Wie in Satz 2 von (Bacaër, 2017a) definieren wir  $\mathbf{1}$  der Linienvektor  $(1, \dots, 1)$  von geeigneter Größe. Wir haben dann

$$\mathbf{1} \mathbf{Y}_n \leq \mathbf{0} = \mathbf{0} \cdot \mathbf{1}.$$

Also haben wir  $\mu_n \leq 0$  (siehe zum Beispiel (Nkague Nkamba, 2012, Satz 30.1)). Es gibt einen Spaltenvektor  $\mathbf{v}_n \neq \mathbf{0}$  mit

$$\mathbf{Y}_n \mathbf{v}_n = \mu_n \mathbf{v}_n$$

und  $\mathbf{v}_n \geq \mathbf{0}$ . Wir definieren  $\mathbf{w}_n$  der Spaltenvektor  $(\mathbf{v}_n, \mathbf{0})$ . Wir haben dann

$$\mathbf{Y}_{n+1} \mathbf{w}_n \geq \mu_n \mathbf{w}_n$$

weil die Koeffizienten der Matrizen  $\mathbf{Z}_{n+1,1}, \dots, \mathbf{Z}_{n+1,n}$  sind  $\geq 0$ . Daraus schließen wir  $\mu_{n+1} \geq \mu_n$  aus (Nkague Nkamba, 2012, Satz 30.3). Daraus folgt auch, dass die Grenze  $\alpha_1$  von  $\mu_n$  wenn  $n \rightarrow \infty$  existieren.

## 3. Sonderfälle

### 3.1 Die Geburts- und Todesprozesse

Für jede Umgebung  $k$  geben wir uns wie in (Bacaër, 2017b) drei Matrizen gleicher Größe: eine Geburtsmatrix  $\mathbf{A}^{(k)} = (A_{i,j}^{(k)})$  mit Koeffizienten  $\geq 0$  eine Übertragungsmatrix  $\mathbf{T}^{(k)} = (T_{i,j}^{(k)})$  mit

$$\sum_i T_{i,j}^{(k)} = 0 \quad \forall j, \quad T_{i,j}^{(k)} \leq 0 \quad \forall i \neq j,$$

und eine diagonale Ausgangsmatrix  $\mathbf{S}^{(k)} = (S_{j,j}^{(k)})$  mit  $S_{j,j}^{(k)} \geq 0 \forall j$ . Mit anderen Worten, während jedes infinitesimalen Zeitintervalls  $dt$  ist jedes Individuum vom Typ  $j$ , das sich in der Umgebung befindet,  $k$  a

- eine Wahrscheinlichkeit  $A_{i,j}^{(k)} dt$  einen neuen Typ  $i$  Individuum gebären ,
- eine Wahrscheinlichkeit  $-T_{i,j}^{(k)} dt$  sich mit  $i \neq j$  in ein Individuum vom Typ  $i$  verwandeln ,
- eine Wahrscheinlichkeit  $S_{j,j}^{(k)} dt$  sterben oder die Bevölkerung verlassen.

Wir haben also

$$c_j^{(k)} = \sum_i A_{i,j}^{(k)} + T_{j,j}^{(k)} + S_{j,j}^{(k)}$$

und

$$g_j^{(k)}(x_1, \dots, x_J) = \left[ \sum_i A_{i,j}^{(k)} x_i x_j + S_{j,j}^{(k)} - \sum_{i \neq j} T_{i,j}^{(k)} x_i \right] / c_j^{(k)}.$$

Wir definieren  $B_{i,j}^{(k)} = T_{i,j}^{(k)} + S_{i,j}^{(k)}$ . Dann wird Gleichung (4) geschrieben

$$\frac{\partial f^{(k)}}{\partial t} = \sum_{h=1}^K Q_{k,h} f^{(h)} + \sum_{i=1}^J \sum_{j=1}^J [x_i - 1] [A_{i,j}^{(k)} x_j - B_{i,j}^{(k)}] \frac{\partial f^{(k)}}{\partial x_j}, \quad (9)$$

Dies ist die Verallgemeinerung der in Abschnitt 2 von (Bacaër und Ait Dads, 2014) dargestellten Gleichung im Fall einer zufälligen Umgebung oder die Verallgemeinerung der Gleichung (5) von (Bacaër, 2017a) im Fall von Verschiedene Arten. Indem wir den Fall mit  $i = j$  von dem mit  $i \neq j$  unterscheiden, zeigen wir dies leicht  $M_{i,j}^{(k)}$ , definiert durch Gleichung (5), ist gegeben durch  $M_{i,j}^{(k)} = A_{i,j}^{(k)} - B_{i,j}^{(k)}$ . Die Bevölkerung ist unterkritisch, wenn  $\lambda_1 < 0$ .

### 3.2 Zwei Arten von Personen

Nehmen wir den Fall eines Geburts- und Todesprozesses, bei dem es nur  $J = 2$  Typen gibt, wodurch es einfach ist, die verschiedenen Zustände der Bevölkerung zu ordnen. Lassen Sie uns die Diagonalmatrizen vorstellen

$$\mathbf{C}_j = \text{diag}(c_j^{(1)}, \dots, c_j^{(K)}), \quad \mathbf{A}_{i,j} = \text{diag}(A_{i,j}^{(1)}, \dots, A_{i,j}^{(K)}),$$

$$\mathbf{T}_{i,j} = \text{diag}(T_{i,j}^{(1)}, \dots, T_{i,j}^{(K)}), \quad \mathbf{S}_{j,j} = \text{diag}(S_{j,j}^{(1)}, \dots, S_{j,j}^{(K)}).$$

Wir arrangieren die Funktionen  $p^{(k)}(t, n_1, n_2)$  nach der Gesamtzahl  $n_1 + n_2$  von Individuen, und diese Anzahl wird durch die Anzahl von Typ-1-Individuen und dann durch die Umgebung festgelegt. Bei dieser Reihenfolge betrachten wir den unendlichen Spaltenvektor

$$\mathbf{p}(t) = (p^{(1)}(t, 0, 0), \dots, p^{(K)}(t, 0, 0),$$

$$p^{(1)}(t, 1, 0), \dots, p^{(K)}(t, 1, 0),$$

$$p^{(1)}(t, 0, 1), \dots, p^{(K)}(t, 0, 1),$$

$$p^{(1)}(t, 2, 0), \dots, p^{(K)}(t, 2, 0),$$

$$p^{(1)}(t, 1, 1), \dots, p^{(K)}(t, 1, 1),$$

$$p^{(1)}(t, 0, 2), \dots, p^{(K)}(t, 0, 2), \dots).$$

Dann wird auch das System (3) geschrieben  $d\mathbf{p}/dt = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$ .

- $\mathbf{Z}$  ist die unendliche tridiagonale Matrix durch Blöcke

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Z}_{0,0} & \mathbf{Z}_{0,1} & \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} & \cdots \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{1,1} & \mathbf{Z}_{1,2} & \ddots & \vdots & \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{2,1} & \mathbf{Z}_{2,2} & \ddots & \mathbf{0} & \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \mathbf{Z}_{n-1,n} & \ddots \\ \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{n,n-1} & \mathbf{Z}_{n,n} & \ddots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots \end{pmatrix}$$

und Nullen sind Nullmatrizen der geeigneten Größe;

- $\mathbf{Z}_{n,n}$  ist die quadratische Matrix, deren Größe ist  $(n+1)K$ , das durch Blöcke tridiagonal ist, das die Übergänge beschreibt, wenn die Gesamtzahl der Individuen  $n$  ist und wenn sich dies nicht ändert (Sprung aus der Umgebung oder Individuum, das auf den anderen der beiden Typen übertragen wurde)

$$\begin{pmatrix} \mathbf{Q} - n\mathbf{C}_1 & -\mathbf{T}_{1,2} & \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} \\ -n\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - (n-1)\mathbf{C}_1 - \mathbf{C}_2 & -2\mathbf{T}_{1,2} & \cdots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & -(n-1)\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - (n-2)\mathbf{C}_1 - 2\mathbf{C}_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & -n\mathbf{T}_{1,2} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \cdots & -\mathbf{T}_{2,1} & \mathbf{Q} - n\mathbf{C}_2 \end{pmatrix}$$

und  $\mathbf{Z}_{0,0} = \mathbf{Q}$

- $\mathbf{Z}_{n-1,n}$  ist die rechteckige Matrix mit  $nK$  Linien und  $(n+1)K$  Spalten, die nur zwei Blockbänder ungleich Null haben und die Übergänge beschreiben, von denen die Gesamtzahl der Personen ausgeht  $n$  beim  $n-1$  (Tod oder Entlassung)

$$\begin{pmatrix} n\mathbf{S}_{1,1} & \mathbf{S}_{2,2} & \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & (n-1)\mathbf{S}_{1,1} & 2\mathbf{S}_{2,2} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} & \mathbf{S}_{1,1} & n\mathbf{S}_{2,2} \end{pmatrix};$$

- $\mathbf{Z}_{n+1,n}$  ist die rechteckige Matrix mit  $(n+2)K$  Linien und  $(n+1)K$  Spalten, ebenfalls mit zwei Blockbändern ungleich Null, die die Übergänge beschreiben, von denen die Gesamtzahl der Personen ausgeht  $n$  beim  $n+1$  (Geburten)

$$\begin{pmatrix} n\mathbf{A}_{1,1} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{0} \\ n\mathbf{A}_{2,1} & (n-1)\mathbf{A}_{1,1} + \mathbf{A}_{1,2} & \mathbf{0} & & \vdots \\ \mathbf{0} & (n-1)\mathbf{A}_{2,1} + \mathbf{A}_{2,2} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & & \mathbf{A}_{1,1} + (n-1)\mathbf{A}_{1,2} & \mathbf{0} \\ \vdots & & & \ddots & \mathbf{A}_{2,1} + (n-1)\mathbf{A}_{2,2} & n\mathbf{A}_{1,2} \\ \mathbf{0} & \dots & \dots & \mathbf{0} & n\mathbf{A}_{2,2} \end{pmatrix}.$$

### 3.3 Beispiel

Betrachten Sie als Beispiel für einen Prozess mit zwei Arten von Individuen den Fall des linearen Epidemiemodells von (Bacaër und Ait Dads, 2014), bei dem Typ-1-Individuen infiziert, aber noch nicht infektiös sind (d. H. in der latenten Phase) und Typ-2-Individuen diejenigen, die infektiös sind. Der unterkritische lineare Fall entspricht beispielsweise der Situation, in der die Krankheit in eine zufällige Umgebung importiert wird, die für ihre Ausbreitung ungünstig ist. Wir haben dann

$$\mathbf{T}^{(k)} = \begin{pmatrix} \tau & 0 \\ -\tau & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A}^{(k)} = \begin{pmatrix} 0 & \beta^{(k)} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{S}^{(k)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

Der Parameter  $\tau$  ist die Rate, mit der Menschen in der Latenzphase unabhängig von der Umgebung infektiös werden. Der Parameter  $\beta^{(k)}$  ist die Rate, mit der infektiöse Menschen zu Beginn einer Epidemie neue Menschen infizieren; es hängt von der Umwelt ab, da das Klima die Übertragungswahrscheinlichkeit beeinflusst. Der  $\gamma$ -Parameter ist die Heilungsrate für infektiöse Menschen. Wir haben also

$$\mathbf{M}^{(k)} = \begin{pmatrix} -\tau & \beta^{(k)} \\ \tau & -\gamma \end{pmatrix}.$$

Wir gehen auch davon aus, dass es nur  $K = 2$  verschiedene Umgebungen gibt und dass

$$\mathbf{Q} = \begin{pmatrix} -q_1 & q_2 \\ q_1 & -q_2 \end{pmatrix}.$$

Das System (9) ist geschrieben

$$\frac{\partial f^{(1)}}{\partial t} = q_2 f^{(2)} - q_1 f^{(1)} + \tau(x_2 - x_1) \frac{\partial f^{(1)}}{\partial x_1} + [\beta^{(1)}(x_1 - 1)x_2 - \gamma(x_2 - 1)] \frac{\partial f^{(1)}}{\partial x_2}$$

und

$$\frac{\partial f^{(2)}}{\partial t} = q_1 f^{(1)} - q_2 f^{(2)} + \tau(x_2 - x_1) \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_1} + [\beta^{(2)}(x_1 - 1)x_2 - \gamma(x_2 - 1)] \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_2}.$$

Wir haben die folgenden numerischen Werte ausgewählt, die in (Bacaër, Ait Dads, 2014) für Masern verwendet werden:  $1/\tau = 8$  Tage,  $1/\gamma = 5$  Tage. Zum  $\beta^{(k)}$  nehmen wir das an  $\beta^{(1)} = 4\varepsilon$  pro Monat (mit einem Monat von 30 Tagen) und das  $\beta^{(2)} = 8\varepsilon$  pro Monat. In (Bacaër und Ait Dads, 2014) variierte der Koeffizient  $\beta$  periodisch zwischen 4 und 8 pro Monat, um eine gute Übereinstimmung mit der Epidemiekurve zu erzielen. Der Parameter  $\varepsilon$  soll variieren. Nehmen wir zum Schluss an  $q_1 = q_2 = 1$ , so dass die Umwelt in jedem der beiden Staaten durchschnittlich die Hälfte der Zeit verbringt.

Mit einer iterativen Methode, die die tridiagonale Blockstruktur nutzt (Ciarlet, 2006), schätzen wir die spektrale Grenze  $\mu_n$  der endlichen Submatrix  $\mathbf{Y}_n$  von  $\mathbf{Z}$  wenn  $n$  nacheinander 25, 50, 100 und 200 ist. Diese quadratische Untermatrix hat die Größe

$$2K + 3K + \dots + (n+1)K = n(n+3)K/2.$$

Wir schätzen auch den kritischen Parameter  $\lambda_1$  verbunden mit Lyapounovs Exponent, indem er beispielsweise 5000 Sprünge aus der Umgebung verwendet. Die Ergebnisse sind in Abbildung 1 dargestellt. Beachten Sie, dass der Prozess bei konstanter Umgebung unterkritisch wäre  $\beta < \gamma$ .

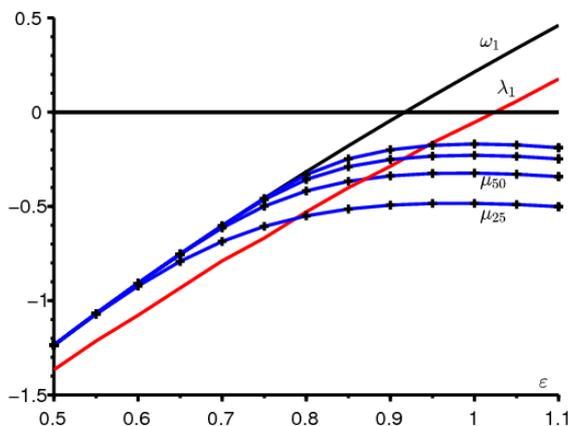


Abbildung 1. Der kritische Parameter  $\lambda_1$  (in rot),  $\omega_1$  (in schwarz) und  $\mu_n$  (in blau mit Kreuzen für  $n \in \{25, 50, 100, 200\}$  von unten nach oben) als Funktion von  $\varepsilon$ . Die Extinktionsrate  $\alpha_1$  ist die Grenze von  $\mu_n$  wenn  $n \rightarrow \infty$ .

Die Abbildung legt nahe, dass wir haben  $\alpha_1 = \omega_1$  wenn  $\varepsilon$  ist klein, vor allem solange  $\beta^{(1)} < \gamma$  und  $\beta^{(2)} < \gamma$ , mit anderen Worten  $\frac{8\varepsilon}{30} < \frac{1}{5}$ , das heißt  $\varepsilon < 0,75$ . Aber  $\alpha_1 < \omega_1$  in einem Bereich, in dem  $\lambda_1$  bleibt streng negativ. Leider konnten wir nicht feststellen  $\alpha_1$  expliziter. Es wird erwartet, dass  $\alpha_1 = 0$  wenn  $\lambda_1 = 0$ . Denken Sie daran, wenn es nur einen Typ von Individuum gibt ( $J = 1$ ), Matrizen  $\mathbf{M}^{(k)}$  sind eigentlich skalare Zahlen  $M^{(k)}$  und (Bacaër, 2017c) neigten dazu, dies in diesem Fall zu zeigen

$$\alpha_1 = \min_{0 \leq \theta \leq 1} s(\mathbf{Q} + \theta \operatorname{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})).$$

$s(\cdot)$  bezeichnet die spektrale Grenze einer Matrix. Das Analogon dieser Formel bei mehreren Arten von Individuen muss noch bestimmt werden. (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin und Wachtel, 2017) versäumte dies auch in den diskreten Zeitmodellen. Zweifellos ein besseres Verständnis des Verhaltens von Funktionen  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  in der Nähe des singulären Punktes  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$  im System (7) würde Fortschritt ermöglichen.

## Literaturhinweise

- K. B. Athreya, S. Karlin (1971) On branching processes with random environments : I. Extinction probabilities, Ann. Math. Stat. 42, 1499–1520.
- N. Bacaër (2017a) Sur les processus linéaires de naissance et de mort sous-critiques dans un environnement aléatoire, J. Math. Biol. 75, 85–108.
- N. Bacaër (2017b) Sur la probabilité d’extinction dans des modèles mathématiques d’épidémies, C. R. Biol. 340, 453–455.
- N. Bacaër (2017c) Sur la vitesse d’extinction d’une population dans un environnement aléatoire, C. R. Biol. 340, 259–263.
- N. Bacaër, A. Ed-Darraz (2014) Sur les processus linéaires de naissance et de mort dans un environnement aléatoire, <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266287>
- N. Bacaër, E. H. Ait Dads (2014) Sur la probabilité d’extinction dans un environnement périodique, <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01266292>.
- H. Cartan (1961) Théorie élémentaire des fonctions analytiques d’une ou plusieurs variables complexes, Hermann, Paris.
- P. G. Ciarlet (2006) Introduction à l’analyse numérique matricielle et à l’optimisation, Dunod, Paris.
- P. Collet, S. Martinez, J. San Martin (2013) Quasi-stationary Distributions, Springer, Berlin.
- E. E. Dyakonova (2008) On subcritical multi-type branching process in random environment, Discr. Math. Theor. Comput. Sci. Proc. AI, 397–404.
- E. E. Dyakonova (2013) Multitype subcritical branching processes in a random environment, Proc. Steklov Inst. Math. 282, 80–89.
- S. Méléard (2016) Modèles aléatoires en écologie et évolution, Springer/SMIAI, Berlin.
- L. Nkague Nkamba (2012) Robustesse des seuils en épidémiologie et stabilité asymptotique d’un modèle à infectivité et susceptibilité différentielle, Thèse de l’Université de Lorraine.
- B. Sericola (2013) Chaînes de Markov – théorie, algorithmes et applications, Lavoisier, Paris.
- V. Vatutin, V. Wachtel (2017) Subcritical multitype branching process in random environment, <https://arxiv.org/abs/1711.07453>