

# Sobre la extinción de poblaciones con varios tipos en un entorno aleatorio

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  
 Unidad de modelado matemático e informático de sistemas complejos  
 Les Cordeliers, París, Francia  
 nicolas.bacaer@ird.fr

## resumen

Estudiamos la tasa de extinción de un proceso de ramificación con varios tipos en tiempo continuo en un entorno aleatorio. Los cálculos numéricos en un ejemplo particular inspirado en un modelo epidémico sugieren una fórmula explícita para esta tasa de extinción, pero solo para ciertos valores de los parámetros.

## 1. Introducción

Suponemos que el entorno, denotado  $k$ , oscila aleatoriamente entre un número finito de estados  $1, \dots, K$  de acuerdo con una cadena de Markov en tiempo continuo. Para  $k \neq h$ , la probabilidad de que el entorno cambie de  $h$  a  $k$  es  $Q_{k,h} dt$  durante cada intervalo de tiempo infinitesimal  $dt$ , con  $Q_{k,h} \geq 0$ . Definimos la matriz  $\mathbf{Q} = (Q_{k,h})$  con

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

Es la matriz transpuesta del generador infinitesimal de la cadena (Sericola, 2013).

Considere una población de individuos que pueden ser de varios tipos:  $1, 2, \dots, J$ . Esta población evoluciona en el entorno aleatorio que acabamos de describir. Se supone que hay al menos un individuo en la población en el momento  $t = 0$ . Un individuo de tipo  $i$  en el entorno  $k$  tiene una probabilidad  $c_i^{(k)} dt$  de sufrir algún evento durante cada intervalo de tiempo infinitesimal  $dt$ , con  $c_i^{(k)} > 0$ . Si ocurre el evento, encontramos en lugar de este individuo  $n_j$  individuos de tipo  $j$  para  $1 \leq j \leq J$  con una probabilidad  $\pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_J)$ . En otras palabras, entre dos saltos en el entorno, cada individuo tiene un "tiempo de vida" aleatorio que sigue una ley exponencial de parámetros  $c_i^{(k)}$ . Al final de este tiempo, la ley de reproducción está dada por  $(\pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_J))$ , independientemente de otros individuos. Por lo tanto, es un proceso de ramificación con varios tipos en tiempo continuo (Méléard, 2016).

Definimos  $p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J)$  la probabilidad de que la población esté compuesta de  $n_i$  individuos de tipo  $i$  para  $1 \leq i \leq J$  y que el ambiente es  $k$  en el tiempo  $t$ . Arreglamos los estados  $(k, n_1, \dots, n_J)$  del sistema por grupos según el número total de individuos  $n = n_1 + \dots + n_J$ , para tener un vector de columna infinita  $\mathbf{p}(t)$ . Observamos en la sección 2 que  $\mathbf{p}(t)$  es la solución de un sistema lineal de ecuaciones diferenciales  $\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{Z} \mathbf{p}(t)$ .  $\mathbf{Z}$  es una matriz infinita de la forma

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

y los bloques  $\mathbf{Z}_{m,n}$  son matrices de diferentes tamaños. Vemos en la estructura de esta matriz que cuando un individuo sufre un evento, el número total de individuos solo puede disminuir en una unidad, pero puede aumentar en varias unidades. Además, la clase de estados con cero individuos es absorbente: corresponde a la extinción de la población. En lo que sigue nos restringimos al caso subcrítico donde la población casi seguramente muere. Un resultado de (Athreya y Karlin, 1971) en relación con los modelos de tiempo discreto hace posible determinar la condición bajo la cual hay extinción en nuestro modelo de tiempo continuo. El objetivo es tratar de determinar la tasa de extinción de la población.

Los artículos (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin y Wachtel, 2017) calcularon esta tasa de extinción en un modelo análogo pero en un tiempo discreto, donde los entornos sucesivos son aleatorios, independientes e idénticamente distribuidos. Las dos primeras referencias dan una fórmula simple para la tasa de extinción pero con condiciones bastante restrictivas en los diferentes entornos (las matrices promedio deben tener un vector propio común). (Vatutin y Wachtel, 2017) ofrece una fórmula menos explícita pero con hipótesis más generales, mientras que en el caso sigue siendo "fuertemente subcrítica".

La tasa de extinción depende de las propiedades espectrales de la submatriz infinita extraída de (1) con  $\mathbf{Z}_{1,1}$  en su esquina superior izquierda. Definimos

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

con  $\delta_{i,j} = 1$  si  $i = j$ ,  $\delta_{i,j} = 0$  si  $i \neq j$ . Definimos

- $\mathbf{M}^{(k)}$ : la matriz  $(M_{i,j}^{(k)})$
- $\text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)})$ : la matriz diagonal por bloques con  $\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}$  en la diagonal
- $\omega_1$ : el límite espectral, es decir, el valor propio de la mayor parte real de la matriz

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

$\mathbf{I}$  es la matriz de identidad de orden  $J$  y  $\mathbf{Q} \otimes \mathbf{I}$  es el producto tensorial de las dos matrices.

Los cálculos en la Sección 2 sugieren que  $\omega_1$  sería la tasa de extinción de la población para ciertos valores de los parámetros. Sin embargo, esto sigue siendo una suposición.

En la sección 3, primero consideramos el caso particular de los procesos de nacimiento y muerte de varios tipos, luego nos restringimos a poblaciones con solo dos tipos de individuos. Presentamos un ejemplo donde comparamos el valor numérico de  $\omega_1$  con el límite  $\alpha_1$  Si  $n \rightarrow \infty$  del límite espectral de la submatriz finita de (1) con  $\mathbf{Z}_{1,1}$  en su esquina superior izquierda y  $\mathbf{Z}_{n,n}$  en su esquina inferior derecha. Los resultados numéricos sugieren la igualdad de estos dos números para ciertos valores de los parámetros pero no para todos, como en el caso de que solo haya un tipo de individuo (Bacaër, 2017c). También conjeturamos que el límite  $\alpha_1$  es la tasa de extinción de la población, definida por ejemplo como el límite

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

De acuerdo con (Collet et al., 2013, sección 4.5), este límite (llamado parámetro Kingman) no depende de  $k$ , ni de  $(n_1, \dots, n_J)$  siempre que  $n_1 + \dots + n_J \geq 1$ , ni las condiciones iniciales (entorno y número de individuos de los diferentes tipos).

## 2. Caso general

### 2.1 El sistema de ecuaciones diferenciales

Anotaciones:

- $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_J)$
- $\mathbf{0} = (0, \dots, 0)$ : el vector cuyos componentes  $J$  son iguales a 0.
- $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$  media  $n_i \geq 0 \quad \forall i$
- $\mathbf{u}_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$ : el vector con el 1 en la posición  $j$ .

Las hipótesis del modelo implican que

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

$\mathbf{r} = (r_1, \dots, r_J) \geq \mathbf{0}$  y  $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_J) \geq \mathbf{0}$  son vectores de enteros positivos o cero. De hecho, si hay  $\mathbf{n}$  individuos en el entorno  $k$  en el tiempo  $t$ , entonces hay durante cada intervalo de tiempo infinitesimal  $dt$  una probabilidad  $n_j c_j^{(k)} dt$  que ocurre un evento para uno de los  $n_j$  individuos de tipo  $j$ , y también una probabilidad  $-Q_{k,h} dt$  que el entorno cambia a otro estado. Si, por otro lado, hay  $\mathbf{n}$  individuos en un entorno  $h \neq k$ , existe una probabilidad  $Q_{k,h} dt$  que el entorno cambia al estado  $k$ . Finalmente, si hay  $\mathbf{r} + \mathbf{u}_j$  individuos en el entorno  $k$ , un evento ocurre en uno de los  $(r_j + 1)$  individuos tipo  $j$  con probabilidad  $(r_j + 1) c_j^{(k)} dt$  y encontramos en su lugar  $\mathbf{s}$  individuos de diferentes tipos con probabilidad  $\pi_j^{(k)}(\mathbf{s})$ . Si tenemos  $\mathbf{r} + \mathbf{s} = \mathbf{n}$ , terminamos con  $n_i$  individuos del tipo  $i$  para todo  $i$ . El sistema (3) tiene la estructura (1).

### 2.2 El sistema de ecuaciones diferenciales parciales

Definimos  $\mathbf{1} = (1, \dots, 1)$  y  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_J)$ . Definimos las funciones generadoras.

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

dónde los  $x_i$  son números complejos y los índices  $n_i$  enteros Porque

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

el dominio de convergencia de estas series incluye el conjunto  $\{(x_1, \dots, x_J); |x_i| < 1 \forall i\}$  (Cartan, 1961, capítulo IV). Definimos

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

Se tiene  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$ . Tenemos entonces

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

y

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

Con el sistema (3), obtenemos

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

Es una generalización del sistema (3) en (Bacaër, 2017c), que corresponde a  $J = 1$ .

### 2.3 El vector de medias

Definimos los valores promedio.

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

Con  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$ , deducimos de la ecuación (4), tomando su derivada parcial con respecto a  $x_i$  luego tomando  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ ,

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

con

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

como en la introducción, y donde suponemos que  $M_{i,j}^{(k)} < +\infty$  para todos los valores de índice. Es la generalización de la ecuación (4) de (Bacaër, 2017c), que corresponde a  $J = 1$ . Definimos  $\mathbf{E}$ , el vector de columna

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

Tenemos entonces  $\frac{d\mathbf{E}}{dt} = \mathbf{\Omega}^{[1]} \mathbf{E}$  con

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

como en la introducción Recordamos que  $\omega_1$  es el límite espectral de esta matriz, es decir, el valor propio de la mayor parte real. Porque  $Q_{k,h} \geq 0 \forall k \neq h$  y  $M_{i,j}^{(k)} \geq 0 \forall i \neq j$ , de hecho notamos que  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  es una matriz cuyos coeficientes fuera de la diagonal son todos  $\geq 0$ . De acuerdo con un corolario del teorema de Perron y Frobenius,  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  tiene un valor propio real dominante, es decir, mayor que la parte real de todos los demás valores propios.

Para simplificar, suponemos que la matriz  $\mathbf{Q}$  es irreducible:  $\forall k \neq h, \exists (k_0, \dots, k_N), k_0 = k, k_N = h, Q_{k_n, k_{n+1}} > 0 \forall n$ . También suponemos que las matrices  $\mathbf{M}^{(k)}$  son todos irreducibles Entonces la matriz  $\mathbf{\Omega}^{[1]}$  También es irreducible. Con  $\mathbf{E}(0) \neq 0$ , se tiene

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

y  $\omega_1$  es la tasa de crecimiento o disminución del vector de expectativa  $\mathbf{E}(t)$ .

## 2.4 El caso subcrítico

Consideremos una secuencia fija de entornos generados por la cadena de Markov en tiempo continuo de la matriz  $\mathbf{Q}$ : el entorno es primero  $k_0$  para  $t_0 < t < t_1$  con  $t_0 = 0$ , después  $k_1$  para  $t_1 < t < t_2$  etc. Entre dos saltos en el entorno, la población evoluciona de acuerdo con un proceso continuo de conexión de tiempo con varios tipos en un entorno constante. Por lo tanto, a nuestro proceso de tiempo continuo, podemos asociar un proceso de tiempo discreto que solo considera el estado de la población en los instantes  $t_n$  donde cambia el ambiente. Los dos procesos son simultáneamente supercríticos, críticos o subcríticos.

El vector de las expectativas de las poblaciones de cada tipo,  $\mathbf{e}(t) = (e_1(t), \dots, e_J(t))$ , sabiendo que el medio ambiente es  $k_n$  para  $t_n < t < t_{n+1}$ , es solución de  $\frac{d\mathbf{e}}{dt} = \mathbf{M}^{(k_n)} \mathbf{e}(t)$  durante este intervalo de tiempo Con  $\tau_n = t_{n+1} - t_n$ , se tiene  $\mathbf{e}(t_{n+1}) = \exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \mathbf{e}(t_n)$ . Según (Athreya y Karlin, 1971, sección 4), lo siguiente

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

casí seguramente converge a un límite  $\lambda_1$  independiente del conjunto particular de ambientes. Además, la población en el proceso de tiempo discreto casí seguramente muere en el caso subcrítico donde  $\lambda_1 < 0$  y no hay extinción con una probabilidad estrictamente positiva si  $\lambda_1 > 0$ . Entonces, el proceso de tiempo continuo en nuestro modelo inicial también es subcrítico si  $\lambda_1 < 0$ . Si  $T$  es el límite de  $t_n/n$  Si  $n \rightarrow +\infty$ , observamos que  $\lambda_1/T$  es el exponente de Lyapounoff del sistema diferencial para  $\mathbf{e}(t)$ .

Finalmente, tenga en cuenta que el límite espectral  $\omega_1$  de la sección anterior puede ser positivo mientras  $\lambda_1$  es negativo Esto ya es posible cuando solo hay un tipo de individuo (Bacaër y Ed-Darraz, 2014).

## 2.5 Valores propios en el caso regular

Para el sistema (4), estamos buscando soluciones

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

con funciones  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  que no son todos idénticamente cero. Así tenemos

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

Tomando  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ , se ve que

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

Hay dos casos posibles:

- $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0 \forall k$ ,
- $\omega$  es un valor propio de la matriz  $\mathbf{Q}$ .

Si las funciones  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  son analíticas en un barrio de  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$  (este es el "caso normal"), entonces vemos como en la sección 2.3, derivando la ecuación (7) con respecto a  $x_i$  y tomando  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ ,

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

con  $\phi_i^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1})$ . Entonces también hay dos casos posibles:

- $\frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) = 0 \forall i, \forall k$ ,
- $\omega$  es un valor propio de  $\Omega^{[1]}$ .

Definimos

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

Nosotros elegimos  $n \geq 2$ . Suponemos que  $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_m}^{(k)} = 0 \forall 1 \leq k \leq K, 1 \leq m < n$  y  $(i_1, \dots, i_m) \in \{1, \dots, J\}^m$ . Derivamos la ecuación (7) con respecto a  $x_{i_1}, \dots, x_{i_n}$  y tomamos  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ . Debido a la suposición sobre las derivadas parciales de orden  $< n$  porque  $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$ , solo quedan los siguientes términos:

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

Entonces hay dos casos posibles:

- $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = 0 \forall i_1, \dots, i_n, \quad \forall k$ ,
- $\omega$  es un valor propio de la matriz cuadrada  $\Omega^{[n]}$  de orden  $K \times J^n$  definido por las ecuaciones lineales (8).

En resumen, concluimos que si las funciones propias  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  asociados con el valor propio  $\omega$  son analíticos en un vecindario de  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ , entonces  $\omega$  es un valor propio de la matriz  $\mathbf{Q}$ , o bien  $\omega$  es un valor propio de una matriz  $\Omega^{[n]}$  para un cierto  $n \geq 1$ . De hecho, si este no fuera el caso, tendríamos

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

De lo anterior, deduciríamos por inducción que  $\phi_{i_1, \dots, i_n}^{(k)} = 0$  para todos los índices con  $n \geq 2$ . De acuerdo con el principio de extensión analítica (Cartan, 1961, capítulo IV),  $F(x)$  sería idénticamente cero, lo que no es posible.

Si  $J = 1$ , escribimos más simplemente

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

Entonces se escribe la ecuación (8)

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

Deducimos que  $\omega$  es un valor propio de la matriz  $\mathbf{Q}$  o una matriz  $\mathbf{Q} + n \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})$  con  $n \geq 1$ . La Sección 4.2 de (Bacaër, 2017a) ya había notado este caso particular para los procesos lineales de nacimientos y muertes con un solo tipo.

## 2.6 La matriz truncada

Definimos  $\mathbf{Y}_n$ , la submatriz finita de la matriz (1) con  $\mathbf{Z}_{1,1}$  en su esquina superior izquierda y  $\mathbf{Z}_{n,n}$  en su esquina inferior derecha. El límite espectral de esta matriz es tal que  $\mu_n \leq \mu_{n+1} \leq 0$ . Como en la Proposición 2 de (Bacaër, 2017a), definimos  $\mathbf{1}$  el vector de línea  $(1, \dots, 1)$  De tamaño adecuado. Tenemos entonces

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

Entonces tenemos  $\mu_n \leq 0$  (ver por ejemplo (Nkague Nkamba, 2012, Teorema 30.1)). Hay un vector de columna  $\mathbf{v}_n \neq \mathbf{0}$  con

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

y  $\mathbf{v}_n \geq \mathbf{0}$ . Definimos  $\mathbf{w}_n$  el vector de columna  $(\mathbf{v}_n, \mathbf{0})$ . Tenemos entonces

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

porque los coeficientes de las matrices  $\mathbf{Z}_{n+1,1}, \dots, \mathbf{Z}_{n+1,n}$  están  $\geq 0$ . Deducimos que  $\mu_{n+1} \geq \mu_n$  de (Nkague Nkamba, 2012, Teorema 30.3). De esto también se deduce que el límite  $\alpha_1$  de  $\mu_n$  Si  $n \rightarrow \infty$  existe.

## 3. Casos especiales

### 3.1 Los procesos de nacimiento y muerte.

Para cada entorno  $k$ , nos damos como en (Bacaër, 2017b) tres matrices del mismo tamaño: una matriz de nacimiento  $\mathbf{A}^{(k)} = (A_{i,j}^{(k)})$  con coeficientes  $\geq 0$ , una matriz de transferencia  $\mathbf{T}^{(k)} = (T_{i,j}^{(k)})$  con

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

y una matriz de salida diagonal  $\mathbf{S}^{(k)} = (S_{i,j}^{(k)})$  con  $S_{j,j}^{(k)} \geq 0 \forall j$ . En otras palabras, durante cada intervalo de tiempo infinitesimal  $dt$ , cada individuo de tipo  $j$  que está en el entorno  $k$  a

- una probabilidad  $A_{i,j}^{(k)} dt$  dar a luz a un nuevo tipo  $i$  individuo ,
- una probabilidad  $-T_{i,j}^{(k)} dt$  para transformarse en un individuo de tipo  $i$  con  $i \neq j$ ,
- una probabilidad  $S_{j,j}^{(k)} dt$  morir o abandonar la población.

Así tenemos

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

y

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

Definimos  $B_{i,j}^{(k)} = T_{i,j}^{(k)} + S_{i,j}^{(k)}$ . Entonces se escribe la ecuación (4)

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

que es la generalización de la ecuación presentada en la sección 2 de (Bacæyr y Ait Dads, 2014) en el caso de un entorno aleatorio, o la generalización de la ecuación (5) de (Bacæyr, 2017a) en el caso de Muchos tipos. Al distinguir el caso donde  $i = j$  de aquel donde  $i \neq j$ , mostramos fácilmente que  $M_{i,j}^{(k)}$ , definido por la ecuación (5), viene dado por  $M_{i,j}^{(k)} = A_{i,j}^{(k)} - B_{i,j}^{(k)}$ . La población es subcrítica si  $\lambda_1 < 0$ .

### 3.2 Dos tipos de individuos

Tomemos el caso de un proceso de nacimiento y muerte donde solo hay tipos  $J = 2$ , lo que permite ordenar fácilmente los diferentes estados de la población. Vamos a introducir las matrices diagonales.

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

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

Arreglamos las funciones  $p^{(k)}(t, n_1, n_2)$  de acuerdo con el número total  $n_1 + n_2$  de individuos, y este número fijo, por el número de individuos de tipo 1 y luego por el entorno. Con este orden, consideramos el vector de columna infinita

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

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

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

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

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

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

Entonces el sistema (3) también se escribe  $d\mathbf{p}/dt = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$ .

- $\mathbf{Z}$  es la matriz tridiagonal infinita por bloques

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

y los ceros son matrices cero del tamaño apropiado;

- $\mathbf{Z}_{n,n}$  es la matriz cuadrada, cuyo tamaño es  $(n+1)K$ , que es tridiagonal por bloques, que describe las transiciones cuando el número total de individuos es  $n$  y cuando esto no cambia (salto del entorno o individuo transferido al otro de los dos tipos)

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

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

- $\mathbf{Z}_{n-1,n}$  es la matriz rectangular con  $nK$  líneas y  $(n+1)K$  columnas que tienen solo dos bandas de bloques distintos de cero y que describen las transiciones de donde proviene el número total de individuos  $n$  a  $n-1$  (muerte o alta)

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

- $\mathbf{Z}_{n+1,n}$  es la matriz rectangular con  $(n+2)K$  líneas y  $(n+1)K$  columnas, también con dos bandas de bloques distintos de cero, que describen las transiciones de las que procede el número total de individuos  $n$  a  $n+1$  (nacimientos)

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

### 3.3 Ejemplo

Como ejemplo de un proceso con dos tipos de individuos, considere el caso del modelo epidémico lineal de (Bacaër y Ait Dads, 2014), donde los individuos tipo 1 están infectados pero aún no son infecciosos (p. Ej. en la fase latente) e individuos tipo 2 aquellos que son infecciosos. El caso lineal subcrítico corresponde, por ejemplo, a la situación en la que la enfermedad se importa a un entorno aleatorio desfavorable para su propagación. Tenemos entonces

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

El parámetro  $\tau$  es la velocidad a la que las personas en la fase latente se vuelven infecciosas, independientemente del entorno. El parámetro  $\beta^{(k)}$  es la tasa a la que las personas infecciosas infectan a nuevas personas al comienzo de una epidemia; depende del medio ambiente debido a la influencia del clima en la probabilidad de transmisión. El parámetro  $\gamma$  es la tasa de curación para personas infecciosas. Así tenemos

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

También suponemos que solo hay  $K = 2$  entornos diferentes y que

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

El sistema (9) está escrito

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

y

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

Hemos elegido los siguientes valores numéricos, utilizados en (Bacaër, Ait Dads, 2014) para el sarampión:  $1/\tau = 8$  días,  $1/\gamma = 5$  días. Para  $\beta^{(k)}$ , suponemos que  $\beta^{(1)} = 4\varepsilon$  por mes (con un mes de 30 días) y que  $\beta^{(2)} = 8\varepsilon$  por mes. En (Bacaër y Ait Dads, 2014), el coeficiente  $\beta$  variaba periódicamente entre 4 y 8 por mes para ajustarse bien a la curva epidémica. El parámetro  $\varepsilon$  está destinado a variar. Finalmente supongamos que  $q_1 = q_2 = 1$ , de modo que el medio ambiente pase en promedio la mitad del tiempo en cada uno de los dos estados.

Con un método iterativo que aprovecha la estructura de bloque tridiagonal (Ciarlet, 2006), estimamos el límite espectral  $\mu_n$  de la submatriz finita  $\mathbf{Y}_n$  de  $\mathbf{Z}$  si  $n$  es sucesivamente 25, 50, 100 y 200. Esta submatriz cuadrada es de tamaño

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

También estimamos el parámetro crítico  $\lambda_1$  vinculado al exponente de Lyapounov usando, por ejemplo, 5000 saltos del medio ambiente. Los resultados se muestran en la Figura 1. Tenga en cuenta que si el entorno fuera constante, el proceso sería subcrítico para  $\beta < \gamma$ .

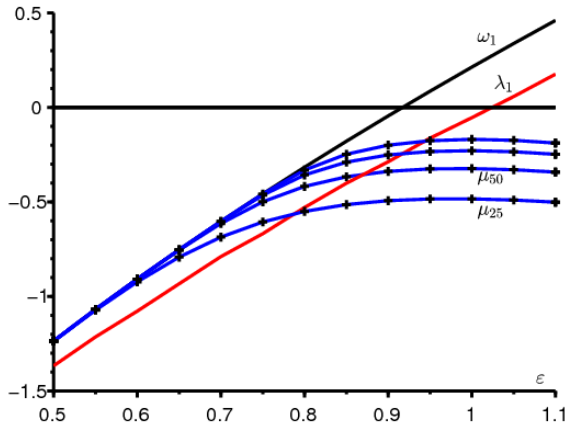


Figura 1. El parámetro crítico  $\lambda_1$  (en rojo),  $\omega_1$  (en negro) y  $\mu_n$  (en azul con cruces para  $n \in \{25, 50, 100, 200\}$ ) de abajo hacia arriba en función de  $\varepsilon$ . La tasa de extinción  $\alpha_1$  es el límite de  $\mu_n$  si  $n \rightarrow \infty$ .

La figura sugiere que tenemos  $\alpha_1 = \omega_1$  Si  $\varepsilon$  es pequeño, especialmente mientras  $\beta^{(1)} < \gamma$  y  $\beta^{(2)} < \gamma$ , dicho de otro modo  $\frac{8\varepsilon}{30} < \frac{1}{5}$ , es decir  $\varepsilon < 0,75$ . Pero  $\alpha_1 < \omega_1$  en un área donde  $\lambda_1$  sigue siendo estrictamente negativo. Desafortunadamente, no pudimos determinar  $\alpha_1$  más explícitamente. Se espera que  $\alpha_1 = 0$  si  $\lambda_1 = 0$ . Recuerde que cuando solo hay un tipo de individuo ( $J = 1$ ), las matrices  $\mathbf{M}^{(k)}$  son en realidad números escalares  $M^{(k)}$  y (Bacaër, 2017c) tendieron a mostrar en este caso que

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

$s(\cdot)$  denota el límite espectral de una matriz. El análogo de esta fórmula cuando hay varios tipos de individuos queda por determinar. (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin y Wachtel, 2017) tampoco lo hicieron en los modelos de tiempo discreto. Sin duda, una mejor comprensión del comportamiento de las funciones  $F^{(k)}(\mathbf{x})$  cerca del punto singular  $\mathbf{x} = \mathbf{1}$  en el sistema (7) permitiría el progreso.

## Referencias bibliográficas

- K. B. Athreya, S. Karlin (1971) On branching processes with random environments : I. Extinction probabilities, *Ann. Math. Stat.* 42, 1499–1520.
- N. Bacamir (2017a) Sur les processus linéaires de naissance et de mort sous-critiques dans un environnement aléatoire, *J. Math. Biol.* 75, 85–108.
- N. Bacamir (2017b) Sur la probabilité d’extinction dans des modèles mathématiques d’épidémies, *C. R. Biol.* 340, 453–455.
- N. Bacamir (2017c) Sur la vitesse d’extinction d’une population dans un environnement aléatoire, *C. R. Biol.* 340, 259–263.
- N. Bacamir, 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. Bacamir, 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/SMAI, 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>