

Sull'estinzione di popolazioni con diversi tipi in un ambiente casuale

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
 Unità di modellazione matematica e computerizzata di sistemi complessi
 Les Cordeliers, Parigi, Francia
 nicolas.bacaer@ird.fr

riassunto

Studiamo il tasso di estinzione di un processo di ramificazione con diversi tipi in tempo continuo in un ambiente casuale. I calcoli numerici in un esempio particolare ispirato a un modello epidemico suggeriscono una formula esplicita per questo tasso di estinzione, ma solo per determinati valori dei parametri.

1. Introduzione

Supponiamo che l'ambiente, indicato con k , oscilli casualmente tra un numero finito di stati $1, \dots, K$ secondo una catena di Markov in tempo continuo. Per $k \neq h$, la probabilità che l'ambiente passi da h a k è $Q_{k,h} dt$ durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt , con $Q_{k,h} \geq 0$. Definiamo la matrice $\mathbf{Q} = (Q_{k,h})$ con

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

È la matrice trasposta del generatore infinitesimale della catena (Sericola, 2013).

Prendere in considerazione una popolazione di individui che possono essere di diversi tipi: $1, 2, \dots, J$. Questa popolazione si evolve nell'ambiente casuale che abbiamo appena descritto. Si presume che ci sia almeno un individuo nella popolazione al momento $t = 0$. Un individuo di tipo i nell'ambiente k ha una probabilità $c_i^{(k)} dt$ subire qualche evento durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt , con $c_i^{(k)} > 0$. Se si verifica l'evento, troviamo al posto di questo individuo n_j individui di tipo j per $1 \leq j \leq J$ con una probabilità $\pi_j^{(k)}(n_1, \dots, n_J)$. In altre parole, tra due salti nell'ambiente, ogni individuo ha un "tempo di vita" casuale che segue una legge esponenziale del parametro $c_i^{(k)}$. Alla fine di questo tempo, la legge della riproduzione è data da $(\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_J))$, indipendentemente dagli altri individui. È quindi un processo di ramificazione con diversi tipi in tempo continuo (Méléard, 2016).

Definiamo $p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J)$, la probabilità che la popolazione sia composta n_i individui di tipo i per $1 \leq i \leq J$ e che l'ambiente è k al momento t . Organizziamo gli stati (k, n_1, \dots, n_J) del sistema per gruppi in base al numero totale di individui $n = n_1 + \dots + n_J$, in modo da avere un vettore di colonna infinito $\mathbf{p}(t)$. Osserviamo che nella sezione 2 $\mathbf{p}(t)$ è la soluzione di un sistema lineare di equazioni differenziali $\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$. \mathbf{Z} è una matrice infinita della forma

$$\left(\begin{array}{c|cccc} \mathbf{Z}_{0,0} & \mathbf{Z}_{0,1} & \mathbf{0} & \cdots & \mathbf{0} & \cdots \\ \hline \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{1,1} & \mathbf{Z}_{1,2} & \ddots & \vdots & \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{2,1} & \mathbf{Z}_{2,2} & \ddots & \mathbf{0} & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \mathbf{Z}_{n-1,n} & \ddots \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{n,1} & \mathbf{Z}_{n,2} & \ddots & \mathbf{Z}_{n,n} & \ddots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots \end{array} \right) \quad (1)$$

e i blocchi $\mathbf{Z}_{m,n}$ sono esse stesse matrici di dimensioni diverse. Sulla struttura di questa matrice vediamo che quando un individuo subisce un evento, il numero totale di individui può diminuire solo di un'unità ma può aumentare di diverse unità. Inoltre, la classe di stati con zero individui sta assorbendo: corrisponde all'estinzione della popolazione. Nel seguente caso ci limitiamo al caso subcritico in cui la popolazione quasi certamente si estingue. Un risultato di (Athreya e Karlin, 1971) relativo ai modelli a tempo discreto rende possibile determinare la condizione in cui vi è l'estinzione nel nostro modello a tempo continuo. L'obiettivo è quindi cercare di determinare il tasso di estinzione della popolazione.

Gli articoli (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin e Wachtel, 2017) hanno calcolato questo tasso di estinzione in un modello analogo ma in tempo discreto, in cui gli ambienti successivi sono casuali, indipendenti e distribuiti in modo identico. I primi due riferimenti forniscono una formula semplice per il tasso di estinzione ma con condizioni abbastanza restrittive sui diversi ambienti (le matrici medie devono avere un autovettore comune). (Vatutin and Wachtel, 2017) fornisce una formula meno esplicita ma con ipotesi più generali, pur rimanendo nel caso "fortemente subcritico".

Il tasso di estinzione dipende dalle proprietà spettrali della sottomatrice infinita estratta da (1) con $\mathbf{Z}_{1,1}$ nell'angolo in alto a sinistra. Definiamo

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

con $\delta_{i,j} = 1$ Se $i = j$, $\delta_{i,j} = 0$ Se $i \neq j$. Definiamo

- $\mathbf{M}^{(k)}$: la matrice $(M_{i,j}^{(k)})$
- $\text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)})$: la matrice a blocchi diagonali con $\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}$ sulla diagonale
- ω_1 : il limite spettrale, vale a dire l'autovalore della maggior parte reale della matrice

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

\mathbf{I} è la matrice identitaria dell'ordine J e $\mathbf{Q} \otimes \mathbf{I}$ è il prodotto tensore delle due matrici.

I calcoli nella Sezione 2 suggeriscono che ω_1 sarebbe il tasso di estinzione della popolazione per determinati valori dei parametri. Questo rimane un'ipotesi, tuttavia.

Nella sezione 3, consideriamo innanzitutto il caso particolare dei processi di nascita e morte di diversi tipi, quindi ci limitiamo alle popolazioni con solo due tipi di individui. Presentiamo un esempio in cui confrontiamo il valore numerico di ω_1 con il limite α_1 Se $n \rightarrow \infty$ del limite spettrale della sotto-matrice finita di (1) con $\mathbf{Z}_{1,1}$ nell'angolo in alto a sinistra e $\mathbf{Z}_{n,n}$ nell'angolo in basso a destra. I risultati numerici suggeriscono l'uguaglianza di questi due numeri per determinati valori dei parametri ma non per tutti, come nel caso in cui esiste un solo tipo di individuo (Bacaër, 2017c). Congettiamo anche che il limite α_1 è il tasso di estinzione della popolazione, definito ad esempio come limite

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

Secondo (Collet et al., 2013, sezione 4.5), questo limite (chiamato parametro Kingman) non dipende da k , né da (n_1, \dots, n_J) purché $n_1 + \dots + n_J \geq 1$, né le condizioni iniziali (ambiente e numero di individui dei diversi tipi).

2. Caso generale

2.1 Il sistema di equazioni differenziali

notazioni:

- $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_J)$
- $\mathbf{0} = (0, \dots, 0)$: il vettore i cui componenti J sono uguali a 0.
- $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$ significare $n_i \geq 0 \quad \forall i$
- $\mathbf{u}_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$: il vettore con 1 in posizione j .

Le ipotesi del modello lo implicano

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

$\mathbf{r} = (r_1, \dots, r_J) \geq \mathbf{0}$ e $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_J) \geq \mathbf{0}$ sono vettori di numeri interi positivi o zero. Infatti, se ci sono \mathbf{n} individui nell'ambiente k al tempo t , allora vi è durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt una probabilità $n_j c_j^{(k)} dt$ che si verifica un evento per uno dei n_j individui di tipo j , e anche una probabilità $-Q_{k,h} dt$ che l'ambiente passa a un altro stato. Se d'altra parte ci sono \mathbf{n} individui in un ambiente $h \neq k$, c'è una probabilità $Q_{k,h} dt$ che l'ambiente passa allo stato k . Infine, se c'è $\mathbf{r} + \mathbf{u}_j$ individui nell'ambiente k , si verifica un evento in uno dei $(r_j + 1)$ digitare j individui con una probabilità $(r_j + 1) c_j^{(k)} dt$ e troviamo al suo posto \mathbf{s} individui di diversi tipi con probabilità $\pi_j^{(k)}(\mathbf{s})$. Se abbiamo $\mathbf{r} + \mathbf{s} = \mathbf{n}$, finiamo con n_i individui di tipo i per tutti i . Il sistema (3) ha la struttura (1).

2.2 Il sistema di equazioni differenziali parziali

Definiamo $\mathbf{1} = (1, \dots, 1)$ e $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_J)$. Definiamo le funzioni di generazione

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

dove il x_i sono numeri complessi e indici n_i interi. Perché

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

il dominio di convergenza di queste serie include l'insieme $\{(x_1, \dots, x_J); |x_i| < 1 \forall i\}$ (Cartan, 1961, capitolo IV). Definiamo

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

abbiamo $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$. Abbiamo quindi

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

e

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

Con il sistema (3), otteniamo

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

È una generalizzazione del sistema (3) in (Bacaër, 2017c), che corrisponde a $J = 1$.

2.3 Il vettore dei mezzi

Definiamo i valori medi

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

Con $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$, deduciamo dall'equazione (4), prendendo la sua derivata parziale rispetto a x_i poi prendendo $\mathbf{x} = \mathbf{1}$,

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

con

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

come nell'introduzione, e dove lo ipotizziamo $M_{i,j}^{(k)} < +\infty$ per tutti i valori di indice. È la generalizzazione dell'equazione (4) di (Bacaër, 2017c), che corrisponde a $J = 1$. Definiamo \mathbf{E} , il vettore colonna

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

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

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

come nell'introduzione. Lo ricordiamo ω_1 è il limite spettrale di questa matrice, vale a dire l'autovalore della maggior parte reale. Perché $Q_{k,h} \geq 0 \forall k \neq h$ e $M_{i,j}^{(k)} \geq 0 \forall i \neq j$, lo notiamo davvero $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ è una matrice i cui coefficienti al di fuori della diagonale sono tutti ≥ 0 . Secondo un corollario del teorema di Perron e Frobenius, $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ ha un autovalore reale dominante, vale a dire maggiore della parte reale di tutti gli altri autovalori.

Per semplificare, supponiamo che la matrice \mathbf{Q} sia irriducibile: $\forall k \neq h, \exists (k_0, \dots, k_N), k_0 = k, k_N = h, Q_{k_n, k_{n+1}} > 0 \forall n$. Supponiamo anche che le matrici $\mathbf{M}^{(k)}$ sono tutti irriducibili. Quindi la matrice $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ è anche irriducibile. Con $\mathbf{E}(0) \neq 0$, noi abbiamo

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

e ω_1 è il tasso di crescita o diminuzione del vettore delle aspettative $\mathbf{E}(t)$.

2.4 Il caso subcritico

Consideriamo una sequenza fissa di ambienti generati dalla catena di Markov in tempo continuo di matrice \mathbf{Q} : l'ambiente è il primo k_0 per $t_0 < t < t_1$ con $t_0 = 0$, poi k_1 per $t_1 < t < t_2$, eccetera. Tra due salti nell'ambiente, la popolazione si evolve secondo un processo di connessione temporale continua con diversi tipi in un ambiente costante. Al nostro processo di tempo continuo, possiamo quindi associare un processo di tempo discreto che considera solo lo stato della popolazione negli istanti t_n dove cambia l'ambiente. I due processi sono contemporaneamente supercritici, critici o subcritici.

Il vettore delle aspettative delle popolazioni di ogni tipo, $\mathbf{e}(t) = (e_1(t), \dots, e_J(t))$, sapendo che l'ambiente è k_n per $t_n < t < t_{n+1}$, è la soluzione di $\frac{d\mathbf{e}}{dt} = \mathbf{M}^{(k_n)} \mathbf{e}(t)$ durante questo intervallo di tempo. Con $\tau_n = t_{n+1} - t_n$, noi abbiamo $\mathbf{e}(t_{n+1}) = \exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \mathbf{e}(t_n)$. Secondo (Athreya e Karlin, 1971, sezione 4), quanto segue

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

quasi sicuramente converge verso un limite λ_1 indipendente dalla particolare suite di ambienti. Inoltre, la popolazione nel processo a tempo discreto quasi sicuramente si estingue nel caso subcritico in cui $\lambda_1 < 0$ e non c'è estinzione con una probabilità strettamente positiva se $\lambda_1 > 0$. Quindi anche il processo continuo nel nostro modello di partenza è subcritico se $\lambda_1 < 0$. Se T è il limite di t_n/n Se $n \rightarrow +\infty$, notiamo che λ_1/T è l'esponente del sistema differenziale di Lyapounoff per $e(t)$.

Infine, si noti che il limite spettrale ω_1 dalla sezione precedente può essere positivo mentre λ_1 è negativo. Questo è già possibile quando esiste un solo tipo di individuo (Bacaër e Ed-Darraz, 2014).

2.5 Autovalori nel caso normale

Per system (4), stiamo cercando soluzioni

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

con funzioni $F^{(k)}(x)$ che non sono tutti identicamente zero. Abbiamo così

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

Prendere $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, Lo vediamo

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

Esistono due casi possibili:

- $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0 \forall k$,
- ω è un autovalore della matrice \mathbf{Q} .

Se le funzioni $F^{(k)}(\mathbf{x})$ sono analitici in un quartiere di $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ (questo è il "caso normale"), quindi vediamo come nella sezione 2.3, derivando l'equazione (7) rispetto a x_i e prendendo $\mathbf{x} = \mathbf{1}$,

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

con $\phi_i^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1})$. Quindi ci sono anche due possibili casi:

- $\frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) = 0 \forall i, \forall k$,
- ω è un autovalore di $\mathbf{\Omega}^{[1]}$.

Definiamo

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

Noi scegliamo $n \geq 2$. Supponiamo che $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_m}^{(k)} = 0 \forall 1 \leq k \leq K, 1 \leq m < n$ e $(i_1, \dots, i_m) \in \{1, \dots, J\}^m$. Deriviamo l'equazione (7) rispetto a x_{i_1}, \dots, x_{i_n} e prendiamo $\mathbf{x} = \mathbf{1}$. A causa dell'assunto sui derivati parziali dell'ordine $< n$ e perché $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$, rimangono solo i seguenti termini:

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

Quindi ci sono due possibili casi:

- $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = 0 \forall i_1, \dots, i_n, \quad \forall k$,
- ω è un autovalore della matrice quadrata $\mathbf{\Omega}^{[n]}$ di ordine $K \times J^n$ definito dalle equazioni lineari (8).

In sintesi, concludiamo che se le autofunzioni $F^{(k)}(\mathbf{x})$ associati all'autovalore ω sono analitici in un quartiere di $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, quindi ω è un autovalore della matrice \mathbf{Q} , oppure ω è un autovalore della matrice $\mathbf{\Omega}^{[n]}$ per un certo $n \geq 1$. In effetti, se così non fosse, avremmo

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

Da quanto sopra, dedurremmo per induzione $\phi_{i_1, \dots, i_n}^{(k)} = 0$ per tutti gli indici con $n \geq 2$. Secondo il principio di estensione analitica (Cartan, 1961, capitolo IV), $F(x)$ sarebbe identicamente zero, il che non è possibile.

Se $J=1$, scriviamo più semplicemente

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

Viene quindi scritta l'equazione (8)

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

Lo deduciamo ω è un autovalore della matrice \mathbf{Q} o una matrice $\mathbf{Q} + n \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})$ con $n \geq 1$. La sezione 4.2 di (Bacaër, 2017a) aveva già notato questo caso particolare per i processi lineari di nascite e morti con un solo tipo.

2.6 La matrice troncata

Definiamo \mathbf{Y}_n , la sotto-matrice finita della matrice (1) con $\mathbf{Z}_{1,1}$ nell'angolo in alto a sinistra e $\mathbf{Z}_{n,n}$ nell'angolo in basso a destra. Il limite spettrale di questa matrice è tale $\mu_n \leq \mu_{n+1} \leq 0$. Come nella proposizione 2 di (Bacaër, 2017a), definiamo $\mathbf{1}$ il vettore di linea $(1, \dots, 1)$ di dimensioni adeguate. Abbiamo quindi

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

Quindi abbiamo $\mu_n \leq 0$ (vedi ad esempio (Nkague Nkamba, 2012, Teorema 30.1)). C'è un vettore di colonna $\mathbf{v}_n \neq \mathbf{0}$ con

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

e $\mathbf{v}_n \geq \mathbf{0}$. Definiamo \mathbf{w}_n il vettore colonna $(\mathbf{v}_n, \mathbf{0})$. Abbiamo quindi

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

perché i coefficienti delle matrici $\mathbf{Z}_{n+1,1}, \dots, \mathbf{Z}_{n+1,n}$ siamo ≥ 0 . Lo deduciamo $\mu_{n+1} \geq \mu_n$ da (Nkague Nkamba, 2012, Teorema 30.3). Da ciò ne consegue anche che il limite α_1 di μ_n Se $n \rightarrow \infty$ esistere.

3. Casi speciali

3.1 I processi di nascita e morte

Per ogni ambiente k , ci diamo come in (Bacaër, 2017b) tre matrici della stessa dimensione: una matrice di nascita $\mathbf{A}^{(k)} = (A_{i,j}^{(k)})$ con coefficienti ≥ 0 , una matrice di trasferimento $\mathbf{T}^{(k)} = (T_{i,j}^{(k)})$ con

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

e una matrice di output diagonale $\mathbf{S}^{(k)} = (S_{j,j}^{(k)})$ con $S_{j,j}^{(k)} \geq 0 \forall j$. In altre parole, durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt , ogni individuo di tipo j che si trova nell'ambiente k a

- una probabilità $A_{i,j}^{(k)} dt$ per dare vita ad un nuovo tipo i singoli,
- una probabilità $-T_{i,j}^{(k)} dt$ trasformarsi in un individuo di tipo i con $i \neq j$,
- una probabilità $S_{j,j}^{(k)} dt$ morire o lasciare la popolazione.

Abbiamo così

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

e

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

Definiamo $B_{i,j}^{(k)} = T_{i,j}^{(k)} + S_{j,j}^{(k)}$. Quindi viene scritta l'equazione (4)

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

che è la generalizzazione dell'equazione presentata nella sezione 2 di (Bacaër e Ait Dads, 2014) nel caso di un ambiente casuale, o la generalizzazione dell'equazione (5) di (Bacaër, 2017a) nel caso di Diversi tipi. Distinguendo il caso in cui $i = j$ da quello in cui $i \neq j$, lo dimostriamo facilmente $M_{i,j}^{(k)}$, definito dall'equazione (5), è dato da $M_{i,j}^{(k)} = A_{i,j}^{(k)} - B_{i,j}^{(k)}$. La popolazione è subcritica se $\lambda_1 < 0$.

3.2 Due tipi di individui

Prendi il caso di un processo di nascita e morte in cui esistono solo tipi $J=2$, il che rende possibile ordinare facilmente i diversi stati della popolazione. Introduciamo le matrici diagonali

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

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

Organizziamo le funzioni $p^{(k)}(t, n_1, n_2)$ in base al numero totale $n_1 + n_2$ di individui, e questo numero fissato, dal numero di individui di tipo 1 e quindi dall'ambiente. Con questo ordine, consideriamo il vettore di colonna infinita

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

Quindi viene anche scritto il sistema (3) $d\mathbf{p}/dt = \mathbf{Z}\mathbf{p}(t)$.

- \mathbf{Z} è l'infinita matrice tridiagonale per blocchi

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

e gli zeri sono matrici zero della dimensione appropriata;

- $\mathbf{Z}_{n,n}$ è la matrice quadrata, la cui dimensione è $(n+1)K$, che è tridiagonale per blocchi, che descrive le transizioni quando il numero totale di individui è n e quando questo non cambia (salta dall'ambiente o individuo trasferito all'altro dei due tipi)

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

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

- $\mathbf{Z}_{n-1,n}$ è la matrice rettangolare con nK linee e $(n+1)K$ colonne che hanno solo due bande di blocco diverse da zero e che descrivono le transizioni da cui proviene il numero totale di individui n a $n-1$ (morte o dimissione)

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

- $\mathbf{Z}_{n+1,n}$ è la matrice rettangolare con $(n+2)K$ linee e $(n+1)K$ colonne, anche con due bande di blocchi diverse da zero, che descrivono le transizioni da cui proviene il numero totale di individui n a $n+1$ (nascite)

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

3.3 Esempio

Come esempio di un processo con due tipi di individui, considera il caso del modello di epidemia lineare di (Bacaër e Ait Dads, 2014), in cui gli individui di tipo 1 sono infetti ma non ancora infettivi (ad es. nella fase latente) e tipo 2 individui quelli che sono infettivi. Il caso lineare subcritico corrisponde ad esempio alla situazione in cui la malattia viene importata in un ambiente casuale sfavorevole alla sua propagazione. Abbiamo quindi

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

Il parametro τ è la velocità con cui le persone nella fase latente diventano infettive, indipendentemente dall'ambiente. Il parametro $\beta^{(k)}$ è la velocità con cui le persone infettive infettano nuove persone all'inizio di un'epidemia; dipende dall'ambiente a causa dell'influenza del clima sulla probabilità di trasmissione. Il parametro γ è il tasso di guarigione per le persone infette. Abbiamo così

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

Supponiamo anche che ci siano solo $K = 2$ ambienti diversi e quello

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

Il sistema (9) è scritto

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

e

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

Abbiamo scelto i seguenti valori numerici, usati in (Bacaër, Ait Dads, 2014) per il morbillo: $1/\tau = 8$ giorni, $1/\gamma = 5$ giorni. Per $\beta^{(k)}$, supponiamo che $\beta^{(1)} = 4\varepsilon$ al mese (con un mese di 30 giorni) e quello $\beta^{(2)} = 8\varepsilon$ al mese. In (Bacaër e Ait Dads, 2014), il coefficiente β variava periodicamente tra 4 e 8 al mese per adattarsi perfettamente alla curva epidemica. Il parametro ε è destinato a variare. Finalmente supponiamo che $q_1 = q_2 = 1$, in modo che l'ambiente trascorra in media la metà del tempo in ciascuno dei due stati.

Con un metodo iterativo che sfrutta la struttura a blocchi tridiagonali (Ciarlet, 2006), stimiamo il limite spettrale μ_n della sotto-matrice finita \mathbf{Y}_n di \mathbf{Z} se n è successivamente 25, 50, 100 e 200. Questa matrice secondaria quadrata è di dimensioni

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

Stimiamo anche il parametro critico λ_1 collegato all'esponente di Lyapounov usando ad esempio 5000 luppoli dall'ambiente. I risultati sono mostrati nella Figura 1. Si noti che se l'ambiente fosse costante, il processo sarebbe subcritico per $\beta < \gamma$.

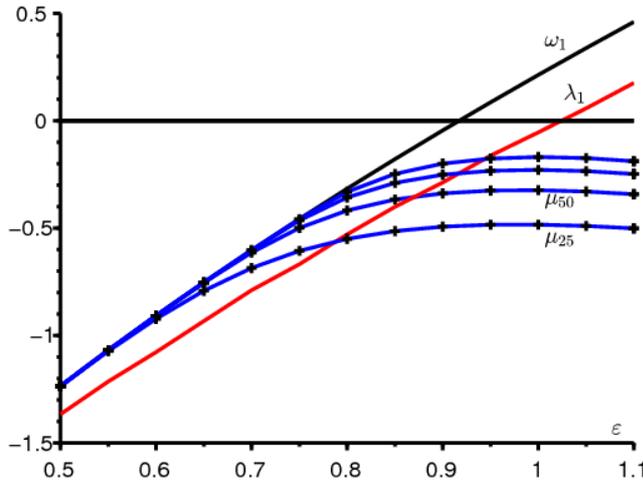


Figura 1. Il parametro critico λ_1 (in rosso), ω_1 (in nero) e μ_n (in blu con croci per $n \in \{25, 50, 100, 200\}$ dal basso verso l'alto) in funzione di ε . Il tasso di estinzione α_1 è il limite di μ_n se $n \rightarrow \infty$.

La figura suggerisce che abbiamo $\alpha_1 = \omega_1$ Se ε è piccolo, soprattutto finché $\beta^{(1)} < \gamma$ e $\beta^{(2)} < \gamma$, in altre parole $\frac{8\varepsilon}{30} < \frac{1}{5}$, cioè $\varepsilon < 0,75$. Ma $\alpha_1 < \omega_1$ in una zona in cui λ_1 rimane strettamente negativo. Sfortunatamente, non siamo stati in grado di determinare α_1 più esplicitamente. Si prevede che $\alpha_1 = 0$ Se $\lambda_1 = 0$. Ricorda che quando esiste un solo tipo di individuo ($J = 1$), matrici $\mathbf{M}^{(k)}$ sono in realtà numeri scalari $M^{(k)}$ e (Bacaër, 2017c) tendevano a mostrare che in questo caso

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

$s(\cdot)$ indica il limite spettrale di una matrice. L'analogo di questa formula quando ci sono diversi tipi di individui resta da determinare. (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin e Wachtel, 2017) non sono riusciti a farlo nei modelli temporali discreti. Senza dubbio una migliore comprensione del comportamento delle funzioni $F^{(k)}(\mathbf{x})$ vicino al punto singolare $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ nel sistema (7) consentirebbe progressi.

Riferimenti bibliografici

- 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>