

Over het uitsterven van populaties met verschillende typen in een willekeurige omgeving

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
 Wiskundige en computermodellering van complexe systemen
 Les Cordeliers, Parijs, Frankrijk
 nicolas.bacaer@ird.fr

Overzicht

We bestuderen de extinctiesnelheid van een vertakkingsproces met verschillende typen in continue tijd in een willekeurige omgeving. Numerieke berekeningen in een bepaald voorbeeld, geïnspireerd door een epidemisch model, suggereren een expliciete formule voor dit uitsterven, maar alleen voor bepaalde waarden van de parameters.

1. Inleiding

We veronderstellen dat de omgeving, opgemerkt k , willekeurig beweegt tussen een eindig aantal toestanden $1, \dots, K$ volgens een Markov-ketting in continue tijd. Voor $k \neq h$, de waarschijnlijkheid dat het milieu schakelt van h tot k is $Q_{k,h} dt$ tijdens elk oneindig klein tijdsinterval dt , met $Q_{k,h} \geq 0$. We definiëren de matrix $\mathbf{Q} = (Q_{k,h})$ met

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

Het is de getransponeerde matrix van de oneindig kleine generator van de ketting (Sericola, 2013).

Beschouw een populatie van individuen die van verschillende soorten kunnen zijn: $1, 2, \dots, J$. Deze populatie evolueert in de willekeurige omgeving die we zojuist hebben beschreven. Aangenomen wordt dat er op dat moment ten minste één persoon in de populatie is $t = 0$. Een individu van type i in omgeving k heeft een kans $c_i^{(k)} dt$ om een gebeurtenis te ondergaan tijdens elk oneindig klein tijdsinterval dt , met $c_i^{(k)} > 0$. Als de gebeurtenis plaatsvindt, vinden we in plaats van deze persoon n_j individuen van type j voor $1 \leq j \leq J$ met een waarschijnlijkheid $\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_J)$. Met andere woorden, tussen twee sprongen in de omgeving heeft elk individu een willekeurige "levensduur" die een exponentiële wet van parameter volgt $c_i^{(k)}$. Aan het einde van deze tijd wordt de reproductiewet gegeven door $(\pi_i^{(k)}(n_1, \dots, n_J))$, onafhankelijk van andere individuen. Het is dus een proces van verbinding met verschillende typen in continue tijd (Méléard, 2016).

We definiëren $p^{(k)}(t, n_1, \dots, n_J)$, de waarschijnlijkheid waaruit de populatie bestaat n_i individuen van type i voor $1 \leq i \leq J$ en dat de omgeving k is op tijdstip t . We regelen de staten (k, n_1, \dots, n_J) van het systeem door groepen volgens het totale aantal individuen $n = n_1 + \dots + n_J$, om een oneindige kolomvector te hebben $\mathbf{p}(t)$. Dat merken we in paragraaf 2 $\mathbf{p}(t)$ is oplossing van een lineair systeem van differentiaalvergelijkingen $\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{Z} \mathbf{p}(t)$. \mathbf{Z} is een oneindige matrix van het formulier

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

en de blokken $\mathbf{Z}_{m,n}$ zijn zelf matrices van verschillende afmetingen. We zien aan de structuur van deze matrix dat wanneer een individu een gebeurtenis ondergaat, het totale aantal individuen slechts met één eenheid kan afnemen, maar met meerdere eenheden. Bovendien absorbeert de klasse van staten met nul individuen: het komt overeen met het uitsterven van de bevolking. We beperken ons in het volgende tot het subkritische geval waarin de bevolking vrijwel zeker sterft. Een resultaat van (Athreya en Karlin, 1971) met betrekking tot discrete tijdmodellen maakt het mogelijk om de conditie te bepalen waaronder er uitsterfing is in ons continue tijdmodel. Het doel is dan om te proberen de mate van uitsterfing van de bevolking te bepalen.

De artikelen (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin en Wachtel, 2017) berekenden deze mate van uitsterfing in een analoog model, maar in discrete tijd, waarbij de opeenvolgende omgevingen willekeurig, onafhankelijk en identiek verdeeld zijn. De eerste twee referenties geven een eenvoudige formule voor het uitsterfingspercentage, maar met redelijk beperkende voorwaarden voor de verschillende omgevingen (de gemiddelde matrices moeten een gemeenschappelijke eigenvector hebben). (Vatutin en Wachtel, 2017) geeft een minder expliciete formule, maar met meer algemene hypothesen, terwijl het in het geval 'sterk subkritisch' blijft.

De extinctiesnelheid hangt af van de spectrale eigenschappen van de oneindige submatrix geëxtraheerd uit (1) met $\mathbf{Z}_{1,1}$ in de linkerbovenhoek. We definiëren

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

met $\delta_{i,j} = 1$ als $i = j$, $\delta_{i,j} = 0$ als $i \neq j$. We definiëren

- $\mathbf{M}^{(k)}$: de matrix $(M_{i,j}^{(k)})$
- $\text{diag}(\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)})$: de diagonale blokmatrix met $\mathbf{M}^{(1)}, \dots, \mathbf{M}^{(K)}$ op de diagonaal
- ω_1 : de spectraal gebonden, dat wil zeggen de eigenwaarde van het grootste reële deel van de matrix

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

\mathbf{I} is de identiteitsmatrix van orde J en $\mathbf{Q} \otimes \mathbf{I}$ is het tensorproduct van de twee matrices.

De berekeningen in paragraaf 2 suggereren dat ω_1 zou het uitstervingspercentage van de populatie zijn voor bepaalde waarden van de parameters. Dit blijft echter een gok.

In paragraaf 3 gaan we eerst in op het specifieke geval van verschillende soorten geboorte- en sterfprocessen, daarna beperken we ons tot populaties met slechts twee soorten individuen. We presenteren een voorbeeld waarbij we de numerieke waarde van vergelijken ω_1 met de limiet α_1 als $n \rightarrow \infty$ van de spectrale grens van de eindige submatrix van (1) met $\mathbf{Z}_{1,1}$ in de linkerbovenhoek en $\mathbf{Z}_{n,n}$ in de rechter benedenhoek. Numerieke resultaten suggereren de gelijkheid van deze twee getallen voor bepaalde waarden van de parameters, maar niet voor alle, zoals in het geval dat er slechts één type individu is (Bacaër, 2017c). We vermoeden ook dat de limiet α_1 is het uitstervingspercentage van de bevolking, bijvoorbeeld gedefinieerd als de limiet

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

Volgens (Collet et al., 2013, sectie 4.5) is deze limiet (de Kingman-parameter genoemd) niet afhankelijk van k , noch van (n_1, \dots, n_J) op voorwaarde dat $n_1 + \dots + n_J \geq 1$, noch de beginvoorwaarden (omgeving en aantal individuen van de verschillende typen).

2. Algemeen geval

2.1 Het systeem van differentiaalvergelijkingen

Notaties:

- $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_J)$
- $\mathbf{0} = (0, \dots, 0)$: de vector waarvan de J -componenten gelijk zijn aan 0.
- $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$ gemeen $n_i \geq 0 \quad \forall i$
- $\mathbf{u}_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$: de vector met de 1 in positie j .

De modelhypothesen impliceren dat

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

$\mathbf{r} = (r_1, \dots, r_J) \geq \mathbf{0}$ en $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_J) \geq \mathbf{0}$ zijn vectoren met positieve of nul gehele getallen. Inderdaad, als er \mathbf{n} individuen in de omgeving k zijn op tijdstip t , dan is er gedurende elk oneindig klein tijdsinterval dt een kans $n_j c_j^{(k)} dt$ dat een gebeurtenis plaatsvindt voor een van de n_j individuen van type j , en ook een waarschijnlijkheid $-Q_{k,h} dt$ dat de omgeving naar een andere toestand overschakelt. Als er daarentegen \mathbf{n} individuen in een omgeving $h \neq k$ zijn, is er een kans $Q_{k,h} dt$ dat de omgeving naar toestand k overschakelt. Eindelijk, als die er is $\mathbf{r} + \mathbf{u}_j$ individuen in omgeving k , een gebeurtenis vindt plaats in een van de $(r_j + 1)$ type j individuen met een waarschijnlijkheid $(r_j + 1) c_j^{(k)} dt$ en we vinden in zijn plaats \mathbf{s} individuen van verschillende typen met waarschijnlijkheid $\pi_j^{(k)}(\mathbf{s})$. Als we hebben $\mathbf{r} + \mathbf{s} = \mathbf{n}$, eindigen we met n_i individuen van type i voor alle i . Het systeem (3) heeft de structuur (1).

2.2 Het systeem van partiële differentiaalvergelijkingen

We definiëren $\mathbf{1} = (1, \dots, 1)$ en $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_J)$. We definiëren de genererende functies

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

waar de x_i zijn complexe getallen en de indices n_i gehele getallen. Omdat

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

het convergentiedomein van deze reeksen omvat de verzameling $\{(x_1, \dots, x_J); |x_i| < 1 \forall i\}$ (Cartan, 1961, hoofdstuk IV). We definiëren

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

Men heeft $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$. We hebben dan

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

en

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

Met het systeem (3) verkrijgen we

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

Het is een veralgemening van het systeem (3) in (Bacaër, 2017c), dat overeenkomt met $J = 1$.

2.3 De vector van middelen

We definiëren de gemiddelde waarden

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

Met $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$, leiden we af uit vergelijking (4), waarbij we de gedeeltelijke afgeleide ervan gebruiken ten opzichte van x_i dan nemen $\mathbf{x} = \mathbf{1}$,

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

met

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

zoals in de inleiding, en waar we van uitgaan $M_{i,j}^{(k)} < +\infty$ voor alle indexwaarden. Het is de veralgemening van vergelijking (4) van (Bacaër, 2017c), wat overeenkomt met $J = 1$. We definiëren \mathbf{E} , de kolomvector

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

We hebben dan $\frac{d\mathbf{E}}{dt} = \mathbf{\Omega}^{[1]} \mathbf{E}$ met

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

zoals in de inleiding. We herinneren ons dat ω_1 is de spectrale grens van deze matrix, dat wil zeggen de eigenwaarde van het grootste reële deel. Omdat $Q_{k,h} \geq 0 \forall k \neq h$ en $M_{i,j}^{(k)} \geq 0 \forall i \neq j$, dat merken we inderdaad $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ is een matrix waarvan de coëfficiënten buiten de diagonaal allemaal ≥ 0 zijn. Volgens een uitvloeisel van de stelling van Perron en Frobenius, $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ heeft een dominante reële eigenwaarde, dat wil zeggen groter dan het reële deel van alle andere eigenwaarden.

Om het eenvoudiger te maken, gaan we ervan uit dat de matrix \mathbf{Q} onherleidbaar is: $\forall k \neq h, \exists (k_0, \dots, k_N), k_0 = k, k_N = h, Q_{k_n, k_{n+1}} > 0 \forall n$. We veronderstellen ook dat de matrices $\mathbf{M}^{(k)}$ zijn allemaal onherleidbaar. Dus de matrix $\mathbf{\Omega}^{[1]}$ is ook onherleidbaar. Met $\mathbf{E}(0) \neq \mathbf{0}$, men heeft

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

en ω_1 is de groeisnelheid of afname van de verwachtingsvector $\mathbf{E}(t)$.

2.4 Het subkritische geval

Laten we eens kijken naar een vaste reeks omgevingen die door de Markov-keten worden gegenereerd in een continue tijd van matrix \mathbf{Q} : de omgeving is de eerste k_0 voor $t_0 < t < t_1$ met $t_0 = 0$, vervolgens k_1 voor $t_1 < t < t_2$, enzovoort. Tussen twee sprongen in de omgeving evolueert de populatie volgens een continu tijdverbindingsproces met verschillende typen in een constante omgeving. Aan ons continue tijdsproces kunnen we daarom een discreet tijdsproces koppelen dat alleen rekening houdt met de toestand van de bevolking op het moment t_n waar de omgeving verandert. De twee processen zijn tegelijkertijd superkritisch, kritisch of subkritisch.

De vector van de verwachtingen van populaties van elk type, $\mathbf{e}(t) = (e_1(t), \dots, e_J(t))$, wetende dat de omgeving dat is k_n voor $t_n < t < t_{n+1}$, is oplossing van $\frac{d\mathbf{e}}{dt} = \mathbf{M}^{(k_n)} \mathbf{e}(t)$ gedurende dit tijdsinterval. Met $\tau_n = t_{n+1} - t_n$, men heeft $\mathbf{e}(t_{n+1}) = \exp(\tau_n \mathbf{M}^{(k_n)}) \mathbf{e}(t_n)$. Volgens (Athreya en Karlin, 1971, sectie 4), het volgende

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

komt vrijwel zeker tot een limiet samen λ_1 onafhankelijk van de specifieke reeks omgevingen. Bovendien sterft de populatie in het discrete-tijdproces vrijwel zeker uit in het subkritische geval waar $\lambda_1 < 0$ en er is geen uitsterven met een strikt positieve waarschijnlijkheid als $\lambda_1 > 0$. Het continue tijdsproces in ons startmodel is dus ook subkritisch als $\lambda_1 < 0$. Als T de limiet is van t_n/n als $n \rightarrow +\infty$, we noteren dat λ_1/T is Lyapounoffs exponent van het differentiaalsysteem voor $\mathbf{e}(t)$.

Merk ten slotte op dat de spectrale grens ω_1 uit de vorige sectie kan positief zijn terwijl λ_1 is negatief. Dit is al mogelijk als er maar één type individu is (Bacaër en Ed-Darraz, 2014).

2.5 Eigenwaarden in het reguliere geval

Voor systeem (4) zijn we op zoek naar oplossingen

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

met functies $F^{(k)}(x)$ die niet allemaal identiek nul zijn. We hebben dus

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

Nemen $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, we zien dat

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

Er zijn twee mogelijke gevallen:

- $F^{(k)}(\mathbf{1}) = 0 \forall k$,
- ω is een eigenwaarde van de matrix \mathbf{Q} .

Als de functies $F^{(k)}(\mathbf{x})$ zijn analytisch in een buurt van $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ (dit is het "reguliere geval"), dan zien we zoals in paragraaf 2.3, door vergelijking (7) af te leiden met betrekking tot x_i en nemen $\mathbf{x} = \mathbf{1}$,

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

met $\phi_i^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1})$. Er zijn dus ook twee mogelijke gevallen:

- $\frac{\partial F^{(k)}}{\partial x_i}(\mathbf{1}) = 0 \forall i, \forall k$,
- ω is een eigenwaarde van $\mathbf{\Omega}^{[1]}$.

We definiëren

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

We kiezen $n \geq 2$. We veronderstellen dat $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_m}^{(k)} = 0 \forall 1 \leq k \leq K, 1 \leq m < n$ en $(i_1, \dots, i_m) \in \{1, \dots, J\}^m$. We leiden vergelijking (7) af met betrekking tot x_{i_1}, \dots, x_{i_n} en we nemen $\mathbf{x} = \mathbf{1}$. Vanwege de aanname op de partiële afgeleiden van order $< n$ en omdat $g_j^{(k)}(\mathbf{1}) = 1$ blijven alleen de volgende termen over:

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

Er zijn dus twee mogelijke gevallen:

- $\phi_{i_1, i_2, \dots, i_n}^{(k)} = 0 \forall i_1, \dots, i_n, \quad \forall k$,
- ω is een eigenwaarde van de vierkante matrix $\mathbf{\Omega}^{[n]}$ van orde $K \times J^n$ gedefinieerd door de lineaire vergelijkingen (8).

Samenvattend concluderen we dat als de eigenfuncties $F^{(k)}(\mathbf{x})$ geassocieerd met de eigenwaarde ω zijn analytisch in een buurt van $\mathbf{x} = \mathbf{1}$, dan is ω een eigenwaarde van de matrix \mathbf{Q} , of anders ω is een eigenwaarde van een matrix $\mathbf{\Omega}^{[n]}$ voor een bepaalde $n \geq 1$. Inderdaad, als dit niet het geval was, zouden we dat wel hebben gedaan

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

Uit het bovenstaande zouden we dat afleiden door inductie $\phi_{i_1, \dots, i_n}^{(k)} = 0$ voor alle indices met $n \geq 2$. Volgens het principe van analytische extensie (Cartan, 1961, hoofdstuk IV), $F(x)$ zou identiek nul zijn, wat niet mogelijk is.

Als $J = 1$, schrijven we eenvoudiger

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

Vergelijking (8) wordt dan geschreven

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

We leiden dat af ω is een eigenwaarde van de matrix \mathbf{Q} of een matrix $\mathbf{Q} + n \text{diag}(M^{(1)}, \dots, M^{(K)})$ met $n \geq 1$. Sectie 4.2 van (Bacaër, 2017a) had dit specifieke geval al opgemerkt voor de lineaire processen van geboorte en dood met een enkel type.

2.6 De ingekorte matrix

We definiëren \mathbf{Y}_n , de eindige submatrix van de matrix (1) met $\mathbf{Z}_{1,1}$ in de linkerbovenhoek en $\mathbf{Z}_{n,n}$ in de rechter benedenhoek. De spectrale grens van deze matrix is zodanig dat $\mu_n \leq \mu_{n+1} \leq 0$. Net als in Propositie 2 van (Bacaër, 2017a) definiëren we $\mathbf{1}$ de lijnvector $(1, \dots, 1)$ van geschikte grootte. We hebben dan

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

Dus we hebben $\mu_n \leq 0$ (zie bijvoorbeeld (Nkague Nkamba, 2012, Stelling 30.1)). Er is een kolomvector $\mathbf{v}_n \neq \mathbf{0}$ met

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

en $\mathbf{v}_n \geq 0$. We definiëren \mathbf{w}_n de kolomvector $(\mathbf{v}_n, \mathbf{0})$. We hebben dan

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

omdat de coëfficiënten van de matrices $\mathbf{Z}_{n+1,1}, \dots, \mathbf{Z}_{n+1,n}$ zijn ≥ 0 . We leiden dat af $\mu_{n+1} \geq \mu_n$ van (Nkague Nkamba, 2012, Stelling 30.3). Hieruit volgt ook dat de limiet α_1 van μ_n als $n \rightarrow \infty$ bestaan.

3. Bijzondere gevallen

3.1 De geboorte- en doodprocessen

Voor elke omgeving k geven we onszelf zoals in (Bacaër, 2017b) drie matrices van dezelfde grootte: een geboortematrix $\mathbf{A}^{(k)} = (A_{i,j}^{(k)})$ met coëfficiënten ≥ 0 , een overdrachtsmatrix $\mathbf{T}^{(k)} = (T_{i,j}^{(k)})$ met

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

en een diagonale uitgangsmatrix $\mathbf{S}^{(k)} = (S_{i,j}^{(k)})$ met $S_{j,j}^{(k)} \geq 0 \forall j$. Met andere woorden, tijdens elk oneindig klein tijdsinterval dt , elk individu van type j dat in de omgeving is k a

- een waarschijnlijkheid $A_{i,j}^{(k)} dt$ om een nieuw type i individu te baren,
- een waarschijnlijkheid $-T_{i,j}^{(k)} dt$ transformeren in een individu van type i met $i \neq j$,
- een waarschijnlijkheid $S_{j,j}^{(k)} dt$ om te sterven of de bevolking te verlaten.

We hebben dus

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

en

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

We definiëren $B_{i,j}^{(k)} = T_{i,j}^{(k)} + S_{i,j}^{(k)}$. Vervolgens wordt vergelijking (4) geschreven

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

dat is de veralgemening van de vergelijking gepresenteerd in sectie 2 van (Bacaër en Ait Dads, 2014) in het geval van een willekeurige omgeving, of de veralgemening van vergelijking (5) van (Bacaër, 2017a) in het geval van Verschillende typen. Door het geval waarin $i = j$ te onderscheiden van dat waar $i \neq j$ te onderscheiden, laten we dat gemakkelijk zien $M_{i,j}^{(k)}$, gedefinieerd door vergelijking (5), wordt gegeven door $M_{i,j}^{(k)} = A_{i,j}^{(k)} - B_{i,j}^{(k)}$. De populatie is subkritisch als $\lambda_1 < 0$.

3.2 Twee soorten individuen

Neem het geval van een geboorte- en sterfproces waarbij er slechts $J = 2$ soorten zijn, waardoor het gemakkelijk is om de verschillende staten van de bevolking te ordenen. Laten we de diagonale matrices introduceren

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

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

Wij regelen de functies $p^{(k)}(t, n_1, n_2)$ volgens het totale aantal $n_1 + n_2$ van individuen, en dit aantal wordt bepaald door het aantal type 1 individuen en vervolgens door de omgeving. Bij deze bestelling beschouwen we de oneindige kolomvector

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

Vervolgens wordt ook het systeem (3) geschreven $d\mathbf{p}/dt = \mathbf{Z} \mathbf{p}(t)$.

- \mathbf{Z} is de oneindige tridiagonale matrix door blokken

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

en nullen zijn nulmatrices van de juiste grootte;

- $\mathbf{Z}_{n,n}$ is de vierkante matrix, waarvan de grootte is $(n+1)K$, die tridiagonaal is door blokken, die de overgangen beschrijft wanneer het totale aantal individuen n is en wanneer dit niet verandert (spring van de omgeving of het individu wordt overgebracht naar de andere van de twee typen)

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

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

- $\mathbf{Z}_{n-1,n}$ is de rechthoekige matrix met nK lijnen en $(n+1)K$ kolommen die slechts twee niet-nul blokbanden heeft en die de overgangen beschrijft waar het totale aantal individuen vandaan komt n Bij $n-1$ (dood of ontslag)

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

- $\mathbf{Z}_{n+1,n}$ is de rechthoekige matrix met $(n+2)K$ lijnen en $(n+1)K$ kolommen, ook met twee niet-nul blokbanden, die de overgangen beschrijft waar het totale aantal individuen vandaan komt n Bij $n+1$ (geboorten)

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

3.3 Voorbeeld

Beschouw als voorbeeld van een proces met twee soorten individuen het geval van het lineaire epidemische model van (Bacaër en Ait Dads, 2014), waarbij individuen van type 1 mensen zijn die geïnfecteerd maar nog niet infectieus zijn (d.w.z. in de latente fase) en type 2 individuen die besmettelijk zijn. Het subkritische lineaire geval komt bijvoorbeeld overeen met de situatie waarin de ziekte wordt ingevoerd in een willekeurige omgeving die ongunstig is voor de verspreiding ervan. We hebben dan

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

De parameter τ is de snelheid waarmee mensen in de latente fase besmettelijk worden, ongeacht de omgeving. De parameter $\beta^{(k)}$ is de snelheid waarmee besmettelijke mensen nieuwe mensen infecteren aan het begin van een epidemie; het hangt af van de omgeving vanwege de invloed van het klimaat op de kans op overdracht. De γ -parameter is het genezingspercentage voor besmettelijke mensen. We hebben dus

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

We gaan er ook vanuit dat er slechts $K = 2$ verschillende omgevingen zijn en dat

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

Het systeem (9) is geschreven

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

en

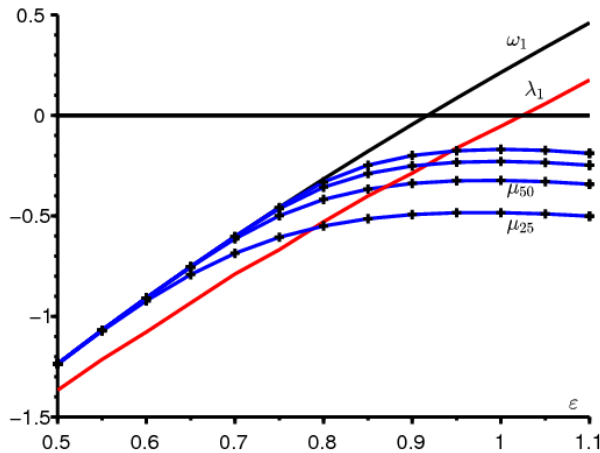
$$\frac{\partial f^{(2)}}{\partial t} = q_1 f^{(1)} - q_2 f^{(2)} + \tau(x_2 - x_1) \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_1} + \left[\beta^{(2)}(x_1 - 1)x_2 - \gamma(x_2 - 1) \right] \frac{\partial f^{(2)}}{\partial x_2}.$$

We hebben de volgende numerieke waarden gekozen, gebruikt in (Bacaër, Ait Dads, 2014) voor mazelen: $1/\tau = 8$ dagen, $1/\gamma = 5$ dagen. Voor $\beta^{(k)}$, veronderstellen we dat $\beta^{(1)} = 4\varepsilon$ per maand (met een maand van 30 dagen) en dat $\beta^{(2)} = 8\varepsilon$ per maand. In (Bacaër en Ait Dads, 2014) varieerde de coëfficiënt β periodiek tussen 4 en 8 per maand om goed te passen bij de epidemische curve. De parameter ε is bedoeld om te variëren. Veronderstel dat tot slot $q_1 = q_2 = 1$, zodat de omgeving in elk van de twee staten gemiddeld de helft van de tijd doorbrengt.

Met een iteratieve methode die gebruik maakt van de tridiagonale blokstructuur (Ciarlet, 2006), schatten we de spectraalgebonden μ_n van de eindige submatrix \mathbf{Y}_n van \mathbf{Z} als n achtereenvolgens 25, 50, 100 en 200 is. Deze vierkante submatrix heeft de grootte

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

We schatten ook de kritische parameter λ_1 gekoppeld aan de exponent van Lyapounov met bijvoorbeeld 5000 hop uit de omgeving. De resultaten worden getoond in Figuur 1. Merk op dat als de omgeving constant zou zijn, het proces subkritisch zou zijn $\beta < \gamma$.



Figuur 1. De kritische parameter λ_1 (in het rood), ω_1 (in zwart) en μ_n (in blauw met kruisjes voor $n \in \{25, 50, 100, 200\}$ van onder naar boven) als functie van ε . Het uitstervingspercentage α_1 is de limiet van μ_n als $n \rightarrow \infty$.

De figuur suggereert dat we hebben $\alpha_1 = \omega_1$ als ε is klein, vooral zolang $\beta^{(1)} < \gamma$ en $\beta^{(2)} < \gamma$, met andere woorden $\frac{8\varepsilon}{30} < \frac{1}{5}$, dat wil zeggen $\varepsilon < 0,75$. Maar $\alpha_1 < \omega_1$ in een gebied waar λ_1 blijft strikt negatief. Helaas konden we niet bepalen α_1 explicieter. Het wordt verwacht dat $\alpha_1 = 0$ als $\lambda_1 = 0$. Onthoud dat wanneer er slechts één type persoon is ($J = 1$), matrices $\mathbf{M}^{(k)}$ zijn eigenlijk scalaire getallen $M^{(k)}$ en (Bacaër, 2017c) lieten in dit geval de neiging zien dat

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

$s(\cdot)$ geeft de spectrale grens van een matrix aan. Het analoog van deze formule wanneer er verschillende soorten individuen zijn, moet nog worden bepaald. (Dyakonova, 2008; Dyakonova, 2013; Vatutin en Wachtel, 2017) deden dit ook niet in de discrete tijdmodellen. Ongetwijfeld een beter begrip van het gedrag van functies $F^{(k)}(\mathbf{x})$ nabij het enkelvoudige punt $\mathbf{x} = \mathbf{1}$ in het systeem (7) zou vooruitgang mogelijk maken.

Bibliografische referenties

- 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>