

Sulla velocità di estinzione di una popolazione in un ambiente casuale

C. R. Biol. 340 (2017) 259–263.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2017.04.002>

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

Siamo interessati al tasso di estinzione di una popolazione che vive in un ambiente casuale governato da una catena di Markov in tempo continuo. Ogni individuo muore o si riproduce a una velocità che dipende dall'ambiente. Durante la riproduzione, si presume che il numero di discendenti segua una certa legge di probabilità che dipende anche dall'ambiente. Nel cosiddetto caso subcritico in cui la popolazione è estinta di sicuro, il tasso di estinzione è determinato esplicitamente. In un certo senso, la stocastica ambientale rallenta l'estinzione della popolazione.

Parole chiave: dinamica della popolazione, stocastica demografica, stocastica ambientale

1. Introduzione

Numerosi studi di modellizzazione hanno studiato l'influenza della stocastica demografica e ambientale sulla dinamica di una popolazione. Come notato per esempio (Gaveau et al., 1996; Lebreton et al., 2007), lavora dove la popolazione è trattata come un numero reale e che usano approssimazioni di diffusione (Lande et al., 2003) può portare a risultati imprecisi per il tasso di estinzione di una popolazione quando questa estinzione è certa. Per mantenere un numero intero di popolazione, (Athreya e Karlin, 1971) hanno studiato i processi di ramificazione in tempo discreto con un ambiente casuale stazionario e hanno mostrato in quali condizioni l'estinzione della popolazione è certa. Come in un ambiente costante, possiamo distinguere tre casi: supercritico, critico e subcritico. (Cogburn e Torrez, 1981; Bacaër e Ed-Darraz, 2014) hanno esaminato le condizioni di estinzione per modelli analoghi in tempo continuo, vale a dire per i processi di nascita e morte in un ambiente casuale. Per il caso subcritico con tempo discreto e ambiente casuale, (D'Souza e Hambly, 1997; Guivarc'h e Liu, 2001) tra gli altri hanno calcolato il tasso di estinzione, che porta a distinguere altri due sottotitoli - schemi classificati come altamente e debolmente subcritici. In tempo continuo (Bacaër, 2017) ha calcolato il tasso di estinzione per un processo lineare di nascita e morte in un ambiente casuale di Markov; il metodo consisteva nel discretizzare il tempo da ridurre al caso di (D'Souza and Hambly, 1997), quindi per fare in modo che il passo temporale tenda verso 0. Ma questo modello non ha permesso la nascita simultanea di più individui. L'obiettivo seguente è quello di eliminare questa restrizione, vale a dire studiare i "processi di ramificazione a tempo continuo" (Méléard, 2016, §5.4) in un ambiente casuale, per calcolare la velocità di estinzione corrispondente e osservare che questa velocità è inferiore (in valore assoluto) di quella che ci si potrebbe aspettare.

Nella sezione 2, presentiamo il nostro modello con un ambiente che oscilla tra gli stati K secondo una catena di Markov in tempo continuo. Nella sezione 3, calcoliamo il tasso di crescita δ_i (positivo o negativo) della popolazione nell'ambiente i ($1 \leq i \leq K$) e la percentuale media u_i del tempo che l'ambiente passa nello stato i . Mostriamo nella sezione 4 che la popolazione è certamente estinta se il tasso di crescita medio è negativo, cioè se $\sum_i u_i \delta_i \leq 0$. Quindi mostriamo nella sezione 5 che, nel caso subcritico dove $\sum_i u_i \delta_i < 0$, la velocità di estinzione ω della popolazione, definita dal fatto che la probabilità di non estinzione diminuisce di $e^{\omega t}$ con $\omega < 0$, è dato dalla formula

$$\omega = \min_{0 \leq \alpha \leq 1} s(Q + \alpha \Delta),$$

dove:

- Q è la matrice che descrive le transizioni casuali dell'ambiente;
- Δ è la matrice diagonale con i tassi di crescita $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ sulla diagonale;
- $s(Q + \alpha \Delta)$ indica il limite spettrale, vale a dire l'autovalore della maggior parte reale, della matrice $Q + \alpha \Delta$.

È una generalizzazione della formula ottenuta in (Bacaër, 2017) per i processi lineari di nascita e morte, che non tengono conto delle nascite simultanee. Lo mostriamo nella sezione 6 che

$$\sum_i u_i \delta_i \leq \omega < 0$$

e che la prima disuguaglianza è severa se il δ_i non sono tutti uguali. Il tasso di estinzione è inferiore (in valore assoluto) rispetto al tasso di crescita medio. Possiamo quindi affermare che, in un certo senso, la stocastica ambientale rallenta l'estinzione della popolazione nel nostro modello. In conclusione, notiamo che una simile disuguaglianza si applica ai processi di ramificazione in tempo discreto con un ambiente casuale: si trova già implicitamente in (Guivarc'h e Liu, 2001).

2. Il modello

Supponiamo che l'ambiente oscilli in modo casuale tra gli stati K secondo una catena di Markov in tempo continuo. In altre parole, ci sono numeri $Q_{i,j} \geq 0$ tale che se l'ambiente è nello stato j , c'è una probabilità $Q_{i,j} dt$ che l'ambiente passa allo stato i per $i \neq j$ durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt . Definiamo $Q = (Q_{i,j})$ la matrice quadrata con i termini diagonali $Q_{j,j} = -\sum_{i \neq j} Q_{i,j}$. Supponiamo anche che la matrice Q è irriducibile, il che significa che nel grafico orientato ai vertici K con un bordo da j a i ($i \neq j$) se $Q_{i,j} > 0$, due picchi i_1 e i_2 può sempre essere raggiunto da un percorso i_1 a i_2 e un percorso di i_2 a i_1 . Allora esiste un unico vettore u con

$$Qu = 0, \quad u_i > 0 \quad \forall i, \quad \sum_i u_i = 1$$

(Séricola, 2013, p. 152). Il componente u_i rappresenta la percentuale media di tempo che l'ambiente trascorre nello stato i .

Considera una popolazione di individui, asessuati o femminili, che muoiono e si riproducono in questo ambiente indipendentemente l'uno dall'altro. Se l'ambiente è nello stato i , supponiamo che, durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt , ogni individuo si riproduce con una probabilità $a_i dt$ ($a_i > 0$) e muori con una probabilità $b_i dt$ ($b_i > 0$). Se l'individuo si riproduce, supponiamo che dia alla luce n individui ($n = 0, 1, 2, \dots$) con probabilità $q_{n,i}$, con $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1$ per tutto i .

Un altro modo di vedere questo è quello di dire che nell'ambiente i , ogni individuo sperimenta un evento con una probabilità $c_i dt$ (dove $c_i = a_i + b_i$) durante ciascun intervallo di tempo infinitesimale dt . Se si verifica l'evento, l'individuo viene sostituito da 0 individuo con una probabilità $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$ e da n individui ($n \geq 1$) con probabilità $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i} q_{n-1,i}$. In tal modo, $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1$ per tutto i . Si tratta quindi di una generalizzazione del processo di connessione in tempo continuo (Méléard, 2016, §5.4) nel caso di un ambiente casuale. Si presume inoltre che

$$m_i = \sum_{n \geq 1} n p_{n,i} < +\infty \quad \forall i.$$

Definiamo

$$\delta_i = c_i(m_i - 1)$$

e Δ , la matrice diagonale con $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ sulla diagonale.

3. Tassi di crescita δ_i

In questo modello, la probabilità $\pi_{n,i}(t)$ avere una popolazione di taglia n ($n = 0, 1, 2, \dots$) nell'ambiente i ($1 \leq i \leq K$) al momento t è la soluzione del sistema

$$\frac{d\pi_{n,i}}{dt} = -n c_i \pi_{n,i}(t) + c_i \sum_{k=1}^{n+1} k p_{n+1-k,i} \pi_{k,i}(t) + \sum_j Q_{i,j} \pi_{n,j}(t). \quad (1)$$

In effetti, supponiamo per esempio che ci siano n individui al momento t nell'ambiente i . Si verifica un evento durante l'intervallo di tempo infinitesimale $(t, t + dt)$ e cambia il numero di individui con una probabilità dell'ordine di $n c_i dt$. Inoltre, possiamo finire con n individui al tempo $t + dt$ se, a partire da k individui ($1 \leq k \leq n + 1$) al tempo t , uno di essi subisce un evento (probabilità $c_i k dt$) ed è sostituito da $n + 1 - k$ nuovi individui (probabilità $p_{n+1-k,i}$) perché $k - 1 + (n + 1 - k) = n$. Infine, si può finire con n individui nell'ambiente i al momento $t + dt$ se non ci fossero non persone nell'ambiente j al momento t e se l'ambiente ha commutato lo stato j allo stato i (probabilità $Q_{i,j} dt$). Con parametria a_i , b_i e $q_{n,i}$, anche il sistema è scritto

$$\frac{d\pi_{n,i}}{dt} = -n(a_i + b_i)\pi_{n,i}(t) + (n+1)b_i\pi_{n+1,i}(t) + a_i \sum_{k=1}^n k q_{n-k,i} \pi_{k,i}(t) + \sum_j Q_{i,j} \pi_{n,j}(t).$$

Prendiamo come condizione iniziale n_0 individui ($n_0 \geq 1$) nell'ambiente i_0 così $\pi_{n_0,i_0}(0) = 1$ e $\pi_{n,i}(0) = 0$ se $(n,i) \neq (n_0,i_0)$. Come dovrebbe essere per le probabilità, allora abbiamo $\pi_{n,i}(t) \geq 0$ e $\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1$ per $t > 0$.

Definiamo $\pi = (\pi_{0,1}, \dots, \pi_{0,K}, \dots, \pi_{n,1}, \dots, \pi_{n,K}, \dots)$. Lo vediamo $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$, dove M è una matrice infinita della forma

$$\left(\begin{array}{c|cccc} Q & CP_0 & 0 & 0 & \dots \\ \hline 0 & Q - C + CP_1 & 2CP_0 & 0 & \dots \\ 0 & CP_2 & Q - 2C + 2CP_1 & 3CP_0 & \dots \\ 0 & CP_3 & 2CP_2 & Q - 3C + 3CP_1 & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \ddots \end{array} \right),$$

dove C è la matrice diagonale $(c_i)_{1 \leq i \leq K}$ e P_n la matrice diagonale $(p_{n,i})_{1 \leq i \leq K}$. Nel caso particolare dei processi lineari di nascita e morte, solo le matrici P_0 e P_2 sono diversi da zero: la matrice M è quindi tridiagonale per blocchi.

Introduciamo le funzioni di generazione

$$g_i(x) = \sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} x^n, \quad f_i(t, x) = \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) x^n.$$

Lo notiamo

$$\sum_{n=1}^{\infty} n \pi_{n,i}(t) x^n = x \frac{\partial f_i}{\partial x}(t, x)$$

e

$$\begin{aligned} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{k=1}^{n+1} k p_{n+1-k,i} \pi_{k,i}(t) x^n &= \sum_{k=1}^{\infty} k \pi_{k,i}(t) \sum_{n=k-1}^{\infty} p_{n+1-k,i} x^n \\ &= \sum_{k=1}^{\infty} k \pi_{k,i}(t) x^{k-1} g_i(x) = g_i(x) \frac{\partial f_i}{\partial x}(t, x). \end{aligned}$$

Deduciamo quindi da (1) il sistema di equazioni differenziali parziali

$$\frac{\partial f_i}{\partial t} = c_i(g_i(x) - x) \frac{\partial f_i}{\partial x} + \sum_j Q_{i,j} f_j(t, x). \quad (2)$$

Nel caso particolare dei processi lineari di nascita e morte, abbiamo $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i} x^2$, che dà $c_i(g_i(x) - x) = (x-1)(a_i x - b_i)$.

Nota che le aspettative della popolazione

$$e_i(t) = \sum_n n \pi_{n,i}(t) = \frac{\partial f_i}{\partial x}(t, 1)$$

è la soluzione di un sistema di equazioni differenziali ordinarie, che si ottiene derivando il sistema (2) rispetto a x , prendendo $x = 1$ e notando che $g_i(1) = 1$:

$$\frac{de_i}{dt} = \delta_i e_i(t) + \sum_j Q_{i,j} e_j(t). \quad (3)$$

Se rimaniamo nell'ambiente i , l'attesa della popolazione al momento t è quindi $e^{\delta_i t}$ se partiamo da un singolo individuo al tempo $t = 0$.

Il sistema (3) coinvolge la matrice $Q + \Delta$. Vedremo tuttavia nella sezione 5 che il tasso di estinzione della popolazione non è sempre dato dall'autovalore $s(Q + \Delta)$.

4. Condizioni di risoluzione

Vediamo a quale condizione il modello porta alla certa estinzione della popolazione. Per questo, considera la catena di Markov in tempo discreto, ogni passo del quale è la durata tra due salti nell'ambiente. Questa catena ha per le coppie lo spazio degli stati (i, t) generalmente $\{1, 2, \dots, K\} \times [0, +\infty[$, in cui il primo componente i rappresenta l'ambiente e il secondo componente t il tempo prima di passare a un altro ambiente. Quindi, invece di dire che l'ambiente è nello stato i_0 per un periodo t_0 quindi nello stato i_1 per un periodo t_1 , diciamo che andiamo (i_0, t_0) a (i_1, t_1) ecc. Abbiamo già visto in (Bacaër e Ed-Darraz, 2014, §2.1) che se lo definiamo

$$Q_i = -Q_{i,i} \quad \forall i,$$

allora la distribuzione stazionaria di questa catena di Markov è

$$w_{i,t} = \frac{Q_i u_i}{\sum_j Q_j u_j} Q_i e^{-Q_i t}.$$

Possiamo quindi applicare i risultati di (Athreya e Karlin, 1971) relativi ai processi di ramificazione in un ambiente di Markov: la popolazione quasi certamente esce se e solo se

$$\sum_i \int_0^\infty w_{i,t} \log(e^{\delta_i t}) dt \leq 0,$$

che dà, da allora $\int_0^\infty t e^{-Q_i t} dt = (1/Q_i)^2$, la condizione

$$\sum_i u_i \delta_i \leq 0.$$

perché $\delta_i = c_i(m_i - 1)$, questo può anche essere scritto nel modulo $\sum_i \theta_i m_i \leq 1$, con $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$. In altre parole, il numero "medio" di progenie generato è inferiore a 1, con pesi per ciascun ambiente dato dal θ_i .

5. La velocità di estinzione

Siamo ora interessati al caso subcritico in cui $\sum_i u_i \delta_i < 0$. In questo caso,

$$\pi_{0,i}(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} u_i, \quad \pi_{n,i}(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0 \quad \forall n \geq 1.$$

Stiamo cercando di determinare il tasso di estinzione della popolazione:

$$\omega = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}(t), \quad n \geq 1, 1 \leq i \leq K.$$

Questo limite esiste e non dipende da n (purché $n \geq 1$), i o dalle condizioni iniziali (n_0, i_0) (Collet et al., 2013, sezione 4.5). Con la nostra notazione, abbiamo $\omega < 0$ e la probabilità di non estinzione $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n \geq 1} \pi_{n,i}(t)$ diminuisce anche esponenzialmente verso 0 con il tasso ω .

Come in (Bacaër, 2017, §2.1), il calcolo di ω usa una discretizzazione del tempo, una formula di (D'Souza e Hambly, 1997) per la velocità di estinzione dei processi di ramificazione in tempo discreto con un ambiente markoviano, e un passaggio al limite che fa tendere il passo del tempo verso 0.

Quindi discretizziamo il tempo con un piccolo passo regolare $\tau > 0$. Immagina che l'ambiente rimanga costante all'interno di ogni piccolo passaggio temporale e che le transizioni seguano la catena di Markov in tempo discreto sullo spazio degli stati $\{1, 2, \dots, K\}$ con la matrice di transizione $e^{\tau Q^T}$, dove Q^T è la matrice trasposta di Q . La catena Markov a tempo continuo che descrive l'ambiente nel nostro modello è il limite del processo sopra descritto se $\tau \rightarrow 0$.

Durante ogni piccolo intervallo di tempo τ dove si trova l'ambiente, diciamo nello stato i , supponiamo che la popolazione segua il processo di connessione in tempo continuo e ambiente costante con i parametri c_i e $(p_{n,i})$ dalla sezione 2. Notiamo $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$ la probabilità di avere una grande popolazione n nell'ambiente i al momento t in questo modello modificato con un ambiente costante in ogni intervallo di tempo di lunghezza τ . Per tutto $t > 0$, $n \geq 0$ e $1 \leq i \leq K$, abbiamo $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \rightarrow \pi_{n,i}(t)$ se $\tau \rightarrow 0$.

Se l'inversione del confine è legittima,

$$\omega = \lim_{t \rightarrow +\infty} \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}^{[\tau]}(t) = \lim_{\tau \rightarrow 0} \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}^{[\tau]}(t) := \lim_{\tau \rightarrow 0} \omega^{[\tau]},$$

si è ricondotti al calcolo della velocità di estinzione di un processo di connessione in tempo discreto in un ambiente markoviano perché (con N intero)

$$\omega^{[\tau]} = \lim_{N \rightarrow +\infty} \frac{1}{N\tau} \log \pi_{n,i}^{[\tau]}(N\tau) = \frac{1}{\tau} \log \left(\lim_{N \rightarrow +\infty} [\pi_{n,i}^{[\tau]}(N\tau)]^{1/N} \right) := \frac{1}{\tau} \log \Omega(\tau).$$

L'aspettativa di popolazione aumenta o diminuisce di un fattore $e^{\delta_i \tau}$ per un passaggio temporale τ dove l'ambiente è bloccato nello stato i . Si noti che u^\top è la distribuzione stazionaria della catena, perché $Qu = 0$ implica $u^\top Q^\top = 0$ e $u^\top e^{\tau Q^\top} = u^\top (I + \tau Q^\top + \frac{1}{2}(\tau Q^\top)^2 + \dots) = u^\top$. Questa catena è sempre subcritica, secondo (Athreya e Karlin, 1971), perché

$$\sum_i u_i \log(e^{\delta_i \tau}) = \tau \sum_i u_i \delta_i < 0.$$

Quindi (D'Souza e Hambly, 1997) e (Bacaër, 2017, §2.1) mostrano che la frequenza geometrica $\Omega(\tau)$ l'estinzione della popolazione è data da

$$\Omega(\tau) = \min_{0 \leq \alpha \leq 1} \rho(e^{\tau Q^\top} e^{\alpha \tau \Delta}),$$

dove $\rho(\cdot)$ indica il raggio spettrale di una matrice. Lascia che il valore di τ sia l'inverso di un numero intero. Abbiamo

$$\omega^{[\tau]} = \frac{1}{\tau} \log \Omega(\tau) = \log[\Omega(\tau)^{1/\tau}] = \log \min_{0 \leq \alpha \leq 1} \rho([e^{\tau Q^\top} e^{\alpha \tau \Delta}]^{1/\tau}).$$

La matrice $[e^{\tau Q^\top} e^{\alpha \tau \Delta}]^{1/\tau}$ converge a $e^{Q^\top + \alpha \Delta}$ se $\tau \rightarrow 0$ (la cosiddetta formula Lie-Trotter-Kato). Deduciamo come in (Bacaër, 2017, §2.1) che la velocità esponenziale di estinzione in tempo continuo è

$$\omega = \lim_{\tau \rightarrow 0} \omega^{[\tau]} = \min_{0 \leq \alpha \leq 1} s(Q + \alpha \Delta), \quad (4)$$

dove $s(Q + \alpha \Delta)$ è il limite spettrale della matrice $Q + \alpha \Delta$. Pertanto, solo l'espressione della matrice diagonale Δ cambia rispetto a (Bacaër, 2017).

Ricordiamo che tutti gli elementi al di fuori della diagonale della matrice $Q + \alpha \Delta$ sono ≥ 0 . In questo caso, il limite spettrale $s(Q + \alpha \Delta)$ è un vero autovalore di questa matrice. È l'autovalore con la parte reale più grande.

La formula (4) per ω è una generalizzazione di quella ottenuta nel caso di processi lineari di nascita e morte (Bacaër, 2017). Per questi, ogni individuo dà alla luce un singolo nuovo individuo (per i batteri, ognuno si divide in due) con una probabilità $a_i dt$ e muore con probabilità $b_i dt$ durante ogni intervallo di tempo infinitesimale dt nell'ambiente i . Questo corrisponde a $q_{1,i} = 1$ e $q_{n,i} = 0$ se $n \neq 1$. Abbiamo quindi $c_i = a_i + b_i$, $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$, $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i}$, $p_{n,i} = 0$ se $n = 1$ o $n > 2$ e $\delta_i = a_i - b_i$.

Intuitivamente, la formula per la velocità di estinzione ω è legato al fatto che se stiamo cercando una soluzione $f_i(t, x)$ del sistema (2) che si comporta come $e^{\omega t} (1-x)^\alpha \phi_i$ nelle vicinanze di $x = 1$ con $x < 1$, otteniamo l'equazione

$$\omega \phi_i = \alpha \delta_i \phi_i + \sum_j Q_{i,j} \phi_j,$$

suggerendo quello ω è un autovalore della matrice $Q + \alpha \Delta$. Tuttavia, ciò non consente di capire quale valore di α è adatto. Come abbiamo visto, questo è quello che minimizza $s(Q + \alpha \Delta)$ per $\alpha \in [0, 1]$.

6. Disuguaglianza

(Bacaër, 2017, §2.2) l'aveva già osservato

- la funzione $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$ valore $s(Q) = 0$ se $\alpha = 0$;
- questa funzione è convessa se Δ è una matrice diagonale;
- questa funzione è persino strettamente convessa se il δ_i non sono tutti uguali.

Inoltre, il suo derivato in $\alpha = 0$ era precisamente $\sum_i u_i \delta_i$, che è < 0 . La funzione $\alpha \mapsto s(Q + \alpha\Delta)$ è quindi al di sopra della sua tangente in $\alpha = 0$. In tal modo

$$\alpha \sum_i u_i \delta_i \leq s(Q + \alpha\Delta) \quad \forall \alpha.$$

Abbiamo quindi per i minimi di queste funzioni nell'intervallo $0 \leq \alpha \leq 1$

$$\sum_i u_i \delta_i \leq \omega < 0 \quad (5)$$

con disuguaglianza rigorosa nella prima disuguaglianza se il δ_i non sono tutti uguali.

A titolo di esempio numerico, si consideri ad esempio il caso di due ambienti con $Q_{1,2} = Q_{2,1} = 1$ così $u_1 = u_2 = 1/2$: l'ambiente trascorre in media metà del tempo in ciascuno di questi stati. Se i tassi di crescita in entrambi gli ambienti lo sono $\delta_1 = -1$ e $\delta_2 = -2$, quindi la funzione $\alpha \mapsto s(Q + \alpha\Delta)$ sta diminuendo, quindi $\omega = s(Q + \Delta) \simeq -1,38$, mentre $\sum_i u_i \delta_i = -1,5$.

La disuguaglianza (5) può essere interpretata come segue. Il modello di popolazione senza stocastica demografica ma con la stocastica ambientale più vicina al nostro modello è senza dubbio quello in cui la popolazione $p(t)$ al momento t obbedisce all'equazione $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)} p(t)$, dove la funzione casuale $\theta(t)$ è con valori in $\{1, 2, \dots, K\}$ e rappresenta l'evoluzione dell'ambiente. Allora $p(t) = p(0) \exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)} dz)$. Il teorema ergodico assicura che, quasi sicuramente, $\frac{1}{t} \int_0^t \delta_{\theta(z)} dz \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$ se $t \rightarrow +\infty$. pertanto $\frac{1}{t} \log p(t) \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$ se $t \rightarrow +\infty$. In tal modo $\sum_i u_i \delta_i$ è una sorta di tasso di estinzione del modello senza stocastica demografica, anche se $p(t)$ non si annulla da solo. La popolazione si estinguerà più rapidamente rispetto al nostro modello.

Al contrario, il modello di popolazione con stocastica demografica ma senza stocastica ambientale più vicina al nostro modello è senza dubbio il processo di connessione temporale continua (Méléard, 2016, §5.4) con un tasso di crescita medio (o piuttosto estinzione) $\delta = \sum_i u_i \delta_i$. La popolazione si estinguerà più rapidamente rispetto al nostro modello.

Pertanto, la stocastica demografia e ambientale rallenta in un certo senso l'estinzione della popolazione. (Tirard et al., 2016, p. 211) osserva inoltre che "la stocastica ambientale può salvare popolazioni in declino". D'altra parte, (Primack et al., 2012, p. 159) osserva che "in generale, l'introduzione della stocastica ambientale nella modellizzazione delle dinamiche della popolazione porta, per il realismo, ai tassi di crescita e popolazioni inferiori e maggiore probabilità di estinzione". Il contrario si verifica nel nostro modello.

7. Conclusione

In effetti, abbiamo una disuguaglianza simile nel caso di processi di diramazione in tempo discreto e ambiente casuale. Supponiamo ad esempio che gli ambienti siano scelti da un numero finito di stati distribuiti in modo indipendente e identico: $v_i > 0$ è la probabilità che l'ambiente sia nello stato i in ogni fase e abbiamo $\sum_i v_i = 1$. Se l'ambiente è nello stato i , ogni individuo è sostituito da n individui con una probabilità $p_{n,i} \geq 0$ così $\sum_{n \geq 0} p_{n,i} = 1$. Supponiamo che $m_i = \sum_{n \geq 1} n p_{n,i} < +\infty$. Nel caso subcritico dove $\sum_i v_i \log m_i < 0$, il tasso geometrico Ω della diminuzione della probabilità di non estinzione è tale che

$$1 > \Omega = \min_{0 \leq \alpha \leq 1} \left(\sum_i v_i m_i^\alpha \right) \geq \exp \left(\sum_i v_i \log m_i \right) = \prod_i m_i^{v_i} \quad (6)$$

(Guivarc'h e Liu, 2001, teorema 1). L'ultimo termine a destra è il tasso geometrico di crescita (qui di diminuzione) del modello senza stocastica demografica

$$p(t+1) = m_{\theta_t} p(t),$$

dove θ_t è lo stato dell'ambiente e $p(t)$ la popolazione al momento $t = 0, 1, 2, \dots$. È anche il tasso geometrico di diminuzione della probabilità di non estinzione nei processi di ramificazione in ambiente costante (quindi senza stocastica ambientale) di media $m = \prod_i m_i^{v_i}$.

se $m_i < 1$ per tutto i , la disuguaglianza (6) è scritta

$$1 > \Omega = \sum_i v_i m_i \geq \prod_i m_i^{v_i}.$$

Questo traduce la concavità della funzione logaritmica: $\log(\sum_i v_i m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$.

Se più in generale

$$\sum_i v_i \log m_i < 0,$$

la disuguaglianza in (6) si mostra un po' come nella sezione 6. Definiamo

$$h(\alpha) = \log \left(\sum_i v_i m_i^\alpha \right), \quad 0 \leq \alpha \leq 1.$$

Quindi alcuni calcoli lo dimostrano

$$h'(\alpha) = \frac{\sum_i v_i m_i^\alpha \log m_i}{\sum_i v_i m_i^\alpha}, \quad h''(\alpha) = \frac{\sum_{i < j} v_i v_j m_i^\alpha m_j^\alpha (\log m_i - \log m_j)^2}{(\sum_i v_i m_i^\alpha)^2}.$$

In tal modo

$$h(0) = 0, \quad h'(0) = \sum_i v_i \log m_i < 0, \quad h''(\alpha) \geq 0$$

sull'intervallo $[0, 1]$. La funzione $h(\alpha)$ è quindi convessa e al di sopra della sua tangente in $\alpha = 0$: $h(\alpha) \geq \alpha h'(0)$ e

$$\min\{h(\alpha); 0 \leq \alpha \leq 1\} \geq h'(0).$$

pertanto

$$\min\{e^{h(\alpha)}; 0 \leq \alpha \leq 1\} \geq e^{h'(0)}.$$

È disuguaglianza (6).

Di conseguenza, l'estinzione è più lenta quando abbiamo una stocastica sia demografica che ambientale, sia che il modello sia in tempo discreto sia in tempo continuo.

riferimenti

- B. Gaveau, M. Moreau, J. Toth (1996) Decay of the metastable state in a chemical system : different predictions between discrete and continuous models. *Lett. Math. Phys.* 37, 285–292.
- J.-D. Lebreton, F. Gosselin, C. Niel (2007) Extinction and viability of populations : paradigms and concepts of extinction models. *Écoscience* 14, 472–481.
- R. Lande, S. Engen, B.-E. Sæther (2003) *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*, Oxford University Press.
- K. B. Athreya, S. Karlin (1971) On branching processes with random environments : I Extinction probabilities. *Ann. Math. Stat.* 42, 1499–1520.
- R. Cogburn, W. C. Torrez (1981) Birth and death processes with random environments in continuous time. *J. Appl. Probab.* 18, 19–30.
- N. Bacaër, A. Ed-Darraz (2014) On linear birth-and-death processes in a random environment, *J. Math. Biol.* 69, 73–90.
- J. C. D'Souza, B. M. Hambly (1997) On the survival probability of a branching process in a random environment, *Adv. Appl. Probab.* 29, 38–55.
- Y. Guivarc'h, Q. Liu (2001) Propriétés asymptotiques des processus de branchement en environnement aléatoire, *C. R. Acad. Sci. Paris Série I*, 332, 339–344.
- N. Bacaër (2017) Sur les processus linéaires de naissance et de mort sous-critiques dans un environnement aléatoire, *J. Math. Biol.*, <http://dx.doi.org/10.1007/s00285-016-1079-0>.
- S. Méléard (2016) *Modèles aléatoires en écologie et évolution*, Springer, Berlin.
- B. Sericola (2013) *Chaînes de Markov – théorie, algorithmes et applications*, Lavoisier, Paris.
- P. Collet, S. Martínez, J. San Martín (2013) *Quasi-stationary Distributions*, Springer, Berlin.
- C. Tirard, L. Abbadie, D. Laloi, Ph. Koubbi (2016) *Écologie*, Dunod, Paris.
- R. B. Primack, F. Sarrazin, J. Lecomte (2012) *Biologie de la conservation*, Dunod, Paris.