

# Over de snelheid van uitsterven van een populatie in een willekeurige omgeving

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

## Overzicht

We zijn geïnteresseerd in de mate van uitsterving van een populatie die in een willekeurige omgeving leeft die wordt bestuurd door een Markov-keten in continue tijd. Elk individu sterft of reproduceert met een snelheid die afhangt van de omgeving. Bij reproductie wordt aangenomen dat het aantal nakomelingen een bepaalde waarschijnlijkheidswet volgt die ook afhangt van de omgeving. In het zogenaamde subkritische geval waarin de populatie zeker is uitgestorven, wordt de mate van uitsterving expliciet bepaald. In zekere zin vertraagt omgevingsstochasticiteit het uitsterven van de bevolking.

Sleutelwoorden: bevolkingsdynamiek, demografische stochasticiteit, omgevingsstochasticiteit

## 1. Inleiding

Talrijke modelstudies hebben de invloed van demografische en omgevingsstochasticiteit op de dynamiek van een populatie bestudeerd. Zoals bijvoorbeeld opgemerkt (Gaveau et al., 1996; Lebreton et al., 2007), werken waar de populatie als een reëel aantal wordt behandeld en die diffusieschattingen gebruiken (Lande et al., 2003) kunnen leiden tot onnauwkeurige resultaten voor de snelheid van uitsterven van een populatie wanneer deze uitsterving zeker is. Om de populatie een geheel getal te houden, bestudeerden (Athreya en Karlin, 1971) de vertakkingsprocessen in discrete tijd met een stationaire willekeurige omgeving en toonden onder welke voorwaarde het uitsterven van de populatie zeker is. Net als in een constante omgeving kunnen we drie gevallen onderscheiden: superkritisch, kritisch en subkritisch. (Cogburn en Torrez, 1981; Bacaër en Ed-Darraz, 2014) zijn geïnteresseerd in de extinctievoorwaarden voor analoge modellen in continue tijd, dat wil zeggen voor de processen van geboorte en dood in een willekeurige omgeving. Voor het subkritische geval met discrete tijd en willekeurige omgeving, (D'Souza en Hambly, 1997; Guivarc'h en Liu, 2001) berekende onder andere de snelheid van uitsterven, wat leidt tot het onderscheiden van nog twee sub - schema's geclassificeerd als zeer en zwak subkritisch. In continue tijd (Bacaër, 2017) berekende de snelheid van uitsterven voor een lineair proces van geboorte en dood in een willekeurige Markov-omgeving; de methode bestond uit het discretiseren van de tijd die moet worden teruggebracht tot het geval van (D'Souza en Hambly, 1997), om vervolgens de tijdstap naar 0 te laten neigen. Maar dit model stond de gelijktijdige geboorte van meerdere individuen niet toe. Het onderstaande doel is om deze beperking op te heffen, dat wil zeggen om de "continue tijdvertakkende processen" (Méléard, 2016, §5.4) in een willekeurige omgeving te bestuderen, om de snelheid van te berekenen corresponderende extinctie en merk op dat deze snelheid lager is (in absolute waarde) dan men zou kunnen verwachten.

In paragraaf 2 presenteren we ons model met een omgeving die continu beweegt tussen  $K$ - staten volgens een Markov-ketting. In paragraaf 3 berekenen we het groeipercentage  $\delta_i$  (positief of negatief) van de bevolking in de omgeving  $i$  ( $1 \leq i \leq K$ ) en het gemiddelde aandeel  $u_i$  van de tijd die de omgeving in staat  $i$  doorbrengt. We laten in paragraaf 4 zien dat de populatie zeker is uitgestorven als de gemiddelde groeisnelheid negatief is, d.w.z. als  $\sum_i u_i \delta_i \leq 0$ . Vervolgens laten we in sectie 5 zien dat in het subkritische geval waar  $\sum_i u_i \delta_i < 0$ , de snelheid van uitsterven  $\omega$  van de bevolking, gedefinieerd door het feit dat de kans op niet-uitsterven afneemt als  $e^{\omega t}$  met  $\omega < 0$ , wordt gegeven door de formule

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

waar:

- $Q$  is de matrix die de willekeurige overgangen van de omgeving beschrijft;
- $\Delta$  is de diagonale matrix met de groeisnelheden  $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$  op de diagonaal;
- $s(Q + \alpha \Delta)$  geeft de spectrale grens aan, dat wil zeggen de eigenwaarde van het grootste reële deel van de matrix  $Q + \alpha \Delta$ .

Het is een veralgemening van de formule verkregen in (Bacaër, 2017) voor de lineaire processen van geboorte en dood, die geen rekening houden met gelijktijdige geboorten. We laten dat in sectie 6 zien

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

en dat de eerste ongelijkheid strikt is als de  $\delta_i$  zijn niet allemaal gelijk. Het uitstervingspercentage is lager (in absolute waarde) dan het gemiddelde groeipercentage. We kunnen daarom stellen dat de stochasticiteit in het milieu op een bepaalde manier het uitsterven van de populatie in ons model vertraagt. Concluderend merken we op dat een vergelijkbare ongelijkheid van toepassing is op de vertakkingsprocessen in discrete tijd met een willekeurige omgeving: deze wordt al impliciet gevonden in (Guivarc'h en Liu, 2001).

## 2. Het model

We veronderstellen dat de omgeving willekeurig tussen  $K$ - toestanden oscilleert volgens een Markov-ketting in continue tijd. Met andere woorden, er zijn cijfers  $Q_{i,j} \geq 0$  zodanig dat als de omgeving in staat  $j$  is, er een kans is  $Q_{i,j} dt$  waarvoor de omgeving overschakelt naar staat  $i$  voor  $i \neq j$  tijdens elk oneindig klein tijdsinterval  $dt$ . We definiëren  $Q = (Q_{i,j})$  de vierkante matrix met de diagonale termen  $Q_{j,j} = -\sum_{i \neq j} Q_{i,j}$ . We gaan er ook vanuit dat de matrix  $Q$  is onherleidbaar, wat betekent dat in de grafiek georiënteerd op  $K$  hoekpunten met een rand van  $j$  tot  $i$  ( $i \neq j$ ) als  $Q_{i,j} > 0$ , twee pieken  $i_1$  en  $i_2$  altijd bereikbaar via een pad  $i_1$  richting  $i_2$  en een pad van  $i_2$  richting  $i_1$ . Er bestaat dan een enkele vector  $u$  met

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

(Séricola, 2013, p.152). Het onderdeel  $u_i$  vertegenwoordigt het gemiddelde deel van de tijd dat de omgeving in staat  $i$  doorbrengt.

Overweeg een populatie van individuen, asexueel of vrouwelijk, die onafhankelijk van elkaar in deze omgeving sterven en zich voortplanten. Als de omgeving zich in staat  $i$  bevindt, veronderstellen we dat tijdens elk oneindig klein tijdsinterval  $dt$ , reproduceert elk individu met een waarschijnlijkheid  $a_i dt$  ( $a_i > 0$ ) en sterft met een waarschijnlijkheid  $b_i dt$  ( $b_i > 0$ ). Als het individu zich voortplant, veronderstel dan dat hij  $n$  individuen baart ( $n = 0, 1, 2, \dots$ ) met waarschijnlijkheid  $q_{n,i}$ , met  $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1$  voor alles  $i$ .

Een andere manier om dit te zien is door te zeggen dat in omgeving  $i$  elk individu een gebeurtenis met een waarschijnlijkheid  $c_i dt$  (waar  $c_i = a_i + b_i$ ) tijdens elk oneindig klein tijdsinterval  $dt$ . Als de gebeurtenis zich voordoet, wordt de persoon met een waarschijnlijkheid vervangen door 0 persoon  $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$  en door  $n$  individuen ( $n \geq 1$ ) met waarschijnlijkheid  $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i} q_{n-1,i}$ . Dus  $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1$  voor alles  $i$ . Het is daarom een veralgemening van het verbindingsproces in continue tijd (Méléard, 2016, §5.4) in het geval van een willekeurige omgeving. Verder wordt aangenomen dat

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

We definiëren

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

en  $\Delta$ , de diagonale matrix met  $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$  op de diagonaal.

## 3. Groeipercentages $\delta_i$

In dit model is de kans  $\pi_{n,i}(t)$  een populatie hebben van grootte  $n$  ( $n = 0, 1, 2, \dots$ ) in de omgeving  $i$  ( $1 \leq i \leq K$ ) op het moment  $t$  is de oplossing van het systeem

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

We veronderstellen bijvoorbeeld dat er op het moment  $t$   $n$  individuen zijn in de omgeving  $i$ . Een gebeurtenis vindt plaats tijdens het oneindig kleine tijdsinterval  $(t, t + dt)$  en verandert het aantal individuen met een waarschijnlijkheid in de volgorde van  $n c_i dt$ . Bovendien kunnen we eindigen met  $n$  individuen op tijdstip  $t + dt$  als, beginnend met  $k$  individuen ( $1 \leq k \leq n + 1$ ) op tijdstip  $t$ , een van hen een gebeurtenis ondergaat (waarschijnlijkheid  $c_i k dt$ ) en wordt vervangen door  $n + 1 - k$  nieuwe individuen (waarschijnlijkheid  $p_{n+1-k,i}$ ) omdat  $k - 1 + (n + 1 - k) = n$ . Ten slotte kunnen we eindigen met  $n$  individuen in omgeving  $i$  op tijdstip  $t + dt$  als we  $n$  individuen in omgeving  $j$  hadden op tijdstip  $t$  en als de omgeving is overgeschakeld van toestand  $j$  in staat  $i$  (waarschijnlijkheid  $Q_{i,j} dt$ ). Met parameters  $a_i$ ,  $b_i$  en  $q_{n,i}$ , het systeem is ook geschreven

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

We nemen als uitgangspunt  $n_0$  individuen ( $n_0 \geq 1$ ) in het milieu  $i_0$ , dus  $\pi_{n_0, i_0}(0) = 1$  en  $\pi_{n,i}(0) = 0$  als  $(n, i) \neq (n_0, i_0)$ . Zoals het voor waarschijnlijkheden zou moeten zijn, hebben we dan  $\pi_{n,i}(t) \geq 0$  en  $\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1$  voor  $t > 0$ .

We definiëren  $\pi = (\pi_{0,1}, \dots, \pi_{0,K}, \dots, \pi_{n,1}, \dots, \pi_{n,K}, \dots)$ . We zien dat  $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$ , waar  $M$  is een oneindige matrix van het formulier

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

waar  $C$  is de diagonale matrix  $(c_i)_{1 \leq i \leq K}$  en  $P_n$  de diagonale matrix  $(p_{n,i})_{1 \leq i \leq K}$ . In het specifieke geval van lineaire geboorte- en doodprocessen, alleen de matrices  $P_0$  en  $P_2$  zijn niet nul: de matrix  $M$  is dan tridiagonaal door blokken.

Laten we de genererende functies introduceren

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

Dat merken we

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

en

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

We leiden daarom af uit (1) het systeem van partiële differentiaalvergelijkingen

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

In het specifieke geval van de lineaire processen van geboorte en dood hebben we  $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i} x^2$ , wat geeft  $c_i(g_i(x) - x) = (x-1)(a_i x - b_i)$ .

Merk op dat de verwachting van de bevolking

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

is een oplossing van een systeem van gewone differentiaalvergelijkingen, die wordt verkregen door het systeem (2) af te leiden ten opzichte van  $x$ , door  $x = 1$  te nemen en door op te merken dat  $g_i(1) = 1$ :

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

Als we in omgeving  $i$  blijven, is de bevolkingsverwachting op tijdstip  $t$  dus  $e_i^{\delta_i t}$  als we uitgaan van een enkel individu op tijdstip  $t = 0$ .

Het systeem (3) heeft betrekking op de matrix  $Q + \Delta$ . We zullen in sectie 5 echter zien dat het percentage van uitsterven van de populatie niet altijd wordt gegeven door de eigenwaarden  $s(Q + \Delta)$ .

## 4. Beëindigingsvoorwaarde

Laten we eens kijken naar welke toestand het model leidt tot de zekere uitsterving van de bevolking. Om dit te doen, overweeg de Markov-keten in discrete tijd, waarvan elke tijdsstap de duur is tussen twee hops in de omgeving. Deze ketting heeft voor stellen ruimte  $(i, t)$  algemeen  $\{1, 2, \dots, K\} \times [0, +\infty[$ , waar het eerste onderdeel  $i$  vertegenwoordigt de omgeving en het tweede onderdeel  $t$  de tijd voordat u naar een andere omgeving overschakelt. Dus in plaats van te zeggen dat de omgeving in de staat is  $i_0$  voor een periode  $t_0$  dan in de staat  $i_1$  voor een periode  $t_1$ , we zeggen dat we gaan  $(i_0, t_0)$  bij  $(i_1, t_1)$ , enz. We hebben al gezien in (Bacaër en Ed-Darraz, 2014, §2.1) dat als we definiëren

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

dan is de stationaire verdeling van deze Markov-ketting

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

We kunnen daarom de resultaten van (Athreya en Karlin, 1971) toepassen die betrekking hebben op vertakkingsprocessen in een Markov-omgeving: de bevolking gaat vrijwel zeker uit als en alleen als

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

wat geeft, sinds  $\int_0^\infty t e^{-Q_i t} dt = (1/Q_i)^2$ , de toestand

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

Omdat  $\delta_i = c_i(m_i - 1)$ , dit kan ook in het formulier worden geschreven  $\sum_i \theta_i m_i \leq 1$ , met  $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$ . Met andere woorden, het "gemiddelde" aantal gegenereerde nakomelingen is minder dan 1, met gewichten voor elke omgeving gegeven door de  $\theta_i$ .

## 5. De extinctiesnelheid

We zijn nu geïnteresseerd in het subkritische geval waar  $\sum_i u_i \delta_i < 0$ . In dit geval

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

We proberen het uitsterven van de bevolking te bepalen:

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

Deze limiet bestaat en is niet afhankelijk van  $n$  (op voorwaarde dat  $n \geq 1$ ),  $i$  of de beginvoorwaarden  $(n_0, i_0)$  (Collet et al., 2013, paragraaf 4.5). Met onze notatie hebben we  $\omega < 0$  en de kans op niet-uitsterven  $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n \geq 1} \pi_{n,i}(t)$  daalt ook exponentieel naar 0 met de snelheid  $\omega$ .

Zoals in (Bacaër, 2017, §2.1), de berekening van  $\omega$  gebruikt een discretisatie van tijd, een formule van (D'Souza en Hambly, 1997) voor de snelheid van het uitsterven van de vertakkingsprocessen in discrete tijd met een Markoviaanse omgeving, en een overgang naar de limiet waardoor de tijdstap neigt naar 0.

Dus laten we de tijd discretiseren met een kleine, regelmatige tijdstap  $\tau > 0$ . Stel je voor dat de omgeving constant blijft binnen elke kleine tijdstap en dat de overgangen de Markov-keten volgen in discrete tijd over de staatsruimte  $\{1, 2, \dots, K\}$  met de overgangsmatrix  $e^{\tau Q^\top}$ , waar  $Q^\top$  is de getransponeerde matrix van  $Q$ . De Markov-ketting met continue tijd die de omgeving in ons model beschrijft, is de limiet van het hierboven beschreven proces als  $\tau \rightarrow 0$ .

Tijdens elk klein tijdsinterval  $\tau$  waar de omgeving is, laten we zeggen in de staat  $i$ , gaan we ervan uit dat de populatie het verbindingsproces in continue tijd en constante omgeving volgt met de parameters  $c_i$  en  $(p_{n,i})$  uit sectie 2. Laten we er rekening mee houden  $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$  de kans op een grote populatie  $n$  in de omgeving  $i$  destijds  $t$  in dit gemodificeerde model met een constante omgeving in elk lengte-tijdsinterval  $\tau$ . Voor alle  $t > 0$ ,  $n \geq 0$  en  $1 \leq i \leq K$ , men heeft  $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \rightarrow \pi_{n,i}(t)$  als  $\tau \rightarrow 0$ .

Als de grensomkering legitiem is,

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

men wordt teruggebracht naar de berekening van de snelheid van uitsterven van een verbindingsproces in discrete tijd in een Markoviaanse omgeving omdat (met  $N$  integer)

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

De bevolkingsverwachting stijgt of daalt met een factor  $e^{\delta_i \tau}$  voor een tijdstap  $\tau$  waar de omgeving is geblokkeerd in staat  $i$ . Merk op dat  $u^\top$  is de stationaire verdeling van de ketting, omdat  $Qu = 0$  impliceert  $u^\top Q^\top = 0$  en  $u^\top e^{\tau Q^\top} = u^\top (I + \tau Q^\top + \frac{1}{2}(\tau Q^\top)^2 + \dots) = u^\top$ . Deze ketting is altijd subkritisch, volgens (Athreya en Karlin, 1971), omdat

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

Dus (D'Souza en Hambly, 1997) en (Bacaër, 2017, §2.1) laten zien dat de geometrische snelheid  $\Omega(\tau)$  populatie-uitsterving wordt gegeven door

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

waar  $\rho(\cdot)$  geeft de spectrale straal van een matrix aan. Laat de waarde van  $\tau$  de inverse zijn van een geheel getal. Men heeft

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

De matrix  $[e^{\tau Q^\top} e^{\alpha \tau \Delta}]^{1/\tau}$  convergeert naar  $e^{Q^\top + \alpha \Delta}$  als  $\tau \rightarrow 0$  (zogenaamde Lie-Trotter-Kato-formule). We leiden af zoals in (Bacaër, 2017, §2.1) dat de exponentiële snelheid van uitsterven in continue tijd is

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

waar  $s(Q + \alpha \Delta)$  is de spectrale grens van de matrix  $Q + \alpha \Delta$ . Dus alleen de expressie van de diagonale matrix  $\Delta$  verandert in vergelijking met (Bacaër, 2017).

Bedenk dat alle elementen buiten de diagonaal van de matrix  $Q + \alpha \Delta$  zijn  $\geq 0$ . In dit geval is de spectraal gebonden  $s(Q + \alpha \Delta)$  is een echte eigenwaarde van deze matrix. Het is de eigenwaarde met het grootste reële deel.

De formule (4) voor  $\omega$  is een generalisatie van die verkregen in het geval van lineaire geboorte- en sterfprocessen (Bacaër, 2017). Hiervoor baart elk individu met een waarschijnlijkheid een nieuw individu (voor bacteriën verdeelt elk zich in tweeën)  $a_i dt$  en sterft met waarschijnlijkheid  $b_i dt$  tijdens elk oneindig klein tijdsinterval  $dt$  in de omgeving  $i$ . Dit komt overeen met  $q_{1,i} = 1$  en  $q_{n,i} = 0$  als  $n \neq 1$ . We hebben dan  $c_i = a_i + b_i$ ,  $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$ ,  $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i}$ ,  $p_{n,i} = 0$  als  $n = 1$  waar  $n > 2$ , en  $\delta_i = a_i - b_i$ .

Intuïtief de formule voor de snelheid van uitsterven  $\omega$  houdt verband met het feit dat als we op zoek zijn naar een oplossing  $f_i(t, x)$  van het systeem (2) dat zich gedraagt als  $e^{\omega t} (1 - x)^\alpha \phi_i$  in de buurt van  $x = 1$  met  $x < 1$ , we krijgen de vergelijking

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

dat suggereert  $\omega$  is een eigenwaarde van de matrix  $Q + \alpha \Delta$ . Dit maakt het echter niet mogelijk om te begrijpen welke waarde van  $\alpha$  geschikt is. Zoals we hebben gezien, is dit degene die minimaliseert  $s(Q + \alpha \Delta)$  voor  $\alpha \in [0, 1]$ .

## 6. Ongelijkheid

(Bacaër, 2017, §2.2) had dat al opgemerkt

- de functie  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  waard  $s(Q) = 0$  als  $\alpha = 0$ ;
- deze functie is convex als  $\Delta$  is een diagonale matrix;
- deze functie is zelfs strikt convex als de  $\delta_i$  zijn niet allemaal gelijk.

Bovendien is de afgeleide in  $\alpha = 0$  was precies  $\sum_i u_i \delta_i$ , dat is  $< 0$ . De functie  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  ligt daarom boven zijn raaklijn  $\alpha = 0$ . Dus

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

We hebben daarom voor de minima van deze functies over het interval  $0 \leq \alpha \leq 1$

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

met strikte ongelijkheid in de eerste ongelijkheid als de  $\delta_i$  zijn niet allemaal gelijk.

Beschouw als numeriek voorbeeld bijvoorbeeld het geval van twee omgevingen met  $Q_{1,2} = Q_{2,1} = 1$ , dus  $u_1 = u_2 = 1/2$ : het milieu brengt in elk van deze staten gemiddeld de helft van de tijd door. Als de groeisnelheden in beide omgevingen zijn  $\delta_1 = -1$  en  $\delta_2 = -2$ , dan de functie  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  neemt dus af  $\omega = s(Q + \Delta) \simeq -1,38$ , terwijl  $\sum_i u_i \delta_i = -1,5$ .

De ongelijkheid (5) kan als volgt worden geïnterpreteerd. Het bevolkingsmodel zonder demografische stochasticiteit maar met omgevingsstochasticiteit die het dichtst bij ons model ligt, is ongetwijfeld het model waar de bevolking  $p(t)$  destijds  $t$  gehoorzaamt de vergelijking  $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)} p(t)$ , waar de willekeurige functie  $\theta(t)$  is met waarden in  $\{1, 2, \dots, K\}$  en

vertegenwoordigt de evolutie van de omgeving. Dus  $p(t) = p(0) \exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)} dz)$ . De ergodische stelling zorgt ervoor dat, bijna zeker,  $\frac{1}{t} \int_0^t \delta_{\theta(z)} dz \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$  als  $t \rightarrow +\infty$ . Dus  $\frac{1}{t} \log p(t) \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$  als  $t \rightarrow +\infty$ . Dus  $\sum_i u_i \delta_i$  is een soort van extinctiesnelheid van het model zonder demografische stochasticiteit, zelfs als  $p(t)$  annuleert zichzelf niet. De bevolking sterft sneller uit dan in ons model.

Omgekeerd is het bevolkingsmodel met demografische stochasticiteit maar zonder omgevingsstochasticiteit die het dichtst bij ons model staat, ongetwijfeld het proces van continue tijdverbinding (Mélard, 2016, §5.4) met een gemiddeld groeipercentage (of liever uitsterven)  $\delta = \sum_i u_i \delta_i$ . De bevolking sterft sneller uit dan in ons model.

Demografische en ecologische stochasticiteit vertraagt dus in zekere zin het uitsterven van de bevolking. (Tirard et al., 2016, p. 211) merkt ook op dat "omgevingsstochasticiteit de krimpende bevolking kan redden". Aan de andere kant (Primack et al., 2012, p. 159) merkt op dat "in het algemeen de introductie van omgevingsstochasticiteit bij het modelleren van de populatiedynamiek, omwille van het realisme, leidt tot groeipercentages en lagere populaties en een grotere kans op uitsterven". Het tegenovergestelde gebeurt in ons model.

## 7. Conclusie

In feite hebben we een vergelijkbare ongelijkheid in het geval van vertakkingsprocessen in discrete tijd en willekeurige omgeving. Stel bijvoorbeeld dat de omgevingen onafhankelijk en identiek verdeeld zijn gekozen uit een eindig aantal staten:  $v_i > 0$  is de waarschijnlijkheid dat de omgeving zich in staat  $i$  bevindt bij elke tijdstap en we hebben  $\sum_i v_i = 1$ . Als de omgeving in de staat  $i$  wordt elk individu vervangen door  $n$  individuen met een waarschijnlijkheid  $p_{n,i} \geq 0$ , dus  $\sum_{n \geq 0} p_{n,i} = 1$ . We gaan ervan uit dat  $m_i = \sum_{n \geq 1} n p_{n,i} < +\infty$ . In het subkritische geval waar  $\sum_i v_i \log m_i < 0$  is de geometrische snelheid  $\Omega$  van afname van de kans op niet-uitsterven zodanig dat

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

(Guivarc'h en Liu, 2001, stelling 1). De laatste term aan de rechterkant is de geometrische groeisnelheid (hier van afname) van het model zonder demografische stochasticiteit

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

waar  $\theta_t$  is de toestand van de omgeving en  $p(t)$  de bevolking op dat moment  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Het is ook de geometrische mate van afname van de kans op niet-uitsterven in de vertakkingsprocessen in een constante omgeving (dus zonder omgevingsstochasticiteit) van gemiddeld  $m = \prod_i m_i^{v_i}$ .

Als  $m_i < 1$  voor alles  $i$  wordt de ongelijkheid (6) geschreven

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

Dit vertaalt de concaafheid van de logaritmfunctie:  $\log(\sum_i v_i m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$ .

Als meer in het algemeen

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

de ongelijkheid in (6) toont zich een beetje zoals in paragraaf 6. We definiëren

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

Sommige berekeningen laten dat zien

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

Dus

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

op het interval  $[0, 1]$ . De functie  $h(\alpha)$  is daarom convex en boven zijn raaklijn in  $\alpha = 0$ :  $h(\alpha) \geq \alpha h'(0)$  en

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

Dus

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

Het is ongelijkheid (6).

Bijgevolg is uitsterven langzamer wanneer we zowel demografische als omgevingsstochasticiteit hebben, of het model nu in een discrete tijd of in een continue tijd is.

## Referenties

- 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.