

Sobre a velocidade de extinção de uma população em um ambiente aleatório

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
Unidade de modelagem matemática e computacional de sistemas complexos
Les Cordeliers, Paris, França
nicolas.bacaer@ird.fr

Sumário

Estamos interessados na taxa de extinção de uma população que vive em um ambiente aleatório governado por uma cadeia de Markov em tempo contínuo. Cada indivíduo morre ou se reproduz a uma taxa que depende do ambiente. Durante a reprodução, assume-se que o número de filhos segue uma certa lei de probabilidade que também depende do ambiente. No chamado caso subcrítico em que a população está extinta, com certeza, a taxa de extinção é determinada explicitamente. Em certo sentido, a estocasticidade ambiental diminui a extinção da população.

Palavras-chave: dinâmica populacional, estocástica demográfica, estocástica ambiental

1. Introdução

Numerosos estudos de modelagem estudaram a influência da estocasticidade demográfica e ambiental na dinâmica de uma população. Como observado por exemplo (Gaveau et al., 1996; Lebreton et al., 2007), trabalha onde a população é tratada como um número real e que usa aproximações de difusão (Lande et al., 2003) pode levar a resultados imprecisos para a taxa de extinção de uma população quando essa extinção é certa. Para manter a população um número inteiro, (Athreya e Karlin, 1971) estudou os processos de ramificação em tempo discreto com um ambiente aleatório estacionário e mostrou em que condições a extinção da população é certa. Como em um ambiente constante, podemos distinguir três casos: supercrítico, crítico e subcrítico. (Cogburn e Torrez, 1981; Bacaër e Ed-Darraz, 2014) analisaram as condições de extinção para modelos análogos em tempo contínuo, ou seja, para os processos de nascimento e morte em um ambiente aleatório. Para o caso subcrítico com tempo discreto e ambiente aleatório (D'Souza e Hambly, 1997; Guivarc'h e Liu, 2001), entre outros, calculou a taxa de extinção, o que leva a distinguir mais duas sub-regimes classificados como altamente e fracamente subcríticos. Em tempo contínuo, (Bacaër, 2017) calculou a taxa de extinção para um processo linear de nascimento e morte em um ambiente aleatório de Markov; o método consistiu em discretizar o tempo a ser reduzido ao caso de (D'Souza e Hambly, 1997), depois, para fazer o tempo tender para 0. Mas esse modelo não permitiu o nascimento simultâneo de vários indivíduos. O objetivo abaixo é levantar essa restrição, ou seja, estudar os “processos contínuos de ramificação do tempo” (Méléard, 2016, §5.4) em um ambiente aleatório, para calcular a velocidade de extinção correspondente e observe que essa velocidade é menor (em valor absoluto) do que aquela que se poderia esperar.

Na seção 2, apresentamos nosso modelo com um ambiente que oscila entre os estados K de acordo com uma cadeia de Markov em tempo contínuo. Na seção 3, calculamos a taxa de crescimento δ_i (positivo ou negativo) da população no meio ambiente i ($1 \leq i \leq K$) e a proporção média u_i do tempo que o ambiente passa no estado i . Mostramos na seção 4 que a população certamente está extinta se a taxa média de crescimento for negativa, ou seja, se $\sum_i u_i \delta_i \leq 0$. Então mostramos na seção 5 que, no caso subcrítico em que $\sum_i u_i \delta_i < 0$, a velocidade de extinção ω da população, definida pelo fato de que a probabilidade de não extinção diminui conforme $e^{\omega t}$ com $\omega < 0$, é dado pela fórmula

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

onde:

- Q é a matriz que descreve as transições aleatórias do ambiente;
- Δ é a matriz diagonal com as taxas de crescimento $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ na diagonal;
- $s(Q + \alpha \Delta)$ denota o limite espectral, ou seja, o autovalor da maior parte real, da matriz $Q + \alpha \Delta$.

É uma generalização da fórmula obtida em (Bacaër, 2017) para os processos lineares de nascimento e morte, que não levam em consideração os nascimentos simultâneos. Mostramos na seção 6 que

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

e que a primeira desigualdade é estrita se o δ_i não são todos iguais. A taxa de extinção é menor (em valor absoluto) do que a taxa média de crescimento. Portanto, podemos dizer que, de certa maneira, a estocidade ambiental retarda a extinção da população em nosso modelo. Em conclusão, notamos que uma desigualdade semelhante se aplica aos processos de ramificação em tempo discreto com um ambiente aleatório: ela já é encontrada implicitamente em (Guivarc'h e Liu, 2001).

2. O modelo

Supomos que o ambiente oscila aleatoriamente entre os estados K de acordo com uma cadeia de Markov em tempo contínuo. Em outras palavras, existem números $Q_{i,j} \geq 0$ de modo que, se o ambiente estiver no estado j , há uma probabilidade $Q_{i,j} dt$ que o ambiente muda para o estado i para $i \neq j$ durante cada intervalo de tempo infinitesimal dt . Nós definimos $Q = (Q_{i,j})$ a matriz quadrada com os termos diagonais $Q_{j,j} = -\sum_{i \neq j} Q_{i,j}$. Também assumimos que a matriz Q é irredutível, o que significa que no gráfico orientado para K vértices com uma aresta de j a i ($i \neq j$) se $Q_{i,j} > 0$ dois picos i_1 e i_2 sempre pode ser alcançado por um caminho i_1 para i_2 e um caminho de i_2 para i_1 . Existe então um único vetor u com

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

(Séricola, 2013, p. 152). O componente u_i representa a proporção média de tempo que o ambiente gasta no estado i .

Considere uma população de indivíduos, assexuados ou femininos, que morrem e se reproduzem nesse ambiente independentemente um do outro. Se o ambiente estiver no estado i , supomos que, durante cada intervalo de tempo infinitesimal dt , cada indivíduo se reproduz com uma probabilidade $a_i dt$ ($a_i > 0$) e morra com uma probabilidade $b_i dt$ ($b_i > 0$). Se o indivíduo se reproduzir, suponha que ele dê à luz n indivíduos ($n = 0, 1, 2, \dots$) com probabilidade $q_{n,i}$ com $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1$ por tudo i .

Outra maneira de ver isso é dizer que no ambiente i , cada indivíduo experimenta um evento com probabilidade $c_i dt$ (onde $c_i = a_i + b_i$) durante cada intervalo infinitesimal dt . Se o evento ocorrer, o indivíduo será substituído por 0 indivíduo com probabilidade $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$ e por n indivíduos ($n \geq 1$) com probabilidade $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i} q_{n-1,i}$. Então $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1$ por tudo i . Portanto, é uma generalização do processo de conexão em tempo contínuo (Méléard, 2016, §5.4) no caso de um ambiente aleatório. Supõe-se ainda que

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

Nós definimos

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

e Δ , a matriz diagonal com $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ na diagonal.

3. taxas de crescimento δ_i

Nesse modelo, a probabilidade $\pi_{n,i}(t)$ ter uma população de tamanho n ($n = 0, 1, 2, \dots$) no ambiente i ($1 \leq i \leq K$) no momento t é a solução do sistema

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

De fato, supomos, por exemplo, que existem n indivíduos no momento t no ambiente i . Um evento ocorre durante o intervalo infinitesimal $(t, t + dt)$ e altera o número de indivíduos com probabilidade na ordem de $n c_i dt$. Além disso, podemos terminar com n indivíduos no tempo $t + dt$ se, a partir de k indivíduos ($1 \leq k \leq n + 1$) no tempo t , um deles sofrer um evento (probabilidade $c_i k dt$) e é substituído por $n + 1 - k$ novos indivíduos (probabilidade $p_{n+1-k,i}$) porque $k - 1 + (n + 1 - k) = n$. Finalmente, podemos terminar com n indivíduos no ambiente i no tempo $t + dt$ se tivéssemos n indivíduos no ambiente j no tempo t e se o ambiente mudou do estado j no estado i (probabilidade $Q_{i,j} dt$). Com parâmetros a_i , b_i e $q_{n,i}$, o sistema também é gravado

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

Tomamos como condição inicial n_0 indivíduos ($n_0 \geq 1$) no ambiente i_0 então $\pi_{n_0, i_0}(0) = 1$ e $\pi_{n,i}(0) = 0$ se $(n, i) \neq (n_0, i_0)$. Como deve ser para probabilidades, temos então $\pi_{n,i}(t) \geq 0$ e $\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1$ para $t > 0$.

Nós definimos $\pi = (\pi_{0,1}, \dots, \pi_{0,K}, \dots, \pi_{n,1}, \dots, \pi_{n,K}, \dots)$. Nós vemos isso $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$ onde M é uma matriz infinita da forma

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

onde C é a matriz diagonal $(c_i)_{1 \leq i \leq K}$ e P_n a matriz diagonal $(p_{n,i})_{1 \leq i \leq K}$. No caso particular dos processos lineares de nascimento e morte, apenas as matrizes P_0 e P_2 são diferentes de zero: a matriz M é então tridiagonal por blocos.

Vamos apresentar as funções geradoras

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

Percebemos que

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

e

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

Deduzimos, portanto, de (1) o sistema de equações diferenciais parciais

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

No caso particular dos processos lineares de nascimento e morte, temos $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i} x^2$, o que dá $c_i(g_i(x) - x) = (x-1)(a_i x - b_i)$.

Observe que a expectativa da população

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

é a solução de um sistema de equações diferenciais ordinárias, obtido pela derivação do sistema (2) em relação a x , tomando $x = 1$ e observando que $g_i(1) = 1$:

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

Se permanecermos no ambiente i , a expectativa da população no momento t é, portanto, $e^{\delta_i t}$ se começarmos de um único indivíduo no tempo $t = 0$.

O sistema (3) envolve a matriz $Q + \Delta$. Veremos no entanto na seção 5 que a taxa de extinção populacional nem sempre é dada pelo valor próprio $(Q + \Delta)$.

4. Condição de rescisão

Vejam os em que condições o modelo leva à certa extinção da população. Para fazer isso, considere a cadeia de Markov em um tempo discreto, cada etapa da qual é a duração entre dois saltos no ambiente. Esta cadeia tem para casais espaço de estado (i, t) geral $\{1, 2, \dots, K\} \times [0, +\infty[$, onde o primeiro componente i representa o ambiente e o segundo componente t o tempo antes de mudar para outro ambiente. Então, ao invés de dizer que o ambiente está no estado i_0 por um período t_0 então no estado i_1 por um período t_1 , dizemos que vamos de (i_0, t_0) às (i_1, t_1) etc. Já vimos em (Bacaër e Ed-Darraz, 2014, §2.1) que se definirmos

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

então a distribuição estacionária dessa cadeia de Markov é

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

Podemos, portanto, aplicar os resultados de (Athreya e Karlin, 1971) relacionados a processos de ramificação em um ambiente de Markov: a população quase certamente desaparece se e somente se

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

o que dá, desde $\int_0^\infty t e^{-Q_i t} dt = (1/Q_i)^2$, a condição

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

Porque $\delta_i = c_i(m_i - 1)$, isso também pode ser escrito no formato $\sum_i \theta_i m_i \leq 1$ com $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$. Em outras palavras, o número “médio” de filhos gerados é menor que 1, com pesos para cada ambiente fornecidos pelo θ_i .

5. A velocidade de extinção

Agora estamos interessados no caso subcrítico em que $\sum_i u_i \delta_i < 0$. Nesse caso,

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

Estamos tentando determinar a taxa de extinção da população:

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

Esse limite existe e não depende de n (desde que $n \geq 1$), i ou das condições iniciais (n_0, i_0) (Collet et al., 2013, seção 4.5). Com a nossa notação, temos $\omega < 0$ e a probabilidade de não extinção $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n \geq 1} \pi_{n,i}(t)$ também diminui exponencialmente em direção a 0 com a taxa ω .

Como em (Bacaër, 2017, §2.1), o cálculo de ω usa uma discretização do tempo, uma fórmula de (D'Souza e Hambly, 1997) para a velocidade de extinção dos processos de ramificação em tempo discreto com um ambiente markoviano e uma passagem para o limite que faz com que o tempo tenda 0

Então, vamos discretizar o tempo com uma pequena etapa regular $\tau > 0$. Imagine que o ambiente permaneça constante dentro de cada pequeno intervalo de tempo e que as transições sigam a cadeia de Markov em tempo discreto no espaço de estados $\{1, 2, \dots, K\}$ com a matriz de transição $e^{\tau Q^\top}$ onde Q^\top é a matriz transposta de Q . A cadeia de Markov em tempo contínuo que descreve o ambiente em nosso modelo é o limite do processo descrito acima, se $\tau \rightarrow 0$.

Durante cada pequeno intervalo de tempo τ onde o ambiente é, digamos, no estado i , assumimos que a população segue o processo de conexão em tempo contínuo e ambiente constante com os parâmetros c_i e $(p_{n,i})$ da seção 2. Vamos observar $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$ a probabilidade de ter uma grande população n no meio ambiente i no momento t neste modelo modificado com um ambiente constante em cada intervalo de tempo τ . Para todo $t > 0$, $n \geq 0$ e $1 \leq i \leq K$ nós temos $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \rightarrow \pi_{n,i}(t)$ se $\tau \rightarrow 0$.

Se a reversão da fronteira for legítima,

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

volta-se ao cálculo da velocidade de extinção de um processo de conexão em tempo discreto em um ambiente markoviano porque (com N inteiro)

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

A expectativa da população aumenta ou diminui por um fator $e^{\delta_i \tau}$ por um tempo τ onde o ambiente está bloqueado no estado i . Note que u^\top é a distribuição estacionária da cadeia, porque $Qu = 0$ implica $u^\top Q^\top = 0$ e $u^\top e^{\tau Q^\top} = u^\top (I + \tau Q^\top + \frac{1}{2}(\tau Q^\top)^2 + \dots) = u^\top$. Essa cadeia é sempre subcrítica, de acordo com (Athreya e Karlin, 1971), porque

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

Assim (D'Souza e Hambly, 1997) e (Bacaër, 2017, §2.1) mostram que a taxa geométrica $\Omega(\tau)$ extinção da população é dada por

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

onde $\rho(\cdot)$ denota o raio espectral de uma matriz. Seja o valor de τ o inverso de um número inteiro. Nós temos

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

A matriz $[e^{\tau Q^T} e^{\alpha \tau \Delta}]^{1/\tau}$ converge para $e^{Q^T + \alpha \Delta}$ se $\tau \rightarrow 0$ (a chamada fórmula Lie-Trotter-Kato). Deduzimos como em (Bacaër, 2017, §2.1) que a velocidade exponencial da extinção em tempo contínuo é

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

onde $s(Q + \alpha \Delta)$ é o limite espectral da matriz $Q + \alpha \Delta$. Assim, apenas a expressão da matriz diagonal Δ muda em comparação com (Bacaër, 2017).

Lembre-se de que todos os elementos fora da diagonal da matriz $Q + \alpha \Delta$ são ≥ 0 . Nesse caso, o limite espectral $s(Q + \alpha \Delta)$ é um autovalor real dessa matriz. É o autovalor com a maior parte real.

A fórmula (4) para ω é uma generalização da obtida no caso de processos lineares de nascimento e morte (Bacaër, 2017). Para estes, cada indivíduo dá à luz um único indivíduo novo (para bactérias, cada um se divide em dois) com uma probabilidade $a_i dt$ e morre com probabilidade $b_i dt$ durante cada intervalo de tempo infinitesimal dt no meio ambiente i . Isso corresponde a $q_{1,i} = 1$ e $q_{n,i} = 0$ se $n \neq 1$. Temos então $c_i = a_i + b_i$, $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$, $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i}$, $p_{n,i} = 0$ se $n = 1$ onde $n > 2$ e $\delta_i = a_i - b_i$.

Intuitivamente, a fórmula para a velocidade da extinção ω está relacionado ao fato de que, se estamos procurando uma solução $f_i(t, x)$ do sistema (2) que se comporta como $e^{\omega t} (1-x)^\alpha \phi_i$ nas proximidades de $x = 1$ com $x < 1$, obtemos a equação

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

sugerindo que ω é um autovalor da matriz $Q + \alpha \Delta$. No entanto, isso não torna possível entender qual valor de α é adequado. Como vimos, esse é o que minimiza $s(Q + \alpha \Delta)$ para $\alpha \in [0, 1]$.

6. Desigualdade

(Bacaër, 2017, §2.2) já havia observado que

- a função $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$ vale a pena $s(Q) = 0$ se $\alpha = 0$;
- esta função é convexa se Δ é uma matriz diagonal;
- essa função é estritamente convexa se o δ_i não são todos iguais.

Além disso, seu derivado em $\alpha = 0$ foi precisamente $\sum_i u_i \delta_i$, que é < 0 . A função $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$ está, portanto, acima de sua tangente em $\alpha = 0$. Então

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

Portanto, temos pelo mínimo dessas funções no intervalo $0 \leq \alpha \leq 1$

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

com desigualdade estrita na primeira desigualdade se o δ_i não são todos iguais.

Como exemplo numérico, considere, por exemplo, o caso de dois ambientes com $Q_{1,2} = Q_{2,1} = 1$ então $u_1 = u_2 = 1/2$: o ambiente gasta, em média, metade do tempo em cada um desses estados. Se as taxas de crescimento nos dois ambientes forem $\delta_1 = -1$ e $\delta_2 = -2$, então a função $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$ está diminuindo, portanto $\omega = s(Q + \Delta) \simeq -1,38$ enquanto $\sum_i u_i \delta_i = -1,5$.

A desigualdade (5) pode ser interpretada da seguinte maneira. O modelo populacional sem estocástico demográfico, mas com estocástico ambiental mais próximo do nosso modelo, é sem dúvida aquele em que a população $p(t)$ no momento t obedece à equação $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)} p(t)$, onde a função aleatória $\theta(t)$ está com valores em $\{1, 2, \dots, K\}$ e representa a evolução do meio

ambiente. Então $p(t) = p(0) \exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)} dz)$. O teorema ergódico garante que, quase certamente, $\frac{1}{t} \int_0^t \delta_{\theta(z)} dz \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$ se $t \rightarrow +\infty$. Então $\frac{1}{t} \log p(t) \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$ se $t \rightarrow +\infty$. Então $\sum_i u_i \delta_i$ é uma espécie da taxa de extinção do modelo sem estocástica demográfica, mesmo que $p(t)$ não se cancela. A população desaparecerá mais rapidamente do que em nosso modelo.

Por outro lado, o modelo populacional com estocástico demográfico, mas sem estocástico ambiental mais próximo de nosso modelo, é sem dúvida o processo de conexão contínua do tempo (Méléard, 2016, §5.4) com uma taxa média de crescimento (ou melhor, extinção) $\delta = \sum_i u_i \delta_i$. A população desaparecerá mais rapidamente do que em nosso modelo.

Assim, a estocástica demográfica e ambiental diminui em certo sentido a extinção da população. (Tirard et al., 2016, p. 211) também observa que "a estocidade ambiental pode salvar populações em declínio". Por outro lado, (Primack et al., 2012, p. 159) observa que "em geral, a introdução da estocástica ambiental na modelagem da dinâmica populacional leva, por uma questão de realismo, a taxas de crescimento e populações mais baixas e maior probabilidade de extinção". O oposto ocorre em nosso modelo.

7. Conclusão

De fato, temos uma desigualdade semelhante no caso de processos de ramificação em tempo discreto e ambiente aleatório. Suponha, por exemplo, que os ambientes sejam escolhidos entre um número finito de estados, independentemente e identicamente distribuídos: $v_i > 0$ é a probabilidade de o ambiente estar no estado i em cada etapa do tempo e temos $\sum_i v_i = 1$. Se o ambiente estiver no estado i , cada indivíduo é substituído por n indivíduos com probabilidade $p_{n,i} \geq 0$ então $\sum_{n \geq 0} p_{n,i} = 1$. Assumimos que $m_i = \sum_{n \geq 1} n p_{n,i} < +\infty$. No caso subcrítico em que $\sum_i v_i \log m_i < 0$, a taxa geométrica Ω de diminuição da probabilidade de não extinção é tal que

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

(Guivarc'h e Liu, 2001, teorema 1). O último termo à direita é a taxa geométrica de crescimento (aqui de diminuição) do modelo sem estocástica demográfica

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

onde θ_t é o estado do meio ambiente e $p(t)$ a população no momento $t = 0, 1, 2, \dots$. É também a taxa geométrica de diminuição da probabilidade de não extinção nos processos de ramificação em ambiente constante (portanto sem estocástica ambiental) de média $m = \prod_i m_i^{v_i}$.

Se $m_i < 1$ por tudo i , a desigualdade (6) é escrita

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

Isso traduz a concavidade da função logaritmo: $\log(\sum_i v_i m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$.

Se mais geralmente

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

a desigualdade em (6) mostra-se um pouco como na seção 6. Definimos

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

Então, alguns cálculos mostram que

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

Então

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

no intervalo $[0, 1]$. A função $h(\alpha)$ é convexa e acima de sua tangente em $\alpha = 0$: $h(\alpha) \geq \alpha h'(0)$ e

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

Então

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

É desigualdade (6).

Conseqüentemente, a extinção é mais lenta quando temos estocástica demográfica e ambiental, seja o modelo em tempo discreto ou em tempo contínuo.

Referências

- 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.