

# О скорости вымирания населения в случайной среде

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  
Отдел математического и компьютерного моделирования сложных систем  
Les Cordeliers, Париж, Франция  
nicolas.bacaer@ird.fr

## резюме

Нас интересует скорость вымирания населения, живущего в случайной среде, управляемой цепью Маркова в непрерывном времени. Каждый человек умирает или размножается со скоростью, которая зависит от окружающей среды. Во время размножения предполагается, что количество потомков следует определенному закону вероятности, который также зависит от окружающей среды. В так называемом докритическом случае, когда население точно исчезло, скорость исчезновения определяется явно. В некотором смысле экологическая стохастичность замедляет вымирание населения.

Ключевые слова: динамика населения, демографическая стохастичность, экологическая стохастичность

## 1. Введение

В многочисленных модельных исследованиях изучалось влияние демографической и экологической стохастичности на динамику населения. Как отмечалось, например (Gaveau et al., 1996; Lebreton et al., 2007), работы, в которых популяция рассматривается как действительное число и которые используют диффузионные приближения (Lande et al., 2003), могут приводить к неточным результатам для скорости исчезновения населения, когда это исчезновение точно. Чтобы сохранить целое число населения (Athreya, Karlin, 1971), изучили процессы ветвления в дискретное время со стационарной случайной средой и показали, при каких условиях вымирание населения точно. Как и в постоянной среде, мы можем выделить три случая: сверхкритический, критический и докритический. (Cogburn and Torgre, 1981; Bacaër and Ed-Dartaz, 2014) рассмотрели условия исчезновения для аналогичных моделей в непрерывном времени, то есть для процессов рождения и смерти в случайной среде. Для докритического случая с дискретным временем и случайным окружением (D'Souza and Hambly, 1997; Guivarc'h and Liu, 2001) среди прочих рассчитали скорость вымирания, что приводит к выделению еще двух - схемы, классифицируемые как высоко и слабо докритические. В непрерывном времени (Bacaër, 2017) рассчитали скорость вымирания для линейного процесса рождения и смерти в случайной марковской среде; метод заключался в том, чтобы сократить время, которое нужно сократить, до случая (D'Souza and Hambly, 1997), затем сделать шаг по времени, стремящийся к 0. Но эта модель не допускала одновременного рождения нескольких особей. Целью ниже является снятие этого ограничения, то есть изучение «процессов непрерывного ветвления во времени» (Méléard, 2016, §5.4) в случайной среде, для расчета скорости соответствующее исчезновение и заметьте, что эта скорость меньше (в абсолютном значении), чем та, которую можно было ожидать.

В разделе 2 мы представляем нашу модель со средой, которая колеблется между  $K$  состояниями в соответствии с цепью Маркова за непрерывное время. В разделе 3 мы рассчитываем темп роста  $\delta_i$  (положительное или отрицательное) населения в окружающей среде  $i$  ( $1 \leq i \leq K$ ) и средняя пропорция  $u_i$  времени, которое окружающая среда проводит в состоянии  $i$ . В разделе 4 мы показываем, что население, безусловно, вымерло, если средний темп роста отрицательный, т.е. если  $\sum_i u_i \delta_i \leq 0$ . Затем мы покажем в разделе 5, что в докритическом случае, когда  $\sum_i u_i \delta_i < 0$  скорость вымирания  $\omega$  населения, определяется тем, что вероятность не исчезает уменьшается как  $e^{\omega t}$  с  $\omega < 0$ , дается формулой

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

где:

- $Q$  является матрицей, описывающей случайные переходы среды;
- $\Delta$  диагональная матрица с темпами роста  $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$  по диагонали;
- $s(Q + \alpha \Delta)$  обозначает спектральную границу, то есть собственное значение наибольшей вещественной части матрицы  $Q + \alpha \Delta$ ,

Это обобщение формулы, полученной в (Bacaër, 2017) для линейных процессов рождения и смерти, которые не учитывают одновременные рождения. В разделе 6 мы показываем, что

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

и что первое неравенство является строгим, если  $\delta_i$  не все равны. Скорость вымирания ниже (в абсолютном значении), чем средняя скорость роста. Таким образом, мы можем сказать, что определенная стохастичность окружающей среды замедляет вымирание населения в нашей модели. В заключение отметим, что подобное неравенство применимо к ветвящимся процессам в дискретном времени со случайной средой: оно уже неявно найдено в (Guivarc'h and Liu, 2001).

## 2. Модель

Предположим, что среда непрерывно колеблется между  $K$ - состояниями в соответствии с цепью Маркова за непрерывное время. Другими словами, есть цифры  $Q_{i,j} \geq 0$  такой, что если среда находится в состоянии  $j$ , существует вероятность  $Q_{i,j} dt$  что среда переходит в состояние  $i$  для  $i \neq j$  в течение каждого бесконечно малого промежутка времени  $dt$ . Мы определяем  $Q = (Q_{i,j})$  квадратная матрица с диагональными членами  $Q_{j,j} = -\sum_{i \neq j} Q_{i,j}$ . Мы также предполагаем, что матрица  $Q$  неприводима, что означает, что в графе, ориентированном на  $K$  вершин с ребром от  $j$  до  $i$  ( $i \neq j$ ) если  $Q_{i,j} > 0$ , два пика  $i_1$  и  $i_2$  всегда можно добраться по пути  $i_1$  в  $i_2$  и путь  $i_2$  в  $i_1$ . Тогда существует единственный вектор  $U$  с

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

(Séricola, 2013, стр. 152). Компонент  $u_i$  представляет среднюю долю времени, которое среда проводит в состоянии  $i$ .

Рассмотрим группу людей, бесполой или женщин, которые умирают и размножаются в этой среде независимо друг от друга. Если среда находится в состоянии  $i$ , мы предполагаем, что в течение каждого бесконечно малого промежутка времени  $dt$  каждый индивид воспроизводит с вероятностью  $a_i dt$  ( $a_i > 0$ ) и умрут с вероятностью  $b_i dt$  ( $b_i > 0$ ). Если человек размножается, предположим, что он рождает  $n$  особей ( $n = 0, 1, 2, \dots$  с вероятностью  $q_{n,i}$  с  $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1$  для всего  $i$ ,

Другой способ увидеть это - сказать, что в среде  $i$  каждый человек испытывает событие с вероятностью  $c_i dt$  (где  $c_i = a_i + b_i$ ) в течение каждого бесконечно малого промежутка времени  $dt$ . Если событие происходит, индивид заменяется 0 индивидом с вероятностью  $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$  и по  $n$  лиц ( $n \geq 1$ ) вероятностью  $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i} q_{n-1,i}$ . Таким образом,  $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1$  для всего  $i$ . Следовательно, это обобщение процесса соединения в непрерывном времени (Méléard, 2016, §5.4) в случае случайной среды. Далее предполагается, что

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

Мы определяем

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

и  $\Delta$  диагональная матрица с  $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$  по диагонали.

### 3. Темпы роста $\delta_i$

В этой модели вероятность  $\pi_{n,i}(t)$  иметь численность населения  $n$  ( $n = 0, 1, 2, \dots$ ) в среде  $i$  ( $1 \leq i \leq K$ ) в момент времени  $t$  является решением системы

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

Действительно, мы предполагаем, например, что в момент времени  $t$  в среде  $i$  существует  $n$  индивидов  $i$ . Событие происходит в течение бесконечно малого промежутка времени  $(t, t + dt)$  и изменяет количество особей с вероятностью порядка  $n c_i dt$ . Кроме того, мы можем в конечном итоге иметь  $n$  человек в момент времени  $t + dt$ , если, начиная с  $k$  человек ( $1 \leq k \leq n + 1$ ) в момент времени  $t$ , один из них подвергается событию (вероятность  $c_i k dt$ ) и заменяется на  $n + 1 - k$  новых особей (вероятность  $p_{n+1-k,i}$ ) потому что  $k - 1 + (n + 1 - k) = n$ . Наконец, мы можем в конечном итоге иметь  $n$  человек в среде  $i$  в момент времени  $t + dt$ , если у нас было  $n$  людей в среде  $j$  в момент времени  $t$  и если среда перешла из состояния  $j$  в состояние  $i$  (вероятность  $Q_{i,j} dt$ ). С параметрами  $a_i, b_i$  и  $q_{n,i}$ , система тоже написана

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

Мы берем в качестве начального условия  $n_0$  лица ( $n_0 \geq 1$ ) в окружающей среде  $i_0$  так  $\pi_{n_0,i_0}(0) = 1$  и  $\pi_{n,i}(0) = 0$  если  $(n, i) \neq (n_0, i_0)$ . Как и должно быть для вероятностей, тогда мы имеем  $\pi_{n,i}(t) \geq 0$  и  $\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1$  для  $t > 0$ ,

Мы определяем  $\pi = (\pi_{0,1}, \dots, \pi_{0,K}, \dots, \pi_{n,1}, \dots, \pi_{n,K}, \dots)$ , Мы видим, что  $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$  где  $M$  является бесконечной матрицей вида

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

где  $C$  это диагональная матрица  $(c_i)_{1 \leq i \leq K}$  и  $P_n$  диагональная матрица  $(p_{n,i})_{1 \leq i \leq K}$ . В частном случае линейных процессов рождения и смерти, только матрицы  $P_0$  и  $P_2$  ненулевые: матрица  $M$  тогда трехдиагональный по блокам.

Давайте введем производящие функции

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

Мы замечаем, что

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

и

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

Поэтому мы выводим из (1) систему уравнений в частных производных

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

В частном случае линейных процессов рождения и смерти мы имеем  $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i} x^2$ , который дает  $c_i(g_i(x) - x) = (x - 1)(a_i x - b_i)$ ,

Обратите внимание, что ожидания населения

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

является решением системы обыкновенных дифференциальных уравнений, которое получается выводом системы (2) по  $x$ , принятием  $x = I$  и отмечением, что  $g_i(1) = 1$ :

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

Если он остается в среде  $I$ , ожидание населения в момент времени  $t$  является  $e^{\delta_i t}$  если мы начнем с одного человека в момент времени  $t = 0$ .

Система (3) включает в себя матрицу  $Q + \Delta$ , Однако в разделе 5 мы увидим, что скорость вымирания населения не всегда определяется собственным значением  $s(Q + \Delta)$ ,

## 4. Условие прекращения

Давайте посмотрим, в каком состоянии модель приводит к определенному вымиранию населения. Для этого рассмотрим цепочку Маркова в дискретном времени, каждый временной шаг которого - это длительность между двумя прыжками в среде. Эта цепочка имеет для пары государственное пространство  $(i, t)$  в целом  $\{1, 2, \dots, K\} \times [0, +\infty[$  где первый компонент  $i$  представляет окружающую среду и второй компонент  $t$  время до перехода в другую среду. Таким образом, вместо того, чтобы сказать, что среда находится в состоянии  $i_0$  на период  $t_0$  потом в состоянии  $i_1$  на период  $t_1$  мы говорим, что мы идем из  $(i_0, t_0)$  в  $(i_1, t_1)$  и т. д. Мы уже видели в (Vasaer and Ed-Darraz, 2014, §2.1), что если мы определим

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

тогда стационарное распределение этой цепи Маркова

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

Поэтому мы можем применить результаты (Athreya and Karlin, 1971), которые относятся к ветвящимся процессам в марковской среде: население почти наверняка исчезнет тогда и только тогда, когда

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

который дает, так как  $\int_0^\infty t e^{-Q_i t} dt = (1/Q_i)^2$ , состояние

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

потому что  $\delta_i = c_i(m_i - 1)$  это также можно записать в виде  $\sum_i \theta_i m_i \leq 1$  с  $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$ , Другими словами, «среднее» количество произведенных потомков составляет менее 1, при этом весовые коэффициенты для каждой среды определяются как  $\theta_i$ ,

## 5. Скорость вымирания

Нас сейчас интересует докритический случай, когда  $\sum_i u_i \delta_i < 0$ , В этом случае

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

Мы пытаемся определить темпы вымирания населения:

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

Этот предел существует и не зависит от  $n$  (при условии, что  $n \geq 1$ ),  $i$  или начальных условий  $(n_0, i_0)$  (Collet et al., 2013, раздел 4.5). С нашей записью мы имеем  $\omega < 0$  и вероятность не исчезновения  $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n \geq 1} \pi_{n,i}(t)$  также экспоненциально уменьшается к 0 со скоростью  $\omega$ .

Как и в (Vasaer, 2017, §2.1), расчет  $\omega$  использует дискретизацию времени, формулу (D'Souza and Hambly, 1997) для скорости вымирания ветвящихся процессов в дискретное время в марковской среде, и переход к пределу, который заставляет временной шаг стремиться к 0.

Итак, давайте дискретизируем время с небольшим регулярным шагом  $\tau > 0$ . Представьте себе, что среда остается постоянной внутри каждого маленького временного шага и что переходы следуют за цепью Маркова в дискретном времени в пространстве состояний  $\{1, 2, \dots, K\}$  с переходной матрицей  $e^{\tau Q^\top}$  где  $Q^\top$  транспонированная матрица  $Q$ , Цепочка Маркова с непрерывным временем, которая описывает среду в нашей модели, является пределом процесса, описанного выше, если  $\tau \rightarrow 0$ ,

В течение каждого небольшого отрезка времени  $\tau$  где среда, скажем, в государстве  $i$ , мы предполагаем, что население следует процессу соединения в непрерывном времени и постоянной среде с параметрами  $c_i$  и  $(p_{n,i})$  из раздела 2. Отметим  $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$  вероятность того, что большая популяция  $n$  в окружающей среде  $i$  в то время  $t$  в этой модифицированной модели с постоянной средой в каждом отрезке времени  $\tau$ , Для всего  $t > 0$ ,  $n \geq 0$  и  $1 \leq i \leq K$  у нас есть  $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \rightarrow \pi_{n,i}(t)$  если  $\tau \rightarrow 0$ ,

Если изменение границы является законным,

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

один возвращается к вычислению скорости исчезновения процесса соединения в дискретном времени в марковской среде, потому что (с  $N$  целым числом)

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

Ожидание населения увеличивается или уменьшается в разы  $e^{\delta_i \tau}$  на шаг времени  $\tau$  где среда заблокирована в состоянии  $i$ . Обратите внимание, что  $u^\top$  является стационарным распределением цепи, потому что  $Qu = 0$  подразумевает  $u^\top Q^\top = 0$  и  $u^\top e^{\tau Q^\top} = u^\top (I + \tau Q^\top + \frac{1}{2}(\tau Q^\top)^2 + \dots) = u^\top$ , Согласно (Athreya and Karlin, 1971) эта цепочка всегда является докритической, потому что

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

Итак (D'Souza and Hambly, 1997) и (Васаёв, 2017, §2.1) показывают, что геометрическая скорость  $\Omega(\tau)$  вымирание населения дается

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

где  $\rho(\cdot)$  обозначает спектральный радиус матрицы. Пусть значение  $\tau$  является обратным целому числу. У нас есть

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

Матрица  $[e^{\tau Q^T} e^{\alpha \tau \Delta}]^{1/\tau}$  сходится к  $e^{Q^T + \alpha \Delta}$  если  $\tau \rightarrow 0$  (так называемая формула Ли-Троттера-Като). Как и в (Васаёв, 2017, §2.1), мы выводим, что экспоненциальная скорость вымирания в непрерывном времени равна

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

где  $s(Q + \alpha \Delta)$  является спектральной границей матрицы  $Q + \alpha \Delta$ . Таким образом, изменяется только выражение диагональной матрицы  $\Delta$  по сравнению с (Васаёв, 2017).

Напомним, что все элементы вне диагонали матрицы  $Q + \alpha \Delta$  находятся  $\geq 0$ . В этом случае спектральная граница  $s(Q + \alpha \Delta)$  является реальным собственным значением этой матрицы. Это собственное значение с наибольшей действительной частью.

Формула (4) для  $\omega$  является обобщением формулы, полученной в случае линейных процессов рождения и смерти (Васаёв, 2017). Для этого каждый человек рождает одного нового человека (для бактерий, каждый делится на два) с вероятностью  $a_i dt$  и умирает с вероятностью  $b_i dt$  в течение каждого бесконечно малого промежутка времени  $dt$  в окружающей среде  $i$ . Это соответствует  $q_{1,i} = 1$  и  $q_{n,i} = 0$  если  $n \neq 1$ . Затем мы имеем  $c_i = a_i + b_i$ ,  $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i + b_i}$ ,  $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i + b_i}$ ,  $p_{n,i} = 0$  если  $n = 1$  или  $n > 2$  и  $\delta_i = a_i - b_i$ .

Интуитивно, формула для скорости вымирания  $\omega$  связано с тем, что если мы ищем решение  $f_i(t, x)$  системы (2), которая ведет себя как  $e^{\omega t} (1-x)^\alpha \phi_i$  в непосредственной близости от  $x = 1$  с  $x < 1$  мы получаем уравнение

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

предполагая, что  $\omega$  собственное значение матрицы  $Q + \alpha \Delta$ . Однако это не позволяет понять, какое значение  $\alpha$  подходит. Как мы уже видели, это тот, который минимизирует  $s(Q + \alpha \Delta)$  для  $\alpha \in [0, 1]$ .

## 6. Неравенство

(Васаёв, 2017, §2.2) уже заметил, что

- функция  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  равна  $s(Q) = 0$  если  $\alpha = 0$ ;
- эта функция выпуклая, если  $\Delta$  диагональная матрица;
- эта функция даже строго выпуклая, если  $\delta_i$  не все равны.

Кроме того, его производная в  $\alpha = 0$  был точно  $\sum_i u_i \delta_i$ , который  $< 0$ . Функция  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  поэтому выше его касательной в  $\alpha = 0$ , таким образом

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

Поэтому мы имеем для минимумов этих функций на интервале  $0 \leq \alpha \leq 1$

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

со строгим неравенством в первом неравенстве, если  $\delta_i$  не все равны.

В качестве числового примера рассмотрим, например, случай двух сред с  $Q_{1,2} = Q_{2,1} = 1$  так  $u_1 = u_2 = 1/2$ . Окружающая среда тратит в среднем половину времени в каждом из этих состояний. Если темпы роста в обеих средах  $\delta_1 = -1$  и  $\delta_2 = -2$  тогда функция  $\alpha \mapsto s(Q + \alpha \Delta)$  уменьшается, поэтому  $\omega = s(Q + \Delta) \simeq -1,38$  в то время как  $\sum_i u_i \delta_i = -1,5$ .

Неравенство (5) можно интерпретировать следующим образом. Модель населения без демографической стохастичности, но с экологической стохастичностью, наиболее близкой к нашей модели, несомненно, та, где население  $p(t)$  в то время  $t$  подчиняется уравнению  $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)} p(t)$  где случайная функция  $\theta(t)$  со значениями в  $\{1, 2, \dots, K\}$  и представляет эволюцию окружающей среды.  $\log p(t) = p(0) \exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)} dz)$ . Эргодическая теорема гарантирует, что почти наверняка  $\frac{1}{t} \int_0^t \delta_{\theta(z)} dz \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$  если  $t \rightarrow +\infty$ , поэтому  $\frac{1}{t} \log p(t) \rightarrow \sum_i u_i \delta_i$  если  $t \rightarrow +\infty$ , таким образом  $\sum_i u_i \delta_i$  является своего рода скоростью исчезновения модели без демографической стохастичности, даже если  $p(t)$  не отменяет себя. Население вымрет быстрее, чем в нашей модели.

Наоборот, модель популяции с демографической стохастичностью, но без стохастичности среды, наиболее близкая к нашей модели, несомненно, представляет собой процесс непрерывной временной связи (Mélard, 2016, §5.4) со средней скоростью роста (или, скорее, вымиранием)  $\delta = \sum_i u_i \delta_i$ . Население вымрет быстрее, чем в нашей модели.

Таким образом, демографическая и экологическая стохастичность в некотором смысле замедляет вымирание населения. (Tirard et al., 2016, p. 211) также отмечает, что «стохастичность среды может спасти сокращающееся население». С другой стороны, (Primack et al., 2012, p. 159) отмечает, что «в целом введение стохастичности окружающей среды в моделирование динамики численности населения приводит к реалистичности, к темпам роста и меньшей численности населения и более высокая вероятность вымирания». Противоположное происходит в нашей модели.

## 7. Заключение

Фактически мы имеем аналогичное неравенство в случае ветвящихся процессов в дискретном времени и случайной среде. Предположим, например, что среды выбираются из конечного числа состояний независимо и одинаково распределенными:  $v_i > 0$  Овероятность того, что среда

находится в состоянии  $j$  на каждом шаге по времени, и мы имеем  $\sum_i v_i = 1$ , Если среда находится в состоянии  $i$  каждый индивид заменяется  $n$  индивидами с вероятностью  $p_{n,i} \geq 0$  так  $\sum_{n \geq 0} p_{n,i} = 1$ , Мы предполагаем, что  $m_i = \sum_{n \geq 1} n p_{n,i} < +\infty$ , В докритическом случае, когда  $\sum_i v_i \log m_i < 0$  геометрическая скорость  $\Omega$  уменьшения вероятности не исчезновения такова, что

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

(Guivarc'h and Liu, 2001, теорема 1). Последний член справа - это геометрическая скорость роста (здесь уменьшение) модели без демографической стохастичности

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

где  $\theta_t$  это состояние окружающей среды и  $p(t)$  население в то время  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Это также геометрическая скорость уменьшения вероятности не исчезновения ветвящихся процессов в постоянной среде (следовательно, без стохастичности среды) среднего  $m = \prod_i m_i^{v_i}$ ,

если  $m_i < 1$  для всего  $i$ , неравенство (6) записано

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

Это переводит вогнутость логарифмической функции:  $\log(\sum_i v_i m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$ ,

Если в целом

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

неравенство в (6) немного похоже на то, как в разделе 6. Определим

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

Итак, некоторые расчеты показывают, что

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

таким образом

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

на интервале  $[0, 1]$ , Функция  $h(\alpha)$  поэтому является выпуклым и выше его касательной в  $\alpha = 0$ :  $h(\alpha) \geq \alpha h'(0)$  и

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

поэтому

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

Это неравенство (6).

Следовательно, вымирание происходит медленнее, когда мы имеем как демографическую, так и стохастическую среду, будь то модель в дискретном или непрерывном времени.

#### ССЫЛКИ

- 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.