Sobre la velocidad de extinción de una población en un entorno aleatorio

C. R. Biol. **340 (2017) 259–263.**
http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2017.04.002
hal: 01522889

Nicolas Bacaër

Institut de recherche pour le développement
Unidad de modelado matemático e informático de sistemas complejos
Les Cordeliers, París, Francia
nicolas.bacaer@ird.fr

resumen

Estamos interesados en la tasa de extinción de una población que vive en un entorno aleatorio gobernado por una cadena de Markov en tiempo continuo. Cada individuo muere o se reproduce a un ritmo que depende del medio ambiente. Durante la reproducción, se supone que el número de descendientes sigue una cierta ley de probabilidad que también depende del medio ambiente. En el llamado caso subcrítico donde la población ciertamente se extingue, la tasa de extinción se determina explícitamente. En cierto sentido, la estocasticidad ambiental ralentiza la extinción de la población.

Palabras clave: dinámica poblacional, estocasticidad demográfica, estocástica ambiental.

1. Introducción

Numerosos estudios de modelación han estudiado la influencia de la estocasticidad demográfica y ambiental en la dinámica de una población. Como se señaló por ejemplo (Gaveau et al., 1996; Lebreton et al., 2007), funciona donde la población se trata como un número real y que utilizan aproximaciones de difusión (Lande et al., 2003) pueden conducir a resultados inexactos para la tasa de extinción de una población cuando esta extinción es segura. Para que la población siga siendo un número entero (Athreya y Karlin, 1971) estudió los procesos de conexión en tiempo discreto con un entorno aleatorio estacionario y mostró en qué condiciones es segura la extinción de la población. Como en un entorno constante, podemos distinguir tres casos: supercrítico, crítico y subcrítico. (Cogburn y Torrez, 1981; Bacaër y Ed-Darraz, 2014) están interesados en las condiciones de extinción para modelos análogos en tiempo continuo, es decir, para los procesos de nacimiento y muerte en un entorno aleatorio. . Para el caso subcrítico con tiempo discreto y entorno aleatorio, (D'Souza y Hambly, 1997; Guivarc'h y Liu, 2001), entre otros, calcularon la tasa de extinción, lo que conduce a una distinción adicional de dos sub - esquemas clasificados como altamente y débilmente subcríticos. En tiempo continuo, (Bacaër, 2017) calculó la tasa de extinción para un proceso lineal de nacimiento y muerte en un entorno aleatorio de Markov; el método consistió en discretizar el tiempo que se reduciría al caso de (D'Souza y Hambly, 1997), luego hacer que el paso del tiempo tienda hacia 0. Pero este modelo no permitió el nacimiento simultáneo de varios individuos. El objetivo a continuación es levantar esta restricción, es decir, estudiar los "procesos de ramificación de tiempo continuo" (Méléard, 2016, §5.4) en un entorno aleatorio, para calcular la velocidad de extinción correspondiente y observe que esta velocidad es menor (en valor absoluto) que la que podría haber esperado.

En la sección 2, presentamos nuestro modelo con un entorno que oscila entre los estados *K de* acuerdo con una cadena de Markov en tiempo continuo. En la sección 3, calculamos la tasa de crecimiento δ_i (positivo o negativo) de la población en el medio ambiente i y la proporción promedio u_i del tiempo que el medio ambiente pasa en estado i . Mostramos en la sección 4 que la población ciertamente se extinguirá si la tasa de crecimiento promedio es negativa, es decir, si $\sum_i u_i\,\delta_i \le 0$. Luego mostramos en la sección 5 que, en el caso subcrítico donde $\sum_i u_i\,\delta_i < 0$, la velocidad de extinción ω de la población, definida por el hecho de que la probabilidad de no extinción disminuye a medida que $e^{\omega t}$ con $\omega < 0$, viene dado por la fórmula

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

y

- Q es la matriz que describe las transiciones aleatorias del entorno;
- Δ es la matriz diagonal con las tasas de crecimiento $(\delta_i)_{1\le i\le K}$ en diagonal;
- $s(Q+\alpha\,\Delta)$ denota el límite espectral, es decir, el valor propio de la mayor parte real de la matriz $Q+\alpha\,\Delta$.

Es una generalización de la fórmula obtenida en (Bacaër, 2017) para los procesos lineales de nacimiento y muerte, que no tienen en cuenta los nacimientos simultáneos. Mostramos en la sección 6 que

$$\sum_i u_i\,\delta_i \le \omega < 0$$

y que la primera desigualdad es estricta si el δ_i no son todos iguales La tasa de extinción es menor (en valor absoluto) que la tasa de crecimiento promedio. Por lo tanto, podemos decir que de cierta manera, la estocasticidad ambiental ralentiza la extinción de la población en nuestro modelo. En conclusión, observamos que una desigualdad similar se aplica a los procesos de ramificación en tiempo discreto con un entorno aleatorio: ya está implícitamente en (Guivarc'h y Liu, 2001).

2. El modelo

Suponemos que el entorno oscila aleatoriamente entre *K* estados de acuerdo con una cadena de Markov en tiempo continuo. En otras palabras, hay números $Q_{i,j} \ge 0$ tal que si el entorno está en estado j , existe una probabilidad $Q_{i,j}\,dt$ que el entorno cambia al estado i para$i \ne j$ durante cada intervalo de tiempo infinitesimal dt. Definimos $Q = (Q_{i,j})$ la matriz cuadrada con los términos diagonales $Q_{j,j} = -\sum_{i\ne j} Q_{i,j}$. Se supone además que la matriz Q es irreducible, lo que significa que en el gráfico orientado a *K* vértices con un borde de *j* a *i* ($i \ne j$) Si $Q_{i,j} > 0$dos picos i_1 y i_2 siempre se puede llegar por un camino i_1 hacia i_2 y un camino de i_2 hacia i_1. Entonces existe un único vector u con

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

(Séricola, 2013, p. 152). El componente u_i representa la proporción promedio de tiempo que el medio ambiente pasa en el estado i .

Considere una población de individuos, asexuales o femeninos, que mueren y se reproducen en este ambiente independientemente uno del otro. Si el entorno está en el estado i , suponemos que durante cada intervalo de tiempo infinitesimal dt,

- cada individuo se reproduce con probabilidad $a_i\,dt$ con $a_i > 0$.
- cada individuo muere con una probabilidad $b_i\,dt$ con $b_i > 0$.

Si el individuo se reproduce, suponga que da a luz *n* individuos ($n = 0, 1, 2\ldots$) con probabilidad $q_{n,i}$, con $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1\ \forall i$.

Otra forma de ver esto es decir que en el entorno i, cada individuo experimenta un evento con una probabilidad $c_i\,dt$ con $c_i = a_i + b_i$ durante cada intervalo de tiempo infinitesimal dt. Si ocurre el evento, el individuo es reemplazado por 0 individuo con una probabilidad $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i+b_i}$ y por n individuos ($n \geq 1$) con probabilidad $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i+b_i}\, q_{n-1,i}$. Así tenemos $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1\ \forall i$. Por lo tanto, es una generalización del proceso de (Méléard, 2016, §5.4) en el caso de un entorno aleatorio. Se supone además que

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

Definimos

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

y Δ, la matriz diagonal con $(\delta_i)_{1\leq i\leq K}$ en la diagonal

3. Tasas de crecimiento δ_i

En este modelo, la probabilidad $\pi_{n,i}(t)$ tener una población de tamaño n ($n = 0, 1, 2, \ldots$) en el entorno i ($1 \leq i \leq K$) en el momento t es la solución del sistema

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

De hecho, suponemos, por ejemplo, que hay n individuos en el momento t en el entorno i. Un evento ocurre durante el intervalo de tiempo infinitesimal $(t, t+dt)$ y cambia el número de individuos con una probabilidad del orden de $n\, c_i\, dt$. Además, podemos terminar con n individuos en el tiempo $t + dt$ si, a partir de k individuos ($1 \leq k \leq n + 1$) en el tiempo t, uno de ellos sufre un evento (probabilidad $c_i\, k\, dt$) y se reemplaza por $n + 1 - k$ nuevos individuos (probabilidad $p_{n+1-k,i}$), porque $k - 1 + (n + 1 - k) = n$. Finalmente, podemos terminar con n individuos en el entorno i en el momento $t + dt$ si tuviéramos n individuos en el entorno j en el momento t y si el entorno ha cambiado del estado j en el estado i (probabilidad $Q_{i,j}\, dt$) Con parámetros a_i, b_i y $q_{n,i}$, el sistema también está escrito

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

Tomamos como condición inicial n_0 personas ($n_0 \geq 1$) en el ambiente i_0, de manera que $\pi_{n_0,i_0}(0) = 1$ y $\pi_{n,i}(0) = 0$ Si $(n, i) \neq (n_0, i_0)$. Como debería ser para las probabilidades, entonces tenemos $\pi_{n,i}(t) \geq 0$ y

$$\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1, \quad \forall t > 0.$$

Definimos $\pi = (\pi_{0,1}, \ldots, \pi_{0,K}, \ldots, \pi_{n,1}, \ldots, \pi_{n,K}, \ldots)$. Se ve que $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$. M es una matriz infinita de la forma

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

C es la matriz diagonal $(c_i)_{1\leq i\leq K}$ y P_n la matriz diagonal $(p_{n,i})_{1\leq i\leq K}$. En el caso particular de los procesos lineales de nacimiento y muerte, solo las matrices P_0 y P_2 son distintos de cero: la matriz M es entonces tridiagonal por bloques.

Vamos a presentar las funciones generadoras

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

Observamos que

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

y

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

Por lo tanto, deducimos de (1) el sistema de ecuaciones diferenciales parciales

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

En el caso particular de los procesos lineales de nacimiento y muerte, tenemos $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i}\, x^2$ y $c_i(g_i(x) - x) = (x-1)(a_i\, x - b_i)$.

Tenga en cuenta que la expectativa de la población

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

es la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, que se obtiene derivando el sistema (2) con respecto a x, tomando $x = 1$ y observando que $g_i(1) = 1$:

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

Si nos quedamos en el entorno i , la expectativa de la población en el momento t es por lo tanto $e^{\delta_i t}$ si comenzamos desde un solo individuo en el tiempo *t = 0* .

El sistema (3) involucra la matriz $Q + \Delta$. Sin embargo, veremos en la sección 5 que la tasa de extinción de la población no siempre viene dada por el valor propio $s(Q + \Delta)$.

4. Extinción de la población.

Veamos en qué condición el modelo conduce a la cierta extinción de la población. Para esto, considere la cadena de Markov en un tiempo discreto, cada paso de los cuales es la duración entre dos saltos en el medio ambiente. Esta cadena tiene por espacio de estados $\{1, 2, \ldots, K\} \times [0, +\infty[$. El primer componente i representa el medio ambiente El segundo componente *t* representa el tiempo antes de cambiar a otro entorno. Entonces, en lugar de decir que el medio ambiente está en el estado i_0 Por un periodo t_0 entonces en el estado i_1 Por un periodo t_1, tenemos la transición $(i_0, t_0) \to (i_1, t_1)$etc. Ya hemos visto en (Bacaër y Ed-Darraz, 2014, §2.1) que si definimos

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

entonces la distribución estacionaria de esta cadena de Markov es

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

Por lo tanto, podemos aplicar los resultados de (Athreya y Karlin, 1971) que se relacionan con los procesos de ramificación en un entorno de Markov: es casi seguro que la población se extinguirá si y solo si

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

que da, porque $\int_0^\infty t\, e^{-Q_i\, t} dt = (1/Q_i)^2$, la condición

$$\sum_i u_i\, \delta_i \le 0.$$

Porque $\delta_i = c_i(m_i - 1)$, esto también se puede escribir en la forma $\sum_i \theta_i\, m_i \le 1$, con $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$. En otras palabras, el número "promedio" de descendientes generados es menor que 1, con pesos para cada ambiente dados por el θ_i.

5. La velocidad de extinción

Ahora estamos interesados en el caso subcrítico donde $\sum_i u_i\, \delta_i < 0$. En este caso,

$$\pi_{0,i}(t) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} u_i, \quad \pi_{n,i}(t) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} 0 \quad \forall n \ge 1.$$

Estamos tratando de determinar la tasa de extinción de la población:

$$\omega = \lim_{t\to+\infty} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}(t)\,, \quad n \ge 1,\ 1 \le i \le K.$$

Este límite existe y no depende de *n* (siempre que *n≥ 1*), *i* o las condiciones iniciales (n_0, i_0) (Collet et al., 2013, sección 4.5). Con nuestra notación, tenemos $\omega < 0$ y la probabilidad de no extinción $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n\ge1} \pi_{n,i}(t)$ también disminuye exponencialmente hacia 0 con la tasa ω.

Como en (Bacaër, 2017, §2.1), el cálculo de ω utiliza una discretización del tiempo, una fórmula de (D'Souza y Hambly, 1997) para la velocidad de extinción de los procesos de ramificación en tiempo discreto con un entorno markoviano , y un pasaje al límite que tiende el paso de tiempo hacia 0.

Así que discreticemos el tiempo con un pequeño paso de tiempo regular $\tau > 0$. Imagine que el entorno permanece constante dentro de cada pequeño paso de tiempo y que las transiciones siguen la cadena de Markov en tiempo discreto sobre el espacio de estado $\{1, 2, \ldots, K\}$ con la matriz de transición $e^{\tau Q^\mathsf{T}}$. Q^Tes la matriz transpuesta de la matriz Q . La cadena de Markov de tiempo continuo que describe el entorno en nuestro modelo es el límite del proceso descrito anteriormente si $\tau \to 0$.

Durante cada pequeño intervalo de tiempo de longitud τ, donde el entorno se dice en el estado i, suponemos que la población sigue el proceso en tiempo continuo y entorno constante con los parámetros c_i y $(p_{n,i})$ de la sección 2. Nota $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$ la probabilidad de tener una gran población n en el ambiente *i* en el tiempo *t* en este modelo modificado con un entorno constante en cada intervalo de tiempo de longitud τ. Se tiene $\forall t > 0, \forall n \ge 0, \forall i\ (1 \le i \le K)$, $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \to \pi_{n,i}(t)$ Si $\tau \to 0$.

Si la inversión de límites es legítima,

$$\omega = \lim_{t\to+\infty} \lim_{\tau\to0} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}^{[\tau]}(t) = \lim_{\tau\to0} \lim_{t\to+\infty} \frac{1}{t} \log \pi_{n,i}^{[\tau]}(t) := \lim_{\tau\to0} \omega^{[\tau]},$$

volvemos al cálculo de la velocidad de extinción de un proceso de ramificación de tiempo discreto en un entorno markoviano porque (con *N* entero)

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

La expectativa de población aumenta o disminuye por un factor $e^{\delta_i \tau}$durante un paso de tiempo τ donde el entorno está bloqueado en el estado i . Tenga en cuenta que u^T es la distribución estacionaria de la cadena, porque $Qu = 0$ dado $u^\mathsf{T} Q^\mathsf{T} = 0$ y $u^\mathsf{T} e^{\tau Q^\mathsf{T}} = u^\mathsf{T}(I + \tau Q^\mathsf{T} + \frac{1}{2}(\tau Q^\mathsf{T})^2 + \cdots) = u^\mathsf{T}$. Esta cadena siempre es subcrítica, según (Athreya y Karlin, 1971), porque

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

Entonces (D'Souza y Hambly, 1997) y (Bacaër, 2017, §2.1) muestran que la tasa geométrica de extinción de la población viene dada por

$$\Omega(\tau) = \min_{0\le\alpha\le1} \rho(e^{\tau Q^\mathsf{T}} e^{\alpha\tau\Delta})\,.$$

$\rho(\cdot)$ denota el radio espectral de una matriz. Deje que el valor de τ *sea* el inverso de un entero. Se tiene

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

La matriz $[e^{\tau Q^{\mathrm{T}}} e^{\alpha\tau\Delta}]^{1/\tau}$ converge a $e^{Q^{\mathrm{T}}+\alpha\Delta}$ Si $\tau \to 0$ (llamada fórmula de Lie-Trotter-Kato). Deducimos como en (Bacaër, 2017, §2.1) que la velocidad exponencial de extinción en tiempo continuo es

$$\omega = \lim_{\tau\to 0} \omega^{[\tau]} = \min_{0\le\alpha\le 1} s(Q+\alpha\Delta)\,. \tag{4}$$

$s(Q+\alpha\Delta)$ es el límite espectral de la matriz $Q+\alpha\Delta$. Por lo tanto, solo la expresión de la matriz diagonal Δ cambia en comparación con (Bacaër, 2017).

Recordemos que todos los elementos fuera de la diagonal de la matriz $Q+\alpha\Delta$ están ≥ 0. En este caso, el límite espectral $s(Q+\alpha\Delta)$ es un valor propio real de esta matriz. Es el valor propio con la mayor parte real.

La fórmula (4) para ω es una generalización de la obtenida en el caso de procesos lineales de nacimiento y muerte (Bacaër, 2017). Para estos, cada individuo da a luz a un solo individuo nuevo (para las bacterias, cada uno se divide en dos) con una probabilidad $a_i\,dt$ y muere con probabilidad $b_i\,dt$ durante cada intervalo de tiempo infinitesimal dt en el ambiente i. Esto corresponde a $q_{1,i}=1$ y $q_{n,i}=0$ Si $n\neq 1$. Tenemos entonces $c_i = a_i+b_i$, $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i+b_i}$, $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i+b_i}$, $p_{n,i}=0$ Si $n=1$ o $n>2$y $\delta_i = a_i - b_i$.

Intuitivamente, la fórmula para la velocidad de extinción ω está vinculada al hecho de que si buscamos una solución $f_i(t,x)$ del sistema (2) que se comporta como $e^{\omega t}(1-x)^{\alpha}\phi_i$ en el barrio de $x=1$ con $x<1$, obtenemos la ecuación

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

lo que sugiere que ω es un valor propio de la matriz $Q+\alpha\,\Delta$. Sin embargo, esto no permite comprender qué valor de α es adecuado. Como hemos visto, este es el que minimiza $s(Q+\alpha\Delta)$ con $\alpha\in[0,1]$.

6. Desigualdad

(Bacaër, 2017, §2.2) ya había observado que

- $\alpha\mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ es una función igual a $s(Q)=0$ si α = 0
- esta función es convexa si Δ es una matriz diagonal
- esta función es incluso estrictamente convexa si el δ_i no son todos iguales

Además, su derivada en $\alpha=0$ fue precisamente $\sum_i u_i\,\delta_i<0$. $\alpha\mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ es, por lo tanto, una función por encima de su tangente en α = 0. Así tenemos

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

Por lo tanto, tenemos para los mínimos de estas funciones durante el intervalo $0\le\alpha\le 1$

$$\sum_i u_i\,\delta_i \le \omega < 0 \tag{5}$$

con estricta desigualdad en la primera desigualdad si el δ_i no son todos iguales

Como ejemplo numérico, considere por ejemplo el caso de dos entornos con $Q_{1,2}=Q_{2,1}=1$, de manera que $u_1=u_2=1/2$: el medio ambiente pasa en promedio la mitad del tiempo en cada uno de estos estados. Si las tasas de crecimiento en ambos entornos son $\delta_1=-1$ y $\delta_2=-2$, entonces la función $\alpha\mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ está disminuyendo, por lo tanto $\omega = s(Q+\Delta)\simeq -1{,}38$, mientras que $\sum_i u_i\,\delta_i = -1{,}5$.

La desigualdad (5) se puede interpretar de la siguiente manera. El modelo de población sin estocasticidad demográfica pero con la estocasticidad ambiental más cercana a nuestro modelo es, sin duda, aquel en el que la población $p(t)$en el momento *t* obedece la ecuación $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)}\,p(t)$, donde la función aleatoria $\theta(t)$ es con valores en $\{1,2,\ldots,K\}$ y representa la evolución del medio ambiente. Se tiene

$$p(t) = p(0)\exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)}\,dz).$$

El teorema ergódico asegura que, casi seguramente,

$$\frac{1}{t}\int_0^t \delta_{\theta(z)}\,dz \to \sum_i u_i\,\delta_i, \quad t\to+\infty.$$

Entonces tenemos

$$\frac{1}{t}\log p(t) \to \sum_i u_i\,\delta_i, \quad t\to+\infty.$$

$\sum_i u_i\,\delta_i$ es, por lo tanto, la tasa de extinción del modelo sin estocasticidad demográfica, incluso si $p(t)$ nunca cancela La población morirá más rápido que en nuestro modelo.

Por el contrario, el modelo de población con estocasticidad demográfica pero sin la estocasticidad ambiental más cercana a nuestro modelo es sin duda el proceso de conexión continua en el tiempo (Méléard, 2016, §5.4) con una tasa de crecimiento promedio (o más bien extinción) $\delta = \sum_i u_i\,\delta_i$. La población morirá más rápido que en nuestro modelo.

Así, la estocasticidad demográfica y ambiental frena en cierto sentido la extinción de la población. (Tirard et al., 2016, p. 211) también señala que "la estocasticidad ambiental puede salvar poblaciones en declive". Por otro lado, (Primack et al., 2012, p. 159) señala que "en general, la introducción de la estocasticidad ambiental en el modelado de la dinámica de la población conduce, en aras del realismo, a tasas de crecimiento y menor número de poblaciones y mayores probabilidades de extinción ". Lo contrario ocurre en nuestro modelo.

7. Conclusión

De hecho, tenemos una desigualdad similar en el caso de procesos de ramificación en tiempo discreto y entorno aleatorio. Supongamos, por ejemplo, que los entornos se eligen entre un número finito de estados distribuidos de forma independiente e idéntica: $v_i > 0$ es la probabilidad de que el entorno esté en el estado i en cada paso de tiempo y tenemos $\sum_i v_i = 1$. Si el ambiente está en el estado i, cada individuo es reemplazado por n individuos con una probabilidad $p_{n,i} \geq 0$, de manera que $\sum_{n\geq 0} p_{n,i} = 1$. Suponemos que $m_i = \sum_{n\geq 1} n\, p_{n,i} < +\infty$. En el caso subcrítico donde $\sum_i v_i \log m_i < 0$, la tasa geométrica Ω de disminución en la probabilidad de no extinción es tal que

$$1 > \Omega = \min_{0\leq\alpha\leq 1}\Big(\sum_i v_i\, m_i^\alpha\Big) \geq \exp\Big(\sum_i v_i \log m_i\Big) = \prod_i m_i^{v_i} \tag{6}$$

(Guivarc'h y Liu, 2001, teorema 1). El último término a la derecha es la tasa geométrica de crecimiento (aquí de disminución) del modelo sin estocasticidad demográfica.

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

θ_t es el estado del medio ambiente y $p(t)$ la población en el momento $t = 0, 1, 2\ldots$ También es la tasa geométrica de disminución de la probabilidad de no extinción en los procesos de ramificación en un entorno constante (por lo tanto, sin estocasticidad ambiental) de promedio $m = \prod_i m_i^{v_i}$.

En caso $m_i < 1\ \forall i$, la desigualdad (6) está escrita

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

Esto traduce la concavidad de la función logaritmo: $\log(\sum_i v_i\, m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$.

Si más generalmente

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

la desigualdad en (6) se demuestra un poco como en la sección 6. Definimos

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

Entonces algunos cálculos muestran que

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

Así tenemos

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

en el intervalo $[0, 1]$. $h(\alpha)$ es, por lo tanto, una función convexa por encima de su tangente en α = 0: $h(\alpha) \geq \alpha\, h'(0)$ y

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

Entonces tenemos

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

Es desigualdad (6).

En consecuencia, la extinción es más lenta cuando tenemos estocasticidad tanto demográfica como ambiental, ya sea que el modelo esté en tiempo discreto o en tiempo continuo.

Referencias bibliográficas

- B. Gaveau, M. Moreau, J. Toth (1996) Decay of the metastable state in a chemical system : different predictionsbetween 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. MIcoscience 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. Bacamir, 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. Bacamir (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. Martinez, J. San Martin (2013) Quasi–stationary Distributions, Springer, Berlin.
- C. Tirard, L. Abbadie, D. Laloi, Ph. Koubbi (2016) MIcologie, Dunod, Paris.
- R.B. Primack, F. Sarrazin, J. Lecomte (2012) Biologie de la conservation, Dunod, Paris.