HAL open science

Sur la vitesse d'extinction d'une population dans un environnement aléatoire

Nicolas Bacaër

▶ To cite this version:

Nicolas Bacaër. Sur la vitesse d'extinction d'une population dans un environnement aléatoire. Comptes Rendus Biologies, 2017, 340 (5), pp.259-263. 10.1016/j.crvi.2017.04.002 . hal-01522889v3

HAL Id: hal-01522889

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-01522889v3

Submitted on 19 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Sur la vitesse d'extinction d'une population dans un environnement aléatoire

Nicolas Bacaër *

Comptes Rendus Biologies 340 (2017) 259-263
doi : 10.1016/j.crvi.2017.04.002
hal : 01522889
Traductions : [ar, de, es, it, ja, nl, pt, ru, zh], [html]

Résumé

On s'intéresse à la vitesse d'extinction d'une population qui vit dans un environnement aléatoire gouverné par une chaîne de Markov en temps continu. Chaque individu meurt ou se reproduit à un taux qui dépend de l'environnement. Lors de la reproduction, on suppose que le nombre de rejetons suit une certaine loi de probabilité qui dépend également de l'environnement. Dans le cas dit sous-critique où la population s'éteint à coup sûr, on détermine de manière explicite la vitesse d'extinction. En un certain sens, la stochasticité environnementale ralentit l'extinction de la population.

1 Introduction

De nombreux travaux de modélisation ont étudié l'influence de la stochasticité démographique et environnementale sur la dynamique d'une population. Comme l'ont noté par exemple [1, 2], les travaux où la population est traitée comme un nombre réel et qui utilisent des approximations de diffusion [3] peuvent conduire à des résultats inexacts pour la vitesse d'extinction d'une population lorsque cette extinction est certaine. Pour que la population reste un nombre entier, [4] a étudié les processus de branchement en temps discret avec un environnement aléatoire stationnaire et montré à quelle condition l'extinction de la population est certaine. Comme dans un environnement constant, on peut distinguer trois cas : surcritique, critique et sous-critique. [5, 6] se sont intéressés aux conditions d'extinction pour les modèles analogues en temps

*Institut de Recherche pour le Développement, Unité 209 (UMMISCO), Bondy, France. Université Pierre et Marie Curie, Campus des Cordeliers, Paris, France. Courriel: nicolas.bacaer@ird.fr

continu, c'est-à-dire pour les processus de naissance et de mort dans un environnement aléatoire. Pour le cas sous-critique avec temps discret et environnement aléatoire, [7, 8] parmi d'autres ont calculé la vitesse d'extinction, ce qui conduit à distinguer encore deux sous-régimes qualifiés de fortement et de faiblement sous-critiques. En temps continu, [9] a calculé la vitesse d'extinction pour un processus linéaire de naissance et de mort dans un environnement aléatoire markovien ; la méthode consistait à discrétiser le temps pour se ramener au cas de [7], puis à faire tendre le pas de temps vers 0. Mais ce modèle ne permettait pas la naissance simultanée de plusieurs individus. L'objectif ci-dessous est de lever cette restriction, c'est-à-dire d'étudier les « processus de branchement en temps continu » [10, §5.4] dans un environnement aléatoire, de calculer la vitesse d'extinction correspondante et d'observer que cette vitesse est moindre (en valeur absolue) que celle à laquelle on aurait pu s'attendre.

Dans la section 2, on présente notre modèle avec un environnement qui oscille entre un nombre fini K d'états suivant une chaîne de Markov en temps continu. Dans la section 3, on calcule le taux de croissance δ_i (positif ou négatif) de la population dans l'environnement i ($1 \leq i \leq K$) et la proportion moyenne u_i du temps que l'environnement passe dans l'état i. On montre dans la section 4 que la population s'éteint à coup sûr si $\sum_i u_i \, \delta_i \leq 0$, c'est-à-dire si la moyenne des taux de croissance est négative. Puis on montre dans la section 5 que, dans le cas sous-critique où $\sum_i u_i \, \delta_i < 0$, la vitesse (ou le taux) d'extinction ω de la population, définie par le fait que la probabilité de non-extinction décroisse comme $e^{\omega t}$ avec $\omega < 0$, est donnée par la formule

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

où :

- Q est la matrice qui décrit les transitions aléatoires de l'environnement ;
- Δ est la matrice diagonale avec les taux de croissance $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ sur la diagonale ;
- $s(Q + \alpha \, \Delta)$ désigne la borne spectrale, c'est-à-dire la valeur propre de plus grande partie réelle, de la matrice $Q + \alpha \, \Delta$.

C'est une généralisation de la formule obtenue dans [9] pour les processus linéaires de naissance et de mort, qui ne tiennent pas compte des naissances simultanées. On montre dans la section 6 que

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

et que la première inégalité est stricte si les δ_i ne sont pas tous égaux. La vitesse d'extinction est inférieure (en valeur absolue) à la moyenne des taux de croissance. On peut donc dire que d'une certaine manière, la stochasticité environnementale ralentit l'extinction de la population dans notre modèle. En conclusion, on note qu'une inégalité similaire vaut pour les processus de branchement en temps discret avec environnement aléatoire : elle se trouve d'ailleurs déjà implicitement dans [8].

2 Le modèle

On suppose que l'environnement oscille de manière aléatoire entre un nombre fini K d'états selon une chaîne de Markov en temps continu. Autrement dit, il y a des nombres $Q_{i,j} \geq 0$ tels que si l'environnement se trouve dans l'état j, il y a une probabilité $Q_{i,j}\,dt$ que l'environnement bascule vers l'état i (pour $i \neq j$) pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt. Soit $Q = (Q_{i,j})$ la matrice carrée dont les termes diagonaux sont définis par $Q_{j,j} = -\sum_{i \neq j} Q_{i,j}$. Supposons de plus que la matrice Q soit irréductible, ce qui veut dire que dans le graphe orienté à K sommets avec une arête de j vers i ($i \neq j$) si $Q_{i,j} > 0$, deux sommets i_1 et i_2 peuvent toujours être joints par un chemin de i_1 vers i_2 et un chemin de i_2 vers i_1. Il existe alors un unique vecteur u tel que $Qu = 0$, $u_i > 0$ pour tout i et $\sum_i u_i = 1$ [11, p. 152]. La composante u_i représente la proportion moyenne du temps que l'environnement passe dans l'état i.

Considérons une population d'individus, asexués ou femelles, qui meurent et se reproduisent dans cet environnement indépendamment les uns des autres. Si l'environnement est dans l'état i, supposons que, pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt, chaque individu se reproduise avec une probabilité $a_i\,dt$ ($a_i > 0$) et meure avec une probabilité $b_i\,dt$ ($b_i > 0$). Si l'individu se reproduit, supposons qu'il donne naissance à n individus ($n = 0, 1, 2 \ldots$) avec une probabilité $q_{n,i}$, de sorte que $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1$ pour tout i.

Une autre manière de voir cela est de dire que dans l'environnement i, chaque individu subit un événement avec une probabilité $c_i\,dt$ (où $c_i = a_i + b_i$) pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt. Si l'événement se produit, l'individu se retrouve remplacé par 0 individu avec une probabilité $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i+b_i}$ et par n individus ($n \geq 1$) avec une probabilité $p_{n,i} = \frac{a_i}{a_i+b_i}\,q_{n-1,i}$. Ainsi, $\sum_{n=0}^{\infty} p_{n,i} = 1$ pour tout i. Il s'agit donc d'une généralisation du processus de branchement en temps continu [10, §5.4] au cas d'un environnement aléatoire. On suppose de plus que l'espérance $m_i = \sum_{n \geq 1} n\,p_{n,i}$ est finie pour tout i. Notons $\delta_i = c_i(m_i - 1)$. Soit Δ la matrice diagonale avec $(\delta_i)_{1 \leq i \leq K}$ sur la diagonale.

3 Les taux de croissance δ_i

Dans ce modèle, la probabilité $\pi_{n,i}(t)$ d'avoir une population de taille n ($n = 0, 1, 2, \ldots$) dans l'environnement i ($1 \leq i \leq K$) au temps t est solution du système

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

En effet, s'il y a n individus au temps t dans l'environnement i, alors il y a une probabilité de l'ordre de $n\,c_i\,dt$ qu'un événement intervienne pendant l'intervalle de temps infinitésimal $(t, t + dt)$ et modifie le nombre d'individus. De plus, on peut se retrouver avec n individus à l'instant $t + dt$ si, en partant de k individus ($1 \leq k \leq n + 1$) à l'instant t, l'un d'entre eux subit un événement (probabilité

d'ordre $c_i\, k\, dt$) pour être remplacé par $n+1-k$ nouveaux individus (probabilité $p_{n+1-k,i}$), car $k-1+(n+1-k)=n$. Enfin, on peut se retrouver avec n individus dans l'environnement i à l'instant $t+dt$ si l'on avait n individus dans l'environnement j à l'instant t et si l'environnement a basculé de l'état j à l'état i (probabilité d'ordre $Q_{i,j}\, dt$). Avec les paramètres a_i, b_i et $q_{n,i}$, le système s'écrit aussi

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

On prend comme condition initiale n_0 individus ($n_0 \geq 1$) dans l'environnement i_0, de sorte que $\pi_{n_0,i_0}(0)=1$ et $\pi_{n,i}(0)=0$ si $(n,i)\neq(n_0,i_0)$. Comme il se doit pour des probabilités, on a alors $\pi_{n,i}(t)\geq 0$ et $\sum_i \sum_{n=0}^{\infty} \pi_{n,i}(t) = 1$ pour tout $t>0$.

Si l'on pose $\pi = (\pi_{0,1},\ldots,\pi_{0,K},\ldots,\pi_{n,1},\ldots,\pi_{n,K},\ldots)$, on voit que $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$, où M est une matrice infinie de la forme

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

où C est la matrice diagonale $(c_i)_{1\leq i\leq K}$ et P_n la matrice diagonale $(p_{n,i})_{1\leq i\leq K}$. Dans le cas particulier des processus linéaires de naissance et de mort, seules les matrices P_0 et P_2 sont non nulles : la matrice M est alors tridiagonale par blocs.

Introduisons les fonctions génératrices

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

On remarque que

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

et

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

On déduit donc de (1) le système d'équations aux dérivées partielles

$$\frac{\partial f_i}{\partial t} = c_i(g_i(x) - x)\frac{\partial f_i}{\partial x} + \sum_j Q_{i,j}\, f_j(t,x)\,. \tag{3}$$

Dans le cas particulier des processus linéaires de naissance et de mort, on a $g_i(x) = p_{0,i} + p_{2,i}\, x^2$, ce qui donne $c_i(g_i(x) - x) = (x-1)(a_i\, x - b_i)$.

Notons que l'espérance de la population $e_i(t) = \sum_n n\, \pi_{n,i}(t) = \frac{\partial f_i}{\partial x}(t,1)$ est solution d'un système d'équations différentielles ordinaires, qui s'obtient en dérivant le système (3) par rapport à x, en prenant $x = 1$ et en remarquant que $g_i(1) = 1$:

$$\frac{de_i}{dt} = \delta_i\, e_i(t) + \sum_j Q_{i,j}\, e_j(t)\,. \tag{4}$$

Si l'on reste dans l'environnement i, l'espérance de la population au temps t, lorsqu'on part d'un individu au temps $t = 0$, est donc $e^{\delta_i t}$.

Le système (4) fait intervenir la matrice $Q + \Delta$. On verra cependant dans la section 5 que la vitesse d'extinction de la population n'est pas toujours donnée par la valeur propre $s(Q + \Delta)$.

4 Condition d'extinction

Cherchons à quelle condition le modèle conduit à l'extinction certaine de la population. Pour cela, considérons la chaîne de Markov en temps discret dont chaque pas de temps est la durée entre deux sauts de l'environnement. Cette chaîne a pour espace d'états les couples (i,t) dans l'ensemble $\{1,2,\ldots,K\} \times [0,+\infty[$, où la première composante i représente l'environnement et la seconde composante t la durée avant le basculement vers un autre environnement. Ainsi, au lieu de dire que l'environnement est dans l'état i_0 pendant une durée t_0 puis dans l'état i_1 pendant une durée t_1, on dit qu'on passe de (i_0,t_0) à (i_1,t_1), etc. On a déjà vu dans [6, §2.1] que si l'on pose $Q_i = -Q_{i,i}$ pour tout i, alors la distribution stationnaire de cette chaîne de Markov est

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

On peut donc appliquer les résultats de [4] qui concernent les processus de branchement dans un environnement markovien : la population s'éteint presque sûrement si et seulement si

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

ce qui donne, puisque $\int_0^\infty t\, e^{-Q_i\, t} dt = (1/Q_i)^2$, la condition

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

Comme $\delta_i = c_i(m_i - 1)$, ceci peut d'ailleurs s'écrire sous la forme $\sum_i \theta_i\, m_i \leq 1$, avec $\theta_i = c_i u_i / (\sum_j c_j u_j)$. Autrement dit, le nombre « moyen » de rejetons engendrés est inférieur à 1, avec des poids pour chaque environnement donnés par les θ_i.

5 La vitesse d'extinction

On s'intéresse désormais au cas sous-critique où $\sum_i u_i\, \delta_i < 0$. Dans ce cas, les probabilités $\pi_{n,i}(t)$ vérifient : $\pi_{0,i}(t) \to u_i$ et $\pi_{n,i}(t) \to 0$ pour tout $n \geq 1$ quand $t \to +\infty$. On cherche à déterminer la vitesse (ou le taux) d'extinction de la population, qui est le taux exponentiel commun auquel les $\pi_{n,i}(t)$ pour $n \geq 1$ convergent vers 0 :

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

Cette limite existe bien et ne dépend pas de n (pourvu que $n \geq 1$), de i ou des conditions initiales (n_0, i_0) [12, section 4.5]. Avec notre notation, on a $\omega < 0$ et la probabilité de non-extinction $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n \geq 1} \pi_{n,i}(t)$ décroît aussi exponentiellement vers 0 avec le taux ω.

Comme dans [9, §2.1], le calcul de ω utilise une discrétisation du temps, une formule de [7] pour la vitesse d'extinction des processus de branchement en temps discret avec un environnement markovien, et un passage à la limite qui fait tendre le pas de temps vers 0.

Discrétisons donc le temps avec un petit pas de temps régulier $\tau > 0$. Imaginons que l'environnement reste constant à l'intérieur de chaque petit pas de temps et que les transitions suivent la chaîne de Markov en temps discret sur l'espace d'états $\{1, 2, \ldots, K\}$ avec la matrice de transition $e^{\tau Q^\mathsf{T}}$, où Q^T est la matrice transposée de Q. La chaîne de Markov en temps continu qui décrit l'environnement dans notre modèle est la limite du processus décrit ci-dessus lorsque τ tend vers 0.

Pendant chaque petit intervalle de temps de longueur τ, où l'environnement est disons dans l'état i, on suppose que la population suit le processus de branchement en temps continu et environnement constant avec les paramètres c_i et $(p_{n,i})$ de la section 2. Notons $\pi^{[\tau]}_{n,i}(t)$ la probabilité d'avoir une population de taille n dans l'environnement i au temps t dans ce modèle modifié avec un environnement constant dans chaque intervalle de temps de longueur τ. Pour tout $t > 0$, $n \geq 0$ et $1 \leq i \leq K$, on a $\pi^{[\tau]}_{n,i}(t) \to \pi_{n,i}(t)$ quand $\tau \to 0$.

Pourvu que l'interversion de limites

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

soit légitime, on est ramené au calcul de la vitesse d'extinction d'un processus de branchement en temps discret dans un environnement markovien puisque

(avec N entier)

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

L'espérance de la population croît ou décroît d'un facteur $e^{\delta_i \tau}$ pendant un pas de temps τ où l'environnement est bloqué dans l'état i. Noter que u^T est la distribution stationnaire de la chaîne puisque $Qu = 0$ implique que $u^\mathsf{T} Q^\mathsf{T} = 0$ et que $u^\mathsf{T} e^{\tau Q^\mathsf{T}} = u^\mathsf{T}(I + \tau Q^\mathsf{T} + \frac{1}{2}(\tau Q^\mathsf{T})^2 + \cdots) = u^\mathsf{T}$. Cette chaîne est toujours sous-critique, d'après [4], puisque

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

Alors [7] et [9, §2.1] montrent que le taux géométrique $\Omega(\tau)$ d'extinction de la population est donné par

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

où $\rho(\cdot)$ désigne le rayon spectral d'une matrice. Prenons pour valeur de τ l'inverse d'un nombre entier. On a

$$\omega^{[\tau]} = \frac{1}{\tau} \log \Omega(\tau) = \log[\Omega(\tau)^{1/\tau}] = \log \min_{0\le\alpha\le1} \rho([e^{\tau Q^\mathsf{T}} e^{\alpha\tau\Delta}]^{1/\tau}).$$

La matrice $[e^{\tau Q^\mathsf{T}} e^{\alpha\tau\Delta}]^{1/\tau}$ converge vers $e^{Q^\mathsf{T}+\alpha\Delta}$ quand τ tend vers 0 (formule dite de Lie-Trotter-Kato). On en déduit comme dans [9, §2.1] que la vitesse (ou le taux) exponentielle d'extinction en temps continu est

$$\omega = \lim_{\tau\to0} \omega^{[\tau]} = \min_{0\le\alpha\le1} s(Q + \alpha\Delta)\,, \tag{5}$$

où $s(Q+\alpha\Delta)$ est la borne spectrale de la matrice $Q+\alpha\Delta$. Ainsi, seule l'expression de la matrice diagonale Δ change par rapport à [9].

Rappelons que tous les éléments en dehors de la diagonale de la matrice $Q + \alpha\Delta$ sont ≥ 0 ; dans ce cas, la borne spectrale $s(Q + \alpha\Delta)$ est une valeur propre réelle de cette matrice et la valeur propre de plus grande partie réelle.

La formule (5) pour ω est une généralisation de celle obtenue dans le cas des processus linéaires de naissance et de mort [9]. Pour ceux-ci, chaque individu donne naissance à un seul nouvel individu (pour des bactéries, chacune se divise en deux) avec une probabilité $a_i\,dt$ et meurt avec une probabilité $b_i\,dt$ pendant chaque intervalle de temps infinitésimal dt dans l'environnement i. Cela correspond à $q_{1,i} = 1$ et $q_{n,i} = 0$ si $n \neq 1$. On a alors $c_i = a_i + b_i$, $p_{0,i} = \frac{b_i}{a_i+b_i}$, $p_{2,i} = \frac{a_i}{a_i+b_i}$, $p_{n,i} = 0$ si $n = 1$ ou $n > 2$, et $\delta_i = a_i - b_i$.

Intuitivement, la formule pour la vitesse d'extinction ω est liée au fait que si l'on cherche une solution $f_i(t, x)$ du système (3) qui se comporte comme $e^{\omega t}(1 - x)^\alpha \phi_i$ au voisinage de $x = 1$ avec $x < 1$, on obtient l'équation

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

ce qui suggère que ω est une valeur propre de la matrice $Q+\alpha\,\Delta$. Ceci ne permet pas néanmoins de comprendre quelle est la valeur de α qui convient. Comme nous l'avons vu, c'est celle qui minimise $s(Q+\alpha\Delta)$ dans l'intervalle $[0,1]$.

6 Une inégalité

[9, §2.2] avait déjà observé que la fonction $\alpha \mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ valait $s(Q)=0$ en $\alpha=0$, était convexe (pourvu que Δ soit une matrice diagonale) et même strictement convexe si les δ_i ne sont pas tous égaux. De plus, sa dérivée en $\alpha=0$ était précisément $\sum_i u_i\,\delta_i$, qui est <0. La fonction $\alpha \mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ est donc au-dessus de sa tangente en $\alpha=0$. Ainsi $\alpha\sum_i u_i\,\delta_i \leq s(Q+\alpha\Delta)$ pour tout α. Donc les minimums de ces fonctions sur l'intervalle $0\leq\alpha\leq 1$ vérifient

$$\sum_i u_i\,\delta_i \leq \omega < 0 \tag{6}$$

avec inégalité stricte dans la première inégalité si les δ_i ne sont pas tous égaux.

Comme exemple numérique, considérons par exemple le cas de deux environnements avec $Q_{1,2}=Q_{2,1}=1$, de sorte que $u_1=u_2=1/2$: l'environnement passe en moyenne la moitié du temps dans chaque état. Si les taux de croissance dans les deux environnements sont $\delta_1=-1$ et $\delta_2=-2$, alors la fonction $\alpha \mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ est décroissante, donc $\omega = s(Q+\Delta) \simeq -1{,}38$, tandis que $\sum_i u_i\,\delta_i = -1{,}5$.

L'inégalité (6) peut s'interpréter de la manière suivante. Le modèle de population sans stochasticité démographique mais avec stochasticité environnementale le plus proche de notre modèle est sans doute celui où la population $p(t)$ au temps t obéit à l'équation $\frac{dp}{dt} = \delta_{\theta(t)}\,p(t)$, où la fonction aléatoire $\theta(t)$ est à valeurs dans $\{1,2,\ldots,K\}$ et représente l'évolution de l'environnement. Alors $p(t)=p(0)\exp(\int_0^t \delta_{\theta(z)}\,dz)$. Le théorème ergodique assure que, presque sûrement, $\frac{1}{t}\int_0^t \delta_{\theta(z)}\,dz \to \sum_i u_i\,\delta_i$ quand $t\to+\infty$. Donc $\frac{1}{t}\log p(t) \to \sum_i u_i\,\delta_i$ quand $t\to+\infty$. Ainsi $\sum_i u_i\,\delta_i$ est en quelque sorte la vitesse d'extinction du modèle sans stochasticité démographique, même si $p(t)$ ne s'annule pas à proprement parler. La population s'éteindra plus rapidement que dans notre modèle.

Inversement, le modèle de population avec stochasticité démographique mais sans stochasticité environnementale le plus proche de notre modèle est sans doute le processus de branchement en temps continu [10, §5.4] avec un taux de croissance (ou plutôt d'extinction) moyen $\delta=\sum_i u_i\,\delta_i$. La population s'éteindra plus rapidement que dans notre modèle.

Ainsi, la stochasticité démographique et environnementale ralentit en un certain sens l'extinction de la population. [13, p. 211] remarque aussi que « la stochasticité environnementale peut sauver des populations en déclin ». En revanche, [14, p. 159] note que « en géneral, l'introduction de la stochasticité environnementale dans la modélisation de la dynamique des populations conduit, dans un souci de réalisme, à des taux de croissance et des effectifs de populations plus faibles et des probabilités d'extinction plus élevées ». C'est le contraire qui se produit dans notre modèle.

7 Conclusion

En fait, on a une inégalité similaire dans le cas des processus de branchement en temps discret et environnement aléatoire. Supposons par exemple que les environnements soient choisis parmi un nombre fini d'états de manière indépendante et identiquement distribuée : $v_i > 0$ est la probabilité que l'environnement soit dans l'état i à chaque pas de temps et on a $\sum_i v_i = 1$. Si l'environnement est dans l'état i, chaque individu est remplacé par n individus avec une probabilité $p_{n,i} \geq 0$, de sorte que $\sum_{n\geq 0} p_{n,i} = 1$. Supposons que les espérances $m_i = \sum_{n\geq 1} n\, p_{n,i}$ soient finies. Dans le cas sous-critique où $\sum_i v_i \log m_i < 0$, le taux géométrique Ω de décroissance de la probabilité de non-extinction est tel que

$$1 > \Omega = \min_{0\leq\alpha\leq 1}\Big(\sum_i v_i\, m_i^\alpha\Big) \geq \exp\Big(\sum_i v_i \log m_i\Big) = \prod_i m_i^{v_i} \tag{7}$$

[8, théorème 1]. Le dernier terme à droite est le taux géométrique de croissance (ici de décroissance) du modèle sans stochasticité démographique $p(t+1) = m_{\theta_t}\, p(t)$, où θ_t est l'état de l'environnement et $p(t)$ la population au temps $t = 0, 1, 2\ldots$ C'est aussi le taux géométrique de décroissance de la probabilité de non-extinction dans les processus de branchement en environnement constant (donc sans stochasticité environnementale) de moyenne $m = \prod_i m_i^{v_i}$.

Lorsque $m_i < 1$ pour tout i, l'inégalité (7) s'écrit

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

Cela traduit la concavité de la fonction logarithme : $\log(\sum_i v_i\, m_i) \geq \sum_i v_i \log m_i$.

Lorsque plus généralement $\sum_i v_i \log m_i < 0$, l'inégalité dans (7) se démontre un peu comme dans la section 6. Posons $h(\alpha) = \log\left(\sum_i v_i\, m_i^\alpha\right)$ pour $0 \leq \alpha \leq 1$. Alors quelques calculs montrent que

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

Ainsi $h(0) = 0$, $h'(0) = \sum_i v_i \log m_i < 0$ et $h''(\alpha) \geq 0$ sur l'intervalle $[0, 1]$. La fonction $h(\alpha)$ est donc convexe et au-dessus de sa tangente en $\alpha = 0$: $h(\alpha) \geq \alpha\, h'(0)$ et $\min\{h(\alpha);\, 0 \leq \alpha \leq 1\} \geq h'(0)$. Donc $\min\{e^{h(\alpha)};\, 0 \leq \alpha \leq 1\} \geq e^{h'(0)}$. C'est l'inégalité (7).

Par conséquent, l'extinction est moins rapide lorsqu'on a à la fois la stochasticité démographique et la stochasticité environnementale, que le modèle soit en temps discret ou en temps continu.

Références

[1] B. Gaveau, M. Moreau, J. Toth, Decay of the metastable state in a chemical system : different predictions between discrete and continuous models. Lett. Math. Phys. 37 (1996) 285-292.

[2] J.-D. Lebreton, F. Gosselin, C. Niel, Extinction and viability of populations : paradigms and concepts of extinction models. Écoscience 14 (2007) 472-481.

[3] R. Lande, S. Engen, B.-E. Sæther, Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation, Oxford University Press, 2003.

[4] K.B. Athreya, S. Karlin, On branching processes with random environments : I Extinction probabilities. Ann. Math. Stat. 42 (1971) 1499-1520.

[5] R. Cogburn, W.C. Torrez, Birth and death processes with random environments in continuous time. J. Appl. Probab. 18 (1981) 19-30.

[6] N. Bacaër, A. Ed-Darraz, On linear birth-and-death processes in a random environment, J. Math. Biol. 69 (2014) 73-90.

[7] J.C. D'Souza, B.M. Hambly, On the survival probability of a branching process in a random environment, Adv. Appl. Probab. 29 (1997) 38-55.

[8] Y. Guivarc'h, Q. Liu, Propriétés asymptotiques des processus de branchement en environnement aléatoire, C. R. Acad. Sci. Paris Série I, 332 (2001) 339-344.

[9] N. Bacaër, Sur les processus linéaires de naissance et de mort sous-critiques dans un environnement aléatoire, J. Math. Biol. (2017) `http://dx.doi.org/10.1007/s00285-016-1079-0`.

[10] S. Méléard, Modèles aléatoires en écologie et évolution, Springer, Berlin, 2016.

[11] B. Sericola, Chaînes de Markov - théorie, algorithmes et applications, Lavoisier, Paris, 2013.

[12] P. Collet, S. Martínez, J. San Martín, Quasi-stationary Distributions, Springer, Berlin, 2013.

[13] C. Tirard, L. Abbadie, D. Laloi, Ph. Koubbi, Écologie, Dunod, Paris, 2016.

[14] R.B. Primack, F. Sarrazin, J. Lecomte, Biologie de la conservation, Dunod, Paris, 2012.