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

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

Nicolas Bacaër

Institut de recherche pour le développement
Wiskundige en computermodellering van complexe systemen
Les Cordeliers, Parijs, Frankrijk
nicolas.bacaer@ird.fr

Overzicht

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

Sleutelwoorden: bevolkingsdynamiek, demografische stochasticiteit, omgevingsstochasticiteit

1. Inleiding

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

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

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

en

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

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

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

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

2. Het model

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

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

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

Overweeg een populatie van individuen, aseksueel of vrouwelijk, die sterven en zich in deze omgeving onafhankelijk van elkaar voortplanten. Als de omgeving in staat i *is* , gaan we ervan uit dat tijdens elk oneindig klein tijdsinterval dt,

- elk individu reproduceert met een waarschijnlijkheid $a_i\,dt$ met $a_i > 0$.
- elk individu sterft met een waarschijnlijkheid $b_i\,dt$ met $b_i > 0$.

Als het individu zich voortplant, veronderstel dan dat hij *n* individuen baart ($n = 0, 1, 2 \ldots$) met waarschijnlijkheid $q_{n,i}$, met $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1\ \forall i$.

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

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

We definiëren

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

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

3. Groeipercentages δ_i

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

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

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

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

We nemen als uitgangspunt n_0 mensen ($n_0 \geq 1$) in de leefomgeving i_0, zodat $\pi_{n_0,i_0}(0) = 1$ en $\pi_{n,i}(0) = 0$ als $(n, i) \neq (n_0, i_0)$. Zoals het voor waarschijnlijkheden zou moeten zijn, hebben we dan $\pi_{n,i}(t) \geq 0$ en

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

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

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

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

Laten we de genererende functies introduceren

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

We noteren dat

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

en

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

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

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

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

Merk op dat de verwachting van de bevolking

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

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

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

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

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

4. Uitsterven van de bevolking

Laten we eens kijken naar welke toestand het model leidt tot de zekere uitsterving van de bevolking. Bekijk hiervoor de Markov-keten in discrete tijd, waarvan elke tijdsstap de duur is tussen twee sprongen in de omgeving. Deze ketting heeft ruimte voor staten $\{1, 2, \ldots, K\} \times [0, +\infty[$. Het eerste onderdeel *i* vertegenwoordigt de omgeving. De tweede component *t* vertegenwoordigt de tijd voordat naar een andere omgeving wordt overgeschakeld. Dus in plaats van te zeggen dat de omgeving in de staat is i_0 voor een periode t_0 dan in de staat i_1 voor een periode t_1, we hebben de overgang $(i_0, t_0) \to (i_1, t_1)$, enzovoort. We hebben al gezien in (Bacaër en Ed-Darraz, 2014, §2.1) dat als we definiëren

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

dan is de stationaire verdeling van deze Markov-ketting

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

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

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

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

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

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

5. De extinctiesnelheid

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

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

We proberen het uitsterven van de bevolking te bepalen:

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

Deze limiet bestaat en is niet afhankelijk van *n* (op voorwaarde dat *n ≥ 1*), *i* of de beginvoorwaarden (n_0, i_0) (Collet et al., 2013, paragraaf 4.5). Met onze notatie hebben we $\omega < 0$ en de kans op niet-uitsterven $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n\ge1} \pi_{n,i}(t)$ daalt ook exponentieel naar 0 met de snelheid ω.

Net als in (Bacaër, 2017, §2.1), gebruikt de berekening van ω een discretisatie van tijd, een formule van (D'Souza en Hambly, 1997) voor de snelheid van het uitsterven van vertakkingsprocessen in discrete tijd met een Markoviaanse omgeving , en een passage naar de limiet die de tijdstap naar 0 neigt.

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

Tijdens elk klein tijdsinterval van lengte τ, waar de omgeving zeg maar in de staat is i, nemen we aan dat de populatie het proces in continue tijd en constante omgeving volgt met de parameters c_i en $(p_{n,i})$ uit sectie 2. Opmerking $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$ de kans op een grote populatie n in de leefomgeving i op tijdstip t in dit gemodificeerde model met een constante omgeving in elk tijdsinterval van lengte τ. Men heeft $\forall t > 0, \forall n \ge 0, \forall i\ (1 \le i \le K)$, $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \to \pi_{n,i}(t)$ als $\tau \to 0$.

Als de grensomkering legitiem is,

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

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

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

De bevolkingsverwachting stijgt of daalt met een factor $e^{\delta_i\tau}$gedurende een tijdsstap τ waar de omgeving wordt geblokkeerd in staat i . Let daar op u^{T} is de stationaire verdeling van de ketting, omdat $Qu = 0$ geeft $u^{\mathsf{T}}Q^{\mathsf{T}} = 0$ en $u^{\mathsf{T}}e^{\tau Q^{\mathsf{T}}} = u^{\mathsf{T}}(I + \tau Q^{\mathsf{T}} + \frac{1}{2}(\tau Q^{\mathsf{T}})^2 + \cdots) = u^{\mathsf{T}}$. Deze ketting is altijd subkritisch, volgens (Athreya en Karlin, 1971), omdat

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

Dus (D'Souza en Hambly, 1997) en (Bacaër, 2017, §2.1) laten zien dat de geometrische snelheid van het uitsterven van de populatie wordt gegeven door

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

6. Ongelijkheid

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

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

Bovendien is de afgeleide in $\alpha = 0$ was precies $\sum_i u_i\,\delta_i < 0$. $\alpha\mapsto s(Q+\alpha\Delta)$ is daarom een functie boven zijn raaklijn op α = 0. We hebben dus

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

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

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

met strikte ongelijkheid in de eerste ongelijkheid als de δ_i zijn niet allemaal gelijk.

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

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

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

De ergodische stelling zorgt ervoor dat, bijna zeker,

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

Dus we hebben

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

$\sum_i u_i\,\delta_i$ is dus de snelheid van uitsterven van het model zonder demografische stochasticiteit, zelfs als $p(t)$ annuleert nooit. De bevolking sterft sneller uit dan in ons model.

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

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

7. Conclusie

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

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

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

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

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

In het geval $m_i < 1\ \forall i$wordt de ongelijkheid (6) geschreven

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

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

Als meer in het algemeen

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

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

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

Sommige berekeningen laten dat zien

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

We hebben dus

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

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

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

Dus we hebben

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

Het is ongelijkheid (6).

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

Bibliografische referenties

- 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. 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. Martinez, J. San Martin (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.