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

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

Nicolas Bacaër

Institut de recherche pour le développement
Unidade de modelagem matemática e computacional de sistemas complexos
Les Cordeliers, Paris, França
nicolas.bacaer@ird.fr

resumo

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

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

1. Introdução

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

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

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

e

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

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

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

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

2. O modelo

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

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

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

Considere uma população de indivíduos, assexuados ou femininos, que morrem e se reproduzem nesse ambiente independentemente um do outro. Se o ambiente estiver no estado i, assumimos que durante cada intervalo de tempo infinitesimal dt,

- cada indivíduo se reproduz com uma probabilidade $a_i\,dt$ com $a_i > 0$.
- cada indivíduo morre com uma probabilidade $b_i\,dt$ com $b_i > 0$.

Se o indivíduo se reproduzir, suponha que ele dê à luz *n* indivíduos ($n = 0, 1, 2\ldots$) com probabilidade $q_{n,i}$com $\sum_{n=0}^{\infty} q_{n,i} = 1\ \forall i$.

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

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

Nós definimos

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

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

3. taxas de crescimento δ_i

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

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

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

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

Tomamos como condição inicial n_0 pessoas ($n_0 \geq 1$) no ambiente i_0, de modo a $\pi_{n_0,i_0}(0) = 1$ e $\pi_{n,i}(0) = 0$ E se $(n, i) \neq (n_0, i_0)$. Como deve ser para probabilidades, temos então $\pi_{n,i}(t) \geq 0$ e

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

Nós definimos $\pi = (\pi_{0,1}, \ldots, \pi_{0,K}, \ldots, \pi_{n,1}, \ldots, \pi_{n,K}, \ldots)$. Nós vemos que $\frac{d\pi}{dt} = M\pi(t)$. M é uma matriz infinita da 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 é a matriz diagonal $(c_i)_{1\leq i\leq K}$ e P_n a matriz diagonal $(p_{n,i})_{1\leq i\leq K}$. No caso particular dos processos lineares de nascimento e morte, apenas as matrizes P_0 e P_2 são diferentes de zero: a matriz M é então tridiagonal por blocos.

Vamos apresentar as funções geradoras

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

Nós notamos que

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

e

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

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

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

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

Observe que a expectativa da população

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

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

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

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

O sistema (3) envolve a matriz $Q + \Delta$. No entanto, veremos na seção 5 que a taxa de extinção da população nem sempre é dada pelo valor próprio $s(Q + \Delta)$.

4. Extinção da população

Vejamos em que condições o modelo leva à certa extinção da população. Para isso, considere a cadeia de Markov em um tempo discreto, cada etapa da qual é a duração entre dois saltos no ambiente. Essa cadeia tem para o espaço dos estados $\{1, 2, \ldots, K\} \times [0, +\infty[$. O primeiro componente *i* representa o meio ambiente. O segundo componente *t* representa o tempo antes de mudar para outro ambiente. Então, ao invés de dizer que o ambiente está no estado i_0 por um período t_0 então no estado i_1 por um período t_1, nós temos a transição $(i_0, t_0) \to (i_1, t_1)$etc. Já vimos em (Bacaër e Ed-Darraz, 2014, §2.1) que se definirmos

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

então a distribuição estacionária dessa cadeia de Markov é

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

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

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

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

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

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

5. A velocidade de extinção

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

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

Estamos tentando determinar a taxa de extinção da população:

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

Esse limite existe e não depende de *n* (desde que *n*≥ *1*), *i* ou das condições iniciais (n_0, i_0) (Collet et al., 2013, seção 4.5). Com a nossa notação, temos $\omega < 0$ e a probabilidade de não extinção $1 - \sum_i \pi_{0,i}(t) = \sum_i \sum_{n\ge1} \pi_{n,i}(t)$ também diminui exponencialmente em direção a 0 com a taxa ω.

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

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

Durante cada pequeno intervalo de tempo τ, em que o ambiente é dito no estado i, assumimos que a população segue o processo em tempo contínuo e ambiente constante com os parâmetros c_i e $(p_{n,i})$ da seção 2. Nota $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t)$ a probabilidade de ter uma grande população n no ambiente *i* no tempo *t* neste modelo modificado com um ambiente constante em cada intervalo de tempo τ. Nós temos $\forall t > 0$, $\forall n \ge 0$, $\forall i$ $(1 \le i \le K)$, $\pi_{n,i}^{[\tau]}(t) \to \pi_{n,i}(t)$ E se $\tau \to 0$.

Se a reversão da fronteira for legítima,

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

somos levados de volta ao cálculo da velocidade de extinção de um processo de ramificação em tempo discreto em um ambiente markoviano porque (com *N* inteiro)

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

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

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

Assim (D'Souza e Hambly, 1997) e (Bacaër, 2017, §2.1) mostram que a taxa geométrica de extinção populacional é dada por

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

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

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

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

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

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

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

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

Intuitivamente, a fórmula para a velocidade de extinção ω está ligada ao fato de que, se procurarmos uma solução $f_i(t,x)$ do sistema (2) que se comporta como $e^{\omega t}(1-x)^{\alpha}\phi_i$ no bairro de $x=1$ com $x<1$, obtemos a equação

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

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

6. Desigualdade

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

O teorema ergódico garante que, quase certamente,

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

Então nós temos

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

$\sum_i u_i\,\delta_i$ é, portanto, a taxa de extinção do modelo sem estocástica demográfica, mesmo que $p(t)$ nunca cancela. A população desaparecerá mais rapidamente do que em nosso modelo.

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

Assim, a estocástica demográfica e ambiental de certa forma diminui a extinção da população. (Tirard et al., 2016, p. 211) também observa que "a estocticidade ambiental pode salvar populações em declínio". Por outro lado, (Primack et al., 2012, p. 159) observa que “em geral, a introdução da estocástica ambiental na modelagem da dinâmica populacional leva, por uma questão de realismo, a taxas de crescimento e menor número de populações e maiores probabilidades de extinção ”. O oposto ocorre em nosso modelo.

7. Conclusão

De fato, temos uma desigualdade semelhante no caso de processos de ramificação em tempo discreto e ambiente aleatório. Suponha, por exemplo, que os ambientes sejam escolhidos entre um número finito de estados, independentemente e identicamente distribuídos: $v_i>0$ é a probabilidade de o ambiente estar no estado i em cada etapa do tempo e temos $\sum_i v_i = 1$. Se o ambiente estiver no estado i, cada indivíduo é substituído por n indivíduos com probabilidade $p_{n,i}\ge 0$, de

modo a $\sum_{n\geq 0} p_{n,i} = 1$. Supomos que $m_i = \sum_{n\geq 1} n\, p_{n,i} < +\infty$. No caso subcrítico em que $\sum_i v_i \log m_i < 0$, a taxa geométrica Ω de diminuição da probabilidade de não extinção é tal que

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

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

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

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

Dentro do estojo $m_i < 1\ \forall i$, a desigualdade (6) é escrita

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

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

Se mais geralmente

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

a desigualdade em (6) é demonstrada um pouco como na seção 6. Definimos

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

Então, alguns cálculos mostram que

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

Temos assim

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

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

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

Então nós temos

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

É desigualdade (6).

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

Referências 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. 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.