



*Лекция 15*

# Стохастическая популяционная динамика

Функционирование сообществ живых организмов, как правило, сопровождается теми или иными случайными возмущениями. Учет случайных флуктуаций приводит к необходимости использовать математический аппарат теории вероятности и теории случайных процессов.



Процесс изучения динамики популяции естественно разбить на два этапа. На первом этапе проводят исследования идеальной модели, пренебрегая флуктуациями, а затем на следующем этапе в рассмотрение включают дополнительные эффекты, возникающие при учете случайных флуктуаций, оценивая при этом характер случайных воздействий на характерные режимы динамики. Во многих ситуациях наличие случайных флуктуаций качественно меняет картину.

В первую очередь исследователей стохастической популяционной динамики интересуют соответствующие данной системе стохастические аттракторы.



Под воздействием стохастических возмущений случайные траектории системы покидают аттрактор детерминированной системы и формируют вокруг него некоторый пучок. Благодаря устойчивости аттрактора плотность распределения вероятности случайных состояний в этом пучке стабилизируется. Установившееся стационарное вероятностное распределение определяет соответствующий стохастический аттрактор.



В качестве примера рассмотрим одномерную модель изолированной популяции

$$\dot{x} = \alpha x - \beta x - \gamma x^2.$$

Ранее было показано, что эта система при  $\alpha > \beta$  имеет устойчивое равновесие. Для  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$  это равновесие равно  $\bar{x} \equiv 1$ .

Будем считать, что на численность популяции помимо внутренних причин (рождаемость, смертность, ограниченность ресурса) действуют внешние случайные возмущения, например, связанные с погодой.

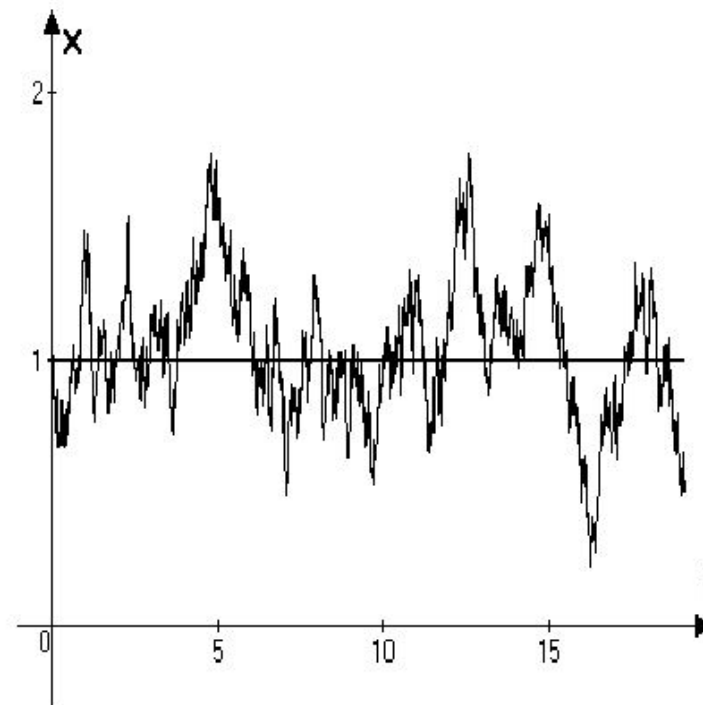
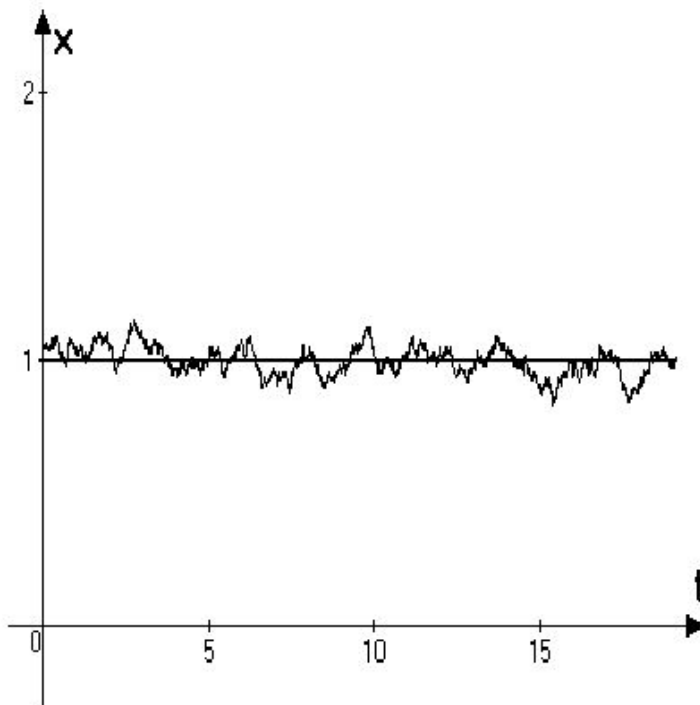


Тогда динамика популяции определяется уравнением

$$\dot{x} = \alpha x - \beta x - \gamma x^2 + \sigma \dot{w}(t),$$

где  $w(t)$  – одномерный винеровский процесс.

Решения этого уравнения при  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$  с начальным условием  $x_0 = 1$  для возмущений различной интенсивности имеют вид





Полное вероятностное описание случайных траекторий в терминах плотности распределения дается уравнением Фоккера-Планка-Колмогорова (ФПК).

Если характер переходного процесса является несущественным, а основной интерес представляет установившийся режим, то можно ограничиться рассмотрением стационарной плотности распределения  $\rho(x, \varepsilon)$ , задаваемой стационарным уравнением ФПК

$$\frac{\varepsilon^2}{2} \sum_{i,j=1}^n \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} (a_{ij} \rho) - \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (f_i \rho) = 0, \quad a_{ij} = [\sigma \sigma^T]_{ij}$$



Непосредственное использование этого уравнения даже в простейших ситуациях (например, когда рассматривается стационарно-распределенное состояние автоколебательной системы с одной степенью свободы) весьма затруднительно. Важный для практики случай – воздействия малых помех – приводит к известным проблемам анализа уравнений с малыми коэффициентами при старших производных.



Для систем с малыми случайными возмущениями в работе А.Д. Вентцеля и М.И. Фрейдлина предложен подход, использующий некоторую специально конструируемую функцию Ляпунова

$$v(x) = -\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \varepsilon^2 \ln \rho(x, \varepsilon)$$

– *квазипотенциал*. В случае малых шумов с помощью квазипотенциала можно записать асимптотику стационарной плотности

$$\rho(x, \varepsilon) \approx K \cdot \exp\left(-\frac{v(x)}{\varepsilon^2}\right).$$





## Стохастическая чувствительность равновесия

В простейшем случае, когда аттрактор  $\mathcal{M}$  состоит из единственной точки покоя  $\bar{x}$  ( $\mathcal{M} = \{\bar{x}\}$ ),  $\bar{x}$  – экспоненциально устойчива, для квазипотенциала используется квадратичная аппроксимация  $v(x) \approx \frac{1}{2}(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))$ . Эта аппроксимация позволяет представить асимптотику стационарной плотности в форме нормального распределения

$$\rho(x, \varepsilon) \approx K \exp \left( -\frac{(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))}{2\varepsilon^2} \right)$$

с ковариационной матрицей  $\varepsilon^2 W$ . Эта матрица характеризует разброс случайных траекторий стохастической системы вокруг равновесия  $\bar{x}$ .



Матрица  $W$  является решением алгебраического уравнения

$$FW + WF^{\top} = -S,$$

где

$$F = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}), \quad S = GG^{\top}, \quad G = \sigma(\bar{x}).$$

В случае экспоненциальной устойчивости точки покоя  $\bar{x}$  спектр матрицы  $F$  лежит в левой полуплоскости, что гарантирует существование и единственность решения этого уравнения.



## Стохастическая чувствительность цикла

Рассмотрим случай, когда аттрактором  $\mathcal{M}$  системы является предельный цикл.

Такой цикл может быть задан некоторым  $T$ -периодическим решением  $x = \xi(t)$ , где  $x_0 = \xi(0)$  – фиксированная точка цикла. Решение  $\xi(t)$  на интервале  $[0, T)$  задает естественную параметризацию точек цикла:  $\mathcal{M} = \{\xi(t) \mid 0 \leq t < T\}$ .

Предполагается, что цикл является экспоненциально устойчивым. В этом случае вокруг цикла формируется стационарно распределенный пучок случайных траекторий системы.



Матрица  $W(t)$ , играющая роль *функции стохастической чувствительности* цикла, является решением системы

$$\dot{W} = F(t)W + WF^\top(t) + P(t)S(t)P(t),$$

$$W(t+T) = W(t)$$

$$W(t)r(t) = 0, \quad r(t) = f(\xi(t)).$$

Здесь

$$F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\xi(t)), \quad S(t) = G(t)G^\top(t), \quad G(t) = \sigma(\xi(t)),$$

$$P(t) = P_{f(\xi(t))}, \quad P_r = I - \frac{rr^\top}{r^\top r}.$$

Эта система, благодаря экспоненциальной устойчивости цикла, имеет единственное решение.



## Стохастическая чувствительность цикла на плоскости

В случае цикла на плоскости матрица  $W(t)$ , задающая стохастическую чувствительность цикла, и проекционная матрица  $P(t)$  имеют ранг, равный единице, и представимы в виде

$$W(t) = m(t)P(t), \quad P(t) = p(t)p^\top(t).$$

Здесь  $p(t)$  – нормированный вектор, ортогональный касательному вектору  $f(\xi(t))$ , а, следовательно, и циклу  $\mathcal{M}$  в точке  $\xi(t)$ , а  $m(t) > 0$  –  $T$ -периодическая скалярная функция, задающая разброс (дисперсию) пучка по нормали  $p(t)$  к циклу.

Функция  $m(t)$  является решением краевой задачи

$$\dot{m} = a(t)m + b(t), \quad m(0) = m(T)$$

с  $T$ -периодическими коэффициентами

$$a(t) = p^\top(t)(F^\top(t) + F(t))p(t), \quad b(t) = p^\top(t)S(t)p(t).$$