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 $\bar{x} \equiv 1$.

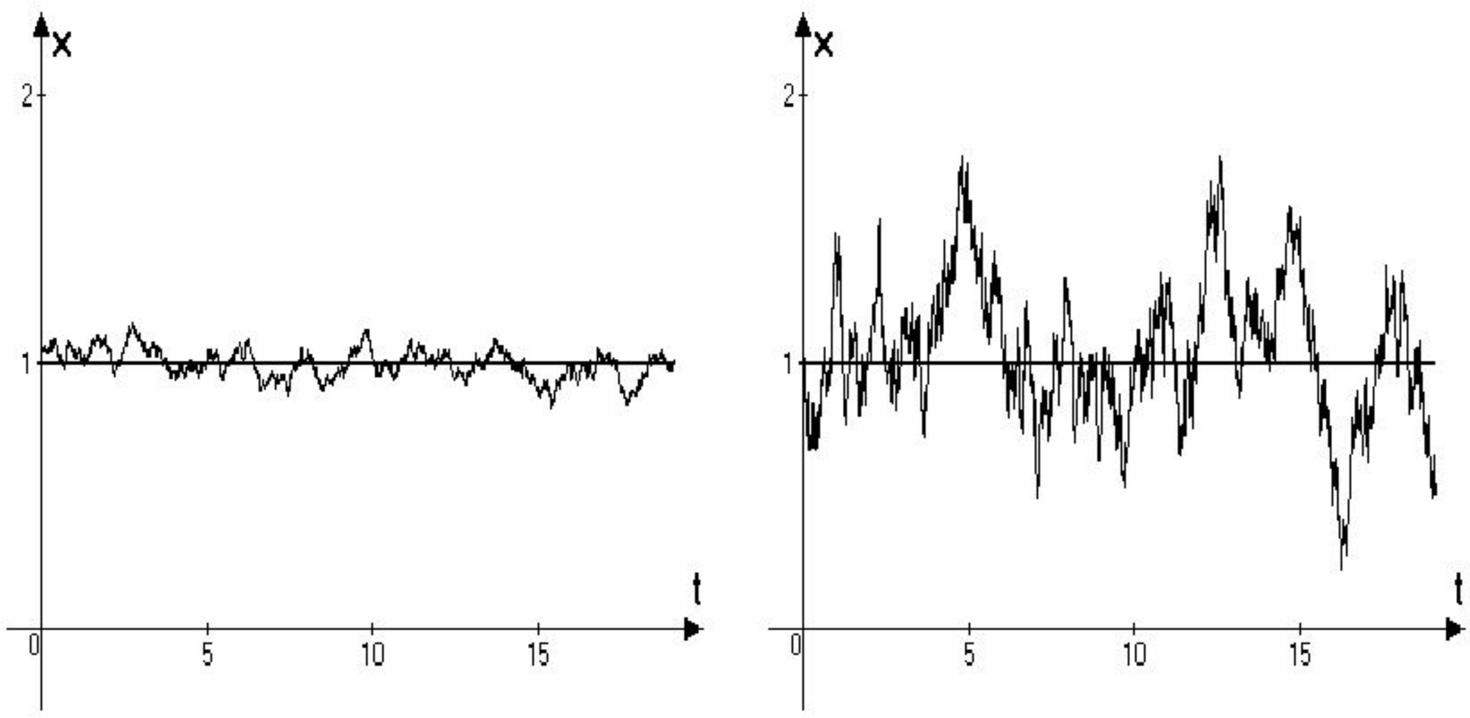
Будем считать, что на численность популяции помимо внутренних причин (рождаемость, смертность, ограниченность ресурса) действуют внешние случайные возмущения, например, связанные с погодой.

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

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

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

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

– *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: $\mathcal{M} = \{\xi(t) \mid 0 \leqslant t < T\}$.

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

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

с T-периодическими коэффициентами

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