

Уравнения динамики популяций в форме стохастических дифференциальных уравнений

А. В. Демидова

*Кафедра систем телекоммуникаций
Российский университет дружбы народов
ул. Миклуто-Маклая, д. 6, Москва, Россия, 117198*

В работе описан способ получения уравнения Фоккера–Планка для моделей популяционной динамики и механизм получения из него стохастического дифференциального уравнения в форме Ланжевена. Получены уравнения Фоккера–Планка для модели «хищник–жертва» и её модификаций, а также для моделей симбиоза и конкуренции.

Ключевые слова: стохастические популяционные модели, стохастическое дифференциальное уравнение, уравнение Фоккера–Планка.

1. Введение

Для описания эволюции систем с взаимодействующими элементами существует два подхода — построение детерминистической или стохастической моделей. В отличие от детерминистических, стохастические модели позволяют учесть вероятностный характер процессов рождения–гибели, а также воздействия внешней среды, которые вызывают случайные флуктуации параметров модели.

Предметом изучения являются модели, описывающие динамику роста взаимодействующих популяций, такие как «хищник–жертва», симбиоз, конкуренция и их модификации. Целью является описание этих моделей в виде стохастических дифференциальных уравнений (СДУ) и исследование влияния стохастической части СДУ на поведение решения уравнения, описывающего популяционную систему.

2. Многомерные процессы рождения–гибели

Популяционные системы можно рассматривать как системы взаимодействующих элементов. Таким образом, эволюция этих систем является результатом взаимодействия элементов.

Процессы, происходящие в системе, можно моделировать с помощью метода комбинаторной кинетики [1]. В основе данного метода лежит предположение, что вероятность перехода из одного состояния в другое, являющегося следствием взаимодействия элементов системы, пропорциональна числу возможных взаимодействий данного типа.

Рассмотрим систему из n компонентов, в которой происходят s различных взаимодействий:

$$\sum_a N_a^A X_a \stackrel{k_A^+}{\rightleftharpoons} \sum_a M_a^A X_a \quad (A = 1, 2, \dots, s).$$

Коэффициент N_a^A при X_a — число компонентов типа X_a в левой части уравнения, а M_a^A — соответственно число компонентов типа X_a в правой части уравнения.

Таким образом, один шаг взаимодействия A в прямом и обратном направлениях можно записать соответственно как

$$\begin{aligned} \mathbf{x} &\rightarrow \mathbf{x} + \mathbf{r}^A, \\ \mathbf{x} &\rightarrow \mathbf{x} - \mathbf{r}^A. \end{aligned}$$

Вероятности перехода в единицу времени пропорциональны числу способов выбора комбинации N^A или M^A из x компонентов и определяются выражениями:

$$t_A^+(\mathbf{x}) = k_A^+ \prod_a \frac{x_a!}{(x_a - N_a^A)!},$$

$$t_A^-(\mathbf{x}) = k_A^- \prod_a \frac{x_a!}{(x_a - M_a^A)!}.$$

На основе этих схем можно записать управляющее уравнение, описывающее процессы, происходящие в системе, и с помощью разложения Крамерса–Мойяла получить стохастическое дифференциальное уравнение в виде уравнения Фоккера–Планка [2]:

$$\frac{\partial P(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a [A_a(\mathbf{x})P(\mathbf{x}, t)] + \frac{1}{2} \sum_{a,b} [B_{ab}(\mathbf{x})P(\mathbf{x}, t)], \quad (1)$$

где

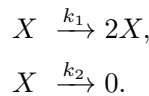
$$A_a(\mathbf{x}) = \sum_A \mathbf{r}_a^A [t_A^+(\mathbf{x}) - t_A^-(\mathbf{x})],$$

$$B_{ab}(\mathbf{x}) = \sum_A \mathbf{r}_a^A \mathbf{r}_b^A [t_A^+(\mathbf{x}) - t_A^-(\mathbf{x})].$$

3. Популяционные модели

3.1. Экспоненциальный рост

Экспоненциальный рост имеет место в тех популяциях, в которых прирост численности (число рождений минус число смертей) пропорционален числу особей популяции. Также предполагается, что рост популяции происходит при неограниченных ресурсах и отсутствии гибели от болезней, хищников и т.п. Таким образом, в модели неограниченного роста возможны два процесса: рождение и гибель особи [3]. Запишем схему для данной модели:



Первая строка описывает рождение новой особи с коэффициентом рождаемости k_1 , а вторая — гибель особи с коэффициентом смертности k_2 . Вероятность перехода из состояния x в x' имеет вид:

$$W(x|x', t) = t^+(x)' \delta_{x, x'+1} + t^-(x)' \delta_{x, x'-1},$$

где

$$t_1^+(x) = k_1 \frac{x!}{(x-1)!} = k_1 x,$$

$$t_2^+(x) = k_2 \frac{x!}{(x-1)!} = k_2 x.$$

Все процессы необратимы, поэтому $t^-(x) = 0$.

Далее, пользуясь формулой разложения Крамерса–Мойяла, получим уравнение Фоккера–Планка для модели неограниченного роста популяций [4]:

$$\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1 P(x, t)) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (a_2 P(x, t)),$$

где коэффициенты a_i соответственно равны [4]:

$$a_1 = \sum_{x'} (x - x') W(x'|x) = k_1 x - k_2 x,$$

$$a_2 = \sum_{x'} (x - x')^2 W(x'|x) = k_1 x + k_2 x.$$

Уравнение Фоккера—Планка эквивалентно СДУ в форме Ланжевена [1]:

$$dx(t) = (k_1 x - k_2 x)dt + \sqrt{(k_1 x + k_2 x)}dW(t).$$

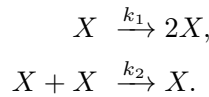
3.2. Ограниченный рост

Для большинства популяций существуют ограничивающие факторы, и по тем или иным причинам рост популяции замедляется, ни одна из популяций в природе не растёт до бесконечности. Следовательно, существуют причины, препятствующие такому росту. Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является модель Ферхюльста [3]:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = a \frac{K - x}{K} x.$$

Здесь параметр K носит название «ёмкости популяции», выражается в единицах численности (или концентрации) и определяется целым рядом различных обстоятельств, среди которых — ограничения на количество субстрата для микроорганизмов, доступного объёма для популяции клеток ткани, пищевой базы или убежищ для высших животных.

Запишем схему для данной модели:



Первое соотношение означает, что индивидuum, который съедает единицу пищи, немедленно репродуцируется. Второе соотношение описывает соперничество между индивидами.

Вероятность перехода из состояния x в x' имеет вид:

$$W(x|x', t) = t^+(x)' \delta_{x, x'+1} + t^-(x)' \delta_{x, x'-1}.$$

где

$$t_1^+(x) = k_1 x,$$

$$t_2^+(x) = k_2 x^2,$$

Все процессы необратимы, поэтому $t^-(x) = 0$.

Далее, пользуясь формулой разложения Крамерса—Мойала, получим уравнение Фоккера—Планка для модели ограниченного роста популяций [4]:

$$\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} (a_1 P(x, t)) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (a_2 P(x, t)),$$

Коэффициенты a_i соответственно равны:

$$a_1 = \sum_{x'} (x - x')W(x'|x) = k_1x - k_2x^2,$$

$$a_2 = \sum_{x'} (x - x')^2W(x'|x) = k_1x + k_2x^2.$$

Далее можно получить из уравнения Фоккера–Планка эквивалентное ему СДУ в форме Ланжевена [1]:

$$dx(t) = (k_1x - k_2x^2)dt + \sqrt{(k_1x + k_2x^2)}dW(t).$$

4. Пять типов взаимодействия популяций

Два вида могут взаимодействовать между собой множеством различных способов, и последствия этого для двух популяций также могут быть самыми разными. Наиболее распространённая классификация взаимодействия популяций основана на результатах взаимодействия видов. Впервые подобную классификацию провёл Одум. Он предложил оценивать воздействие одного вида на другой как положительное (+), отрицательное (–) или нейтральное (0) в зависимости от того, возрастает, убывает или остаётся неизменной численность популяции одного вида в присутствии другого вида. В итоге получается пять типов взаимодействия [5]:

- 1) *конкуренция* (– –) – присутствие каждого вида неблагоприятно сказывается на скорости размножения особей другого вида;
- 2) *симбиоз* (++) – сожительство организмов двух видов, приносящее взаимную пользу;
- 3) *взаимодействие* (–+) – хищник–жертва, паразит–хозяин, травоядные–растения и т.п.;
- 4) *взаимодействие* (+0) – охватывает все случаи, когда один вид создаёт условия, благоприятные для существования другого вида, но не испытывает каких-либо воздействий с его стороны;
- 5) *взаимодействие* (–0) – лишь один вид оказывает влияние (и притом отрицательное) на другой вид.

Как правило, рассматриваются такие случаи, когда можно не учитывать возрастную структуру и неоднородность распределения организмов в пространстве. В итоге математические модели динамики представляют собой нелинейные системы второго порядка, допускающие подробное исследование на фазовой плоскости.

В общем виде взаимодействие двух популяций можно описать системой дифференциальных уравнений:

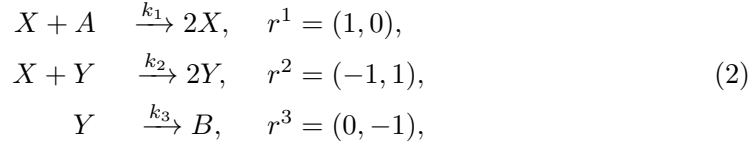
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = a_1N_1 + a_{12}N_1N_2 + a_{11}N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} = a_2N_2 + a_{21}N_1N_2 + a_{22}N_2^2. \end{cases}$$

Члены типа $a_{ij}N_iN_j$ ($i, j = 1, 2$) соответствуют межвидовому взаимодействию. Если виды конкурируют, коэффициенты a_{ij} отрицательны, если виды – симбионты, то $a_{ij} > 0$. В случае, когда один вид является хищником, а другой – жертвой, коэффициенты a_{12} и a_{21} имеют разный знак.

Знак минус при членах типа $a_{ij}N_i^2$ ($i = 1, 2$) отражает факт внутривидовой конкуренции. Линейные члены a_1N_1 и a_2N_2 в правых частях уравнений соответствуют свободному размножению видов. Коэффициент a_i положителен, если соответствующий вид размножается (т.е. его численность увеличивается), и отрицателен, если вид вымирает (его численность уменьшается) в отсутствие другого вида ($a_{ij} = 0$) и внутривидовой конкуренции ($a_{ii} = 0$) [5].

4.1. Стохастическая модель «хищник–жертва»

Рассмотрим модель системы «хищник–жертва», состоящей из животных двух видов, причём один из них охотится за другими, которые в свою очередь обеспечены неисчерпаемыми пищевыми ресурсами. Введя обозначения X — жертва, Y — хищник, A — пища жертв, можно записать возможные процессы [1, 6]:



которые имеют следующую интерпретацию. Первое соотношение означает, что жертва, которая съедает единицу пищи, немедленно репродуцируется. Второе соотношение описывает поглощение жертвы хищником и мгновенное репродуцирование хищника. Это единственная рассматриваемая возможность гибели жертвы. Последнее соотношение — это естественная смерть хищника.

Все процессы необратимы, поэтому $t_A^-(x) = 0$, при $A = 1, 2, 3$, а

$$\begin{aligned} t_1^+(x) &= k_1 a \frac{x!}{(x-1)!} \frac{y!}{y!} = k_1 a x, \\ t_2^+(x) &= k_2 \frac{x!}{(x-1)!} \frac{y!}{(y-1)!} = k_2 x y, \\ t_3^+(x) &= k_3 \frac{x!}{x!} \frac{y!}{(y-1)!} = k_3 y. \end{aligned}$$

Воспользовавшись формулой (1), имеем уравнение Фоккера–Планка:

$$\frac{\partial P(x, y)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a (A_a(x, y) P(x, y)) + \frac{1}{2} \sum_{a, b} \partial_a \partial_b (B_{ab}(x, y) P(x, y)),$$

где

$$\begin{aligned} A_a(x, y) &= \sum_{A=1,2,3} t_A^+(\mathbf{x}) \mathbf{r}_a^A, \\ B_{ab}(x, y) &= \sum_{A=1,2,3} t_A^+(\mathbf{x}) \mathbf{r}_a^A \mathbf{r}_b^A. \end{aligned}$$

Таким образом,

$$\begin{aligned} A(x) &= \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} k_1 a x + \begin{bmatrix} -1 \\ 1 \end{bmatrix} k_2 x y + \begin{bmatrix} 0 \\ -1 \end{bmatrix} k_3 y = \begin{bmatrix} k_1 a x - k_2 x y \\ k_2 x y - k_3 y \end{bmatrix}, \\ B(x) &= \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} (1, 0) k_1 a x + \begin{bmatrix} -1 \\ 1 \end{bmatrix} (-1, 1) k_2 x y + \begin{bmatrix} 0 \\ -1 \end{bmatrix} (0, -1) k_3 y = \\ &= \begin{bmatrix} k_1 a x + k_2 x y & -k_2 x y \\ -k_2 x y & k_2 x y + k_3 y \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Уравнение Фоккера–Планка можно преобразовать в стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена.

Рассмотрим следующее стохастическое дифференциальное уравнение

$$d\mathbf{X} = \mathbf{A}(\mathbf{X}, t) dt + \mathbf{C}(\mathbf{X}, t) d\mathbf{W}, \quad (3)$$

где $\mathbf{X} \in \mathbb{R}^N$ – функция состояния системы, а $\mathbf{W} \in \mathbb{R}^N$ – стандартное N -мерное броуновское движение.

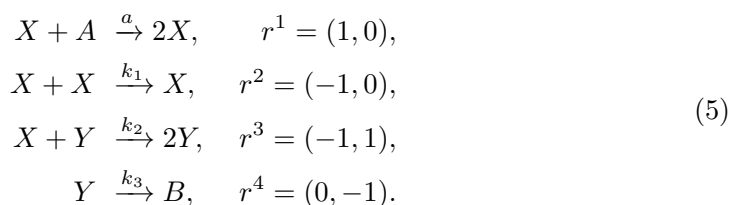
Можно показать, что уравнение Фоккера–Планка для плотности условной вероятности $p(\mathbf{x}, t | \mathbf{x}_0, t_0) = p$ имеет вид [4]:

$$\frac{\partial P(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = - \sum_{i=1}^N \frac{\partial}{\partial i} A_i^1(\mathbf{x}, t) + \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \frac{\partial^2}{\partial i \partial j} [\mathbf{C}(\mathbf{x}, t) \mathbf{C}(\mathbf{x}, t)^T] p. \quad (4)$$

Таким образом, для того чтобы записать стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена для модели «хищник–жертва», достаточно извлечь квадратный корень из полученной матрицы B в уравнении Фоккера–Планка [7]. В статье данное преобразование не приводится из-за своей громоздкости.

4.2. Модель «хищник–жертва» с учётом межвидовой конкуренции среди жертв

Запишем схему этой модели:



Соотношения аналогичны соотношениям предыдущей модели, кроме второго, которое описывает межвидовую конкуренцию. Все процессы необратимы, поэтому $t_A^-(x) = 0$, при $A = 1, 2, 3$, а

$$\begin{aligned} t_1^+(x) &= ax, \\ t_2^+(x) &= k_1 x^2, \\ t_3^+(x) &= k_2 xy, \\ t_4^+(x) &= k_3 y. \end{aligned}$$

Вспользуемся формулой (1) и получим уравнение Фоккера–Планка:

$$\frac{\partial P(x, y)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a (A_a(x, y) P(x, y)) + \frac{1}{2} \sum_{a, b} \partial_a \partial_b (B_{ab}(x, y) P(x, y)),$$

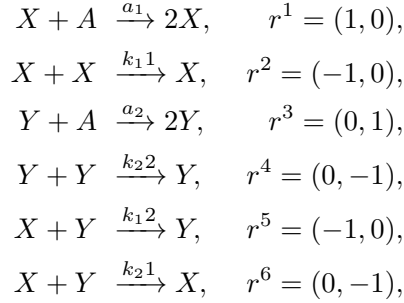
где

$$A(x) = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} ax + \begin{bmatrix} -1 \\ 0 \end{bmatrix} x^2 + \begin{bmatrix} -1 \\ 1 \end{bmatrix} k_2 xy + \begin{bmatrix} 0 \\ -1 \end{bmatrix} k_3 y = \begin{bmatrix} ax - k_1 x^2 - k_2 xy \\ k_2 xy - k_3 y \end{bmatrix},$$

$$\begin{aligned} B(x) &= \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} (1, 0) ax + \begin{bmatrix} -1 \\ 0 \end{bmatrix} (-1, 0) k_1 x^2 + \begin{bmatrix} -1 \\ 1 \end{bmatrix} (-1, 1) k_2 xy + \\ &+ \begin{bmatrix} 0 \\ -1 \end{bmatrix} (0, -1) k_3 y = \begin{bmatrix} k_1 x^2 + ax + k_2 xy & -k_2 xy \\ -k_2 xy & k_2 xy + k_3 y \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

4.3. Модель конкуренции

Запишем схему этой модели:



где a_1, a_2 — коэффициенты экспоненциального роста популяций, в отсутствие меж- и внутривидовой конкуренции, k_{ij} — коэффициенты меж- и внутривидовой конкуренции [8].

Все процессы необратимы, поэтому $t_A^-(x) = 0$, а также

$$\begin{aligned}
 t_1^+(x) &= a_1x, \\
 t_2^+(x) &= k_{11}x(x-1), \\
 t_3^+(x) &= a_2y, \\
 t_4^+(x) &= k_{22}y(y-1), \\
 t_5^+(x) &= k_{12}xy, \\
 t_6^+(x) &= k_{21}xy.
 \end{aligned}$$

Таким образом, уравнение Фоккера–Планка примет вид

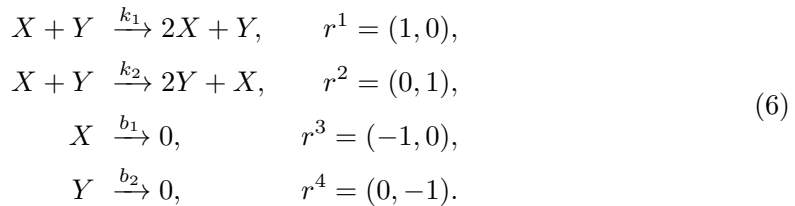
$$\frac{\partial P(x, y)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a (A_a(x, y)P(x, y)) + \frac{1}{2} \sum_{a, b} \partial_a \partial_b (B_{ab}(x, y)P(x, y)),$$

где

$$\begin{aligned}
 A(x) &= \begin{bmatrix} a_1x - k_{11}x^2 - k_{12}xy \\ a_2y - k_{22}y^2 - k_{21}xy \end{bmatrix}, \\
 B(x) &= \begin{bmatrix} a_1x + k_{11}x^2 + k_{12}xy & 0 \\ 0 & a_2y + k_{22}y^2 + k_{21}xy \end{bmatrix}.
 \end{aligned}$$

4.4. Симбиоз

Запишем схему этой модели:



Первые два соотношения описывают симбиоз двух популяций, т.е. размножение индивидуума одной популяции возможно только при взаимодействии с индивидуумом другой. Третье и четвертое соотношения описывают естественную смертность в популяциях [8].

Все процессы необратимы, поэтому $t_A^-(x) = 0$, а

$$\begin{aligned}t_1^+(x) &= k_1xy, \\t_2^+(x) &= k_2xy, \\t_3^+(x) &= b_1x, \\t_4^+(x) &= b_2y.\end{aligned}$$

Таким образом, уравнение Фоккера–Планка примет вид

$$\frac{\partial P(x, y)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a (A_a(x, y)P(x, y)) + \frac{1}{2} \sum_{a, b} \partial_a \partial_b (B_{ab}(x, y)P(x, y)),$$

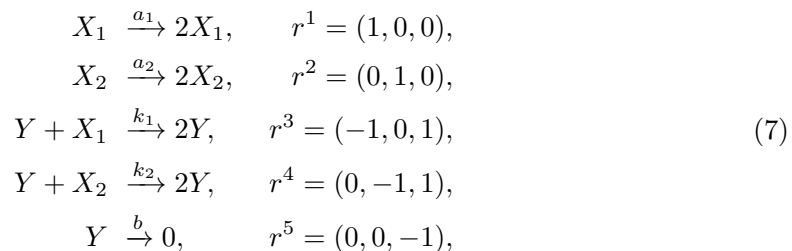
где

$$\begin{aligned}A(x) &= \begin{bmatrix} k_1xy - b_1x \\ k_2xy - b_2y \end{bmatrix}, \\B(x) &= \begin{bmatrix} k_1xy + b_1x & 0 \\ 0 & k_2xy + b_2y \end{bmatrix}.\end{aligned}$$

4.5. Модель взаимодействия трёх популяций

Модель состоит из трёх популяций, одна из которых — хищники, а две другие — жертвы [8].

Запишем схему этой модели:



где a_1, a_2 — коэффициенты экспоненциального роста популяций в отсутствии меж- и внутривидовой конкуренции, k_{ij} — коэффициенты меж- и внутривидовой конкуренции.

Все процессы необратимы, поэтому $t_A^-(x) = 0$, а

$$\begin{aligned}t_1^+(x) &= a_1x_1, \\t_2^+(x) &= a_2x_2, \\t_3^+(x) &= k_1x_1y, \\t_4^+(x) &= k_2x_2y, \\t_5^+(x) &= cy.\end{aligned}$$

Таким образом, из формулы (1) уравнение Фоккера–Планка имеет вид

$$\frac{\partial P(x, y)}{\partial t} = - \sum_a \partial_a (A_a(x, y)P(x, y)) + \frac{1}{2} \sum_{a, b} \partial_a \partial_b (B_{ab}(x, y)P(x, y)), \quad (8)$$

где

$$A(x) = \begin{bmatrix} a_1 x_1 - k_1 x_1 y \\ a_2 x_2 - k_2 x_2 y \\ -cy \end{bmatrix},$$

$$B(x) = \begin{bmatrix} a_1 x_1 + k_1 x_1 y & 0 & -k_1 x_1 y \\ 0 & a_2 x_2 + k_2 x_2 y & -k_2 x_2 y \\ -k_1 x_1 y & -k_2 x_2 y & k_1 x_1 y + k_2 x_2 y + cy \end{bmatrix}.$$

5. Заключение

Для описания эволюции популяционных систем в большинстве случаев используются детерминистские модели. Но они имеют свои недостатки, например, не учитывают вероятностный характер процессов рождения и гибели индивидуумов популяций. Некоторые из этих недостатков позволяют решить стохастические модели, поэтому именно им в работе уделено основное внимание. Наиболее удобным для исследования является стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена, так как в нём стохастическая и детерминистическая части разделены.

В работе были приведены уравнения Фоккера–Планка для моделей «хищник–жертва», симбиоз, конкуренция и их модификаций, а также описан механизм получения для этих уравнений СДУ в форме Ланжевена.

Литература

1. *Гардинер К. В.* Стохастические методы в естественных науках. — Мир, 1986. [Gardiner C. W. Stochastic Methods for Natural Sciences. — Mir, 1986]
2. *Демидова А. В., Кулябов Д. С.* Введение согласованного стохастического члена в уравнение модели роста популяций // Вестник РУДН. Серия «Математика. Информатика. Физика». — 2012. — № 3. — С. 69–78. [Demidova A. V., Kulyabov D. S. Introduction of Self-Consistent Term in Stochastic Population Model Equation, — Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia. Series "Mathematics. Informatics. Physics". — 2012. — No. 3. — P. 69–78]
3. *Рубин А. Б., Пытьева Н. Ф., Ризниченко Г. Ю.* Кинетика биологических процессов. — Изд-во Моск. ун-та, 1977. [Rubin A. B., Piltjeva N. F., Riznichenko G. Yu. The Kinetics of Biological Processes. — Moscow: MSU, 1977]
4. *Кампен Н. Г. В.* Стохастические процессы в физике и химии. — М.: Высшая школа, 1990. [Kampen N. G. V. Stochastic Processes in Physics and Chemistry. — Moscow: Vysshaya shkola, 1990]
5. *Мари Д.* Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. — М.: Мир, 1983. [Mary D. Nonlinear Differential Equations in Biology. Lectures on the Models. — Moscow: Mir, 1983]
6. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. — Наука, 1976. [Volterra V. Mathematical Theory of the Struggle for Existence. — Moscow: Nauka, 1976]
7. *Гантмахер Ф. Р.* Теория матриц. — М.: Наука, 1966. [Gantmacher F. R. Matrix Theory. — Moscow: Nauka, 1966]
8. *Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. [Bazykin A. D.

Nonlinear Dynamic of Interacting Populations. — Moscow-Izhevsk: Institute of Computer Science, 2003]

UDC 517.958

The Equations of Population Dynamics in the Form of Stochastic Differential Equations

A. V. Demidova

*Telecommunication Systems Department
Peoples' Friendship University of Russia
6, Miklukho-Maklaya str., Moscow, Russia, 117198*

In this paper we consider the equation of Fokkera-Planck for models of population dynamics and the method to obtain stochastic differential equation written as Langevin equations. And we received the Fokker-Planck equation for the model “predator-prey” and its variants and for models of symbiosis and competition.

Key words and phrases: stochastic population model, stochastic differential equation, Fokkera–Planck equation.