



ВЕРОЯТНОСТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СИСТЕМЫ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» СО СЛУЧАЙНО ИЗМЕНЯЮЩИМИСЯ ПАРАМЕТРАМИ

О.В. Музыкач

Рассмотрена известная схема Лотки – Вольтерры для саморегулирующихся сообществ типа «хищник–жертва» при наличии случайных флуктуаций среды обитания. Флуктуации параметров (трофического коэффициента «жертв» и коэффициента смертности «хищников») полагались гауссовыми дельта-коррелированными процессами. Найдены стационарные значения среднеквадратичных характеристик численностей популяций.

Более детально рассмотрен случай, когда имеют место только флуктуации трофического коэффициента жертв. Исследованы стационарные вероятностные распределения численностей сообществ, получены и численно решены замкнутые уравнения, описывающие релаксацию средних значений численностей и соответствующих дисперсий. Показано, в частности, что при сильных флуктуациях указанного параметра, система входит в критический режим, когда максимумы вероятностных распределений смещаются в ноль. При этом время релаксации средних значений и дисперсий увеличивается, а сам процесс установления идет со значительными колебаниями.

Как известно, исследование систем саморегулирующихся сообществ относится к классическим задачам нелинейной динамики [1]. В реальной ситуации параметры среды обитания сообщества испытывают случайные флуктуации, при этом рассматриваемая динамическая система становится стохастической. Некоторые вопросы статистического описания таких систем затрагивались в монографиях [2,3]; в статье [4] впервые были найдены стационарные вероятностные распределения численности «хищников» и «жертв» в модели Лотки – Вольтерры с дельта-коррелированными флуктуациями трофического коэффициента. В настоящей работе предпринята попытка выяснения влияния флуктуаций коэффициента естественной смертности хищников, рассмотрен процесс релаксации средних значений численностей и соответствующих дисперсий.

1. Рассмотрим стохастическую систему, описываемую моделью Лотки – Вольтерры с флуктуирующими параметрами

$$\begin{aligned} Tdx/dt &= (1 + \xi(t))x - \beta xy - \gamma x^2, \\ Tdy/dt &= k\beta xy - \mu(1 + \eta(t))y. \end{aligned} \tag{1}$$

Здесь $x(t)$ и $y(t)$ – численности жертв и хищников; используя принятую терминологию, будем называть γ – коэффициентом внутривидовой конкуренции жертв, μ – коэффициентом смертности хищников; коэффициент β характеризует взаимное влияние видов; k принято называть коэффициентом усваиваемости биомассы. Уравнения (1) записаны в безразмерном виде после деления на среднее значение трофического коэффициента жертв ν , входящего множителем перед x в первое уравнение ($T = 1/\nu$). Флуктуации $\xi(t)$ и $\eta(t)$ будем считать гауссовыми дельта–коррелированными процессами с нулевыми средними и спектральными интенсивностями D_ξ и D_η , соответственно.

Рассмотрим сначала стационарные вероятностные характеристики совокупности $\{x, y\}$, предполагая, что таковые существуют. Заметим, что в отсутствие флуктуаций коэффициентов условия существования стационарного режима системы (1) можно записать в виде

$$0 < p = \gamma\mu/(k\beta) < 1. \quad (2)$$

Усредняя уравнения (1) после деления их на x и y , соответственно, легко видеть, что установившиеся средние значения численностей $\langle x \rangle, \langle y \rangle$ не зависят от наличия и вида флуктуаций параметров и совпадают с соответствующими невозмущенными величинами

$$\begin{aligned} \langle x \rangle &= \mu/(k\beta), & \langle y \rangle &= (1-\gamma\langle x \rangle)/\beta & \text{при} & & p < 1.0, \\ \langle x \rangle &= 1/\gamma, & \langle y \rangle &= 0.0 & \text{при} & & p = 1.0. \end{aligned} \quad (3)$$

В последнем случае, означающем гибель хищников, численность жертв удовлетворяет известному уравнению Ферхюльста. Вероятностные характеристики стохастического уравнения Ферхюльста исследовались в [5,6].

Из (3) видно, что зависимость стационарного значения $\langle y \rangle$ от коэффициента β (характеризующего взаимодействие популяций) немонотонна, а при

$$\beta = 2\gamma\mu/k, \text{ или } p = 1/2,$$

имеется максимум. Соответствующие значения численностей таковы:

$$\langle x \rangle = 1/(2\gamma), \quad \langle y \rangle = \langle y \rangle_{\max} = 1/(2\beta).$$

Из системы (1) легко видеть, что в отсутствие флуктуаций $\eta(t)$ стационарные значения численностей являются некоррелированными

$$\langle xy \rangle = \langle x \rangle \langle y \rangle.$$

Используя второе уравнение (1) и дельта–коррелированность флуктуаций параметров, для смешанного момента $\langle xy^n \rangle$ нетрудно получить соотношение

$$\langle xy^n \rangle = \langle x \rangle (1 - nD_2) \langle y^n \rangle, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (4)$$

где $D_2 = D_\eta/(2T)$ – эффективная интенсивность флуктуаций $\eta(t)$. Очевидно, что в отсутствие последних моменты указанного вида размыкаются. На основании (1) и (4) для дисперсии численности жертв получим выражение

$$D_x = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 = \langle x \rangle [(D_1 + D_2)/\gamma - D_2 \langle x \rangle], \quad D_1 = D_\xi/(2T). \quad (5)$$

В силу имеющей место в общем случае статистической зависимости x и y , точное выражение для дисперсии численности хищников найти не удастся. Для размыкания смешанных моментов вида $\langle x^m y^n \rangle$ можно использовать, например, гауссово приближение по статистической связи переменных $\{x, y\}$ [7]

$$\langle x^2 y \rangle = \langle x^2 \rangle \langle y \rangle + 2 \langle x \rangle (\langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle). \quad (6)$$

На основании (3)–(6) для дисперсий численностей сообщества находим формулы

$$D_x / \langle x \rangle = (D_1 + \beta D_2 \langle y \rangle) / \gamma, \quad (7)$$

$$D_y / \langle y \rangle = k D_x / \langle x \rangle + D_2 (\gamma \langle x \rangle - D_1 - \mu D_2) / \beta,$$

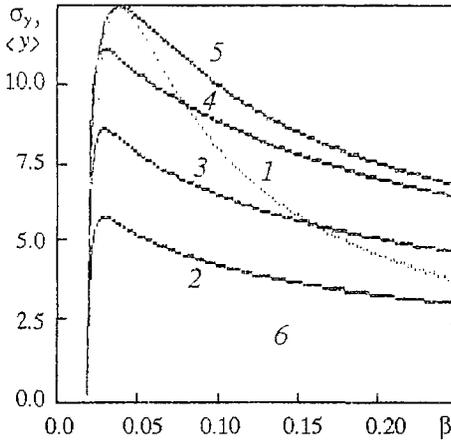


Рис. 1. Средняя численность хищников (кривая 1) и стандартное отклонение численности хищников (кривые 2–5) для различных значений параметров D_1 и D_2 : 2, 3, 4 – $D_1=0.0$, $D_2=0.1, 0.2, 0.5$, соответственно; 5 – $D_1=0.5$, $D_2=0.0$

первая из которых является точной, а вторая справедлива, по крайней мере, при малых D_2 . Как видно из (7), зависимость дисперсий от интенсивности флуктуаций D_1 является линейной; близка к линейной и зависимость от интенсивности D_2 при разумных значениях последней.

На рис. 1 показана зависимость стандартного отклонения численности хищников $\sigma_y = D_y^{1/2}$ от параметра β при различных значениях D_1, D_2 , которое, как и $\langle y \rangle$, имеет экстремум. Для сравнения приведена зависимость средней численности хищников от параметра β (кривая 1). Значения основных параметров системы, использованные в расчетах, результаты которых приведены на рисунках, собраны в таблице.

Таблица

Значения основных параметров системы для приведенных рисунков

рис. №	γ	β	μ	k	$\langle x \rangle$	$\langle y \rangle$
1	0.02	–	0.5	0.5	–	–
2	0.01	0.05	0.5	0.5	20.0	16.0
3	0.01	0.05	0.5	0.5	20.0	16.0
4	0.015	0.1	0.25	0.5	5.0	9.0
5	0.01	0.05	0.25	0.25	20.0	16.0

На рис. 2–4 кривые, помеченные буквой «а», относятся к характеристикам хищников.

2. В отсутствие флуктуаций $\eta(t)$ можно получить и более общие вероятностные характеристики системы. Для стационарных значений моментов общего вида стандартным путем приходим к соотношению

$$(m - \mu n + m^2 D) \langle x^m y^n \rangle - \beta m \langle x^{m-1} y^{n+1} \rangle + (k n \beta - \gamma m) \langle x^{m+1} y^n \rangle = 0, \quad (8)$$

$$m, n = 0, 1, \dots$$

Здесь и ниже $D = D_1$. Как показывает анализ (см. также [4]), стационарные вероятностные характеристики теперь являются статистически независимыми, что позволяет размыкать любые смешанные моменты в (8). Таким образом нетрудно получить следующие рекуррентные формулы для моментов численности популяций:

$$\langle x^{n+1} \rangle = (\langle x \rangle + nD/\gamma)\langle x^n \rangle, \quad \langle y^{n+1} \rangle = (\langle y \rangle + nkD/\gamma)\langle y^n \rangle, \quad (9)$$

$$\langle x^m y^n \rangle = \langle x^m \rangle \langle y^n \rangle, \quad m, n = 0, 1, \dots$$

С помощью аппарата марковских процессов нетрудно записать уравнение Фоккера – Планка для совместной плотности вероятности $W(x,y)$, а для его решения можно использовать статистическую независимость стационарных вероятностных характеристик. Заменяв в первом уравнении системы (1) переменную y на $\langle y \rangle$, получим, тем самым, статистически эквивалентное (только для стационарных характеристик x) стохастическое уравнение

$$Tdx/dt = \gamma(\langle x \rangle - x)x + \xi(t)x. \quad (10)$$

Решение соответствующего (10) стационарного уравнения Фоккера – Планка

$$Dd(xW_x)/dx = \gamma W_x(\langle x \rangle - x) \quad (11)$$

находится элементарно и имеет вид

$$W_x(x) = C_x x^{\langle x \rangle / D - 1} \exp(-\gamma x / D), \quad x > 0. \quad (12)$$

Подставив (12) в двумерное стационарное уравнение Фоккера – Планка, нетрудно получить и соответствующее решение для W_y :

$$W_y(y) = C_y y^{\langle y \rangle / (kD) - 1} \exp[-\gamma y / (kD)], \quad y > 0. \quad (13)$$

Как отмечалось выше, стационарные средние значения $\langle x \rangle$ и $\langle y \rangle$ не зависят от наличия флуктуаций параметров. На основании (12),(13) легко найти наиболее вероятные значения численностей популяций

$$x^* = \langle x \rangle - \bar{D}_x, \quad y^* = \langle y \rangle - \bar{D}_y, \quad (14)$$

где

$$\bar{D}_x = D_x / \langle x \rangle = D/\gamma, \quad \bar{D}_y = D_y / \langle y \rangle = kD/\gamma \quad (15)$$

нормированы на средние значения дисперсии численностей.

Зависимость вероятностных распределений (12),(13) от эффективной интенсивности шума D показана на рис. 2. С ростом D максимумы x^* , y^* сдвигаются влево, после чего у кривых появляются особенности в нуле. Появление этих особенностей означает, по-существу, что та или другая популяция оказывается в критическом режиме. Выполненный анализ позволяет установить условия «благоприятного» (некритического) стационарного существования сообщества в среде с флуктуациями трофического коэффициента.

Ограничения на введенный выше (см.(2)) параметр p , вытекающие из условий положительности значений x^* и y^* , соответственно имеют вид:

$$D < p, \quad p_1 < p < p_2, \quad (2a)$$

где $p_{1,2} = 1/2 [1 \mp (1-4\mu D)^{1/2}]$.

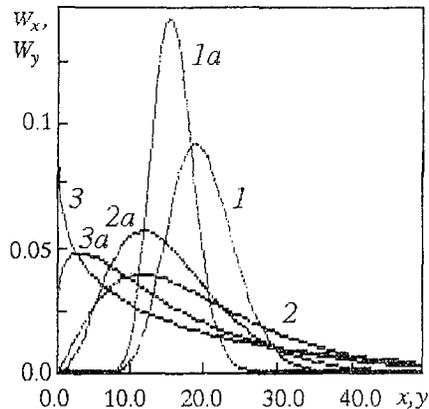


Рис. 2. Стационарные плотности вероятностей для различных значений эффективной интенсивности шума D : 1, 1a – 0.01, $x^*=19.0$, $y^*=16.0$; 2, 2a – 0.08, $x^*=12.0$, $y^*=12.0$; 3, 3a – 0.25, $x^*=0.0$, $y^*=3.0$

Следующие из (2а) ограничения на интенсивность флуктуаций таковы:

$$D < \min\{p, 1/(4\mu)\}. \quad (16)$$

Отметим, что при $p < 1/(4\mu)$ с ростом D сначала обращается в ноль x^* , затем y^* , а при противоположном неравенстве – наоборот. Кривая 3 на рис. 2 соответствует границе критического режима для жертв.

3. Попытаемся теперь рассмотреть процесс установления стационарных вероятностных характеристик системы. Ограничиваясь анализом лишь среднеквадратичных величин, запишем соответствующие уравнения релаксации

$$\begin{aligned} \langle x \rangle' &= (1 + D)\langle x \rangle - \gamma\langle x^2 \rangle - \beta\langle xy \rangle, \\ \langle y \rangle' &= k\beta\langle xy \rangle - \mu\langle y \rangle, \\ 1/2\langle x^2 \rangle' &= (1 + 2D)\langle x^2 \rangle - \gamma\langle x^3 \rangle - \beta\langle x^2 y \rangle, \\ 1/2\langle y^2 \rangle' &= k\beta\langle xy^2 \rangle - \mu\langle y^2 \rangle, \\ \langle xy \rangle' &= (1 + D - \mu)\langle xy \rangle + (k\beta - \gamma)\langle x^2 y \rangle - \beta\langle xy^2 \rangle. \end{aligned} \quad (17)$$

Здесь и ниже штрих – производная по безразмерному времени. В силу нелинейности исходных динамических уравнений система (17) не замкнута. Для ее замыкания можно, в принципе, использовать гауссово или высшие кумулянтные приближения [7], но поступим иначе. Поскольку в данном случае известны рекуррентные формулы для стационарных моментов, это целесообразно использовать для замыкания (17). Такой прием гарантирует, по крайней мере, правильную асимптотику релаксации искомым характеристикам. Разумеется, непосредственная подстановка формул (9) в правые части (17) обращает их в нуль, поэтому следует подставлять не сами стационарные значения моментов, а лишь «стационарные связи» между ними. Например, первую формулу из (9) для размыкания высших моментов x следует использовать в виде

$$\langle x^{n+1} \rangle = (\langle x \rangle + nD_x / \langle x \rangle) \langle x^n \rangle, \quad n = 1, 2, \dots \quad (9a)$$

Как показывает анализ, для расчета релаксации средних значений и дисперсий можно ограничиться численным решением следующей системы трех дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \langle x \rangle' &= (1 - D - \beta\langle y \rangle) \langle x \rangle - \gamma(\langle x \rangle \langle x \rangle + D_x), \\ \langle y \rangle' &= (k\beta\langle x \rangle - \mu) \langle y \rangle, \\ 1/2D_x' &= D_x [2D - \gamma(2D_x / \langle x \rangle + \langle x \rangle)] + D\langle x \rangle^2, \end{aligned} \quad (18)$$

дополненной «стационарной» формулой для D_y , вытекающей из (15),

$$D_y(t) = kD_x(t)\langle y(t) \rangle / \langle x(t) \rangle. \quad (18a)$$

Численный анализ системы (18), выполненный на ПЭВМ методом Рунге – Кутты показывает, что заметное влияние на релаксацию средних значений $\langle x(t) \rangle$, $\langle y(t) \rangle$ оказывают лишь достаточно сильные флуктуации $\xi(t)$. Это вполне естественно, поскольку на стационарные значения средних этот шум вообще не оказывает влияния. Как видно из рис. 3, 4, с ростом интенсивности шума увеличивается время релаксации колебаний численности, уменьшается период и подчеркивается их

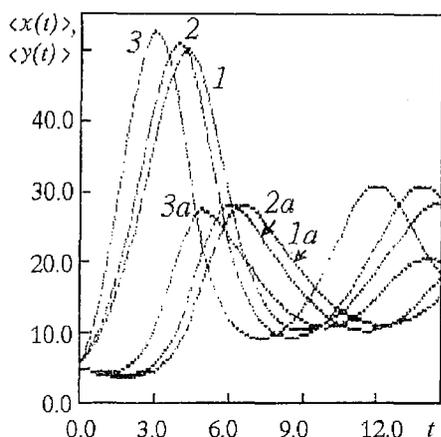


Рис. 3. Релаксация нестационарных средних численностей для $\langle x \rangle > \langle y \rangle$ (см. табл.) и для различных значений параметра D : 1, $1a - 0.0$; 2, $2a - 0.1$; 3, $3a - 0.5$; здесь и ниже t - безразмерное время

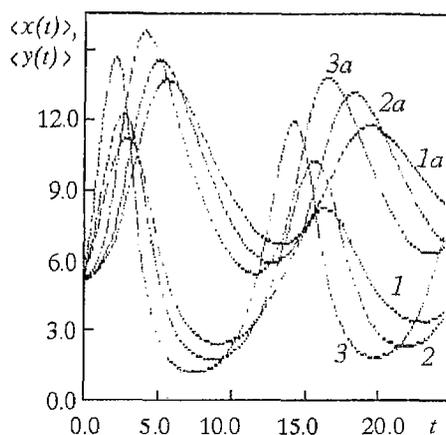


Рис. 4. Релаксация нестационарных средних численностей для $\langle x \rangle < \langle y \rangle$ (см. табл.) и для различных значений параметра D : 1, $1a - 0.0$; 2, $2a - 0.1$; 3, $3a - 0.4$

ангармоничность (см. рис. 4). Все эти эффекты заметны в области, где интенсивность шума D превышает ограничение (16). При очень сильных флуктуациях ($\bar{D}_x \gg x^*$) «раскачка» может стать значительной, но при этом сами средние значения фактически теряют информационный смысл, являясь меньше нормированных дисперсий.

Релаксация нормированной на $\langle x(t) \rangle$ дисперсии численности жертв приведена на рис. 5. Для сравнения здесь приведена релаксация нестационарного среднего значения (кривая I^*). Как видно из рисунка, установление даже нормированной на нестационарное среднее $\langle x(t) \rangle$ дисперсии имеет осцилляторный характер (если, конечно, таковой имеет релаксация соответствующего среднего). Расчет показывает, что ненормированная дисперсия $D_x(t)$ релаксирует по кривой, качественно подобной релаксации среднего значения, и время установления их примерно одинаково.

Как показывает численный анализ, установление дисперсии численности хищников $D_y(t)$ может быть адекватно описано выражением (18a). При этом практически все, сказанное выше о релаксации D_x , относится и к релаксации D_y .

Работа выполнена при поддержке Госкомитета РФ по высшему образованию (грант 95-0-8.3-36).

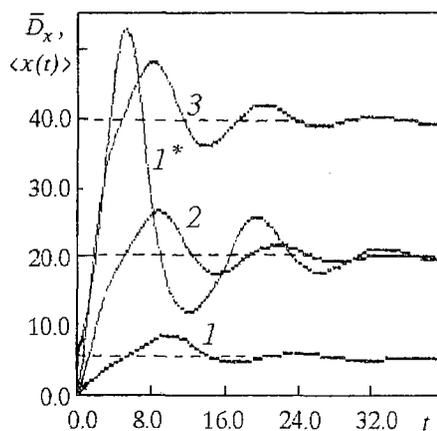


Рис. 5. Релаксация нормированной дисперсии численности жертв и релаксация нестационарной средней численности (кривая I^*) для различных значений параметра D : 1, $I^* - 0.05$; 2 - 0.2; 3 - 0.4; штриховые линии - точные значения стационарной дисперсии

Библиографический список

1. Рабинович М.И., Трубецков Д.И. Введение в теорию колебаний и волн. М.: Наука, 1984.
2. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
3. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987.
4. Диментберг М.Ф. Точные решения уравнения Фоккера – Планка – Колмогорова для некоторых многомерных динамических систем // ПММ. 1983. Т.47, вып.4. С. 5558.
5. Музычук О.В. Некоторые точные результаты для вероятностных характеристик стохастического уравнения Ферхюльста // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 1996. Т. 4, № 3. С. 19.
6. Музычук О.В. Нестационарные вероятностные характеристики стохастического уравнения Ферхюльста // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 1996. Т. 4, № 3. С. 26.
7. Малахов А.Н. Кумулянтный анализ негауссовых случайных процессов и их преобразований. М.: Сов. радио, 1978.

Нижегородская архитектурно-
строительная академия

Поступила в редакцию 19.03.97
после переработки 6.06.97

PROBABILITY CHARACTERISTICS OF «BEAST-SACRIFICE» SYSTEM WITH RANDOM FLUCTUATIONS OF PARAMETERS

O.V. Muzychuk

Well-known Lottky – Volterra scheme for self-regulated «beast-sacrifice» associations with random fluctuations of habitat conditions was considered. Fluctuations of parameters were supposed as the Gaussian delta-correlated stochastic processes. Stationary mean-square characteristics of populations numbers were obtained

The situation was considered in more detail when only trophical coefficient fluctuations of «sacrifices» take place. Stationary probability densities of populations numbers were investigated. Closed equations described relaxation of mean values and dispersions were obtained and solved by computer. It was obtained in particular, that when fluctuations of the trophical coefficient are too intensive, the system enters the critical regime, when maximums of probability densities move to zero. That time the relaxation scales for mean values and dispersions increase and the process of relaxation proceeds with essential oscillations.



Музычук Олег Владимирович – родился в городе Ярцево Смоленской области (1947). Окончил радиофизический факультет Горьковского университета (1970). После окончания работал на кафедре статистической радиофизики ГГУ, там же защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1978) в области исследования динамических систем с флуктуирующими параметрами. С 1978 года работает на кафедре физики Нижегородского архитектурно-строительного института. Автор примерно 40 статей в центральных журналах. Круг интересов – стохастические системы с интенсивными не дельта-коррелированными случайными силами.