

# Лекция 1

## РАЗЛИЧНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
факультет вычислительной математики и кибернетики.

**ВМК МГУ**  
*1 сентября, 2021г.*

## КОНТАКТНЫЕ ДАННЫЕ

После широкого внедрения аналитического подхода все естественные науки стали весьма тесно связаны с математикой. Сейчас уже невозможно себе представить открытие нового химического соединения, конструирование двигателя или описание фундаментальных физических принципов без использования "царицы наук". И даже, казалось бы такие далёкие от точных, науки как биология и экология не обходятся без применения математических принципов.

Математическая биология — это междисциплинарное направление науки, в котором объектом исследования являются биологические системы разного уровня организации, причём цель исследования тесно увязывается с решением некоторых определённых математических задач, составляющих предмет исследования.

За долгое время в сфере биологии было предложено множество различных аналитических моделей, описывающих широкий спектр процессов, начиная с вытеснения одного биологического вида другим и заканчивая предсказанием распространения эпидемии в отдельно взятом сообществе. Особую роль среди математико-биологических моделей играют модели популяционной динамики. Рассмотрим некоторые из них, чтобы проследить общую тенденцию: усложнение модели в угоду более точного описания реального мира.

Математическая биология активно использует также и методы прикладной математики, включая математическое моделирование биологических процессов и явлений. Важнейшую роль при этом играет использование компьютеров.

В отличие от чисто математических наук, в математической биологии результатам исследования придаётся биологическая интерпретация.

Биологическая основа явилась *побудительной мотивацией* к созданию новых математических теорий, которые обогатили саму математику. Можно вспомнить

- 1 ветвящиеся случайные процессы,
- 2 процессы рождения и гибели,
- 3 диффузионные процессы,
- 4 метод бегущих волн
- 5 системы с кросс-диффузией в уравнениях с частными производными,
- 6 новые типы краевых задач для уравнения переноса,
- 7 эволюционную теорию игр
- 8 системы репликаторных уравнений.

Основы современной статистики были заложены Р. Фишером, который также изучал биологические проблемы.

С другой стороны, применение математических методов способствовало более глубокому пониманию многих биологических процессов.

Экология, являющаяся принципиально синтетической (или, как сейчас принято говорить, системной) наукой, использует самые разнообразные методы. И вполне естественно, что один из самых мощных методов современного естествознания — математический метод — стал широко применяться для решения экологических проблем. Возникла и бурно развивается новая наука — математическая экология.

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

Модель — это копия объекта, в некотором смысле «более удобная», допускающая манипуляции в пространстве и во времени.

При моделировании, выборе и формулировке модели, определяющими обстоятельствами являются: объект, метод моделирования, цель.

Пример. Фотография квартиры.



Любая модель это идеализация реальности, обычно довольно значительная. Реальные популяции это множества дискретных объектов, каждый из которых обладает своими собственными чертами, имеет свои собственные пространственные координаты и свойства. Мы заменяем такие множества дискретных объектов полностью детерминированными динамическими системами (системами уравнений). Далее проводится анализ решения этих систем при всех возможных значениях входящих в систему параметров. Полученная информация интерпретируется в терминах исходной биологической системы.

Естественный вопрос как соотносятся математические модели и реальные системы? Насколько точно можно описать сложные биологические системы с помощью простых (или не очень) математических соотношений? Однозначного ответа на эти вопросы не существует. Построение математической модели это поиск компромисса между учётом как можно большего числа факторов реального процесса и возможностью последующего анализа полученной математической модели.



## Цели моделирования:

- Выяснение механизмов взаимодействия элементов системы.
- Идентификация и верификация параметров модели по экспериментальным данным.
- Оценка устойчивости системы (модели).
- Прогноз поведения системы при различных внешних воздействиях, различных способах управления и прочее.
- Оптимальное управление системой в соответствии с выбранным критерием оптимальности.

Никакая модель не может учесть абсолютно все факторы. Но правильно разработанная модель отличается тем, что позволяет учесть наиболее существенные из них.

Математические модели, можно грубо классифицировать на

- конечномерные с дискретным временем (разностные уравнения),
- конечномерные с непрерывным временем (системы обыкновенных дифференциальных уравнений) и
- бесконечномерные (уравнения в частных производных и интегро-дифференциальные уравнения).

Все это классы, отражающие последовательные стадии точного отображения биологической реальности.

Важным разделением моделей математической биологии является также разделение на детерминированные и стохастические модели.

- Модель называется детерминированной, если прошлые и будущие события в ней определяются состоянием в настоящее время. Процессы в ней выдают уникальный и предопределённый результат для заданных входных данных;
- Процессы называются полудетерминированными (необратимыми), если настоящее состояние в них определяет только будущее, но не прошлое;
- Стохастические модели предполагают наличие элемента неопределенности, учитывают возможное вероятностное распределение значений факторов и параметров, определяющих развитие ситуации.

## ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

По меткому выражению Р. Шеннона (1978) имитационное моделирование — это нечто промежуточное между искусством и наукой, направление, появление которого целиком обязано бурному росту возможностей вычислительной техники.

Суть имитационного моделирования заключается в исследовании сложной математической модели с помощью вычислительных экспериментов и обработки результатов этих экспериментов. При этом, как правило, создатели имитационной модели пытаются максимально использовать всю имеющуюся информацию об объекте моделирования, как количественную, так и качественную.

Грубо говоря, процесс построения имитационной модели можно представить следующим образом. Мы записываем в любом доступном для компьютера формализованном виде (в виде уравнений, графиков, логических соотношений, вероятностных законов) все, что знаем о системе, а потом проигрываем на компьютере варианты того, что может дать совокупность этих знаний при тех или иных значениях внешних и внутренних параметров системы.

## ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

Если вопросы, задаваемые нами модели, относятся не к выяснению фундаментальных законов и причин, определяющих динамику реальной системы, а к поведенческому анализу системы, как правило, выполняемому в практических целях, имитационная модель оказывается исключительно полезной.

Особенно привлекательным оказалось применение имитационных моделей для описания экологических систем — необычайно сложных образований, включающих множество биологических, геологических, метеорологических и прочих факторов. Благодаря возможности проигрывать различные «сценарии» поведения и управления имитационная модель может быть успешно использована для выбора оптимальной стратегии эксплуатации природной экосистемы или оптимального способа создания искусственной экосистемы.

При создании имитационной модели можно позволить себе высокую степень подробности при выборе переменных и параметров модели. При этом модель может получиться разной у различных авторов, поскольку точные формальные правила ее построения отсутствуют.

## ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

Основные этапы построения имитационной модели следующие.

- Формулируются основные вопросы о поведении сложной системы, ответы на которые мы хотели бы получить. В соответствии с задачами моделирования задается вектор состояния системы.
- Вводится системное время, моделирующее ход времени в реальной системе. Временной шаг модели также определяется целями моделирования.
- Производится декомпозиция системы на отдельные блоки, связанные друг с другом, но обладающие относительной независимостью. Для каждого блока определяют, какие компоненты вектора состояния должны преобразовываться в процессе его функционирования.
- Производятся верификация имитационной модели в целом и проверка её адекватности. Этот процесс ещё менее может быть формализован, чем верификация отдельных блоков. Здесь решающими оказываются знания экспертов-специалистов, хорошо знающих реальную систему.

## ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

На каждом из этапов могут возникнуть трудности, для преодоления которых необходимо перестраивать модель, расширять список фазовых переменных, уточнять вид их взаимодействий. По существу, создание имитационной модели включает путь последовательных приближений, в процессе которых получается новая информация об объекте моделирования, совершенствуется система наблюдений, проверяются гипотезы о механизмах тех или иных процессов в рамках общей имитационной системы.

Таким образом, основные задачи имитационного моделирования:

- проверка гипотез о взаимодействии отдельных элементов и подсистем;
- прогноз поведения при изменении внутренних характеристик и внешних условий;
- оптимизация управления.

Ясно, что разработка имитационной модели сложной системы и работа с этой моделью требуют усилий целого коллектива специалистов, как в области машинной математики, так и в предметной области.

## Модель Фибоначчи

Самой первой моделью популяционной динамики является знаменитая последовательность Фибоначчи. Напомним, что данная последовательность начинается с элементов  $p_1 = 1$ ,  $p_2 = 1$  и полностью определяется следующим законом:

$$p_{n+2} = p_n + p_{n+1}, \quad n \in \mathbb{N}.$$

Этот ряд чисел приведён в труде Леонардо из Пизы (XIII век) и описывает количество пар кроликов, начинающих размножаться со второго месяца и дающих потомство каждый месяц в виде ещё одной пары кроликов. Достаточно простая концепция привела к серьёзным аналитическим результатам, выходящим далеко за рамки биологической постановки задачи (например, широко известно, что отношение двух соседних элементов последовательности стремится к золотому сечению). Однако именно задача популяционной динамики стала основой для подобного рода изысканий.



## Модель Мальтуса

Следующей не менее известной попыткой предсказания численности некоторого биологического сообщества является уравнение Томаса Мальтуса. Он применил более общие рассуждения и пришёл к более близким к реальности результатам.

Рассмотрим изолированную популяцию, находящуюся в неизменных условиях и не подвергающуюся внешнему воздействию. Если нас интересует только временная динамика, то состояние системы можно полностью описать единственным числом например, численностью популяции в момент времени  $t$ . Модели, не учитывающие пространственную организацию популяции, называются *локальными* или с *полным перемешиванием*, (*well-mixed*) моделями.

## Модель Мальтуса

Вообще говоря, скорость изменения численности популяции (если не брать во внимание миграционные процессы) напрямую зависит от количества умерших и количества рождённых особей. Мальтус предположил, что обе этих величины пропорциональны текущей численности сообщества. Таким образом, если предположить, что популяция равномерно распределена в пространстве, все особи в популяции одинаковы, поколения перекрываются, а численность или плотность популяции  $N(t)$  — непрерывная дифференцируемая функция, то динамика изменения  $N(t)$  может быть описана уравнением

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN = \alpha N, \quad \alpha = b - d, \quad (1)$$

где  $b$  и  $d$  — рождаемость и смертность соответственно, которые могут зависеть от  $N$  и от  $t$ .

При  $b - d = \alpha = \text{const} > 0$  мы получаем хорошо известный закон экспоненциального роста численности популяции в неограниченной среде (закон Мальтуса).

Действительно, решением уравнения (1) является следующая функция:

$$N(t) = N(0)e^{(b-d)t}, \quad (2)$$

Видно, что при  $\alpha > 0$  численность бесконечно (и экспоненциально по времени) растёт, при  $\alpha < 0$  — стремится к нулю, а при  $\alpha = 0$  — не меняется во времени. И хоть при некоторых идеальных условиях в отдельно взятых сообществах действительно может наблюдаться экспоненциальный рост, всё же в подавляющем большинстве случаев описанный закон не является сколь-либо адекватным реальной ситуации. Экспоненциальная убыль популяции также наблюдается редко. В случае же  $\alpha = 0$  система становится неустойчивой к внешним воздействиям, а учитывая, что в массе своей экологические системы достаточно устойчивы, находясь в равновесии, выходит, что и этот вариант весьма далёк от реальности. И всё же, несмотря на недостатки, данная модель позволяет получить некоторые оценки на численность отдельных сообществ на определённом промежутке времени.

Однако эффект неограниченного экспоненциального роста популяции в природе, где ресурсы, обеспечивающие этот рост, ограничены, не наблюдается. Как правило, численность популяции в заданной среде ограничена некоторой величиной  $K$ , называемой ёмкостью среды: при  $t \rightarrow \infty$   $N(t) \rightarrow K$ . Модели, учитывающие в какой-то степени это обстоятельство, появились позже. Например, в 1825 г. Б. Гомпертц рассмотрел следующую модель, описывающую эффект «насыщения»:

$$\frac{dN}{dt} = -(b - d) \cdot N \cdot \frac{\ln(N/K)}{\ln K}.$$

Эксперименты с животными показали, что насыщение наступает существенно быстрее, чем это следует из решения

$$N(t) = Ke^{\ln(N(0)/K)} e^{-(b-d)t/\ln K}$$

этого уравнения.

В попытке выявить причину проблем модели Мальтуса, Альфред Лотка — один из основоположников математической биологии — в 1925 году предложил иную концепцию, обобщающую идеи предшественников. Суть его подхода заключается в следующем: если в реальном мире мы не наблюдаем экспоненциальных процессов, то, возможно, в уравнении Мальтуса коэффициент  $\alpha$  не является константой, а зависит от  $N$ , то есть

$$\frac{dN}{dt} = \alpha(N)N.$$

Разложим функцию  $\alpha(N)$  в окрестности нуля в ряд Тейлора, отбросив слагаемые порядка малости выше второго. Получим

$$\frac{dN}{dt} = N(a + bN) = aN + bN^2,$$

где  $a \equiv \text{const}$  и  $b \equiv \text{const}$ .

Логично предположить, что  $a > 0$ , а  $b < 0$ , поскольку в остальных случаях мы получим решение, растущее или убывающее быстрее экспоненты в окрестности нуля, что, как мы уже заметили, не является реалистичным сценарием. Переобозначив константы,  $a = r$ ,  $b = -\frac{r}{K}$  запишем полученное соотношение в виде так называемого логистического уравнения, в котором его записывал и сам Лотка:

$$\frac{dN}{dt} = rN \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (3)$$

Здесь  $r$  — положительная константа, описывающая потенциальную ёмкость экологической системы, определяющуюся доступным количеством ресурсов, а  $K$  — также положительная константа, задающая предельно возможную численность популяции на ареале обитания.

Решением уравнения (3) является сигмоида, то есть функция вида

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}, \quad (4)$$

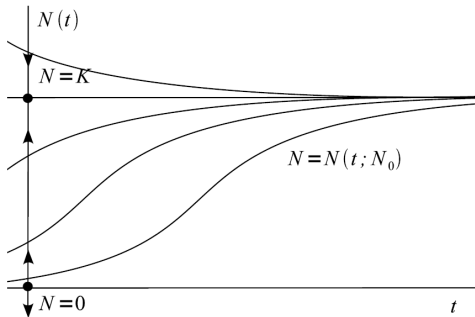
где  $N_0 = N(0)$  — численность сообщества в момент времени  $t = 0$ . График этой функции также иногда называют логистической кривой (от французского "logistique" — искусство вычислять).

Интересно, что применять логистический закон к описанию динамики популяций начал ещё Пьер-Франсуа Ферхюльст в XVIII веке, однако делал он это без какого-либо аналитического фундамента, в то время как Альфред Лотка впервые дал строгое математическое обоснование данной идее.

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

Когда  $N(t)$  мало, то  $\frac{dN}{dt} \approx rN$ , и  $N$  растёт экспоненциально. Параметр  $K$  интерпретируется как *потенциальная ёмкость экологической системы*, которая определяется доступным количеством ресурсов. Величина  $K$  определяет предельное значение численности популяции. Это можно увидеть, если устремить в (4) время к бесконечности:

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} K.$$





В некоторых случаях для описания роста численности популяции используется обобщённое логистическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\alpha \right), \quad N(0) = N_0 > 0, \quad \alpha > 0.$$

Решение этого уравнения задаётся формулой

$$N(t) = K \cdot \left( \frac{N_0^\alpha}{N_0^\alpha + (K^\alpha - N_0^\alpha)e^{-r\alpha t}} \right) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} K.$$

У логистического уравнения много недостатков. В частности, точка перегиба логистической кривой всегда имеет координату  $K/2$ , что противоречит многим реальным наблюдениям. Однако как приближённое описание биологических систем данная функция может быть применима.

Вообще говоря, любая модель (будь то биологическая, физическая или другая) является лишь приближением реального мира. И чем ближе мы хотим приблизиться к реальности, тем сложнее становится модель (это видно даже на приведённых выше трёх примерах). Попытаемся прийти к более реалистичным данным, усложнив модель. Всюду до этого мы рассматривали динамику уединённого вида, однако в реальном мире невозможно найти такой вид: биосфера пронизана межвидовыми взаимодействиями. Одним из самых ярких примеров данного рода взаимодействий является взаимодействие хищника и жертвы.

## Модель Лотки-Вольтерры – хищники и жертвы

Исторически одной из первых математических моделей взаимодействующих популяций (хищников и жертв) была система двух нелинейных дифференциальных уравнений, предложенная Альфредом Лоткой и Вито Вольтеррой в середине 20-х годов прошлого века. Данная модель описывает взаимодействие двух видов, один из которых является хищником, а другой — жертвой.

Рассмотрим некоторый ареал обитания, в котором присутствует в избытке корма для некоторого травоядного вида. Численность популяции этого вида будем обозначать за  $x$ . Ввиду предположения о неограниченности корма численность данного вида описывается уравнением Мальтуса (2) с параметром  $\alpha > 0$  (при этом мы дополнительно предполагаем, что миграция отсутствует). Рассмотрим также популяцию хищников, чью численность мы будем обозначать за  $y$ . Пищей для хищников являются представители обозначенного выше травоядного вида, поэтому в их отсутствие популяция хищного вида также описывается уравнением Мальтуса (2), но уже с отрицательным параметром  $\alpha = -\beta < 0$ .

## Модель Лотки-Вольтерры – хищники и жертвы

Теперь предположим, что оба вида делят между собой один и тот же ареал, а миграция хищников также равна нулю. Теперь нам необходимо дополнить описание модели. Логично предположить, что особи видов встречаются друг с другом с вероятностью пропорциональной величине  $xu$ . Во время данной встречи хищники поедают жертв, при этом сытые хищники способны к воспроизводству. Будем обозначать соответствующие этим событиям коэффициенты пропорциональности за  $\gamma > 0$  и  $\delta > 0$ . Таким образом, результирующая система уравнений, описывающая динамику популяций хищников и жертв, имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x - \gamma xy, \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y + \delta xy. \end{cases} \quad (5)$$

## Модель Лотки-Вольтерры – хищники и жертвы

Основные предположения, положенные в основу этой системы, характеризуются следующими гипотезами: в отсутствии хищников жертвы размножаются неограниченно ( $\frac{dx}{dt} = \alpha x$ ); хищники в отсутствии жертв вымирают ( $\frac{dy}{dt} = -\beta y$ ); слагаемые, пропорциональные члену  $xy$ , рассматриваются как превращение энергии одного источника в энергию другого (эффект влияния популяции хищников на популяцию жертв заключается в уменьшении относительной скорости прироста численности жертв на величину, пропорциональную численности хищников).

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

## Модель Лотки-Вольтерры – хищники и жертвы

Утверждение (*Принцип Вольтерры*). Если в системе хищник-жертва, описываемой моделью (3), оба вида истребляются равномерно и пропорционально числу их индивидуумов, то среднее число жертв возрастает, а среднее число хищников убывает.

Описанный выше эффект наблюдается в природе. Например, во время первой мировой войны лов рыбы в Адриатическом море был сильно сокращен, что, к удивлению биологов, привело к увеличению числа хищников и увеличению числа жертв (указанный факт стал одним из побудительных мотивов записать и проанализировать модель (3)). Кроме всего прочего, принцип Вольтерры показывает двойственный характер применения средств от насекомых (инсектицидов) для сохранения урожая на полях. Почти все такие химические вещества действуют не только на вредителей, но и на их естественных врагов, что зачастую приводит к увеличению числа вредителей и уменьшению, например, числа птиц, питающихся этими вредителями. Отметим также, что принцип Вольтерры впервые теоретически показал, что в экосистеме «хищник-жертва» популяция жертв более чувствительна к процессу пропорционального уменьшения особей в популяции.

## Модель Лотки-Вольтерры – хищники и жертвы

Альфред Лотка вывел и исследовал данную систему уравнений в 1925 году. Независимо от него в 1926 году такую же систему уравнений получил другой выдающийся математик и один из основоположников математической биологии Вито Вольтерра. В связи с этим система уравнений (5) носит название системы Лотки–Вольтерры. Описанную модель часто называют моделью "хищник–жертва", однако она применима не только для описания динамики популяции хищников и жертв. С её помощью можно описывать взаимодействия паразитов и хозяина и даже некоторые химические процессы. Данная модель стала основным толчком развития математической биологии в первой половине XX века, поскольку относительно точно описывала довольно сложную биологическую ситуацию. Скорее всего, это самая известная из существующих биологических моделей. Как видно, аналитический подход снова стал более сложным: теперь необходимо иметь дело с системой нелинейных дифференциальных уравнений.

Несмотря на все преимущества модели Лотки–Вольтерры она (как и все описанные до неё модели) имеет один существенный недостаток — пространственную гомогенность. Иными словами, в рамках модели мы не принимаем во внимание влияние пространственных характеристик сообщества на его численность, а это может играть решающую роль. Конкретно, в реальности жертвы могут встречать хищников с частотой непропорциональной произведению их численностей. Типичный пример — быстрые жертвы. Они могут успешно избегать хищников, даже если те максимально агрессивны. В итоге, данное поведение жертв будет приводить к их кластеризации, группированию в разных частях ареала обитания, и говорить о пространственной гомогенности мы уже никак не сможем.



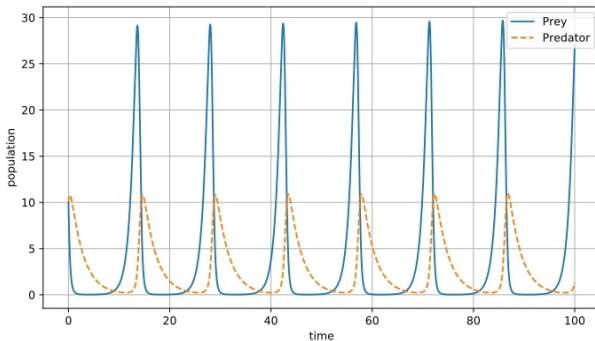
Серьезным недостатком рассмотренной модели Вольтерра является также неустойчивость решений по отношению к малым случайным воздействиям, приводящим к изменению переменных. Кроме того, в силу «негрубости» этой системы произвольно малое изменение вида правых частей уравнений (величин параметров системы) приведет к изменению типа особой точки и, следовательно, к изменению характера фазовых траекторий.

Поскольку природные системы подвергаются огромному количеству случайных воздействий, реалистическая модель должна быть по отношению к ним устойчивой. Поэтому негрубые системы не могут давать адекватное описание природных явлений.

Различные модификации рассмотренной нами системы, изученные самим Вольтерра и другими авторами, лишены этих недостатков.

При определенных наборах параметров модель Вольтерра сходится к циклическому изменению численности популяций, при этом численность одного из вида проходит через экстремально малое значение, что должно приводить к вымиранию. Решением этой проблемы является моделирование дискретности и стохастичности популяции. Самой простой моделью, учитывающей дискретность численности и случайность изменения численности, является цепь Маркова.

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ



Пример. Восстановление практически вымершей популяции.

- Процессы Маркова
  - Цепи Маркова с непрерывным временем
  - Графовые и матричные представления
- Переходные и стационарные решения
- Процессы рождения и Пуассоновский процесс
- Процессы гибели
- Процессы рождения и гибели
- Цепи Маркова с дискретным временем

## ПРОЦЕСС МАРКОВА

- Стохастический процесс  $p_i(t) = P(X(t) = i)$
- Процесс является процессом Маркова, если будущее состояние процесса зависит только от текущего, и не зависит от предыдущих — **свойство Маркова**
- $P(X(t_{n+1}) = j | X(t_n) = i, X(t_{n-1}) = m, \dots, X(t_0) = n) = P(X(t_{n+1}) = j | X(t_n) = i)$

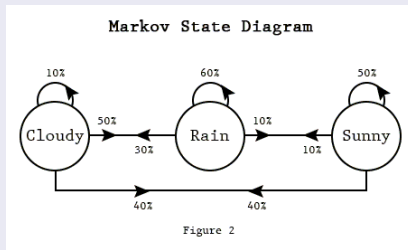
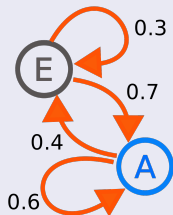
## ОДНОРОДНЫЙ ПРОЦЕСС МАРКОВА

- Однородный процесс Маркова: вероятность перехода между состояниями не зависит от сдвига по времени и зависит только от интервала.
- $P(X(t_{n+1}) = j | X(t_n) = i) = p_{ij}(t_{n+1} - t_n)$

## ЦЕПЬ МАРКОВА

- Конечное либо счетное число состояний
- Однородная цепь Маркова представима в виде графа.
  - Состояния цепи Маркова — узлы графа
  - Переходы между состояниями — ребра графа

## ПРИМЕРЫ



## Однородная цепь Маркова с непрерывным временем

- Переход между состояниями может произойти в любой момент времени
- Вероятность изменения состояния зависит только от интервала времени
- $P(X(t_{n+1}) = j | X(t_n) = i) = p_{ij}(t_{n+1} - t_n)$
- Время, проведенное в каждом состоянии, должно иметь экспоненциальное распределение для удовлетворения свойства Маркова (отсутствие памяти)
- Цепь Маркова характеризуется интенсивностями потоков переходов
- $q_{ij} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{P(X(t+\Delta t)=j | X(t)=i)}{\Delta t}$
- $q_{ii} = - \sum_{i \neq j} q_{ij}$  - для удобства вычислений

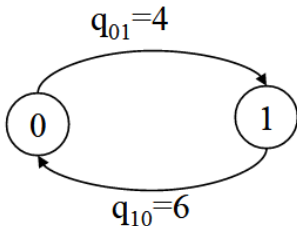
# Цепь Маркова с непрерывным временем

## Матрица перехода

Однородная цепь Маркова с непрерывным временем полностью описывается матрицей плотностей потоков перехода между состояниями.

$$Q = \begin{bmatrix} q_{00} & q_{01} & \dots & q_{0M} \\ q_{10} & q_{11} & \dots & q_{1M} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ q_{M0} & q_{M1} & \dots & q_{MM} \end{bmatrix}$$

## ПРИМЕР - цепь Маркова с двумя состояниями



$$Q = \begin{bmatrix} -4 & 4 \\ 6 & -6 \end{bmatrix}$$



## ПЕРЕХОДНЫЕ РЕШЕНИЯ

Нас интересует распределение вероятностей каждого состояния, зависящее от времени.

$\bar{p}(t) = \{p_0(t), p_1(t), p_2(t), \dots\}$  — распределение вероятностей нахождения процесса в состоянии  $i$  в момент времени  $t$ , при заданном начальном распределении  $\bar{p}(0)$

$$q_{ij} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{P(X(t + \Delta t) = j | X(t) = i)}{\Delta t} \Rightarrow \\ \Rightarrow P(X(t + \Delta t) = j | X(t) = i) = q_{ij} \Delta t + o(\Delta t)$$

$$p_i(t + \Delta t) = p_i(t) - \underbrace{p_i(t) \sum_{j \neq i} q_{ij} \Delta t}_{\text{Уходим из } i} + \underbrace{\sum_{j \neq i} p_j(t) q_{ji} \Delta t}_{\text{Попадаем в } i} + o(\Delta t)$$

## ПЕРЕХОДНЫЕ РЕШЕНИЯ

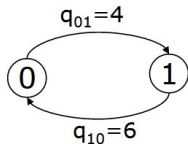
$$\begin{aligned} p_i(t + \Delta t) - p_i(t) &= p_i(t)q_{ii} + \sum_{i \neq j} p_j(t)q_{ij}\Delta t + o(\Delta t) = \\ &= \sum_j p_j(t)q_{ij}\Delta t + o(\Delta t) \left( q_{ii} = - \sum_{i \neq j} q_{ij} \right) \end{aligned}$$

$$\frac{p_i(t + \Delta t) - p_i(t)}{\Delta t} = \sum_j p_j(t)q_{ij} + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t} \Rightarrow \frac{dp_i(t)}{dt} = \sum_j p_j(t)q_{ij}$$

$$\frac{d\bar{p}(t)}{dt} = \bar{p}(t)\mathbf{Q} \Rightarrow \bar{p}(t) = \bar{p}(0)e^{\mathbf{Q}t} \text{ — переходное решение}$$

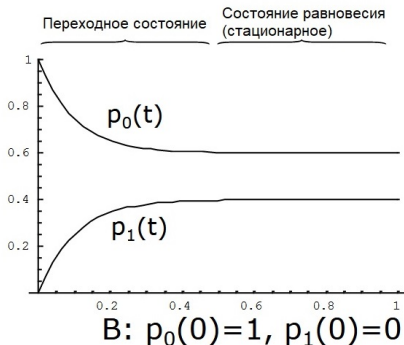
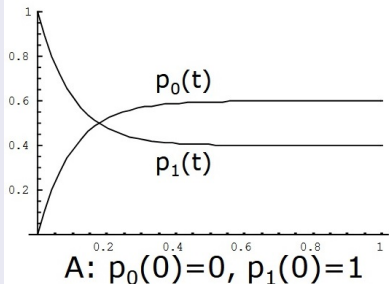
# Цепь Маркова с непрерывным временем

## ПРИМЕР



$$Q = \begin{bmatrix} -4 & 4 \\ 6 & -6 \end{bmatrix}$$

$$\bar{p}(t)Q = \frac{d\bar{p}(t)}{dt}$$
$$\bar{p}(t) = \bar{p}(0) \cdot e^{Qt}$$



## ОПРЕДЕЛЕНИЕ

Распределение состояний является стационарным, если:

- Существует предел  $\bar{p} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{p}(t)$
- $\bar{p}$  не зависит от  $\bar{p}(0)$

## СВОЙСТВА

Стационарное решение должно удовлетворять:

$$\frac{d\bar{p}(t)}{dt} = \bar{p}(t)\mathbf{Q} = 0, \quad \sum p_i(t) = 1$$

Заметим, что ранг матрицы перехода  $\mathbf{Q}$  размерности  $M \times M$  всегда равен  $M - 1$

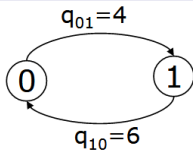
# Цепь Маркова с непрерывным временем

## ПРИМЕР

Общий вид матрицы перехода:

$$Q = \begin{bmatrix} q_{00} & q_{01} & \dots & q_{0M} \\ q_{10} & q_{11} & \dots & q_{1M} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ q_{M0} & q_{M1} & \dots & q_{MM} \end{bmatrix}$$

Решение для цепи Маркова с непрерывным временем и двумя состояниями:



$$[p_0, p_1] \begin{bmatrix} -4 & 4 \\ 6 & -6 \end{bmatrix} = [0, 0], \quad p_0 + p_1 = 1$$

---

$$p_0 = 0.6, \quad p_1 = 0.4$$

## СУЩЕСТВОВАНИЕ РЕШЕНИЙ

Стационарное решение существует, если:

- Цепь Маркова неприводима (существует путь из любого состояния в любое другое)
- Есть положительное решение для  $\bar{p}Q = 0$ ,  $(\bar{p}, \mathbf{1}) = 1$

Эквивалентное условие:

- Цепь Маркова неприводима
- Среднее время возврата конечно для каждого состояния

Неприводимые цепи Маркова с конечным числом состояний всегда имеют стационарное решение.

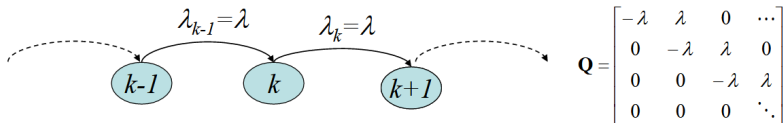
Цепи Маркова со стационарным решением также эргодичны:

- $p_i$  определяет долю времени, которое конкретная реализация проводит в состоянии  $i$
- Вероятность того, что случайная реализация в момент времени  $t$  находится в состоянии  $i$  также равна  $p_i$

# Цепь Маркова с непрерывным временем

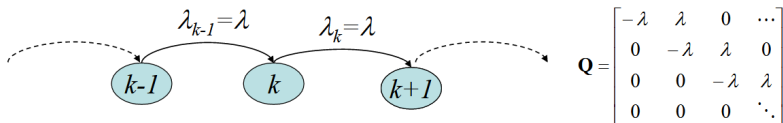
## ПРОЦЕСС РОЖДЕНИЯ

- Переходы возможны только в соседнее состояние
- Интенсивность рождения не зависит от состояния  $\lambda_i = \lambda$
- Нет стационарного решения
- Переходное решение  $p_k(t)$  описывает вероятность нахождения в состоянии  $k$  в момент времени  $t$  и количество событий на момент времени  $t$ .



# ЦЕПЬ МАРКОВА С НЕПРЕРЫВНЫМ ВРЕМЕНЕМ

## ПРОЦЕСС РОЖДЕНИЯ



$$\bar{p}'(t) = \bar{p}(t)Q, \quad p_0(0) = 1, \quad p_k(0) = 0 \quad \forall k \neq 0$$

$$p_0'(t) = -\lambda p_0(t) \quad \Rightarrow \quad p_0(t) = e^{-\lambda t}$$

$$p_1'(t) = \lambda p_0(t) - \lambda p_1(t) \quad \Rightarrow \quad p_1(t) = \lambda t e^{-\lambda t}$$

$$p_k'(t) = \lambda p_{k-1}(t) - \lambda p_k(t) \quad \Rightarrow \quad p_k(t) = \frac{(\lambda t)^k}{k!} e^{-\lambda t}$$

Чистый процесс рождения - на самом деле простой Пуассоновский процесс! Время между переходами между состояниями распределено показательнo  $t \sim \text{Exp}(\lambda)$



## ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПУАССОНОВСКОГО ПРОЦЕССА

Следующие определения эквивалентны для Пуассоновского процесса:

- 1 Процесс рождения с интенсивностью  $\lambda$
- 2 Число событий в интервале  $(0, t]$  имеет распределение Пуассона с параметром  $\lambda t$
- 3 Интервалы между событиями распределены показательно с параметром  $\lambda$ ;  $P(X < t) = 1 - e^{-\lambda t}$

## ПРОЦЕСС СМЕРТИ

- Бесконечное число состояний
- Переходы возможны только в соседнее состояние
- Интенсивность смерти не зависит от состояния  $\mu_i = \mu$
- Процесс смерти эквивалентен Пуассоновскому до достижения нулевого состояния
- Интервалы между событиями распределены показательно с параметром  $\mu$

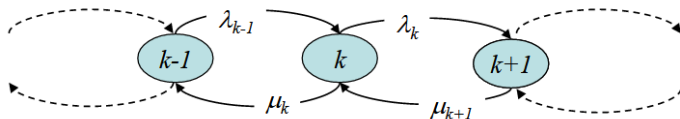
# ЦЕПЬ МАРКОВА С НЕПРЕРЫВНЫМ ВРЕМЕНЕМ

## ПРОЦЕСС РОЖДЕНИЯ И СМЕРТИ

Переходы возможны только в соседнее состояние:

- $i \rightarrow i + 1$  с интенсивностью  $\lambda_i$
- $i \rightarrow i - 1$  с интенсивностью  $\mu_i$

Из состояния  $k$  мы можем попасть только в  $k + 1$  и  $k - 1$ , следовательно время в этом состоянии будет наименьшим из времени до рождения или смерти.



$$Q = \begin{bmatrix} -\sum q_{0j} & q_{01} & q_{02} & \dots \\ q_{10} & -\sum q_{1j} & q_{12} & \dots \\ q_{20} & q_{21} & -\sum q_{2j} & \dots \\ \vdots & & & \ddots \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\lambda_0 & \lambda_0 & 0 & \dots \\ \mu_1 & -(\lambda_1 + \mu_1) & \lambda_1 & 0 \\ 0 & \mu_2 & -(\lambda_2 + \mu_2) & \lambda_2 \\ & & & \ddots \end{bmatrix}$$

## ПРОЦЕСС РОЖДЕНИЯ И СМЕРТИ

Время рождения и смерти распределены показательно, следовательно время удержания состояния  $k$  будет иметь показательное распределение с параметром  $\lambda_k + \mu_k$

## РЕШЕНИЕ ДЛЯ СОСТОЯНИЯ РАВНОВЕСИЯ

$$p_k = \prod_{i=0}^{k-1} \frac{\lambda_i}{\mu_{i+1}} p_0$$

$$p_0 = \frac{1}{1 - \sum_{k=1}^{\infty} \prod_{i=0}^{k-1} \frac{\lambda_i}{\mu_{i+1}}}$$

## Задачи

- 1 Найти стационарное решение для цепей Маркова на вступительном слайде (38)
- 2 Показать, что для процесса рождения с параметрами  $\lambda_k = 2^k$  ожидаемое число событий за любой интервал времени бесконечно
- 3 Найти стационарное решение для процесса рождения и смерти с параметрами  $\lambda_k = \lambda, \mu_k = \mu$
- 4 Процесс рождения и смерти можно рассматривать как очередь задач. Показать, что при росте утилизации (время, которое проведено не в нулевом состоянии), ожидаемый размер очереди стремится к бесконечности

## ДЕМОНСТРАЦИЯ

[https://demonstrations.wolfram.com/  
SimulatingTheBirthDeathProcess/](https://demonstrations.wolfram.com/SimulatingTheBirthDeathProcess/)

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ❶ Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. «Динамические системы и модели биологии», М. 2010;
- ❷ Л.А. Петросян, В.В. Захаров «Введение в математическую экологию», Ленинград, 1986;
- ❸ Ризниченко Г.Ю. «Лекции по математическим моделям в биологии», РХД, 2002;
- ❹ Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. «Устойчивость биологических сообществ», М.:Наука, 1978.