

УДК: 519.8

Параметрический анализ стохастической модели «хищник–жертва» с учетом конкуренции двух типов

Е. П. Абрамова^a, Т. В. Рязанова^b

Уральский федеральный университет,
Россия, 620000, г. Екатеринбург, ул. Ленина, д. 51

E-mail: ^a cat.epa.69@gmail.com, ^b tatjana.ryazanova@urfu.ru

Получено 01.06.2016.

Принято к публикации 01.06.2016.

В работе рассматривается популяционная модель типа «хищник–жертва» с учетом конкуренции жертв и конкуренции хищников за отличные от жертв ресурсы. Проводится анализ существования и устойчивости аттракторов модели, строятся бифуркационная диаграмма и типичные фазовые портреты. Для стохастической модели исследуется чувствительность аттракторов на основе теории функции стохастической чувствительности. С использованием аппарата доверительных областей (эллипсов для равновесий и полос – для цикла), изучаются стохастические феномены: переходы типа «равновесие → равновесие», «цикл → равновесие», генерация большеамплитудных колебаний и вымирание популяций. Анализируются вероятностные механизмы вымирания популяций.

Ключевые слова: модель «хищник–жертва», стохастические возмущения, функция стохастической чувствительности, индуцированные шумом феномены, вымирание популяций

Работа выполнена при поддержке...

UDC: 519.8

Parametric analysis of the stochastic «prey–predator» model with two types of competition

E. P. Abramova^a, T. V. Ryazanova^b

Ural Federal University,
51 Lenina st., Ekaterinburg, 620000, Russia

E-mail: ^a cat.epa.69@gmail.com, ^b tatyana.ryazanova@urfu.ru

Received 01.06.2016.
Accepted for publication 01.06.2016.

A population «prey-predator» type model with competitions of preys and predators for resources that are different from the prey is considered. Existence and stability of attractors are analyzed, the bifurcation diagram and typical phase portraits are constructed. For the stochastic model, the sensitivity of attractors is analyzed on the basis of the stochastic sensitivity function. Using the confidence domain method (ellipses for equilibria and bands for cycles) stochastic phenomena are studied: transitions of the type «equilibrium \rightarrow equilibrium», «cycle \rightarrow equilibrium», generation of large-amplitude oscillations and extinction of populations. Probabilistic mechanisms of extinction of populations are studied.

Keywords: «prey-predator» model, stochastic disturbances, stochastic sensitivity function, noise-induced phenomena, population extinction

Citation: Computer Research and Modeling, 2018, vol. 8, no. 1, pp. 1–20 (Russian).

This work was supported...

Введение

Исследование нелинейной популяционной динамики началось с независимых работ А. Лотки в 1925 и, более сложных, В. Вольтерра в 1926 году. Одной из классических моделей является популяционная модель «хищник-жертва», называемая моделью Лотке-Вольтерра. Благодаря исследованиям Вольтерра А.Н. Колмогоров начал изучать модель не конкретно задавая зависимости, а только вводя ограничения на функции. Большой вклад в изучение этой модели внес А.Д. Базыкин [Базыкин, 1974]. Его работы посвящены построению и изучению большого числа детерминированных моделей типа «хищник-жертва».

Данная работа посвящена исследованию одной из модификаций модели Лотке-Вольтерра, предложенной в работах [Базыкин, 1974] и [Алексеев, 1973], а затем исследованной в [Bazykin, 1976] и [Базыкин, Березовская, Буриев, 1980]. Биологически интерпретировать модель можно как взаимодействие популяции зайцев (жертвы) и популяции хищников (волков). Зайцы могут конкурировать друг с другом за пропитание (например траву), а волки могут соперничать за отличный от жертв ресурс – лис.

Однако взаимодействие популяций всегда сопровождается непредсказуемыми внешними факторами, влияющими как на жертв, так и на хищников. С точки зрения экологии, такими факторами могут быть погодные условия, вмешательство человека или другие явления, не зависящие ни от хищников, ни от жертв. До сих пор эта модель под воздействием шума не изучена до конца, в связи с многообразием бифуркаций, возникающих при изменении параметров. Стохастический анализ этой модели в случаях, когда, либо отсутствует конкуренция жертв ($\varepsilon = 0$), либо отсутствует конкуренция хищников ($\delta = 0$) проводился в работах [Башкирцева, Бояршинова, Рязанова, Ряшко, 2016] и [Башкирцева, Карпенко, Ряшко, 2009].

Традиционно изучение моделей нелинейной динамики сводится к анализу аттракторов и бифуркаций и их видоизменения под действием различного случайного воздействия.

Анализ выбранной для данной работы модели состоит из следующих этапов:

1. детерминированный анализ:

- а) нахождение равновесий, анализ их устойчивости,
- б) нахождение циклов, анализ их устойчивости,
- с) исследование параметрических зон сосуществования устойчивых аттракторов,
- д) построение бифуркационной диаграммы,
- е) построение бассейнов притяжения сосуществующих аттракторов,

2. стохастический анализ:

- а) анализ чувствительности равновесий,
- б) анализ чувствительности цикла,
- с) построение доверительных областей: эллипсов для равновесий, полос – для цикла,
- д) изучение индуцированных шумом явлений:
 - переход «равновесие \rightarrow равновесие»,
 - переход «цикл \rightarrow равновесие»,
 - генерация большеамплитудных колебаний,
 - вымирание популяций.

1. Анализ детерминированной модели

1.1. Описание модели

Математическая форма записи модели, рассматриваемой в работе, выглядит следующим образом:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2 + \sigma w_1, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \delta y^2 + \sigma w_2. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь x – плотность популяции жертв, y – плотность популяции хищников, скорость размножения жертв в отсутствие хищников равна 1, $\gamma > 0$ – естественная смертность хищников, $0 < \alpha < 1$ – коэффициент, характеризующий насыщение хищников, σ – интенсивность шума, w_1, w_2 – независимые стандартные винеровские процессы. Следует помнить, что система имеет биологический смысл только если x и y неотрицательные.

Модель учитывает три фактора взаимодействия:

1. конкуренция хищников за отличные от жертвы ресурсы, описываемая слагаемым $-\delta y^2$,
2. конкуренция жертв, описываемая слагаемым $-\varepsilon x^2$,
3. взаимодействие популяций, описываемая трофической функцией Холлинга второго типа $\frac{xy}{1+\alpha x}$.

1.2. Аттракторы системы

В данном разделе рассматривается детерминированная модель:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \delta y^2. \end{cases} \quad (2)$$

Здесь и далее зафиксированы значения параметров $\gamma = 1$, $\varepsilon = 0.01$ и $\alpha = 0.4$. Параметр $\delta > 0$ является бифуркационным.

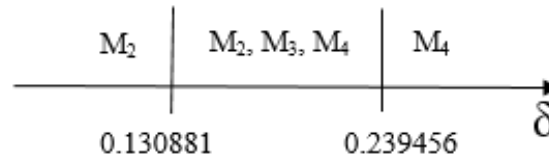
Данная система максимально имеет 6 равновесий. Равновесие $M_0(0, 0)$ соответствует ситуации отсутствия и хищников, и жертв. Равновесие $M_1(100, 0)$ соответствует существованию жертв в равновесном состоянии при отсутствии хищников. Равновесие $M_5(0, -1/\delta)$ при $\delta > 0$ не имеет биологического смысла и далее не рассматривается. Координаты нетривиальных равновесий M_2 , M_3 и M_4 находятся по следующим формулам:

$$-\delta \alpha^2 \varepsilon x^3 + x^2(-\delta \alpha^2 + 2\delta \alpha \varepsilon) + x(1 - \alpha - 2\delta \alpha + \delta \varepsilon) - \delta - 1 = 0, \quad (3)$$

$$y = \frac{1}{\delta} \frac{x}{1 + \alpha x} - \frac{\gamma}{\delta}. \quad (4)$$

Как видно, уравнение (3) для нахождения x -координаты системы является кубическим и, в зависимости от δ , может иметь 1 или 3 решения. На рисунке 1 представлена диаграмма существования этих равновесий в зависимости от δ .

При $\delta < 0.130881$ в системе (2) помимо одного нетривиального равновесия M_2 наблюдается предельный цикл Γ_1 , описывающий большеамплитудные колебания численности


 Рис. 1. Существование равновесий M_2 , M_3 , M_4

двух популяций (см. рисунок 2а). При $\delta = 0.130881$ на цикле рождается седло-узел и разрывает устойчивый цикл. В системе (2) происходит седло-узловая бифуркация (см. рисунок 2б). При увеличении параметра δ седло M_3 и узел M_4 расходятся друг от друга. При $\delta \in (0.130881; 0.196565)$ система (2) имеет только один устойчивый аттрактор – узел M_4 , все траектории сходятся на него (см. рисунок 2с), то есть для популяций, не зависимо от начальных их численностей, возможен только один равновесный режим сосуществования. При $\delta = 0.196565$ из петли сепаратрисы седла M_3 рождается предельный цикл Γ_2 с малой амплитудой колебаний (см. рисунок 2д). Данный предельный цикл существует вокруг неустойчивого равновесия M_2 при $\delta \in (0.196565; 0.22)$, таким образом, в этой зоне параметров в зависимости от начальной плотности популяций x и y возможны два режима их сосуществования: равновесный, соответствующий M_4 и периодический, соответствующий циклу Γ_2 . Границей разделения бассейнов притяжения M_4 и Γ_2 является устойчивое многообразие седловой точки M_3 (см. рисунок 2е). При $\delta = 0.22$ предельный цикл Γ_2 сливается с неустойчивым равновесием M_2 , в результате чего, равновесие M_2 становится устойчивым. В системе (2) при этом значении параметра δ происходит суперкритическая бифуркация. При $\delta \in (0.22; 0.239456)$ в системе существуют два устойчивых равновесия M_2 и M_4 , таким образом, в зависимости от начальных значений x и y возможны два совершенно различных равновесных режима сосуществования популяций (см. рисунок 2ф). При $\delta = 0.239456$ равновесие M_2 сливается с равновесием M_3 , и они исчезают, в системе остается только одно устойчивое равновесие M_4 при увеличении параметра δ (см. рисунок 2г), и, каким бы ни были начальные значения x и y , возможен только один режим сосуществования популяций – равновесный.

На рисунке 3 представлены экстремумы x -координат аттракторов системы (2) при изменении параметра δ . На этом рисунке можно отследить все описанные выше бифуркации. Черным цветом здесь представлены устойчивые циклы, красным – неустойчивые равновесия, синим – устойчивые равновесия.

1.3. Устойчивость аттракторов

Классический анализ устойчивости равновесий основывается на системе первого приближения:

$$F = \begin{pmatrix} f'_x(\bar{x}, \bar{y}) & f'_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ g'_x(\bar{x}, \bar{y}) & g'_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}, \quad (5)$$

где \bar{x}, \bar{y} – координаты равновесия.

Устойчивость точек покоя определяется значением характеристических показателей λ , как корней матричного уравнения $|F - \lambda E| = 0$.

Устойчивость цикла может определяться значениями мультипликаторов или характеристических показателей. Для этого часто используют теорию Флоке [Васин, Ряшко, 2003], кратко описанную ниже.

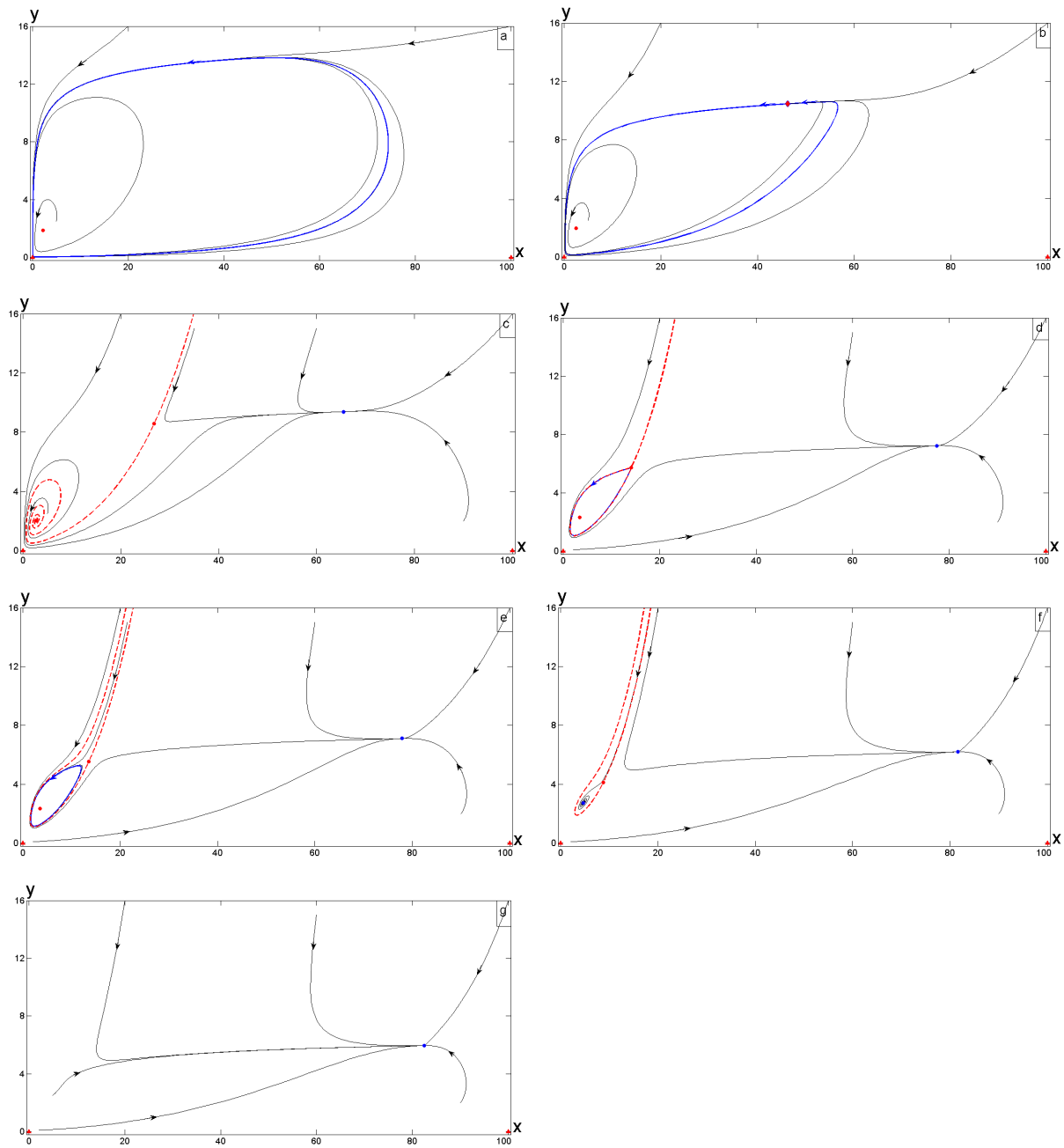


Рис. 2. Фазовые портреты системы (2) при а) $\delta = 0.1$,
 б) $\delta = 0.130880839$, в) $\delta = 0.15$, д) $\delta = 0.196565$, е) $\delta = 0.2$, ф) $\delta = 0.23$, г) $\delta = 0.2395$

Пусть данная система имеет T -периодическое решение $x = \xi(t)$. Для новой переменной $z = x - \xi(t)$ записывается линейная система первого приближения

$$\dot{z} = F(t)z; F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\xi(t)). \quad (6)$$

Матрица $F(t)$ этой системы вслед за функцией $\xi(t)$ является T -периодической. Данная система решается для двух наборов начальных точек $\begin{pmatrix} z_1 = 1 \\ z_2 = 0 \end{pmatrix}$ и $\begin{pmatrix} z_1 = 0 \\ z_2 = 1 \end{pmatrix}$. Соответственно

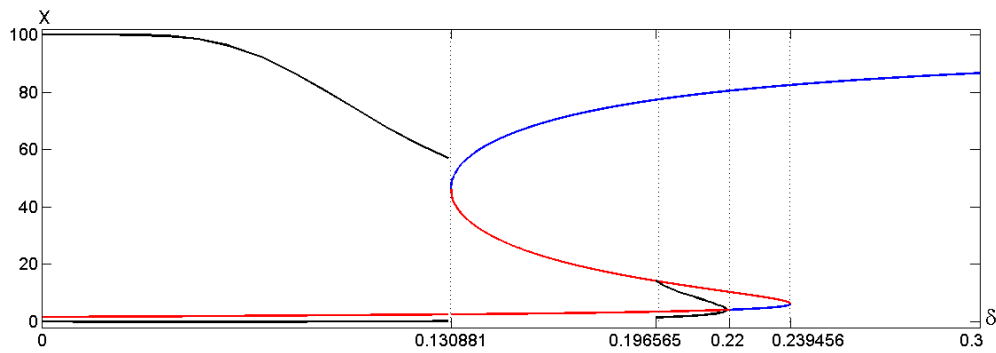


Рис. 3. Экстремумы аттракторов системы (2)

находятся пары решений, записанные в матрицу

$$B = \begin{pmatrix} \overline{z_1}(T) & \overline{\overline{z_1}}(T) \\ \overline{z_2}(T) & \overline{\overline{z_2}}(T) \end{pmatrix}, \quad (7)$$

задающую отображение системы за период времени T . Матрица B называется матрицей монодромии. Собственные числа этой матрицы монодромии называются мультипликаторами. В случае цикла на плоскости матрица монодромии обязательно имеет мультипликаторы равные:

$$\begin{aligned} \rho_1 &= 1, \\ \rho_2 &= \overline{z_1}(T)\overline{\overline{z_2}}(T) - \overline{\overline{z_1}}(T)\overline{z_2}(T). \end{aligned} \quad (8)$$

Теорема Андронова-Витта утверждает, что для экспоненциальной орбитальной устойчивости решения $\xi(t)$ системы необходимо и достаточно, чтобы мультипликатор ρ_2 удовлетворял неравенству $|\rho_2| < 1$.

Характеристический показатель цикла λ связан с мультипликатором следующим образом $\lambda = \frac{1}{T} \ln \rho$ и критерием асимптотической устойчивости периодического решения является $Re \lambda_i < 0$.

Равновесие M_0 имеет собственные значения $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -1$ и всегда является седлом. Аналогично для равновесия M_1 : $\lambda_1 = -1$, $\lambda_2 = \frac{49}{51}$, оно также является седлом при любом значении параметра δ .

Так как для системы (2) равновесия M_2 , M_3 и M_4 находятся только численно, характеристические показатели их устойчивости также были найдены численно. Основываясь на теории Флоке так же численно были найдены характеристические показатели для циклов Γ_1 и Γ_2 . Сводные результаты показаны на рисунке 4. Здесь представлена действительная часть собственных значений λ_1 и λ_2 (зеленый) равновесия M_2 . При $0 < \delta < 0.22$ значение $Re \lambda_1 = Re \lambda_2 > 0$ и, значит, M_2 — неустойчивый фокус, при $0.22 < \delta < 0.239456$ значение $Re \lambda < 0$ и M_2 — устойчивый фокус. Красным цветом на рисунке 4 представлены собственные значения равновесия M_3 . Видно, что $\lambda_1 > 0$ и $\lambda_2 < 0$ для любых $\delta \in (0.130881; 0.239456)$. Таким образом, M_3 является седловой точкой. Синие графики соответствуют собственным числам равновесия M_4 , которые отрицательны при $\delta > 0.130881$, то есть M_4 при этих значениях параметра всегда является устойчивым узлом. Коричневым цветом на графике обозначены характеристические показатели предельных циклов Γ_1 и Γ_2 . Видно, что значения λ_1 и λ_2 отрицательные, что говорит об их устойчивости.

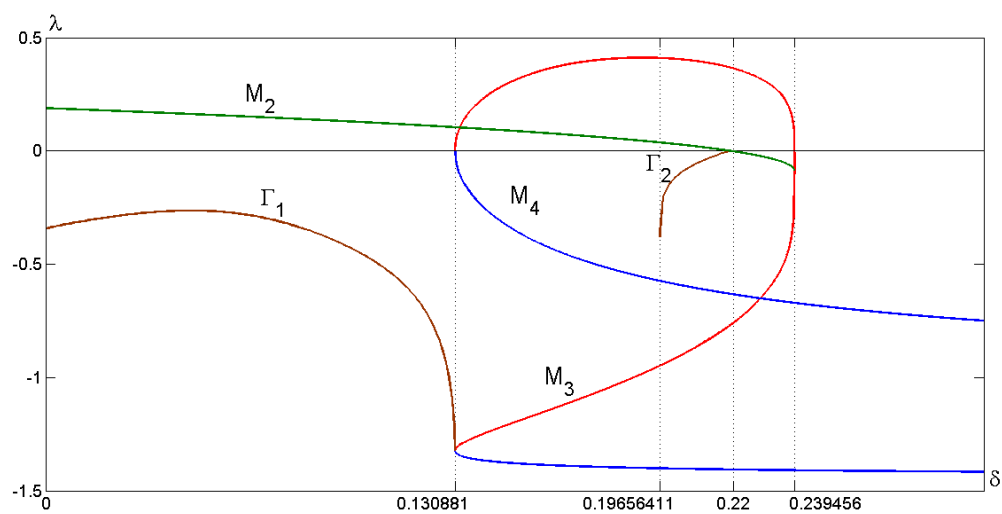


Рис. 4. Устойчивость равновесий M_2 , M_3 , M_4 и циклов Γ_1 и Γ_2

Таким образом, в первой главе проведен анализ детерминированной системы (2) при $\gamma = 1$, $\varepsilon = 0.01$, $\alpha = 0.4$ и $\delta > 0$. Исследованы аттракторы модели и подробно описаны бифуркации.

2. Анализ чувствительности аттракторов

Во второй главе работы рассматривается стохастическая модель, описывающая влияние внешних случайных факторов на динамику двух сосуществующих популяций:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+ax} - \varepsilon x^2 + \sigma w_1, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1+ax} - \delta y^2 + \sigma w_2. \end{cases} \quad (9)$$

Здесь σ — интенсивность шума, w_1 и w_2 — независимые стандартные винеровские процессы.

Под действием случайных возмущений траектории системы (9) покидают детерминированный аттрактор и формируют пучок случайных состояний. Для любого случайного распределения, если известна плотность, то известны и все его характеристики. Для нахождения плотности распределения для процесса, задаваемого уравнением Ито в виде:

$$\dot{x} = f(x) + \varepsilon \sigma(x) \dot{w}, \quad (10)$$

нужно решить уравнение Фоккера-Планка-Колмогорова:

$$\frac{\varepsilon^2}{2} \sum_{i,j=1}^n \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} (a_{ij} \rho) - \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (f_i \rho) = 0, \text{ а } a_{ij} = [\sigma \sigma^T]_{ij}. \quad (11)$$

Однако, решение этого уравнения даже для системы второго порядка является непросто задачей. Венцелем и Фрейдлином была предложена аппроксимация плотности, которая основывается на функции квазипотенциала [Вентцель, Фрейдлин, 1979]:

$$v(x) = -\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \varepsilon^2 \ln \rho(x, \varepsilon). \quad (12)$$

Для нахождения этой функции, нужно решить уравнение Гамильтона-Якоби для системы уравнений второго порядка, что тоже не тривиально. В работах Л.Б. Ряшко и И.А. Башкирцевой ([Башкирцева, Ряшко, 2001], [Bashkirtseva, Ryashko, 2004], [Мильштейн, Ряшко, 1995]) была предложена аппроксимация квазипотенциала в малой окрестности исследуемого аттрактора. Она получила название функции стохастической чувствительности, и с ее помощью можно оценивать дисперсию и изучать отклик (чувствительность) аттракторов на случайное воздействие.

Также данная методика позволяет строить области фазовой плоскости, в которых с заданной вероятностью концентрируются случайные состояния системы — доверительные эллипсы и полосы.

2.1. Чувствительность равновесий

Согласно теории, разработанной Ряшко Л.Б. и Башкирцевой И.А., для равновесия \bar{x} системы (2) аппроксимация квазипотенциала выглядит следующим образом:

$$v(x) \approx \frac{1}{2} (x - \bar{x}, V^{-1} (x - \bar{x})). \quad (13)$$

Здесь V называется матрицей стохастической чувствительности и находится из следующего матричного уравнения:

$$FV + VF^T = -S, \quad (14)$$

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

Важную роль играют собственные значения матрицы чувствительности, называемые также коэффициентами стохастической чувствительности. По собственным значениям λ_1 , λ_2 и соответствующим им собственным векторам $v_1(v_{11}, v_{12})$, $v_2(v_{21}, v_{22})$ матрицы V можно построить эллипс рассеивания случайных траекторий вокруг устойчивого равновесия. Для построения эллипсов рассеивания используются следующие формулы:

$$\begin{aligned} x &= \bar{x} + \frac{z_1 v_{22} - z_2 v_{12}}{\Delta}, \\ y &= \bar{y} + \frac{z_2 v_{11} - z_1 v_{21}}{\Delta}, \end{aligned} \quad (15)$$

где $z_1(\phi) = \sqrt{2\lambda_1}\varepsilon k \cos \phi$, $z_2(\phi) = \sqrt{2\lambda_2}\varepsilon k \sin \phi$, $k^2 = -\ln(1 - P)$, Δ – определитель матрицы, составленной из собственных векторов матрицы V .

2.2. Чувствительность цикла

Для Т-периодического решения $x = \xi(t)$ системы (2) аппроксимация квазипотенциала выглядит следующим образом:

$$v(x) \approx \frac{1}{2}(x - \xi(t), V^+(t)(x - \xi(t))). \quad (16)$$

Матрица стохастической чувствительности V в случае цикла на плоскости находится по формуле:

$$V(t) = m(t)P(t), \quad (17)$$

где $P(t) = p(t)p^T(t)$, $p(t)$ — нормированный вектор перпендикулярный к $f(\xi(t))$, $m(t) > 0$ — скалярная функция, удовлетворяющая краевой задаче:

$$\begin{cases} \dot{m} = a(t)m + b(t), \\ m(0) = m(T). \end{cases} \quad (18)$$

Функция $m(t)$ характеризует стохастическую чувствительность вдоль цикла. С ее помощью можно построить полосы рассеивания случайных траекторий вокруг цикла по следующим формулам:

$$x_{1,2} = \xi(t) \pm k\varepsilon \sqrt{2\mu(t)}p(t), \quad (19)$$

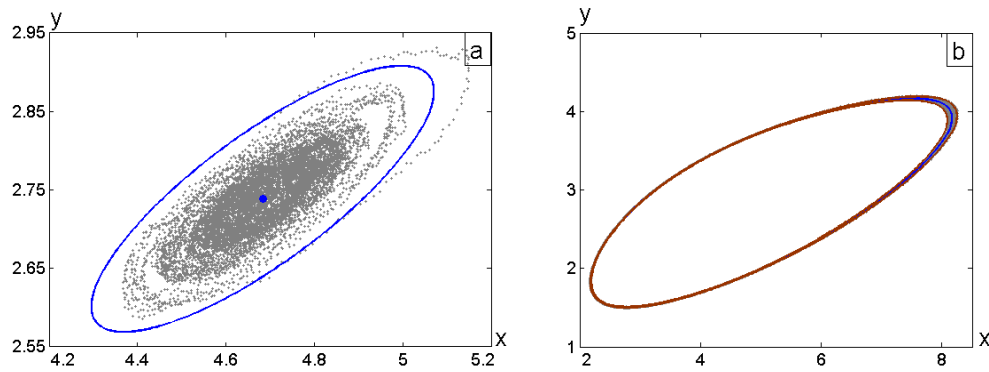
где $k = \text{erf}^{-1}(P)$, $\text{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt$.

2.3. Чувствительность аттракторов модели «хищник-жертва»

На рисунке 5, согласно описанной выше теории, построены а) эллипс и б) полоса рассеивания для стохастических аттракторов. Видно, что доверительные области хорошо описывают разброс случайных траекторий.

Для определения чувствительности цикла, в целом, удобно использовать коэффициенты стохастической чувствительности $M = \max_{0 < t < T} m(t)$ и $m = \min_{0 < t < T} m(t)$.

На рисунке 6 показаны коэффициенты стохастической чувствительности предельных циклов Γ_1 и Γ_2 (синий) и устойчивых равновесий M_2 (зеленый), M_4 (коричневый). Здесь сплошными линиями показаны коэффициенты стохастической чувствительности с максимальными значениями и пунктирными — с минимальными. Графики на рисунках а и б приведены в разном масштабе, то есть чувствительность цикла Γ_1 на порядки больше чувствительности других рассматриваемых аттракторов. Видно, что максимумы коэффициентов стохастической чувствительности равновесия M_2 и цикла Γ_2 стремятся к бесконечности при приближении к обеим своим точкам бифуркации:


 Рис. 5. Эллипс а) $\delta = 0.23$ и полоса б) $\delta = 0.21$ рассеивания

- для цикла Γ_2 : $\delta = 0.19656411$ (рождение цикла из петли сепаратрисы) и $\delta = 0.22$ (суперкритическая бифуркация – исчезновение цикла),
- для равновесия M_2 : $\delta = 0.22$ (суперкритическая бифуркация – появление равновесия) и $\delta = 0.239456$ (слияние M_2 с неустойчивым равновесием M_3)

Максимум коэффициентов стохастической чувствительности цикла Γ_1 стремится к бесконечности при δ стремящимся к нулю и к константе при δ стремящемся к $\delta = 0.130881$ (седло-узловая бифуркация). При приближении к $\delta = 0.130881$ справа максимум коэффициентов стохастической чувствительности равновесия M_4 стремится к бесконечности.

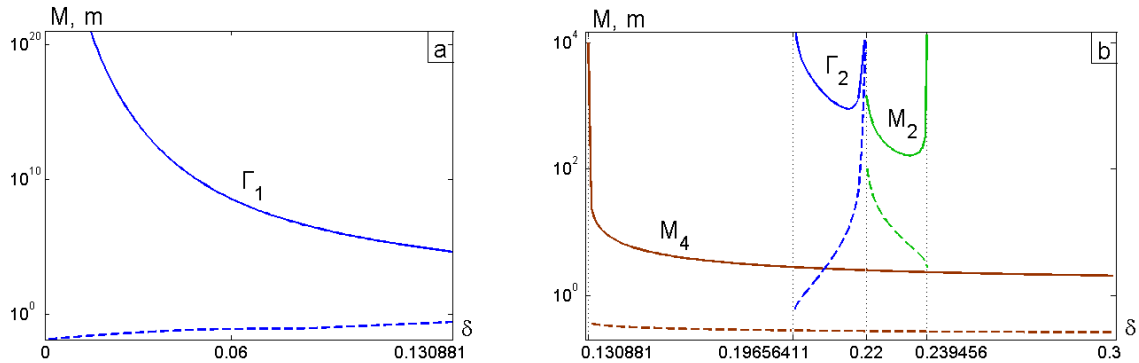


Рис. 6. Чувствительность равновесий и предельных циклов

Таким образом, в третьем разделе работы изучена стохастическая чувствительность аттракторов системы.

3. Индуцированные шумом феномены

В условиях сосуществования в системе (2) двух устойчивых аттракторов под действием шума наблюдаются два вида переходов между ними: «равновесие \rightarrow равновесие» и «цикл \rightarrow равновесие». В данной главе они подробно изучены.

3.1. Переходы типа «равновесие \rightarrow равновесие»

В случае, когда в системе (2) наблюдается сосуществование двух равновесных режимов (M_2 и M_4 при $\delta \in (0.22; 0.239456)$), под действием случайного возмущения возможны переходы между этими режимами. Фазовая плоскость сепаратрисой седла разбивается на два бассейна притяжения равновесий M_2 и M_4 , при чем геометрия такова, что бассейн притяжения M_2 гораздо меньше, чем бассейн притяжения равновесия M_4 . В то же время, как легко заметить из рисунка 6b, чувствительность равновесия M_2 существенно больше чувствительности равновесия M_4 . Таким образом, учитывая эти два фактора, далее, опираясь на технику ФСЧ, описывается механизм перехода под действием шума с равновесия M_2 на равновесие M_4 .

На рисунке 7 для $\delta = 0.235$ представлены:

- серым – случайные состояния системы (9) при а) $\sigma = 0.01$ и б) $\sigma = 0.05$,
- красным пунктиром – сепаратриса седла M_3 ,
- синей сплошной линией – эллипс рассеивания ($P = 0.99$) вокруг равновесия M_2 .

В силу удаленности равновесия M_4 на рисунке 7 оно не представлено. При маленькой интенсивности шума (рисунок 7а $\sigma = 0.01$) эллипс рассеивания располагается далеко от сепаратрисы седла, и случайные состояния локализуются вокруг равновесия M_2 , не покидая бассейна его притяжения. При большей интенсивности шума (рисунок 7б $\sigma = 0.05$) эллипс рассеивания пересекает сепаратрису, выходя за пределы бассейна притяжения равновесия M_2 , и, как следствие, случайные состояния покидают бассейн притяжения и устремляются к равновесию M_4 , где, в последствии, и концентрируются.

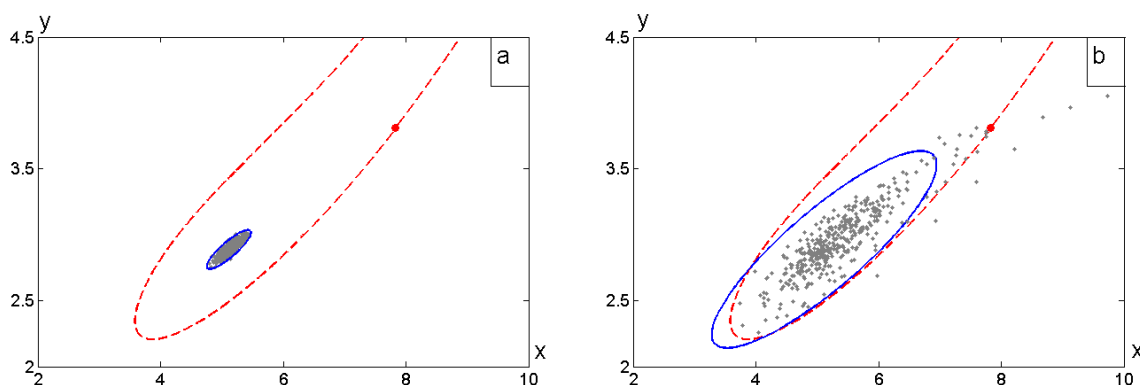


Рис. 7. Случайные состояния (серый) и эллипс рассеивания (синий) для $\delta = 0.235$ при а) $\sigma = 0.01$, б) $\sigma = 0.05$

На рисунке 8 представлены соответствующие временные ряды. Видно, что при маленькой интенсивности ($\sigma = 0.01$) численность обеих популяций колеблется вокруг значений $x \approx 4.68$, $y \approx 2.74$. При большей интенсивности шума ($\sigma = 0.05$) амплитуда колебаний

вокруг этих же значений существенно увеличивается, а затем практически одним скачком траектории переходят в колебательный режим вокруг значений $x \approx 2.74$, $y \approx 6.2$. При этом амплитуда колебаний заметно уменьшается, что объясняется большей чувствительностью равновесия M_2 по сравнению с равновесием M_4 . Стоит отметить, что обратный переход с M_4 на M_2 практически не реализуем.

Таким образом, под действием шума на равновесный режим сосуществования двух популяций система переходит в более благоприятное для обеих популяций состояние:

- численность обеих популяций увеличивается,
- амплитуда случайных колебаний уменьшается.

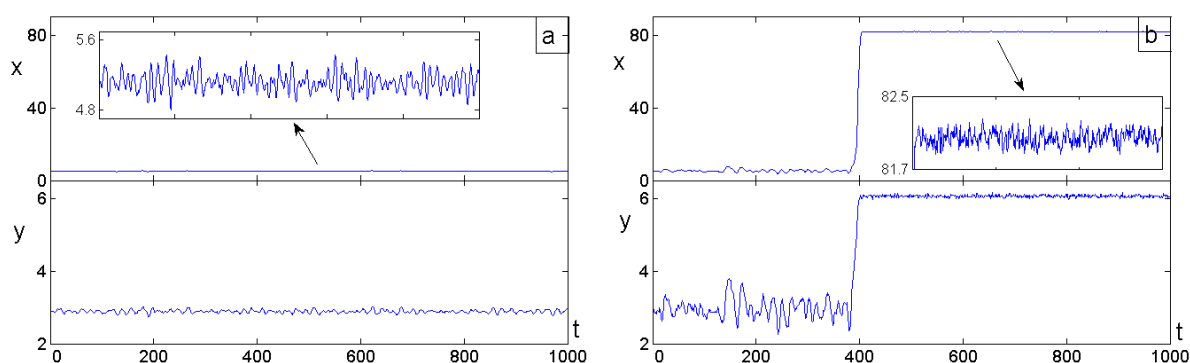


Рис. 8. Временные ряды для $\delta = 0.235$ при а) $\sigma = 0.01$, б) $\sigma = 0.05$

3.2. Переходы типа «цикл \rightarrow равновесие»

В случае, когда в системе (2) существуют одновременно устойчивые равновесие M_4 и цикл Γ_2 (при $\delta \in (0.196565; 0.22)$), под действием шума наблюдаются переходы между ними. На рисунке 6b можно заметить, что чувствительность равновесия M_4 гораздо меньше чувствительности цикла Γ_2 , а на рисунке 2е видно, что фазовая плоскость разбивается сепаратрисой седла на два бассейна притяжения Γ_2 и M_4 , при чем бассейн притяжения M_4 больше, чем бассейн притяжения Γ_2 . Учитывая эти факторы, далее описывается механизм перехода под действием шума с цикла Γ_2 на равновесие M_4 .

На рисунке 9 для $\delta = 0.21$ представлены:

- серым – случайные состояния системы (9) при а) $\sigma = 0.01$ и б) $\sigma = 0.05$,
- красным пунктиром – сепаратриса седла M_3 ,
- коричневой сплошной линией – внешняя граница полосы рассеивания вокруг цикла Γ_2 (здесь $P = 0.95$),
- синей сплошной линией – цикл Γ_2 .

Равновесие M_4 , в связи с удаленностью, на рисунке не показано. При достаточно малой интенсивности (рисунок 9а) $\sigma = 0.01$) полоса рассеивания располагается далеко от сепаратрисы седла, и случайные состояния локализуются вокруг детерминированного цикла Γ_2 .

При большей интенсивности (рисунок 9b) $\sigma = 0.05$) полоса рассеивания пересекает супаратрису, выходя за пределы бассейна его притяжения, в следствие чего случайные состояния покидают бассейн притяжения Γ_2 и устремляются к равновесию M_4 , далее концентрируясь вокруг него.

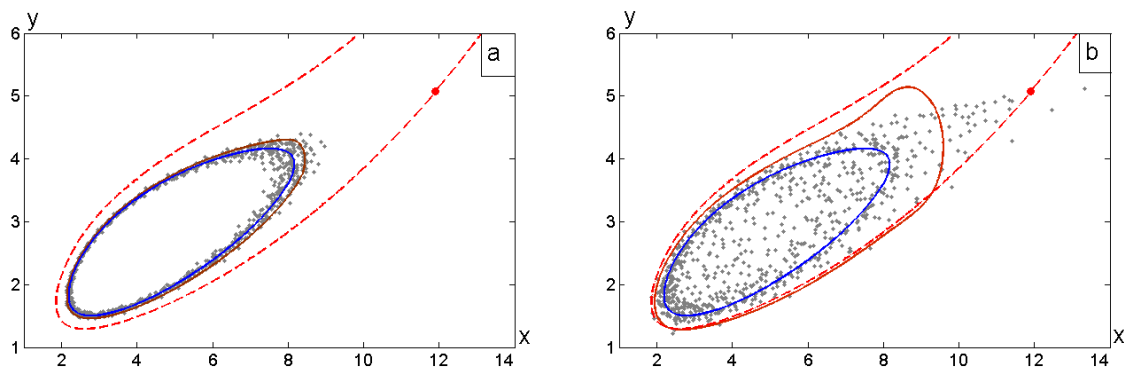


Рис. 9. Случайные состояния (серый), полоса рассеивания (коричневый) и детерминированный цикл (синий) для $\delta = 0.21$ при а) $\sigma = 0.01$, б) $\sigma = 0.05$

На рисунке 10 представлены соответствующие временные ряды. Видно, что при маленькой интенсивности шума численность обеих популяций осциллирует вокруг детерминированного цикла. При интенсивности шума $\sigma = 0.05$ численности популяций также вначале осциллируют вокруг детерминированного цикла, а затем, практически одним скачком, переходят в колебательный режим вокруг значения $x \approx 79.28$, $y \approx 6.78$. Обратный переход с равновесия M_4 на цикл Γ_2 практически не наблюдается.

Таким образом, под действием шума на периодический режим сосуществования двух популяций система также переходит в более благоприятное состояние:

- численность обеих популяций увеличивается,
- амплитуда случайных колебаний уменьшается.

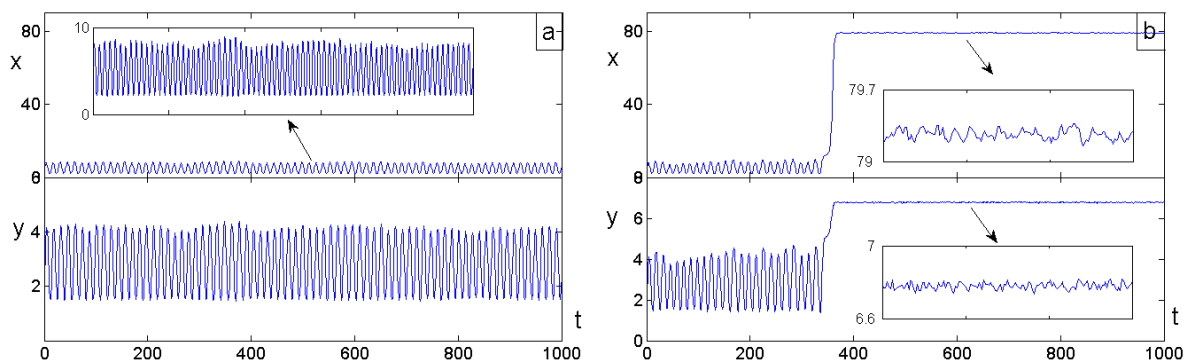


Рис. 10. Временные ряды для $\delta = 0.21$ при а) $\sigma = 0.1$, б) $\sigma = 0.05$

Как было показано в предыдущих двух разделах, основываясь на технике функции стохастической чувствительности, можно предсказывать уровень интенсивности случайного воздействия, необходимый для возникновения переходов. На рисунке 11 представлена

критическая интенсивность для возникновения переходов, построенная из принципа – касание эллипсом или внешней границей полосы рассеивания границ бассейнов притяжения аттракторов. На рисунке 11a показана зависимость критической интенсивности от параметра для перехода «цикл \rightarrow равновесие», на рисунке 11b – «равновесие \rightarrow равновесие». Эта псевдотеоретически найденная интенсивность хорошо согласуется с результатами численных экспериментов.

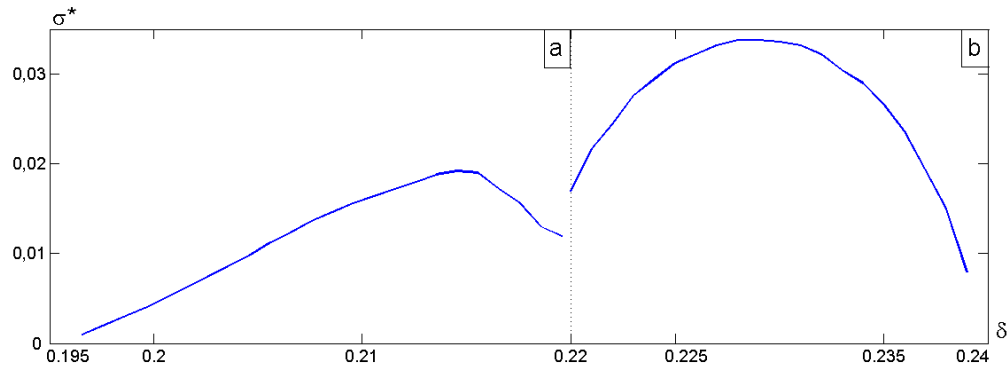


Рис. 11. Критическая интенсивность

3.3. Индуцированные шумом большеамплитудные колебания

Далее рассматривается случай, когда детерминированная система (2) имеет одно устойчивое равновесие M_4 и два неустойчивых M_2, M_3 ($\delta \in (0.130881; 0.196565)$). Под действием случайного возмущения в системе возникает качественно новый режим, содержащий колебания как малых, так и больших амплитуд.

На рисунке 12 для $\delta = 0.1309$ представлены:

- черным – случайные состояния при $\sigma = 0.01$,
- зеленым – эллипс рассеивания при $\sigma = 0.01$,
- серым – случайные состояния при $\sigma = 0.05$,
- синим – эллипс рассеивания при $\sigma = 0.05$,
- красным пунктиром – сепаратриса седла M_3 , входящая с одной стороны в неустойчивое равновесие M_2 , а с другой уходящая в бесконечность.

Из рисунка видно, что при малой интенсивности шума ($\sigma = 0.01$) эллипс рассеивания располагается далеко от сепаратрисы седла, и случайные траектории локализуются вокруг равновесия M_4 . Если интенсивность шума достаточно велика ($\sigma = 0.05$), то эллипс рассеивания пересекает сепаратрису, и случайные траектории, совершая большой оборот вокруг неустойчивого равновесия M_3 , возвращаются к равновесию M_4 . Чем больше интенсивность шума, тем подобные большеамплитудные колебания наиболее вероятны.

На рисунке 13 представлены временные ряды численности популяций хищников и жертв для $\delta = 0.1309$ при двух значениях интенсивностей. Большеамплитудные колебания здесь соответствуют всплескам вверх или вниз (спайкам). Причем наиболее высокие всплески наблюдаются вниз, то есть обе популяции резким уменьшением численности приближаются к опасным границам вымирания: $x = 0$ и $y = 0$. Таким образом, в данном случае случайные воздействия приводят к разрушению равновесного режима.

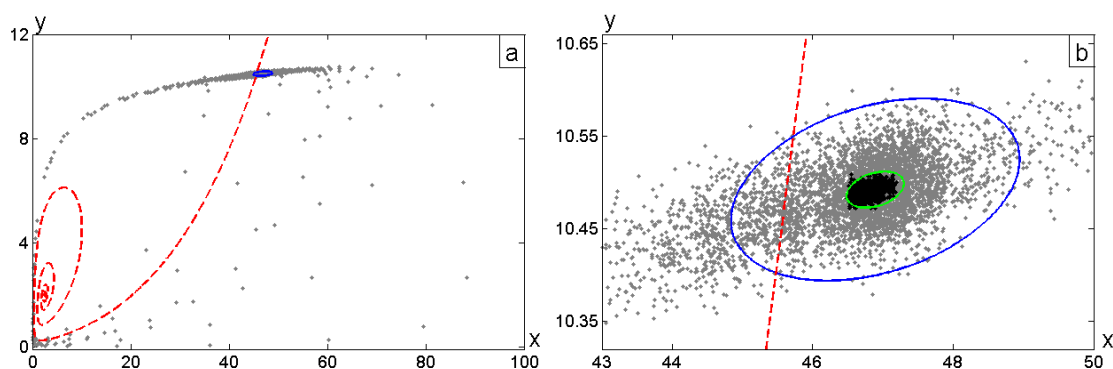


Рис. 12. Генерация большеамплитудных колебаний для $\delta = 0.1309$: случайные состояния (черный) и эллипс рассеивания (синий) при $\sigma = 0.01$ и случайные состояния (серый) и эллипс рассеивания (синий) при $\sigma = 0.05$

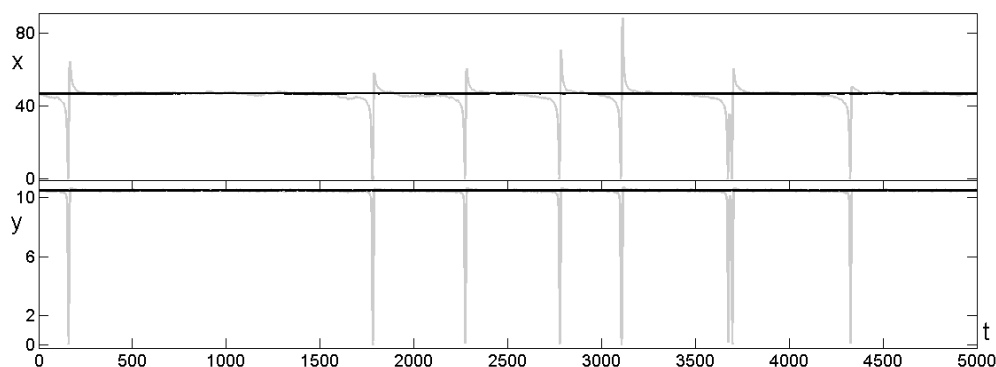


Рис. 13. Временные ряды большеамплитудных колебаний для $\delta = 0.1309$ при а) $\sigma = 0.01$ (черный) и б) $\sigma = 0.05$ (серый)

3.4 Индуцированное шумом вымирание популяций

Как показано выше, под действием шума случайные траектории системы (2) могут приближаться достаточно близко с опасным границам: $x = 0$ и $y = 0$. Пересечение границы $x = 0$ означает вымирание популяции жертв и, как следствие, вымирание популяции хищников, лишенной пропитания. Достижение границы $y = 0$ означает вымирание лишь хищников, в то время как популяция жертв переходит в стабильное существование $x = 100$.

При моделировании случайных траекторий системы отрицательные значения переменных x и y переопределялись значениями ноль, чтобы не нарушать биологический смысл.

С математической точки зрения первый тип вымирания (сначала $x = 0$) означает переход на равновесие M_0 , а второй тип ($y = 0$) – на равновесие M_1 .

Далее зафиксировано значение параметра $\delta = 0.12$. На рисунке 14а показано, как при интенсивности шума $\sigma = 0.025$ внешняя полоса рассеивания цикла Γ_1 пересекает критическую границу $y = 0$, что приводит к вымиранию популяции хищников, а популяция жертв приходит в стационарное состояние в равновесии M_1 . На рисунке 14б на временных рядах показано изменение численности популяций хищников, и стабилизация численности популяции жертв – реализуется второй тип вымирания.

На рисунке 15а при том же значении параметра δ с интенсивностью шума $\sigma = 0.05$ показано, как внешняя полоса рассеивания цикла Γ_1 пересекает критическое значение $x =$

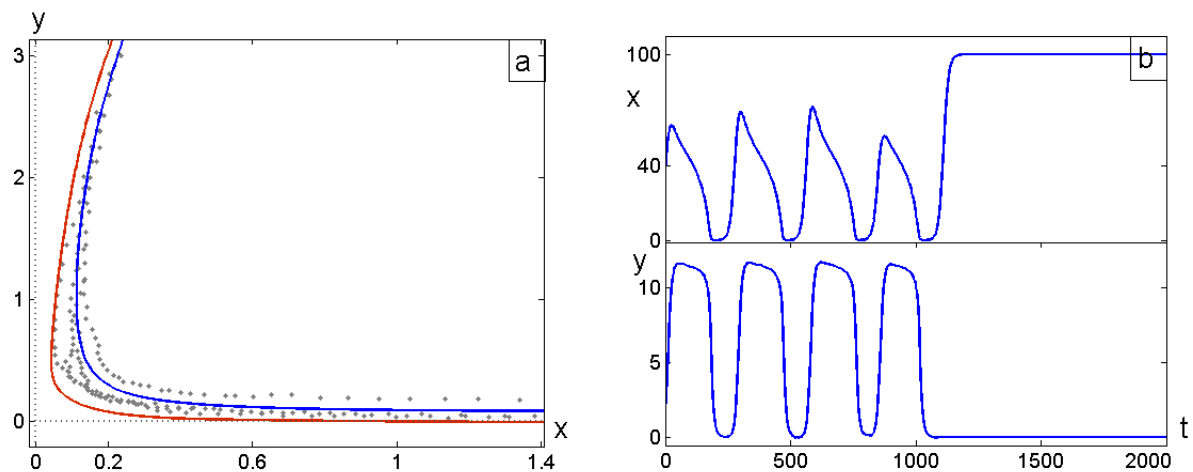


Рис. 14. Второй тип вымирания для $\delta = 0.12$, $\sigma = 0.025$: а) случайные состояния (серый), внешняя полоса рассеивания (коричневый), цикл (синий), б) временные ряды

$= 0$, в следствие чего вымирает популяция жертв, а за чем и популяция хищников. Система стабилизируется в состоянии равновесия M_0 . На рисунке 15b на временных рядах показано, как изменяется численность популяции жертв и хищников.

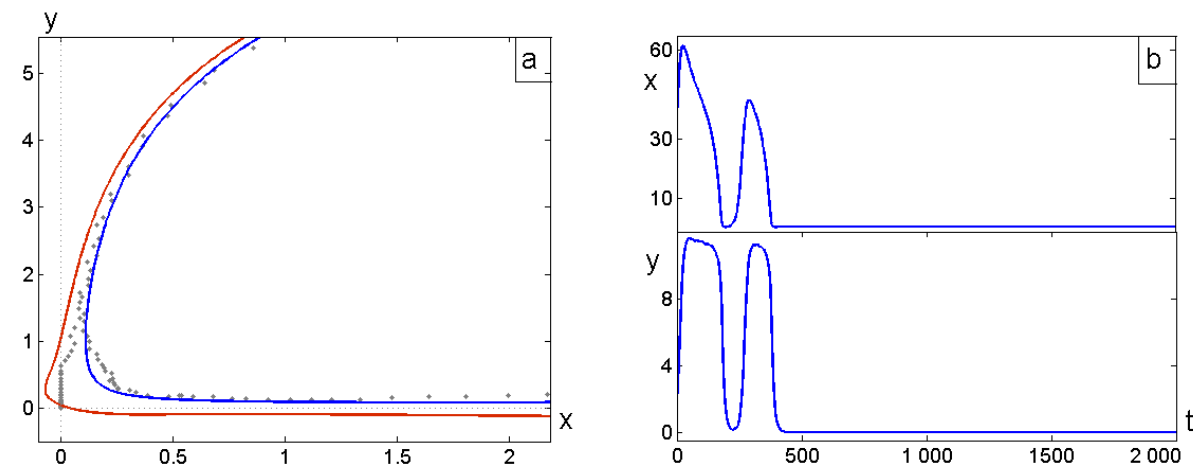


Рис. 15. Первый тип вымирания для $\delta = 0.12$, $\sigma = 0.05$: а) случайные состояния (серый), внешняя полоса рассеивания (коричневый), цикл (синий), б) временные ряды

На рисунке 16 для $\delta = 0.12$ представлена эмпирическая вероятность вымирания по первому типу (синий), по второму типу (красный) и вероятность выживания обеих популяций (серый) в зависимости от интенсивности шума. При вычислении вероятности для каждого значения σ проводилось 10000 экспериментов. Видно, что при малых значениях интенсивности шума σ популяции хищников и жертв выживают с большой вероятностью. При увеличении интенсивности, сначала, довольно резко, возрастает вероятность вымирания хищников, а затем она медленно убывает, в то время как вероятность вымирания жертв медленно нарастает. Таким образом, в зависимости от значений интенсивности шума можно условно выделить 3 зоны наиболее вероятной динамики (по возрастанию интенсивности):

- высокая вероятность выживания обеих популяций,

- высокая вероятность вымирания по 2-му типу,
- практически одинаковая вероятность вымирания по 1-му и 2-му типу.

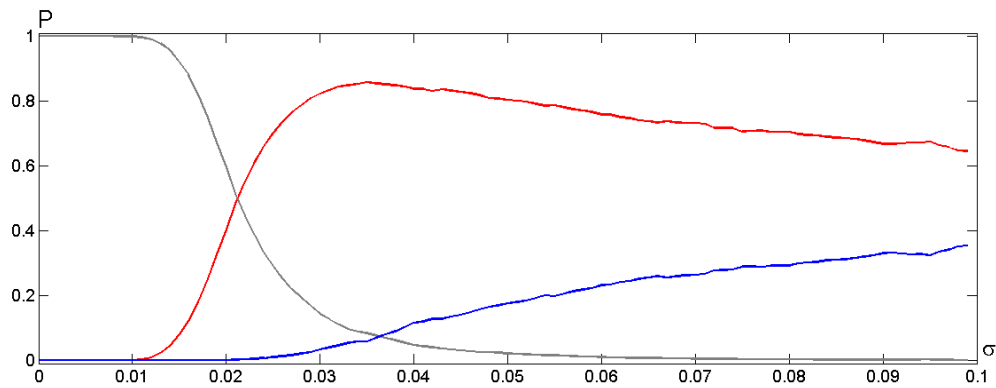


Рис. 16. Вероятность вымирания для $\delta = 0.12$: 1 тип (синий), 2 тип (красный) и выживание (серый)

На рисунке 17 для всей зоны существования цикла Γ_1 представлена карта выживания популяций, построенная на основе техники функции стохастической чувствительности:

- если полоса рассеивания в первую очередь пересекла границу $y = 0$, окраска в красный цвет,
- если в первую очередь границу $x = 0$, то в синий,
- если не пересекла ни одну границу, то в серый.

Таким образом, области параметров (δ, σ) , где обе популяции выживают довольно мала, также как и область выживания только жертв.

Эти результаты согласуются с эмпирической вероятностью вымирания (рисунок 16) и могут быть объяснены сочетанием двух факторов:

- непосредственная близость детерминированного цикла к опасным границам при $\delta < 0.05$ (рисунки 3 и 2),
- высокой чувствительностью цикла к случайному воздействию при $\delta < 0.06$ (рисунок 6).

Таким образом, в четвертом разделе работы, основываясь на теории функции стохастической чувствительности, подробно описаны различные индуцированные шумом феномены.

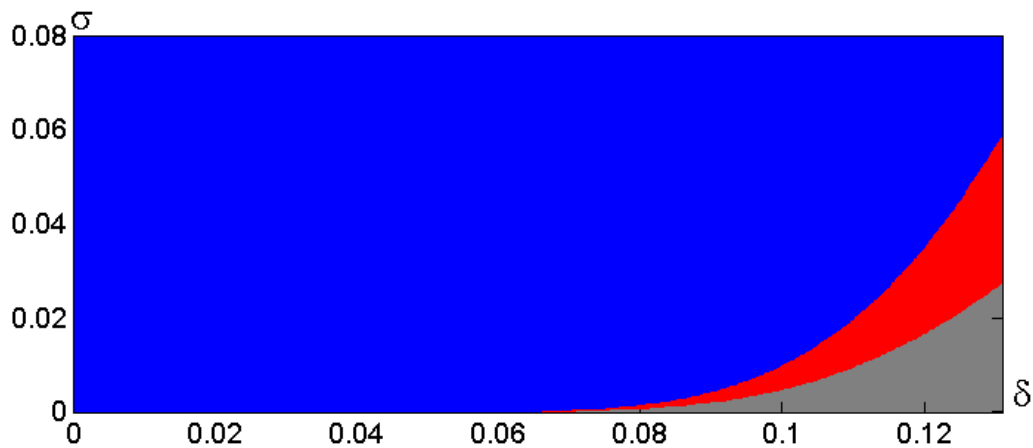


Рис. 17. Карта вымирания популяций

4. Заключение

В работе представлены результаты исследования популяционной модели «хищник-жертва» с учетом двух видов конкуренции в детерминированном и стохастическом случаях.

На основе анализа существования и чувствительности аттракторов была построена бифуркационная диаграмма детерминированной модели. С ее помощью были построены фазовые портреты системы в зонах между точками бифуркации. Для параметрических зон, где реализуются различные динамические режимы, построены фазовые портреты и проанализировано их взаимное расположение. Найдены приближенные значения параметра, в которых происходят бифуркации: седло-узловые равновесия, рождение цикла из петли сепаратрисы и суперкритическая. Проведено описание этих бифуркаций и определены зоны параметра, где у системы сосуществуют два устойчивых аттрактора. Результаты детерминированного анализа изложены во втором разделе.

В третьем разделе изучена чувствительность аттракторов модели к внешнему (аддитивному) возмущению. Найдены зависимости коэффициентов стохастической чувствительности от параметра модели. Построены на их основе доверительные области, описывающие разброс случайных состояний вокруг детерминированного аттрактора.

Четвертый раздел посвящен изучению индуцированных шумом феноменов, таких как переходы между аттракторами (типов «равновесие \rightarrow равновесие» и «цикл \rightarrow равновесие»), генерация большеамплитудных колебаний и вымирание популяций (обнаружены и описаны вымирания двух типов). Опираясь на аппарат функции стохастической чувствительности, описаны данные явления и найдены критические значения интенсивности шума для их возникновения. Изучены вероятности вымирания популяций, подверженных случайному внешнему воздействию.

Список литературы (References)

- Алексеев В.В. Влияние фактора насыщения на динамику системы хищник-жертва // Биофизика, 1973, т. 18, вып.5, с. 922-926.
- Базыкин А.Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса-Ментен // Вопросы математической генетики. Новосибирск, 1974, с. 103-143.
- Bazykin A.D. Structural and dynamic stability of model predator-prey systems. Laxenburg, 1976. 44 p.(Intern. Inst. Appl. Syst. Anal.; RM-76 8).

- Базыкин А. Д., Березовская Ф.С, Буриев Т.Э. Динамика системы хищник-жертва с учетом насыщения и конкуренции // Фактор разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушино: ОНТ НЦБ А СССР, 1980, с. 6-33.
- Башкирцева И.А., Бояршинова П.В., Рязанова Т.В., Ряшко Л.Б. Анализ индуцированного шумом разрушения режимов сосуществования в популяционной системе «хищник-жертва» // Компьютерные исследования и моделирование 2016 Т. 8 № 4 с. 647–660.
- Башкирцева И.А., Карпенко Л.В., Ряшко Л.Б. Анализ аттракторов стохастически возмущенной модели «хищник-жертва» // Изв. вузов «ПНД», т. 17, №2, 2009 с. 37-53.
- Васин В.В., Ряшко Л.Б. “Элементы нелинейной динамики: от порядка к хаосу”. Екатеринбург. Издательство Уральского университета, 2003г.
- Башкирцева И.А., Ряшко Л.Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям. // Изв. вузов. Прикл. нелинейная динамика, 2001 Т. 9. № 6. С. 104-114.
- Bashkirtseva I.A., Ryashko L.B. Stochastic sensitivity of 3D-cycles. // Mathematics and Computers in Simulation, 2004. Vol. 66. P. 55-67.
- Вентцель А.Д., Фрейдлин М.И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. // М.: Наука, 1979.
- Мишельштейн Г.Н., Ряшко Л.Б. Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями. // Прикл. математика и механика, — Т. 59, No. 1, 1995. — С. 53–63.