СОДЕРЖАНИЕ

1	Вве	едение	2
2	Детерминированная модель		3
	2.1	Описание модели	3
	2.2	Временные ряды	
	2.3	Лестница Ламерея	6
	2.4	Бифуркционная диаграмма	7
	2.5	Показатель Ляпунова	10
	2.6	Карта режимов	11
3	Стохастическая модель		12
	3.1	Описание вносимого возмущения	12
	3.2	Временные ряды	12
	3.3	Стохастические диаграммы	14
	3.4	Математическое ожидание и дисперсия	
	3.5	Стохастическая чувствительность	16
	3.6	Критическая интенсивность	18
	3.7	Метрика Махаланобис	20
4	Зак	лючение	23
\mathbf{C}_{1}	Список литературы		

1 Введение

В настоящее время задачи экологии имеют большое значение. Важно научиться применять методы для анализа математических моделей различных экологических систем.

Одна из основных задач экологии — изучение структуры системы и то, как она функционирует, поиск закономерностей. В качестве инструмента для анализа систем можно использовать методы из различных разделов математики, в частности нелинейной динамики.

В данной работе предложены некоторые выкладки по анализу дискретной модели Хасселя с эффектом Олли [Hassell, 1975], [Anazawa, 2019]. Подобные модели широко используется в качестве общих моделей динамики популяции с дискретным временем и наличием конкуренции за ресурсы и внутривидовой конкуренции. Так же их используют для исследования различных явлений в динамике популяций.

2 Детерминированная модель

2.1 Описание модели

Одна из вариаций модели Хасселя [Hassell, 1975] имеет следующую математическая запись:

$$x_{t+1} = \frac{\alpha x_t^2}{(\beta + x_t)^6}. (1)$$

В данной формуле x_t — количество особей в поколении с номером t. Параметр α определяет скорость роста популяции, а параметр β определяет несущую способность окружающей среды.

Для упрощения задачи рассмотрим частный случай. Зафиксируем параметр $\alpha=1$. Параметр β изменяется в диапазоне [0; 0.6]. Для нахождения равновесий требуется решить следующее уравнение:

$$x = \frac{\alpha x^2}{(\beta + x)^6}$$

$$1 = \frac{\alpha x}{(\beta + x)^6}$$

$$\alpha x = (\beta + x)^6$$
(2)

Построим графики функций $y = \alpha x$ и $y = (\beta + x)^6$.

В зависимости от значений параметра β уравнение (2) может иметь ноль (при $\beta > 0.582355932$), один (при $\beta \approx 0.582355932$) или два корня (при $\beta < 0.582355932$). На рисунках 1a, 1b и 1c можно увидеть все возможные варианты. При $\beta = 0.582355932$ в модели наблюдается касательная бифуркации, сопровождающаяся появлением двух равновесий (см. рис. 1b).

2.2 Временные ряды

Для демонстрации поведения системы можно использовать временные ряды. Временной ряд позволяет наглядно показать как с течением времени изменяется численность популяции.

Далее рассмотрим подробнее основные типичные ситуации. Для этого давайте зафиксируем параметр следующим образом: $\beta = 0.56$.

На рисунке 2c мы видим, что временные ряды, которые начинаются в $x_0 = 0.04$ и в $x_0 = 1.3$ сходятся к нулю. В биологическом смысле это означает, что популяция с течением времени вымирает.

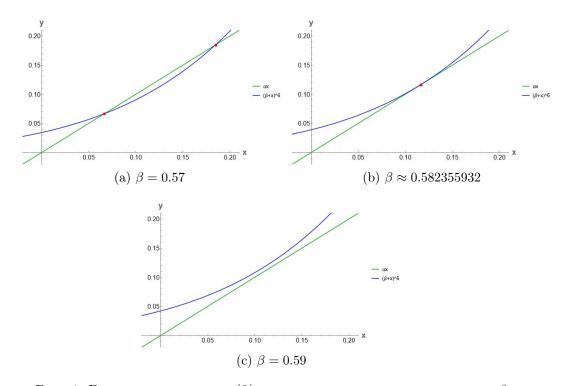
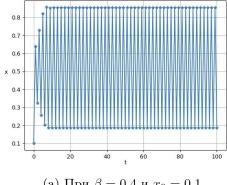
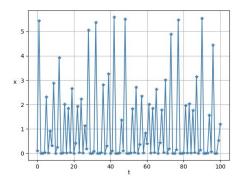


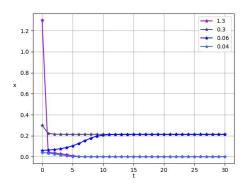
Рис. 1: Решения уравнения (2) для разных значений параметра β





(a) При $\beta = 0.4$ и $x_0 = 0.1$

(b) При $\beta = 0.25$ и $x_0 = 0.1$



(c) При $\beta = 0.56$ и различных значениях x_0 , указанных в легенде

Рис. 2: Временной ряд модели (1)

А теперь зафиксируем начальную численность популяции на уровне $x_0 = 0.06$. На рисунке 2c видно, что при таких начальных условиях популяция увеличивается до некоторого значения. После достижения которого рост численности популяции прекращается. То есть популяция с течением времени стабилизируется.

Похожую ситуацию мы можем наблюдать на том же рисунке 2с при начальном значении $x_0 = 0.3$. Значения численности популяции тоже сходятся к устойчивому равновесию. Численность снова стабилизируется.

Рассмотрим ситуацию, когда $\beta = 0.4$ и $x_0 = 0.1$. На рисунке 2а можно заметить, что элементы временного ряда принимают два значения. Это соответствуют циклу порядка 2, который можно увидеть на бифуркационной диаграмме, которую можно увидеть на рисунке 5.

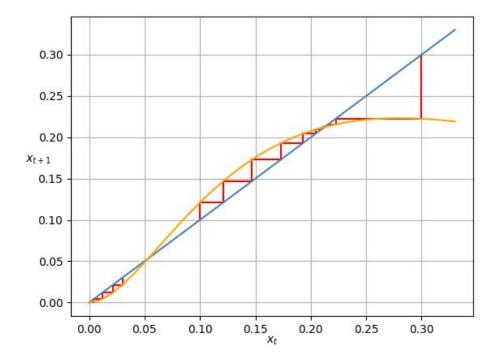


Рис. 3: Лестница Ламерея модели (1) для $\beta=0.56$ и $x_0=0.03, x_0=0.1$ и $x_0=0.3$

Давайте теперь изменим значение параметра: $\beta=0.25$. Начальная численность популяции: $x_0=0.1$. На рисунке 2b видно, что нет закономерности, по которой меняется численность популяции. Это поведение соответствуют хаосу.

2.3 Лестница Ламерея

Существует также инструмент визуализации решения отображения (2) называемый лестницей Ламерея. Этот метод аналогично временному ряду позволяет иллюстрировать то, как изменяется численность популяции с течением времени.

Опять же рассмотрим подробнее основные типичные ситуации. Для этого зафиксируем параметр: $\beta=0.56$.

Давайте зафиксируем начальную численность популяции $x_0=0.03$. На рисунке 3 мы видим, что траектория сходится к нулю. В биологическом смысле это означает, что популяция с течением времени вымирает.

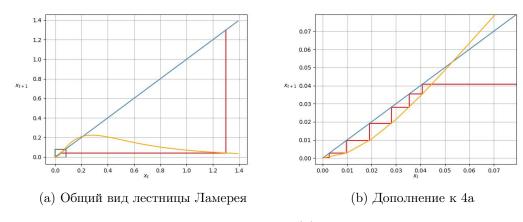


Рис. 4: Лестница Ламерея модели (1) для $\beta = 0.56$ и $x_0 = 1.3$

А теперь зафиксируем начальную численность популяции на уровне $x_0=0.06$. На рисунке 3 видно, что при таких начальных условиях численность популяции сходится к $x\approx 0.21$.

Очень похожую ситуацию мы можем наблюдать на рисунке 3. Такой график построен при начальном значении $x_0 = 0.3$. Значения численности популяции тоже сходятся к устойчивому равновесию. Численность снова стабилизируется.

Теперь рассмотрим ситуацию, когда начальная численность популяции очень большая. Такая ситуация изображена на рисунках 4a и 4b. Мы видим, что популяция вымирает.

Таким образом, кроме маленького порогового значения численности популяции существует еще и большое значение, задающие интервал существования популяции. Вне этого интервала популяция вымирает.

2.4 Бифуркционная диаграмма

Для визуализации аттракторов при изменении бифуркационного параметра системы строится бифуркационная диаграмма. Бифуркционная диаграмма для модели (1) при $\alpha = 1$ представлена на рисунке 5.

Бифуркационная диаграмма показывает в каком диапазоне изменяется численность популяции при конкретном значении параметра β .

Мы видим, что при $\beta \in [0.44; 0.56]$ — аттрактором модели (1) является равновесие. Затем происходит удвоение периода и при $\beta \in [0.37; 0.44]$ видно, что аттрактором является цикл периода 2. На диапазоне $\beta \in [0.36; 0.37]$ аттрактором является цикл периода 4. И т.д.

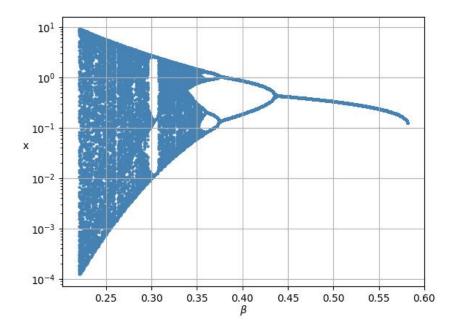


Рис. 5: Бифуркационная диаграмма модели (1) при $\alpha = 1$

Рассмотренные выше интервалы диапазона значений β являются интервалами структурной устойчивости. При дальнейшем уменьшении значения параметра β зона каждого аттрактора становится все меньше и меньше.

В модели реализуется каскад бифуркаций удвоения периода, приводящий к хаосу [Ryashko and Vasin, 2006, стр. 33]. Когда наступает хаос, становится невозможным предсказание значения численности популяции в некоторый момент времени при известном начальном значении.

Также на бифуркационную диаграмму можно нанести линии, которые показывают границы хаоса, циклов и части равновесия, опираясь на теорию критических точек [Sushko et al., 2016]. Такое можно увидеть на рисунке 6. Также можно заметить, что численность популяции на участке хаоса и циклов не выходит за эти границы.

На рисунке 7 изображена бифуркационная диаграмма, равновесия и прообраз неустойчивого равновесия.

Заметим, что на интервале от $\beta_3 \approx 0.44$ до $\beta_2 \approx 0.58$ устойчивое равновесие является аттрактором [Ryashko and Vasin, 2006].

Если начальное значение находится в интервале от x_1^* (неустойчивое равновесие) до $x_{1,-1}^*$ (прообраз неустойчивого равновесия), то траекто-

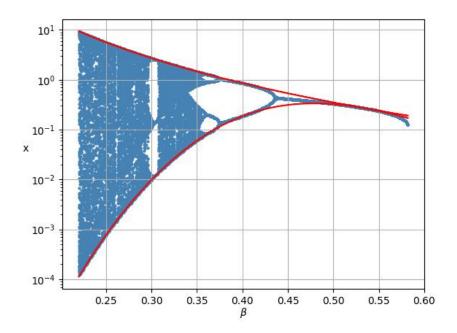


Рис. 6: Бифуркационная диаграмма модели (1) — синим представлены аттракторы модели, красным — критические линии

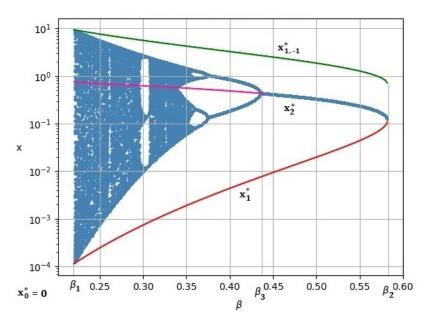


Рис. 7: Бифуркационная диаграмма модели (1) с равновесиями и образом равновесия x_1^*

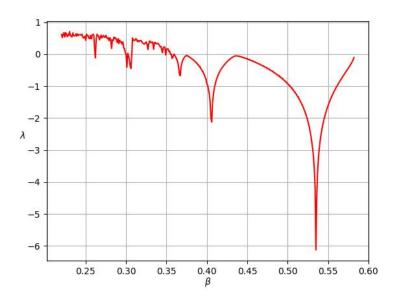


Рис. 8: Показатель Ляпунова для модели (1) при $\alpha = 1$

рия сойдется на равновесие x_2^* . В случае, если траектория начинается за пределом этого интервала, то она сойдется на нулевое равновесие.

Такую ситуацию мы также можем наблюдать при построении временных рядов. На рисунке 2с можно увидеть, что если начальное значение $x_0 = 0.04$ или $x_0 = 1.3$, то численность популяции сойдется на нулевое равновесие. Эти значения x_0 лежат вне интервала от x_1^* до $x_{1,-1}^*$, являющегося бассейном притяжения невырожденных аттракторов.

Рассмотрим временные ряды, которые в качестве начальных значений принимают $x_0=0.06$ и $x_0=0.3$. Такие временные ряды сходятся к значению x_2^* , потому что эти значения лежат в бассейне притяжения.

2.5 Показатель Ляпунова

Для определения устойчивости аттракторов часто используется показатель Ляпунова. Зависимость этого показателя для аттракторов модели (1) представлена на рисунке 8.

На этом графике мы видим, что точки, где график показателя Ляпунова касается нуля точно соответствуют бифуркционным значениям, которые можно наблюдать на бифуркационной диаграмме представленной на рисунке 5.

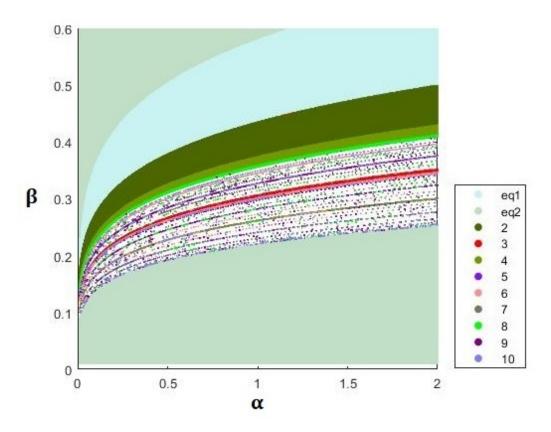


Рис. 9: Карта режимов модели (1)

2.6 Карта режимов

Карта режимов, представленная на рисунке 9, позволяет показать возникающие динамические режимы системы при определенных значениях параметров α и β .

Можно заметить, что при любом значении параметра α существует каскад бифуркации удвоения периода при уменьшении параметра β . Чем меньше параметр α , тем меньше интервал значений параметра β , при котором этот каскад существует. После его исчезновения аттрактором системы является равнвовесие \bar{x}_1 .

3 Стохастическая модель

3.1 Описание вносимого возмущения

После завершения детерминированного анализа можно перейти к стохастическому анализу. В модели (1) появляется слагаемое, которое отвечает за случайные возмущения. Оно имеет следующий вид: $\varepsilon \xi$, где ε — интенсивность шума, а ξ — нормальная случайная величина. Это слагаемое может быть внесено аддитивно в правую часть уравнения или же в параметр модели.

Каждый вид шума несет свой биологический смысл. Например, увеличение численности популяции может происходить неравномерно изза внешних обстоятельств, такому поведению системы соответствует α -шум. β -шум показывает, что среда обитания также может в зависимости от времени предоставлять разное количество ресурсов для поддержания численности популяции. И наконец, аддитивный шум показывает, что рассматриваемая среда обитания необязательно должна быть изолирована от окружающего мира, может наблюдаться миграция особей.

Отображения для разных видов шума примет формы, которые перечислены ниже.

1. α -шум

$$x_{t+1} = \frac{(\alpha + \varepsilon \xi)x_t^2}{(\beta + x_t)^6} \tag{3}$$

2. β -шум

$$x_{t+1} = \frac{\alpha x_t^2}{(\beta + \varepsilon \xi + x_t)^6} \tag{4}$$

3. Аддитивный шум

$$x_{t+1} = \frac{\alpha x_t^2}{(\beta + x_t)^6} + \varepsilon \xi \tag{5}$$

3.2 Временные ряды

На временных рядах можно продемонстрировать как различные виды шума влияют на поведение системы.

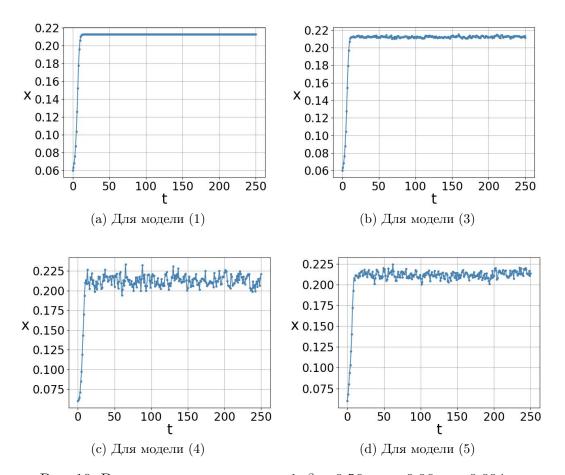


Рис. 10: Временные ряды при $\alpha=1, \beta=0.56, x_0=0.06, \varepsilon=0.004$

На рисунке 10а изображено поведение модели без добавления какихлибо шумов. Видно, что значения переменной x с течением времени стабилизируются. Численность популяции фактически остается неизменной.

Далее на рисунках 10b, 10c, 10d представлены временные ряды для различных видов шума:

- b) α -шум
- c) β -шум
- d) аддитивный шум

Все варианты рассматриваются с одной и той же интенсивностью шума $\varepsilon=0.004.$

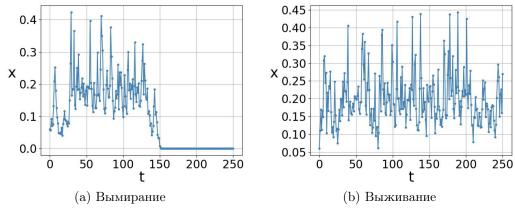


Рис. 11: Временные ряды модели (4) при $\beta=0.56, \alpha=1, x_0=0.06, \varepsilon=0.04$

Вид шума влияет на величину разброса значений численности популяции. И если в модели (1) численность популяции стабилизировалась и переставала хоть сколько-нибудь меняться, то в моделях (3), (4) и (5) численность постоянно колеблется. Эти колебания происходят в рамках некоторого интервала значений. Численность популяции не растет и не уменьшается на какую-то значительную величину. Но такое поведение наблюдается не всегда.

Для демонстрации другого возможного поведения интенсивность шума была увеличена до $\varepsilon=0.04$. На графике 11а видна ситуация, когда в одном эксперименте из-за шума траектория модели ушла в ноль. В другом эксперименте с точно такими же вводными параметрами траектория не ушла в ноль, т.е. популяция выживала на протяжении анализируемого интервала времени. Данный пример изображен на картинке 11b. Аналогичные эффекты наблюдаются при других видах шума.

При добавлении в модель случайных событий ее поведение становится непредсказуемым. Случайные траектории, под действием шума определенной интенсивности покидают бассейн притяжения детерминированного аттрактора и переходят на вырожденное равновесие 0. То есть наблюдается индуцированное шумом вымирание популяции.

3.3 Стохастические диаграммы

Далее представлено влияние случайного возмущения на бифуркационных диаграммах для разных видов шума. На рисунках 12b, 12c и 12d представлены графики бифуркационных диаграмм для моделей (3), (4)

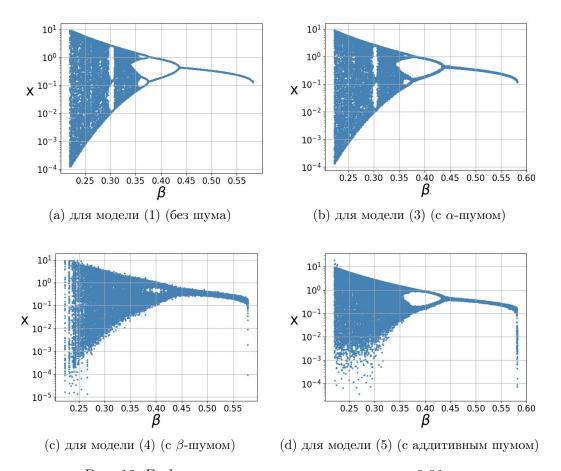


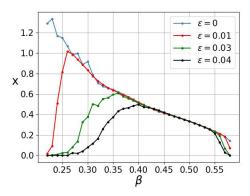
Рис. 12: Бифуркационная диаграмма при $\varepsilon = 0.01$

и (5) соответсвенно. Во всех моделях зафиксировано значение параметра $\alpha=1$. На каждом графике, так же как и в исходной модели, существует участок равновесия, участки с циклами и участок с хаотическим поведением системы. От вида и интенсивности шума зависит то, насколько выделены участки с регулярной динамикой.

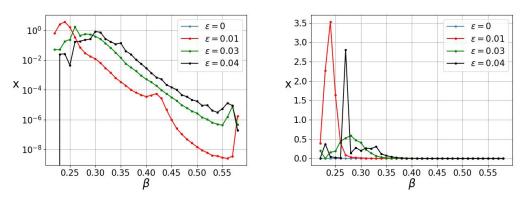
Видно, что модель с α -шум сохранят бифуркационную структуру лучше, чем модель с β -шумом и с аддитивным шумом.

3.4 Математическое ожидание и дисперсия

На графике 13а для системы (4) (с β -шумом) представлены зависимости математического ожидания и дисперсии от параметра β и интенсивности шума ε . На графике зависимости математического ожидания хорошо видно уменьшение параметрического интервала выживаемости популя-



(а) Математическое ожидание состояний системы



(b) Дисперсия состояний системы, логариф-(c) Дисперсия состояний системы, линейная мическая шкала значений шкала значений

Рис. 13: Математическое ожидание и дисперсия для модели (4) (с β -шумом)

ции при увеличении интенсивности шума. Далее данное явление будет описано с помощью функции стохастической чувствительности.

На рисунках 13b и 13c представлена зависимость дисперсии от параметра системы разными графиками в зависимости от интенсивности шума. Видно, что для выбранных интенсивностей тенденция сохраняется — дисперсия падает с ростом значения параметра. На рисунке 13b не виден график для $\varepsilon=0$, но его можно увидеть на рисунке 13c.

3.5 Стохастическая чувствительность

Для аппроксимации вероятностного распределения случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов (равновесия, цик-

лов или хаоса) можно использовать метод функции стохастический чувствительности. Данный подход описан в работе Ряшко Л. Б. [Bashkirtseva and Ryashko, 2013].

Стохастическая чувствительность равновесия \bar{x} вычисляется по формуле:

$$M = \frac{s(\bar{x})}{1 - q(\bar{x})},$$

где

$$q(x) = \left[\frac{\partial f}{\partial x}(x,0)\right]^2 \quad s(x) = \left[\frac{\partial f}{\partial \eta}(x,0)\right]^2.$$

Стохастическая чувствительность k-циклов можно вычислить по формулам:

$$M_{t+1} = q_t M_t + s_t \quad q_t = q(\bar{x_t}) \quad s_t = s(\bar{x_t}),$$

$$M_1 = \frac{r_{k+1}}{1 - q_1 \cdot \ldots \cdot q_k}.$$

То есть набор элементов $\{M_1, \cdots, M_k\}$ определяет значения стохастической чувствительности k-цикла. Для вычисления требуется знать r_{t+1} , который можно найти по формуле $r_{t+1} = q_t r_t + s_t$, $t \in \overline{1, k}$ и $r_1 = 0$.

Стохастическая чувствительность хаоса вычисляется по формулам:

$$M(c_1) = \left[\frac{\partial f}{\partial x}(f(c_{-1},0),0)\right]^2 s(c_{-1}) + s(f(c_{-1},0)) \quad M(c) = s(c_{-1}),$$

где c_{-1} — прообраз критической точки, $c = f(c_{-1}), c_1 = f(c)$. Полоса рассеивания строится по формулам:

$$x_{\varepsilon} = x^* \pm 3\varepsilon\sqrt{M},\tag{6}$$

где x^* — одно из значений аттрактора при фиксированном β . Формула для вычисления значения M выбирается в зависимости от вида аттрактора, для которого строится полоса рассеивания.

На рисунках 14b и 14a изображены максимум и минимум значений функции стохастической чувствительности соответственно. Красные линии соответствуют модели с α -шумом, синии линии — модели с β -шумом, а зеленые — модели с аддитивным шумом.

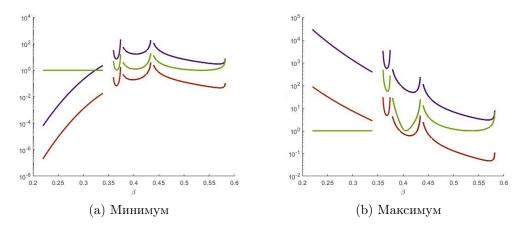


Рис. 14: Функции стохастической чувствительности для моделей (3), (4) и (5) (красный, синий и зеленый соответственно)

На рисунке 15а красными линиями изображена полоса рассеивания вокруг стохастических состояний системы (4) с β -шумом при интенсивности $\varepsilon=0.001$.

Увеличенный участок от $\beta \approx 0.45$ до $\beta \approx 0.48$ изображен на рисунке 15b. Видно, что случайные состояния почти всегда находятся внутри полосы рассеивания, построенной по правилу трех сигм.

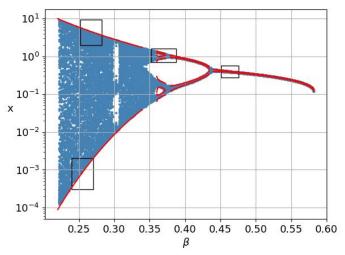
На участках с k-циклами и хаосом (рисунки 15с, 15d и 15е) будет наблюдаться аналогичная ситуация: значения лежат внутри полосы рассеивания.

Таким образом, наблюдается хорошее согласование эмпирических данных и теоретической аппроксимации их разброса.

3.6 Критическая интенсивность

Критической интенсивностью называется такое значение интенсивности, при котором стохастическая траектория выходит за границы бассейна притяжения детерминированного аттрактора и за конечное число итераций стабилизируется в равновесии x=0.

Критическая интенсивность может быть получена эмпирически на большом количестве экспериментов. Однако это времязатратный подход. Для теоретической оценки критической интенсивности используется полоса рассеивания, которая строится с использованием функции стохастической чувствительности по формуле (6). Идея состоит в нахождении такого значения интенсивности шума, при котором доверительный интервал выходит за границы бассейна притяжения аттрактора для модели



(а) Общий вид стохастической диаграммы и доверительной полосы

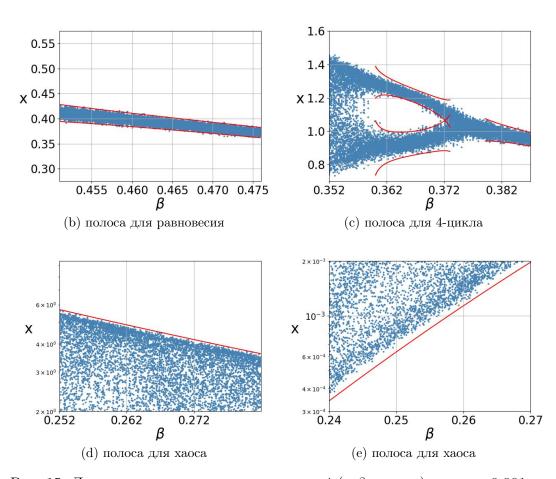


Рис. 15: Доверительная полоса для модели 4 (с β -шумом) при $\varepsilon=0.001$

(1). На рисунке 7 бассейн притяжения аттрактора ограничивается снизу неустойчивым равновесием x_1^* и сверху его прообразом x_{-1}^* , поэтому доверительная полоса будет пересекать бассейн по одной из этих двух границ.

На рисунке 16b изображен график критической интенсивности для β-шума. Красным показана критическая интенсивность для границ доверительных интервалов, которые лежат ниже устойчивого равновесия. Синим - для границ, которые выше устойчивого равновесия. Обозначения аналогичны для графиков α-шума (16a) и аддитивного шума (16c).

Интересно заметить, что в случае α -шума и β -шума силуэты графиков очень похожи. В то же время график для аддитивного шума ведет себя противоположным образом.

3.7 Метрика Махаланобис

Как было показано выше значение критической интенсивности, а значит и вероятности выживания популяции зависит от двух факторов: стохастической чувствительности аттрактора и расстояния до границы бассейна притяжения. Метрика Махаланобиса показывает расстояние между двумя точками с учетом стохастической чувствительности аттрактора.

Метрика Махаланобис рассчитывается по формуле:

$$d_M = \frac{|x_2^* - x_1^*|}{\sqrt{M}},$$

где x_2^* — устойчивое равновесие, либо один из элементов цикла, либо граница хаотического аттрактора, а x_1^* — либо неустойчивое равновесие, либо его прообраз, M — значение функции стохастической чувствительности.

Графики зависимостей метрики Махаланобиса от параметра β изображены на рисунках 17а, 17b и 17с. Аналогично на рисунках 18а, 18b и 18с изображены графики зависимостей евклидовой метрики от параметра β .

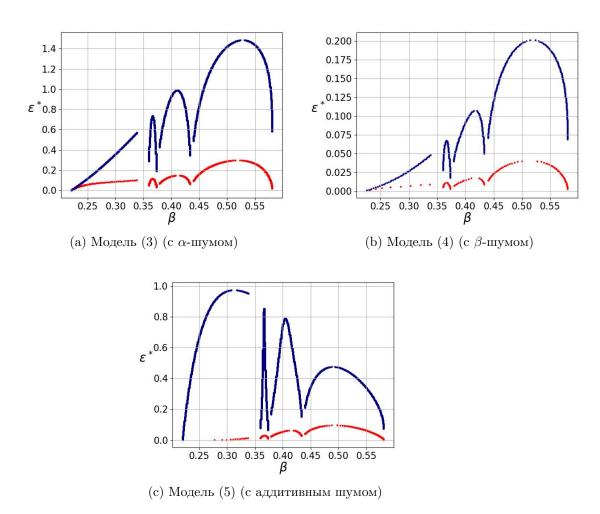
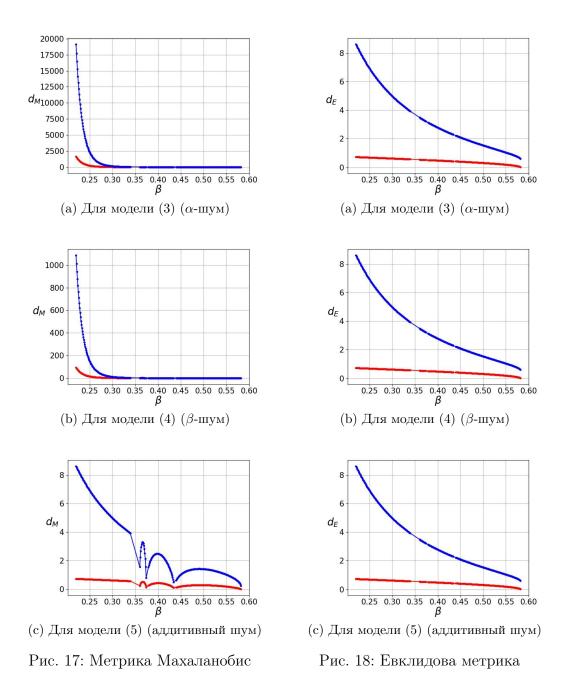


Рис. 16: Критическая интенсивность. Красным для границ, которые лежат ниже устойчивого равновесия. Синим для границ, которые лежат выше устойчивого равнвовесия.



4 Заключение

В работе представлены результаты компьютерного моделирования и анализа динамики численности популяции модели Хасселя.

В рамках детерминированного анализа с помощью методов численного моделирования были построены временные ряды, бифуркционные диаграммы, лестница Ламерея, показатель Ляпунова, карта режимов, бассейны притяжения. Были найдены и изучены зоны сосуществования различных аттракторов.

При изучении влияния случайного возмущения были расммотрены три вида шума. Построены стохастичесике диаграммы, зависимотсии матоематического ожидания и дисперсии, зависимоть функции стохастической чувствительности аттракторов, полосы рассеивания. Найдены зависимости критической интенсивности необходимые для возникновения переходов с невырожденных аттракторов на вырожденное равновесие. Построена зависимость евклидовой метрики, а также метрики Махаланобис.

Для визуализации и вычислений использовались Python, mathplotlib, SymPy, NumPy, GeoGebra, Wolfram Mathematica и MatLab.

Список литературы

- [Anazawa, 2019] Anazawa, M. (2019). Inequality in resource allocation and population dynamics models. *Royal Society*, 6(7).
- [Bashkirtseva and Ryashko, 2013] Bashkirtseva, I. and Ryashko, L. (2013). Stochastic sensitivity analysis of noise-induced intermittency and transition to chaos in one-dimensional discrete-time systems. *Physica A:* Statistical Mechanics and its Applications, 392(2):295–306.
- [Hassell, 1975] Hassell, M. P. (1975). Density-dependence in single-species populations. *Journal of Animal Ecology*, 44(1):283–295.
- [Ryashko and Vasin, 2006] Ryashko, L. B. and Vasin, V. V. (2006). Elements of Nonlinear Dynamics: From Order to Chaos.
- [Sushko et al., 2016] Sushko, I., Gardini, L., and Avrutin, V. (2016). Nonsmooth one-dimensional maps: some basic concepts and definitions. Journal of Difference Equations and Applications, 22(12):1816–1870.