

УДК: 519.21

Анализ индуцированного шумом разрушения режимов сосуществования в популяционной системе «хищник–жертва»

И. А. Башкирцева^a, П. В. Бояршинова^b, Т. В. Рязанова^c, Л. Б. Ряшко^d

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

E-mail: ^a irina.bashkirtseva@urfu.ru, ^b krpolina@mail.ru, ^c tatyana.ryazanova@urfu.ru, ^d lev.ryashko@urfu.ru

Получено 25.05.2016.

Принято к публикации 30.07.2016.

Работа посвящена проблеме анализа близости популяционной системы к опасным границам, при пересечении которых в системе разрушается устойчивое сосуществование взаимодействующих популяций. В качестве причины такого разрушения рассматриваются случайные возмущения, неизбежно присутствующие в любой живой системе. Это исследование проводится на примере известной модели взаимодействия популяций хищника и жертвы, учитывающей как стабилизирующий фактор конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы, так и дестабилизирующий фактор насыщения хищника. Для описания насыщения хищника используется трофическая функция Холлинга второго типа. Динамика системы исследуется в зависимости от коэффициента, характеризующего насыщение хищника, и коэффициента конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы. В работе дается параметрическое описание возможных режимов динамики детерминированной модели, исследуются локальные и глобальные бифуркации и выделяются зоны устойчивого сосуществования популяций в равновесном и осцилляционном режимах. Интересной математической особенностью данной модели, впервые рассмотренной Базькиным, является глобальная бифуркация рождения цикла из петли сепаратрисы. В работе исследуется воздействие шума на равновесный и осцилляционный режимы сосуществования популяций хищника и жертвы. Показано, что увеличение интенсивности случайных возмущений может привести к значительным деформациям этих режимов вплоть до их разрушения. Целью данной работы является разработка конструктивного вероятностного критерия близости этой стохастической системы к опасным границам. Основой предлагаемого математического подхода является техника функций стохастической чувствительности и метод доверительных областей — доверительных эллипсов, окружающих устойчивое равновесие, и доверительных полос вокруг устойчивого цикла. Размеры доверительных областей пропорциональны интенсивности шума и стохастической чувствительности исходных детерминированных аттракторов. Геометрическим критерием выхода популяционной системы из режима устойчивого сосуществования является пересечение доверительных областей и соответствующих сепаратрис детерминированной модели. Эффективность данного аналитического подхода подтверждается хорошим соответствием теоретических оценок и результатов прямого численного моделирования.

Ключевые слова: популяционная динамика, случайные возмущения, функция стохастической чувствительности, доверительные области

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-11-10098)

UDC: 519.21

Analysis of noise-induced destruction of coexistence regimes in «prey–predator» population model

I. A. Bashkirtseva^a, P. V. Boyarshinova^b, T. V. Ryazanova^c, L. B. Ryashko^d

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

E-mail: ^a irina.bashkirtseva@urfu.ru, ^b krpolina@mail.ru, ^c tatyana.ryazanova@urfu.ru, ^d lev.ryashko@urfu.ru

Received 25.05.2016.

Accepted for publication 30.07.2016.

The paper is devoted to the analysis of the proximity of the population system to dangerous boundaries. An intersection of these boundaries results in the collapse of the stable coexistence of interacting populations. As a reason of such destruction one can consider random perturbations inevitably presented in any living system. This study is carried out on the example of the well-known model of interaction between predator and prey populations, taking into account both a stabilizing factor of the competition of predators for another than prey resources, and also a destabilizing saturation factor for predators. To describe the saturation of predators, we use the second type Holling trophic function. The dynamics of the system is studied as a function of the predator saturation, and the coefficient of predator competition for resources other than prey. The paper presents a parametric description of the possible dynamic regimes of the deterministic model. Here, local and global bifurcations are studied, and areas of sustainable coexistence of populations in equilibrium and the oscillation modes are described. An interesting feature of this mathematical model, firstly considered by Bazykin, is a global bifurcation of the birth of limit cycle from the separatrix loop. We study the effects of noise on the equilibrium and oscillatory regimes of coexistence of predator and prey populations. It is shown that an increase of the intensity of random disturbances can lead to significant deformations of these regimes right up to their destruction. The aim of this work is to develop a constructive probabilistic criterion for the proximity of the population stochastic system to the dangerous boundaries. The proposed approach is based on the mathematical technique of stochastic sensitivity functions, and the method of confidence domains. In the case of a stable equilibrium, this confidence domain is an ellipse. For the stable cycle, this domain is a confidence band. The size of the confidence domain is proportional to the intensity of the noise and stochastic sensitivity of the initial deterministic attractor. A geometric criterion of the exit of the population system from sustainable coexistence mode is the intersection of the confidence domain and the corresponding separatrix of the unforced deterministic model. An effectiveness of this analytical approach is confirmed by the good agreement of theoretical estimates and results of direct numerical simulations.

Keywords: population dynamics, random disturbances, stochastic sensitivity function, confidence domains

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 4, pp. 647–660 (Russian).

The work was supported by Russian Science Foundation (No. 16-11-10098).

Введение

Современный подход к исследованию разнообразных явлений, наблюдаемых в системах взаимодействующих популяций, предполагает использование концептуальных математических моделей и их анализ средствами качественной теории дифференциальных или разностных уравнений [Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985; Rubin, Riznichenko, 2004; Плюснина и др., 2014; Май, 1976; Turchin, 2003]. При этом существенные изменения численности, смена динамических режимов, экологические сдвиги можно связать с теми или иными бифуркациями в соответствующих динамических моделях. Важный вопрос о возможных режимах сосуществования взаимодействующих популяций сводится к анализу соответствующих аттракторов и их бассейнов притяжения.

Современная популяционная динамика охватывает широкий круг детерминированных моделей разной размерности с большим разнообразием режимов, как регулярных, так и хаотических. Анализ возможных деформаций в динамике численности популяций, вызванных неизбежно присутствующими случайными возмущениями, представляет несомненный интерес, особенно в связи с прогнозированием возможных экологических сдвигов и катастроф [Lande et al., 2003; Ridolfi et al., 2011]. Воздействие случайных возмущений может приводить к различным последствиям. Таковыми могут быть вымирание, резкая смена динамического режима, взрывной рост численности. Выявление внутренних вероятностных механизмов вызванных шумами качественных изменений является важным новым направлением стохастической популяционной динамики.

Целью данной работы является разработка вероятностного критерия близости стохастической популяционной системы к опасным границам, при переходе через которые система переходит в качественно иное состояние. Это исследование проводится на примере известной детерминированной модели «хищник–жертва» [Базыкин, 1985], учитывающей конкуренцию хищника за отличные от жертвы ресурсы и насыщение хищника. Отличительной особенностью этой модели является сочетание локальных и глобальных бифуркаций.

В первой части работы дается параметрическое описание возможных режимов динамики детерминированной модели, выделяются зоны устойчивого сосуществования популяций в равновесном и осцилляционном режимах.

Вторая часть работы посвящена исследованию воздействия шума на аттракторы этой модели. Здесь изучается явление разрушения устойчивого сосуществования популяций под воздействием случайных возмущений. Для конструктивного параметрического анализа этого явления используются техника функции стохастической чувствительности и метод доверительных областей [Башкирцева, Ряшко, 2001; Ryashko, Bashkirtseva, 2011]. Математические детали этого подхода кратко представлены в приложении.

Анализ детерминированной динамики. Равновесные и осцилляционные режимы сосуществования

В работе рассматривается модель взаимодействия двух популяций, учитывающая как стабилизирующий фактор конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы, так и дестабилизирующий фактор насыщения хищника [Базыкин, 1985]. При этом для описания насыщения хищника используется трофическая функция Холлинга второго типа. Модель задается системой дифференциальных уравнений

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

где x — плотность популяции жертв, y — плотность популяции хищников, $\alpha > 0$ — скорость размножения популяции жертв в отсутствие хищника, $\gamma > 0$ — естественная смертность хищников, $\delta > 0$ — коэффициент конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы и $0 < a < 1$ — коэффициент, характеризующий насыщение хищника. Будем рассматривать динамику системы в зависимости от параметров a и δ при фиксированных $\gamma = \alpha = 1$. Следует отметить, что система имеет биологический смысл, когда значения координат x и y неотрицательны.

Тривиальное равновесие $M_0(0, 0)$ данной системы всегда является седловой точкой. Состояния равновесия, в которых хищники и жертвы сосуществуют, имеют следующий вид:

$$M_1 \left(\frac{1 - a - \sqrt{(a-1)^2 - 4a\delta}}{2a^2\delta} - \frac{1}{a}, \frac{1 - a - \sqrt{(a-1)^2 - 4a\delta}}{2a\delta} \right),$$

$$M_2 \left(\frac{1 - a + \sqrt{(a-1)^2 - 4a\delta}}{2a^2\delta} - \frac{1}{a}, \frac{1 - a + \sqrt{(a-1)^2 - 4a\delta}}{2a\delta} \right).$$

Данные равновесия принадлежат первому квадранту при условии, что значения параметров удовлетворяют неравенству $\delta < \frac{(1-a)^2}{4a}$. Равновесие M_2 при любых допустимых значениях параметров является седлом, в то время как равновесие M_1 имеет более сложный характер поведения. По результатам анализа собственных значений системы первого приближения в окрестности положения равновесия M_1 в плоскости параметров была получена бифуркационная диаграмма (рис. 1). Кривая Γ_{12} отвечает границе существования равновесий M_1, M_2 и имеет аналитическое представление $\delta = \frac{(1-a)^2}{4a}$. Пунктирная кривая Γ_{23} соответствует бифуркации

Андрунова–Хопфа для равновесия M_1 и также имеет аналитическое представление $\delta = \frac{a - 2a^2}{(a-1)^2}$. Кривая Γ_{34} была получена численно и представляет бифуркационную линию влипания предельного цикла в сепаратрису седловой точки M_2 (линия гомоклинической бифуркации).

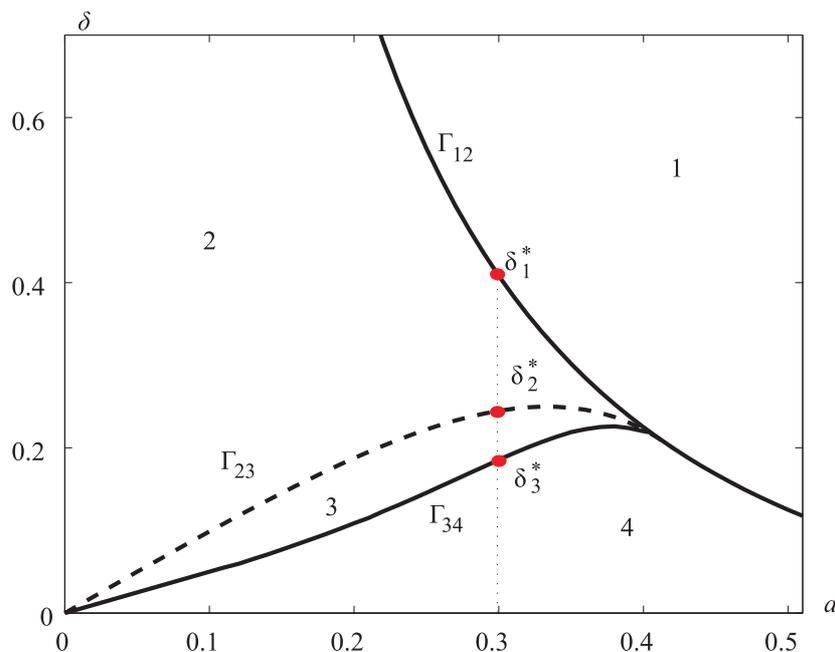


Рис. 1. Бифуркационная диаграмма системы (1): в зонах 1 и 4 аттракторов нет, в зоне 2 система имеет устойчивое равновесие, в зоне 3 — устойчивый предельный цикл

В зоне 1 в системе существует только седловая точка M_0 , все траектории уходят в бесконечность. В зоне 2 в системе, кроме двух седловых точек M_0 и M_2 , существует устойчивая точка M_1 . При переходе из зоны 2 в зону 3 через границу Γ_{23} равновесие M_1 теряет устойчивость, и в системе появляется устойчивый предельный цикл. При переходе из зоны 3 в зону 4 этот цикл на границе Γ_{34} влипает в петлю сепаратрисы и исчезает. Таким образом, зона 4 качественно не отличается от зоны 1. Здесь равновесия M_0 , M_1 и M_2 неустойчивы, и все траектории уходят с течением времени в бесконечность.

Таким образом, в биологической системе при определенных начальных значениях численностей популяций наблюдаются *равновесный режим сосуществования* в зоне 2 и *осцилляционный режим сосуществования* в зоне 3. Дальнейшее исследование аттракторов данной модели будет проводиться в областях 2 и 3 бифуркационной диаграммы.

При фиксированном значении параметра $a = 0.3$ у системы существует три бифуркационных значения параметра δ . Значение $\delta_1^* = 0.408333$ соответствует появлению двух равновесий, M_1 и M_2 , $\delta_2^* = 0.244898$ отмечает бифуркацию Андронова-Хопфа, а $\delta_3^* = 0.185494705$ соответствует влипанию цикла в сепаратрису седла. Значения δ_1^* и δ_3^* выделяют интервал (δ_3^*, δ_1^*) изменения параметра δ , где в системе наблюдается сосуществование хищника и жертвы. Значение δ_2^* делит этот интервал на две зоны: (δ_3^*, δ_2^*) — зона устойчивого цикла и (δ_2^*, δ_1^*) — зона устойчивого равновесия. На рис. 2 представлены типичные фазовые портреты системы (1) при $a = 0.3$ для пяти значений параметра δ из этих двух зон. Здесь и в дальнейшем приняты следующие обозначения: седловые точки M_0 и M_2 представлены пустыми кружками, устойчивое равновесие M_1 — синим залитым квадратом, неустойчивое равновесие M_1 — синим пустым квадратом, детерминированные траектории — черными линиями, устойчивый предельный цикл — синей сплошной линией, устойчивое многообразие седла M_2 — красной пунктирной линией.

На рис. 2, *a* устойчивое многообразие седла M_2 служит границей бассейна притяжения устойчивого равновесия M_1 . Траектории, стартующие внутри бассейна, стремятся к равновесию, а траектории, стартующие вне его, уходят в бесконечность. На рис. 2, *b-d* аттрактором является предельный цикл. При стремлении параметра δ сверху к бифуркационному значению δ_3^* цикл увеличивается и приближается к седловым равновесиям M_0 и M_2 . На рис. 2, *e* показаны критическая ситуация влипания устойчивого предельного цикла в сепаратрису и исчезновение предельного цикла как аттрактора. При этом образуется замкнутая петля — полуустойчивая гомоклиническая траектория (зеленая сплошная линия). При дальнейшем уменьшении параметра δ замкнутая петля расщепляется, неустойчивое многообразие уходит в бесконечность, а устойчивым многообразием становится гетероклиническая траектория, выходящая из равновесия M_1 к M_2 .

Таким образом, для системы (1) описана параметрическая зона устойчивого сосуществования двух популяций в форме равновесного и осцилляционного режимов. Для каждого режима определены зоны начальных состояний численностей, гарантирующих сосуществование в рамках детерминированной модели. Однако неизбежно присутствующие случайные возмущения могут разрушить установившиеся режимы сосуществования. Вероятностные механизмы разрушения режимов сосуществования исследуются в следующем параграфе.

Анализ влияния стохастических возмущений

Для исследования воздействия случайных возмущений будем использовать следующую стохастическую модель:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - \frac{xy}{1+ax} + \varepsilon_1 \dot{w}_1, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1+ax} - \delta y^2 + \varepsilon_2 \dot{w}_2, \end{cases} \quad (2)$$

где w_1, w_2 — независимые стандартные винеровские процессы, а $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ — интенсивности шумов.

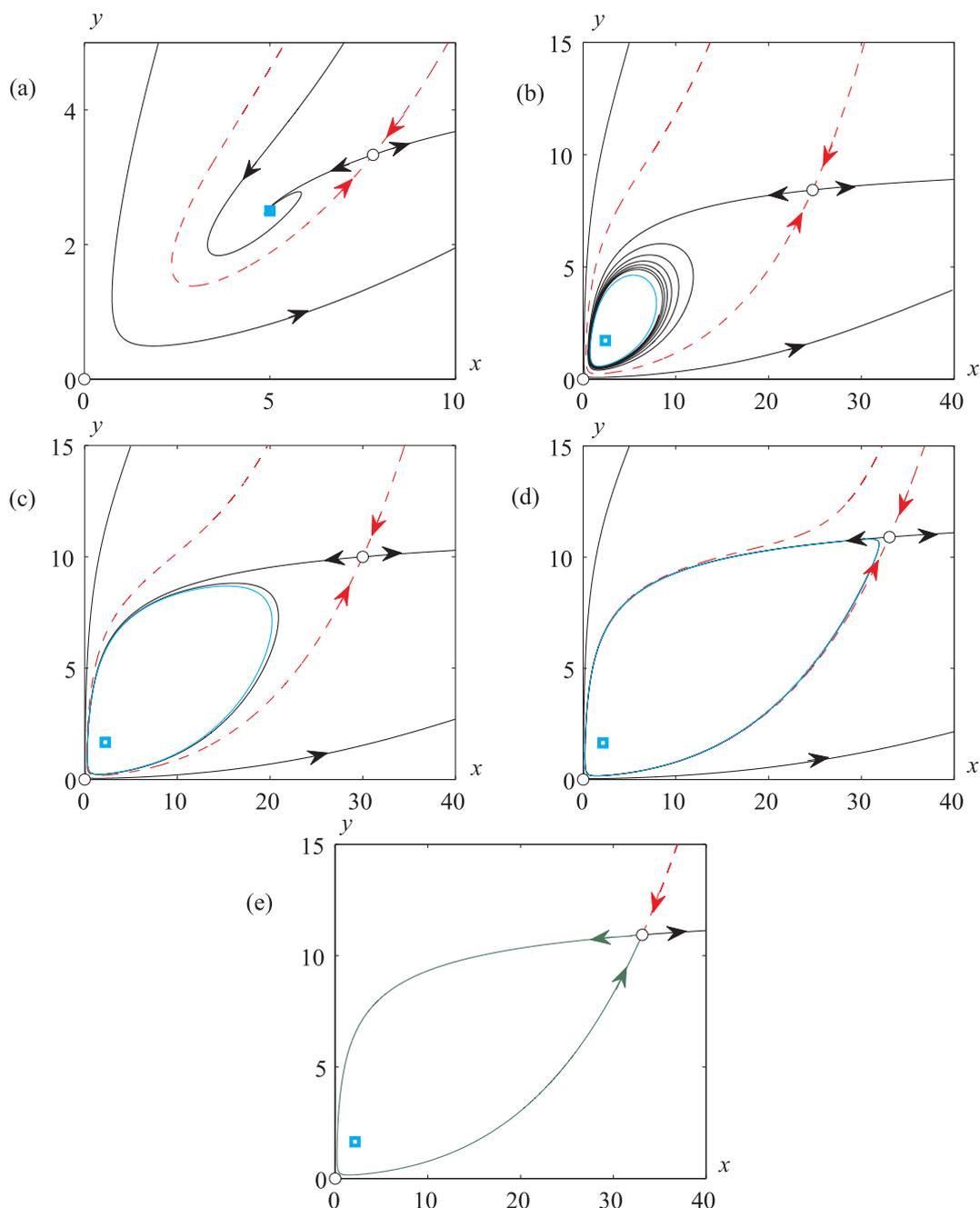


Рис. 2. Фазовые портреты системы при $a = 0.3$ для (a) $\delta = 0.4$, (b) $\delta = 0.23$, (c) $\delta = 0.2$, (d) $\delta = 0.186$, (e) $\delta = 0.185494705$. Седловая точка изображена пустым кружком, устойчивое равновесие — синим заштрихованным квадратом, неустойчивое равновесие — синим пустым квадратом, детерминированные траектории — черными линиями, устойчивый предельный цикл — синей сплошной линией, устойчивое многообразие седла — красной пунктирной линией (цветная версия доступна на сайте журнала)

Воздействие шума на равновесный режим

Рассмотрим случай, когда популяции сосуществуют в режиме равновесия ($\delta = 0.4$). Траектории системы (2) под действием шума покидают детерминированное равновесие M_1 и образуют вокруг него облако случайных состояний. При малых шумах случайные траектории концентри-

руются вблизи равновесия M_1 . В популяционной системе наблюдаются малоамплитудные стохастические осцилляции. Увеличение интенсивности случайного воздействия приводит к увеличению размера облака вокруг детерминированного равновесия. Случайные траектории подходят близко к границе бассейна притяжения детерминированного равновесия M_1 и с высокой вероятностью могут пересечь ее. Выход из бассейна притяжения приводит к тому, что траектория уходит в бесконечность. Таким образом, в системе под действием внешнего шума происходит разрушение равновесного режима сосуществования двух взаимодействующих популяций. Это явление иллюстрируется на рис. 3. Предполагается, что $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon$.

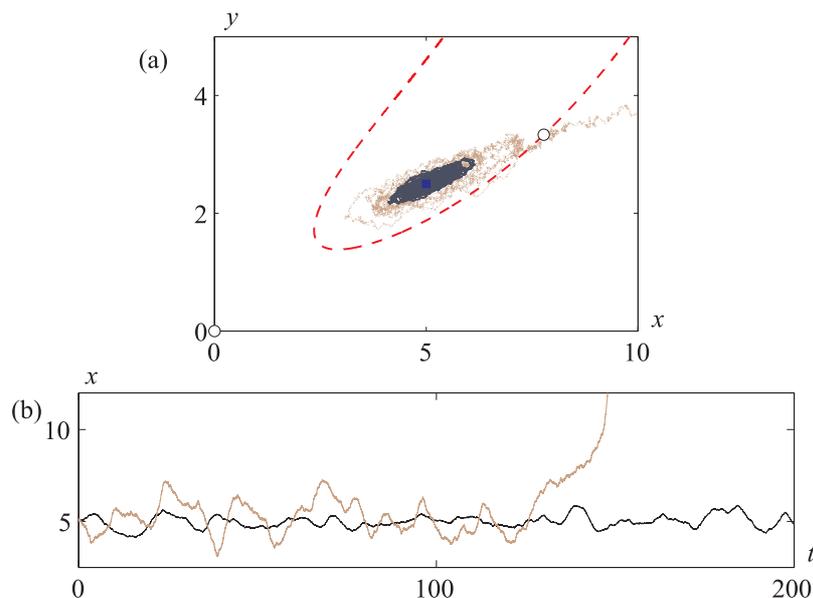


Рис. 3. Стохастическая динамика системы (2) при $a = 0.3$, $\delta = 0.4$ для $\varepsilon = 0.05$ (черный) и $\varepsilon = 0.15$ (коричневый): а) случайные траектории; б) временные ряды (цветная версия доступна на сайте журнала)

На рис. 3, а представлены случайные траектории системы (2) при $a = 0.3$, $\delta = 0.4$ для $\varepsilon = 0.05$ (черный) и $\varepsilon = 0.15$ (коричневый). На рис. 3, б показаны соответствующие временные ряды. Видно, что увеличение интенсивности приводит к резкому всплеску в численности популяции.

Для параметрического анализа вероятностных механизмов разрушения режимов сосуществования взаимодействующих популяций будем использовать технику функции стохастической чувствительности (ФСЧ) и метод доверительных областей (см. приложение). Функция стохастической чувствительности позволяет оценить дисперсию разброса случайных состояний вокруг устойчивого равновесия и наглядно описать конфигурацию этого разброса в форме доверительных эллипсов.

На рис. 4 представлены эллипсы рассеивания случайных состояний системы (2) с $a = 0.3$, $\delta = 0.4$. Для значения интенсивности $\varepsilon = 0.05$ (черный) эллипс лежит целиком внутри бассейна притяжения устойчивого равновесия M_1 , и вероятность выхода случайных траекторий за пределы этого бассейна крайне мала. Для значения интенсивности $\varepsilon = 0.15$ (коричневый) эллипс пересекает сепаратрису и захватывает точки области, соответствующей взрывному росту численности. Эти результаты хорошо согласуются с данными численного моделирования, представленными на рис. 3.

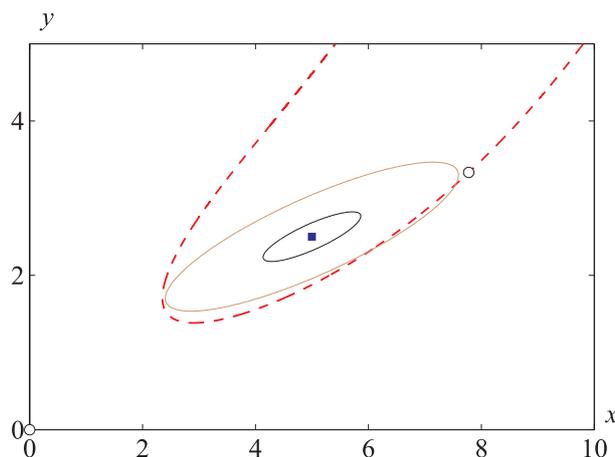


Рис. 4. Сепаратриса (красный пунктир) и эллипсы рассеивания при $a = 0.3$, $\delta = 0.4$ для $\varepsilon = 0.05$ (черный) и $\varepsilon = 0.15$ (коричневый) (цветная версия доступна на сайте журнала)

Воздействие шума на осцилляционный режим

Рассмотрим теперь случай, когда устойчивое сосуществование двух популяций реализуется в форме автоколебаний ($\delta = 0.23$). Под действием случайных возмущений траектории покидают предельный цикл и формируют вокруг него случайный пучок.

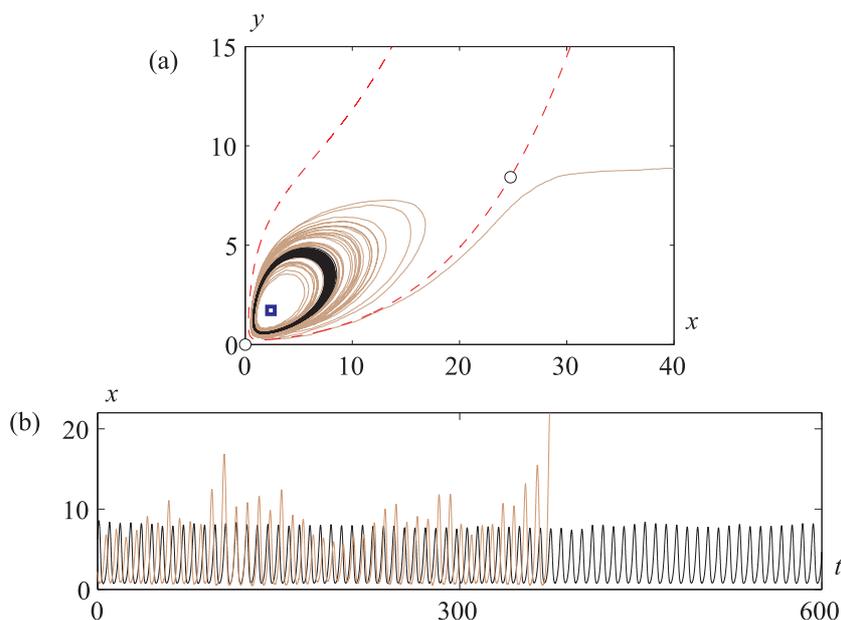


Рис. 5. Стохастическая динамика системы (2) при $a = 0.3$, $\delta = 0.23$ для $\varepsilon = 0.005$ (черный) и $\varepsilon = 0.05$ (коричневый): а) случайные траектории; б) временные ряды (цветная версия доступна на сайте журнала)

На рис. 5, а представлены случайные траектории системы (2) при $a = 0.3$, $\delta = 0.23$ для $\varepsilon = 0.005$ (черный) и $\varepsilon = 0.05$ (коричневый). При малых шумах система демонстрирует осцилляции, близкие к детерминированным, с малыми флуктуациями амплитуды. Увеличение интенсивности случайного воздействия сначала приводит к увеличению ширины пучка вокруг детерминированного цикла, а затем индуцирует выходы случайных траекторий из бассейна притяжения детерминированного цикла. На рис. 5, б представлены соответствующие временные ряды. Таким

образом, в системе под действием внешнего шума также происходит разрушение и осцилляционный режим сосуществования двух популяций.

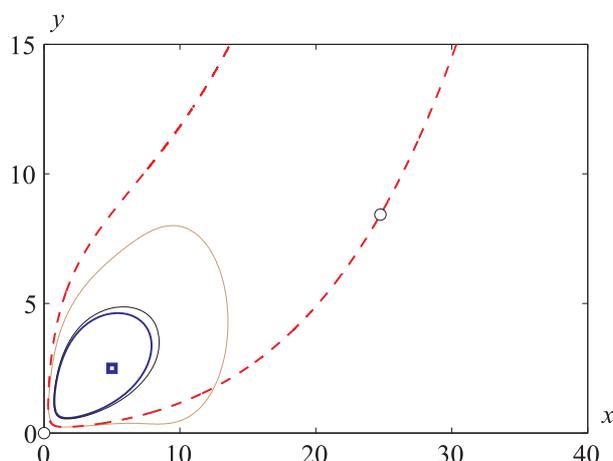


Рис. 6. Детерминированный цикл (синий), сепаратриса (красный пунктир) и внешние границы полос рассеивания при $a = 0.3$, $\delta = 0.23$ для $\varepsilon = 0.005$ (черный) и $\varepsilon = 0.05$ (коричневый) (цветная версия доступна на сайте журнала)

Достаточное простое и наглядное пространственное описание случайных состояний системы (2) вокруг детерминированного цикла дается построенной с помощью ФСЧ доверительной полосой (см. приложение).

На рис. 6 представлены полосы рассеивания при $a = 0.3$, $\delta = 0.23$. Для значения интенсивности $\varepsilon = 0.005$ (черный) полоса лежит целиком внутри бассейна притяжения устойчивого цикла, и выходы случайных траекторий за пределы бассейна маловероятны. Для $\varepsilon = 0.05$ (коричневый) внешняя граница полосы пересекает сепаратрису, что сигнализирует о высокой вероятности выхода стохастической траектории из бассейна притяжения предельного цикла с последующим взрывным ростом численности. Эти результаты хорошо согласуются с данными численного моделирования, представленными на рис. 5.

Таким образом, метод доверительных областей позволяет оценить критические значения интенсивностей внешнего воздействия, при которых популяционная система выходит за опасные границы, что приводит к разрушению режимов устойчивого сосуществования популяций.

На рис. 7 представлены графики зависимостей вероятности P выхода случайных траекторий из бассейна притяжения аттрактора от интенсивности шума ε при различных значениях параметра δ : для режимов осцилляционного сосуществования — $\delta \in \{0.2, 0.21, 0.23\}$ (пунктирные линии) и для режимов равновесного сосуществования — $\delta \in \{0.25, 0.3, 0.4\}$ (сплошные линии). Эти вероятности были найдены прямым численным моделированием случайных траекторий. Как видим, функция $P(\varepsilon)$ является монотонно возрастающей, и интервал интенсивностей шума, соответствующих резкому росту вероятности выхода, является довольно узким. Расположение этого интервала существенно зависит от значения параметра δ .

Отметим, что индуцированное шумом разрушение устойчивого сосуществования популяций в осцилляционном режиме в целом происходит при меньших значениях шума, чем в равновесном режиме.

Для значений параметра $\delta \in (\delta_3^*, \delta_2^*)$, при которых система имеет устойчивый предельный цикл, можно заметить, что при приближении параметра δ к бифуркационному значению δ_3^* критическое значение шума, разрушающего систему, стремится к нулю. Такое поведение объясняется приближением цикла к границе бассейна притяжения при $\delta \rightarrow \delta_3^*$. Наоборот, при увеличении δ цикл отходит от опасной границы, что ведет к увеличению критического значения

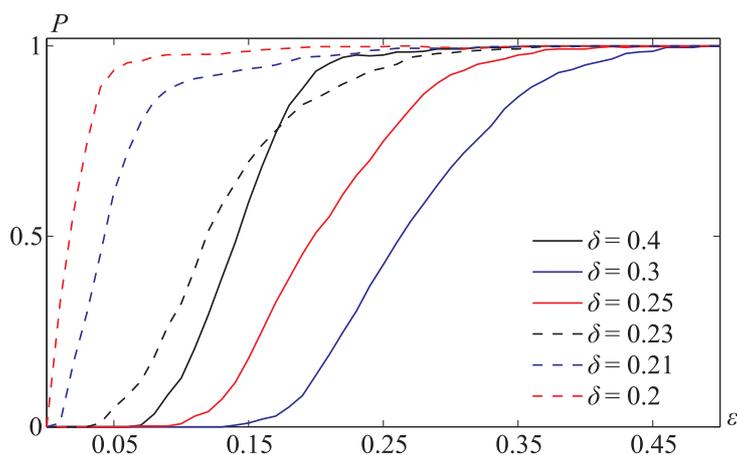


Рис. 7. Вероятность выхода случайных траекторий из бассейна притяжения детерминированного аттрактора (цветная версия доступна на сайте журнала)

шума. Такая монотонность сохраняется и при дальнейшем увеличении δ , когда система оказывается в зоне устойчивого равновесия. Однако, при дальнейшем движении δ в направлении δ_1^* , монотонное возрастание сменяется на монотонное убывание. На рис. 7 видно, что график для значения $\delta = 0.4$ уже лежит существенно левее графиков зависимостей для $\delta = 0.25$ и $\delta = 0.3$. При приближении δ к бифуркационному значению δ_1^* , критическое значение шума, разрушающего систему, снова стремится к нулю. Это связано с тем, что при $\delta \rightarrow \delta_1^*$, расстояние между равновесиями M_1 и M_2 стремится к нулю. В частности полученные результаты показывают, что шум интенсивности $\varepsilon = 0.5$ разрушает популяционную систему при всех значениях δ .

Стоит отметить, что представленные на рис. 7 результаты по вероятности выхода хорошо согласуются с прогнозами, полученными методом доверительных областей с помощью техники ФСЧ (см. рис. 4, 6).

Приложение. Стохастическая чувствительность аттракторов

Рассмотрим стохастическую систему уравнений Ито, являющуюся стандартной математической моделью системы со случайными возмущениями [Гихман, Скороход, 1982]:

$$dx = f(x)dt + \varepsilon\sigma(x)w(t). \quad (3)$$

Здесь $w(t)$ — n -мерный стандартный винеровский процесс, $\sigma(x)$ — достаточно гладкая $n \times n$ -матричная функция, задающая зависимость случайных возмущений от состояния системы, ε — параметр интенсивности возмущений.

В результате действия невырожденных шумов случайные траектории, стартующие с детерминированного аттрактора, формируют вокруг него некоторый пучок. Исчерпывающее вероятностное описание случайных траекторий в этом пучке в терминах плотности распределения дается уравнением Фоккера–Планка–Колмогорова (ФПК). Если характер переходного процесса является несущественным, а основной интерес представляет установившийся режим, то можно ограничиться рассмотрением стационарной плотности распределения $\rho(x, \varepsilon)$, задаваемой стационарным уравнением ФПК:

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

Непосредственное использование этого уравнения даже в простейших ситуациях весьма затруднительно. Для систем с малыми случайными возмущениями в работе [Венцель, Фрейдлин, 1979] был предложен подход, использующий некоторую специально конструируемую функцию Ляпунова $v(x) = -\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \varepsilon^2 \ln \rho(x, \varepsilon)$ — квазипотенциал. В случае малых шумов с помощью квазипотенциала можно записать асимптотику стационарной плотности:

$$\rho(x, \varepsilon) \approx K \cdot \exp\left(-\frac{v(x)}{\varepsilon^2}\right).$$

Конструктивный метод аппроксимации квазипотенциала $v(x)$ в малой окрестности аттракторов (точек покоя, циклов и торов) был предложен и развит в работах [Мильштейн, Ряшко, 1995; Башкирцева, Ряшко, 2001; Ряшко, 2006; Bashkirtseva, Ryashko, 2004].

Стохастическая чувствительность равновесия

В простейшем случае, когда аттрактором системы является экспоненциально устойчивая точка покоя \bar{x} , для квазипотенциала используется квадратичная аппроксимация $v(x) \approx \frac{1}{2}(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))$. Эта аппроксимация позволяет представить асимптотику стационарной плотности в форме нормального распределения

$$\rho(x, \varepsilon) \approx K \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))}{2\varepsilon^2}\right)$$

с ковариационной матрицей $\varepsilon^2 W$. Матрица W — матрица стохастической чувствительности — является решением алгебраического уравнения

$$FW + WF^T = -S, \quad F = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}), \quad S = \sigma(\bar{x})\sigma^T(\bar{x}).$$

Эта матрица характеризует пространственное распределение и размеры стационарного распределения случайных состояний системы вокруг детерминированного равновесия. В случае $n = 2$ соответствующий эллипс рассеивания [Ryashko, Bashkirtseva, 2011] для равновесия \bar{x} может быть построен по следующей формуле:

$$(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x})) = 2k^2 \varepsilon^2,$$

где $k^2 = -\ln(1 - P)$ и P — доверительная вероятность. Случайные состояния системы (3) располагаются внутри эллипса в вероятностью P .

С использованием матрицы стохастической чувствительности были построены эллипсы рассеивания вокруг равновесия M_1 для популяционной модели (2). На рис. 8 представлены случайные состояния этой системы при $a = 0.3$, $\delta = 0.4$, $\varepsilon = 0.05$ и эллипс рассеивания с доверительной вероятностью $P = 0.99$. Видно, что почти все случайные состояния лежат внутри эллипса и форма облака рассеивания хорошо описывается эллипсом.

Стохастическая чувствительность предельного цикла

Рассмотрим случай, когда аттрактором системы (3) при $\varepsilon = 0$ является предельный цикл. Такой цикл может быть задан некоторым T -периодическим решением $x = \xi(t)$. Пусть Π_t — гиперплоскость, ортогональная циклу в точке $\xi(t)$. В этом случае для малых шумов с помощью соответствующей квадратичной аппроксимации квазипотенциала вблизи цикла можно записать экспоненциальную гауссовскую асимптотику

$$\rho_t(x, \varepsilon) = K \exp\left(-\frac{(x - \xi(t))^T W^+(t)(x - \xi(t))}{2\varepsilon^2}\right)$$

со средним значением $m_t = \xi(t)$ и ковариационной матрицей $D(t, \varepsilon) = \varepsilon^2 W(t)$.

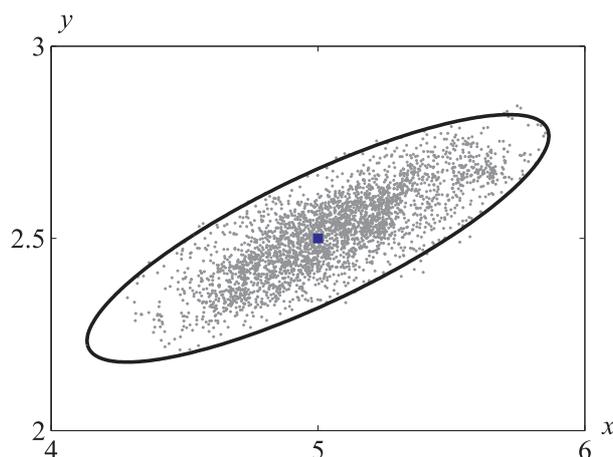


Рис. 8. Случайные состояния системы (2) и эллипс рассеивания при $a = 0.3$, $\delta = 0.4$ и $\varepsilon = 0.05$

Здесь матрица $W(t)$, играющая роль *функции стохастической чувствительности* цикла, является решением краевой задачи

$$\begin{aligned} \dot{W} &= F(t)W + WF^T(t) + P(t)S(t)P(t), \\ W(t+T) &= W(t), \quad W(t)r(t) = 0, \quad r(t) = f(\xi(t)). \end{aligned}$$

Здесь $F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\xi(t))$, $S(t) = \sigma(\xi(t))\sigma^T(\xi(t))$, $P(t) = P_{f(\xi(t))}$, $P_r = I - \frac{rr^T}{r^Tr}$.

Эта система, благодаря экспоненциальной устойчивости цикла, имеет единственное решение.

В случае цикла на плоскости ($n = 2$) матрица $W(t)$, задающая стохастическую чувствительность цикла, и проекционная матрица $P(t)$ имеют ранг, равный единице, и представимы в виде $W(t) = m(t)P(t)$, $P(t) = p(t)p^T(t)$. Здесь $p(t)$ — нормированный вектор, ортогональный касательному вектору $f(\xi(t))$, и $m(t) > 0$ — T -периодическая скалярная функция, задающая разброс (дисперсию) пучка по нормали $p(t)$ к циклу.

Функция $m(t)$ является решением краевой задачи

$$\dot{m} = a(t)m + b(t), \quad m(0) = m(T)$$

с T -периодическими коэффициентами $a(t) = p^T(t)(F^T(t) + F(t))p(t)$, $b(t) = p^T(t)S(t)p(t)$ и может быть найдена в явном виде

$$m(t) = g(t)(C + h(t)),$$

где

$$g(t) = \exp\left(\int_0^t a(s)ds\right), \quad h(t) = \int_0^t \frac{b(s)}{g(s)}ds, \quad C = \frac{g(T)h(T)}{1 - g(T)}.$$

Функция стохастической чувствительности $m(t)$, определенная в точках цикла Γ , характеризует разброс пучка случайных траекторий на разных участках этого цикла.

Функция стохастической чувствительности позволяет построить доверительную полосу вокруг детерминированного цикла [Bashkirtseva, Neiman, Ryashko, 2013]. Границы $x_{1,2}(t)$ этой доверительной полосы могут быть найдены по формуле

$$x_{1,2}(t) = \xi(t) \pm k\varepsilon \sqrt{2m(t)}p(t).$$

Здесь параметр k связан с доверительной вероятностью формулой $k^2 = \text{erf}^{-1}(P)$, где $\text{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt$ — функция ошибок.

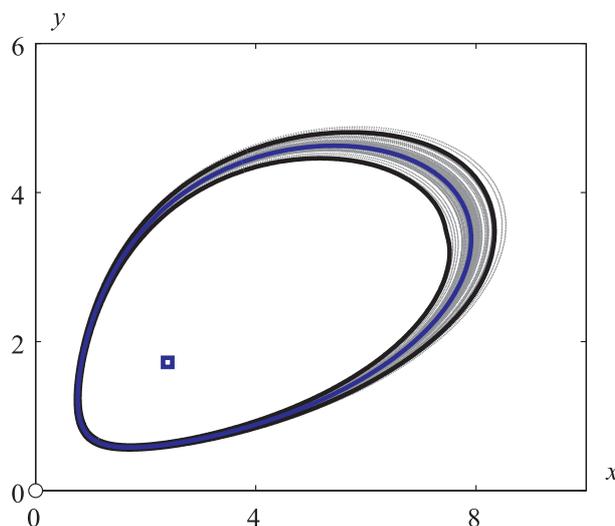


Рис. 9. Предельный цикл (синяя сплошная линия), случайные траектории системы (2) (серые линии) и границы полосы рассеивания для $a = 0.3$, $\delta = 0.23$ при $\varepsilon = 0.005$ (цветная версия доступна на сайте журнала)

С помощью данной техники была построена полоса рассеивания вокруг предельного цикла системы (2). На рис. 9 представлены случайные состояния этой системы при $a = 0.3$, $\delta = 0.23$ и $\varepsilon = 0.005$ и полоса рассеивания с доверительной вероятностью $P = 0.99$. Видно, что почти все случайные состояния лежат внутри полосы и форма облака рассеивания хорошо описывается участками различной ширины данной полосы.

Список литературы (References)

- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985. — 179 с.
Bazikin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodejstvuyushchih populyacij [Mathematical Biophysics of interacting populations]. — Moscow: Nauka, 1985. — 179 s. (in Russian).
- Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. — 2001. — Т. 9, № 6. — С. 104–114.
Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Metod kvazipotenciala v issledovanii lokal'noj ustojchivosti predel'nyh ciklov k sluchajnym vozmushcheniyam [Quasipotential method in the study of local stability of limit cycles to the random perturbations] // *Izvestiya vuzov. Prikladnaya nelinejnaya dinamika*, 2001. — Vol. 9, No. 6. — S. 104–114 (in Russian).
- Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. — М.: Наука, 1979. — 424 с.
Ventcel' A. D., Frejdlin M. I. Fluktuacii v dinamicheskikh sistemah pod dejstviem malyh sluchajnyh vozmushchenij [Fluctuations in dynamical systems under the influence of small random perturbations]. — Moscow: Nauka, 1979. — 424 s. (in Russian).
- Гихман И. И., Скороход А. В. Стохастические дифференциальные уравнения и их приложения. — Киев: Наукова думка, 1982. — 612 с.
Gihman I. I., Skorohod A. V. Stohasticheskie differencial'nye uravneniya i ih prilozheniya [Stochastic Differential Equations and Applications]. — Kiev: Naukova dumka, 1982. — 612 s. (in Russian).

- Мильштейн Г. Н., Ряшко Л. Б.* Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями // Прикладная математика и механика. — 1995. — Т. 59, No. 1. — С. 53–63.
- Mil'shtejn G. N., Ryashko L. B.* Pervoe priblizhenie kvazipotenciala v zadachah ob ustojchivosti sistem so sluchajnymi nevyrozhdennymi vozmushcheniyami [The first approximation of the quasipotential in problems of stability of systems with nondegenerate random perturbations] // Prikladnaya matematika i mekhanika. — 1995. — T. 59, No. 1. — S. 53–63 (in Russian).
- Плюснина Т. Ю., Фурсова П. В., Тёрлова Л. Д., Ризниченко Г. Ю.* Математические модели в биологии. — М.–Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2014. — 136 с.
- Plyusnina T. Yu., Fursova P. V., Tyorlova L. D., Riznichenko G. Yu.* Matematicheskie modeli v biologii [Mathematical Models in Biology]. — Moscow.–Izhevsk: NIC «Regulyarnaya i haoticheskaya dinamika», 2014. — 136 s. (in Russian).
- Ряшко Л. Б.* Метод квазипотенциала в анализе стохастической чувствительности 2-тора // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. — 2006. — Т. 14, №. 1. — С. 38–54.
- Ryashko L. B.* Metod kvazipotenciala v analize stohasticheskoy chuvstvitel'nosti 2-tora [The method of quasipotential in the analysis of stochastic sensitivity 2-torus] // Izvestiya vuzov. Prikladnaya nelinejnaya dinamika. — 2006. — T. 14, No. 1. — S. 38–54 (in Russian).
- Свиричев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
- Svirezhev Yu. M., Logofet D. O.* Ustojchivost' biologicheskikh soobshchestv [The stability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978. — 352 s. (in Russian).
- Bashkirtseva I., Ryashko L.* Stochastic sensitivity of 3D-cycles // Mathematics and Computers in Simulation. — 2004. — Vol. 66. — P. 55–67.
- Bashkirtseva I., Neiman A. B., Ryashko L.* Stochastic sensitivity analysis of the noise-induced excitability in a model of a hair bundle // Phys. Rev. E. — 2013. — Vol. 87. — P. 052711.
- Lande R., Engen S., Saether B.-E.* Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. — Oxford University Press, 2003. — 224 p.
- May R.M.* Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature. — 1976. — Vol. 261. — P. 459–467.
- Ridolfi L., D'Odorico P., Laio F.* Noise-Induced Phenomena in the Environmental Sciences. — Cambridge University Press, 2011. — 322 p.
- Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical Biophysics. — Springer, 2014. — 273 p.
- Ryashko L., Bashkirtseva I.* Stochastic sensitivity analysis of noise-induced excitement in a prey-predator plankton system // Frontiers in Life Science. — 2011. — No. 5. — P. 141–148.
- Turchin P.* Complex Population Dynamics: a Theoretical / Empirical Synthesis. — Princeton University Press, 2003. — 472 p.