

УДК: 519.21

## Динамические режимы стохастической модели «хищник – жертва» с учетом конкуренции и насыщения

Е. П. Абрамова<sup>а</sup>, Т. В. Рязанова<sup>б</sup>

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

E-mail: <sup>а</sup> ekaterina.abramova@urfu.ru, <sup>б</sup> tatyana.ryazanova@urfu.ru

*Получено 04.03.2019, после доработки — 13.04.2019.  
Принято к публикации 16.04.2019.*

В работе рассматривается модель «хищник – жертва» с учетом конкуренции жертв, хищников за отличные от жертвы ресурсы и их взаимодействия, описываемого трофической функцией Холлинга второго типа. Проводится анализ аттракторов модели в зависимости от коэффициента конкуренции хищников. В детерминированном случае данная модель демонстрирует сложное поведение, связанное с локальными (Андропова – Хопфа и седлоузловая) и глобальной (рождение цикла из петли сепаратрисы) бифуркациями. Важной особенностью этой модели является исчезновение устойчивого цикла вследствие седлоузловой бифуркации. В силу наличия внутривидовой конкуренции в обеих популяциях возникают параметрические зоны моно- и бистабильности. В зоне параметров бистабильности система имеет сосуществующие аттракторы: два равновесия или цикл и равновесие. Проводится исследование геометрического расположения аттракторов и сепаратрис, разделяющих их бассейны притяжения. Понимание взаимного расположения аттракторов и сепаратрис, в совокупности с чувствительностью аттракторов к случайным воздействиям, является важной составляющей в изучении стохастических явлений. В рассматриваемой модели сочетание нелинейности и случайных возмущений приводит к появлению новых феноменов, не имеющих аналогов в детерминированном случае, таких как индуцированные шумом переходы через сепаратрису, стохастическая возбудимость и генерация осцилляций смешанных мод. Для параметрического исследования этих феноменов используются аппарат функции стохастической чувствительности и метод доверительных областей, эффективность которых проверялась на широком круге моделей нелинейной динамики. В зонах бистабильности проводится исследование деформации равновесного или осцилляционного режимов под действием шума. Геометрическим критерием возникновения такого рода качественных изменений служит пересечение доверительных областей с сепаратрисой детерминированной модели. В зоне моностабильности изучаются феномены резкого изменения численности и вымирания одной или обеих популяций при малых изменениях внешних условий. С помощью аппарата доверительных областей решается задача оценки близости стохастической популяции к опасным границам, при достижении которых сосуществование популяций разрушается и наблюдается их вымирание.

Ключевые слова: популяционная динамика, стохастические феномены, бистабильность

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 16-11-10098).

UDC: 519.21

## Dynamic regimes of the stochastic “prey – predatory” model with competition and saturation

E. P. Abramova<sup>a</sup>, T. V. Ryazanova<sup>b</sup>

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

E-mail: <sup>a</sup> ekaterina.abramova@urfu.ru, <sup>b</sup> tatyana.ryazanova@urfu.ru

*Received 04.03.2019, after completion – 13.04.2019.*

*Accepted for publication 16.04.2019.*

We consider “predator–prey” model taking into account the competition of prey, predator for different from the prey resources, and their interaction described by the second type Holling trophic function. An analysis of the attractors is carried out depending on the coefficient of competition of predators. In the deterministic case, this model demonstrates the complex behavior associated with the local (Andronov–Hopf and saddle-node) and global (birth of a cycle from a separatrix loop) bifurcations. An important feature of this model is the disappearance of a stable cycle due to a saddle-node bifurcation. As a result of the presence of competition in both populations, parametric zones of mono- and bistability are observed. In parametric zones of bistability the system has either coexisting two equilibria or a cycle and equilibrium. Here, we investigate the geometrical arrangement of attractors and separatrices, which is the boundary of basins of attraction. Such a study is an important component in understanding of stochastic phenomena. In this model, the combination of the nonlinearity and random perturbations leads to the appearance of new phenomena with no analogues in the deterministic case, such as noise-induced transitions through the separatrix, stochastic excitability, and generation of mixed-mode oscillations. For the parametric study of these phenomena, we use the stochastic sensitivity function technique and the confidence domain method. In the bistability zones, we study the deformations of the equilibrium or oscillation regimes under stochastic perturbation. The geometric criterion for the occurrence of such qualitative changes is the intersection of confidence domains and the separatrix of the deterministic model. In the zone of monostability, we evolve the phenomena of explosive change in the size of population as well as extinction of one or both populations with minor changes in external conditions. With the help of the confidence domains method, we solve the problem of estimating the proximity of a stochastic population to dangerous boundaries, upon reaching which the coexistence of populations is destroyed and their extinction is observed.

Keywords: population dynamics, stochastic phenomena, bistability

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2019, vol. 11, no. 3, pp. 515–531 (Russian).

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

## Введение

Начиная с пионерской работы Т. Мальтуса [Malthus, 1798], интерес к моделям, описывающим демографию популяций, только увеличивается. Исследование нелинейных моделей популяционной динамики началось с независимых работ А. Лотки [Lotka, 1925] и В. Вольтерры [Volterra, 1926]. Новая эпоха в исследовании сложных моделей, задаваемых дифференциальными и разностными уравнениями, началась в связи с бурным развитием вычислительной техники и различных численных методов [May, 1976; Свирежев, Логофет, 1978]. Современное состояние ставшей уже классической популяционной нелинейной динамики представляет собой множество моделей разной размерности, учитывающих различные факторы, такие как внутри- и межвидовые взаимодействия, насыщение, симбиоз, совместная охота, приток извне, эффект Олли и другие [Turchin, 2003; Rubin, Riznichenko, 2004; Плюснина и др., 2014; Епифанов, Цибулин, 2017; Alves, Hilker, 2017]. Это приводит к возникновению различных регулярных и хаотических режимов, изучаемых средствами качественной теории дифференциальных или разностных уравнений. Традиционно изучение детерминированных моделей нелинейной динамики сводится к анализу аттракторов, бассейнов их притяжения, локальных и нелокальных бифуркаций.

Однако, взаимодействие реальных живых систем неизбежно сопровождается непредсказуемыми внешними факторами, влияющими на динамику численности обеих популяций напрямую или опосредовано [Lande et al., 2003; Ridolfi et al., 2011; Laws, 2017]. Такие случайные воздействия могут вызывать различные качественные изменения в динамике системы [Вентцель, Фрейдлин, 1979]. В популяционных моделях шум может индуцировать такие феномены, как взрывное изменение численности, резкое изменение динамического режима, возбудимость, возникновение колебаний смешанных мод и вымирание [Ryashko, Bashkirtseva, 2011; Mandal, 2018]. Здесь важной является задача предотвращения нежелательных экологических сдвигов, обусловленных случайным воздействием.

Данная работа посвящена исследованию одной из модификаций модели Лотки – Вольтерры, предложенной в работах [Алексеев, 1973; Базыкин, 1974; Базыкин и др., 1980]. Сводные результаты по качественному бифуркационному анализу детерминированной модели даны в книге [Базыкин, 2003]. Анализ ее стохастического варианта, с учетом только одного из видов конкуренции (либо жертв, либо хищников), проводился в работах [Башкирцева и др., 2009; Башкирцева и др., 2016]. В первой работе изучены стохастическая чувствительность аттракторов и зависимость чувствительности от бифуркационного параметра модели. Во второй работе также описаны механизмы резкого увеличения численности при незначительно меняющихся внешних факторах.

Целью же данной работы является анализ аттракторов и бифуркаций детерминированной модели, учитывающей оба фактора внутривидовой конкуренции жертв и хищников, а также влияние на динамику стохастических возмущений. В работе предлагаются вероятностные критерии близости популяций к опасным границам, переход через которые влечет качественное изменение состояния системы.

В первом параграфе работы дается описание возможных режимов динамики детерминированной модели, выделяются параметрические зоны моно- и бистабильного устойчивого сосуществования популяций, изучается расположение сепаратрисы, являющейся границей притяжения аттракторов в бистабильной параметрической зоне.

Второй параграф дает краткое описание техники функции стохастической чувствительности и метода доверительных областей, применяющихся далее для описания вероятностных механизмов индуцированных шумом явлений.

Третий параграф посвящен исследованию стохастических феноменов в данной модели. В параметрической зоне бистабильности описаны явления стохастических переходов между ат-

тракторами системы («равновесие  $\rightarrow$  равновесие» и «цикл  $\rightarrow$  равновесие»). В зоне моностабильности показаны механизмы генерации осцилляций смешанных мод и вымирания одной или обеих популяций.

## 1. Анализ детерминированной модели

В работе изучается модель популяционной динамики, описывающая взаимодействие хищников и жертв с учетом стабилизирующих факторов внутривидовой конкуренции каждой популяции [Базыкин, 2003]:

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

Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $a > 0$  — скорость размножения жертв,  $\gamma > 0$  — скорость естественной смертности хищников,  $0 < \alpha < 1$  — коэффициент, характеризующий насыщение хищников. Модель учитывает следующие три фактора взаимодействия:

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

Отметим, что система имеет биологический смысл, только если  $x$  и  $y$  неотрицательные. Здесь и далее зафиксированы значения параметров  $a = \gamma = 1$ ,  $\varepsilon = 0.01$  и  $\alpha = 0.4$  и изучаются бифуркационные сценарии в зависимости от параметра  $\delta > 0$ .

Система (1) максимально может иметь шесть равновесий:

- тривиальное равновесие  $M_0(0, 0)$ , соответствующее ситуации отсутствия обеих популяций, всегда является седлом;
- тривиальное равновесие  $M_1(100, 0)$ , соответствующее существованию жертв в равновесном состоянии при отсутствии хищников, также всегда является седлом;
- равновесие  $M_5\left(0, \frac{-1}{\delta}\right)$  при  $\delta > 0$  не имеет биологического смысла и далее не рассматривается;
- нетривиальные равновесия, соответствующие режиму сосуществования двух популяций:
  - $M_2(\bar{x}, \bar{y})$  существует при  $\delta < 0.239456$  и устойчиво при  $0.22 < \delta < 0.239456$ ,
  - $M_3(\bar{x}, \bar{y})$  существует при  $0.130881 < \delta < 0.239456$  и является седлом,
  - $M_4(\bar{x}, \bar{y})$  существует и устойчиво при  $\delta > 0.130881$ .

Координаты этих равновесий могут быть найдены из условий

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

$$\bar{y} = \frac{1}{\delta} \frac{\bar{x}}{1 + \alpha \bar{x}} - \frac{\gamma}{\delta}.$$

Таким образом, в зависимости от значения параметра  $\delta$  система (1) может иметь 1 или 3 сосуществующих нетривиальных равновесия. При  $\delta < 0.130881$  в системе (1), помимо одного

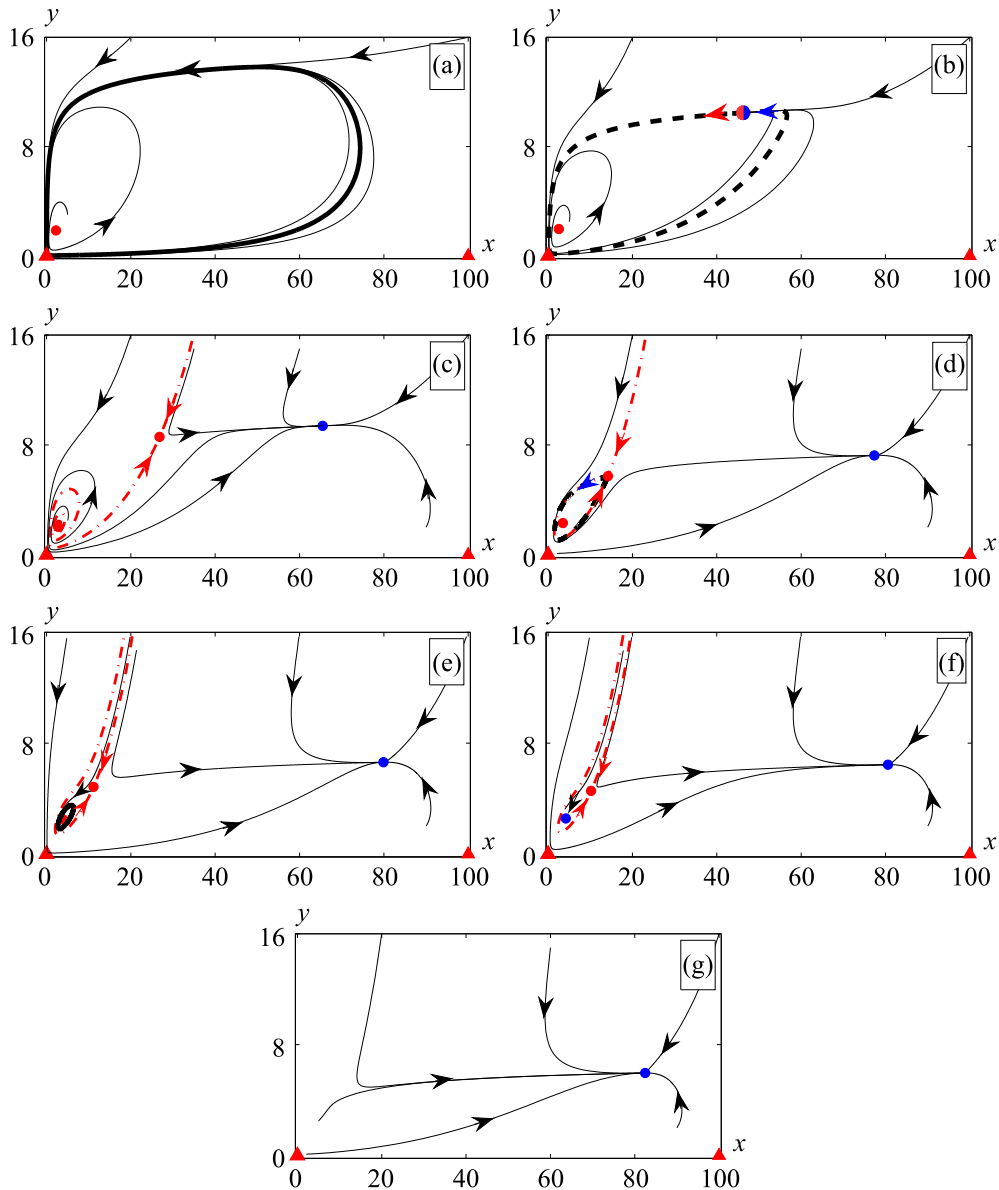


Рис. 1. Фазовые портреты системы (1): а) при  $\delta = 0.1$ ; б) при  $\delta = 0.130881$ ; в) при  $\delta = 0.15$ ; д) при  $\delta = 0.196565$ ; е) при  $\delta = 0.215$ ; ф) при  $\delta = 0.221$ ; г) при  $\delta = 0.2395$ . Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\delta$  — коэффициент внутривидовой конкуренции хищников; седловые равновесия  $M_0$  и  $M_1$  обозначены красными треугольниками, седло-узел  $M_3 = M_4$  — красно-синим кружочком, равновесия  $M_2$ ,  $M_3$  и  $M_4$  — синими кружочками (если равновесие устойчиво) или красными (если равновесие неустойчиво), устойчивые циклы  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  — черной сплошной жирной линией, петля сепаратрисы — черной пунктирной жирной линией, сепаратриса — красной штрихпунктирной линией, детерминированные траектории — черными тонкими линиями, стрелочками показаны направления движения вдоль фазовой траектории. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

нетривиального равновесия  $M_2$ , наблюдается предельный цикл  $\Gamma_1$ , описывающий большеамплитудные колебания численности обеих популяций (см. рис. 1, а). При  $\delta = 0.130881$  на цикле появляется полуустойчивый седло-узел  $M_3 = M_4$ , порождая седлоузловую бифуркацию (см. рис. 1, б). При увеличении параметра  $\delta$  седло  $M_3$  и узел  $M_4$  расходятся друг от друга, и цикл  $\Gamma_1$  перестает существовать.

При  $\delta \in (0.130881, 0.196565)$  система (1) имеет только один аттрактор — устойчивый узел  $M_4$ , все траектории сходятся к нему (см. рис. 1, *c*). Таким образом, независимо от начальных численностей популяций, возможен только один равновесный режим сосуществования.

При  $\delta = 0.196565$  из петли сепаратрисы седловой точки  $M_3$  рождается предельный цикл  $\Gamma_2$  с малой амплитудой колебаний (см. рис. 1, *d*). Данный предельный цикл существует вокруг неустойчивого равновесия  $M_2$  при  $\delta \in (0.196565, 0.22)$ . Таким образом, в этой зоне параметров наблюдается бистабильность. В зависимости от начальной плотности популяций  $x$  и  $y$  возможны два режима их сосуществования: равновесный, соответствующий равновесию  $M_4$ , и осцилляционный, соответствующий циклу  $\Gamma_2$ . Границей разделения бассейнов притяжения  $M_4$  и  $\Gamma_2$  является устойчивое многообразие седловой точки  $M_3$  (см. рис. 1, *e*).

При  $\delta = 0.22$  предельный цикл  $\Gamma_2$  влипает в неустойчивое равновесие  $M_2$ , в результате чего равновесие  $M_2$  становится устойчивым — происходит суперкритическая бифуркация. Далее при  $\delta \in (0.22, 0.239456)$  в системе также наблюдается бистабильность: сосуществуют два устойчивых равновесия,  $M_2$  и  $M_4$ . В зависимости от начальных значений  $x$  и  $y$  возможны два количественно различных равновесных режима сосуществования популяций. Границей разделения бассейнов притяжения  $M_2$  и  $M_4$  также является устойчивое многообразие седловой точки  $M_3$  (см. рис. 1, *f*).

При  $\delta = 0.239456$  равновесие  $M_2$  сливается с равновесием  $M_3$ , и они исчезают. При дальнейшем увеличении параметра  $\delta$  в системе остается только одно устойчивое равновесие —  $M_4$  (см. рис. 1, *g*), и, независимо от начальных значений  $x$  и  $y$ , возможен только один режим сосуществования популяций — равновесный.

На рис. 2, *a* представлена сводная бифуркационная диаграмма системы (1) в зависимости от параметра  $\delta$ . Здесь черными сплошными линиями представлены экстремумы  $x$ -координаты

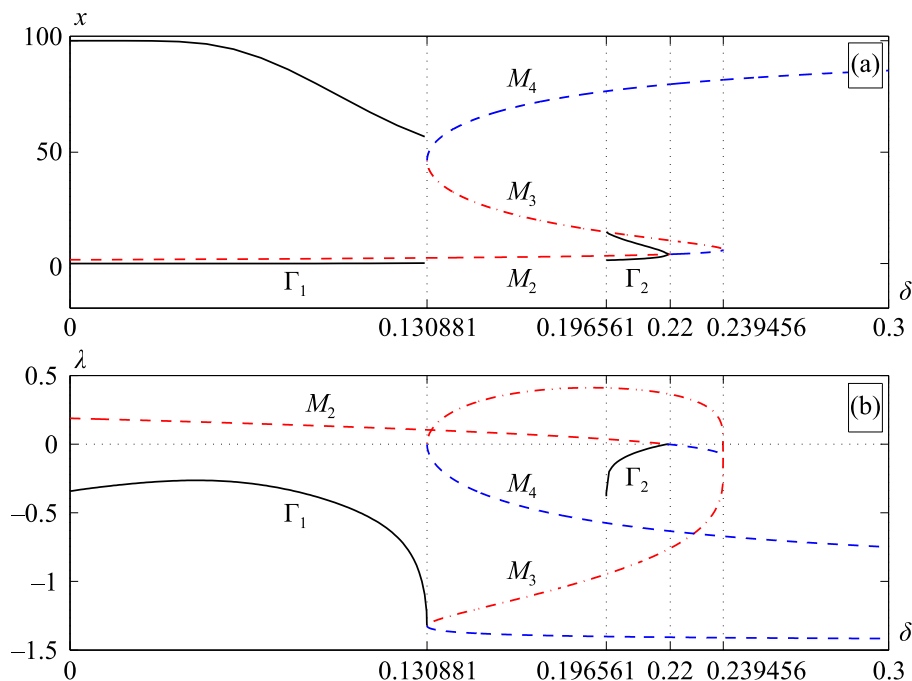


Рис. 2. Для системы (1): а) бифуркационная диаграмма; б) показатель Ляпунова  $\lambda$ . Здесь  $x$  — экстремумы плотности популяции жертв,  $\delta$  — коэффициент внутривидовой конкуренции хищников; равновесия  $M_2$  и  $M_4$  показаны синими пунктирными линиями (если равновесие устойчиво) или красными пунктирными линиями (если равновесие неустойчиво), седловое равновесие  $M_3$  — красной штрихпунктирной линией, устойчивые циклы  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  — черными сплошными линиями. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала



устойчивых циклов  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$ , красной пунктирной линией представлена  $x$ -координата неустойчивого равновесия  $M_2$ , синими пунктирными линиями — устойчивых равновесий  $M_2$  и  $M_4$  и красной штрихпунктирной линией — седлового равновесия  $M_3$ .

На рис. 2, *b* представлены зависимости характеристических показателей  $\lambda$  для равновесий и циклов системы (1) от параметра  $\delta$ . Цветовая схема аналогична описанной на рис. 2, *a*.

Таким образом, для детерминированной модели (1) проведен параметрический анализ зон возможного сосуществования двух популяций. Обнаружены зоны, в которых в зависимости от начальных значений плотностей популяций могут устанавливаться различные стационарные режимы их сосуществования. Далее изучаются явления трансформации этих режимов под действием случайного возмущения, являющегося неотъемлемой частью реальных систем. Прежде чем приступить к описанию индуцированных шумом феноменов, в следующем разделе кратко опишем технику функции стохастической чувствительности, используемую для описания подобных феноменов.

## 2. Методы функции стохастической чувствительности и доверительных областей

Традиционной математической моделью, описывающей динамику стохастического процесса, является уравнение Ито [Гихман, Скороход, 1982]:

$$\dot{x} = f(x) + \sigma \eta(x) \dot{w}(t), \quad (2)$$

где  $f(x)$  —  $n$ -векторная функция,  $\eta(x)$  —  $n \times n$ -матричная функция,  $w(t)$  —  $n$ -мерный винеровский процесс,  $\sigma$  — интенсивность возмущения.

Под действием случайных возмущений траектории системы (2) покидают детерминированный аттрактор и формируют пучок случайных состояний. Для любого случайного распределения, если известна плотность, известны и все его характеристики. Так как нахождение функции плотности распределения, как решения уравнения Фоккера – Планка – Колмогорова, для двумерных нелинейных систем является весьма сложной задачей, здесь часто используются различные асимптотики [Вентцель, Фрейдлин, 1979; Мильштейн, Ряшко, 1995]. В работах Л. Б. Ряшко и И. А. Башкирцевой была предложена методика построения аппроксимации в малой окрестности исследуемого аттрактора [Башкирцева, Ряшко, 2001; Bashkirtseva, Ryashko, 2004]. Эта аппроксимация строится с помощью функции стохастической чувствительности и позволяет изучать отклик (чувствительность) аттракторов на случайное возмущение. Также данная методика позволяет находить области фазовой плоскости, в которых с заданной вероятностью концентрируются случайные состояния системы — доверительные области.

Согласно этой теории, для устойчивого равновесия  $\bar{x}$  системы (1) матрица стохастической чувствительности  $W$  находится из следующего матричного уравнения:

$$FW + WF^T = -S, \quad (3)$$

где  $F = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})$ ,  $S = GG^T$ ,  $G = \eta(\bar{x})$ . Зная матрицу стохастической чувствительности  $W$  равновесия  $\bar{x}$ , можно построить эллипс рассеивания:

$$(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x})) = 2k^2\sigma^2, \quad (4)$$

где  $k^2 = -\ln(1 - P)$  и  $P$  — доверительная вероятность.

Для Т-периодического устойчивого решения  $x = \xi(t)$  системы (1) функция стохастической чувствительности  $m(t)$ , характеризующая чувствительность вдоль цикла, является решением следующей краевой задачи:

$$\dot{m} = a(t)m + b(t), \quad m(0) = m(T), \quad (5)$$

где  $a(t) = p^T(t)(F^T(t) + F(t))p(t)$ ,  $b(t) = p^T(t)S(t)p(t)$ ,  $p(t)$  — нормированный вектор, перпендикулярный к  $f(\xi(t))$ . Здесь  $F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\xi(t))$ ,  $S(t) = G(t)G^T(t)$ ,  $G(t) = \eta(\xi(t))$ . Для описания чувствительности цикла в целом удобно использовать коэффициенты стохастической чувствительности  $M = \max_{0 < t < T} m(t)$  и  $m = \min_{0 < t < T} m(t)$ .

Соответствующие формулы для построения полосы рассеивания случайных состояний вокруг цикла имеют вид

$$x_{1,2} = \xi(t) \pm k\varepsilon \sqrt{2\mu(t)}p(t), \quad (6)$$

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

Различные факторы воздействия окружающей среды могут оказывать влияние на динамику сосуществующих популяций, вызывая случайные миграции различной биологической природы, такое как эмиграция и иммиграция [Behar и другие, 2016]. В данной работе такие случайные миграции моделируются добавлением аддитивного шума:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2 + \sigma_1 \dot{w}_1, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1 + \alpha x} - \delta y^2 + \sigma_2 \dot{w}_2. \end{cases} \quad (7)$$

С помощью описанной выше техники была найдена чувствительность аттракторов системы (7). На рис. 3 в зависимости от параметра  $\delta$  представлены коэффициенты стохастической чувствительности предельных циклов  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  (черный) и устойчивых равновесий  $M_2$ ,  $M_4$  (синий). Здесь сплошными линиями показаны коэффициенты стохастической чувствительности с максимальными значениями и пунктирными — с минимальными. Графики на рис. 3, а, б приведены в разном масштабе, то есть чувствительность цикла  $\Gamma_1$  на порядки больше чувствительности

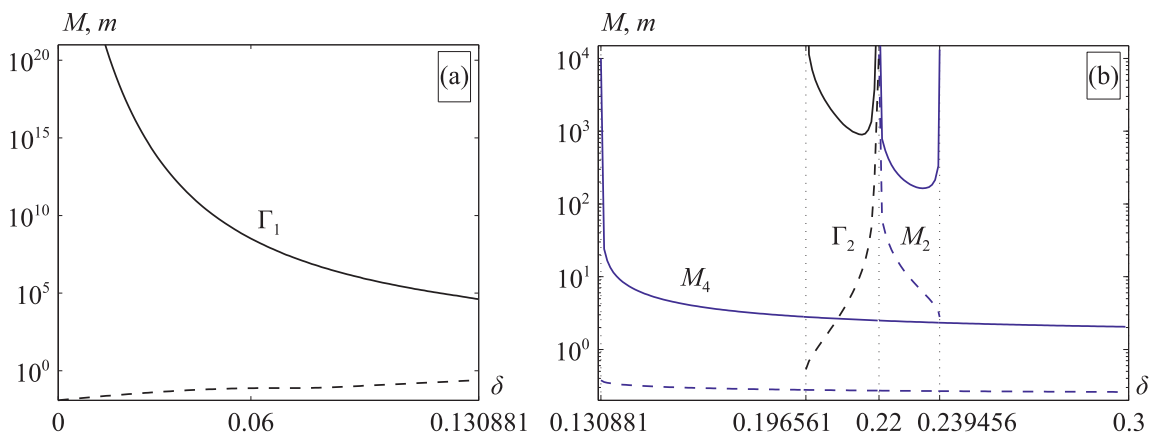


Рис. 3. Зависимости коэффициентов стохастической чувствительности  $M, m$  равновесий (синей линией) и циклов (черной линией). Здесь максимальное значение  $M$  чувствительности аттрактора показано сплошной линией, минимальное  $m$  — пунктирной,  $\delta$  — коэффициент внутривидовой конкуренции хищников. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала



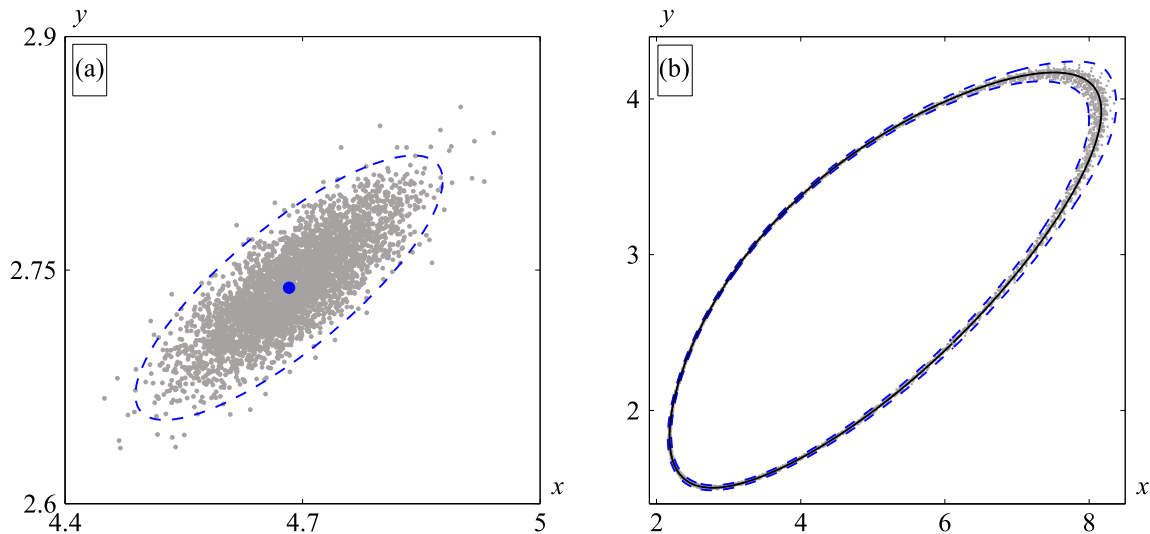


Рис. 4. Области рассеивания (синяя пунктирная линия) и случайные состояния (серые точки) системы (7): а) эллипс для  $\delta = 0.23$  и  $\sigma = 0.005$ ; б) полоса для  $\delta = 0.21$  и  $\sigma = 0.0025$ . Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия, равновесие  $M_2$  обозначено синим кружочком, цикл  $\Gamma_2$  — черной сплошной линией. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

других рассматриваемых аттракторов. Видно, что максимумы коэффициентов стохастической чувствительности равновесия  $M_2$  и цикла  $\Gamma_2$  стремятся к бесконечности при приближении к обеим своим точкам бифуркации. Максимум коэффициентов стохастической чувствительности цикла  $\Gamma_1$  стремится к бесконечности при  $\delta$ , стремящемся к нулю, и к константе при  $\delta$ , стремящемся к  $\delta = 0.130881$ . При приближении к  $\delta = 0.130881$  справа максимум коэффициентов стохастической чувствительности равновесия  $M_4$  стремится к бесконечности. Далее предполагается, что  $\sigma_1 = \sigma_2 = \sigma$ .

На рис. 4 показаны доверительный эллипс для стохастического равновесия при  $\delta = 0.23$ ,  $\sigma = 0.01$  (рис. 4, а) и полоса рассеивания для стохастического цикла при  $\delta = 0.21$ ,  $\sigma = 0.01$  (рис. 4, б). Стоит отметить, что доверительные области достаточно хорошо описывают разброс случайных состояний вокруг детерминированного аттрактора.

В данном разделе дано краткое описание функции стохастической чувствительности и продемонстрировано применение этого метода для нахождения чувствительности аттракторов рассматриваемой популяционной модели и описания дисперсии случайных состояний вокруг детерминированного аттрактора. Далее использование этого подхода применяется для вероятностного описания индуцированных шумом феноменов, таких как переходы «равновесие  $\rightarrow$  равновесие» и «цикл  $\rightarrow$  равновесие», генерация большеамплитудных колебаний и вымирание.

### 3. Индуцированные шумом явления

#### *Переход «равновесие $\rightarrow$ равновесие»*

Сначала рассмотрим случай, когда в системе (1) наблюдается сосуществование двух равновесных режимов,  $M_2$  и  $M_4$ , при  $\delta \in (0.22, 0.239456)$ . Как отмечалось ранее, фазовая плоскость устойчивым многообразием седловой точки  $M_3$  разбивается на два бассейна притяжения равновесий,  $M_2$  и  $M_4$ . При этом бассейн притяжения  $M_2$  гораздо меньше, чем бассейн притяжения равновесия  $M_4$  (рис. 1, f). В то же время, как легко заметить из рис. 3, б, чувствительность равновесия  $M_2$  существенно больше чувствительности равновесия  $M_4$ .

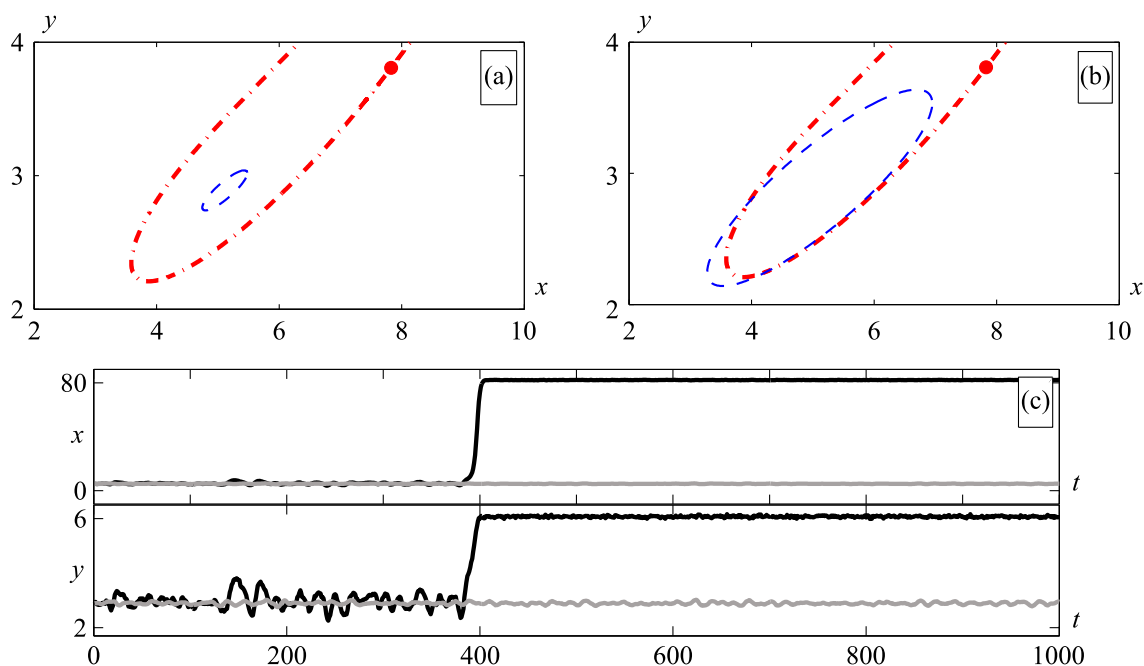


Рис. 5. Индуцированный шумом переход «равновесие  $\rightarrow$  равновесие». Эллипс рассеивания (синяя пунктирная линия) для  $\delta = 0.235$ : а) при  $\sigma = 0.01$ , б) при  $\sigma = 0.05$ ; в) временные ряды для  $\sigma = 0.01$  (серая линия),  $\sigma = 0.05$  (черная линия). Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия, равновесие  $M_3$  обозначено красным кружочком, его сепаратриса — красной штрихпунктирной линией. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

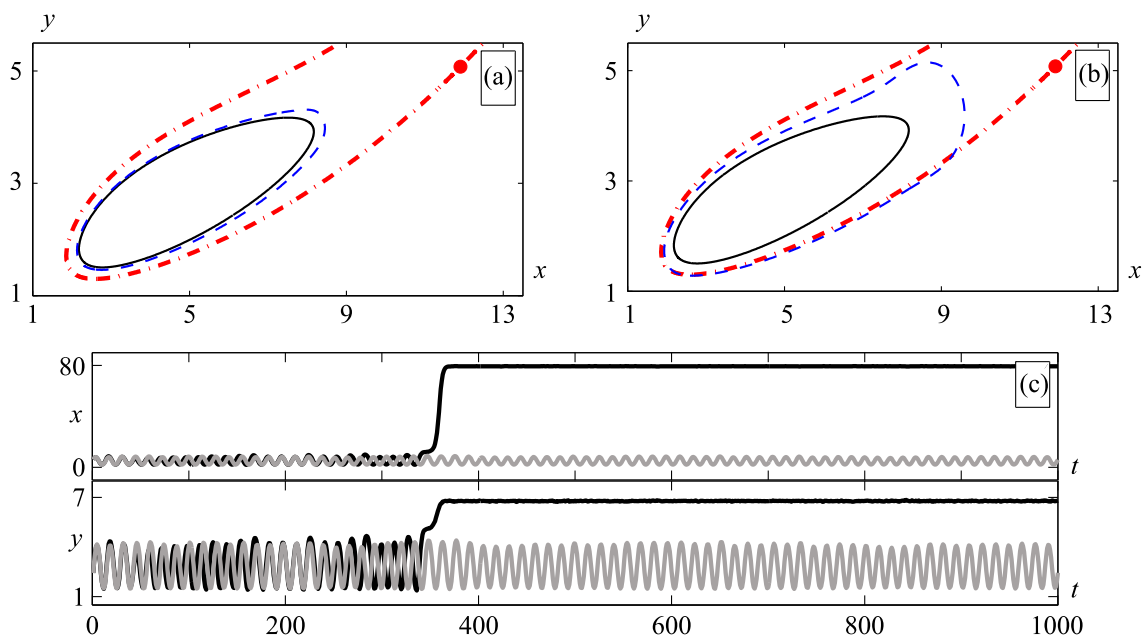


Рис. 6. Индуцированный шумом переход «цикл  $\rightarrow$  равновесие». Внешняя граница полосы рассеивания (синяя пунктирная линия) и детерминированный цикл (черная пунктирная линия) для  $\delta = 0.21$ : а) при  $\sigma = 0.01$ , б) при  $\sigma = 0.05$ ; в) временные ряды для  $\sigma = 0.01$  (серая линия),  $\sigma = 0.05$  (черная линия). Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия, равновесие  $M_3$  обозначено красным кружочком, его сепаратриса — красной штрихпунктирной линией. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

На рис. 5, *a–b* для системы (7) при  $\delta = 0.235$  представлены эллипсы рассеивания (синяя пунктирная линия) и сепаратриса (красная штрихпунктирная линия), разделяющая бассейны притяжения двух равновесий. Здесь и далее доверительная вероятность зафиксирована значением  $P = 0.99$ . Для  $\sigma = 0.01$  (рис. 5, *a*) эллипс рассеивания располагается далеко от сепаратрисы, значит, вероятность выхода случайных траекторий за пределы бассейна притяжения крайне мала. Случайные состояния локализуются вокруг равновесия  $M_2$ . Для значения интенсивности  $\sigma = 0.05$  (рис. 5, *b*) эллипс рассеивания пересекает сепаратрису, а значит, возрастает вероятность выхода случайных траекторий за границы бассейна притяжения. В данном случае наблюдается переход от одного равновесного стохастического режима к другому.

На рис. 5, *c* представлены соответствующие временные ряды. Видно, что при маленькой интенсивности шума ( $\sigma = 0.01$ ) численности обеих популяций совершают колебания вокруг значений  $x \approx 4.96$ ,  $y \approx 2.87$ . При интенсивности шума  $\sigma = 0.05$  амплитуда колебаний вокруг этих же значений существенно увеличивается, а затем скачком переходит в режим малоамплитудных колебаний вблизи значений  $x \approx 82.07$  и  $y \approx 6.1$ . При этом амплитуда колебаний заметно уменьшается, что объясняется меньшей чувствительностью равновесия  $M_4$  по сравнению с равновесием  $M_2$ . Таким образом, под действием шума на равновесный режим сосуществования двух популяций система переходит в более благоприятное для обеих популяций состояние: численность обеих популяций увеличивается, и амплитуда случайных колебаний уменьшается. Стоит отметить, что в силу расположения равновесий и значений их чувствительности обратный переход с  $M_4$  на  $M_2$  не наблюдается.

### **Переход «цикл $\rightarrow$ равновесие»**

Далее рассмотрим случай  $\delta \in (0.196565, 0.22)$ , когда в системе (1) сосуществуют устойчивое равновесие  $M_4$  и устойчивый цикл  $\Gamma_2$ . Аналогично предыдущему случаю бассейн притяжения равновесия  $M_4$  больше, чем бассейн притяжения цикла  $\Gamma_2$  (рис. 1, *e*), а также чувствительность равновесия  $M_4$  гораздо меньше чувствительности цикла  $\Gamma_2$  (рис. 3, *b*).

На рис. 6, *a–b* для системы (7) при  $\delta = 0.21$  представлены внешняя граница полосы рассеивания (синяя пунктирная линия) и сепаратриса бассейнов притяжения равновесия и цикла (красная штрихпунктирная линия). Для  $\sigma = 0.01$  (рис. 6, *a*) полоса рассеивания располагается далеко от сепаратрисы, вероятность выхода случайных состояний за границы бассейна мала. В системе наблюдаются осцилляции вокруг детерминированного цикла  $\Gamma_2$ . При увеличении значения интенсивности  $\sigma = 0.05$  (рис. 6, *b*) полоса пересекает сепаратрису, что влечет увеличение вероятности выхода. Случайные состояния системы переходят из бассейна притяжения цикла  $\Gamma_2$  в бассейн притяжения равновесия  $M_4$ .

На рис. 6, *c* представлены соответствующие временные ряды. Видно, что при маленькой интенсивности шума ( $\sigma = 0.01$ ) численность обеих популяций имеет периодический характер с незначительными флуктуациями по сравнению с детерминированным циклом. Для интенсивности шума  $\sigma = 0.05$  сначала наблюдается подобное поведение численности популяций, а затем скачкообразно меняется на флуктуации весьма малой амплитуды вокруг  $x \approx 79.25$ ,  $y \approx 6.77$ . Таким образом, под действием шума на осцилляционный режим сосуществования двух популяций система переходит в более благоприятное для обеих популяций равновесное состояние: численность обеих популяций увеличивается, и амплитуда случайных колебаний уменьшается. Стоит отметить также, что в силу взаимного расположения равновесия и цикла, а также значений их чувствительности обратный переход с равновесия  $M_4$  на цикл  $\Gamma_2$  не наблюдается.

Как показано выше, опираясь на технику функции стохастической чувствительности, можно оценить критические значения интенсивности шума, необходимые для возникновения переходов между аттракторами. На рис. 7 представлена зависимость критической интенсивности для переходов «цикл  $\rightarrow$  равновесие» (синяя пунктирная линия) и «равновесие  $\rightarrow$  равновесие»

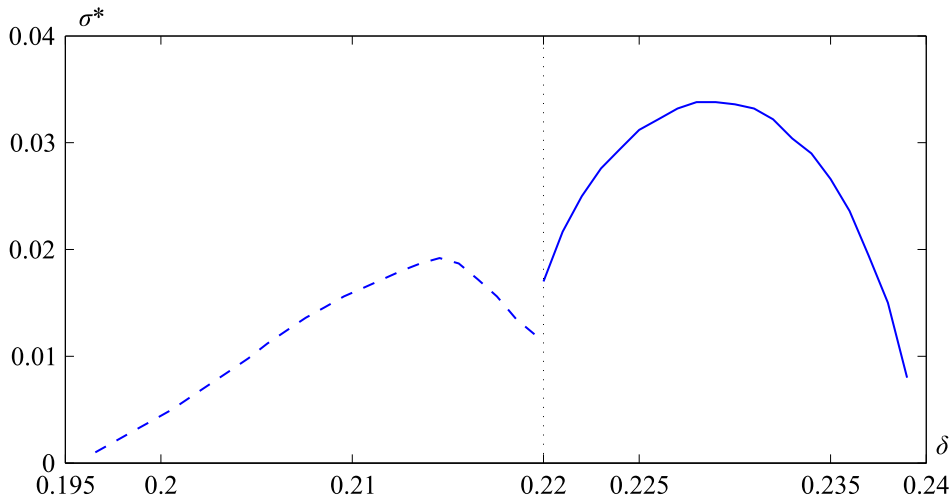


Рис. 7. Зависимость критической интенсивности случайного воздействия  $\sigma^*$  для возникновения переходов «цикл  $\rightarrow$  равновесие» (синяя пунктирная линия) и «равновесие  $\rightarrow$  равновесие» (синяя сплошная линия). Здесь  $\delta$  — коэффициент внутривидовой конкуренции хищников

(синяя сплошная линия). Найденная интенсивность хорошо согласуется с результатами численных экспериментов, описанных ранее.

### Генерация колебаний больших амплитуд

Далее рассмотрим случай  $\delta \in (0.130881 \ 0.196565)$ , когда детерминированная система (1) имеет одно устойчивое равновесие  $M_4$  и два неустойчивых  $M_2, M_3$ . Под действием случайного возмущения в системе возникает качественно новый режим осцилляций смешанных мод с перемежаемостью малых и больших амплитуд.

На рис. 8, *a–b* для  $\delta = 0.1309$  представлены случайные состояния при  $\sigma = 0.01$  (белые точки), эллипс рассеивания при  $\sigma = 0.01$  (синяя сплошная линия), случайные состояния при  $\sigma = 0.05$  (серые точки), эллипс рассеивания при  $\sigma = 0.05$  (синяя пунктирная линия) и устойчивое многообразие седловой точки  $M_3$  (красная штрихпунктирная линия). 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 вблизи неустойчивого равновесия  $M_3$ , возвращаются к равновесию  $M_4$ . Чем больше интенсивность шума, тем чаще реализуются большеамплитудные всплески.

На рис. 8, *c* представлены временные ряды численности популяций хищников и жертв для  $\delta = 0.1309$  при двух значениях интенсивностей:  $\sigma = 0.01$  (черная линия) и  $\sigma = 0.05$  (серая линия). Большеамплитудные колебания здесь соответствуют всплескам вверх или вниз (спайкам). Таким образом, в данной параметрической зоне случайное воздействие может приводить к разрушению равновесного режима и возникновению нового режима смешанных мод. Причем наибольшими являются всплески вниз, что соответствует резким уменьшениям численности обеих популяций и приближению к опасным границам вымирания:  $x = 0$  или  $y = 0$ .

### Вымирание популяций

Как показано выше, под действием шума случайные траектории системы (1) могут приближаться достаточно близко к опасным границам:  $x = 0$  и  $y = 0$ . Пересечение границы  $x = 0$

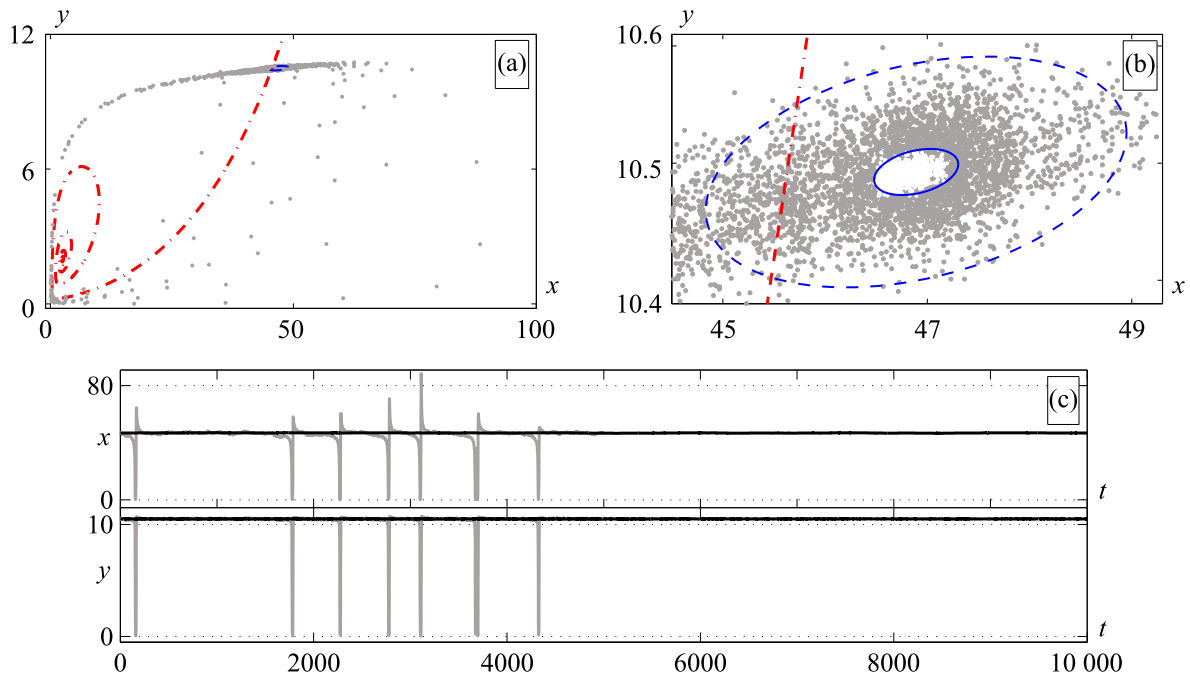


Рис. 8. Генерация большеамплитудных колебаний для  $\delta = 0.1309$ : а, б) случайные состояния (белые точки), эллипс рассеивания (синяя сплошная линия) при  $\sigma = 0.01$  и случайные состояния (серые точки), эллипс рассеивания (синяя пунктирная линия) при  $\sigma = 0.05$ ; в) временные ряды  $\sigma = 0.01$  (черная линия) и  $\sigma = 0.05$  (серая линия). Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия; сепаратриса равновесия  $M_3$  обозначена красной штрихпунктирной линией. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

означает вымирание популяции жертв и, как следствие, вымирание популяции хищников. Достижение границы  $y = 0$  означает вымирание лишь хищников, в то время как популяция жертв переходит в устойчивое существование  $x = 100$ . С математической точки зрения первый тип вымирания (сначала  $x = 0$ , затем  $y = 0$ ) означает переход на равновесие  $M_0$ , а второй тип ( $y = 0$  и  $x = 100$ ) — на равновесие  $M_1$ . В численных расчетах могут возникать отрицательные значения численностей популяции, поэтому мы определяем значение популяции, равной нулю, и далее она остается неизменной.

Далее рассматриваются вероятностные механизмы вымирания этих двух типов, вызванного воздействием шума. На рис. 9, а для  $\delta = 0.12$  с интенсивностью шума  $\sigma = 0.05$  внешняя граница полосы рассеивания цикла  $\Gamma_1$  (синяя пунктирная линия) пересекает критическую границу  $x = 0$  (красная штрихпунктирная линия), вследствие чего вымирает популяция жертв, а затем и популяция хищников. Система стабилизируется в состоянии равновесия  $M_0$ , когда не существует ни одна из популяций (первый тип вымирания). На рис. 9, в на временных рядах (черная линия) показано, как при этом изменяется численность популяции жертв и хищников.

На рис. 9, б при этом же значении параметра  $\delta$  для интенсивности шума  $\sigma = 0.025$  внешняя граница полосы рассеивания цикла  $\Gamma_1$  (синяя пунктирная линия) пересекает критическую границу  $y = 0$  (красная штрихпунктирная линия), что означает высокую вероятность вымирания популяции хищников. Система стабилизируется в состоянии равновесия  $M_1$ , когда существует только популяция жертв (второй тип вымирания). На рис. 9, в на временных рядах (серая линия) показано изменение численности популяций хищников и жертв.

На рис. 10, а для  $\delta = 0.12$  в зависимости от интенсивности шума  $\sigma$  представлены эмпирическая вероятность вымирания по первому типу  $P_1$  (синяя штрихпунктирная линия), по второму типу  $P_2$  (красная сплошная линия) и вероятность выживания обеих популяций  $P = 1 - P_1 - P_2$

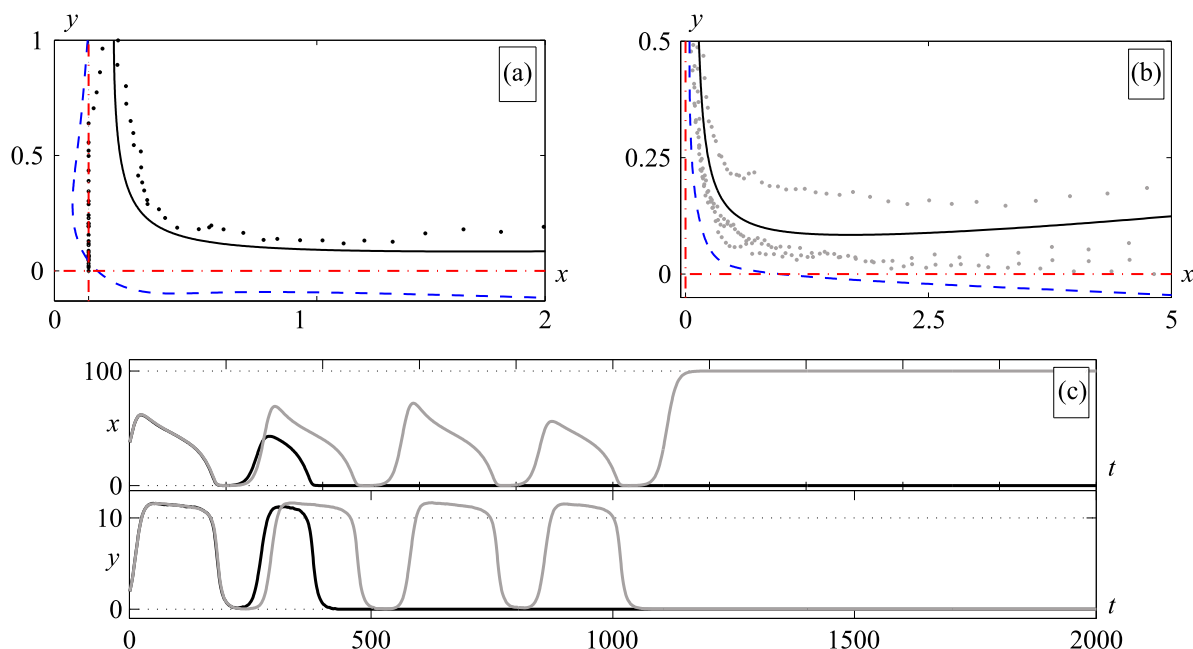


Рис. 9. Вымирание популяций для  $\delta = 0.12$ : а) первый тип вымирания — случайные состояния системы (7) при  $\sigma = 0.05$  (черные точки); б) второй тип вымирания — случайные состояния системы (7) при  $\sigma = 0.025$  (серые точки); в) временные ряды для первого (черная линия,  $\sigma = 0.05$ ) и второго (серая линия,  $\sigma = 0.025$ ) типов. Здесь  $x$  — плотность популяции жертв,  $y$  — плотность популяции хищников,  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия; критические границы  $x = 0$  и  $y = 0$  обозначены красными штрихпунктирными линиями, внешняя граница полосы рассеивания — синей пунктирной линией, цикл — черной сплошной линией

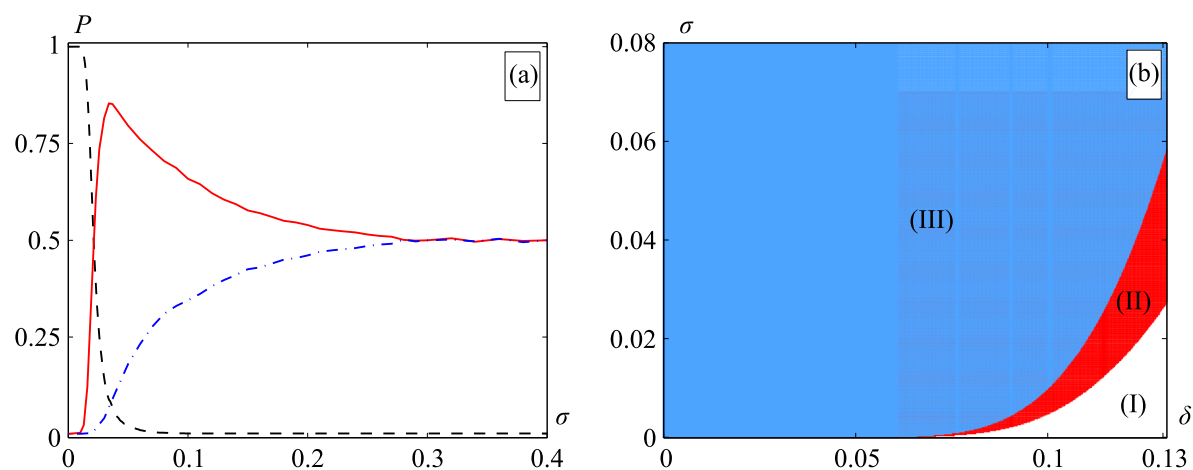


Рис. 10. Вымирание популяций: а) вероятность вымирания для  $\delta = 0.12$ : первого типа (синяя штрихпунктирная линия), второго типа (красная сплошная линия), выживания (серая сплошная линия); б) параметрическая карта вымирания популяций в плоскости параметров  $(\delta, \sigma)$ : первого типа (белая зона (I)), второго типа (красная зона (II)), выживания (синяя зона (III)). Здесь  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия,  $\delta$  — коэффициент внутривидовой конкуренции хищников,  $P$  — эмпирическая вероятность вымирания



(черная сплошная линия). Видно, что при малых значениях интенсивности шума  $\sigma$  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 монотонно возрастает на всем рассматриваемом промежутке. При интенсивности внешнего воздействия  $\sigma > 0.3$  вероятности вымирания обоих типов одинаковые.

На рис. 10, *b* для всей зоны существования цикла  $\Gamma_1$  представлена карта выживания популяций, построенная на основе техники функции стохастической чувствительности. Голубой цвет (зона (III)) соответствует пересечению полосой рассеивания в первую очередь границы  $x = 0$ , красный (зона (II)) — границы  $y = 0$ , белый (зона (I)) — если не пересечена ни одна из границ при выбранном сочетании параметров  $\delta$  и  $\sigma$ . Легко заметить, что области параметров  $(\delta, \sigma)$  выживания обеих популяций или выживания только популяции жертв довольно малы. Данный феномен обусловлен сочетанием двух факторов: непосредственной близостью детерминированного цикла к опасным границам при  $\delta < 0.05$  (рис. 2, *a*) и высокой чувствительностью цикла к случайному воздействию при  $\delta < 0.06$  (рис. 3). Эти результаты хорошо согласуются с эмпирической вероятностью вымирания (рис. 10, *a*).

## Заключение

В работе представлены результаты исследования феноменологической модели взаимодействия двух популяций, учитывающей внутривидовую конкуренцию обеих популяций. В первую очередь для выбранного бифуркационного параметра подробно изучены зоны существования равновесий и циклов детерминированной системы. На основе проведенного анализа построена бифуркационная диаграмма детерминированной модели. Определены критические значения параметра, отвечающие следующим бифуркациям: седлоузловой равновесия, рождения цикла из петли сепаратрисы и суперкритической. Выделены параметрические зоны моно- и бистабильности системы. На фазовой плоскости описаны бассейны притяжения аттракторов и сепаратрисы, их разделяющие.

В случае, когда система подвержена внешнему случайному воздействию, для описания возможных стохастических режимов в работе используется аппроксимация плотности распределения, основанная на функции стохастической чувствительности. С применением этого метода исследована чувствительность аттракторов системы к вносимому шуму. Показано, что техника доверительных областей, вычисленных с помощью функции стохастической чувствительности, хорошо описывает разброс случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов системы. Кроме описания разброса случайных состояний вокруг стохастического аттрактора техника функции чувствительности позволяет изучать различные индуцированные шумом качественные феномены. В работе исследованы следующие стохастические явления: переходы между аттракторами «равновесие  $\rightarrow$  равновесие» и «цикл  $\rightarrow$  равновесие», генерация колебаний смешанных мод и вымирание одной или обеих популяций. Показано, как индуцированные шумом переходы приводят к вымиранию популяций.

Представленные в данной работе результаты являются логическим развитием работ [Башкирцева и др., 2009; Башкирцева и др., 2016]. В данной работе показано, что дополнительный учет фактора внутривидовой конкуренции жертв влечет появление в системе зон бистабильности. Под действием случайного возмущения равновесный и осцилляционный режимы не разрушаются, а переходят в качественно другой равновесный режим. Полученные результаты носят принципиальный характер в понимании тонких механизмов поведения живых систем в присутствии случайных возмущений.

## Список литературы (References)

- Алексеев В. В.* Влияние фактора насыщения на динамику системы хищник-жертва // Биофизика. — 1973. — Т. 18, вып. 5. — С. 922–926.  
*Alekseev V. V.* Vliyanie faktora nasyshcheniya na dinamiku sistemy khishchnik-zhertva [Influence of the saturation factor on the dynamic predator-prey system] // Biofizika. — 1973. — Vol. 18, No. 5. — P. 922–926 (in Russian).
- Базыкин А. Д.* Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса–Ментен // Вопросы математической генетики. — Новосибирск. — 1974. — С. 103–143.  
*Bazykin A. D.* Sistema Vol'terra i uravnenie Mikhaelisa-Menten [Volterra system and the Michaelis-Menten equation] // Voprosy matematicheskoi genetiki. — Novosibirsk. — 1974 — P. 103–143. (in Russian).
- Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.  
*Bazykin A. D.* Nelineynaya dinamika vzaimodejstvuyushchih populyacij [Nonlinear dynamics of interacting populations]. — Izhevsk.: Institut komputernih issledovani, 2003. — 368 p. (in Russian).
- 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. — Пушкино: ОНТ НЦБ А СССР, 1980. — С. 6–33.  
*Bazykin A. D., Berezovskaya F. S., Buriev T. E.* Dinamika sistemy khishchnik-zhertva s uchetom nasyshcheniya i konkurentsii [Dynamics of the predator-prey system, taking into account saturation and competition] // Faktor raznoobraziya v matematicheskoi ekologii i populyatsionnoi genetike. — Pushchino: ONT NTsB A SSSR, 1980. — P. 6–33 (in Russian).
- Баширцева И. А., Бояришинова 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.  
*Bashkirtseva I. A., Boyarshinova P. V., Ryazanova T. V., Ryashko L. B.* Analiz indutsirovannogo shumom razrusheniya rezhimov sosushchestvovaniya v populyatsionnoi sisteme «khishchnik–zhertva» [Analysis of noise-induced destruction of coexistence regimes in the predator – prey population system] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 4. — P. 647–660 (in Russian).
- Баширцева И. А., Карпенко Л. В., Ряшко Л. Б.* Анализ аттракторов стохастически возмущенной модели «хищник-жертва» // Изв. вузов «ПНД». — 2009. — Т. 17, № 2. — С. 37–53.  
*Bashkirtseva I. A., Karpenko L. V., Ryashko L. B.* Analiz attraktorov stokhasticheski vozmushchennoi modeli «khishchnik-zhertva» [Analysis of attractors of the stochastic perturbed predator-prey model] // Izvestiya vuzov «PND». — 2016. — Vol. 17, No. 2. — P. 37–53 (in Russian).
- Баширцева 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.* 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 nelineynaya dinamika. — 2001. — Vol. 9, No. 6. — P. 104–114 (in Russian).
- Васин В. В., Ряшко Л. Б.* Элементы нелинейной динамики: от порядка к хаосу. — Екатеринбург: Издательство Уральского университета, 2003.  
*Vasin V. V., Ryashko L. B.* Elementy nelineinoi dinamiki: ot poryadka k khaosu [Elements of nonlinear dynamics: from order to chaos]. — Ekaterinburg. Izdatel'stvo Ural'skogo universiteta, 2003 (in Russian).
- Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И.* Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. — М.: Наука, 1979.  
*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]. — M.: Nauka, 1979. — 424 p. (in Russian).
- Гихман И. И., Скороход А. В.* Стохастические дифференциальные уравнения и их приложения. — Киев: Наукова думка, 1982. — 612.  
*Gihman I. I., Skorohod A. V.* Stokhasticheskie differentsial'nye uravneniya i ih prilozheniya [Stochastic Differential Equations and Applications]. — Kiev: Naukova dumka, 1982. — 612 p. (in Russian).
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г.* О динамике косимметричных систем хищников и жертв // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 5. — С. 799–813.  
*Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* O dinamike kosimmetrichnyh sistem khishchnikov i zhertv [Regarding the dynamics of cosymmetric predator-prey systems] // Computer Research and Modeling. — 2017. — Vol. 9, No. 5. — P. 799–813.

- Мильштейн Г. Н., Ряшко Л. Б.* Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями. // Прикл. математика и механика. — 1995. — Т. 59, № 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. — Vol. 59, No. 1. — P. 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]. — M.-Izhevsk: NIC "Regulyarnaya i haoticheskaya dinamika", 2014. —136 p. (in Russian).
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
- Svirizhev YU.M., Logofet D.O.* Ustojchivost' biologicheskikh soobshchestv [The stability of biological communities]. — M.: Nauka, 1978. — 352 p. (in Russian).
- Alves M. T., Hilker F. M.* Hunting cooperation and Allee effects in predators // Journal of Theoretical Biology. — 2017. — Vol. 419. — P. 13–22.
- Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B.* Stochastic sensitivity of 3D-cycles // Mathematics and Computers in Simulation. — 2004. — Vol. 66. — P. 55–67.
- Behar H., Brenner N., Ariel G., Louzoun Y.* Fluctuations-induced coexistence in public goods dynamics // Physical Biology. — 2016. — No. 5. — P. 056006.
- Lande R., Engen S., Saether B.-E.* Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. — Oxford University Press, 2003. — 224 p.
- Laws A. N.* Climate change effects on predator–prey interactions // Current Opinion in Insect Science. — 2017. — Vol. 23. — P. 28–34.
- Lotka A. J.* Elements of physical biology. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. — 460 p.
- Maltus T. R.* An Essay on the Principle of Population. — London: J. Johnson, 1798. — 134.
- Mandal P. S.* Noise-induced extinction for a ratio-dependent predator–prey model with strong Allee effect in prey // Physica A: Statistical Mechanics and its Applications. — 2018. — Vol. 496. — P. 40–52.
- May R. M.* Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature. — 1976. — V. 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.
- Volterra V.* Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Mem. Accad. naz. Lincei. Ser. 6. — 1926. — Vol. 2. — P. 31–113.