

УДК: 519.8

Метод стохастической чувствительности в анализе динамических трансформаций в модели «две жертвы – хищник»

И. А. Башкирцева^a, Т. В. Первалова^b, Л. Б. Ряшко^c

Уральский федеральный университет,
Россия, 620002, г. Екатеринбург, ул. Мира, д. 19

E-mail: ^a Irina.Bashkirtseva@urfu.ru, ^b Tatyana.Perevalova@urfu.ru, ^c Lev.Ryashko@urfu.ru

*Получено 06.07.2022, после доработки — 27.08.2022.
Принято к публикации 12.09.2022.*

Данная работа посвящена исследованию проблемы моделирования и анализа сложных колебательных режимов, как регулярных, так и хаотических, в системах взаимодействующих популяций в присутствии случайных возмущений. В качестве исходной концептуальной детерминированной модели рассматривается вольтерровская система трех дифференциальных уравнений, описывающая динамику популяций жертв двух конкурирующих видов и хищника. Данная модель учитывает следующие ключевые биологические факторы: естественный прирост жертв, их внутривидовую и межвидовую конкуренцию, вымирание хищников в отсутствие жертв, скорость выедания жертв хищником, прирост популяции хищника вследствие выедания жертв, интенсивность внутривидовой конкуренции в популяции хищника. В качестве бифуркационного параметра используется скорость роста второй популяции жертв. На некотором интервале изменения этого параметра система демонстрирует большое разнообразие динамических режимов: равновесных, колебательных и хаотических. Важной особенностью этой модели является мультистабильность. В данной работе мы фокусируемся на изучении параметрической зоны тристабильности, когда в системе сосуществуют устойчивое равновесие и два предельных цикла. Такая биритмичность в присутствии случайных возмущений порождает новые динамические режимы, не имеющие аналогов в детерминированном случае. Целью статьи является детальное изучение стохастических явлений, вызванных случайными флуктуациями скорости роста второй популяции жертв. В качестве математической модели таких флуктуаций мы рассматриваем белый гауссовский шум. Методами прямого численного моделирования решений соответствующей системы стохастических дифференциальных уравнений выявлены и описаны следующие феномены: однонаправленные стохастические переходы с одного цикла на другой; триггерный режим, вызванный переходами между циклами; индуцированный шумом переход с циклов на равновесие, отвечающее вымиранию популяции хищника и второй жертвы. В статье представлены результаты анализа этих явлений с помощью показателей Ляпунова, выявлены параметрические условия переходов от порядка к хаосу и от хаоса к порядку. Для аналитического исследования таких вызванных шумом многоэтапных переходов были применены техника функций стохастической чувствительности и метод доверительных областей. В статье показано, как этот математический аппарат позволяет спрогнозировать интенсивность шума, приводящего к качественным трансформациям режимов стохастической популяционной динамики.

Ключевые слова: популяционная динамика, модель «две жертвы – хищник», случайные возмущения, бифуркации, равновесия, осцилляции, биритмичность, хаос, стохастическая чувствительность, доверительные области

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 21-11-00062).

UDC: 519.8

Stochastic sensitivity analysis of dynamic transformations in the “two prey – predator” model

I. A. Bashkirtseva^a, T. V. Perevalova^b, L. B. Ryashko^c

Ural Federal University,
19 Mira st., Ekaterinburg, 620002, Russia

E-mail: ^a Irina.Bashkirtseva@urfu.ru, ^b Tatyana.Perevalova@urfu.ru, ^c Lev.Ryashko@urfu.ru

*Received 06.07.2022, after completion – 27.08.2022.
Accepted for publication 12.09.2022.*

This work is devoted to the study of the problem of modeling and analyzing complex oscillatory modes, both regular and chaotic, in systems of interacting populations in the presence of random perturbations. As an initial conceptual deterministic model, a Volterra system of three differential equations is considered, which describes the dynamics of prey populations of two competing species and a predator. This model takes into account the following key biological factors: the natural increase in prey, their intraspecific and interspecific competition, the extinction of predators in the absence of prey, the rate of predation by predators, the growth of the predator population due to predation, and the intensity of intraspecific competition in the predator population. The growth rate of the second prey population is used as a bifurcation parameter. At a certain interval of variation of this parameter, the system demonstrates a wide variety of dynamic modes: equilibrium, oscillatory, and chaotic. An important feature of this model is multistability. In this paper, we focus on the study of the parametric zone of tristability, when a stable equilibrium and two limit cycles coexist in the system. Such birhythmicity in the presence of random perturbations generates new dynamic modes that have no analogues in the deterministic case. The aim of the paper is a detailed study of stochastic phenomena caused by random fluctuations in the growth rate of the second population of prey. As a mathematical model of such fluctuations, we consider white Gaussian noise. Using methods of direct numerical modeling of solutions of the corresponding system of stochastic differential equations, the following phenomena have been identified and described: unidirectional stochastic transitions from one cycle to another, trigger mode caused by transitions between cycles, noise-induced transitions from cycles to the equilibrium, corresponding to the extinction of the predator and the second prey population. The paper presents the results of the analysis of these phenomena using the Lyapunov exponents, and identifies the parametric conditions for transitions from order to chaos and from chaos to order. For the analytical study of such noise-induced multi-stage transitions, the technique of stochastic sensitivity functions and the method of confidence regions were applied. The paper shows how this mathematical apparatus allows predicting the intensity of noise, leading to qualitative transformations of the modes of stochastic population dynamics.

Keywords: population dynamics, “two prey – predator” model, random perturbations, bifurcations, equilibria, oscillations, birhythmicity, chaos, stochastic sensitivity, confidence regions

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 6, pp. 1343–1356 (Russian).

This work was supported Russian Science Foundation (No. 21-11-00062).

Введение

В настоящее время при изучении внутренних механизмов сложных динамических явлений, наблюдаемых в системах различной физической природы, исследователи активно используют нелинейные математические модели. При этом ответ на многие ключевые содержательные вопросы удается получить лишь в результате достаточно сложного бифуркационного анализа. Современная теория бифуркаций является основным математическим аппаратом при изучении регулярных и хаотических колебательных режимов, а также вызванных вариацией параметров переходов между ними [Базыкин, 2003; Shilnikov et al., 1998; Kuznetsov, 2004]. Неизбежно присутствующие случайные возмущения являются дополнительными факторами, увеличивающими разнообразие динамических режимов и существенно усложняющими их анализ [Неймарк, Ланда, 1987; Анищенко и др., 2003].

Известно, что и при исследовании сложных процессов в поведении биологических сообществ математическая теория бифуркаций служит теоретической основой [Базыкин, 2003; Свирежев, Логофет, 1978; Романовский, Степанова, Чернавский, 1984; Turchin, 2003]. Переход от рассмотрения отдельных изолированных популяций к иерархически связанным сообществам требует от исследователей многомерного бифуркационного анализа регулярных и хаотических аттракторов. В настоящее время активно исследуются популяционные нелинейные системы, моделирующие многоуровневые пищевые цепочки с различными формами функционального отклика. В таких системах даже небольшие стохастические вариации биологических параметров могут привести к существенным качественным изменениям в динамике и вызвать резкие экологические сдвиги, в том числе и вымирание популяций [Barbera, Spagnolo, 2002; Lande, Engen, Saether, 2003; Rietkert et al., 2004; Mandal, Banerjee, 2013]. Исследование стохастических эффектов в системах взаимодействующих популяций является активно развиваемым направлением современной математической популяционной динамики (см., например, [Sieber, Malchow, Schimansky-Geier, 2007; Bashkirtseva, Ryashko, 2014; Sun et al., 2009; Ryashko, Bashkirtseva, 2015; Hening, 2021; Bashkirtseva, Perevalova, Ryashko, 2021; Sudakov, Vakulenko, Bruun, 2022; Crespo-Miguel, Jarillo, Cao-Garcia, 2022]).

Данная статья посвящена исследованию стохастических явлений в системе трех взаимодействующих популяций, состоящей из двух конкурирующих видов жертв и одного хищника. Детерминированный вариант данной модели был введен в работе [Vance, 1978] и детально исследован в [Апони́на, Апони́н, Базыкин, 1982; Базыкин, 2003], где было представлено большое разнообразие динамических режимов, а также обоснован выбор ряда биологических параметров.

Для этой модели в работе [Башкирцева, Карпенко, Ряшко, 2010] была выделена интересная параметрическая зона вариации скорости роста второй популяции жертв, где наблюдается мультистабильность, а именно сосуществование равновесия с регулярными и хаотическими осцилляторными аттракторами. Наряду с детерминированным анализом, в этой работе было начато исследование стохастических эффектов, связанных с изменением разброса случайных траекторий вокруг предельных циклов в зоне удвоения периода. Влияние аддитивных шумов на равновесные и автоколебательные режимы данной модели изучалось в работах [Абрамова, Перевалова, 2020; Abramova, Perevalova, 2020].

Целью данной работы является исследование результатов воздействия параметрических случайных возмущений на поведение стохастической системы «две жертвы – хищник» в зоне тристабильности, где в системе сосуществуют устойчивое равновесие и два предельных цикла. Методами прямого численного моделирования изучаются однонаправленные стохастические переходы с одного цикла на другой, генерация триггерных режимов, индуцированные шумом переходы с циклов на равновесие, отвечающее вымиранию популяции хищника и второй жертвы. Обсуждаются параметрические условия переходов от порядка к хаосу и от хаоса к порядку. Для

аналитического исследования таких вызванных шумом многоэтапных переходов применяются аппарат функций стохастической чувствительности и метод доверительных областей.

Аттракторы и бифуркации детерминированной модели

В работе рассматривается математическая модель, описывающая динамическое взаимодействие двух популяций конкурирующих жертв и одной популяции хищника [Апони́на, Апо́нин, Ба́зыкин, 1982]:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a_1 - b_1x - c_1y - d_1z), \\ \dot{y} &= y(\alpha - \beta x - \gamma y - \delta z), \\ \dot{z} &= -z(a_2 - b_2x - c_2y + d_2z).\end{aligned}\tag{1}$$

Здесь x, y — численность двух популяций жертв, z — численность популяции хищника. В работе мы проводим анализ аттракторов и бифуркаций данной модели, когда бифуркационным параметром выступает скорость α роста второй популяции жертв. Следуя работе [Апони́на, Апо́нин, Ба́зыкин, 1982], мы фиксируем остальные параметры:

$$\begin{aligned}a_1 &= 2,4, & b_1 &= 1, & c_1 &= 6, & d_1 &= 4, \\ \beta &= 1, & \gamma &= 1, & \delta &= 10, \\ a_2 &= 1, & b_2 &= 0,25, & c_2 &= 4, & d_2 &= 1.\end{aligned}$$

Таким образом, изучаемая модель принимает следующий вид:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(2,4 - x - 6y - 4z), \\ \dot{y} &= y(\alpha - x - y - 10z), \\ \dot{z} &= -z(1 - 0,25x - 4y + z).\end{aligned}\tag{2}$$

В неотрицательном октанте R_+^3 модель может иметь шесть равновесий. Тривиальное равновесие $O(0, 0, 0)$ при всех $\alpha > 0$, будучи неустойчивым в R_+^3 , является устойчивым на оси Oz . Равновесие $A_1(2,4, 0, 0)$, соответствующее существованию только популяции первой жертвы, является устойчивым в xOz при $\alpha > 0$ и в R_+^3 при $\alpha < 2,4$. Равновесие $A_2(0, \alpha, 0)$, отвечающее ситуации, когда существует только популяция второй жертвы, устойчиво в xOz при $\alpha < 0,25$ или $\alpha > 0,4$.

Равновесие $B_1\left(\frac{6\alpha-2,4}{5}, \frac{-\alpha+2,4}{5}, 0\right)$ является неустойчивым при всех $\alpha > 0$, что означает невозможность сосуществования двух популяций жертв в равновесном режиме в отсутствие популяции хищников. Равновесие $B_2\left(0, \frac{\alpha+10}{41}, \frac{4\alpha-1}{41}\right)$ является устойчивым в плоскости yOz при $0,25 < \alpha < 1,92727$ и в R_+^3 при $\alpha > 1,92727$ и соответствует равновесному сосуществованию только популяции хищников со второй популяцией жертв. Равновесие $M\left(\frac{-22\alpha+42,4}{5}, \frac{2\alpha-2,4}{5}, \frac{2,5\alpha-4}{5}\right)$ находится в октанте R_+^3 при $1,6 < \alpha < 1,92727$ и устойчиво в нем, если $\alpha > 1,7638$. Данное равновесие соответствует ситуации сосуществования всех трех популяций.

При переходе параметра через $\alpha = 1,7638$ справа налево равновесие M теряет устойчивость и в системе рождается устойчивый предельный цикл Γ_r , который перестает существовать при $\alpha_1 = 1,753621$. При $\alpha = \alpha_2 = 1,753787$ в системе появляется второй устойчивый цикл Γ_b , который существует на интервале $1,7528 < \alpha < 1,753787$ со своим каскадом удвоения периода, перехода к хаосу и обратно.

Таким образом, на интервале $\alpha_1 < \alpha < \alpha_2$ в системе (2) наблюдается сосуществование двух циклов: Γ_r и Γ_b . Данное поведение показано на бифуркационной диаграмме, построенной в сечении Пуанкаре $z = \frac{2,5\alpha-4}{5}$, на рис. 1, а. На рис. 1, б выделен фрагмент диаграммы, демонстрирующий сосуществование двух циклов Γ_r, Γ_b и каскадов бифуркаций цикла Γ_b . Здесь

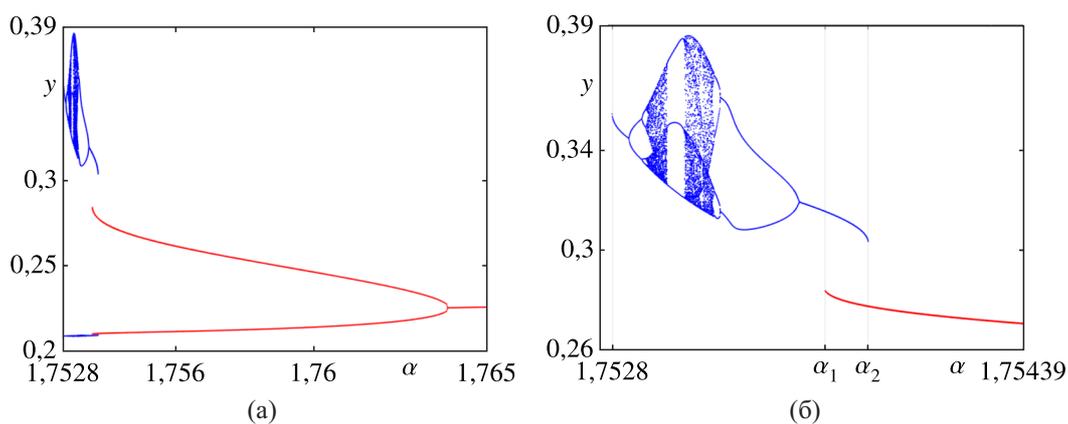


Рис. 1. Бифуркационная диаграмма системы (2). Здесь $\alpha_1 = 1,753621$ и $\alpha_2 = 1,753787$

и далее при численном моделировании решений дифференциальных уравнений использовался метод Бутчера [Butcher, 2008; Hairer, Wanner, 1996].

На рис. 2, а показан общий фазовый портрет системы для $\alpha = 1,7537$. Равновесие A_1 , помимо точек плоскости xOz , притягивает также часть точек положительного октанта R_+^3 . Здесь цвет фазовой траектории соответствует цвету притягивающего ее равновесия. На рис. 2, б показаны только сосуществующие циклы Γ_r и Γ_b для $\alpha = 1,7537$. Таким образом, в параметрической зоне $1,753621 < \alpha < 1,753787$ в системе наблюдается тристабильность — одновременное сосуществование двух устойчивых циклов (Γ_r, Γ_b) и одного устойчивого равновесия (A_1). Здесь динамика системы определяется не только параметрами, но и выбором начальной точки в R_+^3 , принадлежащей бассейну того или иного аттрактора. Далее в работе мы покажем, что взаимное расположение аттракторов и их бассейнов притяжения играет важную роль в изучении индуцированных шумом переходов в мультистабильных системах.

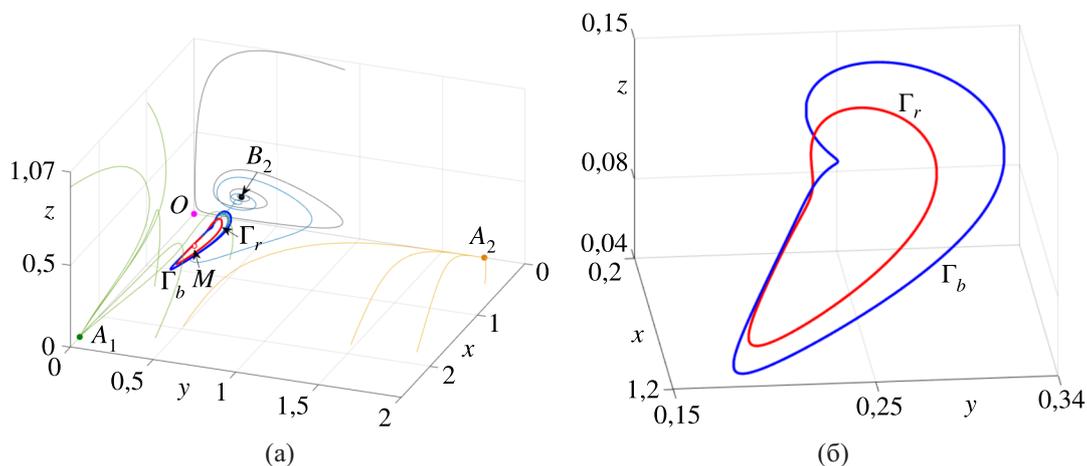


Рис. 2. Фазовый портрет (а) и предельные циклы (б) системы (2) для $\alpha = 1,7537$

Анализ стохастической модели

В данной работе мы рассматриваем стохастические эффекты, связанные с флуктуациями бифуркационного параметра α , отвечающего за скорость роста второй популяции

жертв: $\alpha \rightarrow \alpha + \varepsilon \xi(t)$. Стохастический вариант модели (2) в присутствии такого α -шума имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(2,4 - x - 6y - 4z), \\ \dot{y} &= y(\alpha - x - y - 10z) + \varepsilon y \xi(t), \\ \dot{z} &= -z(1 - 0,25x - 4y + z). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь $\xi(t)$ — скалярный белый гауссовский шум с параметрами $E\xi(t) = 0$, $E\xi(t)\xi(\tau) = \delta(t - \tau)$, а $\varepsilon > 0$ — скалярный параметр интенсивности шума.

Индукцированные шумом переходы

В данной работе мы будем изучать влияние случайных возмущений на аттракторы популяционной системы (3) в параметрической зоне тристабильности $1,753621 < \alpha < 1,753787$.

На рис. 3 представлены x -координаты случайных состояний решений системы (3) для трех значений параметра α при изменении интенсивности шума ε . Красным цветом показаны траектории, для которых начальная точка взята на цикле Γ_r , а синим цветом — на цикле Γ_b .

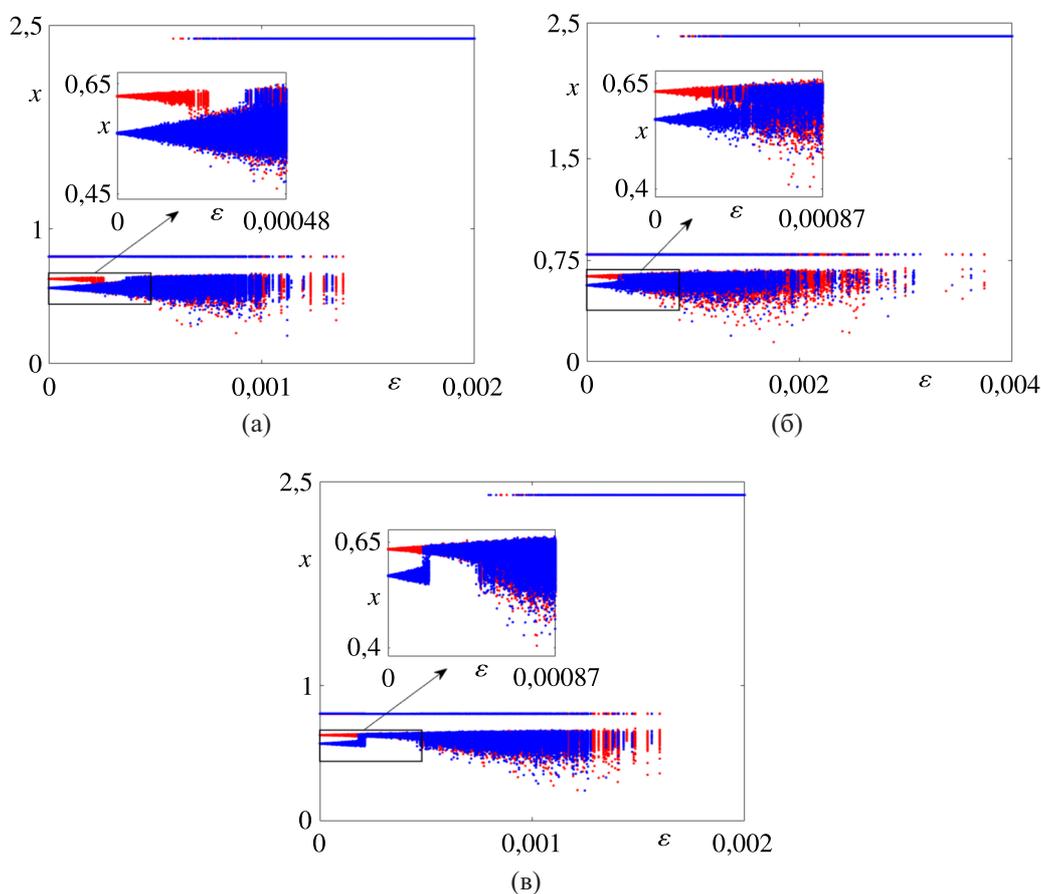


Рис. 3. Случайные состояния системы (3): а) для $\alpha = 1,75365$; б) для $\alpha = 1,7537$; в) для $\alpha = 1,75375$

Как видно на рис. 3, а, для $\alpha = 1,75365$ случайные состояния при малой интенсивности шума остаются в окрестностях циклов Γ_b или Γ_r . При увеличении интенсивности шума сначала наблюдается односторонний переход $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b$. Такой переход хорошо виден на изменении амплитуды колебаний на временных рядах переменных, представленных на рис. 4. При дальнейшем увеличении интенсивности шума наблюдается генерация триггерного режима с двухсторонними переходами между этими двумя циклами: $\Gamma_r \leftrightarrow \Gamma_b$. При интенсивности шума $\varepsilon > 0,008$

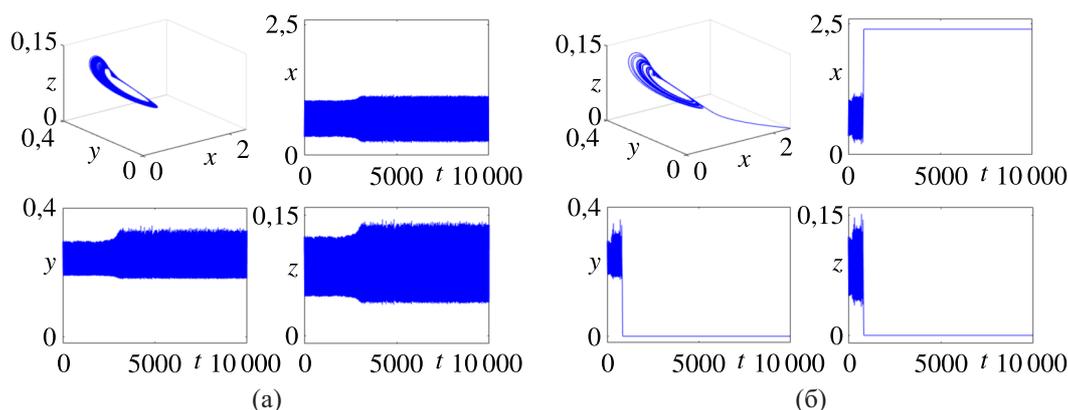


Рис. 4. Индуцированные шумом переходы в системе (3) для $\alpha = 1,75365$: а) $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b$ при $\varepsilon = 0,0002$; б) $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b \rightarrow A_2$ при $\varepsilon = 0,001$

наблюдается переход на равновесие A_1 , соответствующее существованию только популяции первой жертвы, при этом популяции второй жертвы и хищника вымирают.

На рис. 3, б для $\alpha = 1,7537$ случайные состояния для малой интенсивности шума также локализуются вокруг циклов, но при увеличении интенсивности сразу наблюдаются двухсторонние переходы между этими двумя циклами: $\Gamma_r \leftrightarrow \Gamma_b$. Такое поведение хорошо прослеживается на временных рядах на рис. 5. При интенсивности шума $\varepsilon > 0,008$ триггерный режим колебаний разрушается и так же, как и в предыдущем случае, наблюдается переход на равновесие A_1 .

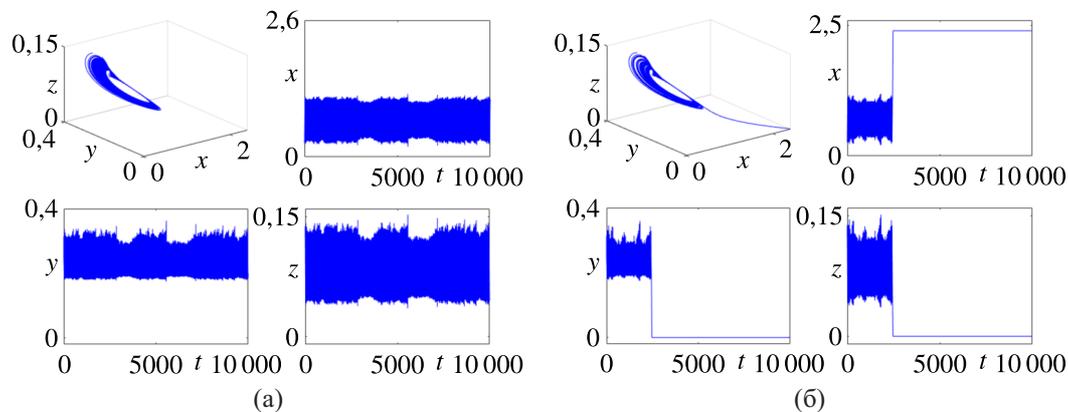


Рис. 5. Индуцированные шумом переходы в системе (3) для $\alpha = 1,7537$: а) $\Gamma_r \leftrightarrow \Gamma_b$ при $\varepsilon = 0,0005$; б) $\Gamma_r \leftrightarrow \Gamma_b \rightarrow A_2$ при $\varepsilon = 0,001$

На рис. 3, в для $\alpha = 1,75375$ показано поведение случайных состояний, подобное случаю $\alpha = 1,75365$. Однако здесь при увеличении интенсивности шума ε сначала наблюдается однонаправленный переход $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r$, а затем — двухсторонние переходы между этими двумя циклами: $\Gamma_b \leftrightarrow \Gamma_r$. На рис. 6 такой переход иллюстрируется изменениями амплитуды колебаний. При интенсивности шума $\varepsilon > 0,009$, как и ранее, наблюдается переход на равновесие A_1 .

Таким образом, во всех рассмотренных случаях при достаточно больших шумах происходит индуцированное шумом вымирание двух популяций — популяции хищников и второй популяции жертв. Первая популяция жертв при этом стабилизируется в равновесном состоянии, значение которого превышает амплитудные значения колебаний на любом из циклов Γ_r или Γ_b .

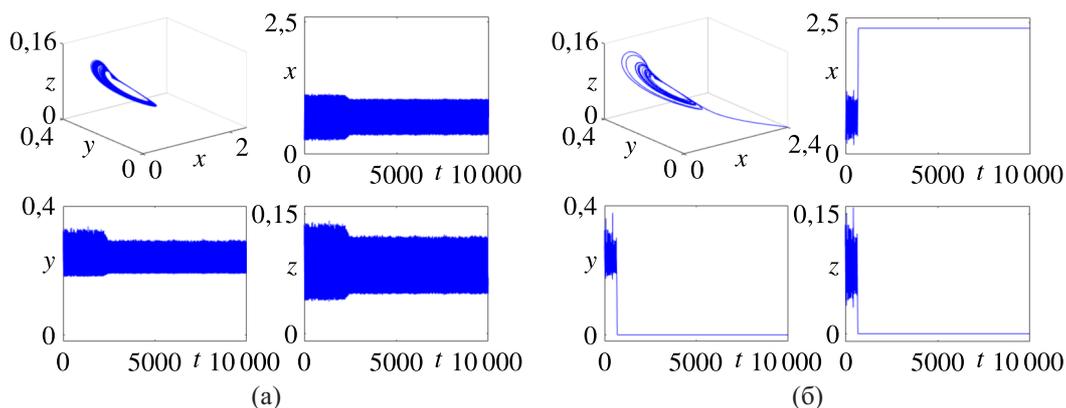


Рис. 6. Индуцированные шумом переходы в системе (3) для $\alpha = 1,75375$: а) $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r$ при $\varepsilon = 0,0003$; б) $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r \rightarrow A_2$ при $\varepsilon = 0,002$

Анализ показателей Ляпунова

Рассмотрим, как обнаруженные выше стохастические деформации амплитуд решений системы (3) сопровождаются изменениями их внутренних динамических характеристик. Стандартным инструментом изучения динамических свойств стохастических потоков является спектр показателей Ляпунова. Для вычисления показателей Ляпунова в статье использовался алгоритм Бенеттина [Benettin et al., 1980; Benettin, 1984].

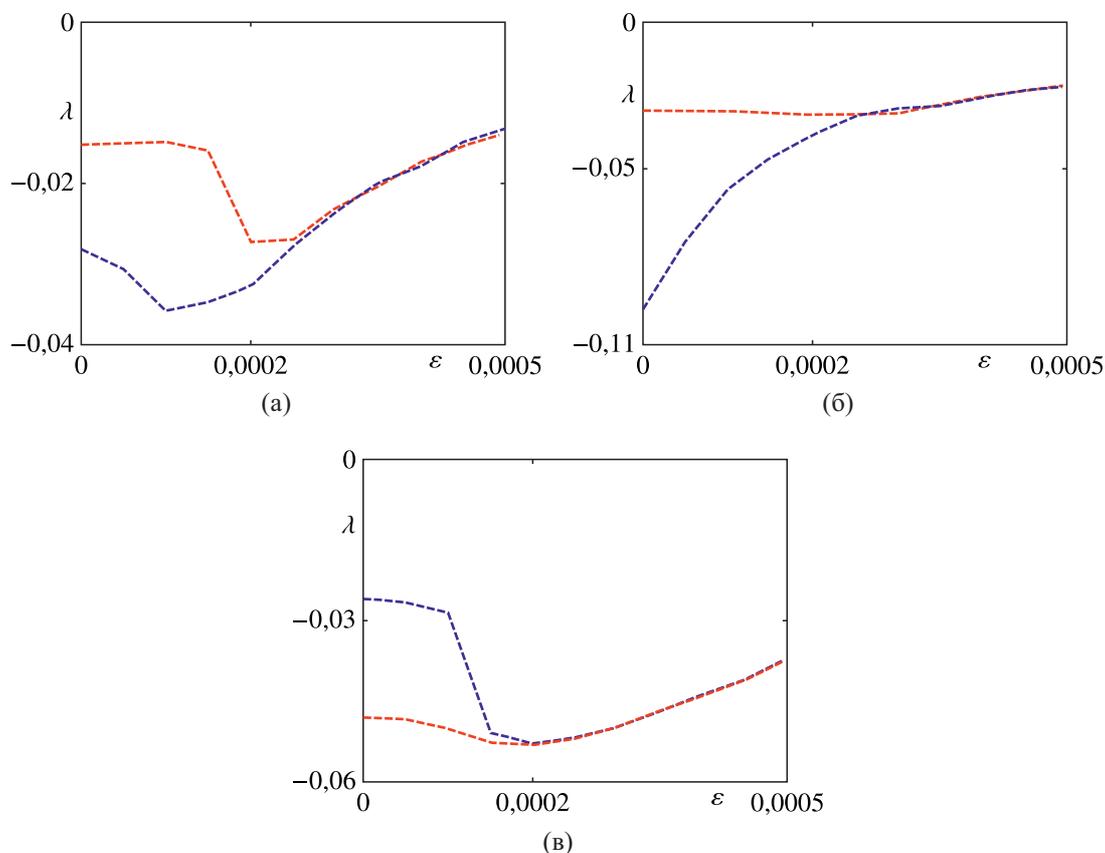


Рис. 7. Второй показатель Ляпунова: а) для $\alpha = 1,75365$; б) для $\alpha = 1,7537$; в) для $\alpha = 1,75375$

На рис. 7 представлены графики второго показателя Ляпунова в зависимости от интенсивности шума. Здесь красным цветом показаны показатели Ляпунова для решений системы (3), стартующих с цикла Γ_r , а синим цветом — стартующих с цикла Γ_b . На рис. 7, а при $\alpha = 1,75365$ показатели Ляпунова для интенсивности шума $\varepsilon < 0,00015$ значительно различаются, при этом показатель цикла Γ_b сначала убывает, демонстрируя стабилизацию, а затем начинает монотонно возрастать. При интенсивности шума $\varepsilon > 0,00015$ показатель цикла Γ_r резким скачком убывает и затем сливается с показателем цикла Γ_b , что свидетельствует о переходе $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b$.

На рис. 7, б при $\alpha = 1,7537$ показатели Ляпунова обоих циклов хорошо различимы для интенсивности шума $\varepsilon < 0,0003$, а при большей интенсивности эти показатели сливаются. Однако в данном случае изменение показателей носит монотонный характер. Данное поведение согласуется с показанными ранее двунаправленными переходами $\Gamma_b \leftrightarrow \Gamma_r$.

На рис. 7, в при $\alpha = 1,75375$ показатель Ляпунова цикла Γ_r демонстрирует незначительное убывание, после чего начинает монотонно возрастать. Показатель Ляпунова для Γ_b сначала монотонно убывает, затем скачком переходит на значение показателя Γ_r , что свидетельствует о переходе $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r$. При дальнейшем увеличении интенсивности оба показателя монотонно возрастают.

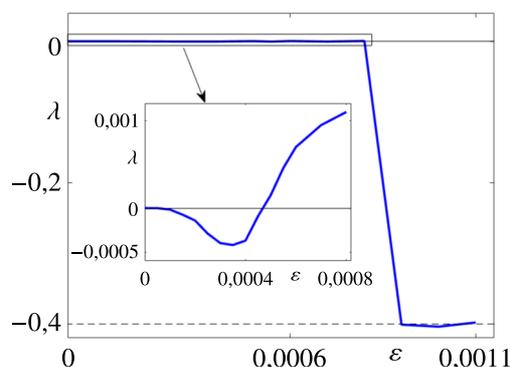


Рис. 8. Старший показатель Ляпунова для $\alpha = 1,7537$

На рис. 8 демонстрируется индуцированная шумом хаотизация для $\alpha = 1,7537$. Для значений параметра $\alpha = 1,75365$ и $\alpha = 1,75375$ система демонстрирует аналогичное поведение. Здесь представлена зависимость старшего показателя Ляпунова для цикла Γ_b от интенсивности шума. Видно, что сначала при увеличении интенсивности шума показатель Ляпунова становится отрицательным, что сигнализирует об увеличении степени устойчивости. Однако при дальнейшем увеличении интенсивности шума значение показателя становится положительным — происходит переход от порядка к хаосу. Такая хаотизация системы связана с двухсторонними переходами между циклами $\Gamma_b \leftrightarrow \Gamma_r$. При дальнейшем увеличении интенсивности шума решения стохастической системы покидают бассейны притяжения циклов, переходят в бассейн равновесия A_1 и стремятся к A_1 . Такой переход отражается резким спадом показателя Ляпунова на значение $\lambda = -0,4$, соответствующее равновесию A_1 .

Метод функции стохастической чувствительности

В этом разделе мы покажем, как обнаруженные ранее индуцированные шумом переходы могут быть описаны с помощью техники функции стохастической чувствительности и метода доверительных областей (см. детали в [Башкирцева, Карпенко, Ряшко, 2010; Bashkirtseva, 2017]).

Стохастическая чувствительность устойчивого цикла характеризуется периодической неотрицательно определенной матрицей $W(t)$, являющейся решением некоторой краевой задачи.

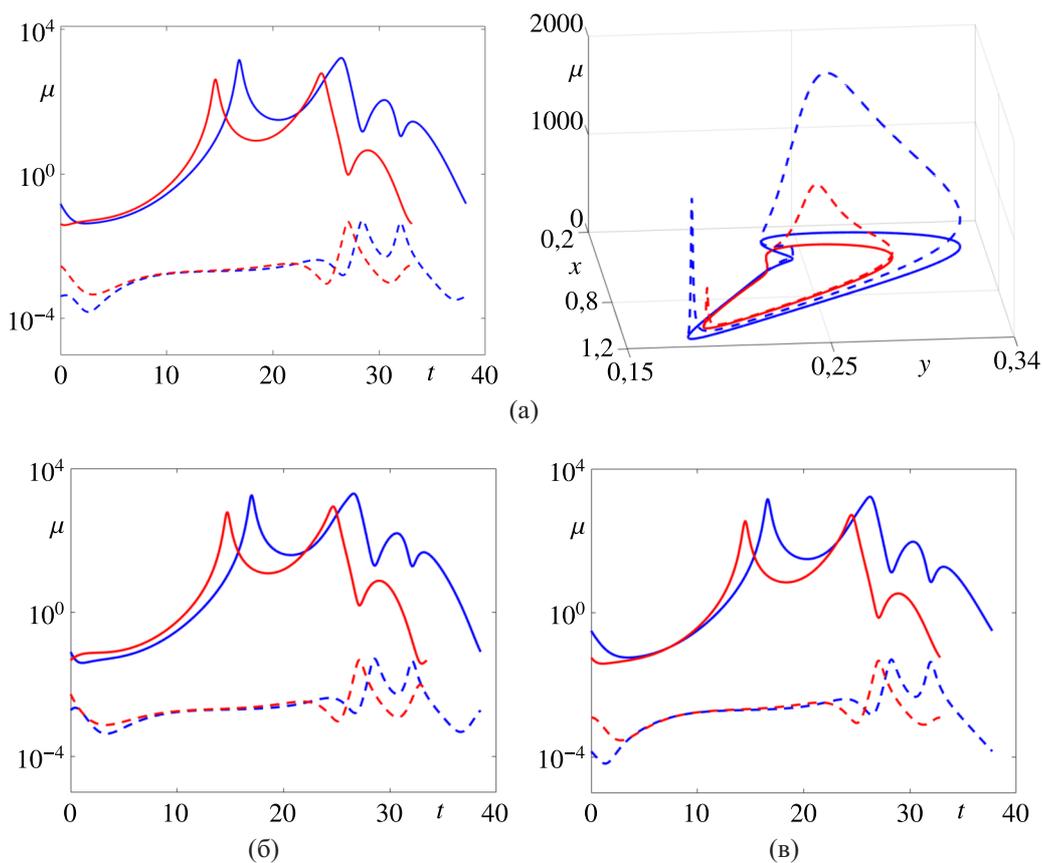


Рис. 9. Стохастическая чувствительность циклов системы (3): а) для $\alpha = 1,7537$ (справа: сплошные линии — циклы, пунктир — функция стохастической чувствительности); б) для $\alpha = 1,75365$; в) для $\alpha = 1,75375$

В трехмерном случае ее собственные числа $\mu_1(t) \geq \mu_2(t) \geq \mu_3(t) = 0$ и собственные нормированные векторы $u_1(t), u_2(t), u_3(t)$ определяют вокруг невозмущенного детерминированного цикла t -параметрическое семейство доверительных эллипсов E_t :

$$\frac{v_1^2}{\mu_1(t)} + \frac{v_2^2}{\mu_2(t)} = -2\varepsilon^2 \ln(1 - P).$$

Здесь v_1, v_2 — координаты эллипсов E_t в базе собственных векторов u_1, u_2 матрицы стохастической чувствительности $W(t)$, а P есть доверительная вероятность.

На рис. 9 представлены результаты анализа стохастической чувствительности циклов модели (3) для трех ранее выбранных значений параметра α . Здесь графики функций $\mu_1(t)$ (сплошная кривая) и $\mu_2(t)$ (пунктирная кривая) стохастической чувствительности цикла Γ_r показаны красным цветом, а для цикла Γ_b — синим цветом. На рис. 9, а для $\alpha = 1,7537$ слева показаны зависимости μ_1, μ_2 по времени, а справа в трехмерном пространстве $x\mu$ показаны значения функции μ_1 для циклов Γ_b и Γ_r . Таким образом, хорошо видно, что стохастическая чувствительность сильно меняется вдоль цикла и выделяются участки циклов, имеющих максимальную чувствительность. На рис. 9, б, в показаны графики $\mu_1(t), \mu_2(t)$ соответственно для значений параметра $\alpha = 1,75365$ и $\alpha = 1,75375$.

Ниже приведены максимальные значения $\mu_{\max} = \max \mu_1(t)$ стохастической чувствительности каждого из циклов для этих трех значений параметров:

$$\alpha = 1,7537: \mu_{\max}(\Gamma_b) = 1629,9 \text{ и } \mu_{\max}(\Gamma_r) = 612,4,$$

$$\alpha = 1,75365: \mu_{\max}(\Gamma_b) = 2003,7 \text{ и } \mu_{\max}(\Gamma_r) = 881,4,$$

$$\alpha = 1,75375: \mu_{\max}(\Gamma_b) = 1680,5 \text{ и } \mu_{\max}(\Gamma_r) = 526,8.$$

Видно, что для всех значений параметра чувствительность цикла Γ_b выше, чем чувствительность цикла Γ_r .

Для описания индуцированных шумом переходов недостаточно только знания чувствительности аттракторов, важным также является взаимное расположение детерминированного аттрактора и его границы бассейна притяжения. Здесь полезным является метод доверительных областей, основанный на функции стохастической чувствительности.

Аналитические возможности этого метода в проблеме оценки значения интенсивности случайного возмущения, при котором начинаются индуцированные шумом переходы, иллюстрируются на рис. 10. Здесь этот метод демонстрируется на примерах анализа стохастических переходов, наблюдаемых в системе (3) для $\alpha = 1,7537$.

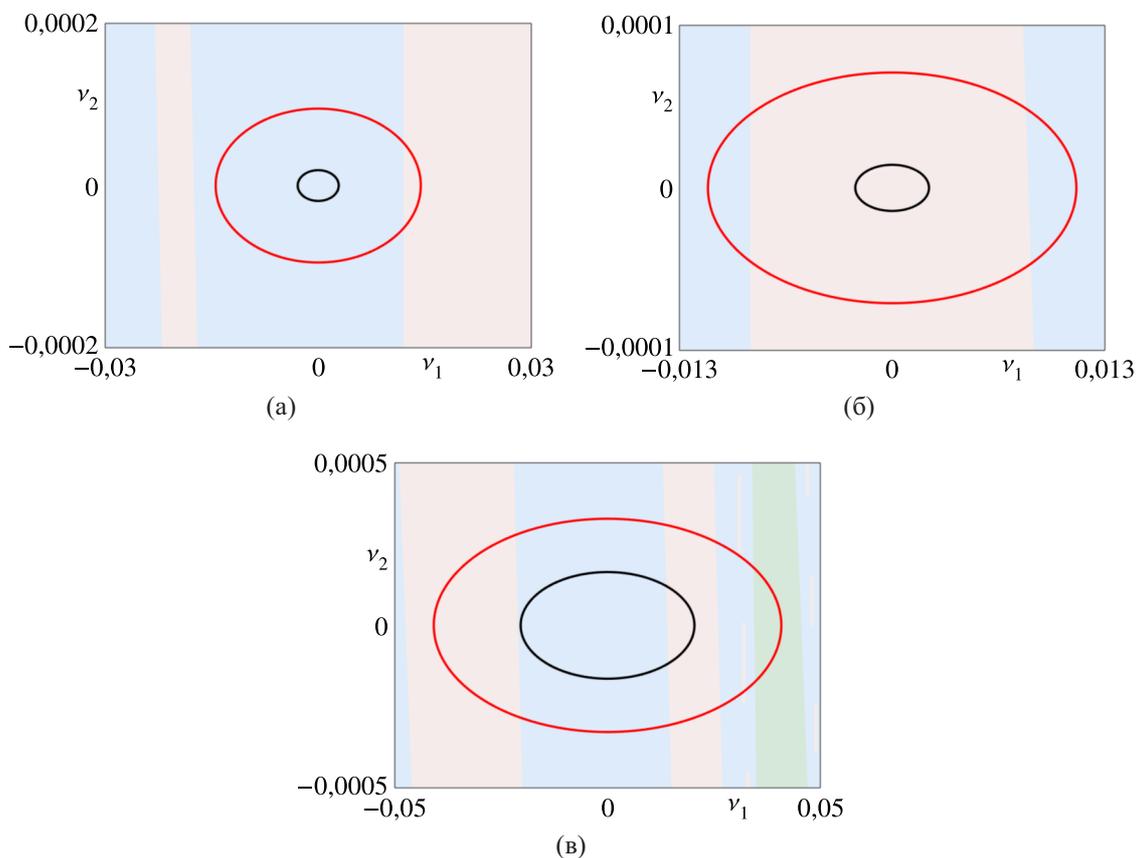


Рис. 10. Индуцированные шумом переходы для $\alpha = 1,7537$: а) $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r$ при $\varepsilon = 0,0001$ (черный), $\varepsilon = 0,0005$ (красный); б) $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b$ при $\varepsilon = 0,0001$ (черный), $\varepsilon = 0,0005$ (красный); в) $\Gamma_b \rightarrow A_1$ при $\varepsilon = 0,0005$ (черный), $\varepsilon = 0,001$ (красный)

На рис. 10, а для выбранной точки на цикле Γ_b в плоскости векторов, являющихся собственными векторами матрицы стохастической чувствительности цикла в данной точке, показаны бассейны притяжения цикла Γ_b (голубой) и цикла Γ_r (розовый), а также доверительные эллипсы для $\varepsilon = 0,0001$ (черный) и $\varepsilon = 0,0005$ (красный). При $\varepsilon = 0,0001$ эллипс полностью лежит

внутри бассейна притяжения цикла Γ_b , стохастические переходы не возникают. При $\varepsilon = 0,0005$ эллипс выходит за границу бассейна притяжения, что сигнализирует о переходах $\Gamma_b \rightarrow \Gamma_r$.

На рис. 10, б аналогично исследуются переходы $\Gamma_r \rightarrow \Gamma_b$ для выбранной точки цикла Γ_r . Видно, что эллипсы пересекают границы бассейнов при одинаковой интенсивности, что соответствует описанному ранее двухстороннему переходу $\Gamma_r \leftrightarrow \Gamma_b$ (см. рис. 3, б, 5).

На рис. 10, в исследуется переход с цикла Γ_b на равновесие A_1 . Здесь зеленым цветом изображен бассейн притяжения равновесия A_1 . При интенсивности шума $\varepsilon = 0,0005$ эллипс рассеивания лежит полностью в бассейне притяжения одного из двух циклов — Γ_b или Γ_r , а при $\varepsilon = 0,001$ уже пересекает бассейн притяжения равновесия A_1 , что означает возникновение перехода $\Gamma_b \rightarrow A_1$ и, как следствие, вымирание двух популяций — популяции хищников и второй популяции жертв.

Как видно из этого анализа, полученные методом доверительных эллипсов прогнозы стохастических переходов хорошо согласуются с результатами прямого численного моделирования.

Заключение

В данной работе исследованы стохастические эффекты в системе «две жертвы – хищник» в параметрической зоне, где исходная детерминированная модель демонстрирует сосуществование устойчивого равновесного и двух автоколебательных режимов. Методами прямого численного моделирования исследованы многоступенчатые стохастические переходы как между предельными циклами, так и с циклов на равновесие. Такие переходы и являются причиной изменения биологических ритмов в рассмотренной популяционной модели и объясняют стохастические механизмы возможного вымирания популяций хищника и второй популяции жертв. Предложен и продемонстрирован аналитический подход параметрического исследования этих сложных вероятностных трансформаций с помощью техники функции стохастической чувствительности и метода доверительных областей.

Список литературы (References)

- Абрамова Е. П., Первалова Т. В. Влияние случайного воздействия на равновесные режимы модели популяционной динамики // Известия Института математики и информатики Удмуртского государственного университета. — 2020. — Т. 55. — С. 3–18.
- Abramova E. P., Perevalova T. V. Vliyaniye sluchainogo vozdeystviya na ravnovesnyye rezhimi modeli populacionnoi dinamiki [Influence of random effects on the equilibrium modes in the population dynamics model] // Izvestiya instituta matematiki i informatiki Udmurtskogo gosudarstvennogo universiteta. — 2020. — Vol. 55. — P. 3–18 (in Russian).*
- Анищенко В. С., Астахов В. В., Вадивасова Т. Е., Нейман А. Б., Стрелкова Г. И., Шиманский-Гайер Л. Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.
- Anischenko B. S., Astahov V. V., Vadivasova T. E., Neiman A. B., Strelkova G. I., Shimanskii-Gaier L. Nelineinyye effekty v haotocheskikh i stohasticheskikh sistemah [Nonlinear effects in chaotic and stochastic systems]. — Moscow–Izhevsk: Institute of Computer Research, 2003 (in Russian).*
- Апонина Е. А., Апонин Ю. М., Базыкин А. Д. Анализ сложного динамического поведения в модели «хищник – две жертвы» // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 1982. — Т. 5. — С. 163–180.
- Aponina E. A., Aponin Yu. M., Bazikin A. D. Analiz slozhnogo dinamicheskogo povedeniya v modeli “hischnik – dve zhertvi” [Analysis of complex dynamic behavior in the “predator – two prey” model] // Problemi ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ecosystem. — 1982. — Vol. 5. — P. 163–180 (in Russian).*
- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.
- Bazykin A. D. Nelineinaya dinamika vzaimodeystvuyuschich populaziy [Nonlinear Dynamics of Interacting Populations]. — Izhevsk: Institute of Computer Research, 2003 (in Russian).*

- Башкирцева И. А., Карпенко Л. В., Ряшко Л. Б.* Стохастическая чувствительность предельных циклов модели «хищник – две жертвы» // Изв. вузов «ПНД». — 2010. — Т. 18, № 6. — С. 42–64.
Bashkirtseva I. A., Karpenko L. V., Ryashko L. B. Stokhasticheskaya chuvstvitelnost predelyh ciklov modeli “hishchnik – dve zhertvy” [Stochastic sensitivity of limit cycles for “predator – two preys” model] // Izv. vusov “PND”. — 2010. — Vol. 18, No. 6. — P. 42–64 (in Russian).
- Неймарк Ю. И., Ланда П. С.* Стохастические и хаотические колебания. — М.: Мир, 1987.
Neimark Yu. I., Landa P. S. Stokhasticheskie i haotocheskie kolebania [Stochastic and chaotic oscillations]. — Moscow: Mir, 1987 (in Russian).
- Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическая биофизика. — М.: Наука, 1984.
Romanovskiy Yu. M., Stepanova N. V., Chernavskiy D. S. Matematicheskaya biofizika [Mathematical biophysics]. — Moscow: Nauka, 1984 (in Russian).
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
Svirizhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoichivost biologicheskikh soobshchestv [The sustainability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978 (in Russian).
- Abramova E. P., Perevalova T. V.* Stochastic destruction of the oscillatory regime of coexistence of population in the “predator – two preys” model // AIP Conference Proceedings. — 2020. — Vol. 2313. — P. 070018.
- la Barbera A., Spagnolo B.* Role of the noise on the transient dynamics of an ecosystem of interacting species // Physica A. — 2002. — Vol. 315. — P. 114–124.
- Bashkirtseva I.* Stochastic sensitivity analysis: theory and numerical algorithms // IOP Conf. Ser.: Mater. Sci. Eng. — 2017. — Vol. 192. — P. 012024.
- Bashkirtseva I., Perevalova T., Ryashko L.* A stochastic hierarchical population system: Excitement, extinction and transition to chaos // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 2021. — Vol. 31. — P. 2130043.
- Bashkirtseva I., Ryashko L.* Stochastic bifurcations and noise-induced chaos in a dynamic prey–predator plankton system // Int. J. Bifurcation Chaos. — 2014. — Vol. 24. — P. 1450109.
- Benettin G.* Power-law behavior of Lyapunov exponents in some conservative dynamical systems // Physica D: Nonlinear Phenomena. — 1984. — Vol. 13. — No. 1–2. — P. 211–220.
- Benettin G., Galgani L., Giorgilli A., Strelcyn J.-M.* Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems; A method for computing all of them. Part 2. Numerical application // Meccanica. — 1980. — Vol. 15, No. 1. — P. 21–30.
- Butcher J. C.* Numerical methods for ordinary differential equations. — New York: John Wiley & Sons, 2008.
- Crespo-Miguel R., Jarillo J., Cao-Garcia F. J.* Dispersal-induced resilience to stochastic environmental fluctuations in populations with Allee effect // Physical Review E. — 2022. — Vol. 105. — P. 014413.
- Hairer E., Wanner G.* Solving ordinary differential equations II: Stiff and differential-algebraic problems. — Berlin, New York: Springer-Verlag, 1996.
- Hening A.* Coexistence, extinction, and optimal harvesting in discrete-time stochastic population models // Journal of Nonlinear Science. — 2021. — Vol. 31. — P. 1.
- Kuznetsov Y. A.* Elements of applied bifurcation theory. — Berlin: Springer, 2004.
- Lande R., Engen S., Saether B. E.* Stochastic population dynamics in ecology and conservation. — Oxford University Press, 2003.
- Mandal P. S., Banerjee M.* Stochastic persistence and stability analysis of a modified Holling–Tanner model // Mathematical Methods in the Applied Sciences. — 2013. — Vol. 36, No. 10. — P. 1263–1280.
- Rietkerk M., Dekker S. C., de Ruiter P. C., van de Koppel J.* Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems // Science. — 2004. — Vol. 305, No. 5692. — P. 1926–1929.

- Ryashko L., Bashkirtseva I.* Stochastic sensitivity analysis and control for ecological model with the Allee effect // *Math. Model. Nat. Phenom.* — 2015. — Vol. 10. — P. 129.
- Shilnikov L. P., Shilnikov A. L., Turaev D. V., Chua L. O.* Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics. — Singapore: World Scientific, 1998.
- Sieber M., Malchow H., Schimansky-Geier L.* Constructive effects of environmental noise in an excitable prey–predator plankton system with infected prey // *Ecol. Complexity.* — 2007. — Vol. 4 — P. 223.
- Sudakov I., Vakulenko S. A., Bruun J. T.* Stochastic physics of species extinctions in a large population // *Statistical Mechanics and its Applications.* — 2022. — Vol. 585. — P. 126422.
- Sun G.-Q., Jin Z., Li L., Liu Q.-X.* The role of noise in a predator–prey model with Allee effect // *J. Biol. Phys.* — 2009. — Vol. 35. — P. 185.
- Turchin P.* Complex population dynamics. — Princeton University Press, 2003.
- Vance R. R.* Predation and resource partitioning in one predator – two prey model communities // *The American Naturalist.* — 1978. — Vol. 112, No. 987. — P. 797–813.