

УДК 519.21

© *Е. П. Абрамова, Т. В. Первалова***ВЛИЯНИЕ СЛУЧАЙНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА РАВНОВЕСНЫЕ РЕЖИМЫ
МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ**

В работе изучается динамическая модель взаимодействующих популяций по типу «хищник–две жертвы». Проводится детальный параметрический анализ равновесных режимов, возникающих в системе. В зонах бифуркационного параметра, где обнаружено сосуществование нескольких равновесных режимов, строятся сепарабельные поверхности, являющиеся границами бассейнов их притяжения. Показано, что воздействие внешнего случайного возмущения способно разрушить установившийся равновесный режим сосуществования трех популяций и привести к качественно другому режиму сосуществования. Такие качественные изменения приводят к вымиранию одной или двух из трех популяций. С помощью функции стохастической чувствительности и связанного с ней метода доверительных областей демонстрируются вероятностные механизмы разрушения равновесных режимов. Проводится параметрический анализ вероятностей вымирания популяций по двум типам. Указываются диапазон бифуркационного параметра и уровень интенсивности случайного воздействия наиболее выгодные для сосуществования трех популяций.

Ключевые слова: популяционная динамика, стохастическая чувствительность, индуцированные шумом вымирания.

DOI: 10.35634/2226-3594-2020-55-01

Введение

Исследование нелинейной популяционной динамики началось с независимых работ А. Лотки в 1925 и, более сложных, В. Вольтерра в 1926 году. Одной из классических моделей является популяционная модель «хищник–жертва», широко известная как модель Лотки–Вольтерры. Большой вклад в развитие моделей взаимодействующих популяций и их классификацию внес А. Д. Базыкин [2]. В своих работах А. Д. Базыкин описывает различные взаимодействия между популяциями, такие как конкуренция, симбиоз, насыщение и т. д. Благодаря нелинейности, такие системы способны генерировать не только сложные аттракторы, но и различные би- и полиритмичные режимы. С математической точки зрения это означает сосуществование нескольких аттракторов в параметрической зоне структурной устойчивости модели [8, 14, 16]. С биологической точки зрения это значит, что в зависимости от начальных значений численности популяции со временем может установиться тот или иной режим.

Исследования последних лет расширяют изучаемые модели взаимодействия популяций и позволяют учитывать такие важные факторы как неоднородность популяций: разделение популяции по половому и/или возрастному фактору [20, 22], разделение на здоровых и инфицированных особей [13, 23]. Помимо изучения моделей, учитывающих различные факторы взаимодействия и строения популяции, в настоящее время большое внимание привлекают модели, учитывающие случайные факторы как внутри популяций, так и внешние по отношению к рассматриваемой системе [10, 15, 17–19]. Однако моделирование более сложных популяционных систем приводит к возникновению моделей размерности 3 и выше. Не секрет, что даже трехмерные модели намного богаче двумерных с точки зрения динамических режимов, даже в детерминированном случае, и на порядки сложнее в анализе в силу размерности и нелинейности.

Изучаемая в работе модель взаимодействия двух популяций жертв и одной популяции хищников является стохастическим вариантом модели, предложенной в работах [1, 3]. В этих работах авторами были описаны различные возникающие бифуркации и представлены типичные динамические режимы. В работе [5] исследование данной модели было расширено на изучение стохастической модели, акцент исследований в работе сделан на изучение стохастической чувствительности циклов в зоне каскада бифуркаций удвоения периода.

В данной работе мы подробно исследуем различные равновесные режимы данной модели, описывая бифуркации детерминированной системы, параметрические зоны сосуществования устойчивых равновесий и бассейны их притяжения. В присутствии внешнего случайного воздействия, которое неотъемлемо сопровождает деятельность всех живых систем, мы изучаем механизмы разрушения режима равновесного сосуществования трех популяций. Для конструктивного анализа индуцированных шумом переходов используется функция стохастической чувствительности и метод доверительных областей, предложенные и широко используемые для различных моделей нелинейной динамики [9–12, 21].

Мотивация данной работы, в первую очередь, связана с тем, что ранее не был проведен анализ равновесных режимов и влияния на них случайного воздействия, которые немного проще в анализе, чем периодические и, тем более, хаотические. Во-вторых, данная модель демонстрирует режим сосуществования двух равновесий: вырожденного и невырожденного, что приводит к неоднозначности устанавливающегося режима в зависимости от начального состояния численности популяций. Такая бистабильность в случае присутствия случайного возмущения приводит к вымиранию популяции хищников и одной из популяций жертв. Именно механизмы таких переходов и вызывают главный интерес в данной работе.

§ 1. Анализ детерминированной модели

В работе рассматривается детерминированная популяционная модель сосуществования трех популяций, а именно, одной популяции хищника и двух популяций жертв, предложенная в работах [1, 3]. Система трех дифференциальных уравнений, описывающая данную модель, выглядит следующим образом:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(\alpha_1 - x - \varepsilon_1 y - \beta_1 z), \\ \dot{y} = y(\alpha_2 - y - \varepsilon_2 x - \beta_2 z), \\ \dot{z} = -z(1 - \delta_1 x - \delta_2 y + \gamma z), \end{cases} \quad (1.1)$$

где x и y — численности двух популяций жертв, z — численность популяции хищников, α_1 и α_2 — скорости роста жертв первой и второй популяции соответственно, ε_1 и ε_2 — коэффициенты межвидовой конкуренции в популяциях жертв, β_1 , β_2 , δ_1 и δ_2 — коэффициенты взаимодействия популяций жертв и популяций хищников, и γ — коэффициент внутривидовой конкуренции в популяции хищников. Биологически модель можно интерпретировать следующим образом: волки (хищники) охотятся на зайцев (первые жертвы) и полевков (вторые жертвы). Зайцы и полевки могут конкурировать внутри своего вида за кров, а между собой — за пропитание, волки же, в свою очередь, могут конкурировать за отличный от жертв ресурс — лис.

Дальнейший анализ системы (1.1) будем проводить в зависимости от бифуркационного параметра α_2 и фиксированными остальными параметрами, следуя работам [1, 5]¹:

$$\alpha_1 = 2.4, \beta_1 = 4, \beta_2 = 10, \gamma = 1, \delta_1 = 0.25, \delta_2 = 4, \varepsilon_1 = 6, \varepsilon_2 = 1.$$

¹Обоснование данного выбора параметров подробно обсуждается в работе [1].

Таким образом, система (1.1) приобретает вид:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(2.4 - x - 6y - 4z), \\ \dot{y} = y(\alpha_2 - x - y - 10z), \\ \dot{z} = -z(1 - 0.25x - 4y + z). \end{cases} \quad (1.2)$$

§ 1.1. Равновесные режимы модели

Система (1.2) всего имеет 7 равновесий. Равновесие $O(0, 0, 0)$ соответствует ситуации отсутствия хищников и обеих популяций жертв и при всех значениях бифуркационного параметра является неустойчивым в пространстве (xyz) , однако, по оси Oz является притягивающим. Такое свойство устойчивости по оси Oz логично с биологической точки зрения: какой бы ни была исходная плотность популяции хищников, в отсутствии жертв с течением времени она вымрет.

Равновесия $A_1(2.4, 0, 0)$ и $A_1(0, \alpha_2, 0)$ отражают существование одной из популяций жертв при отсутствии второй соответственно и отсутствии популяции хищников. Равновесие A_1 устойчиво при $\alpha_2 < 2.4$. Равновесие A_2 является устойчивым в плоскости xOz при $\alpha_2 < 0.25$ и $\alpha_2 > 0.4$. На рис. 1 представлены графики устойчивости равновесий A_1, A_2, B_1, B_2 и M . Пунктирными линиями на рисунках показана ситуация, когда равновесия являются неустойчивыми. Сплошной линией показано равновесие на участке его устойчивости. Равновесие A_1 , представленное на графике черным цветом, является устойчивым при $\alpha_2 < 2.4$. Равновесие A_2 (коричневый) является устойчивым при $\alpha_2 < 0.25$ и $\alpha_2 > 0.4$.

Равновесие $B_1((6\alpha_2 - 2.4)/5, (-\alpha_2 + 2.4)/5, 0)$ соответствует ситуации сосуществования популяций жертв при отсутствии популяции хищников. Данное равновесие имеет биологический смысл при $\alpha_2 \in [0.4, 2.4]$, но является неустойчивым при любом значении параметра α_2 . Равновесие B_1 показано на рис. 1 красным цветом. С биологической точки зрения это означает, что, несмотря на отсутствие популяции хищников, популяция жертв x не имеет шанса на выживание. Точки плоскости xOy при условии, что $x \neq 0$, притягиваются к равновесию A_2 .

Равновесие $B_2(0, (\alpha_2 + 10)/41, (4\alpha_2 - 1)/41)$ показывает сосуществование популяций жертв y и хищников. Оно имеет биологический смысл при $\alpha_2 \geq 0.25$. Равновесие B_2 , показанное на рис. 1 зеленым цветом, является устойчивым в плоскости xOz при $\alpha_2 \in [0.25; 1.92727]$ и устойчивым в пространстве (xyz) при $\alpha_2 \geq 1.92727$.

Равновесие $B_3(3.2, 0, -0.2)$ отвечает ситуации сосуществования хищников и популяции жертв x , но биологического смысла не имеет из-за отрицательной численности популяции хищников, независимо от значений бифуркационного параметра.

Седьмое равновесие $M((-22\alpha_2 + 42.4)/5, (2\alpha_2 - 2.4)/5, (2.5\alpha_2 - 4)/5)$ соответствует ситуации сосуществования обеих популяций жертв и популяции хищников. Данное равновесие имеет биологический смысл при $\alpha_2 \in [1.6; 1.92727]$, и является единственным невырожденным равновесием. Равновесие M является устойчивым в пространстве (xyz) при $\alpha_2 \geq 1.7638$. Показано на рис. 1 синим цветом.

В таблице 1 приведенные обобщенные сведения по существованию и устойчивости равновесий.

Далее в работе, в целях единообразия, траектории, сходящиеся к определенному равновесию, представлены таким же цветом.²

Таким образом, при увеличении параметра α_2 с найденными равновесиями происходят бифуркации, описанные и представленные фазовыми портретами ниже. При $\alpha_2 < 0.25$ существуют устойчивое в пространстве (xyz) равновесие A_1 и устойчивое в плоскости yOz

²Для численного моделирования детерминированных траекторий мы использовали классический метод Рунге-Кутты 6-го порядка. Моделирование траекторий проводилось с шагом $h = 0.01$.

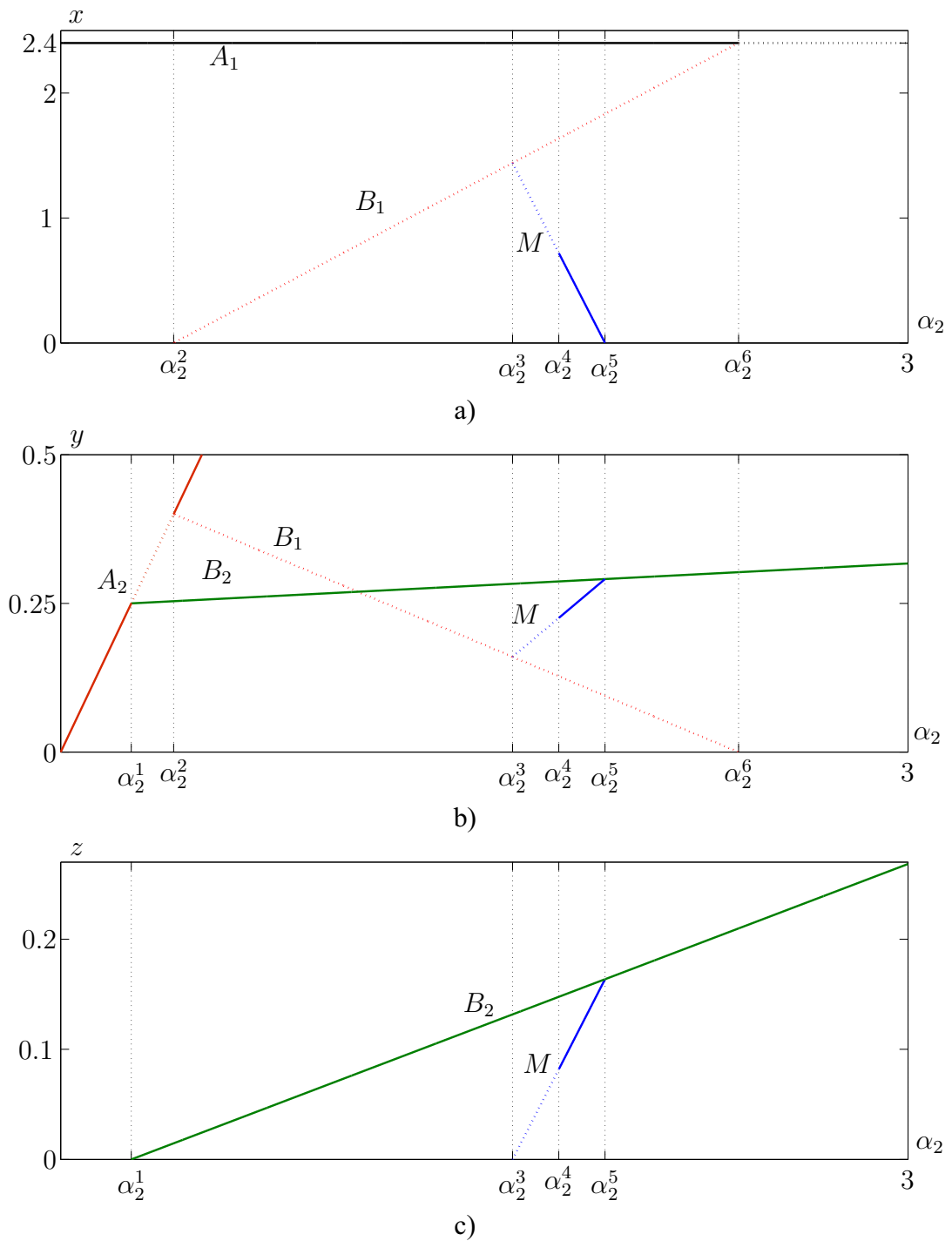


Рис. 1. Существование и устойчивость равновесий системы (1.2), где $\alpha_2^1 = 0.25$, $\alpha_2^2 = 0.4$, $\alpha_2^3 = 1.6$, $\alpha_2^4 = 1.7638$, $\alpha_2^5 = 1.92727$, $\alpha_2^6 = 2.4$

Равновесие	Существование	λ_1	λ_2	λ_3
O	$\alpha_2 > 0$	0	> 0	> 0
A_1	$\alpha_2 > 0$	0	< 0	< 0 , если $\alpha_2 < 2.4$
A_2	$\alpha_2 > 0$	0	< 0	< 0 , если $\alpha_2 < 0.25$ и $\alpha_2 > 0.4$
B_1	$0.4 < \alpha_2 < 2.4$	> 0	< 0	< 0 , если $\alpha_2 > 1.6$
B_2	$\alpha_2 > 0.25$	< 0	< 0	< 0 , если $\alpha_2 > 1.92727$
M	$1.6 < \alpha_2 < 1.92727$	< 0	< 0 , если $\alpha_2 > 1.7638$	< 0 , если $\alpha_2 > 1.7638$

Таблица 1. Существование и устойчивость равновесий системы (1.2)

равновесие A_2 . Траектории, запущенные из пространства (xyz) и плоскостей xOy и xOz , притягиваются к равновесию A_1 , в то время как запущенная из плоскости yOz — к равновесию A_2 . Соответствующий фазовый портрет представлен на рис. 2, а. С биологической точки зрения можно сказать, что при значениях параметра α_2 из этой зоны хищники не выживают, как и одна из популяций жертв.

При $\alpha_2 = 0.25$ равновесие A_2 теряет свою устойчивость в плоскости yOz , и рождается устойчивое в этой плоскости равновесие B_2 . На рис. 2, b, описывающем поведение системы при $\alpha_2 \in (0.25; 0.4)$, видно, что появилось равновесие B_2 , и траектории, запущенные из плоскости yOz , притягиваются к нему, а не к равновесию A_2 . Таким образом, хищники могут выжить, сосуществуя с популяцией жертв y .

При $\alpha_2 = 0.4$ равновесие A_2 вновь приобретает устойчивость в плоскости yOz . В этот же момент рождается равновесие B_1 , которое является неустойчивым. Равновесие B_2 меняет свой тип и становится устойчивым в плоскости yOz . Рис. 2, c отражает описанные выше изменения при $\alpha_2 \in (0.4; 1.6)$. Видно, что траектория, запущенная из плоскости yOz , притягивающаяся к равновесию B_2 , является спиралевидной, что показывает изменение типа равновесия.

При $\alpha_2 = 1.6$ в системе (1.2) рождается неустойчивое невырожденное равновесие M , не меняющее свою устойчивость при $\alpha_2 \in (1.6; 1.7638)$ (рис. 2, d).

При $\alpha_2 = 1.7638$ равновесие M становится устойчивым в пространстве (xyz) и остается таким при значении параметра $\alpha_2 \in (1.7368; 1.92727)$ (рис. 2, e). То есть с биологической точки зрения все три популяции могут сосуществовать в равновесном режиме.

При $\alpha_2 = 1.92727$ равновесие M сливается с равновесием B_2 и исчезает (см. рис. 1). Равновесие B_2 при этом становится устойчивым в пространстве (xyz) и остается таким при возрастании значения параметра α_2 . На рис. 2, f можно увидеть описанные выше изменения. В таком состоянии система остается при $\alpha_2 \in (1.92727; 2.4)$.

При $\alpha_2 = 2.4$ равновесие B_1 сливается с равновесием A_1 и исчезает, а равновесие A_1 теряет свою устойчивость для точек пространства (xyz) и становится устойчивым только в плоскости xOz . При последующем увеличении бифуркационного параметра α_2 качественных изменений в системе не происходит, то есть остается устойчивое в пространстве (xyz) равновесие B_2 , устойчивое в плоскости xOz равновесие A_1 и устойчивое в плоскости yOz равновесие A_2 . Описанное выше состояние системы показано на рис. 2, g.

В следующем параграфе мы изучаем воздействие случайного шума на равновесный режим сосуществования трех популяций.

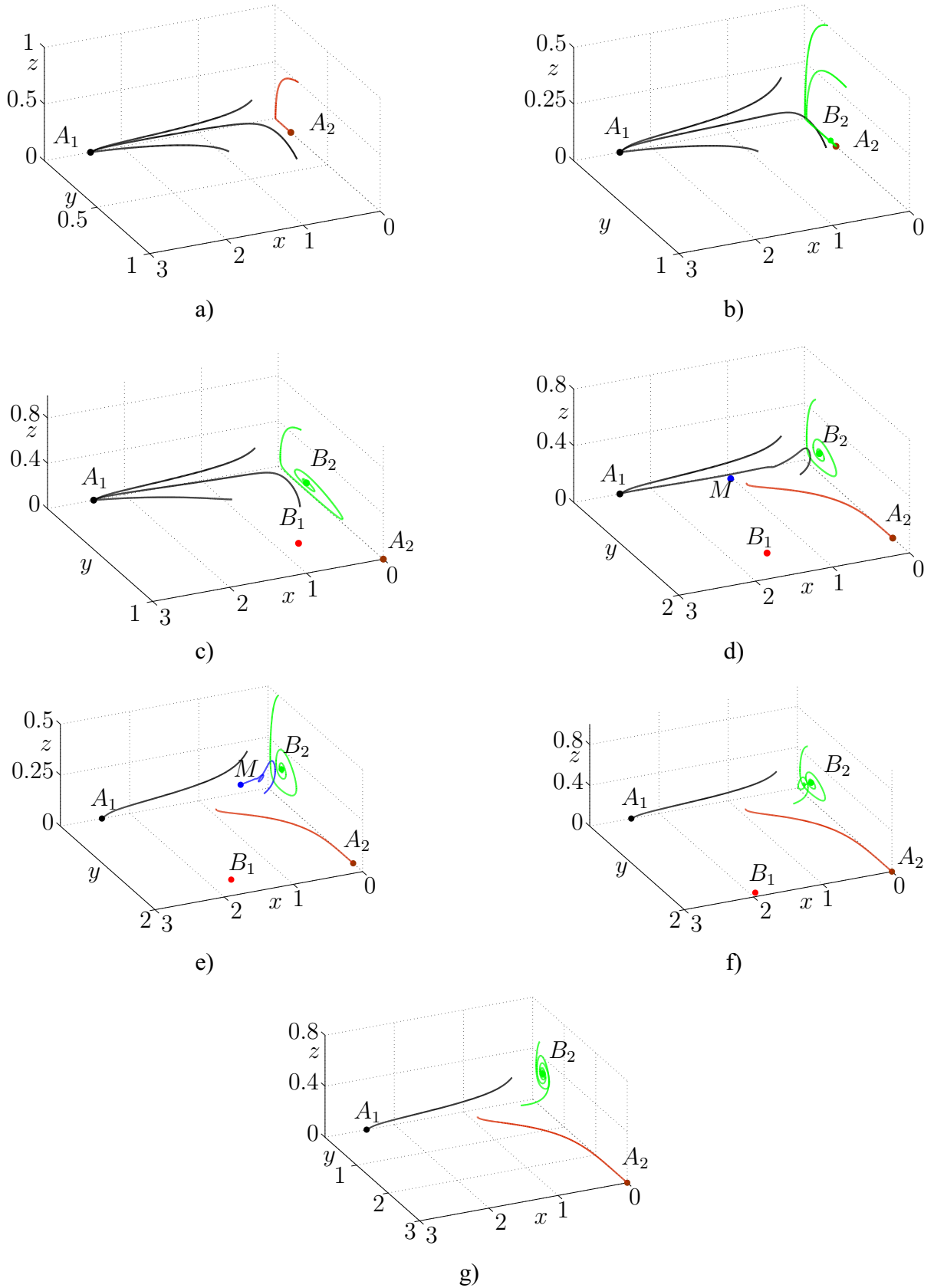


Рис. 2. Фазовые портреты системы (1.2) при: а) $\alpha_2 = 0.15$; б) $\alpha_2 = 0.3$; в) $\alpha_2 = 1$; д) $\alpha_2 = 1.68$; е) $\alpha_2 = 1.8$; ф) $\alpha_2 = 2$; г) $\alpha_2 = 3$

§ 2. Стохастический анализ

Система, описывающая влияние случайного внешнего воздействия, записывается следующим образом:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(2.4 - x - 6y - 4z) + \sigma w_1, \\ \dot{y} = y(\alpha_2 - x - y - 10z) + \sigma w_2, \\ \dot{z} = -z(1 - 0.25x - 4y + z) + \sigma w_3, \end{cases} \quad (2.1)$$

где σ — интенсивность случайного воздействия, а w_1 , w_2 и w_3 — случайные независимые некоррелированные винеровские процессы.

Добавление внешнего случайного воздействия в виде аддитивного шума, который может интерпретироваться как некие погодные условия, влияние человека и другие внешние факторы, не зависящие от популяций, могут приводить к феноменам, не наблюдаемым в детерминированной системе. Примерами таких феноменов являются переходы от одного равновесного режима в другой, возникновение колебаний разных амплитуд, вымирание одной или нескольких популяций и так далее. Далее в работе для описания наблюдаемых феноменов мы будем использовать аппарат функции стохастической чувствительности.

§ 2.1. Метод функции стохастической чувствительности

Под действием случайных возмущений траектории детерминированной системы покидают детерминированный аттрактор и формируют пучок случайных состояний вокруг него.³

Пусть случайный процесс задается уравнением Ито:

$$\dot{x} = f(x) + \varepsilon \sigma(x) \dot{w}, \quad (2.2)$$

где x — n -мерный вектор, $f(x)$ — n -мерная векторная функция, \dot{w} — n -мерный стандартный Гауссовский шум, $\sigma(x)$ — матричная функция возмущений размера $n \times n$ и ε — интенсивность шума.

Для того чтобы найти плотность распределения состояний этого случайного процесса, нужно решить уравнение Фоккера–Планка–Колмогорова:

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

Однако, решение этого уравнения даже для системы второго порядка является непросто задачей. Поэтому А. Д. Вентцелем и М. И. Фрейдлином [6] была предложена аппроксимация плотности, которая основывается на функции квазипотенциала:

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

Для нахождения этой функции нужно решить уравнение Гамильтона–Якоби для системы уравнений n -го порядка, что также в свою очередь является трудоемкой задачей. В работах Л. Б. Ряшко и И. А. Башкирцевой [4, 7, 11] была предложена аппроксимация квазипотенциала в малой окрестности исследуемого аттрактора. Она получила название функции стохастической чувствительности (ФСЧ) и позволяет оценивать дисперсию и изучать отклик (чувствительность) аттракторов на случайное воздействие.

³Для численного моделирования стохастических траекторий на каждом шаге классического метода Рунге–Кутты 6-го порядка для каждой переменной добавляется слагаемое $\sqrt{h} \sigma r_i$ (r_i , $i = 1, 2, 3$ — случайные величины, распределенные по нормальному закону с параметрами $(0, 1)$, генерируются новые на каждом шаге численной схемы). Моделирование траекторий проводилось с шагом $h = 0.01$.

В случае, когда порядок систем $n = 3$, и существует экспоненциально устойчивое равновесие \bar{x} , можно использовать квадратичную аппроксимацию квазипотенциала $v(x) \approx \frac{1}{2}(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))$, и асимптотика стационарной плотности распределения случайных состояний системы (2.2) может быть записана в виде распределения Гаусса:

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

с матрицей ковариации $\varepsilon^2 W$.

Здесь положительно определенная $n \times n$ -матрица W является единственным решением [7] следующего матричного уравнения:

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

Матрица W называется матрицей стохастической чувствительности равновесия \bar{x} . Основываясь на матрице W , можно строить доверительные области, в которой с заданной вероятностью концентрируются случайные состояния системы. Для случая системы $n = 3$ такой доверительной областью является эллипсоид, задаваемый следующим уравнением:

$$\frac{\beta_1^2}{\lambda_1} + \frac{\beta_2^2}{\lambda_2} + \frac{\beta_3^2}{\lambda_3} = \varepsilon^2 K(P),$$

где $\beta_1 = (x - \bar{x}, v_1)$, $\beta_2 = (x - \bar{x}, v_2)$, $\beta_3 = (x - \bar{x}, v_3)$, λ_i — собственные значения и v_i — нормированные собственные векторы матрицы чувствительности W . Здесь P является доверительной вероятностью и функция $K(P)$ является обратной к функции $P(K)$:

$$P(K) = \operatorname{erf}\left(\sqrt{\frac{K}{2}}\right) - \sqrt{\frac{2K}{\pi}} e^{-\frac{K}{2}}.$$

На рис. 3 для системы (2.1) представлены собственные значения матрицы чувствительности невырожденного равновесия M и эллипсоид рассеивания для $\alpha_2 = 1.77$, $\sigma = 0.0001$. Видно, что эллипсоид хорошо описывает случайные состояния системы.

§ 2.2. Индуцированные шумом явления

Под действием аддитивного шума случайные состояния системы (2.1) формируют вокруг детерминированного равновесия пучок случайных состояний, величина разброса в котором зависит от интенсивности шума. На рис. 4, а представлены случайные состояния при $\alpha_2 = 1.7639$ для $\sigma = 0.0001$ (серый). При малой интенсивности шума ($\sigma = 0.00001$) случайные состояния почти не отличимы от детерминированного равновесия, представленного синим кружком, то есть существенного изменения плотности популяций не происходит. Если интенсивность шума выше ($\sigma = 0.0001$), случайные состояний начинают отдаляться от равновесия и совершать колебания более значительных амплитуд. На рис. 4, б это поведение представлено временными рядами для плотностей популяций хищников и обеих жертв при $\alpha_2 = 1.7639$ для $\sigma = 0.00001$ (черный цвет) и $\sigma = 0.0001$ (серый). Хорошо видно, что при интенсивности шума $\sigma = 0.0001$ происходят колебания численностей популяций, причем резкий рост и резкое снижение численностей происходят у популяции хищника и популяции жертв y одновременно, в то время как численность популяции жертв x имеет прямо противоположную динамику.

В связи с тем, что величина разброса случайных состояний системы (1.2) под действием шума увеличивается при увеличении интенсивности шума, в системе могут происходить необратимые качественные изменения. Эти изменения связаны с опасной близостью случайных состояний к критическим границам, таким как граница бассейна притяжения того

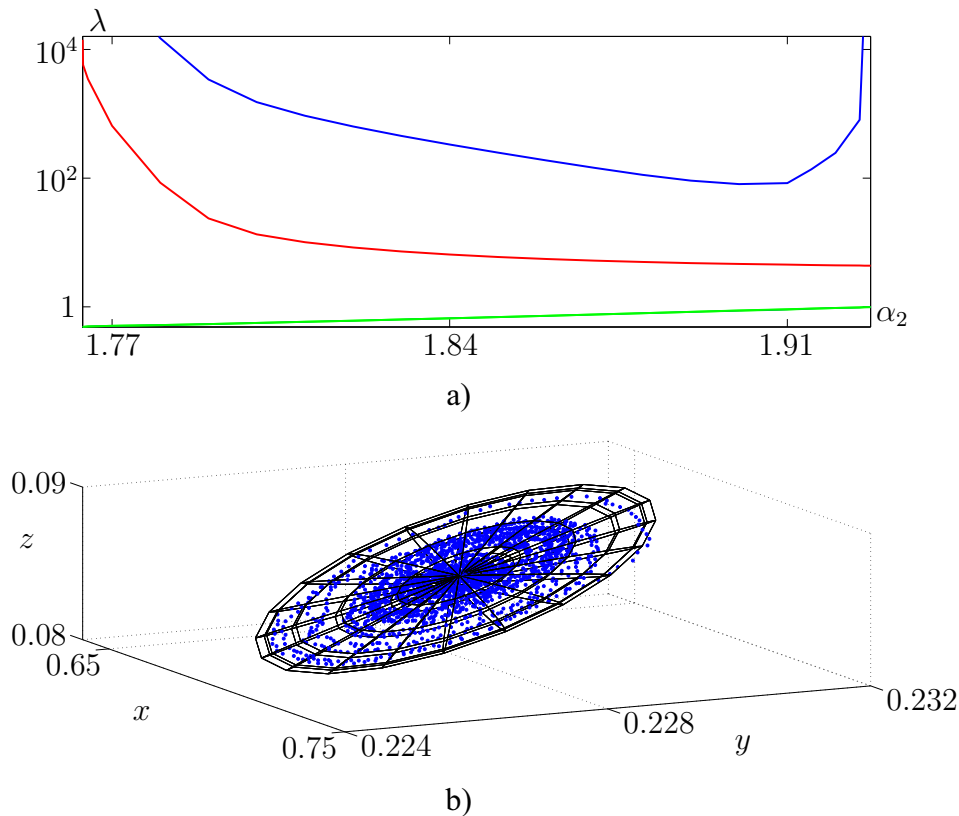
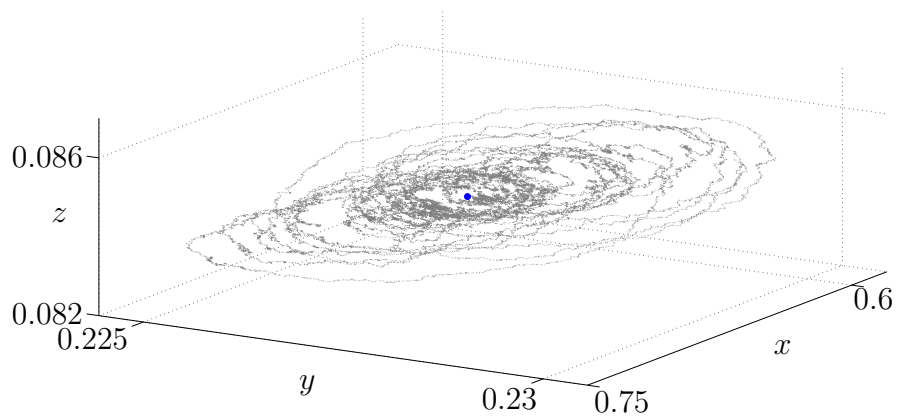


Рис. 3. Для системы (1.2): а) собственные значения матрицы чувствительности для равновесия M , и б) эллипсоид рассеивания для $\alpha_2 = 1.77$ и $\sigma = 0.0001$

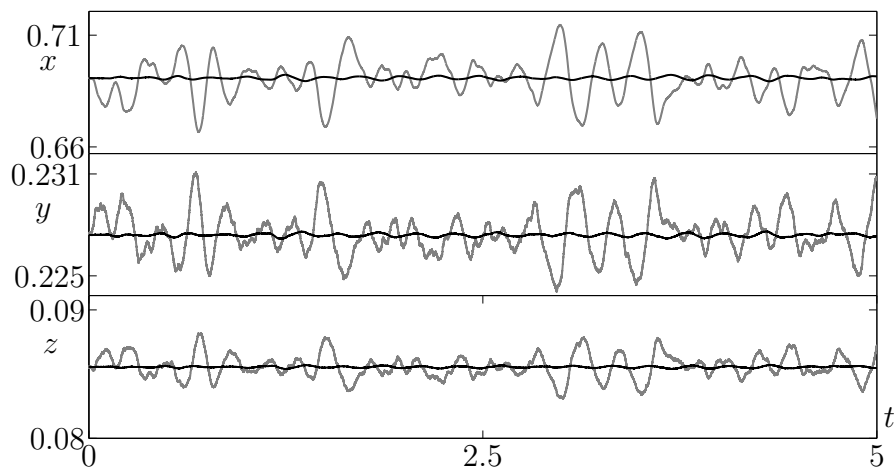
или иного равновесия и координатные плоскости xOy , xOz или yOz . И здесь удобным инструментом в описании индуцированных шумом переходов является функция стохастической чувствительности, описанная выше. Когда эллипсоид рассеивания лежит полностью внутри бассейна притяжения равновесия, качественных изменений не наблюдается. Если интенсивность шума достигла критического значения и эллипсоид выходит за границы бассейна притяжения, то и случайные состояния с заданной доверительной вероятностью будут покидать бассейн притяжения и формировать новый стохастический режим.

На рис. 5, а для $\alpha_2 = 1.77$ показана поверхность, являющаяся границей притяжения двух равновесий M и A_1 . Точки, лежащие в положительном октанте и ниже этой поверхности, сходятся на равновесие M . Точки, лежащие в положительном октанте, но выше этой поверхности, сходятся на равновесие A_1 . Точки из плоскости xOy сходятся на равновесие A_2 . Здесь же черными точками изображены случайные состояния при интенсивности шума $\sigma = 0.001$, черным кружочком — равновесие A_1 . При интенсивности шума $\sigma = 0.001$ эллипсоид рассеивания пересекает сепаратрельную поверхность, и траектории переходят из бассейна притяжения равновесия M в бассейн притяжения A_1 . Таким образом, происходит качественное изменение динамики сосуществования трех популяций — вымирает популяция жертв y и популяция хищников z , в то время как популяция жертв x стабилизируется в равновесном состоянии.

При увеличении интенсивности шума эллипсоид рассеивания будет увеличиваться и рано или поздно пересечет координатные плоскости, являющиеся так же условиями вымирания какой-либо популяции. На рис. 5, б, для того же значения параметра $\alpha_2 = 1.77$ при интенсивности шума $\sigma = 0.03$ показан эллипсоид рассеивания и две координатные плоскости. Как видно из рисунка, эллипсоид пересекает обе эти координатные плоскости. Это означает, что возможно вымирание как популяции жертв x , так и популяции хищников z .



a)



b)

Рис. 4. Для системы (1.2) при $\alpha_2 = 1.7639$: а) случайные состояния для $\sigma = 0.0001$ (серый), и б) временные ряды для колебаний различных амплитуд для $\sigma = 0.00001$ (черный) и $\sigma = 0.0001$ (серый)

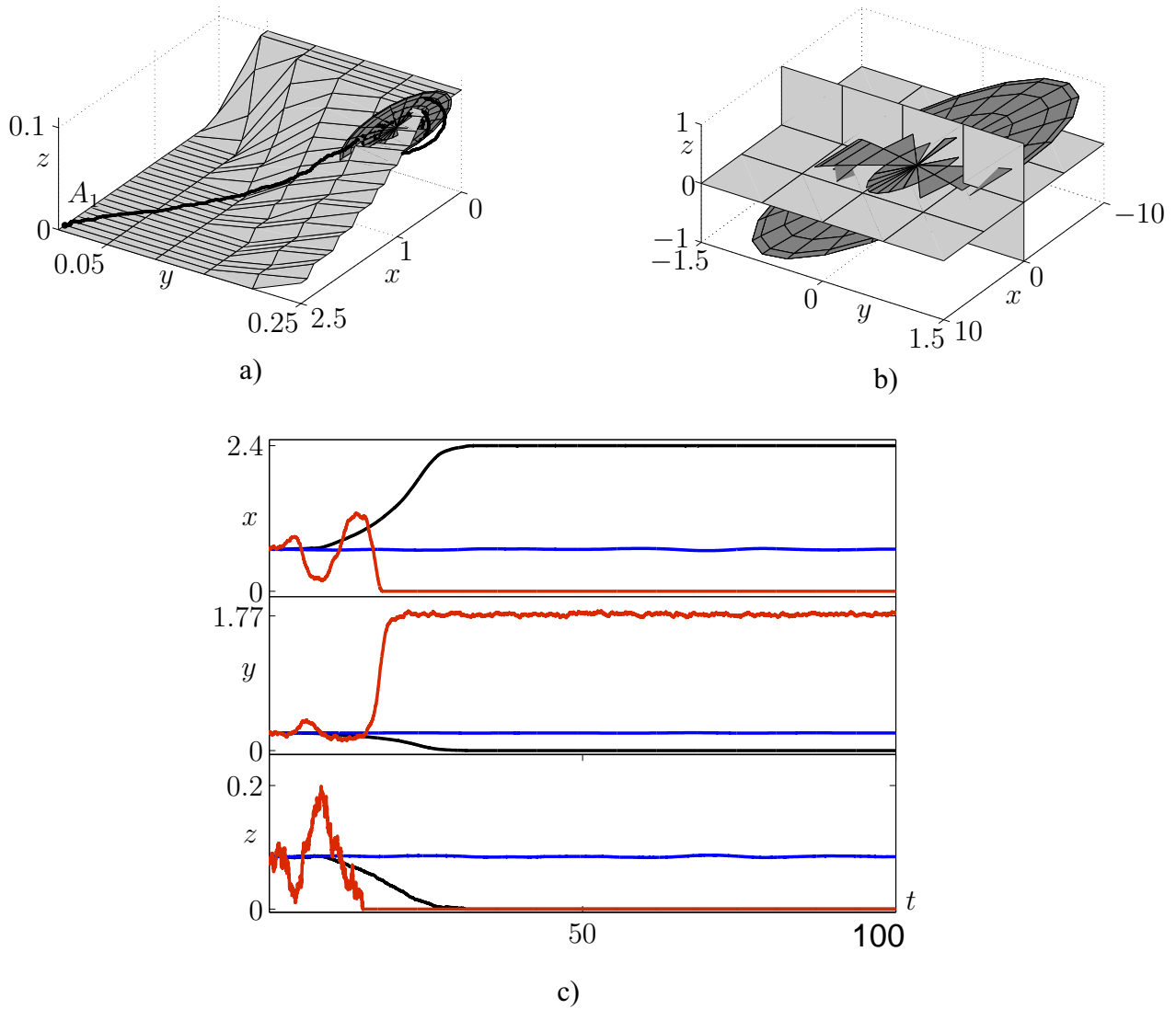


Рис. 5. Для $\alpha_2 = 1.77$ вымирание: а) хищников и второго типа жертв при $\sigma = 0.001$; б) хищников и первого типа жертв при $\sigma = 0.03$; в) временные ряды для $\sigma = 0.000001$ (синий), $\sigma = 0.001$ (черный) и $\sigma = 0.03$ (красный)

В первом случае возникает сосуществование популяции жертв y и хищников z . Однако при заданной интенсивности шума данное сосуществование также не является устойчивым, и со временем популяция хищников вымирает. Во втором случае в отсутствие хищников популяция жертв x не имеет шанса на выживание. С математической точки зрения, это объясняется отсутствием отличного от A_2 аттрактора в плоскости xOy , все точки этой плоскости с координатами $x \neq 0$ притягиваются к равновесию A_2 .

На рис. 5, с представлены временные ряды, иллюстрирующие оба эти феномена: синим цветом для интенсивности шума $\sigma = 0.000001$, черным цветом — для $\sigma = 0.001$ и красным для $\sigma = 0.03$.

Таким образом, из всего вышеизложенного легко заметить, что при разных интенсивностях шума при одном и том же значении бифуркационного параметра может происходить вымирание той или иной популяции, а также вымирание всех трех популяций. На рис. 6 представлены вероятности вымирания популяций этих трех типов в зависимости от бифуркационного параметра α_2 и интенсивности шума σ . Синим цветом представлено изменение

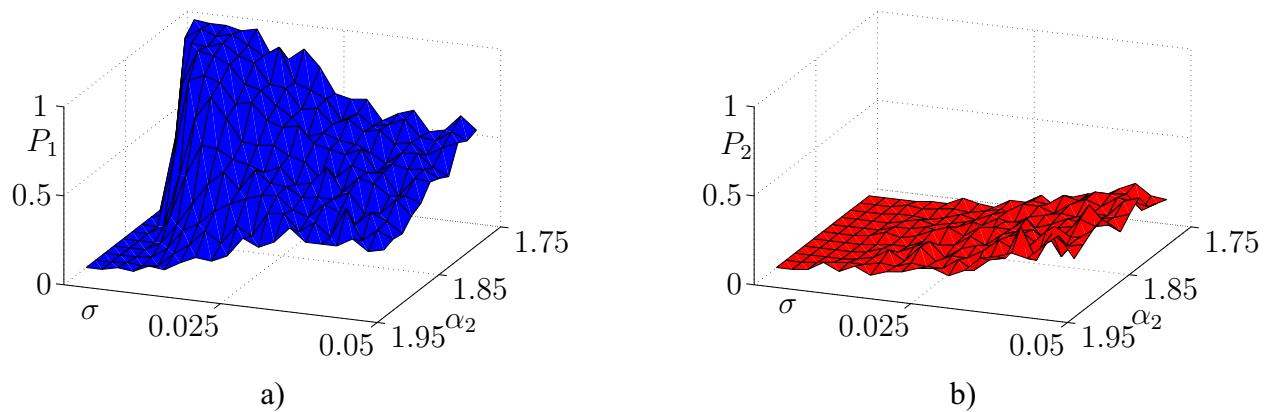


Рис. 6. Зависимости вероятности вымирания от параметра α_2 и интенсивности шума σ : а) первого типа; б) второго типа

вероятности вымирания популяции хищников и популяции жертв y (первый тип вымирания) и красным — популяции хищников и популяции жертв x (второй тип вымирания). Легко заметить неоднородность в поведении вероятности вымирания первого типа (рисунок 6, а). При почти нулевой интенсивности шума вероятность вымирания сильно отличается в зависимости от значения параметра. При увеличении интенсивности шума, для больших значений параметра вероятность растет, для меньших, наоборот, убывает. Для вероятности вымирания второго типа наблюдается монотонный рост вероятности при увеличении интенсивности. Таким образом, наиболее выгодные для выживаемости всех трех популяций равновесные состояния соответствуют значениям параметра $\alpha_2 \in (1.85, 1.92727)$.

§3. Заключение

В данной работе рассмотрены детерминированный и стохастический случаи популяционной модели типа «хищник–две жертвы» с учетом конкуренции трех типов. В ходе исследования были найдены равновесия и исследована их устойчивость, построены бифуркационные диаграммы. Описаны случаи сосуществования равновесий и найдены границы бассейнов их притяжения. В случае воздействия на систему внешнего шума исследована чувствительность невырожденного равновесия, построены эллипсоид рассеивания, позволяющие описывать разброс случайных состояний. На основе техники доверительных областей обнаружены два типа вымирания популяций и изучены их механизмы. Вычислены эмпирические вероятности вымирания этих двух типов в зависимости от бифуркационного параметра и интенсивности шума. Выделена параметрическая зона, в которой популяции наименее подвержены критическим качественным изменениям.

Финансирование. Работа поддержана Российским научным фондом, грант № 16–11–10098.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аполина Е. А., Аполин Ю. М., Базыкин А. Д. Анализ сложного динамического поведения в модели «хищник–две жертвы» // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 5. Л.: Гидрометеоздат, 1982. С. 163–180.
2. Базыкин А. Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса–Ментен // Вопросы математической генетики. Новосибирск: АН СССР, 1974. С. 103–143.
3. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.

4. Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Известия вузов. ПНД. 2001. Т. 9. № 6. С. 104–114.
5. Башкирцева И. А., Карпенко Л. В., Ряшко Л. Б. Стохастическая чувствительность предельных циклов модели «хищник–две жертвы» // Прикладные задачи нелинейной теории колебаний и волн. Известия вузов. ПНД. 2010. Т. 18. № 6. С. 42–64.
<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2010-18-6-42-64>
6. Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. М.: Наука, 1979.
7. 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. № 1. С. 53–63.
8. Arumugam R., Banerjee T., Dutta P. S. Rhythrogenesis, birhythmicity and chaos in a metapopulation model // The European Physical Journal Special Topics. 2017. Vol. 226. No. 9. P. 2145–2156.
<https://doi.org/10.1140/epjst/e2017-70017-5>
9. Bashkirtseva I. A., Fedotov S. P., Ryashko L. B., Slepukhina E. S. Stochastic bifurcations and noise-induced chaos in 3D neuron model // International Journal of Bifurcation and Chaos. 2016. Vol. 26. No. 12. 1630032. <https://doi.org/10.1142/S0218127416300329>
10. Bashkirtseva I. A., Neiman A. B., Ryashko L. B. Stochastic sensitivity analysis of noise-induced suppression of firing and giant variability of spiking in a Hodgkin–Huxley neuron model // Physical Review E. 2015. Vol. 91. No. 5. 052920. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.91.052920>
11. Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B., Ryazanova T. V. Stochastic sensitivity technique in a persistence analysis of randomly forced population systems with multiple trophic levels // Mathematical Biosciences. 2017. Vol. 293. P. 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2017.08.007>
12. Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B., Ryazanova T. V. Analysis of noise-induced bifurcations in the stochastic tritrophic population system // International Journal of Bifurcation and Chaos. 2017. Vol. 27. No. 13. 1750208. <https://doi.org/10.1142/S021812741750208X>
13. Biswas S., Sasmal S. K., Samanta S., Saifuddin Md., Pal N., Chattopadhyay J. Optimal harvesting and complex dynamics in a delayed eco-epidemiological model with weak Allee effects // Nonlinear Dynamics. 2017. Vol. 87. No. 3. P. 1553–1573. <https://doi.org/10.1007/s11071-016-3133-2>
14. Castellanos V., Chan-López R. E. Existence of limit cycles in a three level trophic chain with Lotka–Volterra and Holling type II functional responses // Chaos, Solitons and Fractals. 2017. Vol. 95. P. 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2016.12.011>
15. Das K. P., Chattopadhyay J. Role of environmental disturbance in an eco-epidemiological model with disease from external source // Mathematical Methods in the Applied Sciences. 2012. Vol. 35. No. 6. P. 659–675. <https://doi.org/10.1002/mma.1571>
16. Dobramysl U., Mabilia M., Pleimling M., Täuber U. C. Stochastic population dynamics in spatially extended predator–prey systems // Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical. 2018. Vol. 51. No. 6. 063001. <https://doi.org/10.1088/1751-8121/aa95c7>
17. Forýs U., Qiao M., Liu A. Asymptotic dynamics of a deterministic and stochastic predator–prey model with disease in the prey species // Mathematical Methods in the Applied Sciences. 2013. Vol. 37. No. 3. P. 306–320. <https://doi.org/10.1002/mma.2783>
18. Liu Q., Jiang D., Shi N., Hayat T., Ahmad B. Stationary distribution and extinction of a stochastic SEIR epidemic model with standard incidence // Physica A: Statistical Mechanics and its Applications. 2017. Vol. 476. P. 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2017.02.028>
19. 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. <https://doi.org/10.1002/mma.2680>
20. Revutskaya O., Neverova G., Frisman E. Complex dynamic modes in a two-sex age-structured population model // Developments in Environmental Modelling. 2012. Vol. 25. P. 149–162.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59396-2.00010-9>

21. Slepukhina E., Ryashko L., Kügler P. Noise-induced early afterdepolarizations in a three-dimensional cardiac action potential model // *Chaos, Solitons and Fractals*. 2020. Vol. 131. 109515.
<https://doi.org/10.1016/j.chaos.2019.109515>
22. Terry A. J. A population model with birth pulses, age structure, and non-overlapping generations // *Applied Mathematics and Computation*. 2015. Vol. 271. P. 400–417.
<https://doi.org/10.1016/j.amc.2015.09.006>
23. Wang S., Ma Zh., Wang W. Dynamical behavior of a generalized eco-epidemiological system with prey refuge // *Advances in Difference Equations*. 2018. Vol. 2018. No. 1. P. 1687–1847.
<https://doi.org/10.1186/s13662-018-1704-x>

Поступила в редакцию 01.02.2020

Абрамова Екатерина Павловна, студент, Уральский федеральный университет, 620000, Россия, г. Екатеринбург, пр. Ленина, 51.

E-mail: ekaterina.abramova@urfu.ru

Перевалова Татьяна Владимировна, к. ф.-м. н., доцент, Уральский федеральный университет, 620000, Россия, г. Екатеринбург, пр. Ленина, 51.

E-mail: tatyana.perevalova@urfu.ru

Цитирование: Е. П. Абрамова, Т. В. Перевалова. Влияние случайного воздействия на равновесные режимы модели популяционной динамики // *Известия Института математики и информатики Удмуртского государственного университета*. 2020. Т. 55. С. 3–18.

Keywords: population dynamics, stochastic sensitivity, noise-induced extinction.

MSC2010: 39A50

DOI: 10.35634/2226-3594-2020-55-01

In the paper, we study a dynamic model of interacting populations of the type “predator–two prey”. A detailed parametric analysis of the equilibrium modes arising in the system is carried out. In zones of the bifurcation parameter, where the coexistence of several equilibrium regimes is found, separable surfaces are constructed. Those surfaces are the boundaries of the attraction basins of different equilibria. It is shown that the effect of an external random disturbance can destroy the equilibrium mode of coexistence of three populations and lead to a qualitatively different mode of coexistence. Such qualitative changes lead to the extinction of one or two of the three populations. Using the technique of stochastic sensitivity function and the method of confidence domains, the probabilistic mechanisms of destruction of equilibrium modes are demonstrated. A parametric analysis of the probabilities of extinction of populations for two types is carried out. The range of the bifurcation parameter and the level of noise intensity, that are the most favorable for the coexistence of three populations, are discussed.

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation, grant no. 16–11–10098.

REFERENCES

1. Aponina E. A., Aponin Yu. M., Bazykin A. D. Analysis of complex dynamic behavior in the model “predator–two preys”, *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, vol. 5, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1982, pp. 163–180 (in Russian).
2. Bazykin A. D. Volterra system and Michaelis–Menten equation, *Voprosy Matematicheskoi Genetiki*, vol. 5, Novosibirsk: Akad. Nauk USSR, 1974, pp. 103–143.
3. Bazykin A. D. *Nelineinaya dinamika vzaimodeistviyushchikh populyatsii* (Nonlinear dynamics of interacting populations), Moscow–Izhevsk: Institute of Computer Science, 2003.
4. Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Quasipotential method in the study of local stability of limit cycles to the random perturbations, *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2001, vol. 9, no. 6, pp. 104–114 (in Russian).
5. Bashkirtseva I. A., Karpenko L. V., Ryashko L. B. Stochastic sensitivity of the limit cycles of the model “predator–two preys”, *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2010, vol. 18, no. 6, pp. 42–64 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2010-18-6-42-64>
6. Ventsel’ A. D., Freidlin M. I. *Fluktuatsii v dinamicheskikh sistemakh pod deistviem malyykh sluchainykh vozmushchenii* (Fluctuations in dynamical systems under the influence of small random perturbation), Moscow: Nauka, 1979.
7. Mil’shtein G. N., Ryashko L. B. A first approximation of the quasipotential in problems of the stability of systems with random non-degenerate perturbations, *Journal of Applied Mathematics and Mechanics*, 1995, vol. 59, no. 1, pp. 47–56. [https://doi.org/10.1016/0021-8928\(95\)00006-B](https://doi.org/10.1016/0021-8928(95)00006-B)
8. Arumugam R., Banerjee T., Dutta P. S. Rhythrogenesis, birhythmicity and chaos in a metapopulation model, *The European Physical Journal Special Topics*, 2017, vol. 226, no. 9, pp. 2145–2156. <https://doi.org/10.1140/epjst/e2017-70017-5>
9. Bashkirtseva I. A., Fedotov S. P., Ryashko L. B., Slepukhina E. S. Stochastic bifurcations and noise-induced chaos in 3D neuron model, *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2016, vol. 26, no. 12, 1630032. <https://doi.org/10.1142/S0218127416300329>
10. Bashkirtseva I. A., Neiman A. B., Ryashko L. B. Stochastic sensitivity analysis of noise-induced suppression of firing and giant variability of spiking in a Hodgkin–Huxley neuron model, *Physical Review E*, 2015, vol. 91, no. 5, 052920. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.91.052920>

11. Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B., Ryazanova T. V. Stochastic sensitivity technique in a persistence analysis of randomly forced population systems with multiple trophic levels, *Mathematical Biosciences*, 2017, vol. 293, pp. 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2017.08.007>
12. Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B., Ryazanova T. V. Analysis of noise-induced bifurcations in the stochastic tritrophic population system, *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2017, vol. 27, no. 13, 1750208. <https://doi.org/10.1142/S021812741750208X>
13. Biswas S., Sasmal S. K., Samanta S., Saifuddin Md., Pal N., Chattopadhyay J. Optimal harvesting and complex dynamics in a delayed eco-epidemiological model with weak Allee effects, *Nonlinear Dynamics*, 2017, vol. 87, no. 3, pp. 1553–1573. <https://doi.org/10.1007/s11071-016-3133-2>
14. Castellanos V., Chan-López R. E. Existence of limit cycles in a three level trophic chain with Lotka–Volterra and Holling type II functional responses, *Chaos, Solitons and Fractals*, 2017, vol. 95, pp. 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2016.12.011>
15. Das K. P., Chattopadhyay J. Role of environmental disturbance in an eco-epidemiological model with disease from external source, *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2012, vol. 35, no. 6, pp. 659–675. <https://doi.org/10.1002/mma.1571>
16. Dobramysl U., Mobilia M., Pleimling M., Täuber U. C. Stochastic population dynamics in spatially extended predator–prey systems, *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 2018, vol. 51, no. 6, 063001. <https://doi.org/10.1088/1751-8121/aa95c7>
17. Forys U., Qiao M., Liu A. Asymptotic dynamics of a deterministic and stochastic predator–prey model with disease in the prey species, *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2013, vol. 37, no. 3, pp. 306–320. <https://doi.org/10.1002/mma.2783>
18. Liu Q., Jiang D., Shi N., Hayat T., Ahmad B. Stationary distribution and extinction of a stochastic SEIR epidemic model with standard incidence, *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2017, vol. 476, pp. 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2017.02.028>
19. 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, pp. 1263–1280. <https://doi.org/10.1002/mma.2680>
20. Revutskaya O., Neverova G., Frisman E. Complex dynamic modes in a two-sex age-structured population model, *Developments in Environmental Modelling*, 2012, vol. 25, pp. 149–162. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59396-2.00010-9>
21. Slepukhina E., Ryashko L., Kügler P. Noise-induced early afterdepolarizations in a three-dimensional cardiac action potential model, *Chaos, Solitons and Fractals*, 2020, vol. 131, 109515. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2019.109515>
22. Terry A. J. A population model with birth pulses, age structure, and non-overlapping generations, *Applied Mathematics and Computation*, 2015, vol. 271, pp. 400–417. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2015.09.006>
23. Wang S., Ma Zh., Wang W. Dynamical behavior of a generalized eco-epidemiological system with prey refuge, *Advances in Difference Equations*, 2018, vol. 2018, no. 1, pp. 1687–1847. <https://doi.org/10.1186/s13662-018-1704-x>

Received 01.02.2020

Abramova Ekaterina Pavlovna, Student, Ural Federal University, pr. Lenina, 51, Yekaterinburg, 620000, Russia.

E-mail: ekaterina.abramova@urfu.ru

Perevalova Tat'yana Vladimirovna, Candidate of Physics and Mathematics, Associate Professor, Ural Federal University, pr. Lenina, 51, Yekaterinburg, 620000, Russia.

E-mail: tatyana.perevalova@urfu.ru

Citation: E. P. Abramova, T. V. Perevalova. Influence of random effects on the equilibrium modes in the population dynamics model, *Izvestiya Instituta Matematiki i Informatiki Udmurtskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 2020, vol. 55, pp. 3–18.