Федеральное государственное автономное образовательное

учреждение высшего профессионального образования

"Уральский федеральный университет

имени первого Президента России Б.Н.Ельцина"

На правах рукописи



Карпенко Лариса Владимировна

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ СТОХАСТИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ**

05.13.18 — Математическое моделирование, численные методы и

комплексы программ

Диссертация на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук

**со о**

**С\{**

**Ю О**

**Г^ О**

Научный руководитель

доктор физико-математических наук,

профессор Ряшко Л.Б.

Екатеринбург - 2012

Оглавление

**Введение 4**

**1 Методы анализа устойчивости аттракторов 29**

**1.1** Классический анализ устойчивости аттракторов 29

1. Устойчивость равновесий 29
2. Устойчивость предельных циклов 32

1.2 Метод ФСЧ в анализе стохастических аттракторов 34

1. Стохастическая чувствительность равновесий 35
2. Стохастическая чувствительность предельных циклов 37

**2 Модель "хищник-жертва" 52**

**2.1** Положения равновесия 53

2.1.1 Бифуркационная диаграмма 54

2.2 Равновесие 57

1. Детерминированное равновесие 58
2. Стохастическое равновесие с аддитивным шумом . . 59
3. Стохастическое равновесие с параметрическим шумом 65

2.3 Предельный цикл 69

1. Детерминированный цикл 69
2. Стохастический цикл с аддитивным шумом 70

**2**

2.3.3 Стохастический цикл с параметрическим шумом ... 73

**3 Модель "продуцент-консумент-хищник" 75**

3.1 Положения равновесия 76

3.1.1 Бифуркационная диаграмма 79

3.2 Предельный цикл 80

1. Детерминированный цикл 81
2. Стохастический цикл с аддитивным шумом 82

**4 Модель "хищник-две жертвы" 87**

4.1 Положения равновесия 88

4.1.1 Бифуркационная диаграмма 92

4.2 Предельный цикл 95

1. Детерминированный цикл 97
2. Стохастический цикл с аддитивным шумом 99
3. Стохастический цикл с параметрическим шумом . . . 104

**Заключение 108**

**Литература 110**

**Приложение 126**

**3**

Введение

Данная диссертационная работа посвящена моделированию и анализу устойчивости предельных множеств нелинейных динамических систем, на­ходящихся под воздействием стохастических возмущений. Объектом иссле­дования являются модели биологических сообществ, взаимодействующих по принципу "хищник-жертва".

Исследование математических моделей, описывающих взаимодействие популяций, в настоящее время представляет собой классический раздел нелинейной динамики и математической биологии. В задачах биологии и экологии аппарат математического моделирования стал широко приме­няться начиная с XX века, и первым объектом, для исследования которого он был использован, стал механизм борьбы за существование.

Само становление математической биологии как отдельной науки связа­но с выходом основополагающих работ таких авторов, как А. Лотка (1925) [101], В. Вольтерра (1926) [19], В.А. Костицына (1937) [37], Д'Арси Томпсо­на (1917) [125], а также многих других исследователей: [40], [41], [45], [50], [53], [57], [82], [91].

В своих трудах Лотка и Вольтерра впервые и независимо друг от друга сформулировали простую аналитическую модель, демонстрирующую воз­никновение незатухающих колебаний, не за счет каких-либо внешних воз­действий, а благодаря лишь внутренним свойствам самой системы. У Лот-

**4**

ки рассматривалась система химических веществ, у Вольтерры - биологи­ческих видов - хищников и жертв, проживающих на одной территории.

Широкую известность имеет проведенное в 30-х гг. XX века исследова­ние динамики численности зайца-беляка и канадской рыси по данным о количестве заготовленных охотниками шкурок на протяжении 90 лет [78], [102]. Подробное исследование этих данных [87], [72] подтолкнуло исследо­вателей к поиску новых моделей описания взаимодействия видов.

Большой вклад в развитие математической биологии внесла работа Кол­могорова А.Н. "Качественное изучение математических моделей динамики популяций" (1936, 1972) [36]. В ней был предложен новый подход к задачам популяционной динамики, опирающийся на ввод ограничений качествен­ного характера на рассматриваемые функции, вместо поиска конкретных функциональных зависимостей, которые далеко не всегда удается опреде­лить из эксперимента.

В настоящее время система Лотки-Вольтерры служит базовой моделью для множества процессов как в биологии, так и в других областях науки. В частности, эта система и ее модификации применяются для моделирова­ния отношений "хищник-жертва" [112], [74], "дерево-насекомое" [27], кон­куренции в экономической теории [15], [44], моделирования распростране­ния фронтов лесных пожаров [20], описания концентрационных колебаний в химических реакциях [25], [69], [131], некоторых социальных и экономи­ческих систем [89], [94] и т.д.

Важную роль в развитии математического моделирования в биологии сыграла работа Базыкина А.Д. "Математическая биофизика взаимодей­ствующих популяций" (1985) [4]. В ней приводится подробный анализ и систематизация возможных динамических режимов, реализующихся в мо-

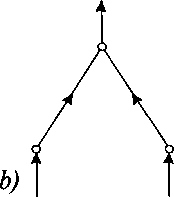
**5**

дельных системах двух и трех взаимодействующих популяций. Для дву­мерных систем исчерпывающе рассмотрены перестройки динамических ре­жимов, происходящие при изменении параметров, предложена биологиче­ская интерпретация наблюдаемых эффектов. Сформулировано представ­ление об опасных границах динамических и параметрических воздействий на экологические системы.

Для трехмерных моделей дается классификация трофических струк­тур, возможных в системе трех взаимодействующих популяций, при по­мощи трофических графов. Популяции обозначаются вершинами графов, а трофические отношения между ними - стрелками, указывающими на­правления потоков вещества (от жертвы к хищнику). Организмы, получа-юшие свою пищу от растений через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими одному трофическому уровню [43]. Популяции разных трофических уровней изображаются на разной высоте, хищник считается высшим звеном пищевой цепи и изображается сверху. Кроме того, необ­ходимо знать, как поведет себя каждая из популяций, будучи предостав­ленной самой себе. Одни из популяций в таком случае размножаются - это обозначается стрелкой, входящей в соответствующую вершину графа, дру­гие же вымирают - обозначается стрелкой, выходящей из вершины графа.

Из всех возможных типов трофических структур абсолютное большин­ство исключаются из рассмотрения по причинам невозможности сосуще­ствования трех популяций [95], [96], либо их "экзотичности" [4] (например, когда в системе присутствует растение-хищник типа росянки). В резуль­тате, остается только один граф, изображающий так называемую *ячейку трофической сети* (рис. *1(a))-* Для вида, являющегося пищей для двух других популяций, обычно используется термин "продуцент" либо "жерт-

**6**





*a)*

Рис. 1: Графы трофических отношений для *(а)* ячейки трофической сети (модель "продуцент-консумент-хищник") и *(Ь)* системы "хищник-две жертвы".

ва", для вида, питающегося двумя другими, - термин "хищник", а для третьего вида, являющегося жертвой по отношению к хищнику, и хищ­ником по отношению в жертве, используется термин "консумент". Данная система представляет собой весьма распространенную экологическую ситу­ацию [60], [80], [85] и подробно рассматривается в третьей главе настоящей диссертации.

Кроме полных трофических графов, где с тем или иным знаком реали­зуются все возможные трофические связи между популяциями, большой интерес исследователей представляют и неполные (вырожденные) графы, в которых отдельные трофические связи отсутствуют [77], [97], [123], [127]. В реальных экологических системах осуществляются только три типа та­ких структур [4]. Одной из них, соответствующей системе "хищник-две жертвы" (рис. *1(b)),* посвящена глава 4 данной диссертации.

Начиная с работ Лотки и Вольтерры и до настоящего времени, основ­ным инструментом изучения динамики численности взаимосвязанных со­обществ является качественная теория систем нелинейных дифференци­альных уравнений [4], [36], [47], [51], [126].

**7**

Исследования последних лет показали, что разнообразие, наблюдаемое в поведении нелинейных динамических систем можно свести к анализу относительно простых режимов (равновесия, циклы) и их качественных преобразований - бифуркаций [1], [23]. Формальный анализ аттракторов соответствующей математической модели позволяет ответить на важные содержательные вопросы об особенностях динамики взаимодействующих популяций и спрогнозировать их поведение в будущем. Так, например, од­ним из наиболее стандартных переходов является бифуркация равновесие - цикл. Такой переход сопровождается потерей устойчивости простого ат­трактора - равновесия и рождением нового, более сложного аттрактора -предельного цикла.

В литературе описан и детально исследован целый ряд двумерных моде­лей популяционной динамики [4], [36], [98], [106], [107], в которых при изме­нении параметра равновесие теряет устойчивость, и в системе появляется предельный цикл. В настоящее время значительный интерес исследовате­лей вызывают трехмерные модели популяционной динамики [3], [64], [129], где кроме регулярных аттракторов - точек покоя (стационарные режимы) и предельных циклов (периодические режимы), могут возникать странные аттракторы (хаотические режимы).

Один из стандартных сценариев перехода системы от порядка к хаосу по мере изменения управляющих параметров состоит в бесконечной последо­вательности бифуркаций удвоения периода предельных циклов. Возмож­ность реализации серии бифуркаций удвоения периода была установлена еще задолго до открытия странных аттракторов, а в 1978г. М. Фейген-баумом были открыты универсальные закономерности перехода к хаосу посредством такой серии бифуркаций [81]. Наиболее известной моделью,

**8**

демонстрирующей возникновение странного аттрактора, является модель Лоренца [100]. Именно в этой модели, описывающей динамику тепловой конвекции, подобные свойства динамической системы были обнаружены впервые. Также детерминированный хаос наблюдается и во многих дру­гих динамических моделях, среди которых классические системы Ресслера [111], Чуа [75], генератор Анищенко-Астахова [1]. Качественное изменение динамических режимов, связанное с бифуркациями удвоения периода, на­блюдается также и в трехмерных популяционных моделях [3], [4], [64], [129].

Функционирование реальных биологических систем, как правило, со­провождается трудно контролируемыми внешними воздействиями [42]. Так, на численность взаимодействующих популяций может влиять измене­ние погодных условий, случайная смертность, и т.д. Кроме того, возмуще­ниям подвергаются и внутренние параметры системы, такие как коэффи­циенты рождаемости, смертности, конкуренции особей. Все эти факторы могут быть названы малыми случайными возмущениями и описаны при помощи соответствующих дополнительных слагаемых в уравнениях систе­мы.

Включение в модель случайных возмущений приводит к тому, что ре­шение системы также становится случайным процессом. Под действием возмущений решение системы покидает детерминированный аттрактор и формирует вокруг него некоторое облако случайных состояний. Первые результаты, касающиеся выхода из области устойчивости стохастически возмущенного решения системы, были опубликованы еще в 1899 году [63]. В работе Понтрягина Л.С, Андронова А.А., Витта А.А. "О статистическом рассмотрении динамических систем" (1933 г.) [46] были сформулированы основные задачи стохастической динамики, которые остаются актуальны-

**9**

ми и сейчас. Если плотность распределения случайных состояний в об­лаке стремится к некоторой стационарной, то соответствующее решение стохастической системы называется *стохастическим аттрактором.* При этом для всякого другого достаточно близкого решения соответствующая плотность распределения стабилизируется и сходится к этой стационарной. Конструкция стохастических аттракторов рассматривалась в [16], [26], [65], [70], [115], [117], [118].

Исследование нелинейных систем в присутствии случайных возмущений было начато в [46] и продолжено в большом числе работ [2], [52], [62], [92], [108], [122]. Многочисленные экспериментальные и теоретические исследо­вания показали, что случайные флуктуации могут вызывать неожиданные и интересные явления, такие как стохастический резонанс [83], [105], инду­цированные шумами переходы [54], индуцированный шумом порядок [86], [103], индуцированный шумом хаос [84].

Фазовый портрет системы под воздействием случайных возмущений мо­жет претерпевать значительные изменения. Соответствующие деформа­ции, вызванные шумами, особенно ощутимы вблизи точек бифуркаций, где даже малые шумы, вследствие высокой чувствительности аттракторов, могут порождать новые явления в динамике системы, называемые стоха­стическими бифуркациями [67], [79], [99], [119], [120], [116]. В биологических системах стохастические бифуркации изучались в работах [121], [124], [130].

Полное вероятностное описание возможных в системе стохастических режимов дается с помощью функции плотности распределения, удовлетво­ряющей уравнению Фоккера-Планка-Колмогорова [17]. Непосредственное использование этого уравнения уже для систем двух взаимодействующих популяций весьма затруднительно. Важный для практики случай воздей-

**10**

ствия малых возмущений приводит к известным проблемам анализа урав­нений с малыми коэффициентами при старших производных. В этой ситуа­ции одним из наиболее распространенных приемов исследования является прямое численное моделирование случайных траекторий с их последующей статистической обработкой [110], [128].

В настоящее время развивается подход, позволяющий для искомых веро­ятностных характеристик стохастических аттракторов системы найти со­ответствующее приближение. Для систем с малыми случайными возмуще­ниями в работе А.Д.Вентцеля и М.И.Фрейдлина [18] предложен метод, ис­пользующий конструкцию *квазипотенциала.* Для квазипотенциала вблизи аттрактора детерминированной системы может быть найдена [11] квадра­тичная аппроксимация, позволяющая в итоге получить асимптотику стаци­онарной плотности в форме нормального распределения. При этом разброс случайных траекторий стохастической системы вокруг детерминированно­го аттрактора может быть описан с помощью *функции стохастической чувствительности (ФСЧ).* Данная функция была введена в работах Баш-кирцевой И.А. и Ряшко Л.Б [11], [12], где с ее помощью были исследова­ны особенности стохастических автоколебаний в моделях брюсселлятора и Лоренца. При помощи ФСЧ в работах Стихина П.В. [13], [49], [ИЗ], Губ­кина А.А. [21], [22], [90], Цветова И.Н. [14], [55], [56], Переваловой Т.В. [9], [10] исследована чувствительность аттракторов и проведен анализ обрат­ных стохастических бифуркаций для целого ряда динамических систем, в том числе и дискретных.

**11**

Краткое содержание диссертации

Данная диссертация состоит из введения, четырех глав основного содержа­ния, заключения, списка цитируемой литературы и приложения. Рассмот­рим подробнее структуру диссертации.

Заключение

В настоящей работе проведен анализ детерминированной устойчивости и стохастической чувствительности регулярных аттракторов (равновесий и циклов) нелинейных систем, моделирующих динамику численности взаи­модействующих популяций. Ниже приводится перечень основных резуль­татов диссертации, выносимых на защиту.

1. Разработана техника математического моделирования стохастических аттракторов двумерных систем в форме доверительных областей. Для предельных циклов трехмерных систем обоснована сходимость метода отыскания матрицы стохастической чувствительности.
2. Выявлены и наглядно продемонстрированы различия в отклике си­стемы "хищник-жертва" на воздействие аддитивных и параметриче­ских шумов. Для трехмерных систем "продуцент-консумент-хищник" и "хищник-две жертвы" установлено соответствие между детермини­рованными и стохастическими характеристиками устойчивости пре­дельных циклов.
3. Определены интервалы структурной устойчивости в цепи бифурка­ций удвоения периода цикла системы "хищник-две жертвы". На каж­дом интервале выявлены наименее чувствительные циклы. Установ­лена универсальность роста чувствительности в цепи бифуркаций для

108

разных типов шума.

4. Разработан программный комплекс, реализующий алгоритмы реше­ния всех рассмотренных в диссертации задач математического моде­лирования и анализа аттракторов двух- и трехмерных динамических систем.