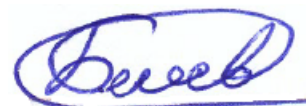


Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

На правах рукописи



**Беляев Александр Владимирович**

**Математическое моделирование и анализ стохастической  
динамики дискретных популяций**

Специальность 1.2.2 —  
Математическое моделирование, численные методы и комплексы программ

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата физико-математических наук

Работа выполнена на кафедре теоретической и математической физики ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина».

Научный руководитель: доктор физико-математических наук, профессор  
**Ряшко Лев Борисович**

Официальные оппоненты: **Ананьев Борис Иванович**,  
доктор физико-математических наук, старший научный  
сотрудник,  
ФГБУН Институт математики и механики им. Н. Н.  
Красовского Уральского отделения Российской академии наук  
(г. Екатеринбург),  
ведущий научный сотрудник отдела оптимального управления

**Дубков Александр Александрович**,  
доктор физико-математических наук, доцент,  
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский  
государственный университет им. Н. И. Лобачевского»,  
профессор кафедры «Математические методы в радиофизике»

**Тимофеева Галина Адольфовна**,  
доктор физико-математических наук, профессор,  
ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени  
первого Президента России Б. Н. Ельцина»,  
профессор учебно-научного центра «Информационная  
безопасность»

Защита состоится 16 апреля 2025 года в 13:00 на заседании диссертационного совета УрФУ 1.2.05.22 по адресу: 620000, г. Екатеринбург, пр. Ленина 51, зал диссертационных советов, комн. 248.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина», <https://dissovet2.urfu.ru/mod/data/view.php?d=12&rid=6944>.

Автореферат разослан «\_\_\_\_\_» марта 2025 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат физико-математических  
наук



Косолобов Дмитрий Александрович

## Общая характеристика работы

**Актуальность и степень разработанности темы исследования.** Область научных исследований, связанная с моделированием и анализом популяционных систем, в последние годы привлекает внимание не только биологов, но и математиков. Интерес к данным моделям с математической точки зрения прежде всего связан с необходимостью их описания языком динамических систем. Основная задача заключается в описании бифуркаций и анализе возможных динамических режимов как регулярных, так и хаотических.

Самыми первыми математическими моделями популяционной динамики считаются модель Мальтуса экспоненциального роста, логистическая модель Ферхюльста и модель хищник-жертва Лотки–Вольтерры. Описание модификаций этих моделей, учитывающих те или иные дополнительные биологические факторы, и методов их анализа представлены в монографиях Ю. М. Свирижева и Д. О. Логофета, А. Д. Базыкина, П. Турчина, Е. Я. Фрисмана [1–4].

В настоящее время широко используются и активно исследуются математические модели популяционной динамики с дискретным временем. Среди них наиболее известны модели Рикера, Бевертон–Холта, Хасселя. В дискретных моделях даже в одномерном случае простые нелинейности приводят к возникновению различных сложных режимов динамики [5–9]. Предложенная Робертом Мэйем исследовательская парадигма «простая модель – сложная динамика» [10] является важной отправной точкой в различных исследованиях. Различные феномены, наблюдаемые в многомерных непрерывных моделях, наблюдаются также в дискретных моделях меньшей размерности, что позволяет избавиться от сложности моделирования непрерывных систем.

Среди систем взаимодействующих популяций особенно выделяется система связанных популяций, которую в популяционной экологии принято называть метапопуляцией. Современные исследования метапопуляций учитывают пространственную неоднородность ареалов обитания. Исследования метапопуляций на основе как непрерывных, так и дискретных моделей представлены в работах [11–15].

Присутствие случайных возмущений является неизбежным атрибутом функционирования любой живой системы, в частности популяционной. Случайные колебания среды могут кардинально изменить динамическое поведение системы, порождая режимы, не имеющие аналогов в исходной детерминированной модели (см., например, [16]). Шум в нелинейных системах играет конструктивную роль [17; 18]. Стохастические феномены в популяционных системах отражают влияние случайных флуктуаций как внутренних биологических параметров, так и внешних вероятностных воздействий среды обитания. Активно исследуются такие феномены, как индуцированные шумом переходы [19], стохастические бифуркации [20], стохастический и когерентный резонанс [21], вызванный шумом порядок и хаос [22], вызванная шумом синхронизация [23; 24], возбудимость, перемежаемость, мультимодальность, индуцированные шумом кризисы.

Прямое численное моделирование остается основным инструментом изучения подобных нелинейных стохастических явлений. Для проведения детального параметрического анализа вероятностных механизмов этих новых стохастических явлений требуется развитие аналитических подходов. В работах И. А. Башкирцевой, Л. Б. Ряшко и И. Н. Цветкова для аппроксимации распределения случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов дискретных систем (равновесий и циклов) был предложен конструктивный подход, основанный на анализе стохастической чувствительности. В дальнейшем этот подход был распространен на системы с более сложными квазипериодическими [25] и хаотическими [26] аттракторами.

В настоящей работе метод функции стохастической чувствительности (ФСЧ) эффективно применен в исследовании сложных моделей, таких как двумерная модель хищник-жертва, модель двух связанных популяций с миграцией и одномерная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением.

**Целью** данной диссертационной работы является математическое моделирование и анализ стохастических феноменов в моделях популяционной динамики с дискретным временем. Проведенные автором диссертации исследования были во многом мотивированы актуальными задачами, связанными с анализом новых феноменов в дискретных популяционных моделях со случайными возмущениями.

Для достижения цели были поставлены и решены следующие **задачи**:

1. Разработать конструктивные методы стохастического анализа, позволяющие проводить параметрическое исследование сложных динамических режимов, наблюдаемых в дискретных популяционных моделях с различными биологическими факторами.
2. Провести исследование аттракторов, бифуркационных сценариев и динамических режимов детерминированных моделей популяционной динамики: модели хищник-жертва, модели двух связанных популяций с миграцией и одномерной модели, задаваемой кусочно-гладким отображением.
3. Исследовать индуцированные шумом феномены в дискретных моделях популяционной динамики (двумерная модель хищник-жертва, модель двух связанных популяций с миграцией и одномерная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением) с применением как прямого численного моделирования, так и теоретического подхода, основанного на методе функции стохастической чувствительности и доверительных областей, а также учитывающего расположение аттракторов и их бассейнов, имеющих фрактальную форму.
4. Разработать численные методы для исследования стохастических моделей популяционной динамики с дискретным временем и реализовать их в новых программных комплексах.

**Методология и методы диссертационного исследования.** В основе исследования лежат понятия и методы общей теории бифуркаций и критических линий, прямое численное моделирование детерминированных и стохастических систем, обработка результатов

численного моделирования. Для анализа стохастических феноменов используется аппарат функции стохастической чувствительности и метод доверительных областей.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Разработаны новые методы математического моделирования, позволяющие конструктивно исследовать широкий круг стохастических феноменов возможных популяционных моделей с дискретным временем.
2. Проведено комплексное исследование влияния случайного воздействия и миграции на аттракторы модели двух связанных популяционных подсистем, включающее описание этих аттракторов, бифуркационный анализ. С помощью техники функции стохастической чувствительности и доверительных областей разработаны методы для изучения изменения поведения метапопуляции. Выявлена роль фрактальных решетчатых бассейнов в обнаружении таких индуцированных шумом феноменов, как разрушение противофазной и синфазной синхронизации, временная стабилизация неустойчивого равновесия, переключение между синфазным и противофазным режимом, переходы от порядка к хаосу и наоборот.
3. Разработан метод аппроксимации разброса случайных состояний вокруг хаотических аттракторов с использованием аппарата функции стохастической чувствительности и теории критических линий. Эффективность данного метода продемонстрирована в двух стохастических дискретных моделях популяционной динамики: двумерной модели хищник-жертва и одномерной модели, описываемой кусочно-гладким отображением.
4. Разработаны численные методы, реализованные в новых комплексах программ, которые позволяют проводить вычислительные эксперименты для исследования стохастических моделей популяционной динамики с дискретным временем, учитывающих различные биологические факторы.

**Научная новизна** диссертации заключается в следующем:

1. В проведенных комплексных исследованиях моделей связанных популяций при изменении коэффициента связи впервые применен метод функции стохастической чувствительности и доверительных областей для выявления индуцированных шумом переходов и установлена их связь с бифуркациями и особенностями фазовых портретов в детерминированных моделях. В этих исследованиях показана эффективность метода функции стохастической чувствительности и доверительных областей.
2. Для модели двух связанных популяций, каждая из которых задается дискретным отображением Рикера, выявлены механизмы индуцированных шумом переходов, связанных с дихотомией бассейнов притяжения, отражающих короткие и длинные переходные процессы решений и фрактальную структуру этих бассейнов, таких, как временная стабилизация неустойчивого равновесия, разрушение противофазной и синфазной синхронизации, переключение между синфазным и противофазным режимом, переходы от порядка к хаосу и наоборот.

3. Для аппроксимации разброса случайных состояний вокруг квазипериодического (замкнутой инвариантной кривой) и хаотического аттракторов применен метод функции стохастической чувствительности и доверительных областей.
4. Впервые метод функции стохастической чувствительности и техника доверительных областей использованы для описания разброса случайных состояний вокруг хаотических аттракторов стохастической модели популяционной динамики, которая описывается кусочно-гладким отображением.
5. Разработаны численные методы и алгоритмы, реализованные в новых программных комплексах, позволяющие проводить исследования в области математического моделирования и анализа стохастической динамики дискретных популяционных моделей.

**Теоретическая и практическая значимость.** Теоретическая значимость состоит в описании сложных стохастических феноменов в трех дискретных моделях популяционной динамики: 1) двумерная модель хищник-жертва; 2) модель двух связанных популяций с миграцией; 3) одномерная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением; а также в разработке методов анализа этих феноменов с помощью аппарата функции стохастической чувствительности. Также теоретическая значимость работы состоит в следующем: найдены критерии вымирания популяции хищников в рассматриваемом варианте модели хищник-жертва, описаны границы хаотического аттрактора; для модели связанных популяций получены параметрические условия устойчивости равновесия, описаны параметрические зоны моно- и мультистабильности режимов, выявлены условия для возникновения индуцированных шумом временной стабилизации неустойчивого равновесия, разрушения синфазной и противофазной синхронизаций, переходов от порядка к хаосу и наоборот; для одномерной кусочно-гладкой модели определены зоны устойчивых равновесий и хаотических аттракторов, найдены параметрические границы хаотического аттрактора и критерии вымирания популяции в случае аддитивного и параметрического шума. Практическая значимость состоит в разработке методов и алгоритмов анализа моделей популяционных систем, позволяющих решать актуальные практические задачи выявления причин экологических сдвигов и катастрофических изменений в популяционных системах. Практическую ценность также представляют разработанные численные методы, реализованные в комплексах программ, которые позволяют проводить исследования в области математического моделирования и анализа стохастической динамики дискретных популяционных моделей.

**Достоверность полученных результатов.** Достоверность результатов диссертационной работы обеспечивается строгостью используемого математического аппарата, согласованностью результатов, полученных с помощью разработанных теоретических методов, с данными компьютерного моделирования. Достоверность и корректность результатов численного моделирования подтверждается успешным тестированием разработанных программных комплексов на модельных примерах и

результатами численных экспериментов. Результаты находятся в соответствии с результатами, полученными другими авторами.

**Личный вклад автора.** Основные результаты работы, а именно детальное исследование влияния случайного воздействия и миграции на аттракторы модели двух связанных популяционных подсистем, включающее описание этих аттракторов, бифуркационный анализ, изучение изменения поведения метапопуляции численно и аналитически с помощью метода функции стохастической чувствительности и доверительных областей в обнаружении индуцированных шумом феноменов, а также применение этих методов для двух других стохастических дискретных моделей популяционной динамики и программные комплексы, получены автором лично. Разработка и отладка алгоритмов, возникающих в ходе компьютерного моделирования, принадлежат автору лично. Формулирование цели, постановка задач диссертационной работы, выбор общих методик исследований выполнены совместно с научным руководителем. В совместных публикациях [1–6] автору диссертации принадлежит проведение численных экспериментов и анализ данных, подготовка результатов к публикации, а Ряшко Л. Б., Башкирцевой И. А. и Переваловой Т. В. принадлежат выбор моделей и идеи возможных подходов исследования.

**Апробация результатов.** Основные положения и результаты диссертации докладывались автором и обсуждались на 13 международных и всероссийских конференциях: 50-й, 51-й, 52-й, 53-й, 54-й, 55-й Всероссийской (международной) молодежной школе-конференции «Современные проблемы математики и ее приложений» (2019-2024); Международной конференции «Динамические системы: устойчивость, управление, дифференциальные игры» (SCDG2024), посвященной 100-летию со дня рождения академика Н. Н. Красовского (9-13 сентября 2024); VII, VIII, IX, X Международной молодежной научной конференции «Физика. Технологии. Инновации.» (2020-2023); XXVIII Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование» (2021); Специальной сессии «Математическое моделирование динамических процессов» сателлитной конференции «Теория оптимального управления и приложения» (ОСТА 2022) Международного конгресса математиков (МКМ 2022) 28 и 30 июня 2022 года (гибридный формат) (2022).

**Публикации.** Основные результаты по теме диссертации изложены в 7 работах, опубликованных в рецензируемых научных журналах и входящих в международные базы цитирования Web of Science и Scopus. Зарегистрированы 4 программы для ЭВМ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения и 4 приложений. Полный объем диссертации составляет 143 страницы, включая 76 рисунков. Список литературы содержит 207 наименований.

**Благодарности.** Автор благодарит научного руководителя, профессора кафедры теоретической и математической физики УрФУ, д.ф.-м.н. Ряшко Л. Б., и профессора кафедры теоретической и математической физики, д.ф.-м.н. Башкирцеву И. А. за неоценимую помощь в постановке задач и разработке методологии математических исследований. Также автор выражает благодарность к.ф.-м.н. Переваловой Т. В. за полезные обсуждения и поддержку в проведении исследований. Диссертационные

исследования проведены при поддержке грантов Российского научного фонда: «Математическое моделирование и анализ индуцированных шумом явлений в биологических системах» (проект №16-11-10098), «Стохастическая нелинейная динамика живых систем: модели, явления и методы анализа» (проект №21-11-00062), «Математическое моделирование и стохастический анализ регулярной и хаотической динамики живых систем» (проект №24-11-00097), а также при поддержке Уральского математического центра УрФУ (соглашение №075-02-2024-1428).

## Содержание работы

Во **введении** описана актуальность работы, сформулированы цель и задачи исследования, показаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, сформулированы основные положения и результаты, выносимые на защиту, представлены сведения о достоверности и апробации результатов диссертационного исследования.

**Первая глава «Метод функции стохастической чувствительности и аппарат доверительных областей»** посвящена теоретическим основам вероятностного анализа стохастических систем с дискретным временем, описанию метода функции стохастической чувствительности и доверительных областей, которые широко используются для аппроксимации вероятностного распределения случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов. В **разделе 1.1** описывается теория вычисления стохастической чувствительности для типовых аттракторов детерминированной системы: равновесие,  $k$ -цикл, замкнутая инвариантная кривая и хаотический аттрактор. В **разделе 1.2** для этих же типов аттракторов на основе функции стохастической чувствительности представлен метод доверительных областей, позволяющий описывать распределение случайных состояний системы вокруг детерминированных аттракторов. Также представлен разработанный автором новый алгоритм нахождения границ хаотического аттрактора с помощью теории критических линий, который позволяет построить доверительные области для хаотического аттрактора.

**Вторая глава «Модель хищник-жертва»** посвящена анализу возможных режимов детерминированной и стохастической модели хищник-жертва с дискретным временем в зависимости от параметров системы и внешнего случайного воздействия. Опираясь на технику функции стохастической, проведен анализ разброса случайных состояний вокруг регулярных, периодических, квазипериодических и хаотических аттракторов.

В главе исследована модель динамики популяции [27], которая задана следующим двумерным отображением:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \alpha x_n(1 - x_n) - x_n y_n + \epsilon \xi_{n,1}, \\ y_{n+1} = -0.2 y_n + d x_n y_n + \epsilon \xi_{n,2}, \end{cases} \quad (1)$$

где  $x$  и  $y$  — плотность численности жертв и хищников, соответственно,  $\alpha$  и  $d$  — положительные бифуркационные параметры модели,  $\epsilon$  — интенсивность шума,  $\xi_n =$



$(\xi_{n,1}, \xi_{n,2})^T$  — двумерный некоррелированный случайный процесс с параметрами  $E\xi_n = 0$ ,  $E\xi_n\xi_n^T = I$ ,  $E\xi_n\xi_k^T = 0$  ( $n \neq k$ ).

В разделе 2.1 исследован детерминированный случай ( $\epsilon = 0$ ) модели (1). Найдены параметрические зоны устойчивости равновесий системы. В зонах, где равновесия являются неустойчивыми, наблюдаются различные режимы — периодические (циклы всевозможных периодов), квазипериодические (замкнутые инвариантные кривые (ЗИК)) и хаотические, представленные картой динамических режимов. Для значений параметра  $d = 3.3$  и  $d = 1$  построены и изучены бифуркационные диаграммы. Изучены зоны параметра  $\alpha$ , при которых поведение модели является хаотическим.

В разделе 2.2 рассмотрен стохастический вариант ( $\epsilon > 0$ ) модели (1), учитывающий влияние внешнего случайного шума. В этом разделе на основе техники ФСЧ исследована чувствительность аттракторов: равновесие и циклы, замкнутая инвариантная кривая, хаотический аттрактор.

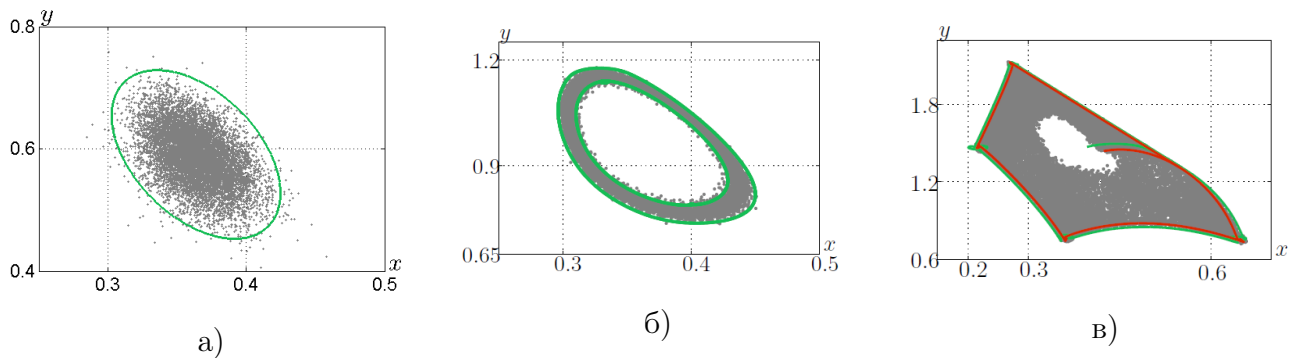


Рис. 1 — Стохастическая динамика модели (1) при  $d = 3.3$ : а) доверительный эллипс для равновесия ( $\alpha = 2.5$ ) при  $\epsilon = 0.01$ ; доверительные полосы при  $\epsilon = 0.001$  для: б) ЗИК ( $\alpha = 3.1$ ) и в) хаоса ( $\alpha = 4$ )

На рисунке 1 для стохастической модели (1) зеленым цветом показаны: а) доверительный эллипс для равновесия; доверительные полосы для б) ЗИК и в) хаоса, построенные на основе стохастической чувствительности и теории критических линий. Серым цветом изображены случайные состояния.

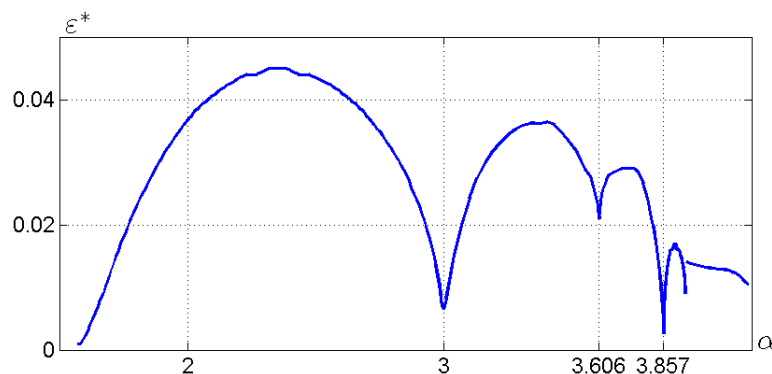


Рис. 2 — Критическая интенсивность шума для модели (1) при  $d = 3.3$

Также была найдена интенсивности шума  $\epsilon^*$ , при которой в системе наблюдается вымирание популяции хищников. На рисунке 2 представлена зависимость критической интенсивности шума для модели (1). Видно, что при увеличении параметра  $\alpha$  критическое значение интенсивности шума  $\epsilon^*$  уменьшается.

В третьей главе «Модель двух связанных популяций с миграцией» исследована пространственно структурированная метапопуляция, состоящая из двух связанных подсистем с локальной динамикой, которая моделируется дискретным отображением Рикера [28]. В изолированных подсистемах могут наблюдаться различные режимы: равновесный, периодический и хаотический. В случае же взаимодействия между популяциями поведение системы может существенно меняться, например, равновесный режим трансформируется в периодический, а хаотический режим переходит в порядок и наоборот. Также исследовано влияние на систему случайных возмущений. Особенность и новизна исследований данной главы состоит в изучении стохастических феноменов в модели связанных популяционных подсистем.

В главе изучена двумерная метапопуляционная модель, состоящая из двух подсистем, связанных взаимной миграцией:

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(\mu_1, x_n) + \eta_n, \\ y_{n+1} = f(\mu_2, y_n) - \eta_n, \end{cases} \quad (2)$$

где  $x$  и  $y$  — плотности популяций. Динамика этой системы моделируется отображением Рикера  $f(\mu, x) = x \exp(\mu(1-x))$ . В системе (2) параметры  $\mu_1$  и  $\mu_2$  характеризуют естественный прирост  $x$ - и  $y$ -популяций соответственно. Предполагается, что места обитания популяций имеют общую границу, вследствие чего возможна миграция особей с одной территории на другую. Миграция между популяциями пропорциональна разнице между  $y_n$  и  $x_n$  с коэффициентом связи  $\sigma > 0$ :  $\eta_n = \sigma(y_n - x_n)$ . В стохастическом варианте системы (2)  $\eta_n = (\sigma + \epsilon\xi_n)(y_n - x_n)$ , где  $\xi_n$  — независимые гауссовские шумы с параметрами  $E\xi_n = 0$ ,  $E\xi_n^2 = 1$ , а  $\epsilon$  — это интенсивность шума. В моделировании динамики системы (2) для обеспечения неотрицательности  $y_n$  и  $x_n$  используется соответствующее усечение.

Система (2) имеет одно невырожденное равновесие  $M(\bar{x}, \bar{y})$ , где  $\bar{x} = \bar{y} = 1$ . В разделе 3.1 описаны параметрические условия устойчивости этого равновесия.

В разделе 3.2 представлены результаты анализа для случая  $\mu_1 = \mu_2 = 1.8$ , когда обе популяции находятся в равновесном режиме.

Изменение динамического поведения метапопуляционной системы (2) при  $\mu = 1.8$  в зависимости от параметра  $\sigma$  описывается бифуркационной диаграммой на рисунке 3. Здесь синим цветом изображены  $x$ -координаты аттракторов, а красным цветом показан старший показатель Ляпунова  $\Lambda$ . Как видно с ростом параметра  $\sigma$  равновесие теряет устойчивость при  $\sigma = 0.1$  и рождается устойчивый 2-цикл. Этот 2-цикл превращается в 2-тор, далее 2-тор заменяется дискретным циклом и, наконец, наблюдается хаотический режим. Наибольший показатель Ляпунова имеет нулевые значения в точках бифуркации и положительные значения, когда система (2) хаотична. Следует отметить, что в этом случае система моностабильна.

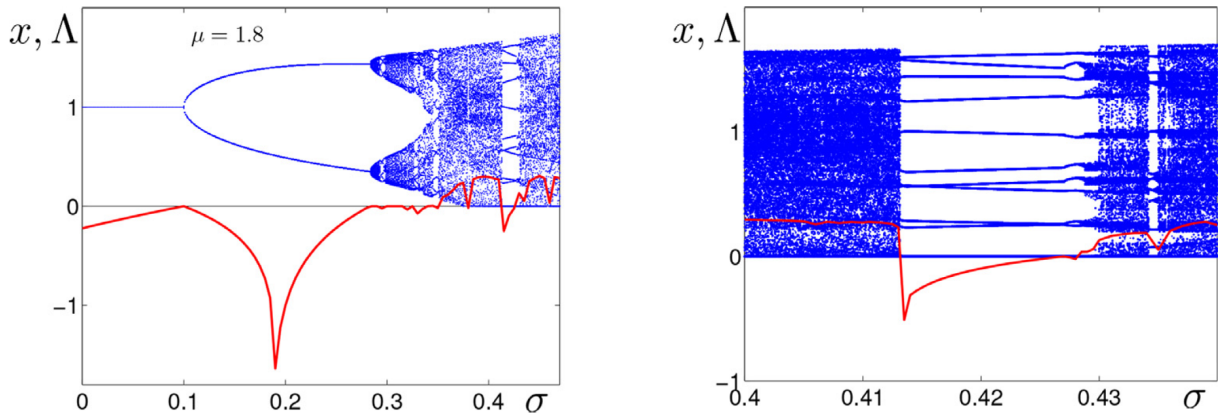


Рис. 3 — Бифуркационная диаграмма для системы (2) при  $\mu = 1.8$

Было установлено, что при увеличении связи исходная детерминированная модель демонстрирует богатое разнообразие динамических режимов, как регулярных, так и хаотических. Выявлено, что при случайном воздействии в системе наблюдаются следующие стохастические явления: 1) индуцированное шумом разрушение противофазной синхронизации; 2) временная стабилизация неустойчивого равновесия; 3) переходы от порядка к хаосу. Для параметрического анализа этих явлений использована статистика, полученная в результате прямого численного моделирования, и теоретический подход, основанный на методе функции стохастической чувствительности. В этом анализе было показано, что особую роль играют хаотические переходные процессы и фрактальные бассейны. Стоит отметить, что этот подход можно использовать для анализа более сложных метапопуляций.

В разделе 3.3 проведено исследование фундаментальных механизмов, генерирующих режимы переключения в динамике метапопуляционной системы в случае  $\mu_1 = 2.2$ ,  $\mu_2 = 2.4$ , когда обе популяции находятся в периодическом режиме. В подразделе 3.3.1 динамика этой системы изучается для детерминированного случая в зависимости от параметра связи. Выявлены зоны структурной устойчивости с моно-, би- и триритмичными режимами с сосуществованием регулярных и хаотических аттракторов. Найдены бассейны этих аттракторов, соответствующие синфазной и противофазной синхронизации. Подраздел 3.3.2 посвящен анализу индуцированных шумом переключений в метапопуляционной системе при случайных возмущениях параметра связи. Для всех параметрических зон структурной устойчивости детерминированной системы стохастические деформации исследуются численно с последующим статистическим анализом. Здесь изучается индуцированное шумом переключение между режимами синфазной и противофазной синхронизации, а также между порядком и хаосом. Определена важная роль длительных переходных процессов и их бассейнов в понимании механизмов этих стохастических преобразований. Индуцированное шумом переключение прогнозируется с использованием аналитического метода, учитывающего взаимное расположение аттракторов, их бассейнов и доверительных областей, построенных методом функции стохастической чувствительности.

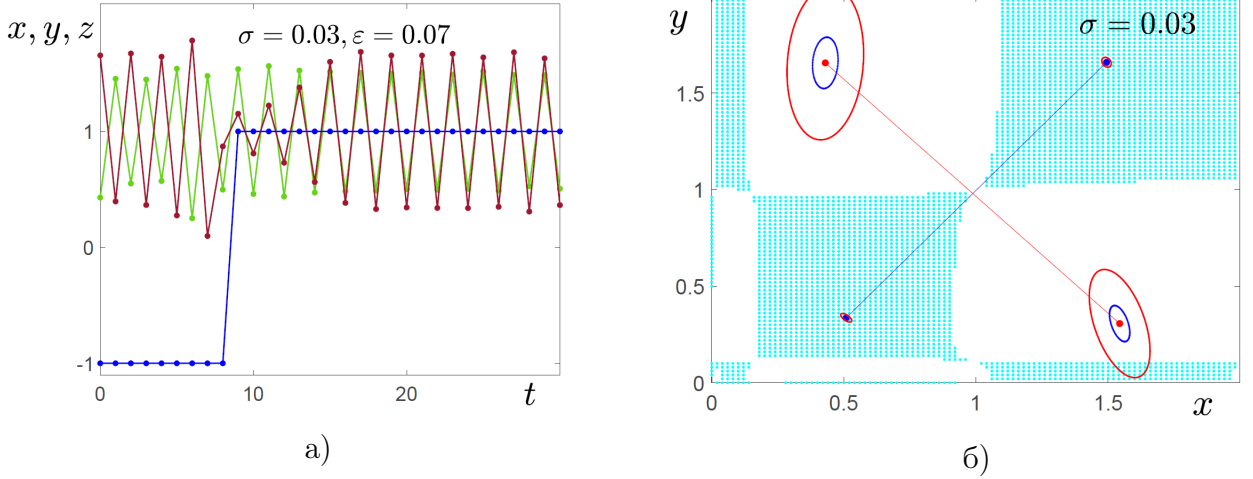


Рис. 4 — Стохастическая система (2) при  $\mu_1 = 2.2$ ,  $\mu_2 = 2.4$  и  $\sigma = 0.03$ : а) временные ряды  $x$ - (зелёный) и  $y$ -координат (коричневый) решений, начинающиеся с противофазного цикла  $\mathcal{R}_{2C}$ , индикатор синхронизации  $z$  (синий); б) доверительные эллипсы вокруг состояний противофазного цикла  $\mathcal{R}_{2C}$  и синфазного цикла  $\mathcal{B}_{2C}$  для  $\epsilon = 0.01$  (синий) и  $\epsilon = 0.03$  (красный)

При слабом шуме случайные решения, начинающиеся с детерминированных циклов, располагаются в своих зонах притяжения. По мере увеличения шума растет дисперсия, и решения могут переходить из одного бассейна в другой. На рисунке 4а) показан пример такого перехода со изменением типа синхронизации для  $\epsilon = 0.07$ . Здесь построены временные ряды  $x$ - (зелёный) и  $y$ -координат (коричневый) решений, начинающиеся с противофазного цикла  $\mathcal{R}_{2C}$ . Как видно, после некоторого переходного процесса противофазная синхронизация разрушается и временные ряды начинают проявлять синфазную синхронизацию. Здесь используется индикатор синхронизации  $z_t = \text{sgn}((x_{t+1} - x_t)(y_{t+1} - y_t))$ . Этот индикатор, изображенный синим цветом, позволяет однозначно определить момент времени смены режима с противофазного на синфазный. Следует отметить, что для  $\epsilon = 0.07$  сохраняется режим синфазной синхронизации.

На рисунке 4б) вокруг состояний противофазного цикла  $\mathcal{R}_{2C}$  и синфазного цикла  $\mathcal{B}_{2C}$  построены доверительные эллипсы для двух значений интенсивности шума  $\epsilon = 0.01$  (синий) и  $\epsilon = 0.03$  (красный). Как видно, при одинаковой интенсивности шума доверительные эллипсы для  $\mathcal{R}_{2C}$  намного больше, чем для  $\mathcal{B}_{2C}$ . Это означает, что с ростом шума более вероятен переход  $\mathcal{R}_{2C} \rightarrow \mathcal{B}_{2C}$ . Эллипсы при  $\epsilon = 0.01$  целиком принадлежат бассейну  $\mathcal{R}_{2C}$ , поэтому шум такой интенсивности не провоцирует стохастические переходы. При  $\epsilon = 0.03$  эллипсы частично лежат в бассейне  $\mathcal{B}_{2C}$ , поэтому происходит стохастический переход  $\mathcal{R}_{2C} \rightarrow \mathcal{B}_{2C}$ .

В разделе 3.4 проведен анализ совместной динамики двух связанных популяций, которые, будучи изолированными, демонстрируют противоположные режимы поведения: одна из популяций находится в режиме устойчивого равновесия, а другая — в хаотическом режиме. В подразделе 3.4.1 для случая  $\mu_1 = 1.8$ ,  $\mu_2 = 3$  с помощью бифуркационного анализа выявлены параметрические зоны моно- и биритмичности. Основной целью подраздела было изучение того, как случайные возмущения в коэффициенте связи разрушают исходные детерминированные режимы совместной динамики. Внимание было уделено двум параметрическим зонам с качественно разной динамикой: зоне  $I$ , где окно

периодичности окружено хаосом, и зоне  $II$ , где сосуществуют два аттрактора, один из которых представляет собой устойчивый 3-цикл, а другой колебательный аттрактор является регулярным или хаотическим. В зоне  $I$  показано, что увеличение шума вызывает переход от порядка к хаосу. Это явление проанализировано с помощью подхода, сочетающего исследования хаотических переходных процессов и метода доверительных областей. В зоне  $II$  с помощью аппарата показателей Ляпунова продемонстрировано, как шум вызывает многоступенчатые переходы «6-цикл  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  хаос» или «хаос  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  хаос».

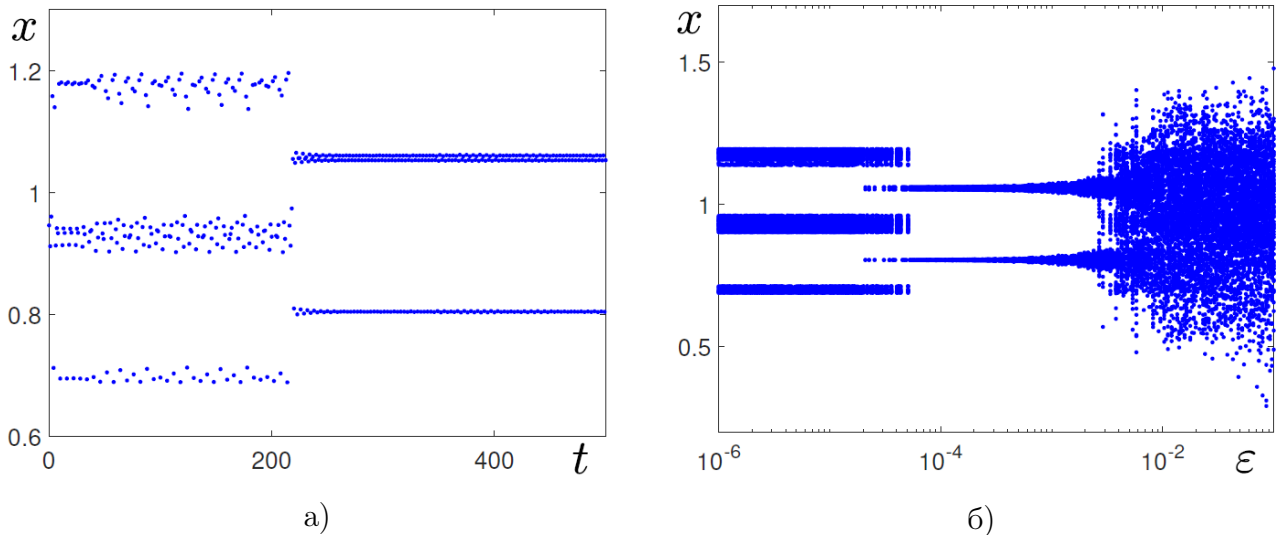


Рис. 5 — Индуцированные шумом переходы хаос  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  хаос в стохастической системе (2) при  $\mu_1 = 1.8$ ,  $\mu_2 = 3$  и  $\sigma = 0.138$ : а) временные ряды решений, начинающиеся с хаотического аттрактора для  $\epsilon = 0.0001$ ; б) случайные состояния в зависимости от интенсивности шума  $\epsilon$

На рисунке 5 продемонстрированы индуцированные шумом переходы в системе (2) при  $\mu_1 = 1.8$ ,  $\mu_2 = 3$  и  $\sigma = 0.138$  с сосуществованием 3-цикла и хаотического аттрактора (СН). На рисунке 5 а) для  $\sigma = 0.138$  и  $\epsilon = 0.0001$  показаны временные ряды случайных решений, начинающиеся с детерминированного хаотического аттрактора. Здесь видно, как после переходного процесса с колебаниями вблизи исходного детерминированного хаотического аттрактора решение переходит в бассейн сосуществующего 3-цикла и далее колеблется вблизи него. Этот феномен и дополнительные детали стохастических преобразований случайных распределений координат  $x$  и  $y$  показаны на рисунке 5 б) в зависимости от интенсивности шума  $\epsilon$ . Здесь хорошо видны стохастические переходы СН  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  СН.

В подразделе 3.4.2 для случая  $\mu_1 = 1$ ,  $\mu_2 = 2.8$  сделан акцент на сравнении устойчивости режимов к случайным возмущениям. Для детерминированной модели проведен бифуркационный анализ и локализованы параметрические зоны периодических и хаотических режимов. Методами прямого численного моделирования с использованием показателей Ляпунова исследованы стохастические переходы от порядка к хаосу. В исследовании индуцированных шумом переходов продемонстрированы возможности аналитического подхода, основанного на технике функции стохастической чувствительности и методе доверительных областей. Проведен сравнительный анализ воздействия случайных

возмущений на циклы для трех зон порядка. Выявлены условия, при которых происходит переход от периодического режима к хаотическому. Показано, что для достаточно больших значений коэффициента связи 3-цикл, описывающий установившийся режим динамики метапопуляции, является устойчивым к шуму, сохраняя свойство порядка.

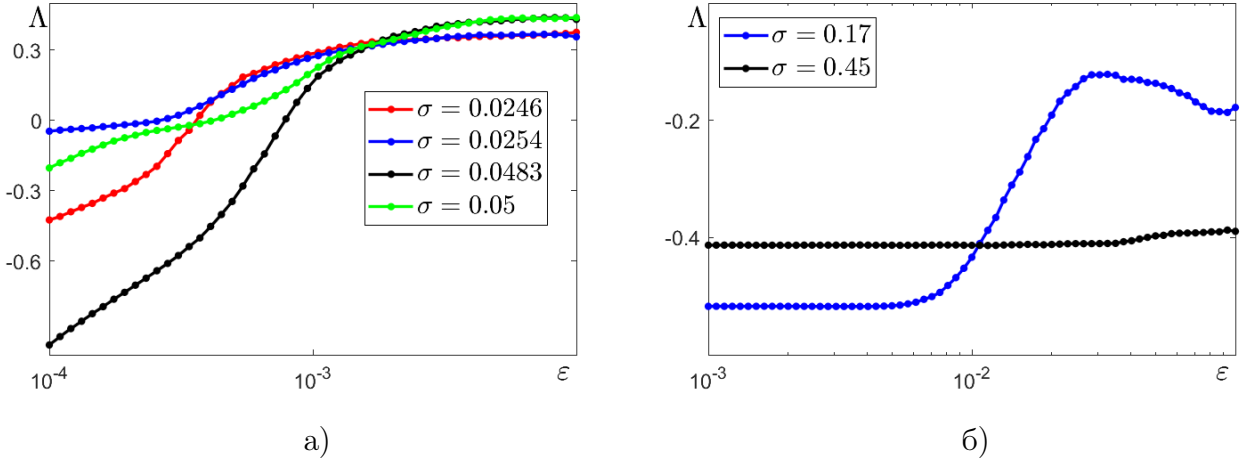


Рис. 6 — Показатели Ляпунова системы (2) при  $\mu_1 = 1$ ,  $\mu_2 = 2.8$  для разных значений параметра связи  $\sigma$  в зависимости от интенсивности шума  $\epsilon$

На рисунке 6 показано сравнение поведения показателей Ляпунова в зависимости от интенсивности шума для некоторых значений параметра  $\sigma$ . Как видно на рисунке, существуют значения  $\sigma$ , которые более чувствительны к шуму (переход от порядка к хаосу), а также — менее чувствительны (переход от порядка к хаосу не происходит).

**Четвертая глава «Кусочно-гладкая популяционная модель»** посвящена применению метода функции стохастической чувствительности к аттракторам кусочно-гладкого одномерного отображения, описывающего динамику численности популяции.

В главе исследована модель, описывающая динамику численности популяции, которая задается кусочно-гладким отображением и представлена в работе [10]:

$$x_{n+1} = f(x_n) = \begin{cases} \lambda x_n + \epsilon \sigma_1 \xi_n + \epsilon \sigma_2 x_n \xi_n, & x_n < 1, \\ \lambda x_n^{1-b} + \epsilon \sigma_1 \xi_n + \epsilon \sigma_2 x_n^{1-b} \xi_n, & x_n \geq 1, \end{cases} \quad (3)$$

где  $x$  — численность популяции,  $\lambda > 0$  и  $b > 0$  — бифуркационные параметры системы,  $\epsilon$  — интенсивность шума и  $\xi_n$  — случайная величина, распределенная по нормальному закону с параметрами  $(0, 1)$ .

В разделе 4.1 исследован детерминированный случай ( $\epsilon = 0$ ) модели (3). Найдены параметрические условия устойчивости равновесий системы, а также условия для возникновения бифуркации удвоения кусочности хаотического аттрактора.

В разделе 4.2 рассмотрен стохастический вариант ( $\epsilon > 0$ ) модели (3), который описывает влияние аддитивного ( $\sigma_1 = 1$ ,  $\sigma_2 = 0$ ) или параметрического ( $\sigma_1 = 0$ ,  $\sigma_2 = 1$ ) шума. Проведен сравнительный анализ этих шумов на аттракторы системы. Впервые метод функции стохастической чувствительности и техника доверительных областей были

использованы для описания хаотического аттрактора стохастической модели популяционной динамики, описываемой кусочно-гладким отображением, при случайном воздействии как аддитивного, так и параметрического вида.

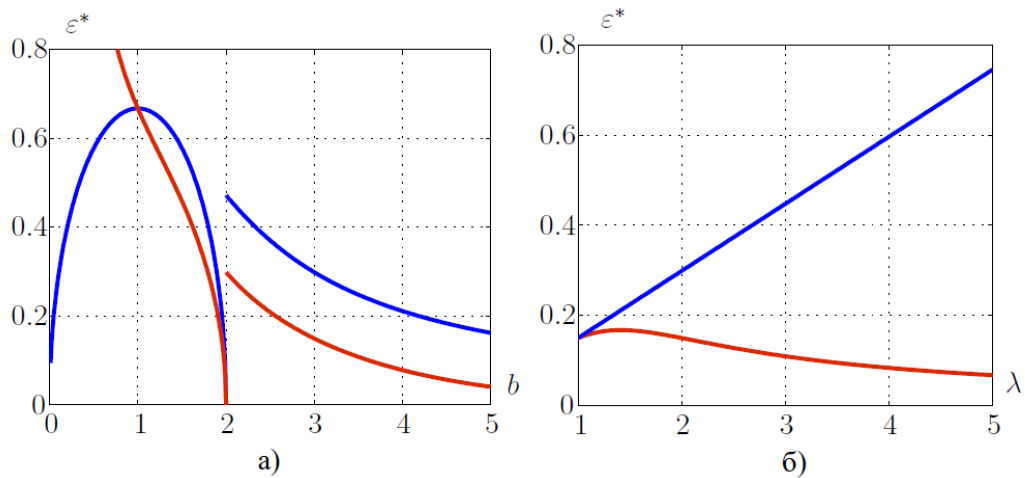


Рис. 7 — Критическая интенсивность шума для стохастической модели (3) при: а)  $\lambda = 2$ ; б)  $b = 3$

С помощью метода ФСЧ и техники доверительных областей найдена критическая интенсивность шума  $\epsilon^*$ , при достижении которой в системе будет наблюдаться вымирание популяции. Критическая интенсивность шума изображена на рисунке 7: красным цветом представлен случай аддитивного шума, а синим — параметрического. Как легко заметить, для возникновения вымирания популяции под действием параметрического шума требуется интенсивность выше, чем для случая аддитивного шума.

В пятой главе «Разработанные программные комплексы» описана функциональность пяти комплексов программ, позволяющих проводить исследование в области математического моделирования и анализа стохастической динамики дискретных популяционных моделей: двумерной модели хищник-жертва, модели двух связанных популяций с миграцией и одномерной кусочно-гладкой модели. Результаты математического моделирования, представленные в текущей работе, получены с помощью описанных в данной главе комплексов программ. Программные комплексы написаны на языке программирования Python (версия 3.4.2), некоторые вспомогательные вычисления проводились в Wolfram Mathematica. Работоспособность программных комплексов проверена на операционной системе Windows 10. Для визуализации результатов расчетов использовались средства Matlab.

В заключении подведены итоги диссертационной работы и предложены возможные направления дальнейшего исследования.

## Заключение

В диссертации были исследованы стохастические феномены в дискретных моделях популяционной динамики. Детальное изучение этих явлений проводилось на примере



концептуальных моделей с разным внутренним устройством. Была рассмотрена двумерная модель хищник-жертва, модель двух связанных популяций с миграцией и одномерная популяционная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением. Новизна работы заключается в применении метода функции стохастической чувствительности и доверительных областей для выявления индуцированных шумом переходов в моделях связанных популяций с миграцией, а также в моделях хищник-жертва и одномерной кусочно-гладкой для описания хаотического аттрактора в стохастическом случае. Полученные аналитические аппроксимации и разработанные численные методы, реализованные в комплексах программ, позволили изучить механизмы поведения исследуемых систем.

Основные результаты диссертации могут быть сформулированы следующим образом:

1. Разработаны новые методы математического моделирования и анализа механизмов стохастических феноменов в моделях популяционной динамики с дискретным временем, основанные на технике функции стохастической чувствительности и методе доверительных областей.
2. Проведено комплексное исследование детерминированной динамики и индуцированных шумом явлений в нескольких популяционных моделях (двумерная модель хищник-жертва, модель двух связанных популяций с миграцией и одномерная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением).
3. Выявлены основные типы стохастических феноменов в модели метапопуляции, состоящей из двух связанных подсистем с локальной динамикой, которая моделируется дискретным отображением Рикера, для четырех различных случаев внутренних параметров системы:
  - а)  $\mu_1 = \mu_2 = 1.8$  — популяции в равновесном режиме
    - 1) временное разрушение противофазной синхронизации;
    - 2) временная стабилизация неустойчивого равновесия;
    - 3) переход «порядок»  $\rightarrow$  «хаос».
  - б)  $\mu_1 = 2.2, \mu_2 = 2.4$  — популяции в периодическом режиме
    - 1) разрушение противофазной синхронизации — переход с противофазного 2-цикла на синфазный 2-цикл;
    - 2) переход «порядок» (6-цикл)  $\rightarrow$  «хаос»  $\rightarrow$  «порядок» (2-цикл);
    - 3) разрушение синфазной синхронизации — переход с синфазного 2-цикла на хаос.
  - в)  $\mu_1 = 1.8, \mu_2 = 3$  и  $\mu_1 = 1, \mu_2 = 2.8$  — популяция  $x$  в равновесном режиме, а популяция  $y$  — в хаотическом
    - 1) переход «порядок» (3-цикл и 5-цикл)  $\rightarrow$  «хаос»;
    - 2) переход 6-цикл  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  «хаос»;
    - 3) переход «хаос»  $\rightarrow$  3-цикл  $\rightarrow$  «хаос»;
    - 4) генерация случайного распределения, подобному хаотическому.
4. Для аппроксимации разброса случайных состояний вокруг хаотических аттракторов в двух стохастических дискретных моделях популяционной динамики: двумерной



модели хищник-жертва и одномерной модели, описываемой кусочно-гладким отображением, разработаны численные методы, использующие технику функций стохастической чувствительности и аппарат доверительных областей. Для этих моделей исследован феномен индуцированного шумом вымирания популяций.

5. Проведен сравнительный анализ влияния параметрического и аддитивного шума на аттракторы системы одномерной популяционной модели, задаваемой кусочно-гладким отображением.
6. Разработанные численные методы и алгоритмы реализованы в новых программных комплексах, позволяющих проводить компьютерные эксперименты для изучения стохастических моделей популяционной динамики с дискретным временем (двумерная модель хищник-жертва, модель двух связанных популяций с миграцией и одномерная модель, задаваемая кусочно-гладким отображением). Корректность и эффективность разработанных методов и программных комплексов были протестированы на модельных примерах и подтверждены результатами численных экспериментов.

**Рекомендации и дальнейшие перспективы разработки темы.** Возможными направлениями для продолжения исследований по тематике данной диссертации могут быть: 1) изучение стохастических феноменов в моделях со сложной геометрией нелинейных связей между популяциями; 2) исследование стохастических моделей с цветными шумами и шумами Леви; 3) изучение моделей метапопуляций, учитывающих структурирование по возрасту и распространение инфекций; 4) развитие и улучшение разработанных численных методов и алгоритмов; 5) расширение созданных программных комплексов на новые задачи с использованием машинного обучения.

## Публикации автора по теме диссертации

**Статьи, опубликованные в рецензируемых научных журналах, определенных ВАК РФ и Аттестационным советом УрФУ**

1. Беляев, А. В. Метод функции стохастической чувствительности в анализе кусочно-гладкой модели популяционной динамики / А. В. Беляев, Т. В. Рязанова // Известия Института математики и информатики Удмуртского государственного университета. — 2019. — Т. 53. — С. 36–47. — (0.75 п.л./ 0.405 п.л.) (Scopus).
2. Беляев, А. В. Стохастическая чувствительность квазипериодических и хаотических аттракторов дискретной модели Лотки–Вольтерры / А. В. Беляев, Т. В. Первалова // Известия Института математики и информатики Удмуртского государственного университета. — 2020. — Т. 55. — С. 19–32. — (0.875 п.л./ 0.525 п.л.) (Scopus).
3. Belyaev, A. V. Regular and chaotic regimes in the system of coupled populations / A. V. Belyaev, L. B. Ryashko // AIP Conference Proceedings. — 2020. — Vol. 2313, no. 1. — P. 070023. — (0.375 п.л./ 0.215 п.л.) (Scopus).

4. Belyaev, A. Stochastic variability of regular and chaotic dynamics in 2D metapopulation model / A. Belyaev, I. Bashkirtseva, L. Ryashko // *Chaos, Solitons and Fractals*. — 2021. — Vol. 151. — P. 111270. — (0.5625 п.л./ 0.3 п.л.) (Scopus, WoS).
5. Belyaev, A. Noise-induced transformations in a system of two coupled equilibrium and chaotic subpopulations / A. Belyaev, I. Bashkirtseva, L. Ryashko // *International Journal of Bifurcation and Chaos*. — 2022. — Vol. 32, no. 14. — P. 2250220. — (0.9375 п.л./ 0.4875 п.л.) (Scopus, WoS).
6. Ryashko, L. Noise-induced switching in dynamics of oscillating populations coupled by migration / L. Ryashko, A. Belyaev, I. Bashkirtseva // *Chaos*. — 2023. — Vol. 33, no. 6. — P. 063143. — (1.4375 п.л./ 0.7475 п.л.) (Scopus, WoS).
7. Бе́ляев, А. В. Стохастические переходы от порядка к хаосу в метапопуляционной модели с миграцией / А. В. Бе́ляев // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2024. — Т. 16, № 4. — С. 959—973. — (0.9375 п.л./ 0.9375 п.л.) (Scopus).

### **Зарегистрированные программы для ЭВМ**

8. Бе́ляев А. В. и Перевалова Т. В. Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ №2020615597 «Стохастическая динамика в одномерной дискретной популяционной модели (Stoch\_Din\_1DPM)». Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Роспатент). Зарегистрировано 26 мая 2020 г.
9. Башкирцева И. А. и Бе́ляев А. В. Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ №2020615597 «Детерминированная динамика модели метапопуляции Рикера». Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Роспатент). Зарегистрировано 14 апреля 2022 г.
10. Башкирцева И. А. и Бе́ляев А. В. Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ №2023660713 «Стохастическая динамика модели метапопуляции Рикера». Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Роспатент). Зарегистрировано 24 мая 2023 г.
11. Башкирцева И. А. и Бе́ляев А. В. Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ №2024661470 «Анализ стохастической чувствительности динамических режимов в системах связанных популяций». Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Роспатент). Зарегистрировано 17 мая 2024 г.

### **Список литературы**

1. Свирежев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет. — Москва : Наука, 1978.
2. Базыкин, А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. — Москва : Наука, 1985.

3. Turchin, P. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis / P. Turchin. — Princeton University Press, 2003.
4. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций / Е. Я. Фрисман [и др.] // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.
5. Raj, M. R. Dynamics in a Discrete Prey-Predator System / M. R. Raj, A. G. M. Selvam, M. Meganathan // International Journal of Engineering Research and Development. — 2013. — Vol. 6, no. 5. — P. 01–05.
6. Chaos and bifurcation of a nonlinear discrete prey-predator system / A. A. E. Elsadany [et al.] // Computational Ecology and Software. — 2012. — Vol. 2, no. 3. — P. 169–180.
7. Ren, J. L. Bifurcations and chaos in a discrete predator-prey model with Crowley-Martin functional response / J. L. Ren, L. P. Yu, S. Siegmund // Nonlinear dynamics. — 2017. — Vol. 90, no. 1. — P. 19–41.
8. Скалецкая, Е. И. Интегральные модели пространственно-временной динамики экосистем / Е. И. Скалецкая, Е. Я. Фрисман, А. П. Шапиро. — Москва : Наука, 1979.
9. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. 1 / Е. Я. Фрисман [и др.] // Известия РАН. Серия биологическая. — 2021. — № 1. — С. 3–18.
10. May, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics / R. M. May // Nature. — 1976. — Vol. 261. — P. 459–467.
11. Gyllenberg, M. Ecology and evolution of symbiosis in metapopulations / M. Gyllenberg, D. Preoteasa, P. Yan // Journal of Biological Dynamics. — 2009. — Vol. 3, no. 1. — P. 39–57.
12. Manica, V. The Influence of Temporal Migration in the Synchronization of Populations / V. Manica, J. A. L. Silva // Trends in Applied and Computational Mathematics. — 2015. — Vol. 16, no. 1. — P. 31–40.
13. Логофет, Д. О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект) / Д. О. Логофет // Журнал общей биологии. — 1978. — Т. 39. — С. 123–129.
14. Frisman, E. Y. Differences in densities of individuals in population with uniform range / E. Y. Frisman // Ecol. Modelling. — 1980. — No. 8. — P. 345–354.
15. Кулаков, М. П. Об одной модели миграционно связанных популяций с дальнедействующими взаимодействиями / М. П. Кулаков // Региональные проблемы. — 2018. — Т. 21, № 2. — С. 52–60.
16. Lande, R. Stochastic population dynamics in ecology and conservation / R. Lande, S. Engen, B.-E. Saether. — Oxford University Press, 2003.
17. Horsthemke, W. Noise-Induced Transitions / W. Horsthemke, R. Lefever. — Springer, Berlin, 1984.

18. Nonlinear Dynamics of Chaotic and Stochastic Systems. Tutorial and Modern Development / V. S. Anishchenko [et al.]. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2007.
19. Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах / В. С. Анищенко [и др.]. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.
20. Arnold, L. Random Dynamical Systems / L. Arnold. — Berlin : Springer-Verlag, 1998.
21. Stochastic Resonance: From Suprathreshold Stochastic Resonance to Stochastic Signal Quantization / M. D. McDonnell [et al.]. — Cambridge University Press, 2008.
22. Lai, Y.-C. Transient Chaos. Complex Dynamics on Finite Time Scales / Y.-C. Lai, T. Tel. — New York : Springer-Verlag, 2011.
23. Synchronization: From Coupled Systems to Complex Networks / S. Boccaletti [et al.]. — Cambridge : Cambridge University Press, 2018.
24. Pikovski, A. Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences / A. Pikovski, M. Rosenblum, J. Kurths. — Cambridge : Cambridge University Press, 2001.
25. Bashkirtseva, I. Stochastic sensitivity of the closed invariant curves for discrete-time systems / I. Bashkirtseva, L. Ryashko // *Physica A*. — 2014. — Vol. 410. — P. 236–243.
26. Bashkirtseva, I. Stochastic sensitivity of regular and multi-band chaotic attractors in discrete systems with parametric noise / I. Bashkirtseva, L. Ryashko // *Physics Letters, Section A: General, Atomic and Solid State Physics*. — 2017. — Vol. 381, no. 37. — P. 3203–3210.
27. Zhao, M. Dynamics of a discrete-time predator-prey system / M. Zhao, Z. Xuan, C. Li // *Advances in Difference Equations*. — 2016. — Vol. 2016, no. 1.
28. Ricker, W. E. Stock and Recruitment / W. E. Ricker // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. — 1954. — Vol. 11, no. 5. — P. 559–623.