

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский  
государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

На правах рукописи

*Верши*

Вершинина Ольга Сергеевна

**Синхронизация переходных колебаний, возникающих в  
конечномерной эволюционной игре**

Специальность 1.3.4. —

«Радиофизика»

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата физико-математических наук

Научный руководитель:

доктор физико-математических наук, доцент

Иванченко Михаил Васильевич

Нижний Новгород — 2023

## Оглавление

Стр.

|                                                                                                           |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Введение</b>                                                                                           | <b>4</b>  |
| <b>Глава 1. Метастабильные колебания, возникающие в</b>                                                   |           |
| <b>эволюционной игре двух популяций</b>                                                                   | <b>12</b> |
| 1.1 Модель эволюционной игры «Битва полов»                                                                | 15        |
| 1.2 Описание эволюционной динамики популяций с помощью<br>стохастического процесса Морана                 | 19        |
| 1.3 Детерминированные уравнения репликатора для случая<br>бесконечного числа игроков в популяциях         | 22        |
| 1.4 Моделирование эволюционной динамики популяций конечного<br>размера с помощью поглощающей цепи Маркова | 26        |
| 1.5 Квазистационарное распределение вероятностей                                                          | 33        |
| 1.6 Метастабильные колебания и их свойства                                                                | 38        |
| 1.7 Выводы по первой главе                                                                                | 47        |
| <b>Глава 2. Вынужденная синхронизация колебаний в</b>                                                     |           |
| <b>эволюционной игре с периодически модулированными</b>                                                   |           |
| <b>параметрами</b>                                                                                        | <b>49</b> |
| 2.1 Периодическая модуляция параметров игры                                                               | 51        |
| 2.2 Критерии синхронизации колебаний: захват частоты и фазы                                               | 53        |
| 2.3 Количественные характеристики фазовой синхронизации                                                   | 61        |
| 2.4 Свойства метастабильной динамики игры с периодически<br>модулированными параметрами                   | 64        |
| 2.5 Выводы по второй главе                                                                                | 71        |
| <b>Глава 3. Взаимная синхронизация колебаний в модели</b>                                                 |           |
| <b>связанных эволюционных игр</b>                                                                         | <b>73</b> |
| 3.1 Система взаимосвязанных эволюционных игр                                                              | 75        |

|                             |                                                                                               |    |
|-----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.2                         | Синхронизация метастабильных колебаний двух<br>взаимосвязанных эволюционных игр . . . . .     | 77 |
| 3.3                         | Свойства метастабильной динамики в системе двух<br>взаимосвязанных эволюционных игр . . . . . | 82 |
| 3.4                         | Ансамбли трех и более взаимосвязанных эволюционных игр . . .                                  | 87 |
| 3.5                         | Выводы по третьей главе . . . . .                                                             | 92 |
| Заключение . . . . .        |                                                                                               | 95 |
| Список литературы . . . . . |                                                                                               | 98 |

## Введение

### **Актуальность и степень разработанности темы исследования.**

Синхронизация колебаний — фундаментальное нелинейное явление, которое хорошо изучено как для индивидуальных колебательных систем, регулярных, хаотических и стохастических, так и для колебательных ансамблей со сложной топологией связи. Исследования по синхронизации начались еще в XVII веке с работ Х. Гюйгенса, наблюдавшего синхронизацию маятниковых часов, висящих на общей опоре. В общем случае под синхронизацией понимается подстройка ритмов автоколебательных систем за счет взаимной связи между ними. В теории синхронизации выделяют два основных типа синхронного поведения: вынужденную синхронизацию автоколебаний внешней силой и взаимную синхронизацию взаимодействующих автоколебательных систем.

В радиофизике исследованиям синхронизации традиционно уделяется большое внимание; широкое развитие теория синхронизации получила в работах А. А. Андропова, В. С. Анищенко, В. В. Астахова, В. С. Афраймовича, В. Н. Белых, И. И. Блехмана, Т. Е. Вадивасовой, Б. Ван дер Поля, А. А. Витта, М. В. Иванченко, А. А. Короновского, В. Б. Казанцева, С. П. Кузнецова, Ю. Куртса, В. В. Матросова, А. Б. Неймана, Ю. И. Неймарка, В. И. Некоркина, Г. В. Осипова, А. С. Пиковского, М. Г. Розенблюма, Р. Л. Стратоновича, А. Е. Храмова, В. Д. Шалфеева и многих других.

Примеры синхронизации колебаний весьма разнообразны. Среди прикладных задач радиофизики — синхронизация фазовых осцилляторов, лазеров, генераторов, сверхпроводящих джозефсоновских контактов, различных вибро-технических устройств и систем точного времени. Работа большинства современных радиосистем основана на использовании явления синхронизации.

Предметом рассмотрения становится и синхронизация в биологических, живых системах, химии и медицине; в числе примеров — синхронизация циркадных ритмов живых организмов, активности отдаленных областей человеческого



мозга, сердечно-сосудистой и дыхательной систем человека, отдельных биологических нейронов, а также целых нейронных сетей, колебаний в популяционных моделях «хищник-жертва», популяций в моделях распространения эпидемий, колебаний концентрации реагентов в химических системах, колебаний концентрации инсулина и уровня глюкозы в крови человека и тому подобное.

Одной из актуальных задач радиофизики, нелинейной динамики и теории колебаний является обобщение классических понятий о синхронизации периодических колебаний на случай более сложных автоколебательных систем. Несмотря на многочисленные работы по синхронизации колебаний различного типа, отдельные задачи остаются недостаточно исследованными; к ним относятся и проблема синхронизации переходных колебаний с конечным временем жизни (метастабильных колебаний), наблюдаемых, например, в популяционных системах.

Существующие работы по исследованию переходной динамики преимущественно рассматривают процессы конкуренции и последовательной активности в ансамблях со сложной связью, в первую очередь, в приложении к нейробиологии (например, работы под руководством М. И. Рабиновича). В то же время в динамике математических моделей экосистем внимание традиционно сосредоточено на асимптотическом поведении, при том, что асимптотический режим редко достигается в реальных системах; лишь недавно стали появляться работы А. Гастингса, К. Эбботт, К. Каддингтон, А. Морозова, С. Петровского и других ученых, содержащие систематические исследования и классификацию экологических переходных процессов.

Примером системы с нетривиальной колебательной переходной динамикой является рассматриваемая в настоящей работе  $2 \times 2$  антагонистическая эволюционная игра Р. Докинза «Битва полов», моделирующая процесс совместной эволюции двух популяций одного вида, но разного пола (самцов и самок), в которых особи обладают одной из двух конкурирующих стратегий поведения. В модели игры популяций конечного размера реализуются метастабильные колебания числа игроков с первой (второй) стратегией поведения — переходные

колебания на пути к поглощающему асимптотическому состоянию, в котором в каждой популяции выживает только одна стратегия.

Актуальным вопросом, обусловленным развитием теории синхронизации сложных систем и большим интересом к изучению переходных режимов коллективной эволюционной динамики, является исследование синхронизации популяционных игровых колебаний с акцентом на конкретный и пока еще недостаточно изученный случай, когда динамика популяций дискретна (колебания возникают за счет конечной численности популяций, в то время как аппроксимация среднего поля демонстрирует устойчивую точку равновесия) и метастабильна (колебания являются лишь переходными на пути к поглощающему состоянию системы).

**Целью** данной работы является обобщение методов и подходов теории синхронизации на случай переходных колебаний, возникающих в  $2 \times 2$  конечно-мерной эволюционной игре, и исследование свойств синхронной и асинхронной динамики как в варианте игры с периодически изменяющимися во времени параметрами (вынужденная синхронизация колебаний), так и в ансамбле взаимосвязанных эволюционных игр (взаимная синхронизация колебаний).

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие **задачи**:

1. Исследовать свойства (амплитуду, частоту и время жизни, то есть длительность) метастабильных колебаний, наблюдаемых в эволюционной игре двух популяций с двумя стратегиями поведения игроков, в зависимости от параметров игры, в частности, от размера популяций.
2. Исследовать явление вынужденной синхронизации метастабильных колебаний внешним мультипликативным гармоническим сигналом, рассмотрев эволюционную игру двух популяций с периодически модулированными параметрами, определить свойства и область синхронизации, выяснить зависимость свойств метастабильных колебаний от амплитуды и частоты периодической модуляции как в синхронном, так и в асинхронном режиме.

3. Исследовать взаимную синхронизацию метастабильных колебаний в ансамбле двух и более взаимосвязанных эволюционных игр (популяционных сообществ, состоящих из двух разнополюх популяций), установить закономерности изменения свойств метастабильных колебаний в зависимости от силы связи между сообществами.

**Научная новизна** полученных результатов:

1. Впервые показано, что можно определить частоту и фазу метастабильных (переходных) колебаний, возникающих в конечномерной  $2 \times 2$  антагонистической эволюционной игре; дано систематическое описание зависимости свойств (амплитуды, частоты и времени жизни) таких колебаний от параметров игры.
2. В модели  $2 \times 2$  эволюционной игры с периодически изменяющимися во времени параметрами (что соответствует периодическому изменению стратегий поведения игроков вследствие периодического изменения условий окружающей среды) впервые продемонстрирована возможность вынужденной синхронизации метастабильных колебаний.
3. Впервые показано, как характеристики метастабильных колебаний, наблюдаемых в  $2 \times 2$  эволюционной игре, изменяются при увеличении силы периодического мультипликативного воздействия в синхронном режиме: увеличение амплитуды модуляции приводит к увеличению амплитуды метастабильных колебаний и существенному сокращению времени их жизни.
4. Впервые обнаружено, что изменение частоты и амплитуды периодической модуляции приводит к изменению характеристик метастабильных колебаний, возникающих в  $2 \times 2$  эволюционной игре, и вне режима синхронизации. В этом случае увеличение амплитуды модуляции приводит к разрушению циклической переходной динамики. Что касается времени жизни метастабильных колебаний, то при модуляции с частотами, меньшими, чем собственная частота системы, наблюдалось уменьшение времени жизни колебаний, в то время как модуляция с частотами,

- большими, чем собственная частота системы, наоборот, способствовала увеличению времени до поглощения.
5. В пространственно-распределенной модели двух миграционно-связанных  $2 \times 2$  эволюционных игр (популяционных сообществ) впервые установлена возможность взаимной синхронизации метастабильных колебаний.
  6. Впервые оценена зависимость свойств метастабильных колебаний двух взаимосвязанных  $2 \times 2$  эволюционных игр от значения параметра силы связи. Показано, что наличие даже малой связи между популяционными сообществами приводит к увеличению длительности метастабильных колебаний и уменьшению их амплитуды, что в свою очередь позволяет защитить популяции от вырождения.
  7. В кольце трех и более миграционно-связанных  $2 \times 2$  эволюционных игр впервые показано существование, в зависимости от значения силы связи, таких режимов коллективной динамики, как частичная и глобальная синхронизация метастабильных колебаний.

**Теоретическая и практическая значимость.** Исследование математических моделей популяционной динамики, характеризующихся колебательными режимами поведения, вносит существенный вклад в фундаментальные представления радиофизики, а также имеет прикладную значимость в науках о жизни, в биологии, экологии и социологии. Наряду с дифференциальными уравнениями игровые модели, которые формулируются в рамках эволюционной теории игр, также используются для описания и предсказания поведения систем взаимодействующих популяций. Обнаруженные в диссертационной работе эффекты синхронизации метастабильных колебаний в системах с конечным числом агентов — как в модели с периодическим сигналом, так и в ансамбле взаимосвязанных эволюционных игр — не только раскрывают новый аспект в решении радиофизической задачи синхронизации переходных колебаний (колебаний с конечным временем жизни), но и имеют существенное значение для понимания эволюционных процессов в упомянутых прикладных областях.

**Методология и методы исследования.** Для решения поставленных задач, направленных на исследование динамических эффектов внешней периодической модуляции и взаимной синхронизации в системе с метастабильными колебаниями, применялись методы эволюционной теории игр, нелинейной динамики, статистической радиофизики и теории синхронизации. В частности, для описания динамики исследуемой эволюционной игры двух популяций использовался стохастический процесс «рождения-смерти», предложенный П. Мораном, а также сконструирована двумерная поглощающая цепь Маркова. Были задействованы такие понятия, как квазистационарное распределение и метастабильное состояние, отражающие динамику случайного процесса до поглощения. Для наблюдаемых в игре стохастических переходных колебаний числа игроков с конкретной стратегией были введены определения периода, частоты и фазы. Для вычисления средних характеристик рассматриваемого случайного игрового процесса использовался метод Монте-Карло. При исследовании синхронизации применялись и обобщались общеизвестные концепции и критерии вынужденной и взаимной синхронизации стохастических колебаний.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Показано, что средняя амплитуда метастабильных колебаний (переходных колебаний на пути к поглощающему асимптотическому состоянию системы), возникающих в конечномерной  $2 \times 2$  антагонистической эволюционной игре двух популяций с двумя стратегиями поведения игроков, изменяется обратно пропорционально квадратному корню из размера популяций.
2. В модели  $2 \times 2$  эволюционной игры с периодической модуляцией параметров, описывающей влияние внешнего воздействия на стратегии поведения игроков, установлена возможность вынужденной синхронизации метастабильных колебаний. Область синхронизации асимметрична в пользу частот, меньших, чем собственная частота системы.
3. Обнаружено, что амплитуда и время жизни (длительность) метастабильных колебаний, возникающих в  $2 \times 2$  эволюционной игре,

изменяются при увеличении амплитуды периодической модуляции как в синхронном, так и в асинхронном режиме: в режиме синхронизации амплитуда метастабильных колебаний увеличивается, а время жизни уменьшается; в асинхронном режиме колебания теряют выделенную амплитуду, а время их жизни уменьшается (увеличивается) при модуляции с частотами, меньшими (большими), чем собственная частота системы.

4. В пространственно-распределенной модели двух и более  $2 \times 2$  эволюционных игр (популяционных сообществ), связанных посредством миграции игроков, установлена возможность взаимной синхронизации метастабильных колебаний. Обнаружено, что увеличение параметра связи между двумя играми приводит к монотонному увеличению длительности метастабильных колебаний и к немонотонному изменению их амплитуды, которая, однако, при наличии связи становится меньше, чем в случае отсутствия взаимодействия.

**Достоверность** полученных результатов и выводов работы обеспечивается применением принятых в научном сообществе методов численного моделирования динамики эволюционных игр и методов теории синхронизации стохастических колебаний, воспроизводимыми вычислительными экспериментами, выполненными с использованием различных подходов, а также сравнением результатов с работами других авторов и непротиворечивостью полученных выводов существующим на сегодняшний день представлениям в области синхронизации колебаний.

**Апробация работы.** Основные результаты работы докладывались на следующих научных конференциях:

- Международная научная конференция «Volga neuroscience meeting 2018» (Россия, Нижний Новгород — Самара — Нижний Новгород, 22-27 июля 2018 г.);

- Международная научная конференция «9th International Conference on Physics and Control (PhysCon 2019)» (Россия, Иннополис, 8-11 сентября 2019 г.);
- Международная научная конференция «Volga neuroscience meeting 2021» (Россия, Нижний Новгород, 24-27 августа 2021 г.);
- Международная научная конференция «XX научная школа “Нелинейные волны — 2022”» (Россия, Нижний Новгород, 7-13 ноября 2022 г.);
- XXX Всероссийская научная конференция «Нелинейные дни в Саратове для молодых — 2023» (Россия, Саратов, 15-19 мая 2023 г.);
- Региональная XXVII научная конференция по радиофизике (Россия, Нижний Новгород, 12-27 мая 2023 г.).

**Личный вклад.** Все представленные в работе результаты были получены лично автором с применением самостоятельно разработанных программ для ЭВМ. Автор принимал непосредственное участие в постановке задач, разработке подходов для их решения, объяснении и интерпретации полученных результатов, а также в подготовке публикаций в научные журналы.

**Публикации.** Основные результаты по теме диссертации изложены в 9 печатных изданиях, 4 из которых опубликованы в периодических научных журналах, индексируемых Web of Science и Scopus, 5 — в тезисах докладов конференций. Зарегистрировано 2 программы для ЭВМ.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, трех глав и заключения. Полный объем диссертации составляет 115 страниц, включая 33 рисунка. Список литературы содержит 165 наименований.

## Глава 1. Метастабильные колебания, возникающие в эволюционной игре двух популяций

Исследование нелинейной динамики, пространственно-временного хаоса и самоорганизации в математических моделях неравновесных систем различной природы является одной из основных задач радиофизики. Устойчивые асимптотические состояния динамических систем — аттракторы — наиболее распространенный объект изучения, однако ряд приложений требует обобщения классических подходов (теории бифуркаций, синхронизации) на системы с продолжительной переходной динамикой, которая, вообще говоря, существенно отличается от асимптотической. Более того, нелинейные динамические модели зачастую являются приближенными, и их динамика, как асимптотическая, так и переходная, может качественно отличаться от динамики реальной системы (и ее более реалистичной модели). В то же время, наблюдаемое поведение (динамика) последних может быть классифицировано и описано в классических терминах при надлежащем обобщении. Это в полной мере относится к синхронизации в моделях эволюционной (популяционной) динамики, которая является предметом рассмотрения настоящей работы.

Эволюционная теория игр — раздел теории игр, который в настоящее время широко применяется для моделирования биологических систем [1; 2]. Так, процесс коэволюции (совместной эволюции) двух и более популяций, в которых особи могут придерживаться одной из нескольких конкурирующих стратегий поведения, можно представить в форме игры. Взаимодействие между особями (игроками, агентами) определяется платежами, которые отражают успешность их стратегий. Чем более успешна стратегия, тем быстрее она будет распространяться в популяции. Со временем состав популяций (количество игроков с существующими стратегиями) изменяется, поэтому основной вопрос эволюционной теории игр заключается в оценке динамики изменения доли стратегий в



популяциях и поиске эволюционно стабильной стратегии — ситуации, при которой устанавливается некий равновесный состав популяций.

Эволюционная теория игр используется не только в рамках биологического контекста. Некоторые ее методы были перенесены в социально-экономическую сферу [3], что позволило разрешить противоречия классической теории игр, в частности, проблему полной рациональности игроков. Эволюционная теория игр также применяется, например, для моделирования динамики финансовых рынков [4] и интерпретации явления конденсации в диссипативных квантовых системах [5]. Было показано, что моделирование алгоритмов обучения с подкреплением в многоагентных системах с применением эволюционной теории игр является потенциально успешным способом направлять обучающихся агентов к наиболее подходящему решению их задачи [6].

Режимы конкуренции стратегий в эволюционных играх могут быть весьма нетривиальны. Примером является  $2 \times 2$  эволюционная игра «Битва полов», которая моделирует конкуренцию двух стратегий выбора партнера и воспитания потомства в двух популяциях особей одного вида, но противоположного пола (самцы и самки) [7].

Традиционно при анализе динамики экосистем и популяций основное внимание уделяется их долгосрочному асимптотическому поведению и поиску конечного состояния, к которому приходят все траектории биологической системы (например, состояние равновесия или предельный цикл). Однако существуют убедительные доказательства того, что в реальных системах асимптотические режимы наблюдаются крайне редко и ключевую роль в исследовании эволюционной динамики играют переходные процессы [8–15]. Указанные наблюдения легли в основу формирования объединяющей теории экологических переходных процессов [16; 17].

В данной главе показано, что асимптотические состояния равновесия игры «Битва полов» с популяциями конечного размера достигаются лишь на больших временах и не отражают важных свойств переходной динамики. В частности, в модели наблюдаются метастабильные колебания — переходные

колебания количества игроков, придерживающихся той или иной стратегии поведения, которые носят временный характер и заканчиваются полным вырождением (исчезновением) одной из стратегий в популяциях.

В разделе 1.1 приводится описание математической модели эволюционной игры «Битва полов», включающее в себя определение игроков, их возможных стратегий поведения, а также выигрышей и проигрышей, которые получают игроки в результате взаимодействия друг с другом; вычисляется состояние равновесия по Нэшу рассматриваемой игры.

В разделе 1.2 рассмотрен стохастический процесс Морана, позволяющий задать правила изменения состава популяций с течением времени.

Раздел 1.3 посвящен исследованию детерминированных уравнений репликатора, построенных в приближении бесконечного числа игроков в популяциях.

В разделе 1.4 приводятся краткие сведения из теории цепей Маркова, излагается подход к моделированию эволюционной игровой динамики популяций конечного размера с помощью поглощающих марковских цепей.

В разделе 1.5 приводятся способы вычисления квазистационарного распределения вероятностей, отражающего переходную динамику эволюционной игры двух популяций до поглощения.

В разделе 1.6 детально исследуются свойства квазистационарных распределений и возникающих в системе метастабильных колебаний в зависимости от параметров игры.

В разделе 1.7 представлены выводы по главе.

Настоящая глава подготовлена по результатам, опубликованным в работах [18—21]. Вычислительные эксперименты проведены с использованием разработанной и зарегистрированной программы для ЭВМ [22].

## 1.1 Модель эволюционной игры «Битва полов»

Рассмотрим модель классической эволюционной игры «Битва полов», которая описывает процесс коэволюции двух разнополых популяций (самцов и самок) одного вида, в которых особи могут придерживаться одной из двух конкурирующих стратегий поведения, касающихся размножения и воспитания потомства [7].

В рамках эволюционной теории игр у агентов нет сознательного выбора стратегии, здесь стратегии (фенотипы) могут быть унаследованы от предков или присвоены игрокам в результате мутаций. Целью как самцов, так и самок является передача своей стратегии, то есть своих генов, как можно большему количеству потомков. Однако рождение и воспитание потомства влечет за собой определенные затраты, которые каждая особь пытается переложить на своего партнера, что приводит к конфликтной ситуации, представленной в виде игровой модели.

Согласно наблюдениям Р. Докинза, стратегии самцов условно могут быть названы «гуляка» и «верный», а стратегии самок – «распутница» и «скромница» [7]. Для обозначенных стратегий соблюдаются следующие программы поведения. «Верные» самцы готовы к длительным ухаживаниям и заботе о самке и потомстве, в то время как самцы-«гуляки» пытаются немедленно создать потомство и, если это удастся, тут же уходят, чтобы искать новую пару. «Скромные» самки настаивают на длительном периоде ухаживания, а «распутные» самки, напротив, готовы вступить в отношения немедленно.

Обозначим популяцию самцов как  $A$ , а популяцию самок —  $B$ , доступные стратегии самцов как  $s = 1$  («гуляка») и  $s = 2$  («верный»), а стратегии самок —  $s' = 1$  («распутница») и  $s' = 2$  («скромница»). В зависимости от стратегии игрока и стратегии, выбранной его оппонентом, игрок получает некоторый платеж (выигрыш), отражающий его совокупные затраты в период ухаживания и воспитания потомства и выгоды от успешного размножения. Выигрыши опре-

деляют эволюционное преимущество соответствующих стратегий. Все платежи объединяются в  $2 \times 2$  биматрицу платежей (1.1), в которой строки соответствуют стратегиям самца, а столбцы — стратегиям самки:

$$\begin{bmatrix} a_{11}; b_{11} & a_{12}; b_{12} \\ a_{21}; b_{21} & a_{22}; b_{22} \end{bmatrix}, \quad (1.1)$$

где платежи  $a_{ss'}$  задают выигрыши для самца со стратегией  $s \in \{1,2\}$ , который взаимодействует с самкой, использующей стратегию  $s' \in \{1,2\}$ ; значения  $b_{ss'}$  определяют выигрыши для самок. Платежи могут быть как стационарными, так и изменяющимися во времени, поскольку могут зависеть от времени года и условий окружающей среды.

В данной работе были заданы следующие значения платежей, равные  $a_{11} = a_{22} = b_{12} = b_{21} = 1$  и  $a_{12} = a_{21} = b_{11} = b_{22} = -1$ , которые соответствуют игре «Орлянка» и описывают антагонистическую игру с нулевой суммой, в которой выигрыш одной стороны равен проигрышу другой,  $a_{ss'} = -b_{ss'}$ ,  $s, s' \in \{1,2\}$  [23]. Отрицательные значения платежей означают, что затраты игрока превышают его выгоду от взаимодействия.

В классической теории игр традиционной концепцией принятия решений является состояние равновесия по Нэшу, которое описывает набор оптимальных стратегий игроков, обладающий следующим свойством: выбранная стратегия каждого игрока является наиболее выгодным ответом на выбор других игроков [24].

Согласно [25], матрица рассматриваемой игры не имеет седловой точки, в которой максимальный гарантированный выигрыш первого игрока равен минимальному гарантированному проигрышу второго игрока. Это означает, что в игре не существует оптимального решения в чистых стратегиях и состояние равновесия по Нэшу нужно искать в смешанных стратегиях. Смешанная стратегия представляет собой распределение вероятностей, с которыми игрок выбирает ту или иную стратегию. Применительно к рассматриваемой эволюционной игре с

двумя популяциями и двумя стратегиями понятие смешанной стратегии можно интерпретировать как ситуацию, когда в каждой популяции часть игроков обладает первой стратегией поведения, а часть — второй [26].

Вычислим состояние равновесия по Нэшу для рассматриваемой игры. Пусть стратегии самцов играют с вероятностями  $p$  и  $1 - p$ , а стратегии самок — с вероятностями  $q$  и  $1 - q$ . Пара стратегий  $(p^*, q^*)$  является устойчивым равновесием по Нэшу, если выполняется следующая система неравенств [25]:

$$\begin{cases} M_1(p^*, q^*) \geq M_1(p, q^*), \forall p \in [0, 1], \\ M_2(p^*, q^*) \geq M_2(p^*, q), \forall q \in [0, 1], \end{cases} \quad (1.2)$$

которая упрощается до системы неравенств (1.3):

$$\begin{cases} M_1(p^*, q^*) \geq M_1(0, q^*), \\ M_1(p^*, q^*) \geq M_1(1, q^*), \\ M_2(p^*, q^*) \geq M_2(p^*, 0), \\ M_2(p^*, q^*) \geq M_2(p^*, 1), \end{cases} \quad (1.3)$$

где  $M_1$  и  $M_2$  — математические ожидания выигрышей первого и второго игрока, соответственно, равные  $M_1(p, q) = a_{11}pq + a_{12}p(1 - q) + a_{21}(1 - p)q + a_{22}(1 - p)(1 - q)$  и  $M_2(p, q) = b_{11}pq + b_{12}p(1 - q) + b_{21}(1 - p)q + b_{22}(1 - p)(1 - q)$ .

Согласно теореме о существовании устойчивых решений в смешанном расширении  $2 \times 2$  биматричной игры, каждая  $2 \times 2$  биматричная игра имеет устойчивое по Нэшу решение в смешанных стратегиях, а в случае  $2 \times 2$  антагонистической игры, когда  $a_{ss'} = -b_{ss'}$ ,  $s, s' \in \{1, 2\}$ , отсутствие устойчивых решений в чистых стратегиях гарантирует существование единственного устойчивого решения в смешанных стратегиях [25]. В данном случае вероятности  $p^*$  и  $q^*$  устойчивого решения определяются как (1.4) и (1.5):

$$p^* = \frac{a_{22} - a_{21}}{a_{11} - a_{12} - a_{21} + a_{22}}, \quad (1.4)$$

$$q^* = \frac{a_{22} - a_{12}}{a_{11} - a_{12} - a_{21} + a_{22}}. \quad (1.5)$$

Таким образом, для игры «Битва полов» с заданными платежами пара значений  $(p^*, q^*) = (1/2; 1/2)$  определяет устойчивое по Нэшу решение в смешанных стратегиях и удовлетворяет системе неравенств (1.3). Так как вероятности первой и второй стратегии равны, то состояние равновесия по Нэшу в рассматриваемой эволюционной игре — это ситуация, когда число игроков с первой и второй стратегией одинаково в обеих популяциях и составляет половину от общего числа игроков.

В эволюционной теории игр используется модифицированная форма равновесия по Нэшу, которая называется эволюционно стабильной стратегией [1; 2; 27; 28]. Эволюционно стабильная стратегия представляет собой ситуацию, когда в каждой популяции устанавливается фиксированное число особей с одной стратегией поведения и появление новых особей с другой стратегией не может нарушить этого равновесия. Отмечается, что существуют игры, в которых эволюционно стабильная стратегия может не существовать, и вместо этого наблюдается бесконечная циклическая динамика состава популяций. Также известно, что в несимметричных биматричных играх, какой является рассматриваемая игра «Битва полов», пара стратегий  $(p^*, q^*)$  является парой эволюционно стабильных стратегий, только если она удовлетворит условиям равновесия Нэша (1.3) со строгим неравенством.

Поскольку для найденной пары значений  $(p^*, q^*) = (1/2; 1/2)$  строгое неравенство в системе (1.3) не выполняется, можно сделать вывод, что в исследуемой игре не существует эволюционно стабильной стратегии и эволюционная динамика популяций носит циклический характер, представляющий собой бесконечные колебания числа игроков с первой и второй стратегией [7; 29—31].

Интерпретация результатов достаточно проста. Пусть в начальный момент времени популяции состоят преимущественно из «скромных» самок и «верных» самцов. Тогда большую выгоду будут получать «распутные» самки, так как риск встретить самца-«гуляку» и в одиночку воспитывать потомство очень мал, и поэтому нет смысла тратить ресурсы на длительный период ухаживания. Это приведет к повышению выживаемости «распутных» самок и их потомства.

Когда в популяции самок будут преобладать «распутницы», самцы-«гуляки» станут более успешными, нежели «верные» самцы, так как им не придется тратить энергию и ресурсы на долгие ухаживания. Но в такой ситуации «распутным» самкам необходимо будет самим воспитывать потомство, так как самцы-«гуляки» их покидают, что в свою очередь вынуждает самок снова настаивать на длительных ухаживаниях и дает преимущество «скромным» самкам. А в ситуации, когда среди самок подавляющее большинство «скромниц», самцам выгоднее быть «верными», так как самцам-«гулякам» становится проблематично найти «распутную» партнершу, что приводит снова к популяциям из «верных» самцов и «скромных» самок.

## 1.2 Описание эволюционной динамики популяций с помощью стохастического процесса Морана

Эволюционный игровой процесс представляет собой процесс с дискретным временем и состоит из многократно повторяющихся раундов игры. На каждом раунде случайно выбранная пара игроков из антагонистических популяций «играет в игру» (объединяется в пару и производит потомство), а случайные особи в каждой популяции погибают. Однако в самой модели игры «Битва полов» отсутствует описание правил выбора игроков и дальнейшего обновления состава популяций (количества игроков с первой и второй стратегией). Чтобы восполнить этот пробел, рассмотрим процесс Морана [32—34] — стохастический процесс «рождения-смерти», который используется для определения правил эволюции популяций.

Для двух популяций эволюционная динамика процесса Морана на каждом игровом раунде состоит из трех шагов:

1. Отбор: в каждой популяции случайным образом с вероятностью, пропорциональной приспособленности стратегий, выбирается игрок;

2. Рождение: у выбранной пары игроков рождаются два потомка (самец и самка), которые наследуют стратегию поведения родителя того же пола;
3. Замена: каждый потомок вводится в соответствующую популяцию, заменяя случайно погибшую старую особь.

Согласно описанному процессу, рождение новых особей и гибель существующих происходит в один и тот же момент времени, поэтому размер популяций  $N$  (общее число игроков в каждой популяции) остается постоянным на всем протяжении игры. В связи с этим состояние каждой популяции полностью определяется количеством игроков с первой стратегией:  $i(j)$  — количество самцов (самок) с первой стратегией, где  $0 \leq i, j \leq N$ . В свою очередь, состояние системы, состоящей из двух популяций, задается парой значений  $(i, j)$ .

С течением времени (с каждым новым раундом игры) состав популяций самцов и самок меняется, и последовательность значений  $i_m, j_m, m = 1, 2, 3, \dots$ , где  $m$  — номер раунда игры, рассматриваемая на протяжении большого числа раундов, составляет эволюционную траекторию игры.

Приспособленность (репродуктивная способность) стратегий, которая влияет на вероятность выбора игрока на первом шаге процесса Морана, определяется через средние выигрыши. Для эволюционной игры, заданной биматрицей платежей (1.1), средние выигрыши самцов со стратегией  $s$  и самок со стратегией  $s'$  равны (1.6) и (1.7):

$$\pi_s^A(j) = a_{s1} \cdot \frac{j}{N} + a_{s2} \cdot \frac{N-j}{N}, \quad (1.6)$$

$$\pi_{s'}^B(i) = b_{1s'} \cdot \frac{i}{N} + b_{2s'} \cdot \frac{N-i}{N}. \quad (1.7)$$

Средние выигрыши популяции самцов и самок задаются как (1.8) и (1.9):

$$\bar{\pi}^A(i, j) = \pi_1^A(j) \cdot \frac{i}{N} + \pi_2^A(j) \cdot \frac{N-i}{N}, \quad (1.8)$$

$$\bar{\pi}^B(i, j) = \pi_1^B(i) \cdot \frac{j}{N} + \pi_2^B(i) \cdot \frac{N-j}{N}. \quad (1.9)$$



Согласно частотно-зависимому процессу Морана, вероятность выбрать игрока с первой стратегией в мужской популяции определяется как

$$P_1^A(i, j) = \frac{i}{N} \cdot \frac{1 - w + w\pi_1^A(j)}{1 - w + w\bar{\pi}^A(i, j)}, \quad (1.10)$$

где  $1 - w + w\pi_1^A(j)$  — репродуктивная приспособленность самцов с первой стратегией,  $1 - w$  представляет собой базовую генетическую приспособленность, малый параметр  $w \in [0; 0.5]$  называется силой отбора, слагаемое  $w\pi_1^A(j)$  определяет приспособленность, возникающую в результате взаимодействия с особями из противоположной популяции [35].

Аналогичным образом могут быть заданы остальные вероятности.

Параметр силы отбора  $w$  является настраиваемым параметром игровой эволюции. Например, при  $w = 0$  вероятность выбора игрока одинакова для всей популяции и зависит только от частоты стратегий. С ростом  $w$  зависимость приспособленности от средних выигрышей становится все более существенной. Таким образом, на каждом раунде игры с большей вероятностью будет выбрана особь с более успешной на данный момент времени стратегией, то есть со стратегией, имеющей больший средний выигрыш.

Первоначально процесс Морана имел частотно-независимую формулировку [32], в которой приспособленность стратегии определялась только генетически и не зависела от взаимодействия с особями из противоположной популяции. Позже был сформулирован частотно-зависимый процесс Морана [33; 34], в котором приспособленность зависит как от генетической предрасположенности, так и от взаимодействия с другими игроками.

Стоит также отметить, что существуют и другие подходы для описания динамики эволюционных игр, которые различаются по способу сопоставления игроков [29]. В описанном выше случае популяции являются неструктурированными. Это подразумевает, что игроки неразличимы, и из каждой популяции, как из урны Поля, случайным образом выбирается игрок для дальнейшего взаимодействия (игры) [36—40]. Однако в популяциях между игроками может

устанавливаться некая структура. Например, игроки могут располагаться в двумерном пространстве (на двумерной решетке), где на каждом раунде каждый агент «играет в игру» со своими ближайшими соседями [41—44]. Еще одним способом представления коэволюционной динамики являются графы, в которых, в отличие от двумерной решетки, связи между узлами (игроками) могут быть установлены произвольным образом [45—49]. Помимо процесса Морана существуют также и другие способы обновления состава популяций посредством отбора и размножения особей [29], например, процесс Фишера-Райта [27; 50; 51], механизм локального обновления [35] и локальный процесс Ферми [52; 53], рассмотрение которых выходит за рамки данной работы.

### 1.3 Детерминированные уравнения репликатора для случая бесконечного числа игроков в популяциях

Классическим подходом для исследования эволюционных игр являются репликаторные уравнения — детерминированные дифференциальные уравнения, описывающие динамику двух или более фенотипов (стратегий) в популяциях бесконечного размера [1; 2; 28; 35; 54—58]. Это первая модель игровой динамики для предсказания эволюционного исхода взаимодействующих популяций без детального анализа биологических факторов, например, генетики или размера популяций, а также стохастических и пространственных эффектов. Первоначально уравнения репликатора были получены для симметричных игр с конечным числом стратегий, а затем распространены на случай несимметричных биматричных игр. Из-за нелинейности уравнений модели репликатора способны демонстрировать спектр динамических режимов: от решений с единственным состоянием равновесия до периодических колебаний и хаоса [59—62].

Модель репликатора позволяет ответить на основной вопрос эволюционной теории игр, который заключается в том, какие фенотипы в популяциях

будут в конечном итоге доминировать, а какие могут исчезнуть. Уравнения репликатора основаны на общепризнанном принципе эволюции «выживает сильнейший», который в игровой модели закодирован в виде функции пригодности (приспособленности), зависящей от выигрышей особей. Основной тезис состоит в том, что в популяциях распространяются наиболее успешные стратегии. То есть стратегии, которые имеют более высокую приспособленность, должны иметь больше шансов на выживание, и, следовательно, доля особей с такими стратегиями должна увеличиваться. Наоборот, доля особей со стратегиями, которые имеют более низкую приспособленность, должна со временем уменьшаться.

Уравнения репликатора описывают детерминированный процесс отбора, в котором скорость роста на душу населения для каждой стратегии определяется разницей между ее приспособленностью и средней приспособленностью всей популяции. В рамках модели репликатора предполагается, что популяции «хорошо смешаны», то есть структура популяций игнорируется, и все особи с равной вероятностью могут взаимодействовать друг с другом. В каждый момент времени особи объединяются в пары случайным образом, и каждый член популяции участвует ровно в одном взаимодействии. Переменные, определяемые репликаторными уравнениями, являются относительными частотами стратегий (непрерывными вероятностями), которые являются дифференцируемыми функциями времени, что, в свою очередь, требует предположения, что популяции бесконечно велики.

Стандартные уравнения репликатора для игры двух популяций  $A$  и  $B$  с двумя стратегиями поведения в общем виде можно записать как

$$\begin{cases} \dot{x} = x(f_1^A - \bar{f}^A), \\ \dot{y} = y(g_1^B - \bar{g}^B), \end{cases} \quad (1.11)$$

где  $x$  — доля игроков из популяции  $A$  с первой стратегией,  $f_1^A$  — приспособленность игроков из популяции  $A$  с первой стратегией,  $\bar{f}^A$  — средняя

приспособленность всей популяции  $A$ ;  $y$  — доля игроков из популяции  $B$  с первой стратегией,  $g_1^B$  — приспособленность игроков из популяции  $B$  с первой стратегией,  $\bar{g}^B$  — средняя приспособленность всей популяции  $B$ .

Можно заметить, что если разница между приспособленностью стратегии и средней приспособленностью популяции положительна, то производная также положительна и доля игроков с заданной стратегией будет увеличиваться. Предполагается, что приспособленность напрямую определяет количество потомства, и, таким образом, особи с более успешной стратегией производят больше потомства. Следовательно, в следующем поколении доля более успешных членов популяции будет выше, а доля менее успешных — ниже.

Стоит также отметить, что репликаторная динамика имеет схожую форму с динамикой модели Лотки-Вольтерры, которая аналогичным образом описывает эволюцию конкурирующих видов [2; 63].

Для рассматриваемой эволюционной игры «Битва полов» с бесконечными популяциями в литературе известны скорректированные уравнения репликатора (1.12), которые тесно связаны с процессом Морана [29; 30; 35]:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1-x)(\Delta^A + y\Sigma^A) \frac{1}{\Gamma + \bar{\pi}^A(x,y)}, \\ \dot{y} = y(1-y)(\Delta^B + x\Sigma^B) \frac{1}{\Gamma + \bar{\pi}^B(x,y)}, \end{cases} \quad (1.12)$$

где  $x = \frac{i}{N}$  — доля самцов с первой стратегией,

$y = \frac{j}{N}$  — доля самок с первой стратегией,

$$\Delta^A = a_{12} - a_{22},$$

$$\Delta^B = b_{12} - b_{22},$$

$$\Sigma^A = a_{11} + a_{22} - a_{12} - a_{21},$$

$$\Sigma^B = b_{11} + b_{22} - b_{12} - b_{21},$$

$$\Gamma = \frac{1-w}{w}.$$

В отличие от стандартных уравнений репликатора скорректированные уравнения репликатора в случае несимметричных игр содержат в знаменателе нормировку на среднюю приспособленность всей популяции, которая не одинакова для мужской и женской популяций и поэтому не может быть нивелирована.

После подстановки в систему (1.12) платежей  $a_{11} = a_{22} = b_{12} = b_{21} = 1$  и  $a_{12} = a_{21} = b_{11} = b_{22} = -1$ , была получена следующая система скорректированных репликаторных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{x(1-x)(4y-2)}{\Gamma + (2y-1)(2x-1)}, \\ \dot{y} = \frac{y(1-y)(2-4x)}{\Gamma - (2y-1)(2x-1)}. \end{cases} \quad (1.13)$$

На Рисунке 1.1 проиллюстрирована детерминированная динамика игры «Битва полов» с популяциями бесконечного размера. Численное решение скорректированных уравнений репликатора (1.13) было получено с помощью метода интегрирования Рунге-Кутты 4 порядка.

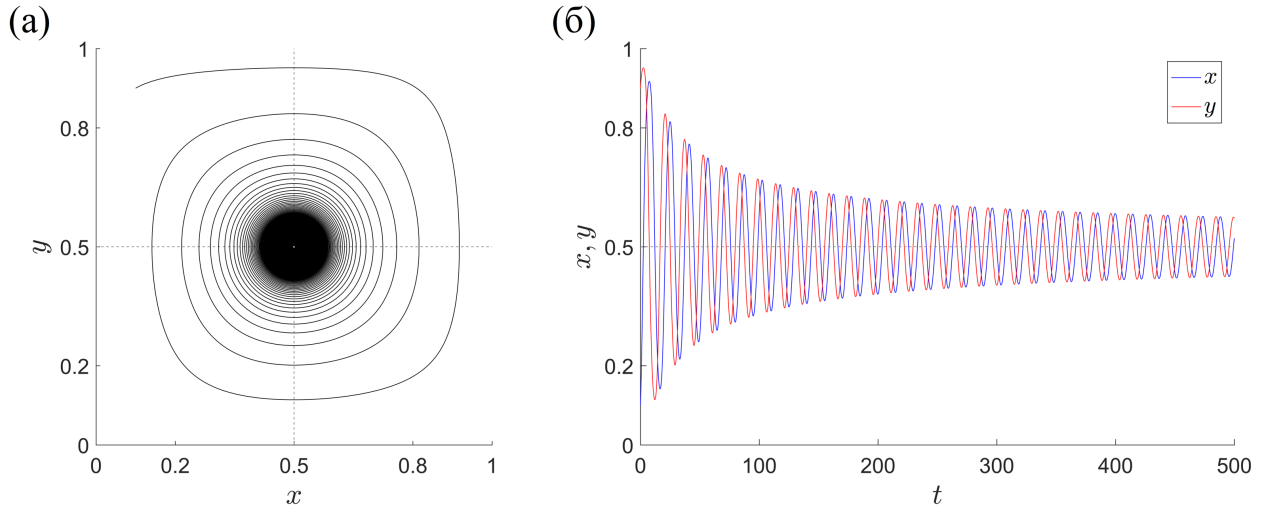


Рисунок 1.1 — Численное решение скорректированных уравнений репликатора для игры «Битва полов» с популяциями бесконечного размера: (а) фазовая траектория изменения состояния системы; (б) зависимость численного решения от времени. Параметры игровой модели: сила отбора  $w = 0.3$ , начальные условия  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.9$ , шаг интегрирования  $h = 0.01$

Нетрудно показать, что система (1.13) имеет пять состояний равновесия, среди которых находятся четыре тривиальных состояния неустойчивого равновесия (углы фазового пространства, соответствующие выживанию только одной стратегии поведения) и одно устойчивое состояние, располагающееся в центре фазового пространства:

1.  $x^* = 0, y^* = 0$  — неустойчивое состояние равновесия (седло);

2.  $x^* = 0, y^* = 1$  — неустойчивое состояние равновесия (седло);
3.  $x^* = 1, y^* = 0$  — неустойчивое состояние равновесия (седло);
4.  $x^* = 1, y^* = 1$  — неустойчивое состояние равновесия (седло);
5.  $x^* = 0.5, y^* = 0.5$  — устойчивое состояние равновесия (фокус).

Таким образом, скорректированные уравнения репликатора предсказывают стабильное сосуществование стратегий с одинаковой частотой, что справедливо как для мужской, так и для женской популяции. Стоит отметить, что устойчивое состояние равновесия скорректированных уравнений репликатора совпадает с состоянием равновесия по Нэшу рассматриваемой игры.

Представленные результаты анализа модели репликатора полностью согласуются с результатами, известными в научной литературе [30], и служат подтверждением корректности численного задания модели.

#### 1.4 Моделирование эволюционной динамики популяций конечного размера с помощью поглощающей цепи Маркова

В реальном мире популяции имеют конечные размеры, а детерминированный процесс отбора нарушается стохастическими эффектами, что требует применения альтернативных подходов для исследования эволюционной динамики, отличных от детерминированных уравнений репликатора. Одним из таких подходов является стохастическое марковское моделирование. Предполагая, что агенты, принадлежащие к одной популяции, неотличимы, итеративный процесс сопоставления игроков и последующего обновления состава популяций можно представить в виде цепи Маркова [29; 34; 35; 64—67].

Цепь Маркова описывает случайный процесс перехода между состояниями некоторой системы, который обладает марковским свойством, заключающимся в том, что вероятность перехода из одного состояния в другое зависит только от текущего состояния и не зависит от предыстории [68—72].

Дадим определение однородной цепи Маркова с дискретным временем. Стохастический процесс  $X = (X_m)_{m \in \mathbb{N}}$  со значениями из дискретного множества (пространства состояний)  $S$ , то есть  $X_m \in S \forall m \in \mathbb{N}$ , называется цепью Маркова, если для всех  $c_0, c_1, \dots, c_m \in S$  и  $\forall m \in \mathbb{N}$  выполняется следующее марковское свойство:

$$\begin{aligned} P(X_m = c_m | X_{m-1} = c_{m-1}, X_{m-2} = c_{m-2}, \dots, X_0 = c_0) = \\ = P(X_m = c_m | X_{m-1} = c_{m-1}). \end{aligned} \quad (1.14)$$

Это означает, что распределение вероятностей для следующего  $m$ -го состояния процесса зависит только от текущего  $m - 1$  состояния, но не от предыдущих состояний.

Будем рассматривать цепи Маркова с конечным пространством состояний  $S = \{s_1, s_2, \dots, s_n\}$  и однородные по времени, когда вероятности перехода не зависят от момента времени. Для задания цепи Маркова необходимо определить исходное распределение вероятностей в начальный момент времени  $m = 0$ :  $P(X_0 = s_0) = \mathbf{p}^0$  и сформировать матрицу вероятностей перехода между состояниями:

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} T^{11} & \dots & T^{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ T^{n1} & \dots & T^{nn} \end{pmatrix}, \quad (1.15)$$

где  $0 \leq T^{fg} \leq 1$ ,  $f = \overline{1, n}$ ,  $g = \overline{1, n}$ ,  $T^{fg} = P(X_m = s_g | X_{m-1} = s_f)$  — вероятность перехода из состояния  $s_f$  в состояние  $s_g$ .

Если процесс находится в состоянии  $s_f$ , то  $f$ -я строка матрицы  $\mathbf{T}$  содержит вероятности перехода во все остальные состояния, поэтому сумма вероятностей в строке будет равна единице. Такая матрица называется правой стохастической матрицей перехода. Столбец  $g$  содержит все вероятности перехода в состояние  $s_g$ , поэтому сумма вероятностей в столбце не обязана равняться единице.

Начальное состояние  $s_0$  стохастического процесса выбирается из заданного пространства состояний  $S$ . Например, если процесс начинается в состоянии  $s_1$ , то начальное распределение вероятностей будет задано как  $\mathbf{p}^0 = (1, 0, \dots, 0)$ .

В момент времени  $t$  состояние стохастического процесса представляет собой вектор-строку распределения вероятностей, определенных на множестве состояний системы:  $\mathbf{p}^t = (p_{s_1}^t, p_{s_2}^t, \dots, p_{s_n}^t)$ , где  $p_{s_f}^t \geq 0$  для всех  $s_f \in S$  и  $\sum_{s_f \in S} p_{s_f}^t = 1$ . Компонента вектора с номером  $f$  определяет вероятность найти процесс в состоянии  $s_f$  в момент времени  $t$ . Данный вектор может быть получен путем умножения вектора вероятностей, полученного для момента времени  $t - 1$ , на матрицу перехода:

$$\mathbf{p}^{t-1} \cdot \mathbf{T} = \mathbf{p}^t. \quad (1.16)$$

Поскольку рассматривается однородная цепь Маркова, то, исходя из начального распределения, можно получить распределение вероятностей для момента времени  $t$ , применяя уравнение (1.16) рекурсивно:

$$\mathbf{p}^0 \cdot \mathbf{T}^t = \mathbf{p}^t. \quad (1.17)$$

Для конечных дискретных цепей Маркова может существовать одно или несколько стационарных распределений. Распределение вероятностей  $\bar{\mathbf{p}}$  называется стационарным, если оно не изменяется во времени и умножение такого распределения на матрицу перехода дает то же самое распределение:

$$\bar{\mathbf{p}} \cdot \mathbf{T} = \bar{\mathbf{p}}. \quad (1.18)$$

Исходя из равенства (1.18), можно сделать вывод, что стационарное распределение цепи Маркова является левым собственным вектором матрицы перехода с соответствующим собственным значением, равным единице. Согласно [69], стационарное состояние марковской цепи существует, если цепь является эргодической, то есть когда из любого состояния можно перейти в любое другое состояние за конечное число шагов.

Введем определение поглощающего состояния. Поглощающее состояние — это состояние  $s_h \in S$ , попав в которое, процесс больше не может выйти из него:  $T^{hh} = 1$  и  $\forall g \neq h: T^{hg} = 0$  [69]. Цепь Маркова является поглощающей, если она имеет хотя бы одно поглощающее состояние, в которое процесс приходит



за конечное число шагов. В поглощающей цепи Маркова состояния, которые не являются поглощающими, называются переходными.

Пусть в общем случае имеется  $l$  переходных и  $k$  поглощающих состояний. Тогда каноническая форма матрицы вероятностей перехода поглощающей марковской цепи задается как

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} \mathbf{Q} & \mathbf{R} \\ \mathbf{0} & \mathbf{E} \end{pmatrix} \quad (1.19)$$

где  $\mathbf{Q}$  — матрица размером  $l \times l$ , содержащая вероятности перехода между переходными состояниями;  $\mathbf{R}$  — матрица размером  $l \times k$ , содержащая вероятности перехода из переходных состояний в поглощающие;  $\mathbf{0}$  — нулевая матрица размером  $k \times l$ ;  $\mathbf{E}$  — единичная матрица размером  $k \times k$ .

Согласно [69], в поглощающей цепи Маркова вероятность того, что процесс будет поглощен, равна единице, и, следовательно, стационарные распределения процесса соответствуют поглощающим состояниям.

Перейдем к представлению эволюционной динамики несимметричной  $2 \times 2$  игры «Битва полов» в виде двумерной поглощающей цепи Маркова, которая была сконструирована по аналогии с одномерной цепью, введенной в [35] для симметричной игры двух игроков.

Как было описано ранее, в рассматриваемой игре после каждого дискретного шага (раунда игры  $m$ ) состояние мужской и женской популяций полностью определяется количеством игроков с первой стратегией,  $0 \leq i, j \leq N$ . Таким образом, пространство состояний системы является двумерным, и состояние случайного игрового процесса можно выразить как матрицу  $\tilde{\mathbf{p}}$  размером  $(N + 1) \times (N + 1)$ , элементы которой  $\tilde{p}(i, j)$  равны вероятности обнаружить популяции самцов и самок в состояниях  $i$  и  $j$  соответственно.

Четыре состояния  $(0, 0)$ ,  $(0, N)$ ,  $(N, 0)$  и  $(N, N)$ , в которых одна из стратегий в обеих популяциях полностью выродилась, являются поглощающими. При отсутствии мутаций, когда стратегии поведения строго наследуются от предков, популяция, попав в состояние поглощения, не сможет выйти из него, и новых

особей с вырожденной стратегией уже не появится. Для игры с любым конечным размером популяций  $N$  поглощающие состояния являются аттракторами эволюционной динамики, и случайные флуктуации рано или поздно приведут систему к одному из них. В конечном итоге в каждой из популяций выживает только одна стратегия. Состояния, когда в одной из популяций наступило вырождение, а в другой еще нет, то есть  $i \in \{0, N\}$ ,  $j \in \{1, 2, \dots, N-1\}$  или  $j \in \{0, N\}$ ,  $i \in \{1, 2, \dots, N-1\}$ , называются поглощающими границами. Как только популяции доходят до поглощающей границы, они будут двигаться в направлении одного из двух ближайших поглощающих состояний. Все остальные состояния системы являются переходными.

Согласно процессу Морана, после каждого раунда игры количество самцов  $i$  или самок  $j$  с первой стратегией может увеличиваться/уменьшаться на единицу или оставаться неизменным. Если система рассматриваемых популяций находится в состоянии  $(i, j)$ , то возможны следующие девять переходов в новое состояние  $(i', j')$ :

1.  $i' = i, j' = j$ ;
2.  $i' = i, j' = j + 1$  при  $j \neq N$ ;
3.  $i' = i, j' = j - 1$  при  $j \neq 0$ ;
4.  $i' = i + 1, j' = j$  при  $i \neq N$ ;
5.  $i' = i - 1, j' = j$  при  $i \neq 0$ ;
6.  $i' = i + 1, j' = j + 1$  при  $i \neq N$  и  $j \neq N$ ;
7.  $i' = i + 1, j' = j - 1$  при  $i \neq N$  и  $j \neq 0$ ;
8.  $i' = i - 1, j' = j + 1$  при  $i \neq 0$  и  $j \neq N$ ;
9.  $i' = i - 1, j' = j - 1$  при  $i \neq 0$  и  $j \neq 0$ .

Вероятность того, что в популяции самцов  $A$  после некоторого раунда игры станет на одного игрока с первой стратегией больше (и, соответственно, на одного игрока со второй стратегией меньше), определяется как

$$T_{i \rightarrow i+1}^A(i, j) = \frac{1 - w + w\pi_1^A(j)}{1 - w + w\bar{\pi}^A(i, j)} \cdot \frac{i}{N} \cdot \frac{N - i}{N}. \quad (1.20)$$

Первые два множителя в формуле (1.20) определяют вероятность выбрать для размножения самца с первой стратегией, которая была введена в формуле (1.10). Третий множитель задает вероятность гибели самца со второй стратегией.

Вероятность того, что в популяции самцов станет на одного игрока со второй стратегией больше (на одного игрока с первой стратегией меньше), задается как

$$T_{i \rightarrow i-1}^A(i, j) = \frac{1 - w + w\pi_2^A(j)}{1 - w + w\bar{\pi}^A(i, j)} \cdot \frac{N - i}{N} \cdot \frac{i}{N}. \quad (1.21)$$

Вероятность того, что количество самцов с первой и, соответственно, со второй стратегией не изменится, определяется как

$$T_{i \rightarrow i}^A(i, j) = 1 - T_{i \rightarrow i+1}^A(i, j) - T_{i \rightarrow i-1}^A(i, j). \quad (1.22)$$

Вероятности перехода  $T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j)$ ,  $T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j)$  и  $T_{j \rightarrow j}^B(i, j)$  для популяции самок  $B$  определяются аналогичным образом:

$$T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j) = \frac{1 - w + w\pi_1^B(i)}{1 - w + w\bar{\pi}^B(i, j)} \cdot \frac{j}{N} \cdot \frac{N - j}{N}. \quad (1.23)$$

$$T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j) = \frac{1 - w + w\pi_2^B(i)}{1 - w + w\bar{\pi}^B(i, j)} \cdot \frac{N - j}{N} \cdot \frac{j}{N}. \quad (1.24)$$

$$T_{j \rightarrow j}^B(i, j) = 1 - T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j) - T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j). \quad (1.25)$$

Рассмотренные вероятности являются основными для построения матрицы перехода двумерного марковского процесса, описывающего эволюционную антогонистическую  $2 \times 2$  игру «Битва полов». Все остальные переходы невозможны, поэтому соответствующие вероятности перехода равны нулю.

Итак, стохастический процесс Морана задается следующей цепью Маркова:

$$\begin{aligned}
\tilde{p}^{m+1}(i', j') = & T_{i \rightarrow i}^A(i', j') \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i', j') \cdot \tilde{p}^m(i', j') + \\
& + T_{i \rightarrow i}^A(i', j' - 1) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i', j' - 1) \cdot \tilde{p}^m(i', j' - 1) + \\
& + T_{i \rightarrow i}^A(i', j' + 1) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i', j' + 1) \cdot \tilde{p}^m(i', j' + 1) + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i' - 1, j') \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i' - 1, j') \cdot \tilde{p}^m(i' - 1, j') + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i' + 1, j') \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i' + 1, j') \cdot \tilde{p}^m(i' + 1, j') + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i' - 1, j' - 1) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i' - 1, j' - 1) \cdot \tilde{p}^m(i' - 1, j' - 1) + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i' - 1, j' + 1) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i' - 1, j' + 1) \cdot \tilde{p}^m(i' - 1, j' + 1) + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i' + 1, j' - 1) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i' + 1, j' - 1) \cdot \tilde{p}^m(i' + 1, j' - 1) + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i' + 1, j' + 1) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i' + 1, j' + 1) \cdot \tilde{p}^m(i' + 1, j' + 1),
\end{aligned} \tag{1.26}$$

где  $m$  — номер раунда игры.

Уравнение (1.26) можно записать в компактном виде:

$$\tilde{p}^{m+1}(i', j') = \sum_{i, j} \tilde{T}(i, j, i', j') \cdot \tilde{p}^m(i, j), \tag{1.27}$$

где  $(i, j)$  — текущее состояние,  $(i', j')$  — состояние, в которое перейдет система после раунда игры,  $\tilde{T}(i, j, i', j')$  — элемент тензора перехода четвертого порядка, который определяется как

$$\begin{aligned}
\tilde{T}(i, j, i', j') = & T_{i \rightarrow i}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i} \cdot \delta_{j', j} + \\
& + T_{i \rightarrow i}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i} \cdot \delta_{j', j+1} + \\
& + T_{i \rightarrow i}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i} \cdot \delta_{j', j-1} + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i+1} \cdot \delta_{j', j} + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i-1} \cdot \delta_{j', j} + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i+1} \cdot \delta_{j', j+1} + \\
& + T_{i \rightarrow i+1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i+1} \cdot \delta_{j', j-1} + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j+1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i-1} \cdot \delta_{j', j+1} + \\
& + T_{i \rightarrow i-1}^A(i, j) \cdot T_{j \rightarrow j-1}^B(i, j) \cdot \delta_{i', i-1} \cdot \delta_{j', j-1},
\end{aligned} \tag{1.28}$$

где  $\delta$  — символ Кронекера.

Таким образом, один раунд игры можно представить как умножение матрицы состояния  $\tilde{\mathbf{p}}$  на тензор перехода четвертого порядка  $\tilde{\mathbf{T}}$  с элементами  $\tilde{T}(i, j, i', j')$ . Используя биекции  $u = (N + 1)i + j$  и  $v = (N + 1)i' + j'$ , можно представить матрицу  $\tilde{\mathbf{p}}$  как вектор  $\mathbf{p}$  с элементами  $p(u)$ , а тензор четвертого порядка  $\tilde{\mathbf{T}}$  преобразовать в двумерную матрицу перехода  $\mathbf{T}$  с элементами  $T(u, v)$  и задать цепь Маркова как

$$\mathbf{p}^{m+1} = \mathbf{T} \cdot \mathbf{p}^m, \quad (1.29)$$

где  $m$  — номер раунда игры.

## 1.5 Квазистационарное распределение вероятностей

Стационарные распределения вероятностей не всегда отражают характеристики переходного поведения случайных процессов. В конечной поглощающей цепи Маркова вероятность поглощения равна единице [69], однако время перехода в поглощающее состояние может быть весьма продолжительным, поэтому переходная динамика системы представляет самостоятельный интерес.

Распределение вероятностей на множестве переходных состояний поглощающей марковской цепи, которое отвечает эволюции случайного процесса до поглощения, называется квазистационарным распределением [73]. Квазистационарное распределение позволяет узнать, какова вероятность обнаружить систему в некотором переходном состоянии при условии, что поглощающее состояние еще не достигнуто.

Впервые вопрос о подобных состояниях был рассмотрен в 1947 году [74]. Пусть мы имеем дело со случайным процессом с поглощающим состоянием, то есть состоянием, которое система не может покинуть после того, как попала в него, при этом поглощение случается с вероятностью, равной единице. Тогда

каково распределение вероятностей в бесконечном пределе  $t \rightarrow \infty$  при условии, что поглощение не произойдет до времени  $t$ ?

К настоящему времени квазистационарные распределения актуальны не только в популяционной генетике и эволюционной теории игр [30; 75—77], но также, например, в квантовых системах [78] и стохастических сетях реакций [79]. Вместе с тем, такие состояния остаются изучены менее подробно, чем аттракторы.

Квазистационарные распределения являются связующим методологическим звеном между детерминированным описанием среднего поля и стохастическим подходом на основе идеологии цепей Маркова [80]. В частности, уравнения репликатора дают асимптотическое решение в виде либо устойчивого состояния равновесия (эволюционно стабильной стратегии), либо периодического цикла, либо хаотического аттрактора, в то время как в цепях Маркова асимптотический режим системы конечных популяций является состоянием поглощения. Связь между двумя подходами устанавливается с помощью квазистационарных распределений, и указывается, что в случае больших, но конечных популяций соответствующие квазистационарные распределения вероятностей будут локализованы вокруг решений репликаторных уравнений [80].

Существует несколько способов вычисления квазистационарных распределений. Остановимся на методе Дэррока и Сенеты [81; 82]. Необходимо удалить из матрицы перехода все поглощающие состояния и получить редуцированную матрицу перехода  $\mathbf{Q}$  из канонического разложения (1.19). Если редуцированная цепь Маркова эргодична, то существует единственное нормированное квазистационарное распределение  $\mathbf{q}$ , сумма элементов которого равна единице и которое является левым собственным вектором редуцированной матрицы перехода:

$$\mathbf{q} \cdot \mathbf{Q} = \lambda \cdot \mathbf{q}, \quad (1.30)$$

где  $\lambda$  — максимальное действительное собственное число. В силу теоремы Перрона–Фробениуса собственное число  $\lambda$  действительно, а вектор  $\mathbf{q}$  действителен и

неотрицателен, поскольку матрица  $\mathbf{Q}$  является вещественной квадратной матрицей с положительными элементами [72].

Уравнение (1.30) для вычисления квазистационарного распределения похоже на уравнение (1.18) для вычисления стационарного распределения. Собственное значение для стационарного распределения равно единице, а собственное значение  $\lambda$  для квазистационарного распределения меньше единицы (за счет того, что в матрице перехода  $\mathbf{T}$  сумма элементов каждой строки равна 1, а сумма элементов каждой строки матрицы  $\mathbf{Q}$  меньше единицы).

Собственное число  $\lambda$  называется параметром затухания марковской цепи, а значение  $1 - \lambda$  — это вероятность того, что система будет поглощена за один шаг. Время жизни квазистационарного распределения (время до перехода системы в поглощающее состояние) определяется через наибольшее собственное значение  $\lambda$  редуцированной матрицы перехода как

$$t_{life} = \frac{1}{1 - \lambda}. \quad (1.31)$$

Если матрица  $\mathbf{Q}$  не является эргодичной, то найти единственное квазистационарное распределение можно, удалив из матрицы  $\mathbf{Q}$  состояния, которые не являются полностью связанными, то есть из которых нельзя за конечное число шагов попасть во все оставшиеся состояния. После удаления таких состояний квазистационарное распределение определяется как собственный вектор вновь редуцированной матрицы перехода [82].

В случае рассматриваемой  $2 \times 2$  игры «Битва полов» пространство состояний двумерно, в связи с чем ранее было осуществлено преобразование тензора перехода четверного порядка  $\tilde{\mathbf{T}}$  к двумерной матрице перехода  $\mathbf{T}$ . В свою очередь, можно представить  $\mathbf{T}$  в канонической форме (1.19), вычислить одномерное квазистационарное распределение  $\mathbf{q}$ , а затем с помощью обратной биекции получить искомое двумерное квазистационарное распределение  $\mathbf{d}^{exact}$  на множестве переходных состояний системы  $(i, j)$ ,  $i, j \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ .

Проблемой реализации описанного метода является большое число состояний цепи Маркова, которое увеличивается с ростом размера популяций.

Например, в рассматриваемой игре «Битва полов» с  $N = 200$  число переходных состояний марковской цепи составляет  $(N - 1)^2 = 39601$ . Таким образом, при вычислении квазистационарного распределения как собственного вектора редуцированной матрицы перехода возникают существенные вычислительные сложности, а именно — при увеличении размера популяций требования к памяти компьютера для решения задачи поиска собственных чисел и векторов быстро возрастают.

Альтернативным подходом, который позволяет не только вычислить квазистационарное распределение, но и оценить переходную динамику, лежащую в его основе, является использование метода Монте-Карло в совокупности с процессом Морана. В этом случае квазистационарное распределение  $\mathbf{d}^{numerical}$  представляется в виде гистограммы размером  $(N - 1) \times (N - 1)$ , изначально состоящей из нулей. Получение результирующего квазистационарного распределения осуществляется путем многократного запуска стохастического процесса Морана из случайных начальных условий  $(i_0, j_0)$ ,  $i_0, j_0 \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ , поиска большого числа игровых траекторий, которые не вырождаются в течение длительного времени  $M$ , и записи участка этих траекторий  $(i_m, j_m)$  в гистограмму после переходного времени  $M_{tp} = M/8$ ,  $m = \overline{M_{tp}, M}$ . Другими словами, если на некотором раунде игры  $m = \overline{M_{tp}, M}$  система находится в состоянии  $(i_m, j_m)$ ,  $i_m, j_m \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ , то в позицию  $(i_m, j_m)$  гистограммы добавляется единица.

Количество раундов игры, в течение которых рассматриваются траектории, положено равным  $M = 500N$ . Время  $M$  на исследование системы пропорционально размеру популяций  $N$ , поскольку с увеличением  $N$  увеличивается количество состояний, которые может посетить система. После достижения заданного количества  $R$  невырожденных игровых траекторий выполняется нормировка гистограммы так, чтобы сумма всех элементов распределения была равна единице. Таким образом, квазистационарное распределение представляет собой функцию плотности вероятности (PDF, Probability Density Function) на множестве переходных состояний игровой модели.



Описанный способ лишен недостатка точного метода, связанного с ограничением памяти компьютера, и позволяет вычислять квазистационарное распределение для игр с любым размером популяций  $N$ . Полученное распределение  $\mathbf{d}^{numerical}$  является лишь приближенным, но чем больше игровых траекторий взято для усреднения, тем ближе это численное распределение к точному распределению  $\mathbf{d}^{exact}$ , полученному из поглощающей марковской цепи.

Относительная разница между двумя распределениями оценивалась с помощью следующей характеристики, основанной на норме матриц:

$$e = \frac{\|\mathbf{d}^{numerical} - \mathbf{d}^{exact}\|_2}{\|\mathbf{d}^{numerical}\|_2}. \quad (1.32)$$

Пример точного квазистационарного распределения  $2 \times 2$  антагонистической игры «Битва полов» с популяциями размером  $N = 200$  представлен на Рисунке 1.2а. Цветовая шкала обозначает значение вероятности, с которой популяции будут находиться в конкретном состоянии до поглощения. Переход от темно-синего к бордовому цвету соответствует увеличению вероятности.

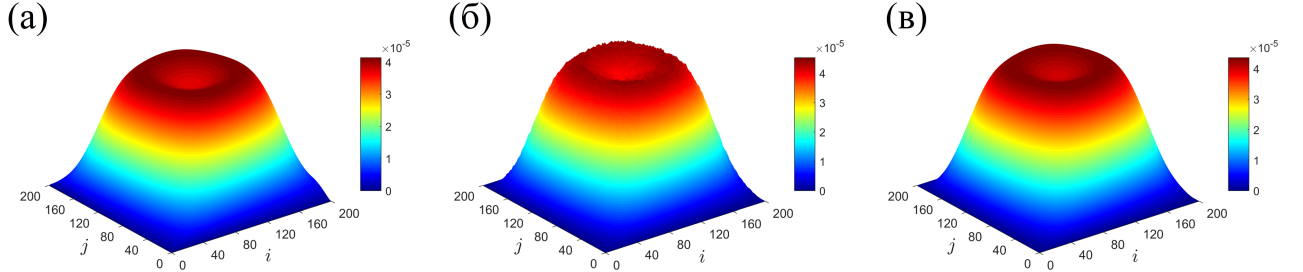


Рисунок 1.2 — Квазистационарное распределение вероятностей для игры «Битва полов» с популяциями размером  $N = 200$  и параметром силы отбора  $w = 0.3$ : (а) точное квазистационарное распределение, полученное из поглощающей цепи Маркова, (б) приближенное квазистационарное распределение, полученное усреднением по  $R = 10^4$  игровых траекторий, (в) приближенное квазистационарное распределение, полученное усреднением по  $R = 10^7$  игровых траекторий

Квазистационарное распределение представляет собой неунимодальное вероятностное распределение, имеющее форму замкнутого кратера с наиболее вероятной областью вокруг значений  $(i = N/2; j = N/2)$ , соответствующих состоянию равновесия по Нэшу и устойчивому состоянию равновесия детерминированных уравнений репликатора.

На Рисунках 1.26 и 1.2в для тех же параметров игры представлены квазистационарные распределения, полученные многократной симуляцией стохастического процесса Морана. Можно заметить, что большее число взятых для усреднения игровых траекторий  $R = 10^7$  (Рисунок 1.2в) позволяет достичь лучшего соответствия с точным распределением, нежели  $R = 10^4$  траекторий (Рисунок 1.26). При увеличении числа траекторий относительная разница распределений становится меньше ( $e = 0.0526$  для  $R = 10^4$  и  $e = 0.0521$  для  $R = 10^7$ ).

Таким образом, квазистационарные распределения, полученные путем усреднения по достаточно большому числу игровых траекторий, могут использоваться вместо точных распределений, что при большом размере популяций дает приемлемую альтернативу поиску собственных чисел и векторов больших матриц.

## 1.6 Метастабильные колебания и их свойства

Запуск стохастического процесса Морана из случайных начальных условий  $(i_0, j_0)$ ,  $i_0, j_0 \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$  позволяет получить отдельные игровые траектории, то есть проанализировать изменение числа игроков с первой (и, соответственно, со второй) стратегией поведения с течением времени.

На Рисунке 1.3 представлен пример типичной траектории  $2 \times 2$  антагонистической игры «Битва полов» со следующими параметрами: размер популяций  $N = 200$ , сила отбора  $w = 0.3$ .

Отдельные траектории игрового процесса представляют собой стохастические циклические колебания с конечным временем жизни (фиксации) вокруг состояния равновесия по Нэшу  $(N/2; N/2)$  (Рисунок 1.3а). Под временем жизни колебаний понимается количество раундов игры до перехода системы в одно из поглощающих состояний.

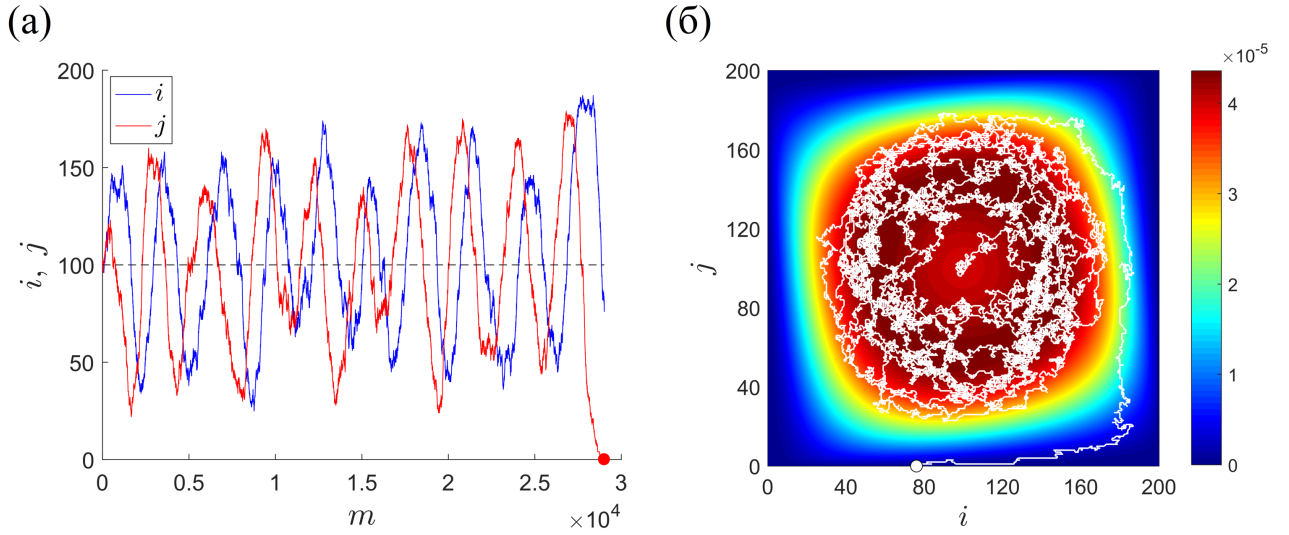


Рисунок 1.3 — Пример траектории игры «Битва полов»: (а) изменение числа игроков с первой стратегией в популяциях самцов и самок с течением времени; (б) игровая траектория, наложенная поверх квазистационарного распределения. Точками обозначен выход системы на поглощающую границу. Размер популяций равен  $N = 200$ , сила отбора равна  $w = 0.3$

На Рисунке 1.36 изображена игровая траектория, наложенная поверх соответствующего квазистационарного распределения. Область наибольшей вероятности на распределении (бордовая область) является метастабильным состоянием, поскольку, с одной стороны, притягивает траектории системы, с другой, — время, необходимое для перехода системы в это состояние, мало по сравнению с типичным временем выхода из указанной области [83—86]. Действительно, игровая траектория быстро сходится (менее чем за один период) к метастабильному состоянию, а затем долгое время (в среднем более десяти периодов) осциллирует в окрестности этого состояния до тех пор, пока флуктуации не уведут ее на поглощающую границу. В свою очередь колебания, наблюдаемые в системе, могут быть названы метастабильными, поскольку имеют конечное время жизни и заканчиваются переходом системы в поглощающее состояние.

В последнее время особое внимание отводится изучению роли стохастичности в циклической динамике популяций, а также реализации устойчивых колебаний в экологическом контексте [87—90]. Существуют эволюционные

игры, в которых циклическое поведение наблюдается в термодинамическом пределе, то есть в рамках репликаторных уравнений [91]. Напротив, в рассматриваемой эволюционной игре «Битва полов» вместо автоколебаний в среднеполевой модели репликатора существует устойчивое состояние равновесия. Полученные в диссертационной работе выводы можно рассматривать как продолжение результатов Маккейна и Ньюмана [92], которые указали на существование циклического поведения в модели «хищник-жертва» с конечным размером популяций, в то время как соответствующая аппроксимация среднего поля аналогично характеризовалась единственным устойчивым состоянием равновесия. Их главный вывод заключался в том, что за появление цикличности отвечают демографическая стохастичность и дискретный характер событий рождения, смерти и хищничества.

Игра «Битва полов» представляет собой стохастический (случайный) процесс, каждая конкретная реализация которого зависит от вероятностного подхода к обновлению состава популяций. Также конечное число частиц (в данном случае — конечное число особей в популяциях) всегда приводит к шуму, который является внутренним для системы [93]. Известно, что наличие шума может приводить к возникновению новых режимов в нелинейных системах — индуцированных шумом незатухающих колебаний, которые не наблюдаются в детерминированной системе [94].

Наблюдаемые метастабильные колебания состава популяций характеризуются свойствами, присущими автоколебательным системам [95]. Во-первых, существует некоторое предельное множество (метастабильное состояние), притягивающее для всех траекторий системы. Аналог кратерообразного распределения вероятностей, которое было получено для игры (Рисунок 1.2), можно наблюдать в стохастическом автогенераторе [93]. Особенность рассматриваемой системы заключается в том, что подобное распределение является квазистационарным, а не стационарным и стохастические автоколебания являются лишь переходными на пути к асимптотическому состоянию равновесия (состоянию поглощения). Во-вторых, режим колебаний устанавливается для широкого класса

начальных условий, из которых начинается игра. В-третьих, подкачка энергии в систему происходит от внутреннего источника шума. Таким образом, об антагонистической  $2 \times 2$  игре «Битва полов» с популяциями конечного размера можно говорить как о стохастической автоколебательной системе.

Для наблюдаемых стохастических переходных (метастабильных) колебаний может быть вычислено среднее время жизни, то есть число раундов игры до поглощения. Значительная длительность таких колебаний позволяет также надлежащим образом определить их средний период, среднюю частоту и мгновенную фазу. Средние характеристики системы вычисляются с помощью метода Монте-Карло путем усреднения по большому числу стохастических игровых траекторий, каждая из которых начинается из случайных начальных условий и рассматривается до поглощения или в течение ограниченного числа раундов игры  $M$ .

Среднее время жизни метастабильных колебаний определяется следующим образом:

$$\langle t_{life} \rangle = \frac{1}{R} \sum_{r=1}^R t_r, \quad (1.33)$$

где  $t_r$  — количество раундов игры, которые траектория  $r$  прошла до поглощения,  $R$  — число стохастических игровых траекторий, взятых для усреднения.

Средний период, средняя частота и мгновенная фаза колебаний рассчитываются с использованием метода событий-маркеров, который является аналогом метода отображений Пуанкаре и подходит для систем, подверженных влиянию шумов [96—98]. В качестве события-маркера рассматривается пересечение игровой траекторией текущей линии  $j^* = N/2$  только в одном направлении, а именно сверху-вниз. Интервал между двумя такими событиями соответствует одному полному колебанию.

Для каждой игровой траектории  $r$  вычисляется последовательность времен событий-маркеров, то есть времен пересечения текущей:  $m_k, k = 1, 2, 3, \dots$ . Моменты пересечения рассчитываются после переходного времени  $M_{tp} = M/8$  в течение длительного времени наблюдения  $M_{obs}$ , где  $M = 500N$ ,  $M_{tp} + M_{obs} = M$ ,

$M_{tp} < M_{obs}$ . Учет переходного времени необходим для того, чтобы траектория успела уйти от начальной точки и перейти в метастабильное состояние. Важным условием для вычисления периода, частоты и фазы колебаний является рассмотрение только тех траекторий, которые не вырождаются за время  $M$ , в противном случае длительность траектории считается недостаточной для усреднения.

Средний период колебаний вычисляется по числу циклов за большой промежуток времени как

$$\langle T \rangle = \frac{1}{R} \sum_{r=1}^R \langle T \rangle_r = \frac{1}{R} \sum_{r=1}^R \frac{m_{n_r} - m_{1_r}}{n_r - 1}, \quad (1.34)$$

где  $\langle T \rangle_r$  — средний период игровой траектории  $r$ ,  $m_{1_r}$  и  $m_{n_r}$  — моменты времени первого и последнего пересечения траекторией  $r$  секущей линии  $j^* = N/2$  в направлении сверху-вниз,  $n_r$  — количество возвратов траектории  $r$  на секущую линию за время наблюдения  $M_{obs}$ ,  $R$  — число игровых траекторий, взятых для усреднения.

В свою очередь средняя наблюдаемая частота системы определяется как

$$\langle \Omega \rangle = \frac{2\pi}{\langle T \rangle}. \quad (1.35)$$

Мгновенная фаза колебаний отдельной игровой траектории вычисляется после переходного времени  $M_{tp}$  в течение  $M_{obs}$  раундов игры как

$$\Phi(m) = 2\pi \frac{m - m_k}{m_{k+1} - m_k} + 2\pi k, \quad (1.36)$$

где  $m_k$  — это время (номер раунда игры), когда траектория пересекла секущую линию в  $k$ -й раз,  $m_k \leq m < m_{k+1}$ ,  $k = 1, 2, 3, \dots$

Ниже представлены зависимости характеристик переходной (метастабильной) динамики системы от параметров игры (размера популяций  $N$  и силы отбора  $w$ ). Прежде всего, было рассмотрено, как изменяется форма квазистационарного распределения при изменении размера популяций (сила отбора фиксирована и равна  $w = 0.3$ ).

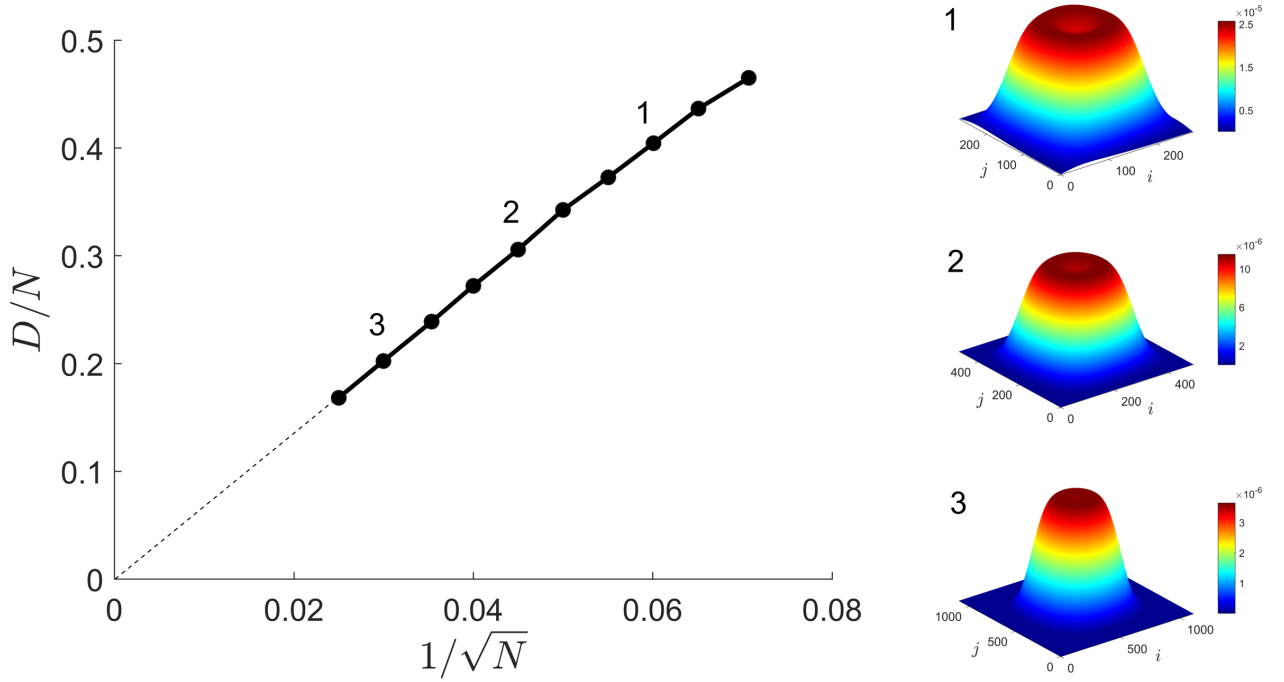


Рисунок 1.4 — Зависимость относительного диаметра метастабильного состояния игры «Битва полов» от размера популяций. Пунктирная линия представляет собой аппроксимацию на бесконечный размер популяций. На правой панели изображены квазистационарные распределения для (1)  $N = 277$ , (2)  $N = 494$  и (3)  $N = 1112$ . Параметр силы отбора равен  $w = 0.3$

На Рисунке 1.4 приведена зависимость относительного диаметра  $D/N$  метастабильного состояния (то есть диаметра кратера квазистационарного распределения) от  $1/\sqrt{N}$ , а также примеры некоторых квазистационарных распределений. При увеличении размера популяций область наиболее вероятных состояний системы сжимается к центру, все дальше от поглощающих границ и все ближе к состоянию равновесия по Нэшу ( $N/2; N/2$ ).

Диаметр кратера распределений изменяется обратно пропорционально квадратному корню из размера популяций. В пределе бесконечного числа особей в популяциях,  $N \rightarrow \infty$ , диаметр стремится к нулю и соответствующее распределение вероятностей становится унимодальным.

Таким образом, при увеличении размера популяций наблюдается переход от вероятностного распределения, имеющего форму замкнутого кратера, к унимодальному распределению, что может интерпретироваться как стохастическая бифуркация Андронова-Хопфа [99—104].

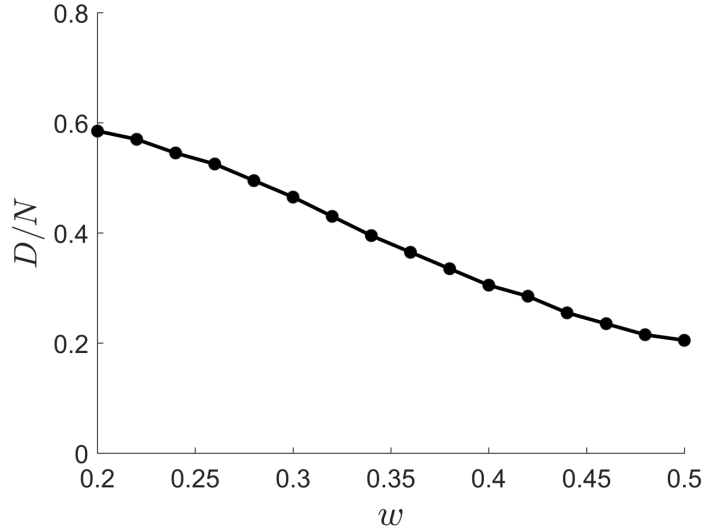


Рисунок 1.5 — Зависимость относительного диаметра метастабильного состояния игры «Битва полов» от значения параметра силы отбора. Размер популяций равен  $N = 200$

На Рисунке 1.5 представлена зависимость относительного диаметра метастабильного состояния от параметра силы отбора  $w$ . Размер популяций был фиксирован и равен  $N = 200$ . Можно заметить, что увеличение значения силы отбора приводит к уменьшению диаметра кратера соответствующих квазистационарных распределений.

Поскольку отдельные колебания в системе осуществляются вдоль кратера квазистационарного распределения (Рисунок 1.3), то диаметр кратера можно интерпретировать как среднюю амплитуду колебаний и, соответственно, при изменении размера популяций и/или силы отбора средняя амплитуда колебаний будет изменяться аналогично диаметру распределений.

Далее для различных параметров игры «Битва полов» было вычислено время жизни метастабильной динамики системы, то есть время до перехода в поглощающее состояние. Графики зависимости времени жизни от размера популяций и силы отбора представлены на Рисунке 1.6. Можно заметить, что наблюдается полное соответствие между точным временем жизни квазистационарного распределения, вычисленным по формуле (1.31) с помощью параметра затухания марковской цепи  $\lambda$  (красные точки на Рисунке 1.6), и средним временем жизни метастабильных колебаний, вычисленным по формуле (1.33) путем



усреднения по  $10^5$  игровых траекторий (черная кривая на Рисунке 1.6). Данный факт также подтверждает согласование двух подходов для исследования эволюционных игр.

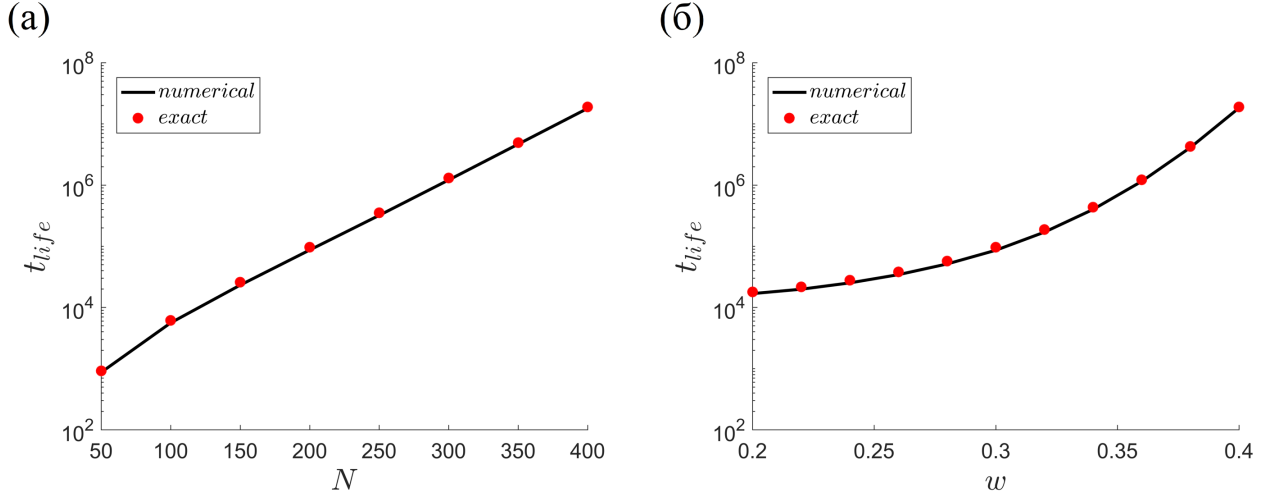


Рисунок 1.6 — Время жизни метастабильной динамики игры «Битва полов» в зависимости от (а) размера популяций при фиксированной силе отбора  $w = 0.3$ , (б) силы отбора при фиксированном размере популяций  $N = 200$ . Черные кривые соответствуют значениям, полученным путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий. Красные точки соответствуют точным значениям времени жизни, полученным из поглощающей цепи Маркова

Время жизни системы двух антагонистических популяций увеличивается при увеличении размера популяций, причем экспоненциально (Рисунок 1.6a). Подобная экспоненциальная зависимость демонстрировалась ранее в симметричных играх двух игроков [105], а также непосредственно для рассматриваемой несимметричной игры «Битва полов», но для небольших размеров популяций (до 160 игроков) [30]. Увеличение времени жизни наблюдается и при увеличении параметра силы отбора (Рисунок 1.6б).

Далее обратимся к таким характеристикам колебаний, как частота и фаза. Рисунок 1.7 демонстрирует изменение средней частоты метастабильных колебаний в зависимости от параметров игры. Наблюдается разнонаправленное изменение средней частоты: при увеличении размера популяций средняя частота колебаний уменьшается (Рисунок 1.7a), а при увеличении силы отбора, наоборот, увеличивается (Рисунок 1.7б).

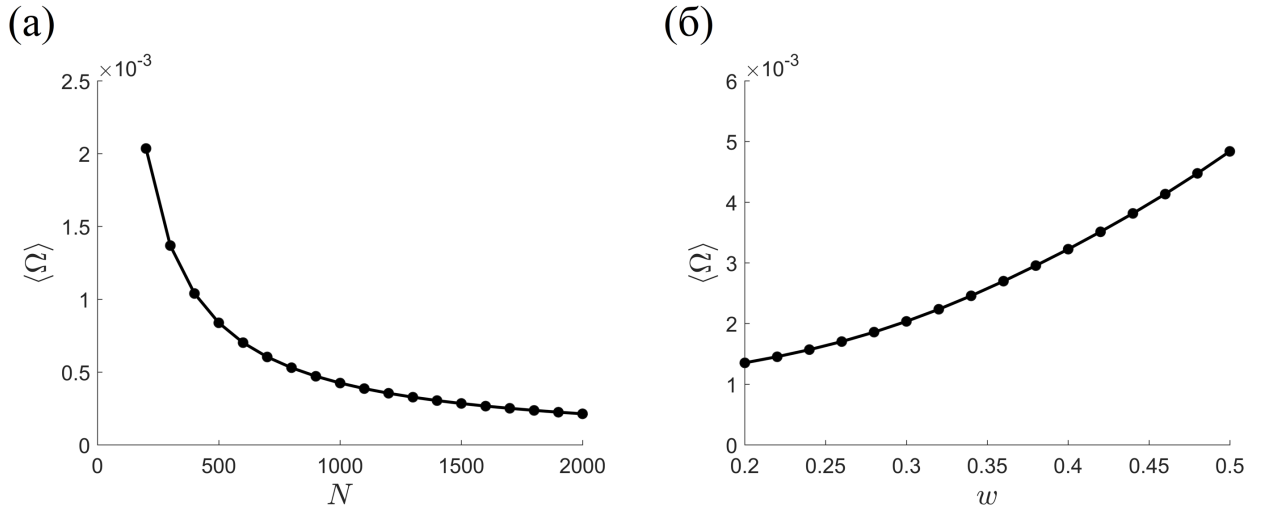


Рисунок 1.7 — Средняя частота метастабильных колебаний игры «Битва полов» в зависимости от (а) размера популяций при фиксированной силе отбора  $w = 0.3$ , (б) силы отбора при фиксированном размере популяций  $N = 200$ . Средние частоты получены путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий

Мгновенные фазы колебаний пяти отдельных стохастических игровых траекторий представлены на Рисунке 1.8.

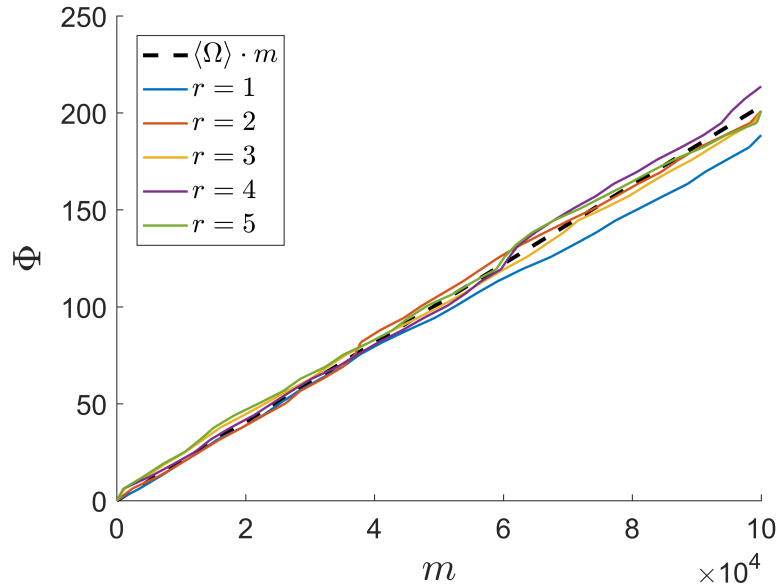


Рисунок 1.8 — Мгновенная фаза метастабильных колебаний в зависимости от времени для пяти траекторий игры «Битва полов»,  $r$  — номер траектории. Черная пунктирная линия соответствует зависимости  $\langle \Omega \rangle \cdot m$ , где  $\langle \Omega \rangle$  — средняя частота колебаний, усредненная по  $R = 10^5$  игровых траекторий,  $m$  — номер раунда игры. Размер популяций равен  $N = 200$ , сила отбора равна  $w = 0.3$

Хотя фаза стохастических метастабильных колебаний также совершает флуктуации, она имеет хорошо выраженную линейную зависимость и является монотонной функцией времени. Фазы колебаний отдельных игровых траекторий согласуются с зависимостью  $\langle \Omega \rangle \cdot t$ , где  $\langle \Omega \rangle$  — средняя частота колебаний,  $t$  — номер раунда игры, что подтверждает корректность определения фазы, а также указывает на то, что характер метастабильной динамики игры схож с динамикой стохастических автоколебаний.

## 1.7 Выводы по первой главе

В данной главе детально исследована  $2 \times 2$  антагонистическая эволюционная игра «Битва полов» со стационарными значениями платежей. Показано, что детерминированные уравнения репликатора, полученные в приближении бесконечного размера популяций, демонстрируют устойчивое состояние равновесия, которое отвечает сосуществованию в равных долях поведенческих стратегий как в мужской, так и в женской популяции. Однако динамика эволюционной игры конечных популяций существенно отличается от динамики репликатора.

Аттракторами конечномерной системы являются поглощающие состояния, в которых выживает только одна из стратегий поведения. Популяции неизбежно попадают в поглощающее состояние, но до поглощения в системе устанавливаются длительные метастабильные колебания — переходные циклические колебания числа игроков с первой и второй стратегией вокруг состояния равновесия по Нэшу. Обнаруженные колебания являются самоподдерживающимися, а их характеристики не зависят от начального состояния игры, а определяются ее параметрами, такими как размер популяций и сила отбора.

Было дано систематическое описание свойств квазистационарных распределений и наблюдаемых метастабильных колебаний в зависимости от

параметров игры. Квазистационарное распределение вероятностей на множестве состояний системы, отражающее эволюционную динамику системы до поглощения, имеет форму замкнутого кратера с локальным минимумом в состоянии равновесия по Нэшу. Диаметр кратера квазистационарного распределения уменьшается при увеличении размера популяций и в пределе бесконечного числа особей стремится к нулю, что может интерпретироваться как стохастическая бифуркация Андронова-Хопфа.

Время жизни переходной динамики, другими словами, время до поглощения, значительно увеличивается при увеличении размера популяций и параметра силы отбора. Средняя частота колебаний также зависит от параметров игры и уменьшается или, наоборот, увеличивается с ростом числа игроков и силы отбора соответственно.

## Глава 2. Вынужденная синхронизация колебаний в эволюционной игре с периодически модулированными параметрами

Синхронизация колебаний, то есть подстройка ритмов колебательных систем, хорошо изучена в случае регулярных, зашумленных и хаотических автоколебаний. Одним из типов синхронизации является синхронизация колебаний внешней силой — вынужденная синхронизация. В этом режиме автоколебательная система, подвергнутая однонаправленному воздействию внешнего сигнала, генерирует колебания с частотой этого сигнала.

Первый случай вынужденной синхронизации был продемонстрирован Б. Ван дер Полем и Э. В. Эплтоном в 1920-х годах на примере триодного генератора, находящегося под воздействием слабой внешней силы [106; 107]. Дальнейшее развитие теория внешней синхронизации получила в работах А. А. Андропова и А. А. Витта [108].

Помимо рассмотрения регулярных автоколебаний поднимались вопросы о влиянии шума на нелинейные динамические системы и синхронизацию, которые одними из первых исследовали Р. Л. Стратонович [109], А. Н. Малахов [110] и С. М. Рытов [111]. Также стоит отметить работы В. С. Анищенко, который помимо рассмотрения динамических и хаотических систем исследовал стохастические системы и их синхронизацию [112; 113].

К настоящему времени существует большое число монографий и книг, описывающих основополагающие концепции теории синхронизации [93; 96; 114—118].

В качестве примера вынужденной синхронизации колебаний можно привести синхронизацию внутренних биологических ритмов сигналами окружающей среды, такими как освещенность и температура [96]. Также известны случаи синхронного изменения концентрации инсулина в крови человека при периодическом изменении концентрации глюкозы [119], синхронизации нервных электрочувствительных клеток рыбы веслоноса слабым внешним воздействием

[120], синхронизации частоты сердечных сокращений с помощью последовательности световых и звуковых импульсов [121] и многие другие.

Несмотря на глубокое понимание синхронизации регулярных и хаотических колебаний, возникающих в асимптотическом режиме, мало что известно о синхронизации переходных колебаний (метастабильных колебаний, колебаний с конечным временем жизни, при том что система в итоге приходит в поглощающее состояние), характерных, в частности, для рассматриваемой  $2 \times 2$  антагонистической эволюционной игры. В связи с этим особый интерес представляет рассмотрение динамики игры в условиях внешнего воздействия и требуемое обобщение классического понятия синхронизации на рассматриваемый случай. Как было показано в первой главе, для метастабильных колебаний состава популяций можно определить характерную частоту и фазу. В этой связи постановка задачи о синхронизации такой системы внешним периодическим сигналом является уместной.

В данной главе предложена модификация модели игры на случай периодически модулированных параметров (платежей), которая описывает систему с мультипликативным гармоническим сигналом. Модуляция параметров позволяет задать периодическое изменение стратегий поведения игроков, то есть предпочтений в выборе партнера в зависимости от условий внешней окружающей среды, что соответствует условиям реальной популяционной динамики многих биологических видов. Такие понятия, как периодическая модуляция параметров игры, мультипликативный гармонический сигнал, периодический сигнал и внешнее воздействие (сила), используются далее как синонимы.

В результате показана возможность частотной и фазовой синхронизации метастабильных колебаний состава популяций, а также продемонстрировано, что в зависимости от наличия или отсутствия синхронизации свойства колебаний (амплитуда и время жизни) ведут себя по-разному при изменении параметров внешнего воздействия.

В разделе 2.1 представлена модель  $2 \times 2$  эволюционной игры «Битва полов» с периодически изменяющимися параметрами, что описывает влияние внешней окружающей среды на изменение сезонных предпочтений в выборе партнера.

В разделе 2.2 описываются критерии частотной и фазовой синхронизации, а также демонстрируется возможность вынужденной синхронизации метастабильных колебаний мультипликативным гармоническим сигналом.

В разделе 2.3 приводятся значения количественных характеристик фазовой синхронизации, которые дополнительно иллюстрируют вынужденную синхронизацию метастабильных колебаний.

Раздел 2.4 посвящен исследованию свойств метастабильной динамики рассматриваемой игровой модели, таких как форма квазистационарного распределения (и, соответственно, амплитуда колебаний) и время жизни в зависимости от амплитуды и частоты гармонического сигнала, воздействующего на систему.

В разделе 2.5 изложены выводы по главе.

Основные результаты, представленные во второй главе, опубликованы в работах [122—124]. Вычислительные эксперименты проведены с использованием разработанной и зарегистрированной программы для ЭВМ [22].

## 2.1 Периодическая модуляция параметров игры

Постановка задачи о периодическом внешнем воздействии на популяционную колебательную динамику эволюционных игровых моделей обоснована не только возможностью организовать искусственное воздействие на популяции живых систем в рамках эксперимента, но и реальными поведенческими особенностями, наблюдаемыми в природных условиях. Известно, что у многих биологических видов стратегии выбора партнера и родительской заботы не постоянны, а зависят от времени года и условий окружающей среды [125—130].

Так, например, самки морской рыбы двупятнистого бычка *Gobiusculus flavescens* изменяют свои предпочтения в течение сезона размножения: в начале сезона (май) самки предпочитают более крупных самцов, однако чуть позже (июнь) размер самцов перестает играть значимую роль для самок [125].

К концу сезона размножения самцы птиц ошейниковой мухоловки *Ficedula albicollis*, которые имеют большое белое пятно на голове, меняют свое поведение и направляют больше ресурсов на родительскую заботу о потомстве, что, в свою очередь, приводит к тому, что в конце сезона самки предпочитают самцов с более крупным белым пятном [126].

Предпочтения самок краба-скрипача *Uca mjoebergi* также зависят от времени года: самки летом в большей степени, чем зимой, предпочитают самцов с большим размером клешней, что вероятнее всего связано с сезонной разницей в ценности размера норы, температура в которой влияет на скорость развития личинок [127].

Предпочтения самцов в выборе партнерши изучаются менее интенсивно, потому что, как правило, самки более разборчивы в выборе партнера [128]. Однако при определенных обстоятельствах самцы многих видов также проявляют сезонные брачные предпочтения. Например, самцы рыб парусной молли *Poecilia latipinna* в зависимости от сезона предпочитают вместо самок своего вида самок близкородственного однополого вида *Poecilia formosa* [129].

Также, например, известно, что уровень гормональной активности, стратегии ухаживания и выбор партнера ящериц *Anolis Carolinensis* как у самок, так и у самцов регулируются температурой окружающей среды и длиной светового дня, и, следовательно, сильно зависят от времени года [130].

В рамках эволюционной игры «Битва полов» внешнее воздействие окружающей среды на изменение стратегий поведения и предпочтений в выборе партнера может быть смоделировано путем введения периодически изменяющихся платежей.

В первой главе была исследована  $2 \times 2$  антагонистическая эволюционная игра со стационарными платежами, которые равны  $a_{11} = a_{22} = b_{12} = b_{21} = 1$



и  $a_{12} = a_{21} = b_{11} = b_{22} = -1$ . В данной главе рассматривается игра с периодически модулированными платежами:

$$\tilde{a}_{11}(m) = a_{11} \cdot (1 + \varepsilon \cdot \cos(\omega \cdot m)), \quad (2.1)$$

$$\tilde{b}_{22}(m) = b_{22} \cdot (1 + \varepsilon \cdot \cos(\omega \cdot m)), \quad (2.2)$$

где  $m$  — номер раунда игры,  $\varepsilon$  — амплитуда периодической модуляции,  $\omega$  — частота периодической модуляции. Остальные платежи оставлены без изменений.

Модель игры с периодически модулированными параметрами представляет собой систему, находящуюся под воздействием мультипликативного гармонического сигнала, в которой наряду со стандартным аддитивным заданием внешнего периодического воздействия также можно наблюдать явление вынужденной синхронизации колебаний [131; 132].

На протяжении всей главы параметр силы отбора был зафиксирован и равен  $w = 0.3$ . За исключением некоторых указанных случаев размер популяций был задан равным  $N = 200$ .

## 2.2 Критерии синхронизации колебаний: захват частоты и фазы

В качестве рабочей гипотезы примем, что синхронизация метастабильных колебаний может быть описана в терминах захвата частоты и фазы. Далее рассматривается только синхронизация порядка 1:1, при этом эффект синхронизации колебаний в конечномерных эволюционных играх рассматривается с точки зрения различных критериев синхронизации, применяемых в случае стохастических и хаотических колебаний [96; 97; 117].

В качестве условия захвата частоты для 1:1 синхронизации стохастических переходных колебаний, наблюдаемых в рассматриваемой игре, используем

приближенное совпадение наблюдаемой средней частоты колебаний  $\langle \Omega \rangle$  и частоты периодической модуляции  $\omega$  в некотором диапазоне частотных расстроек:

$$\langle \Omega \rangle - \omega \approx 0. \quad (2.3)$$

Отметим, что в случае регулярных автоколебаний, если амплитуда периодической модуляции фиксирована, то наблюдаемая средняя частота колебаний  $\langle \Omega \rangle$  в системе с модуляцией будет зависеть от начальной расстройки частот  $\langle \Omega_0 \rangle - \omega$ , которая представляет собой разность между собственной (автономной) частотой системы  $\langle \Omega_0 \rangle$  и частотой модуляции  $\omega$ . Если частотная расстройка мала, то даже малая амплитуда модуляции может способствовать захвату частоты, но чем больше расстройка, тем большее значение амплитуды модуляции требуется для синхронизации.

Условие захвата фазы подразумевает ограниченную во времени разность фаз:

$$|\varphi(m)| = |\Phi(m) - \omega \cdot m| < const, \quad (2.4)$$

где  $\varphi(m) = \Phi(m) - \omega \cdot m$  — разность фаз,  $\Phi(m)$  — мгновенная фаза метастабильных колебаний,  $\omega \cdot m$  — фаза периодической модуляции (начальная фаза положена равной нулю),  $const$  — некоторая константа.

Вследствие наличия внутреннего шума в системе фаза совершает случайные блуждания, накапливаются малые смещения фазы, и фаза больше не является строгой линейной функцией времени  $\langle \Omega \rangle \cdot m$ , которая наблюдалась бы в системе без шума. В теории синхронизации это явление называется диффузией фазы и означает, что колебания не являются строго периодическими.

Случайность в системе приводит в свою очередь и к флуктуациям разности фаз  $\varphi(m)$ , которая, однако, в синхронном состоянии остается ограниченной и колеблется вокруг некоторого постоянного значения [96; 117]. Эти почти стационарные флуктуации могут прерываться фазовыми сдвигами, когда разность фаз быстро изменяется на  $2\pi$ , поэтому соотношение (2.4) становится справедливым только в течение конечных интервалов времени. Поведение разности

фаз, таким образом, содержит чередующиеся участки фазовой синхронизации и короткие участки проскоков, которые сопровождаются быстрым увеличением или уменьшением разности фаз на  $2\pi$ .

Характерным свойством стохастических систем является размытый переход между синхронными и несинхронными состояниями [96; 117]. В этом случае определение синхронизации требует использования иной характеристики, а именно статистического аналога захвата фазы. Если система синхронизована, то фаза колебаний будет определенным образом соотноситься с фазой сигнала и синхронизация будет определяться в статистическом смысле по появлению выраженного пика на распределении циклической разности фаз  $\Psi(m)$  [96—98; 109; 133], которая задается как

$$\Psi(m) = \varphi(m) \bmod 2\pi, \quad (2.5)$$

где  $\bmod$  — это операция взятия остатка от деления.

Еще одним полезным инструментом для проверки фазовой синхронизации является так называемая фазовая стробоскопия. Стробоскопический метод подразумевает вычисление фазы колебаний в стробоскопические моменты времени  $m_q = (2\pi q)/\omega$ ,  $q = 1, 2, \dots$ , то есть когда фаза модуляции принимает фиксированное значение (каждый период модуляции). Для визуализации используется синхрограмма [96; 133; 134], то есть график  $\psi(m_q)$  в зависимости от  $m_q$ , где

$$\psi(m_q) = \frac{1}{2\pi}(\Phi(m_q) \bmod 2\pi). \quad (2.6)$$

При фазовой синхронизации порядка 1:1 синхрограмма будет содержать одну горизонтальную полосу.

Установление режима частотной синхронизации метастабильных колебаний  $2 \times 2$  эволюционной игры «Битва полов» продемонстрировано на Рисунке 2.1, на котором приведены кривые зависимости относительной разности частот  $(\langle\Omega\rangle - \omega)/\langle\Omega\rangle$  от частоты модуляции  $\omega$  для различных значений амплитуды модуляции  $\varepsilon$  и размера популяций  $N$ . Относительная разность частот используется вместо разности частот  $\langle\Omega\rangle - \omega$  поскольку, например, для

$N = 200$  частоты системы (Рисунок 1.7) и, соответственно, частоты модуляции принимают значения порядка  $10^{-3}$ , что не позволяет в должной мере по разности  $\langle \Omega \rangle - \omega$  определить области совпадения частот.

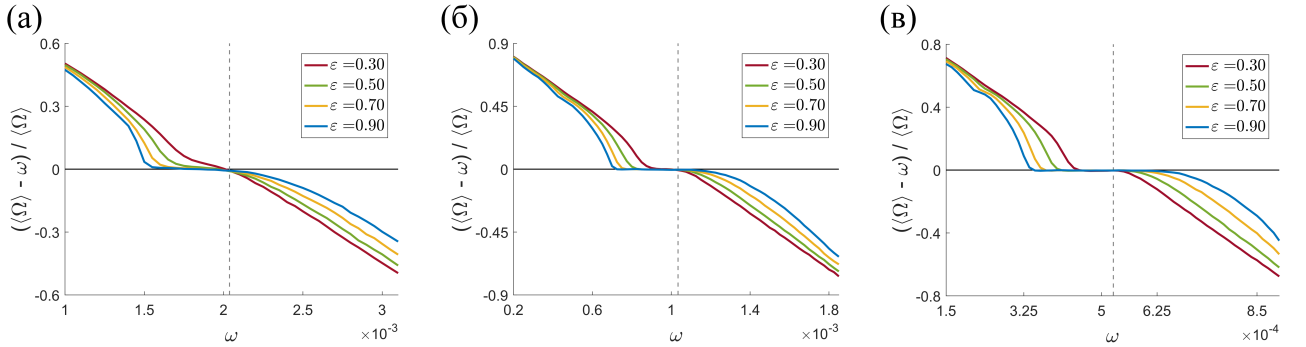


Рисунок 2.1 — Зависимость относительной разности средней частоты метастабильных колебаний и частоты периодической модуляции от частоты периодической модуляции для игры с размером популяций (а)  $N = 200$ , (б)  $N = 400$  и (в)  $N = 800$ . Пунктирные линии соответствуют собственным частотам систем. Средние частоты колебаний получены путем усреднения по  $R = 10^4$  игровых траекторий

На графиках видно, что существует область, внутри которой разность частот близка к нулю, а именно — область захвата частоты, которая является индикатором частотной синхронизации колебаний. При этом область захвата частоты увеличивается при увеличении амплитуды модуляции. Также степень синхронизации зависит и от размера популяций. Например, сигнал с небольшой амплитудой  $\varepsilon = 0.3$  (бордовые кривые на графиках) не способен синхронизировать колебания популяций размером  $N = 200$  (Рисунок 2.1а), но способствует синхронизации популяций большего размера ( $N = 400$  и  $N = 800$  на Рисунках 2.1б и 2.1в, соответственно).

В отличие от классической картины синхронизации регулярных квазигармонических колебаний, интервал захвата частоты сильно асимметричен в пользу частот, меньших, чем собственная частота системы, особенно для популяций небольшого размера. По мере увеличения как размера популяций, так и амплитуды воздействующего сигнала, интервал синхронизации становится все более симметричным.

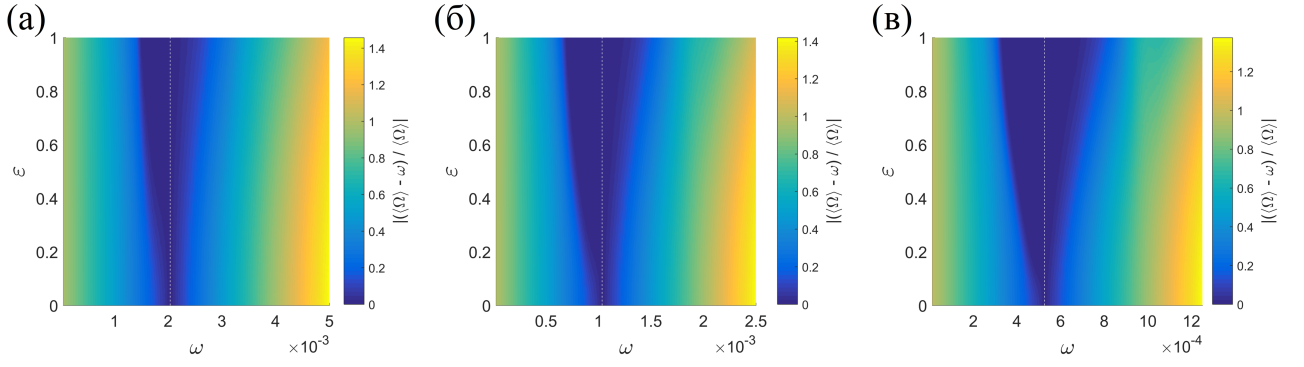


Рисунок 2.2 — Модуль относительной разности средней частоты метастабильных колебаний и частоты периодической модуляции на плоскости амплитуды и частоты модуляции для игры с размером популяций (а)  $N = 200$ , (б)  $N = 400$  и (в)  $N = 800$ . Области синхронизации (языки Арнольда), внутри которых разность частот близка к нулю, обозначены темно-синим цветом. Белые пунктирные линии соответствуют собственным частотам систем. Средние частоты колебаний получены путем усреднения по  $R = 10^4$  игровых траекторий

На Рисунке 2.2 в виде областей синхронизации (языков Арнольда) на плоскости амплитуды и частоты периодической модуляции представлены результаты обширных численных экспериментов по исследованию вынужденной синхронизации метастабильных колебаний. Цветовая шкала на графиках обозначает модуль относительной разности частот, темно-синий цвет соответствует практически полному равенству частот (модуль относительной разности частот близок к нулю с точностью до  $10^{-2}$ , при этом средняя частота колебаний совпадает с частотой модуляции с точностью до  $10^{-5}$ ), то есть области синхронизации.

Наблюдаются свойства области синхронизации, общие для большинства автоколебательных систем [96], — увеличение интервала синхронизации при увеличении амплитуды модуляции и касание к оси абсцисс, что означает, что сколь угодно малая сила способна синхронизовать колебания в случае нулевой частотной расстройки. Нетривиальным свойством является то, что область синхронизации асимметрична и смещена в область частот, меньших, чем собственная частота системы.

Еще одним критерием синхронизации является захват фазы колебаний. На Рисунке 2.3 представлены распределения циклической разности фаз (между фазой метастабильных колебаний и фазой периодической модуляции) для фиксированного значения амплитуды модуляции  $\varepsilon = 0.5$  и разных значений частоты модуляции  $\omega$ .

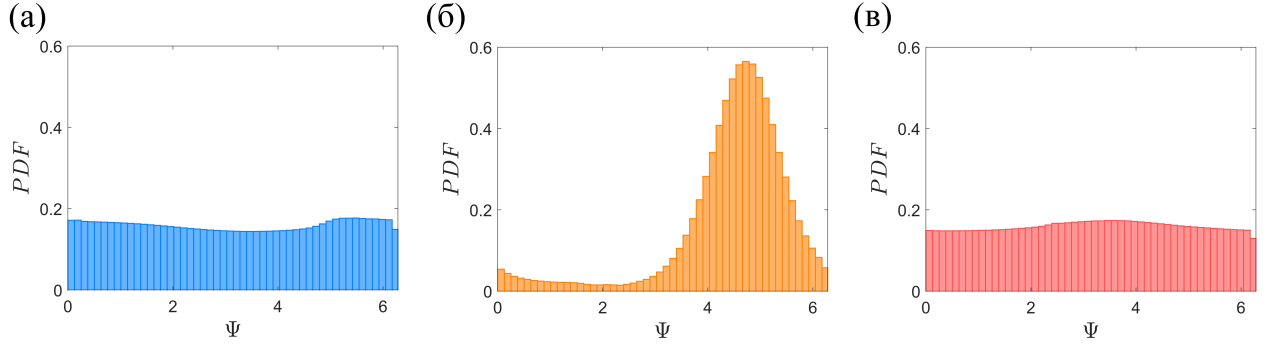


Рисунок 2.3 — Распределения циклической разности фаз (PDF — Probability Density Function) для игры с периодической модуляцией, амплитуда которой равна  $\varepsilon = 0.5$ , а частота изменяется: (а)  $\omega = 0.0005$ , (б)  $\omega = 0.0018$ , (в)  $\omega = 0.0045$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Мгновенная разность фаз вычислена для  $R = 10^4$  игровых траекторий

В случае, когда частота колебаний захвачена (Рисунок 2.3б), фаза колебаний определенным образом соотносится с фазой модуляции и распределение имеет ярко выраженный максимум, который является индикатором фазовой синхронизации. Напротив, при большой расстройке частот (Рисунки 2.3а и 2.3в) распределение циклической разности фаз близко к равномерному, что указывает на отсутствие синхронизации.

На Рисунке 2.4 продемонстрированы распределения циклической разности фаз для фиксированного значения частоты модуляции  $\omega = 0.0018$ , взятой из области синхронизации, и разных значений амплитуды модуляции  $\varepsilon$ . На графиках видно, что при увеличении амплитуды периодического сигнала пик на распределении становится более отчетливым, что свидетельствует об увеличении длительности промежутков постоянной разности фаз.

Остановимся далее на результатах стробоскопического анализа фазы колебаний. Синхрограмма, то есть график значений фазы колебаний, вычисленной в

стробоскопические моменты времени, содержит четкую горизонтальную полосу в режиме синхронизации (Рисунок 2.5а), в отличие от плохо структурированного графика в асинхронном режиме (Рисунок 2.5б). Данные наблюдения дополнительно подтверждают результаты, полученные при анализе распределений циклической разности фаз.

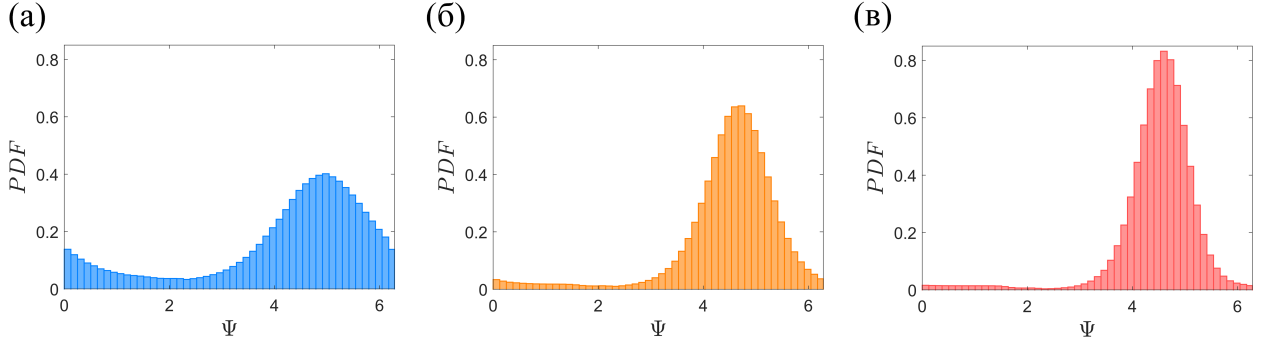


Рисунок 2.4 — Распределения циклической разности фаз (PDF — Probability Density Function) для игры с периодической модуляцией, частота которой равна  $\omega = 0.0018$ , а амплитуда изменяется: (а)  $\varepsilon = 0.3$ , (б)  $\varepsilon = 0.6$ , (в)  $\varepsilon = 0.9$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Мгновенная разность фаз вычислена для  $R = 10^4$  игровых траекторий

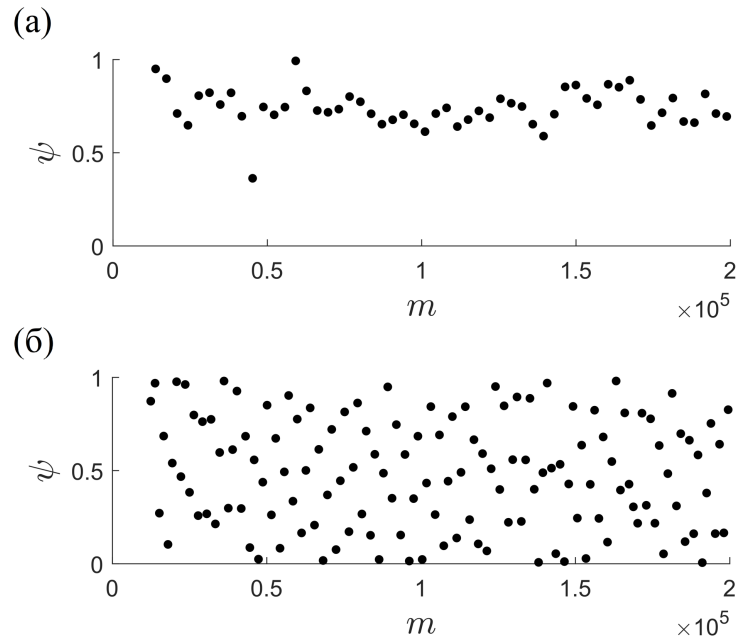


Рисунок 2.5 — Типичные синхрограммы одной метастабильной игровой траектории для игры с периодической модуляцией, амплитуда которой равна  $\varepsilon = 0.5$ , а частота изменяется: (а)  $\omega = 0.0018$ , (б)  $\omega = 0.0045$ . Размер популяций равен  $N = 200$

Стробоскопический метод можно использовать не только для вычисления фазы колебаний, квазистационарные распределения вероятностей также можно построить стробоскопически. Для этого алгоритм численного получения квазистационарных распределений, описанный в разделе 1.5 первой главы, модифицируется следующим образом. После переходного времени  $M_{tp} = M/8$  состояния популяций записываются в гистограмму не после каждого раунда игры, а только в стробоскопические моменты времени  $m_q = (2\pi q)/\omega$ ,  $q = 1, 2, \dots$

Полученные стробоскопические квазистационарные распределения (Рисунок 2.6) весьма информативны.

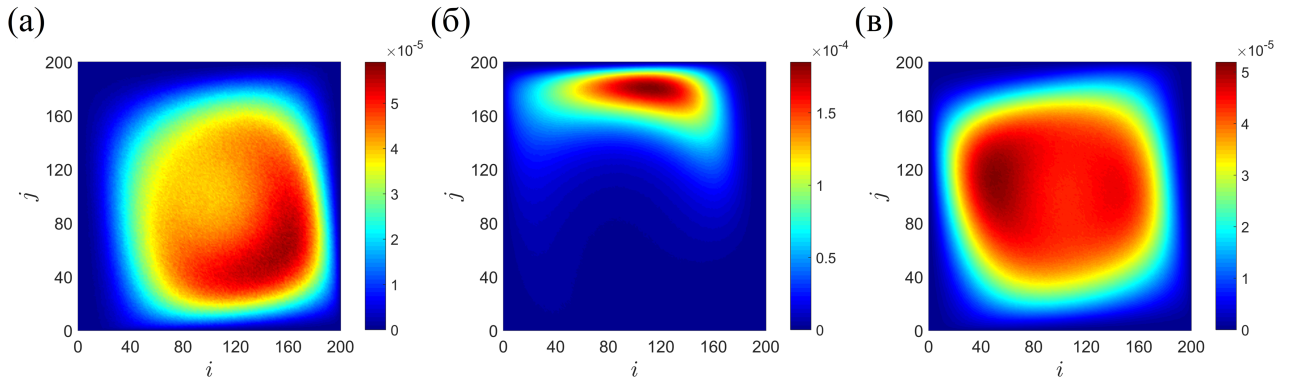


Рисунок 2.6 — Стробоскопические квазистационарные распределения вероятностей для игры с периодической модуляцией, амплитуда которой равна  $\varepsilon = 0.5$ , а частота изменяется: (а)  $\omega = 0.0005$ , (б)  $\omega = 0.0018$ , (в)  $\omega = 0.0045$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^7$  игровых траекторий

В режиме синхронизации (Рисунок 2.6б) стробоскопическое квазистационарное распределение локализовано вблизи некоторой точки пространства состояний. Это означает, что в фиксированные моменты времени (с шагом, кратным периоду модуляции) популяции находятся преимущественно в одном и том же состоянии (соотношение численности стратегий приближенно повторяется). В асинхронном режиме стробоскопические квазистационарные распределения широкие (Рисунки 2.6а и 2.6в), что говорит о том, что фаза колебаний не синхронизована.



## 2.3 Количественные характеристики фазовой синхронизации

Помимо описанных выше способов степень фазовой синхронизации можно определить с помощью различных количественных характеристик распределения циклической разности фаз  $\Psi(m)$ , называемых индексами синхронизации [96—98; 134; 135].

Один из таких показателей — первая Фурье-гармоника распределения циклической разности фаз [97; 98; 134]:

$$\gamma^2 = \langle \cos \Psi(m) \rangle^2 + \langle \sin \Psi(m) \rangle^2, \quad (2.7)$$

где скобки  $\langle . \rangle$  обозначают усреднение по ансамблю игровых траекторий и по времени. Индекс  $\gamma$  принимает значения от 0 до 1. Если фазы не синхронизированы, то  $\gamma = 0$ , что соответствует равномерному распределению циклической разности фаз, которое характерно для асинхронного режима. Напротив,  $\gamma = 1$  наблюдается в системах без шума в случае идеальной синхронизации колебаний. Из-за случайности в системе  $\gamma$  не достигает 1, но остается близким к ней в режиме синхронизации и уменьшается при потере синхронизации.

Другая характеристика, основанная на энтропии Шеннона, позволяет количественно оценить отклонение фактического распределения циклической разности фаз от равномерного [97; 135]:

$$\rho = \frac{S_{max} - S}{S_{max}}, \quad (2.8)$$

где  $S_{max} = \ln L$ ,  $S = -\sum_{l=1}^L p_l \cdot \ln p_l$ ,  $L$  — число интервалов, на которые разбивается распределение,  $p_l$  — относительная частота обнаружения значений циклической разности фаз  $\Psi(m)$  в  $l$ -м интервале.

Индекс  $\rho$  также изменяется от 0 до 1, где 0 соответствует равномерному распределению (отсутствию синхронизации), а 1 соответствует  $\delta$ -функции (идеальная синхронизация в системе без шума).

Третья мера фазовой синхронизации — коэффициент эффективной диффузии  $D_{eff}$  разности фаз [93; 109; 113; 117; 120; 121]:

$$\langle \varphi^2(m) \rangle - \langle \varphi(m) \rangle^2 \propto D_{eff} \cdot m, \quad (2.9)$$

где скобки  $\langle . \rangle$  обозначают усреднение по ансамблю игровых траекторий и по времени,  $m$  — номер раунда игры.

Коэффициент эффективной диффузии характеризует растекание начального распределения разности фаз по профилю потенциала. Другими словами, значение  $D_{eff}$  обратно пропорционально средней продолжительности сегментов фазовой синхронизации. В случае, когда разность фаз постоянна, коэффициент эффективной диффузии близок к нулю, и, таким образом, фазовая синхронизация проявляется через локальный минимум  $D_{eff}$ . Увеличение коэффициента означает уменьшение интервалов времени, в течение которых осциллятор синхронизируется внешним периодическим сигналом.

В случае стохастических колебаний флуктуации фазы неизбежны и синхронизация не может быть определена в строгом смысле. В связи с этим используется понятие эффективной синхронизации, режим которой наблюдается, если среднее время захвата фазы значительно превышает период внешней гармонической силы, то есть когда выполняется следующее условие [113]:

$$D_{eff} \leq \frac{2\pi\omega}{n_f}, \quad n_f \gg 1, \quad (2.10)$$

где  $\omega$  — частота внешней силы,  $n_f$  — число периодов внешней силы, в течение которых разность фаз остается постоянной. Количество периодов  $n_f$  подбирается произвольно.

Фазовая синхронизация метастабильных колебаний в  $2 \times 2$  эволюционной игре «Битва полов» подтверждается высокими значениями индексов фазовой синхронизации  $\gamma$  и  $\rho$  (Рисунки 2.7а и 2.7б, соответственно) для частот модуляции, взятых из области синхронизации. В то же время увеличение амплитуды модуляции приводит к еще большему увеличению значений этих характеристик, что подтверждает тот факт, что чем больше внешняя сила, тем выше возможность синхронизации.

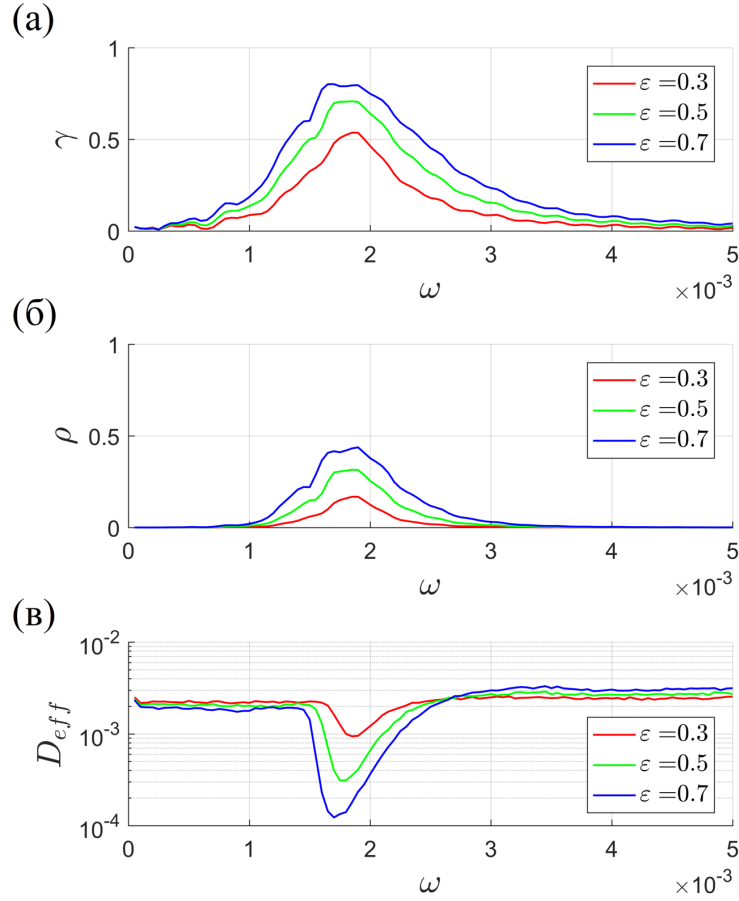


Рисунок 2.7 — Количественные показатели фазовой синхронизации в зависимости от частоты периодической модуляции: (а) первая Фурье-гармоника распределения циклической разности фаз, (б) индекс фазовой синхронизации на основе энтропии Шеннона и (в) коэффициент эффективной диффузии разности фаз. Размер популяций равен  $N = 200$ . Усреднение характеристик выполнено по  $R = 10^4$  игровых траекторий

В свою очередь, на Рисунке 2.7в в области захвата частот наблюдается минимум коэффициента эффективной диффузии  $D_{eff}$ , что указывает на захват фазы в течение длительных интервалов времени. При увеличении амплитуды модуляции коэффициент эффективной диффузии все больше уменьшается; таким образом, большая сила приводит к увеличению длительности захвата фаз.

Сопоставление количественных значений коэффициента  $D_{eff}$  в области синхронизации указывает на то, что захват фаз происходит на временах, превышающих период внешнего сигнала более чем в 60 раз. В связи с этим, можно говорить о том, что в системе наблюдается эффективная синхронизация.

## 2.4 Свойства метастабильной динамики игры с периодически модулированными параметрами

Рассмотрим зависимость свойств метастабильной динамики  $2 \times 2$  эволюционной игры двух популяций, а именно, формы квазистационарного распределения (и, соответственно, средней амплитуды колебаний) и времени до перехода системы в поглощающее состояние от характеристик (амплитуды и частоты) периодической модуляции параметров игры.

Прежде всего, изменение частоты и амплитуды внешней силы приводит к изменению характера квазистационарных распределений. На Рисунке 2.8 представлены квазистационарные распределения и соответствующие им игровые траектории, наблюдаемые в режиме синхронизации колебаний с частотой модуляции  $\omega = 0.0018$ .

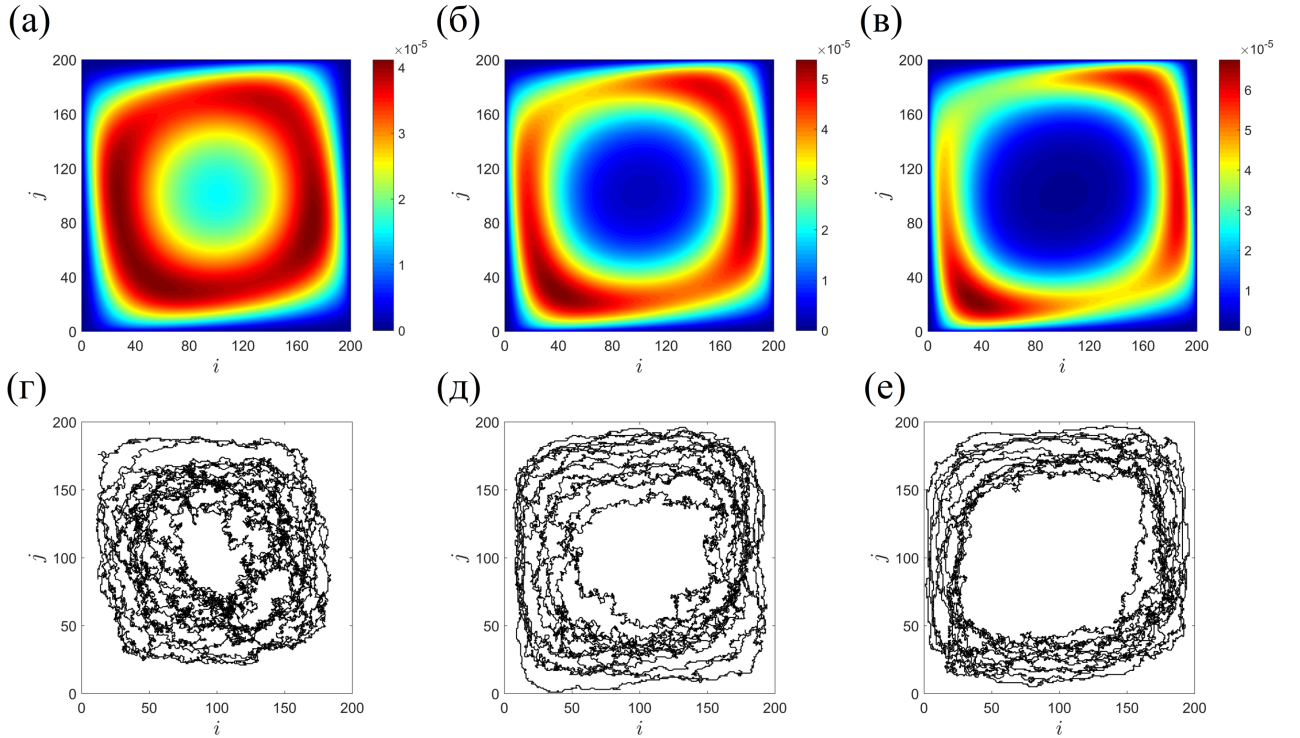


Рисунок 2.8 — Квазистационарные распределения вероятностей (а-в) и игровые траектории (г-е), полученные для игры с периодической модуляцией, частота которой равна  $\omega = 0.0018$ , а амплитуда изменяется: (а, г)  $\varepsilon = 0.3$ , (б, д)  $\varepsilon = 0.6$  и (в, е)  $\varepsilon = 0.9$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^7$  игровых траекторий

В режиме синхронизации (в случае захвата частоты) увеличение амплитуды модуляции приводит к увеличению диаметра кратера распределения и, соответственно, к увеличению амплитуды колебаний. При увеличении амплитуды модуляции эволюция системы смещается все дальше от состояния равновесия по Нэшу и все ближе к поглощающим границам  $i \in \{0, N\}$ ,  $j \in \{1, \dots, N-1\}$  и  $j \in \{0, N\}$ ,  $i \in \{1, \dots, N-1\}$ , что, в свою очередь, увеличивает вероятность вырождения как в мужской, так и в женской популяции.

Форма квазистационарных распределений и амплитуда колебаний изменяются в зависимости от амплитуды модуляции не только в режиме синхронизации, но и в случае большой частотной расстройки. На Рисунке 2.9 приведены квазистационарные распределения для игры, находящейся под внешним воздействием, частота и амплитуда которого заданы вне области синхронизации.

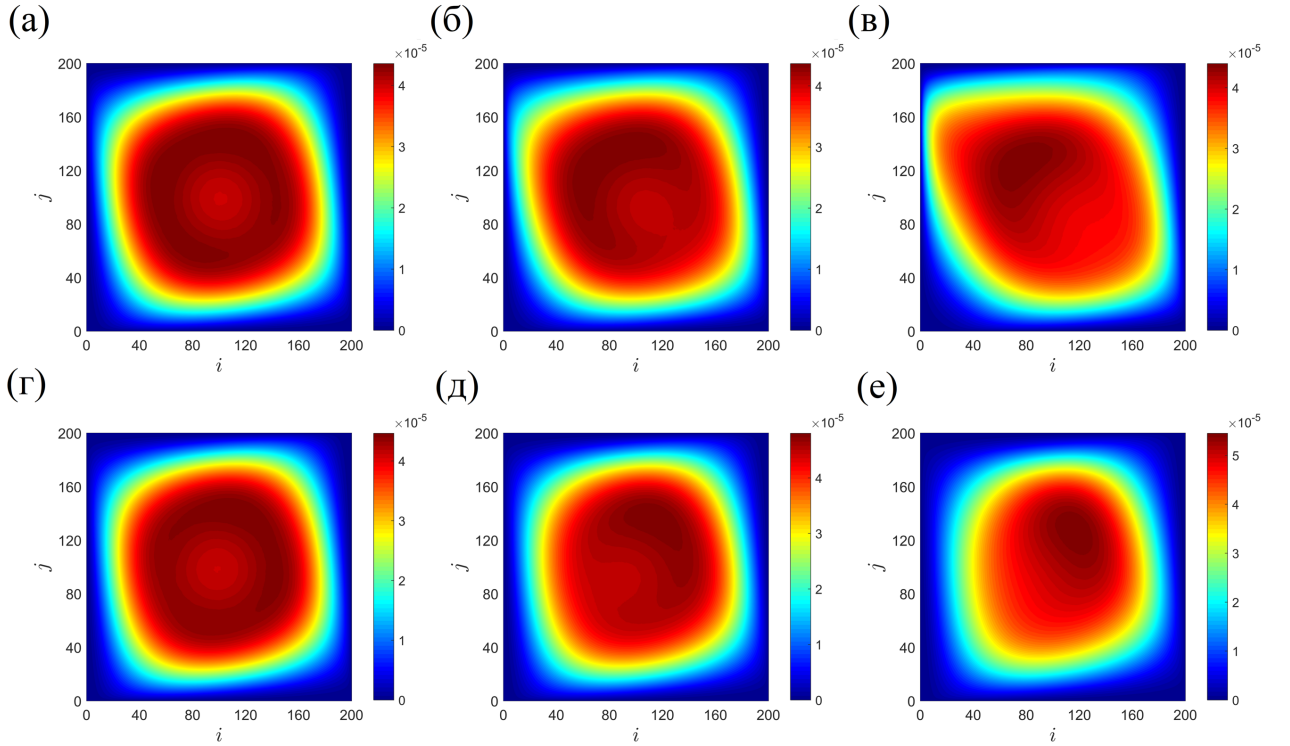


Рисунок 2.9 — Квазистационарные распределения вероятностей, полученные для игры с периодической модуляцией, частота и амплитуда которой равны (а)  $\omega = 0.0005$ ,  $\varepsilon = 0.3$ , (б)  $\omega = 0.0005$ ,  $\varepsilon = 0.6$ , (в)  $\omega = 0.0005$ ,  $\varepsilon = 0.9$ , (г)  $\omega = 0.0045$ ,  $\varepsilon = 0.3$ , (д)  $\omega = 0.0045$ ,  $\varepsilon = 0.6$  и (е)  $\omega = 0.0045$ ,  $\varepsilon = 0.9$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^7$  игровых траекторий

На Рисунках 2.9а-в изображены квазистационарные распределения для игры с частотой модуляции  $\omega = 0.0005$ , много меньшей, чем собственная частота системы. В этом случае увеличение амплитуды модуляции приводит к переходу от кратерообразного распределения вероятностей к унимодальному распределению с максимумом, смещенным от состояния равновесия по Нэшу. При этом края распределения сдвигаются преимущественно к двум поглощающим границам  $i \in \{0, N\}$ ,  $j \in \{1, \dots, N-1\}$ , что приводит к увеличению вероятности вырождения в популяции самцов.

В указанном асинхронном режиме также наблюдаются стохастические колебания числа игроков с первой (и, соответственно, со второй) стратегией поведения, однако, при большом значении амплитуды модуляции эти колебания теряют характерную амплитуду (Рисунок 2.10а).

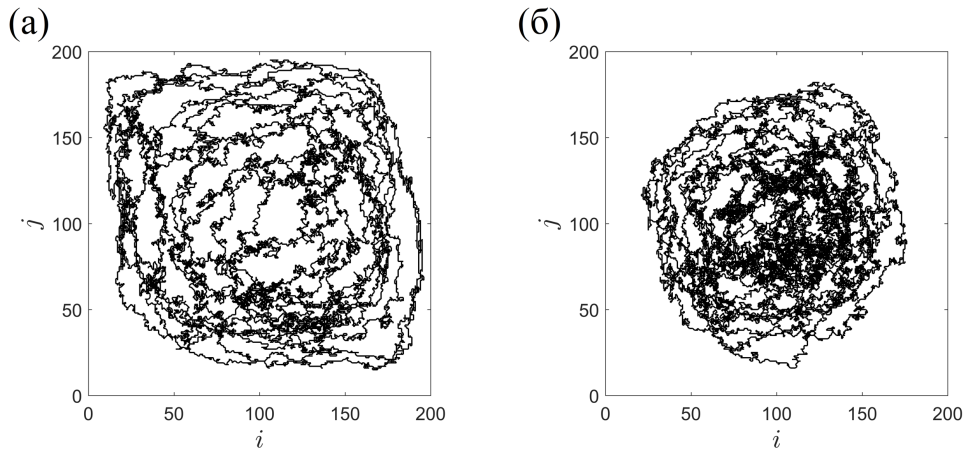


Рисунок 2.10 — Отдельные траектории игры с периодической модуляцией, амплитуда которой равна  $\varepsilon = 0.9$ , а частота изменяется: (а)  $\omega = 0.0005$  и (б)  $\omega = 0.0045$ . Размер популяций равен  $N = 200$

В случае, когда частота периодической модуляции много больше собственной частоты системы ( $\omega = 0.0045$ , Рисунки 2.9г-е), то с увеличением амплитуды модуляции наблюдается похожий сценарий перехода от кратерообразного распределения вероятностей к унимодальному, за исключением того, что края распределения, наоборот, отодвигаются дальше от поглощающих границ, а максимум распределения смещается в другой угол пространства состояний. При большой амплитуде внешнего воздействия переходные колебания также

представляют собой стохастические колебания без выделенной амплитуды (Рисунок 2.106).

На Рисунке 2.11 представлена тепловая карта, отражающая зависимость относительного диаметра  $D/N$  метастабильного состояния игры, то есть относительного диаметра кратера квазистационарного распределения вероятностей, от амплитуды и частоты периодической модуляции.

Предполагается, что распределение имеет кратерообразную форму и его диаметр определен, если в состоянии равновесия по Нэшу  $(N/2; N/2)$  наблюдается локальный минимум вероятности. Нулевое значение диаметра (темно-синяя область на рисунке) соответствует унимодальным квазистационарным распределениям.

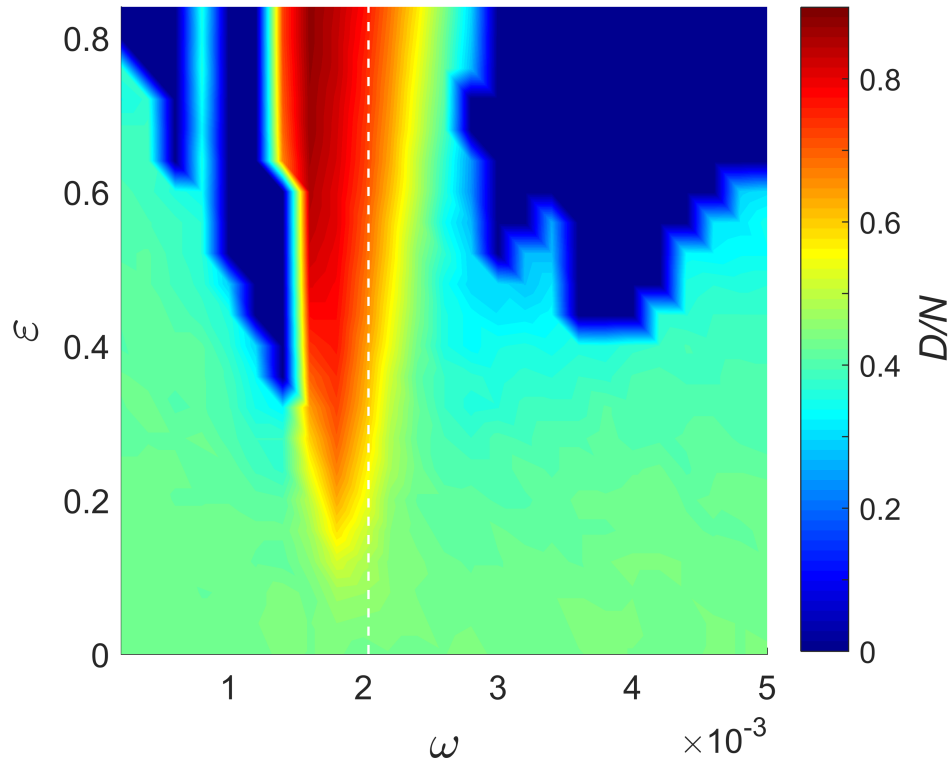


Рисунок 2.11 — Относительный диаметр метастабильного состояния системы двух популяций в зависимости от амплитуды и частоты периодической модуляции параметров игры. Пунктирная линия соответствует собственной частоте системы. Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий



Следует отметить две особенности системы. Во-первых, при переходе в область синхронизации со стороны более низких частот форма квазистационарного распределения (и, соответственно, переходная динамика системы) меняется достаточно резко. Напротив, переход из области синхронизации в сторону более высоких частот сопровождается плавным переходом от кратерообразного квазистационарного распределения к унимодальному.

Во-вторых, существует узкий диапазон частот в окрестности значения  $\omega = 0.0008$ , внутри которого квазистационарное распределение даже при большой амплитуде модуляции не становится унимодальным, а принимает нетипичную форму кратера с каплевидной вершиной. Пример такого квазистационарного распределения представлен на Рисунке 2.12. Природу наблюдаемой особенности еще предстоит выяснить.

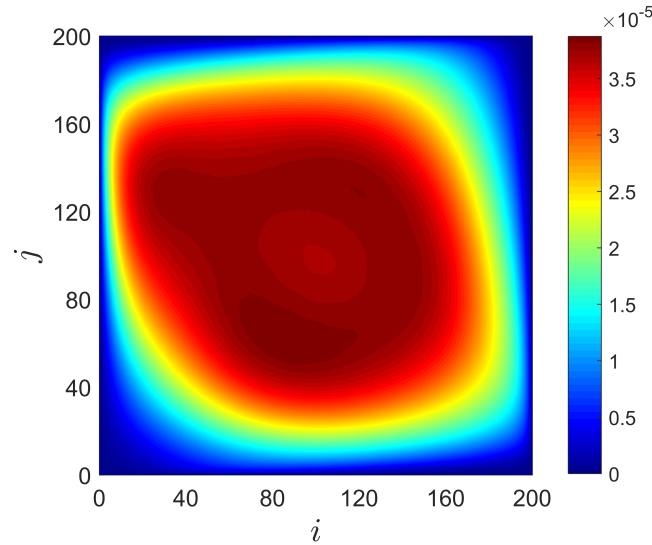


Рисунок 2.12 — Квазистационарное распределение вероятностей для игры с частотой и амплитудой периодической модуляции, равными  $\omega = 0.00085$  и  $\epsilon = 0.8$ , соответственно. Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарное распределение получено путем усреднения по  $R = 10^7$  игровых траекторий

Для наглядности результаты анализа формы квазистационарных распределений для различных значений частоты и амплитуды гармонического сигнала представлены на Рисунке 2.13 в виде одномерных сечений соответствующих распределений.



Стоит также заметить, что в режиме синхронизации (Рисунок 2.13а) даже малая внешняя сила ( $\varepsilon = 0.3$ , фиолетовая кривая) приводит к существенному изменению формы квазистационарного распределения по сравнению со стационарным случаем ( $\varepsilon = 0$ , серая кривая), в то время как в асинхронном режиме (Рисунки 2.13б, 2.13в и 2.13г) внешнее воздействие той же силы практически не влияет на метастабильную динамику игры.

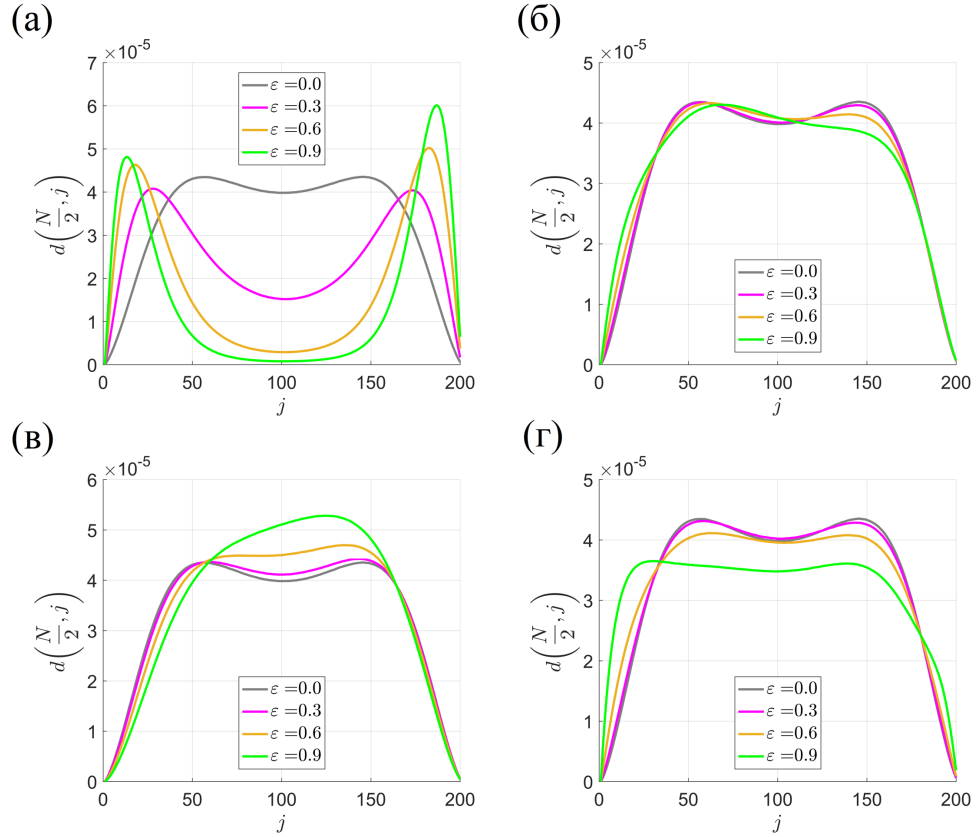


Рисунок 2.13 — Одномерные сечения квазистационарных распределений, полученных для игры с периодической модуляцией, частота которой равна (а)  $\omega = 0.0018$ , (б)  $\omega = 0.0005$ , (в)  $\omega = 0.0045$  и (г)  $\omega = 0.00085$ . Размер популяций равен  $N = 200$ . Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^7$  игровых траекторий

Результаты изменения квазистационарных распределений тесно связаны с изменением среднего времени жизни метастабильной динамики, то есть времени до перехода системы в одно из поглощающих состояний. На Рисунке 2.14 представлена тепловая карта среднего времени жизни метастабильных колебаний на плоскости амплитуды и частоты периодической модуляции.

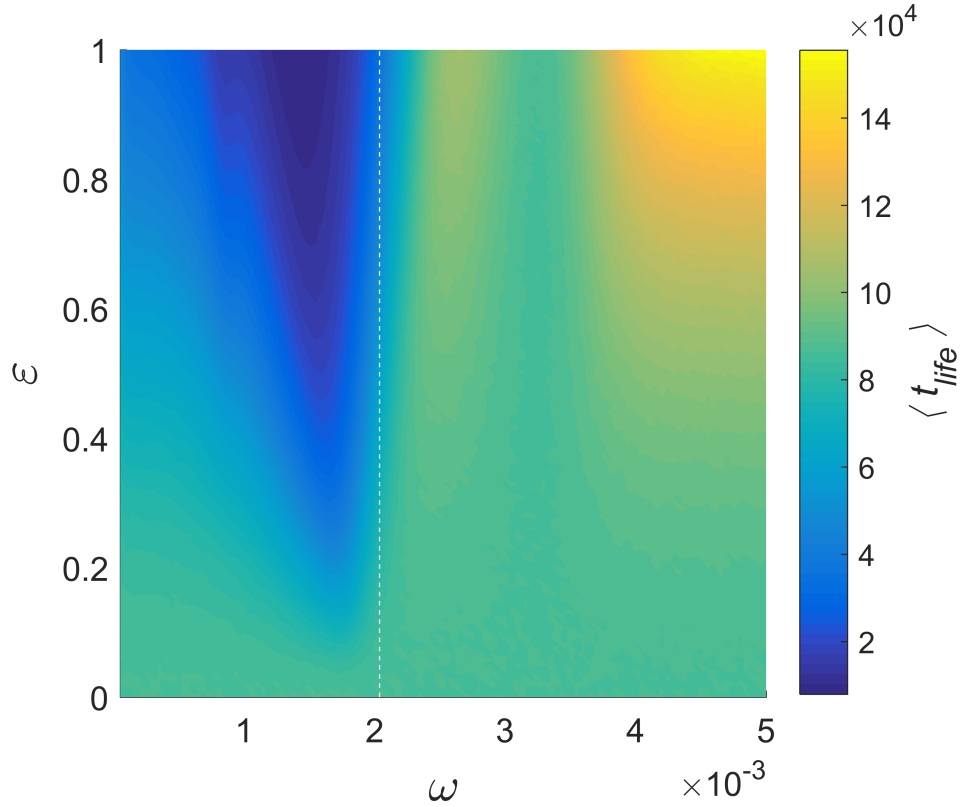


Рисунок 2.14 — Среднее время жизни метастабильных колебаний в зависимости от амплитуды и частоты периодической модуляции параметров игры. Пунктирная линия соответствует собственной частоте системы. Размер популяций равен  $N = 200$ . Средние времена жизни получены путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий

В области синхронизации, а также когда частота модуляции меньше собственной частоты системы, время жизни колебаний уменьшается с ростом амплитуды модуляции. Происходит это за счет того, что при указанных значениях частоты модуляции с увеличением амплитуды модуляции границы квазистационарных распределений (Рисунки 2.8а-в и 2.9а-в) и, соответственно, траектории системы (Рисунки 2.8г-е и 2.10а) смещаются все ближе к поглощающим границам, в результате чего вероятность поглощения увеличивается.

Напротив, большие значения амплитуды и частоты модуляции приводят к увеличению времени жизни метастабильных колебаний и более длительной переходной динамике, что также согласуется со смещением границ квазистационарного распределения (Рисунки 2.9г-е) и соответствующих игровых

траекторий (Рисунок 2.106) дальше от поглощающих границ, за счет чего вероятность поглощения уменьшается.

Таким образом, с помощью периодической модуляции параметров (платежей) игры можно влиять на свойства (частоту, амплитуду и время жизни) метастабильных колебаний, возникающих в  $2 \times 2$  эволюционной игре двух популяций, и, следовательно, влиять на состав популяций (число игроков с первой и второй стратегией поведения) и длительность сосуществования обеих стратегий как в синхронном, так и в асинхронном режиме.

## 2.5 Выводы по второй главе

В данной главе исследована колебательная переходная динамика  $2 \times 2$  эволюционной игры «Битва полов» в условиях периодического изменения параметров системы, что может моделировать сезонную зависимость популяционных взаимодействий. В результате было показано, что метастабильные колебания (переходные колебания числа игроков с первой и второй стратегией поведения), которые не сводятся к детерминированной аттракторной динамике, могут быть синхронизованы периодическим внешним сигналом.

В определенном диапазоне частотных расстроек наблюдается подстройка частоты метастабильных колебаний к частоте периодического сигнала. В полученном окне также реализуется захват фазы колебаний, который характеризуется появлением пика на распределении циклической разности фаз, увеличением индексов фазовой синхронизации и значительным уменьшением коэффициента эффективной диффузии разности фаз. Для наблюдаемой синхронизации характерна частотная асимметрия, зависимость от размеров популяций, ярко выраженные амплитудные эффекты, зависимость времени жизни от частоты и амплитуды модуляции, разрушение циклической метастабильной динамики в асинхронных областях.

Показано, что изменение характеристик периодической модуляции влияет на свойства метастабильных колебаний как в синхронном, так и в асинхронном режиме. Так, в режиме синхронизации при увеличении амплитуды модуляции амплитуда колебаний также увеличивается, а время жизни метастабильной динамики уменьшается. В асинхронном режиме колебания теряют выделенную амплитуду, соответствующие квазистационарные распределения становятся унимодальными, а время жизни уменьшается, если частота модуляции меньше собственной частоты системы, и, наоборот, увеличивается при частоте модуляции больше собственной частоты.

Все результаты и выводы, продемонстрированные на примере систем с размером популяций  $N = 200$ , справедливы и для систем с другими размерами популяций.

Таким образом, внешнее периодическое воздействие способствует вынужденной синхронизации метастабильных колебаний и приводит к изменению свойств эволюционной динамики рассматриваемой  $2 \times 2$  игры. Полученные результаты не только раскрывают новые фундаментальные аспекты синхронизации переходных колебаний, но и предполагают возможность экспериментально наблюдаемых эффектов в экосистемах.

### Глава 3. Взаимная синхронизация колебаний в модели связанных эволюционных игр

Обратимся к взаимной синхронизации переходных (метастабильных) колебаний. Традиционно под взаимной синхронизацией понимается сближение (совпадение) характерных временных масштабов, частот и фаз двух или более автоколебательных подсистем при их взаимодействии. Как и в случае внешней синхронизации, в случае взаимной синхронизации можно ожидать аналогичные классические эффекты, связанные с захватом собственных частот и фаз. Связанные осцилляторы, каждый из которых изначально характеризуется собственной частотой и фазой, подстраивают свои ритмы, в результате чего их колебания совершаются на общей частоте с постоянной разностью фаз.

Примеры взаимной синхронизации колебаний весьма разнообразны. Существует большое количество работ, посвященных синхронизации в моделях классических осцилляторов, например, синхронизация связанных осцилляторов Ван дер Поля [136—139], синхронизация взаимосвязанных систем Рёсслера [139—141] и Лоренца [141; 142]. Многочисленные работы направлены на исследование синхронизации в ансамблях связанных нейронов и нейронных сетей [143—147]. Взаимная синхронизация также широко распространена в биологических системах и популяциях, например, синхронизация между сердечно-сосудистой и дыхательной системами человека [133], синхронизация в популяциях типа «хищник-жертва» [148—151], синхронизации популяций в эпидемиологических моделях [152] и многие другие. Также примеры взаимной синхронизации встречаются, например, в климатических [153], экономических [154] и квантовых [155] системах.

Классической задачей теории взаимной синхронизации является синхронизация двух автоколебательных систем [96; 136; 139]. В более сложном случае изучаются пространственно-распределенные модели связанных осцилляторов [93; 96; 156—159]. В зависимости от типа и топологии связи коллективное поведе-

ние большого числа подсистем бывает весьма разнообразным, например, может наблюдаться явление частичной или полной (глобальной) синхронизации.

В данной главе исследуется коллективная динамика системы популяционных сообществ, эволюционирующих по принципу  $2 \times 2$  антагонистической игры «Битва полов», с взаимодействием диффузионного типа, которому отвечает миграция игроков между сообществами. Как было описано в первой главе, каждое отдельное сообщество включает в себя две популяции особей противоположного пола, играющих друг против друга. Будучи изолированной такая подсистема генерирует собственные переходные колебания с частотой, определяемой параметрами игры.

В результате численного моделирования показано, что в системе двух и более взаимосвязанных  $2 \times 2$  эволюционных игр при достаточной силе связи наблюдается взаимная частотно-фазовая синхронизация метастабильных колебаний числа игроков, придерживающихся той или иной стратегии поведения. Для случая двух взаимосвязанных игр была построена область синхронизации и оценены зависимости свойств колебаний от значения параметра связи между сообществами. Возможность взаимной синхронизации, как частичной, так и глобальной, была также показана в ансамбле трех и более игр, связанных в кольцо.

В разделе 3.1 приводится описание пространственно-распределенной модели взаимосвязанных  $2 \times 2$  антагонистических эволюционных игр, устанавливается модельный тип взаимодействия между подсистемами, а также определяется топология связи для ансамбля трех и более связанных игр.

В разделе 3.2 исследуется взаимная синхронизация метастабильных колебаний двух связанных сообществ, состоящих из двух популяций противоположного пола, которые играют друг против друга; вычисляются области захвата частот колебаний, демонстрируется захват фаз.

В разделе 3.3 проиллюстрирована зависимость свойств коллективной динамики двух взаимосвязанных популяционных сообществ от силы связи между ними.

Раздел 3.4 посвящен исследованию взаимной синхронизации в ансамблях более чем двух взаимосвязанных популяционных сообществ.

В разделе 3.5 изложены выводы по главе.

Третья глава включает в себя результаты, опубликованные в работах [160; 161]. Вычислительные эксперименты проведены с использованием разработанной и зарегистрированной программы для ЭВМ [162].

### 3.1 Система взаимосвязанных эволюционных игр

Рассмотрим систему парных сообществ, эволюционирующих по правилам  $2 \times 2$  антагонистической популяционной игры «Битва полов», которые расположены в соседних, но пространственно-обособленных регионах и взаимодействуют друг с другом посредством миграции игроков. Модель двух и более взаимосвязанных эволюционных игр, каждая из которых демонстрирует стохастические циклические колебания состава популяций, можно рассматривать как систему связанных стохастических автогенераторов.

Для всех игровых сообществ устанавливаются постоянные платежи, которые были рассмотрены в первой главе, а именно  $a_{11} = a_{22} = b_{12} = b_{21} = 1$  и  $a_{12} = a_{21} = b_{11} = b_{22} = -1$ . Каждый раунд игры в пространственно-распределенной модели состоит из двух этапов. На первом этапе выбор игроков и изменение состава популяций (числа особей с первой и второй стратегией поведения) происходит согласно стохастическому процессу «рождения-смерти» Морана независимо в каждом сообществе. На втором этапе между популяциями связанных сообществ осуществляется миграция игроков.

Вводится параметр  $0 \leq p \leq 1$ , который определяет силу диффузионной связи между сообществами и представляет собой вероятность миграции игроков. Самцы и самки мигрируют независимо с одинаковой вероятностью  $p$ . Процесс миграции является случайным, поэтому в течение некоторого игро-

вого раунда миграция может осуществляться только для одной из популяций (только для самцов или самок), для обеих популяций одновременно или вообще отсутствовать.

На каждом раунде игры максимум один случайный игрок (с любой стратегией поведения) может мигрировать из популяции одного сообщества в популяцию того же пола другого сообщества. Если  $p = 0$ , то миграции нет и сообщества эволюционируют независимо. Если, например,  $p = 0.5$ , то вероятность миграции равна 50% и миграция игроков из популяции одного сообщества в популяцию другого сообщества в среднем осуществляется на каждом втором раунде игры. При  $p = 1$  миграция игроков между популяциями сообществ происходит на каждом игровом раунде.

Для того, чтобы размер популяций оставался постоянным на всем протяжении игры, между сообществами устанавливается симметричная связь и накладывается условие взаимной миграции: если некоторый игрок мигрирует из популяции сообщества  $C_{l_1}$  в соответствующую популяцию сообщества  $C_{l_2}$ , то некоторый игрок из той же популяции сообщества  $C_{l_2}$  должен мигрировать в соответствующую популяцию сообщества  $C_{l_1}$ ,  $l_1 \neq l_2$ ,  $l_1, l_2 \in \{1, 2, \dots, L\}$ ,  $L$  — количество сообществ в пространственно-распределенной модели.

В случае исследования пространственно-упорядоченных ансамблей трех и более популяционных сообществ рассматривается кольцевая топология связи, то есть цепочка с периодическими граничными условиями, в которой каждое сообщество связано ровно с двумя соседними сообществами. Кольцевая структура является широко распространенной топологией связи при исследовании синхронизации в ансамблях осцилляторов [96; 163—165].

В модели трех и более сообществ, подчиненных правилам  $2 \times 2$  антагонистической эволюционной игры «Битва полов», между всеми связанными парами сообществ устанавливается одинаковая и постоянная сила связи  $p$ .

Во всех экспериментах данной главы рассматриваются взаимосвязанные сообщества с одинаковым размером популяций, равным  $N = 200$  особей, но раз-



ным значением параметра силы отбора  $w$ , что определяет различную частоту популяционных колебаний рассматриваемых сообществ.

### 3.2 Синхронизация метастабильных колебаний двух взаимосвязанных эволюционных игр

Рассмотрим два связанных игровых сообщества «Битва полов»  $C_1$  и  $C_2$  с одинаковым размером популяций  $N = 200$ , но различными собственными частотами колебаний и исследуем синхронизацию порядка 1:1, вызываемую взаимодействием посредством симметричной миграции игроков. Параметр силы отбора первого сообщества был зафиксирован и равен  $w_1 = 0.3$ , а параметр силы отбора второго сообщества  $w_2$  варьировался от 0.2 до 0.4.

В первой главе было показано, что частота метастабильных колебаний зависит от параметра силы отбора  $w$  (Рисунок 1.76), а именно увеличивается при увеличении силы отбора. Например, в игре с размером популяций  $N = 200$  средняя частота колебаний равна  $\langle \Omega \rangle = 0.002$  при  $w = 0.3$  и  $\langle \Omega \rangle = 0.003$  при  $w = 0.4$ . Таким образом, рассмотрение сообществ с разными силами отбора эквивалентно рассмотрению сообществ с отличающимися собственными частотами колебаний.

Как и в случае вынужденной (внешней) синхронизации переходных стохастических колебаний, для определения взаимной синхронизации используются нестрогие критерии захвата частоты и фазы [96; 97].

Во-первых, определяется область захвата частот, когда разница между средними частотами двух связанных сообществ близка к нулю:

$$\langle \Omega_1 \rangle - \langle \Omega_2 \rangle \approx 0, \quad (3.1)$$

где  $\langle \Omega_1 \rangle$  — средняя частота колебаний в сообществе  $C_1$ , а  $\langle \Omega_2 \rangle$  — средняя частота колебаний в сообществе  $C_2$ .

Во-вторых, проверяется условие фазовой синхронизации:

$$|\varphi_{1,2}(m)| = |\Phi_1(m) - \Phi_2(m)| < \text{const}, \quad (3.2)$$

где  $\varphi_{1,2}(m) = \Phi_1(m) - \Phi_2(m)$  — разность фаз колебаний двух сообществ,  $\Phi_1(m)$  — мгновенная фаза колебаний сообщества  $C_1$ ,  $\Phi_2(m)$  — мгновенная фаза колебаний сообщества  $C_2$ ,  $\text{const}$  — некоторая константа.

В стохастической системе участки постоянной разности фаз перемежаются скачками на  $2\pi$ , поэтому о наличии фазовой синхронизации в статистическом смысле свидетельствует появление пика на распределении циклической разности фаз  $\Psi_{1,2}$ , которая вычисляется как

$$\Psi_{1,2}(m) = \varphi_{1,2}(m) \bmod 2\pi, \quad (3.3)$$

где  $\bmod$  — это операция взятия остатка от деления.

Рассмотрим результаты численных экспериментов. Относительная разность средних частот колебаний двух сообществ  $(\langle\Omega_1\rangle - \langle\Omega_2\rangle)/\langle\Omega_1\rangle$  в зависимости от силы отбора (и, соответственно, собственной частоты) второго сообщества для различной силы связи, а также область синхронизации (язык Арнольда) представлены на Рисунке 3.1.

Как можно заметить на Рисунке 3.1a, малая сила связи ( $p = 0.01$ , бордовая кривая) способна синхронизовать только идентичные подсистемы с одинаковой собственной частотой колебаний. При больших значениях силы связи существует область захвата частот, внутри которой относительная разность средних частот двух взаимосвязанных подсистем близка к нулю с точностью до  $10^{-2}$  (при этом сами средние частоты совпадают с точностью до  $10^{-5}$ ). Также наблюдается, что область частотной синхронизации увеличивается при увеличении силы связи между сообществами.

Область синхронизации (язык Арнольда), представленная на Рисунке 3.1б, обобщает результаты численных экспериментов и иллюстрирует эффект взаимной синхронизации двух сообществ путем захвата частоты. Абсолютное значение относительной разности средних частот показано цветом, темно-синий цвет соответствует практически полному совпадению частот

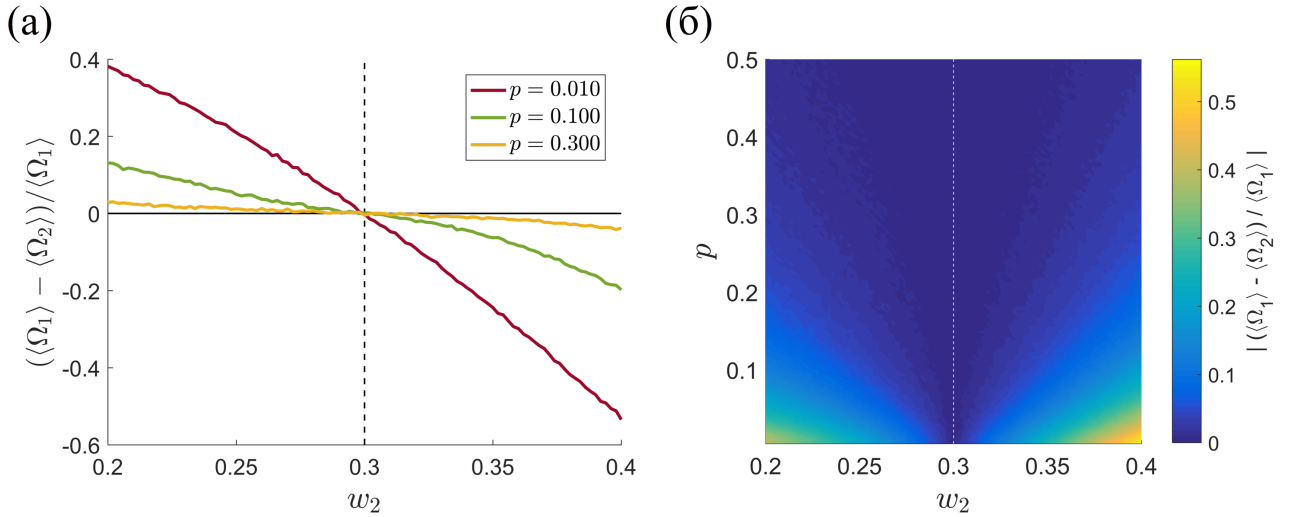


Рисунок 3.1 — Иллюстрация захвата частот колебаний двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2$  варьируется): (а) кривые зависимости относительной разности средних частот от силы отбора второго сообщества; (б) модуль относительной разности средних частот на плоскости силы связи между сообществами и силы отбора второго сообщества. Пунктирные линии соответствуют силе отбора первого сообщества. Область синхронизации (язык Арнольда) обозначена темно-синим цветом. Средние частоты колебаний получены путем усреднения по  $R = 10^3$  игровых траекторий

(с точностью до  $10^{-5}$ ). Вне области синхронизации частоты двух сообществ не совпадают. Отчетливо наблюдается увеличение области захвата частот при увеличении силы связи между подсистемами. Область синхронизации касается оси абсцисс, что говорит о возможности взаимной синхронизации идентичных сообществ в пределе нулевой силы связи.

Рассмотрим динамику разности фаз. Распределения циклической разности фаз  $\Psi_{1,2}$  между двумя неидентичными сообществами  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ), связанными посредством миграции случайных игроков, представлены на Рисунке 3.2. При малой силе связи распределение близко к равномерному (Рисунок 3.2а), что соответствует асинхронному режиму эволюционирования сообществ. С увеличением параметра связи на распределении появляется выраженный пик (Рисунки 3.2б и 3.2в) в области значений 0 ( $2\pi$ ), что свидетельствует о синфазной синхронизации колебаний, когда связанные сообщества имеют близкие фазы колебаний в большинство моментов времени.

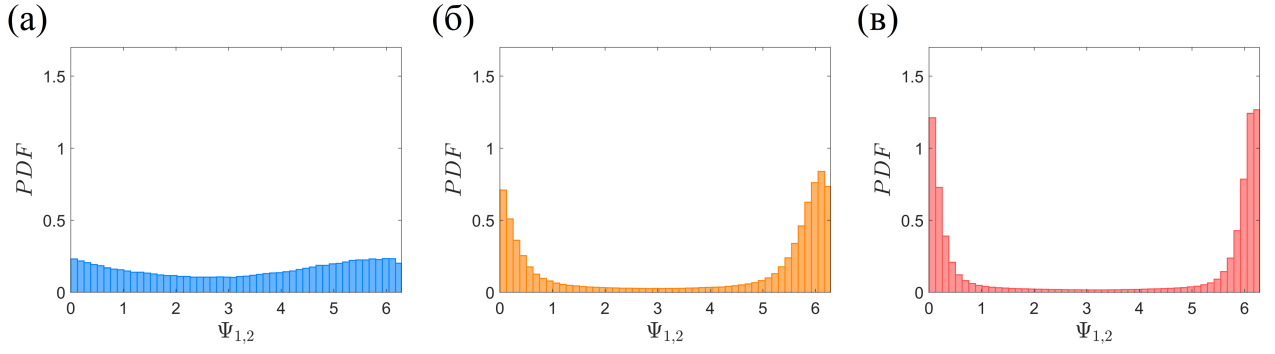


Рисунок 3.2 — Распределения циклической разности фаз (PDF — Probability Density Function) двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ) при силе связи между ними (а)  $p = 0.01$ , (б)  $p = 0.1$  и (в)  $p = 0.3$ .

Мгновенная разность фаз вычислена для  $R = 10^3$  игровых траекторий

Для количественной оценки фазовой синхронизации двух взаимосвязанных эволюционных игр были рассчитаны такие характеристики как первая Фурье-гармоника  $\gamma$  распределения циклической разности фаз (2.7), индекс синхронизации  $\rho$ , основанный на энтропии Шеннона (2.8), и коэффициент эффективной диффузии разности фаз  $D_{eff}$  (2.9). В случае исследования системы двух связанных сообществ  $C_1$  и  $C_2$  в соответствующие формулы (2.7), (2.8) и (2.9) были подставлены разность фаз  $\varphi_{1,2}$  и циклическая разность фаз  $\Psi_{1,2}$  колебаний двух сообществ. Указанные показатели для разных пар взаимосвязанных игр «Битва полов» представлены на Рисунке 3.3.

Как можно заметить по Рисункам 3.3а и 3.3б, значения характеристик  $\gamma$  и  $\rho$  выше для сообществ с более близкими значениями параметра силы отбора (красные кривые для  $w_1 = 0.3$  и  $w_2 = 0.32$ ), то есть с близкими собственными частотами колебаний, чем для сообществ со значительно отличающимися параметрами (синие кривые для  $w_1 = 0.3$  и  $w_2 = 0.22$ , зеленые кривые для  $w_1 = 0.3$  и  $w_2 = 0.38$ ). Таким образом, сообщества с близкими частотами легко синхронизовать даже с помощью связи малой силы.

Однако как для похожих, так и для сильно различающихся по параметру силы отбора (и, соответственно, по собственной частоте) сообществ, увеличение значения параметра связи  $p$  приводит к увеличению значений метрик фазовой синхронизации  $\gamma$  и  $\rho$ .

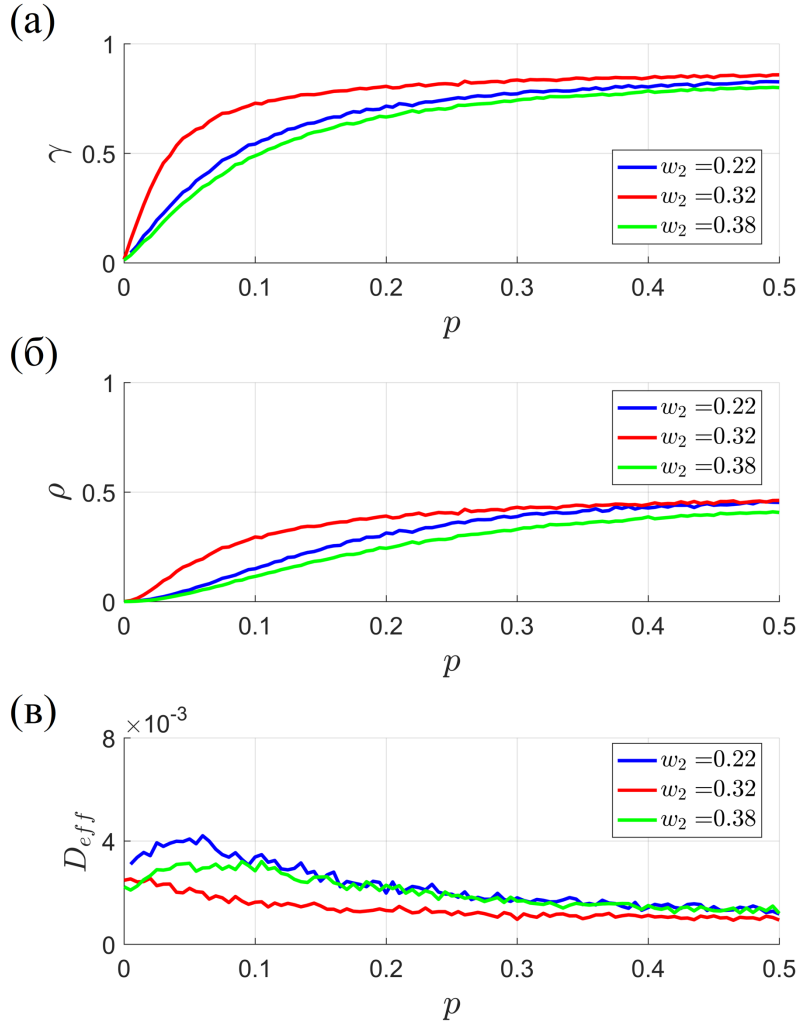


Рисунок 3.3 — Количественные показатели фазовой синхронизации в зависимости от силы связи между двумя сообществами  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ): (а) первая Фурье-гармоника распределения циклической разности фаз, (б) индекс фазовой синхронизации на основе энтропии Шеннона и (в) коэффициент эффективной диффузии разности фаз. Усреднение характеристик выполнено по  $R = 10^3$  игровых траекторий

Большая величина связи ( $p \geq 0.4$ ) позволяет почти одинаково хорошо синхронизовать фазы колебаний как похожих, так и значительно отличающихся по собственной частоте сообществ.

Коэффициент эффективной диффузии  $D_{eff}$  (Рисунок 3.3в), наоборот, уменьшается при увеличении силы связи, что свидетельствует об увеличении длительности промежутков захвата фаз и наличии эффективной (нестрогой) синхронизации стохастических переходных колебаний.

Таким образом, в системе двух миграционно-связанных  $2 \times 2$  антагонистических эволюционных игр «Битва полов» при достаточной силе связи наблюдается частотно-фазовая синхронизация метастабильных колебаний состава популяций.

### 3.3 Свойства метастабильной динамики в системе двух взаимосвязанных эволюционных игр

В то время как частотные и фазовые эффекты соответствуют классическим результатам, известным в теории синхронизации, зависимости времени жизни и амплитуды метастабильных колебаний двух сообществ от силы связи между ними имеют свои особенности.

Свойства метастабильной динамики системы двух связанных эволюционных игр «Битва полов» были исследованы на примере двух неидентичных популяционных сообществ  $C_1$  и  $C_2$  с одинаковым размером популяций, равным  $N = 200$ , но разной силой отбора, равной  $w_1 = 0.3$  и  $w_2 = 0.32$  соответственно.

Важнейшим свойством переходной динамики эволюционной игры популяций конечного размера является время жизни, то есть количество раундов игры до перехода системы в одно из поглощающих состояний. На Рисунке 3.4 представлена зависимость среднего времени жизни колебаний в каждом из сообществ от силы связи между ними.

Рассматриваемый тип диффузионной связи, при котором между популяциями связанных сообществ мигрируют случайные игроки, приводит к монотонному увеличению времени жизни метастабильных колебаний в обоих сообществах при увеличении силы связи между ними, то есть при увеличении вероятности миграции. Даже малая сила связи ( $p = 0.01$ ), при которой еще не наблюдается взаимная синхронизация колебаний той же пары сообществ,

приводит к увеличению времени жизни в каждом сообществе по сравнению с полным отсутствием связи ( $p = 0.0$ ) примерно в 6 раз.

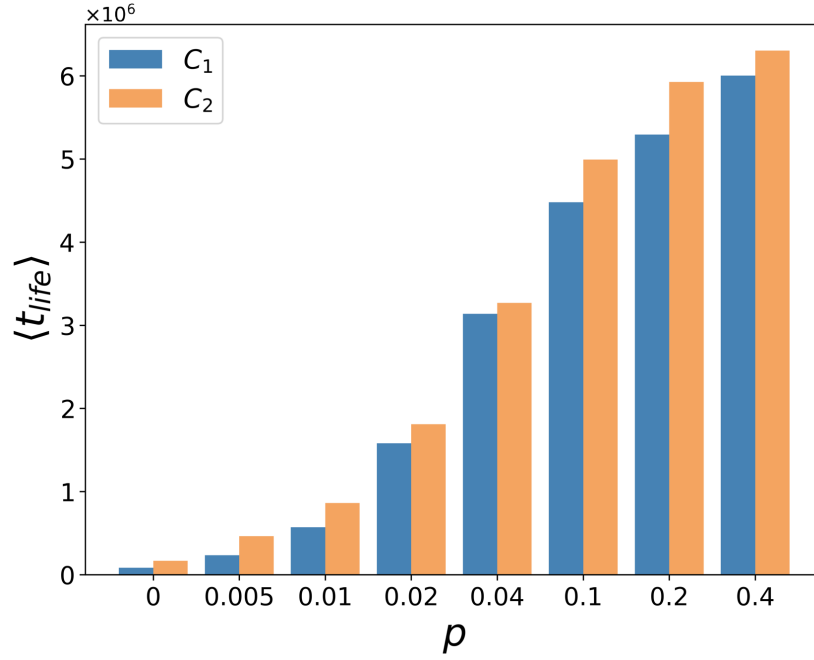


Рисунок 3.4 — Среднее время жизни метастабильных колебаний (среднее число раундов игры до поглощения) в каждом из двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ) в зависимости от силы связи между ними. Средние времена жизни получены путем усреднения по  $R = 10^4$  игровых траекторий

Таким образом, пространственная миграция особей сохраняет популяции от вырождения и позволяет длительное время сосуществовать обеим стратегиям поведения. Даже для сообщества, для которого время жизни метастабильной динамики весьма ограничено, наличие связи с другим сообществом приводит к значительному увеличению времени до перехода в поглощающее состояние. Также, поскольку время жизни зависит от силы отбора  $w$ , то если вырождение произойдет в одном из сообществ, в другом сообществе, которое характеризуется большей силой отбора, нетривиальная эволюционная динамика еще может продолжаться.

Следует также отметить, что подобные тенденции наблюдались и для других пар как идентичных, так и неидентичных сообществ с отличающимися значениями параметра силы отбора.

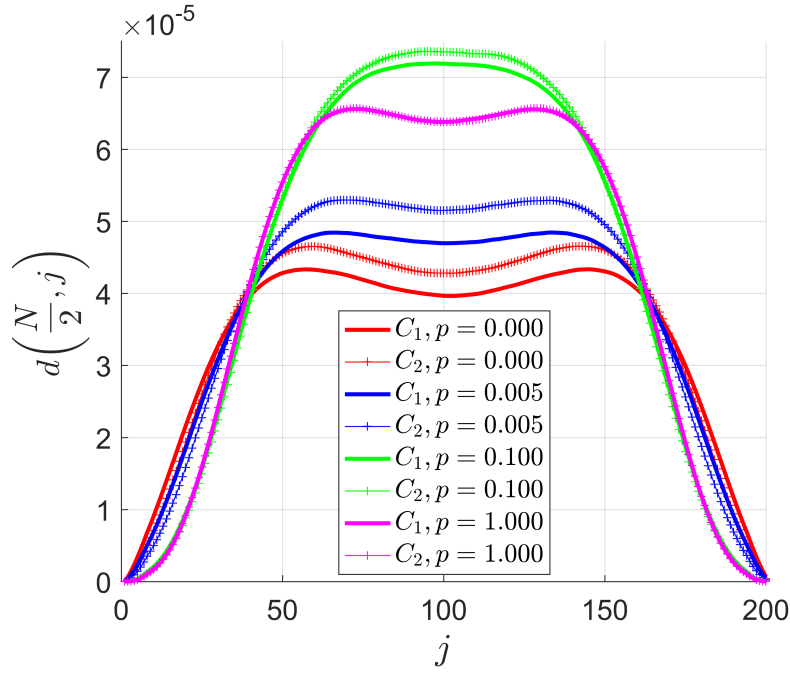


Рисунок 3.5 — Одномерные сечения квазистационарных распределений двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ) для различной силы связи между ними. Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий

Далее для каждого из взаимосвязанных сообществ были построены квазистационарные распределения вероятностей. На Рисунке 3.5 продемонстрированы одномерные сечения квазистационарных распределений двух взаимосвязанных сообществ для различных значений параметра связи.

В свою очередь на Рисунке 3.6 представлена зависимость относительного диаметра кратера квазистационарных распределений (диаметра метастабильного состояния, в окрестности которого совершаются переходные стохастические колебания) каждого сообщества от величины параметра связи. Данная зависимость не является монотонной и имеет следующие особенности.

Во-первых, при наличии связи любой ненулевой силы,  $0 < p \leq 1$ , диаметр распределений становится меньше по сравнению с полным отсутствием взаимодействия ( $p = 0.0$ ). Таким образом, наличие связи между двумя сообществами с одинаковым размером популяций  $N = 200$  приводит к уменьшению диаметра квазистационарного распределения, и, как показано выше, к увеличению време-



ни жизни метастабильной динамики, что также характерно для игр с большим размером популяций  $N > 200$ .

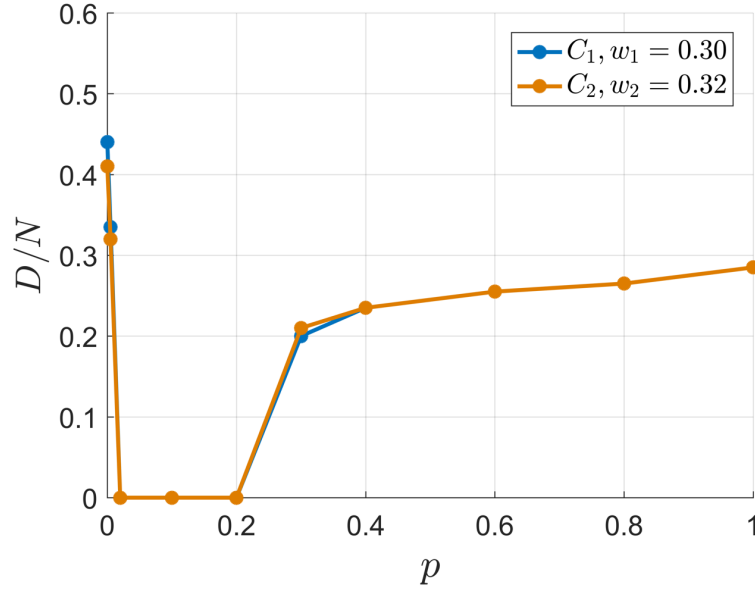


Рисунок 3.6 — Зависимость относительного диаметра метастабильных состояний двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ) от силы связи между ними. Квазистационарные распределения получены путем усреднения по  $R = 10^5$  игровых траекторий

Во-вторых, при небольшой силе связи, находящейся примерно в диапазоне значений  $0.01 \leq p \leq 0.2$ , квазистационарные распределения в обоих сообществах становятся унимодальными с глобальным максимумом в состоянии равновесия по Нэшу ( $N/2; N/2$ ), а диаметр соответствующих метастабильных состояний становится равным нулю.

В-третьих, при переходе параметра связи через пороговое значение ( $p > 0.2$ ), квазистационарные распределения вновь приобретают форму замкнутого кратера с локальным минимумом в состоянии равновесия по Нэшу. Дальнейшее увеличение силы связи приводит к небольшому увеличению диаметра кратера распределений.

И, наконец, в-четвертых, при большом значении параметра связи ( $p \geq 0.4$ ) квазистационарные распределения двух взаимосвязанных сообществ становятся практически идентичными, что также проиллюстрировано на Рисунке 3.5.

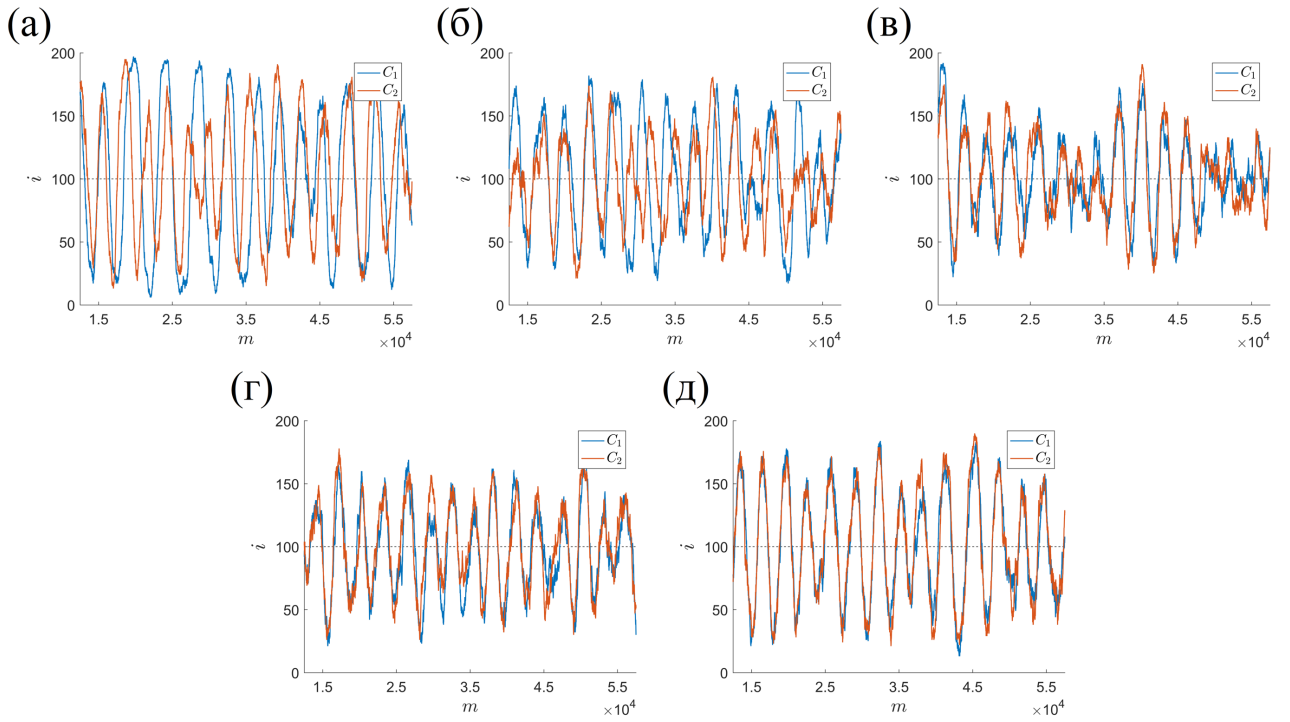


Рисунок 3.7 — Примеры игровых траекторий (изменение числа самцов с первой стратегией с течением времени) в каждом из двух взаимосвязанных сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.3$ ) и  $C_2$  ( $w_2 = 0.32$ ) при силе связи между ними, равной (а)  $p = 0.0$ , (б)  $p = 0.01$ , (в)  $p = 0.1$ , (г)  $p = 0.3$  и (д)  $p = 0.5$

На Рисунке 3.7 представлены отдельные стохастические игровые траектории двух связанных сообществ для различных значений параметра связи  $p$ . Для примера демонстрируются колебания только популяции самцов (для популяции самок графики аналогичны).

Можно заметить, что, во-первых, при увеличении силы связи между сообществами колебания начинают подстраиваться, а при достаточно большой силе наблюдается глобальная синхронизация колебаний, и, во-вторых, амплитуда колебаний тесно связана с диаметром соответствующих квазистационарных распределений.

Так, при отсутствии связи ( $p = 0.0$ , Рисунок 3.7а) и слабой связи ( $p = 0.01$ , Рисунок 3.7б) популяции самцов двух связанных подсистем колеблются асинхронно, но даже малая связь приводит к уменьшению амплитуды колебаний в обоих сообществах по сравнению со случаем без взаимодействия.

При силе связи, равной  $p = 0.1$  (Рисунок 3.7в), частоты и фазы колебаний двух сообществ начинают подстраиваться. В то же время появляются участки длительных флуктуаций состава популяций около состояния равновесия по Нэшу, в результате чего колебания теряют выделенную амплитуду. Указанное наблюдение согласуется с тем фактом, что для той же силы связи квазистационарные распределения, полученные путем усреднения по большому числу стохастических игровых траекторий, становятся унимодальными с максимумом в состоянии равновесия по Нэшу (Рисунок 3.5) и диаметр таких распределений становится равным нулю (Рисунок 3.6).

Дальнейшее увеличение силы связи снова приводит к циклическим колебаниям с выделенной амплитудой вокруг состояния равновесия по Нэшу (Рисунки 3.7г и 3.7д) и, соответственно, к кратерообразному квазистационарному распределению, диаметр которого увеличивается при увеличении силы связи (Рисунок 3.6). При этом большая сила связи способствует полной (глобальной) синхронизации колебаний двух взаимосвязанных сообществ, когда временные реализации соответствующих переменных двух связанных подсистем практически полностью повторяют друг друга, а их средние частоты, фазы и амплитуды совпадают с точностью до малой погрешности (Рисунок 3.7д).

### 3.4 Ансамбли трех и более взаимосвязанных эволюционных игр

Рассмотрим пространственно-упорядоченные ансамбли, содержащие более двух связанных популяционных сообществ «Битва полов», соединенных в кольцо посредством симметричной миграционной связи. В рамках кольцевой структуры связи каждое сообщество взаимодействует с двумя ближайшими соседями. Для связи первого и последнего сообществ вводятся периодические граничные условия:

$$C_{L+1} = C_1, \quad (3.4)$$

где  $L$  — количество сообществ в ансамбле.

Сила связи между каждой парой сообществ  $C_l$  и  $C_{l+1}$ ,  $l = \overline{1, L}$ , одинакова и равна вероятности миграции  $p$ . Связь реализуется последовательно, то есть миграция особей осуществляется поочередно между каждой парой взаимосвязанных сообществ. Например, если три сообщества  $C_1$ ,  $C_2$  и  $C_3$  соединены в кольцо, то сначала особи будут мигрировать между сообществами  $C_1$  и  $C_2$ , затем — между  $C_2$  и  $C_3$ , и, наконец, между  $C_3$  и  $C_1$ .

Известно, что коллективное поведение подсистем в зависимости от типа связи и топологии ансамбля может быть весьма разнообразным [96]. Если взаимодействие слабое, то все сообщества будут колебаться асинхронно, каждое со своей частотой. Если собственные частоты колебаний близки и связь достаточно сильна, то в ансамбле может наблюдаться явление полной синхронизации, когда все сообщества колеблются синхронно с общей частотой. Также в ансамблях осцилляторов возможно появление частично синхронных групп (кластеров), когда несколько осцилляторов синхронизируются и колеблются с одинаковой частотой, не совпадающей с частотами остальных осцилляторов. При этом таких синхронизованных кластеров может быть несколько.

Взаимная синхронизация переходных стохастических колебаний в ансамблях трех и более популяционных сообществ оценивается по приблизительному (с точностью до некоторой погрешности) совпадению их средних частот:

$$\langle \Omega_1 \rangle \approx \langle \Omega_2 \rangle \approx \dots \approx \langle \Omega_L \rangle, \quad (3.5)$$

где  $L$  — количество сообществ в ансамбле,  $\langle \Omega_l \rangle$  — средняя частота колебаний в сообществе  $C_l$ ,  $l = \overline{1, L}$ .

Для проверки данного критерия строятся графики зависимости средних частот колебаний каждого сообщества от значения параметра связи и определяются участки, на которых частоты практически совпадают.

Фазовая синхронизация колебаний оценивается между каждой парой связанных сообществ и определяется наличием пика на распределении цикли-

ческой разности фаз, которая вычисляется для каждой пары как

$$\Psi_{l,l+1}(m) = \varphi_{l,l+1}(m) \bmod 2\pi, \quad (3.6)$$

где  $\varphi_{l,l+1}(m) = \Phi_l(m) - \Phi_{l+1}(m)$  — разность фаз колебаний связанных сообществ  $C_l$  и  $C_{l+1}$ ,  $\Phi_l(m)$  — мгновенная фаза колебаний сообщества  $C_l$ ,  $\Phi_{l+1}(m)$  — мгновенная фаза колебаний сообщества  $C_{l+1}$ ,  $L$  — количество сообществ в ансамбле,  $\bmod$  — операция взятия остатка от деления.

Прежде всего, были рассмотрены ансамбли, состоящие из трех сообществ  $C_1$ ,  $C_2$  и  $C_3$  с одинаковым размером популяций, равным  $N = 200$ , но разной силой отбора. Зависимость средних частот колебаний трех сообществ от параметра связи представлена на Рисунке 3.8. Были рассмотрены как ансамбли связанных сообществ, в которых параметр силы отбора (и, соответственно, собственная частота колебаний) изменялся от первого к последнему сообществу с небольшим постоянным шагом (Рисунок 3.8а), так и ансамбли, в которых параметр силы отбора каждого сообщества был выбран произвольно из отрезка  $w \in [0.2; 0.4]$  (Рисунок 3.8б).

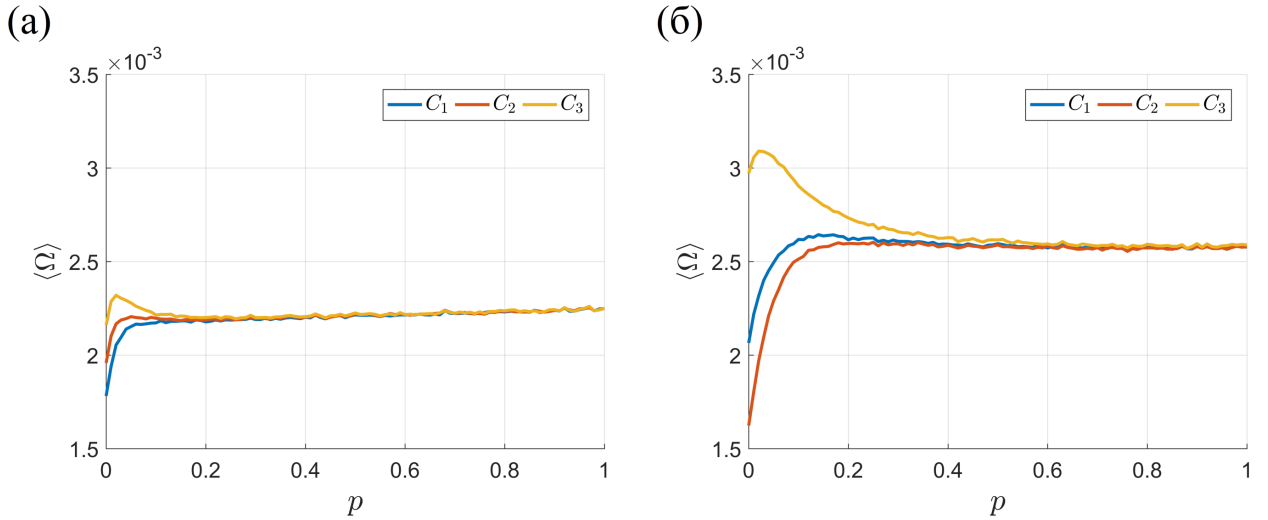


Рисунок 3.8 — Зависимость средних частот колебаний трех соединенных в кольцо сообществ от силы связи между ними: (а)  $C_1$  ( $w_1 = 0.28$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.30$ ) и  $C_3$  ( $w_3 = 0.32$ ); (б)  $C_1$  ( $w_1 = 0.31$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.26$ ) и  $C_3$  ( $w_3 = 0.39$ ). Усреднение частот выполнено по  $R = 10^3$  игровых траекторий

Как для сообществ с изначально близкими собственными частотами, так и для существенно неидентичных сообществ, увеличение силы связи приводит

к переходу от асинхронных колебаний к установлению режима глобальной синхронизации (средние частоты сообществ совпадают с точностью до  $10^{-5}$ ). Однако во втором случае, чтобы синхронизовать колебания всех трех сообществ, требуется более высокое значение параметра связи.

Также в случае, когда собственные частоты сообществ распределены неравномерно (Рисунок 3.86), отчетливо наблюдается, что режиму глобальной синхронизации предшествует режим частичной синхронизации. Например, когда сила связи равна  $p = 0.3$ , сообщества  $C_1$  и  $C_2$  корректируют свои ритмы и начинают колебаться на общей частоте, при этом сообщество  $C_3$  колеблется обособленно с отличающейся средней частотой. Дальнейшее увеличение силы связи приводит к полной синхронизации всех трех сообществ.

Для оценки фазовой подстройки метастабильных колебаний были построены распределения циклической разности фаз каждой пары взаимодействующих сообществ. На Рисунке 3.9 изображены распределения для случая полной синхронизации ( $p = 0.5$ ) в ансамбле сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.28$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.30$ ) и  $C_3$  ( $w_3 = 0.32$ ). Все распределения имеют выраженный пик в области циклической разности фаз, равной  $0$  ( $2\pi$ ), что указывает на синфазную синхронизацию колебаний в каждой паре непосредственно связанных сообществ.

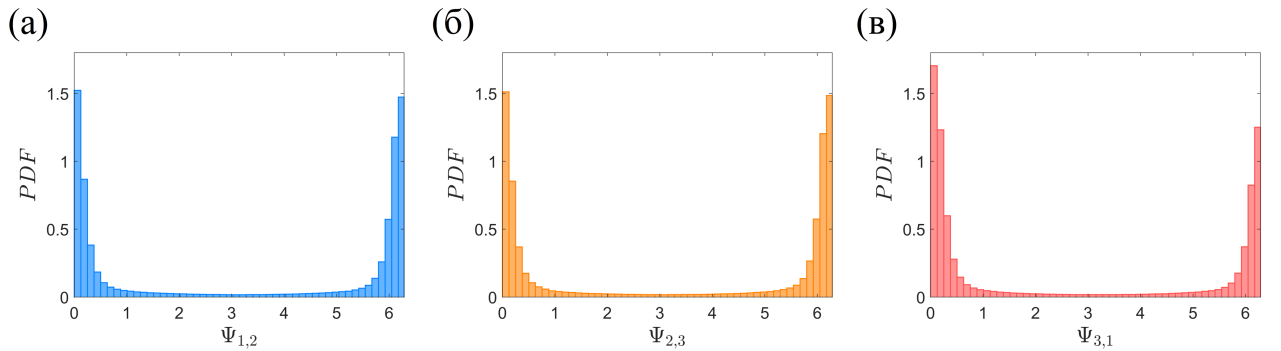


Рисунок 3.9 — Распределения циклической разности фаз (PDF — Probability Density Function) (а) первого и второго сообществ, (б) второго и третьего сообществ, (и) третьего и первого сообществ из ансамбля, состоящего из трех сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.28$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.30$ ) и  $C_3$  ( $w_3 = 0.32$ ), соединенных в кольцо. Параметр силы связи между каждой парой сообществ равен  $p = 0.5$ .

Мгновенные разности фаз вычислены для  $R = 10^3$  игровых траекторий

На Рисунке 3.10 продемонстрированы отдельные стохастические игровые траектории тех же трех сообществ, соединенных в кольцо. В случае, когда сообщества не связаны между собой ( $p = 0.0$ , Рисунок 3.10а), стохастические переходные колебания в каждом сообществе осуществляются независимо со своей частотой, фазой и амплитудой.

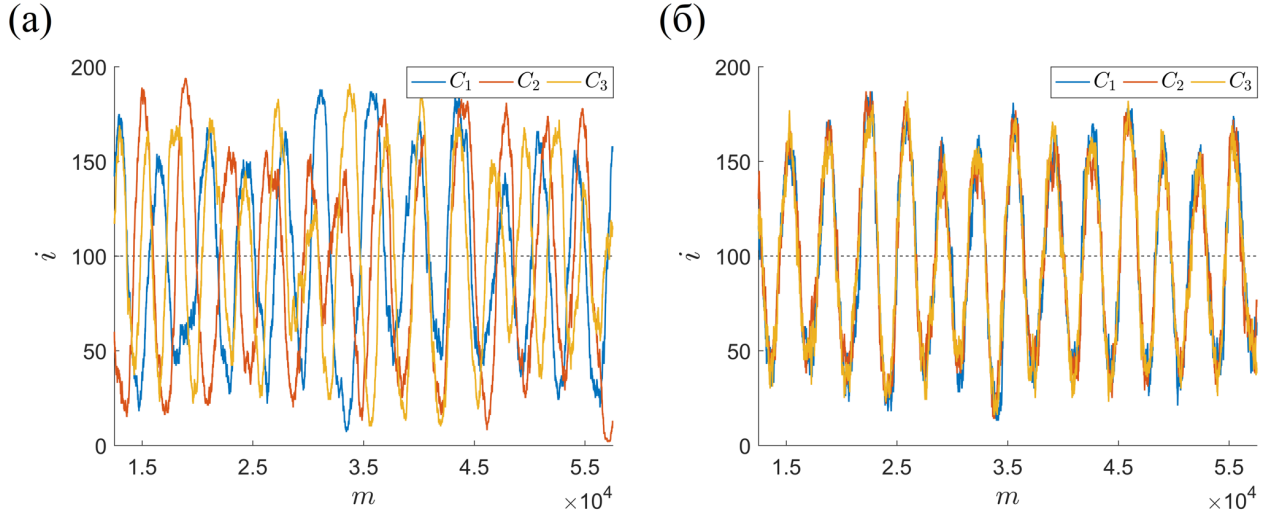


Рисунок 3.10 — Примеры игровых траекторий (изменение числа самцов с первой стратегией с течением времени) в каждом из трех сообществ  $C_1$  ( $w_1 = 0.28$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.30$ ) и  $C_3$  ( $w_3 = 0.32$ ), соединенных в кольцо, при силе связи, равной (а)  $p = 0.0$  и (б)  $p = 0.5$

При большом значении параметра миграционной связи ( $p = 0.5$ , Рисунок 3.10б) все три сообщества колеблются с одинаковой частотой, фазой и практически одинаковой амплитудой, что является иллюстрацией явления глобальной частотно-фазовой синхронизации в ансамбле игровых сообществ.

Взаимная синхронизация колебаний наблюдалась и для ансамблей с другим числом взаимосвязанных сообществ, эволюционирующих по принципу  $2 \times 2$  антагонистической игры «Битва полов» и демонстрирующих собственные метастабильные колебания. В частности, зависимости средних частот колебаний четырех сообществ, соединенных в кольцо, от величины параметра связи представлены на Рисунке 3.11.

Как близкие по собственной частоте сообщества (Рисунок 3.11а), так и значительно отличающиеся (Рисунок 3.11б) можно полностью синхронизовать,

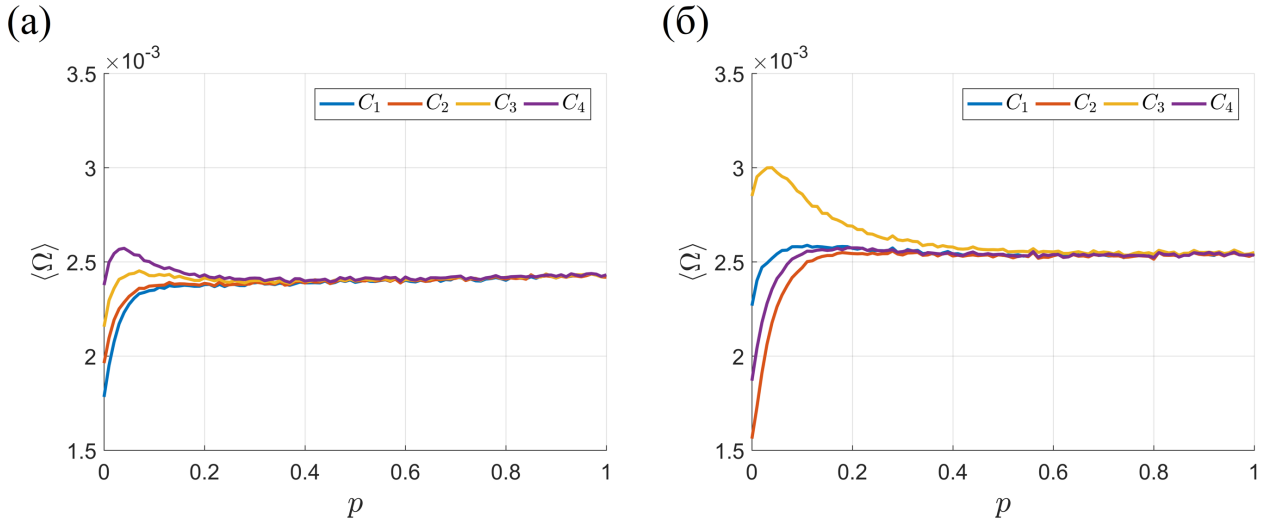


Рисунок 3.11 — Зависимость средних частот колебаний четырех соединенных в кольцо сообществ от силы связи между ними: (а)  $C_1$  ( $w_1 = 0.28$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.30$ ),  $C_3$  ( $w_3 = 0.32$ ) и  $C_4$  ( $w_4 = 0.34$ ); (б)  $C_1$  ( $w_1 = 0.33$ ),  $C_2$  ( $w_2 = 0.25$ ),  $C_3$  ( $w_3 = 0.38$ ) и  $C_4$  ( $w_4 = 0.29$ ). Усреднение частот выполнено по  $R = 10^3$  игровых траекторий

объединив их в ансамбль с кольцевой топологией и симметричной миграционной связью. Увеличение параметра связи приводит к переходу от полностью асинхронного режима эволюционирования сообществ к режиму глобальной синхронизации, которой предшествует частичная синхронизация.

### 3.5 Выводы по третьей главе

В данной главе исследована взаимная синхронизация метастабильных колебаний в пространственно-распределенной модели взаимосвязанных  $2 \times 2$  антагонистических эволюционных игр (популяционных сообществ) «Битва полов».

Большое внимание было уделено изучению модели двух взаимосвязанных популяционных сообществ. Была определена область синхронизации и показано, что большая сила связи позволяет синхронизировать значительно отличающиеся по собственной частоте сообщества. При этом связь между



сообществами влияет не только на частоты и фазы колебаний, обеспечивая синфазную синхронизацию, но и на их амплитуды. Если не принимать во внимание отдельные случайные флуктуации игровых траекторий, то большие значения параметра связи приводят к полной синхронизации колебаний двух неидентичных подсистем.

Что касается свойств метастабильных колебаний, то время их жизни и амплитуда также зависят от силы связи между игровыми сообществами. В частности, увеличение параметра связи приводит к монотонному увеличению длительности переходных колебаний. В то же время зависимость диаметра метастабильного состояния (кратера квазистационарного распределения вероятностей) и, соответственно, амплитуды метастабильных колебаний, от силы связи не является монотонной.

Существует диапазон значений параметра связи, при которых колебания популяций в каждом из взаимосвязанных сообществ теряют выделенную амплитуду, а соответствующие квазистационарные распределения становятся унимодальными. Это подразумевает, что число игроков с первой и второй стратегией в популяциях колеблется преимущественно около состояния равновесия по Нэшу, когда обе стратегии сосуществуют в равных долях и заметного численного превосходства одной стратегии над другой не наблюдается. Однако когда сила связи начинает превышать значение 0.2, метастабильные колебания вновь обретают ненулевую амплитуду, а соответствующие квазистационарные распределения снова принимают форму замкнутого кратера, диаметр которого увеличивается при увеличении параметра связи.

Взаимная синхронизация колебаний была показана и для ансамблей трех и четырех взаимосвязанных эволюционных игр «Битва полов». С увеличением силы связи в кольце взаимно связанных сообществ наблюдался переход от асинхронного колебательного режима к режиму частичной синхронизации и дальнейшему установлению режима глобальной синфазной синхронизации.

Взаимодействие популяционных сообществ посредством пространственной миграции особей важно и с экологической точки зрения. Даже если из-за

случайных флуктуаций популяция из определенного сообщества находится на грани вырождения, процессы миграции поддерживают исчезающую в этой популяции стратегию.

Таким образом, указанные результаты демонстрируют, что связь сообществ и их взаимная синхронизация важны для сосуществования всех фенотипов (игровых стратегий поведения). Полученные выводы могут быть использованы при изучении биологических ритмов популяций в природных и лабораторных условиях.

## Заключение

В диссертационной работе исследованы явления вынужденной и взаимной синхронизации метастабильных колебаний, возникающих в  $2 \times 2$  антагонистической эволюционной игре двух популяций конечного размера с двумя стратегиями поведения игроков.

Основные результаты диссертационного исследования заключаются в следующем:

1. В модели  $2 \times 2$  антагонистической конечномерной эволюционной игры было показано существование самоподдерживающихся метастабильных колебаний числа игроков с первой (второй) стратегией поведения — переходных колебаний, которые характеризуются конечным временем жизни и заканчиваются переходом системы в одно из поглощающих состояний (одна из игровых стратегий в популяциях полностью вырождается).
2. Для рассматриваемой эволюционной игры было найдено квазистационарное распределение вероятностей, отражающее эволюционную динамику системы до поглощения. Указанное распределение имеет кратерообразную форму, характерную для стохастических автоколебаний. Установлена зависимость свойств квазистационарных распределений (времени жизни и диаметра кратера) от параметров игры. Показано, что увеличение размера популяций приводит к переходу от распределения, имеющего форму замкнутого кратера, к унимодальному распределению, что может интерпретироваться как стохастическая бифуркация Андронова-Хопфа.
3. Предложено обобщение средней частоты и мгновенной фазы на случай наблюдаемых метастабильных колебаний посредством определения моментов времени пересечения игровой траекторией секущей линии в заданном направлении. Показано соответствие отдельных стохастиче-

- ских игровых траекторий с квазистационарным распределением игры. Впервые установлены зависимости свойств (амплитуды, частоты и времени жизни) метастабильных колебаний от параметров игры.
4. Впервые была исследована  $2 \times 2$  эволюционная игра с периодически изменяющимися во времени параметрами, что соответствует периодическому изменению стратегий поведения игроков вследствие изменения условий окружающей среды. В результате была продемонстрирована вынужденная синхронизация метастабильных колебаний внешним периодическим сигналом.
  5. Впервые было показано, что свойства метастабильных колебаний изменяются под действием периодической модуляции как в синхронном, так и в асинхронном режиме. В режиме синхронизации происходит захват частоты колебаний, а увеличение амплитуды модуляции приводит к увеличению амплитуды метастабильных колебаний и существенно сокращению времени перехода в одно из поглощающих состояний системы. В асинхронном режиме с ростом амплитуды модуляции метастабильные колебания теряют выделенную амплитуду, а время их жизни может как уменьшаться, так и увеличиваться в зависимости от соотношения частот системы и модуляции.
  6. Впервые показана возможность взаимной синхронизации метастабильных колебаний в пространственно-распределенной модели двух неидентичных  $2 \times 2$  эволюционных игр (популяционных сообществ), симметрично связанных посредством миграции игроков. Время жизни колебаний в обоих сообществах монотонно увеличивается при увеличении силы связи. Амплитуда колебаний в каждом сообществе изменяется немонотонно при увеличении параметра связи, однако при наличии связи любой силы становится меньше, чем в случае отсутствия взаимодействия.
  7. В ансамблях трех и более связанных  $2 \times 2$  эволюционных игр, расположенных в кольце, впервые обнаружена возможность взаимной

синхронизации метастабильных колебаний. При увеличении силы связи наблюдается переход от полностью асинхронного состояния сообществ к режиму частичной синхронизации и к дальнейшему установлению режима глобальной синфазной синхронизации.

Исследования, результаты которых вошли в диссертационную работу, проводились при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-32-20221 и № 20-32-90202), а также Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 0729-2020-0036).

## Список литературы

1. Smith, J. M. Evolution and the Theory of Games / J. M. Smith. — Cambridge : Cambridge University Press, 1982. — 234 p.
2. Hofbauer, J. Evolutionary Games and Population Dynamics / J. Hofbauer, K. Sigmund. — Cambridge : Cambridge University Press, 1998. — 323 p.
3. Vega-Redondo, F. Evolution, Games, and Economic Behaviour / F. Vega-Redondo. — Oxford : Oxford University Press, 1996. — 209 p.
4. Friedman, D. Towards evolutionary game models of financial markets / D. Friedman // Quantitative Finance. — 2001. — Vol. 1, no. 1. — P. 177—185.
5. Evolutionary games of condensates in coupled birth–death processes / J. Knebel [et al.] // Nature Communications. — 2015. — Vol. 6. — P. 6977.
6. Tuyls, K. An Evolutionary Dynamical Analysis of Multi-Agent Learning in Iterated Games / K. Tuyls, P. J. Hoen, B. Vanschoenwinkel // Auton Agent Multi-Agent Syst. — 2006. — Vol. 12. — P. 115—153.
7. Dawkins, R. The Selfish Gene / R. Dawkins. — Oxford : Oxford University Press, 1976. — 224 p.
8. Hastings, A. Persistence of Transients in Spatially Structured Ecological Models / A. Hastings, K. Higgins // Science. — 1994. — Vol. 263, no. 5150. — P. 1133—1136.
9. Gavrillets, S. Intermittency and transient chaos from simple frequency-dependent selection / S. Gavrillets, A. Hastings // Proc. R. Soc. Lond. B. — 1995. — Vol. 261, no. 1361. — P. 233—238.
10. Ruxton, G. D. Spatial self-organization and persistence of transients in a metapopulation model / G. D. Ruxton, M. Doebeli // Proc. R. Soc. Lond. B. — 1996. — Vol. 263, no. 1374. — P. 1153—1158.

11. Saravia, L. A. The importance of transient's dynamics in spatially extended populations / L. A. Saravia, G. D. Ruxton, C. E. Coviella // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 2000. — Vol. 267, no. 1454. — P. 1781—1785.
12. Chen, X. Transient dynamics and food–web complexity in the Lotka–Volterra cascade model / X. Chen, J. E. Cohen // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 2001. — Vol. 268, no. 1469. — P. 869—877.
13. Wilder, J. W. Effect of initial condition sensitivity and chaotic transients on predicting future outbreaks of gypsy moths / J. W. Wilder // *Ecological Modelling.* — 2001. — Vol. 136. — P. 49—66.
14. Hastings, A. Transient dynamics and persistence of ecological systems / A. Hastings // *Ecology Letters.* — 2001. — Vol. 4, no. 3. — P. 215—220.
15. Hastings, A. Transients: the key to long-term ecological understanding? / A. Hastings // *Trends in Ecology & Evolution.* — 2004. — Vol. 19, no. 1. — P. 39—45.
16. Transient phenomena in ecology / A. Hastings [et al.] // *Science.* — 2018. — Vol. 361, no. 6406. — eaat6412.
17. Long transients in ecology: Theory and applications / A. Morozov [et al.] // *Physics of Life Reviews.* — 2020. — Vol. 32. — P. 1—40.
18. Vershinina, O. S. Quasistationary Oscillations in Game-Driven Evolutionary Dynamics / O. S. Vershinina, S. V. Denisov, M. V. Ivanchenko // *OM&P.* Vol. 4. — 2018. — P. 71.
19. Vershinina, O. Quasi-stationary Oscillations in Game-Driven Evolutionary Dynamics / O. Vershinina, S. Denisov, M. Ivanchenko // *Proceedings of The 9th International Scientific Conference on Physics and Control.* — 2019. — P. 298—299.
20. Vershinina, O. Quasi-stationary oscillations in game-driven evolutionary dynamics / O. Vershinina, M. Ivanchenko, S. Denisov // *Cybernetics and Physics.* — 2019. — Vol. 8, no. 4. — P. 307—311.

21. Quasi-stationary states of game-driven systems: A dynamical approach / S. Denisov [et al.] // *Chaos*. — 2020. — Vol. 30, no. 12. — P. 123145.
22. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. Оценка синхронизации колебаний в эволюционной игре с периодически модулированными платежами / О. С. Вершинина ; Н. исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. — № 2023667857 ; заявл. 10.07.2023 ; опубл. 21.08.2023 (Российская Федерация).
23. Фон Нейман, Д. Теория игр и экономическое поведение / Д. Фон Нейман, О. Моргенштерн. — пер. с англ. под ред. и с доб. Н.Н. Воробьева. — М. : Наука, 1970. — 707 с.
24. Nash, J. F. Equilibrium points in n-person games / J. F. Nash // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 1950. — Vol. 36, no. 1. — P. 48—49.
25. Стронгин, Р. Г. Исследование операций. Модели экономического поведения / Р. Г. Стронгин. — 2-е изд. испр. — М. : НОУ «Интуит», 2016. — 246 с.
26. Holt, C. A. The Nash equilibrium: A perspective / C. A. Holt, A. E. Roth // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2004. — Vol. 101, no. 12. — P. 3999—4002.
27. Roca, C. P. Evolutionary game theory: Temporal and spatial effects beyond replicator dynamics / C. P. Roca, J. A. Cuesta, A. Sánchez // *Physics of Life Reviews*. — 2009. — Vol. 6, no. 4. — P. 208—249.
28. Van der Laan, G. Evolutionary Game Theory and the Modeling of Economic Behavior / G. Van der Laan, X. Tieman // *De Economist*. — 1998. — Vol. 146, no. 1. — P. 59—89.
29. Claussen, J. C. Discrete stochastic processes, replicator and Fokker-Planck equations of coevolutionary dynamics in finite and infinite populations / J. C. Claussen // *Banach Center Publications*. — 2008. — Vol. 80, no. 1. — P. 17—31.



30. Cremer, J. Anomalous finite-size effects in the Battle of the Sexes / J. Cremer, T. Reichenbach, E. Frey // Eur. Phys. J. B. — 2008. — Vol. 63, no. 3. — P. 373—380.
31. Smith, J. M. The «battle of the sexes»: A genetic model with limit cycle behavior / J. M. Smith, J. Hofbauer // Theoretical Population Biology. — 1987. — Vol. 32, no. 1. — P. 1—14.
32. Moran, P. A. P. The Statistical Processes of Evolutionary Theory / P. A. P. Moran. — Oxford : Clarendon Press, 1962.
33. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations / M. A. Nowak [et al.] // Nature. — 2004. — Vol. 428, no. 6983. — P. 646—650.
34. Evolutionary game dynamics in finite populations / C. Taylor [et al.] // Bull. Math. Biol. — 2004. — Vol. 66, no. 6. — P. 1621—1644.
35. Traulsen, A. Coevolutionary Dynamics: From Finite to Infinite Populations / A. Traulsen, J. C. Claussen, C. Hauert // Phys. Rev. Lett. — 2005. — Vol. 95, no. 23. — P. 238701.
36. Robson, A. J. Efficient Equilibrium Selection in Evolutionary Games with Random Matching / A. J. Robson, F. Vega-Redondo // Journal of Economic Theory. — 1996. — Vol. 70, no. 1. — P. 65—92.
37. Schreiber, S. J. Urn Models, Replicator Processes, and Random Genetic Drift / S. J. Schreiber // SIAM J. Appl. Math. — 2001. — Vol. 61, no. 6. — P. 2148—2167.
38. Miekisz, J. Equilibrium selection in evolutionary games with random matching of players / J. Miekisz // Journal of Theoretical Biology. — 2005. — Vol. 232, no. 1. — P. 47—53.
39. Kaminski, D. Stochastic stability in three-player games / D. Kaminski, J. Miekisz, M. Zaborowski // Bull. Math. Biol. — 2005. — Vol. 67, no. 6. — P. 1195—1205.

40. Miekisz, J. Stochasticity and Time Delays in Evolutionary Games / J. Miekisz, S. Wesolowski // Dynamic games and applications. — 2011. — Vol. 1, no. 3. — P. 440—448.
41. Nowak, M. A. Evolutionary games and spatial chaos / M. A. Nowak, R. M. May // Nature. — 1992. — Vol. 359, no. 6398. — P. 826—829.
42. Szabó, G. Phase diagrams for an evolutionary prisoner's dilemma game on two-dimensional lattices / G. Szabó, J. Vukov, A. Szolnoki // Phys. Rev. E. — 2005. — Vol. 72, no. 4. — P. 047107.
43. Traulsen, A. Similarity-based cooperation and spatial segregation / A. Traulsen, J. Claussen // Phys. Rev. E. — 2004. — Vol. 70, no. 4. — P. 046128.
44. Critical Behavior of Spatial Evolutionary Game with Altruistic to Spiteful Preferences on Two-Dimensional Lattices / B. Yang [et al.] // Commun. Theor. Phys. — 2016. — Vol. 66, no. 4. — Commun. Theor. Phys.
45. Ebel, H. Coevolutionary games on networks / H. Ebel, S. Bornholdt // Phys. Rev. E. — 2002. — Vol. 66, no. 5. — P. 056118.
46. Szabó, G. Rock-scissors-paper game on regular small-world networks / G. Szabó, A. Szolnoki, R. Izsák // J. Phys. A: Math. Gen. — 2004. — Vol. 37, no. 7. — P. 2599—2609.
47. Lieberman, E. Evolutionary dynamics on graphs / E. Lieberman, C. Hauert, M. Nowak // Nature. — 2005. — Vol. 433, no. 7023. — P. 312—316.
48. A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks / H. Ohtsuki [et al.] // Nature. — 2006. — Vol. 441, no. 7092. — P. 502—505.
49. Allen, B. Games on graphs / B. Allen, M. Nowak // EMS Surv. Math. Sci. — 2014. — Vol. 1, no. 1. — P. 113—151.
50. Fisher, R. A. The genetical theory of natural selection / R. A. Fisher. — Oxford : Clarendon Press, 1930. — 272 p.

51. Wright, S. Evolution in Mendelian Populations / S. Wright // Genetics. — 1931. — Vol. 16, no. 2. — P. 97—159.
52. Traulsen, A. Stochastic dynamics of invasion and fixation / A. Traulsen, M. A. Nowak, J. M. Pacheco // Phys. Rev. E. — 2006. — Vol. 74, no. 1. — P. 011909.
53. Traulsen, A. Stochastic payoff evaluation increases the temperature of selection / A. Traulsen, M. A. Nowak, J. M. Pacheco // Journal of Theoretical Biology. — 2007. — Vol. 244, no. 2. — P. 349—356.
54. Taylor, P. D. Evolutionary stable strategies and game dynamics / P. D. Taylor, L. B. Jonker // Mathematical Biosciences. — 1978. — Vol. 40, no. 1/2. — P. 145—156.
55. Schuster, P. Replicator dynamics / P. Schuster, K. Sigmund // Journal of Theoretical Biology. — 1983. — Vol. 100, no. 3. — P. 533—538.
56. Hofbauer, J. Evolutionary dynamics for bimatrix games: A Hamiltonian system? / J. Hofbauer // Journal of Mathematical Biology. — 1996. — Vol. 34, no. 5/6. — P. 675—688.
57. Cressman, R. The replicator equation and other game dynamics / R. Cressman, Y. Tao // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2014. — Vol. 111, supplement 3. — P. 10810—10817.
58. Mukhopadhyay, A. Replicator equations induced by microscopic processes in nonoverlapping population playing bimatrix games / A. Mukhopadhyay, S. Chakraborty // Chaos. — 2021. — Vol. 31, no. 2. — P. 023123.
59. Oppen, M. Phase transition and  $1/f$  noise in a game dynamical model / M. Oppen, S. Diederich // Phys. Rev. Lett. — 1992. — Vol. 69, no. 10. — P. 1616—1619.
60. Sato, Y. Chaos in learning a simple two-person game / Y. Sato, E. Akiyama, J. D. Farmer // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2002. — Vol. 99, no. 7. — P. 4748—4751.

61. Nowak, M. A. Evolutionary dynamics: exploring the equations of life / M. A. Nowak. — Harvard : Harvard university press, 2006. — 384 p.
62. Stochastic Evolution Dynamic of the Rock-Scissors-Paper Game Based on a Quasi Birth and Death Process / Q. Yu [et al.] // Scientific reports. — 2016. — Vol. 6. — P. 28585.
63. Hofbauer, J. On the occurrence of limit cycles in the Volterra-Lotka equation / J. Hofbauer // Nonlinear Analysis: Theory, Methods & Applications. — 1981. — Vol. 5, no. 9. — P. 1003—1007.
64. Imhof, L. A. Evolutionary game dynamics in a Wright-Fisher process / L. A. Imhof, M. A. Nowak // Journal of Mathematical Biology. — 2006. — Vol. 52, no. 5. — P. 667—681.
65. Evolutionary game dynamics of combining the imitation and aspiration-driven update rules / X. Wang [et al.] // Phys. Rev. E. — 2019. — Vol. 100, no. 2. — P. 022411.
66. Hajihashemi, M. Multi-strategy evolutionary games: A Markov chain approach / M. Hajihashemi, K. A. Samani // PLoS ONE. — 2022. — Vol. 17, no. 2. — e0263979.
67. Zhang, Y. Theoretical analyses of stochastic evolutionary game systems / Y. Zhang, S. Yang, J. Guo // EPL. — 2022. — Vol. 139, no. 1. — P. 12001.
68. Chung, K. L. Markov Chains with Stationary Transition Probabilities / K. L. Chung. — Berlin : Springer-Verlag, 1960. — 278 p.
69. Grinstead, C. M. Introduction to probability / C. M. Grinstead, J. L. Snell. — American Mathematical Soc., 1997.
70. Norris, J. R. Markov Chains / J. R. Norris. — Cambridge : Cambridge university press, 1998. — 254 p.
71. Behrends, E. Introduction to Markov Chains / E. Behrends. — Wiesbaden : Vieweg+Teubner Verlag, 2000.

72. Seneta, E. Non-negative matrices and Markov chains / E. Seneta. — New York : Springer Science & Business Media, 2006. — 286 p.
73. Collet, P. Quasi-Stationary Distributions. Markov Chains, Diffusions and Dynamical Systems / P. Collet, M. S., J. San Martín. — Berlin : Springer, 2013. — 280 p.
74. Yaglom, A. M. Certain limit theorems of the theory of branching random processes / A. M. Yaglom // Doklady Akad. Nauk SSSR (NS). — 1947. — Vol. 56, no. 8. — P. 795—798.
75. Wu, Y. Stochastic analysis of a pulse-type prey-predator model / Y. Wu, W. Q. Zhu // Phys. Rev. E. — 2008. — Vol. 77, no. 4. — P. 041911.
76. Méléard, S. Quasi-stationary distributions and population processes / S. Méléard, D. Villemonais // Probab. Surveys. — 2012. — Vol. 9. — P. 340—410.
77. Noise-induced sustainability of cooperation in Prisoner's Dilemma game / T.-J. Feng [et al.] // Applied Mathematics and Computation. — 2023. — Vol. 438. — P. 127603.
78. Breuer, H.-P. Quasistationary distributions of dissipative nonlinear quantum oscillators in strong periodic driving fields / H.-P. Breuer, W. Huber, F. Petruccione // Phys. Rev. E. — 2000. — Vol. 61, no. 5. — P. 4883—4889.
79. Hansen, M. C. Existence of a unique quasi-stationary distribution in stochastic reaction networks / M. C. Hansen, W. Carsten // Electron. J. Probab. — 2020. — Vol. 25. — P. 1—30.
80. Zhou, D. Evolutionary stability and quasi-stationary strategy in stochastic evolutionary game dynamics / D. Zhou, B. Wu, H. Ge // Journal of Theoretical Biology. — 2010. — Vol. 264, no. 3. — P. 874—881.
81. Darroch, J. N. On Quasi-Stationary distributions in absorbing discrete-time finite Markov chains / J. N. Darroch, E. Seneta // Journal of Applied Probability. — 1965. — Vol. 2, no. 1. — P. 88—100.

82. Van Doorn, E. A. Quasi-stationary distributions for discrete-state models / E. A. Van Doorn, P. K. Pollett // European Journal of Operational Research. — 2013. — Vol. 230, no. 1. — P. 1—14.
83. Metastable behavior of stochastic dynamics: A pathwise approach / M. Casandro [et al.] // Journal of Statistical Physics. — 1984. — Vol. 35, no. 5/6. — P. 603—634.
84. Assaf, M. Large fluctuations and fixation in evolutionary games / M. Assaf, M. Mobilia // Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment. — 2010. — Vol. 2010. — P09009.
85. Jump Markov models and transition state theory: the quasi-stationary distribution approach / G. D. Gesú [et al.] // Faraday Discussions. — 2016. — Vol. 195. — P. 469—495.
86. Metastability of Logit Dynamics for Coordination Games / V. Auletta [et al.] // Algorithmica. — 2018. — Vol. 80, no. 11. — P. 3078—3131.
87. Dieckmann, U. Evolutionary cycling in predator-prey interactions: population dynamics and the red queen / U. Dieckmann, P. Marrow, R. Law // Journal of Theoretical Biology. — 1995. — Vol. 176, no. 1. — P. 91—102.
88. Cyclic dominance in evolutionary games: a review / A. Szolnoki [et al.] // Journal of the Royal Society Interface. — 2014. — Vol. 11, no. 100. — P. 20140735.
89. Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles / F. Barraquand [et al.] // Ecology letters. — 2017. — Vol. 20, no. 8. — P. 1074—1092.
90. Myers, J. H. Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries / J. H. Myers // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2018. — Vol. 285, no. 1875. — P. 20172841.

91. An oscillating tragedy of the commons in replicator dynamics with game-environment feedback / J. S. Weitz [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2016. — Vol. 113, no. 47. — E7518—E7525.
92. McKane, A. J. Predator-Prey Cycles from Resonant Amplification of Demographic Stochasticity / A. J. McKane, T. J. Newman // Phys. Rev. Lett. — 2005. — Vol. 94, no. 21. — P. 218102.
93. Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах / В. С. Анищенко [и др.]. — Москва-Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2003. — 544 с.
94. Landa, P. S. Nonequilibrium noise-induced phase transitions in simple systems / P. S. Landa, A. A. Zaikin // Journal of Experimental and Theoretical Physics. — 1997. — Vol. 84, no. 1. — P. 197—208.
95. С., А. В. Автоколебания динамических и стохастических систем и их математический образ - аттрактор / А. В. С., Т. Е. Вадивасова, Г. И. Стрелкова // Нелинейная динамика. — 2010. — т. 6, № 1. — с. 107—126.
96. Пиковский, А. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление / А. Пиковский, М. Розенблум, Ю. Куртс. — М. : Техносфера, 2003. — 496 с.
97. Phase synchronization: from theory to data analysis / M. Rosenblum [et al.] // Handbook of Biological Physics. Vol. 4. — Elsevier Science, 2001. — Chap. 9. P. 279—321.
98. Rosenblum, M. G. Synchronization approach to analysis of biological systems / M. G. Rosenblum, A. S. Pikovsky, J. Kurths // Fluctuation and noise letters. — 2004. — Vol. 04, no. 01. — P. L53—L62.
99. Arnold, L. Toward an understanding of stochastic Hopf bifurcation: a case study / L. Arnold, N. S. Namachchivaya, K. R. Schenk-Hoppé // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 1996. — Vol. 06, no. 11. — P. 1947—1975.

100. Schenk-Hoppé, K. R. Stochastic Hopf bifurcation: An example / K. R. Schenk-Hoppé // International journal of non-linear mechanics. — 1996. — Vol. 31, no. 5. — P. 685—692.
101. Семёнов, В. В. Экспериментальное исследование стохастической бифуркации Андронова–Хопфа в автогенераторах с аддитивным и параметрическим шумом / В. В. Семёнов, К. В. Закорецкий, Т. Е. Вадивасова // Нелинейная динамика. — 2013. — т. 9, № 3. — с. 421—434.
102. Zou, X. Stationary distribution and stochastic Hopf bifurcation for a predator-prey system with noises / X. Zou, D. Fan, K. Wang // Discrete & Continuous Dynamical Systems-Series B. — 2013. — Vol. 18, no. 5. — P. 1507—1519.
103. Купцова, А. А. Исследование стохастической бифуркации Андронова Хопфа в автогенераторе методом численного моделирования / А. А. Купцова, В. В. Семенов, А. С. Листов // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Физика. — 2014. — т. 14, № 2. — с. 59—64.
104. Zou, X. A note on a stochastic Holling-II predator–prey model with a prey refuge / X. Zou, W. Y. Lv J. // Journal of the Franklin Institute. — 2020. — Vol. 357, no. 7. — P. 4486—4502.
105. Antal, T. Fixation of Strategies for an Evolutionary Game in Finite Populations / T. Antal, I. Scheuring // Bull. Math. Biol. — 2006. — Vol. 68, no. 8. — P. 1923—1944.
106. Van derr Poll, B. Theory of the amplitude of free and forced triod vibration / B. Van derr Poll // Radio review. — 1920. — No. 1. — P. 701—710.
107. Appleton, E. V. Automatic synchronization of triode oscillators / E. V. Appleton // Proc. Cambridge Phil. Soc. — 1922. — No. 21. — P. 231—248.
108. Андронов, А. А. К математической теории захватывания / А. А. Андронов, А. А. Витт // Журнал прикладной физики. — 1930. — № 7. — с. 3—11.



109. Стратонович, Р. Л. Избранные вопросы теории флуктуаций в радиотехнике / Р. Л. Стратонович. — М. : Сов.радио, 1961. — 558 с.
110. Малахов, А. Н. Флуктуации в автоколебательных системах / А. Н. Малахов. — М. : Наука, 1968. — 660 с.
111. Рытов, С. М. Введение в статистическую радиофизику / С. М. Рытов. — М. : Наука, 1966. — 404 с.
112. Стохастический резонанс как индуцированный шумом эффект увеличения степени порядка / В. С. Анищенко [и др.] // Успехи физических наук. — 1999. — т. 169. — с. 7—38.
113. Anishchenko, V. S. Synchronization of Self-Oscillations and Noise-Induced Oscillations / V. S. Anishchenko, T. E. Vadivasova // J. Commun. Technol. Electron. — 2002. — Vol. 47, no. 2. — P. 117—148.
114. Блехман, И. И. Синхронизация динамических систем / И. И. Блехман. — М. : Наука, 1971. — 896 с.
115. Блехман, И. И. The title of the work / И. И. Блехман. — М. : Наука, 1981. — 352 с.
116. Демьянченко, А. Г. Синхронизация генераторов гармонических колебаний / А. Г. Демьянченко. — М. : Энергия, 1976. — 240 с.
117. Синхронизация регулярных, хаотических и стохастических колебаний / В. С. Анищенко [и др.]. — М.- Ижевск : Научно-издательский центр «Регулярная и хаотическая динамика», 2008. — 144 с.
118. Анищенко, В. С. Лекции по нелинейной динамике: учеб. пособие для вузов / В. С. Анищенко, Т. Е. Вадивасова. — М.- Ижевск : Научно-издательский центр «Регулярная и хаотическая динамика», 2011. — 516 с.
119. Phase-locking regions in a forced model of slow insulin and glucose oscillations / J. Sturis [et al.] // Chaos. — 1995. — Vol. 5, no. 1. — P. 193—199.
120. Synchronization of the Noisy Electrosensitive Cells in the Paddlefish / A. Neiman [et al.] // Phys. Rev. Lett. — 1999. — Vol. 82, no. 3. — P. 660—663.

121. Entrainment between heart rate and weak noninvasive forcing / V. S. Anishchenko [et al.] // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 2000. — Vol. 10, no. 10. — P. 2339—2348.
122. Vershinina, O. S. Synchronization of metastable oscillations in evolutionary games / O. S. Vershinina, M. V. Ivanchenko // Conference proceedings 3rd International Conference Volga Neuroscience Meeting 2021. — 2021. — P. 110—111.
123. Вершинина, О. С. Синхронизация метастабильных колебаний, возникающих в эволюционных играх / О. С. Вершинина, М. В. Иванченко // Тезисы докладов XX научной школы "Нелинейные волны - 2022". — 2022. — с. 54—55.
124. Синхронизация метастабильных колебаний, возникающих в эволюционной игре двух популяций / О. С. Вершинина [и др.] // Известия вузов. Радиофизика. — 2023. — т. 66, № 2/3. — с. 220—229.
125. Borg, A. A. Seasonal change in female choice for male size in the two-spotted goby / A. A. Borg, E. Forsgren, T. Amundsen // Animal Behaviour. — 2006. — Vol. 72, no. 4. — P. 763—771.
126. Qvarnström, A. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort / A. Qvarnström, T. Pärt, B. C. Sheldon // Nature. — 2000. — Vol. 405, no. 6784. — P. 344—347.
127. Experimental evidence for a seasonal shift in the strength of a female mating preference / R. N. C. Milner [et al.] // Behavioral Ecology. — 2010. — Vol. 21, no. 2. — P. 311—316.
128. Andersson, M. B. Sexual selection / M. B. Andersson. — Princeton, N.J. : Princeton University Press, 1994. — 624 p.
129. Heubel, K. U. Seasonal plasticity in male mating preferences in sailfin mollies / K. U. Heubel, I. Schlupp // Behavioral Ecology. — 2008. — Vol. 19, no. 6. — P. 1080—1086.

130. Crews, D. Psychobiology of Reptilian Reproduction: Environment, hormones, and behavior interact to regulate different phases of the lizard reproductive cycle / D. Crews // *Science*. — 1975. — Vol. 189, no. 4208. — P. 1059—1065.
131. Осипов, Г. В. Синхронизация внешним периодическим воздействием : учебное пособие / Г. В. Осипов, А. В. Половинкин. — Нижний Новгород : ННГУ им. Н. И. Лобачевского, 2005. — 78 с.
132. Osipov, G. V. Synchronization Due to External Periodic Forcing / G. V. Osipov, J. Kurths, C. Zhou // *Synchronization in Oscillatory Networks*. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2007. — P. 35—54. — (Springer Series in Synergetics).
133. Synchronization in the human cardiorespiratory system / C. Schäfer [et al.] // *Phys. Rev. E*. — 1999. — Vol. 60, no. 1. — P. 857—870.
134. Mrowka, R. Quantitative Analysis Of Cardiorespiratory Synchronization In Infants / R. Mrowka, A. Patzak, M. Rosenblum // *International Journal of Bifurcation and Chaos*. — 2000. — Vol. 10, no. 11. — P. 2479—2488.
135. Detection of  $n:m$  Phase Locking from Noisy Data: Application to Magnetoencephalography / P. Tass [et al.] // *Phys. Rev. Lett.* — 1998. — Vol. 81, no. 15. — P. 3291—3294.
136. Synchronization of two non-scalar-coupled limit-cycle oscillators / M. V. Ivanchenko [et al.] // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. — 2004. — Vol. 189, no. 1/2. — P. 8—30.
137. Кузнецов, А. П. Особенности синхронизации в системе неидентичных связанных осцилляторов ван дер Поля и ван дер Поля-Дуффинга. Широкополосная синхронизация / А. П. Кузнецов, В. И. Паксютов, Ю. П. Роман // *Прикладная нелинейная динамика*. — 2007. — т. 15, № 4. — с. 3—15.
138. Кузнецов, А. П. Синхронизация и многочастотные колебания в цепочке фазовых осцилляторов / А. П. Кузнецов, И. Р. Сатаев, Л. В. Тюрюкина // *Нелинейная динамика*. — 2010. — т. 6, № 4. — с. 693—717.

139. Osipov, G. V. Synchronization of Two Coupled Systems / G. V. Osipov, J. Kurths, C. Zhou // Synchronization in Oscillatory Networks. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2007. — P. 55—99. — (Springer Series in Synergetics).
140. Palus, M. Detecting phase synchronization in noisy systems / M. Palus // Physics Letters A. — 1997. — Vol. 235, no. 4. — P. 341—351.
141. Hramov, A. E. Time scale synchronization of chaotic oscillators / A. E. Hramov, A. A. Koronovskii // Physica D: Nonlinear Phenomena. — 2005. — Vol. 206, no. 3/4. — P. 252—264.
142. Анищенко, В. С. Взаимная синхронизация и рассинхронизация систем Лоренца / В. С. Анищенко, А. Н. Сильченко, И. А. Хованов // Письма в ЖТФ. — 1998. — т. 24, № 7. — с. 22—30.
143. Zanette, D. H. Mutual synchronization in ensembles of globally coupled neural networks / D. H. Zanette, A. S. Mikhailov // Phys. Rev. E. — 1998. — Vol. 58, no. 1. — P. 872—875.
144. The emergence and properties of mutual synchronization in in vitro coupled cortical networks / I. Baruchi [et al.] // European Journal of Neuroscience. — 2008. — Vol. 28, no. 9. — P. 1825—1835.
145. Wu, W. Global Synchronization Criteria of Linearly Coupled Neural Network Systems With Time-Varying Coupling / W. Wu, T. Chen // IEEE Transactions on Neural Networks. — 2008. — Vol. 19, no. 2. — P. 319—332.
146. Astrocyte-induced intermittent synchronization of neurons in a minimal network / S. Y. Makovkin [et al.] // Chaos, Solitons & Fractals. — 2020. — Vol. 138. — P. 109951.
147. Synchronization in multiplex models of neuron-glia systems: Small-world topology and inhibitory coupling / S. Makovkin [et al.] // Chaos. — 2021. — Vol. 31, no. 11. — P. 113111.

148. Blasius, B. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems / B. Blasius, A. Huppert, L. Stone // *Nature*. — 1999. — Vol. 399, no. 6734. — P. 354—359.
149. Simonis, J. L. Demographic stochasticity reduces the synchronizing effect of dispersal in predator-prey metapopulations / J. L. Simonis // *Ecology*. — 2012. — Vol. 93, no. 7. — P. 1517—1524.
150. Nonlinear Effect of Dispersal Rate on Spatial Synchrony of Predator-Prey Cycles / J. W. Fox [et al.] // *PLoS ONE*. — 2013. — Vol. 8, no. 11. — e79527.
151. Kulakov, M. P. Synchronization and Bursting Activity in the Model for Two Predator-Prey Systems Coupled By Predator Migration / M. P. Kulakov, E. V. Kurilova, E. Y. Frisman // *Matematicheskaya Biologiya i Bioinformatika*. — 2019. — Vol. 14, no. 2. — P. 588—611.
152. Шабунин, А. В. Синхронизация процессов распространения инфекций во взаимодействующих популяциях: Моделирование решетками клеточных автоматов / А. В. Шабунин // *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. — 2020. — т. 28, № 4. — с. 383—396.
153. Castrejón-Pita, A. A. Synchronization in a coupled two-layer quasigeostrophic model of baroclinic instability - Part 1: Master-slave configuration / A. A. Castrejón-Pita, P. L. Read // *Nonlinear Processes in Geophysics*. — 2009. — Vol. 16, no. 4. — P. 543—556.
154. Matrosov, V. Coupled economic oscillations - synchronization dynamical model / V. Matrosov, V. Shalfeev // *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. — 2023. — Vol. 31, no. 3. — P. 254—270.
155. Quantum correlations and mutual synchronization / G. Giorgi [et al.] // *Phys. Rev. A*. — 2012. — Vol. 85, no. 5. — P. 052101.

156. Nekorkin, V. I. Clusters in an assembly of globally coupled bistable oscillators / V. I. Nekorkin, M. L. Voronin, M. G. Velarde // Eur. Phys. J. B. — 1999. — Vol. 9, no. 3. — P. 533—543.
157. Belykh, V. N. Cluster synchronization modes in an ensemble of coupled chaotic oscillators / V. N. Belykh, I. V. Belykh, E. Mosekilde // Phys. Rev. E. — 2001. — Vol. 63, no. 3. — P. 036216.
158. Osipov, G. V. Ensembles of Phase Oscillators / G. V. Osipov, J. Kurths, C. Zhou // Synchronization in Oscillatory Networks. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2007. — P. 103—128. — (Springer Series in Synergetics).
159. Osipov, G. V. Chains of Coupled Limit-Cycle Oscillators / G. V. Osipov, J. Kurths, C. Zhou // Synchronization in Oscillatory Networks. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2007. — P. 129—150. — (Springer Series in Synergetics).
160. Вершинина, О. С. Синхронизация колебаний в пространственно-распределенной модели взаимодействующих популяционных игр / О. С. Вершинина, М. В. Иванченко // Тезисы докладов XXX всероссийской научной конференции "Нелинейные дни в Саратове для молодых - 2023". — 2023. — с. 51—52.
161. Vershinina, O. S. Mutual synchronization of oscillations in a system of coupled evolutionary games / O. S. Vershinina, M. V. Ivanchenko // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2023. — Vol. 31, no. 5.
162. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. Программный комплекс для численного моделирования ансамблей связанных эволюционных игр / О. С. Вершинина ; Н. исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. — № 2023666119 ; заявл. 10.07.2023 ; опубл. 26.07.2023 (Российская Федерация).

- 163. Yamapi, R. Synchronized states in a ring of four mutually coupled self-sustained electromechanical devices / R. Yamapi, P. Wofo // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. — 2006. — Vol. 11, no. 2. — P. 186—202.
- 164. Kadji, H. G. E. Synchronization dynamics in a ring of four mutually coupled biological systems / H. G. E. Kadji, J. B. C. Orou, P. Wofo // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. — 2008. — Vol. 13, no. 7. — P. 1361—1372.
- 165. Hoyer, C. Phase Noise in Networks of Mutual Synchronized Spatially Distributed 24-GHz PLLs / C. Hoyer, J. Wagner, F. Ellinger // IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques. — 2023. — P. 1—14.