

МОДЕЛИРОВАНИЕ МНОГОФАКТОРНОГО ТАКСИСА В СИСТЕМЕ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА»

© 2019 г. А.В. Будянский, В.Г. Цибулин*

Донской государственной технической университет, 344000, Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1

E-mail: halord@mail.ru

*Южный федеральный университет, 344006, Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, 105/42

E-mail: vgcibulin@sfnedu.ru

Поступила в редакцию 15.11.18 г.

После доработки 29.11.18 г.

Принята к публикации 03.12.18 г.

Рассмотрена модель динамики хищника и жертвы на неоднородном ареале, записываемая в виде системы двух нелинейных уравнений реакции диффузии–адвекции. Учитывались поисковая активность хищника и таксис жертвы из-за неравномерности распределения хищника и ресурса. На основе метода прямых и схемы смещенных сеток проведено численное исследование влияния направленной миграции на формирование популяционных структур. Проанализирована роль таксиса на заполняемость ареала и рассчитаны области миграционных параметров, при которых реализуются стационарные и колебательные пространственно-временные сценарии.

Ключевые слова: популяционная динамика, нелинейные параболические уравнения, метод прямых.

DOI: 10.1134/S0006302919020133

Модели, описывающие взаимодействие и конкуренцию популяций хищников и жертв, активно используются при анализе многих экологических и биологических проблем [1]. Обобщения модели Лотки–Вольтерра [2] связаны с изучением сценариев пространственно-временного распространения популяций. Интерес представляет анализ поисковой активности хищника [3,4] и таксис (направленная миграция) жертвы, вызванный неравномерностью распределения хищников [5,6] и ресурса. Исследование бифуркационных явлений в модели с направленной миграцией для хищника представлено в [7], при этом таксис жертвы, вызванный неравномерностью распределения ресурса, не учитывался. В работе [8] показано, что миграционные эффекты оказывают значительное влияние на формирование пространственных популяционных структур. Наличие межвидового таксиса может приводить к нетривиальным сценариям сосуществования видов [9–12]. Таким образом, анализ модели с одновременным учетом направленной миграции хищников и жертв является актуальной задачей.

В данной работе для системы «хищник–жертва» исследуется влияние миграционных факторов на заполнение популяциями экологических ниш. Модель записывается в виде сис-

темы нелинейных уравнений параболического типа и учитывает диффузионное распространение видов, направленную миграцию и неоднородность ресурса.

НАПРАВЛЕННАЯ МИГРАЦИЯ В МОДЕЛИ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА»

Рассматривается пространственно-временное взаимодействие популяций жертв $u(x, t)$ и хищников $v(x, t)$ на ареале $\Omega = [0, a]$ при $t \geq 0$. Уравнения балансов видов даются через миграционные потоки q_1 и слагаемые, описывающие локальное взаимодействие видов:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial q_1}{\partial x} + \mu_1 u \left(1 - \frac{u}{p}\right) - l_1 uv, \quad (1)$$

$$q_1 = k_1 \frac{\partial u}{\partial x} - \alpha u \frac{\partial p}{\partial x} + \gamma u \frac{\partial v}{\partial x},$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial q_2}{\partial x} + \mu_2 uv - l_2 v, \quad (2)$$

$$q_2 = k_2 \frac{\partial v}{\partial x} - \beta v \frac{\partial u}{\partial x}.$$

Миграционные потоки q_1 и q_2 учитывают диффузионное распространение (слагаемые с параметрами k_1, k_2) и направленную миграцию видов. Таксис жертвы определяется неравномерностью распределения ресурса (слагаемое с параметром α) и реакцией на хищника (γ), для $v(x, t)$ учитывается только влияние жертвы (β). Изменение плотности популяции жертвы определяется логистическим законом с параметром роста μ_1 и переменной по пространству функцией ресурса $p(x)$, а также убылью из-за присутствия хищника (слагаемое с l_1). Рост плотности популяции хищника за счет потребления жертв дается мультипликативным слагаемым с коэффициентом μ_2 , а естественная смертность – членом с коэффициентом l_2 .

На границе ареала $\Omega = [0, a]$ ставятся условия отсутствия потоков:

$$q_1(0, t) = q_1(a, t) = q_2(0, t) = q_2(a, t) = 0. \quad (3)$$

Система (1)–(3) дополняется начальными распределениями плотностей популяций:

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (4)$$

Для численного решения задачи (1)–(4) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток аналогично [10]. По переменной x вводится равномерная сетка: $x_r = rh_x, r = -1, 0, \dots, n + 1, h_x = a/n$. Плотности распределения популяций в узле x_r далее обозначаются через u_r и v_r . Для вычисления потоков q_i применяется смещенная сетка: $x_{r+1/2} = -h_x/2 + rh_x, r = 1, \dots, n$.

По пространственным переменным вводится разностный оператор первого порядка на двухточечном шаблоне и оператор вычисления среднего:

$$(d\omega)_{r+1/2} = \frac{\omega_{r+1} - \omega_r}{h_x}, \quad (\delta\omega)_{r+1/2} = \frac{\omega_{r+1} + \omega_r}{2}.$$

В результате аппроксимации (1) и (2) получается следующая система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{u}_r = [dq_1 + \mu_1 u_r f_0 - l_1 u_r v_r]_r, \quad (5)$$

$$\dot{v}_r = [dq_2 + \mu_2 u_r v_r - l_2 v_r]_r, \quad r = 0, \dots, n, \quad (6)$$

$$f_{0,r} = 1 - \frac{u_r}{P_r}, \quad P_r = \left[\frac{1}{h_x} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}. \quad (7)$$

Потоки $q_{i,r-1/2}, (r = 1, \dots, n)$ вычисляются по формулам:

$$(q_1)_{r-1/2} = [k_1 du - \alpha p r \delta u - \gamma d u \delta v]_{r-1/2}, \quad (8)$$

$$(q_2)_{r-1/2} = [k_2 dv - \beta d v \delta u]_{r-1/2}. \quad (9)$$

Дискретные аналоги краевых условий записываются с применением законтурных узлов:

$$q_{i,-1/2} = q_{i,1/2}, \quad q_{i,n+1/2} = q_{i,n-1/2}, \quad i = 1, 2. \quad (10)$$

Из выражений (4) получаются начальные условия для (5)–(10):

$$u_r = u^0(x_r), \quad v_r = v^0(x_r). \quad (11)$$

ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МИГРАЦИОННЫХ ЭФФЕКТОВ

Далее представлены результаты расчетов динамики популяций на ареале $\Omega = [0, 2]$. Вычислительный эксперимент проводили для различных значений параметров миграции α, β, γ , коэффициентов роста μ_1, μ_2 и при следующих фиксированных параметрах: $k_1 = 0,03, k_2 = 0,05, l_1 = 3, l_2 = 1$.

Функция ресурса для жертвы дается формулой:

$$p(x) = 3 \left[\sin \frac{\pi x}{a} \right]^3 + 0,1$$

и соответствует случаю ареала с одной благоприятной зоной. Начальные распределения видов были локализованы:

$$u^0(x) = \begin{cases} 0,6 \sin \frac{2\pi}{a} x, & x \in [0, 1], \\ 0, & x \in (1, 2]; \end{cases}$$

$$v^0(x) = \begin{cases} 0, & x \in [0, 1), \\ 0,6 \sin \left(\frac{2\pi}{a} x - \pi \right), & x \in [1, 2]. \end{cases}$$

В результате интегрирования по времени системы (5)–(11) устанавливаются стационарные и колебательные режимы. Для описания результатов рассчитывали средние и среднеквадратичные отклонения финальных профилей:

$$\{\bar{u}, \bar{v}\} = \frac{1}{(n+2)} \sum_{r=0}^{n+1} \{u_r, v_r\},$$

$$\sigma(u) = \sqrt{\frac{1}{(n+2)} \sum_{r=0}^{n+1} (u_r - \bar{u})^2}.$$

На рис. 1 приведены результаты формирования стационарных распределений жертв

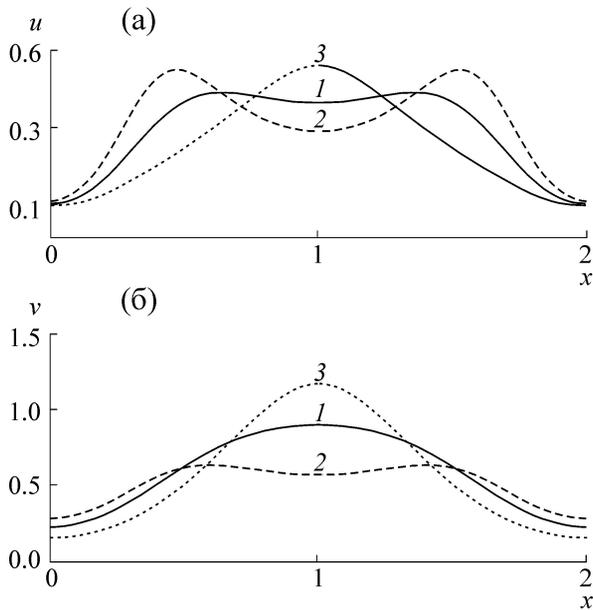


Рис. 1. Финальные распределения плотностей жертв (а) и хищников (б) при $\alpha = 0$ (кривые 1), $\alpha = -0,05$ (кривые 2), $\alpha = 0,05$ (кривые 3). Остальные параметры: $\mu_1 = 3, \mu_2 = 3, \beta = 0, \gamma = 0$.

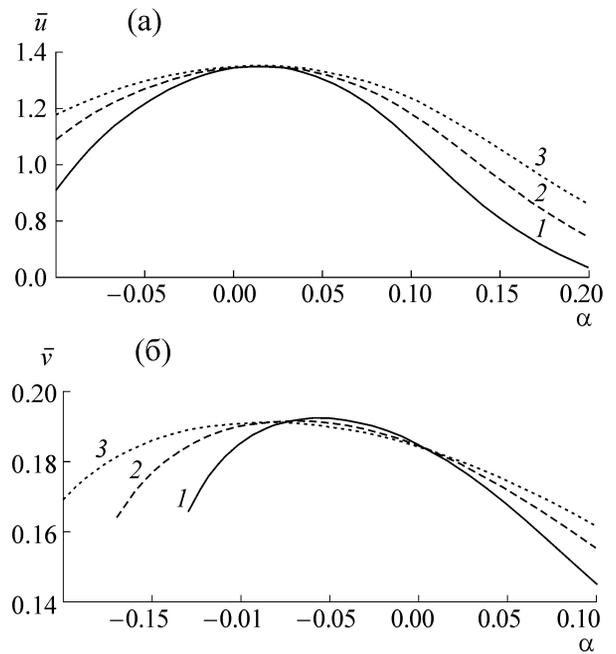


Рис. 2. Зависимости средней плотности жертвы по ареалу от параметра миграции α без хищника (а) и при наличии хищника (б) при $\mu_1 = 3$ (кривые 1), $\mu_1 = 4$ (кривые 2), $\mu_1 = 5$ (кривые 3). Остальные параметры: $\mu_2 = 4, \beta = 0, \gamma = 0$.

(рис. 1а) и хищников (рис. 1б) в зависимости от параметра миграции, вызываемой неравномерностью ресурса. При отсутствии таксиса ($\alpha = \beta = \gamma = 0$) устанавливаются стационарные распределения видов, подобные функции ресурса. При положительных значениях α происходит перераспределение жертвы в благоприятную зону, а случае $\alpha < 0$ наблюдается отток из нее, см. таблицу.

Из таблицы видно, что максимальное \bar{u} наблюдается при $\alpha = -0,05$. Это показывает, что при отсутствии других миграционных факторов стремление к ресурсу не является наилучшей стратегией для жертвы при наличии хищника. От величины параметра миграции α зависит насыщение ареала, это подтверждается увеличением средней плотности жертв.

На рис. 2а даны зависимости средней плотности по ареалу жертв. Видно, что при $v^0 = 0$ максимальная плотность достигается при положительном значении параметра миграции $\alpha \approx$

0,02. При этом кривые, соответствующие различным параметрам роста μ_1 , пересекаются в одной точке – точке максимума. Следует отметить, что коэффициент роста μ_1 не влияет на максимум, достигаемый при оптимальном параметре α . На рис. 2б приведены результаты вычисления средней плотности при наличии хищника. В этом случае максимум смещается в сторону отрицательных значений параметра роста μ_1 . Финальные плотности популяций демонстрируют отток жертвы из благоприятной зоны, приводящий к выравниванию профиля распределения жертвы. Это способствует меньшей убыли из-за присутствия хищников.

На насыщение ареала популяциями влияет также коэффициент роста хищника μ_2 и параметр γ , который позволяет учесть реакцию жертвы на неравномерность распределения хищника. Зависимость средних плотностей по-

Значения параметров миграции, финальные средние значения плотностей (\bar{u}, \bar{v}) и среднеквадратичные отклонения ($\sigma(u), \sigma(v)$) при $\beta = 0$ и $\gamma = 0$

α	\bar{u}	\bar{v}	$\sigma(u)$	$\sigma(v)$
0	0,29	0,59	0,11	0,24
-0,05	0,31	0,52	0,11	0,12
0,05	0,25	0,58	0,13	0,36

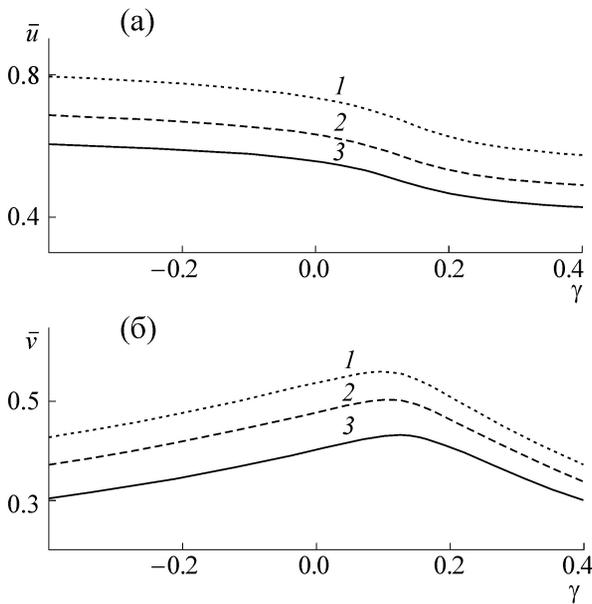


Рис. 3. Зависимости средней плотности жертвы (а) и хищника (б) по ареалу от параметра миграции γ при $\mu_2 = 1$ (кривые 1), $\mu_2 = 1,2$ (кривые 2), $\mu_2 = 1,4$ (кривые 3). Остальные параметры: $\mu_1 = 4$, $\alpha = 0$, $\beta = 0$.

пуляций от параметра γ приведена на рис. 3. Отток жертв от скоплений хищников (отрицательные значения γ) почти не дает роста популяции (см. рис. 3а). При увеличении γ плотность заметно снижается, а затем выходит на стационарный уровень. Рис. 3б демонстрирует график зависимости средней плотности хищников от параметра γ . Видно, что максимальное значение средней плотности хищника приходится на положительное значение γ , а увеличение μ_2 повышает среднюю плотность хищника.

Зависимость средней плотности хищника от миграционного параметра β демонстрирует рис. 4. Видно, что максимальное значение средней плотности приходится на отрицательное значение $\beta \approx -0,09$ (см. кривую 3 на рис. 4). Плотность жертв в местах их скопления увеличивается при оттоке хищников, а распространение жертв по ареалу приводит к увеличению их общей численности. Это в свою очередь дает толчок для размножения хищников. Уменьшение параметра миграции β приводит к спаду популяции вплоть до исчезновения. При увеличении β сначала наблюдается понижение плотности, а затем происходит плавный выход на постоянный уровень.

Далее анализируется влияние направленной миграции на реализацию стационарных распре-

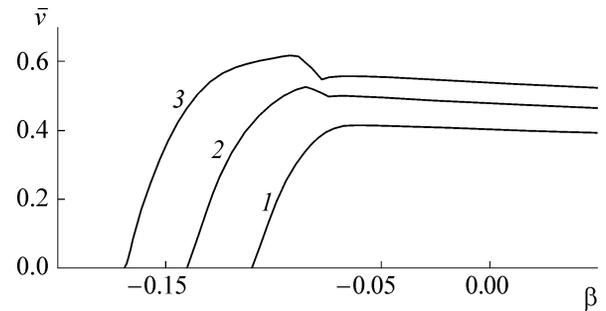


Рис. 4. Зависимости средней плотности хищника от параметра миграции β при $\mu_2 = 1$ (кривая 1), $\mu_2 = 1,2$ (кривая 2), $\mu_2 = 1,4$ (кривая 3). Остальные параметры: $\mu_1 = 4$, $\alpha = 0$, $\beta = 0$.

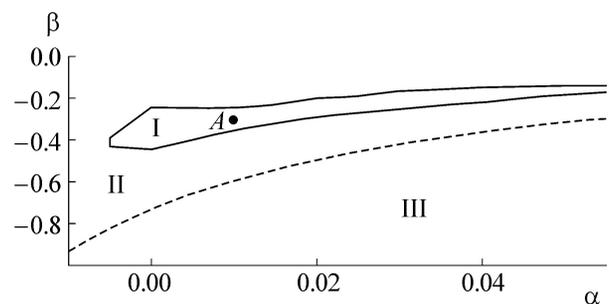


Рис. 5. Карта миграционных параметров, отвечающих колебательным режимам (I), стационарным режимам (II) и вымиранию хищника (III). Параметры: $\mu_1 = 3$, $\mu_2 = 5$, $\gamma = 0$.

делений и возникновение колебательных процессов в системе популяций хищников и жертв на неоднородном ареале. На рис. 5 представлена карта для коэффициентов миграции α и β , состоящая из трех областей. Зона III соответствует параметрам, при которых происходит вымирание хищника, зона I отвечает незатухающим колебаниям плотностей, а оставшаяся часть карты представляет комбинации параметров, при которых устанавливаются стационарные распределения хищников и жертв (зона II). Можно отметить, что вымирание хищника происходит при переходе параметра β через критическое значение. Например, при $\alpha = 0$ найдено, что $\beta_{crit} \approx -0,75$. С увеличением α происходит увеличение β_{crit} . Выше критической кривой наблюдаются в основном стационарные режимы сосуществующих хищников и жертв (зона II). Формированию колебательных режимов отвечает достаточно узкая (по β) область параметров (зона I). При отрицательных значениях параметра α эта зона ограничена.

При учете реакции жертвы на распределение хищника ($\gamma \neq 0$) происходит смещение области

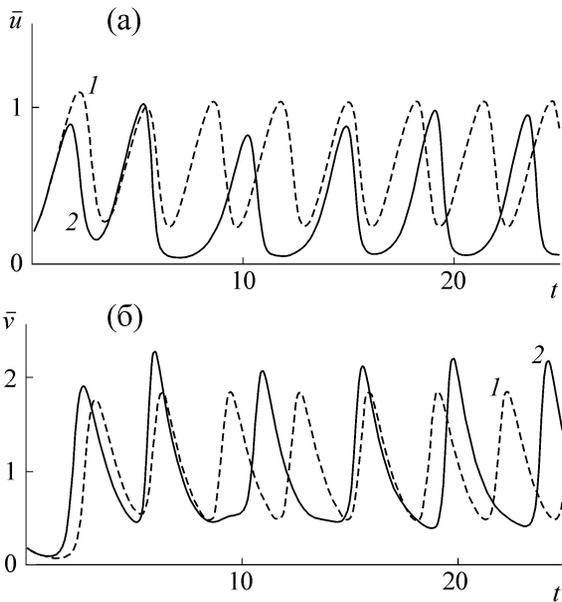


Рис. 6. Колебания средних плотностей популяции жертвы (а) и хищника (б) при $\mu_2 = 6$, $\alpha = 0,01$, $\beta = -0,3$ (точка А на рис. 5), $\mu_1 = 3$, $\gamma = 0$.

параметров, отвечающих существованию колебательных режимов. Например, при $\alpha = 0$ для $\gamma = 0$ область β , отвечающая колебательным процессам, равна $[-0,44, -0,25]$, а для $\gamma = 0,01$ интервал смещается и увеличивается в размере: $[-0,56, -0,27]$.

На рис. 6 приведена динамика изменения средних плотностей популяций для набора параметров, соответствующих точке А на рис. 5. Расчеты проведены для значений $\mu_1 = 3$ и $\mu_2 = 5$. Видно, что при данных параметрах установ-

ливается периодический режим, причем с увеличением параметра μ_2 растет частота колебаний. Для $\mu_2 = 7$ возникает режим нерегулярных колебаний хищников и жертв, на рис. 7 представлены графики зависимости от времени средних по ареалу плотностей. При дальнейшем увеличении μ_2 наблюдаются затухающие колебания с выходом на стационарный режим. При этом меняется характер распределений – хищники располагаются по центру ареала. Аналогичная ситуация реализуется при $\mu_2 < 5$.

Колебательный сценарий эволюции пространственных распределений хищников и жертв демонстрирует рис. 8. Начальные распределения видов локализованы на различных частях ареала. В результате динамического процесса «кормовой» вид распределяется по ареалу, а его максимум соответствует наибольшему значению ресурса. Это связано с положительностью миграционного параметра $\alpha = 0,01$. При этом хищники располагаются по периферии сообщества жертв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для моделирования влияния направленной миграции на заполняемость ареала в настоящей работе рассматривается система нелинейных параболических уравнений. Модель учитывает направленную миграцию, вызванную неравномерностью распределения ресурса и биологических видов. Для анализа применяется вычислительный эксперимент, основанный на методе прямых и схеме смещенных сеток. Показано, что существует оптимальное значение миграционного параметра, отвечающего за реакцию на

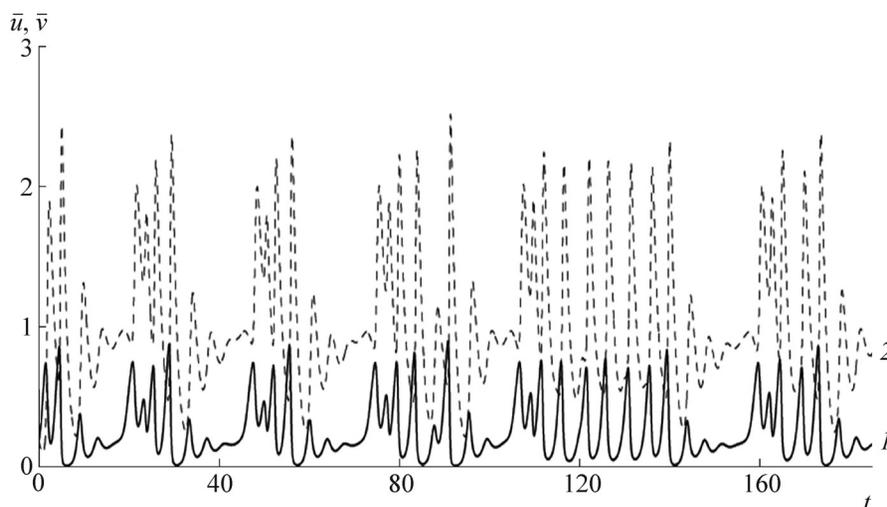


Рис. 7. Колебания средних плотностей популяции жертвы (кривая 1) и хищника (кривая 2) при $\mu_2 = 7$, $\alpha = 0,01$, $\beta = -0,3$ (точка А на рис. 5), $\mu_1 = 3$, $\gamma = 0$.

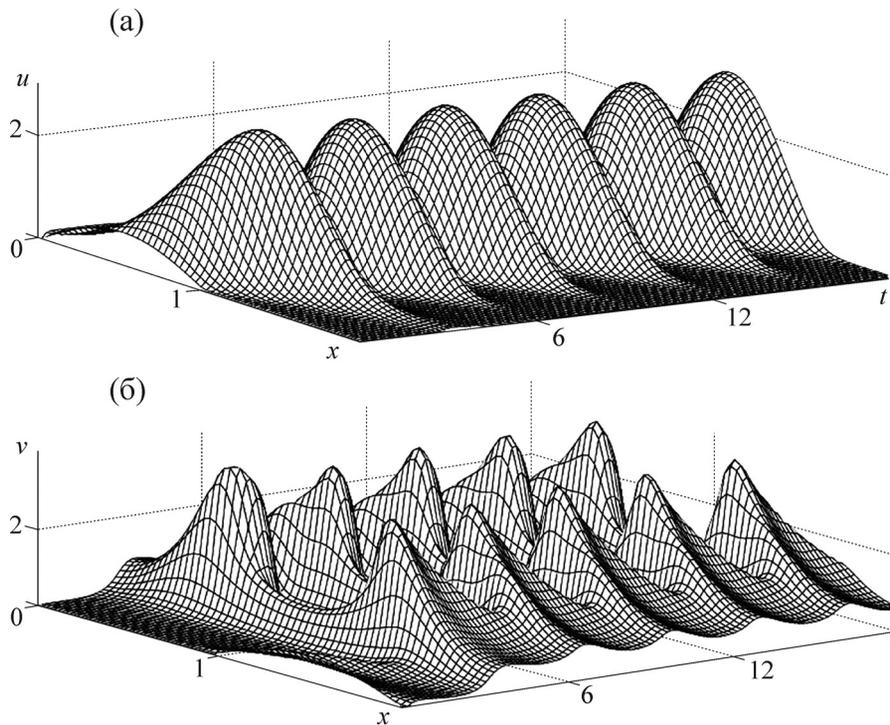


Рис. 8. Пространственно-временная эволюция распределения плотности популяций жертвы (а) и хищника (б) за период $t \in [0,18]$. Параметры: $\alpha = 0,01$, $\beta = -0,3$, $\gamma = 0$.

неравномерность распределения ресурса. Анализ направленной миграции, вызванной неравномерностью распределения видов, показал, что бегство жертв от хищников не дает значительного увеличения средней плотности по сравнению с нейтральной реакцией. В случае учета поисковой активности хищника рассчитано значение параметра миграции, обеспечивающего максимум его плотности. В численном эксперименте найдена область миграционных параметров, при которых реализуются колебательные сценарии изменения плотностей популяций.

Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания. Исследование проводилось при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-01-00453).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дж. Мюррей, *Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине* (Ин-т компьютерных исслед., М., Ижевск, 2011), т. 2.
2. В. Вольтерра, *Математическая теория борьбы за существование* (Наука, М., 1976).
3. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис и Ю. В. Тютюнов, Докл. РАН **372** (6), 730 (2000).
4. R. Arditi, Yu Tyutyunov., A. Morgulis, et al., *Theor. Popul. Biol.* **59**, 207 (2001).
5. H. Jin and Z. Wang, *J. Differ. Equations* **262**, 1257 (2017).
6. X. Wang and X. Zou, *Math. Biosci. Engineerg.* **15** (3), 775. (2018).
7. А. Д. Загребнева, В. Н. Говорухин и Ф. А. Сурков, *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика* **22** (3), 94 (2014).
8. С. Cosner, *Discrete & Continuous Dynamical Systems* **34** (5), 1701 (2014).
9. Н. В. Белотелов и А. И. Лобанов, *Мат. моделирование* **9** (12), 43 (1997).
10. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **60** (4), 758 (2015).
11. А. В. Епифанов и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **61** (4), 823 (2016).
12. A. V. Budyansky, K. Frischmuth, and V. G. Tsybulin, *Discrete & Continuous Dynamical Systems* **24** (2), 547 (2019). DOI: 10.3934/dcdsb.2018196.

Modeling of Multifactor Taxis in a Predator-Prey System

A.V. Budyansky* and V.G. Tsybulin**

**Don State Technical University, pl. Gagarina 1, Rostov-on-Don, 344000 Russia*

***Southern Federal University, ul. Bolshaya Sadovaya 105/42, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

A model of predator-prey dynamics in spatially heterogeneous regimes is considered using a system of two nonlinear reaction-diffusion-advection equations. The pursuit-evasion activity is taken into account because of uneven distribution of the predator and the resource. Based on the method of lines and staggered grids a numerical study of the effect of directed migration on the formation of population structures is carried out. The role of taxis in population growth in the area is analyzed and migration parameters, which are used for the formation of stationary and oscillatory spatial-temporal patterns, are calculated.

Keywords: population dynamics, nonlinear parabolic equations, method of lines