

ДИНАМИКА СИСТЕМЫ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» СО СТАДНЫМ ПОВЕДЕНИЕМ В ОБОИХ СЛУЧАЯХ И СИЛЬНЫМ ЭФФЕКТОМ ОЛЛИ У ЖЕРТВЫ

© 2020 г. С. Бисвас*, Д. Пал**, Г.С. Махапатра*, Г.П. Саманта***

*Отдел математики Национального технологического института Пудучерри, Караикал-609609, Индия

**Средняя школа Чандрахати Дилипа Кумара (Х.С.), Чандрахати, Западная Бенгалия, 712504, Индия

***Отдел математики Индийского института инженерных наук и технологий, Шибпур, Хора-711103, Индия

E-mail: biswassoumen84@gmail.com

Поступила в редакцию 11.03.2020 г.

После доработки 11.03.2020 г.

Принята к публикации 08.05.2020 г.

Работа посвящена динамике хищника и жертвы, когда и жертва, и хищник демонстрируют стадное поведение. Положительность, ограниченность, некоторые критерии вымирания, устойчивость возможных точек равновесия обсуждаются в инновационном подходе, в связи с некоторым глобальным поведением. Для пояснения аналитических дискуссий представлены результаты численного моделирования. Биологические последствия аналитических и численных результатов с целью поддержания экологического баланса в природе обсуждаются отдельно. Представлены возможности будущих исследований по этой теме.

Ключевые слова: хищник–жертва, стадное поведение, эффект Олли, вымирание, устойчивость.

DOI: 10.31857/S0006302920050142

Моделирование двумерных динамических систем является широко обсуждаемой концепцией в различных сферах экологии в наше время. Все исследования популяционных моделей прошлого столетия исходили в основном из модели Лотки–Вольтерра [1–4], тогда как были предложены и некоторые другие возможные динамики, кроме классического предположения о квадратичных взаимодействиях. Прежде всего, мы можем назвать систему Холлинга–Танера [5–7], зависящую от соотношения численностей RD-модель [8, 9], и функциональные реакции Холлинга типа II и типа III [1, 2, 10]. Последние, однако, требуют большего изучения и обоснования [11–13], чтобы быть обоснованными должным образом. Более того, квадратичные взаимодействия, основанные на законе действующих масс, используются даже сегодня в более сложной модели пищевой цепи [14].

В нашей настоящей статье мы рассматриваем систему двух популяций по-другому, используя в некоторых случаях подходящие допущения для обсуждения различного динамического поведения. Важнейшими компонентами любой модели являются выбор функции роста жертвы и функциональный ответ хищника. Концепция групповой защиты с подходящими предположениями о форме и типе функциональных реакций жертвы

была подробно обсуждена в работе [15]. Здесь мы будем использовать функцию роста и соответствующее уравнение роста, использованное авторами в работах [16–19]. Уравнение роста описывается выражением

$$\frac{dM}{dT} = \alpha M \left(1 - \frac{M}{K}\right), \quad (1.1)$$

где $M(T)$ обозначает плотность населения в момент времени T , α – собственная скорость роста на душу населения, а K – несущая способность окружающей среды. Можно отметить, что темп роста на душу населения является уменьшающейся функцией размера населения и достигает нуля в насыщенной фазе, когда население достигает размера K . Из-за ограниченности ресурсов, таких как еда, пространство и основные питательные вещества, каждая популяция растет к насыщенной фазе и не может расти дальше. Любая популяция, достигшая размера выше K , получит отрицательный темп роста. Исследователи обнаружили много доказательств в реальных жизненных ситуациях, когда у роста населения наблюдается обратная тенденция при низкой плотности населения [20–25], явление положительной зависимости плотности прироста населения при низкой плотности известно как эффект Олли [23–26]. Эффект Олли обуславливают проблема адап-

тации к окружающей среде, снижение оборонительной бдительности, трудности в поиске партнера, снижение защиты от хищников и многие другие причины [20–23]. Вот почему эффект Олли можно разделить на два разных типа в зависимости от скорости снижения темпов роста на душу населения при низкой плотности населения: сильный эффект Олли [27–30] (или критическая диспенсация [31–33]) и слабый эффект Олли [26, 34] (или некритическая диспенсация [31–34]). Моделирование эффекта Олли обычно представляется уравнением роста следующего вида

$$\frac{dM}{dT} = \alpha M \left(1 - \frac{M}{K}\right) \left(\frac{M}{K_0} - 1\right), \quad (1.2)$$

где $M(T)$ – плотность населения в момент времени T , K – несущая способность среды, α – собственная скорость роста на душу населения, и $0 < K_0 \ll K$. Условия, при которых значение K_0 является положительным и размер популяции ниже порогового уровня K_0 , показывают, что темпы прироста населения уменьшаются и исчезают [27, 35–37]. Здесь был использован сильный эффект Олли, хотя описание слабого эффекта Олли также доступно [29, 38]. Показав аддитивный эффект Олли, упомянем другую форму функции роста, которую можно найти в работах [39, 40]. Также можно найти сравнение между логистической функцией роста (1.1) и функцией, представляющей эффект Олли уравнением (1.2), в работе [16].

Теперь обратимся к функции, которая описывает количество добычи, потребляемой хищником на единицу времени для заданных популяций жертв и хищников, и называется функциональной реакцией или тропной функцией. Исследователи разработали множество подходящих функциональных реакций, в зависимости от поведения популяций, реагирования скорости хищничества на изменение плотности жертв у различных популяций жертв. Как мы упоминали ранее, семейство функциональных ответов Холлинга наиболее разработано, что подтверждают работы [41–47]. Но в динамике хищников очень популярной стала функциональная реакция Холлинга II типа [48–50]. Этот тип функциональной реакции включает в себя тот факт, что одна особь может питаться только до тех пор, пока желудок не заполнится, и поэтому функцию насыщения лучше описать как прием пищи. Эта концепция похожа на закон убывающей отдачи, заимствованный из исследования операций, то есть гиперболу, поднимающуюся до асимптотического значения. Другими словами, функциональный ответ будет иметь вид

$$G(M) = \frac{\beta M}{1 + T_h \beta M}, \quad (1.3)$$

где $M(T)$ обозначает плотность добычи в момент времени T , β – эффективность поиска хищником жертвы, а T_h – среднее время обработки хищником каждой жертвы.

Теперь попробуем осветить концепцию стадного поведения. Словарное значение понятия стада – это большая группа животных, особенно копытных, которые живут вместе как домашний скот. Несколько причин побуждают вид демонстрировать стадное поведение. Например, стадо может защитить жертв от хищников. С другой стороны, для хищников стая может быть более эффективной стратегией, чтобы уничтожить стадо добычи. Таким образом, здесь возникает необходимость поиска подходящей формы функционального ответа для описания этого социального поведения. Понятие о том, что квадратный корень из переменной, задающей плотность популяции хищника, может быть использован в функции, описывающей показатель встречаемости в двумерной системе, было введено в работе [51]. Точно так же две трети силы хищника в показателе встречаемости лучше описывают такое групповое поведение хищников в трехмерных системах. Эту концепцию можно найти в работе [52]. Но в работах [53] и [54] была предложена другая концепция в этой области. Прежде чем продолжить, мы должны описать основные идеи этих работ.

Пусть M – плотность населения, которое собирается в стада. Предположим, что стадо занимает область H . Количество особей, находящихся в самых удаленных местах в стаде, пропорционально длине периметра участка, где находится стадо. Таким образом, его длина пропорциональна \sqrt{H} . Следовательно, \sqrt{H} будет подсчитывать индивидуумов на краю участка, тогда как M распределяется по двумерной области. Следовательно, при моделировании атаки хищника на эту популяцию функциональная реакция должна быть выражена в виде квадратного корня из популяции добычи. Эта идея была впервые представлена в работе [53]. В работе [54] был введен новый функциональный отклик, в котором показатель плотности жертв в выражении (1.3) заменяется его квадратным корнем. Было также принято предположение, что среднее время обработки T_h равно нулю в его расчетной части. Для настоящей статьи мы хотели бы использовать эти наблюдения для построения нашего нынешнего функционального отклика. Эта модель может быть более подходящей для крупных хищников по отношению к их добыче. Подобные рассуждения привели в работе [52] к созданию модели планктона, в которой токсичный фитопланктон высвобождает яд через поверхность трехмерного пятна. В реальной жизни мы можем легко найти некоторые виды хищников, которые сравнительно существенно сильнее, чем виды их жертв, и поэтому среднее

время обработки хищником для каждой добычи может быть проигнорировано. Более того, аргумент авторов работы [53] мотивирует нас моделировать функцию реакции жертвы, которая демонстрирует стадное поведение, в терминах квадратного корня из показателя популяции добычи. Итак, не говоря уже о функциональном ответе, использованном авторами работ [16, 54–56], мы рассматриваем хищнический функциональный ответ как

$$G_1(M) = \beta\sqrt{M}, \quad (1.4)$$

где β и M такие же, как в выражении (1.3). Примечательно, что жизнь в стадах может быть полезной, если население восприимчиво к эффекту Олли. Исследователи предположили, что групповое поведение может уменьшить риски исчезновения, вызванные эффектом Олли. В присутствии хищника такое поведение играет ключевую роль в отношении бдительности и риска хищничества [24]. В большинстве работ, связанных с этой концепцией, предполагается, что добыча имеет логистический рост. Заинтересованные читатели могут обратиться к работе [55] и приведенным в ней ссылкам. Но авторы работ [16, 17] рассматривали свои модели со стадным поведением жертв и стадным поведением и жертв, и хищников соответственно, причем обе модели имели сильный эффект Олли. Анализируя эти работы, здесь мы пытаемся построить и исследовать новую модель с некоторыми подходящими допущениями.

Следующий раздел содержит краткое обсуждение предположений и параметров. Раздел 3 данной работы объясняет положительность и ограниченность системы. Некоторые критерии вымирания как для жертвы, так и для хищника описаны в разделе 4, а в разделе 5 можно найти возможные точки равновесия и анализ их устойчивости. В разделе 6 представлен анализ бифуркаций. Численная проверка наших аналитических результатов дана в разделе 7. Наконец, в разделе 8 представлены заключительные замечания для наших аналитических и численных наблюдений.

2. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Здесь мы рассмотрим некоторые подходящие предположения для построения нашей модели. Позже мы должны дать некоторую логику этого. Пусть $M(T)$ и $N(T)$ – плотность жертвы и хищника соответственно. Мы считаем, что обе популяции живут в стадах, предполагаем также мультипликативный эффект Олли в росте популяции добычи. Теперь самое важное предположение о том, что среднее время обработки хищника для каждой жертвы равно нулю, побуждает нас ввести

следующий набор нелинейных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dT} &= \alpha M \left(1 - \frac{M}{K}\right) \left(\frac{M}{K_0} - 1\right) - \beta\sqrt{M}\sqrt{N} \\ \frac{dN}{dT} &= -\delta N + \beta\gamma\sqrt{M}\sqrt{N} \end{aligned} \quad (2.1)$$

с начальными условиями

$$M(0) > 0, N(0) > 0,$$

где α – собственная скорость роста на душу населения, K – пропускная способность жертвы, K_0 с $0 < K_0 \ll K$ – порог Олли популяции добычи в отсутствие хищника, δ – смертность хищника в отсутствие добычи. Из-за стадного поведения здесь мы использовали модифицированный функциональный отклик (1.4) для представления взаимодействия между добычей и хищником. Следовательно, β и γ представляют эффективность поиска хищника и степень конверсии биомассы соответственно. Попробуем объяснить логику наших предположений. Предположения о стадном поведении и эффекте Олли уже рассматривались в работах многих авторов [16, 17]. Но предположение о том, что среднее время обработки хищника для каждой жертвы равно нулю, лучше всего объяснить подходящим примером. Хищники, которые сравнительно сильнее, чем их жертвы, не тратят время, чтобы справиться со своей добычей. В практической жизни мы видим, что мелкие рыбы проглатываются более крупными. На самом деле в нашей вселенной очень много хищников, для которых мы можем без всяких сомнений пренебречь термином «среднее время обработки каждой добычи». Очевидно, что все используемые здесь параметры положительны.

Если мы перемасштабируем $m = \frac{M}{K}$, $n = \frac{n}{K}$ и $t = \alpha \frac{K}{K_0} T$ для уменьшения количества параметров в выражении (2.1), то после некоторых упрощений получим систему:

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= m(1-m)(m-r) - a\sqrt{m}\sqrt{n} \\ \frac{dn}{dt} &= -dn + b\sqrt{m}\sqrt{n} \end{aligned}, \quad (2.2)$$

где $r = \frac{K_0}{K}$, $a = \frac{\beta K_0}{\alpha K}$, $d = \frac{\delta K_0}{\alpha K}$ и $b = \frac{\beta \gamma K_0}{\alpha K}$.

3. ПОЛОЖИТЕЛЬНОСТЬ И ОГРАНИЧЕННОСТЬ

Для обеспечения положительности системы (2.2) необходимо рассмотреть следующую теорему.

Теорема 3.1. Решения системы уравнений (2.2), область которых есть R_+^2 , положительны всегда.

Доказательство: Доказательство этой теоремы простое и поэтому незначительно для нашего настоящего исследования.

Для ограниченности системы (2.2) можно рассмотреть следующую теорему.

Теорема 3.2. Начиная с R_+^2 , все решения системы уравнений (2.2) равномерно ограничены.

Доказательство. Если будет иметься какое-либо решение $\{m(t), n(t)\}$ системы уравнений (2.2), то у нас должно быть два возможных случая.

Случай 1: Если $m(0) \leq 1$, мы будем утверждать, что $m(t) \leq 1$ для всех $t \geq 0$. Если предположить, что наше утверждение не соответствует действительности, то можно найти два положительных действительных числа t_1 и t_2 такие, что $m(t_1) = 1$ и $m(t) > 1$ для всех $t \in (t_1, t_2)$. Теперь для всех $t \in (t_1, t_2)$ из системы уравнений (2.2) имеем

$$m(t) = m(0) \exp \left[\int_0^t f(m(s), n(s)) ds \right],$$

$$\text{где } f(m(t), n(t)) = \left\{ (1 - m(t))(m(t) - r) - \frac{a\sqrt{n(t)}}{\sqrt{m(t)}} \right\}.$$

Это означает, что

$$m(t) = m(0) \exp \left[\int_0^{t_1} f(m(s), n(s)) ds \right] \left[\exp \int_{t_1}^t f(m(s), n(s)) ds \right]$$

$$m(t) = m(t_1) \exp \left[\int_{t_1}^t f(m(s), n(s)) ds \right]$$

для всех $t \in (t_1, t_2)$.

Поэтому для всех $t \in (t_1, t_2)$ имеем $f(m(t), n(t)) < 0$ как $r < 1$, следовательно, $m(t) < m(t_1) = 1$, что противоречит нашему предположению что $m(t) > 1$ для всех $t \in (t_1, t_2)$. Следовательно, наше предположение верно.

Случай 2: Пусть $m(0) > 1$, мы утверждаем, что $\limsup_{t \rightarrow \infty} m(t) \leq 1$. Допустим, что наше утверждение не соответствует действительности. Тогда $m(t) > 1$ для всех $t > 0$. Таким образом, $f(m(t), n(t)) < 0$, причем

$$f(m(t), n(t)) = \left\{ (1 - m(t))(m(t) - r) - \frac{a\sqrt{n(t)}}{\sqrt{m(t)}} \right\}.$$

Поэтому из первого уравнения системы уравнений (2.2) мы получаем

$$m(t) = m(0) \exp \left[\int_0^t f(m(s), n(s)) ds \right] < m(0).$$

Также можно получить

$$\frac{dm}{dt} < (m(0) - r)m(1 - m),$$

где $m(0) - r > 0$.

Это означает, что $\limsup_{t \rightarrow \infty} m(t) \leq 1$, что противоречит нашему предположению. Следовательно, оно верно.

Соответственно, из вышеописанных двух случаев мы имеем $\limsup_{t \rightarrow \infty} m(t) \leq 1$.

Теперь пусть $U = bm + an$. Тогда для больших t имеем

$$\frac{dU}{dt} = bm(1 - m)(m - r) - adn,$$

$$\frac{dU}{dt} = bm \{ (1 + r)m - r - m^2 \} - adn,$$

$$\frac{dU}{dt} \leq b(1 + r)m - adn,$$

$$\frac{dU}{dt} \leq 2b(1 + r) - \lambda U,$$

где $l = \min\{(1 + r), d\}$.

Следовательно, имеем

$$\frac{dU}{dt} + \lambda U \leq 2b(1 + r).$$

Применяя теорию дифференциальных неравенств, мы легко получаем

$$0 \leq U(m, n) \leq \frac{2b(1 + r)}{\lambda} + \frac{U(m(0), n(0))}{e^{\lambda t}}$$

и для $t \rightarrow \infty$

$$0 \leq U(m, n) \leq \frac{2b(1 + r)}{\lambda}.$$

Следовательно, все решения системы уравнений (2.2) входят в область

$$B = \left\{ (m, n) : 0 \leq U(m, n) \leq \frac{2b(1 + r)}{\lambda} + \varepsilon \right\},$$

для любого $\varepsilon > 0$.

Таким образом, теорема доказана.

4. СЦЕНАРИИ ВЫМИРАНИЯ

Любая модель, подобная нашей, может представить некоторые условия для исчезновения хищников и жертв. Итак, в этом разделе мы попытаемся найти некоторые критерии относительно вымирания с помощью логического анализа. Сначала попытаемся установить два условия, при которых популяция жертв может исчезнуть, а условие, обеспечивающее исчезновение популяции хищников, будет в конце этого раздела.

Пусть $\bar{m} = \limsup_{t \rightarrow \infty} m(t)$ и $\underline{n} = \liminf_{t \rightarrow \infty} n(t)$. Таким образом, мы можем использовать $\bar{m} \leq 1$, что следует из доказательства теоремы 3.2.

Теорема 4.1. Если $\bar{m} \leq 1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t) = 0$.

$$m(t) = m(0) \exp \left[\int_0^t \left\{ (1 - m(s))(m(s) - r) - \frac{a\sqrt{m(s)}\sqrt{n(s)}}{m(s)} \right\} ds \right]$$

$$m(t) < m(0) \exp \left[\int_0^t (\bar{m} + \varepsilon - r) ds \right]$$

$$m(t) < m(0) \exp \{ -(r - \bar{m} - \varepsilon)t \} \rightarrow 0, \text{ если } t \rightarrow \infty,$$

что является противоречием, и, следовательно, наша теорема доказана.

Здесь наша попытка может создать условия, при которых хищник может играть жизненно важную роль, чтобы «вымыть» популяцию жертв из системы.

Теорема 4.2. Если $\underline{n} > \frac{8}{a^2}(1 - r)^2$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t) = 0$.

Доказательство: Если возможно, пусть $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t) = \zeta > 0$. Поскольку $\bar{m} \leq 1$, для любого $0 < \varepsilon < 1 - r$ существует $t_\varepsilon > 0$ такое, что $m(t) < 1 + \varepsilon$ для любого $t > t_\varepsilon$. Определение \underline{n} включает в себя, что для любого ε' , удовлетворяющего условию $0 < \varepsilon' < \underline{n} - \frac{8}{a^2}(1 - r)^2$, существует $t_{\varepsilon'} > 0$ такое, что $n(t) > \underline{n} - \varepsilon$ для $t > t_{\varepsilon'}$. Теперь для $t > \max\{t_\varepsilon, t_{\varepsilon'}\}$ первое уравнение системы уравнений (2.2) предполагает, что

$$\frac{dm}{dt} < m(1 + \varepsilon - r) - a\sqrt{m}\sqrt{n}$$

$$\frac{dm}{dt} < m(1 + \varepsilon - r) - \frac{am\sqrt{n}}{\sqrt{1 + \varepsilon}}, \text{ если } m < \sqrt{1 + \varepsilon}\sqrt{m}$$

$$\frac{dm}{dt} < m \left\{ 2(1 - r) - \frac{a\sqrt{\underline{n} - \varepsilon}}{\sqrt{2}} \right\}$$

$$\frac{dm}{dt} < -\frac{am}{\sqrt{2}} \left[\sqrt{\underline{n} - \varepsilon} - \frac{2\sqrt{2}}{a}(1 - r) \right] < 0.$$

Это в свою очередь означает, что $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t) = 0$, т.е. данное противоречие доказывает теорему.

Следующая теорема касается вымирания хищников.

Теорема 4.3. Если $\underline{n} > \frac{2b^2}{d^2}$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} n(t) = 0$

Доказательство: Пусть $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t) = \mu > 0$, тогда из определения \bar{m} для любого ε , удовлетворяющего условию $0 < \varepsilon < r - \bar{m}$, существует $t_\varepsilon > 0$ такое, что $m(t) < \bar{m} + \varepsilon$ для любого $t > t_\varepsilon$. Далее, для $t > t_\varepsilon$ первое уравнение системы уравнений (2.2) дает:

Доказательство: Поскольку $\bar{m} \leq 1$, для любого ε , удовлетворяющего условию $0 < \varepsilon < 1$, существует $t_\varepsilon > 0$ такое, что $m(t) < 1 + \varepsilon$ для любого $t > t_\varepsilon$. Также для любого ε' , удовлетворяющего условию $0 < \varepsilon < \underline{n} - \frac{2b^2}{d^2}$ существует $t_{\varepsilon'} > 0$ такое, что $n(t) > \underline{n} - \varepsilon$ для $t > t_{\varepsilon'}$. Теперь для $t > \max\{t_\varepsilon, t_{\varepsilon'}\}$ из второго уравнения системы уравнений (2.2) имеем:

$$\frac{dn}{dt} = \sqrt{n}(-d\sqrt{n} + b\sqrt{m})$$

$$\frac{dn}{dt} < \sqrt{n}(-d\sqrt{n} + b\sqrt{1 + \varepsilon})$$

$$\frac{dn}{dt} < -d\sqrt{n} \left(\sqrt{n} - \frac{b\sqrt{2}}{d} \right)$$

$$\frac{dn}{dt} < -d\sqrt{n} \left(\sqrt{\underline{n} - \varepsilon} - \frac{b\sqrt{2}}{d} \right) < 0.$$

Следовательно, $\lim_{t \rightarrow \infty} n(t) = 0$, и теорема доказана.

5. ТОЧКИ РАВНОВЕСИЯ И ИХ УСТОЙЧИВОСТЬ

Здесь будут обсуждаться возможные равновесные решения и их устойчивость относительно системы (2.2). На рис. 1 показаны изоклины с нулевым ростом для этой системы. Для точек равновесия и условий их существования мы должны следовать нижеуказанным леммам и теореме.

Лемма 5.1. Нулевое равновесие $E_1(0,0)$ системы уравнений (2.2) существует всегда, и два свободных (аксиальных) равновесия $E_2(0,0)$ и $E_3(r,0)$ также существуют безоговорочно.

Заметим, что теорема 3.1 обеспечивает положительность решения нашей системы уравнений (2.2). Опять же, для существования внутреннего

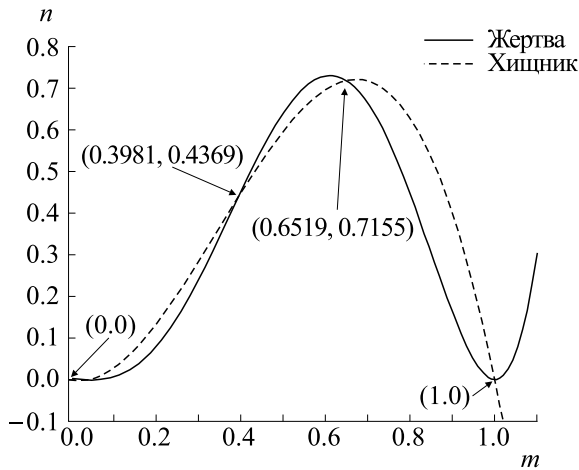


Рис. 1. Изоклины с нулевым ростом для системы (2.2) в случае $r = 0.05$, $a = 0.2$, $b = 0.22$ и $d = 0.21$.

равновесия системы, мы можем получить условие, изложенное в следующей лемме.

Лемма 5.2. Внутреннее равновесие $E^*(m^*, n^*)$ существует, если и только если уравнение

$$y^2 - (1+r)y + r + \frac{ab}{d} = 0$$

имеет положительный корень.

Таким образом, мы имеем следующую теорему, гарантирующую существование внутреннего равновесия.

Теорема 5.1. Необходимое и достаточное условие существования внутреннего равновесия $E^*(m^*, n^*)$ — это $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d} \geq 0$.

Доказательство: Допустим, что внутреннее равновесие существует. Тогда, согласно лемме 5.2, уравнение

$$y^2 - (1+r)y + r + \frac{ab}{d} = 0$$

имеет положительный вещественный корень. Следовательно, дискриминант уравнения должен быть больше или равен нулю. Далее, дискриминант квадратного уравнения равняется $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d}$ (после упрощения). Поэтому $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d} \geq 0$.

С другой стороны, пусть $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d} \geq 0$. Рассмотрим уравнение $y^2 - (1+r)y + r + \frac{ab}{d} = 0$, из которого можно получить, что

$y = \frac{1+r}{2} \pm \frac{\sqrt{(1+r)^2 - 4(r + \frac{ab}{d})}}{2}$, и дискриминант квадратного уравнения равняется $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d}$ (после упрощения). Мы также видим, что $\frac{1+r}{2} > 0$, когда $0 < r < 1$. Следовательно, $(1-r)^2 - \frac{4ab}{d} \geq 0$ гарантирует, что хотя бы одно из значений y должно быть положительным. Следовательно, согласно лемме 5.2, внутреннее равновесие существует. Теорема доказана.

Теперь пришло время обсудить стабильность всех возможных точек равновесия. Линеаризация системы уравнений (2.2) вокруг $E_1(0,0)$, $E_2(0,0)$ и $E_3(r,0)$ невозможна, поэтому локальная устойчивость не может быть изучена. Но $E_1(0,0)$ глобально устойчиво, если выполнено хотя бы одно из двух условий:

1) Теоремы 4.1 и 4.3 выполняются одновременно.

2) Теоремы 4.2 и 4.3 выполняются одновременно.

В нашем настоящем исследовании мы не затрагиваем изложение этих результатов.

Для наиболее важной точки равновесия $E^*(m^*, n^*)$ мы имеем матрицу Якоби следующего вида:

$$J(E^*) = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix},$$

где $a_{11} = m^*(1-m^*) + (m^*-r)(1-2m^*) - \frac{a\sqrt{n^*}}{2\sqrt{m^*}}$,

$$a_{12} = -\frac{a\sqrt{m^*}}{2\sqrt{n^*}}, a_{21} = \frac{b\sqrt{n^*}}{2\sqrt{m^*}} \text{ и } a_{22} = -d + \frac{b\sqrt{m^*}}{2\sqrt{n^*}}.$$

Характеристическое уравнение для $J(E^*)$:

$$\gamma^2 + A\gamma + B = 0,$$

где $A = -trJ(E^*) = -a_{11} - a_{22}$ и $B = \det J(E^*) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$.

Теперь, применяя концепцию правила знаков Декарта, оба корня характеристического уравнения для $J(E^*)$ будут отрицательными тогда и только тогда, когда $A > 0$ и $B > 0$. Следовательно, если внутреннее равновесие существует, то следующая теорема обеспечивает устойчивость E^* .

Теорема 5.2. Необходимыми и достаточными условиями локально асимптотической устойчивости E^* являются $A > 0$ и $B > 0$.

Далее попробуем найти некоторое глобальное поведение равновесия E^* .

Пусть $\Gamma = \{(m, n) \in R^2: 0 < m < 1, n > 0\}$. Ясно, что $E^*(m^*, n^*) \in \Gamma$, поэтому имеем следующую теорему:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial m} + \frac{\partial Q}{\partial n} &= m(1 - m) + (m - r)(1 - 2m) - \frac{a\sqrt{n}}{2\sqrt{m}} - d + \frac{b\sqrt{m}}{2\sqrt{n}} \\ \frac{\partial P}{\partial m} + \frac{\partial Q}{\partial n} &\leq 2m + 2rm - r - d + b\sqrt{m} \\ \frac{\partial P}{\partial m} + \frac{\partial Q}{\partial n} &\leq 2 + r - d + b < 0, \text{ если } d > b + r + 2. \end{aligned}$$

Следовательно, согласно критерию Бендиксона, предельный цикл отсутствует, таким образом, наша теорема следует из теоремы Пуанкаре–Бендиксона.

6. БИФУРКАЦИЯ ХОПФА

В этом разделе используем теорему бифуркации Хопфа [50, 57, 58], чтобы предусмотреть некоторые условия возникновения простой бифуркации Хопфа вблизи внутреннего равновесия $E^*(m^*, n^*)$ системы уравнений (2.2).

Теорема 6.1. Если равновесие $E^*(m^*, n^*)$ существует, то бифуркация Хопфа происходит при $r = r^* = m^* - \frac{1}{1 - 2m^*} \left\{ \frac{d}{2} + \frac{ab}{2d} - m^*(1 - m^*) \right\}$, если r^* положительно при $m^* \neq 1/2$ и $ab > d^2$.

Доказательство: Мы видим, что

i) $[trJ(E^*)]_{r=r^*} = 0$;

ii) $[\det J(E^*)]_{r=r^*} = \frac{ab - d^2}{4} > 0$ при $ab > d^2$;

iii) При $r = r^*$ получаем характеристическое уравнение $\gamma^2 + \det J(E^*) = 0$, имеющее чисто мнимые корни;

iv) $\left[\frac{d}{dr} (trJ(E^*)) \right]_{r=r^*} = 2m^* - 1 \neq 0$ при $m^* \neq \frac{1}{2}$.

Отсюда вытекает наша теорема, поскольку все условия теоремы Хопфа о бифуркации выполнены.

До сих пор обсуждалась только аналитическая сторона нашей модели. Следующий раздел будет посвящен численной проверке наших аналитических результатов.

Теорема 5.3. Если $E^*(m^*, n^*)$ локально асимптотически устойчиво с $d > b + r + 2$, то E^* привлекает все решения системы уравнений (2.2), лежащие в Γ .

Доказательство: Пусть $P(m, n) = \frac{dm}{dt}$ и $Q(m, n) = \frac{dn}{dt}$, тогда для всех $(m, n) \in \Gamma$ получим

7. ЧИСЛЕННЫЙ АНАЛИЗ

В этом разделе мы предоставляем компьютерное моделирование некоторых решений системы уравнений (2.2) с использованием программного обеспечения MATLAB. Этим численным анализом можно проверить достоверность наших аналитических наблюдений.

Для начала возьмем следующие параметры системы уравнений (2.2): $r = 0.05$, $a = 0.2$, $b = 0.22$, $d = 0.21$ и начальные условия $(m(0), n(0)) = (0.04, 0.01)$. Легко проверить, что в этом случае $0.04 = m(0) < r = 0.05$. Следовательно, согласно теореме 4.1, популяция жертв вымрет. Однако вымирание жертв автоматически влечет за собой исчезновение популяций хищников. Этот факт проиллюстрирован на рис. 2. Таким образом, наша теорема 4.1 верифицирована.

Теперь, если мы рассмотрим параметры точно те же, как на рис. 2, то обнаружим, что

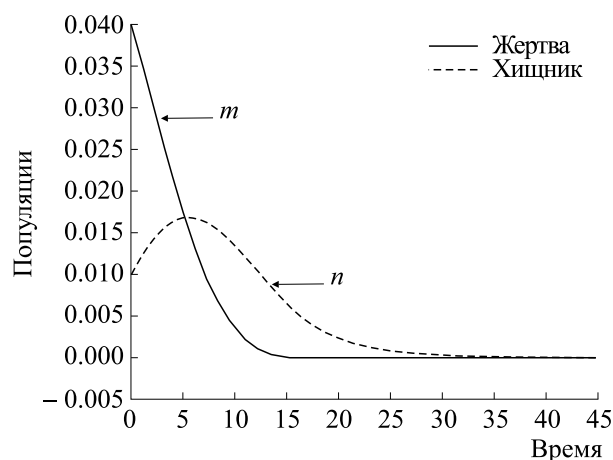


Рис. 2. Поведение системы (2.2) при $r = 0.05$, $a = 0.2$, $b = 0.22$, $d = 0.21$ и $(m(0), n(0)) = (0.04, 0.01)$.

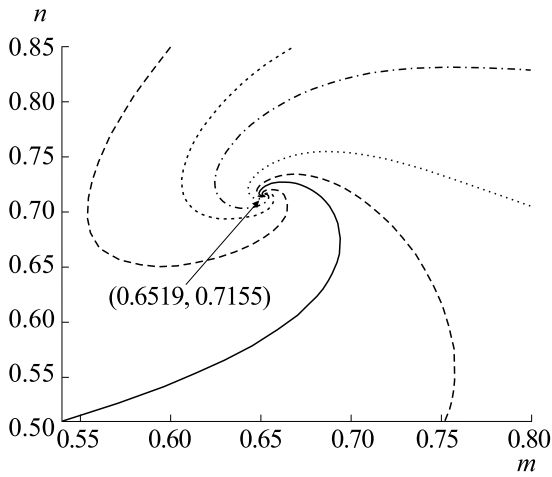


Рис. 3. Фазовый портрет системы (2.2), показывающий сходимость траекторий к точке $E^*(0.6519, 0.7155)$ при $r = 0.05, a = 0.2, b = 0.22, d = 0.21$ и различных начальных условиях.

$(1 - r)^2 - \frac{4ab}{d} = 0.06440476 \geq 0$ и по теореме 5.1 внутреннее равновесие существует. Следовательно, можно найти две точки равновесия: $E^*(0.3981, 0.4369)$ и $E^*(0.6519, 0.7155)$. Используя выражения из раздела 5, вычисляем значения A и B для обеих точек равновесия. Находим, что $A = -0.1008014 < 0$ и $B = -0.01060852 < 0$ для $E^*(0.3981, 0.4369)$; $A = 0.16569803 > 0$ и $B = 0.01737317 > 0$ для $E^*(0.6519, 0.7155)$. Следовательно, по теореме 5.2, $E^*(0.6519, 0.7155)$ – устойчивая точка, а $E^*(0.3981, 0.4369)$ – неустойчивая. Соответствующий фазовый портрет для точки $E^*(0.6519, 0.7155)$ дан на рис. 3 для различных вариантов начального условия. Все эти наблюдения подтверждают справедливость теоремы 5.1 о существовании и теоремы 5.2,

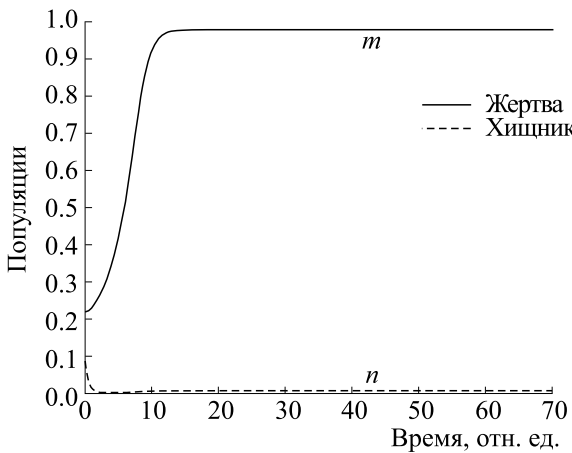


Рис. 4. Фазовый портрет системы (2.2) при $r = 0.05, a = 0.2, b = 0.22, d = 2.3$ и $(m(0), n(0)) = (0.22, 0.09)$.

касающейся устойчивости точки равновесия, а рис. 3 делает эту картину достаточно ясной.

Теперь выберем параметры $r = 0.05, a = 0.2, b = 0.22, d = 2.3$ и начальные условия $(m(0), n(0)) = (0.22, 0.09)$. Тогда можно найти, что $2.3 = d > b + r + 2 = 2.27$, и согласно теореме 5.3 внутреннее равновесие притягивает все решения системы уравнений (2.2), лежащие в области $\Gamma = \{(m, n) \in R^2: 0 < m < 1, n > 0\}$. Это доказывает неизбежность теоремы 5.3 (см. рис. 4).

Далее демонстрируем поведение популяций с течением времени. Принимая начальные условия $(m(0), n(0)) = (0.6, 0.8)$ и выбирая параметры $r = 0.05, a = 0.2, b = 0.22, d = 0.21$, мы можем видеть, что обе популяции сходятся к своему состоянию равновесия за конечное время. Графически такое поведение представлено на рис. 5. Такое графическое представление поможет нам проверить, что точка стабильного равновесия является целью популяции.

Наконец, если мы примем начальные условия $(m(0), n(0)) = (0.66, 0.7)$ и параметры те же, что были использованы на рис. 5, то можно обнаружить колебательное поведение нашей системы (2.2), которое показано на рис. 6. Видим, что обе популяции демонстрируют осцилляции в ограниченном диапазоне. Интересно, что этот график подтверждает стабильность точки внутреннего равновесия, показывая, что виды и хищников, и жертвы сходятся к своему устойчивому равновесию.

8. ВЫВОДЫ

Представленное исследование направлено на дальнейшее развитие моделей типа «хищник–жертва» с квадратичными функциональными откликами и сильным эффектом Олли. Многие работы, касающиеся этой концепции, были процитированы в данной статье. Исследователи применили в своих работах собственные инновационные идеи. Как развитие предыдущих исследований, здесь мы рассмотрели модель «хищник–жертва» с квадратичным функциональным откликом и сильным эффектом Олли на жертву, что актуально в реальной жизни, где предполагается, что среднее время обработки хищника для каждой жертвы равно нулю. Это предположение было впервые введено П.А. Браза [54] для упрощения его рабочих уравнений. Но наша нынешняя модель отличается от работы [54], так как там не учитывался эффект Олли. Также нами было принято во внимание стадное поведение для обеих популяций. Мы использовали некоторое подходящее масштабирование для уменьшения количества параметров нашей модели. Были даны теоремы для положительности и ограниченности решений наших рабочих уравнений, а также теоремы, обеспечивающие биологическое пове-

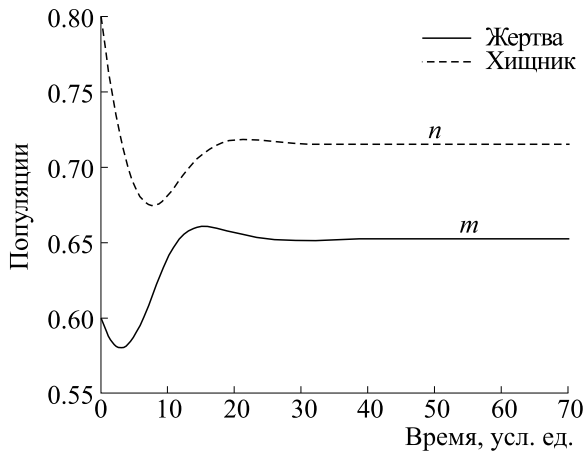


Рис. 5. Фазовый портрет системы (2.2) при $r = 0.05$, $a = 0.2$, $b = 0.22$, $d = 0.21$ и $(m(0), n(0)) = (0.6, 0.8)$. Видно, что обе популяции сходятся к своему состоянию равновесия.

ление системы. В разделе 4 также приведены некоторые критерии исчезновения для жертвы и хищника. Удивительно, что нам удалось найти некоторые условия, касающиеся глобальной стабильности тривиального равновесия для нашей нынешней системы. Агрессивность хищника характеризуется высоким значением a , а сильный эффект Олли лучше всего объяснить, принимая $r \approx 1$. Итак, мы видим, что теорема 4.2 может выполняться автоматически, если хищник агрессивен или эффект Олли очень силен. Более того, хищник может вымереть, если максимальная выгода хищника не сможет преодолеть его исчезновение из-за смертности. Существование и устойчивость всех возможных решений для системы

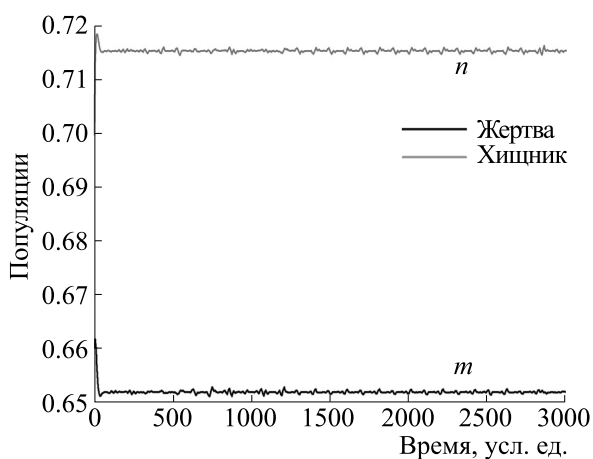


Рис. 6. Колебательное поведение системы (2.2) при значениях параметров $r = 0.05$, $a = 0.2$, $b = 0.22$, $d = 0.21$ и $(m(0), n(0)) = (0.66, 0.7)$.

уравнений (2.2) обсуждались отдельно. В связи с этим мы сформулировали соответствующие леммы и теоремы. Также были получены некоторые условия глобального поведения для внутреннего равновесия. Наконец, численное моделирование с графическим представлением было представлено, чтобы подтвердить нашу аналитическую дискуссию. Таким образом, благодаря этой модели наши усилия помогают развитию работ в этой области.

Методы и результаты нашего настоящего исследования могут быть полезны для формирования эталона в моделях типа «хищник–жертва». Анализ устойчивости всегда помогает поддерживать экологический баланс в природе. Следовательно, теоремы 5.2 и 5.3 могут сыграть ключевую роль в равновесии в экологии, что является важной целью для исследователей во всем мире. Таким образом, данная статья может легко вступить в новую эру будущих работ с эффектом Олли у хищника, стохастическими моделями, моделью задержки и так далее. В то же время мы должны признать, что существует необходимость дальнейшего изучения в этой области. Цитируемые работы [59–64] могут помочь сформировать новые модели реакции–диффузии. Можно, следуя работе [65], перейти к новой концепции сравнительного исследования моделей, зависящих от соотношения хищника и жертвы. Таким образом, более сложные модели могут быть проанализированы и объяснены с надлежащей разработкой и объяснением.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. H. Malchow, S. Petrovskii, and E. Venturino, *Spatio-temporal patterns in Ecology and Epidemiology* (CRC, Boca Raton, 2008).
2. J. D. Murray, *Mathematical Biology* (Springer-Verlag, New York, 1989).
3. V. Volterra and U. D'Ancona, in *Materials of VII Congr. int. acqui. et de pêche* (Paris, 1931), pp. 1–14.
4. A. J. Lotka, *Elements of Mathematical Biology* (Dover, New York, 1956).
5. C. S. Holling, *Memories Entomol. Soc. Can.* **45**, 3 (1965).
6. J. T. Tanner, *Ecology* **56**, 855 (1975).
7. P. A. Braza, *SIAM J. Appl. Math.* **63** (3), 889 (2003).

8. S. B. Hsu, T. W. Hwang, and Y. Kuang, *J. Math. Biol.* **42**, 490 (2001).
9. S. B. Hsu, T. W. Hwang, and Y. Kuang, *Math. Biosci.* **181**, 55 (2003).
10. P. H. Leslie and J. C. Gower, *Biometrika* **47**, 219 (1960).
11. H. R. Akcakaya, *Ecol. Monogr.* **62**, 119 (1992).
12. P. A. Abrams, *Ecology* **75** (6), 1842 (2003).
13. P. A. Abrams and L. R. Ginzburg, *Trends Ecol. Evol.* **15**, 337 (2000).
14. T. Matsuoka and H. Seno, *Math. Model. Nat. Phenom.* **3** (4), 131 (2008).
15. H. I. Freedman and G. Wolkowitz, *Bull. Math. Biol.* **48**, 493 (1986).
16. A. Maiti, P. Sen, D. Manna, and G. P. Samanta, *Nonlinear Dynamics and Systems Theory* **16** (1), 86 (2016).
17. A. Maiti, R. Paul, and S. Alam, *J. Stat. Math. Engineer.* **2** (1), 1 (2016).
18. A. Maiti, R. Paul, and S. Alam, *Int. J. Res. Engineer. Technol.* **5** (9), 233 (2016).
19. A. Maiti, R. Paul, and S. Alam, *Int. J. Res. Publ. Engineer. Technol.* **2** (9), 22 (2016).
20. L. Berec, E. Angulo, and F. Courchamp, *Trends Ecol. Evol.* **22**, 185 (2006).
21. T. H. Clutton-Brock, D. Gaynor, G. M. McIlrath, et al., *J. Anim. Ecol.* **68**, 672 (1999).
22. F. Courchamp, T. Clutton-Brock, and B. Grenfell, *Trends Ecol. Evol.* **14**, 405 (1999).
23. F. Courchamp, L. Berec, and J. Gascoigne, *Allee Effects in Ecology and Conservation* (Oxford University Press, Oxford, 2008).
24. M. S. Mooring, T. A. Fitzpatrick, T. T. Nishihira, and D. D. Reisig, *J. Wildlife Management* **68**, 519 (2004).
25. D. J. Rinella, M. S. Wipfli, C. A. Stricker, et al., *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**, 73 (2012).
26. P. A. Stephens, W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton, *Oikos* **87**, 185 (1999).
27. M. Kot, *Elements of Mathematical Biology* (Cambridge University Press, Cambridge, 2001).
28. G. A. K. van Voorn, L. Hemerik, M. P. Boer, and B. W. Kooi, *Math. Biosci.* **209**, 451 (2007).
29. M. H. Wang and M. Kot, *Math. Biosci.* **171**, 83 (2001).
30. J. Wang, J. Shi, and J. Wei, *J. Math. Biol.* **62**, 291 (2011).
31. C. W. Clark, *Mathematical Bioeconomic: The Optimal Management of Renewable Resources* (Wiley, New York, 1990).
32. C. W. Clark, *The Worldwide Crisis in Fisheries: Economic Models and Human Behavior* (Cambridge University Press, Cambridge, 2007).
33. M. Liermann and R. Hilborn, *Fish Fish.* **2**, 33 (2001).
34. G. Wang, X. G. Liang, and F. Z. Wang, *Ecol. Model.* **124**, 183 (1999).
35. A. D. Bazykin, F. S. Berezovskaya, A. S. Isaev, and R. G. Khlebopros, *J. Theor. Biol.* **186**, 267 (1997).
36. E. D. Conway and J. A. Smoller, *SIAM J. Appl. Math.* **46**, 630 (1986).
37. J. D. Flores, J. Mena-Lorca, B. González-Yañez and E. González-Olivares, in *Proc. Int. Symp. on Mathematical and Computational Biology*, ed. by R. Mondaini and R. Dilao (E-papers Servios Editoriais Ltda., 2007), pp. 219–232.
38. E. González-Olivares, and A. Rojas-Palma, *Bull. Math. Biol.* **73**, 1378 (2011).
39. P. Aguirre, E. González-Olivares, and E. Sáez, *Nonlinear Anal. RWA* **10**, 1401 (2009).
40. P. Aguirre, E. González-Olivares, and E. Sáez, *SIAM J. Appl. Math.* **69**, 1244 (2009).
41. C. S. Holling, *Can. Entomol.* **91**, 385 (1959).
42. A. Hastings and T. Powell, *Ecology* **72**, 896 (1991).
43. S. Gakkhar and A. Shing, *J. Math. Anal. Appl.* **385**, 423 (2012).
44. T. V. Ton and A. Yagi, *Communications on Stochastic Analysis* **2**, 371 (2011).
45. D. Xiao, W. Li, and M. Han, *J. Math. Anal. Appl.* **324**, 14 (2006).
46. B. Mukhopadhyay and R. Bhattacharyya, *Nonlinear Analysis: Modelling and Control* **16** (1), 77 (2011).
47. C. S. Holling, *Can. Entomol.* **91**, 293 (1959).
48. A. Maiti and G. P. Samanta, *J. Math. Ed. Sci. Tech.* **36**, 65 (2005).
49. S. Ruan and D. Xiao, *SIAM J. Appl. Math.* **61**, 1445 (2001).
50. J. D. Murray, *Mathematical Biology* (Springer-Verlag, New York, 1993).
51. C. Cosner, D. L. DeAngelis, J. S. Ault, and D. E. Olson, *Theor. Pop. Biol.* **56**, 65 (1999).
52. J. Chattopadhyay, S. Chatterjee, and E. Venturino, *J. Theor. Biol.* **253**, 289 (2008).
53. V. Ajraldi, M. Pittavino, and E. Venturino, *Nonlinear Anal. RWA* **12**, 2319 (2011).
54. A. P. Braza, *Nonlinear Anal. RWA* **13**, 1837 (2012).
55. S. P. Bera, A. Maiti, and G. P. Samanta, *World J. Model. Simulation* **11**, 3 (2015).
56. S. P. Bera, A. Maiti, and G. P. Samanta, *Nonlinear Analysis: Modelling and Control* **21** (3), 345 (2016).
57. D. K. Arrowsmith and C. M. Place, *Dynamical Systems: Differential Equations, Maps, and Chaotic Behaviour* (Chapman & Hall, London, 1992).
58. B. D. Hassard, N. D. Kazarinoff, and Y. H. Wan, *Theory and Application of Hopf-bifurcation* (Cambridge University Press, Cambridge, 1981).
59. M. R. Garvie, *Bul. Math. Biol.* **69** (3), 931 (2007).
60. L. N. Guin and P. K. Mandal, *Appl. Math. Model.* **38** (17–18), 4417 (2014).
61. L. N. Guin and P. K. Mandal, *Int. J. Biomathematics* **7** (5), 1450047 (2014).
62. L. N. Guin, *Appl. Math. Comput.* **226**, 320 (2014).
63. L. N. Guin, M. Haque, and P. K. Mandal, *Appl. Math. Model.* **36** (5), 1825 (2012).
64. L. N. Guin, S. Chakravarty, and P. K. Mandal, *Nonlinear Analysis: Modelling and Control* **20** (4), 509 (2015).
65. L. N. Guin and H. Baek, *Math. Comput. Simulation* **146**, 100 (2018).

Dynamics of a Prey–Predator System with Herd Behaviour of Prey and Predator and with Strong Allee Effect in Prey**S. Biswas*, D. Pal**, G.S. Mahapatra*, and G.P. Samanta*******Department of Mathematics, National Institute of Technology-Puducherry, Karaikal, 609609, India****Chandrahati Dilip Kumar High School, Chandrahati, West Bengal, 712504, India*****Department of Mathematics, Indian Institute of Engineering Science and Technology, Shibpur, Howrah-711103, India*

This paper concerns the dynamics of a prey-predator system in which the prey and predator exhibit herd behavior. The positivity and boundedness of solution, some extinction criteria, stability of possible equilibrium points are discussed relative to some global behavior in terms of an innovative approach. The results of numerical simulations are represented to clarify the analytical discussions. The biological implications of analytical and numerical findings are discussed separately for the purpose of maintaining ecological balance in nature. Thereafter, possible directions for future research on this theme are outlined.

Keywords: prey–predator, herd behaviour, Allee effect, extinction, stability