

## ИДЕАЛЬНОЕ СВОБОДНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В МОДЕЛИ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» ПРИ МНОГОФАКТОРНОМ ТАКСИСЕ

© 2021 г. П.А. Зеленчук, В.Г. Цибулин

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

E-mail: zelenchukpavel@mail.ru, vgcibulin@srfedu.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 10.07.2020 г.

Принята к публикации 31.07.2020 г.

Анализируется концепция идеального свободного распределения для системы «хищник–жертва» на неоднородном кольцевом ареале. Уравнения диффузия-реакции-адвекции моделируют многофакторный таксис с учетом различных законов роста жертвы. Установлены соотношения на параметры, при которых реализуется идеальное свободное распределение. Изучены трансформации решений при отклонениях параметров от условий, обеспечивающих идеальное свободное распределение, а также возникновение автоколебательных режимов.

*Ключевые слова:* популяционная динамика, идеальное свободное распределение, таксис, модель «хищник–жертва».

DOI: 10.31857/S0006302921030145

Концепция идеального свободного распределения (ИСР), введенная в работе [1], изначально рассматривала один вид, особи которого имеют полное представление о среде обитания и могут свободно перемещаться в любую ее точку. Это была чисто поведенческая концепция, не учитывающая динамики популяции. Позднее она была распространена на среду с двумя конкурирующими видами с учетом изменения численности популяций [2], а затем и на случай нескольких видов, находящихся во взаимодействии «хищник–жертва» [3,4].

При исследовании локальных («точечных») моделей «хищник–жертва» с ИСР рядом авторов использовались различные предположения относительно миграции видов между двумя участками ареала [5,6]. Сами модели базировались на классических уравнениях Лотки-Вольтерры, модифицированных функциональным откликом Холлинга II рода для хищника или же логистическим законом роста для жертвы.

В некоторых работах для системы «хищник–жертва» концепция ИСР связывалась с идеями теории игр и адаптивной динамики [7] и характеризовалась как эволюционно устойчивая стратегия. В работе [8] было исследовано влияние неоднородности ресурсов в модели клеточного автомата  $30 \times 30$  на динамику локальной системы «хищник–жертва» при ИСР.

Параллельно развивались исследования, рассматривающие ИСР в системах двух или нескольких конкурирующих за единый ресурс видов, динамика которых описывается уравнениями типа диффузия-реакция-адвекция [9,10,11]. При этом под ИСР подразумевается размещение особей, пропорциональное количеству доступного ресурса. В работе [12] было показано, что ИСР для такого рода моделей обычно является необходимым и часто достаточным условием эволюционно устойчивой стратегии.

К настоящему времени авторам неизвестны работы, в которых бы рассматривалась ИСР в моделях «хищник–жертва», описываемых уравнениями реакция-диффузия-адвекция. Между тем именно это направление представляет значительный интерес для пространственно неоднородных систем и задач с неравномерным распределением ресурса [13,14]. Важным является не только вопрос о том, дает ли ИСР конкурентные преимущества по сравнению с другими стратегиями, но и анализ устойчивости сообщества «хищник–жертва» с ИСР при возмущениях параметров системы.

При исследовании динамики системы «хищник–жертва» обычно исходят из большей активности хищника. Так, для уравнений типа диффузия-реакция коэффициент диффузии хищника зачастую на порядок превосходит соответствующий коэффициент жертвы [15], а для уравнений типа диффузия-реакция-адвекция направленной

*Сокращение:* ИСР – идеальное свободное распределение.

миграцией (таксисом) обладает хищник [16,17]. Для многих реальных биологических систем такое описание вполне оправдано, тем не менее, интересны случаи, когда жертва также обладает адвекцией и диффузией, скорости которых соизмеримы или равны соответствующим скоростям хищника [18].

В работе рассматривается система «хищник–жертва» на кольцевом ареале с учетом неоднородного распределения ресурса жертвы и многофакторного таксиса. На основе уравнений диффузии-реакции-адвекции строится модель, в которой рост популяции жертвы описывается по-

линомиальной функцией, позволяющей получить как стационарное, так и автоколебательное решение для системы. Анализируются условия, при которых получаются решения, отвечающие ИСР, их устойчивость и трансформации при малых отклонениях параметров.

### ДИНАМИКА СИСТЕМЫ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» НА НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

Рассматривается следующая система уравнений диффузии-адвекции-реакции:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= -q_1' + u[\eta_1 f_n(u) - \mu_1 v], & q_1 &= -k_1 u' + u\alpha_1 Q_1' - u\beta_1 Q_2', \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= -q_2' + v\left[-\eta_2 + \mu_2 \frac{u}{p}\right], & q_2 &= -k_2 v' + v\beta_2 Q_3', \end{aligned} \quad (1)$$

где  $u$  и  $v$  – плотности популяций жертвы и хищника соответственно,  $p$  – ресурс жертвы,  $q_1, q_2$  – миграционные потоки, а штрих означает производную по  $x$ .

Рост популяции жертвы при отсутствии хищника определяется полиномиальной функцией  $f_n(u)$ :

$$f_n(u) = u^n \left(1 - \frac{u}{p}\right), \quad n = 0, 1, 2 \dots \quad (2)$$

В выражении (2) при  $n = 0$  будем иметь логистический, а при  $n = 1$  гиперболический законы роста. Влияние хищника описывается слагаемым  $\mu_1 uv$  из классической модели Лотки-Вольтерра.

В отсутствие жертвы хищник вымирает с экспоненциальной скоростью, описываемой членом  $(-\eta_2 v)$ . Рост хищника задается функцией  $\mu_2 uv/p$ , которая позволяет учитывать скорость размножения хищника в зависимости от численности жертвы и ее ресурса. Если соотношение  $u/p$  мало, скорость размножения хищника также мала, если же  $u/p \rightarrow 1$ , скорость хищника становится максимальной.

В состав миграционного потока жертвы  $q_1$  входит диффузионное слагаемое  $(-k_1 u')$ , отвечающее за естественное стремление особей вида «распространиться» и занять весь ареал, и два адвективных слагаемых, первое из которых  $(u\alpha_1 Q_1')$  характеризует таксис жертвы направленный на ресурс, а второе  $(-u\beta_1 Q_2')$  – таксис жертвы, направленный от хищника. Миграционный поток хищника  $q_2$  содержит диффузионное слагаемое  $(-k_2 v')$  и таксис, направленный на жертву  $(v\beta_2 Q_3')$ .

Функции  $Q_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) характеризуют стратегии направленной миграции. Именно выбор этих

функций будет определять характер пространственного распределения видов.

Система (1) дополняется условиями периодичности:

$$\begin{aligned} u(0, t) &= u(a, t), \quad v(0, t) = v(a, t) \\ q_i(0, t) &= q_i(a, t), \quad i = 1, 2 \end{aligned} \quad (3)$$

и начальными условиями

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad v(x, 0) = v_0(x). \quad (4)$$

Функция ресурса  $p(x)$ , определяющая неоднородность жизненных условий, является положительной функцией и определяется выражением  $p(x) = e^{\mu(x)}$ , где  $\mu(x)$  – вспомогательная функция, удовлетворяющая условию  $\mu(0) = \mu(a)$ .

### ЛОКАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ

Стационарные решения (1) при отсутствии пространственных потоков ( $q_1 = q_2 = 0$ ) находятся из системы:

$$\begin{aligned} u[\eta_1 f_n(u) - \mu_1 v] &= 0, \\ v\left[-\eta_2 + \mu_2 \frac{u}{p}\right] &= 0. \end{aligned} \quad (5)$$

При положительных коэффициентах имеются тривиальное равновесие  $(0, 0)$ , равновесие без хищника  $(p, 0)$  и решение с обоими видами:

$$u = \frac{\eta_2 p}{\mu_2}, \quad v_n = \frac{\eta_1 f_n(u)}{\mu_1}. \quad (6)$$

Решение (6) устойчиво (в линейном приближении [19]) при выполнении следующих условий:

$$\eta_2 < \mu_2 < \left(\frac{n+1}{n}\right)\eta_2. \quad (7)$$

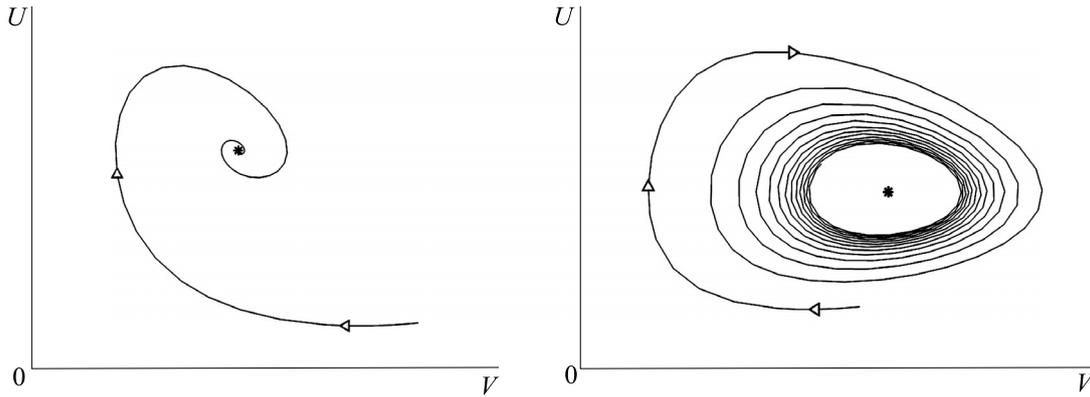


Рис. 1. Фазовые портреты системы (1) без потоков: (а) – устойчивое равновесие,  $n = 0, \eta_2 < \mu_2$ ; (б) – неустойчивый фокус и установление к предельному циклу,  $n = 1, \mu_2 > 2\eta_2$ .

Для  $n = 0$  правая часть неравенства (7) теряет свой смысл и поэтому для этого случая условие устойчивости примет вид  $\eta_2 < \mu_2$ . При  $n = 0$  решение (6) представляет собой «фокус» (рис. 1а), устойчивый при выполнении неравенства  $\eta_2 < \mu_2$  и теряющий устойчивость при его нарушении. Если  $n \neq 0$ , решение (6) также устойчиво при выполнении неравенства (7). В случае  $\mu_2 > 2\eta_2$  возникает устойчивый предельный цикл (см. рис. 1б).

При  $n = 0$  ограничений на возрастание коэффициента  $\mu_2$  нет и колебаний нет. Для  $n = 1$  интервал устойчивости (7) максимален, выход из этого интервала при возрастании  $\mu_2$  сопровождается появлением колебаний. С ростом  $n$  интервал устойчивости сокращается.

УЧЕТ МИГРАЦИОННЫХ ПОТОКОВ

Покажем, что при наличии в системе (1) миграционных потоков распределение видов хищника и жертвы будет пропорционально ресурсу  $p(x)$  при логарифмическом виде функций  $Q_j$ :

$$Q_1 = \ln p, Q_2 = \ln v, Q_3 = \ln u. \tag{8}$$

Для сохранения полной системой (1) стационарного решения (6) необходимо выполнение условий:

$$\begin{aligned} k_1 u' - u \alpha_1 (\ln p)' + u \beta_1 (\ln v)' &= 0, \\ k_2 v' - v \beta_2 (\ln u)' &= 0. \end{aligned} \tag{9}$$

Подставляя выражения (6) в выражения (8), с учетом уравнения (2) получим:

$$\begin{aligned} \frac{\eta_2}{\mu_2} p' (k_1 - \alpha_1 + n\beta_1) &= 0, \\ \frac{\eta_1}{\mu_1} \left(\frac{\eta_2}{\mu_2}\right)^n \left(1 - \frac{\eta_2}{\mu_2}\right) p^n p' [nk_2 - \beta_2] &= 0. \end{aligned} \tag{10}$$

Таким образом, получаются условия на коэффициенты системы, при которых имеется стационарное решение (6):

$$k_1 = \alpha_1 - n\beta_1, k_2 = \frac{\beta_2}{n}. \tag{11}$$

В случае, когда  $n = 0$ , производная  $v' = 0$  и условие (10) будет выполнено, если:

$$k_1 = \alpha_1, \beta_2 = 0. \tag{12}$$

Далее рассмотрим систему (1) на одномерном кольцевом интервале  $\Omega = [0, a]$  для случая гиперболического закона роста жертвы ( $n = 1$ ), интересного с точки зрения существования стационарных решений и периодических колебаний. Кольцевой ареал довольно распространенное явление в природе, например узкая береговая линия озера или уровень постоянной высоты вокруг горы [15].

Для численного анализа задачи (1)–(4) с учетом (8), (11) используем интегро-интерполяционный метод смещенных сеток аналогично [18]. Плотности популяций хищника и жертвы определяются в узлах основной сетки  $u(x_k, t), v(x_k, t)$ , а миграционные потоки в узлах вспомогательной сетки  $q_{i,k+\frac{1}{2}}, i = 1, 2$ :

$$x_k = kh, x_{k+\frac{1}{2}} = \left(k + \frac{1}{2}\right)h, k = 0, \dots, n, \tag{13}$$

где  $h = a/ns$  шаг равномерной дискретизации пространственного интервала.

Так, разностный аналог для популяции жертвы запишется в виде:

$$\frac{\partial u_k}{\partial t} = -\frac{q_{1,k+\frac{1}{2}} - q_{1,k-\frac{1}{2}}}{h} + u_k \left( \eta_{1,k} u_k \left( \frac{1 - u_k}{p_k} \right) - \mu_{1,k} v_k \right), \tag{14}$$

а уравнение для потока будет иметь вид:

$$q_{1,k-\frac{1}{2}} = -k_1 \left( \frac{u_k - u_{k-1}}{h} \right) + (u_{k-1} + u_k) [\alpha_{1,k-1} Lp_k - \beta_{1,k} Lv_k],$$

$$Lp_k = \frac{(p_k - p_{k-1}) / h}{p_k + p_{k-1}}.$$
(15)

Аналогичным образом выводятся выражения для плотности популяции хищника. В результате получается система обыкновенных дифференциальных уравнений относительно  $u_k, v_k$ , которая интегрируется методом Рунге-Кутты четвертого порядка в среде MATLAB.

### ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Численные расчеты динамики системы (1) при различных значениях параметров подтвердили реализацию ИСР-решений (6) при выполнении (8) и (11).

На рис. 2 приведены стационарные ИСР-распределения популяций жертвы и хищника, полученные для двух значений параметра  $\mu_2$ . Значения остальных коэффициентов были фиксированы:  $\mu_1 = 2, k_1 = 0.1, \alpha_1 = 0.2, \beta_1 = 0.1, \eta_1 = 5, \eta_2 = 5, k_2 = 0.2, \beta_2 = 0.2$ . Функция ресурса задавалась выражением:

$$p(x) = \exp\left(\frac{\sin 2\pi x}{2}\right).$$
(16)

Из рис. 2 видно, что жертва и хищник, распределились по ареалу пропорционально ресурсу, изменение параметра  $\mu_2$  сказывалось только на соотношении численностей популяций.

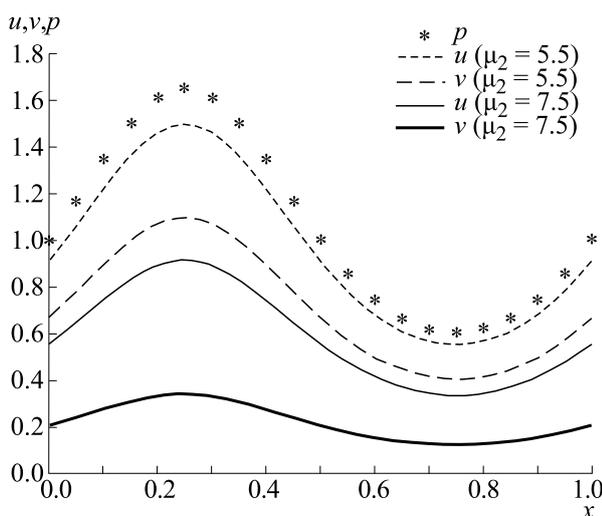


Рис. 2. Идеальное свободное распределение жертвы и хищника по ареалу для двух значений параметра  $\mu_2$ .

Рис. 3 иллюстрирует характер установления к ИСР при отклонении начальных условий:  $u_0^*(x) = 1.2u_0(x), v_0^*(x) = 0.7v_0(x)$ , где  $u_0(x), v_0(x)$  отвечают решению (6). Приведены графики изменения по времени численностей популяций в средней точке интервала. В обоих случаях происходит выход на стационарное распределение, соответствующее ИСР.

Далее были проведены численные эксперименты по изучению трансформации ИСР-решений при малых ( $\epsilon = 0.05$ ) отклонениях миграционных параметров  $k_1, \alpha_1, \beta_1, k_2, \beta_2$  от соотношений, обеспечивающих ИСР.

На рис. 4 представлены результаты вычислений при отклонении коэффициента миграции жертвы  $k_1^* = k_1 + \epsilon$ , остальные параметры равны:  $\mu_1 = 4, \mu_2 = 6.5, \eta_1 = 5, \eta_2 = 5, \alpha_1 = 0.2, \beta_1 = 0.1, k_2 = 0.2, \beta_2 = 0.2$ . На верхнем левом графике показано финальное распределение жертвы, хищника и ресурса вдоль ареала. На правом верхнем графике – относительное отклонение распределений от решения ИСР. На нижних графиках даны графики изменения по времени численностей популяций в средней точке ареала. Видно, что устанавливающиеся распределения близки к решению ИСР, но имеются незначительные откло-

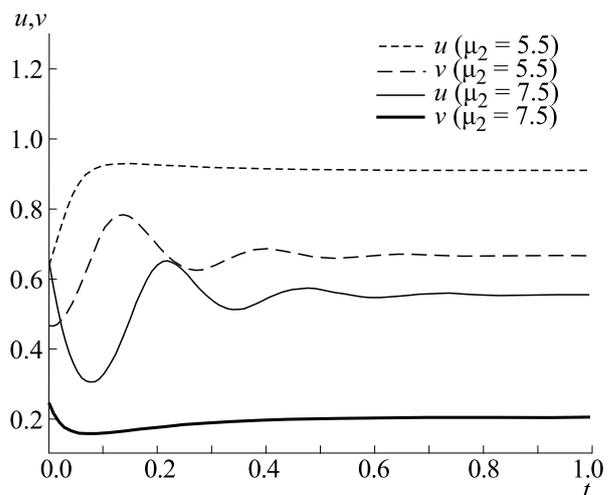


Рис. 3. Установление к идеальному свободному распределению для двух значений параметра  $\mu_2$ .

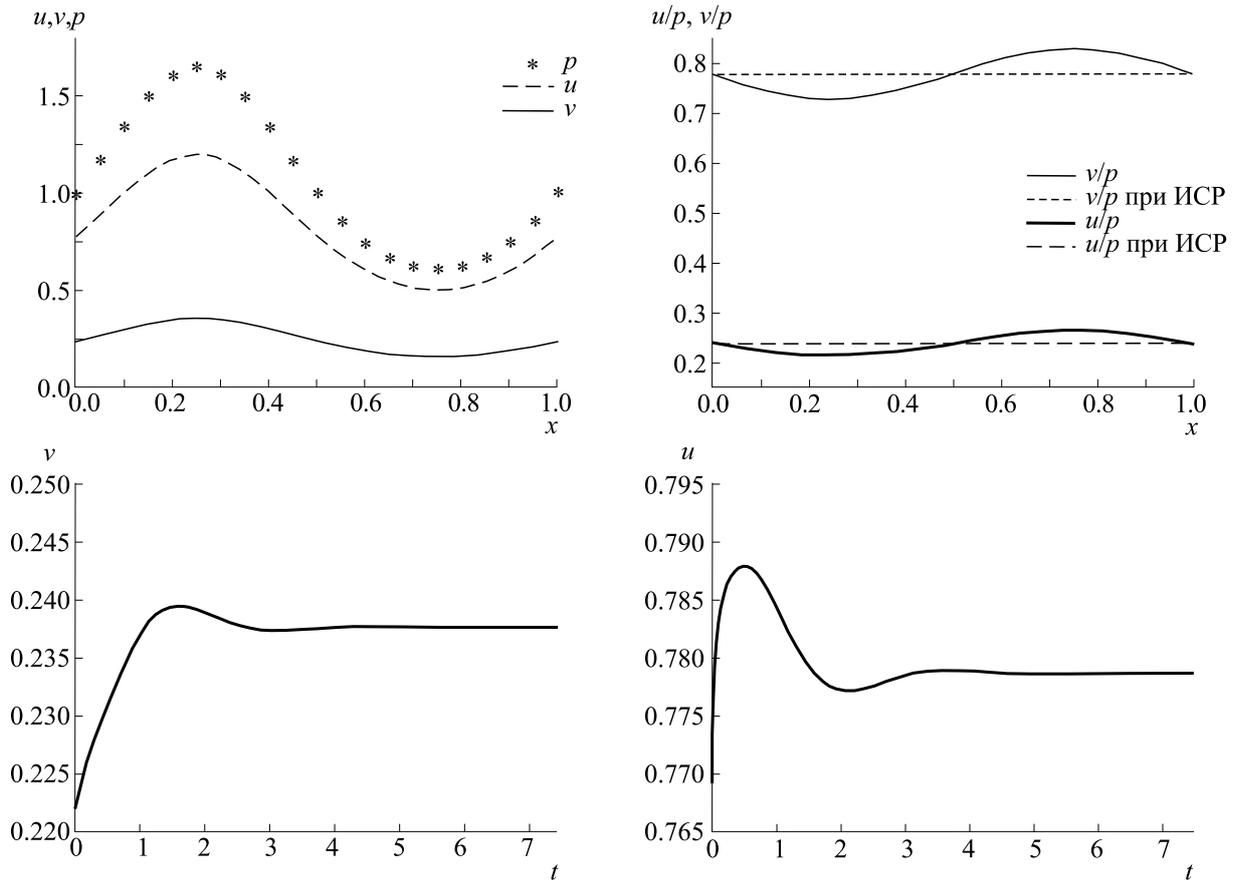


Рис. 4. Графики зависимостей плотностей популяций жертвы  $u$  и хищника  $v$  от координаты (вверху) и времени (внизу) при  $k_1 = 0.15$ .

нения в численности популяций и характере распределения.

Подобные трансформации происходят при изменении других миграционных параметров. При этом реализуются устойчивые стационарные решения, близкие к ИСП, но с перераспределением видов вдоль ареала. Так, например, на рис. 5 представлены результаты вычислений при отклонении коэффициента таксиса хищника  $\beta_2^* = \beta_2 - \varepsilon$  при тех же значениях остальных параметров. Видно, что выросла популяция жертвы (хищник снизил свою поисковую активность), а популяция хищника уменьшилась. Распределение изменилось и стало разнонаправленным для хищника и жертвы.

Теперь рассмотрим вопрос о решениях с ИСП при параметрах, отвечающих автоколебательно-му режиму для локальной системы. Выберем значение параметра  $\mu_2$ , нарушающее неравенство (7) для случая  $n = 1$ , и проведем исследования с теми же малыми отклонениями миграционных пара-

метров. При этом будем возмущать начальные значения плотностей популяций.

На рис. 6 представлены пространственно-временные распределения популяций жертвы и хищника при  $\alpha_1^* = \alpha_1 - \varepsilon$  и следующих значениях параметров:  $\mu_1 = 4$ ,  $\mu_2 = 10.5$ ,  $\eta_1 = \eta_2 = 5$ ,  $k_2 = 0.1$ ,  $\beta_1 = 0.1$ ,  $k_2 = \beta_2 = 0.2$ . Соответствующие двумерные графики представлены на рис. 7. Из графиков видно, что получающийся колебательный режим напоминает решение, отвечающее ИСП.

Однако картина существенно изменяется, если коэффициенту таксиса жертвы, направленному на ресурс, дать отклонение в противоположную сторону  $\alpha_1^* = \alpha_1 + \varepsilon$ . На рис. 8 представлены трехмерные графики поведения популяций для этого случая ( $\alpha_1 = 0.25$ ) и тех же значений остальных параметров. Колебания численностей популяций со временем затухают, и система выходит на стационарный режим, сохраняя при этом ИСП.

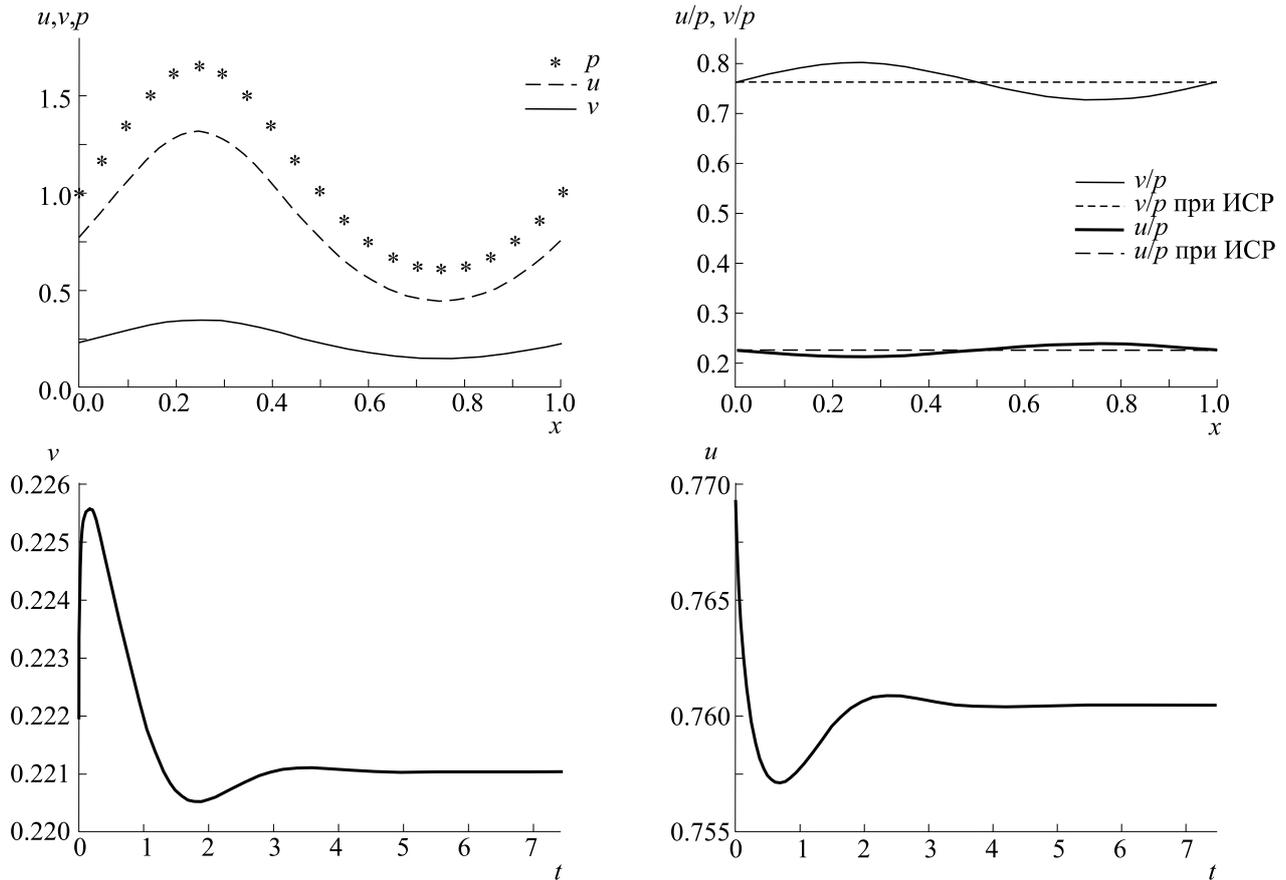


Рис. 5. Графики зависимостей плотностей популяций жертвы  $u$  и хищника  $v$  от координаты (вверху) и времени (внизу) при  $\beta_2 = 0.15$ .

Аналогичным образом, были проведены исследования остальных миграционных параметров, показавшие, что отклонение в одну сторону не нарушает колебательного режима, а в другую — приводят к установлению стационарного режима.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе дифференциальных уравнений в частных производных параболического типа рассмотрена пространственно-временная эволюция системы «хищник–жертва». Задача характеризуется неоднородным распределением ресурса жертвы и многофакторным таксисом обоих видов. Локальный рост популяции жертвы определяется полиномиальной функцией, позволяющей рассмотреть логистический и гиперболический законы, а изменение популяции хищника зависит от отношения численности жертвы к ее ресурсу.

Для задачи на кольцевом ареале найдены условия на параметры системы, при которых имеется ненулевое стационарное аналитическое реше-

ние, соответствующее ИСП. Представлены численные результаты, демонстрирующие устойчивость найденных решений и их трансформацию при нарушении соотношений между параметрами. Исследованы условия, при которых появляются колебательные решения. Показано, что изменение миграционных параметров (нарушение ИСП) может стабилизировать колебательные режимы пространственно распределенной системы.

Для нелинейных уравнений математической физики отыскание явных аналитических решений является достаточно редким событием. Стационарные распределения, отвечающие концепции ИСП и существующие при найденных соотношениях на параметры, позволяют далее организовать исследование динамики системы при нарушениях этих соотношений. Для анализа многовидовых систем это может быть полезно в сочетании с подходом на основе теории косимметрии [20,21]. В таких задачах также устанавливаются соотношения на параметры, при которых появляются непрерывные семейства стационар-

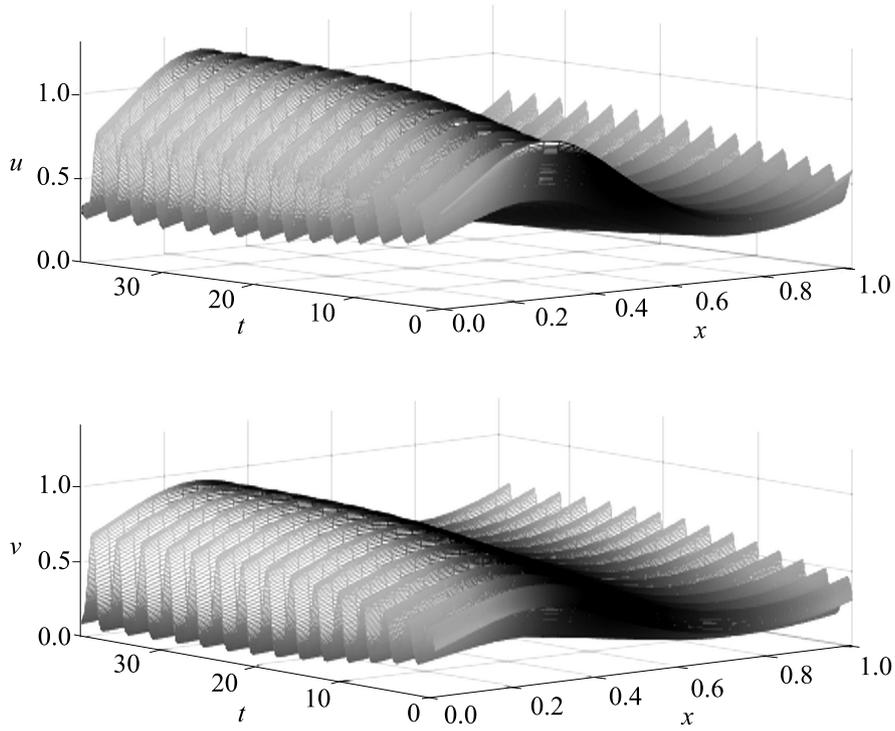


Рис. 6. Пространственно-временные распределения  $u$  и  $v$ ,  $\alpha_1 = 0.15$ .

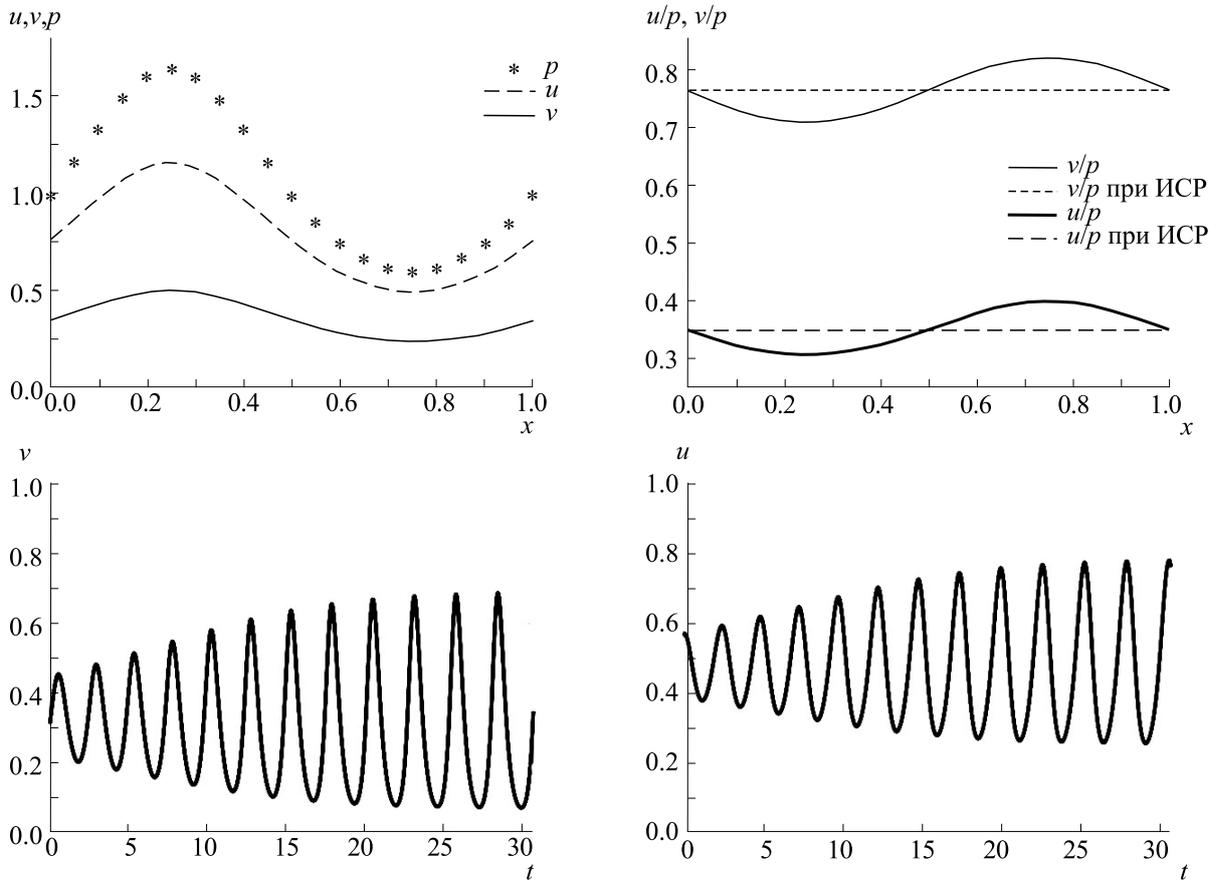


Рис. 7. Графики зависимостей плотностей популяций жертвы  $u$  и хищника  $v$  от координаты (вверху) и времени (внизу) при  $\alpha_1 = 0.15$ .

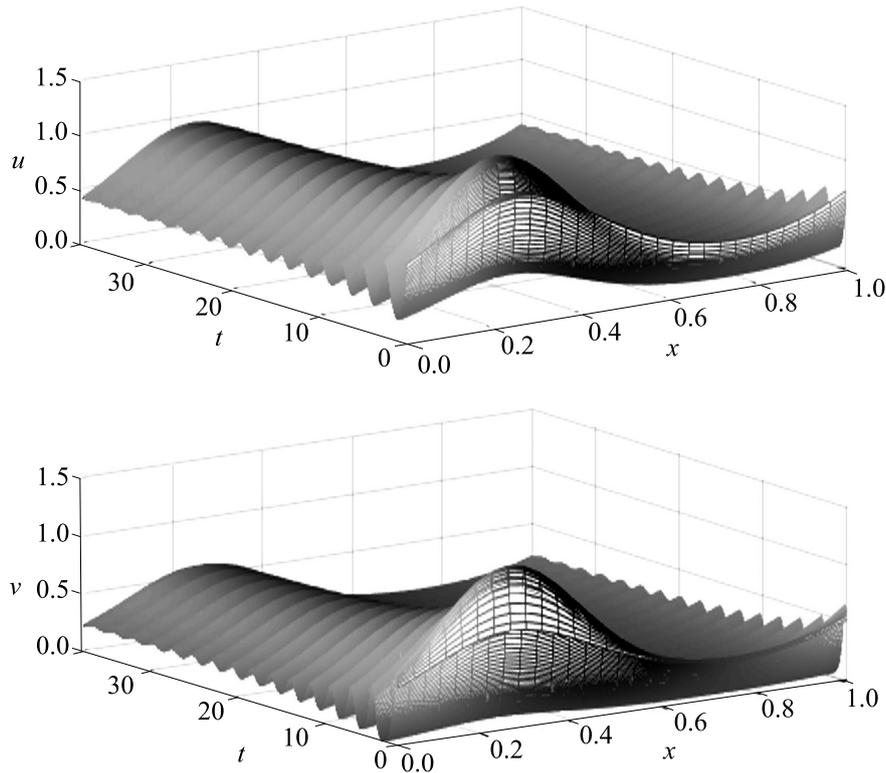


Рис. 8. Пространственно-временные распределения  $u$  и  $v$ ,  $\alpha_1 = 0.25$ .

ных решений. Эта идеальная ситуация является далее отправной для анализа вероятных сценариев на основе аппарата селективной функции.

Исследование проводилось при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-01-00453).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. S. D. Fretwell and H. L. Lucas, *Acta Biotheoretica* **19**, 16 (1970).
2. C. M. Lessells, *Animal Behav.* No. 49, 487 (1995).
3. S. Schwinning and M. L. Rosenzweig, *OIKOS*, No. 59, 85 (1990).
4. C. Bernstein, A. Kacelnik, and R. Krebs, *Tree* **7** (2), 50 (1992).
5. P. Auger, C. Bernstein, and J. C. Poggiale, *Am. Naturalist* **153** (3), 267 (1999).
6. R. Cressman and V. Křivan, *Am. Naturalist* **168** (3), 384 (2006).
7. R. Cressman, G. Garay, and V. Křivan, *Am. Naturalist* **164** (4), 473 (2004).
8. A. V. Bell, R. B. Rader, S. L. Peck, and A. Sih, *Theor. Popul. Biol.*, No. 76, 52 (2009).
9. R. S. Cantrell, C. Cosner, and Y. Lou, *Math. Biosci. Engineer.* **7** (1), 17 (2010).
10. I. Averill, Y. Lou, and D. Munther, *J. Biol. Dynam.* **6** (2), 117 (2012).
11. R. S. Cantrell, C. Cosner, S. Martinez, and N. Torres, *J. Diff. Equations* **265**, 3464 (2018).
12. R. S. Cantrell, C. Cosner, D. L. Deangelis, and V. Padron, *J. Biol. Dynam.* **1** (3), 249 (2007).
13. Дж. Д. Мюррей, *Математическая биология. Т. II. Пространственные модели и их приложения в биомедицине* (НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», М.-Ижевск, 2011).
14. Г. Ю. Ризниченко and А. Б. Рубин, *Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продуктивных процессов в 2 ч.* (Изд-во Юрайт, М., 2019), ч. 2.
15. А. Д. Базыкин, *Математическая биофизика взаимодействующих популяций* (Наука, М., 1985).
16. R. Arditi, Yu. Tyutyunov, A. Morgulis, et al., *Theor. Popul Biol.*, No. 59, 207 (2001).
17. Ю. В. Тютюнов, Н. Ю. Сапухина, А. Б. Моргулис и В. Н. Говорухин, *Журн. общ. биологии* **62** (3), 253 (2001).
18. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **64** (2), 343 (2019).
19. Н. Н. Баутин и Е. А. Леонтович, *Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости* (Наука, М., 1990).
20. А. В. Епифанов и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **61** (4), 823 (2016).
21. A. V. Budyansky, K. Frischmuth, and V. Tsybulin, *Discrete Contin. Dynam. Syst.* **24** (2), 547 (2019).

**Ideal Free Distribution in the Predator–Prey Model with Multifactor Taxis****P.A. Zelenchuk and V.G. Tsybulin***Southern Federal University, ul. Bolshaya Sadovaya 105/42, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

The concept of ideal free distribution is analyzed for the predator-prey system on an inhomogeneous ring range. The diffusion-reaction-advection equations model multifactorial taxis taking into account various laws of prey growth. Relations are established for the parameters at which the ideal free distribution is realized. We studied the transformation of solutions with deviations of the parameters from the conditions under which ideal free distribution can be seen and autooscillating systems occur.

*Keywords: population dynamics, ideal free distribution, taxis, predator–prey model*