

МАТЕМАТИКА

УДК 519.63

DOI: 10.31429/vestnik-17-3-6-12

ВЛИЯНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ МИГРАЦИИ НА ЗАПОЛНЯЕМОСТЬ АРЕАЛА В СИСТЕМЕ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»

Будянский А. В.

IMPACT OF DIRECTED MIGRATION ON THE OCCUPANCY OF THE AREA IN THE “PREDATOR-PREY” SYSTEM

A. V. Budyansky

Don State Technical University, Rostov-on-Don, 344000, Russia
e-mail: a_v_budyansky@mail.ru

Abstract. The interaction of predators and prey is simulated in a one-dimensional habitat. The model under consideration is formulated as a system of nonlinear parabolic equations with spatial heterogeneity of resources and species. Dynamics is described using reaction-diffusion-advection system. In addition to diffusion, the model assumes taxis for predator and prey. The natural growth of a prey population is determined by a logistic type of law and the spatial resource function, as well as by the decrease due to the presence of a predator. The increase in predator population density due to the consumption of prey is given by the multiplicative terms, and natural mortality is also taken into account. A numerical study of the influence of directed migration on the formation of population structures and the occupancy rate of the habitat has been carried out. The study found that there are optimal values of the migration parameters at which a distribution of populations of predators and preys with the highest average density is observed. Numerical analysis is based on the finite difference method and staggered grids and allow to follow spatial patterns transformation it time.

Keywords: population kinetics, nonlinear parabolic equations, method of lines.

Введение

Модели на основе уравнений в частных производных часто применяются для анализа биологических процессов [1]. Толчком для исследований целого класса подобных задач послужил учет пространственного распространения популяций по ареалу [2, 3]. Для моделирования распределения видов часто рассматриваются задачи с однородной диффузией [4, 5], соответствующей случайному блужданию особей. Однако концепция случайного распространения популяций критикуется биологами, так как направленная миграция является неотъемлемой частью жизни биологических сообществ [6]. Миграция может оказывать значительное влияние на формирование пространственных популяционных структур, а ее изучению посвящены работы последних лет [7]. Так, в [8] было показано влияние миграционных эффектов на межвидовую конкуренцию. Учет миграционных эффектов приобретает особую важность при моделировании динамики популяций, взаимодействующих по принципу «хищник–жертва» [9]. При

этом наиболее исследованными являются модели, в которых учитывается только поисковая активность хищника [10].

Данная работа посвящена изучению влияния направленной миграции на взаимодействие популяций хищников и жертв. Модель учитывает поисковую активность хищника и таксис жертвы из-за неравномерности распределения ресурса и плотности хищника. Численный метод основан на методе прямых и схеме смещенных сеток.

1. Модель динамики пространственного распределения популяций

Рассматривается модель, описывающая динамику двух популяций по типу «хищник–жертва», представляющая собой систему уравнений параболического типа. Модель учитывает миграционные потоки при неоднородности жизненных условий и неравномерности распределения видов. Распределение плотности популяции жертвы описывается

Будянский Александр Владимирович, канд. физ.-мат. наук, доцент кафедры «Математика и информатика» Донского государственного технического университета; e-mail: a_v_budyansky@mail.ru.

Исследование проводилось при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект 18-01-00453).

функцией $u(x, t)$, а хищника — $v(x, t)$.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial q_1}{\partial x} + \mu_1 u \left(1 - \frac{u}{p}\right) - l_1 uv, \quad (1.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial q_2}{\partial x} + \mu_2 uv - l_2 v. \quad (1.2)$$

Изменение плотности популяции жертв определяется логистическим законом с переменной по пространству функцией ресурса $p(x)$ и убылью из-за присутствия хищников (слагаемые с коэффициентами μ_1 и l_1). Рост плотности популяции хищников за счет потребления жертв даётся слагаемым с коэффициентом μ_2 , а естественная смертность — слагаемым с коэффициентом l_2 . Миграционные потоки q_1 и q_2 определяют перемещение популяций по ареалу и учитывают как диффузионное распространение (слагаемые с параметрами k_1, k_2), так и направленную миграцию видов

$$\begin{aligned} q_1 &= k_1 \frac{\partial u}{\partial x} - \alpha_1 u \frac{\partial p}{\partial x} - \beta_1 u \frac{\partial v}{\partial x}, \\ q_2 &= k_2 \frac{\partial v}{\partial x} - \beta_2 v \frac{\partial u}{\partial x}. \end{aligned} \quad (1.3)$$

Слагаемое с параметром α_1 задает реакцию жертвы на неравномерность распределения ресурса $p(x)$. Модель также учитывает кросс-диффузию, т.е. влияние неравномерности распределения одного вида на миграцию другого [1]. Перенос плотности популяции $u(x)$, вызванный неравномерностью распределения плотности $v(x, t)$, описывается слагаемым $\beta_1 u \frac{\partial v}{\partial x}$. Знаки коэффициентов определяют разные виды реакции на неравномерность распределений ресурса и видов. Нулевое значение соответствует нейтральной реакции. Все параметры системы являются скалярными величинами.

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

$$q_i(0, t) = q_i(a, t) = 0, \quad i = 1, 2. \quad (1.4)$$

Система (1.1)–(1.4) дополняется начальными распределениями плотностей популяций

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (1.5)$$

Модели с одной пространственной координатой могут быть получены из задач на плоскости ($\Omega = [0, a] \times [0, b]$), когда второй

пространственной координатой можно пренебречь. Например, при малых вариациях плотностей по второй координате удобно ввести средние значения:

$$\begin{aligned} u(x, t) &= \frac{1}{b} \int_0^b \tilde{u}(x, y, t), \\ v(x, t) &= \frac{1}{b} \int_0^b \tilde{v}(x, y, t). \end{aligned}$$

2. Численный метод

Для численного решения задачи (1.1)–(1.5) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток. По переменной x вводится равномерная сетка: $x_r = r h_x$, $r = -1, 0, 1, \dots, n_x + 1$, $h_x = a/n_x$. Плотности распределения популяций u, v в узле x_r далее обозначаются через u_r, v_r . Для вычисления потоков q_1, q_2 применяется вспомогательная сетка: $x_{r+1/2} = -h_x/2 + r h_x$, $r = 1, \dots, n_x$. Таким образом, компоненты потоков q_{i1} и q_{i2} определяются в узлах $(x_{r+1/2})$.

Для аппроксимации системы (1.1)–(1.5) по пространственным координатам применяется метод баланса. Уравнения (1.1)–(1.2) интегрируются по ячейке $[x_{r-1/2}, x_{r+1/2}]$, а для потоков q_1 и q_2 интегрирование проводится по ячейкам $[x_r, x_{r+1/2}]$.

По пространственным переменным вводится разностный оператор первого порядка и оператор вычисления среднего

$$\begin{aligned} (dw)_{r+1/2} &= \frac{w_{r+1} - w_r}{h_x}, \\ (\delta w)_{r+1/2} &= \frac{w_{r+1} + w_r}{2}. \end{aligned}$$

В результате получается следующая система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{u}_r &= \left[dq_1 + \mu_1 u \left(1 - \frac{u}{P}\right) - l_1 uv \right]_r, \\ P_r &= \left[\frac{1}{h_x} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{dx dy}{p(x)} \right]^{-1}, \\ \dot{v}_r &= [dq_2 + \mu_2 uv - l_2 v]_r, \\ r &= 0, \dots, n_x. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Потоки $q_{1,r+1/2}, q_{2,r+1/2}$ ($r = 0, \dots, n_x - 1$) вычисляются по формулам

$$(q_1)_{r+1/2} = [k_1 du - \alpha_1 dp \delta u - \beta_1 du \delta v]_{r+1/2},$$

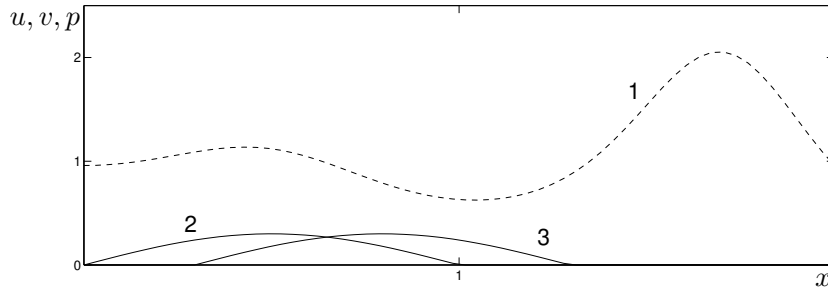


Рис. 1. Функция ресурса жертвы (кривая 1), начальные распределения жертв (2) и хищников (3)

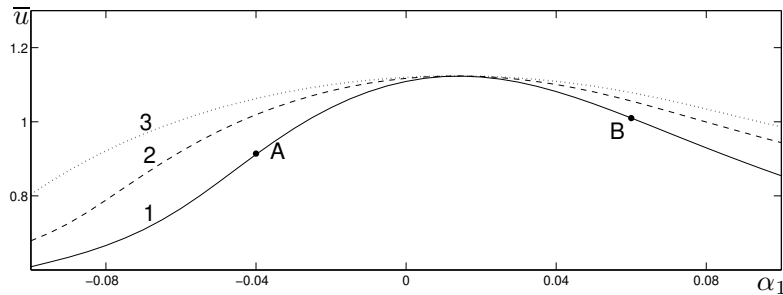


Рис. 2. Зависимость средней плотности жертв от параметра миграции без хищников для различных параметров роста μ_1 : $\mu_1 = 1$ (кривая 1), $\mu_1 = 2$ (кривая 2), $\mu_1 = 3$ (кривая 3)

$$(q_2)_{r+1/2} = [k_2 dv - \beta_2 dv \delta u]_{r+1/2}.$$

Дискретные аналоги краевых условий записываются с применением законтурных узлов

$$q_{i,-1/2} = q_{i,1/2}, \quad q_{i,n_x+1/2} = q_{i,n_x-1/2}, \quad (2.2)$$

$$i = 1, 2.$$

Из (1.5) получаются начальные условия для (2.1)–(2.2):

$$u_r = u^0(x_r), \quad v_r = v^0(x_r), \quad (2.3)$$

$$r = 0, \dots, n_x.$$

Система обыкновенных дифференциальных уравнений (2.1)–(2.3) может быть записана в виде

$$\dot{Y} = \Phi(Y), \quad Y(0) = Y_0.$$

Здесь вектор $Y = (U, V)^T$ содержит значения переменных в узлах сетки

$$(U, V) = (u_0, u_1, \dots, u_{n_x}, v_0, v_1, \dots, v_{n_x}).$$

Для интегрирования по времени применяется метод Рунге–Кутты четвертого порядка.

3. Результаты

Для области $\Omega = [0, 2]$ представлены результаты вычислительного эксперимента взаимодействия биологических видов. Функция обобщенного ресурса $p(x)$ соответствует наличию на ареале двух благоприятных зон, а начальные распределения u^0, v^0 размещались в локализованных зонах (рис. 1). Расчеты проводились до выхода на устойчивые стационарные распределения. В вычислениях следующие параметры диффузии и роста–убыли были фиксированы:

$$k_1 = 0,02, \quad k_2 = 0,05,$$

$$\mu_2 = 3, \quad l_1 = 3, \quad l_2 = 1.$$

На рис. 2 даны зависимости средней плотности по ареалу жертв без хищников ($v^0 \equiv 0$). Видно, что максимальная плотность достигается при положительном значении параметра миграции $\alpha_1^* \approx 0,015$. При этом кривые, соответствующие различным параметрам роста μ_1 , пересекаются в одной точке — точке максимума.

В случае присутствия хищников (рис. 3а) максимум смещается в отрицательную полуплоскость и зависит от параметра роста.

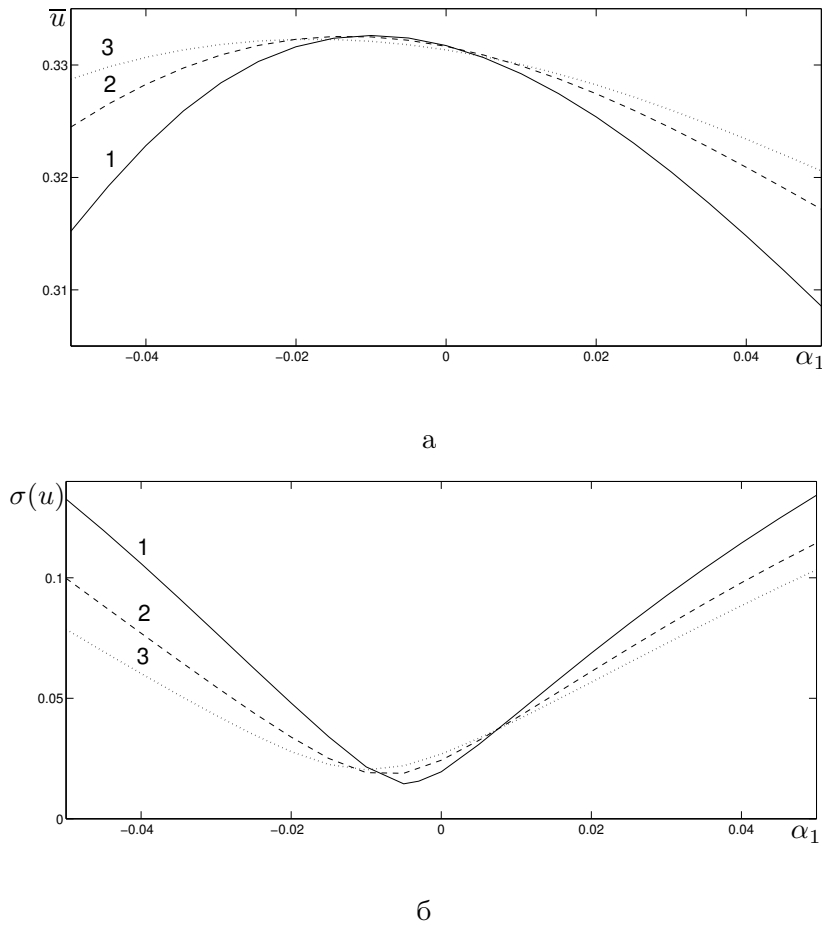


Рис. 3. Зависимость средней плотности жертв (а) и среднеквадратичного отклонения (б) от параметра миграции α_1 при наличии хищников для различных параметров роста; $\mu_1 = 1$ (кривые 1), $\mu_1 = 2$ (кривые 2), $\mu_1 = 3$ (кривые 3); $\beta_1 = \beta_2 = 0$

Стоит отметить, что максимум средней плотности соответствует ее наименьшему среднеквадратичному отклонению (рис. 3б)

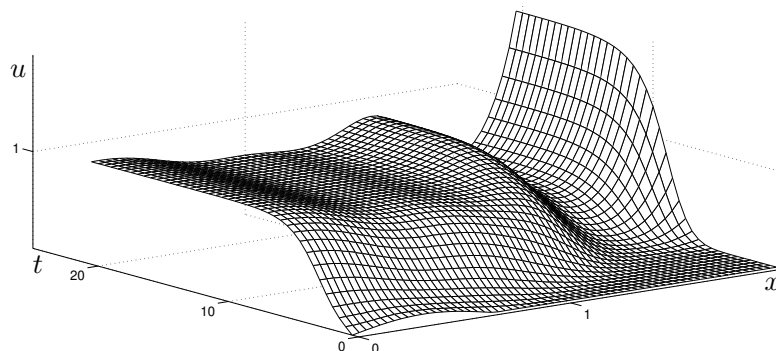
$$\sigma(u) = \sqrt{\frac{1}{(n_x + 1)} \sum_{r=0}^{n_x} (u_r - \bar{u})^2},$$

$$\bar{u} = \frac{1}{n_x + 1} \sum_{r=0}^{n_x} u_r.$$

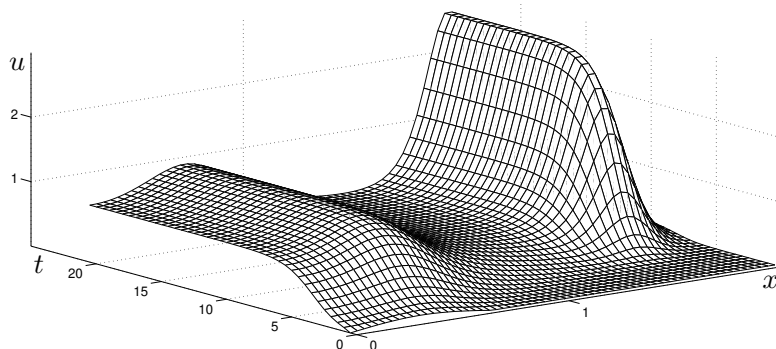
Отток жертвы из благоприятных зон приводит к выравниванию профиля распределения, что способствует меньшей убыли из-за присутствия хищников. На рис. 2 точки А и В отвечают различным видам реакции на неравномерность жизненных условий. Динамика установления распределений дана на рис. 4. Рис. 5 описывает зависимость средних плотностей популяций жертв (а) и хищников (б)

от миграционных параметров, определяющих реакцию на неравномерность распределения популяции-соседа. Рис. 5а показывает, что отток жертв от скоплений хищников (отрицательные β_1) почти не дает увеличения численности популяции. При переходе графика в правую полуплоскость плотность заметно снижается.

На рис. 5б дан график зависимости средней плотности хищников от коэффициента поисковой активности β_2 . Видно, что максимальное значение средней плотности приходится на отрицательное значение коэффициента $\beta_2^* \approx -0,25 < 0$. Плотность жертв в местах их скопления при оттоке хищников увеличивается, а распространение жертв по ареалу приводит к увеличению их общей численности. Это в свою очередь даёт толчок для развития хищников. Однако уменьшение параметра миграции $\beta_2 < \beta_2^*$ приводит к спаду популяции вплоть до исчезновения. При



а



б

Рис. 4. Установление стационарных распределений популяций $u(x, t)$: $\alpha_1 = -0,04$ (а), $\alpha_1 = 0,06$ (б); $\mu_1 = 1$

увеличении β_2 сначала наблюдается резкое понижение плотности, а затем плавный выход на постоянный уровень.

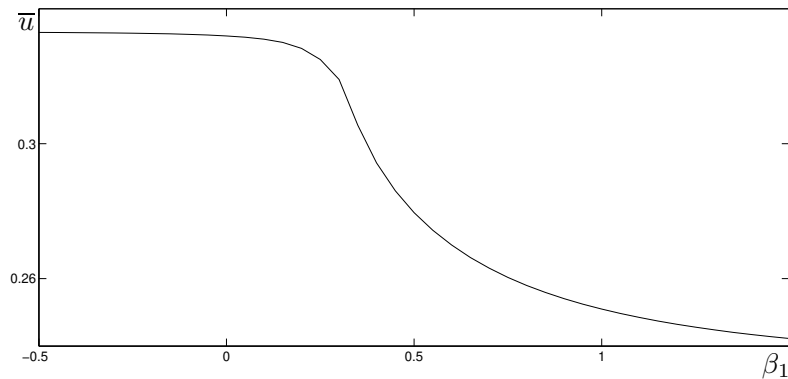
Заключение

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. Изучается влияние миграции на популяционные сценарии. В работе показано, что существует оптимальное значение миграционного параметра, отвечающего за реакцию на неравномерность распределения ресурса. При этом установлено, что макси-

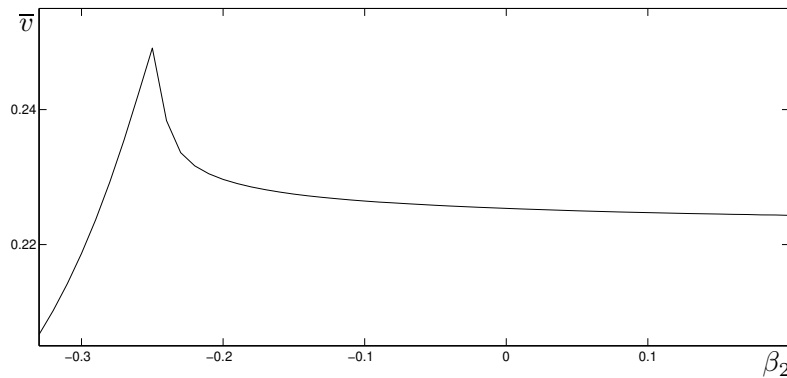
мум плотности популяции жертв без хищника наблюдается при положительных, а с хищником — при отрицательных коэффициентах. Также исследовалось влияние направленной миграции, вызванной неравномерностью распределения видов. Исследование показало, что бегство жертв от хищников не дает значительного увеличения средней плотности по сравнению с нейтральной реакцией. При положительном коэффициенте миграции виден спад средней плотности жертв и выход на стационарный уровень. В случае учета поисковой активности хищника максимум плотности наблюдается при определенном отрицательном значении параметра миграции.

Литература

1. Мюррей Дж. Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине. Т.2. М.: Ижевск: Ин-т компью-



а



б

Рис. 5. Зависимость средней плотности жертв от параметра миграции β_1 (а) и средней плотности хищников от β_2 (б); $\alpha_1 = 0$, $\mu_1 = 1$

- терных исслед.: Регуляр. и хаотич. динамика. 2011.
2. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. математика и механика. 1937. Т. 1. С. 1–26.
 3. Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes. // Ann. Eugenics. 1937. Vol. 7. P. 353–369.
 4. Dockery J., Hutson K., Mischaikow M., Pernarowski M. The evolution of slow dispersal rates: A reaction-diffusion equations // J. Math. Biol. 1998. Vol. 37. P. 61–83.
 5. Cosner C., Cantrell R. Spatial ecology via reaction-diffusion equation. John Wiley and Sons Ltd, Chichester. 2003.
 6. Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications Oxford. 1986.
 7. Cosner C. Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal // Discrete and continuous dynamical systems. 2014. Vol. 4. №5. P. 1701–1745.
 8. Будянский А.В., Цибулин В.Г. Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // Биофизика. 2015. Т. 60, №4. С. 758–768.
 9. Budyansky A.V., Frischmuth K., Tsybulin V.G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // Discrete and Continuous Dynamical Systems B. 2019. Vol. 24(2). P. 547–561. doi: 10.3934/dcdsb.2018196
 10. Arditi R., Tyutyunov Yu., Senina I., Morgulis A., Govorukhin V. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // Theoretical Population Biology. 2001. Т. 59. Iss. 3. С. 207–221.

References

1. Murray, J.D. *Mathematical Biology II. Spatial models and Biomedical Applications*. Springer-

- Verlag, 2003.
2. Kolmogorov, A., Petrovskii, I., Piscounov, N. A study of the diffusion equation with increase in the amount of substance, and its application to a biological problem. *Bull. Moscow Univ., Math. Mech.*, 1937, vol. 1, pp. 1–25.
 3. Fisher, R.A. The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics.*, 1937, vol. 7, pp. 353–369.
 4. Dockery, J., Hutson, K., Mischaikow, M., Pernarowski, M. The evolution of slow dispersal rates: A reaction-diffusion equations. *J. Math. Biol.*, 1998, vol. 37, pp. 61–83.
 5. Cosner, C., Cantrell, R. *Spatial ecology via reaction-diffusion equation*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. 2003.
 6. Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications Oxford. 1986.
 7. Cosner, C. Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal. *Discrete and continuous dynamical systems*, 2014, vol. 4, iss. 5, pp. 1701–1745.
 8. Budyansky, A.V., Tsybulin, V.G. Impact of Directed Migration on Formation of Spatial Structures of Populations. *Biophysics*, 2015, vol. 60, pp. 622–631.
 9. Budyansky, A.V., Frischmuth, K., Tsybulin, V.G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat. *Discrete and Continuous Dynamical Systems – B*, 2019, vol. 24(2), pp. 547–561. doi: 10.3934/dcdsb.2018196
 10. Arditi, R., Tyutyunov, Yu., Senina, I., Morgulis, A., Govorukhin, V. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models. *Theoretical Population Biology*, 2001, vol. 59, iss. 3, pp. 207–221.

© Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества, 2020

© Будянский А. В., 2020

Статья поступила 22 июня 2020 г.