

УДК: 519.63

## Моделирование пространственно-временной миграции близкородственных популяций

А. В. Будянский<sup>1,a</sup>, В. Г. Цибулин<sup>2,b</sup>

<sup>1</sup>Донской государственной технической университет,  
Россия, 344000, Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1

<sup>2</sup>Южный федеральный университет,  
Россия, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а

E-mail: <sup>a</sup> halord@mail.ru, <sup>b</sup> vtsybulin04@gmail.com

Получено 15 ноября 2011 г.

Рассматривается модель распространения по ареалу конкурирующих за единый ресурс близкородственных популяций, записываемая в виде системы уравнений параболического типа. Анализируется случай переменной диффузии с миграционными потоками, зависящими от неравномерности распределения популяций и ресурсов. На основе метода прямых исследовано влияние миграции на формирование распределений популяций, изучены сценарии локального вытеснения и сосуществования видов. Найдены условия на параметры системы, при которых возникает непрерывное косимметричное семейство равновесий.

Ключевые слова: популяционная динамика, нелинейные параболические уравнения

### Modeling of spatial-temporal migration for closely related species

A. V. Budyanski<sup>1</sup>, V. G. Tsybulin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Don State Technical University, 1 Gagarin Square, Rostov-on-Don, 344000, Russia

<sup>2</sup>Southern Federal University, 8a Milchakova street, Rostov-on-Don, 344090, Russia

**Abstract.** — We consider a model of populations that are closely related and share a common areal. System of nonlinear parabolic equations is formulated that incorporates nonlinear diffusion and migration flows induced by nonuniform densities of population and carrying capacity. We employ the method of lines and study the impact of migration on scenarios of local competition and coexistence of species. Conditions on system parameters are determined when a nontrivial family of steady states is formed.

Keywords: dynamics of populations, nonlinear parabolic equations

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2011, vol. 3, no. 4, pp. 477–488 (Russian).

Исследование проводилось при финансовой поддержке аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы» («Математическая гидродинамика жидкостей со сложными физико-химическими свойствами», № 2.1.1/6095) и гранта РФФИ №11-01-00708.

## Введение

Расширение хозяйственной деятельности и изменение ареалов обитания биологических видов делают актуальным математическое моделирование развития и взаимодействия популяций. Для описания эволюции биологических видов используются модели в виде систем дифференциальных уравнений в частных производных. Наиболее исследованными являются задачи о диффузионном распространении популяций, когда коэффициенты диффузии являются постоянными [Колмогоров и др., 1937; Murray, 2003; Свирежев, Логофет, 1978]. Однако концепция «случайного» блуждания особей по ареалу критикуется биологами, так как направленная миграция является неотъемлемой частью жизни биологических сообществ [McPeck, Holt, 1992].

Учет миграционных эффектов приобретает особую важность при моделировании распределений близкородственных видов. В литературе имеются различные точки зрения на возможность присутствия нескольких близких видов в одной экологической нише [Murray, 2003; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989]. Принцип Гаузе [Гаузе, 2002] утверждает, что невозможно устойчивое сосуществование двух популяций, если рост ограничен одним жизненно важным ресурсом. В то же время имеется большое число примеров [Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989], когда близкие виды присутствуют в одной экологической нише. В [Белотелов, Лобанов, 1997] показано, что учет в модели нелинейности миграционных потоков позволяет описать конкуренцию биологических видов, которая не приводит к вытеснению менее приспособленной популяции (обобщение принципа Гаузе). При формировании «ниш» отдельных биологических видов образуются зоны смещения (сосуществования), размер которых зависит от интенсивности миграции, а динамика формирования может быть достаточно медленной [Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Березовская, Карев, Швиденко, 1991]. К настоящему времени математические модели для описания миграции близких видов мало разработаны.

Целью настоящей работы является исследование миграционных эффектов и моделирование распространения близкородственных популяций. Анализируется случай переменной диффузии, обусловленной зависимостью миграционных потоков от неравномерности распределения популяций по ареалу и неоднородностью обобщенного ресурса. Представлены результаты исследования системы нелинейных уравнений параболического типа, которая описывает пространственно-временную эволюцию двух популяций. Применяется теория косимметричных динамических систем [Юдович, 1991], для которых возможно ответвление непрерывных семейств стационарных состояний. Анализ задачи с учетом косимметрии позволяет дать трактовку ряду экологических сценариев, так как в случае нарушения косимметрии происходит распад семейства, сопровождаемый возникновением нескольких режимов или медленной динамикой системы [Юдович, 2004].

## Модель динамики пространственного распределения популяций

Модели эволюции популяций часто формулируются в виде систем уравнений параболического типа [Murray, 2003]. Для двумерного ареала и двух взаимодействующих популяций рассматривается модель, учитывающая миграционные потоки при неоднородности жизненных условий и неравномерности распределения самих популяций:

$$\dot{u} = -\nabla \cdot q_1 + f_1, \quad q_1 = -\varepsilon_1(u, v)\nabla u + \alpha_1 u \nabla p + \beta_1 u \nabla v, \quad (1)$$

$$\dot{v} = -\nabla \cdot q_2 + f_2, \quad q_2 = -\varepsilon_2(u, v)\nabla v + \alpha_2 v \nabla p + \beta_2 v \nabla u. \quad (2)$$

Здесь  $u(x, y, t)$  и  $v(x, y, t)$  — плотности близкородственных популяций,  $q_1, q_2$  — миграционные потоки,  $\nabla = (\partial x, \partial y)^T$ . Естественный прирост плотности популяций определяется «логистическим»

законом:

$$f_1 = \mu_1 u f_0, \quad f_2 = \mu_2 v f_0, \quad f_0 = \left(1 - \frac{u+v}{p}\right). \quad (3)$$

В данной работе рассматривается моделирование близкородственных видов, поэтому неоднородность жизненных условий по ареалу для обеих популяций моделируется введением положительной функции обобщенного ресурса  $p(x, y)$  [Murray, 2003]. Различия в естественном приросте определяются параметрами роста  $\mu_1$  и  $\mu_2$ . Влияние неравномерности жизненных условий на ареале учитывается в миграционных потоках  $q_1$  и  $q_2$  членами, содержащими градиент функции  $p(x, y)$  [Murray, 2003; McPeck, Holt, 1992]. При моделировании неродственных видов часто для каждой популяции назначается своя функция ресурса [Murray, 2003; Базыкин, 1985; Ризниченко, Рубин, 1993].

Диффузионные коэффициенты  $\varepsilon_1(u, v)$  и  $\varepsilon_2(u, v)$  являются положительными функциями, зависящими от плотностей популяций [Белотелов, Лобанов, 1997]:

$$\varepsilon_i(u, v) = k_i + \gamma_i g(u, v), \quad i = 1, 2. \quad (4)$$

Здесь  $k_1, k_2, \gamma_1, \gamma_2$  даются матрицами второго порядка с неотрицательными элементами, случай линейной диффузии получается при нулевых  $\gamma_1, \gamma_2$ .

В выражениях для потоков  $q_1$  и  $q_2$  в (1)–(2) направленная миграция учитывается вторыми и третьими слагаемыми. Миграционные параметры  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$  являются матрицами второго порядка. Перенос плотности популяции  $u(x, y, t)$ , вызванный неравномерностью распределения плотности популяции  $v(x, y, t)$ , описывается слагаемым  $\beta_1 u \nabla v$ . Аналогично для плотности  $v(x, y, t)$  миграция, вызванная неравномерностью распределения  $u(x, y, t)$ , описывается слагаемым  $\beta_2 v \nabla u$ .

В случае ареала прямоугольной формы  $\Omega = [0, a] \times [0, b]$ ,  $b/a \ll 1$  (модель долины); на протяженных сторонах ставятся условия Неймана, а на двух других — условия Дирихле:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, 0, t)}{\partial y} = \frac{\partial u(x, b, t)}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial v(x, 0, t)}{\partial y} = \frac{\partial v(x, b, t)}{\partial y} = 0, \\ u(0, y, t) = u_*^0(y, t), \quad u(a, y, t) = u_*^a(y, t), \quad v(0, y, t) = v_*^0(y, t), \quad v(a, y, t) = v_*^a(y, t). \end{aligned}$$

Здесь  $u_*^0(y, t), v_*^0(y, t), u_*^a(y, t), v_*^a(y, t)$  — известные функции.

### **Задача с одной пространственной переменной**

Если пренебречь изменениями плотностей популяций по координате  $y$ , то получается система с одной пространственной переменной  $x \in \Omega = [0, a]$ , и система (1)–(2) переписывается в виде:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial q_1}{\partial x} + f_1, \quad q_1 = -\varepsilon_1(u, v) \frac{\partial u}{\partial x} + \alpha_1 u \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_1 u \frac{\partial v}{\partial x}, \quad (5)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = -\frac{\partial q_2}{\partial x} + f_2, \quad q_2 = -\varepsilon_2(u, v) \frac{\partial v}{\partial x} + \alpha_2 v \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_2 v \frac{\partial u}{\partial x}. \quad (6)$$

Здесь  $q_1, q_2$  — миграционные потоки, диффузионные коэффициенты  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  являются скалярными функциями, естественный прирост популяций определяется согласно (3). Учет миграции, вызванной неоднородностью жизненных условий и неравномерностью распределения другой популяции, описывается слагаемыми с параметрами  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$ . Коэффициенты  $k_1, k_2, \gamma_1, \gamma_2$  положительны, в качестве  $g(u, v)$  функция  $g = uv$ .

Краевые и начальные условия для одномерной задачи записываются следующим образом:

$$u(0, t) = u(a, t) = v(0, t) = v(a, t) = 0, \quad (7)$$

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (8)$$

Модели с одной пространственной координатой могут быть получены и в случае малых вариаций плотностей по координате  $y$ . Когда удобно ввести средние значения плотностей:

$$\bar{u}(x, t) = \frac{1}{b} \int_0^b u(x, y, t) dy, \quad \bar{v}(x, t) = \frac{1}{b} \int_0^b v(x, y, t) dy. \quad (9)$$

Если влиянием одной из популяции на динамику другой можно пренебречь, то система (5)–(6), (3), (7)–(8) сводится к задаче с однородной диффузией ( $\varepsilon = \text{const}$ ):

$$\dot{u} = (\varepsilon u' - \alpha u p')' + \mu u \left(1 - \frac{u}{p}\right), \quad (10)$$

$$u(0, t) = u(a, t) = 0, \quad u(x, 0) = u^0(x). \quad (11)$$

Здесь  $\alpha$  — коэффициент учета влияния неравномерности распределения ресурса  $p(x)$  на миграцию,  $\mu$  — параметр роста. При  $p = \text{const}$  из (10) получается уравнение Колмогорова–Петровского–Пискунова [Колмогоров и др., 1937].

### ***Косимметрия системы с одной пространственной переменной***

Для косимметричных задач характерно существование непрерывных семейств стационарных режимов [Юдович, 1991]. В отличие от систем с симметрией, где решения из семейства имеют одинаковый спектр устойчивости, при косимметрии возможны решения с меняющимся вдоль семейства спектром. Для модели популяционной динамики при постоянных коэффициентах диффузии и с нелинейностью специального вида в [Ковалева, Цибулин, Фришмут, 2009] получено косимметричное семейство стационарных решений и проанализирован его распад. В данном разделе проведен анализ условий, при которых рассматриваемая система обладает косимметрией, линейной по переменным задачи.

Для уравнения  $\dot{Y} = F(Y)$  в гильбертовом пространстве  $H$  косимметрия [Юдович, 1991] представляет собой нетривиальный оператор  $L$ , который ортогонален  $F$  в каждой точке фазового пространства. Если косимметрия  $L = AY$  аннулируется только на нулевом равновесии  $Y = 0$ , то любое другое стационарное решение является некосимметричным и включается в непрерывное семейство равновесий.

Непосредственной проверкой устанавливается, что система (5)–(7) обладает косимметрией вида  $L = (\xi_1 v, -\xi_2 u)^T$  с вещественными коэффициентами  $\xi_1$  и  $\xi_2$  при дополнительных ограничениях на параметры. Из условия ортогональности вектора  $L$  и правой части системы (5)–(6) получается равенство, которое должно выполняться для любых функций  $u(x, t)$  и  $v(x, t)$ :

$$0 = \int_{\Omega} \left[ \left( -\frac{\partial q_1}{\partial x} + f_1 \right) \xi_1 v - \left( -\frac{\partial q_2}{\partial x} + f_2 \right) \xi_2 u \right] dx \equiv \sum_{k=1}^5 I_k, \quad (12)$$

где

$$\begin{aligned}
 I_1 &= \int_{\Omega} (k_1 \xi_1 u'' v - k_2 \xi_2 v'' u) dx, & I_2 &= \int_{\Omega} [\gamma_2 \xi_2 (gu')' v - \gamma_1 \xi_1 (gv')' u] dx, \\
 I_3 &= \int_{\Omega} [\alpha_2 \xi_2 (vp') u - \alpha_1 \xi_1 (up')' v] dx, & I_4 &= \int_{\Omega} [\beta_2 \xi_2 (vu') u - \beta_1 \xi_1 (uv')' v] dx, \\
 I_5 &= \int_{\Omega} (\xi_1 f_1 v - \xi_2 f_2 u) dx.
 \end{aligned}$$

Здесь штрих означает производную по пространственной переменной  $x$ . Для выполнения условия косимметрии (12) требуется, чтобы обращались в нуль все интегралы  $I_k$  ( $k = 1, \dots, 5$ ). Значения  $\xi_1, \xi_2$  и условия на коэффициенты системы находятся из требования  $I_k = 0$ . Из равенств  $I_1 = 0$  и  $I_2 = 0$  вытекают соотношения для диффузионных коэффициентов:

$$k_1 \xi_1 = k_2 \xi_2 \quad \text{и} \quad \gamma_1 \xi_1 = \gamma_2 \xi_2. \tag{13}$$

Аналогично из  $I_5 = 0$  следует условие на параметры роста:

$$\mu_1 \xi_1 = \mu_2 \xi_2. \tag{14}$$

Выполнение интегральных равенств  $I_3 = 0$  и  $I_4 = 0$  при произвольных функциях  $u(x, t)$  и  $v(x, t)$  возможно только, если коэффициенты  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$  равны нулю. Случай  $\alpha_1^2 + \alpha_2^2 + \beta_1^2 + \beta_2^2 \neq 0$  отвечает разрушению косимметрии [Юдович, 2004].

Таким образом, система (5)–(7), (3) обладает косимметрией  $L = (\xi_1 v, -\xi_2 u)^T$  в случае выполнения равенств (13)–(14) и отсутствия направленной миграции ( $\alpha_1^2 + \alpha_2^2 + \beta_1^2 + \beta_2^2 = 0$ ). Так как косимметрия  $L$  определяется с точностью до постоянного множителя, то далее считается, что  $\xi_1 = k_2$  и  $\xi_2 = k_1$ .

### Численное исследование модели

Целью вычислительного эксперимента для системы (5)–(8) было исследование влияния неравномерности жизненных условий на формирование распределений популяций, проведен анализ миграционных эффектов для двух близкородственных популяций.

#### Численный метод

Для численного решения задачи (5)–(8), (3) применяется метод прямых. На отрезке  $\Omega = [0, a]$  вводится равномерная сетка:  $x_i = ih, i = 0, 1, \dots, n + 1, h = a/(n + 1)$  и через  $u_i, v_i$  обозначаются значения плотностей распределения популяций в узле  $x_i$ . Для вычисления потоков  $q_1, q_2$  вводится вспомогательная сетка:  $x_{i+\frac{1}{2}} = (x_{i+1} + x_i)/2, i = 0, 1, \dots, n$ .

При аппроксимации уравнений (5)–(6) по пространственной переменной используется схема, связанная с последовательным применением операторов первого порядка на двухточечном шаблоне [Самарский, 1989]. Вводятся разностный оператор  $(du)_{i+\frac{1}{2}} = (u_{i+1} - u_i)/h$  и оператор вычисления среднего  $(\delta u)_{i+\frac{1}{2}} = (u_{i+1} + u_i)/2$ . В результате дискретизации получается система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = [dq_1 + f_1]_i, \quad (q_1)_i = (du \delta \varepsilon_1 - \alpha_1 dp \delta u - \beta_1 dv \delta u)_i, \tag{15}$$

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} = [dq_2 + f_2]_i, \quad (q_2)_i = (dv \delta \varepsilon_2 - \alpha_2 dp \delta v - \beta_1 du \delta v)_i. \tag{16}$$

Сеточные аналоги краевых условий (7) имеют вид

$$u_0 = u_{n+1} = v_0 = v_{n+1} = 0. \quad (17)$$

Система (15)–(16) записывается в виде

$$\dot{Y} = \Phi(Y), \quad Y = (u_1, u_2, \dots, u_n, v_1, v_2, \dots, v_n),$$

где  $Y$  — вектор узловых переменных. Для интегрирования по времени системы обыкновенных дифференциальных уравнений применяется метод Рунге–Кутты четвертого порядка.

Косимметрией данной системы является векторное поле

$$\tilde{L} = (k_2 v_1, k_2 v_2, \dots, k_2 v_n, -k_1 u_1, -k_1 u_2, \dots, -k_1 u_n).$$

Ненулевые стационарные решения  $Y_* \neq 0$  ( $\Phi(Y_*) = 0$ ) не обнуляют косимметрию и при выполнении условий (13)–(14) входят в однопараметрическое семейство равновесий. Для равновесия из семейства  $Y_*$  в спектре устойчивости  $\sigma$  ( $\sigma Z = \partial_Y \Phi(Y_*) Z$ ,  $\partial_Y \Phi$  — матрица Якоби) имеется нулевое значение, которое соответствует нейтральному направлению вдоль семейства [Юдович, 1991]. Равновесие устойчиво, если остальные спектральные величины лежат в левой полуплоскости (устойчивость в трансверсальном к семейству подпространстве).

Далее представлены результаты моделирования пространственно-временной эволюции популяций, размещающихся в начальный момент времени в локализованных зонах. Рассматривалась область длины  $a = 2$ , функция предельной плотности  $p(x)$  соответствует наличию на ареале двух благоприятных зон (кривая 5 на рис. 1). Расчеты проводились до выхода на устойчивые стационарные распределения. Для слежения за выходом на стационарный режим вычислялись средние плотности популяций

$$\bar{U} = \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n+1} u_i, \quad \bar{V} = \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n+1} v_i.$$

### **Влияние неравномерности жизненных условий**

Был проведен анализ влияния неравномерности функции ресурса  $p(x)$  на миграцию в случае одной популяции (10)–(11). Расчеты проводились при фиксированном коэффициенте диффузии  $\varepsilon = 0.04$ , менялись параметры  $\alpha$  и  $\mu$ .

На рис. 1 представлены распределения плотности популяции при  $t = 3$  для различных значений коэффициентов (кривые 1–4). Начальному распределению соответствует кривая 6, предельной плотности популяции  $p(x)$  — кривая 5. При малых значениях параметра роста ( $\mu = 0.1$ ) решение стремится к нулю, а при превышении критического значения  $\mu \approx 0.2$  получаются ненулевые распределения. Случай  $\alpha = 0$  соответствует отсутствия миграции, вызванной неравномерностью жизненных условий. Однако, даже при малых значениях параметра роста  $\mu = 0.1$  миграция ( $\alpha = 0.1$ ) вызывает формирование ненулевого распределения популяции (кривая 2 на рис. 1).

На рис. 2 приведена динамика средней плотности популяции  $\bar{U}$  на временном отрезке  $t \in [0, 6]$ . При малых  $\mu$  установление происходит очень медленно, финальное распределение для  $\alpha = 0.1$ ,  $\mu = 0.1$  получается при  $t \approx 12$ . С увеличением  $\mu$  стационарное решение достигается быстрее, например, при  $\mu = 3$  финальное распределение формируется за время  $t \approx 3$ , см. кривые 4 на рис. 1 и рис. 2b. Таким образом, вызванная неоднородностью жизненных условий миграция обеспечивает выживание популяции при малых значениях параметра роста. Учет миграции от неоднородности жизненных условий может приводить к превышению максимальных предельных концентраций (эффект перенаселенности), см. кривая 4 на рис. 1.

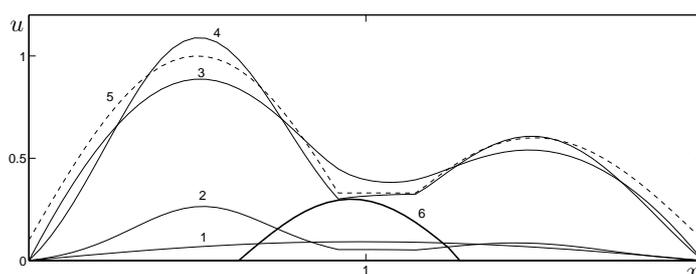
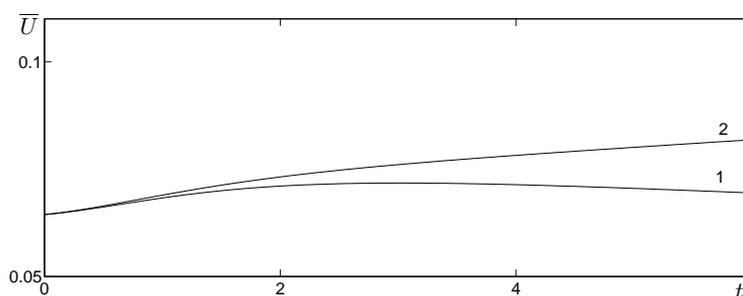
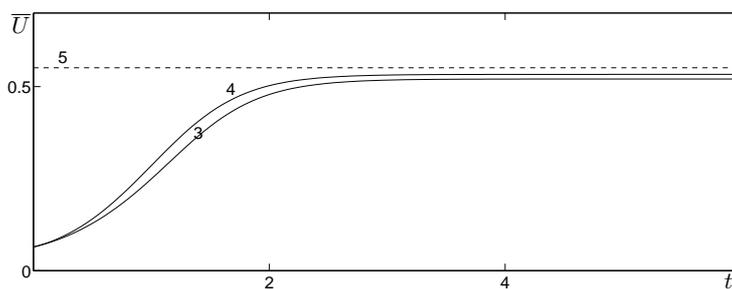


Рис. 1. Плотности распределения популяции по ареалу при  $t = 3$  для различных коэффициентов:  $\mu = 0.1$ ,  $\alpha = 0$  (кривая 1),  $\mu = 0.1$ ,  $\alpha = 0.1$  (2),  $\mu = 3$ ,  $\alpha = 0$  (3),  $\mu = 3$ ,  $\alpha = 0.1$  (4); начальное распределение (кривая 6), функция ресурса популяции (пунктир, 5)



(a)



(b)

Рис. 2. Динамика средней плотности популяции по ареалу за период  $t \in [0; 6]$ :  $\mu = 0.05$ ,  $\alpha = 0$  (1),  $\mu = 0.05$ ,  $\alpha = 0.15$  (2),  $\mu = 3$ ,  $\alpha = 0$  (3),  $\mu = 3$ ,  $\alpha = 0.15$  (4). Среднее функции ресурса  $p(x)$  — кривая 5

### Анализ миграционных эффектов в случае двух популяций

Для одной популяции направленная миграция возникает только за счет неоднородности жизненных условий. В случае двух популяций влияние миграционных эффектов на формирование стационарных распределений становится разнообразнее.

Далее вычислительный эксперимент проводился при следующих значениях параметров:

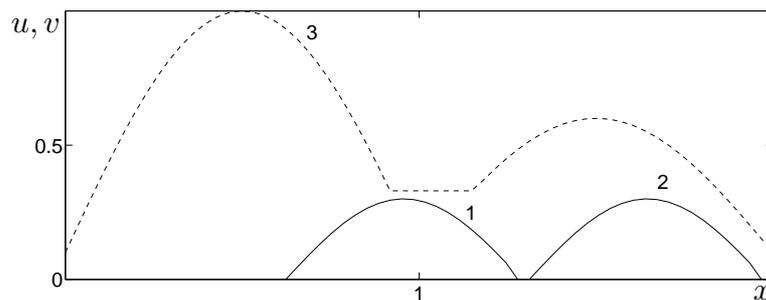
$$k_1 = 0,03, \quad k_2 = 0,04, \quad \gamma_1 = 0,01, \quad \gamma_2 = 4/3\gamma_1, \quad \mu_1 = 3, \quad \mu_2 = 4.$$

Начальные распределения  $u_0(x)$ ,  $v_0(x)$  были фиксированы (см. рис. 3а), а функция ресурса  $p(x)$  соответствовала случаю, когда рассматриваемый ареал имеет две благоприятные зоны.

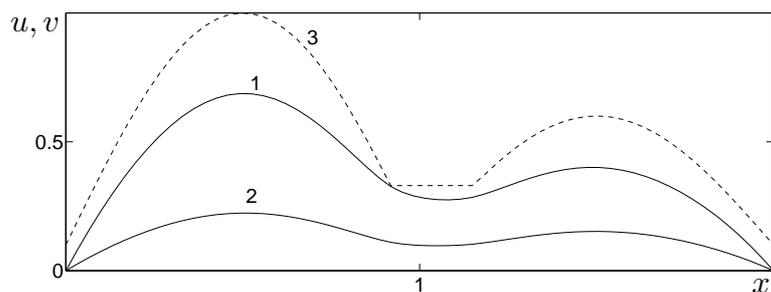
Проведенные расчеты показали, что при различных коэффициентах миграции происходит выход на устойчивые стационарные распределения. В таблице 1 приведены результаты некоторых расчетов (финальные значения средних плотностей популяций, элементы спектра, наиболее близкие к мнимой оси).

Таблица 1. Значения параметров миграции, финальные средние значения плотностей  $\bar{U}$  и  $\bar{V}$ , элементы спектра устойчивости  $\sigma$ 

№	$\alpha_1$	$\alpha_2$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\bar{U}$	$\bar{V}$	$\sigma$		
1	0	0	0	0	0.38	0.18	$-2.2 \cdot 10^{-6}$	-0.07	-0.92
1'	0	0	0	0	0.15	0.37	$-1.6 \cdot 10^{-7}$	-0.08	-0.72
2	0.15	0.01	0	0	0.30	0.23	-0.12	-0.18	-0.81
3	0	0	-0.06	-0.06	0.36	0.16	-0.04	-0.18	-1.04
4	0.15	0.01	-0.06	-0.06	0.34	0.19	-0.18	-0.39	-0.58



(a)



(b)

Рис. 3. Начальные(а) и финальные распределения(б) плотностей популяций  $u$  (кривая 1) и  $v$  (2) при непересекающихся начальных распределениях;  $\alpha_1 = \alpha_2 = \beta_1 = \beta_2 = 0$ ; функция ресурса (пунктир, 3)

На рис. 3–5 показаны стационарные распределения плотностей для комбинаций параметров  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$  из таблицы 1. На рис. 6 даны графики изменения во времени средних плотностей популяций  $\bar{U}$  и  $\bar{V}$ . Рис. 3–4 иллюстрируют эффект влияния начальных условий на финальные распределения популяций. Приведены результаты расчетов для профилей плотности, одинаковых по форме и различающихся местоположением на отрезке. Например, для данных, соответствующих строке 1 таблицы 1, формируется распределение с преобладанием популяции  $u(x, t)$  (см. рис. 3б), что обусловлено близостью  $u_0(x)$  к обеим благоприятным зонам.

На рис. 4 представлены результаты расчетов из близких начальных распределений  $u_0(x)$  и  $v_0(x)$ , финальные профили  $u$  и  $v$  отличаются от приведенных на рис. 3б. При этом средние плотности популяций  $\bar{U}$  и  $\bar{V}$  различны (см. строки 1 и 1' таблицы 1). Поскольку для этих экспериментов параметры задачи удовлетворяют условию косимметрии, то получаются стационарные распределения, в спектре которых имеются практически нулевые собственные значения ( $\sigma \approx 10^{-6}$ ). Это означает, что данные решения входят в нетривиальное семейство стационарных распределений и, стартуя из иных начальных условий, можно получать другие финальные распределения.

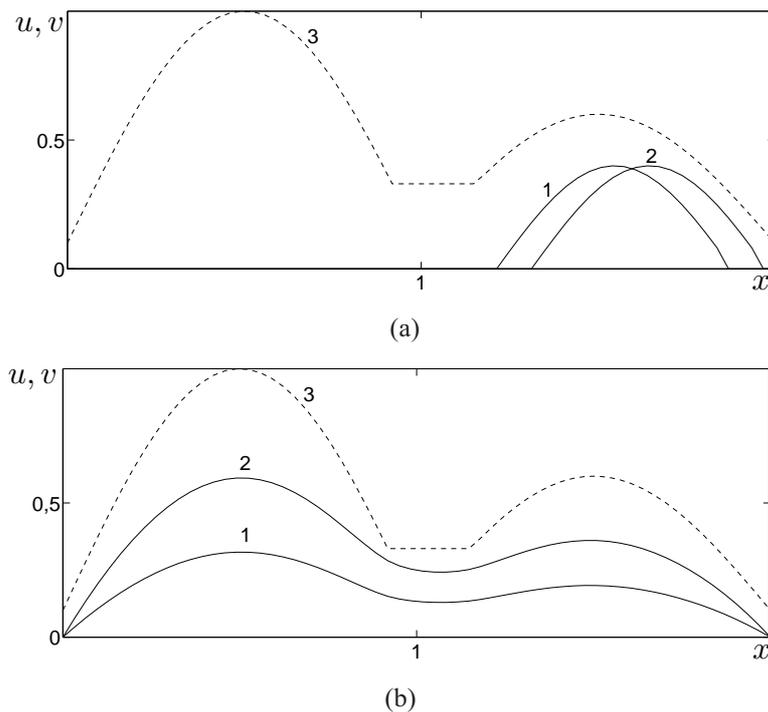


Рис. 4. Финальные (b) распределения плотностей популяций  $u$  (кривая 1) и  $v$  (кривая 2) при близких начальных распределениях (a);  $\alpha_1 = \alpha_2 = \beta_1 = \beta_2 = 0$ ; функция ресурса (пунктир 3)

На миграцию популяций могут влиять два фактора: неравномерность функции ресурса и неоднородность распределений соседних популяций (см. формулы для потоков (5)–(6)). На рис. 5а представлены результаты для случая, когда учитывается только неоднородность жизненных условий (данные из строки 2 таблицы 1). Сравнение рисунков 3b и 5а показывает, что при  $\alpha_1 > \alpha_2$ , неравномерность  $p(x)$  сказывается сильнее на популяции  $u(x, t)$ : ее финальное распределение характеризуется сжатием максимумов, отвечающих благоприятным (для роста популяций) зонам. В результате этого популяция  $v(x, t)$  получает возможность роста вне максимумов популяции  $u(x, t)$ .

В эксперименте по анализу миграций, вызванных неравномерностью распределения соседней популяции (строка 3 таблицы 1 и рис. 5b) получается, что каждая популяция в основном заполняет ту благоприятную зону, к которой находится ближе в начальный момент времени. Такое размежевание происходит из-за отрицательности коэффициентов  $\beta_1$  и  $\beta_2$ .

Учет обоих факторов, влияющих на миграцию (неравномерность функции ресурса  $p(x)$  и неоднородность соседней популяции), иллюстрирует рис. 5с. Полученные распределения в общем повторяют профили, приведенные на рис. 5а. Вследствие учета распределения соседней популяции финальные профили имеют более выраженные экстремумы. В местах локальных максимумов популяции  $u(x, t)$  наблюдается уменьшение плотности популяции  $v(x, t)$ , а в местах локального минимума соответственно, увеличение.

На рис. 6 даны графики зависимости от времени средних плотностей популяций. Видно, что наиболее быстро устанавливается стационарный режим в случае учета обоих миграционных факторов (кривые 4), а наиболее медленно — в случае учета миграции, вызванной только неоднородностью жизненных условий (кривые 2). Имеется подобие кривых 1 и 3, которые демонстрируют монотонное возрастание плотностей популяций при неучете неравномерности жизненных условий. При этом финальные распределения существенно различны (см. рис. 3b и 5b).

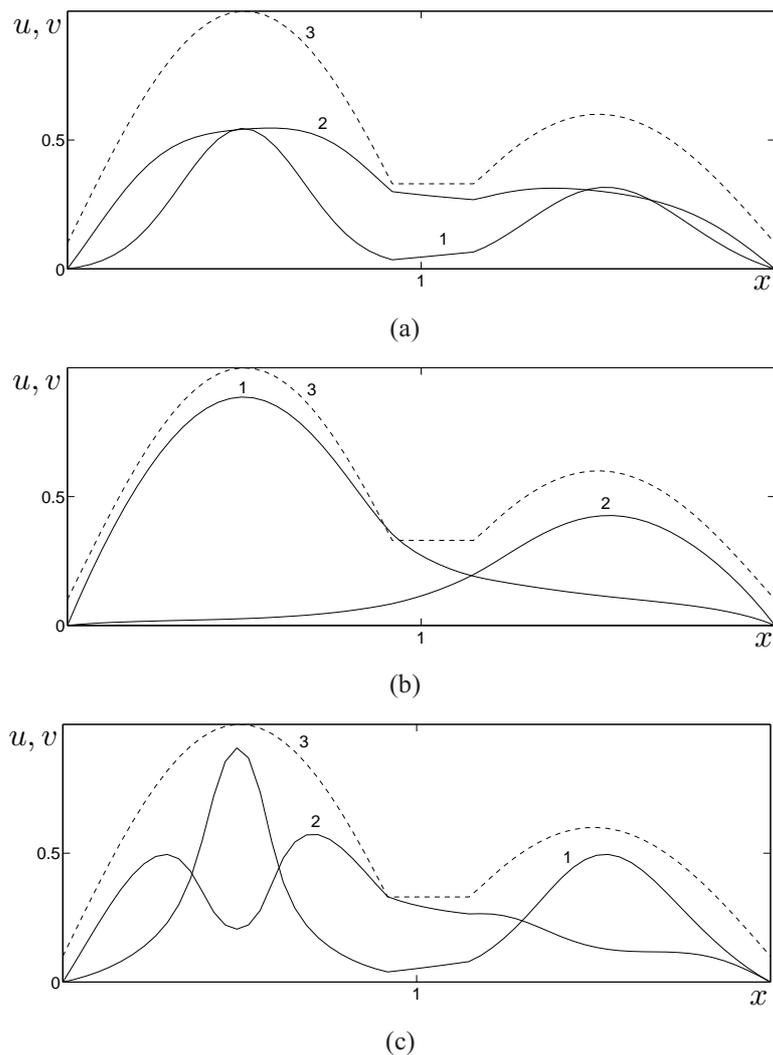


Рис. 5. Финальные распределения плотностей популяций  $u$  (кривая 1),  $v$  (2) и функции ресурса  $p(x)$  (3); а)  $\alpha_1 = 0.15$ ,  $\alpha_2 = 0.01$ ,  $\beta_1 = 0$ ,  $\beta_2 = 0$ ; б)  $\alpha_1 = 0$ ,  $\alpha_2 = 0$ ,  $\beta_1 = -0.06$ ,  $\beta_2 = -0.06$ , в)  $\alpha_1 = 0.15$ ,  $\alpha_2 = 0.01$ ,  $\beta_1 = -0.06$ ,  $\beta_2 = -0.06$

## Заключение

В работе рассматривается модель, описывающая динамику двух конкурирующих популяций с учетом пространственного распределения по ареалу. Анализируется случай переменной диффузии, когда миграционные потоки зависят от неравномерности распределения популяций и функции обобщенного ресурса. Модель формулируется в виде системы нелинейных параболических уравнений, принадлежащей новому классу косимметричных динамических систем [Yudovich, 1995]. На основе метода прямых проведено численное исследование возможных сценариев сосуществования и вытеснения популяций. Найдены области изменения параметров, для которых наблюдается неединственность решений, так что начальные условия (распределения популяций по ареалу) существенно влияют на распространение биологического вида. Показано, что миграция, вызванная неравномерностью жизненных условий, может способствовать выживанию популяции при малом значении параметра роста, а также приводить к эффекту перенаселенности. Обнаружены комбинации миграционных коэффициентов, при которых на отдельных

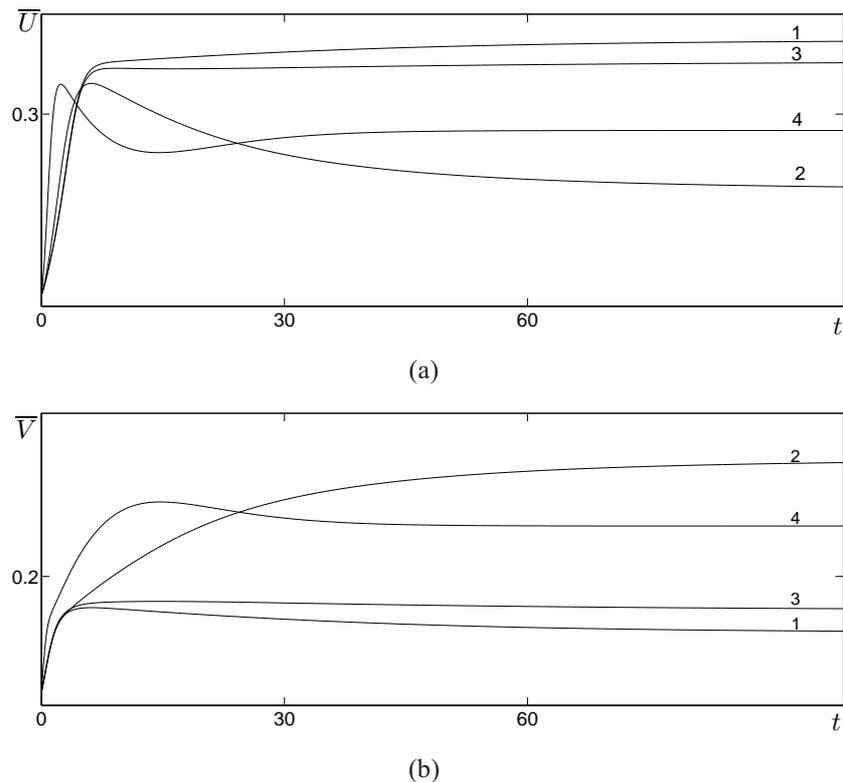


Рис. 6. Выход на стационарный режим средних плотностей популяций, для наборов параметров из таблицы 1:  $\alpha_1 = \alpha_2 = \beta_1 = \beta_2 = 0$  (кривые 1);  $\alpha_1 = 0.15, \alpha_2 = 0.01, \beta_1 = 0, \beta_2 = 0$  (2);  $\alpha_1 = 0, \alpha_2 = 0, \beta_1 = -0.06, \beta_2 = -0.06$  (3);  $\alpha_1 = 0.15, \alpha_2 = 0.01, \beta_1 = -0.06, \beta_2 = -0.06$  (4)

участках ареала происходит преимущественный рост отдельной популяции, что, в частности, может вызывать размежевание видов — формирование экологических «ниш». Таким образом, установлена применимость предложенной модели эволюции конкурирующих популяций для прогнозирования поведения реальных биосистем [Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989].

## Список литературы

- 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.
- Murray J. D. *Mathematical Biology II. Spatial models and Biomedical Applications.* — Springer-Verlag, 2003.
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
- McPeck M. A., Holt R. D. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments // *Am. Nat.* — 1992. — Vol. 140. — P. 1010–1027.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989.
- Гаузе Г. Ф. Борьба за существование. — М.–Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2002.
- Белотелов Н. В., Лобанов А. И. Популяционные модели с нелинейной диффузией // *Математическое моделирование.* — 1997. — Т. IX, № 12. — С. 43–56.
- Березовская Ф. С., Карев Г. П., Швиденко А. З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. — М.: Лесресурс, 1991.

- Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки.* — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.
- Базыкин А. Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985.
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. — М.: МГУ, 1993.
- Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Докл. РАН.* — 2004. — Т. 398, № 1. — С. 57–61.
- Ковалева Е. С., Цибулин В. Г., Фришмут К.* Семейство стационарных режимов в модели динамики популяций // *Сиб. журн. индустр. математики.* — 2009. — Т. XII, № 1. — С. 98–107.
- Самарский А. А.* Введение в теорию разностных схем. — М.: Наука, 1989.
- Yudovich V. I.* Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it // *Chaos.* — 1995. — V. 5, № 2. — P. 402–411.