

УДК: 504.74.052:519.63

О динамике косимметричных систем хищников и жертв

А. В. Епифанов^а, В. Г. Цибулин^б

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

E-mail: ^а epifanov-av@yandex.ru, ^б vgcibulin@sfedu.ru

*Получено 22.05.2017, после доработки — 21.08.2017.
Принято к публикации 20.09.2017.*

Для изучения нелинейных эффектов взаимодействия биологических видов развивается численно-аналитический подход, основанный на теории косимметрии, объясняющей явление возникновения непрерывных семейств решений дифференциальных уравнений, когда каждое решение может быть реализовано из соответствующего бассейна начальных данных. В задачах математической экологии возникновение косимметрии обычно связано с выполнением ряда соотношений между параметрами системы. При нарушении этих соотношений происходит разрушение семейств, когда вместо континуума решений возникает конечное число изолированных решений, а процесс установления может занимать большое время. При этом динамический процесс происходит в окрестности семейства, исчезнувшего в результате разрушения косимметрии.

Рассматривается модель пространственно-временной конкуренции хищников и жертв с учетом направленной миграции, функционального отклика Холлинга типа II и нелинейной функции роста жертв, допускающей эффект Олли. Найдены условия на параметры системы, при которых существует линейная по плотностям популяций косимметрия. Показано, что косимметричность не зависит от вида функции ресурса в случае неоднородного ареала. Для расчета стационарных решений и колебательных режимов и случая пространственной неоднородности применяется вычислительный эксперимент в среде MATLAB.

Рассмотрены важные случаи взаимодействия трех популяций (жертва и два хищника, две жертвы и хищник). В случае однородного ареала исследованы возникновение семейств стационарных распределений и ответвление предельных циклов от теряющих устойчивость равновесий семейства. Для системы двух жертв и хищника обнаружены области параметров, при которых реализуются три семейства устойчивых решений: сосуществование двух жертв без хищника, стационарные и колебательные распределения трех сосуществующих видов. В численном эксперименте проанализировано разрушение косимметрии и установлено долгое установление, приводящее к решениям с вытеснением одной из жертв или вымиранием хищника.

Ключевые слова: математическая экология, теория косимметрии, сосуществование конкурентов, хищник – жертва, функциональный отклик Холлинга, эффект Олли

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-01-20812.

UDC: 504.74.052:519.63

Regarding the dynamics of cosymmetric predator – prey systems

A. V. Epifanov^a, V. G. Tsybulin^b

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

E-mail: ^a epifanov-av@yandex.ru, ^b vgcibulin@sfned.ru

Received 22.05.2017, after completion – 21.08.2017.

Accepted for publication 20.09.2017.

To study nonlinear effects of biological species interactions numerical-analytical approach is being developed. The approach is based on the cosymmetry theory accounting for the phenomenon of the emergence of a continuous family of solutions to differential equations where each solution can be obtained from the appropriate initial state. In problems of mathematical ecology the onset of cosymmetry is usually connected with a number of relationships between the parameters of the system. When the relationships collapse families vanish, we get a finite number of isolated solutions instead of a continuum of solutions and transient process can be long-term, dynamics taking place in a neighborhood of a family that has vanished due to cosymmetry collapse.

We consider a model for spatiotemporal competition of predators or prey with an account for directed migration, Holling type II functional response and nonlinear prey growth function permitting Alley effect. We found out the conditions on system parameters under which there is linear with respect to population densities cosymmetry. It is demonstrated that cosymmetry exists for any resource function in case of heterogeneous habitat. Numerical experiment in MATLAB is applied to compute steady states and oscillatory regimes in case of spatial heterogeneity.

The dynamics of three population interactions (two predators and a prey, two prey and a predator) are considered. The onset of families of stationary distributions and limit cycle branching out of equilibria of a family that lose stability are investigated in case of homogeneous habitat. The study of the system for two prey and a predator gave a wonderful result of species coexistence. We have found out parameter regions where three families of stable solutions can be realized: coexistence of two prey in absence of a predator, stationary and oscillatory distributions of three coexisting species. Cosymmetry collapse is analyzed and long-term transient dynamics leading to solutions with the exclusion of one of prey or extinction of a predator is established in the numerical experiment.

Keywords: mathematical ecology, cosymmetry theory, competitor coexistence, predator–prey, Holling functional response, Alley effect

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 5, pp. 799–813 (Russian).

This work was supported by RFBR grant № 15-01-20812.

Введение

При анализе последствий климатических изменений и антропогенных воздействий важную роль играет моделирование, основанное на решении систем нелинейных дифференциальных уравнений [Свирижев, 1987; Базыкин, 2003; Мюррей, 2011; Rubin, Riznichenko, 2014]. Возникающие при этом задачи формулируются в виде систем уравнений реакции диффузии–адвекции, содержащих значительное число коэффициентов и параметрических зависимостей [Мюррей, 2011; Rubin, Riznichenko, 2014; Cosner, 2014]. При изучении пространственно-временных экологических сценариев необходим предварительный анализ свойств формулируемых задач. Эффективным является сочетание методов аналитического исследования модельных систем и прямого вычислительного эксперимента (см., например, [Говорухин и др., 2000; Загребнева и др., 2014; Цыганов и др., 2007; Morozov, Petrovskii, 2009]). Наличие в задаче дискретной или непрерывной симметрии [Ибрагимов, 1983] позволяет проанализировать, помимо самой задачи, также и близкие проблемы, получаемые при нарушении условий симметрии.

Перспективным направлением исследования динамики нелинейных пространственных моделей является анализ систем, допускающих косимметрию [Юдович, 1991]. В таких задачах, как и в случае моделей с непрерывной симметрией, возможно возникновение семейств стационарных состояний. Характерной особенностью косимметричных систем является переменность спектра устойчивости членов семейства [Yudovich, 1995; Юдович, 1998]. При нарушении косимметрии проявляется эффект памяти системы об исчезнувшем семействе: установление к изолированным состояниям происходит вдоль кривой, отвечающей семейству [Юдович, 2004].

Исследованию систем конкурирующих за общий ресурс популяций с учетом косимметричных эффектов посвящены работы [Будянский, Цибулин, 2015; Алпеева, Цибулин, 2016]. Изучение пространственно-неоднородных моделей динамики хищников и жертв, допускающих косимметрию, начато в [Епифанов, Цибулин, 2016]. Настоящая работа посвящена исследованию системы уравнений, описывающей взаимодействие хищников и жертв, в которой рассматривается комбинация логистического и гиперболического законов роста жертв, учитываются функциональный отклик Холлинга и таксис, вызванный неравномерностью ресурса и распределения жертв. Проводится анализ пространственно-однородных решений на кольцевом ареале, изучаются эффекты мультистабильности, вызываемой косимметричностью рассматриваемых систем.

Модель динамики сообщества популяций хищников и жертв на неоднородном ареале

Анализируется обобщение системы [Епифанов, Цибулин, 2016] на случай функционального отклика Холлинга и комбинации гиперболического и логистического законов роста жертв. Рассматривается система для m жертв и $n - m$ хищников на пространственно-неоднородном ареале

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = -\frac{\partial q_i}{\partial x} + f_i \equiv F_i, \quad q_i = -k_i \frac{\partial u_i}{\partial x} + u_i \frac{\partial \varphi_i}{\partial x}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

Здесь u_i — плотности популяций, q_i — миграционные потоки, f_i — функции локального взаимодействия, k_i — коэффициенты диффузии, φ_i — потенциал таксиса (направленной миграции). Для жертв функция локального прироста плотности f_i , $i = 1, \dots, m$, определяется комбинацией логистического и гиперболического законов роста [Свирижев, 1987] с коэффициентами $\mu_i > 0$, $\varepsilon_1 \geq 0$, $\varepsilon_2 \geq 0$ и переменной по пространству положительной функцией ресурса $p(x)$, а убыль

из-за хищников дается слагаемыми с коэффициентами $l_{ij} > 0$:

$$f_i = u_i \left[\mu_i f_0 \left(\sum_{j=1}^m u_j \right) - \sum_{j=m+1}^n \frac{l_{ij} u_j}{1 + BU} \right], \quad i = 1, \dots, m, \quad j = m + 1, \dots, n, \quad (2)$$

$$f_0(U) = (\varepsilon_1 + \varepsilon_2 U) \left(1 - \frac{U}{p} \right), \quad U = \sum_{k=1}^m u_k.$$

Логистический закон получается при $\varepsilon_1 = 1$, $\varepsilon_2 = 0$, гиперболический (слабый эффект Олли) — при $\varepsilon_1 = 0$, $\varepsilon_2 = 1$. Эффекту Олли соответствует $\varepsilon_1 < \varepsilon_2 p$, $\varepsilon_2 > 0$ [Свирижев, 1987]. В [Свирижев, 1987] применимость гиперболического закона обосновывалась тем, что при малых размерах популяции рост меньше, чем при развитой популяции. Функция f_0 позволяет описать «замедленный» рост при малых плотностях популяций жертв и остановку прироста при достижении предельных ресурсных величин.

Локальное изменение плотности хищников определяется функцией

$$f_i = u_i \left[\sum_{j=1}^m \frac{\mu_{ij} u_j}{1 + BU} - l_i \right], \quad i = m + 1, \dots, n, \quad j = 1, \dots, m, \quad (3)$$

где положительные коэффициенты μ_{ij} и l_i отвечают соответственно за рост и смертность хищников, функциональный отклик Холлинга типа II получается при $B \neq 0$.

В определении потока (1) первое слагаемое соответствует однородной диффузии, а второе — направленной миграции из-за неравномерности распределения ресурса и самих популяций на ареале:

$$\varphi_i = \alpha_i p + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} u_j, \quad i = 1, \dots, m, \quad \alpha_j = 0, \quad j = m + 1, \dots, n. \quad (4)$$

Коэффициенты α_i , β_{ij} определяют характер реакции популяции на распределение ресурса и видов.

Рассматривается кольцевой ареал, система (1)–(4) дополняется условиями периодичности:

$$u_i(0, t) = u_i(1, t), \quad q_i(0, t) = q_i(1, t), \quad i = 1, \dots, n, \quad (5)$$

и начальными распределениями плотностей популяций:

$$u_i(x, 0) = u_i^0(x), \quad i = 1, \dots, n. \quad (6)$$

При $m = 1$, $n = 2$, $B = 0$, $\varepsilon_1 = 0$, $\varepsilon_2 = 1$ и однородном ресурсе $p(x) \equiv p_0$ из (1)–(6) следует модель, для которой в [Базыкин, Маркман, 1980] получены автоколебательные решения (предельные циклы).

Рассматриваемая модель при $m > 1$ или $n - m > 1$ и дополнительных условиях на параметры системы относится к классу косимметричных динамических систем [Юдович, 1991; Yudovich, 1995], для которых возможно возникновение непрерывных семейств решений. Для уравнения $\dot{u} = Fu$ косимметрия L представляет собой векторное поле, ортогональное F в каждой точке фазового пространства [Юдович, 1991]. Если имеется равновесие u_* ($F(u_*) = 0$) и $L(u_*) \neq 0$, то при отсутствии дополнительных вырождений F существует однопараметрическое семейство равновесий, которому принадлежит u_* . При возмущениях, нарушающих косимметрию, семейство разрушается, но некоторые равновесия косимметричного семейства могут сохраниться. Для анализа равновесий возмущенной системы $\dot{u} = Fu + \delta Ku$ применяется селективная функция [Юдович, 2004] — отображение $Su = (Ku, Lu)$ на множестве равновесий исходного уравнения.

Для дальнейшего изложения важны следующие два утверждения.

Предложение 1. Система (1)–(5) имеет косимметрию

$$L = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_m, 0, \dots, 0), \tag{7}$$

$$\zeta_i = e^{-\varphi_i/k_i} \sum_{j=1}^m \text{sign}(i-j) k_j u_j, \quad i = 1, 2, \dots, m, \tag{8}$$

при выполнении условий

$$\frac{k_i}{k_j} = \frac{\alpha_i}{\alpha_j} = \frac{\beta_{ir}}{\beta_{jr}} = \frac{\mu_i}{\mu_j} = \frac{l_{is}}{l_{js}}, \quad 1 \leq i < j \leq m, \quad 1 \leq r \leq n, \quad m+1 \leq s \leq n. \tag{9}$$

Предложение 2. Система (1)–(5) имеет косимметрию

$$L = (0, \dots, 0, \zeta_{m+1}, \zeta_{m+2}, \dots, \zeta_n), \tag{10}$$

$$\zeta_i = e^{-\varphi_i/k_i} \sum_{j=m+1}^n \text{sign}(i-j) k_j u_j, \quad i = m+1, m+2, \dots, n, \tag{11}$$

при выполнении условий

$$\frac{k_i}{k_j} = \frac{\beta_{ir}}{\beta_{jr}} = \frac{\mu_{is}}{\mu_{js}} = \frac{l_i}{l_j}, \quad m+1 \leq i < j \leq n, \quad 1 \leq r \leq n, \quad 1 \leq s \leq m. \tag{12}$$

Доказательство утверждений аналогично приведенному в [Епифанов, Цибулин, 2016]. Оказалось, что учет эффекта Холлинга типа II и обобщение функции f_0 не разрушают косимметрию. В модели (1)–(4) по сравнению с [Епифанов, Цибулин, 2016] введены эффект Холлинга и специальный вид $f_0(z)$.

Далее рассматриваются примеры систем (два родственных вида жертв и хищник, жертва и два хищника), в которых наличие косимметрии приводит к сильной мультистабильности: существованию семейств стационарных распределений популяций и семейств колебательных режимов. Исследованию подобных моделей посвящено значительное число работ, однако, насколько известно авторам, анализ семейств решений, их устойчивости и разрушения не производился. Например в [Апони́на и др., 1982; Базыкин, 2003] изучена динамика системы обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих взаимодействие двух видов жертв и популяции хищника. Развитие моделей для учета диффузионных эффектов представлено во многих работах (см., например, ссылки в [Cantrell, Cosner, 2003; Мюррей, 2011]). В ряде исследований были воспроизведены наблюдающиеся в реальных экосистемах нарушения принципа Гаузе. Так, в [Белотелов, Лобанов, 1997] получено сосуществование двух и трех популяций на однородном ареале при нелинейных коэффициентах диффузии модели.

Анализ модели популяции жертвы и двух видов хищников на однородном ареале

В случае однородного интервала $p(x) \equiv p_0$ система (1)–(4) сводится к системе обыкновенных дифференциальных уравнений. Рассматривается случай одной популяции жертв ($m = 1$) и двух видов хищников ($n - m = 2$) и производится следующая замена параметров и переменных:

$$\tilde{t} = \mu_{21} p_0 t, \quad a = \frac{\mu_1}{\mu_{21}}, \quad c_1 = \frac{l_2}{\mu_{21} p_0}, \quad c_2 = \frac{l_3}{\mu_{21} p_0}, \quad d = \frac{\mu_{31}}{\mu_{21}}, \tag{13}$$

$$x = \frac{u_1}{p_0}, \quad y = \frac{l_{12} u_2}{\mu_{21} p_0}, \quad z = \frac{l_{13} u_3}{\mu_{21} p_0}, \quad b = B p_0, \quad \delta = \varepsilon_2 p_0. \tag{14}$$

В результате получается система трех дифференциальных уравнений относительно x, y, z (знак волны для t опускается):

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x \left[af(x) - \frac{y+z}{1+bx} \right] \equiv f_1, & f(x) &= (\varepsilon_1 + \delta x)(1-x), \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(-c_1 + \frac{x}{1+bx} \right) \equiv f_2, \\ \frac{dz}{dt} &= z \left(-c_2 + \frac{dx}{1+bx} \right) \equiv f_3.\end{aligned}\tag{15}$$

При $\varepsilon_1, \delta \geq 0$ имеются четыре изолированных равновесия:

$$x = y = z = 0;\tag{16}$$

$$x = 1, \quad y = z = 0;\tag{17}$$

$$x = \frac{c_1}{1-bc_1}, \quad y = af(x), \quad z = 0;\tag{18}$$

$$x = \frac{c_2}{d-bc_2}, \quad y = 0, \quad z = af(x).\tag{19}$$

Для анализа устойчивости равновесий применяется метод линеаризации. Нулевое равновесие неустойчиво при $\varepsilon_1, \delta \geq 0$.

Для равновесия (17) характеристическое уравнение имеет три вещественных корня:

$$\sigma_1 = -a, \quad \sigma_2 = 1 - c_1, \quad \sigma_3 = d - c_2.\tag{20}$$

Следовательно, равновесие (17) является устойчивым при $c_1 > 1, c_2 > d$.

Система (15) относится к классу косимметричных задач [Юдович, 1991] при выполнении условия $c_1 d = c_2$. Косимметрия дается вектором

$$L = (0, dz, -y)\tag{21}$$

и ортогональна полю правых частей системы (15) в каждой точке фазового пространства. При этом семейство равновесий дается явными формулами

$$x = \frac{c_1}{1-bc_1}, \quad y + z = \gamma = af(x).\tag{22}$$

Равновесия (18), (19) принадлежат данному семейству. Для краткости далее рассматривается случай $b = 0, \varepsilon_1 = 0, \delta = 1$, семейство (22) можно параметризовать следующим образом:

$$y = (1 - \nu)\gamma, \quad z = \nu\gamma, \quad 0 \leq \nu \leq 1.\tag{23}$$

Характеристическое уравнение для равновесий семейства (22)

$$-\sigma^3 + ac_1(1 - 2c_1)\sigma^2 - c_1(1 - \nu + d\nu)\gamma\sigma = 0\tag{24}$$

имеет нулевой корень $\sigma = 0$, что соответствует наличию непрерывного семейства равновесий. Остальные два собственных значения зависят от номера на семействе ν , но знак их вещественной части (а следовательно, устойчивость равновесия) от ν не зависит, так как $1 - \nu + d\nu > 0$ при $0 \leq \nu \leq 1$. Таким образом, все равновесия семейства устойчивы при $1/2 < c_1 < 1$.

Прямое вычисление показывает, что в системе (15) при $c_1 = 1/2$ бифуркация Хопфа приводит к ответвлению предельного цикла. С убыванием параметра c_1 получается семейство предельных циклов.

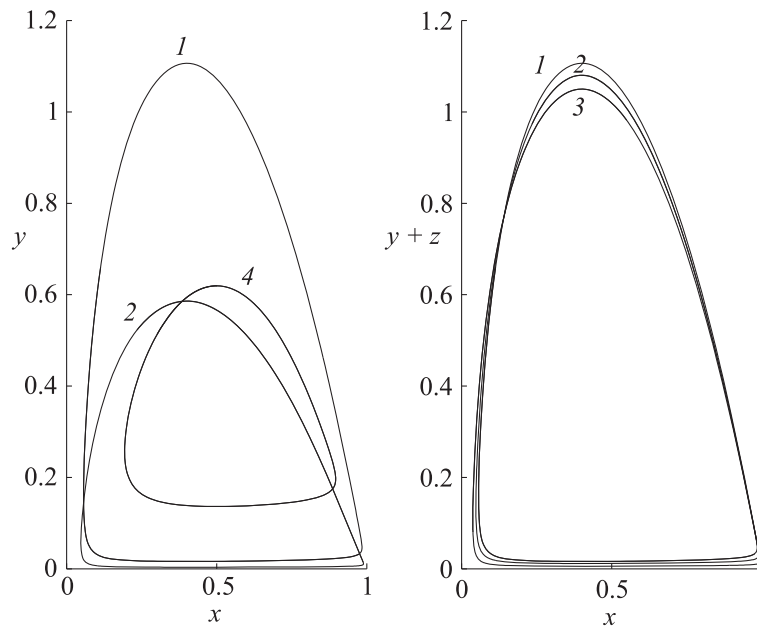


Рис. 1. Предельные циклы системы (15): 1 – $b = 0, z = 0$; 2 – $b = 0, y \neq 0, z \neq 0$; 3 – $b = 0, y = 0$; 4 – $b = 0.5, y \neq 0, z \neq 0$; $a = 1, c_1 = 0.4, c_2 = 0.32, d = 0.8$

На рис. 1 приведены фазовые проекции автоколебательных режимов системы (15) для параметров $a = 1, c_1 = 0.4, c_2 = 0.32, d = 0.8$. Предельные циклы получены из различных начальных данных и для двух значений параметра b . Видно, что амплитуда колебаний популяции жертвы практически не меняется при $b = 0$. При учете насыщения хищника ($b = 0.5$, кривая 4 на рис. 1) минимальные значения численностей популяций возрастают, а амплитуда колебаний уменьшается. Примеры возникновения колебательных режимов в случае неоднородного ареала при $b = 0$ найдены в [Епифанов, Цибулин, 2016].

Анализ модели «хищник и две родственные популяции жертв»

Рассматривается система двух популяций жертв и вида хищников ($m = 2, n = 3$) с функциональным откликом Холлинга типа I ($B = 0$) и следующей комбинацией параметров: $\varepsilon_1 = 0, \varepsilon_2 = 1, k_1/k_2 = \alpha_1/\alpha_2 = \beta_{13}/\beta_{23} = \mu_1/\mu_2, \beta_{11} = \beta_{12} = \beta_{21} = \beta_{22} = \beta_{33} = 0$. В результате замен

$$\begin{aligned} \tilde{t} &= \mu_1 t, & u &= u_1, & v &= u_2, & w &= \frac{l_{13}}{\mu_1} u_3, & b &= \frac{\mu_2}{\mu_1}, & \delta &= \frac{l_{23}}{l_{13}} - b, \\ \tilde{k}_1 &= \frac{k_1}{\mu_1}, & \tilde{\alpha}_1 &= \frac{\alpha_1}{\mu_1}, & \tilde{\beta}_{13} &= \frac{\beta_{13}}{\mu_1}, & d_0 &= \frac{l_3}{\mu_1}, & d_i &= \frac{\mu_{3i}}{\mu_1}, & i &= 1, 2, \end{aligned}$$

из (1)–(4) следуют уравнения (волны над $t, k_1, \alpha_1, \beta_{13}$ опущены)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[k_1 \frac{\partial u}{\partial x} - u \left(\alpha_1 \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_{13} \frac{\partial w}{\partial x} \right) \right] + u [f(u+v) - w], \tag{25}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = b \frac{\partial}{\partial x} \left[k_1 \frac{\partial v}{\partial x} - v \left(\alpha_1 \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_{13} \frac{\partial w}{\partial x} \right) \right] + v [bf(u+v) - (b + \delta)w], \quad f(z) = z \left(1 - \frac{z}{p(x)} \right), \tag{26}$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[k_3 \frac{\partial w}{\partial x} - w \left(\beta_{31} \frac{\partial u}{\partial x} + \beta_{32} \frac{\partial v}{\partial x} \right) \right] + w (-d_0 + d_1 u + d_2 v). \tag{27}$$

Система (25)–(27) при $\delta = 0$ имеет косимметрию

$$L = (bv, -u, 0). \quad (28)$$

На инвариантном подпространстве $w \equiv 0$ (конкуренция двух близкородственных популяций жертв) получается система (25)–(26) с косимметрией

$$L = (bv, -u). \quad (29)$$

Пространственно-однородные решения

В случае однородного ареала $p(x) \equiv p_0$ задача сводится к системе обыкновенных дифференциальных уравнений, для которой переход к безразмерным переменным производится аналогично (14). В результате получается система трех уравнений относительно x , y (жертвы) и z (хищник):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= x[f(x+y) - z], \\ \frac{dy}{d\tau} &= y[bf(x+y) - (b+\delta)z], \\ \frac{dz}{d\tau} &= z[-c + d_1x + d_2y], \end{aligned} \quad (30)$$

где

$$\tau = p_0 t, \quad x = u_1/p_0, \quad y = u_2/p_0, \quad z = u_3/p_0, \quad c = d_0/p_0.$$

Система (30) имеет равновесие

$$x = y = z = 0 \quad (31)$$

и семейство равновесий

$$x + y = 1, \quad z = 0, \quad (32)$$

связанное с наличием косимметрии (29) на инвариантном подпространстве. При $\delta = 0$ система (30) также имеет семейство равновесий

$$d_1x + d_2y = c, \quad z = f(x+y), \quad (33)$$

вызванное существованием косимметрии (28). Характеристическое уравнение на семействе равновесий (32) (отсутствует хищник) записывается следующим образом:

$$-\sigma^3 + (y-1-(b+\delta)y + d_1 - c + (d_2 - d_1)y)\sigma^2 - (y-1-by)(d_1 - c + (d_2 - d_1)y)\sigma = 0. \quad (34)$$

Это уравнение имеет нулевой корень, свидетельствующий о непрерывном семействе решений, и еще два корня:

$$\sigma_2 = -1 + (1-b)y, \quad \sigma_3 = d_1 - c + (d_2 - d_1)y. \quad (35)$$

Собственное значение σ_2 всегда меньше нуля при $0 \leq y \leq 1$. Семейство полностью устойчиво при $d_2 < d_1 < c$ и неустойчиво при $c < d_1 < d_2$. Для $c > d_1$, $d_2 > d_1$ устойчивы решения семейства, отвечающие $y < \frac{c-d_1}{d_2-d_1}$, а для $c < d_1$, $d_2 < d_1$ устойчивы решения семейства при $y > \frac{c-d_1}{d_2-d_1}$. При $b = 1$ и $d_1 = d_2$ спектр устойчивости членов семейства одинаков. Это соответствует одинаковой питательной ценности жертв для хищника.

На рис. 2 приведены ветви семейств стационарных решений системы (30) и некоторые автоколебательные режимы при

$$b = 1.5, \quad \delta = 0, \quad c = 1.2, \quad d_1 = 1, \quad d_2 = 3. \quad (36)$$

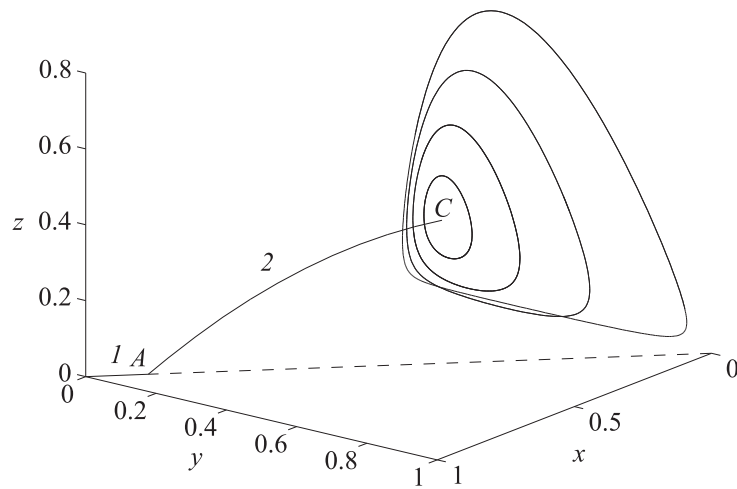


Рис. 2. Решения и фазовое пространство системы (30). Кривые 1 и 2 — семейства равновесий; пунктир — ветвь неустойчивых равновесий; замкнутые кривые — предельные циклы; A, C — точки бифуркации семейств; $b = 1.5, \delta = 0, c = 1.2, d_1 = 1, d_2 = 3$

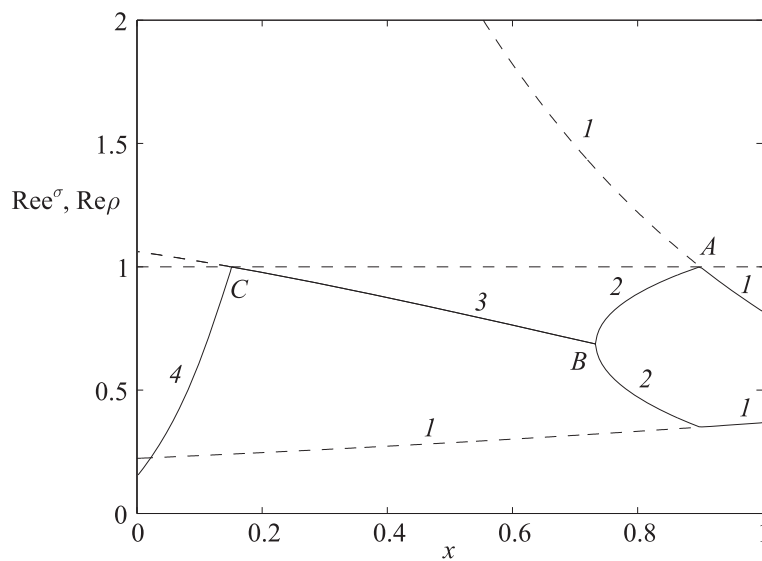


Рис. 3. Вещественные части мультипликаторов для решений системы (30): 1 — семейство равновесий (32); 2, 3 — семейство равновесий (33); 4 — предельные циклы; $b = 1.5, \delta = 0, c = 1.2, d_1 = 1, d_2 = 3$

Соответствующие этим решениям мультипликаторы представлены на рис. 3. Цифрой 1 обозначено семейство стационарных решений, отвечающих сосуществованию популяций жертв в отсутствие хищника. Ветвь устойчивых равновесий дана сплошной линией, а пунктиром — ветвь неустойчивых равновесий. Цифрой 2 обозначена часть семейства (33), состоящая из устойчивых равновесий. Точка A отвечает бифуркационному переходу устойчивости от семейства (32) к семейству (33). Видно, что при малых начальных численностях популяции у возможны стационарные состояния, отвечающие сосуществованию одних жертв. При понижении численности x решения из семейства без хищника становятся неустойчивыми, и реализуются состояния, соответствующие семейству (33). В свою очередь, устойчивость этих равновесий теряется в точке C ($x = 0.15, y = 0.35, z = 0.25$), и возникают предельные циклы (замкнутые кривые на рис. 2).

На рис. 3 цифрой 2 отмечена ветвь семейства равновесий с отрицательными мультипликаторами (устойчивый узел в трансверсальной к семейству плоскости). В точке B меняется тип равновесия, цифрой 3 обозначен участок из устойчивых фокусов. На рис. 3 также приведены результаты расчета мультипликаторов предельных циклов (кривая 4), ответвляющихся от равновесий семейства (33).

Разрушение семейства стационарных решений

Селективная функция для семейства (33) и возмущения δK , $K = (0, -yz, 0)$, имеет вид

$$S = x \frac{c - d_1 x}{d_2} \left(x + \frac{c - d_1 x}{d_2} \right) \left(1 - x - \frac{c - d_1 x}{d_2} \right), \quad 0 \leq x \leq \frac{d_2 - c}{d_2 - d_1}.$$

Нулями селективной функции, принадлежащими области определения, являются значения

$$x = 0, \quad x = \frac{d_2 - c}{d_2 - d_1}.$$

Первому решению отвечают $y = c/d_2$ и $z > 0$. Второму решению соответствуют $y = \frac{c - d_1}{d_2 - d_1}$ и $z = 0$.

На рис. 4 приведено установление из равновесий $P = (x, y, z)$ частично устойчивого семейства (33) при возмущении, нарушающем косимметрию ($\delta = -0.1$). Видно, что из равновесий $P_1 = (0.225, 0.325, 0.2475)$ (1) и $P_2 = (0.675, 0.175, 0.1275)$ (2) решение устанавливается к предельному циклу с $x = 0$. Для точки P_1 установление происходит достаточно быстро, а для точки P_2 имеет место долгое сосуществование хищника и двух жертв.

В случае полностью устойчивого семейства равновесий возмущение приводит к тому, что в зависимости от начальных данных реализуется либо равновесие с $x = 0$, либо равновесие с $z = 0$. На рис. 5 приведено установление из равновесий P_1 и P_2 семейства (33) при $\delta = -0.1$. Видно, что вначале происходит резкое изменение уровня численности популяций, а далее следует медленное угасание вымирающего вида. На рис. 6 представлена начальная фаза установления

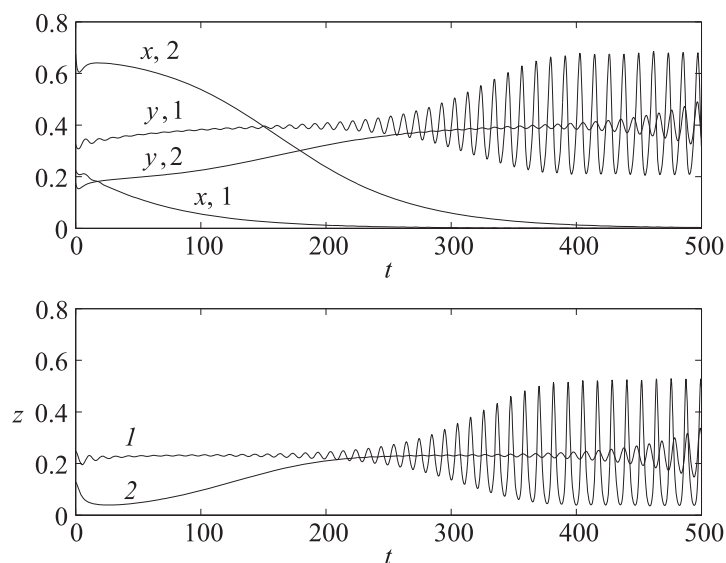


Рис. 4. Разрушение частично устойчивого семейства (33) при возмущении, нарушающем косимметрию. Установление из равновесий: 1 — $x = 0.225$, $y = 0.325$, $z = 0.2475$; 2 — $x = 0.675$, $y = 0.175$, $z = 0.1275$; $b = 1.5$, $\delta = -0.1$, $c = 1.2$, $d_1 = 1$, $d_2 = 3$

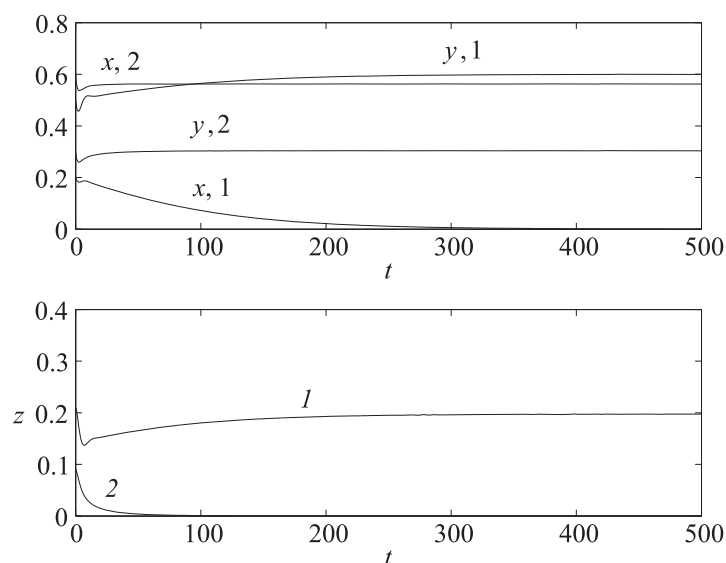


Рис. 5. Разрушение устойчивого семейства (33) при возмущении, нарушающем косимметрию. Установление из равновесий: 1 — $x = 0.2$, $y = 0.5$, $z = 0.21$; 2 — $x = 0.6$, $y = 0.3$, $z = 0.09$; $b = 1.5$, $\delta = -0.1$, $c = 1.2$, $d_1 = 1$, $d_2 = 2$

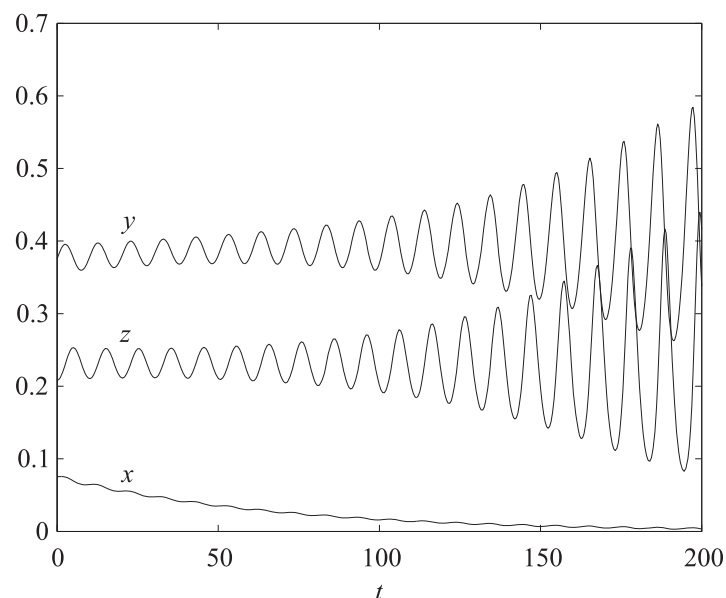


Рис. 6. Динамика при возмущении, нарушающем косимметрию (начало из точки одного из циклов рис. 2); $b = 1.5$, $\delta = -0.1$, $c = 1.2$, $d_1 = 1$, $d_2 = 3$

из точки одного из циклов (см. рис. 2) при возмущении, нарушающем косимметрию ($\delta = -0.1$). В этом случае устанавливается предельный цикл с $x = 0$, и вытеснение популяции одной жертвы сопровождается колебательным режимом. При этом формируется режим с амплитудами, большими по сравнению с теми, что характеризовали предельный цикл из семейства.

На рис. 7 представлены селективные функции для семейства (33) при $c = 1.2$, $d_1 = 1$ и двух значениях параметра d_2 . Видно, что селективная функция обращается в ноль только в крайних точках семейства равновесий (33). Таким образом, при возмущении, нарушающем косимметрию, из семейства (33) остаются только равновесия, соответствующие вымиранию одной жертвы или хищника.

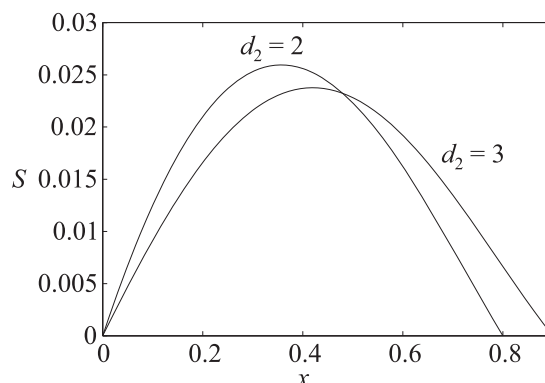


Рис. 7. Селективная функция для семейства равновесий (33) при различных d_2 ; $c = 1.2$, $d_1 = 1$

Учет направленной миграции

В случае неоднородного ресурса $p(x)$ для системы (25)–(27) также реализуются равновесные и автоколебательные решения. Расчеты были проведены при $p(x) = 1 + 0.5 \sin(2\pi x)$, $k_1 = 0.2$, $k_3 = 0.24$, $\alpha_1 = 0.1$, $\beta_{13} = -0.3$, $\beta_{31} = 0.4$, $\beta_{32} = 0.5$ и значениях параметров (36). По сравнению с результатами для однородного ареала, увеличился размер ветви устойчивых стационарных распределений.

На рис. 8, 9 приведены пространственно-временные распределения популяций для решений, полученных соответственно из равновесия системы (33) и из точки, отвечающей одному из циклов рис. 2. Из рис. 8 видно, что достаточно быстро происходит установление к стационарному распределению с явно выраженной зависимостью от пространственной переменной. Аналогично: рис. 9 показывает, что формирующийся колебательный режим также имеет пространственную составляющую.

Для проведения расчетов использовался пакет MATLAB. Уравнения реакции диффузии – адвекции интегрировались методом Рунге – Кутты для дискретной системы, полученной на основе схемы смещенных сеток с применением интегро-интерполяционного метода [Елифанов, Цибулин, 2016].

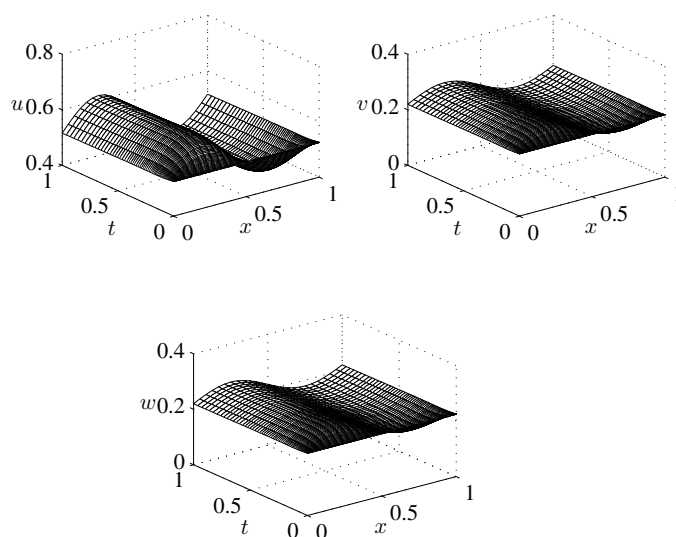


Рис. 8. Пространственно-временные распределения видов для системы (25)–(27), полученные из равновесия семейства (33)

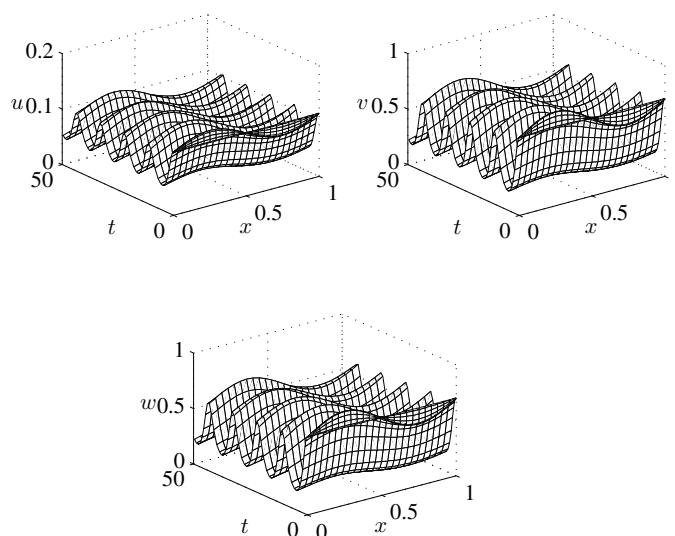


Рис. 9. Пространственно-временные распределения видов для системы (25)–(27), полученные из предельного цикла системы (30)

Заключение

Для предсказания эволюции экологических систем и управления ими важным является развитие моделей динамики популяционных сообществ и эффективных методов анализа возникающих задач. Значительный интерес представляют системы, демонстрирующие мультистабильность с сосуществованием равновесий и предельных циклов.

Уже в простейшей модели локального (без учета пространственного распределения) взаимодействия двух конкурирующих видов [Мюррей, 2011] возможна мультистабильность: в зависимости от начальных данных реализуется один из двух вероятных сценариев, связанных с выживанием соответствующего вида. Исследование сценариев мультистабильности с учетом пространственной неоднородности распределений ресурсов и видов представляет актуальную задачу.

Развиваемый в работе подход основан на сильной мультистабильности, возникающей вследствие свойства косимметрии системы, существующей при дополнительных условиях на параметры задачи. В работах [Юдович, 1991; Yudovich, 1995] косимметрия определяется как векторное поле, ортогональное полю рассматриваемой системы, и при дополнительных условиях это влечет появление непрерывного семейства стационарных состояний. Информация о косимметрии системы позволяет упростить анализ сценариев динамики рассматриваемых систем (при использовании аппарата селективной функции) [Юдович, 2004].

Вданном исследовании для систем, моделирующих динамику хищников и жертв, обнаружены сценарии формирования сосуществующих стационарных и колебательных режимов. Представлены примеры формирования непрерывных семейств равновесий и предельных циклов. Это получается при выполнении условий косимметрии, а вид реализующихся решений зависит от начальных данных. Имеются целые области параметров, при которых наблюдаются картины, подобные рис. 2. В этом случае имеются (а) ветка устойчивых равновесий сосуществующих жертв при отсутствии хищника, (б) семейство равновесий сосуществующих жертв и хищника и (в) колебательные режимы сосуществования всех популяций. При нарушении косимметрии обнаружен эффект памяти системы об исчезнувших семействах. В этом случае происходит достаточно долгое установление к изолированным состояниям в окрестности исчезнувших семейств.

Данные результаты, насколько известно авторам, новы и ставят вопросы о возможности управления сценариями развития популяционных систем. Даже при отсутствии условий существования косимметрии имеет смысл изучать задачу, подобрав параметры так, чтобы система стала косимметричной, а затем рассматривать исходную задачу как возмущение задачи с косимметрией. Приведенные в работе примеры показывают, что при существенном возмущении параметра динамика процесса напоминает последовательную реализацию элементов из семейства.

Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания и ссылки, способствовавшие улучшению работы.

Список литературы (References)

- Алпеева Л. Е., Цибулин В. Г.* Косимметричный подход к анализу формирования пространственных популяционных структур с учетом таксиса // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 4. — С. 661–671.
Alpeeva L. E., Tsybulin V. G. Kosimmetrichnyy podkhod k analizu formirovaniya prostranstvennykh populyatsionnykh struktur s uchyotom taksisa [Cosymmetric approach to spatial population pattern formation analysis with account for taxis] // Kompyuternye issledovaniya i modelirovanie. — 2016. — Vol. 8, no. 4. — P. 661–671.
- Апонина Е. А., Апонин Ю. М., Базыкин А. Д.* Анализ сложного динамического поведения в модели хищник – две жертвы // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1982. — Т. 5. — С. 163–180.
Aponina E. A., Aponin Yu. M., Bazykin A. D. Analiz slozhnogo dinamicheskogo povedeniya v modeli khischnik – dve zhertyy [Complex dynamical behavior analysis in a predator–two prey model] // Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem. — L.: Gidrometeoizdat, 1982. — Vol. 5. — P. 163–180 (in Russian).
- Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.
Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations. — Singapore: World Scientific, 1998. — 193 p. (Russ. ed.: *Bazykin A. D.* Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyuschikh populyatsiy. — Moskva–Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)
- Базыкин А. Д., Маркман Г. С.* О диссипативных структурах в экологических системах // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике: сборник. — Пущино: НЦБИ АН СССР, 1980. — С. 135–149.
Bazykin A. D., Markman G. S. O dissipativnykh strukturakh v ekologicheskikh sistemakh [Regarding dissipative patterns in ecological systems] // Faktory raznoobraziya v matematicheskoy ekologii i populyatsionnoy genetike: sbornik. — Puschino: NCBI AN SSSR, 1980. — P. 135–149 (in Russian).
- Белотелов Н. В., Лобанов А. И.* Популяционные модели с нелинейной диффузией // Математическое моделирование. — 1997. — Т. 9, № 12. — С. 43–56.
Belotelov N. V., Lobanov A. I. Populyatsionnye modeli s nelineynoy diffuziey [Population models with nonlinear diffusion] // Matematicheskoe modelirovanie. — 1997. — Vol. 9, no. 12. — P. 43–56 (in Russian).
- Будянский А. В., Цибулин В. Г.* Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // Биофизика. — 2015. — Т. 60, № 4. — С. 758–768.
Budyanskiy A. V., Tsybulin V. G. The Effect of Directed Migration on the Formation of Spatial Population Structures // Biophysics. — 2015. — Vol. 60, no. 4. — P. 622–631.
- Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Тютюнов Ю. В.* Медленный таксис в модели хищник – жертва // Докл. РАН. — 2000. — Т. 372, № 6. — С. 730–732.
Govorukhin V. N., Morgulis A. B., Tyutyunov Yu. V. Slow taxis in a predator–prey model // Doklady Mathematics. — 2000. — Vol. 61, no. 3. — P. 420–422.
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // Биофизика. — 2016. — Т. 61, № 4. — С. 823–832.
Epifanov A. V., Tsybulin V. G. Modeling of Oscillatory Scenarios of the Coexistence of Competing Populations // Biophysics. — 2016. — Vol. 61, no. 4. — P. 696–704.

- Загребнева А. Д., Говорухин В. Н., Сурков Ф. А.* Бифуркации в модели активный хищник – пассивная жертва // Изв. вузов «ПНД». — 2014. — Т. 22, № 3. — С. 94–106.
Zagrebneva A. D., Govorukhin V. N., Surkov F. A. Bifurkatsii v modeli aktivnyy khischnik–passivnaya zhertva [Bifurcations in an active predator–passive prey model] // Izv. vuzov «PND». — 2014. — Vol. 22, no. 3. — P. 94–106 (in Russian).
- Ибрагимов Н. Х.* Группы преобразований в математической физике. — М.: Наука, 1983. — 280 с.
Ibragimov N. Kh. Gruppy preobrazivaniy v matematicheskoy fizike [Transformation groups in mathematical physics]. — Moscow: Nauka, 1983. — 280 p. (in Russian).
- Мюррей Дж.* Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине. Т. 2 — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований; Регулярная и хаотическая динамика, 2011. — 1104 с.
Murray J. D. Mathematical Biology. II: Spatial Models and Biomedical Applications. — New York: Springer-Verlag, 2003.
- Свирижев Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987. — 368 с.
Svirezhev Yu. M. Nelineynye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii [Nonlinear waves, dissipative patterns and catastrophes in ecology]. — Moscow: Nauka, 1987. — 368 p. (in Russian).
- Цыганов М. А., Бикташев В. Н., Бриндли Дж., Холден А. В., Иваницкий Г. Р.* Волны в кросс-диффузионных системах — особый класс нелинейных волн // Успехи физ. наук. — 2007. — Т. 177, № 3. — С. 275–300.
Tsyganov M. A., Biktashev V. N., Brindley J., Holden A. V., Ivanitsky G. R. Waves in systems with cross-diffusion as a new class of nonlinear waves // Physics-Uspekhi. — 2007. — Vol. 50, no. 3. — P. 263–286.
- Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // Мат. заметки. — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.
Yudovich V. I. Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and onset of a filtration convection // Mathematical Notes of the Academy of Sciences of the USSR. — 1991. — Vol. 49, no. 5. — P. 540–545.
- Юдович В. И.* О бифуркации рождения цикла из семейства равновесий динамической системы и ее затягивании // Прикл. мат. и мех. — 1998. — Т. 62, № 1. — С. 22–34.
Yudovich V. I. Cycle-creating bifurcation from a family of equilibria of a dynamical system and its delay // J. Appl. Mats Mechs. — 1998. — Vol. 62, no. 1. — P. 19–29.
- Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // Докл. РАН. — 2004. — Т. 398, № 1. — С. 57–61.
Yudovich V. I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry // Doklady Physics. — 2004. — Vol. 49, no. 9. — P. 522–526.
- Cantrell R. S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction – Diffusion Equations. — Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2003. — 411 p.
- Morozov A., Petrovskii S.* Excitable population dynamics, biological control failure, and spatiotemporal pattern formation in a model ecosystem // Bull. Math. Biol. — 2009. — Vol. 71. — P. 863–887.
- Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical Biophysics. — Springer, 2014. — 273 p.
- Cosner C.* Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal // Discrete and continuous dynamical systems. — 2014. — Vol. 4, no. 5. — P. 1701–1745.
- 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. — Vol. 5, no 2. — P. 402–411.

