КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2020 Т. 12 № 1 С. 185–199
DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-1-185-199

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 51-76+574.5

Анализ неустойчивости системы «хищник–жертва», вызванной таксисом, на примере модели сообщества планктона

Е. Е. Гиричева

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

Дальневосточный федеральный университет,
Россия, 690950, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8.

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

Получено 18.09.2019, после доработки — 01.11.2019.
Принято к публикации 19.11.2019.

В работе представлена модель типа «хищник–жертва», описывающая пространственно-временную динамику планктонного сообщества с учетом биогенных элементов. Система описывается уравнениями типа «реакция–диффузия–адвекция» в одномерной области, соответствующей вертикальному столбу воды в поверхностном слое. Адвективный член уравнения хищника описывает вертикальные перемещения зоопланктона в направлении градиента фитопланктона. Исследование посвящено определению условий возникновения пространственно-неоднородных структур, генерируемых системой под воздействием этих перемещений (таксиса). В предположении равных коэффициентов диффузии всех компонент модели анализируется неустойчивость системы в окрестности гомогенного равновесия к малым пространственно-неоднородным возмущениям.

В результате линейного анализа получены условия для возникновения неустойчивости Тьюринга и волновой неустойчивости. Определено, что соотношения между параметрами локальной кинетики системы определяют возможность потери устойчивости системой и тип неустойчивости. В качестве бифуркационного параметра в исследовании рассматривается скорость таксиса. Показано, что при малых значениях этого параметра система устойчива, а начиная с некоторого критического значения устойчивость может теряться, и система способна генерировать либо стационарные пространственно-неоднородные структуры, либо структуры, неоднородные и по времени, и по пространству. Полученные результаты согласуются с ранними исследованиями подобных двухкомпонентных моделей.

В работе получен интересный результат, указывающий, что бесконечное увеличение скорости таксиса не будет существенно менять вид этих структур. Выявлено, что существует предел величины волнового числа, соответствующего самой неустойчивой моде. Это значение и определяет вид пространственной структуры. В подтверждение полученных результатов в работе приведены варианты пространственно-временной динамики компонент модели в случае неустойчивости Тьюринга и волновой неустойчивости.

Ключевые слова: пространственно-распределенная модель, неустойчивость Тьюринга, волновая неустойчивость, планктонное сообщество, трофотаксис

© 2020 Евгения Евгеньевна Гиричева
Статья доступна по лицензии Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License.
Чтобы получить текст лицензии, посетите веб-сайт http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/
или отправьте письмо в Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2020 VOL. 12 NO. 1 P. 185–199
DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-1-185-199

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDC: 51-76+574.5

Analysis of taxis-driven instability of a predator–prey system through the plankton community model

E. E. Giricheva

Institute of Automation and Control Processes,
5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

Far Eastern Federal University,
8 Sukhanov st., Vladivostok, 690950, Russia

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

Received 18.09.2019, after completion — 01.11.2019.
Accepted for publication 19.11.2019.

The paper deals with a prey-predator model, which describes the spatiotemporal dynamics of plankton community and the nutrients. The system is described by reaction-diffusion-advection equations in a one-dimensional vertical column of water in the surface layer. Advective term of the predator equation represents the vertical movements of zooplankton with velocity, which is assumed to be proportional to the gradient of phytoplankton density. This study aimed to determine the conditions under which these movements (taxis) lead to the spatially heterogeneous structures generated by the system. Assuming diffusion coefficients of all model components to be equal the instability of the system in the vicinity of stationary homogeneous state with respect to small inhomogeneous perturbations is analyzed.

Necessary conditions for the flow-induced instability were obtained through linear stability analysis. Depending on the local kinetics parameters, increasing the taxis rate leads to Turing or wave instability. This fact is in good agreement with conditions for the emergence of spatial and spatiotemporal patterns in a minimal phytoplankton–zooplankton model after flow-induced instabilities derived by other authors. This mechanism of generating patchiness is more general than the Turing mechanism, which depends on strong conditions on the diffusion coefficients.

While the taxis exceeding a certain critical value, the wave number corresponding to the fastest growing mode remains unchanged. This value determines the type of spatial structure. In support of obtained results, the paper presents the spatiotemporal dynamics of the model components demonstrating Turing-type pattern and standing wave pattern.

Keywords: spatially heterogeneous model, Turing instability, wave instability, plankton community, prey-taxis

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2020, vol. 12, no. 1, pp. 185–199 (Russian).

© 2020 Evgeniya E. Giricheva
This work is licensed under the Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License.
To view a copy of this license, visit http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/
or send a letter to Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

Введение

Проблема потери устойчивости диссипативной системой, описывающей нелинейные взаимодействия в популяционных моделях, рассматривалась в работах [Segel, Jackson, 1972; Levin, Segel, 1976; Malchow, 1993]. Они явились продолжением работы Тьюринга [Turing, 1952], исследовавшего вопрос образования диссипативных структур в системах, описываемых уравнениями типа «реакция–диффузия». Основная идея исследований состоит в том, что данные системы могут терять устойчивость к пространственно-неоднородным возмущениям вблизи гомогенного равновесия. Неустойчивость Тьюринга означает, что при определенных условиях система способна генерировать стационарные пространственно-неоднородные структуры, если в нелинейных взаимодействиях активатора и ингибитора коэффициент диффузии ингибитора намного превышает диффузию активатора. Ключевая роль в этом процессе принадлежит диффузии. Однако в работе [Rovinsky, Menzinger, 1992] было показано, что однородное устойчивое равновесие может быть дестабилизировано разницей скоростей потоков активатора и ингибитора. Этот факт снимает жесткие ограничения на коэффициенты диффузии. Так как требование о разнице в несколько порядков для диффузии хищника и жертвы кажется не совсем реалистичным. Если же допустить их равными, то скорость потока определяется адвекцией. Для модели пространственно-временной динамики планктонного сообщества включение в уравнения «реакция–диффузия» адвективного члена обусловлено учетом таких процессов, как опускание на дно отмершего фитопланктона или направленные перемещения зоопланктона.

Одна из причин этих перемещений состоит в поисковом поведении некоторых видов зоопланктона. Учет в моделях популяционной динамики трофотаксиса, движения хищников в направлении жертвы, в виде кросс-диффузии [Mimura, Kawasaki, 1980; Berezovskaya et al., 1999; Berezovskaya, Karev, 1999; Hillen, Painter, 2009] приводит к адекватному описанию пространственно-временной динамики планктона [Tsyganov, Biktashev, 2004; Tsyganov et al., 2003, 2004, 2007]. Вопросу влияния кросс-диффузии на динамику системы посвящено множество работ, в которых признается ключевая роль таксиса в процессе образования пространственных структур [Malchow, 1995; Malchow, 2000; Sun et al., 2009]. Однако таксис может быть как стабилизирующим [Wang et al., 2015; Wang et al., 2017], так и дестабилизирующим фактором [Zhang, Wang, 2014; Tello, Wrzosek, 2016; Tyutyunov et al., 2017].

В работе [Malchow et al., 2008] для двухкомпонентной модели было показано, что система «реакция–адвекция» становится неустойчивой к коротковолновым колебаниям в окрестности гомогенного равновесия, если скорость потока достаточно велика. Добавление в уравнения динамики диффузионных членов с равными коэффициентами приводит к возникновению неустойчивости для мод с волновым числом из небольшого диапазона. Скорость потока при этом также должна превышать некоторое критическое значение.

Цель данной работы — выяснить условия потери устойчивости трехкомпонентной системы, где поток определяется направленным движением хищника за жертвой. На примере пространственно-распределенной модели планктонного сообщества с учетом биогенных элементов исследуется возможность образования пространственных структур. Динамика концентрации вещества и плотности биомассы рассматривается в вертикальном столбе воды. Коэффициенты диффузии всех компонент полагаем равными, а в качестве ключевого фактора, определяющего условия неустойчивости, рассматривается скорость трофотаксиса.

Описание модели

Рассмотрим модель пространственно-временной динамики биомассы фитопланктона ($P(x, t)$), зоопланктона ($Z(x, t)$) и концентрации питательных веществ ($N(x, t)$). Система рассматривается в одномерной области $[0, \bar{x}]$, здесь $x = 0$ — граница поверхностного слоя океана

и атмосферы, $x = \bar{x}$ — глубина перемешанного слоя. Динамику системы опишем уравнениями типа «реакция–адвекция–диффузия»:

$$\begin{aligned}
&\frac{\partial N}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + F_N(N,P,Z),\\
&\frac{\partial P}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + F_P(N,P,Z),\\
&\frac{\partial Z}{\partial t} = D_3 \frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} - \frac{\partial}{\partial x}\left(\chi Z \frac{\partial P}{\partial x}\right) + F_Z(N,P,Z).
\end{aligned} \tag{1}$$

Функции $F_N(N,P,Z)$, $F_P(N,P,Z)$, $F_Z(N,P,Z)$ представляют локальную кинетику компонент системы. Случайные пространственные перемещения обусловлены мелкомасштабной турбулентностью морской среды с коэффициентами диффузии D_i (i = 1–3). Направленное движение зоопланктона моделируется в соответствии с предположением о пропорциональности скорости перемещения хищника градиенту плотности популяции жертв — $\frac{\partial}{\partial x}\left(\chi Z \frac{\partial P}{\partial x}\right)$. Граничные условия описывают нулевой поток через границу:

$$\frac{\partial N}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial N}{\partial x}(t,\bar{x}) = 0, \quad \frac{\partial P}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial P}{\partial x}(t,\bar{x}) = 0, \quad \frac{\partial Z}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial Z}{\partial x}(t,\bar{x}) = 0. \tag{1a}$$

Соответствующие кинетические уравнения для модели (1) имеют вид

$$\begin{aligned}
&\frac{dN}{dt} = F_N(N,P,Z) = Q_1(N_0 - N) + \beta(m_P P + m_Z Z + \gamma Z^2) - \frac{\mu_P N}{K_N + N} P,\\
&\frac{dP}{dt} = F_P(N,P,Z) = \frac{\mu_P N}{K_N + N} P - \frac{\mu_Z P}{K_P + P} Z - (m_P + Q_2)P,\\
&\frac{dZ}{dt} = F_Z(N,P,Z) = \frac{\alpha \mu_Z P}{K_P + P} Z - \delta Z^2 - (m_Z + Q_3)Z.
\end{aligned} \tag{2}$$

Потребление фитопланктоном питательных веществ и зоопланктоном фитопланктона описывают функции Холлинга второго типа с максимальными скоростями потребления μ_P, μ_Z и константами полунасыщения K_N, K_P. Фитопланктон отмирает с удельной скоростью m_P и вымывается со скоростью Q_2. Эффективность питания зоопланктона — α, а убыль происходит за счет вымывания со скоростью Q_3, естественной смертности $(m_Z Z)$ и выедания зоопланктона (δZ^2). Мертвая органика реминерализуется с коэффициентом β, пополнение питательных веществ происходит также за счет притока со скоростью Q_1 извне, где их концентрация предполагается равной N_0.

Исследование модели

Для системы (2) в работе [Гиричева, 2014] были получены достаточные условия существования положительного равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$ и области его устойчивости. Для системы (1) были получены достаточные условия устойчивости к малым пространственно-неоднородным возмущениям в окрестности этого равновесия [Гиричева, 2016], определены области неустойчивости Тьюринга и волновой неустойчивости в случае разных коэффициентов диффузии. Здесь мы предполагаем $D_1 = D_2 = D_3 = D$ и рассмотрим вопрос устойчивости системы (1) в ок-

рестности равновесия $E(N^*,P^*,Z^*)$ относительно пространственно-неоднородных возмущений. Линеаризуем систему (1) в окрестности равновесия $E(N^*,P^*,Z^*)$:

$$\begin{aligned}
&\frac{\partial \overline{N}}{\partial t} = D\frac{\partial^2 \overline{N}}{\partial x^2} + a_{11}\overline{N} + a_{12}\overline{P} + a_{13}\overline{Z},\\
&\frac{\partial \overline{P}}{\partial t} = D\frac{\partial^2 \overline{P}}{\partial x^2} + a_{21}\overline{N} + a_{22}\overline{P} + a_{23}\overline{Z},\\
&\frac{\partial \overline{Z}}{\partial t} = D\frac{\partial^2 \overline{Z}}{\partial x^2} - \chi Z^* \frac{\partial^2 \overline{P}}{\partial x^2} + a_{32}\overline{P} + a_{33}\overline{Z}.
\end{aligned} \tag{3}$$

Здесь $\overline{N}(x,t)$, $\overline{P}(x,t)$, $\overline{Z}(x,t)$ — малые возмущения равновесия $E(N^*,P^*,Z^*)$. Любое решение системы (3) может быть представлено [Malchow et al., 2008] в виде рядов Фурье:

$$\overline{N}(x,t) = \sum_{k=0}^{\infty} N_k e^{\lambda t}\cos kx,\ \overline{P}(x,t) = \sum_{k=0}^{\infty} P_k e^{\lambda t}\cos kx,\ \overline{Z}(x,t) = \sum_{k=0}^{\infty} Z_k e^{\lambda t}\cos kx,$$

где $k = n\pi/\overline{x}$ — волновое число для моды $n = 0,\pm1,\pm2,\ldots$, N_k, P_k, Z_k — амплитуды колебаний, λ — скорость роста решения. Заметим, что эти решения удовлетворяют и граничным условиям (1а). Подставляя $N_k e^{\lambda t}\cos kx, P_k e^{\lambda t}\cos kx, Z_k e^{\lambda t}\cos kx$ в (3) и сокращая на $e^{\lambda t}\cos kx$, получим систему вида

$$M\cdot(N_k, P_k, Z_k)^T = 0,\quad M = \begin{pmatrix} \lambda + k^2 D - a_{11} & -a_{12} & -a_{13} \\ -a_{21} & \lambda + k^2 D - a_{22} & -a_{23} \\ 0 & -k^2\chi Z^* - a_{32} & \lambda + k^2 D - a_{33} \end{pmatrix}.$$

Характеристическое уравнение системы:

$$\varphi(\lambda) = \lambda^3 + r_2(k^2)\lambda^2 + r_1(k^2)\lambda + r_0(k^2) = 0, \tag{4}$$

$$\begin{aligned}
&r_2(k^2) = a_2^1 k^2 + p_2,\\
&r_1(k^2) = a_1^2 (k^2)^2 + a_1^1 k^2 + p_1,\\
&r_0(k^2) = a_0^3 (k^2)^3 + a_0^2 (k^2)^2 + a_0^1 k^2 + p_0.
\end{aligned}$$

Здесь

$$\begin{aligned}
&a_2^1 = 3D,\quad a_1^2 = 3D^2,\quad a_1^1 = 2Dp_2 + \chi Z^*|a_{23}|,\\
&a_0^3 = D^3,\quad a_0^2 = D^2 p_2 + \chi Z^* D|a_{23}|,\quad a_0^1 = Dp_1 + \chi Z^*(a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21}),
\end{aligned} \tag{5}$$

a_{ij} — элементы матрицы Якоби $(a_{23} < 0)$ системы (2) в точке $E(N^*,P^*,Z^*)$. Коэффициенты p_2, p_1, p_0 характеристического уравнения $\lambda^3 + p_2\lambda^2 + p_1\lambda + p_0 = 0$ системы (2) определяются как

$$\begin{aligned}
&p_2 = -(a_{11} + a_{22} + a_{33}),\\
&p_1 = a_{11}a_{22} + a_{11}a_{33} + a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32} - a_{12}a_{21},\\
&p_0 = a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{21}a_{33} - a_{13}a_{21}a_{32} - a_{11}a_{22}a_{33}.
\end{aligned} \tag{6}$$

Мы предполагаем, что E (N^*, P^*, Z^*) — устойчивое равновесие системы (2), тогда $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2p_1 - p_0 > 0$, а значит, и $r_2(k^2) > 0$. Для того чтобы равновесие $E(N^*, P^*, Z^*)$ было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (4) должны быть отрицательны для всех k^2. По критерию Рауса–Гурвица для этого должны выполняться условия $r_2(k^2) > 0$, $r_0(k^2) > 0$, $r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) > 0$ $\forall k^2 > 0$ (при $k^2 = 0$ условия выполняются).

Неустойчивость пространственно-однородного равновесия, которая приводит к формированию диссипативных структур (неустойчивость Тьюринга), возможна, если уравнение (4) имеет четное число корней с положительной действительной частью. Другой тип диффузионной неустойчивости, волновая неустойчивость, происходит, если число корней с положительной действительной частью нечетно. Из известного свойства о зависимости корней полинома от его коэффициентов следует, что

$$r_2(k^2) = -(\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3), \quad r_1(k^2) = \lambda_1\lambda_2 + \lambda_1\lambda_3 + \lambda_2\lambda_3, \quad r_0(k^2) = -\lambda_1\lambda_2\lambda_3.$$

Нарушение условия устойчивости $r_0(k^2) > 0$ означает, что $\lambda_1\lambda_2\lambda_3 > 0$, при этом выполняется $r_2(k^2) = -(\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3) > 0$. Следовательно, одно из собственных значений становится положительным, но действительным. Чтобы получить два корня уравнения (4) с положительной действительной частью, необходимо нарушение условия $r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) = -(\lambda_1 + \lambda_2)(\lambda_1 + \lambda_3)(\lambda_2 + \lambda_3) > 0$. Таким образом, система (1) неустойчива по Тьюрингу, если $\exists k^2 > 0 : r_2(k^2) < 0$. Для волновой неустойчивости необходимо выполнение условия $\exists k^2 > 0 :\ r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) < 0$.

Исследуем возможность неустойчивости Тьюринга для системы (1). Так как $r_0(k^2 = 0) = p_0 > 0$ и $\lim\limits_{k\to\infty} r_0(k^2) = \infty$, то система неустойчива по Тьюрингу, если $r_0(k^2) = 0$ для некоторого $k^2 > 0$. Так как все коэффициенты в выражении для $r_0(k^2)$, кроме a_0^1, положительны, то для того, чтобы существовало $k^2 > 0$ такое, что $r_0(k^2) = 0$, необходимо

$$\begin{aligned} &\overline{A} = a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21} < 0, \\ &\chi > \chi_1 = \frac{Dp_1}{Z^*\left|\overline{A}\right|}. \end{aligned} \tag{7}$$

При выполнении условия (7) либо не существует положительных корней $r_0(k^2)$, либо существуют такие $0 < (k^2)_1 < (k^2)_2$, что $r_0(k^2) < 0$ для всех $(k^2)_1 < k^2 < (k^2)_2$. Локальный экстремум $r_0(k^2)$ определяется из условия $d(r_0(k^2))/d(k^2) = 0$:

$$(k^2)^1_{extr} = \frac{-a_0^2 + \sqrt{\left(a_0^2\right)^2 - 3a_0^1a_0^3}}{3a_0^3}, \quad (k^2)^2_{extr} = \frac{-a_0^2 - \sqrt{\left(a_0^2\right)^2 - 3a_0^1a_0^3}}{3a_0^3}. \tag{8}$$

Вторая производная в точках экстремума

$$D^2 r_0\left((k^2)^{1,2}_{extr}\right) = \left.\frac{d^2(r_0(k^2))}{d(k^2)^2}\right|_{k^2=(k^2)^{1,2}_{extr}} = 6a_0^3(k^2)^{1,2}_{extr} + 2a_0^2 = \pm 2\sqrt{\left(a_0^2\right)^2 - 3a_0^1a_0^3}$$

положительна для $k^2 = (k^2)^1_{extr} > 0$.

После простых преобразований (8) получим значение:

$$(k^2)_{\min} = \frac{1}{3D^2}\left[\sqrt{\eta(\chi)} - Dp_2 + Z^* a_{23}\chi\right] = k^T(\chi),$$
$$\eta(\chi) = (Z^*)^2 (a_{23})^2 \chi^2 - DZ^*(2p_2 a_{23} + 3\overline{A})\chi + D^2(p_2^2 - 3p_1). \tag{9}$$

Если $\chi > \chi_1$, то функция $k^T(\chi)$ возрастает, и $\lim\limits_{\chi\to\infty} k^T(\chi) = \dfrac{\overline{A}}{2Da_{23}} = \overline{k^T} > 0.$ Тогда $\lim\limits_{\chi\to\infty} r_0(\chi) = \lim\limits_{\chi\to\infty}\left(R + \dfrac{Z^*\left(\overline{A}\right)^2}{4Da_{23}}\chi\right) = -\infty,$ где $R = \dfrac{\overline{A}}{2a_{23}}\left[\left(\dfrac{\overline{A}}{2a_{23}}\right)^2 + \dfrac{\overline{A}}{2a_{23}}p_2 + p_1\right] + p_0.$ Следовательно, существует такое $\chi_{cr}^T > \chi_1$, что условие $r_0(k^T) < 0$ выполняется для любого $\chi > \chi_{cr}^T$, это означает неустойчивость Тьюринга.

Для волновой неустойчивости должно выполняться условие $r_2(k^2) \cdot r_1(k^2) - r_0(k^2) < 0$ для некоторого $k^2 > 0$. Выражение $r_2(k^2) \cdot r_1(k^2) - r_0(k^2)$ можно переписать в виде

$$r(k^2) = r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) = s_3(k^2)^3 + s_2(k^2)^2 + s_1(k^2) + (p_2p_1 - p_0), \tag{10}$$

где

$$s_3 = 8D^3,$$
$$s_2 = 8D^2 p_2 + 2DZ^*|a_{23}|\chi, \tag{11}$$
$$s_1 = 2D(p_1 + p_2^2) - Z^*\chi(a_{23}p_2 + \overline{A}).$$

Если $\overline{A} < 0$, то $s_1 > 0$, и волновая неустойчивость невозможна, так как остальные коэффициенты уравнения (10) положительны. Условие $s_1 < 0$ выполняется, если $\overline{A} > 0$ и $a_{23}p_2 + \overline{A} > 0$, для $\chi > \chi_2 = \dfrac{2D(p_1 + p_2^2)}{Z^*(a_{23}p_2 + \overline{A})}$. Рассуждения, аналогичные приведенным выше, дают выражение для волнового числа, доставляющего минимум $r(k^2)$:

$$k^W = (k^2)_{\min} = \frac{1}{12D^2}\left[\sqrt{\psi(\chi)} - 4Dp_2 + \chi Z^* a_{23}\right] = k^W(\chi),$$
$$\psi(\chi) = \chi^2 (Z^*)^2 (a_{23})^2 + 2\chi Z^* D(3\overline{A} - a_{23}p_2) + 4D^2(p_2^2 - 3p_1). \tag{12}$$

Если $\chi > \chi_2$, то функция $k^W(\chi)$ возрастает и $\lim\limits_{\chi\to\infty} k^W(\chi) = \dfrac{a_{23}p_2 + \overline{A}}{4D|a_{23}|} = \overline{k^W} > 0.$ Тогда

$$\lim_{\chi\to\infty} r(\chi) = \lim_{\chi\to\infty}\left(S - \frac{Z^*\left(a_{23}p_2 + \overline{A}\right)^2}{8D|a_{23}|}\chi\right) = -\infty,$$
$$S = \frac{a_{23}p_2 + \overline{A}}{2|a_{23}|}\left[\left(\frac{a_{23}p_2 + \overline{A}}{2a_{23}}\right)^2 + \frac{a_{23}p_2 + \overline{A}}{|a_{23}|}p_2 + p_2^2 + p_1\right] + p_2p_1 - p_0.$$

Следовательно, существует такое $\chi_{cr}^W > \chi_2$, что условие $r(k^W) < 0$ выполняется для всех $\chi > \chi_{cr}^W$. Это означает волновую неустойчивость.

Вышеприведенные рассуждения приводят к следующему утверждению.

Теорема. *В случае равных коэффициентов диффузии система* (1) *является неустойчивой по Тьюрингу в окрестности равновесия* $E(N^*, P^*, Z^*)$, *если* $a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21} < 0$ *и* $\chi > \chi_{cr}^T$, *где* χ_{cr}^T *— некоторое критическое значение, удовлетворяющее условию* $\chi_{cr}^T > \dfrac{Dp_1}{Z^*\left|a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21}\right|}$. *Если же* $a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21} > 0$ *и* $a_{23}(p_2 + a_{11}) - a_{13}a_{21} > 0$, *то существует такое значение* $\chi_{cr}^W > \dfrac{2D(p_1 + p_2^2)}{Z^*(a_{23}(p_2 + a_{11}) - a_{13}a_{21})}$, *что при* $\chi > \chi_{cr}^W$ *в системе* (1) *возникнет волновая неустойчивость.*

Результаты численных экспериментов

В подтверждение выводов, полученных в исследовании, для системы (1) были проведены численные эксперименты. В качестве биогенного элемента выбран азот, так как именно он признается лимитирующим для океанических экосистем; соответственно, вещество и биомасса измеряются в ммоль N м$^{-3}$, время измеряется в сутках. Модель исследовалась в предположении о равных коэффициентах диффузии для всех компонент, так как процессы перемешивания в планктонных сообществах в основном обусловлены турбулентностью морской среды [Medvinsky et al., 2002], а основной причиной неоднородности пространственного распределения зоопланктона является его способность совершать значительные вертикальные миграции. Поэтому для описания процесса диффузии выбрано значение коэффициента вертикальной турбулентной диффузии примесей в океане из диапазона 0.1–2 см^2/с [Озмидов, 1986], или 0.9–17 м^2/сут. Максимальную глубину положим равной 100 м. Нормируя пространственную координату, принимаем $\bar{x} = 1$. Тогда коэффициент диффузии выбираем из диапазона 10^{-5}–10^{-12} сут$^{-1}$.

Фитопланктон в модели параметризован как самый распространенный класс морских водорослей, обитающий в широком диапазоне физических факторов, — диатомовые. В качестве зоопланктона в NPZ-моделях чаще рассматривают микрозоопланктон (простейших), как основной потребитель фитопланктона [Edwards, 1996]. Но представленная модель включает поисковое поведение хищника, поэтому зоопланктон параметризован как мезозоопланктон, в частности копеподы, способные совершать ежедневные вертикальные миграции от нескольких метров до нескольких сотен метров. Выбор копепод обусловлен тем, что они являются доминирующим компонентом зоопланктонных сообществ в большинстве морей Мирового океана [Виноградов, Шушкина, 1987].

Значения параметров для компонентов модели выбирались из диапазонов, используемых в других работах со схожими моделями [Roy et al., 2012; Charria et al., 2008; Gabric et al., 1993; Dueria et al., 2009; Fasham et al., 1990; Montoya et al., 2007; Zhichao et al., 2017]. Наличие диапазонов объясняется разницей в географическом положении объектов исследования и другими физическими факторами. Однако основная причина отсутствия точных значений параметров заключается в неопределенности натурных данных и нехватки информации. Для системы (2) зафиксируем следующие значения коэффициентов: K_N = 1.5 ммоль N м$^{-3}$, K_P = 1 ммоль N м$^{-3}$, $Q_1 = Q_2 = Q_3$ = 0.001 сут$^{-1}$, N_0 = 20 ммоль N м$^{-3}$.

Для того чтобы модель могла генерировать стационарные пространственно-неоднородные структуры, параметры системы локальной кинетики (2) должны удовлетворять условию $a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21} < 0$. Для его выполнения необходимо потребовать $2\alpha\beta > 1$. Даже при стопроцентной усвояемости пищи зоопланктоном (α = 1) это условие приводит к требованию $\beta > 0.5$. Однако обычно предполагается, что скорость реминерализации мертвой органики, β, не превышает 0.25. Поэтому расчеты по модели (1) для иллюстрации неустойчивости Тьюринга носят скорее теоретический характер. В расчетах для удовлетворения ограничений теоремы были

приняты следующие значения параметров: $\alpha = 0.8$, $\beta = 0.75$, $\mu_P = 2$ сут$^{-1}$ (для неустойчивости Тьюринга) и $\alpha = 0.3$, $\beta = 0.1$, $\mu_P = 1$ сут$^{-1}$ (для волновой неустойчивости). В плоскости параметров (μ_Z, δ) на основании теоремы построены (рис. 1) области устойчивости системы в окрестности равновесия к неоднородным пространственным возмущениям (Ω_2), неустойчивости по Тьюрингу (Ω_3) и волновой неустойчивости (Ω_4), в области Ω_1 равновесие локально неустойчиво.

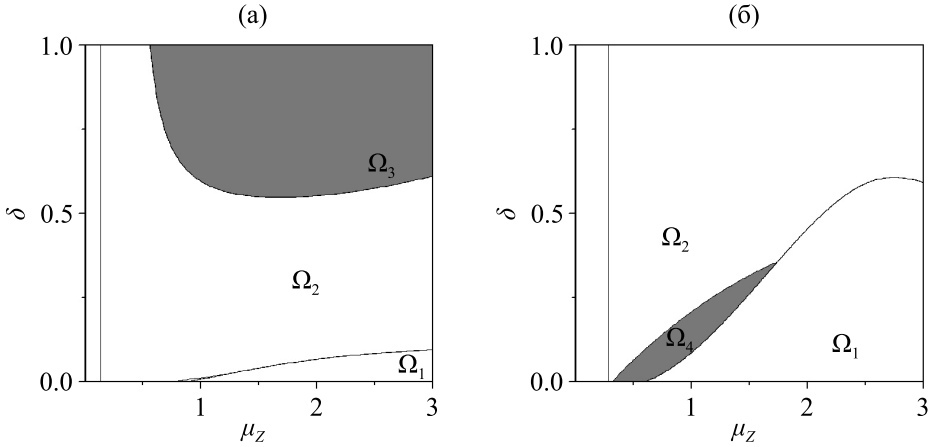

Рис. 1. Области устойчивости и неустойчивости системы (1):
а) $\alpha = 0.8$, $\beta = 0.75$, $\mu_P = 2$; б) $\alpha = 0.3$, $\beta = 0.1$, $\mu_P = 1$

Для расчетов из области Ω_3 выбраны значения $\mu_Z = 2.5$, $\delta = 0.6$, $D = 10^{-5}$, а из Ω_4 — $\mu_Z = 1$, $\delta = 0.1$, $D = 10^{-4}$. Тогда, согласно теореме, существуют критические значения скорости таксиса χ, начиная с которых система становится неустойчивой. Рис. 2 демонстрирует значения максимальной действительной части собственных чисел уравнения (4) для различных волновых чисел с увеличением скорости таксиса.

Как известно, волновые числа k^T и k^W, определенные выражениями (9), (12), соответствуют максимальному значению действительной части критического корня дисперсионного уравнения и являются самыми неустойчивыми волновыми числами [Murray, 2003]. Они определяют вид пространственной структуры, которая может возникнуть в результате потери системой устойчивости. В наших экспериментах в случае неустойчивости Тьюринга неустойчива только мода $n = 1$ ($n = k/\pi$) при всех $\chi > \chi_{cr}^T$. В случае волновой неустойчивости при малых значениях χ неустойчивы моды $n = 2, 3$, а при больших — неустойчива лишь мода $n = 1$. А так как оба волновых числа k^T и k^W имеют предел, то с увеличением скорости таксиса пространственные структуры не будут меняться.

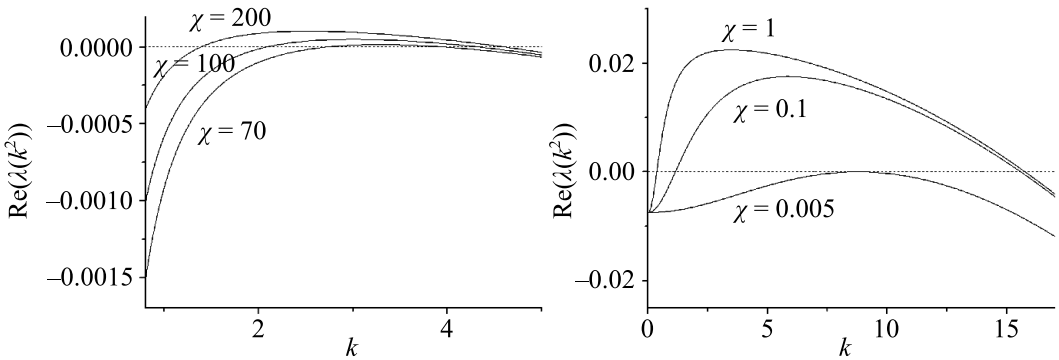

Рис. 2. Изменение действительной части собственных чисел уравнения (4) для различных волновых чисел с увеличением скорости таксиса. Левая панель соответствует неустойчивости Тьюринга, правая — волновой неустойчивости

Для численного интегрирования системы (1) использовались конечно-разностная аппроксимация по пространству и неявный метод Эйлера для переменной времени. В качестве начальных условий выбирались небольшие случайные отклонения от локального равновесия. На рис. 3 и 4 представлена пространственно-временная динамика компонент системы (1) для трех вариантов скорости таксиса: $\chi = 70$, 100, 200 (в случае стационарных структур) и $\chi = 0.005$, 0.1, 1 (для стоячих волн).

В случае неустойчивости Тьюринга с изменением скорости таксиса смещается по глубине лишь максимум плотности биомассы фитопланктона и зоопланктона и концентрации биогенов. В целом же структура распределения не меняется: все компоненты агрегируются на одной глубине. Для параметров, соответствующих волновой неустойчивости, при $\chi = 0.005$ неустойчива третья мода, а с увеличением χ — только первая мода, что определяет длину волны и структуру пространственного распределения.

Заметим, что величина диффузии определяет лишь порядок критического значения скорости таксиса, превышение которого ведет к потере устойчивости системы. Сам факт неустойчивости системы определяют лишь параметры локальной кинетики. Между коэффициентом диффузии и предельным волновым числом существует обратная зависимость. С увеличением диффузии это значение падает, а соответственно, длина волны растет; при уменьшении диффузии — наоборот (рис. 5). При слишком малых или больших значениях волнового числа в рассматриваемой области будет наблюдаться лишь однородное распределение. Если же диффузию уменьшить на порядок от рассматриваемых значений, то при больших скоростях таксиса могут возникнуть пространственные структуры с длиной волны 1/3 в случае неустойчивости Тьюринга либо 1/10 в случае волновой неустойчивости. Этот факт говорит о наличии нескольких пиков биомассы в вертикальных профилях биомассы.

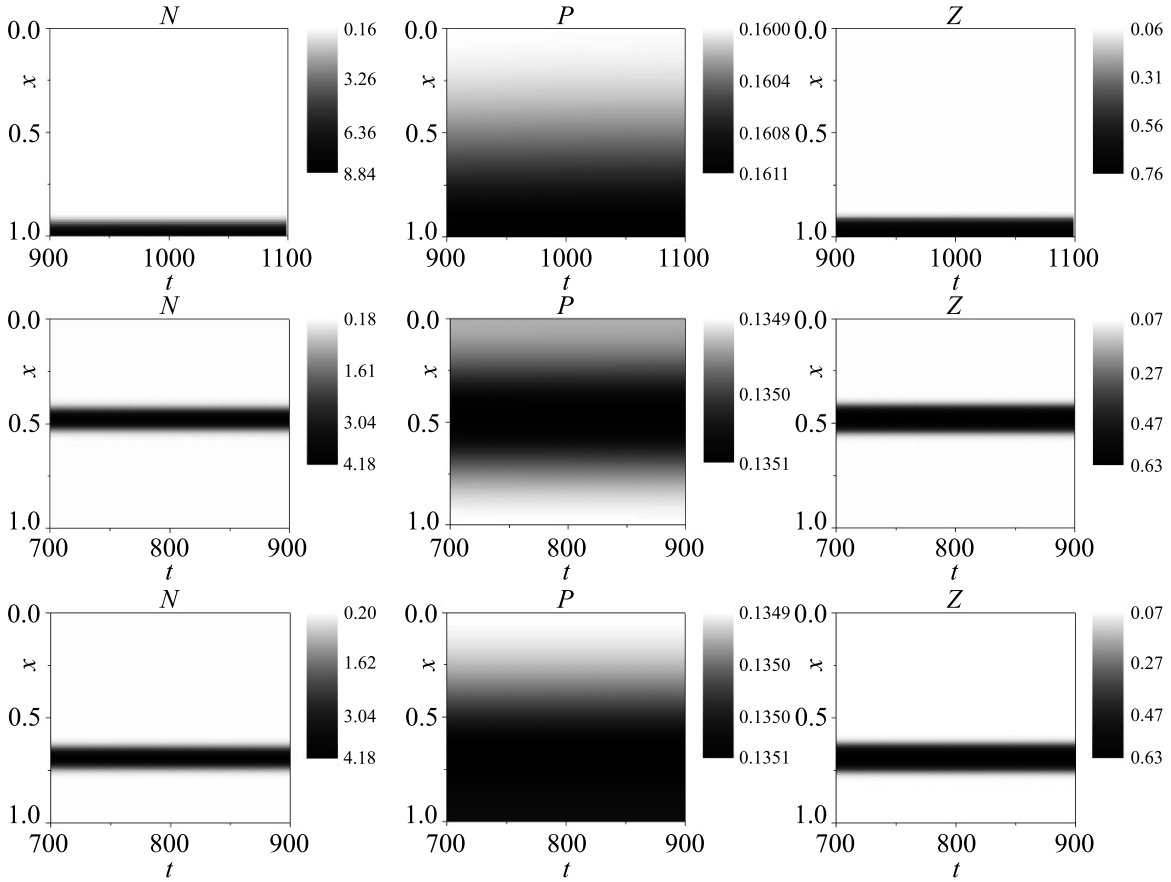

Рис. 3. Пространственно-временная динамика системы (1) в случае неустойчивости Тьюринга. Верхняя панель соответствует $\chi = 70$, средняя — $\chi = 100$, нижняя — $\chi = 200$

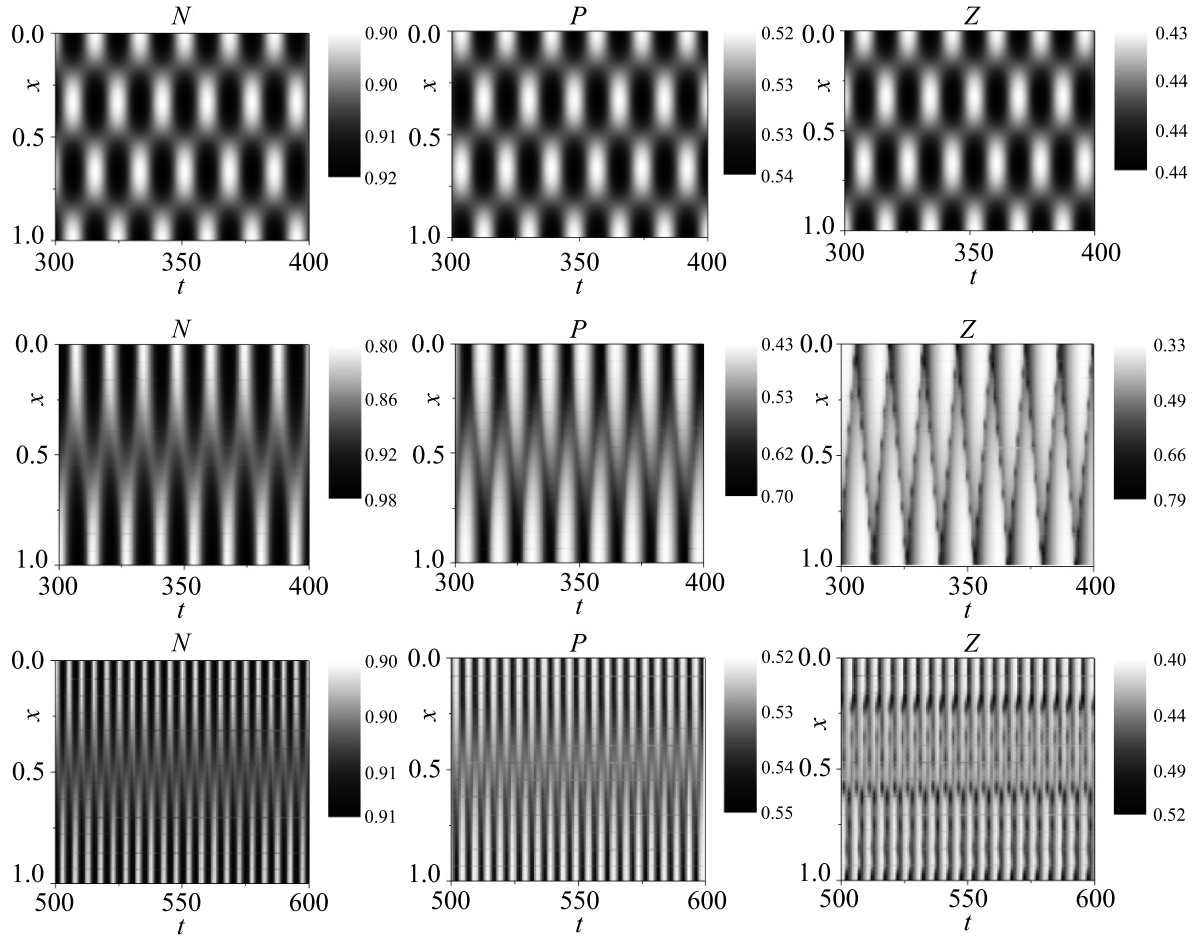

Рис. 4. Пространственно-временная динамика системы (1) в случае волновой неустойчивости. Верхняя панель соответствует $\chi = 0.005$, средняя — $\chi = 0.1$, нижняя — $\chi = 1$

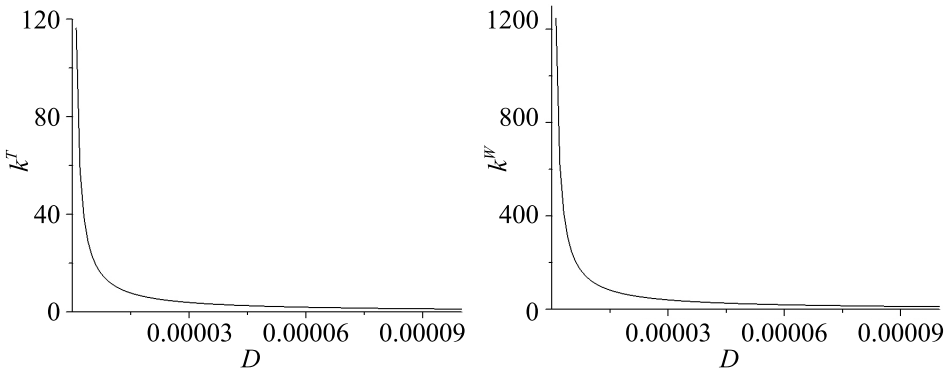

Рис. 5. Изменение предельных значений волновых чисел k^T и k^W в зависимости от коэффициента диффузии

Обсуждение

В представленной модели планктонного сообщества рассматривался вопрос неустойчивости системы к пространственно-неоднородным возмущениям, вызванной таксисом. Проблеме диффузионной неустойчивости систем, описываемых уравнениями «реакция–диффузия», посвящено множество работ. Результатом этих исследований стал вывод, что однородное равно-

весие системы может потерять устойчивость, если коэффициенты диффузии компонент сильно различаются. Наряду с диффузионной неустойчивостью в работах вставал вопрос о неустойчивости, вызванной потоком. Этот тип неустойчивости возникает в системах «реакция–адвекция», и основным фактором, определяющим неустойчивость, является скорость потока. На примере двухкомпонентной модели было показано, что при таком типе неустойчивости однородное равновесие теряет устойчивость при коротковолновых колебаниях (волновое число может быть бесконечно большим) и скорости потока, превышающей критическую. Если же в систему добавляется диффузия, причем у всех компонент она одинаковая, то равновесие теряет устойчивость под воздействием мод с волновым числом из диапазона $k_{\min} < k < k_{\max}$, причем этот диапазон мал (если же коэффициенты диффузии различаются, то диапазон увеличивается). Неустойчивость в этом случае наступает, если, как и в варианте без диффузии, скорость потока превышает некоторое критическое значение.

Результаты представленного исследования подтверждают полученные выводы и для случая трехкомпонентной модели. Система (1) также теряет устойчивость, если волновое число неустойчивых мод находится в небольшом диапазоне. В работе [Гиричева, 2016] для модели (1) рассматривался случай разных коэффициентов диффузии и диапазон был намного шире. Скорость потока (для нашей модели это коэффициент таксиса) также должна превысить критическое значение, чтобы однородное равновесие потеряло устойчивость. Важный вывод данной работы состоит в том, что именно биологические параметры определяют возможность потери устойчивости и тип неустойчивости. А величина диффузии влияет лишь на порядок критической скорости таксиса, превышение которой ведет к потери устойчивости. Следующий результат работы состоит в том, что при выполнении условий для появления неустойчивости с ростом скорости таксиса диапазон волновых чисел для неустойчивых мод растет, однако величина самого неустойчивого волнового числа, доставляющего максимум $\mathrm{Re}(\lambda(k^2))$, имеет предел. Это означает, что структура возможного пространственного распределения при больших значениях таксиса меняться не будет.

Как показывают фактические данные, профили биомассы фитопланктона имеют один или несколько максимумов, которые обычно связаны с освещенностью, концентрацией биогенных элементов и другими физическими и химическими факторами, свойственными данной экосистеме. В представленной модели не учитываются все эти факторы, а структура планктона анализируется лишь в зависимости от трофических отношений. Поэтому говорить о прямом соответствии полученных результатов и реальной картины не приходится. Однако полученная в результате экспериментов картина вертикального распределения планктона имеет сходство с вариантами распределения в существующих экосистемах. В работе получено, что при определенных значениях параметров устанавливается устойчивое унимодальное вертикальное распределение. Этот вариант реализуется при высоких скоростях роста фитопланктона, его выедания зоопланктоном с высокой эффективностью ассимиляции и выедания зоопланктона высшими трофическими уровнями. Кроме этого, необходимым условием такого распределения является высокая доля реминерализации органики. В некоторых моделях для доли потерь зоопланктона, регенирируемых в биогены, этот параметр устанавливается до значения 0.9 [Fasham et al., 1993]. Существование стационарной структуры в этом случае объясняется высокой скоростью роста фитопланктона. Невысокая скорость перемешивания и неоднородное начальное распределение приводят к скоплению растительных клеток на некоторой глубине. И даже при активном выедании его зоопланктоном в данной области происходит постоянное пополнение биогенов за счет высокой скорости реминерализации мертвого вещества. Второй вариант распределения, полученный в численных экспериментах, реализуется при гораздо меньших значениях всех упомянутых параметров. Переход от унимодального распределения к бимодальному, возможно, происходит из-за уменьшения скорости роста фитопланктона и низкой доли реминерализации. Подобный тип структуры в сообществе зоопланктона может быть вызван тем, что разные возрастные или половые группы могут иметь разное вертикальное распределение, и был зафиксирован в полевых наблюдениях [Zadereev, Tolomeev, 2007] и лабораторных экспериментах [Kessler, 2004]. Причем в модельных расчетах это распределение является неустойчивым

и соответствует режиму стоячих волн. Агрегирование зоопланктона в местах скопления корма обусловлено превышением скорости адвекции, вызванной таксисом, над диффузией. Однако в процессе выедания фитопланктона его биомасса уменьшается, биогенные элементы пополняются медленно, и пятна планктона становятся разреженными. С уменьшением градиента плотности жертв скорость диффузии становится выше скорости таксиса, и пятно расщепляется. Выедая полностью фитопланктон в некоторой области, зоопланктон смещается в область, богатую кормом. И этот процесс повторяется, период повторений зависит от интенсивности перемещений зоопланктона. Так как факторы среды в модели принимаются постоянными и однородно распределенными, то подобные вертикальные распределения планктона возможны на коротких временных шкалах.

Список литературы (References)

Березовская Ф. С. и др. Роль таксиса в динамике численности лесных насекомых // Доклады Академии наук. — Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российская академия наук». — 1999. — Т. 365, №. 3. — С. 416–419.

Berezovskaya F. S., Isaev A. S., Karev G. P., Khlebopros R. G. The role of taxis in dynamics of forest insects // Dokl. Biol. Sci. — 1999. — Vol. 365 (1–6). — P. 148–151. (Original Russian paper: *Berezovskaya F. S., Isaev A. S., Karev G. P., Khlebopros R. G.* Rol' taksisa v dinamike chislennosti lesnyh nasekomyh // Doklady Akademii nauk. — 1999. — Vol. 365, No. 3. — P. 416–419.)

Березовская Ф. С., Карев Г. П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физических наук. — 1999. — Т. 169, №. 9. — С. 1011–1024.

Berezovskaya F. S., Karev G. P. Bifurcations of travelling waves in population taxis models // Phys. Uspekhi. — 1999. — Vol. 42, No. 9. — P. 917–929. (Original Russian paper: *Berezovskaya F. S., Karev G. P.* Bifurkacii begushchih voln v populyacionnyh modelyah s taksisom // Uspekhi fizicheskih nauk. — 1999. — Vol. 169, No. 9. — P. 1011–1024.

Васильев В. А., Романовский Ю. М., Яхно В. Г. Автоволновые процессы / под ред. В. С. Чернавского. — М.: Наука, 1987.

Vasilyev V. A., Romanovskii Yu. M., Yakhno V. G. Avtovolnovye processy [Autowave processes] / pod red. V. S. Chernavskogo. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. — М.: Наука, 1987.

Vinogradov M. E., Shushkina E. A. Funkcionirovanie planktonnyh soobshchestv epipelagiali okeana [Functioning of planktonic epipelagic communities the ocean]. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).

Гиричева Е. Е. Динамические эффекты в системе «хищник–жертва» на примере планктонного сообщества // Информатика и системы управления. — 2014. — № 4 (42). — С. 31–40.

Giricheva E. E. Dinamicheskie ehffekty v sisteme “hishchnik–zhertva” na primere planktonnogo soobshchestva [Dynamic effects in the predator–prey system by the example of planktonic community] // Informatika i sistemy upravleniya. — 2014. — Vol. 4, No. 42. — P. 31–40 (in Russian).

Гиричева Е. Е. Моделирование состояния планктонного сообщества с учетом плотностнозависимой смертности и пространственной активности зоопланктона // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 3. — С. 549–560.

Giricheva E. E. Modelirovanie sostoyaniya planktonnogo soobshchestva s uchetom plotnostnozavisimoj smertnosti i prostranstvennoj aktivnosti zooplanktona [Modeling of plankton community state with density-dependent death and spatial activity of zooplankton] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 3. — P. 549–560 (in Russian).

Charria G. et al. Importance of Dissolved Organic Nitrogen in the North Atlantic Ocean in sustaining primary production: a 3D modeling approach // Biogeosciences. — 2008. — Vol. 5. — P. 1437–1455.

Dueria S., Dahllöf I., Hjorth M., Marinova D., Zaldívara J. M. Modeling the combined effect of nutrients and pyrene on the plankton population: validation using mesocosm experiment data and scenario analysis // Ecol. Model. — 2009. — Vol. 220. — P. 2060–2067.

Fasham M. J. R., Ducklow H. W., McKelvie S. M. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer // J. Mar. Res. — 1990. — Vol. 48. — P. 591–639.

Fasham M. J. R., Sarmiento J. L., Slater R. D., Ducklow H. W., Williams R. Ecosystem behavior at Bermuda Station “S” and Ocean Weather Stantion “India”: a general circulation model and observational analysis // Global Biogeochemical Cycles. — 1993. — Vol. 7. — P. 379–415.

Gabric A., Murray N., Stone L., Kohl M. Modelling the production of dimethylsulfide during a phytoplankton bloom // J. Geophys. Res. — 1993. — Vol. 98. — P. 22805–22816.

Goursat E. Cows d’Analyse Mathimatique. — Vol. 11, 5th edn. — Paris: Gauthier Villars, 1933.

Hillen T., Painter K. A user guide to PDE models for chemotaxis // J. Math. Biol. — 2009. — Vol. 58 (1–2). — P. 183–217.

Kessler K. Distribution of Daphnia in a trade-off between food and temperature: individual habitat choice and time allocation // Freshwater Biology. Germany. Max Planck Institute for Limnology. — 2004. — Vol. 49 (9). — P. 1220–1229.

Levin S. A., Segel L. A. Hypothesis for origin of plankton patchiness // Nature. — 1976. — Vol. 259. — P. 659.

Malchow H. Spatio-temporal pattern formation in nonlinear nonequilibrium plankton dynamics // Proc. R. Soc. Lond. B. — 1993. — Vol. 251. — P. 103–109.

Malchow H. Flow-and locomotion-induced pattern formation in nonlinear population dynamics // Ecol. Model. — 1995. — Vol. 82. — P. 257–264.

Malchow H. Motional instability in prey–predator system // J. Theor. Biol. — 2000. — Vol. 204. — P. 639–647.

Malchow H., Petrovskii S. V., Venturino E. Spatiotemporal Patterns in Ecology and Epidemiology: Theory, Models, and Simulation. — Chapman and Hall/CRC, 2008.

Medvinsky A. B. et al. Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics // SIAM review. — 2002. — Vol. 44, No. 3. — P. 311–370.

Mimura M., Kawasaki K. J. Spatial segregation in competitive interaction- diffusion equations // Math. Biol. — 1980. — Vol. 9. — P. 49–64.

Montoya J. P., Voss M., Capone D. G. Spatial variation in N2-fixation rate and diazotroph activity in the tropical Atlantic // Biogeosciences. — 2007. — Vol. 4. — P. 369–376.

Murray J. D. Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications. — Berlin: Springer, 2003.

Pu Z., Cortez M. H., Jiang L. Predator-prey coevolution drives productivity-richness relationships in planktonic systems // Am. Nat. — 2017. — Vol. 189. — P. 28–42.

Rovinsky A. B., Menzinger M. Chemical instability induced by a differential flow // Physical Review Letters. — 1992. — Vol. 69, No. 8. — P. 1193–1196.

Roy S. et al. Sequential variations of phytoplankton growth and mortality in an NPZ model: A remote-sensing-based assessment // Journal of Marine Systems. — 2012. — Vol. 92. — P. 16–29.

Segel L. F., Jackson J. L. Dissipative structure. An explanation and an ecological example // J. Theor. Biol. — 1972. — Vol. 37. — P. 345–359.

Sun G. Q., Jin Z., Zhao Y. G., Liu Q. X., Li L. Spatial pattern in a predator–prey system with both self- and crossdiffusion // Int. J. Mod. Phys. — 2009. — Vol. 20 (1). — P. 71–84.

Tello J. I., Wrzosek D. Predator–prey model with diffusion and indirect prey-taxis // Math. Models Methods Appl. Sci. — 2016. — Vol. 26 (11). — P. 2129–2162.

Tsyganov M. A., Biktashev V. N. Half-soliton interaction of population taxis waves in predator–prey systems with pursuit and evasion // Phys. Rev. Lett. — 2004. — Vol. 70 (2). — P. 031901.

Tsyganov M. A., Brindley J., Holden A. V., Biktashev V. N. Quasi-soliton interaction of pursuit-evasion waves in a predator–prey system // Phys. Rev. Lett. — 2003. — Vol. 91. — P. 218102.

Tsyganov M. A., Brindley J., Holden A. V., Biktashev V. N. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator–prey pursuit and evasion example // Physica D. — 2004. — Vol. 197 (1–2). — P. 18–33.

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 // Phys. Uspekhi. — 2007. — Vol. 50 (3). — P. 263–286.

Turing A. M. The chemical basis of the morphogenesis // Phil. Trans. R. Soc. London B. — 1952. — Vol. 237. — P. 37–71.

Tyutyunov Y. V., Titova L. I., Senina I. N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov-type model for predator–prey system // Ecol. Complex. — 2017. — Vol. 31. — P. 170–180.

Wang Q., Song Y., Shao L. J. Nonconstant positive steady states and pattern formation of 1D prey-taxis systems // Nonlinear Sci. — 2017. — Vol. 27 (1). — P. 71–97.

Wang X., Wang W., Zhang G. Global bifurcation of solutions for a predator–prey model with prey-taxis // Math. Methods Appl. Sci. — 2015. — Vol. 38. — P. 431–443.

Zadereev E. S., Tolomeyev A. P., Drobotov A. V., Emeliyanova A. Y., Gubanov M. V. The vertical distribution and abundance of Gammarus lacustris in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) // Aquatic ecology. — 2010. — Vol. 44 (3). — P. 531–539.

Zhang G., Wang X. Effect of diffusion and cross-diffusion in a predator-prey model with a transmissible disease in the predator species // Abstr. Appl. Anal. — 2014. — Vol. 2014.