КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2020 Т. 12 № 4 С. 831–843
DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-4-831-843

Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 51-76:519.63

Популяционные волны и их бифуркации в модели «активный хищник – пассивная жертва»

В. Н. Говорухин[1,a], А. Д. Загребнева[2,b]

[1]Южный федеральный университет,
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, д. 8а
[2]Донской государственный технический университет,
Россия, 344000, г. Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, д. 1

E-mail: [a] vngovoruhin@sfedu.ru, [b] anna.zagrebneva@gmail.com

Получено 01.05.2020, после доработки — 26.05.2020.
Принято к публикации 27.05.2020.

В работе изучаются пространственно-временные режимы, реализующиеся в системе типа «хищник–жертва». Предполагается, что хищники перемещаются направленно и случайно, а жертвы распространяются только диффузионно. Демографические процессы в популяции хищников не учитываются, их общая численность постоянна и является параметром. Переменные модели — плотности популяций хищников и жертв, скорость хищников — связаны между собой системой трех уравнений типа «реакция – диффузия – адвекция». Система рассматривается на кольцевом ареале (с периодическими условиями на границах интервала). Исследуются бифуркации волновых режимов при изменении двух параметров — общего количества хищников и их коэффициента таксисного ускорения.

Основным методом исследования является численный анализ. Пространственная аппроксимация задачи в частных производных производится методом конечных разностей. Интегрирование полученной системы обыкновенных дифференциальных уравнений по времени проводится методом Рунге – Кутты. Для анализа динамических режимов используются построение отображения Пуанкаре, расчет показателей Ляпунова и спектр Фурье.

Показано, что популяционные волны в предположениях модели могут возникать в результате направленных перемещений хищников. Динамика в системе качественно меняется при росте их общего количества. При малых значениях устойчив стационарный однородный режим, который сменяется автоколебаниями в виде бегущих волн. Форма волн претерпевает изменения с ростом бифуркационного параметра, ее усложнение происходит за счет увеличения числа временных колебательных мод. Большой коэффициент таксисного ускорения приводит к переходу от многочастотных к хаотическим и гиперхаотическим популяционным волнам. При большом количестве хищников реализуется стационарный режим с отсутствием жертв.

Ключевые слова: популяционные волны, бифуркации, многочастотные режимы, хаос

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 18-01-00453 А.

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2020 VOL. 12 NO. 4 P. 831–843
DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-4-831-843

Ки&М

UDC: 51-76:519.63

Population waves and their bifurcations in a model "active predator – passive prey"

V. N. Govorukhin[1,a], A. D. Zagrebneva[2,b]

[1]Southern Federal University,
8a Milchakova st., Rostov-on-Don, 344090, Russia
[2]Don State Technical University,
1 Gagarin square, Rostov-on-Don, 344000, Russia

E-mail: [a] vngovoruhin@sfedu.ru, [b] anna.zagrebneva@gmail.com

Received 01.05.2020, after completion — 26.05.2020.
Accepted for publication 27.05.2020.

Our purpose is to study the spatio-temporal population wave behavior observed in the predator-prey system. It is assumed that predators move both directionally and randomly, and prey spread only diffusely. The model does not take into account demographic processes in the predator population; it's total number is constant and is a parameter. The variables of the model are the prey and predator densities and the predator speed, which are connected by a system of three reaction – diffusion – advection equations. The system is considered on an annular range, that is the periodic conditions are set at the boundaries of the interval. We have studied the bifurcations of wave modes arising in the system when two parameters are changed — the total number of predators and their taxis acceleration coefficient.

The main research method is a numerical analysis. The spatial approximation of the problem in partial derivatives is performed by the finite difference method. Integration of the obtained system of ordinary differential equations in time is carried out by the Runge – Kutta method. The construction of the Poincare map, calculation of Lyapunov exponents, and Fourier analysis are used for a qualitative analysis of dynamic regimes.

It is shown that, population waves can arise as a result of existence of directional movement of predators. The population dynamics in the system changes qualitatively as the total predator number increases. A stationary homogeneous regime is stable at low value of parameter, then it is replaced by self-oscillations in the form of traveling waves. The waveform becomes more complicated as the bifurcation parameter increases; its complexity occurs due to an increase in the number of temporal vibrational modes. A large taxis acceleration coefficient leads to the possibility of a transition from multi-frequency to chaotic and hyperchaotic population waves. A stationary regime without preys becomes stable with a large number of predators.

Keywords: population waves, bifurcations, multi-frequency regimes, chaos

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2020, vol. 12, no. 4, pp. 831–843 (Russian).

This work was supported by RFBR, grant No. 18-01-00453 A.

Введение

Колебание численности особей в природных популяционных системах — широко распространенное явление. Популяционные волны могут носить периодический характер [Sherratt, 2001], а могут демонстрировать и сложную динамику [Bate, Hilker, 2019]. Волны реализуются в математических моделях и наблюдаются в биологических сообществах. Например, хаотические пространственно-временные волны наблюдались в популяциях рысей и зайцев на севере Канады (см. [Blasius et al., 1999]) и при распространении мотылька вредителя лиственницы в Альпах [Bjørnstad et al., 2002]. Причинами возбуждения волн в популяционных системах могут быть взаимодействия типа «хищник–жертва» [Tsyganov et al., 2004; Sun, 2016], запаздывание во времени в реагировании на различные факторы [Dong et al., 2019], инвазии [Bennett, Sherratt, 2017], таксис [Березовская, Карев, 1999; Bate, Hilker, 2019; Гиричева, 2020] и др. Обширный обзор статей по теме образования закономерных пространственных структур (популяционных волн, устойчивых стационарных и динамических неоднородных режимов в пространственно-распределенных популяциях и сообществах) представлен в [Иваницкий и др., 1994; Murray, 2002; Murray, 2003; Schweisguth, Corson, 2019]. Несмотря на большое количество работ по математическому моделированию волновых популяционных процессов, вопрос о возможных бифуркационных сценариях, приводящих к сложной динамике, и влияющих на нее факторах во многом остается открытым.

В статье исследуется математическая модель «активный хищник – пассивная жертва», которая была предложена в [Говорухин и др., 2000], развита и исследована с экологической точки зрения в [Arditi et al., 2001]. Основными положениями модели являются: наличие направленной и диффузионной скоростей перемещения хищников; линейная зависимость таксисного ускорения хищников от пространственного градиента распределения жертв; исключительно диффузионные перемещения жертв; простые (логистическая трофическая функция и линейная смертность) демографические функции у жертв. Данная модель относится к системам с кросс-диффузией, в которых волновые явления существенно отличаются от систем типа «реакция – диффузия» (см. [Цыганов и др., 2007]). Известно, что в этой математической модели возможна нетривиальная пространственно-временная динамика и реализуются сложные бифуркационные сценарии (см. [Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001]). В [Загребнева и др., 2014; Tyutyunov et al., 2019] в результате численного анализа модели на одномерном ареале (отрезке) были обнаружены периодические, квазипериодические, хаотические режимы, изучены их бифуркации.

Представленная статья продолжает исследования работ [Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001; Загребнева и др., 2014; Tyutyunov et al., 2019]. В качестве ареала обитания популяций выбрано кольцо (периодические по пространству граничные условия), которое до сих пор не рассматривалось для этой математической модели. Такие условия соответствуют популяциям, распределенным вдоль берегов озер или проживающим в определенной высотной климатической зоне в горах. Пространственно-временная популяционная динамика может существенно зависеть от выбора граничных условий. Об этом свидетельствует работа [Pal et al., 2020], в которой рассмотрена модель системы «хищник – жертва» с периодическими граничными условиями и условиями второго рода и показано, что в области неустойчивости популяционная динамика существенно отличается. В настоящей работе проводится численный анализ волновых режимов и их бифуркаций. Исследование позволит не только изучить новые популяционные волны, но и получить информацию о влиянии граничных условий на бифуркационные сценарии. Целью данной статьи является изучение возможных бифуркационных переходов в развитии популяционных волн, а не доскональное исследование происходящих перестроек. Это объясняется сложностью и многообразием бифуркаций в системе, а также мультистабильностью, которая возможна в рассматриваемой задаче. Под мультистабильностью здесь понимается сосуществование различных аттракторов при одних значениях параметров.

Математическая модель и методы исследования

Рассмотрим математическую модель «активный хищник – пассивная жертва» [Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001], которая в безразмерном виде представляет собой систему трех нелинейных дифференциальных уравнений в частных производных:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial R}{\partial t} = R(1 - R - N) + \delta_R \dfrac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \dfrac{\partial N}{\partial t} = -\dfrac{\partial NV}{\partial x} + \delta_N \dfrac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \dfrac{\partial V}{\partial t} = \kappa \dfrac{\partial R}{\partial x} + \delta_V \dfrac{\partial^2 V}{\partial x^2}. \end{cases} \tag{1}$$

Здесь x — пространственная координата, $x \in [0, L]$, t — время, $R(x, t)$ — плотность популяции жертв, $N(x, t)$ — плотность популяции хищников, $V(x, t)$ — скорость хищников, δ_R, δ_N, δ_V — коэффициенты диффузии, κ — коэффициент таксисного ускорения. Первое уравнение описывает изменение плотности жертв, причем предполагается, что жертва перемещается в пространстве случайным образом, воспроизводится согласно логистической трофической функции и погибает при встрече с хищниками. Второе уравнение моделирует пассивный перенос хищников со скоростью $V(x, t)$ и их диффузионное случайное блуждание. Последнее уравнение системы (1) определяет, что изменение скорости хищников пропорционально пространственному градиенту $R(x, t)$ и допускает случайные флуктуации.

Рассматриваемая модель возникла на основе вполне естественного предположения о пропорциональности ускорения хищника градиенту плотности жертв [Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001] и не учитывала особенности индивидуального поведения особей. Но позднее в работе [Tyutyunov et al., 2017] показано, что данная модель является частным случаем модели трофтаксиса «хищник – жертва», использующей уравнение потока популяционной плотности Пэтлока – Келлер – Сегеля [Patlak, 1953; Keller, Segel, 1971]. Модель таксиса имеет несколько обоснований, в основе которых лежит разное индивидуальное поведение особей; например, в случае бактерий это смена периодов ровного плаванья и периодов тамблинга [Patlak, 1953; Keller, Segel, 1971], в случае придонных рачков — смена периодов, когда рачок находится в толще грунта, и периодов, когда он находится в толще воды и совершает горизонтальные перемещения [Тютюнов и др., 2010].

Будем рассматривать кольцевой ареал обитания длины L, который задается периодическими по пространственной переменной граничными условиями:

$$R(x, t) = R(x + L, t), \quad N(x, t) = N(x + L, t), \quad V(x, t) = V(x + L, t). \tag{2}$$

В силу условий (2) и отсутствия демографических процессов в популяции хищников модель (1) обладает свойством консервативности. Среднее количество хищников $\langle N \rangle$ не меняется во времени, что легко доказывается:

$$\frac{d\langle N \rangle}{dt} = \frac{1}{L}\frac{d}{dt}\int\limits_0^L N(x, t)\, dx = \frac{1}{L}\left(-NV + \delta_N \frac{\partial N}{\partial x}\right)\Bigg|_{x=0,L} = 0.$$

Это означает, что величина $\langle N \rangle$ может интерпретироваться как параметр. В дальнейшем мы рассматриваем $\langle N \rangle$ в качестве основного бифуркационного параметра.

Система (1) имеет два однородных стационарных режима:

$$(R_1, N_1, V_1) = (0, \langle N \rangle, 0), \quad (R_2, N_2, V_2) = (1 - \langle N \rangle, \langle N \rangle, 0).$$

Равновесие (R_1, N_1, V_1) соответствует полному уничтожению жертв, равновесие (R_2, N_2, V_2) — сосуществованию хищников и жертв. В [Arditi et al., 2001] проведен линейный анализ устойчивости однородных режимов относительно неоднородных по пространству возмущений. Показано, что для любого $\langle N \rangle$ существует некоторое критическое значение κ_* такое, что при $\kappa > \kappa_*$ однородный режим (R_2, N_2, V_2) теряет устойчивость, и в модели реализуется пространственно-неоднородная динамика. Поиск и анализ бифуркаций таких режимов трудно поддаются аналитическому исследованию, и мы используем для этого численные методы.

Для аппроксимации задачи (1), (2) применяется метод прямых. На отрезке $[0, L]$ задается равномерная сетка с узлами, имеющими координаты $x_i = ih$, $i = 0 \ldots n$, где шаг $h = L/n$. Пространственные производные приближаются в этих узлах центральными конечными разностями второго порядка точности. В граничных узлах сетки используются условия периодичности. В работе [Загребнева и др., 2014] было показано, что для получения корректных численных результатов для системы (1) на отрезке и с близкими к рассматриваемым здесь значениями параметров достаточно 70 узлов. Такой вывод был сделан на основе сравнения результатов для аппроксимаций различной размерности, построенных методами прямых и глобальным методом Бубнова – Галёркина. В данной работе большинство расчетов выполнены для $n = 70$, а контроль результатов проводился с $n = 150$ и $n = 200$. Задача Коши для полученной в результате аппроксимации системы $3 \cdot n$ обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) решалась методом Рунге – Кутты четвертого-пятого порядка точности RKF45, с контролем точности и автоматическим выбором шага, а результаты качественного исследования проверялись с помощью метода седьмого-восьмого порядка точности.

Для каждого значения параметра расчеты проводились в два этапа. На первом решалась задача Коши на больших временах ($t > 1000$), что оказалось достаточным для установления аттракторов. При изменении параметра использовалась процедура продолжения, когда в качестве стартовой выбирается точка на аттракторе, полученном для предыдущего значения параметра. Второй этап вычислений состоял в анализе установившейся динамики и свойств аттрактора. Для этого использовались подходы качественного численного анализа динамических систем: проекций траекторий на фазовые плоскости, расчета спектра Фурье для характерных величин, построения отображения Пуанкаре, вычисления показателей Ляпунова. Показатели Ляпунова вычислялись методом, предложенным в [Wolf et al., 1985], с помощью программы [Govorukhin, 2004]. Находились семь старших показателей $\sigma_1 \geq \sigma_2 \geq \ldots \geq \sigma_7$, которых достаточно для диагностики типа поведения исследуемой динамической системы большого порядка. Вычисления проводились на временном интервале $t \in [0, 5000]$, что обеспечивало установление значений показателей до третьего знака после запятой. Программы решения задачи Коши и построения отображения Пуанкаре для аппроксимаций были реализованы на языке C++ с распараллеливанием по технологии OpenMP. Анализ и визуализация результатов расчетов, вычисление показателей Ляпунова проводились в среде Matlab.

Численное исследование популяционных волн

Проведен анализ популяционных волн в модели (1) для различных значений коэффициента κ и роста величины средней плотности популяции хищников $\langle N \rangle$. Такой выбор бифуркационных параметров обусловлен тем, что именно они в основном определяют поведение математической модели активных хищников и пассивных жертв (см. [Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001; Загребнева и др., 2014]). Остальные параметры фиксированы и имеют следующие значения: $L = 1$, $\delta_R = 0.005$, $\delta_N = 0.05$, $\delta_V = 0.0001$.

Для визуализации результатов используются величина средней плотности популяции жертв на интервале $\langle R \rangle$, величина среднего потребления жертв хищниками $\langle R\,N \rangle$, а также значения переменных в точке $x = L/4$, обозначенные $R_0(t)$, $N_0(t)$, $V_0(t)$.

При малом $\varkappa$ и умеренных значениях $0 < \langle N \rangle \ll 1$ устойчивым является пространственно-однородный стационарный режим (R_2, N_2, V_2). Увеличение $\varkappa$ приводит к потере устойчивости (R_2, N_2, V_2) относительно пространственно-неоднородных возмущений и установлению периодических режимов в виде бегущей волны при некотором $\langle N \rangle = \langle N \rangle_*$. С другой стороны, для любого $\varkappa$ существует значение $\langle N \rangle_{**}$ такое, что при $\langle N \rangle > \langle N \rangle_{**}$ из всех начальных данных реализуется стационарное распределение (R_1, N_1, V_1). При значениях $\langle N \rangle_* < \langle N \rangle < \langle N \rangle_{**}$ между этими двумя крайними ситуациями возможны различные бифуркационные переходы при изменении $\langle N \rangle$. Сложность бифуркационных сценариев зависит от величины $\varkappa$. Нами исследуется система (1) для двух значений $\varkappa$, что позволило изучить различные бифуркационные сценарии и продемонстрировать влияние на них коэффициента таксисного ускорения хищников.

Возникновение и развитие популяционной волны

Сценарий возникновения и развития популяционных волн в рассматриваемой задаче демонстрируют результаты вычислений для параметра $\varkappa = 2$. Первый бифуркационный переход при росте $\langle N \rangle$ связан с потерей устойчивости однородным стационарным распределением популяций при $\langle N \rangle = \langle N \rangle_* \approx 0.094$. В результате перехода возникает периодический режим, который существует при $0.094 \lesssim \langle N \rangle \lesssim 0.415$, его проекция на плоскость (R_0, R_0N_0) изображена на рис. 1. Автоколебательный режим имеет характер бегущей популяционной волны, перемещающейся с постоянной скоростью без изменения формы по циклическому ареалу. Динамику волны демонстрируют графики функций $R(x)$, $N(x)$ и $V(x)$ в различные моменты времени t, приведенные на рис. 2, *а*. В возникшем режиме все осредненные по интервалу величины $\langle N \rangle$, $\langle R \rangle$, $\langle V \rangle$ не меняются со временем. То есть ему соответствует точка (равновесие) на плоскости $(\langle R \rangle, \langle RN \rangle)$. Спектр показателей Ляпунова содержит одно нулевое значение (см. таблицу 1) при $\langle N \rangle = 0.103$, 0.2, 0.41, а все остальные — отрицательные, что соответствует периодическому аттрактору.

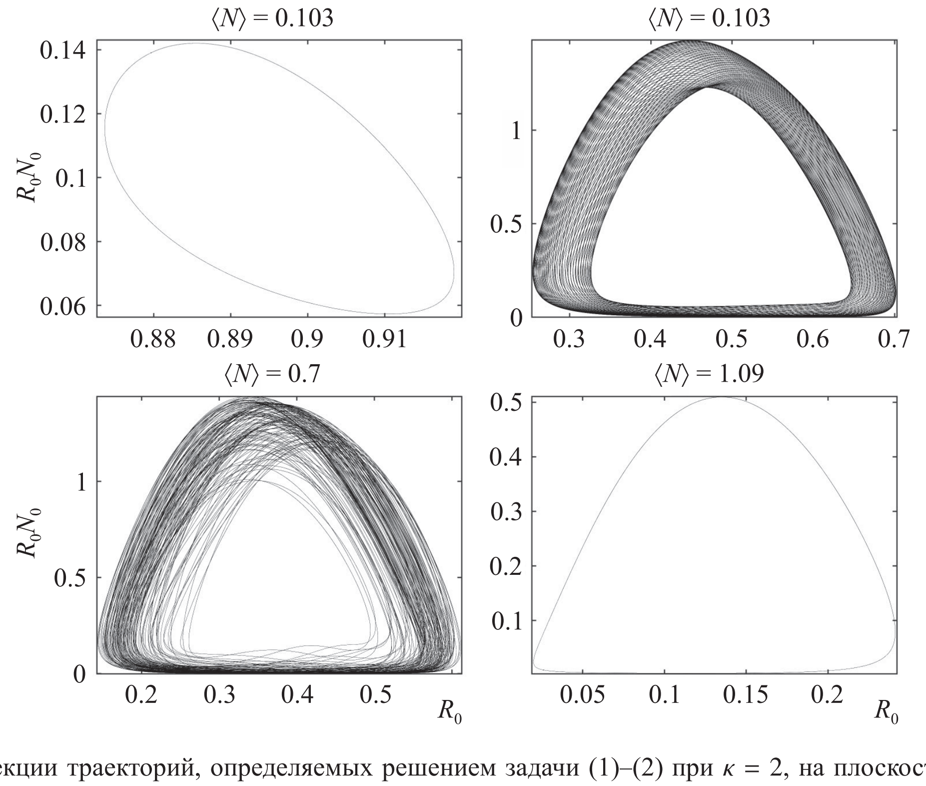

Рис. 1. Проекции траекторий, определяемых решением задачи (1)–(2) при $\varkappa = 2$, на плоскость (R_0, R_0N_0) для различных значений $\langle N \rangle$

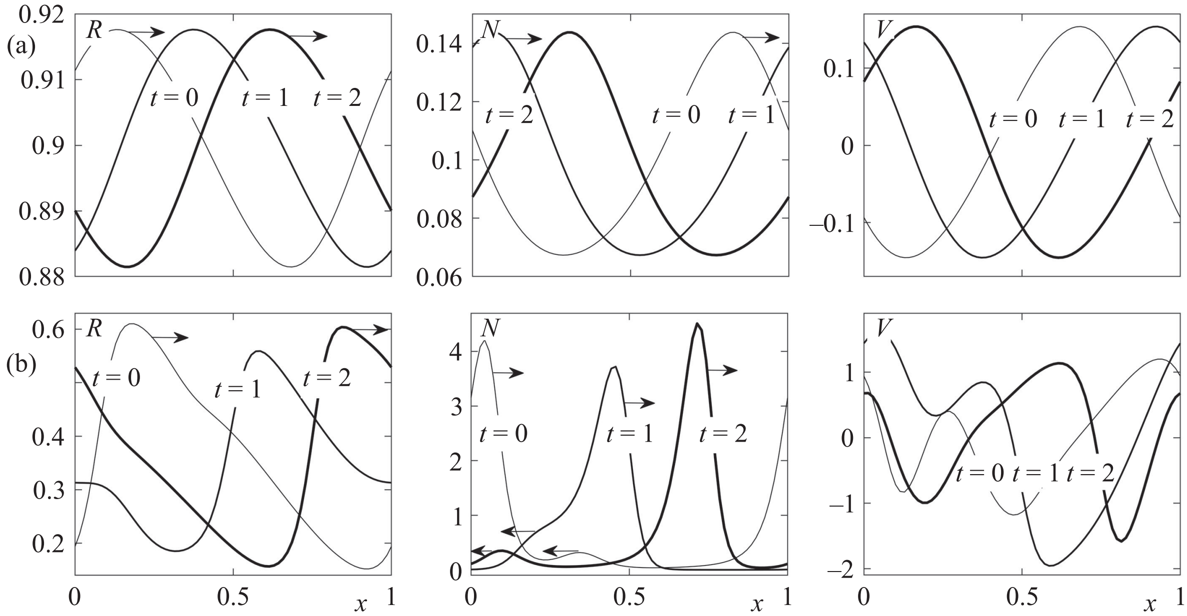

Рис. 2. Графики $R(x,t), N(x,t), V(x,t)$ (слева направо) при $\kappa = 2$ в различные моменты времени t (указаны на кривых): a) $\langle N \rangle = 0.103$; b) $\langle N \rangle = 0.7$

Таблица 1. Значения семи старших показателей Ляпунова при $\kappa = 2$, 4 и различных $\langle N \rangle$

κ	$\langle N \rangle$	σ_1	σ_2	σ_3	σ_4	σ_5	σ_6	σ_7
2	0.103	0.000	–0.014	–0.015	–0.026	–0.028	–0.055	–0.502
2	0.2	0.000	–0.014	–0.015	–0.220	–0.220	–0.434	–0.499
2	0.41	0.000	–0.006	–0.008	–0.014	–0.014	–0.061	–0.062
2	0.42	0.000	0.000	–0.013	–0.014	–0.015	–0.058	–0.059
2	0.5	0.000	0.000	–0.014	–0.014	–0.058	–0.060	–0.245
2	0.56	0.000	0.000	–0.002	–0.003	–0.013	–0.014	–0.264
2	0.57	0.000	0.000	0.000	–0.011	–0.013	–0.014	–0.263
2	0.7	0.000	0.000	0.000	–0.011	–0.011	–0.021	–0.240
4	0.2	0.000	–0.014	–0.015	–0.044	–0.046	–0.054	–0.055
4	0.26	0.000	0.000	0.000	–0.010	–0.010	–0.025	–0.1375
4	0.4	0.000	0.000	–0.011	–0.012	–0.037	–0.038	–0.124
4	0.5	0.000	0.000	–0.009	–0.009	–0.022	–0.067	–0.068
4	0.502	0.071	0.001	0.000	–0.013	–0.014	–0.025	–0.087
4	0.51	0.075	0.005	0.000	–0.003	–0.010	–0.011	–0.074
4	0.6	0.100	0.016	0.000	–0.004	–0.011	–0.012	–0.052
4	0.7	0.120	0.038	0.000	0.000	–0.010	–0.010	–0.046

При $\langle N \rangle \approx 0.415$ бегущая волна усложняется в результате второго бифуркационного перехода. При этом значении параметра периодический режим теряет устойчивость, и возникает дополнительная частота автоколебаний. То есть в фазовом пространстве в окрестности периодического режима возникает двухчастотный режим (двумерный тор). В осредненных переменных $(\langle R \rangle, \langle R\,N \rangle)$ этому режиму соответствует замкнутая кривая. В спектре показателей Ляпунова имеется два старших нулевых показателя (см. таблицу 1) для $\langle N \rangle = 0.42$, 0.5, 0.56. Пример траектории, соответствующей двухчастотному режиму при $\langle N \rangle = 0.56$, дан на рис. 1.

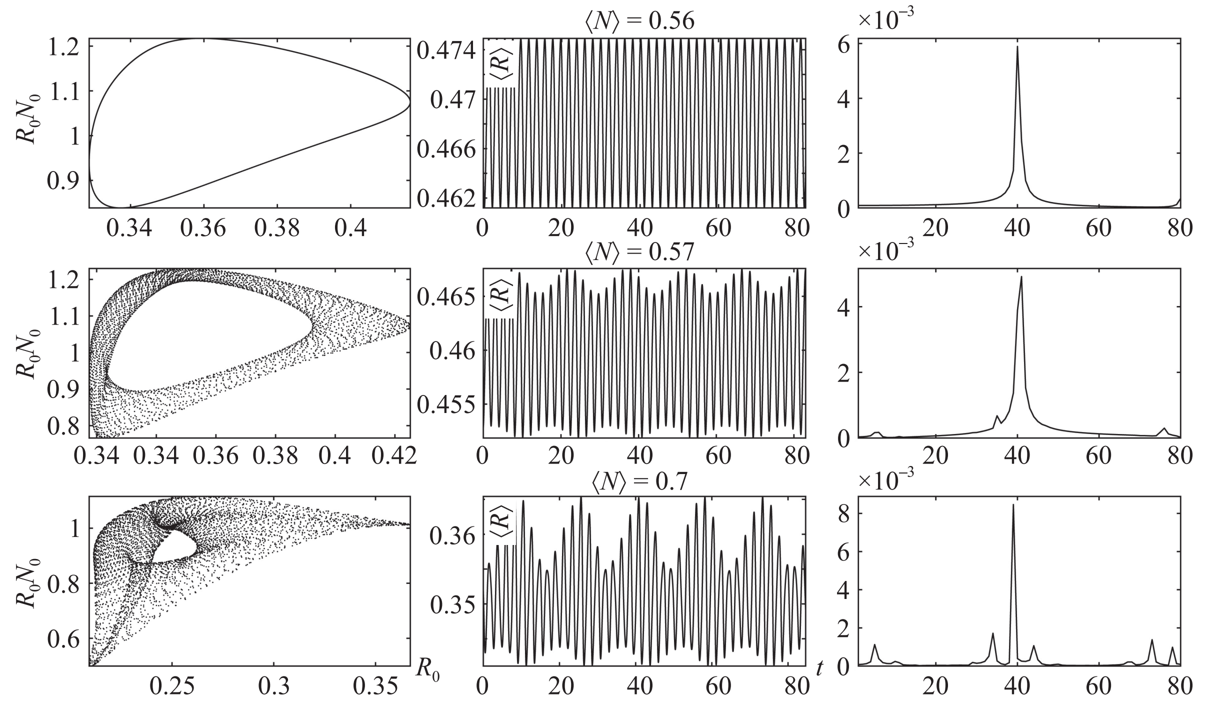

Рис. 3. Отображение Пуанкаре (левый столбец рисунка), зависимость осредненной численности популяции жертв $\langle R\rangle$ от t (центральный столбец) и спектр мощности Фурье величины $\langle R\rangle$ при $\kappa = 2$ для различных значений $\langle N\rangle$

Для анализа дальнейших бифуркационных переходов исследовались отображение Пуанкаре, определяемое секущей гиперплоскостью $N\left(\dfrac{L}{7}\right) = \langle N\rangle$, и изменения в спектре Фурье для величины $\langle R\rangle$ на временном интервале $t \in [0, 100]$. Для режима при $\langle N\rangle = 0.56$ эти характеристики приведены на рис. 3 в верхней части. Видно, что в сечении Пуанкаре возникает замкнутая кривая, график осредненной по пространству величины жертв периодичен, а в спектре Фурье выделяется один пик. Все эти факты, вместе с величиной показателей Ляпунова, показывают, что при данном значении параметра в системе реализуется двухчастотный аттрактор.

Когда $\langle N\rangle \approx 0.562$, происходит следующая бифуркация — смена двухчастотного режима трехчастотным. При переходе через данное значение параметра в спектре показателей Ляпунова появляется третий нулевой показатель (см. таблицу 1, $\kappa = 2, \langle N\rangle = 0.57$), в спектре Фурье возникают дополнительные пики, а отображение Пуанкаре «размывается» (см. рис. 3 для $\langle N\rangle = 0.57$). График зависимости величины $\langle R\rangle$ от t носит квазипериодический характер. Перечисленные факты указывают на то, что в исходной системе устанавливается трехчастотный квазипериодический аттрактор. Бегущая популяционная волна, соответствующая данному аттрактору, для различных моментов времени изображена на рис. 2, *b*.

Дальнейший рост $\langle N\rangle$ приводит к развитию трехчастотного режима (см. рис. 3). Затем происходит описанная выше последовательность бифуркаций, но в обратном порядке: трехчастотный режим → двухчастотный режим → периодический аттрактор, а при $\langle N\rangle > \langle N\rangle_{**} \approx 1.195$ устанавливается стационарное распределение (R_1, N_1, V_1) с отсутствием жертв.

Переход к гиперхаосу

При большем коэффициенте таксисного ускорения бифуркационные сценарии изменения популяционных волн при росте параметра $\langle N\rangle$ (среднего по интервалу количества хищников) существенно усложняются. Начальный этап (при малых количествах хищников) аналогичен случаю $\kappa = 2$: когда $\langle N\rangle \ll 1$, устойчив стационарный режим (R_2, N_2, V_2), при $\langle N\rangle = \langle N\rangle_* \approx 0.07$ стационарное распределение теряет устойчивость, рождается периодический режим. У периодического режима старший показатель Ляпунова равен нулю, и ему соответствует бегущая популяционная волна с постоянным распределением в движущейся системе координат. Этот режим устойчив на интервале изменения параметра $0.07 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 0.216$. Бифуркации возникновения/исчезновения частот колебаний относительно t (прямые и обратные) происходят и при дальнейшем росте параметра $\langle N\rangle \in [0.255, 0.45]$: в динамике возникает дополнительная частота, устанавливается двухчастотный аттрактор при $0.216 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 0.255$, затем трехчастотный режим при $0.256 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 0.268$, двухчастотный режим при $0.269 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 0.451$, трехчастотный режим при $0.452 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 0.499$ (см. спектры показателей Ляпунова в таблице 1).

Последующее увеличение $\langle N\rangle$ приводит к переходу от регулярных к гиперхаотическим колебаниям. При $\langle N\rangle = 0.5$ устанавливается двухчастотный режим со сложной геометрией, имеющий два нулевых старших показателей Ляпунова (см. таблицу 1). На рис. 4 изображено отображение Пуанкаре этого аттрактора, где видно, что в сечении формируется сложная кривая. Можно предположить, что такая структура является следствием резонанса на трехмерном инвариантном торе. При малом увеличении $\langle N\rangle$ двумерный тор распадается, и в его окрестности формируется гиперхаотический аттрактор, который существует на интервале $0.502 \lesssim \langle N\rangle \lesssim 1.07$. Подтвержде-

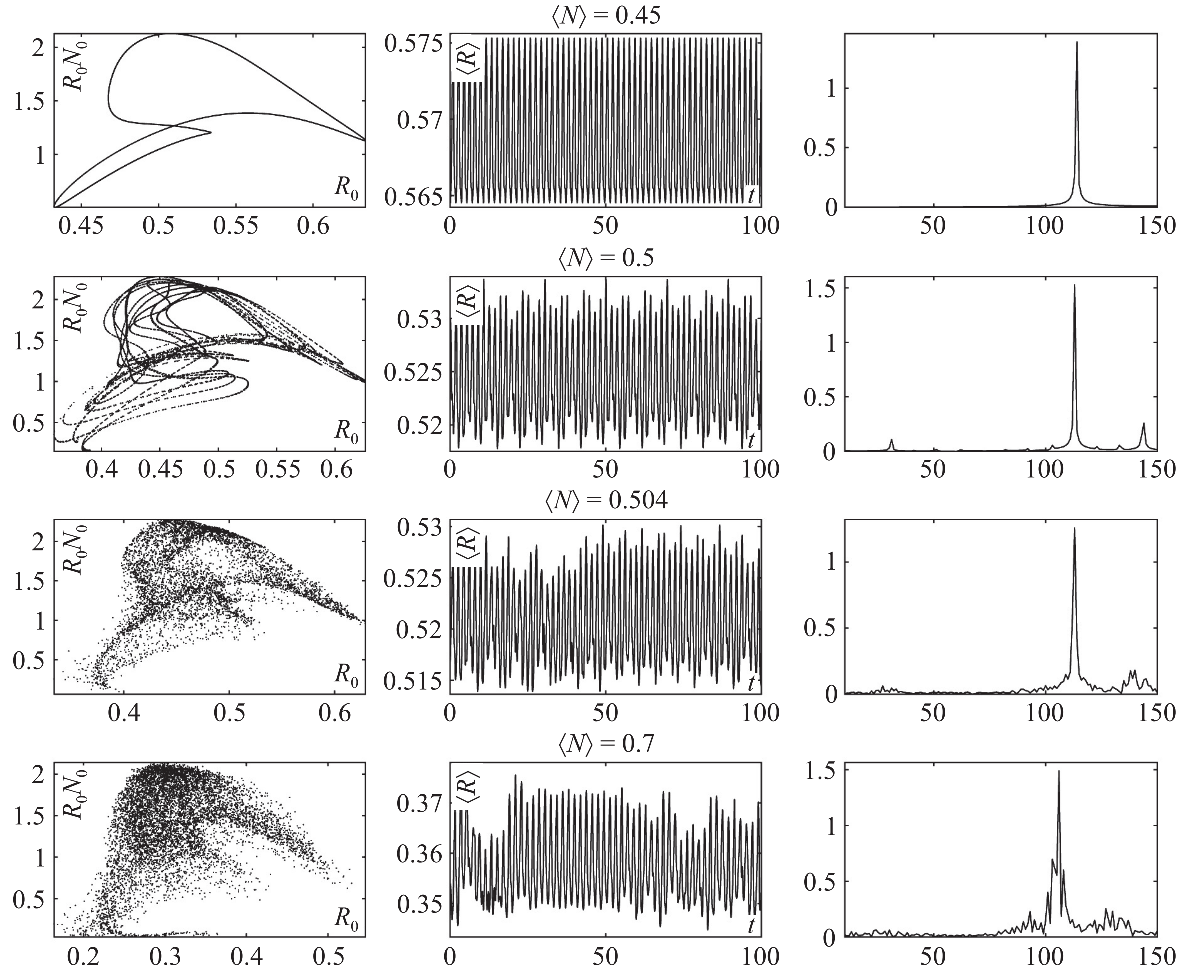

Рис. 4. Отображение Пуанкаре (левый столбец рисунков), зависимость осредненной численности популяции жертв $\langle R\rangle$ от t (центральный столбец) и спектр мощности Фурье величины $\langle R\rangle$ при $\kappa = 4$ для различных значений $\langle N\rangle$

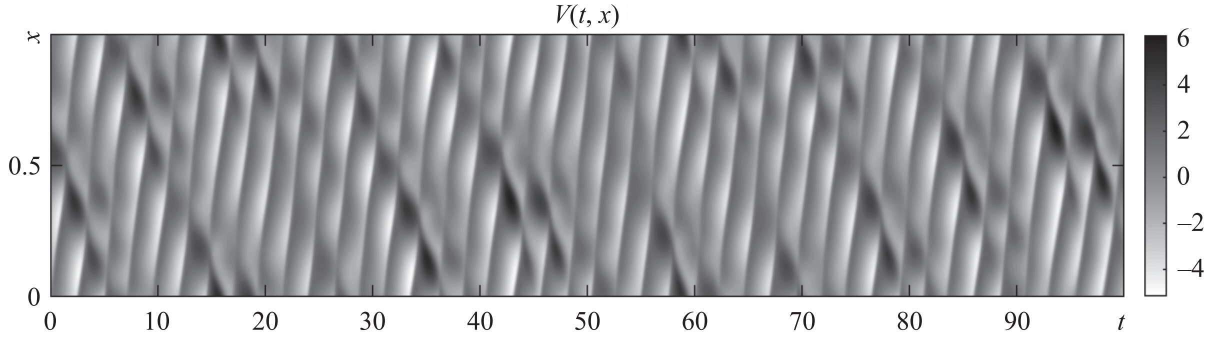

Рис. 5. Гиперхаотическая динамика переменной $V(t, x)$ при $\kappa = 4$, $\langle N \rangle = 0.7$

нием гиперхаотичности аттрактора являются наличие двух положительных показателей Ляпунова (таблица 1) и непрерывность спектра мощности Фурье (рис. 4). Во многом переход к хаосу напоминает сценарий Рюэля – Такенса [Ruelle, Takens, 1971]: после нескольких бифуркаций Хопфа и рождения трехмерного инвариантного тора возникает «резонансный цикл» и происходит сложная перестройка инвариантного множества, в результате которой возникает хаотический режим. На рис. 5 изображена динамика переменной $V(x, t)$ при гиперхаотическом режиме функционирования популяции. Видно, что изменение $V(x, t)$ определяется взаимодействующими волнами с различными несоизмеримыми частотами и амплитудами. Дальнейший рост параметра приводит к цепочке обратных бифуркаций: гиперхаос $\to$ трехмерный тор $\to$ двухмерный тор $\to$ $\to$ периодический режим $\to$ устойчивое равновесие (R_1, N_1, V_1) при $\langle N \rangle > \langle N \rangle_{**} = 1.25$.

Обсуждение и заключение

В статье проведено исследование математической модели «активный хищник – пассивная жертва» на кольцевом ареале обитания без учета демографических процессов у хищников. Как и в случае одномерного замкнутого ареала, рассмотренного в [Говорухин и др., 2000; Загребнева и др., 2014; Tyutyunov et al., 2019], система демонстрирует сложные и разнообразные бифуркационные сценарии. Однако характер бифуркаций, приводящих к усложнению популяционных волн, в случае кольцевого ареала существенно отличается от случая отрезка. Типичным переходом здесь является нарастание/уменьшение количества независимых частот в динамике, что приводит к возникновению/исчезновению периодических, двух- и трехчастотных квазипериодических аттракторов. Для области же в виде отрезка типичными оказывались бифуркации (прямые и обратные) удвоения периода и ответвления двумерного тора от периодического режима. В обоих случаях возможна хаотизация динамики, но характер хаоса и пути к нему различны: на отрезке это каскад удвоений периода, а на кольцевом ареале хаос возникает при распаде сложного двумерного тора. Для замкнутого ареала в спектре Ляпунова существует один положительный показатель, а для кольца их два. То есть в рассмотренном в данной статье случае динамика является гиперхаотичной, т. е. более непредсказуемой. Детали бифуркации перехода к гиперхаосу не до конца ясны, но можно предположить, что она происходит в результате резонансного распада трехмерного тора. Таким образом, можно сделать вывод о том, что граничные условия в значительной степени определяют бифуркационную картину в математической модели (1).

Модель исследована не только с точки зрения происходящих в порождаемой ей динамической системе бифуркаций. Изучены сценарии формирования и развития пространственно-временных волн в модели при изменении двух параметров — общего количества хищников и коэффициента их таксисного ускорения. Во всех нестационарных случаях популяционная динамика представляет собой автоволновой процесс, наблюдаются бегущие волны, волны с изменяющейся по времени амплитудой, расщепляющиеся и взаимодействующие между собой волны. Периодический режим представляет собой бегущую по кольцу с постоянной скоростью волну с неизменным распределением величин в подвижной системе координат. При возникновении новых частот ведущая (постоянная) частота сохраняется, но образуются дополнительные волны, и динамика является их комбинацией.

В последнее время огромное внимание уделяется исследованию особенностей синхронизации и десинхронизации в пространственно-распределенных популяционных системах [Кулаков и др., 2019; Фрисман и др., 2019]. В рассматриваемой системе для периодических режимов можно наблюдать синхронизацию между колебаниями численности хищников и жертвы в разных точках кольцевого ареала. Для квазипериодических и хаотических режимов общего ритма функционирования системы не обнаруживается.

В модели наблюдается структурообразование — в некоторых областях пространства значительно повышается численность популяции хищников и образуются перемещающиеся в пространстве группы. Подобное стаеобразование обусловлено не стадным инстинктом, а явлением таксиса — ускорение хищника пропорционально градиенту плотности жертв.

Результаты представленного здесь исследования продемонстрировали сложность динамики, обусловленной наличием направленной скорости перемещения хищников, которая определяется зависимостью их ускорения от градиента жертв. Такое достаточно простое предположение приводит к большому разнообразию бифуркационных переходов, механизмы многих из которых еще не совсем ясны и требуют дальнейших исследований.

Список литературы (References)

Березовская Ф. С., Карев Г. П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физических наук. — 1999. — Т. 169. — 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.* Bifurkatsii begushchikh voln v populyatsionnykh modelyakh s taksisom // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 1999. — Vol. 169. — P. 1011–1024.)

Гиричева Е. Е. Анализ неустойчивости системы «хищник – жертва», вызванной таксисом, на примере модели сообщества планктона // Компьютерные исследования и моделирование. — 2020. — Т. 12, № 1. — С. 185–199.

Giricheva E. E. Analiz neustoichivosti sistemy “khishchnik – zhertva”, vyzvannoi taksisom, na primere modeli soobshchestva planktona [Analysis of taxis-driven instability of a predator–prey system through the plankton community model] // Computer Research and Modeling. — 2020. — Vol. 12, No. 1. — P. 185–199 (in Russian).

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. (Original Russian paper: *Govorukhin V. N., Morgulis A. B., Tyutyunov Yu. V.* Medlennyi taksis v modeli khishchnik – zhertva // Dokl. RAN. — 2000. — Vol. 372, No. 6. — P. 730–732.)

Загребнева А. Д., Говорухин В. Н., Сурков Ф. А. Бифуркации в модели активный хищник – пассивная жертва // Известия вузов. ПНД. — 2014. — Т. 22, № 3. — С. 94–106.

Zagrebneva A. D., Govorukhin V. N., Surkov Ph. A. Bifurkatsii v modeli aktivnyi khishchnik – passivnaya zhertva [Bifurcations in active predator – passive prey model] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2014. — Vol. 22, No. 3. — P. 94–106 (in Russian).

Иваницкий Г. Р., Медвинский А. Б., Цыганов М. А. От динамики популяционных автоволн, формируемых живыми клетками, к нейроинформатике // Успехи физических наук. — 1994. — Т. 164, № 10. — С. 1041–1072.

Ivanitskii G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A. From the dynamics of population autowaves generated by living cells to neuroinformatics // Physics-Uspekhi. — 1994. — Vol. 37, No. 10. — P. 961–989. (Original Russian paper: *Ivanitskii G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A.* Ot dinamiki populyatsionnykh avtovoln, formiruemykh zhivymi kletkami, k neiroinformatike // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 1994. — Vol. 164, No. 10. — P. 1041–1072.)

Кулаков М. П., Курилова Е. В., Фрисман Е. Я. Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник – жертва», связанных миграциями хищника // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 2. — С. 588–611.

Kulakov M. P., Kurilova E. V., Frisman E. Ya. Sinkhronizatsiya, tonicheskaya i pachechnaya dinamika v modeli dvukh soobshchestv "khishchnik – zhertva", svyazannykh migratsiyami khishchnika [Synchronization and Bursting Activity in the Model for Two Predator-Prey Systems Coupled By Predator Migration] // Matematicheskaya biologiya i bioinformatika [Math. Biol. and Bioinformatics]. — 2019. — Vol. 14, No. 2. — P. 588–611 (in Russian).

Тютюнов Ю. В., Загребнева А. Д., Сурков Ф. А., Азовский А. И. Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями // Океанология. — 2010. — Т. 50, № 1. — С. 72–81.

Tyutyunov Yu. V., Zagrebneva A. D., Surkov F. A., Azovsky A. I. Modeling of the population density flow for periodically migrating organisms // Oceanology. — 2010. — Vol. 50, No. 1. — P. 67–76. (Original Russian paper: *Tyutyunov Yu. V., Zagrebneva A. D., Surkov F. A., Azovskii A. I.* Modelirovanie potoka populyatsionnoi plotnosti organizmov s periodicheskimi migratsiyami // Okeanologiya. — 2010. — Vol. 50, No. 1. — P. 72–81.)

Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.

Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P. Osnovnye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovanii dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeistvuyushchikh populyatsii [The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // Computer Research and Modeling. — 2019. — Vol. 11, No. 1. — P. 119–151 (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 физических наук. — 2007. — Т. 177, № 3. — С. 275–300.

Tsyganov M. A., Biktashev V. N., Brindli J., Holden A. V., Ivanitskii 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. (Original Russian paper: *Tsyganov M. A., Biktashev V. N., Brindli Dzh., Kholden A. V., Ivanitskii G. R.* Volny v kross-diffuzionnykh sistemakh — osobyi klass nelineinykh voln // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 2007. — Vol. 177, No. 3. — P. 275-–300.)

Arditi R., Tuytyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // Theoretical Population Biology. — 2001. — Vol. 59. — P. 207–221.

Bate A. M., Hilker F. M. Preytaxis and Travelling Waves in an Eco-epidemiological Model // Bulletin of Mathematical Biology. — 2019. — Vol. 81, No. 4. — P. 995–1030.

Bennett J. J. R., Sherratt J. A. Periodic traveling waves generated by invasion in cyclic predator-prey systems: The effect of unequal dispersal // SIAM Journal on Applied Mathematics. — 2017. — Vol. 77, No. 6. — P. 2136–2155.

Bjørnstad O. N., Peltonen M., Liebhold A. M., Baltensweiler W. Waves of larch budmoth outbreaks in the European alps // Science. — 2002. — Vol. 298, No. 5595. — P. 1020–1023.

Blasius B., Huppert A., Stone L. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems // Nature. — 1999. — Vol. 399, No. 6734. — P. 354–359.

Dong F.-D., Li W.-T., Zhang G.-B. Invasion traveling wave solutions of a predator-prey model with nonlocal dispersal // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. — 2019. — Vol. 79, No. 104926.

Govorukhin V. Calculation Lyapunov exponents for ODE. Дата обращения: 29.04.2020 // https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/4628-calculation-lyapunov-exponents-for-ode

Keller E. F., Segel L. A. Model for chemotaxis // Journal of theoretical biology. — 1971. — Vol. 30, No. 2. — P. 225–234.

Murray J. D. Mathematical Biology. — NY: Springer New York, 2002. — Vol. 17. — 551 p.

Murray J. D. Mathematical Biology. — NY: Springer New York, 2003. — Vol. 18. — 814 p.

Pal S., Banerjee M., Ghorai S. Effects of boundary conditions on pattern formation in a nonlocal prey–predator model // Applied Mathematical Modelling. — 2020. — Vol. 79. — P. 809–823.

Patlak C. S. Random walk with persistence and external bias // The bulletin of mathematical biophysics. — 1953. — Vol. 15, No. 3. — P. 311–338.

Ruelle D., Takens F. On the nature of turbulence // Les rencontres physiciens-mathematiciens. — 1971. — Vol. 12. — P. 1–4.

Schweisguth F., Corson F. Self-organization in pattern formation // Dev. Cell. — 2019. — Vol. 49, No. 5. — P. 659–677.

Sherratt J. A. Periodic travelling waves in cyclic predator-prey systems // Ecology Letters. — 2001. — Vol. 4, No. 1. — P. 30–37.

Sun G.-Q. Mathematical modeling of population dynamics with Allee effect // Nonlinear Dynamics. — 2016. — Vol. 85, No. 1. — P. 1–12.

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, No. 1-2. — P. 18–33.

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

Tyutyunov Yu. V., Zagrebneva A. D., Govorukhin V. N., Titova L. I. Numerical study of bifurcations occurring at fast time-scale in a predator–prey model with inertial prey–taxis. In: F. Berezovskaya, B. Toni (Eds.) “Advance Mathematical Method in Biosciences and Applications” // STEAM-H: Science, Technology, Engineering, Agriculture, Mathematics & Health. — 2019. — P. 221–239.

Wolf A., Swift J. B., Swinney H. L., Vastano J. A. Determining Lyapunov exponents from a time series // Physica D: Nonlinear Phenomena. — 1985. — Vol. 16, No. 3. — P. 285–317.