

УДК 519.63

DOI: 10.22363/2413-3639-2023-69-2-237-249

EDN: ANBXXKV

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ИДЕАЛЬНОГО СВОБОДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В СИСТЕМЕ ХИЩНИК—ЖЕРТВА

П. А. ЗЕЛЕНЧУК, В. Г. ЦИБУЛИН

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

Аннотация. Рассматривается система уравнений реакции—диффузии—адвекции, описывающая эволюцию пространственных распределений антагонистических популяций с учетом направленной миграции. Для модели хищник—жертва с учетом многофакторного таксиса введено понятие идеального свободного распределения (ИСР). Найденны условия на параметры, при которых существуют явные стационарные решения с ненулевыми плотностями обоих видов. Для анализа решений при нарушении условий на коэффициенты, обеспечивающих ИСР, применяется численный подход на основе дискретизации со смещенными сетками. Построены асимптотические разложения решений для неоднородного одномерного ареала и представлены результаты вычислительного эксперимента при нарушении соотношений ИСР.

Ключевые слова: математическая экология, идеальное свободное распределение, уравнения реакции—диффузии—адвекции, хищник—жертва.

Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности и финансирование. Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФИ, грант № 23-21-00221.

Для цитирования: П. А. Зеленчук, В. Г. Цибулин. Математическая модель идеального свободного распределения в системе хищник—жертва // *Соврем. мат. Фундам. направл.* 2023. Т. 69, № 2. С. 237–249. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2023-69-2-237-249>

ВВЕДЕНИЕ

Система «хищник—жертва» — одна из базовых моделей математической биологии [1, 5, 8], позволяющая исследовать динамику взаимодействующих популяций и оценивать возможность их совместного существования на рассматриваемом ареале. К настоящему времени наиболее актуальными проблемами являются моделирование пространственного распределения хищников и жертв, анализ диффузионно-адвективных процессов.

Пространственно-временная динамика системы «хищник—жертва» описывается нелинейными дифференциальными уравнениями в частных производных [5, 7, 20]. Подход на основе уравнений реакции—диффузии—адвекции дает возможность учитывать локальное взаимодействие популяций, анализировать поведенческие стратегии видов и их эволюционную устойчивость [9, 10, 16, 19]. Одна из задач такого анализа, приобретающая особую важность в вопросах прогнозирования и биологического контроля, состоит в поиске стратегий поведения, которые обеспечивают максимальную приспособленность видов к окружающей среде обитания.

Идеальное свободное распределение (ИСР) является одной из таких стратегий [21], обеспечивающей ряд конкурентных преимуществ в борьбе за существование [18]. Введенная как теоретико-игровая концепция [22], ИСР изначально рассматривала один вид, особи которого имеют полное представление о среде обитания и могут свободно перемещаться в любую ее точку. Позже ИСР с учетом локальной динамики популяций была распространена на среду с двумя конкурирующими видами, а затем и на случай нескольких видов, находящихся во взаимодействии «хищник—жертва» [24, 26].

Для биологических систем, описываемых уравнениями реакции—диффузии—адвекции, концепция ИСР рассматривалась рядом исследователей [13, 15, 17, 18]. Авторы работы [16], определив ИСР как размещение особей популяции, пропорциональное емкости среды обитания (количеству доступного ресурса), показали, что эта концепция является необходимым и часто достаточным условием эволюционно устойчивой стратегии для диффузионно-адвективных моделей. Распространение понятия идеального свободного распределения на систему «хищник—жертва» в случае пространственной неоднородности среды обитания при многофакторном таксисе проведено в [4].

В данной работе рассматривается вопрос о построении математической модели «хищник—жертва» на основе уравнений реакции—диффузии—адвекции, обеспечивающей ИСР на неоднородном ареале в случае различных законов роста жертвы при многофакторном таксисе обоих видов. На основе асимптотических разложений и численного метода решения начально-краевой задачи анализируется отклонение распределений видов от ИСР при вариациях параметров модели.

1. ИДЕАЛЬНОЕ СВОБОДНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

В общем случае модель на основе уравнений реакции—диффузии—адвекции с учетом многофакторного таксиса [2] и произвольным функциональным откликом хищника $g(u, v)$ [9] представляема в виде:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -q_1' + ua_1f_n(u) - b_1vg(u, v), & q_1 &= -k_1u' + u\varphi_1', \\ \dot{v} &= -q_2' - a_2v + b_2vg(u, v), & q_2 &= -k_2v' + v\varphi_2', \end{aligned} \quad (1.1)$$

где $u(x, t)$ и $v(x, t)$ — плотности популяций жертвы и хищника соответственно, точка означает производную по времени, а штрих — производную по x . Положительные коэффициенты a_i, b_i характеризуют прирост и убыль видов при локальном взаимодействии. В потоковых слагаемых q_i коэффициенты k_1, k_2 отвечают за диффузию, а функции φ_i за таксис. Рост популяции жертвы определяется степенной функцией:

$$f_n(u) = u^n \left(1 - \frac{u}{p} \right), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (1.2)$$

где $p(x)$ — ресурс жертвы. Функция $f_n(u)$ при $n = 0$ соответствует логистическому, а при $n = 1$ гиперболическому закону роста. В [4] отмечено, что зависимость ресурса жертвы от пространственной переменной должна учитываться при формулировании соотношений функционального отклика и функции роста жертвы, описывающих локальное взаимодействие хищника и жертвы. В [10, 12, 23] был проведен анализ функций локального взаимодействия для уравнений реакции—диффузии—адвекции при моделировании динамики хищников и жертв в случае неоднородного ареала.

Система (1.1) дополняется начальными условиями

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x) \quad (1.3)$$

и одним из видов граничных условий.

Будем называть распределение видов в системе «хищник—жертва» *ИСР-подобным*, если плотности жертвы и хищника пропорциональны функции ресурса. Пример такого распределения для ареала $\Omega = [0, 1]$ с условиями периодичности

$$u(0, t) = u(1, t), \quad v(0, t) = v(1, t), \quad q_1(0, t) = q_1(1, t), \quad q_2(0, t) = q_2(1, t) \quad (1.4)$$

построен в [4]. Рассматривался гиперболический закон роста жертвы ($n = 1$), классический функциональный отклик Лотки—Вольтерры $g(u, v) = u$ и функции, характеризующие таксис,

$$\varphi_1 = \alpha_1 \ln p - \beta_1 \ln v, \quad \varphi_2 = \beta_2 \ln u. \quad (1.5)$$

При выполнении условия на параметры

$$k_1 = \alpha_1 - \beta_1, \quad k_2 = \beta_2 \quad (1.6)$$

нетривиальное ИСР-решение имеет вид:

$$u = \frac{\eta_2 p(x)}{\mu_2}, \quad v = \frac{\eta_1 \eta_2}{\mu_1 \mu_2} \left(1 - \frac{\eta_2}{\mu_2}\right) p(x), \quad a_1 = \eta_1, \quad b_1 = \mu_1, \quad b_2 = \frac{\mu_2}{p(x)}, \quad a_2 = \eta_2. \quad (1.7)$$

При отсутствии хищника и нулевых потоках ($q_1 = 0, q_2 = 0$) из выражения (1.7) для жертвы получается решение, которое соответствует концепции ИСР в ее первоначальной постановке для одного вида, т. е. распределение вида отвечает функции плотности ресурса или емкости ареала, как показано на рис. 1 (а).

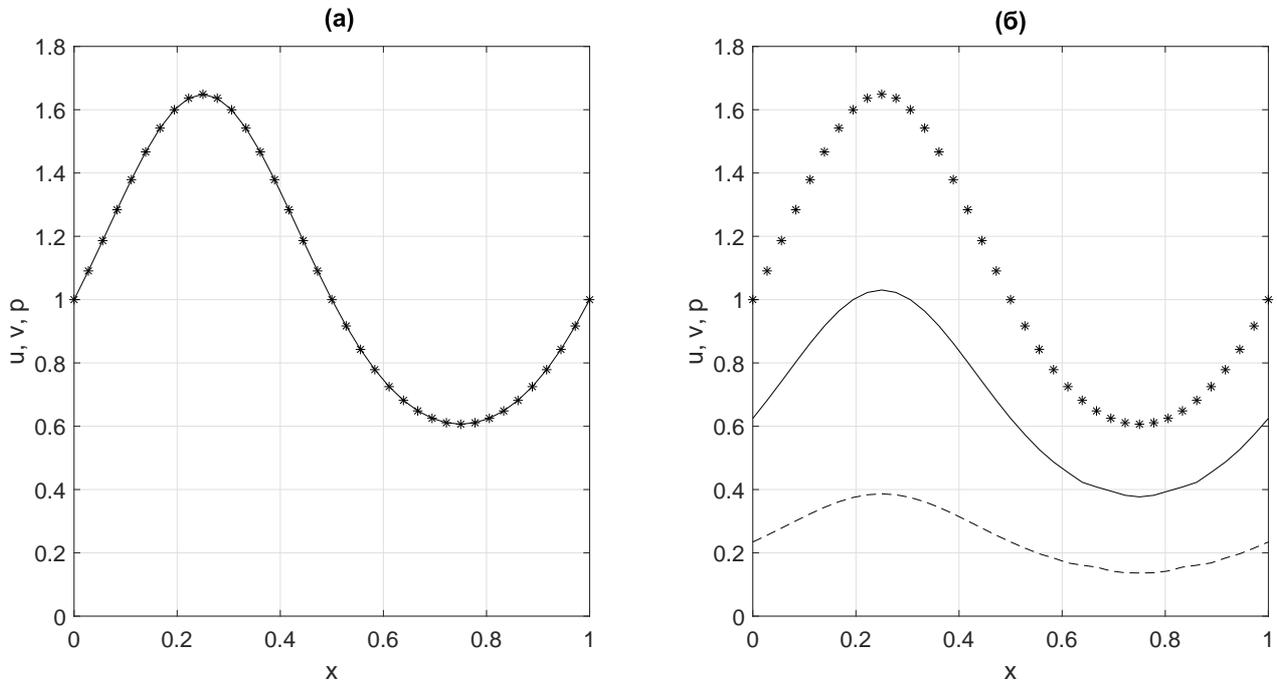


Рис. 1. Распределение популяций в отсутствие потоков при неоднородном ресурсе (звездочки), (а) — жертва (сплошная кривая) без хищника, (б) — жертва и хищник (штриховая); $\mu_1 = 5, \mu_2 = 8, \eta_1 = \eta_2 = 5, p(x) = \exp\left(\frac{1}{2} \sin 2\pi x\right)$

FIG. 1. Distribution of populations in the absence of flows with a nonhomogeneous resource (asterisks), (а) — prey (solid curve) without predator, (б) — prey and predator (dashed line); $\mu_1 = 5, \mu_2 = 8, \eta_1 = \eta_2 = 5, p(x) = \exp\left(\frac{1}{2} \sin 2\pi x\right)$

Это решение устанавливается также для начально-краевой задачи полной системы, если коэффициент смертности хищника η_2 превосходит критическое значение. При коэффициенте смертности хищника η_2 ниже критического значения формируются ненулевые распределения видов, как показано на рис. 1 (б).

Отметим, что исследования с учетом многофакторного таксиса достаточно редки [2, 25]. Обычно для жертв в случае неоднородного ареала предполагается направленная миграция вследствие неравномерности распределения ресурса $p(x)$. Для хищника естественно рассматривать таксис

на жертву. Например, в [14] используется линейная зависимость от ресурса и взаимодействующих видов

$$\begin{aligned} q_1 &= -k_1 u' + u \varphi_1', & \varphi_1 &= \alpha p(x) + \beta_{11} u + \beta_{12} v, \\ q_2 &= -k_2 v' + v \varphi_2', & \varphi_2 &= \beta_{21} u + \beta_{22} v. \end{aligned}$$

Здесь коэффициент направленной миграции на ресурс α положителен, а регулирующие межвидовой таксис коэффициенты β_{ij} могут быть нулевыми или различных знаков.

Исследуем вопрос о построении математической модели системы хищник—жертва с многофакторным таксисом, отвечающей ИСР при функциональном отклике Лотки—Вольтерры и различных законах роста жертвы. Будем учитывать также внутривидовой и межвидовой таксисы, отвечающие за направленное движение вследствие неравномерности распределения популяций:

$$\dot{u} = -q_1' + u [a_1 f_n(u) - b_1 v], \quad q_1 = -k_1 u' + \alpha u (\ln p)' - \beta_{11} u (\ln v)' - \beta_{12} u (\ln u)', \quad (1.8)$$

$$\dot{v} = -q_2' + v [-a_2 + b_2 u], \quad q_2 = -k_2 v' + \beta_{21} v (\ln u)' - \beta_{22} v (\ln v)'. \quad (1.9)$$

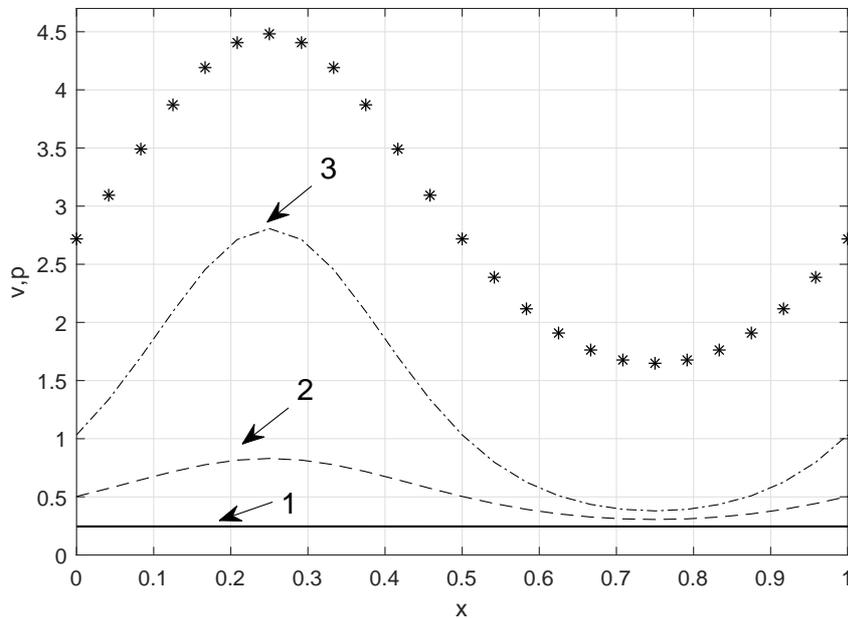


Рис. 2. Распределение хищника при $n = 0$ (кривая 1), $n = 1$ (2) и $n = 2$ (3) в сравнении с ресурсом жертвы $p(x)$ (звездочки); $\mu_1 = 5$, $\mu_2 = 8$, $\eta_1 = \eta_2 = 5$, $p(x) = \exp\left(\frac{1}{2} \sin 2\pi x\right)$

FIG. 2. Predator distribution for $n = 0$ (curve 1), $n = 1$ (2), and $n = 2$ (3) compared with the prey resource $p(x)$ (asterisks); $\mu_1 = 5$, $\mu_2 = 8$, $\eta_1 = \eta_2 = 5$, $p(x) = \exp\left(\frac{1}{2} \sin 2\pi x\right)$

Для системы (1.8)–(1.9) без диффузии и таксиса ($q_1 = q_2 = 0$)

$$\dot{u} = u [a_1 f_n(u) - b_1 v], \quad \dot{v} = v [-a_2 + b_2 u] \quad (1.10)$$

справедливо следующее утверждение.

Теорема 1.1. Для показателя степени в функции роста жертвы $n > 0$ система (1.10) имеет нетривиальное стационарное решение, отвечающее ИСР для двух видов,

$$u = \lambda p(x), \quad v_n = \lambda^n \mu (1 - \lambda) p(x), \quad (1.11)$$

при следующих условиях на коэффициенты:

$$a_1 = \frac{\mu}{p^n(x)}, \quad b_1 = b_2 = \frac{1}{p(x)}, \quad a_2 = \lambda. \quad (1.12)$$

Доказательство. Доказательство получается прямой подстановкой (1.1) и (1.12) в (1.10) с учетом стационарности решения. \square

Полученное решение (1.11) соответствует ИСР, поскольку оба вида пропорциональны ресурсу $p(x)$ и не зависят от $n > 0$. При $n = 0$ распределение хищника из (1.7) не зависит от ресурса $p(x)$, а при $n = 2$ пропорционально квадрату ресурса (рис. 2).

Рассмотрим полную систему (1.8)-(1.9) на ареале $\Omega \in [0, 1]$ с условиями периодичности (1.4). В этом случае имеет место следующая теорема.

Теорема 1.2. *Для любого действительного числа $n > 0$ система (1.8)–(1.9) имеет нетривиальное стационарное решение (1.11), отвечающее ИСР для двух видов, при выполнении условий*

$$k_1 = \alpha - \beta_{11} - \beta_{12}, \quad k_2 = \beta_{21} - \beta_{22}. \quad (1.13)$$

Доказательство. Для сохранения полной системой (1.8)-(1.9) стационарного решения (1.11) необходимо, чтобы суммарные потоки не зависели от x ($q_{1,2} = \text{const}$). В этом случае производная от потоков по координате будет равна нулю и система (1.8)-(1.9) сведется к (1.10), для которой справедливо ИСР-решение (1.11). Возьмем для потоков $q_{1,2}$ в качестве константы ноль, тогда:

$$\begin{aligned} k_1 u' - u \alpha \frac{p'(x)}{p(x)} + u \beta_{11} \frac{v'}{v} + u \beta_{12} \frac{u'}{u} &= 0, \\ k_2 v' + v \beta_{21} \frac{u'}{u} - v \beta_{22} \frac{v'}{v} &= 0. \end{aligned} \quad (1.14)$$

Подставляя сюда решение (1.11), находим:

$$\begin{aligned} \lambda p'(x) [k_1 - \alpha + \beta_{11} + \beta_{12}] &= 0, \\ \lambda^n \mu (1 - \lambda) p'(x) [k_1 - \beta_{21} + \beta_{22}] &= 0. \end{aligned} \quad (1.15)$$

Поскольку коэффициенты λ и μ всегда положительны, а $p'(x) \neq 0$, то приходим к условиям (1.13). \square

2. АНАЛИЗ СИСТЕМЫ ПРИ МАЛЫХ ОТКЛОНЕНИЯХ ОТ ИСР

Проанализируем, что происходит с ИСР для системы (1.8)-(1.9) при малых отклонениях коэффициентов диффузии и таксиса от условий (1.13). Вначале рассмотрим задачу без учета таксиса ($\alpha = 0, \beta_{ij} = 0$) в случае малой диффузии

$$k_1 = \varepsilon, \quad k_2 = \gamma \varepsilon. \quad (2.1)$$

Построим формальное асимптотическое разложение [3, 6] для стационарного решения в виде рядов при $n = 1$:

$$\begin{aligned} u &= u_0 + \varepsilon u_1 + \varepsilon^2 u_2 + \dots, \\ v &= v_0 + \varepsilon v_1 + \varepsilon^2 v_2 + \dots \end{aligned} \quad (2.2)$$

Подставим эти выражение в (1.8)-(1.9) для стационарного случая. При ε^0 имеем

$$u_0 = \lambda p(x), \quad v_0 = \lambda \mu (1 - \lambda) p(x). \quad (2.3)$$

Для коэффициентов при ε^1 выводим

$$\begin{aligned} u_0'' &= \frac{2\mu u_0 u_1}{p} + \frac{\gamma u_0 v_1}{p} + \frac{u_1 v_0}{p} - \mu u_1, \\ \gamma v_0'' &= \gamma \lambda v_1 - \frac{\gamma u_0 v_1}{p} - \frac{v_0 u_1}{p}. \end{aligned} \quad (2.4)$$

Подставляя (2.3) в (2.4) и упрощая, получаем для u_1, v_1 :

$$u_1 = -\gamma p'', \quad v_1 = \frac{(1 + \mu \gamma) p''}{\gamma}. \quad (2.5)$$

Таким образом, приближение к стационарному решению системы (1.8)-(1.9), ограниченное двумя членами асимптотического разложения, будет иметь вид:

$$u \approx \lambda p - \gamma \varepsilon p'',$$

$$v \approx \lambda\mu(1 - \lambda)p + (\varepsilon + \mu\gamma\varepsilon)p''.$$
 (2.6)

Учитывая (2.1):

$$\begin{aligned} u &\approx \lambda p - k_2 p'', \\ v &\approx \lambda\mu(1 - \lambda)p + (k_1 + \mu k_2)p'', \end{aligned}$$
 (2.7)

Видно, что полученное решение пропорционально не только функции ресурса $p(x)$, но и ее второй производной. Можно отметить, что учет диффузии дает отклонение решения от ИСР, причем для жертвы коэффициентом при $p''(x)$ выступает коэффициент диффузии хищника, а для хищника, соответственно, — комбинация коэффициентов диффузии и параметра роста жертвы.

На рис. 3 изображено распределение хищника (кривые 4 и 5) и жертвы (2 и 3) в сравнении с ресурсом $p(x)$ (1) при отсутствии (сплошные линии) и наличии (пунктир) диффузии.

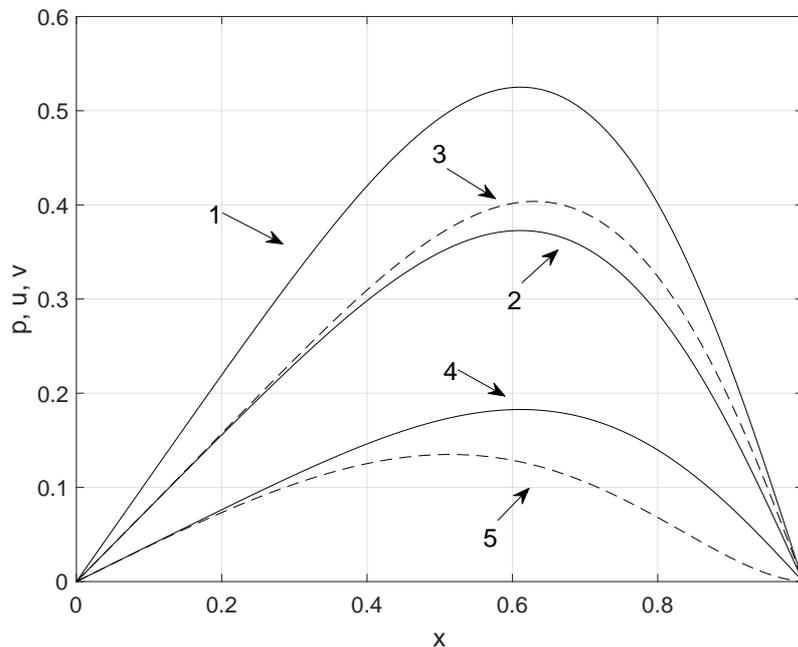


Рис. 3. Распределение популяций при наличии (пунктир) и отсутствии диффузии (сплошная); $k_1 = k_2 = 0,005$, $\mu = 1,2$, $\lambda = 0,71$, $p(x) = x^7 - 2,1x^5 + 1,1x$

FIG. 3. Distribution of populations in the presence (dashed line) and the absence of diffusion (solid line); $k_1 = k_2 = 0,005$, $\mu = 1,2$, $\lambda = 0,71$, $p(x) = x^7 - 2,1x^5 + 1,1x$

Однако существуют функции ресурса, для которых в случае диффузии возможно сохранение ИСР. Например, для асимптотического разложения (2.7) при $p(x) = \sin(\pi x)$ получается следующее ИСР-решение:

$$u = (k_2\pi^2 + \lambda)p(x), \quad v = [\mu(1 - k_2\pi^2 - \lambda) - k_1\pi^2]p(x).$$
 (2.8)

Соответствующие этому случаю распределения плотностей популяций приведены на рис. 4.

Проанализируем, как меняется решение при нарушении условий на параметры (1.13). Рассмотрим случай, когда имеется таксис жертвы на ресурс $p(x)$, т. е. $\beta_{11} = \beta_{12} = 0$, а хищника — только на жертву, т. е. $\beta_{21} = \beta$, $\beta_{22} = 0$. Пусть

$$k_1 = \alpha + \varepsilon, \quad k_2 = \beta + \gamma\varepsilon.$$
 (2.9)

Будем разыскивать стационарное решение в виде формального ряда

$$u = u_0 + \varepsilon u_1 + \varepsilon^2 u_2 + \dots,$$
 (2.10)

$$v = v_0 + \varepsilon v_1 + \varepsilon^2 v_2 + \dots$$
 (2.11)

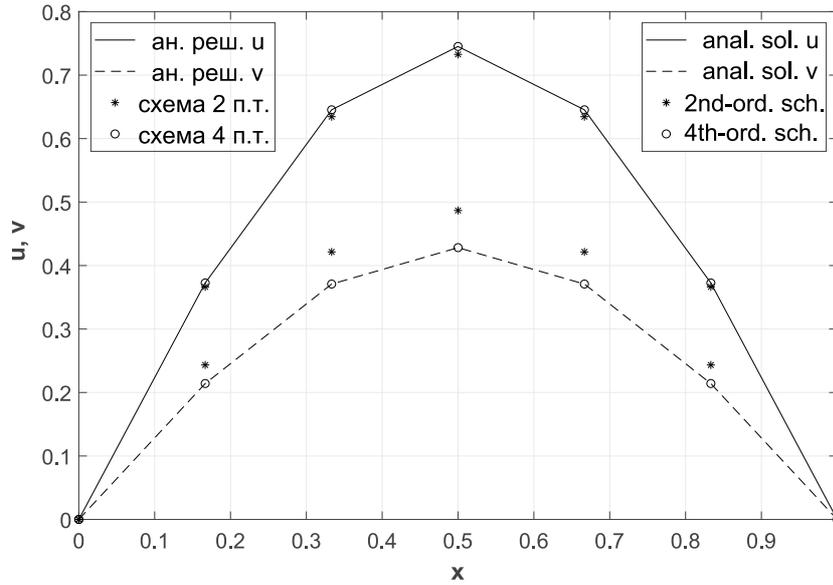


Рис. 4. Распределение популяций при наличии (пунктир) и отсутствие диффузии (сплошная); $k_1 = k_2 = 0,005$, $\mu = 1,2$, $\lambda = 0,71$, $p(x) = \sin \pi x$

FIG. 4. Distribution of populations in the presence (dashed line) and the absence of diffusion (solid line); $k_1 = k_2 = 0,005$, $\mu = 1,2$, $\lambda = 0,71$, $p(x) = \sin \pi x$

Собирая члены при одинаковых степенях, получим следующие уравнения при первой степени ε :

$$0 = \left[\alpha u_1' + \lambda p' - \alpha \frac{u}{p} p' \right]' - \lambda(\mu u_1 + v_1) \equiv g_1,$$

$$0 = \left[\beta v_1' + \gamma \mu(1 - \lambda)p' - \beta \mu(1 - \lambda)p \left(\frac{u_1}{\lambda p} \right)' - \beta \frac{v_1}{p} p' \right] + \mu(1 - \lambda)u_1 \equiv g_2.$$

Выражения g_j можно записать в виде

$$g_1 = \left[\alpha p \left(\frac{u_1}{p} \right)' + \lambda p' \right]' - \lambda(\mu u_1 + v_1), \tag{2.12}$$

$$g_2 = \left[\beta p \left(\frac{\lambda v_1 - \mu(1 - \lambda)u_1}{\lambda p} \right)' + \gamma \mu(1 - \lambda)p' \right]' + \mu(1 - \lambda)u_1. \tag{2.13}$$

Для ареала Ω из условия стационарности решения $g_j = 0$ интегрированием получаются следующие интегральные тождества:

$$\int_{\Omega} u_1 dx = 0, \quad \int_{\Omega} v_1 dx = 0.$$

Это означает, что при нарушении условий ИСР (1.13) вклад добавок первого порядка для отклонений от ИСР-распределений жертвы и хищника (2.10) суммарно нивелируется. При этом возникает вопрос о синфазности добавок, ответ на которой дают результаты вычислительного эксперимента.

3. ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ СХЕМА

Для дискретизации системы (1.8)-(1.9) вводится равномерная сетка по пространственной координате:

$$x_j = (j - 1)h, \quad j = 1, \dots, n + 1, \quad h = \frac{1}{n}. \tag{3.1}$$

Плотности распределения популяций u , v в узле (x_j) далее обозначаются через u_j , v_j . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:

$$x_{j+\frac{1}{2}} = (j-1)h + \frac{h}{2}, \quad j = 2, \dots, n. \quad (3.2)$$

Для аппроксимации применяется метод баланса: уравнения (1.8)-(1.9) интегрируются по отрезку $[x_{j-\frac{1}{2}}, x_{j+\frac{1}{2}}]$. Для потоков q_1 , q_2 интегрирование проводится по отрезку $[x_j, x_{j+1}]$, $j = 1, \dots, n$. Для записи сеточных уравнений далее используются операторы разностных производных и вычисления среднего

$$\begin{aligned} (dw)_j &= \frac{w_{j+\frac{1}{2}} - w_{j-\frac{1}{2}}}{h}, & (dw)_{j+\frac{1}{2}} &= \frac{w_{j+1} - w_j}{h}, \\ (\delta w)_j &= \frac{w_{j+\frac{1}{2}} + w_{j-\frac{1}{2}}}{2}, & (\delta w)_{j+\frac{1}{2}} &= \frac{w_{j+1} + w_j}{2}. \end{aligned}$$

Здесь w обозначает переменную величину, которая вычисляется в узлах как с целочисленными индексами i , так и полуцелыми. В результате получается система обыкновенных дифференциальных уравнений для u_j , v_j

$$\begin{aligned} \dot{u}_j &= [-dq_1 + a_1 u f_n(u) - b_1 u v]_j, \\ \dot{v}_j &= [-dq_2 + -a_2 v + b_2 u v]_j. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Для функции $f_n(u)$ используем следующую формулу:

$$f_{nj} = u_j^n \left(1 - \frac{u_j}{P_j}\right), \quad P_j = \left[\frac{1}{h} \int_{x_{j-\frac{1}{2}}}^{x_{j+\frac{1}{2}}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}. \quad (3.4)$$

Разностные аналоги для потоков имеют вид

$$\begin{aligned} q_{1,j+\frac{1}{2}} &= \left[-k_1 du + \alpha \delta u \frac{dp}{\delta p} - \beta_{11} du - \beta_{12} \delta u \frac{dv}{\delta v} \right]_{j+\frac{1}{2}}, \\ q_{2,j+\frac{1}{2}} &= \left[-k_2 dv + \beta_{21} \delta v \frac{du}{\delta u} - \beta_{22} dv \right]_{j+\frac{1}{2}}. \end{aligned}$$

Вводя векторы

$$\begin{aligned} U &= (u_1, u_2 \dots u_{n+1}), \\ V &= (v_1, v_2 \dots v_{n+1}), \end{aligned} \quad (3.5)$$

а также дополняя полученную конечномерную модель (3.3), (3.5) дискретными начальными условиями, получим систему обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{U} &= \Phi_1(U, V), \quad U(0) = U_0, \\ \dot{V} &= \Phi_2(U, V), \quad V(0) = V_0. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Векторы U_0 , V_0 определяются следующим образом:

$$U_0 = (u_1^0, u_2^0, \dots, u_{n+1}^0), \quad V_0 = (v_1^0, v_2^0, \dots, v_{n+1}^0). \quad (3.7)$$

Для интегрирования системы (3.6) по времени используется метод Рунге—Кутты 4-го порядка.

4. ЧИСЛЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 5 представлено изменение ИСР при малых отклонениях потоковых параметров, полученное в ходе вычислительного эксперимента для одномерного кольцевого ареала. Функция ресурса задавалась выражением:

$$p(x) = 1 + \frac{1}{3} \sin 2\pi x.$$

Изучим поведение системы (1.8)-(1.9) при малых отклонениях параметров от (1.13), соответствующих ИСР, если функция роста жертвы задана гиперболическим законом ($n = 1$). На рис. 5

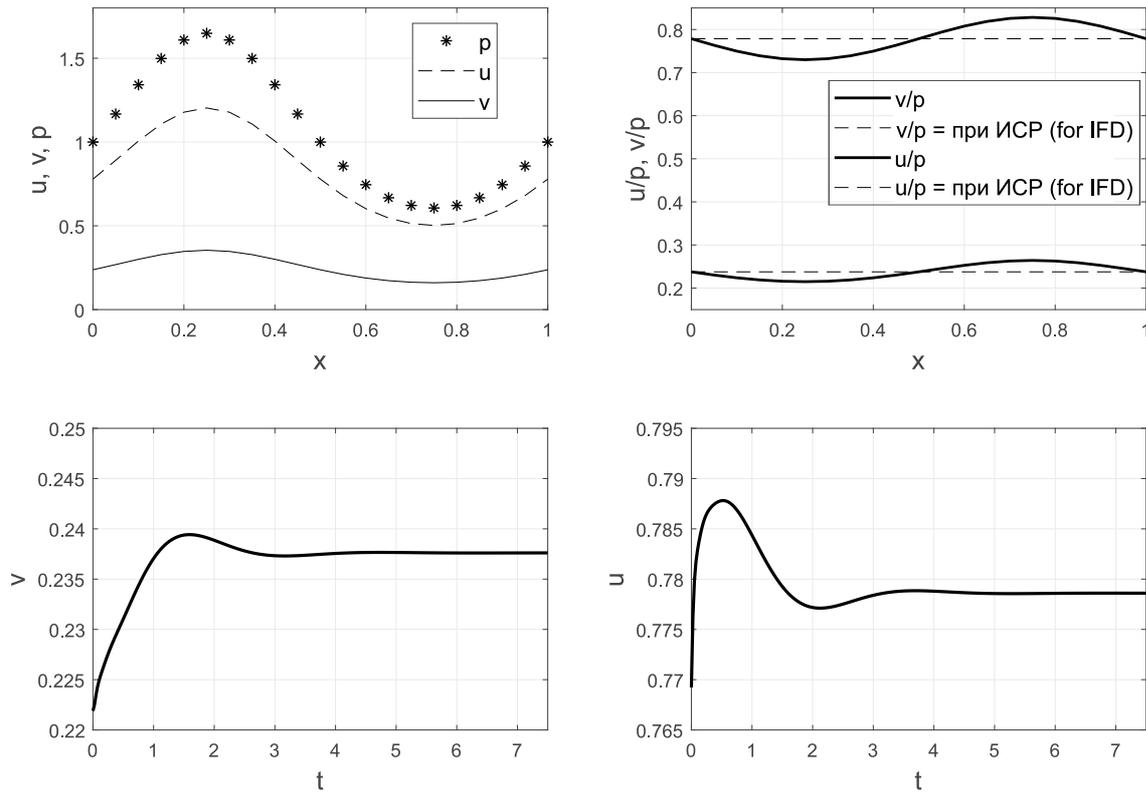


Рис. 5. Графики зависимостей плотностей популяций жертвы u и хищника v от координаты (вверху) и времени (внизу) при $k_1 = 0,15$

FIG. 5. Graphs of dependences of population densities of prey u and predator v on coordinate (top) and time (bottom) for $k_1 = 0,15$

представлены результаты расчета при возмущении параметра $k_1^* = k_1 + \varepsilon$, значения оставшихся параметров модели были следующими: $\mu_1 = 4$; $\eta_1 = 5$; $\mu_2 = 6,5$; $\eta_2 = 5$; $k_1 = 0,1$; $k_2 = 0,2$; $\alpha_1 = 0,2$; $\beta_1 = 0,1$; $\beta_2 = 0,2$. После всплеска численности популяций в начальный момент времени (нижние графики), жертва и хищник достаточно быстро восстанавливают свои значения.

Из верхнего левого графика рис. 5 видно, что распределение видов коррелирует с ресурсом $p(x)$. На верхнем правом графике рис. 5 изображены нормированные к ИСР распределения обоих видов, демонстрирующие перераспределение плотностей популяций. Увеличение коэффициента диффузии k_1 приводит к уменьшению плотностей популяций в зоне локального максимума ресурса и их увеличению в районе локального минимума. В этом случае отклонение от ИСР происходит сонаправлено, т. е. хищник «следует» за жертвой.

Картина перераспределения существенно меняется, если рассмотреть возмущение параметра $\beta_2^* = \beta_2 + \varepsilon$, см. рис. 6, где наблюдается разнонаправленное отклонение от ИСР при параметрах: $\mu_1 = 4$; $\eta_1 = 5$; $\mu_2 = 8,5$; $\eta_2 = 5$; $k_1 = 0,1$; $k_2 = 0,2$; $\alpha_1 = 0,2$; $\beta_1 = 0,1$; $\beta_2 = 0,15$.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Математические модели на основе уравнений реакции—диффузии—адвекции активно применяются при прогнозировании экологических и биологических процессов [5, 20]. Для анализа распределения популяций на неоднородных ареалах в основном используются прямые численные расчеты. При этом для ряда задач отмечена корреляция между распределениями видов и ресурсов. Данные сценарии хорошо описываются концепцией идеального свободного распределения, на основе которой получен ряд важных результатов для конкурирующих популяций [18].

В данной работе предложено расширение концепции ИСР на класс систем хищник—жертва с учетом многофакторного таксиса. С использованием концепции ИСР найдены соотношения на параметры, при которых имеются явные стационарные решения для одномерных неоднородных

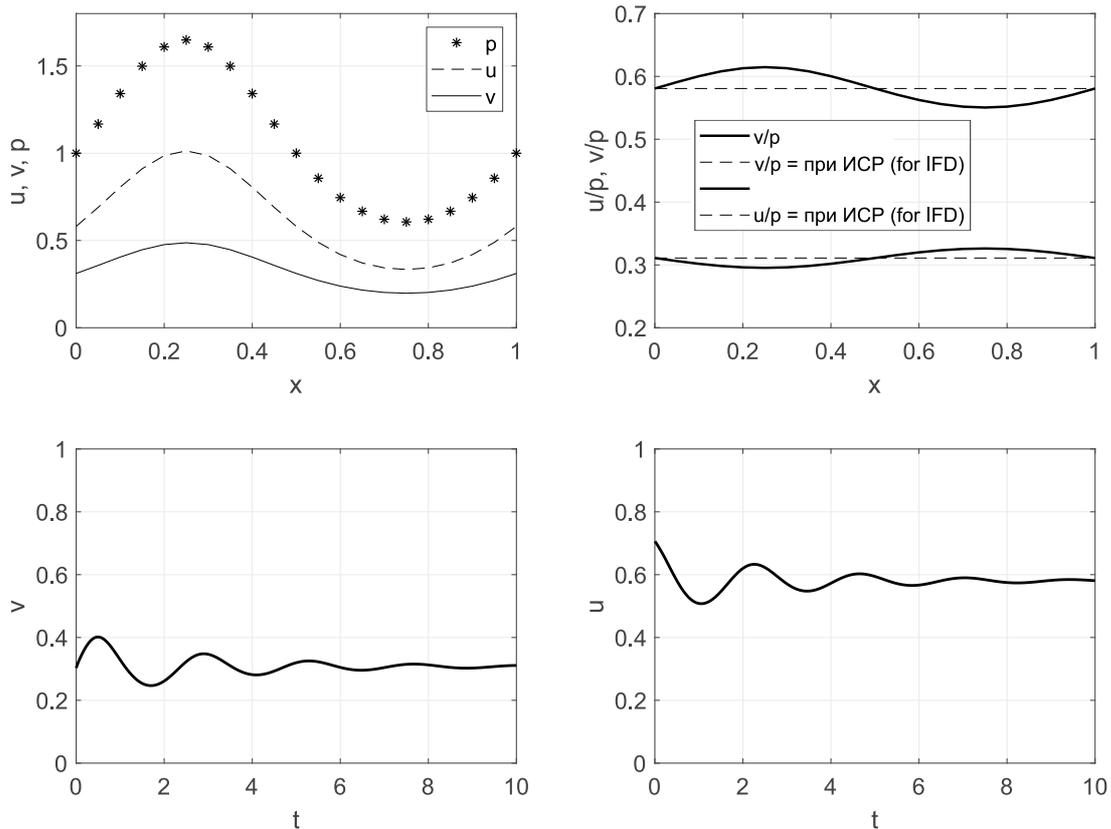


Рис. 6. Графики зависимостей плотностей популяций жертвы u и хищника v от координаты (вверху) и времени (внизу) при $\beta_2 = 0,15$

FIG. 6. Graphs of dependences of population densities of prey u and predator v on coordinate (top) and time (bottom) for $\beta_2 = 0,15$

ареалов. Для анализа распределений видов при отклонениях параметров построены формальные асимптотические разложения задачи Дирихле и задачи с условиями периодичности. Представлены результаты вычислительных экспериментов, иллюстрирующие изменение стационарных решений с ИСР. Изложенный в настоящей работе метод далее будет применен для анализа инвазии в системах хищников и жертв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Инст. комп. иссл, 2003.
2. Будянский А. В., Цибулин В. Г. Моделирование многофакторного таксиса в системе «хищник—жертва» // Биофизика. — 2019. — 64, № 2. — С. 343–349.
3. Васильева А. Б., Бутузов В. Ф. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений. — М.: Высшая школа, 1990.
4. Зеленчук П. А., Цибулин В. Г. Идеальное свободное распределение в модели «хищник—жертва» при многофакторном таксисе // Биофизика. — 2021. — 66, № 3. — С. 546–554.
5. Мюррей Дж. Д. Математическая биология. Т. 1. — М.—Ижевск: Инст. комп. иссл., 2011.
6. Найфэ А. Введение в методы возмущений. — М.: Мир, 1984.
7. Ризниченко Г. Ю. Математическое моделирование биологических процессов. Модели в биофизике и экологии. — М.: Юрайт, 2020.
8. Трубецков Д. И. Феномен математической модели Лотки—Вольтерры и сходных с ней // Изв. вузов. Прикл. нелиней. динам. — 2011. — 19, № 2. — С. 69–88.
9. Тютюнов Ю. В., Титова Л. И. От Лотки—Вольтерра к Ардити—Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общ. биол. — 2018. — 79, № 6. — С. 428–448.

10. Ха Т. Д., Цибулин В. Г. Уравнения диффузии—реакции—адвекции для системы хищник—жертва в гетерогенной среде// Комп. иссл. и модел. — 2021. — 13, № 6. — С. 1161–1176.
11. Ха Т. Д., Цибулин В. Г. Мультистабильность для математической модели динамики хищников и жертв на неоднородном ареале// Соврем. мат. Фундам. направл. — 2022. — 68, № 3. — С. 509–521.
12. Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А. Нелинейная динамика системы хищник—жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов// Изв. вузов. Прикл. нелин. динам. — 2021. — 29, № 5. — С. 751–764.
13. Averill I., Lou Y., Munther D. On several conjectures from evolution of dispersal// J. Biol. Dyn. — 2012. — 6, № 2. — С. 117–130.
14. Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat// Discrete Contin. Dyn. Syst. — 2019. — 24. — С. 547–561.
15. Cantrell R. S., Cosner C. Evolutionary stability of ideal free dispersal under spatial heterogeneity and time periodicity// Math. Biosci. — 2018. — 305. — С. 71–76.
16. Cantrell R. S., Cosner C., DeAngelis D. L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy// J. Biol. Dyn. — 2007. — 1, № 3. — С. 249–271.
17. Cantrell R. S., Cosner C., Lou Y. Evolution of dispersal and the ideal free distribution// Math. Biosci. Engrg. — 2010. — 7, № 1. — С. 17–36.
18. Cantrell R. S., Cosner C., Martinez S., Torres N. On a competitive system with ideal free dispersal// J. Differ. Equ. — 2018. — 265. — С. 3464–3493.
19. Cosner C. Reaction–diffusion–advection models for the effects and evolution of dispersal// Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. A. — 2014. — 34, № 5. — С. 1701–745.
20. Cosner C., Cantrell R. Spatial ecology via reaction–diffusion equations. — Chichester: John Wiley & Sons, 2003.
21. Cressman R., Garay G., Křivan V. Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments// American Naturalist. — 2004. — 164, № 4. — С. 473–489.
22. Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds// Acta Biotheoretica. — 1970. — № 19. — С. 16–36.
23. Ха Т. Д., Цибулин В. Г., Зеленчук П. А. How to model the local interaction in the predator–prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?// Ecol. Complexity. — 2022. — 52. — 101026.
24. Kacelnik A., Krebs J. R., Bernstein C. The ideal free distribution and predator–prey populations// Trends Ecol. Evol. — 1992. — 7. — С. 50–55.
25. Kim K., Choi W. Local dynamics and coexistence of predator–prey model with directional dispersal of predator// Math. Biosci. Engrg. — 2020. — 17. — С. 6737–6755.
26. Schwinning S., Rosenzweig M. L. Periodic oscillations in an ideal-free predator–prey distribution// OIKOS. — 1990. — 59. — С. 85–91.
27. Tyutyunov Y. V., Zagrebneva A. D., Azovsky A. I. Spatiotemporal pattern formation in a prey–predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans// Mathematics. — 2020. — 8, № 7. — С. 1065–1079.

Зеленчук Павел Анатольевич

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: zelenchuk@sfedu.ru

Цибулин Вячеслав Георгиевич

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: vgcibulin@sfedu.ru

UDC 519.63

DOI: 10.22363/2413-3639-2023-69-2-237-249

EDN: ANBXKV

Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system

P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

Abstract. We consider a system of reaction–diffusion–advection equations which describes the evolution of spatial distributions of antagonistic populations under directed migration. The concept of an ideal free distribution (IFD) for a predator–prey system is introduced. We find conditions on parameters under which there exist explicit stationary solutions with nonzero densities of both species. The numerical approach with staggered grids is used to analyze solutions in case of violation of the conditions on the coefficients that provide the IFD. We construct asymptotic expansions for an inhomogeneous one-dimensional area and present the results of a computational experiment in the case of violation of the IFD conditions.

Keywords: mathematical ecology, reaction–diffusion–advection equations, predator–prey system.

Conflict-of-interest. The authors declare no conflicts of interest.

Acknowledgments and funding. The work was carried out in the Southern Federal University with the support of the Russian Science Foundation, grant № 23-21-00221.

For citation: P. A. Zelenchuk, V. G. Tsybulin, “Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system,” *Sovrem. Mat. Fundam. Napravl.*, 2023, vol. **69**, No. 2, 237–249. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2023-69-2-237-249>

REFERENCES

1. A. D. Bazykin, *Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy* [Nonlinear Dynamics of Interacting Populations], Inst. Komp. Issl, Izhevsk, 2003 (in Russian).
2. A. V. Budyanskiy and V. G. Tsibulin, “Modelirovanie mnogofaktornogo taksisa v sisteme «khishchnik–zhertva»” [Modeling of multifactorial taxis in the “predator–prey” system], *Biofizika* [Biophysics], 2019, **64**, No. 2, 343–349 (in Russian).
3. A. B. Vasil’eva and V. F. Butuzov, *Asimptoticheskie metody v teorii singulyarnykh vozmushcheniy* [Asymptotic Methods in the Theory of Singular Perturbations], Vysshaya Shkola, Moscow, 1990 (in Russian).
4. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsibulin, “Ideal’noe svobodnoe raspredelenie v modeli «khishchnik–zhertva» pri mnogofaktornom taksise” [Ideal free distribution in the “predator–prey” model with multifactor taxis], *Biofizika* [Biophysics], 2021, **66**, No. 3, 546–554 (in Russian).
5. Dzh. D. Myurrey, *Matematicheskaya biologiya. T. 1* [Mathematical Biology. Vol. 1], Inst. Komp. Issl., Moscow–Izhevsk, 2011 (in Russian).
6. A. Nayfeh, *Vvedenie v metody vozmushcheniy* [Introduction to Perturbation Techniques], Mir, Moscow, 1984 (Russian translation).
7. G. Yu. Riznichenko, *Matematicheskoe modelirovanie biologicheskikh protsessov. Modeli v biofizike i ekologii* [Mathematical Modeling of Biological Processes. Models in Biophysics and Ecology], Yurayt, Moscow, 2020 (in Russian).
8. D. I. Trubetskov, “Fenomen matematicheskoy modeli Lotki–Vol’terry i skhodnykh s ney” [The phenomenon of the Lotka–Volterra mathematical model and similar], *Izv. vuzov. Prikl. neline. dinam.* [Bull. Higher Edu. Inst. Ser. Appl. Nonlinear Dyn.], 2011, **19**, No. 2, 69–88 (in Russian).



9. Yu. V. Tyutyunov and L. I. Titova, “Ot Lotki–Volterra k Arditi–Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsiy” [From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolution of trophic functions], *Zhurn. obshch. biol.* [J. Gen. Biol.], 2018, **79**, No. 6, 428–448 (in Russian).
10. T. D. Kha and V. G. Tsibulin, “Uravneniya diffuzii–reaktsii–adveksii dlya sistemy khishchnik–zhertva v geterogennoy srede” [Diffusion–reaction–advection equations for a predator–prey system in a heterogeneous environment], *Komp. issl. i model.* [Comp. Research Model.], 2021, **13**, No. 6, 1161–1176 (in Russian).
11. T. D. Kha and V. G. Tsibulin, “Mul’tistabil’nost’ dlya matematicheskoy modeli dinamiki khishchnikov i zhertv na neodnorodnom areale” [Multistability for a mathematical model of the dynamics of predators and preys in a heterogeneous area], *Sovrem. mat. Fundam. napravl.* [Contemp. Math. Fundam. Directions], 2022, **68**, No. 3, 509–521 (in Russian).
12. V. G. Tsibulin, T. D. Kha, and P. A. Zelenchuk, “Nelineynaya dinamika sistemy khishchnik–zhertva na neodnorodnom areale i stsenarii lokal’nogo vzaimodeystviya vidov” [Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous range and scenarios of local interaction of species], *Izv. vuzov. Prikl. nelin. dinam.* [Bull. Higher Edu. Inst. Ser. Appl. Nonlinear Dyn.], 2021, **29**, No. 5, 751–764 (in Russian).
13. I. Averill, Y. Lou, and D. Munther, “On several conjectures from evolution of dispersal,” *J. Biol. Dyn.*, 2012, **6**, No. 2, 117–130.
14. A. V. Budyansky, K. Frischmuth, and V. G. Tsybulin, “Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat,” *Discrete Contin. Dyn. Syst.*, 2019, **24**, 547–561.
15. R. S. Cantrell and C. Cosner, “Evolutionary stability of ideal free dispersal under spatial heterogeneity and time periodicity,” *Math. Biosci.*, 2018, **305**, 71–76.
16. R. S. Cantrell, C. Cosner, D. L. DeAngelis, and V. Padron, “The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy,” *J. Biol. Dyn.*, 2007, **1**, No. 3, 249–271.
17. R. S. Cantrell, C. Cosner, and Y. Lou, “Evolution of dispersal and the ideal free distribution,” *Math. Biosci. Engrg.*, 2010, **7**, No. 1, 17–36.
18. R. S. Cantrell, C. Cosner, S. Martinez, and N. Torres, “On a competitive system with ideal free dispersal,” *J. Differ. Equ.*, 2018, **265**, 3464–3493.
19. C. Cosner, “Reaction–diffusion–advection models for the effects and evolution of dispersal,” *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. A*, 2014, **34**, No. 5, 1701–745.
20. C. Cosner and R. Cantrell, *Spatial ecology via reaction–diffusion equations*, John Wiley & Sons, Chichester, 2003.
21. R. Cressman, G. Garay, V. Křivan, “Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments,” *American Naturalist*, 2004, **164**, No. 4, 473–489.
22. S. D. Fretwell and H. L. Lucas, “On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds,” *Acta Biotheoretica*, 1970, No. 19, 16–36.
23. T. D. Ha, V. G. Tsybulin, and P. A. Zelenchuk, “How to model the local interaction in the predator–prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?,” *Ecol. Complexity*, 2022, **52**, 101026.
24. A. Kacelnik, J. R. Krebs, and C. Bernstein, “The ideal free distribution and predator–prey populations,” *Trends Ecol. Evol.*, 1992, **7**, 50–55.
25. K. Kim and W. Choi, “Local dynamics and coexistence of predator–prey model with directional dispersal of predator,” *Math. Biosci. Engrg.*, 2020, **17**, 6737–6755.
26. S. Schwinning and M. L. Rosenzweig, “Periodic oscillations in an ideal-free predator–prey distribution,” *OIKOS*, 1990, **59**, 85–91.
27. Y. V. Tyutyunov, A. D. Zagrebneva, and A. I. Azovsky, “Spatiotemporal pattern formation in a prey–predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans,” *Mathematics*, 2020, **8**, No. 7, 1065–1079.

Pavel A. Zelenchuk

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

E-mail: zelenchuk@sfedu.ru

Vyacheslav G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

E-mail: vgcibulin@sfedu.ru