

Пространственно-временные структуры в системе «активный хищник – пассивная жертва»

Загребнева А.Д.¹, Говорухин В.Н.²

¹Донской государственной технической университет

²Южный федеральный университет

anna.zagrebneva@gmail.com

В случае одномерного и двумерного ареала обитания численно исследованы сценарии формирования пространственных структур в математической модели «активный хищник – пассивная жертва», основанной на предположении о том, что ускорение хищников пропорционально градиенту плотности жертв. Модель является кросс-диффузионной системой и описывает один из типов таксисных взаимодействий. Важно отметить, что при отсутствии процессов рождаемости / смертности в популяции хищников в системе реализуются сложные бифуркационные сценарии, которые приводят к разнообразной (периодической, квазипериодической и хаотической) пространственно-временной динамике. Найденные бифуркационные эффекты в наибольшей степени зависят от двух параметров системы – общей численности популяции хищников и их пространственной активности. Пространственно-временное поведение можно трактовать как стаеобразование: формируются несколько групп хищников, движущихся в места скопления жертв. Обнаружено, что модель чувствительна к начальному распределению и в ней могут сосуществовать несколько качественно различных аттракторов (например, периодический и хаотический режимы) при одинаковых значениях параметров.

Ключевые слова: модель хищник–жертва, уравнения в частных производных, бифуркационный анализ, кросс-диффузия, таксис

Spatial-temporal structures in the active predator-passive prey model

Zagrebneva A.D.¹, Govorukhin V.N.²

¹Don State Technical University

²Southern Federal University

We studied the scenarios of spatial structures formation in active predator – passive prey mathematical model, based on the assumption that predator's acceleration is proportional to the gradient of the prey density. The model belongs to systems with cross-diffusion terms and describes taxis interactions. In the absence of birth / death demographic processes in the predator population, complex bifurcation scenarios are realized. They lead to a variety of spatio-temporal dynamics (periodic, quasiperiodic and chaotic). The bifurcation effects found to the greatest extent depend on two parameters of the system – the total population of predators and their spatial activity. Spatio-temporal behavior can be treated as a swarming: several groups of predators are formed, moving to the places where the prey's are crowded. Model is sensitive to the initial conditions and several qualitatively different attractors (for example, periodic and chaotic regimes) coexist at the same parameters values.

Key words: predator–prey model, partial differential equations, bifurcation analysis, cross-diffusion, taxis

1. Введение

Объектом исследования является математическая модель «активный хищник–пассивная жертва» впервые предложенная в [1–3]. В основе модели лежит гипотеза о том, что ускорение

хищников пропорционально градиенту плотности жертв. Остальные предположения максимально просты: жертва перемещается в пространстве случайным образом; только у жертв присутствуют простые демографические процессы (логистическая трофическая функция и линейная смертность). При таких допущениях в математической модели

возможно нестационарное пространственно-временное поведение, которое можно трактовать как стаеобразование, что показано в работах [1–3].

Отметим, что в настоящее время гипотеза о

прямоугольную форму, ареале обитания

$\Omega = [0, L_x] \times [0, L_y]$ выглядит следующим образом:

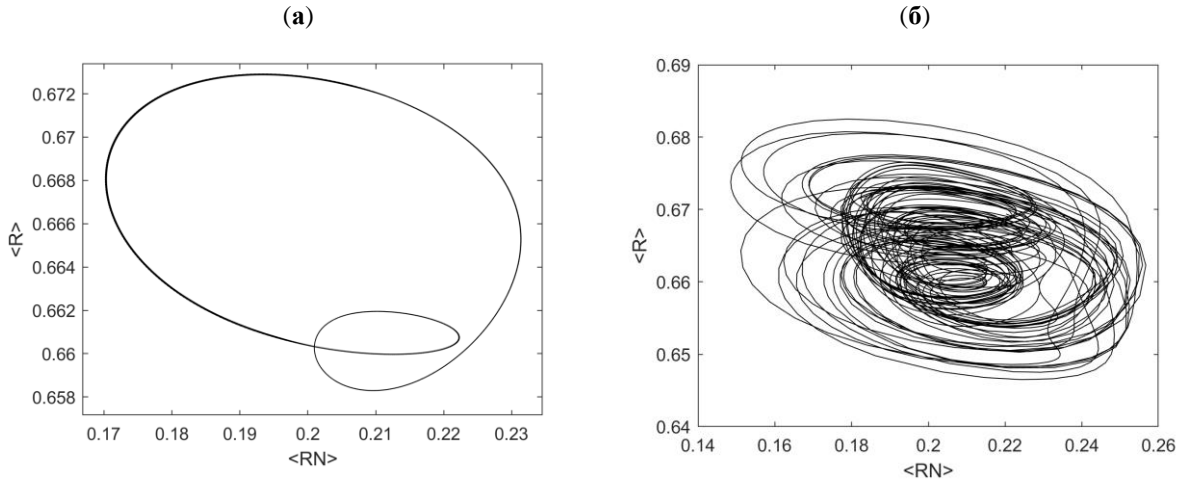


Рис. 1. Сосуществование периодического (а) и хаотического (б) режимов в системе (1) с параметрами (2), $\kappa = 2$, $\langle N \rangle = 0.35$ полученных для разных начальных данных.

пропорциональности ускорения хищников градиенту плотности жертв успешно используется во многих исследованиях [4–10]. Модели, построенные на данном предположении, демонстрируют сложную пространственно-временную динамику [4–10]. Обратим внимание, что рассматриваемая модель относится к системам с кросс-диффузией, в которых волновые явления существенно отличаются от поведения волн в системах типа “реакция-диффузия” [11–12], и которые активно используются для изучения процессов структурообразования в последнее время [13–15].

Несмотря на очевидный интерес, детальный бифуркационный анализ модели «активный хищник – пассивная жертва» и исследование сценариев формирования пространственных структур в случае двумерного пространства до сих пор не проводился. В данной работе мы продолжаем исследования, начатые в [16]. Для случаев одномерного и двумерного пространства изучаются сценарии формирования пространственно-временных структур и возможные сценарии бифуркационных переходов при изменении двух параметров, характеризующих свойства рассматриваемой популяционной системы: количества хищников и коэффициента таксиса, показывающего, насколько сильно ускорение хищников пропорционально градиенту плотности жертв.

2. Математическая модель

В общем виде исследуемая модель «активный хищник – пассивная жертва» после приведения к безразмерному виду [1–3] в двумерном, имеющим

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = R(1-R) - RN + \delta_R \Delta R, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = -\nabla \cdot (N\mathbf{v}) + \delta_N \Delta N, \\ \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} = \kappa \nabla R + \delta_V \Delta \mathbf{v}. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь $R(x, t)$, $N(x, t)$ – плотности популяции жертв и хищников соответственно; $\mathbf{v}(x, t)$ – вектор скорости хищников; ∇ – градиент; Δ – оператор Лапласа; κ – коэффициент таксиса (активности хищников в поисках пищи); δ_R , δ_N , δ_V – коэффициенты диффузии. Рассмотрены периодические граничные условия и условия второго рода, соответствующие замкнутости местообитания.

Поскольку в модели не учитываются демографические процессы в популяции хищников и в силу указанных граничных условий, модель обладает свойством консервативности – осредненное по пространству значение плотности популяции хищников

$$\langle N \rangle = \int_{\Omega} N d\Omega / |\Omega|$$

постоянно по времени и может интерпретироваться как параметр.

Система (1) имеет два однородных стационарных режима: первое соответствует полному уничтожению жертв, второе – сосуществованию хищников и жертв. В [2] проведен линейный анализ устойчивости режимов относительно неоднородных по пространству возмущений. Показано, что при достаточно большом коэффициенте таксиса κ однородный режим колебательно теряет устойчивость и при

росте κ в модели реализуется периодическая пространственно-неоднородная динамика. Дальнейший аналитический анализ нестационарных режимов и бифуркаций в задаче (1) затруднен, и следует прибегнуть к численному исследованию.

3. Численные методы решения

Для пространственной аппроксимации задачи (1) в случае одномерного пространства использовались два принципиально разных метода: проекционный метод Бубнова–Галеркина и сеточный метод прямых. В случае двумерного пространства использовался сеточный метод. Полученные в результате применения методов системы обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) решались методом Рунге–Кутты высокого порядка точности с автоматическим контролем точности на шаге. В среднем для нахождения решения методом Галеркина использовались 30–40 базисных функций, методом сеток – 70 узлов. Решение систем ОДУ больших размерностей, например, системы состоящей из порядка 20 000 уравнений, возникающей при использовании сетки 70×70 узлов в двумерном случае, было найдено при

помощи высокопроизводительного вычислительного кластера "Блохин". Классификация режимов выполнена с помощью численных методов бифуркационного анализа: продолжения решений по параметру, анализа проекций решений на фазовую плоскость, преобразований Фурье, отображений Пуанкаре; вычисление показателей Ляпунова.

4. Вычислительные эксперименты

В качестве фазовых переменных, используемых для анализа и визуализации результатов численных экспериментов, использовались среднее по интервалу потребление жертв хищниками и средняя плотность популяции жертв:

$$\langle RN \rangle = \int_{\Omega} RN d\Omega / |\Omega| \text{ и } \langle R \rangle = \int_{\Omega} R d\Omega / |\Omega|.$$

Большинство вычислений проводились для $t \geq 700$ (такой временной интервал гарантировал установление аттрактора) при следующих фиксированных значениях параметров:

$$\delta_R = 0.005, \delta_N = 0.05, \delta_V = 0.0001. \quad (2)$$

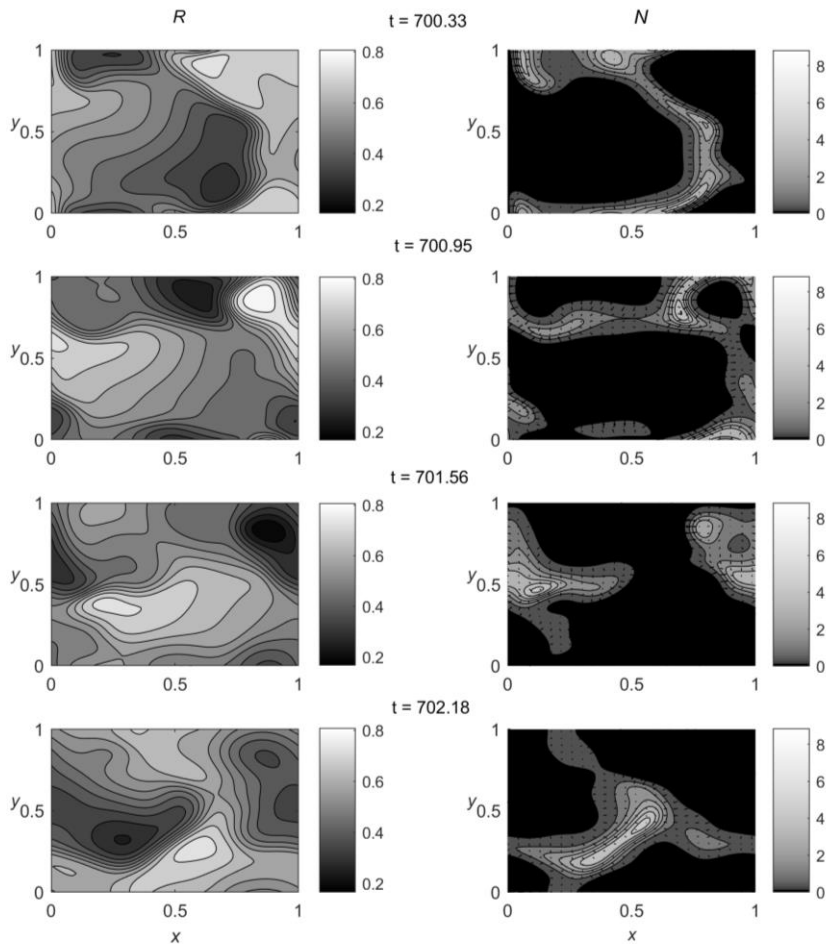


Рис. 2. Стаеобразование, соответствующее хаотическому режиму системы (1) с параметрами (2), $\kappa = 3.5$, $\langle N \rangle = 0.5$ в пространстве $\Omega = X \times Y = [0, 1] \times [0, 1]$.

Исследовалось влияние начальных условий на пространственно-временную динамику системы (1). Было обнаружено, что в задаче (1) возможно сосуществование качественно различных режимов при одинаковых значениях параметров, а их реализация зависит от начальных состояний экосистемы. Проекция аттракторов, сосуществующих периодического и хаотического режима, полученного при одинаковых значениях параметров и разных начальных данных, представлены на рисунке 1. Установлено, что тип режима не зависит от степени отклонения плотности жертвы от стационарного распределения, что подтверждает ранее известные факты [17].

Проведено бифуркационное исследование. В качестве параметров выбраны коэффициент таксиса k и средняя плотность популяции хищников $\langle N \rangle$. Показано, что в задаче (1) могут наблюдаться разнообразные режимы: от стационарного распределения популяционных плотностей (в случае малого количества хищников и низкого коэффициента k) до хаотического распределения (при больших k). При этом имеет место стаеобразование – формируются группы хищников, движущиеся в места скопления жертв, например, как на рисунке 2.

4. Благодарности

Работа поддержана РФФИ, грант № 18-01-00453.

5. Список литературы

1. Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В. Медленный таксис в модели хищник–жертва. *Докл. РАН*. 2000. Т. 372. № 6. С. 730–732.
2. Arditi R., Tuutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models. *Theoretical Population Biology*. 2001. V. 59. P. 207–221.
3. Тютюнов Ю.В. Сапухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н. Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах. *Журнал общей биологии*. 2001. Т. 62. № 3. С. 253–262.
4. Sapoukhina N., Tuutyunov Yu., Arditi R. The role of prey-taxis in biological control: a spatial theoretical model. *Am. Nat.* 2003. V. 162. № 1. P. 61–76. doi: [10.1086/375297](https://doi.org/10.1086/375297).
5. Arditi R., Ginzburg L.R. *How species interact. Altering the Standard View on Trophic Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2012. 192 p. doi: [10.1093/acprof:osobl/9780199913831.001.0001](https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199913831.001.0001).
6. Tuutyunova 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. V. 31. P. 170–180. doi: [10.1016/j.ecocom.2017.07.001](https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.001).
7. Chakraborty A., Singh M., Lucy D., Ridland P. A numerical study of the formation of spatial patterns in twospotted spider mites. *Math. Comput. Modell.* 2009. V. 49. № 9. P. 1905–1919. doi: [10.1016/j.mcm.2008.08.013](https://doi.org/10.1016/j.mcm.2008.08.013).
8. Thakur N.K., Gupta R., Upadhyay R.K. Complex dynamics of diffusive predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response: the role of prey-taxis. *Asian-Eur. J. Math.* 2017. V. 10. № 1. P. 1–15. doi: [10.1142/S1793557117500474](https://doi.org/10.1142/S1793557117500474).
9. Tello J.I., Wrzosek D. Predator–prey model with diffusion and indirect prey-taxis. *Math. Models Methods Appl. Sci.* 2016. V. 26. № 11. P. 2129–2162. doi: [10.1142/S0218202516400108](https://doi.org/10.1142/S0218202516400108).
10. Kuang Y., Ben-Arieh D., Zhao S., Wu C.H., Margolies D., Nechols J. Mathematical Model for Two-Spotted Spider Mites System: Verification and Validation. *Open Journal of Modelling and Simulation*. 2017. V. 5. № 1. P. 13–31. doi: [10.4236/ojmsi.2017.51002](https://doi.org/10.4236/ojmsi.2017.51002).
11. Цыганов М.А., Бикташев В.Н., Бриндли Дж., Холден А.В., Иваницкий Г.Р. Волны в кросс-диффузионных системах – особый класс нелинейных волн. *УФН*. 2007. Т. 177 С. 275–300. doi: [10.3367/UFNr.0177.200703b.0275](https://doi.org/10.3367/UFNr.0177.200703b.0275).
12. Berezovskaya F.S., Novozhilov A.S., Karevb G.P. Families of traveling impulses and fronts in some models with cross-diffusion. *Nonlinear Anal.-Real World Appl.* 2008. V. 9. № 5. P. 1866–1881. doi: [10.1016/j.nonrwa.2007.06.001](https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2007.06.001).
13. Tyutyunov Y.V., Titova L.I. Simple models for studying complex spatiotemporal patterns of animal behavior. *Deep-Sea Res. II*. 2016. doi: [10.1016/j.dsr2.2016.08.010](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.08.010).
14. Li S., Yamada Y. Effect of cross-diffusion in the diffusion prey-predator model with a protection zone II. *J. Math. Anal. Appl.* 2018. doi: [10.1016/j.jmaa.2017.12.029](https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2017.12.029).
15. Guo S. Bifurcation and spatio-temporal patterns in a diffusive predator–prey system. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2018. V. 42. P. 448–477. doi: [10.1016/j.nonrwa.2018.01.011](https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2018.01.011).
16. Загребнева А.Д., Говорухин В.Н., Сурков Ф.А. Бифуркации в модели активный хищник – пассивная жертва. *Изв. вузов «ПНД»*. 2014. Т. 22. № 3. С. 94–106.
17. Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы. *УФН*. 2002. Т. 172. № 1. С. 31–66. doi: [10.3367/UFNr.0172.200201b.0031](https://doi.org/10.3367/UFNr.0172.200201b.0031).