

## МОДЕЛИРОВАНИЕ КОЛЕБАТЕЛЬНЫХ СЦЕНАРИЕВ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ КОНКУРИРУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2016 г. А.В. Епифанов, В.Г. Цибулин

Южный Федеральный Университет, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а

E-mail: epifanov-av@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.16 г.

Для системы нелинейных уравнений реакции–диффузии–адвекции, описывающих пространственно-временное распространение хищников и жертв, исследованы сценарии формирования распределений популяций. Аналитически найдены условия, при которых модель относится к классу косимметричных систем. В численном эксперименте для системы двух хищников и жертвы показано, что при выполнении данных условий возможно возникновение семейств стационарных распределений и колебательных режимов. Установлено, что имеются комбинации параметров, при которых реализация стационарного или нестационарного сценария зависит от начальных распределений хищников.

*Ключевые слова:* сосуществование конкурирующих популяций, таксис, адвекция, МКР, косимметрия, предельные циклы.

Для анализа последствий климатических изменений и антропогенных воздействий применяется моделирование, требующее решения систем нелинейных дифференциальных уравнений [1–4]. Возникающие при этом задачи часто формулируются в виде систем уравнений реакции–диффузии–адвекции, содержащих значительное число коэффициентов и параметрических зависимостей [1,5,6]. При анализе пространственно-временных эффектов часто используется прямой вычислительный эксперимент [7–10].

Для исследования динамики нелинейных пространственных моделей важным является предварительный анализ классов формулируемых задач. Наличие в задаче дискретной или непрерывной симметрии [11] позволяет проанализировать помимо самой задачи также и близкие проблемы, получаемые при нарушении условий симметрии.

Перспективным направлением является анализ систем, допускающих косимметрию [12], в которых, как и в случае моделей с непрерывной симметрией, возможно возникновение семейств стационарных состояний. Характерной особенностью косимметричных систем является переменность спектра устойчивости членов семейства [13]. При нарушении косимметрии проявляется эффект «памяти» системы об исчезнувшем семействе: установление к изолированным состояниям происходит вдоль кривой, отвечающей семейству [14].

Популяционные модели, обладающие свойством косимметрии, были рассмотрены в работах [15–17]. Анализ разрушения косимметрии [17] позволил найти области значений параметров направленной миграции, при которых возможно сосуществование конкурирующих близкородственных популяций. Вне этих областей было получено выполнение принципа Гаузе [18].

Целью данной работы является исследование модели, допускающей колебания плотностей конкурирующих популяций хищников, и анализ множественных периодических и стационарных решений. Учитывается таксис, при котором миграционные потоки зависят от пространственной неравномерности распределения популяций и ресурса. Модель формулируется в виде системы нелинейных параболических уравнений. Находятся условия, при выполнении которых эта модель принадлежит к классу косимметричных динамических систем. На основе метода конечных разностей проводится численное исследование системы и анализ получающихся решений. Обзор работ, посвященных моделированию сосуществования хищников без учета пространственных эффектов, дан в работе [19].

### МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ХИЩНИКОВ И ЖЕРТВ, УСЛОВИЯ КОСИММЕТРИЧНОСТИ

Распределение популяций в момент времени  $t$  на одномерном ареале  $x \in [0,1]$  дается функ-

циями плотностей  $u_i(x,t)$  для жертв ( $i = 1, 2, \dots, m$ ) и хищников ( $i = m + 1, m + 2, \dots, n$ ). Уравнения баланса видов записываются через миграционные потоки  $q_i$  и функции локального взаимодействия  $f_i$ :

$$\begin{aligned} \dot{u}_i &= -q'_i + f_i = F_i, \\ q_i &= -k_i u'_i + u_i \phi'_i, \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (1)$$

Естественный прирост плотностей популяций жертв определяется гиперболическим законом роста [3] с коэффициентом  $\mu_i > 0$  и переменной по пространству положительной функцией ресурса  $p(x)$ , а убыль из-за хищников дается слагаемыми с коэффициентами  $l_{ij} > 0$ :

$$\begin{aligned} f_i &= \mu_i u_i f_0 - u_i \sum_{j=m+1}^n l_{ij} u_j, \quad i = 1, \dots, m, \\ f_0 &= \bar{u} \left(1 - \frac{\bar{u}}{p}\right), \quad \bar{u} = \sum_{j=1}^m u_j. \end{aligned} \quad (2)$$

Зависимость  $f_0$  от суммарной плотности близкородственных популяций (подвидов), потребляющих ресурс  $p$ , позволяет описать «замедленный» рост при малых плотностях и остановку прироста при достижении предельных ресурсных величин. Такой вид  $f_0$  подразумевает скрещивание подвидов, а также возможность гибридного видообразования. Локальное изменение плотности хищников определяется функцией

$$f_i = u_i g_i, \quad g_i = \sum_{j=1}^m \mu_{ij} u_j - l_i, \quad i = m + 1, \dots, n, \quad (3)$$

где положительные коэффициенты  $\mu_{ij}$  и  $l_i$  отвечают соответственно за рост и смертность хищников.

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

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

$$\phi_i = \sum_{j=1}^n \beta_{ij} u_j, \quad i = m + 1, \dots, m. \quad (5)$$

Коэффициенты  $\alpha_i$  и  $\beta_{ij}$  определяют характер реакции популяции на распределение ресурса и других популяций (таксис).

Рассматривается кольцевой ареал, система (1)–(5) дополняется условиями периодичности

$$u_i(0,t) = u_i(1,t), \quad q_i(0,t) = q_i(1,t), \quad i = 1, \dots, n \quad (6)$$

и начальными распределениями плотностей популяций

$$u_i(x,0) = u_i^0(x), \quad i = 1, \dots, n. \quad (7)$$

При  $m = 1, n = 2$  и однородном ресурсе  $p(x) \equiv p_0$  из уравнений (1)–(7) следует модель, для которой в работе [20] получены автоколебательные решения (предельные циклы).

Рассматриваемая модель при  $m > 1$  или  $n - m > 1$  и дополнительных условиях на параметры системы относится к классу косимметричных динамических систем [12,13], для которых возможно возникновение непрерывных семейств решений. Для уравнения  $\dot{\mathbf{u}} = \mathbf{F}(\mathbf{u})$  косимметрия  $\mathbf{L}$  представляет собой векторное поле, ортогональное  $\mathbf{F}$  в каждой точке фазового пространства [12].

Проведенный анализ позволил определить условия, при которых система (1)–(6) является косимметричной. Следующая лемма устанавливает существование косимметрии, связанное с ограничениями на регулирующие динамику хищников параметры.

**Лемма 1.** Косимметрией системы (1)–(6) является векторное поле

$$\mathbf{L} = (0, 0, \dots, 0, \zeta_{m+1}, \zeta_{m+2}, \dots, \zeta_n), \quad (8)$$

$$\begin{aligned} \zeta_i &= e^{-\phi_i/k_i} \sum_{j=m+1}^n \text{sign}(i-j) k_j \mu_j, \\ & \quad i = m + 1, m + 2, \dots, n, \end{aligned} \quad (9)$$

если выполнены условия на параметры модели:

$$\frac{k_i}{k_j} = \frac{\phi_i}{\phi_j} = \frac{g_i}{g_j} = \gamma_{ij}, \quad m + 1 \leq i < j \leq n. \quad (10)$$

*Доказательство.* По определению косимметрии векторное поле  $\mathbf{L}$  должно быть ортогонально правой части системы (1)–(6) для любых функций  $u_i(x, t)$ , т. е.

$$\int_0^1 (\mathbf{F}, \mathbf{L}) dx = \sum_{i=m+1}^n \int_0^1 (-q'_i + f_i) \zeta_i dx = I_1 + I_2 = 0,$$

где

$$I_1 = \sum_{i=m+1}^n \int_0^1 \zeta_i f_i dx, \quad I_2 = - \sum_{i=m+1}^n \int_0^1 \zeta_i q'_i dx.$$

Подстановка (9) и (3) в  $I_1$  и перегруппировка слагаемых позволяет записать интеграл  $I_1$  следующим образом:

$$I_1 = \sum_{i=m+1}^n \int_0^1 (-e^{-\varphi_i/k_i} g_i k_j u_j + e^{-\varphi_i/k_i} g_j k_i u_i) dx.$$

С учетом условий (10) получается  $I_1 = 0$ .

После интегрирования по частям и учета условий периодичности (6) интеграл  $I_2$  можно записать в виде суммы

$$I_2 = \sum_{i=m+1}^n \int_0^1 \zeta'_i q_i dx = I_{2,1} + I_{2,2} + I_{2,3},$$

где

$$I_{2,1} = - \sum_{i=m+1}^n \sum_{j=m+1}^n \int_0^1 e^{-\varphi_i/k_i} \text{sign}(i-j) k_j u'_j k_i u'_i dx,$$

$$I_{2,2} = \sum_{i=m+1}^n \sum_{j=m+1}^n \int_0^1 \text{sign}(i-j) \times \\ \times k_j [e^{-\varphi_i/k_i} u'_j u'_i \varphi'_i - (e^{-\varphi_i/k_i})' k_j u_j u'_i] dx,$$

$$I_{2,3} = \sum_{i=m+1}^n \sum_{j=m+1}^n \int_0^1 (e^{-\varphi_i/k_i})' \text{sign}(i-j) k_j u_j u'_i \varphi'_i dx.$$

С использованием соотношений (10), устанавливающих связь между диффузионными коэффициентами  $k_i$  и функциями  $\varphi_i$ , и перегруппировки слагаемых получается, что  $I_{2,1} = 0$ ,  $I_{2,2} = 0$  и  $I_{2,3} = 0$ .

Таким образом, интегралы  $I_1 = 0$  и  $I_2 = 0$ , т.е. векторное поле  $L$ , определенное формулами (8)–(9), является косимметрией системы (1)–(6).

В силу определения [12] выбор косимметрии не является однозначным, в частности, умножение  $L$  на вещественный параметр также дает косимметрию.

**Следствие.** В случае функций  $\varphi_i$  и  $g_i$ , определенных соответственно формулами (5) и (3), из условий косимметрии получаются следующие соотношения для коэффициентов:

$$\frac{k_i}{k_j} = \frac{\beta_{ir}}{\beta_{jr}} = \frac{\mu_{is}}{\mu_{js}} = \frac{l_i}{l_j} = \gamma_{ij}, \quad (11)$$

$$m+1 \leq i < j \leq n, \quad 1 \leq r \leq n, \quad 1 \leq s \leq m.$$

В следующей лемме формулируются условия существования косимметрии в системе (1)–(6) при дополнительных соотношениях на параметры, регулирующие динамику жертв.

**Лемма 2.** Косимметрией системы (1)–(6) является векторное поле

$$L = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_m, 0, 0, \dots, 0),$$

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

если выполнены следующие условия на параметры модели:

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

Для системы конкурирующих популяций с логистическим законом роста и без хищников условия косимметрии были получены в работе [17]. На основе лемм 1 и 2 можно сформулировать общий результат.

**Теорема.** При  $m > 1$ ,  $n - m > 1$  и выполнении условий

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

$$\frac{k_i}{k_j} = \frac{\beta_{ir}}{\beta_{jr}} = \frac{\mu_i}{\mu_j} = \frac{l_i}{l_j} = \gamma_{ij}$$

$$m+1 \leq i < j \leq n, \quad 1 \leq r \leq n, \quad 1 \leq s \leq m$$

система (1)–(6) имеет косимметрию

$$L = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_n),$$

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

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

Доказательство аналогично проведенному для леммы 1.

Далее представлены результаты исследования системы для одной популяции жертвы ( $u_1 \equiv u$ ) и двух хищников ( $u_2 \equiv v$ ,  $u_3 \equiv w$ ). Для жертвы учитывалась направленная миграция, вызванная неоднородностью распределения ресурса и хищников, а для хищников учитывался только таксис, вызванный неоднородностью распределения жертвы. Для анализа случая косимметрии и его нарушения система может быть записана в виде

$$\dot{u} = [k_1 u' - u \varphi'] + \mu_1 u f_0 - l_{12} u v - l_{13} u w, \quad (12)$$

$$f_0 = u \left( 1 - \frac{u}{p(x)} \right), \quad \varphi = \alpha p(x) + \beta_{12} v + \beta_{13} w, \quad (13)$$

$$\dot{v} = [k_2 v' - \beta_{21} u' v] + \mu_{21} uv - l_2 v, \quad (14)$$

$$\dot{w} = [k_3 w' - \gamma \beta_{21} u' w] + \gamma (\mu_{21} uw - l_2 w). \quad (15)$$

В уравнениях (12)–(15) условия косимметрии (11) учтены за исключением соотношения на диффузионные параметры  $k_2, k_3$ . Существованию косимметрии (8)–(9) отвечает  $k_3 = \gamma k_2$ , где  $\gamma$  – параметр пропорциональности.

Система (12)–(15), дополненная условиями периодичности и начальными данными, допускает решения в виде семейств стационарных распределений и предельных циклов. Получающееся семейство решений можно параметризовать таким образом, что значению  $\theta = 0$  ( $\theta = 1$ ) будет отвечать решение с нулевой плотностью популяции  $v(w)$ , а значениям  $\theta \in (0, 1)$  – решения с ненулевыми плотностями  $v, w$  (существование популяций). При постоянном ресурсе  $p(x) \equiv p_0$  система (12)–(15) допускает решения, не зависящие от  $x$  (см. Приложение).

### ЧИСЛЕННЫЙ МЕТОД

Для численного решения задачи (1)–(7) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток. По переменной  $x$  вводится равномерная сетка:  $x_r = rh, r = 1, \dots, N, h = 1/N$ . Плотность распределения популяции  $u_i$  в узле  $x_r$  далее обозначается через  $u_{i,r}$ . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:  $x_{r+1/2} = rh + h/2, r = 1, \dots, N$ . Для аппроксимации системы (1)–(6) по пространственной координате применяется метод баланса [21]: уравнение (1) интегрируется по отрезку  $[x_{r-1/2}, x_{r+1/2}]$ , а для потоков  $q_i$  интегрирование проводится по отрезку  $[x_r, x_{r+1}]$ .

Получающиеся уравнения удобно записать с помощью разностного оператора первого порядка и оператора вычисления среднего на двухточечном шаблоне:

$$(dw)_r = \frac{w_{r+1/2} - w_{r-1/2}}{h}, \quad (\delta w)_r = \frac{w_{r+1/2} + w_{r-1/2}}{2}.$$

Эти операторы справедливы для целых и полуцелых индексов  $r$ , по пространственной координате имеет место периодичность решения ( $w_{N+1} = w_1, w_{1/2} = w_{N+1/2}$ ).

В результате дискретизации по  $x$  получается следующая система дифференциальных уравнений:

$$\dot{u}_{i,r} = [-dq_i + f_i]_r, \quad i = 1, \dots, n, \quad r = 1, \dots, N. \quad (16)$$

Здесь

$$f_{i,r} = \mu_i u_{i,r} f_{0,r} - u_{i,r} \sum_{j=m+1}^n l_{ij} u_{j,r}, \quad \bar{u}_r = \sum_{j=1}^m u_{j,r}, \quad (17)$$

$$i = 1, \dots, m,$$

$$f_{0,r} = \bar{u}_r \left( 1 - \frac{\bar{u}_r}{P_r} \right), \quad P_r = \left[ \frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} p(x) dx \right]^{-1}, \quad (18)$$

$$f_{i,r} = u_{i,r} \sum_{j=1}^m \mu_{ij} u_{j,r} - l_i u_{i,r} \quad i = m+1, \dots, n. \quad (19)$$

Разностные аналоги потоков  $q_{i,r+1/2}$  ( $r = 1, \dots, N$ ) вычисляются по формулам

$$q_{i,r+1/2} = [-k_i du_i + \alpha_i p \delta u_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} du_j \delta u_i]_{r+1/2}, \quad (20)$$

$$i = 1, \dots, m,$$

$$q_{i,r+1/2} = [-k_i du_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} du_j \delta u_i]_{r+1/2}, \quad (21)$$

$$i = m+1, \dots, n.$$

Построенная конечномерная модель с дискретными аналогами условий периодичности ( $u_{i,N+1} = u_{i,1}, q_{i,1/2} = q_{i,N+1/2}$ ) может быть записана в виде

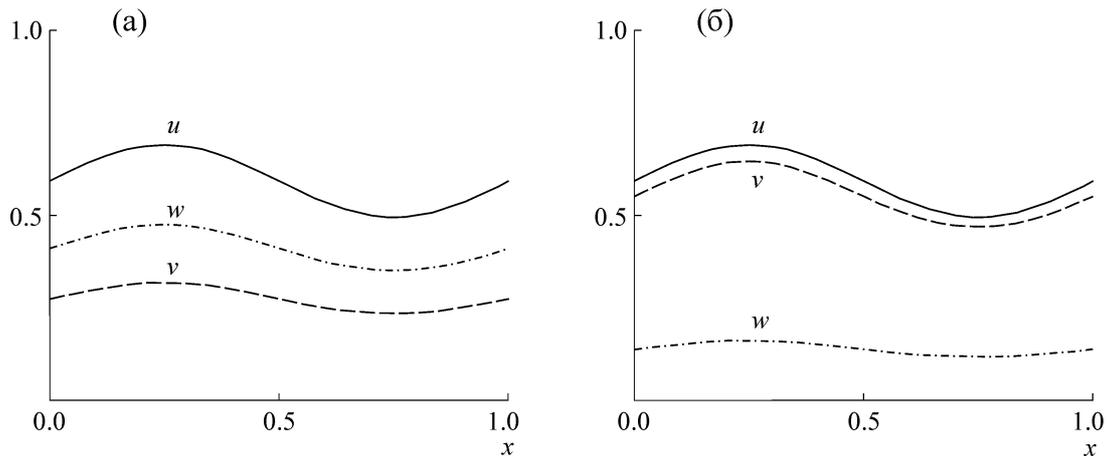
$$\dot{\mathbf{u}} = \Phi(\mathbf{u}), \quad \mathbf{u}(0) = \mathbf{u}_0, \quad (22)$$

здесь  $\mathbf{u} = (u_{1,1}, u_{1,2}, \dots, u_{1,N}, u_{2,1}, u_{2,2}, \dots, u_{2,N}, \dots, u_{n,1}, u_{n,2}, \dots, u_{n,N})$  – вектор значений переменных в узлах сетки. Начальные данные для системы (16)–(21) получаются из (7).

Для интегрирования системы (22) по времени использовался метод Рунге–Кутты. В расчетах методом установления были найдены стационарные и периодические решения. Вычисление мультипликаторов периодических режимов (собственных значений матрицы монодромии) производилось при помощи метода Флоке [22]. Для этого были получены аналитические представления уравнений в вариациях для системы (22) относительно ее периодического решения  $\eta = \eta(t)$ :

$$\dot{\mathbf{x}} = \nabla_{\mathbf{u}} \Phi(\eta(t)) \mathbf{x}. \quad (23)$$

Система (22) и уравнения в вариациях (23) решались совместно на периоде  $T$  решения  $\eta(t)$ , при этом в качестве начальных данных  $\mathbf{u}_0$  бралась точка цикла и проводились расчеты для различных начальных возмущений  $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}^{(0i)}, x_j^{(0i)} = \delta_{ij}, i, j = 1, \dots, nN$ . С помощью расчи-



**Рис. 1.** Стационарные распределения популяций  $u$ ,  $v$ ,  $w$ , полученные из разных начальных данных;  $k_3 = 0,24$ ,  $l_2 = 1,5$ ,  $\kappa = 0,5$ .

танных  $x(T)$  далее формировались столбцы матрицы монодромии, и вычислялись ее собственные значения (мультипликаторы цикла).

Расчет колебательных режимов и стационарных распределений проводился для уравнений (12)–(15) на разных сетках (24, 48 и 96 узлов). Разница в вычислении равновесий на сетках с 24 и 48 узлами составила 0,8%, а на сетках с 48 и 96 узлами – 0,4%. Погрешность расчета периода предельного цикла на сетках с 24 и 48 узлами составила 0,2%. Далее приведены результаты расчета мультипликаторов на сетке  $N = 24$ , при этом шаг по времени был равен  $\tau = 0,002$ .

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Ниже представлены результаты численного исследования динамики системы двух хищников и жертвы (12)–(15). На основе развитых методов было проведено исследование формирования стационарных распределений и колебательных режимов. В качестве ресурса использовали функцию с одним максимумом  $p(x) = 1 + \kappa \sin(2\pi x)$ . Были зафиксированы параметры

$$k_1 = 0,2, k_2 = 0,3, \mu_1 = 3, \mu_{21} = 2,5, l_{12} = l_{13} = 1, \\ \alpha = 0,1, \beta_{12} = -0,2, \beta_{13} = -0,3, \beta_{21} = 0,4, \gamma = 0,8$$

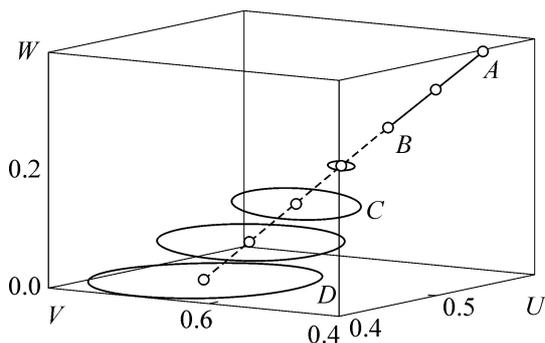
и проведены расчеты для различных значений коэффициента диффузии  $k_3$ , коэффициента смертности  $l_2$  и параметра неоднородности ресурса  $\kappa$ .

При  $k_3 = 0,24$  система (12)–(15) является косимметричной и при  $\kappa = 0,5$  в зависимости от  $l_2$  получаются различные семейства решений. Так, при  $l_2 = 1,5$  семейство целиком состоит из устойчивых равновесий. В спектре каждого

равновесия имеется практически нулевое значение, отвечающее нейтральной устойчивости вдоль семейства решений, при этом остальные значения спектра индивидуальны для членов семейства. Каждое равновесие может быть реализовано при соответствующем выборе начальных данных. Полученные решения характеризуются практически одинаковым распределением жертвы  $u(x)$  и различными комбинациями распределений хищников.

На рис. 1 приведены профили двух распределений из семейства, полученные из различных начальных данных. Видно, что рис. 1б отвечает доминированию популяции  $v(x)$ . Для представленных на рис. 1 равновесий собственными значениями с наибольшей вещественной частью являются  $1,05 \cdot 10^{-14}$ ,  $-0,222 \pm i0,970$  (рис. 1а) и  $1,85 \cdot 10^{-14}$ ,  $-0,215 \pm i1,02$  (рис. 1б). Переменность спектра устойчивости равновесий является характерным свойством косимметричных динамических систем.

С уменьшением  $l_2$  некоторые стационарные решения из семейства становятся неустойчивыми и от них отщепляются предельные циклы, соответствующие колебательным режимам изменения популяций. При выбранных значениях параметров первым теряет устойчивость распределение без хищника  $w$ . На рис. 2 приведен фрагмент семейства ( $l_2 = 1,2$ ), состоящего из устойчивых (сплошная линия) и неустойчивых (пунктир) равновесий. Также на рис. 2 представлено несколько предельных циклов, отщепившихся от неустойчивых равновесий. Здесь и далее  $U = u_{|N/2|+1}$ ,  $V = v_{|N/2|+1}$ ,  $W = w_{|N/2|+1}$ . Буквами  $A$  и  $B$  на рис. 2 обозначены устойчивые равновесия, их спектральные характеристики равны соответственно  $0,000$ ,  $-0,002 \pm i0,901$  и



**Рис. 2.** Предельные циклы (замкнутые кривые,  $C$ ,  $D$ ) и семейство стационарных решений (кружки), состоящее из устойчивых (сплошная линия, точки  $A$  и  $B$ ) и неустойчивых (пунктир) равновесий;  $k_3 = 0,24$ ,  $l_2 = 1,2$ ,  $\kappa = 0,5$ .

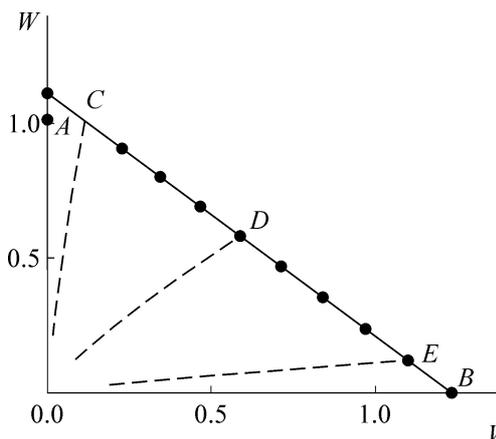
0,000,  $-0,001 \pm i0,923$ . Увеличение вещественного показателя и ненулевая величина мнимой части спектра свидетельствуют о приближении колебательной неустойчивости на семействе.

Из рис. 2 видно, что имеется стягивание предельного цикла к равновесию на границе устойчивости. Для предельных циклов, обозначенных буквами  $C$  и  $D$  на рис. 2, значения мультипликаторов представлены в табл. 1. Среди значений имеются два мультипликатора, близкие к единице. Один из этих мультипликаторов отвечает направлению вдоль семейства (нейтральная устойчивость вдоль семейства), а другой – направлению вдоль траектории предельного цикла. Таким образом, отвечающие циклы образуют непрерывное семейство колебательных режимов. Остальные мультипликаторы лежат внутри круга единичного радиуса. Это соответствует устойчивости циклов семейства в направлении, трансверсальном к семейству. При вычислении «единичных» мультипликаторов наблюдается погрешность, вызванная расчетом кратных величин.

На рис. 2 отражены не все равновесия семейства. При отсутствии хищника  $v$  получается устойчивое стационарное распределение хищника  $w$  и жертвы (спектр устойчивости –  $1,20 \cdot 10^{-5}$ ,  $-4,26 \cdot 10^{-3} \pm i0,857$ ), а при отсутствии хищника

**Таблица 1.** Мультипликаторы для двух колебательных режимов, ответвившихся от неустойчивых равновесий семейства, состоящего из устойчивых и неустойчивых равновесий

| Режим | Макс. мультипликаторы |
|-------|-----------------------|
| $C$   | 1,001, 1,000, 0,981   |
| $D$   | 1,000, 1,000, 0,948   |



**Рис. 3.** Семейство периодических режимов (сплошная линия) и траектории трех предельных циклов (пунктир),  $l_2 = 1,1$ ,  $\kappa = 0,5$ .

$w$  – асимптотически устойчивый колебательный режим для хищника и жертвы.

При уменьшении параметра  $l_2$  до значения 1,1 все равновесия становятся неустойчивыми, и наблюдается семейство, целиком состоящее из периодических режимов. На рис. 3 представлен отрезок линии, отвечающий максимальным значениям плотностей популяций хищников, точки  $C$ ,  $D$  и  $E$  соответствуют сосуществованию хищников в косимметричном случае ( $k_3 = 0,24$ ). Пунктиром представлено изменение плотностей в центральной точке ареала ( $x = 0,5$ ) для режимов сосуществующих хищников. Проекция фазовых портретов для режимов  $C$  и  $E$  представлены на рис. 4. Видно, что в случае  $C$  превалирует хищник  $w$ , а в случае  $E$  – хищник  $v$ . При этом достигаемые максимумы и минимумы хищников различаются. Это сказывается на колебаниях популяции жертвы.

На рис. 3 также приведены точки, отвечающие нарушению косимметрии ( $k_3 = 0,12$ ). В этом случае из ненулевых начальных данных реализуется колебательный режим с одним хищником  $w$  (точка  $A$ ), а режим с одним хищником  $v$  неустойчив и может быть получен только при нулевых начальных данных для хищника  $w$ .

В табл. 2 представлены результаты вычисления максимальных мультипликаторов (чисел Флоке) для предельных циклов, найденных при  $l_2 = 1,1$ . Буквы  $C$ ,  $D$  и  $E$  соответствуют режимам, отмеченным на рис. 3, а буквы  $A$  и  $B$  отвечают случаю нарушения косимметрии ( $k_3 = 0,12$ ). Соответствующие мультипликаторы в табл. 2 показывают устойчивость режима  $A$  и неустойчивость режима  $B$ .

На рис. 5 представлены пространственно-временные распределения хищников для режи-

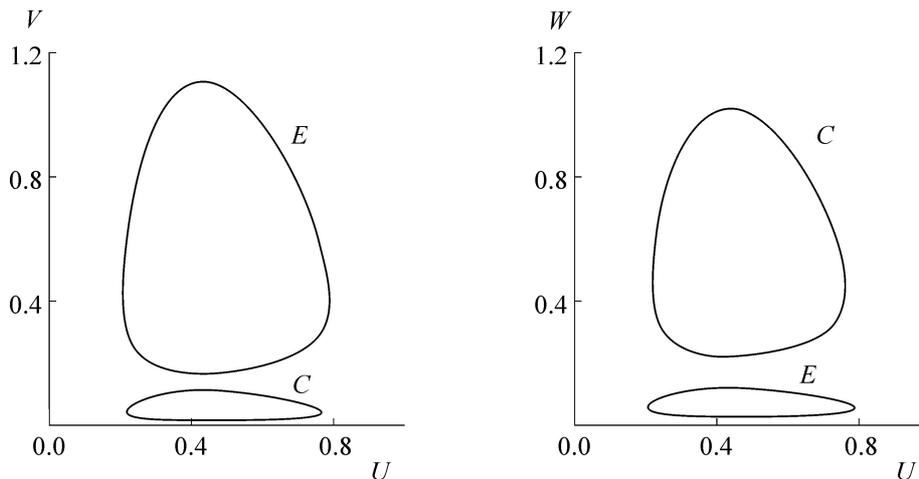


Рис. 4. Проекция фазовых портретов для предельных циклов  $C$  и  $E$ ,  $k_3 = 0,24$ ,  $l_2 = 1,1$ ,  $\kappa = 0,5$ .

мов  $C$  и  $E$ , данных на рис. 3 и 4. Из-за того, что у режима  $E$  период цикла меньше, плотности хищников достигают максимумов раньше, чем для режима  $C$ . Результаты вычисления периодов циклов в зависимости от номера на семействе при различных значениях  $\kappa$  представлены на рис. 6. Видно, что с увеличением «доли» хищника  $v$  (рост  $\theta$ ) период цикла снижается.

При нарушении условий леммы 1 семейство разрушается, при этом в расчетах наблюдается вытеснение одного из хищников. Так, при  $k_3 > 0,24$  остается популяция  $v$ , а при  $k_3 < 0,24$  –  $w$ . Рис. 7 иллюстрирует изменение во времени плотностей популяций хищников при  $k_3 = 0,12$ ,  $\kappa = 0,5$  и  $k_3 = 0,48$ ,  $\kappa = 0,5$ . Видно, что в течение длительного промежутка времени наблюдается сосуществование конкурирующих популяций хищников, при этом при  $k_3 = 0,48$  установление происходит быстрее, чем при  $k_3 = 0,12$ .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для модели, описывающей взаимодействие популяций хищников и жертв на неоднородном ареале, установлено формирование непрерывных семейств колебательных режимов и стационарных решений. Это связано с косимметрией системы, которая получается при дополнительных условиях на параметры. В численных экспериментах установлено, что устойчивость равновесий семейства зависит от континуального номера на семействе, а при изменении параметров возможен сценарий, когда некоторые равновесия становятся неустойчивыми и ответвляются предельные циклы. В отличие от сценария, описанного в работе [23], где ответвление предельного цикла от семейства стацио-

нарных решений происходит с запаздыванием, в данном случае формируется однопараметрическое семейство колебательных режимов. Следует отметить, что в случае однородного ресурса у соответствующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений неустойчивость наступает одновременно для всех равновесий семейства.

В случае нарушения условий косимметрии происходит разрушение семейства. Система при этом демонстрирует медленную динамику с продолжительным временем сосуществования конкурирующих хищников. Скорость вытеснения одного из хищников зависит от степени нарушения косимметрии, и вытеснение может потребовать значительного времени.

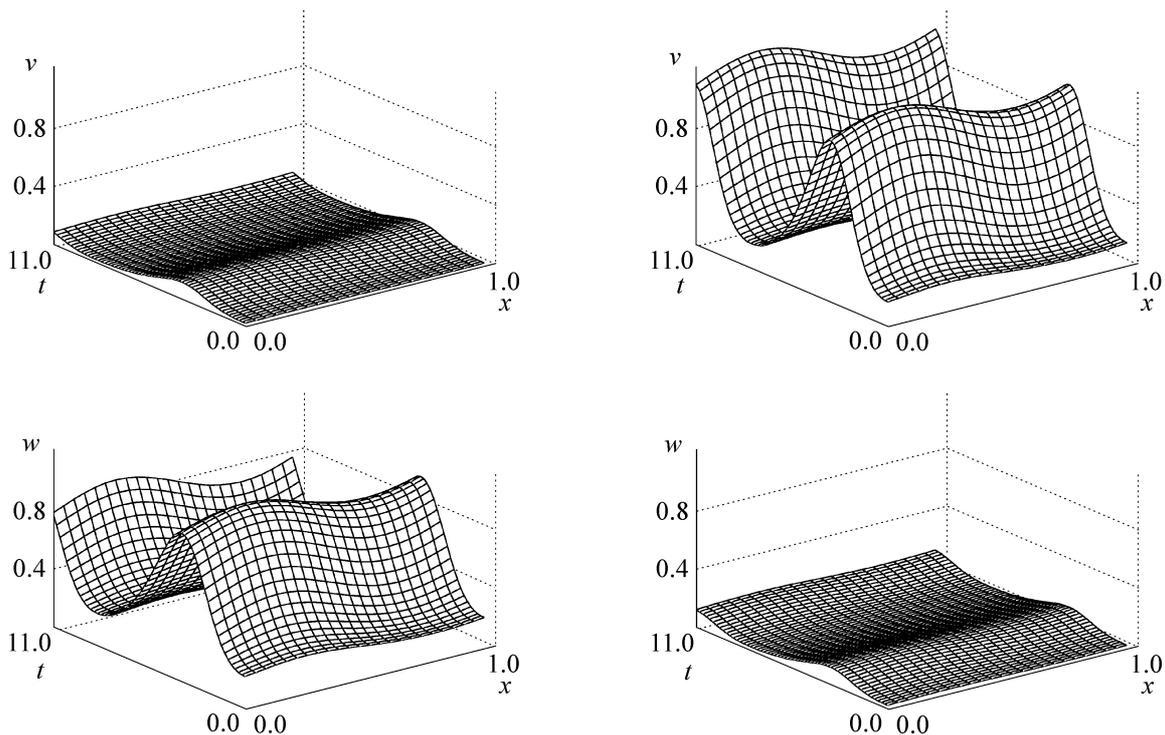
ПРИЛОЖЕНИЕ

СИСТЕМА ДЛЯ ДВУХ ХИЩНИКОВ И ЖЕРТВЫ НА ОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

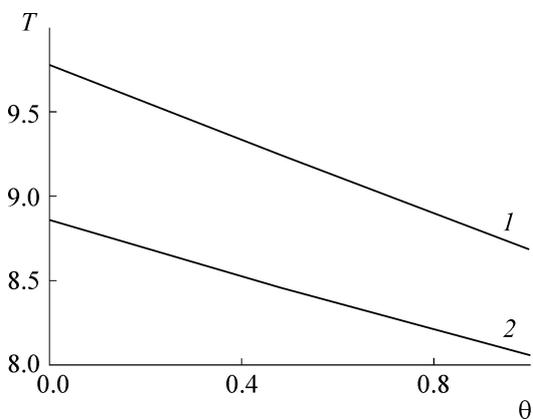
При постоянном по ареалу ресурсе  $p(x) \equiv p_0$  однородные стационарные решения системы

Таблица 2. Мультипликаторы для нескольких решений семейства периодических режимов ( $C$ ,  $D$  и  $E$ ) и для изолированных предельных циклов  $A$  и  $B$ ,  $l_2 = 1,1$ ,  $\kappa = 0,5$

| Режим | $k_3$ | Макс. мультипликаторы |
|-------|-------|-----------------------|
| $A$   | 0,12  | 1,000, 0,946, 0,564   |
| $B$   | 0,12  | 1,124, 1,000, 0,355   |
| $C$   | 0,24  | 1,001, 0,999, 0,369   |
| $D$   | 0,24  | 1,002, 0,999, 0,365   |
| $E$   | 0,24  | 1,001, 0,999, 0,357   |



**Рис. 5.** Пространственно-временные распределения популяций хищников ( $v, w$ ) для периодических режимов  $C$  (слева) и  $E$  (справа),  $k_3 = 0,24, l_2 = 1,1, \kappa = 0,5$ .



**Рис. 6.** Зависимости периода цикла  $T$  от номера на семействе ( $0 \leq \theta \leq 1$ ) для разных амплитуд функции ресурса:  $\kappa = 0,2$  (кривая 1) и  $\kappa = 0,5$  (2);  $k_3 = 0,24, l_2 = 1,1$ .

Здесь  $\mu_1, \mu_{i1}, l_1, l_i, i = 2, 3$  – положительные параметры. В уравнении (A1) квадрат в члене, отвечающем за естественный рост популяции  $u$ , предназначен для описания «замедленного» роста при малых плотностях жертвы [3]. Далее анализируется устойчивость стационарных решений системы (A1)–(A3). Нулевое решение  $u = v = w = 0$  всегда неустойчиво. Ненулевое решение, отвечающее гибели хищников ( $u = p_0, v = w = 0$ ), устойчиво при  $l_2 > \mu_{21}p_0, l_3 > \mu_{31}p_0$ . В случае  $l_2\mu_{31} \neq l_3\mu_{21}$  имеются изолированные решения

$$u = \frac{l_2}{\mu_{21}}, v = \frac{\mu_1 l_2}{l_{12} \mu_{21}} \left( 1 - \frac{l_2}{p_0 \mu_{21}} \right), w = 0 \quad (A4)$$

$$u = \frac{l_3}{\mu_{31}}, v = 0, w = \frac{\mu_1 l_3}{l_{13} \mu_{31}} \left( 1 - \frac{l_3}{p_0 \mu_{31}} \right). \quad (A5)$$

(12)–(15) могут быть найдены из системы обыкновенных дифференциальных уравнений

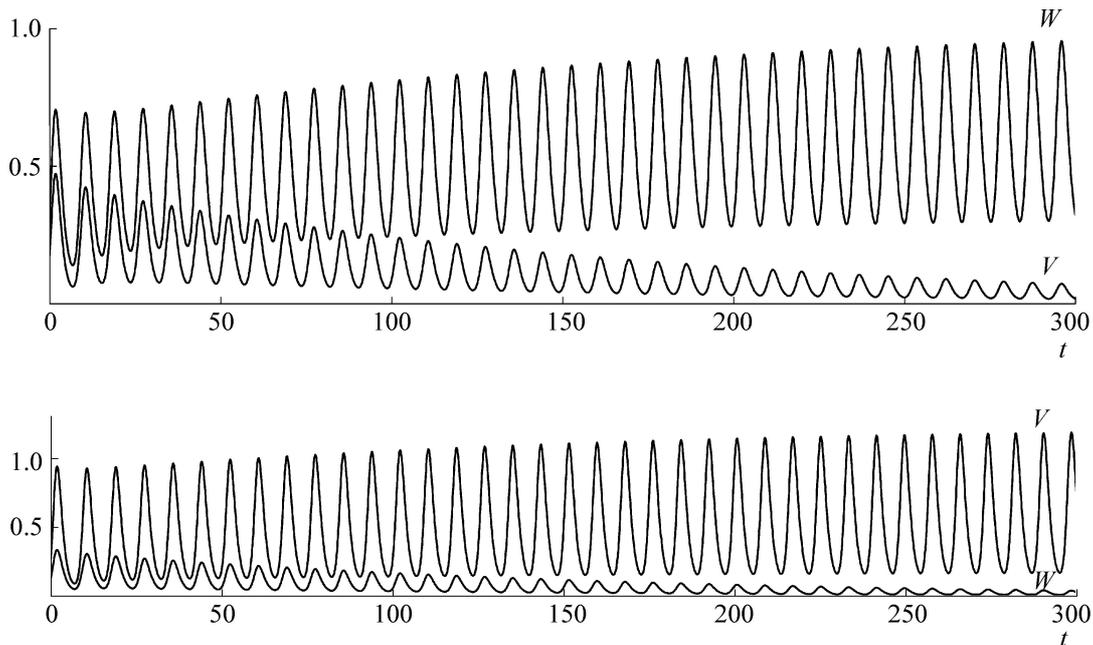
$$\dot{u} = \mu_1 u^2 \left( 1 - \frac{u}{p_0} \right) - l_{12} uv - l_{13} uw, \quad (A1)$$

$$\dot{v} = -l_2 v + \mu_{21} uv, \quad (A2)$$

$$\dot{w} = -l_3 w + \mu_{31} uw. \quad (A3)$$

При выполнении условия  $l_2\mu_{31} = l_3\mu_{21}$  у системы (A1)–(A3) имеется косимметрия  $\mathbf{L} = (0, l_3 w, -l_2 v)$  и для  $l_2 < \mu_{21}p_0$  получается семейство равновесий

$$u = \frac{l_2}{\mu_{21}}, v = \theta \frac{\mu_1 l_2}{l_{12} \mu_{21}} \left( 1 - \frac{l_2}{p_0 \mu_{21}} \right), \quad (A6)$$



**Рис. 7.** Графики зависимости от времени плотностей хищников в центральной точке ареала: вытеснение популяции  $v$  (символ  $V$ ) при  $k_3 = 0,12$  (вверху) и популяции  $w$  ( $W$ ) при  $k_3 = 0,48$  (внизу);  $l_2 = 1,1$ ,  $\kappa = 0,5$ .

$$w = (1 - \theta) \frac{\mu_1 l_2}{l_{13} \mu_{21}} \left( 1 - \frac{l_2}{p_0 \mu_{21}} \right), \quad \theta \in [0,1]. \quad (A7)$$

Здесь  $\theta$  – континуальный параметр (номер равновесия на семействе). Равновесия (A6)–(A7) устойчивы, когда  $\mu_{21} p_0 > l_2$  и  $\mu_{21} p_0 < 2l_2$ . При нарушающем косимметрию возмущении  $l_2 \mu_{31} = l_3 \mu_{21} + \varepsilon$  равновесие (A4) устойчиво при  $\varepsilon < 0$ ,  $l_2 < \mu_{21} p_0 < 2l_2$  и неустойчиво, если  $\varepsilon > 0$ ,  $l_2 < \mu_{21} p_0$ . Равновесие (A5) устойчиво при  $\varepsilon > 0$ ,  $l_3 < \mu_{31} p_0 < 2l_3$  и неустойчиво, если  $\varepsilon < 0$ ,  $l_3 < \mu_{31} p_0$ .

При  $2l_2 = \mu_{21} p_0$  происходит колебательная потеря устойчивости и от равновесий семейства (A6)–(A7) одновременно ответвляются предельные циклы.

Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания, способствовавшие улучшению работы.

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 14-01-00470.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дж. Мюррей, *Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине* (Ин-т компьютерных исслед., НИЦ «Регуляр. и хаотич. динамика», М.–Ижевск, 2011), т. 2.
2. С. Cosner, *Ecol. Complex* **20**, 258 (2014).

3. Ю. М. Свирижев, *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии* (Наука, М., 1987).
4. Т. Ю. Плюснина, П. В. Фурсова, Л. Д. Тёрлова и Г. Ю. Ризниченко, *Математические модели в биологии* (Ин-т компьютерных исслед., Ижевск, 2014).
5. R. S. Cantrell and C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations* (John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 2003).
6. С. Cosner, *Discrete and continuous dynamical systems* **4** (5), 1701 (2014).
7. Ю. В. Тютюнов, Е. А. Жадановская, Р. Ардити и А. Б. Медвинский, *Биофизика* **52** (1), 95 (2007).
8. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис и Ю. В. Тютюнов, *Докл. РАН* **372** (6), 730 (2000).
9. М. А. Цыганов, В. Н. Бикташев, Дж. Бриндли и др., *Успехи физ. наук* **177** (3), 275 (2007).
10. A. Morozov and S. Petrovskii, *Bull. Math. Biol.* **71**, 863 (2009).
11. Н. Х. Ибрагимов, *Группы преобразований в математической физике* (Наука, М., 1983).
12. В. И. Юдович, *Мат. заметки* **49** (5), 142 (1991).
13. V. I. Yudovich, *Chaos* **5** (2), 402 (1995).
14. В. И. Юдович, *Докл. РАН* **398** (1), 57 (2004).
15. K. Frischmuth, E. S. Kovaleva, and V. G. Tsybulin, *Nonlinear Analysis: Real World Applications* **12** (1), 146 (2011).
16. М. Г. Кругликов и В. Г. Цибулин, *Экологич. вестн. НЦ ЧЭС* (2), 56 (2015).
17. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **60** (4), 758 (2015).
18. Г. Ф. Гаузе, *Борьба за существование* (Ин-т компьютерных исслед., М.–Ижевск, 2002).
19. S. Ruan, A. Ardito, P. Ricciardi, and D. L. DeAngelis, *Comptes Rendus – Biologies* **330**, 845 (2007).

20. А. Д. Базыкин и Г. С. Маркман, в сб. *Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике* (Пушино, 1980), сс. 135–149.
21. Н. Н. Калиткин, *Численные методы* (Наука, М., 1978).
22. Б. П. Демидович, *Лекции по математической теории устойчивости* (Наука, М., 1967).
23. В. И. Юдович, *Прикл. математика и механика* **62** (1), 22 (1998).

## Modeling of Oscillatory Scenarios of Competitive Population Coexistence

A.V. Epifanov and V.G. Tsybulin

*Southern Federal University, ul. Milchakova 8a, Rostov-on-Don, 344090, Russia*

Population distribution formation scenarios are investigated for a system of nonlinear reaction–diffusion–advection equations describing the spatiotemporal spread of the predator and the prey. Conditions under which the model belongs to a class of cosymmetric systems are found analytically. Using computer simulations for a system of two predators and a prey it is shown that when these conditions are met, the onset of families of steady distributions and oscillatory regimes is possible. It is established that there are parameter combinations under which realization of steady or unsteady scenario depends on initial distributions of predators.

*Key words: competitive population coexistence, taxis, advection, FDM, cosymmetry, limit cycles*

---

|                          |                               |                               |  |
|--------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--|
| Сдано в набор 15.04.2016 | Подписано к печати 15.06.2016 | Дата выхода в свет 25.07.2016 | Формат 60x88 <sup>1</sup> / <sub>8</sub> |
| Цифровая печать          | Усл. печ. л. 26,0             | Усл. кр.-отт. 3,2 тыс.        | Уч.-изд. л. 26,0                         |
|                          | Тираж 122 экз.                | Зак. 306                      | Цена свободная                           |

---

Учредители:  
Российская академия наук,  
Институт биофизики клетки РАН

---

Издатель: Российская академия наук. Издательство «Наука»  
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

---

Отпечатано в ППП «Типография «Наука», 121099, Москва, Шубинский пер., 6

---