

## ВЛИЯНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ МИГРАЦИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР

© 2015 г. А.В. Будянский, В.Г. Цибулин\*

Донской государственной технической университет, 344000, Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1;

\*Южный федеральный университет, 344090, Ростов-на-Дону, ул Мильчакова, 8а

E-mail: halord@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.14 г.

После доработки 24.03.15 г.

Рассмотрена модель конкуренции популяций с учетом миграции, вызываемой неравномерностью распределения ресурсов и биологических видов. Для анализа сценариев распространения популяций применен аппарат теории косимметрии в сочетании с вычислительным экспериментом. Построены карты миграционных параметров, соответствующих сосуществованию и вытеснению видов.

*Ключевые слова:* популяционная динамика, нелинейные параболические уравнения, косимметрия, метод прямых.

Модели на основе параболических уравнений (системы «реакция–диффузия») часто применяются для анализа пространственно-временных биологических процессов [1,2]. Для моделирования распределения видов по ареалу часто [3,4] рассматриваются задачи с однородной диффузией, соответствующей случайному блужданию особей. В работе [3] было показано, что в условиях конкуренции за пространственно-неоднородный ресурс происходит вытеснение более подвижных популяций, что отвечает принципу Гаузе [5]. Концепция случайного распространения популяций критикуется биологами, так как направленная миграция является неотъемлемой частью жизни биологических сообществ [6]. Для системы с нелинейными коэффициентами диффузии в работе [7] установлено обобщение принципа Гаузе, соответствующее локальному сосуществованию видов, и приведены расчеты, демонстрирующие возможности сосуществования двух и трех популяций на ареале.

Моделированию миграции с учетом неоднородности жизненных условий (коэффициенты диффузии, параметры роста, ресурсные характеристики) посвящены работы последних лет (см. библиографию в работе [8]). Например, в работе [9] неоднородная функция ресурса используется при определении коэффициентов диффузии. В работе [10] исследуется таксис в системе хищник–жертва, когда направленная миграция определяется поисковой активностью хищника. Направленная миграция, вызываемая

неравномерностью распределения ресурса, рассматривается в задачах об инвазии и конкурентном исключении [11,12]. Сосуществование двух популяций в этой задаче отвечает успеху вторгнувшейся популяции (инвайдера). Системы «реакция–диффузия» эффективно применяются при исследовании реальных биологических задач [13–15]. Обзор нелинейных систем с кроссдиффузией дан в работе [16], а ссылки на работы по моделированию сосуществования при изменении по времени жизненных условий приведены в работах [4,8].

Изменения среды обитания популяций и постепенное смещение экологических балансов вызывают необходимость в моделях с медленной динамикой и чувствительностью к начальным данным. Такие свойства, в частности, демонстрируют косимметричные системы [17], для которых характерна неединственность решений, а в случае нарушения косимметрии возможно долгое установление [18]. Модели с косимметрией для конкурирующих популяций рассматривались в работах [19–21]. Системы с одной пространственной переменной, однородной диффузией и нелинейностью специального вида анализировались в работах [19,20], а модель с нелинейной диффузией и функцией логистического роста рассмотрена в работе [21].

В работе на основе нелинейных уравнений параболического типа изучается формирование структур популяций на двухмерном ареале. Модель учитывает зависимость миграционных потоков от пространственной неравномерности

распределений ресурсов и популяций. Исследуется влияние направленной миграции (таксиса) на сценарии локального вытеснения и сосуществования видов. С применением теории косимметрии анализируются условия на параметры системы, при которых возникает непрерывное семейство стационарных распределений. Установлено, что нарушение косимметрии может приводить к сосуществованию популяций или выживанию одного из видов. Вычислительная модель основана на методе прямых и схеме смещенных сеток по пространственным координатам.

### 1. МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КОНКУРИРУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Распределения видов на двумерном ареале  $\Omega$  описываются функциями плотностей  $u_i(x, y, t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$ ,  $(x, y) \in \Omega$ , где  $t$  – время. Уравнения баланса видов записываются через миграционные потоки  $q_i$  и функции роста  $f_i$  [2]:

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = -\nabla q_i + f_i \equiv F_i, \quad i = 1, \dots, m, \quad (1)$$

$$q_i = -k_i \nabla u_i + u_i \nabla \varphi_i, \quad \nabla = (\partial_x, \partial_y)^T. \quad (2)$$

Естественный рост  $i$ -й популяции определяется «логистическим» законом с коэффициентом  $\mu_i > 0$  и переменной по пространству функцией ресурса  $p(x, y)$ :

$$f_i = \mu_i u_i f_0, \quad f_0 = 1 - \frac{1}{p} \sum_{j=1}^m u_j, \quad i = 1, \dots, m. \quad (3)$$

В определении потока (2) первое слагаемое отвечает однородной диффузии, а второе – направленной миграции, причем функция  $\varphi_i$  в общем случае зависит от  $x$ ,  $u_i$ ,  $p$ . Диагональные матрицы второго порядка  $k_i$  содержат неотрицательные диффузионные коэффициенты. Далее рассматривается случай, когда миграционные потоки популяций выражаются через плотности видов и функцию ресурса  $p(x, y)$  [21]:

$$\varphi_i = \alpha_i p + \sum_{j=1}^m \beta_{ij} u_j. \quad (4)$$

Этот подход аналогичен используемому в работах по моделированию таксиса [10, 22]. Коэффициенты диагональных матриц второго порядка  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$  управляют миграцией, вызываемой

неравномерностью распределения соответственно ресурса и плотностей популяций на ареале. Знаки коэффициентов определяют разные виды реакции на неравномерность распределений ресурса и видов, нулевое значение соответствует нейтральной реакции.

На границе ареала  $\Omega$  ставятся условия отсутствия потоков:

$$nq_i|_{\partial\Omega} = 0, \quad i = 1, \dots, m. \quad (5)$$

Система (1)–(5) дополняется начальными распределениями плотностей популяций:

$$u_i(x, y, 0) = u_i^0(x, y), \quad i = 1, \dots, m. \quad (6)$$

### 2. КОСИММЕТРИЯ СИСТЕМЫ

Рассматриваемая модель (1)–(6) при дополнительных условиях на параметры системы относится к классу косимметричных динамических систем [17], для которых возможно возникновение непрерывных семейств стационарных состояний. В отличие от систем с симметрией, где принадлежащие семейству решения имеют одинаковый спектр устойчивости, при косимметрии появляются семейства с переменным спектром, в частности, состоящие из устойчивых и неустойчивых состояний [17]. Для уравнения  $\dot{Y} = F(Y)$  косимметрия  $L$  представляет собой нетривиальный оператор, который ортогонален  $F$  в каждой точке фазового пространства. Существование косимметрии для системы (1)–(5) устанавливает следующая лемма.

**Лемма 1.** Вектор-функция

$$L = (\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_m)^T, \quad \eta_i = \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} e^{-\varphi_i/k_i} \mu_j u_j, \quad (7)$$

$$\gamma_{ij} = \text{sign}(i - j)$$

является косимметрией системы (1)–(6), если выполнены следующие условия на параметры модели:

$$k_i \varphi_j = k_j \varphi_i, \quad i = 1, \dots, m, \quad (8)$$

$$k_i \mu_j = k_j \mu_i, \quad i = 1, \dots, m. \quad (9)$$

*Доказательство.* По определению косимметрии вектор  $L$  должен быть ортогонален правой части системы (1)–(6) для любых функций  $u_i(x, y, t)$ , т.е.

$$\int_{\Omega} (F, L) dx dy = \int_{\Omega} \sum_{i=1}^m (-\nabla q_i + f_i) \eta_i dx dy = I_1 + I_2 = 0. \quad (10)$$

где

$$I_1 = \int_{\Omega} \sum_{i=1}^m \eta_i \nabla q_i dx dy, \quad I_2 = \int_{\Omega} \sum_{i=1}^m \eta_i f_i dx dy.$$

Интегрирование по частям и учет краевых условий (5) позволяет записать интеграл  $I_1$  в следующем виде:

$$I_1 = - \int_{\Omega} \sum_{i=1}^m \nabla \eta_i q_i dx dy.$$

После подстановки (7) и перегруппировки слагаемых получается:

$$I_1 = \sum_{i=1}^m \sum_{j=i+1}^m \int_{\Omega} (\mu_i e^{-\varphi_i/k_i} \nabla \varphi_j + \mu_j k_j \nabla e^{-\varphi_j/k_j}) \times \\ \times (u_j \nabla u_i - u_i \nabla u_j) dx dy.$$

Так как диффузионные коэффициенты  $k_j$  и функции  $\varphi_i$  связаны соотношениями (8)–(9), то  $I_1 = 0$ . Подстановка (7) в  $I_2$  дает  $I_2 = 0$ .

В силу определения [17] выбор косимметрии не является однозначным, в частности, умножение  $L$  на вещественный параметр также дает косимметрию.

*Следствие:* В случае функции  $\varphi_i$ , определенной формулой (4), условиями косимметрии будут:

$$k_i \alpha_j = k_j \alpha_i, \quad i, j = 1, \dots, m, \quad (11)$$

$$k_i \beta_{jr} = k_j \beta_{ir}, \quad i, j = 1, \dots, m, \quad r = 1, \dots, m. \quad (12)$$

Необходимым условием возникновения семейства равновесий [18] является наличие равновесия, на котором косимметрия  $L$  не обращается в нуль (не аннулируется). Определяемая формулами (7) косимметрия  $L$  аннулируется только на нулевом равновесии  $u_i = 0$  ( $Y = 0$ ). Полученные далее численные результаты показывают, что при условиях на параметры (8) и (9) система (1)–(6) имеет ненулевое стационарное решение. При этом в спектре устойчивости полученных равновесий имеется нулевое значение, так что равновесия принадлежат семейству стационарных решений.

При моделировании реальных процессов выполнение ограничений на параметры системы типа (8) и (9) является достаточно редким явлением. Однако и в этом случае исследование условий, при которых система имеет косимметрию, полезно для анализа возникновения стационарных распределений популяций. Для этого применяется подход, основанный на теории косимметричного дефекта и нахождении решений селективного уравнения [18]. Для дифференциального уравнения  $\dot{Y} = F(Y) + Q(Y, \varepsilon)$  в гильбертовом пространстве  $H$  селективная функция (косимметричный дефект) есть нетривиальный оператор  $S$  такой, что  $S(Y) = -(Q(Y, \varepsilon), L(Y))$ , где  $L$  – косимметрия векторного поля  $F$ , а  $Q(Y, \varepsilon)$  – возмущение системы, причем  $Q(Y, 0) = 0$ . Селективное уравнение на семействе  $Y(\theta)$ ,  $\theta \in [0, 1]$  дается равенством  $S(Y(\theta)) = 0$  и автоматически выполняется при  $\varepsilon = 0$ . В работе [18] доказана теорема, о том, что каждое невырожденное решение селективного уравнения порождает ветвь решений по параметру возмущения  $\varepsilon$ .

Математический аппарат [18] далее применяется для анализа модели (1)–(6) в случае двух популяций. При выполнении условий (9) и нулевых матрицах  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$  (отсутствие направленной миграции) косимметрия есть вектор-функция  $L = (-\mu_2 u_2, \mu_1 u_1)$ . В этом случае имеется семейство стационарных распределений, которое может быть параметризовано таким образом, что значению  $\theta = 0$  ( $\theta = 1$ ) отвечает решение с нулевой плотностью популяции  $u_2(u_1)$ , а значение  $\theta \in (0, 1)$  соответствует решению с ненулевыми плотностями  $u_1, u_2$  (сосуществование видов).

При ненулевых матрицах  $\beta_{12}, \beta_{21}$  селективная функция дается формулой:

$$S(Y) = \int_{\Omega} [-\mu_2 u_2 \beta_{12} \nabla(u_1 \nabla u_2) + \mu_1 u_1 \beta_{21} \nabla(u_2 \nabla u_1)] dx dy. \quad (13)$$

В результате интегрирования по частям и учета краевых условий (5) селективная функция (13) есть:

$$S(Y) = \int_{\Omega} [\mu_2 u_1 (\beta_{12} \nabla u_2 \cdot \nabla u_2) - \mu_1 u_2 (\beta_{21} u_1 \cdot u_1)] dx dy. \quad (14)$$

Для равновесий, отвечающих нулевой плотности одной из популяций ( $\theta = 0$ ,  $\theta = 1$ ), селективное уравнение  $S(Y(\theta)) = 0$  удовлетворяется автоматически. Следующая лемма уста-

навливают существование нетривиального решения селективного уравнения  $S(Y) = 0$  при ненулевых коэффициентах  $\beta_{12}, \beta_{21}$ .

**Лемма 2.** Если у системы (1)–(6) при условии (9) и отсутствии направленной миграции ( $\alpha_i = \beta_{ij} = 0$ ) имеется семейство стационарных решений, то найдутся ненулевые матрицы  $\beta_{12}, \beta_{21}$ , для которых селективное уравнение имеет решение при любом  $\theta \in (0,1)$ .

*Доказательство.* Формула (14) переписывается следующим образом:

$$S(Y) = \sum_{i=1}^2 \mu_i (-1)^i \sum_{j=1}^2 \beta_{i,3-i,ij} H_{ij},$$

где

$$H_{i1} = \int_{\Omega} u_i (\partial_x u_{3-i})^2 dx dy, \quad H_{i2} = \int_{\Omega} u_i (\partial_y u_{3-i})^2 dx dy, \quad i = 1, 2.$$

Если интегралы  $H_{kj}$  равны нулю (плотности  $u_1$  и  $u_2$  распределены равномерно по ареалу), то равенство  $S(Y(\theta)) = 0$  выполняется при любых  $\beta_{12}, \beta_{21}$ . В силу неотрицательности плотностей популяции  $u_1, u_2$  интегралы  $H_{ij}$  неотрицательны. Не нарушая общности, далее считается, что  $H_{11} \neq 0$ . Тогда любое решение из семейства  $Y(\theta), \theta \in (0,1)$  является решением селективного уравнения при следующем условии:

$$\beta_{12,11} = \frac{1}{\mu_1 H_{11}} \left[ \mu_2 \sum_{j=1}^2 \beta_{12,ij} H_{2j} - \mu_1 \beta_{12,22} H_{12} \right]. \quad (15)$$

Параметр возмущения системы  $\varepsilon$  в этом случае может быть введен следующим образом:  $\beta_{ij,kk} = \varepsilon v_{ij,kk}$ . Выражение для  $v_{12,11}$  получается из (15) заменой параметров  $\beta_{ij,kk}$  на  $v_{ij,kk}$ .

Далее в разделе 3 численно исследуется случай разрушения косимметричного семейства.

### 3. ЧИСЛЕННЫЙ МЕТОД

Для численного решения задачи (1)–(6) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток. По переменным  $x$  и  $y$  вводятся равномерные сетки:

$$x_r = rh_x, \quad y_s = sh_y, \quad r = -1, 0, \dots, n_x + 1, \\ s = -1, 0, \dots, n_y + 1, \quad h_x = a/n_x, \quad h_y = b/n_y.$$

Плотности распределения популяции  $u_i$  в узле  $(x_r, y_s)$  далее обозначаются через  $u_{i,rs}$ . Для вычисления потоков  $q_i$  применяются вспомогательные сетки:  $x_{r+1/2} = -h_x/2 + rh_x, r = 1, \dots, n_x,$

$y_{s+1/2} = -h_y/2 + sh_y, s = 1, \dots, n_y.$  В узлах  $(x_{r+1/2}, y_s)$  и  $(x_r, y_{s+1/2})$  определяются соответственно компоненты потоков  $q_{i1}$  и  $q_{i2}$ .

Для аппроксимации системы (1)–(6) по пространственным координатам применяется метод баланса [23]. Уравнение (1) интегрируется по ячейке  $[x_{r-1/2}, x_{r+1/2}] \times [y_{s-1/2}, y_{s+1/2}]$ , а для потоков  $q_{i1}$  и  $q_{i2}$  интегрирование проводится соответственно по ячейкам  $[x_r, x_{r+1}] \times [y_{s-1/2}, y_{s+1/2}]$  и  $[x_{r-1/2}, x_{r+1/2}] \times [y_s, y_{s+1}]$ .

По пространственным переменным вводятся разностные операторы первого порядка на двухточечных шаблонах

$$(d_1 \omega)_{r+1/2,s} = \frac{\omega_{r+1,s} - \omega_{r,s}}{h_x}, \quad (d_2 \omega)_{r,s+1/2} = \frac{\omega_{r,s+1} - \omega_{r,s}}{h_y}$$

и операторы вычисления среднего

$$(\delta_1 \omega)_{r+1/2,s} = \frac{\omega_{r+1,s} + \omega_{r,s}}{2}, \quad (\delta_2 \omega)_{r,s+1/2} = \frac{\omega_{r,s+1} + \omega_{r,s}}{2}.$$

В результате получается следующая система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{u}_{i,rs} = [d_1 q_{i1} + d_2 q_{i2} + f_{i,rs}], \\ r = 0, \dots, n_x, \quad s = 0, \dots, n_y,$$

$$f_{i,rs} = \mu_i u_{i,rs} f_{0,rs}, \quad i = 1, \dots, m, \quad f_{0,rs} = 1 - \frac{1}{P_{rs}} \sum_{j=1}^m u_{j,rs}, \quad (16)$$

$$P_{rs} = \left[ \frac{1}{h_x} \frac{1}{h_y} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \int_{y_{s-1/2}}^{y_{s+1/2}} p(x,y) dx dy \right]^{-1}.$$

Потоки  $q_{i1,r+1/2,s}$  ( $r = 0, \dots, n_x - 1, s = 0, \dots, n_y$ ) и  $q_{i2,r,s+1/2}$  ( $r = 0, \dots, n_x, s = 0, \dots, n_y - 1$ ) вычисляются по формулам:

$$(q_{i1})_{r+1/2,s} = \left[ k_{i,11} d_1 u_i - \alpha_{i,11} d_1 p \delta_1 u_i - \sum_{j=1}^m \beta_{ij,11} d_1 u_i \delta_1 u_j \right]_{r+1/2,s},$$

$$(q_{i2})_{r,s+1/2} = \left[ k_{i,22} d_2 u_i - \alpha_{i,22} d_2 p \delta_2 u_i - \sum_{j=1}^m \beta_{ij,22} d_2 u_i \delta_2 u_j \right]_{r,s+1/2},$$

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

Дискретные аналоги краевых условий записываются с применением законтурных узлов:

$$q_{i1,-1/2,s} = q_{i1,1/2,s}, \quad q_{i1,n_x+1/2,s} = q_{i1,n_x-1/2,s}, \quad (17)$$

$$s = 0, \dots, n_y,$$

$$q_{i2,r,-1/2} = q_{i2,r,1/2}, \quad q_{i2,r,n_y+1/2} = q_{i2,r,s,n_y-1/2},$$

$$r = 0, \dots, n_x.$$

Из (6) получаются начальные условия для уравнений (16) и (17):

$$u_{i,rs} = u^0(x_r, y_s), \quad i = 1, \dots, m, \quad (18)$$

$$r = 0, \dots, n_x, \quad s = 0, \dots, n_y.$$

Система обыкновенных дифференциальных уравнений (16)–(18) может быть записана в виде:

$$\dot{Y} = \Phi(Y), \quad Y(0) = Y_0, \quad (19)$$

здесь вектор  $Y = (U_1, U_2, \dots, U_m)^T$  содержит значения переменных в узлах сетки:  $U_i = (u_{i,11}, u_{i,12}, \dots, u_{i,1n_y}, u_{i,21}, u_{i,22}, \dots, u_{i,n_x n_y})$ ,  $i = 1, \dots, m$ .

Для интегрирования по времени применяется метод Рунге–Кутты четвертого порядка.

Вычисление семейств стационарных распределений проводится при помощи алгоритма, описанного в работе [19] и состоит из следующих шагов:

1. Для  $k$ -й точки на семействе матрица линеаризации  $J_k = \frac{\partial \Psi}{\partial Y}|_{Y_k}$  находится численно.

2. С помощью SVD-разложения вычисляется ядро матрицы  $J_k: G_k = \ker J_k$ .

3. Приближение для  $k + 1$  точки семейства рассчитывается по методу Адамса третьего порядка:

$$Y_{k+1} = Y_k + \frac{h}{12}(23G_k - 16G_{k-1} + 5G_{k-2}), \quad j = 1, 2, \dots$$

Здесь  $h$  – шаг, определяющий дискретизацию непрерывного семейства. Для вычисления второй и третьей точки на семействе используется метод Эйлера с меньшим шагом.

4. Равновесие  $Y_{k+1}$  уточняется методом Ньютона, который для системы нелинейных уравнений  $\Psi(Z) = 0$  дается формулами:

$$Z_{j+1} = Z_j - \left[ \frac{\partial \Psi(Z_j)}{\partial Z} \right]^{-1} \Psi(Z_j), \quad j = 0, 1, \dots, \quad Z_0 = \tilde{Y}_{k+1}.$$

Здесь  $j$  – номер итерации. При выполнении условия  $\|Z_{j+1} - Z_j\| < \epsilon$  полагается  $Y_{k+1} = Z_{j+1}$ .

Косимметрией системы (19) является дискретный аналог векторного поля  $L$ , получаемый из (7) в результате дискретизации. Поскольку нулевое решение задачи (19) (вектор  $Y = 0$ )

аннулирует косимметрию, то любое ненулевое стационарное решение  $Y_*$  (т.е.  $\Phi(Y_*) = 0$ ) не обнуляет косимметрию и, таким образом, принадлежит однопараметрическому семейству равновесий. В спектре устойчивости равновесия  $Y_*$  нулевое значение отвечает нейтральному направлению вдоль семейства. Если остальные спектральные величины лежат в левой полуплоскости, то равновесие  $Y_*$  устойчиво. Это отвечает устойчивости решения на многообразии, трансверсальном к семейству [17].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Далее рассматривается пространственно-временная динамика двух популяций на основе системы (1)–(2), где введены обозначения  $u_1 = u$  и  $u_2 = v$ . Вначале приводятся результаты для задачи, в которой изменениями плотностей по координате  $y$  можно пренебречь и  $x \in [0, a]$ ,  $a = 2$ :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial q_1}{\partial x} + \mu_1 u \left( 1 - \frac{u+v}{p} \right), \quad (20)$$

$$q_1 = -k_1 \frac{\partial u}{\partial x} + a_1 u \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_{12} u \frac{\partial v}{\partial x},$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = -\frac{\partial q_2}{\partial x} + \mu_2 v \left( 1 - \frac{u+v}{p} \right), \quad (21)$$

$$q_2 = -k_2 \frac{\partial v}{\partial x} + a_2 v \frac{\partial p}{\partial x} + \beta_{21} v \frac{\partial u}{\partial x},$$

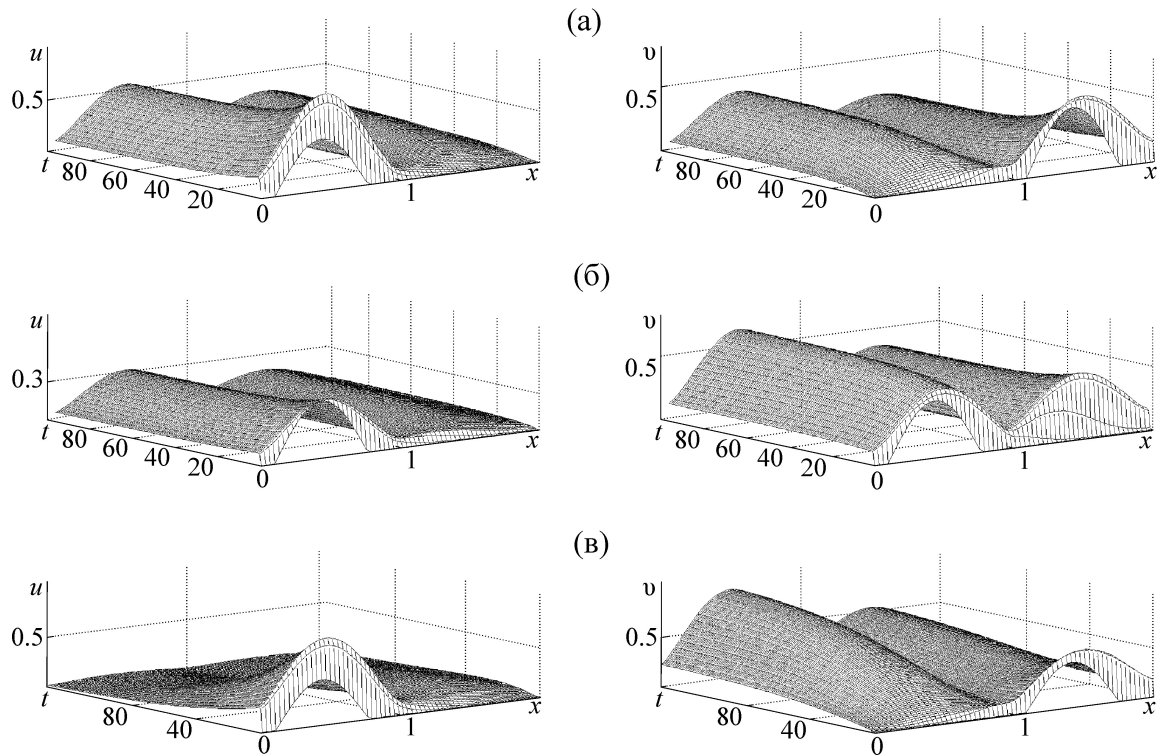
$$q_1(0, t) = q_1(a, t) = q_2(0, t) = q_2(a, t) = 0, \quad (22)$$

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (23)$$

В формулах (20)–(21) диффузионные коэффициенты  $k_1, k_2$  и миграционные параметры  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_{12}, \beta_{21}$  являются скалярными величинами. Миграция популяций, вызванная неравномерностью собственного распределения, не учитывалась ( $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$ ). Вычислительный эксперимент проводился для различных значений коэффициентов миграции  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_{12}, \beta_{21}$  при следующих фиксированных параметрах длины диффузии и роста:

$$k_1 = 0,03, \quad k_2 = 0,04, \quad \mu_1 = 3, \quad \mu_4 = 4. \quad (24)$$

Функция ресурса  $p(x)$  соответствует случаю ареала с двумя благоприятными зонами в точках  $(a/4)$  и  $(3a/4)$ :  $p(x) = 0,1 + 0,9 \sin(2\pi x/a)$  при  $x \in [0, a/2]$  и  $p(x) = 0,1 - 0,5 \sin(2\pi x/a)$  при  $x \in [a/2, a]$  (кривая 1, рис. 2).



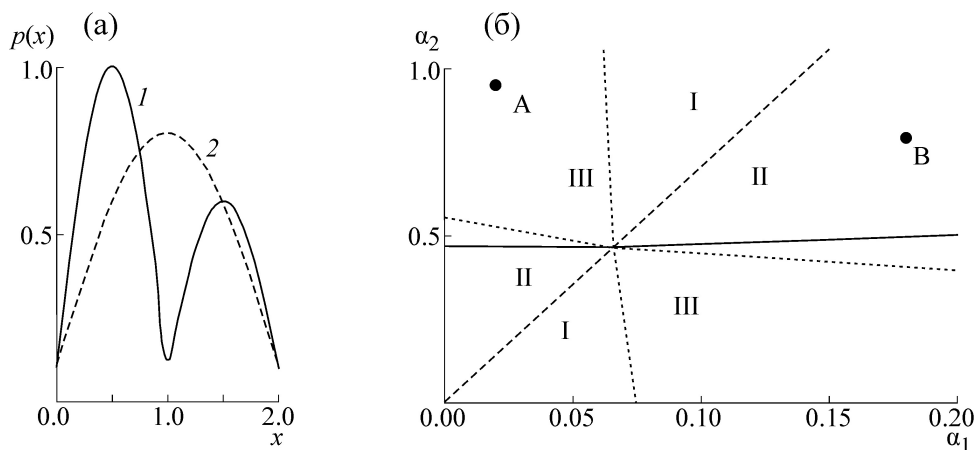
**Рис. 1.** Установление стационарных распределений из различных начальных данных: (а,б) – случай косимметрии ( $\mu_2 = 4$ ), (в) – нарушение косимметрии ( $\mu_2 = 5$ );  $k_1 = 3$ ,  $k_2 = 4$ ,  $\mu_1 = 3$ ,  $\alpha_j = \beta_{j,3-j} = 0$ ,  $j = 1,2$ .

При нулевых значениях коэффициентов миграции  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$  система (20)–(23) при заданных параметрах роста и диффузии (24) отвечает условиям косимметрии (8)–(9). При этом возникает семейство устойчивых стационарных решений. Это означает, что у каждого равновесия существует своя область начальных данных (бассейн), из которых получается данное стационарное распределение. Далее считается, что на семействе введена параметризация со скалярным параметром  $\theta \in [0,1]$ , так что решениям, отвечающим присутствию только одной популяции на ареале, соответствуют крайние точки семейства ( $\theta = 0$ ,  $\theta = 1$ ). Внутренние точки семейства ( $0 < \theta < 1$ ) отвечают сосуществованию видов.

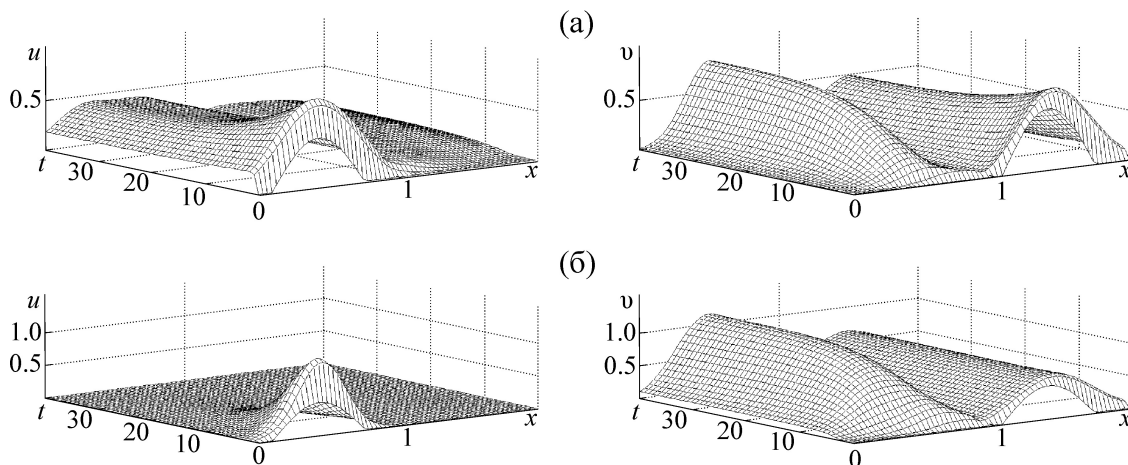
На рис. 1 даны примеры установления стационарных распределений популяций из различных начальных данных при отсутствии направленной миграции. Случаю косимметрии отвечают рис. 1а и 1б, а нарушению косимметрии ( $\mu_2 = 5$ ) соответствует рис. 1в. Видно, что при косимметрии получаются стационарные распределения, отличающиеся балансом присутствия видов, а нарушение косимметрии приводит к динамике, отвечающей принципу Гаузе [5] о выживании одного вида в условиях конкуренции.

Исследование показало, что имеются значительные области значений параметров миграции, при которых достигается возможность сосуществования видов. На рис. 2 представлены карты параметров  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  с зонами, соответствующими сосуществованию видов (III) и выживанию одной из популяций (I и II), расчеты проводились при наборе параметров (24). Условию косимметрии отвечает прямая  $k_1\alpha_2 = k_2\alpha_1$ , на ней лежит точка  $(\alpha_1^*, \alpha_2^*)$ , в которой соприкасаются области, соответствующие различным сценариям существования популяций. На рис. 2 показано, что переход к другому сценарию развития популяций может быть осуществлен за счет изменения параметров миграции. Расчеты проводились для различных функций ресурса, две из которых изображены на рис. 2. Исследование влияния функции ресурса показало, что при меньшей степени неоднородности ресурса (кривая 2 на рис. 2 слева) наблюдается сжатие зон сосуществования видов.

Пусть условие косимметрии (11) нарушено и  $\alpha_1 = \frac{k_1}{k_2}\alpha_2 + \varepsilon$ . При фиксированном  $\alpha_2$  и положительном  $\varepsilon$  семейство сосуществующих стационарных распределений разрушается и происходит вытеснение популяции  $v$ . С ростом  $\varepsilon$



**Рис. 2.** Функции ресурса  $p(x)$  (а) и (б) – карта миграционных параметров  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  с областями, отвечающими сосуществованию (III) и выживанию популяции  $u$  (I) или  $v$  (II), пунктир – существование непрерывного семейства стационарных распределений (косимметрия);  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0$ .

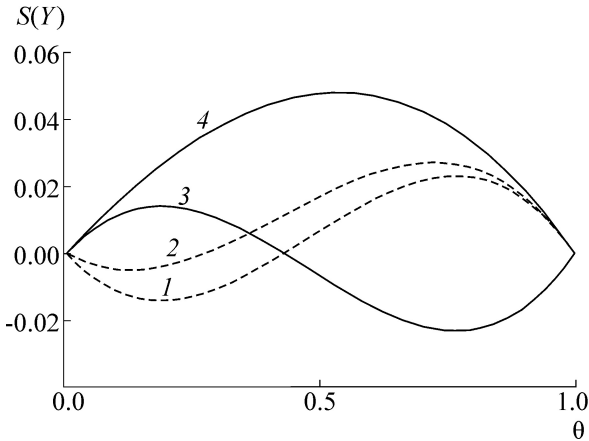


**Рис. 3.** Установление стационарных распределений:  $\alpha_1 = 0,02, \alpha_2 = 0,18$  (а);  $\alpha_1 = 0,15, \alpha_2 = 0,18$  (б);  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0$ .

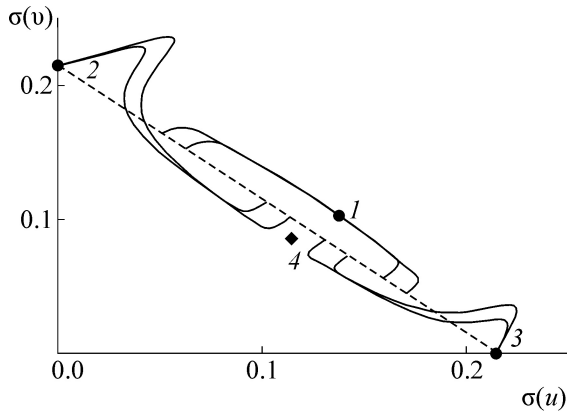
популяция  $u$  начинает активнее стремиться в благоприятные зоны и популяция  $v$  получает возможность выживания. При достаточно больших  $\alpha_2 > \alpha_2^*$  ситуация обратная: с ростом  $\epsilon$  происходит вытеснение популяции  $u$ . При фиксированных  $\alpha_1, \alpha_2$  нарушение косимметрии возможно за счет параметров диффузии. В этом случае более медленная популяция вытесняет более подвижную, что соответствует результатам работы [3].

На рис. 2 точки А и В отвечают значениям миграционных параметров, при которых реализуются два из трех возможных сценариев развития популяций. Динамика установления распределений сосуществующих популяций дана на рис. 3а, а сценарий вытеснения популяции  $u(x,t)$  иллюстрирует рис. 3б.

На рис. 4 приведены графики зависимости селективной функции (14) от континуального параметра  $\theta$  (номер точки на семействе, см. раздел 2) для различных значений миграционных коэффициентов  $\beta_{12}$  и  $\beta_{21}$  и при  $u_1 \equiv u$  и  $u_2 \equiv v$ . Результаты иллюстрируют установленную в Лемме 2 возможность разрушения семейства, приводящего к формированию стационарных распределений сосуществующих популяций. На рис. 4 этому сценарию отвечают точки, в которых кривые селективной функции обращаются в нуль (см. кривые 1, 2, 3). В зависимости от знаков  $\beta_{12}, \beta_{21}$  могут получаться устойчивые и неустойчивые стационарные распределения, при этом баланс видов зависит от отношения  $\beta_{12}/\beta_{21}$ . При миграционных коэффициентах различных знаков ( $\beta_{12}\beta_{21} < 0$ , кривая 4)



**Рис. 4.** Графики селективной функции на семействе ( $\theta$  – континуальный номер): 1 –  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0,08$ , 2 –  $\beta_{12} = \beta_{21} = -0,08$ ; 3 –  $\beta_{12} = \beta_{21} = -0,06$ ; 4 –  $\beta_{12} = 0,08$ ,  $\beta_{21} = -0,08$ ;  $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$ .

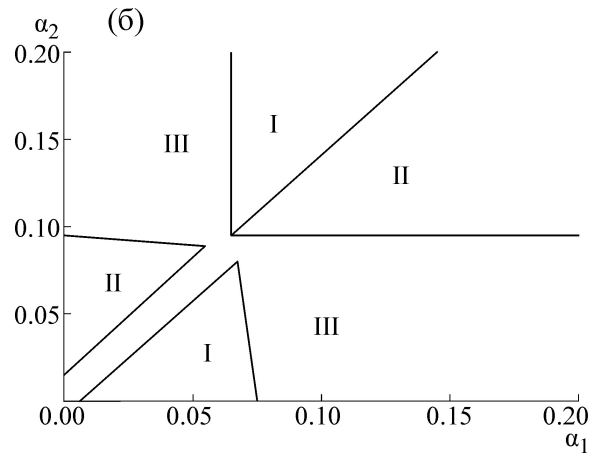
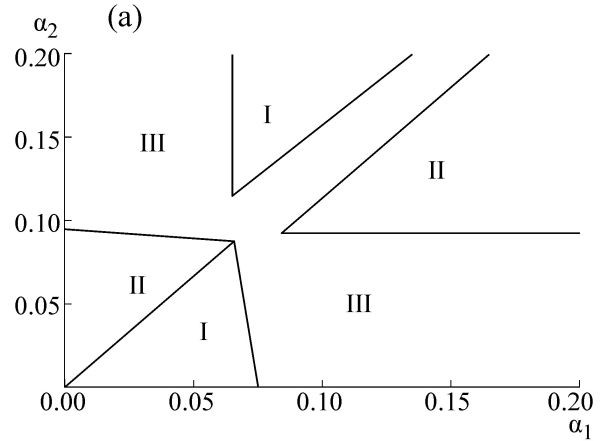


**Рис. 5.** Установление равновесий из точек косимметричного семейства стационарных распределений (пунктир) при  $\beta_{12} = \beta_{21} = -0,07$  (точка 1),  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0,07$  (точки 2, 3); неустойчивое равновесие (точка 4);  $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$ .

имеются только решения, отвечающие выживанию одного из видов.

На рис. 5 представлены траектории установления к устойчивым стационарным состояниям (точки 1, 2, 3) из различных начальных данных, отвечающих элементам семейства (пунктирная линия). Для двух наборов миграционных коэффициентов  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$ , ( $\beta_{12}\beta_{21} > 0$ ) кривые даны на плоскости среднеквадратичных отклонений распределений  $u$  и  $v$ :

$$\sigma(w) = \sqrt{\frac{1}{(n_x + 1) \sum_{r=0}^{n_x} (w_r - \bar{W})^2}}, \quad \bar{W} = \frac{1}{(n_x + 1) \sum_{r=0}^{n_x} w_r.$$



**Рис. 6.** Карты миграционных параметров  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$ , отвечающих сосуществованию (III) и выживанию одной из популяций  $u$  (I) или  $v$  (II):  $\beta_{12} = \beta_{21} = -0,01$  (а),  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0,01$  (б).

Выбор начальной точки не влияет на финальные состояния, при этом траектории следуют вдоль кривой семейства. В случае отрицательных параметров  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$  происходит вытеснение одного вида другим в зависимости от начальных распределений. Точка 4 отвечает неустойчивому стационарному распределению сосуществующих популяций. В процессе вытеснения одной из популяций наблюдается пересечение траектории и кривой семейства. Этот факт связан со склонностью популяций к размежеванию и уходу вымирающей популяции из зон скопления доминирующего вида (наиболее благоприятных зон ареала). При уменьшении параметров  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$  траектории приближаются к семейству, при этом установление происходит значительно медленнее.

На рис. 6 даны карты миграционных параметров ( $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ), отвечающих различным сценариям сосуществования и вытеснения видов при

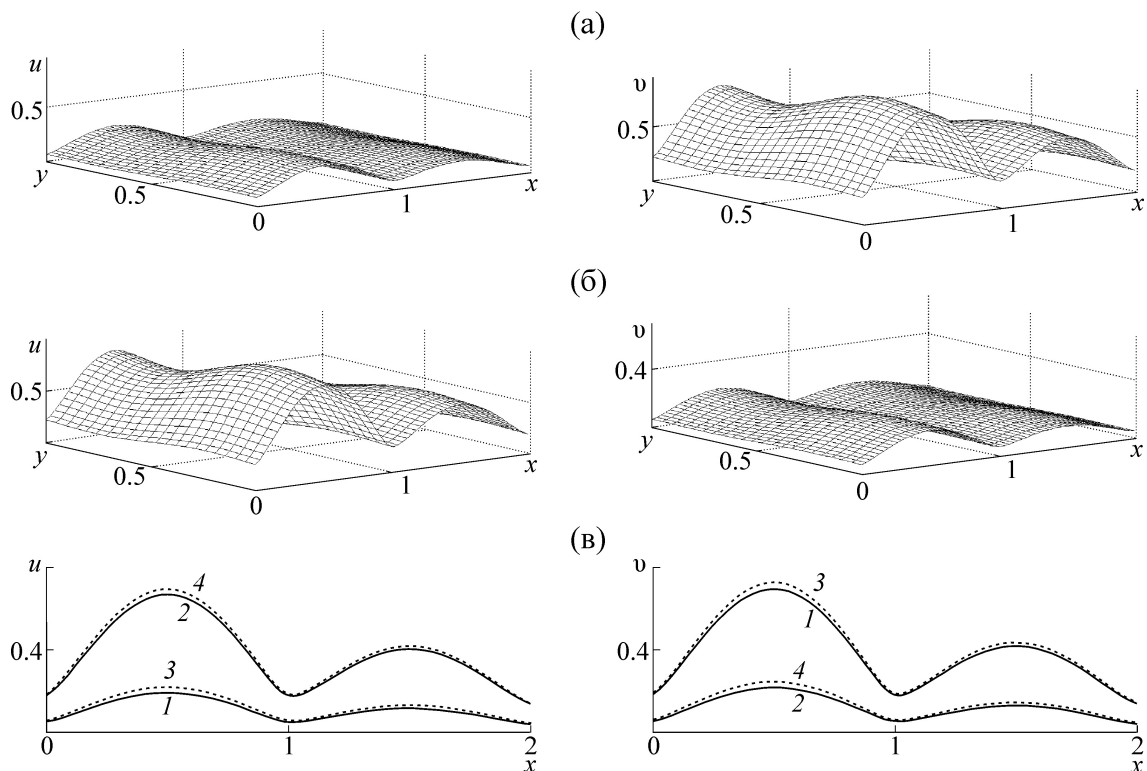


Рис. 7. Стационарные распределения популяций, полученные из различных начальных данных в случае косимметрии;  $\alpha_j = \beta_{j,3-j} = 0$ ,  $j = 1, 2$ .

учете направленной миграции, вызванной неравномерностью видов. В случае ненулевых  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$  нарушается условие косимметрии, а граница между зонами I и II соответствует неустойчивому сосуществованию видов. При нулевых  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$  карта, построенная на рис. 2б, имеет точку  $(\alpha_1^*, \alpha_2^*)$ , к которой сходятся зоны с различными сценариями выживания. Карта параметров при  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0,1$  (рис. 6а) показывает, что при  $\alpha_1 > \alpha_1^*$ ,  $\alpha_2 > \alpha_2^*$  происходит разрыв областей выживания отдельной популяции. Таким образом, зона сосуществования III увеличивается по сравнению со случаем  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0$  (см. рис. 2). Аналогичная ситуация наблюдается при  $\beta_{12} = \beta_{21} = -0,1$ . В этом случае разрыв областей I и II происходит при  $\alpha_1 < \alpha_1^*$ ,  $\alpha_2 < \alpha_2^*$ . Представленные на рис. 6 результаты соответствуют рис. 5, когда при  $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$  и  $\beta_{12}, \beta_{21} > 0$  получается устойчивое сосуществование популяций, а при  $\beta_{12}, \beta_{21} < 0$  – вытеснение одного вида другим.

Результаты исследования одномерной задачи демонстрируют возможности модели (20)–(23) для описания различных сценариев сосуществования популяций. В случае пространственного ареала сложность рассматриваемых за-

дач увеличивается за счет большего числа параметров (матрицы коэффициентов диффузии и миграционных параметров), а также из-за возможности большей вариативности функции ресурса. Для примера на рис. 7 представлены решения задачи на ареале  $\Omega \in [0, 2] \times [0, 1]$  при выполнении условия косимметрии и дано их сравнение с результатами решения задачи на отрезке. В случае двухмерного ареала функция ресурса задавалась в следующем виде:  $p(x, y) = p(x)(1 + 0,2 \sin(2\pi y/b))$ . На рис. 7 представлены два решения, получаемые из различных начальных данных. Видно, что распределения популяций повторяют функцию ресурса. При малых начальных уровнях популяции  $u$  происходит почти полное заполнение благоприятных зон популяцией  $v$  (рис. 7а). Аналогично преимущество в начальный момент времени популяции  $u$  дает более высокую плотность этой популяции и малое присутствие популяции  $v$  (рис. 7б). На рис. 7в представлены результаты сравнения средних по координате  $y$  профилей финальных плотностей (кривые 1, 2) с результатами расчета одномерной задачи (кривые 3, 4) при усредненной по  $y$  функции ресурса. Видно, что при малой вариативности функции ресурса по ко-

ординате у одномерная и двухмерная пространственные постановки дают схожие результаты.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для моделирования влияния миграционных эффектов на формирование популяционных структур в настоящей работе рассматривается система нелинейных параболических уравнений. В ряде работ последнего времени близкие модели применялись для анализа распространения болезней, формирования биологических структур, исследования процессов инвазии [8,11,12]. В работе [12] рассмотрена система для двух конкурирующих популяций в случае одинаковых коэффициентов, отвечающих за миграцию вследствие неравномерности ресурса. В настоящей работе рассматривается система с таксисными слагаемыми, учитывающими неравномерность ресурса и распределений конкурирующих популяций, без ограничений на миграционные параметры и коэффициенты роста. При исследовании формирования популяционных структур применяется теория косимметрии, это позволило найти условия (параметрические зависимости), при которых возникает непрерывное семейство решений, отвечающих сосуществованию популяций (раздел 2). Для анализа популяционных сценариев, возникающих при нарушении условий косимметрии, используется вычислительный эксперимент. Для системы двух популяций вычислены области миграционных параметров, соответствующие различным сценариям формирования популяционных структур: сосуществование обеих популяций или вытеснение одного из видов. Установлено сосуществование популяций на ареале при совместном учете миграционных факторов (неравномерное распределение ресурса и видов) в зависимости от реакции популяции на распределение соседнего вида (знак соответствующего миграционного коэффициента), см. рис. 6.

Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания, способствовавшие улучшению работы.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Математические модели биологических продукционных процессов* (Изд-во МГУ, М., 1993).
2. Дж. Мюррей, *Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине* (Ин-т компьютерных исслед.: Регуляр. и хаотич. Динамика, М.: Ижевск, 2011), т. 2.
3. J. Dockery, K. Hutson, M. Mischaikow, and M. Pernagowski, *J. Math. Biol.* **37**, 61 (1998).
4. C. Cosner and R. Cantrell, *Spatial ecology via reaction-diffusion equation* (John Wiley and Sons Ltd, Chichester, 2003).
5. Г. Ф. Гаузе, *Борьба за существование* (Ин-т компьютерных исслед., М.-Ижевск, 20020).
6. M. Begon, J. L. Harper, and C. R. Townsend, *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (Blackwell Scientific Publications Oxford, 1986).
7. Н. В. Белотелов и А. И. Лобанов, *Математ. моделирование* **9** (12), 43 (1997).
8. C. Cosner, *Discrete and continuous dynamical systems* **4** (5), 1701 (2014).
9. L. Korobenko and E. Braverman, *Nonlinear Analysis: Real World Appli.* **13**, 2648 (2012).
10. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис и Ю. В. Тютюнов, *Докл. РАН* **372** (6), 730 (2000).
11. R. Gejji, Y. Lou, D. Munther, and J. Peyton, *Bull. Math. Biol.* **74**, 257 (2012).
12. К.-Y. Lamand Y. Lou, *Bull. Math. Biol.* **76**, 261 (2014).
13. Ю. В. Тютюнов, Е. А. Жадановская, Р. Ардити и А. Б. Медвинский, *Биофизика* **52** (1), 95 (2007).
14. Ю. В. Тютюнов, А. Д. Загребнева, Ф. А. Сурков и А. И. Азовский, *Биофизика* **54** (3), 508 (2009).
15. А. И. Сухинов, А. В. Никитина и А. В. Чистяков, *Математ. моделирование* **24** (9), 3 (2012).
16. М. А. Цыганов, В. Н. Бикташев, Дж. Бриндли и др., *Успехи физ. наук* **177** (3), 275 (2007).
17. В. И. Юдович, *Мат. заметки* **49** (5), 142 (1991).
18. В. И. Юдович, *Докл. РАН* **398** (1), 57 (2004).
19. Е. С. Ковалева, В. Г. Цибулин и К. Фришмут, *Мат. моделирование* **20**, 85 (2008).
20. K. Frischmuth, E. S. Kovaleva, and V. G. Tsybulin, *Nonlinear Analysis: Real World Applications* **12**, 146 (2011).
21. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Комп. исследование и моделирование* **3** (4), 477 (2011).
22. E. Keller and L. A. Segel, *J. Theor. Biol.* **30**, 225 (1971).
23. Н. Н. Калиткин, *Численные методы* (Наука, М., 1978).

## **Impact of Directed Migration on Formation of Spatial Structures of Populations**

**A.V. Budyansky\* and V.G. Tsybulin\*\***

*\*Don State Technical University, pl. Gagarina 1, Rostov-on-Don, 344000 Russia*

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

We consider a model for competitive species under spatial heterogeneity of resource and population. To analyze the possible scenarios of migration and distribution we employ a technique based on the cosymmetry theory and computational experiment. Coexistence of species and the cases of survival of competitors are studied. The maps for migration parameters are found for different scenarios.

*Key words: population kinetics, nonlinear parabolic equations, cosymmetry, method of lines*