

Численное исследование сосуществования популяций в одной экологической нише***А. В. Будянский, М. Г. Кругликов, В. Г. Цибулин**

Описывается взаимодействие популяций хищников и жертв на пространственно неоднородном двумерном ареале. Модель записывается в виде системы нелинейных уравнений параболического типа для двух близкородственных популяций хищников и двух популяций жертв, конкурирующих за общий ресурс. Показано, что при определённых соотношениях между параметрами и переменной по ареалу функции ресурса, модель принадлежит к классу косимметричных динамических систем. В этом случае возникает непрерывное семейство стационарных распределений сосуществующих популяций. Вычислительный эксперимент основан на методе прямых и схеме смещённых сеток. Для аппроксимации по пространственным переменным задачи на прямоугольном ареале используется метод баланса. Представлены результаты, демонстрирующие возможности модели для описания формирования стационарных распределений популяций. Изучено формирование биологических структур при неоднородности параметров роста, проанализированы условия сосуществования близкородственных видов.

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

Введение. Изменение и сокращение среды обитания биологических популяций в современном мире вызывает миграцию животных и приводит к смещению экологических равновесий. В процессе жизнедеятельности биологических видов образуются зоны совместного обитания (сосуществования) популяций, причём размер этих зон зависит от интенсивности миграции, а процесс формирования может быть достаточно медленным. Задача сохранения природного многообразия требует развития методов анализа динамики популяций хищников и их жертв [1].

Имеются различные точки зрения на возможность присутствия нескольких близкородственных видов в одной экологической нише [1–4]. Принцип Гаузе [2] утверждает, что устойчивое сосуществование двух популяций невозможно, если рост ограничен одним жизненно важным ресурсом. В то же время, известны примеры [3], когда в одной экологической нише обитают несколько близкородственных популяций. В [4] показано, что при моделировании с учётом нелинейности миграционных потоков возможна конкуренция биологических видов без вытеснения менее приспособленной популяции (обобщение принципа Гаузе).

В данной работе рассматривается модель, описывающая взаимодействие популяций хищников и жертв. Для решения системы нелинейных уравнений в частных производных применяется метод конечных разностей. Целью работы является моделирование сосуществования видов и определение параметров системы, при которых модель принадлежит классу косимметричных динамических систем [5, 6] с непрерывным семейством стационарных распределений [7].

Модель динамики конкурирующих популяций. Рассматривается модель взаимодействия двух популяций жертв и двух видов хищников, представляющая собой систему параболических уравнений [8, 9]. Для описания динамики близкородственных популяций аналогично [10] используется единая функция обобщённого ресурса (ёмкости среды) $\rho(x, y)$. Изменение плотности популяций жертв определяется логистическим законом (параметры роста μ_1, μ_2) и убылью из-за присутствия хищников (слагаемые с коэффициентами $l_i, i = 1 \dots 4$) [1].

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-01-00470.

$$\begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = k_1 \Delta u_1 + f_1, & f_1 = \mu_1 u_1 \left(1 - \frac{u_1 + u_2}{p}\right) - l_1 u_1 w_1 - l_2 u_1 w_2, \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = k_2 \Delta u_2 + f_2, & f_2 = \mu_2 u_2 \left(1 - \frac{u_1 + u_2}{p}\right) - l_3 u_2 w_1 - l_4 u_2 w_2, \\ \frac{\partial w_1}{\partial t} = k_3 \Delta w_1 + f_3, & f_3 = \mu_3 w_1 u_1 + \mu_4 w_1 u_2 - l_5 w_1, \\ \frac{\partial w_2}{\partial t} = k_4 \Delta w_2 + f_4, & f_4 = \mu_5 w_2 u_1 + \mu_6 w_2 u_2 - l_6 w_2. \end{cases} \quad (1)$$

Прирост плотности популяций хищников за счёт потребления жертв даётся слагаемыми с коэффициентами μ_i , $i = 3 \dots 6$, а естественная смертность — слагаемыми с коэффициентами l_5 , l_6 [11]. В (1) матрицы второго порядка k_i состоят из диффузионных коэффициентов.

Рассматривается ареал в виде прямоугольника $\Omega = [0, a] \times [0, b]$, на границах которого ставились условия отсутствия потоков [12]:

$$\begin{aligned} \nabla u_{i1}(0, y, t) = \nabla u_{i1}(a, y, t) = \nabla u_{i2}(x, 0, t) = \nabla u_{i2}(x, b, t) = 0, \quad \nabla u_{i2}(x, 0, t) = \nabla u_{i2}(x, b, t) = 0, \\ \nabla w_{i1}(0, y, t) = \nabla w_{i1}(a, y, t) = 0, \quad \nabla w_{i2}(x, 0, t) = \nabla w_{i2}(x, b, t) = 0, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \quad (2)$$

Система дополняется начальными распределениями для плотностей популяций:

$$u_i(x, y, 0) = u_i^0(x, y, 0), \quad w_i(x, y, 0) = w_i^0(x, y, 0), \quad i = 1, 2. \quad (3)$$

Рассматриваемая задача при определённых комбинациях параметров относится к классу косимметричных систем [5, 6], для которых возможно возникновение непрерывных семейств стационарных распределений популяций [13].

Анализ показывает, что система (1) — (3) обладает косимметрией вида

$$L = (\varsigma_1 u_2, \varsigma_2 u_1, \varsigma_3 w_2, \varsigma_4 w_1)^T, \quad (4)$$

когда вещественные параметры ς_i связаны соотношениями, получающимися из условия ортогональности вектора L правой части системы (1) — (2). Рассматриваемая система обладает косимметрией [14] при выполнении соотношений:

$$\begin{aligned} k_1 \varsigma_2 = -k_2 \varsigma_1, \quad \mu_1 \varsigma_2 = -\mu_2 \varsigma_1, \quad l_1 \varsigma_2 = -l_3 \varsigma_1, \quad l_2 \varsigma_2 = -l_4 \varsigma_1, \\ k_3 \varsigma_4 = -k_4 \varsigma_3, \quad \mu_3 \varsigma_4 = -\mu_5 \varsigma_3, \quad \mu_4 \varsigma_4 = -\mu_6 \varsigma_3, \quad l_5 \varsigma_4 = -l_6 \varsigma_3. \end{aligned} \quad (5)$$

Так как косимметрия [10] определяется с точностью до постоянного множителя, то далее $\varsigma_1 = -k_{2,11}$, $\varsigma_3 = -k_{4,11}$.

Численный метод. Для решения задачи (1) — (3) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещённых сеток. По переменным x и y вводятся равномерные сетки: $x_r = rh_x$, $y_s = sh_y$, $r = -1, 0, \dots, n_x + 1$, $s = -1, 0, \dots, n_y + 1$, $h_x = a/n_x$, $h_y = b/n_y$. Через $u_{i,rs}$ ($w_{i,rs}$) обозначается значение плотности распределения популяции u_i (w_i) в узле (x_r, y_s) . Для вычисления потоков вводятся вспомогательные сетки: $x_{r+1/2} = -h_x / 2 + rh_x$, $r = 1, \dots, n_x$, $y_{s+1/2} = -h_y / 2 + sh_y$, $s = 1, \dots, n_y$. Компоненты ∇u_{i1} (∇w_{i1}) и ∇u_{i2} (∇w_{i2}) определяются в узлах $(x_{r+1/2}, y_s)$ и $(x_r, y_{s+1/2})$ соответственно.

При аппроксимации уравнений (1) по пространственным переменным вводятся разностные операторы первого порядка на двухточечных шаблонах:

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

В результате получается следующая система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{u}_{i,rs} &= [d_1 d_1 u_{i1} + d_2 d_2 u_{i2} + f_i]_{rs}, \quad r = 0, \dots, n_x, \quad s = 0, \dots, n_y, \\ \dot{w}_{i,rs} &= [d_1 d_1 w_{i1} + d_2 d_2 w_{i2} + f_{2i+1}]_{rs}, \quad r = 0, \dots, n_x, \quad s = 0, \dots, n_y, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \quad (6)$$

Дискретные аналоги краевых условий (2) дают соотношения для величин в законтурных узлах:

$$\begin{aligned} u_{i,-1,s} &= u_{i,1,s}, \quad w_{i,-1,s} = w_{i,1,s}, \quad s = 0, \dots, n_y, \\ u_{i,r,-1} &= u_{i,r,1}, \quad w_{i,r,-1} = w_{i,r,1}, \quad r = 0, \dots, n_x, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \quad (7)$$

Из (3) следуют начальные условия для (6), (7):

$$\begin{aligned} u_{i,rs} &= u^0(x_r, y_s), \quad i = 1, 2, \quad w_{i,rs} = w^0(x_r, y_s), \\ i &= 1, 2, \quad r = 0, \dots, n_x, \quad s = 0, \dots, n_y. \end{aligned} \quad (8)$$

Система (6) — (8) записывается в виде:

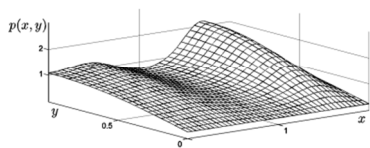
$$\begin{aligned} \dot{Y} &= F(Y), \quad Y(0) = Y_0, \\ Y &= (U_1, U_2, W_1, W_2)^T, \\ U_i &= \left(u_{i,11}, u_{i,12}, \dots, u_{i,1n_y}, u_{i,21}, u_{i,22}, \dots, u_{i,n_x n_y} \right), \\ W_i &= \left(w_{i,11}, w_{i,12}, \dots, w_{i,1n_y}, w_{i,21}, w_{i,22}, \dots, w_{i,n_x n_y} \right), \quad i = 1, 2, \end{aligned} \quad (9)$$

где Y_0 — вектор начальных данных.

Для интегрирования по времени задачи Коши (9) применяется метод Рунге — Кутты четвёртого порядка.

Косимметрией системы (9) является дискретный аналог векторного поля L , получаемый из (4) — (5) в результате дискретизации. Поскольку нулевые решения задачи (9) (вектор $Y = 0$) аннулируют косимметрию, то любое ненулевое стационарное решение Y_* (то есть $F(Y_*) = 0$) не обнуляет косимметрию и, таким образом, принадлежит однопараметрическому семейству равновесий. При этом в спектре устойчивости равновесия Y_* имеется нулевое значение, которое соответствует нейтральному направлению вдоль семейства. Если остальные спектральные величины лежат в левой полуплоскости, то равновесие Y_* устойчиво. Это отвечает устойчивости в трансверсальном к семейству многообразии [5].

Численные результаты. Для прямоугольной области $\Omega = [0, 2] \times [0, 1]$ представлены результаты по исследованию стационарных распределений популяций жертв и хищников на прямоугольном ареале. Функция обобщённого ресурса $p(x, y)$ соответствует наличию на ареале двух благоприятных зон (рис. 1). Расчёты проводились до выхода на устойчивые стационарные распределения.

Рис. 1. Функция обобщённого ресурса $p(x, y)$

В вычислениях использовались следующие параметры диффузии и роста-убыли:

$$k_1 = \begin{pmatrix} 0,03 & 0 \\ 0 & 0,03 \end{pmatrix}, \quad k_2 = \begin{pmatrix} 0,04 & 0 \\ 0 & 0,04 \end{pmatrix},$$

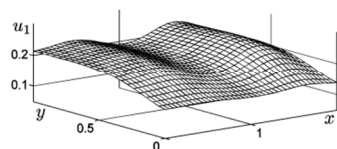
$$k_3 = \begin{pmatrix} 0,06 & 0 \\ 0 & 0,06 \end{pmatrix}, \quad k_4 = \begin{pmatrix} 0,08 & 0 \\ 0 & 0,08 \end{pmatrix};$$

$$\mu_1 = 3, \mu_2 = 4, \mu_3 = 3, \mu_4 = 1,2, \mu_5 = 4, \mu_6 = 1,6;$$

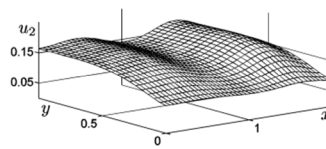
$$I_1 = I_2 = I_5 = 0,9 \quad I_3 = I_4 = I_6 = 1,2.$$

В этом случае система (1) — (3) обладает косимметрией (4) — (5) и возникает непрерывное семейство стационарных распределений. Для аппроксимации кривой семейства было вычислено более сотни точек, каждая из которых отвечает решению системы (9). Расчёт семейства проводился методом, описанным в [13]. В спектре полученных стационарных распределений имеются практически нулевые собственные значения ($\sigma = 10^{-6}$). Это означает, что данные решения входят в нетривиальное семейство стационарных распределений. При указанных параметрах семейство состоит из устойчивых решений, одно из них приведено на рис. 2. В силу однородности диффузии, профили распределений популяций жертв повторяют функцию обобщённого ресурса (см. рис. 1). При этом суммарная плотность жертв меньше значений функции $p(x, y)$ в точках максимума и больше — в точках минимума.

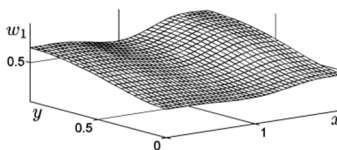
Если условие косимметрии нарушено, то для постоянных по пространству параметров роста происходит вытеснение наименее приспособленной популяции и на ареале остаётся только один вид. Например, если $\mu_1 k_{2,11} > \mu_2 k_{1,11}$, то из двух популяций жертв выживает только u_1 .



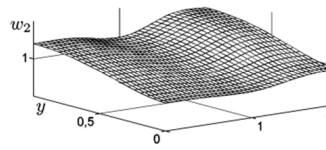
а)



б)



в)



г)

Рис. 2. Входящее в семейство стационарное распределение сосуществующих популяций жертв (а, б) и хищников (в, г)

Сосуществование популяций без выполнения условий косимметрии возможно также при неравномерных по ареалу параметрах роста и убыли. Далее представлены результаты для переменного параметра роста популяции жертвы u_2 , задаваемого в виде $\mu_2 = \mu_{20} + \mu_{21} \sin \frac{2\pi x}{a}$. В расчётах было фиксировано значение $\mu_{20} = 4$.

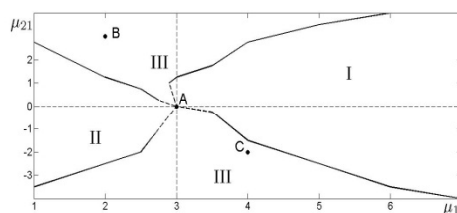


Рис. 3. Карта параметров, отвечающих сосуществованию (III) и выживанию жертвы u_1 (I) или u_2 (II), точка A — существование непрерывного семейства решений

На рис. 3 дана карта режимов — плоскость параметров роста μ_1 и модуляции μ_{21} , которая состоит из трёх областей: две области соответствуют выживанию популяции u_1 или u_2 , а третья является областью сосуществования видов. Точка A(3,0), к которой «стягиваются» области, отвечает случаю косимметрии и существованию семейства решений.

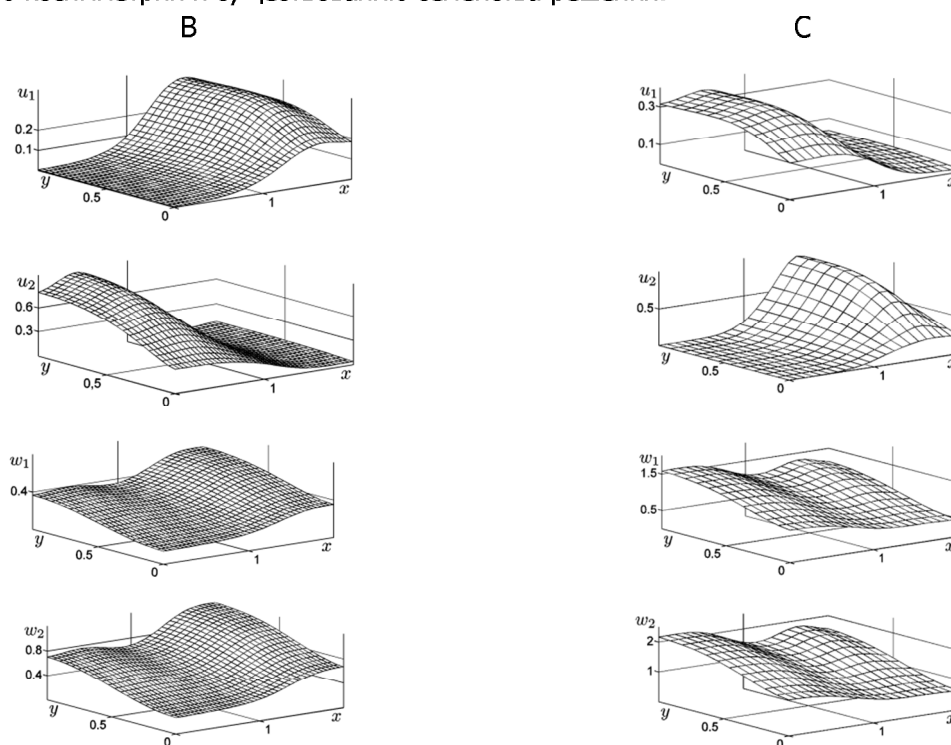


Рис. 4. Стационарные распределения сосуществующих популяций в случае неравномерного по пространству параметра роста μ_2 : $\mu_{20} = 4$, $\mu_{21} = 4$ (столбец B); $\mu_{20} = 4$, $\mu_{21} = -3$ (столбец C)

На рис. 4 приведены распределения популяций для параметров $\mu_1 = 2$, $\mu_{21} = 4$ и $\mu_1 = 4$, $\mu_{21} = -2$ (точки B и C на рис. 3). В этих случаях наблюдается устойчивое сосуществование популяций жертв и хищников на ареале, но в силу неоднородности параметра роста μ_2 происходит размежевание популяций жертв. При $\mu_{21} > 0$ (точка B) популяция u_2 доминирует в подобласти $x < a/2$, а популяция u_1 — в остальной части ареала. Плотности распределений популяций хищников в общем напоминают профиль популяции u_1 , что связано с большими коэффициентами роста за счёт популяции u_1 . При $\mu_{21} < 0$ (точка C) картина изменяется: теперь u_2 доминирует в подобласти $x > a/2$.

В случае неравномерности параметров роста хищников по ареалу, также реализуются сценарии сосуществования и вытеснения видов. Для неоднородного параметра роста $\mu_5 = \mu_{50} + \mu_{51} \sin \frac{2\pi x}{a}$ при фиксированном значении $\mu_{50} = 4$ на рис. 5 приведена карта режимов на плоскости параметра μ_3 и коэффициента модуляции μ_{51} . Карта состоит из трёх областей: области совместного существования хищников и областей выживания одного из хищников. Границы области стягиваются к точке, удовлетворяющей условию косимметрии ($\mu_{51} = 0$, $\mu_3 = 3$).

Заключение. Найденны условия на параметры системы, при которых модель принадлежит классу косимметричных динамических систем [10, 11] и имеется непрерывное семейство стационарных распределений [14]. Предложена модель для описания взаимодействия популяций хищников и жертв на пространственно неоднородном двумерном ареале. Модель представлена в виде системы нелинейных уравнений параболического типа для двух близкородственных популяций хищников и двух популяций жертв, конкурирующих за общий ресурс.

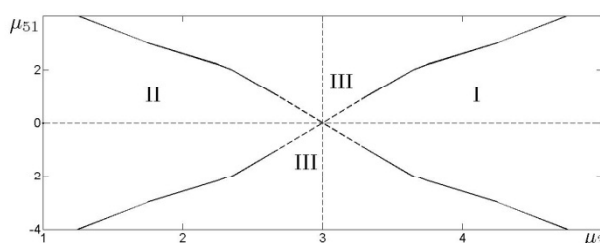


Рис. 5. Карта параметров, отвечающих сосуществованию (III) и выживанию одного из хищников w_1 (I) и w_2 (II)

Показано, что при определённых соотношениях между параметрами и переменной по ареалу функции ресурса, задача принадлежит классу косимметричных динамических систем. В этом случае возникает непрерывное семейство стационарных распределений сосуществующих популяций. Вычислительный эксперимент основан на методе прямых и схеме смещённых сеток, аппроксимации построены с использованием метода баланса. Результаты демонстрируют возможности модели для описания формирования стационарных распределений популяций. Проанализированы условия сосуществования близкородственных видов, изучено формирование биологических структур при неоднородности параметров роста.

Библиографический список

1. Murray, J. D. Mathematical Biology II. Spatial models and Biomedical Applications / J. D. Murray. — Springer—Verlag, 2003. — 1082 p.
2. Гаузе, Г. Ф. Борьба за существование / Г. Ф. Гаузе. — Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2002. — 234 с.
3. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. — Москва : Мир, 1989. — 1144 с.
4. Белотелов, Н. В. Популяционные модели с нелинейной диффузией / Н. В. Белотелов, А. И. Лобанов // Математическое моделирование. — 1997. — Т. 9, № 12. — С. 43–56.
5. Юдович, В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции / В. И. Юдович // Математические заметки. — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.
6. Yudovich, V. I. Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it. Chaos, 1995, vol. 5, no. 2, pp. 402–411.

7. Govorukhin, V. Computer experiments with cosymmetric models. *Z. Angew. Math. Mech*, 1996, vol. 76, pp. 559–562.
8. Banegje, M., Petrovski, S. Self-organised spatial patterns and chaos in a ratio-dependent predator-prey system. *J. Theor. Biol.*, 2011, vol. 4, pp. 37–53.
9. Xue, L. Pattern formation in a predator-prey model with spatial effect. *Physica A: Statistical mechanics and its applications*, 2012, vol. 391, pp. 5987–5996.
10. Будянский, А. В. Моделирование пространственно-временной миграции близкородственных популяций / А. В. Будянский, В. Г. Цибулин // Компьютерные исследования и моделирование. — 2011. — Т. 3, № 4. — С. 477–488.
11. Мишугова, Г. В. Моделирование процесса загрязнения атмосферы / Г. В. Мишугова // Вестник Дон. гос. техн. ун-та. — 2012. — № 8 (69). — С. 12–17.
12. Заковортный, В. Л. Моделирование эволюции динамической системы, взаимодействующей со средой / В. Л. Заковортный, Фам Дин Тунг // Вестник Дон. гос. техн. ун-та. — 2006. — Т. 6, № 3 (30). — С. 184–200.
13. Kovaleva, E. S., Frischmuth, K., Tsybulin, V. G. Dynamics of nonlinear parabolic equations with cosymmetry. *Computer Algebra in Scientific Computing, CASC*, 2007, pp. 265–274.
14. Frischmuth, K., Kovaleva, E. S., Tsybulin, V. G. Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2011, vol. 12, pp. 145–155.

Материал поступил в редакцию 01.11.2013.

References

1. Murray, J. D. *Mathematical Biology II. Spatial models and Biomedical Applications*. Springer—Verlag, 2003, 1082 p.
2. Gauze, G. F. *Borba za sushchestvovaniye*. [Struggle for existence.] Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy, 2002, 234 p. (in Russian).
3. Begon, M., Harper, J., Townsend, C. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva*. [Ecology. Individuals, populations and communities.] Moscow: Mir, 1989, 1144 p. (in Russian).
4. Belotelov, N. V., Lobanov, A. I. *Populyatsionnyye modeli s nelineynoy diffuziyei*. [Population models with non-linear diffusion.] *Matematicheskoye modelirovaniye*, 1997, vol. 9, no. 12, pp. 43–56 (in Russian).
5. Yudovich, V. I. *Kosimmetriya, vyrozhdeniye resheniy operatornykh uravneniy, vzniknoveniye filtratsionnoy konveksii*. [Cosymmetry, degeneration of operator equation solutions, onset of filtration convection.] *Matematicheskiye zametki*, 1991, vol. 49, no. 5, pp. 142–148 (in Russian).
6. Yudovich, V. I. Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it. *Chaos*, 1995, vol. 5, no. 2, pp. 402–411.
7. Govorukhin, V. Computer experiments with cosymmetric models. *Z. Angew. Math. Mech*, 1996, vol. 76, pp. 559–562.
8. Banegje, M., Petrovski, S. Self-organised spatial patterns and chaos in a ratio-dependent predator-prey system. *J. Theor. Biol.*, 2011, vol. 4, pp. 37–53.
9. Xue, L. Pattern formation in a predator-prey model with spatial effect. *Physica A: Statistical mechanics and its applications*, 2012, vol. 391, pp. 5987–5996.
10. Будянский, А. В., Тsybulin, V. G. *Modelirovaniye prostranstvenno-vremennoy migratsii blizkorodstvennykh populyatsiy*. [Modeling of spatial-temporal migration of closely related populations.] *Kompyuternyye issledovaniya i modelirovaniye*, 2011, vol. 3, no. 4, pp. 477–488 (in Russian).
11. Mishugova, G. V. Air contamination process simulation. *Vestnik of DSTU*, 2012, no. 8 (69), pp. 12–17 (in Russian).

12. Zakovorotny, V. L., Pham Dinh Tung. Modelirovaniye evolyutsii dinamicheskoy sistemy, vzaimodeystvuyushchey so sredoy. [Simulation of evolution of dynamical system interacting with medium.] Vestnik of DSTU, 2006, vol. 6, no. 3 (30), pp. 184–200 (in Russian).

13. Kovaleva, E. S., Frischmuth, K., Tsybulin, V. G. Dynamics of nonlinear parabolic equations with cosymmetry. Computer Algebra in Scientific Computing, CASC, 2007, pp. 265–274.

14. Frischmuth, K., Kovaleva, E. S., Tsybulin, V. G. Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2011, vol. 12, pp. 145–155.

NUMERICAL STUDY OF COEXISTENCE OF POPULATIONS IN AN ENVIRONMENTAL NICHE*

A. V. Budyansky, M. G. Kruglikov, V. G. Tsybulin

The predator-prey interactions on the spatial heterogeneous two-dimensional area are described. The model is written as a system of nonlinear parabolic equations for two closely related predator populations and two prey populations competing for the general resource. It is shown that under certain relationships between the parameters and the variable natural habitat resource functions, the model belongs to the class of the cosymmetric dynamical systems. In this case, there is a continuous family of stationary distributions of the coexistent populations. The simulation experiment is based on the method of straight lines, and on the scheme of staggered grids. The balance method is used for the approximation in spatial variables of the task on a rectangular area. The results showing the model capabilities for describing the formation of the population stationary distributions are presented. The formation of the biological structures is studied under the growth parameter heterogeneity; the conditions for the coexistence of closely related types are analyzed.

Keywords: population dynamics, method of straight lines, nonlinear parabolic equations, cosymmetry.

* The research is done with the financial support from RFFI (grant no. 14-01-00470).