УДК 519.63 DOI: 10.23885/2500-395X-2023-1-8-25-29

ИДЕАЛЬНОЕ СВОБОДНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ДИФФУЗИОННО-АДВЕКТИВНОЙ МОДЕЛИ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА» НА ДВУМЕРНОМ КОЛЬЦЕВОМ АРЕАЛЕ

П.А. Зеленчук

Южный федеральный университет,
Институт математики, механики и компьютерных наук им. И.И. Воровича, г. Ростов-на-Дону
zelenchuk@sfedu.ru

Аннотация. Представлены результаты исследования диффузионно-адвективной модели «хищник – жертва» на двумерном кольцевом ареале. Найдены условия на коэффициенты системы, приводящие к реализации ИСР при совместном существовании популяций жертвы и хищника. На основе вычислительного эксперимента изучены отклонения стационарных распределений видов от ИСР в зависимости от малых изменений параметров системы.

Ключевые слова: система «хищник – жертва», идеальное свободное распределение, неоднородный ареал, диффузионно-адвективная модель.

Исследование пространственных распределений в системах «хищник – жертва» является актуальным вопросом экологии и математической биологии [1]. Модели на основе уравнений диффузии – адвекции – реакции позволяют описать протекающие процессы в таких биологических сообществах [2]. Неоднородность среды обитания приводит к появлению миграции видов и усложнению трофических взаимодействий [3], что ставит вопрос о поиске новых стратегий поведения взаимодействующих популяций. В работах [4; 5] было показано, что эволюционно устойчивая стратегия в системе «хищник – жертва» может быть основана на идеальном свободном распределении (ИСР), понимаемом как пропорциональное соответствие распределения популяций функции ресурса. В работах [6; 11] описано построение математических моделей «хищник – жертва» на основе уравнений диффузии – адвекции – реакции, обеспечивающих ИСР на одномерном неоднородном ареале при многофакторном таксисе обоих видов.

Цель данной работы – исследовать ИСР в диффузионно-адвективной модели «хищник – жертва» на неоднородном двумерном кольцевом ареале.

В последнее время возросло количество публикаций, посвященных исследованиям биологических систем на двумерных кольцевых ареалах: рост биопленок на медицинских трубках [7], перенос биологически активных агентов на поверхности микроскопических торов [8], а также исследования по распределению различных видов бактерий и плесени на поверхностях кондитерских изделий в форме кольца.

Рассмотрим двумерный кольцевой ареал, поверхность которого есть тор (рис. 1) и задана параметрически:

$$\begin{aligned} &x(\varphi,\psi) = (R + r\cos\varphi)\cos\psi, \\ &y(\varphi,\psi) = (R + r\cos\varphi)\sin\psi, \\ &z(\varphi,\psi) = r\sin\varphi \\ &\varphi,\psi\ [0,2\pi), \end{aligned} \qquad (1)$$

где R (большой радиус) – расстояние от оси вращения до центра образующей окружности, r (малый радиус) – радиус образующей окружности.

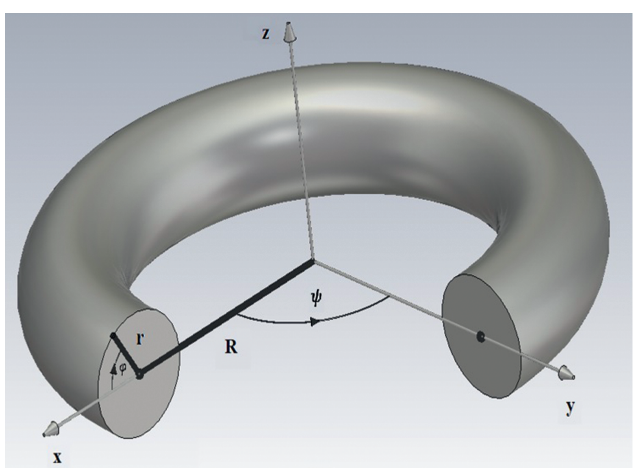

Рис. 1. Определение двумерного кольцевого ареала

Неоднородность ареала задается неравномерным распределением ресурса жертвы в виде выражения

$$\begin{aligned} &p_x(\varphi,\psi) = (R + [r + p_1(\varphi) + p_2(\psi)]\cos\varphi)\cos\psi,\\ &p_y(\varphi,\psi) = (R + [r + p_1(\varphi) + p_2(\psi)]\cos\varphi)\sin\psi,\\ &p_z(\varphi,\psi) = [r + p_1(\varphi) + p_2(\psi)]\sin\varphi,\\ &\varphi,\psi \in [0,2\pi), \end{aligned} \quad (2)$$

где функции $p_1(\varphi)$, $p_2(\psi)$ характеризуют изменение ресурса вдоль образующей окружности и вдоль окружности, получающейся при вращении большого радиуса R соответственно.

$$\begin{aligned} &p_1(\varphi) = A_1 + B_1\cos(C_1\varphi + \theta_1),\\ &p_2(\psi) = A_2 + B_2\cos(C_2\psi + \theta_2),\\ &\varphi,\psi \in [0,2\pi),\ \theta_1,\theta_2 \in [0,\pi), \end{aligned} \quad (3)$$

здесь A_i, B_i, C_i – константы ($i = 1, 2$), а θ_i – начальные фазы колебаний.

Отметим, что тор есть поверхность вращения, которая является неразвертывающейся. Однако условно, пренебрегая кривизной и не беря в расчет силу тяжести, мы можем считать, что такой разверткой на плоскость является прямоугольник $\varphi r \times \psi R$, края которого при изгибе по окружности вдоль большей и меньшей сторон и совмещении крайних точек, как раз и дают тор.

Рассмотрим на двумерном кольцевом ареале модель «хищник – жертва», описываемую системой уравнений диффузии – адвекции – реакции:

$$\begin{aligned} &\frac{\partial u}{\partial} = -\nabla q_1 + u\left[a_1 u\left(1 - \frac{u}{p(\varphi,\psi)}\right) - b_1 v\right],\\ &\frac{\partial v}{\partial t} = -\nabla q_2 + v\left[-a_2 + \frac{b_2}{p(\varphi,\psi)}u\right],\\ &\nabla = \left\{\frac{\partial}{\partial\varphi};\frac{\partial}{\partial\psi}\right\}, \end{aligned} \quad (4)$$

где $u(\varphi,\psi)$ и $v(\varphi,\psi)$ – плотности популяций жертвы и хищника соответственно, $p(\varphi,\psi)$ – ресурс жертвы, q_1, q_2 – миграционные потоки, определяемые выражением

$$\begin{aligned} &q_1 = -k_1\nabla u + u(\alpha_1\nabla Q_{11} + \alpha_2\nabla Q_{12}),\\ &q_2 = -k_2\nabla v + v\beta_1\nabla Q_{21}, \end{aligned} \quad (5)$$

где Q_{ij} – функции направленной миграции [5; 9] соответствующего вида.

Система (4–5) дополняется начальными условиями

$$u(\varphi,\psi,0) = u_0,\ v(\varphi,\psi,0) = v_0(\varphi,\psi), \quad (6)$$

и условиями периодичности

$$\begin{aligned} &u(\varphi,0,t) = u(\varphi,2\pi R,t),\ u(0,\psi,t) = u(2\pi r,\psi,t),\\ &v(\varphi,0,t) = v(\varphi,2\pi R,t),\ v(0,\psi,t) = v(2\pi r,\psi,t),\\ &q_1(\varphi,0,t) = q_1(\varphi,2\pi R,t),\ q_1(0,\psi,t) = q_1(2\pi r,\psi,t),\\ &q_1(\varphi,0,t) = q_1(\varphi,2\pi R,t),\ q_1(0,\psi,t) = q_1(2\pi r,\psi,t), \end{aligned} \quad (7)$$

Отметим, что коэффициенты локального взаимодействия видов a_i, b_i ($i = 1,2$), коэффициенты диффузии k_i и направленной миграции α_i, β_i не зависят от координат и времени, а функция ресурса $p(\varphi,\psi)$, определяющая неоднородность жизненных условий, является положительной.

На основе работ [5; 6; 10] в данном исследовании было установлено, что при выполнении условия

$$k_1 = \alpha_1 - \alpha_2, \quad k_2 = \beta \quad (8)$$

и логарифмическом виде функций направленной миграции

$$Q_1 = \ln p, \quad Q_2 = \ln v, \quad Q_3 = \ln u, \quad (9)$$

система (4–7) будет иметь стационарное ИСР-решение

$$u = \frac{a_2 p}{b_2},\ v = \frac{a_1 a_2 p}{b_1 b_2}\left(1 - \frac{a_2}{b_2}\right). \quad (10)$$

Вычислительные эксперименты, описывающие пространственно-временную динамику диффузионно-адвективной модели «хищник – жертва», основаны на численном решении начально-краевой задачи (4–7) методом прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток, реализованном в среде MATLAB.

Для иллюстрации полученного стационарного распределения в сравнении с распределением ресурса будем использовать объемное представление, для каждой точки поверхности сопоставляя сумму малого радиуса тора и соответствующей величины. На рисунке 2 представлен трехмерный вид установившегося решения (9) для следующих значений: $a_1 = a_2 = 5$, $b_1 = 4$, $b_2 = 7.5$, $k_1 = k_2 = 0.2$, $\alpha_1 = 0.4$, $\alpha_2 = 0.2$, $\beta_1 = 0.2$ коэффициентов системы. На срезе тора видно, что поверхности, соответствующие стационарному распределению жертвы и хищника, вложены внутрь поверхности, характеризующей ресурс жертвы.

Для удобства анализа выбранного графического представления, можно использовать сечения тора плоскостью (рис. 3, 4). Вращая плоскость сечения вдоль оси z, можно убедиться, что распределения видов сохраняют пропорциональность ресурсу, отвечая ИСР.

Анализ отклонений в распределениях видов от ИСР удобно проводить, рассматривая два се-

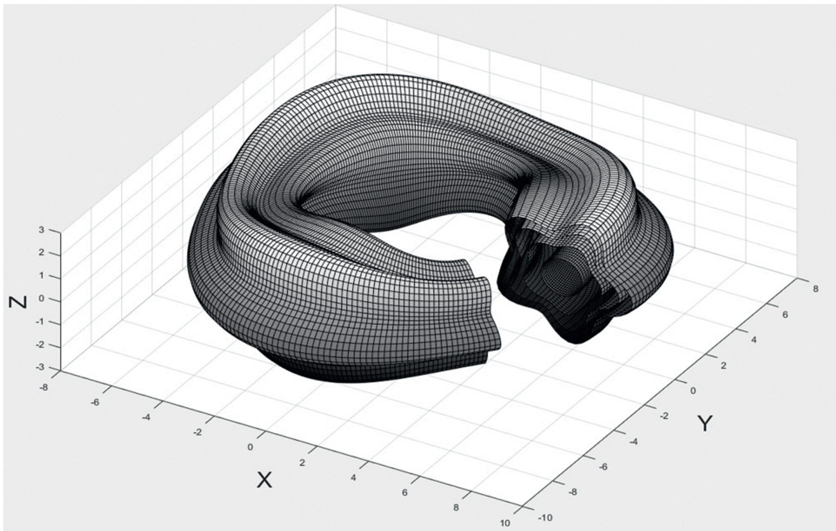

Рис. 2. Распределение ресурса p (внешняя поверхность), жертвы u и хищника v, а также соответствующие внутренние поверхности, отвечающие ИСР

чения тора, в местах с максимальным (первое сечение) и минимальным (второе сечение) значением ресурса p.

На рисунке 3 представлено изменение ИСР при малом ($\tilde{a}_1 = \alpha_1 - \varepsilon$) отклонении коэффициента α_1, соответствующего направленному движению жертвы на свой ресурс. Из графиков видно, что уменьшение α_1, приводит к общему равномерному снижению численности жертвы в первом сечении, в то время как во втором сечении наблюдается небольшой прирост в местах с минимальными значениями численности популяции. Для хищника уменьшение коэффициента α_1, приводит (в первом сечении) к небольшому снижению численности его популяции в местах локальных максимумов, зато во втором сечении наблюдается значительный прирост, особенно в местах локальных минимумов.

На рисунке 4 представлено изменение ИСР при небольшом увеличении коэффициента β_1, соответствующего направленному движению хищника на жертву. Хорошо видно, что прирост численности популяции хищника в первом сечении мал и наблюдается только в районах локального максимума. В то время как во втором сечении его численность снижается в районах локального минимума.

Для жертвы увеличение коэффициента β_1 приводит к уменьшению численности популяции в районах локального максимума в первом сечении и к увеличению численности по всему периметру во втором сечении, особенно в районах локальных минимумов.

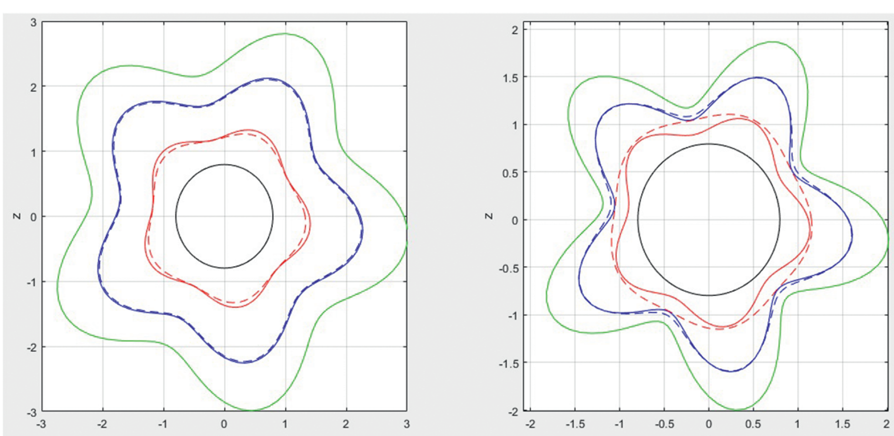

Рис. 3. Отклонение (*штриховая линия*) от ИСР (*сплошная линия*) жертвы (*синий*) и хищника (*красный*) в сравнении с ресурсом (*зеленый*) в первом (*слева*) и втором (*справа*) сечении для параметра ($\tilde{a}_1 = \alpha_1 - \varepsilon$)

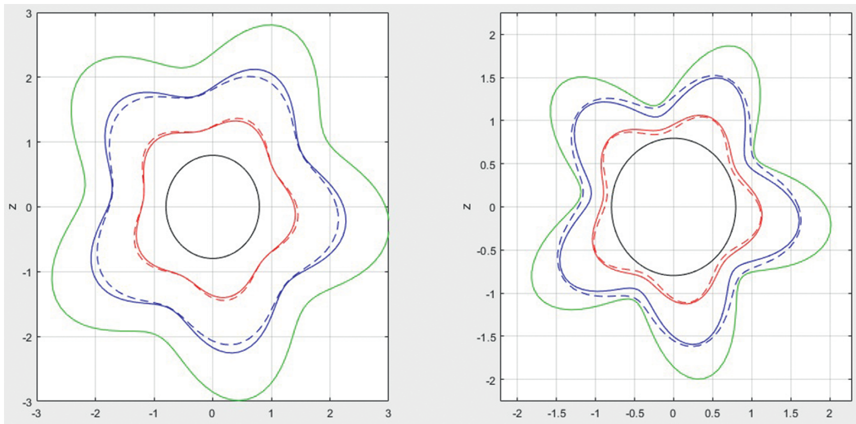

Рис. 4. Отклонение (*штриховая линия*) от ИСР (*сплошная линия*) жертвы (*синий*) и хищника (*красный*) в сравнении с ресурсом (*зеленый*) в первом (*слева*) и втором (*справа*) сечении для параметра ($\tilde{\beta}_1 = \beta_1 + \varepsilon$)

Необходимо отметить, что поведение системы при малых вариациях параметров на двумерном ареале не так очевидно, как в одномерном случае [5], и требует тщательного анализа, особенно при малом изменении сразу нескольких коэффициентов.

Выводы. В работе рассмотрена диффузионно-адвективная модель «хищник – жертва» на двумерном кольцевом ареале с периодическими условиями. Система характеризуется неоднородным распределением ресурса жертвы и многофакторным таксисом обоих видов. Предложены трофические функции и условия на параметры системы, при которых имеется ненулевое стационарное аналитическое решение, соответствующее ИСР. Проведены численные исследования стационарных решений. Представленная визуализация распределения плотностей популяций хищника и жертвы позволяет оценить влияние различных параметров модели на отклонение от ИСР.

Список литературы

1. *Tyutyunov Y.V., Zagrebneva A.D., Azovsky A.I.* Spatiotemporal pattern formation in a prey-predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans // Mathematics. 2020. Vol. 8. No. 7. P. 1065.

2. *Cantrell R.S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations – John Wiley and Sons. Chichester, UK, 2003. 411 p.

3 *Тютюнов Ю.В., Титова Л.И.* От Лотки – Вольтерра к Ардити – Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.

4. *Cantrell R. S., Cosner C., DeAngelis D. L., Padron V.* The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // Journal of Biological Dynamics. 2007. Vol. 1. No. 3. P. 249–271.

5. *Зеленчук П.А., Цибулин В.Г.* Идеальное свободное распределение в модели хищник – жертва при многофакторном таксисе // Биофизика. 2021. Т. 66. № 3. С. 546–554.

6. *Зеленчук П.А., Цибулин В.Г.* Математическая модель идеального свободного распределения в системе хищник – жертва // Современная математика. Фундаментальные направления. 2023. Т. 69. № 2. С. 237–249. DOI: https://DOI.org/10.22363/2413-3639-2023-69-2-237-249.

7. *Chang Ya-Wen, Fragkopoulos A.A., Marquez S.M. et al.* Biofilm formation in geometries with different surface curvature and oxygen availability // New Journal of Physics. 2015. Vol. 17. No. 3. P. 1–10. DOI:10.1088/1367-2630/17/3/033017.

8. *Baker R.D., Montenegro-Johnson T.* et al. Shape-programmed 3D-printed swimming microtori for the transport of passive and active agents // Nature Communications. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 1–10.

9. *Цибулин В.Г., Ха Т.Д., Зеленчук П.А.* Нелинейная динамика системы «хищник – жертва» на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2021. Т. 29. № 5. С. 751–764.

10. *Зеленчук П.А., Цибулин В.Г.* О моделировании систем «хищник – жертва» на неоднородных ареалах // Экология. Экономика. Информатика. Сер.: Системный анализ и моделирование экологических систем. 2022. Вып. 7. Т. 1. С. 26–31.

11. *Ha T.D., Tsybulin V.G., Zelenchuk P.A.* How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? // Ecological Complexity. 2022. Vol. 52. No. 4. P. 101026.

IDEAL FREE DISTRIBUTION IN THE DIFFUSION-ADVECTION PREDATOR-PREY MODEL ON A TWO-DIMENSIONAL RING HABITAT

P.A. Zelenchuk

Southern Federal University, Institute of mathematics, mechanics and computer science
named after of I.I. Vorovich, Rostov-on-Don
zelenchukpavel@mail.ru

Abstract. The research of the diffusion-advective "predator-prey" model on a two-dimensional ring habitat is presented. The special type of migration functions and relations on parameters under which there are explicit stationary IFD solutions with nonzero densities of both species are found. The transformations of the solutions are studied when the parameters deviate from the conditions ensuring the IFD.

Keywords: predator – prey system, diffusion-advection model, ideal free distribution, heterogeneous habitat.

References

1. *Tyutyunov Y.V., Zagrebneva A.D., Azovsky A.I.* Spatiotemporal pattern formation in a prey-predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans. Mathematics. 2020. Vol. 8. No. 7. P. 1065.

2. *Cantrell R.S. Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations – John Wiley and Sons. Chichester, UK, 2003. 411 p.

3. *Tyutyunov Yu.V.* From Lotka – Volterra to Arditi – Ginzburg: 90 years of trophic function evolution. *Zhurnal obshchey biologii.* [Journal of General Biology]. 2018. Vol. 79. No. 6. P. 428–448. (In Russian).

4. *Cantrell R.S., Cosner C., DeAngelis D.L., Padron V.* The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy. Journal of Biological Dynamics. 2007. Vol. 1. No. 3. P. 249–271.

5. *Zelenchuk P.A. and Tsybulin V.G.* Ideal free distribution in the predator – prey model with multifactor taxis. *Biofizika.* [Biophysics]. 2021 Vol. 66. No. 3. P. 546–554. (In Russian).

6. *Zelenchuk P.A. and Tsybulin V.G.* Mathematical model of ideal free distribution in the predator – prey system. *Sovremennaia matematika. Fundamental'nye napravleniia.* [Contemporary Mathematics. Fundamental Directions]. 2023. Vol. 69. No. 2. P. 237–249. (In Russian).

7. *Chang Ya-Wen, Fragkopoulos A.A., Marquez S.M. et al.* Biofilm formation in geometries with different surface curvature and oxygen availability. [*New Journal of Physics*]. 2015. Vol. 17. No. 3. P. 1–10. DOI:10.1088/1367-2630/17/3/033017.

8. *Baker R.D., Montenegro-Johnson T., Sediako A.D., Thomson M.J.* Shape-programmed 3D-printed swimming microtori for the transport of passive and active agents. *Nature Communications.* 2019. Vol. 10. № 1. P. 1–10.

9. *Tsybulin V.G., Ha T.D., Zelenchuk P.A.* Nonlinear dynamics of the predator – prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species. *Izvestiia vysshikh uchebnykh zavedenii. Prikladnaia nelineinaia dinamika.* [News of higher educational institutions. Applied nonlinear dynamics]. 2021. Vol. 29. No. 5. P. 751–764. (In Russian).

10. *Zelenchuk P.A. and Tsybulin V.G.* On modeling the predator-prey system in heterogeneous habitats. *Ekologiia. Ekonomika. Informatika. Ser.: Sistemnyi analiz i modelirovanie ekologicheskikh sistem.* [Ecology. Economy. Informatics. System analysis and mathematical modeling of ecological and economic systems]. 2022. Vol. 7. No. 1. P. 26–31. (In Russian).

11. *Ha T.D., Tsybulin V.G., Zelenchuk P.A.* How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? *Ecological Complexity*. 2022. Vol. 52. No. 4. P. 101026.