

УДК 517.958:577

МЕДЛЕННЫЙ ТАКСИС В МОДЕЛИ ХИЩНИК–ЖЕРТВА

© 2000 г. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис, Ю. В. Тютюнов

Представлено академиком И.И. Ворovichем 12.11.99 г.

Поступило 26.11.99 г.

Применение уравнений с частными производными к исследованию динамики биологических сообществ началось с работы [3] и в настоящее время широко развито [8, 9, 12]. Например, одна из возможных моделей сообщества хищник–жертва при надлежащем масштабировании сводится к следующей системе уравнений типа реакция–адвекция–диффузия:

$$\partial_t p + \operatorname{div}[(p + P_c)v] = \delta_p \Delta p, \quad \int_D p \, dx = 0; \quad (1)$$

$$\partial_t N = N(N_c - p - N) + \delta_N \Delta N. \quad (2)$$

Здесь δ_p, δ_N – положительные диффузионные коэффициенты; $P_c > 0$ – средняя плотность хищников, рассматриваемая как параметр задачи; $N_c = 1 - P_c$; p – флуктуация плотности хищников; причем $P = P_c + p \geq 0$; $N \geq 0$ – плотность жертв. Полиномиальная нелинейность уравнения (2) заимствована из классической модели Лотки–Вольтерра: она описывает локальные процессы размножения и гибели жертв, для хищника же вклад этих процессов на рассматриваемых масштабах времени предполагается пренебрежимым.

Система (1), (2) рассматривается в области $\{(x, t): x \in D, t > 0\}$, где $D \in R^m, m = 1, 2, 3$, – ограниченная односвязная область. На границе области D ставятся граничные условия

$$n \nabla N = n \nabla p = n \cdot v = 0, \quad x \in \partial D, \quad (3)$$

означающие замкнутость ареала обитания сообщества.

Выражение скорости v адвекции хищников зависит от того, какой миграционный механизм принимается во внимание. Одним из таких механизмов является таксис – ориентация особей по

свойствам среды обитания, наблюдаемым и оцениваемым ими как блага или угрозы (см., например, [2, 4]).

Распространенная модель таксиса – выражение адвективной скорости мигрантов взвешенной суммой градиентов учитываемых стимулов (см. [12, 1]). Так, в уравнении (1) можно положить

$$v = \kappa \nabla N, \quad \kappa = \operatorname{const} > 0. \quad (4)$$

Гипотеза (4) предполагает мгновенную ориентацию хищников (быстрый таксис), что ограничивает область ее применимости. Естественно ожидать, что в общем случае распределение стимулов определяет ускорение, а не скорость адвекции (медленный таксис). Модель такого рода была сформулирована в [5], однако не исследовалась: автор сразу перешел к приближению (4).

Мы рассмотрим упрощенную модель медленного таксиса, предположив малыми сопротивление среды и конвективные ускорения. Речь, таким образом, пойдет о задаче (1)–(3), дополненной следующими уравнениями и граничными условиями:

$$\partial_t v = \kappa \nabla N + \delta_v \Delta v, \quad n \times \operatorname{rot} v = 0, \quad x \in \partial D. \quad (5)$$

Член $\delta_v \Delta v, \delta_v > 0$, отвечает за выравнивание скоростей вследствие, например, стайных эффектов.

Обозначим: FT – задача (1)–(4) и ST – задача (1)–(3), (5). В рамках модели ST можно учесть сопротивление среды движению хищников, добавив член $-v v, v > 0$, в правую часть уравнения (5). Уравнение быстрого таксиса (4) возникает в главном приближении асимптотики задачи FT, когда $\kappa \rightarrow \infty$ и $v \rightarrow \infty$ так, что κ/v остается ограниченным.

Обе задачи, как FT, так и ST, допускают по два однородных стационарных режима, которые обозначим E и E_0 :

$$E: v \equiv p \equiv 0, \quad N \equiv N_c; \quad E_0: N \equiv v \equiv p \equiv 0.$$

Однородное равновесие сообщества (т.е. положительность стационарного значения N) возможно до тех пор, пока $P_c < 1$. Стационару E_0 соответствует полное выедание жертв, т.е. гибель сообщества.

Ростовский государственный университет,
Ростов-на-Дону
Научно-исследовательский институт
механики и прикладной математики
Ростовского государственного университета,
Ростов-на-Дону

Как в задаче FT, так и в задаче ST равновесие E сталкивается с равновесием E_0 , когда $P_e = 1$; при этом E_0 приобретает устойчивость и сохраняет ее для всех $P_e > 1$. Однако в задаче FT равновесие E устойчиво для всех $P_e < 1$, а в задаче ST это не так. А именно, на интервале $(0, 1)$ определена однозначная положительная функция $\kappa^*(P_e)$, такая, что равновесие E устойчиво при $\kappa < \kappa^*(P_e)$, $P_e \in (0, 1)$, и неустойчиво в противном случае. Нейтральной кривой $\Gamma = \{\kappa = \kappa^*(P_e)\}$ соответствует колебательная неустойчивость: одна сопряженная пара простых полюсов резольвенты лежит на мнимой оси, причем ранги соответствующих спектральных проекторов равны кратности минимального ненулевого собственного значения задачи Неймана для оператора Лапласа в D .

Функция $\kappa^*(P_e)$ ограничена снизу положительной величиной κ_*^* и не ограничена сверху: $\kappa^*(P_e) \rightarrow \infty$, когда $P_e \rightarrow 1$ или $P_e \rightarrow 0$. Функция $P_e^*(\kappa)$, обратная к κ^* , двузначна: $P_e^*(\kappa) = (P_u, P_s)$, где $0 < P_u < P_s < 1$, $\kappa > \kappa_*^*$.

Таким образом, если $\kappa > \kappa_*^*$ и параметр P_e , увеличиваясь, проходит через критическое значение P_u , то при выполнении известных условий невырожденности от равновесия E ответвляется предельный цикл C . Соответствующие периодические решения задачи ST суть волны скорости и плотностей максимального пространственного масштаба. Если, в частности, D – параллелепипед в R^3 , то ветвление цикла C происходит на инвариантном подпространстве троек (v, p, N) , зависящих лишь от одной координаты x_j ; при этом координатное направление Ox_j параллельно наибольшему из ребер D , а циклу C соответствуют нелинейные бегущие волны максимальной длины.

Продолжение предельного цикла C по параметру P_e в область $P_e > P_u$ и последующие переходы в одномерной задаче ST исследовались численно. Применялись методы Галёркина (10 и 20 гармоник) и прямых (пространственные производные аппроксимировались центральными разностями на сетке из 50 узлов). Расчеты производились до установления динамики. Оба метода дали близкие результаты.

Обнаружено, что сценарий переходов усложняется с ростом величины κ/δ , где δ – характерная величина диффузионных коэффициентов. Наиболее сложным из наблюдавшихся сценариев был следующий (см. рис. 1): равновесие $E \rightarrow$ периодический режим $C \rightarrow$ периодический режим удвоенного периода \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow хаотический режим \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow периодический режим \rightarrow равновесие E_0 . При уменьшении κ/δ сценарии переходов упрощались вплоть до самого примитивного: $E \rightarrow E_0$.

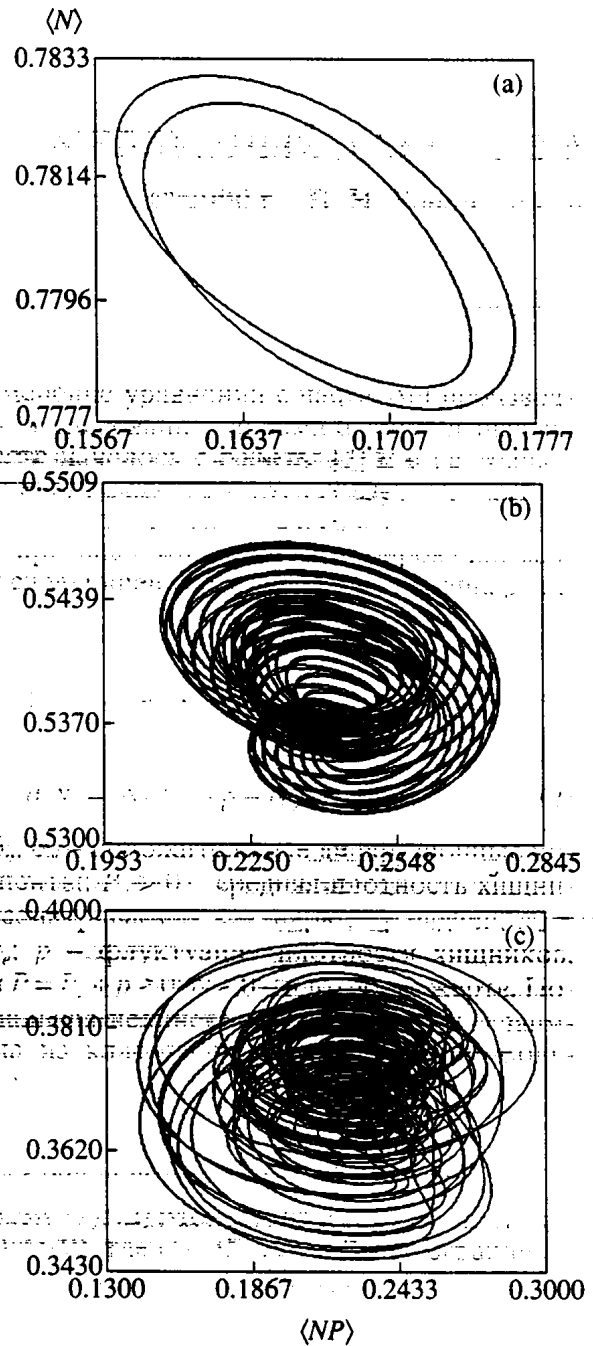


Рис. 1. Проекция фазовой траектории на плоскость $(\langle NP \rangle, \langle N \rangle)$, где $P = P_e + p$. Угловые скобки означают пространственное осреднение: $\langle f \rangle = |D|^{-1} \int_D f dx$. Значения параметров: $\kappa = 6$, $\delta_v = 0.00001$, $\delta_p = 0.2$, $\delta_N = 0.05$. Периодический удвоенный режим при $P_e = 0.22$ (а), квазипериодический режим при $P_e = 0.47$ (б) и хаотический режим при $P_e = 0.65$ (с).

Далее, при достаточно больших κ/δ устойчивый неравновесный режим наблюдается при всех $P_e \in (P_u, P_s^*)$, где $P_s^* > 1$, см. рис. 2. Представленные кривые получены для фиксированных начальных данных. Как видно из рис. 2, неравновес-

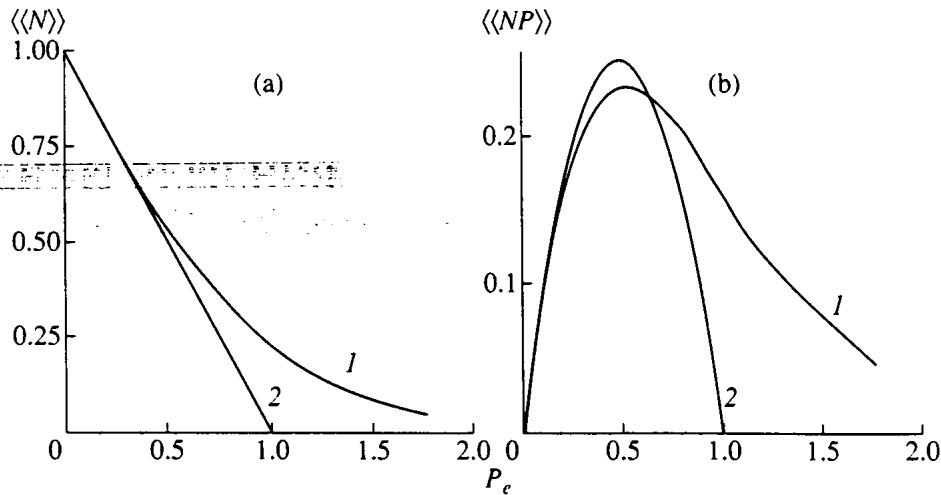


Рис. 2. Зависимость пространственно-временных средних $\langle\langle N \rangle\rangle$ (а) и $\langle\langle NP \rangle\rangle$ (б) от P_e . Здесь $\langle\langle f \rangle\rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \langle f \rangle dt$; линия 1 – наблюдаемые значения средних, линия 2 – значения средних в однородном равновесии. Значения параметров: $\kappa = 2$, $\delta_v = 0.00001$, $\delta_p = 0.05$, $\delta_N = 0.05$.

ный режим для обоих видов “выгоднее” равновесного, если дефицит ресурса достаточно высок (т.е. P_e близко или больше 1): как средняя численность жертв $\langle\langle N \rangle\rangle$, так и среднее потребление жертв хищниками $\langle\langle NP \rangle\rangle$ выше равновесных значений.

Таким образом, можно заключить, что неоднородность трофического сообщества может возникать и развиваться в однородной среде обитания динамически, под управлением таксиса и/или других поведенческих механизмов. Адаптивная роль неоднородности отмечалась как в экспериментальных работах (см., например, [6, 10, 11]), так и при исследовании математических моделей, основанных на иных принципах (см., например, недавнюю статью [7]). Модель (1)–(3), (5), однако, не нуждается в гипотезе глобальной информированности, введившейся в [7].

Работа поддержана грантами РФФИ (98-01-00908) и CRDF (REC-004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березовская Ф.С., Исаев А.С., Карев Г.П., Хлебоброс Р.Г. // ДАН. 1999. Т. 365. № 3. С. 416–419.
2. Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Черный пихтовый усач. Новосибирск: Наука, 1988.
3. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. // Бюл. МГУ. Сер. А. 1937. № 6. С. 1–26.
4. Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980.
5. Плохотников К.Э. // Проблемы биосферы. М.: Изд-во АН СССР, 1981. В. 2. С. 115–126.
6. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955.
7. Мотолыгин С.А., Садовский М.Г., Чуков Д.А. // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. С. 450–459.
8. Свиричев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987.
9. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
10. Arditi R., Saïah H. // Ecology. 1992. V. 73. P. 1544–1551.
11. Bagayev S. N., Gusev V. A., Orlov V. A., Panov S. V. // Intern. J. Bifurcation and Chaos. 1998. V. 8. P. 985–990.
12. Czárán T. Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1998. 284 p.