

УДК 519.6:574.3

**ЧИСЛЕННАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ МОДЕЛИ ТАКСИС – РЕАКЦИЯ – ДИФФУЗИЯ,  
ОПИСЫВАЮЩЕЙ ДИНАМИКУ СИСТЕМЫ ХИЩНИК – ЖЕРТВА**© 2010 г. А.Д. Загребнева<sup>1</sup>, Ю.В. Тютюнов<sup>1</sup>, Ф.А. Сурков<sup>1</sup>, А.И. Азовский<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт  
механики и прикладной математики  
Южного федерального университета,  
пр. Стачки, 200/1, г. Ростов н/Д, 344090,  
niimpm@ns.math.sfedu.ru

<sup>1</sup>Research Institute  
of Mechanics and Applied Mathematics  
of Southern Federal University,  
Stachki Ave, 200/1, Rostov-on-Don, 344090,  
niimpm@ns.math.sfedu.ru

<sup>2</sup>Московский государственный университет,  
Ленинские горы, 1, стр. 12, г. Москва, 119991,  
main@soil.msu.ru

<sup>2</sup>Moscow State University,  
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119991,  
main@soil.msu.ru

Для одномерной (отрезок) и двумерной (прямоугольник) областей представлены схемы численного решения нелинейной системы дифференциальных уравнений в частных производных, описывающей вызванную трофотаксисом миграцию хищников. Переменными модели являются плотности популяции хищников и жертв, а также сытость хищников. Показано, что схемы сохраняют свойство консервативности исходной системы дифференциальных уравнений; с высокой точностью удовлетворяют условию устойчивости ненулевого стационарного режима, аналитически полученного для исходной непрерывной модели. Экспериментально продемонстрировано возникновение сложных пространственно-неоднородных структур.

**Ключевые слова:** разностная схема, трофотаксис, таксис–диффузия–реакция, хищник – жертва, пространственные структуры.

Difference schemes for numerical solution of partial differential equations, constructed to describe predator movements caused by trophotaxis, are presented for one-dimensional (segment) and two-dimensional (rectangle) closed domains. Predator and prey population densities and predator satiety are the model variables. It is shown that schemes keep general integral of predator density; schemes satisfy to the nonzero equilibrium stability condition, obtained analytically for initial continuous system. The emergence of spatially heterogeneous patterns is experimentally demonstrated.

**Keywords:** difference scheme, trophotaxis, taxis–reaction–diffusion, predator–prey model, spatial patterns.

В [1, 2] для описания пространственно-временной динамики трофической системы веслоногие раки гарпактициды – диатомовые водоросли предложена модель хищник – жертва, представляющая собой систему уравнений типа таксис – диффузия – реакция. После введения безразмерных величин соответствующая система уравнений, заданная в области  $\Omega$  (в случае одномерного местообитания  $\Omega = [0, 1]$ , двумерного –  $\Omega = [0, 1] \times [0, L]$ ), имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = R(1 - R) - R(\langle N \rangle + n) + \delta_R \Delta R, \\ \frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla \cdot (\chi(S)(\langle N \rangle + n)\nabla S) + \nabla \cdot (\mu(S)\nabla n), \\ \frac{\partial S}{\partial t} = R - \nu S + \delta_S \Delta S. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь  $R$  – плотность популяции жертв (диатомовых водорослей);  $\langle N \rangle = \tilde{N}/|\Omega|$  – осредненное по пространству (области  $\Omega$ ) значение плотности хищников (гарпактицид)  $N$ ;  $\tilde{N} = \int_{\Omega} N dx$  – общая численность популяции хищников;  $n$  – отклонение плотности хищников  $N$  от осредненного значения  $\langle N \rangle$ ,  $N = \langle N \rangle + n$ ;  $S$  – средняя сытость, наполненность желудков хищников;  $\nu$  – коэффициент переваривания;  $\delta_R$ ,  $\mu(S)$  – коэффициенты диффузии плотности жертв и хищников соответственно;  $\chi(S)$  – коэффициент таксиса хищников,  $\chi(S) = -d\mu(S)/dS$ . В [1] показано, что для обеспечения положительного таксисного ответа, т.е. движения хищников по направлению к жертве, коэффициент диффузии  $\mu(S)$  должен удовлетворять следующим условиям:  $\mu(S) > 0$  для любых  $S \geq 0$ ;  $\mu(S)$  убывает с возрастанием сытости, т.е.  $d\mu(S)/dS < 0$ .

В силу граничных условий, задающих отсутствие потоков через границу местообитания  $\Omega$ ,

$$\nabla R|_{x=\partial\Omega} = \nabla n|_{x=\partial\Omega} = \nabla S|_{x=\partial\Omega} = 0, \quad (2)$$

$\tilde{N}$  постоянно во времени. Таким образом,  $\langle N \rangle = const$ , а среднее по пространству значение отклонения  $n$  равно нулю, т.е.  $\langle n \rangle = 1/|\Omega| \int_{\Omega} n dx = 0$ .

Предполагается, что в начальный момент заданы распределения:

$$R|_{t=0} = \varphi_R, \quad n|_{t=0} = \varphi_n, \quad S|_{t=0} = \varphi_S. \quad (3)$$

Свойство консервативности  $\tilde{N}$  накладывает условия на начальное распределение  $n$ :  $\int_{\Omega} \varphi_n dx = 0$ .

Важно, чтобы при численном решении задачи (1)–(3) сохранялись свойства исходной системы, в частности,  $\tilde{N} = const$ .

В статье предложена аппроксимация нелинейных членов в уравнении для  $n$ , позволяющая сохранять во времени величину  $\tilde{N}$ . Рассмотрены стандартные схемы решения [3–6]. Также использовался опыт работы [7], в которой исследуются волновые явления в системах таксис – реакция – диффузия.

### Численная аппроксимация в случае одномерной области

Выпишем схему численного решения системы дифференциальных уравнений (1)–(3) для случая одномерной области. На отрезке  $\Omega = [0, 1]$  введем равномерную сетку  $\{x_i = ih, i = 0 \dots M\}$  с шагом  $h = 1/M$ ;  $R_i(t) = R(x_i, t)$ ,  $n_i(t) = n(x_i, t)$ ,  $S_i(t) = S(x_i, t)$  – значения плотностей популяции жертвы, хищников и сытости хищников в узлах сетки. Аппроксимация системы (1)–(3) во внутренних узлах сетки [3–7]:

$$\begin{cases} \frac{dR_i}{dt} = R_i(1 - \langle N \rangle - n_i - R_i) + \delta_R \frac{R_{i-1} - 2R_i + R_{i+1}}{h^2}, \\ \frac{dn_i}{dt} = -\frac{1}{h} \left( a_{i+1} \frac{S_{i+1} - S_i}{h} - a_i \frac{S_i - S_{i-1}}{h} \right) + \\ + \frac{1}{h} \left( b_{i+1} \frac{n_{i+1} - n_i}{h} - b_i \frac{n_i - n_{i-1}}{h} \right), \\ \frac{dS_i}{dt} = R_i - \nu S_i + \delta_S \frac{S_{i-1} - 2S_i + S_{i+1}}{h^2}, \quad i = 1 \dots M-1, \end{cases}$$

где коэффициенты  $a_i$  и  $b_i$  принимают значения:

схема I: центральная разностная [3–5],

$$\begin{aligned} a_i &= (\chi(S_i)(\langle N \rangle + n_i) + \chi(S_{i-1})(\langle N \rangle + n_{i-1}))/2, \\ b_i &= (\mu(S_i) + \mu(S_{i-1}))/2; \end{aligned}$$

схема II: противопотоковая разностная [6, 7],

$$\begin{aligned} a_i &= \begin{cases} \chi(S_{i-1})(\langle N \rangle + n_{i-1}), & S_{i-1} < S_i; \\ \chi(S_i)(\langle N \rangle + n_i), & S_{i-1} \geq S_i; \end{cases} \\ b_i &= \begin{cases} \mu(S_{i-1}), & n_{i-1} < n_i; \\ \mu(S_i), & n_{i-1} \geq n_i. \end{cases} \end{aligned}$$

Граничные условия (2) приблизим центральными разностями. С учетом полученных разностных граничных условий аппроксимация системы (1) – (3) во внешних узлах сетки выглядит следующим образом:

$$\frac{dR_0}{dt} = R_0(1 - \langle N \rangle - n_0 - R_0) + 2\delta_R \frac{R_1 - R_0}{h^2},$$

$$\frac{dn_0}{dt} = -\frac{2}{h} \left( a_1 \frac{S_1 - S_0}{h} \right) + \frac{2}{h} \left( b_1 \frac{n_1 - n_0}{h} \right),$$

$$\frac{dS_0}{dt} = R_0 - \nu S_0 + 2\delta_S \frac{S_1 - S_0}{h^2};$$

$$\frac{dR_M}{dt} = R_M(1 - \langle N \rangle - n_M - R_M) + 2\delta_R \frac{R_{M-1} - R_M}{h^2},$$

$$\frac{dn_M}{dt} = -\frac{2}{h} \left( a_M \frac{S_{M-1} - S_M}{h} \right) + \frac{2}{h} \left( b_M \frac{n_{M-1} - n_M}{h} \right),$$

$$\frac{dS_M}{dt} = R_M - \nu S_M + 2\delta_S \frac{S_{M-1} - S_M}{h^2}.$$

**Утверждение 1.** Схемы I и II сохраняют свойство консервативности  $\tilde{N}$  исходной системы дифференциальных уравнений (1)–(3).

*Доказательство.* Для схем I и II  $\tilde{N} = const$ , если  $d(\int_{\Omega} N dx)/dt = 0$ . Проверим, что это условие выполняется. Аппроксимируем интеграл по формуле трапеций и учитываем, что  $N_i = \langle N \rangle + n_i$ . Тогда

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left( \int_{\Omega} N(x, t) dx \right) &= \frac{d}{dt} \left( \sum_{i=1}^M \frac{N_i + N_{i-1}}{2} h \right) = \\ &= h \left( \sum_{i=1}^{M-1} \frac{dn_i}{dt} + \frac{1}{2} \left( \frac{dn_0}{dt} + \frac{dn_M}{dt} \right) \right) = \\ &= \sum_{i=1}^{M-1} \left( - \left( a_{i+1} \frac{S_{i+1} - S_i}{h} - a_i \frac{S_i - S_{i-1}}{h} \right) + \right. \\ &+ \left. \left( b_{i+1} \frac{n_{i+1} - n_i}{h} - b_i \frac{n_i - n_{i-1}}{h} \right) \right) - \\ &- \left( a_1 \frac{S_1 - S_0}{h} \right) + \left( b_1 \frac{n_1 - n_0}{h} \right) + \\ &+ \left( a_M \frac{S_M - S_{M-1}}{h} \right) - \left( b_M \frac{n_M - n_{M-1}}{h} \right) = 0. \end{aligned}$$

Утверждение доказано.

### Численная аппроксимация в случае двумерной области

Выпишем схему численного решения системы дифференциальных уравнений (1) – (3) для случая прямоугольной области  $\Omega$ . На прямоугольнике  $\Omega = [0, 1] \times [0, L]$  введем равномерную сетку  $\{(x_i, y_j) = (ih_x, jh_y), i = 0 \dots M_x, j = 0 \dots M_y\}$  с шагом  $h_x = 1/M_x$  и  $h_y = L/M_y$  по осям  $X, Y$ .  $R_{i,j}(t) = R(x_i, y_j, t)$ ,  $n_{i,j}(t) = n(x_i, y_j, t)$ ,  $S_{i,j}(t) = S(x_i, y_j, t)$  – значения плотности жертвы, хищников и сытости хищников в узлах сетки. Аппроксимация системы (1) – (3) во внутренних узлах сетки для  $i = 1 \dots M_x - 1$ ,  $j = 1 \dots M_y - 1$ , имеет вид

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dR_{i,j}}{dt} &= R_{i,j} (1 - \langle N \rangle - n_{i,j} - R_{i,j}) + \\ &+ \delta_R \left( \frac{R_{i+1,j} - 2R_{i,j} + R_{i-1,j}}{h_x^2} + \frac{R_{i,j+1} - 2R_{i,j} + R_{i,j-1}}{h_y^2} \right), \\ \frac{dn_{i,j}}{dt} &= - \frac{1}{h_x} \left( a_{i+1,j}^x \frac{S_{i+1,j} - S_{i,j}}{h_x} - a_{i,j}^x \frac{S_{i,j} - S_{i-1,j}}{h_x} \right) + \\ &+ \frac{1}{h_x} \left( b_{i+1,j}^x \frac{n_{i+1,j} - n_{i,j}}{h_x} - b_{i,j}^x \frac{n_{i,j} - n_{i-1,j}}{h_x} \right) - \\ &- \frac{1}{h_y} \left( a_{i,j+1}^y \frac{S_{i,j+1} - S_{i,j}}{h_y} - a_{i,j}^y \frac{S_{i,j} - S_{i,j-1}}{h_y} \right) + \\ &+ \frac{1}{h_y} \left( b_{i,j+1}^y \frac{n_{i,j+1} - n_{i,j}}{h_y} - b_{i,j}^y \frac{n_{i,j} - n_{i,j-1}}{h_y} \right), \\ \frac{dS_{i,j}}{dt} &= R_{i,j} - vS_{i,j} + \\ &+ \delta_S \left( \frac{S_{i+1,j} - 2S_{i,j} + S_{i-1,j}}{h_x^2} + \frac{S_{i,j+1} - 2S_{i,j} + S_{i,j-1}}{h_y^2} \right), \end{aligned} \right.$$

где коэффициенты  $a_{i,j}^x, a_{i,j}^y, b_{i,j}^x, b_{i,j}^y$  принимают значения: схема III: центральная разностная [3–5],

$$\begin{aligned} a_{i,j}^x &= 0,5(\chi(S_{i,j})(\langle N \rangle + n_{i,j}) + \chi(S_{i-1,j})(\langle N \rangle + n_{i-1,j})), \\ b_{i,j}^x &= 0,5(\mu(S_{i,j}) + \mu(S_{i-1,j})), \\ a_{i,j}^y &= 0,5(\chi(S_{i,j})(\langle N \rangle + n_{i,j}) + \chi(S_{i,j-1})(\langle N \rangle + n_{i,j-1})), \\ b_{i,j}^y &= 0,5(\mu(S_{i,j}) + \mu(S_{i,j-1})); \end{aligned}$$

схема IV: противотоковая разностная [6, 7],

$$\begin{aligned} a_{i,j}^x &= \begin{cases} \chi(S_{i-1,j})(\langle N \rangle + n_{i-1,j}) & S_{i-1,j} < S_{i,j}, \\ \chi(S_{i,j})(\langle N \rangle + n_{i,j}) & S_{i-1,j} \geq S_{i,j}; \end{cases} \\ b_{i,j}^x &= \begin{cases} \mu(S_{i-1,j}) & n_{i-1,j} < n_{i,j}, \\ \mu(S_{i,j}) & n_{i-1,j} \geq n_{i,j}; \end{cases} \\ a_{i,j}^y &= \begin{cases} \chi(S_{i,j-1})(\langle N \rangle + n_{i,j-1}) & S_{i,j-1} < S_{i,j}, \\ \chi(S_{i,j})(\langle N \rangle + n_{i,j}) & S_{i,j-1} \geq S_{i,j}; \end{cases} \\ b_{i,j}^y &= \begin{cases} \mu(S_{i,j-1}) & n_{i,j-1} < n_{i,j}, \\ \mu(S_{i,j}) & n_{i,j-1} \geq n_{i,j}. \end{cases} \end{aligned}$$

Аналогично случаю одномерной области  $\Omega$ , для аппроксимации системы (1) – (3) во внешних узлах сетки граничные условия (2) приблизим центральными разностями.

**Утверждение 2.** Схемы III и IV сохраняют свойство консервативности  $\tilde{N}$  исходной системы дифференциальных уравнений (1) – (3).

*Доказательство.* Аналогично доказательству утверждения 1.

### Вычислительные эксперименты

С применением описанных выше аппроксимаций проведем ряд вычислительных экспериментов. Полученные системы  $(M + 1)$  и  $(M_x + 1) \cdot (M_y + 1)$  обыкновенных дифференциальных уравнений проинтегрируем методом Рунге – Кутты 5-го порядка, улучшенным Ричардсоном [8], с контролем точности на шаге RKF45. Вычисления проведем при следующих значениях параметров и начальных данных:

$$\begin{aligned} v &= 0,1, \delta_R = 0,005, \mu(S) = e^{-3S}, \\ \delta_S &= 1 \cdot 10^{-7}, \varepsilon = 1 \cdot 10^{-9}; \end{aligned} \tag{4}$$

одномерная область  $\Omega$ :

$$\begin{aligned} \langle N \rangle &= 0,82, M = 200, \varphi_R = 1 - \langle N \rangle - 0,01 \cos(\pi x), \\ \varphi_n &= 0, \varphi_S = (1 - \langle N \rangle) / v; \end{aligned} \tag{5}$$

двумерная:

$$\begin{aligned} L &= 4, \langle N \rangle = 0,7975, M_x = 100, M_y = 300, \\ \varphi_R &= 1 - \langle N \rangle - 0,001 \cos(\pi x) \cos(2\pi y) + 0,001 \cos(3\pi x) \cos(2\pi y), \\ \varphi_n &= 0, \varphi_S = (1 - \langle N \rangle) / v. \end{aligned} \tag{6}$$

Здесь  $\varepsilon$  – погрешность метода Рунге – Кутты.

Убедимся численно, что для представленных схем I – IV  $\tilde{N} = const$ . Так как  $N = \langle N \rangle + n$ , то это условие выполняется, если  $\langle n \rangle = 0$ . Вычислим максимальное за период времени  $t = [600, 800]$  значение  $\langle n \rangle$ : для схемы I оно равно  $2,56 \cdot 10^{-14}$ ; II –  $2,01 \cdot 10^{-14}$ ; III –  $4,95 \cdot 10^{-22}$ ; IV –  $9,15 \cdot 10^{-21}$ . Данные результаты

свидетельствует о том, что используемые схемы сохраняют  $\tilde{N}$  с высокой точностью.

В [2] проведен линейный анализ устойчивости однородного нетривиального стационарного равновесия системы (1)–(3)  $(R^*, n^*, S^*) = (1 - \langle N \rangle, 0, (1 - \langle N \rangle)/v)$ ,  $\Omega = [0, 1]$ . Получено условие его устойчивости:

$$T_2(k^2, \langle N \rangle, \delta_R, \mu(S^*), \delta_S, \chi(S^*), v) > 0, \\ \forall k^2 = \pi^2 m^2, \quad (7)$$

где

$$T_2(k^2, \langle N \rangle, \delta_R, \mu(S^*), \chi(S^*), v) = k^3 (\delta_R^2 \mu(S^*) + \delta_R \mu^2(S^*)) + \\ + k^2 ((R^* + v) \mu^2(S^*) + 2\delta_R \mu(S^*) + \delta_R^2 v \delta_S) + \\ + k ((R^* + v)^2 \mu(S^*) - \langle N \rangle R^* \chi(S^*) + \delta_R v (v + 2R^*)) + (R^* + v) R^* v;$$

$m$  – номер моды разложения в ряд Фурье малого пространственного возмущения стационарного режима  $(R^*, n^*, S^*)$ . Показано, что при потере устойчивости режима  $(R^*, n^*, S^*)$  имеет место бифуркация Пуанкаре–Андрона–Хопфа: в окрестности теряющего устойчивость однородного стационарного режима рождается периодический режим.

Проверим, как согласуются результаты вычислительных экспериментов с условием устойчивости (7). В системе (1)–(3) с параметрами при изменении  $\langle N \rangle$  первой возбуждается мода  $m = 1$ , т.е. условие (7) для параметров (4) впервые нарушается при  $m = 1$ . График значений функции  $T_2$  для параметров (4) и  $m = 1$  изображен на рис. 1: при  $\langle N \rangle < \langle N \rangle_1$ , как и при  $\langle N \rangle > \langle N \rangle_2$ , однородный режим устойчивый; при  $\langle N \rangle_1 < \langle N \rangle < \langle N \rangle_2$  – неустойчивый;  $\langle N \rangle_1 \approx 0,80057$ ,  $\langle N \rangle_2 \approx 0,91403$  являются бифуркационными (потеря устойчивости).

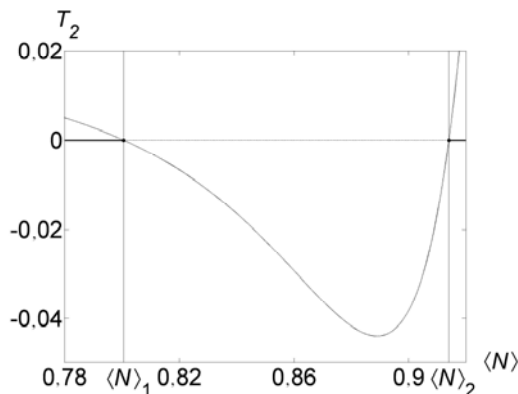


Рис. 1. График зависимости от  $\langle N \rangle$  функции  $T_2$  для моды  $m = 1$  и параметров (4)

В вычислительных экспериментах со схемой I и сеткой с 201 узлами бифуркационные значения  $\langle N \rangle$  смещены примерно на  $3 \cdot 10^{-4}$ : при  $\langle N \rangle_1 \approx 0,80070$  режим теряет устойчивость; при  $\langle N \rangle_2 \approx 0,91438$  становится устойчивым. На рис. 2 представлены проекции

решения системы (1) – (3) с параметрами (4) и близкими к бифуркационным  $\langle N \rangle_1$  и  $\langle N \rangle_2$  значениями параметра  $\langle N \rangle$  на фазовую плоскость  $\langle R \rangle$  и  $\langle RN \rangle$ , где  $\langle R \rangle = (1/|\Omega|) \int_{\Omega} R dx$  – средняя плотность жертвы;  $\langle RN \rangle = (1/|\Omega|) \int_{\Omega} RN dx$  – среднее количество съеденных жертв.

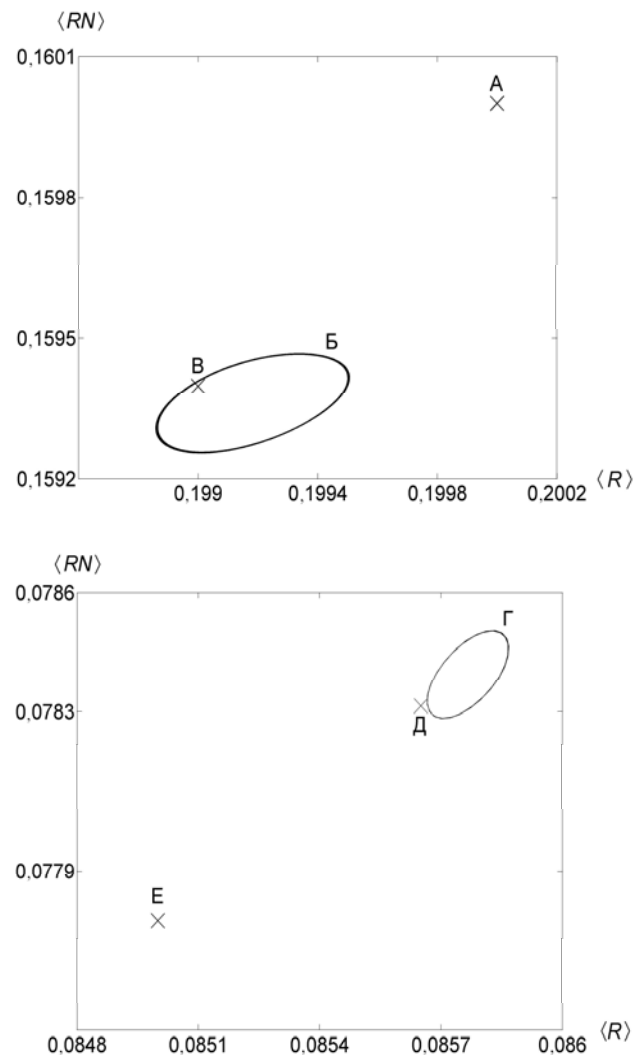


Рис. 2. Проекция на фазовую плоскость  $(\langle RN \rangle, \langle R \rangle)$  траектории решения системы (1)–(3)

Когда выполняется условие (7), стационарный режим  $(R^*, n^*, S^*)$  является устойчивым (рис. 2, режимы А, Е). В области неустойчивости при значениях параметра  $\langle N \rangle$ , близких к  $\langle N \rangle_1$  и  $\langle N \rangle_2$ , наблюдаются периодические режимы, соответствующие единственной неустойчивой первой моде (рис. 2, режимы Б, Г), возникающие в окрестности неустойчивого стационарного режима  $(R^*, n^*, S^*)$  (рис. 2, режимы В, Д).

В случае двумерной прямоугольной области  $\Omega = X \times Y = [0, 1] \times [0, L]$  условие устойчивости стационарного режима  $(R^*, n^*, S^*)$  аналогично (7);  $k^2 = \pi^2 (m^2 + p^2 / L^2)$ , где  $m, p$  – номер моды разложения в ряд Фурье малого пространственного воз-

мушения стационарного режима ( $R^*$ ,  $n^*$ ,  $S^*$ ) по пространственным переменным  $x \in X$  и  $y \in Y$ . Вид наблюдаемых пространственных структур во многом зависит от соотношения длин сторон области  $\Omega$ . Так, в прямоугольнике с длиной  $L = 1$  в системе (1) – (3) с параметрами (4), согласно условию устойчивости (7), при  $\langle N \rangle \approx 0,80057$  первой теряет устойчивость квази-одномерная мода максимального пространственного масштаба ( $m = 0$ ,  $p = 1$  или  $m = 1$ ,  $p = 0$ ). На рис. 3а изображено характерное распределение переменных модели системы (1) – (3), соответствующее единственной неустойчивой первой квазиодномерной моде  $m = 1$ ,  $p = 0$ . Если  $L = 4$ , то в системе (1) – (3) с параметрами (4), согласно условию устойчивости (7), при  $\langle N \rangle \approx 0,79728$  первой возбуждается истинно двумерная мода, для которой  $m = 1$ ,  $p = 2$ . На рис. 3б изображено соответствующее распределение переменных модели, полученное для  $\langle N \rangle \approx 0,79750$ , близкого к бифуркационному значению параметра  $\langle N \rangle$ . При увеличении параметра  $\langle N \rangle$  наблюдается усложнение пространственно-неоднородной динамики (рис. 3в).

### Выводы

Представлены схемы численного решения системы дифференциальных уравнений (1) – (3) для случаев одномерной и двумерной областей  $\Omega$ , сохраняющие равновесие и свойство консервативности общей численности популяции хищников в модели трофической системы гарпактициды – диатомовые водоросли. Для схем с высокой точностью выполняется условие устойчивости ненулевого стационарного режима, аналитически полученного для исходной системы (1) – (3). Экспериментально показано, что модель (1) – (3) демонстрирует сложную пространственно-неоднородную динамику.

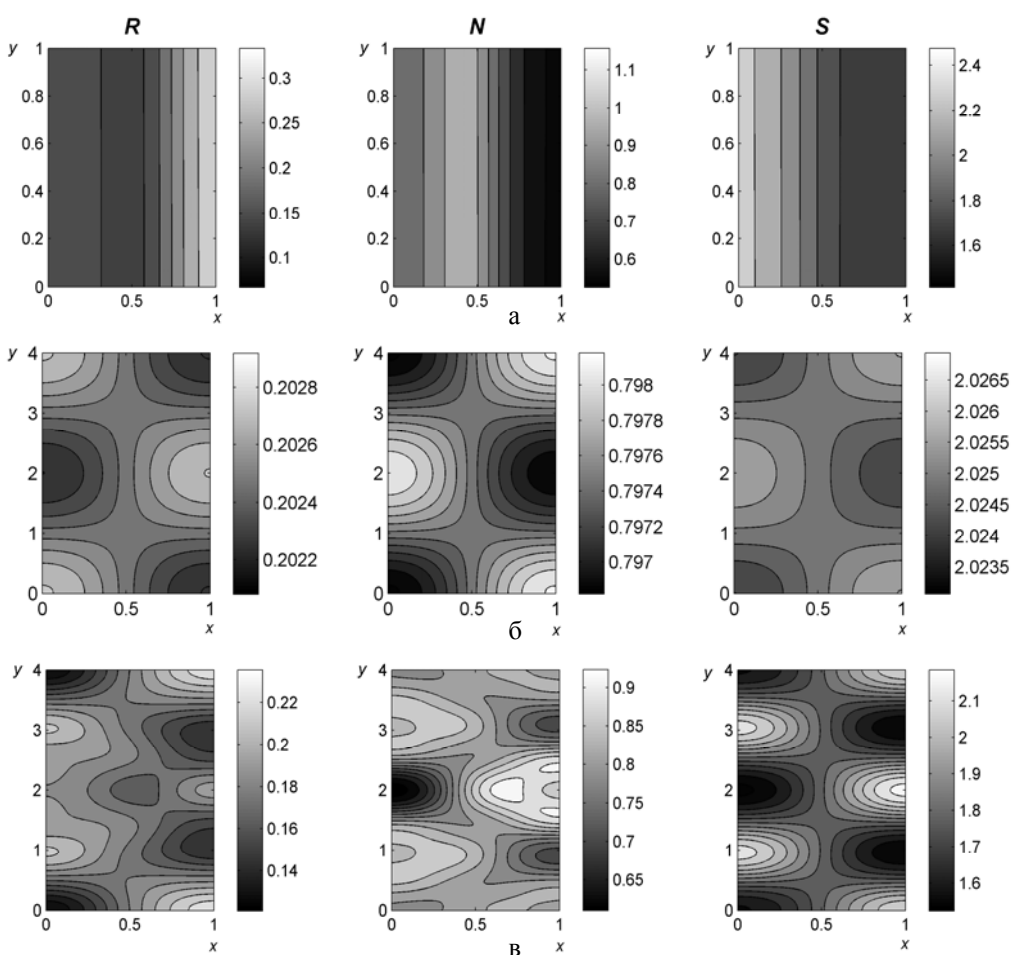


Рис. 3. Пространственное распределение плотностей  $R$ ,  $N$  и сытости  $S$  в модели (1) – (3) с параметрами (4) и начальными данными (6) для двумерной области: а –  $L = 1$ ,  $\langle N \rangle = 0,82$ ,

$$M_x = M_y = 110, t = 696,15; \text{ б} - L = 4, \langle N \rangle = 0,7975, M_x = 100, M_y = 300, t = 799,63;$$

$$\text{ в} - L = 4, \langle N \rangle = 0,82, M_x = 100, M_y = 300, t = 486,93$$

### Литература

1. Моделирование уравнения потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями / Ю.В. Тютюнов [и др.] // *Океанология*. 2010. Т. 52, № 1. С. 1–10.
2. Микромасштабная пятнистость распределения веслоногих рачков как результат трофически-обусловленных миграций / Ю.В. Тютюнов [и др.] // *Биофизика*. 2009. Т. 54, № 3. С. 508–514.
3. Самарский А.А. Введение в численные методы: учеб. пособие. М., 1987. С. 286.
4. Самарский А.А., Гулин А.В. Численные методы. М., 1989. С. 432.
5. Роч П. Вычислительная гидродинамика. М., 1980. С. 612.
6. Morton K.W., Mayers D.F. Numerical Solution of Partial Differential Equations. Cambridge, 1994. P. 227.
7. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator-prey pursuit and evasion example / M.A. Tsyganov [et al.] // *Physica D*. 2004. Vol. 197. P. 18–33.
8. Каханер Д., Моулер К., Ней С. Численные методы и программное обеспечение. М., 1998. С. 575.