

# Математические модели идеального свободного распределения популяций

Цибулин Вячеслав Георгиевич

Южный федеральный университет  
24.11.2023

А.О. Ватульян – LXX



- 1 Исторический обзор
- 2 Уравнения реакции–диффузии
- 3 Идеальное свободное распределение
- 4 Конкурирующие виды
- 5 Система хищник-жертва
- 6 Асимптотика
- 7 Численные результаты

Fretwell, Lucas (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds // Acta Biotheor.:

**Идеальное свободное распределение** (ИСП, Ideal Free Distribution, Ideal Free Dispersal) — **итоговое распределение** вида, пропорциональное количеству доступных ресурсов в каждой точке ареала, которое реализуется в том случае, когда

- каждая особь имеет полное знание о среде для определения наиболее благоприятного местоположения для роста (**идеальное**)
- способна свободно перемещаться в лучшее место (**свободное**)

**Математические модели с ИСП для уравнений реакции–диффузии-адвекции:**

- Cantrell, Cosner, Lou. 2010;
- Averill, Lou, Munther. 2012;
- Korobenko, Braverman. 2012, 2014;
- Cantrell, Cosner, Martinez, Torres. 2018. 2022

Уравнения реакции–диффузии–адвекции

$$\dot{u}_j = -q_j' + f_j, \quad (\dot{\phantom{x}}) = \frac{\partial}{\partial t}(\phantom{x}), \quad (\phantom{x})' = \frac{\partial}{\partial x}(\phantom{x}) \quad (1)$$

$$q_j = -k_j u_j' + u_j \varphi_j', \quad j = 1, \dots, m \quad (2)$$

$u_j(x, t)$  – плотность  $j$ -го вида,  $x \in [0, a]$

$q_j$  – поток (диффузия и направленная миграция)

$f_j$  – функция локального взаимодействия (реакция)

$k_j$  – коэффициент диффузии,  $\varphi_j$  – функция таксиса

Краевые условия

$$u_j(0, t) = 0, \quad u_j(a, t) = 0, \quad (3)$$

$$q_j(0, t) = 0, \quad q_j(a, t) = 0, \quad (4)$$

$$u_j(0, t) = u_j(a, t), \quad q_j(0, t) = q_j(a, t). \quad (5)$$

Начальные условия

$$u_j(x, 0) = u_j^0(x) \quad (6)$$

## Один вид, $m = 1$ , $u_1 \equiv u$

Логистический закон роста

$$\dot{u} = -q' + \mu u \left[ 1 - \frac{u}{p(x)} \right], \quad q = -ku' + u\varphi', \quad (7)$$

При  $k = \varphi = 0$  модель Ферхюльста

$$\frac{du}{dt} = \mu u \left[ 1 - \frac{u}{p(x)} \right]$$

Стационарное решение  $u_*(x) = p(x)$  дает ИСР!

Пусть  $k > 0$ , найдем  $\varphi$ , чтобы сохранилось решение  $u_*(x)$

$$0 = (ku'_*(x) - u_*(x)\varphi')' = (kp'(x) - p(x)\varphi)'$$

Например в случае  $q(0, t) = 0$ ,  $q(a, t) = 0$  подходит функция:

$$\varphi = k \ln p(x)$$

# Модель конкурирующих популяций

Уравнения реакции–диффузии–адвекции для двух родственных видов (общий ресурс  $p(x)$ )

$$\dot{u}_j = -q'_j + \mu_j u_j \left( 1 - \frac{u_1 + u_2}{p(x)} \right), \quad (8)$$

$$q_j = -k_j u'_j + u_j \left( \alpha_j \ln p(x) + \sum_{i=1}^2 \beta_{ji} \ln u_j \right)', \quad j = 1, 2 \quad (9)$$

$\mu_j$  – коэффициенты роста

$\alpha_j, \beta_{ji}$  – коэффициенты направленной миграции

При выполнении

$$k_j = \alpha_j + \sum_{i=1}^2 \beta_{ji} \quad (10)$$

имеется однопараметрическое семейство решений

$$u_1 = (1 - \theta)p(x), \quad u_2 = \theta p(x), \quad \theta \in [0, 1] \quad (11)$$

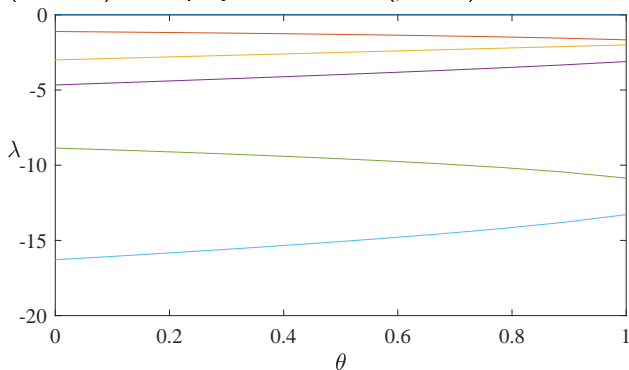
Система (8)–(9) имеет косимметрию

$$L = [\mu_2 u_2, -\mu_1 u_1]^T \quad (12)$$

## Двухвидовая система

В случае косимметрии равновесия семейства обладают индивидуальным спектром (V.I. Yudovich, Chaos, 1995).

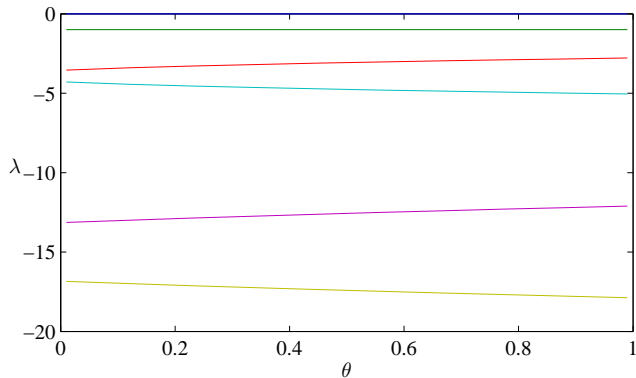
Для одномерного ареала распределение вещественной части ( $\lambda = \Re\sigma$ ) спектра устойчивости ( $\beta_i = 0$ )



$m = 2, k_1 = \alpha_1 = 0.4, k_2 = \alpha_2 = 0.3, \beta_{ij} = 0$

Каждое решение имеет одно нулевое значение, отвечающее нейтральному направлению вдоль семейства, а набор остальных спектральных характеристик зависит от непрерывного номера  $\theta$ .

Для  $\beta_i \neq 0$  также имеется переменность спектра устойчивости равновесий вдоль семейства ( $m = 2$ )



$$k_1 = 0.4, k_2 = 0.3, \alpha_1 = 0.43, \alpha_2 = 0.31, \beta_{12} = -0.03, \beta_{21} = -0.01$$



Условия косимметричности нарушаются для системы:

$$\begin{aligned}u_t &= \nabla \cdot [k_1 \nabla u - \alpha_1 u \nabla \ln p - \varepsilon \beta_1 u \nabla v] + \eta_1 u \left(1 - \frac{u+v}{p}\right), \\v_t &= \nabla \cdot [k_2 \nabla v - \alpha_2 v \nabla \ln p - \varepsilon \beta_2 v \nabla u] + \eta_2 v \left(1 - \frac{u+v}{p}\right), \\[k_1 \nabla u - \alpha_1 u \nabla \ln p - \varepsilon \beta_1 u \nabla v] \cdot n &= 0, \\[k_2 \nabla v - \alpha_2 v \nabla \ln p - \varepsilon \beta_2 v \nabla u] \cdot n &= 0.\end{aligned} \quad (13)$$

Если  $\varepsilon = 0$ , то система косимметрична при условии  $k_i = \alpha_i$  и имеет семейство стационарных распределений

$$u = \theta p, \quad v = (1 - \theta) p. \quad (14)$$

(Епифанов А.В., ЦВГ, Владикавказский математический журнал, 2023)

При ненулевом  $\varepsilon$  косимметричный дефект дается формулой

$$D = (F, L) = \int_{\Omega} \left[ \frac{v}{\eta_1} \beta_1 \nabla \cdot u \nabla v - \frac{u}{\eta_2} \beta_2 \nabla \cdot v \nabla u \right] dx. \quad (15)$$

После интегрирования по частям и учета краевых условий (потoki на границе равны нулю):

$$D = \int_{\Omega} \left[ -\nabla \frac{v}{\eta_1} \cdot \beta_1 u \nabla v + \nabla \frac{u}{\eta_2} \cdot \beta_2 v \nabla u \right] dx. \quad (16)$$

В результате подстановки решения для постоянных  $\eta_j$  получаем селективную функцию

$$S(\theta) = \theta(1 - \theta) \int_{\Omega} \left[ \theta \beta_2 \nabla \frac{p}{\eta_2} - (1 - \theta) \beta_1 \nabla \frac{p}{\eta_1} \right] \cdot p \nabla p dx. \quad (17)$$

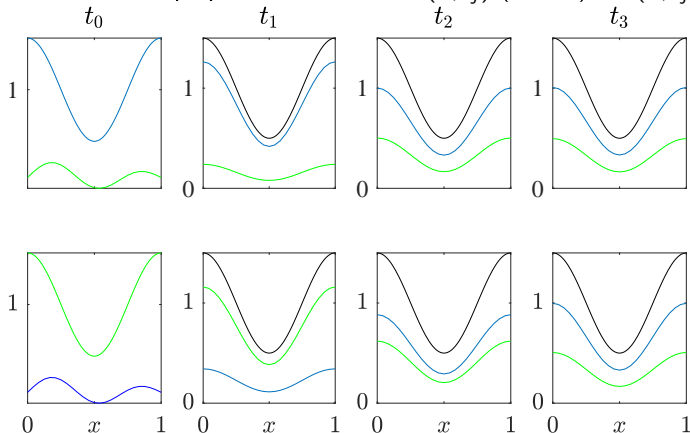
Селективная функция обращается в ноль при  $\theta = 0$ ,  $\theta = 1$ , что соответствует полуположительным решениям  $u = 0$ ,  $v = p$  и  $u = p$ ,  $v = 0$ , а также при

$$\theta = \left( 1 + \frac{\beta_2 l_2}{\beta_1 l_1} \right)^{-1}, \quad l_j = \int_{\Omega} \nabla \frac{p}{\eta_j} \cdot p \nabla p dx, \quad j = 1, 2. \quad (18)$$

Если  $0 < \theta < 1$ , то имеет место сосуществование видов.

# Разрушение семейства. Установление

Мгновенные профили плотностей  $u(x, t_j)$  (синий) и  $v(x, t_j)$  (зеленый)

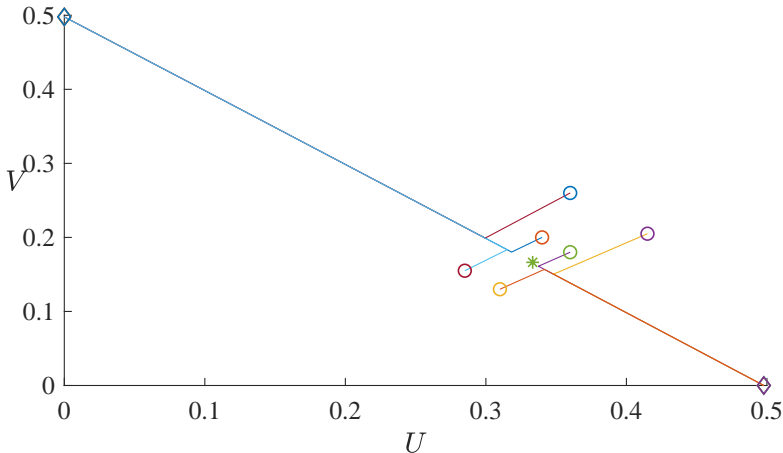


$k_1 = \alpha_1 = 1$ ,  $k_2 = \alpha_2 = 2$ ,  $\eta_1 = 2$ ,  $\eta_2 = 3$ ,  $\beta_1 = \beta_2 = 0.71$ ,  $\varepsilon = 0.01$ ,  
 $p = 1 + 0.5 \cos(2\pi x)$  - функции ресурса (черный цвет).

В случае инвазии вида  $v$  (вверху) и  $u$  (внизу) происходит установление к одному и тому же ответвившемуся от семейства стационарному решению.

# Иллюстрация бистабильности

Неустойчивость равновесия сосуществующих видов (звездочка)



Начальные данные (кружки), сходимость к полуположительным решениям (ромбы)  $(p, 0)$  или  $(0, p)$ .

Бездиффузионное приближение для плотностей жертвы  $u(x, t)$  и хищника  $v(x, t)$  на неоднородном ареале  $x \in [0, 1]$  (пространственная координата как параметр):

$$\frac{du}{dt} = \alpha u \left[ 1 - \frac{u}{p(x)} \right] - \beta(x)uv, \quad \frac{dv}{dt} = -\lambda v + \mu(x)uv \quad (19)$$

Емкость  $p(x)$  неоднородна, коэффициенты  $\beta(x)$  и  $\mu(x)$  описывают взаимодействие видов. Параметры роста жертвы  $\alpha$  и смертности хищника  $\lambda$  не зависят от  $x$ , их находят из простых экспериментов: 1) рост жертвы без хищника; 2) убывание хищника без жертвы.

Связаны ли  $\beta(x)$ ,  $\mu(x)$  с  $p(x)$ ?

Проанализируем равновесия (19) и их устойчивость.

Матрица Якоби

$$J(u, v) = \begin{bmatrix} a \left[ 1 - \frac{2u}{p(x)} \right] - b(x)v & -b(x)u \\ \mu(x)v & -\lambda + \mu(x)u \end{bmatrix}. \quad (20)$$

Равновесие  $u = v = 0$  неустойчиво, т.к.  $\sigma_1 = \alpha > 0$ ,  $\sigma_2 = -\lambda$ .  
Решение без хищника ( $u = p$ ,  $v = 0$ ) устойчиво, если  $\lambda > \lambda_{cr} = \mu(x)p(x)$  ( $\sigma_1 = -\alpha < 0$  и  $\sigma_2 = -\lambda + \mu(x)p(x)$ ).

Поскольку  $\lambda$  не зависит от  $x$ , то  $\mu(x)p(x)$  должно быть постоянным:  
 $\mu(x)p(x) = \omega = const$  и  $\lambda_{cr} = \omega$ .

При  $\lambda < \lambda_{cr}$  появляется равновесие с жертвой и хищником

$$u_* = \frac{\lambda}{\mu(x)} = \frac{\lambda}{\omega} p(x), \quad v_* = \frac{\alpha}{\beta(x)} \left(1 - \frac{\lambda}{\omega}\right) \quad (21)$$

Видна корреляция  $u(x)$  и  $p(x)$ , если  $\lambda$  постоянно.

Характеристический полином для равновесия (21):

$$\sigma^2 + \frac{\alpha\lambda}{\omega}\sigma + \lambda\alpha \left(1 - \frac{\lambda}{\omega}\right) = 0. \quad (22)$$

Равновесие (21) устойчиво, если  $\lambda < \lambda_{cr} = \omega$ .

$$\frac{du}{dt} = \alpha u \left[1 - \frac{u}{p(x)}\right] - \beta(x)uv, \quad \frac{dv}{dt} = -\lambda v + \frac{\omega uv}{p(x)}$$

(На Т.Д., ZPA, TVG, Ecological Complexity, 2022)

Система хищник–жертва с многофакторным таксисом при различных законах роста жертвы:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -q_1' + u [a_1 f_n(u) - b_1 v], \\ q_1 &= -k_1 u' + \alpha u (\ln p)' - \beta_{11} u (\ln v)' - \beta_{12} u (\ln u)', \end{aligned} \quad (23)$$

$$\begin{aligned} \dot{v} &= -q_2' + v [-a_2 + b_2 u], \\ q_2 &= -k_2 v' + \beta_{21} v (\ln u)' - \beta_{22} v (\ln v)'. \end{aligned} \quad (24)$$

$u(x, t)$  и  $v(x, t)$  – плотности жертвы и хищника

$a_i, b_i$  – коэффициенты прироста и убыли видов при взаимодействии

$k_j$  – коэффициенты диффузии

(ЗПА, ЦВГ Биофизика, 2021)



Для системы без диффузии и таксиса ( $q_1 = q_2 = 0$ ) справедлива

## Лемма

Для показателя степени в функции роста жертвы  $n > 0$  имеется стационарное решение, отвечающее ИСР для двух видов,

$$u = \lambda p(x), \quad v_n = \lambda^n \mu (1 - \lambda) p(x), \quad (25)$$

при следующих условиях на коэффициенты:

$$a_1 = \frac{\mu}{p^n(x)}, \quad b_1 = b_2 = \frac{1}{p(x)}, \quad a_2 = \lambda. \quad (26)$$

Рассмотрим систему (23)–(24) на ареале  $\Omega \in [0, 1]$  с условиями периодичности. Имеет место следующая

## Теорема

Для любого действительного числа  $n > 0$  система (23)–(24) имеет отвечающее ИСР стационарное решение

$$u = \lambda p(x), \quad v_n = \lambda^n \mu (1 - \lambda) p(x), \quad (27)$$

при выполнении условий (26) и

$$k_1 = \alpha - \beta_{11} - \beta_{12}, \quad k_2 = \beta_{21} - \beta_{22}. \quad (28)$$

Доказательство получается прямой подстановкой (26)–(28) в (23)–(24)

Пусть имеется таксис жертвы на ресурс  $p(x)$ , т.е.  $\beta_{11} = \beta_{12} = 0$ , а хищника – только на жертву, т.е.  $\beta_{21} = \beta$ ,  $\beta_{22} = 0$ .

Как меняется решение при нарушении условий на параметры

$$k_1 = \alpha + \varepsilon, \quad k_2 = \beta + \gamma\varepsilon \quad (29)$$

Разыскиваем стационарное решение в виде формального ряда

$$u = u_0 + \varepsilon u_1 + \varepsilon^2 u_2 + \dots, \quad (30)$$

$$v = v_0 + \varepsilon v_1 + \varepsilon^2 v_2 + \dots \quad (31)$$

При первой степени  $\varepsilon$  получаем

$$0 = \left[ \alpha u_1' + \lambda p' - \alpha \frac{u}{p} p' \right]' - \lambda(\mu u_1 + v_1) \equiv g_1,$$

$$0 = \beta \left[ v_1' + \gamma \frac{\mu}{\beta} (1 - \lambda) p' - \mu(1 - \lambda) p \left( \frac{u_1}{\lambda p} \right)' - \frac{v_1}{p} p' \right]' + \mu(1 - \lambda) u_1 \equiv g_2$$

Выражения  $g_j$  можно записать в виде

$$g_1 = \left[ \alpha p \left( \frac{u_1}{p} \right)' + \lambda p' \right]' - \lambda(\mu u_1 + v_1),$$

$$g_2 = \left[ \beta p \left( \frac{\lambda v_1 - \mu(1 - \lambda)u_1}{\lambda p} \right)' + \gamma \mu(1 - \lambda)p' \right]' + \mu(1 - \lambda)u_1.$$

Из стационарности  $g_j = 0$  интегрированием по  $x$  получается

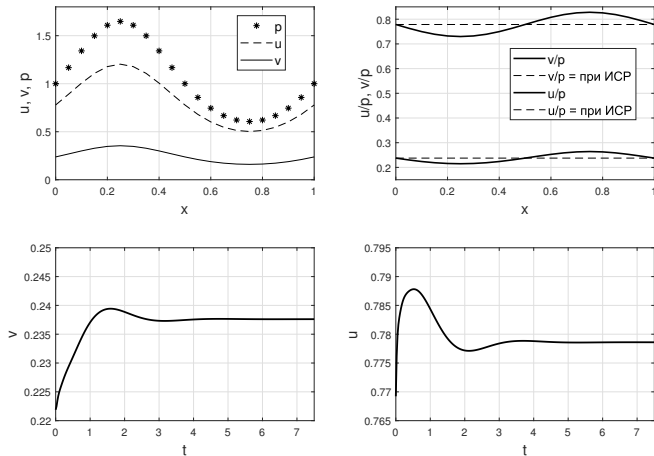
$$\int_{\Omega} u_1 dx = 0, \quad \int_{\Omega} v_1 dx = 0.$$

При нарушении условий ИСР вклад добавок первого порядка для отклонений от ИСР-распределений жертвы и хищника (30) суммарно нивелируется.

Для анализа распределения добавок необходим вычислительный эксперимент.

# Численные результаты

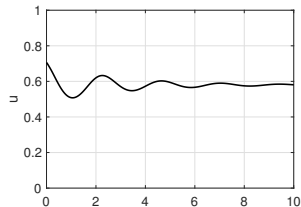
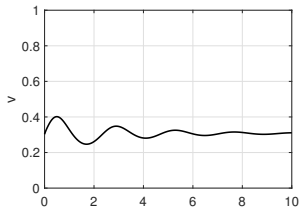
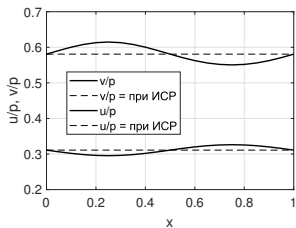
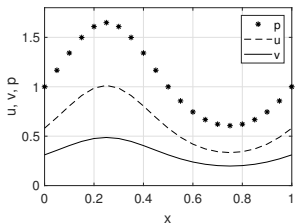
Стационарные распределения жертвы  $u$  и хищника  $v$  (вверху) и установление по времени (внизу):  $k_1 = 0.15$



ИСП при  $\mu_1 = 4$ ,  $\eta_1 = 5$ ,  $\mu_2 = 6.5$ ,  $\eta_2 = 5$ ,  $k_1 = 0.1$ ,  $k_2 = 0.2$ ,  
 $\alpha_1 = 0.2$ ,  $\beta_1 = 0.1$ ,  $\beta_2 = 0.2$ , функция ресурса  $p(x) = 1 + \frac{1}{3} \sin 2\pi x$

# Численные результаты

Графики зависимости плотностей жертвы  $u$  и хищника  $v$  от координаты (вверху) и установление по времени (внизу);  $\beta_2 = 0.15$



ИСП при  $\mu_1 = 4, \eta_1 = 5, \mu_2 = 6.5, \eta_2 = 5, k_1 = 0.1, k_2 = 0.2,$   
 $\alpha_1 = 0.2, \beta_1 = 0.1, \beta_2 = 0.2,$  функция ресурса  $p(x) = 1 + \frac{1}{3} \sin 2\pi x$

## Двумерный ареал, нулевые потоки на границе

Модель для жертвы  $u(x, t)$  и хищника  $v(x, t)$ :

$$\partial_t u = -\nabla q_1 + F_1, \quad q_1 = -k_1 \nabla u + \alpha_1 u \nabla Q_1, -\alpha_2 u \nabla Q_2, \quad (32)$$

$$\partial_t v = -\nabla q_2 + F_2, \quad q_2 = -k_2 \nabla v + \alpha_3 v \nabla Q_3 \quad \nabla = (\partial_x, \partial_y) \quad (33)$$

Потоки  $q_i$ , ( $i = 1, 2$ ), коэффициенты диффузии  $k_i$ , функции направленной миграции  $Q_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) с коэффициентами  $\alpha_j$ .

Различные механизмы таксиса:  $Q_1 = Q_1(p)$ ,  $Q_2 = Q_2(v)$   $Q_3 = Q_3(u)$ .

Функции  $F_1$ ,  $F_2$  описывают локальные взаимодействия

$$F_1 = \mu_1 u f_{nm}(u, p) - \lambda_1 g(u, v, p), \quad (34)$$

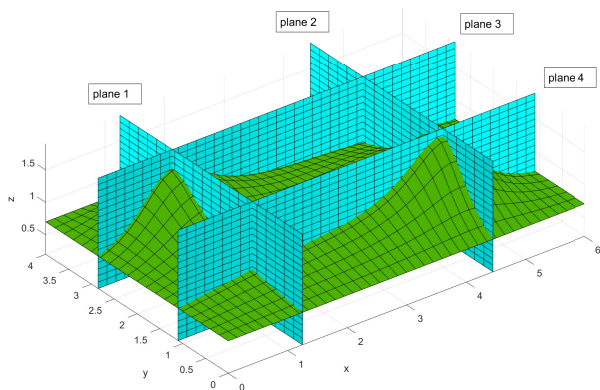
$$F_2 = \mu_2 g(u, v, p) - \lambda_2 v, \quad g(u, v, p) = \frac{uv}{p + Cu}. \quad (35)$$

$\mu_i$  – параметры роста,  $\lambda_i$  – коэффициенты смертности,  $g(u, v, p)$  – функциональный отклик. Обобщение  $f_{nm}(u, p)$

$$f_{n,m}(u, p) = \frac{u^n}{p^m} \left( 1 - \frac{u}{p} \right), \quad n, m \in \mathbb{N} \quad (36)$$

Логистический рост ( $n = 0$ ,  $m = 0$ ),  
гиперболический закон ( $n = 1$ ,  $m = 0$ ).

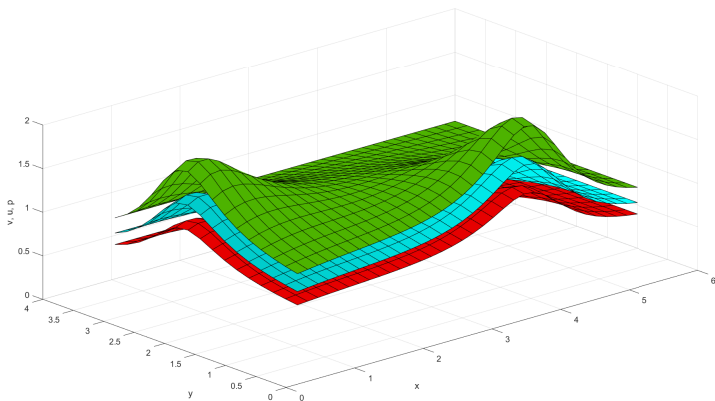
# Двумерный ареал. Функция ресурса





# Пропорциональность жертвы и хищника

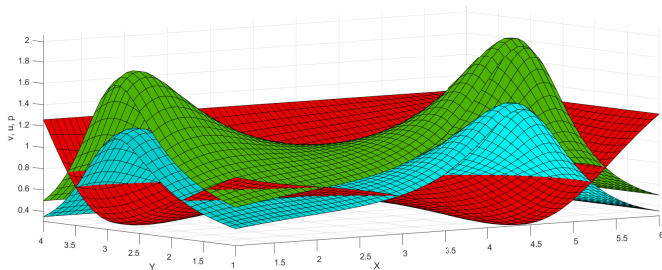
$$\nu = n + 1 - m = 1, \quad f_{n,m}(u, p) = \frac{u^n}{p^m} \left( 1 - \frac{u}{p} \right)$$



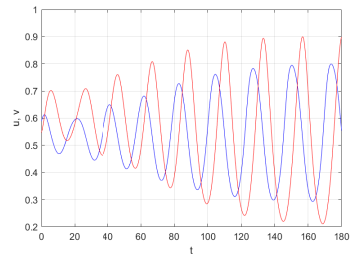
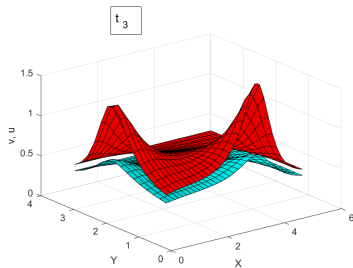
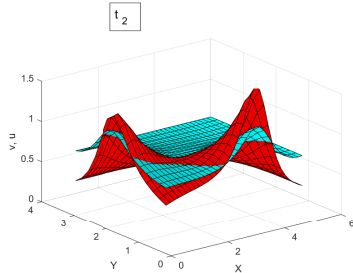
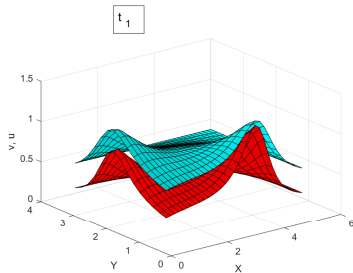
Плотности **жертвы**  $u(x, y)$  (синий) и **хищника**  $v(x, y)$  (красный)  
Функция **ресурса**  $p(x, y)$  – зеленый

# Жертва и хищник в противофазе

$$\nu = n + 1 - m = -1, \quad f_{n,m}(u, p) = \frac{u^n}{p^m} \left( 1 - \frac{u}{p} \right)$$



# Колебательный процесс



- [Зеленчук П.А.](#), [Цибулин В.Г.](#) Идеальное свободное распределение в модели хищник – жертва при многофакторном таксисе // Биофизика. 2021. Т. 66. № 3. С. 546–554;
- [Цибулин В.Г.](#), [Ха Т.Д.](#), [Зеленчук П.А.](#) Нелинейная динамика системы «хищник–жертва» на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // Изв. ВУЗов. Прикладная нелинейная динамика. 2021. Т. 29. № 5. С. 751–764.
- [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. Art. 101026.
- [Епифанов А.В.](#), [Цибулин В.Г.](#) Математическая модель идеального свободного распределения родственных популяций // ВМЖ. 2023. Т. 25, № 2. С. 78-88.
- [Зеленчук П.А.](#), [Цибулин В.Г.](#) Математическая модель идеального свободного распределения // Современная математика. Фундаментальные направления. 2023. Т. 69, С. 247–249.

- Александру Ованесовичу Ватульяну за многолетнее стимулирование вопросами и примером
- РФФ за грант 23-21-00221 «Математические модели и методы анализа биологических инвазий»
- Будянскому А.В., Епифанову А.В, Зеленчуку П.А., Д.Т. Ха за сотрудничество