



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Национальный исследовательский
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ДЕСЯТАЯ СИБИРСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ПАРАЛЛЕЛЬНЫМ И ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫМ ВЫЧИСЛЕНИЯМ

СБОРНИК СТАТЕЙ

Томск, 5–7 октября 2021 г.



ТОМСК
«Издательство НТЛ»
2021

Исследование математической модели типа «хищник – жертва» с учетом поискового поведения хищника

А.Н. Хамидов, М.Д. Михайлов

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Рассматриваются два биологических вида, совместно обитающих в изолированной среде. Среда стационарна и обеспечивает в достаточной мере необходимым для жизни обоих видов ресурсом. В качестве одного из них выступает вид, называемый жертвой, а потребителем является хищник. Пространственная модель сообщества описывается системой трех дифференциальных уравнений в частных производных с соответствующими начальными и граничными условиями. Особенностью рассматриваемой модели является наличие трофической функции Холлинга $g(N) = \frac{aN}{1 + ahN}$, учитывающей насыщение рациона хищника при увеличении плотности популяции жертв, и уравнения, описывающего поисковое поведение хищника.

Ключевые слова: модель, хищник, жертва, трофическая функция, плотность популяции, разностная схема, аппроксимация, устойчивость, сходимость, численный метод.

Изменение плотности трофического сообщества и поисковое поведение популяции хищников описывается следующей системой дифференциальных уравнений [1]:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aNP}{1 + ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial P}{\partial t} = e \frac{aNP}{1 + ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (1)$$

где $N(x, t)$, $P(x, t)$ – плотности популяций жертв и хищников, а $v(x, t)$ – скорость перемещения потребителей.

Ареал обитания представляет собой отрезок $[0, L]$ вещественной оси. Начальные условия для системы уравнений (1) имеют вид

$$\begin{cases} N(x, 0) = g_1(x), \\ P(x, 0) = g_2(x), \\ v(x, 0) = 0, \\ 0 \leq x \leq L. \end{cases} \quad (2)$$

Здесь $g_1(x)$, $g_2(x)$ – начальные функции распределения плотности популяций двух видов [2].

Граничные условия в рассматриваемой области задаются следующим образом:

$$\left. \frac{\partial N}{\partial x} \right|_{x=0, L} = \left. \frac{\partial P}{\partial x} \right|_{x=0, L} = v|_{x=0, L} = 0. \quad (3)$$

Для дальнейшего исследования поставленной задачи обезразмерим ее вводя новые переменные:

$$\begin{aligned} \tilde{x} &= \sqrt{r}x, \quad \tilde{t} = rt, \quad \tilde{N} = \frac{N}{K}, \quad \tilde{P} = \frac{P}{eK}, \quad \tilde{v} = \frac{v}{\sqrt{r}}, \\ \tilde{a} &= \frac{aeK}{r}, \quad \tilde{h} = \frac{rh}{e}, \quad \tilde{m} = \frac{m}{r}, \quad \tilde{k} = \frac{Kk}{r}, \quad \tilde{L} = \sqrt{r}L. \end{aligned}$$

После перехода к безразмерным величинам знак « $\sim$ » над ними для простоты записи опускаем и система (1) примет вид

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{1 + ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1 + ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (4)$$

начальные и граничные условия остаются без изменения.

Ищется решение $N, P, v \in C_1^2(G) \cap C_0^1(\bar{G})$ краевой задачи (4), (2), (3),

где

$$\begin{aligned} \bar{G} &= G \cup \Gamma, \\ G &= \{(x, t) \mid a < x < b, \quad 0 < t \leq T\}, \\ \Gamma &= \{(x, t) \mid 0 \leq x \leq L, \quad t = 0; x = 0, x = L, \quad 0 < t \leq T\}, \end{aligned}$$

с помощью неявного численного метода.

Для его построения в области $\bar{G}$ вводится прямоугольная сетка:

$$\begin{aligned}\bar{\omega}_{h\tau} &= \bar{\omega}_h \times \omega_\tau, \\ \bar{\omega}_h &= \{x_j \mid x_j = j \cdot h, j = 0, \dots, n\}, \\ \omega_\tau &= \{t_k \mid t_k = k \cdot \tau, k = 0, \dots, m\},\end{aligned}$$

и дифференциальная задача (4), (2), (3) аппроксимируется разностной:

$$\left\{ \begin{aligned} & \frac{N_j^k - N_j^{k-1}}{\tau} - N_j^k (1 - N_j^{k-1}) + \frac{aN_j^k P_j^{k-1}}{1 + ah_1 N_j^{k-1}} - \delta_N \frac{N_{j+1}^k - 2N_j^k + N_{j-1}^k}{h^2} = 0, \\ & \frac{P_j^k - P_j^{k-1}}{\tau} - \frac{aN_j^k P_j^{k-1}}{1 + ah_1 N_j^k} + mP_j^k + P_j^k \frac{(v_j^{k-1} - v_{j-1}^{k-1})}{h} + v_j^{k-1} \frac{(P_j^k - P_{j-1}^k)}{h} - \\ & - \delta_P \frac{P_{j+1}^k - 2P_j^k + P_{j-1}^k}{h^2} = 0, \\ & \frac{v_j^k - v_j^{k-1}}{\tau} - k_1 \frac{N_j^k - N_{j-1}^k}{h} - \delta_P \frac{v_{j+1}^k - 2v_j^k + v_{j-1}^k}{h^2} = 0, \end{aligned} \right. \quad (5)$$

$$j = \overline{1, n-1}; \quad k = \overline{1, m};$$

$$N_j^0 = g_1(x_j), \quad P_j^0 = g_2(x_j), \quad v_j^0 = 0, \quad j = \overline{0, n}; \quad (6)$$

$$\left\{ \begin{aligned} & N_0^k = N_1^k, \quad N_n^k = N_{n-1}^k, \\ & P_0^k = P_1^k, \quad P_n^k = P_{n-1}^k, \\ & v_0^k = 0, \quad v_n^k = 0, \end{aligned} \right. \quad (7)$$

$$k = \overline{1, m}.$$

Рассмотрим вопрос о сходимости решения разностной задачи к решению дифференциальной. Для этого оценим порядок погрешности аппроксимации и покажем, что разностная схема устойчива по начальным данным. Начнем с исследования устойчивости схемы методом «замораживания коэффициентов» с однородной правой частью и однородными граничными условиями

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{N_j^k - N_j^{k-1}}{\tau} - \delta_N \frac{N_{j+1}^k - 2N_j^k + N_{j-1}^k}{h^2} = 0, \\ \frac{P_j^k - P_j^{k-1}}{\tau} + v_0 \frac{P_j^k - P_{j-1}^k}{h} - \delta_P \frac{P_{j+1}^k - 2P_j^k + P_{j-1}^k}{h^2} = 0, \\ \frac{v_j^k - v_j^{k-1}}{\tau} - k_1 \frac{N_j^k - N_{j-1}^k}{h} - \delta_P \frac{v_{j+1}^k - 2v_j^k + v_{j-1}^k}{h^2} = 0, \end{array} \right.$$

$$j = \overline{1, n-1}; \quad k = \overline{1, m}; \quad (8)$$

$$N_j^0 = g_1(x_j), \quad P_j^0 = g_2(x_j), \quad v_j^0 = 0, \quad j = \overline{0, n}, \quad (9)$$

методом гармоник [3]. Отметим, что v_0 – это «замороженный коэффициент» v_j^{k-1} . Решение ищется в виде

$$N_j^k = \lambda_1^k e^{ij\varphi}, \quad P_j^k = \lambda_2^k e^{ij\varphi}, \quad v_j^k = \lambda_3^k e^{ij\varphi}, \quad i = \sqrt{-1}, \quad \varphi = [0, 2\pi]. \quad (10)$$

Используя обозначения

$$r_1 = \frac{\tau \delta_N}{h^2}, r_2 = \frac{\tau}{h}, r_3 = \frac{\tau \delta_P}{h^2}, r_4 = \frac{\tau k_1}{h}, r_5 = \frac{\tau \delta_v}{h^2},$$

перепишем систему (8) следующим образом:

$$\left\{ \begin{array}{l} -r_1 N_{j-1}^k + (1 + 2r_1) N_j^k - r_1 N_{j+1}^k = N_j^{k-1}, \\ (-r_2 v_0 - r_3) P_{j-1}^k + (1 + r_2 v_0 + 2r_3) P_j^k - r_3 P_{j+1}^k = P_j^{k-1}, \\ -r_5 v_{j-1}^k + (1 + 2r_5) v_j^k - r_5 v_{j+1}^k = v_j^{k-1} + r_4 (N_j^k - N_{j-1}^k). \end{array} \right. \quad (11)$$

После подстановки (10) в (11) получим

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(1 + 4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right) \lambda_1^k = \lambda_1^{k-1}, \\ \left(1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + i r_2 v_0 \sin \varphi \right) \lambda_2^k = \lambda_2^{k-1}, \\ -r_4 \left(2 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + i \sin \varphi \right) \lambda_1^k + \left(1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right) \lambda_3^k = \lambda_3^{k-1}. \end{array} \right. \quad (12)$$

Введем новое обозначение

$$\overline{\Lambda} = (\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3)^T.$$

Тогда (12) перепишется в виде

$$A\overline{\Lambda}^k = E\overline{\Lambda}^{k-1}, \quad (13)$$

где

$$A = \begin{pmatrix} 1 + 4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2} & 0 & 0 \\ 0 & 1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + \\ & + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi & 0 \\ -r_4 \left(2 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + i \sin \varphi \right) & 0 & 1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \end{pmatrix},$$

а E – единичная матрица. Равенство (13) можно представить как

$$A^{-1} A \overline{\Lambda}^k = A^{-1} E \overline{\Lambda}^{k-1}, \quad \overline{\Lambda}^k = G \overline{\Lambda}^{k-1},$$

где $G = A^{-1}$, т.е.

$$G = \begin{pmatrix} \frac{1}{1 + 4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} & 0 & 0 \\ 0 & \boxed{1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi} & 0 \\ \frac{r_4 \left(2 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + i \sin \varphi \right)}{\left(1 + 4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right) \left(1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right)} & 0 & \frac{1}{1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} \end{pmatrix}.$$

Запишем характеристическое уравнение матрицы G .

$$\det \begin{vmatrix} \frac{1}{1+4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu & 0 & 0 \\ 0 & \overline{\left[\frac{1}{1+2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi \right]} - \mu & 0 \\ \frac{r_4 \left(2 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + i \sin \varphi \right)}{\left(1+4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right) \left(1+4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \right)} & 0 & \frac{1}{1+4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu \end{vmatrix} = 0.$$

Раскроем определитель

$$\left(\frac{1}{1+4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu \right) \left(\frac{1}{1+2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi} - \mu \right) \times \\ \times \left(\frac{1}{1+4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu \right) = 0,$$

и найдем собственные значения матрицы перехода. Проверим необходимое условие устойчивости фон Неймана [3].

$$\left(\frac{1}{1+4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu \right) = 0, \mu_1 = \frac{1}{1+4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2}}.$$

Очевидно, $4r_1 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \geq 0$. Следовательно $|\mu_1| \leq 1$.

$$\left(\frac{1}{1+2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi} - \mu \right) = 0,$$

$$\mu_2 = \frac{1}{1+2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + ir_2 v_0 \sin \varphi}.$$

Умножим числитель и знаменатель μ_2 на величину, сопряженную к знаменателю.

$$\mu_2 = \frac{1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2} - ir_2 v_0 \sin \varphi}{\left(1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2}\right)^2 + (r_2 v_0 \sin \varphi)^2}.$$

Разделим в полученном выражении μ_2 действительную и мнимую части:

$$\mu_2 = \frac{1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2}}{\left(1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2}\right)^2 + (r_2 v_0 \sin \varphi)^2} - i \frac{r_2 v_0 \sin \varphi}{\left(1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2}\right)^2 + (r_2 v_0 \sin \varphi)^2}.$$

Путем несложных преобразований получим

$$\mu_2 = \frac{1}{\left(1 + 2r_2 v_0 \sin^2 \frac{\varphi}{2} + 4r_3 \sin^2 \frac{\varphi}{2}\right)^2 + (r_2 v_0 \sin \varphi)^2}.$$

Проверим справедливость условия $|\mu_2| \leq 1$. Очевидно, что неравенство справедливо при любых $\tau, h > 0$.

$$\left(\frac{1}{1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2}} - \mu \right) = 0, \quad \mu_3 = \frac{1}{1 + 4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2}}.$$

Так как

$$4r_5 \sin^2 \frac{\varphi}{2} \geq 0, \quad |\mu_3| \leq 1.$$

Отсюда следует, что схема будет абсолютно устойчивой. Очевидно, что погрешность аппроксимации имеет первый порядок по τ и по h . По теореме Лакса [3] из аппроксимации и устойчивости следует сходимость решения разностной задачи к решению дифференциальной.

Для удобства проведения численных расчетов с использованием метода прогонки и интерпретации полученных результатов разностный аналог краевой задачи (4), (2), (3) реализуется на ПЭВМ в размерном виде.

Введем обозначения:

$$\begin{aligned} a1 &= -r_1, \quad b1 = 1 - \tau r \left(1 - \frac{N_j^{k-1}}{K} \right) + \tau \frac{aP_j^{k-1}}{1 + ah_1 N_j^{k-1}} + 2r_1, \quad c1 = -r_1, \quad d1 = N_j^{k-1}; \\ a2 &= -r_2 v_j^{k-1} - r_3, \quad b2 = 1 - \tau e \frac{aN_j^k}{1 + ah_1 N_j^k} + \tau m + r_2 (v_j^{k-1} - v_{j-1}^{k-1}) + r_2 v_j^{k-1} + 2r_3, \\ c2 &= -r_3, \quad d2 = P_j^{k-1}; \\ a3 &= -r_5, \quad b3 = 1 + 2r_5, \quad c3 = -r_5, \quad d3 = v_j^{k-1} + r_4 (N_j^k - N_{j-1}^k) \end{aligned}$$

и запишем разностную схему, аппроксимирующую систему (1), в следующем виде:

$$\begin{cases} a1N_{j-1}^k + b1N_j^k + c1N_{j+1}^k = d1, \\ a2P_{j-1}^k + b2P_j^k + c2P_{j+1}^k = d2, \\ a3v_{j-1}^k + b3v_j^k + c3v_{j+1}^k = d3, \end{cases} \quad j = 1, \dots, n-1; \quad k = 1, \dots, m. \quad (14)$$

Для реализации разностной задачи (14), (6), (7) с помощью метода прогонки написана программа на языке программирования высокого уровня С++. Результаты расчетов показаны на рис. 1 – 3. Следует отметить, что на этих рисунках представлены графики осредненных по пространству плотностей популяций [1]. Время t на этих графиках измеряется в сутках, а плотности двух видов – в шт./км. В качестве входных используются данные по Томской области, Верхнекетский район [4]. В качестве хищников выбрана популяция волков в количестве 121 шт. в 2017 году, а популяция жертв – зайцы указанного района в количестве 13964 шт. за тот же год.

На рис.1 представлен график изменения плотности популяции хищников на протяжении года. В течение первых трех суток наблюдается незначительный рост плотности популяции волков, а затем наступает значительное уменьшение плотности и к двадцатым суткам ее величина достигает минимального значения. Далее плотность растет и устанавливается к моменту времени $t = 100$ сут.

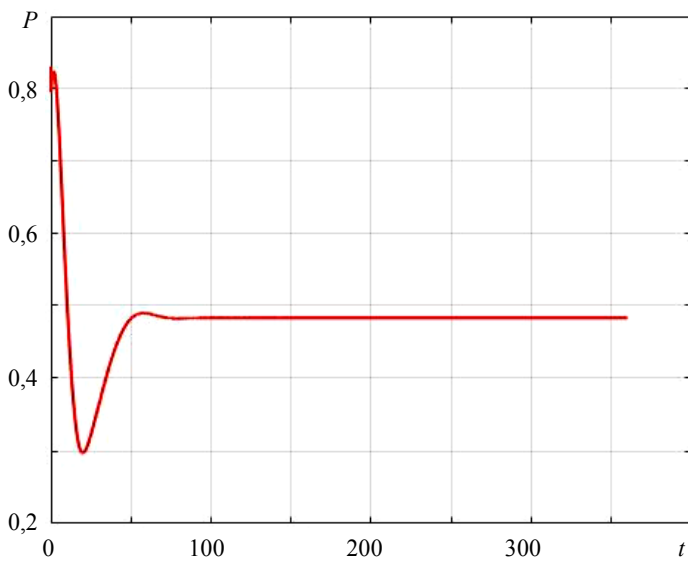


Рис. 1. График изменения плотности популяции хищников

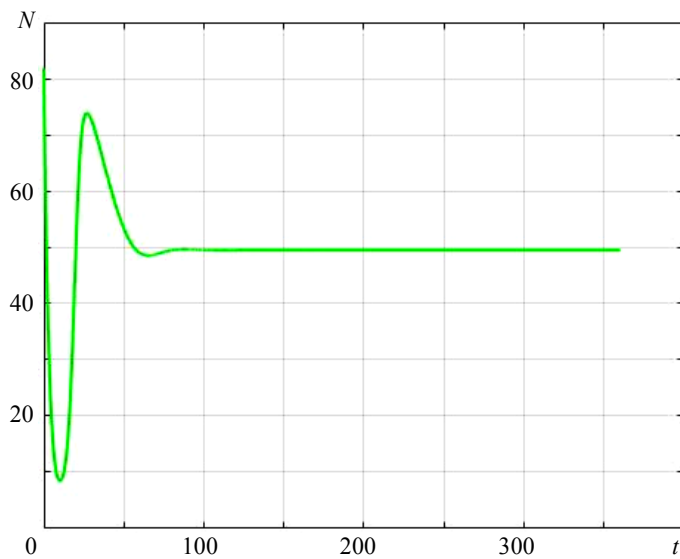


Рис. 2. График изменения плотности популяции жертв

На рис. 2 представлен график изменения плотности популяции жертв (зайцы) с течением времени t . Динамика N во многом объясняется поведением популяции хищников P и изменением скорости их перемещения v . При уменьшении плотности популяции жертв плотность популяции хищников возрастает и наоборот. Следует отметить, что, начиная с $t = 100$ сут до года, плотности популяций обоих видов сохраняют постоянные значения, что видно на рис. 1 и 2.

На рис. 3 представлена динамика поведения осредненных по пространству плотностей популяций жертв и хищников в фазовой плоскости. График демонстрирует устойчивость процессов, описываемых в рассматриваемой задаче. Фазовая траектория имеет вид спирали, которая сходится с течением времени к положению равновесия.

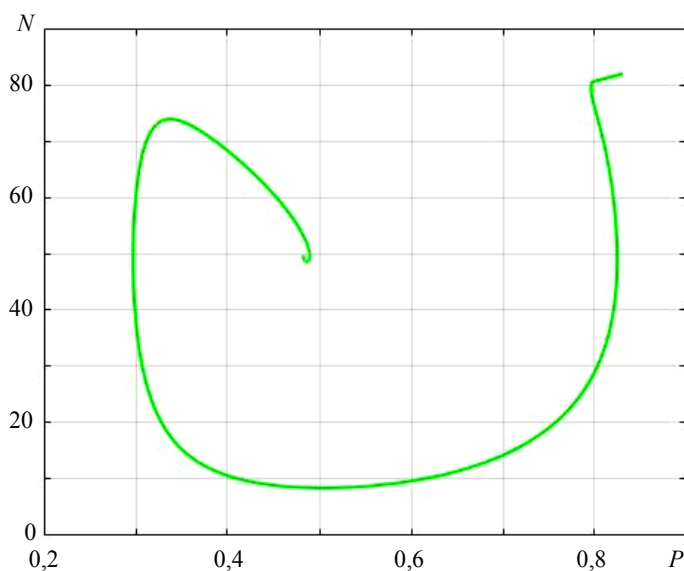


Рис. 3. Динамика поведения плотностей популяций двух видов в фазовой плоскости

Результаты численных расчетов, полученные за год, сравнивались с данными, взятыми из [5] по Верхнекетскому району за 2018 год. Относительная погрешность оказалась равной 32%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тютюнов В.Ю., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника // Журнал общей биологии. – 2002. – Т. 63. – № 2. – С. 137–148.
2. Самарский А.А., Михайлов А.П. Математическое моделирование. – М.: Физматлит, 2001. – 316 с.
3. Меркулова Н.Н., Михайлов М.Д. Методы приближенных вычислений: учеб. пособие. – 2014. – 763 с.
4. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Томской области в 2017 году» [Электронный ресурс]. – URL: <https://www.ogbu.green.tsu.ru/wp-content/uploads/2021/07/Госдоклад-2017.pdf>.
5. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Томской области в 2018 году» [Электронный ресурс]. – URL: <https://www.ogbu.green.tsu.ru/wp-content/uploads/2021/07/Госдоклад-2018.pdf>.

Хамидов Абдулло Нуриллаевич, магистрант НИ ТГУ; abdullo_khamidov@mail.ru;

Михайлов Михаил Дмитриевич, ст. преподаватель НИ ТГУ; michel@math.tsu.ru.