

Рисунок 4 – Диаграммы Блэнда-Алтмана, сравнения значений концентраций рассчитанных стандартным методом и моделью

Список литературы / References:

1. Геворгиз Р.Г., Алисиевич А.В., Шматок М.Г. Оценка биомассы *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. по оптической плотности культуры. *Экол. моря*, 2005, № 70, с. 96-106. [Gevorgiz R.G., Alisievich A.V., Shmatok M.G. Estimation of biomass *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. on the optical density of the culture. *Ecol. seas*, 2005, no. 70, pp. 96-106. (In Russ.)]
2. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of plant physiology*, 1994, vol. 144, no. 3, pp. 307-313.
3. Hoepffner N., Sathyendranath S. Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, pp. 11-23.
4. Масюк Н.П. *Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода Dunaliella Teod и перспективы его практического использования*. К.: Наук. думка, 1973, 244 с. [Masjuk N.P. *Morphology, systematics, ecology, geographical distribution of the genus Dunaliella Teod and perspectives of its practical use*. Kiev: Naukova Dumka, 1973, 244 p. (In Russ.)]
5. Bidigare R.R. [et al.] In-vivo absorption properties of algal pigments. Orlando'90, 16-20 April. *International Society for Optics and Photonics*, 1990, pp. 290-302.
6. Тренкеншу Р.П. *Ростовые и фотоэнергетические характеристики морских микроводорослей в плотной культуре*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1984, 28 с. [Trenkenshu R.P. *Growth and photovoltaic characteristics of marine microalgae in a dense culture*: Author. dis. ... cand. biol. Sciences. Krasnoyarsk, 1984, 28 p. (In Russ.)]
7. Küpper H., Seibert S., Parameswaran A. Fast, sensitive, and inexpensive alternative to analytical pigment HPLC: quantification of chlorophylls and carotenoids in crude extracts by fitting with gauss peak spectra. *Analytical chemistry*, 2007, vol. 79, no. 20, pp. 7611-7627.
8. Bland J.M., Altman D.G. Statistical methods for assessing agreement between two methods of clinical measurement. *The lancet*, 1986, vol. 327, no. 8476, pp. 307-310.

ФОРМИРОВАНИЕ ДИССИПАТИВНЫХ СТРУКТУР ВДАЛИ ОТ ГРАНИЦЫ ПОТЕРИ РАВНОВЕСИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО ОДНОРОДНЫМИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯМИ ПЛОТНОСТЕЙ В СИСТЕМАХ ТИПА ХИЩНИК — ЖЕРТВА

Губарев А.А.

Донецкий национальный университет
ул. Университетская, 24, г. Донецк, 83001, Украина
e-mail: Gubarev_A_A_@mail.ru

Аннотация. Для двух распределённых моделей хищник — жертва численно построены стационарные диссипативные структуры, формирующиеся вдали бифуркации Тьюринга. В случае кругового ареала в области параметров, где при малой амплитуде наибольшую скорость роста имеет возмущение, независимое от полярного угла, в одной из моделей наблюдается последовательность расщепления максимума плотностей. В аналогичном случае в другой модели (с нижней критической плотностью жертв) наблюдается формирование контактных структур близких к полосам.

Ключевые слова: хищник — жертва, диссипативные структуры

FORMATION OF DISSIPATIVE STRUCTURES IN THE DISTANCE FROM THE BOUNDARY OF LOSSES OF EQUILIBRIUM OF SPATIALLY HOMOGENEOUS DENSITY IN PREDATOR — PREY SYSTEMS

Gubarev A.A.

Donetsk national university

Universitetskaya St., 33, Donetsk, 83001, Ukraine

e-mail: Gubarev_A_A_@mail.ru

Abstract. Forming in the distance of the Turing bifurcation stationary dissipative structures are constructed numerically, for two distributed predator–prey models. In the case of a circular range, one of the models observes a sequence of splitting of the density maximum in the parameter region, where for small amplitude the highest growth rate has the independent of the polar angle perturbation. In a similar case, formation of structures close to striped pattern is observed in another model (model with a lower critical prey density).

Key words: predator-prey relationship, dissipative structures.

1 Модели. В работе численно исследуется формирование диссипативных структур в распределённых обобщениях двух сосредоточенных (локальных) моделей

$$\dot{u}_1 = \frac{\alpha u_1^2}{1 + u_1} - u_1 u_2, \quad \dot{u}_2 = u_1 u_2 - \delta u_2^2; \quad (1)$$

$$\dot{u}_1 = u_1(u_1 - l)(1 - u_1) - u_1 u_2, \quad \dot{u}_2 = -\varepsilon u_2(m - u_1 + \delta u_2). \quad (2)$$

Здесь u_1 – плотность жертвы, u_2 – плотность хищника. В модели (1) при малых плотностях жертвы скорость роста её численности пропорциональна квадрату плотности (простейший способ описания популяции, размножающейся половым путем), а при больших – первой степени u_1 . В (2) в отличие от (1) учитывается конкуренция жертв. Параметр l – нижняя критическая плотность численности жертв: в изолированной популяции скорость изменения плотности численности жертв отрицательна, если $u < l$. В обеих моделях учитывается конкуренция хищников за ресурс отличный от жертв (слагаемые пропорциональные второй степени плотности хищников). Достаточно подробный вывод и обсуждение биологического смысла моделей близких к (1) и (2) можно найти в [1].

При $\alpha\delta > 1$, $\alpha > 1/\delta^2$ модель (1) имеет одну асимптотически устойчивую точку покоя с положительными значениями плотностей:

$$u_{1s} = \alpha d - 1, \quad u_{2s} = (\alpha d - 1)/d. \quad (3)$$

Число точек покоя (2) зависит от значений параметров и только одна точка покоя имеет положительные координаты

$$u_{1s} = \frac{\delta l + \delta - 1 + \sqrt{(\delta l + \delta - 1)^2 - 4\delta(\delta l - m)}}{2\delta}, \quad u_{2s} = \frac{u_{1s} - m}{\delta} \quad (4)$$

и является асимптотически устойчивой, если параметры удовлетворяют условиям $m < 1$ и $l < l_h$, $l < l_z(m, \delta, \varepsilon)$, где

$$l_h = \begin{cases} \frac{\delta + 1 - 2\sqrt{\delta(1-m)}}{\delta}, & m \leq \frac{\delta-1}{\delta}, \\ m, & m > \frac{\delta-1}{\delta}; \end{cases} \quad l_z(m, \delta, \varepsilon) \text{ — решение уравнения } u_{1s}(1 + l - 2u_{1s}) - \varepsilon(u_{1s} - m) = 0.$$

Этим (сосредоточенным) моделям соответствуют простейшие распределённые обобщения

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = D_1 \Delta u_1 + \frac{\alpha u_1^2}{1 + u_1} - u_1 u_2, \quad \frac{\partial u_2}{\partial t} = D_2 \Delta u_2 + u_1 u_2 - \delta u_2^2; \quad (5)$$

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = D_1 \Delta u_1 + u_1(u_1 - l)(1 - u_1) - u_1 u_2, \quad \frac{\partial u_2}{\partial t} = D_2 \Delta u_2 - \varepsilon u_2(m - u_1 + \delta u_2). \quad (6)$$

Здесь коэффициенты D_1 и D_2 характеризуют подвижность особей. В данной работе рассматриваются два случая пространственной области: прямоугольник ($0 \leq x \leq \ell_1, 0 \leq y \leq \ell_2$) и круг ($x^2 + y^2 \leq R^2$), граничные условия — однородные условия второго рода (условие непроницаемости границ)

$$\frac{\partial u_1}{\partial n} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad \frac{\partial u_2}{\partial n} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad (7)$$

где Γ – граница области. В качестве начального условия рассматривается пространственно однородное решение

$$u_1(x, y, 0) = u_{1s}, \quad u_2(x, y, 0) = u_{2s}, \quad (8)$$

где u_{1s} и u_{2s} задаётся (3) для задачи (5), (7), (8) – модель I, и (4) для задачи (6), (7), (8) – модель II.

Стандартным образом, для анализа устойчивости пространственно однородного решения выполняется замена $v_1 = u_1 - u_{1s}$, $v_2 = u_2 - u_{2s}$, линеаризация уравнений (5) и (6)

$$\frac{\partial v_1}{\partial t} = D_1 \Delta v_1 + a_{11} v_1 + a_{12} v_2, \quad \frac{\partial v_2}{\partial t} = D_2 \Delta v_2 + a_{21} v_1 + a_{22} v_2, \quad (9)$$

где $A = \begin{pmatrix} (\alpha d - 1)/\alpha d^2 & -(\alpha d - 1) \\ (\alpha d - 1)/d & -(\alpha d - 1) \end{pmatrix}$ или $A = \begin{pmatrix} u_{1s}(1 - 2u_{1s} + l) & -u_{1s} \\ \varepsilon u_{2s} & -\varepsilon \delta u_{2s} \end{pmatrix}$ для уравнения (5) и (6) соответственно;

и раскладываются v_1 и v_2 по собственным функциям ψ_k оператора Лапласа [2]: $v_1 = \sum A_k \psi_k$, $v_2 = \sum B_k \psi_k$.

Это приводит к системе уравнений

$$\frac{dA_k}{dt} = (a_{11} - D_1 \lambda_k) A_k + a_{12} B_k, \quad \frac{dB_k}{dt} = a_{12} B_k + (a_{22} - D_2 \lambda_k) A_k, \quad (10)$$

где $\lambda_k = \left(\frac{\pi k_x}{\ell_x}\right)^2 + \left(\frac{\pi k_y}{\ell_y}\right)^2$, $k_x = 1, 2, 3, \dots$, $k_y = 1, 2, 3, \dots$ в случае ареала прямоугольной формы и $\lambda_{k,n} = \mu_{k,n}^2 / r_0^2$, $\mu_{k,m}$

– k -ый корень функции Бесселя первого рода n -го порядка в случае кругового ареала.

Условия неустойчивости пространственно однородного решения при некоторых (возможно достаточно больших значениях длин прямоугольного ареала или величинах радиуса кругового ареала), в области параметров, где решение сосредоточенной системы устойчиво имеют вид

$$(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 - 4(D_1 D_2)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) > 0, \quad D_1 a_{22} + D_2 a_{11} > 0. \quad (11)$$

Методами теории бифуркаций может быть построена асимптотика формирующихся стационарных структур вблизи границы потери устойчивости пространственно однородным решением. В данной работе рассмотрены особенности стационарных структур, формирующихся вдали от этой границы при малых длинах сторон прямоугольного ареала или радиуса кругового ареала.

2. Результаты. Для обеих моделей множества диффузионной неустойчивости не пусты, если $D_1 < D_2$. На рисунке 1 приведено построение областей рассматриваемых моделей для фиксированного отношения $\beta = D_1/D_2$. Для каждой из моделей результаты ниже приводятся для случая, когда точка области диффузионной неустойчивости расположена достаточно далеко от границы потери устойчивости: для модели I — $\delta = 1.05$, $\alpha = 1$, (точка P на рис. 1 (а)) $D_1 = 1$, $D_2 = 20$, для модели II — $m = 0.6$, $l = 0.44$, $\varepsilon = 1$, $\delta = 1$, $D_1 = 1$, $D_2 = 100$

Если зафиксировать значения параметров локальной модели и значения D_1 и D_2 , то собственные числа ω матрицы системы (10)

$$\begin{vmatrix} a_{11} - D_1 \lambda_{k_1, k_2} - \omega & a_{12} \\ a_{21} & (a_{22} - D_2 \lambda_{k_1, k_2}) - \omega \end{vmatrix} = 0$$

становятся функциями длин сторон ареала для прямоугольного ареала или функциями радиуса для кругового ареала. При малых длинах сторон ареала или малом радиусе пространственно однородное решение устойчиво. Однако с увеличением длин сторон прямоугольного ареала пространственно однородное решение теряет устойчивость: одно из собственных чисел становится положительным. В случае прямоугольного ареала на плоскости ℓ_x, ℓ_y можно выделить области, в которых большее характеристическое число ω_{k_x, k_y}^+ положительно при некоторых $k_x > 0$ и $k_y > 0$. В модели I при таких малых значениях ℓ_x и ℓ_y формируются стационарные диссипативные структуры, $u_1(x, y, \infty)$, $u_2(x, y, \infty)$ зависящие от двух пространственных координат, а в модели II – от одной пространственной координаты.

Для случая кругового ареала зависимости большего собственного числа от r_0 приведены на рисунке 2. $\omega_{1,0}^+$ – соответствует независимой от полярного угла собственной функции оператора Лапласа для круга: $\psi_{k,0} = J_0(\mu_{k,0} r/r_0)$ – функции Бесселя первого рода нулевого порядка. Вблизи бифуркации Тьюринга, например при $\delta = 1.85$ и значениях остальных параметров, указанных выше, в промежутке радиусов ареала, где $\omega_{1,0}^+$ больше других ω^+ формируется диссипативная структура независимая от полярного угла. Вдали наблюдается более сложная картина.

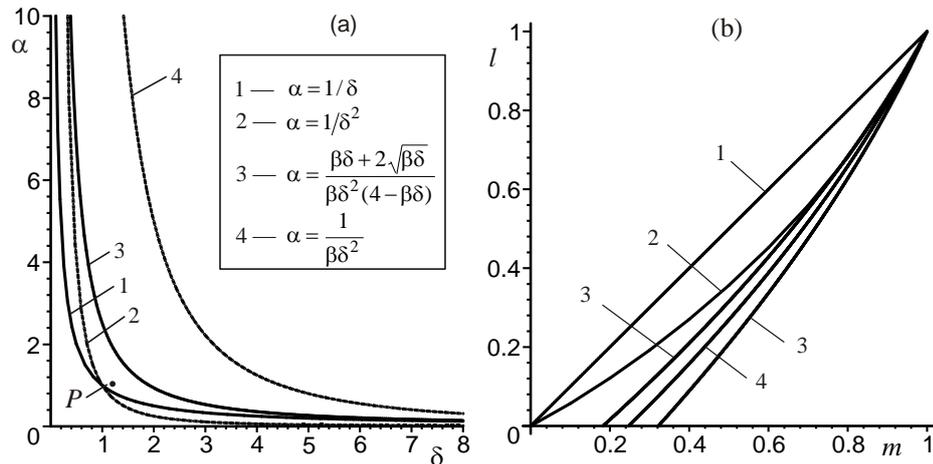


Рисунок 1 – Области диффузионной неустойчивости: (а) – модель I, область ограничена линиями 1, 2 и 3; $\beta = 1/20$; (б) – модель II, область ограничена линиями 2 и 3; линии: 1 – l_h , 2 – l_z ,
 $3 - (D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 - 4(D_1 D_2)(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) = 0$, 4 – $D_1 a_{22} + D_2 a_{11} = 0$; $\delta = 1$, $\beta = 1/100$

На рисунке 3 приведен пример этапов формирования диссипативной структуры (ДС) вдали от границы потери устойчивости, радиус ареала $r_0 = 45$. Начальное условие задавалось в виде $u_1(x, y, 0) = u_{1s} + 0.005J_0(\mu_{1,0} r/r_0)$, $u_2(x, y, 0) = u_{2s}$. На рисунке 3 (а) приведено начальное распределение плотности жертв. На начальном этапе эволюции происходит рост амплитуды без изменения формы линий уровня плотности. Затем в центре ареала формируется локальный минимум. Максимум плотности достигается на окружности удаленной от центра ареала. Такое распределение трансформируется в два максимума: на рисунке 3 (б) приведен начальный этап трансформации, а на рисунке 3(с) момент на котором два максимума вполне сформировались. Эти максимума начинают удаляться друг от друга, а затем происходит повторное расщепление каждого максимума на 2. В результате удаления максимумов друг от друга формируется стационарная ДС, показанная на рисунке 3(д).

При уменьшении ($r_0 < 40$) наблюдается формирование двух максимумов, при этом на начальном этапе минимум в центре ареала не формируется. При увеличении радиуса на начальном этапе вместо расщепления на два пика наблюдается расщепление на три. Как и в случае с двумя пиками эти пики удаляются друг от друга, наиболее удаленный пик испытывает повторное расщепление на два; образуется ДС с четырьмя пиками. Дальнейшее увеличение радиуса ареала приводит к формированию ДС с большим числом пиков: пятью ($r \approx 54$), шестью ($r \approx 59$), семью ($r \approx 59$).

Если начальное возмущение отрицательное, например, $u_1(x, y, 0) = u_{1s} - 0.005J_0(\mu_{1,0} r/r_0)$, $u_2(x, y, 0) = u_{2s}$, то линии уровня формирующейся ДС имеет вид полуокружностей; максимумы расположены на границе ареала; с ростом длины ареала растёт число максимумов.

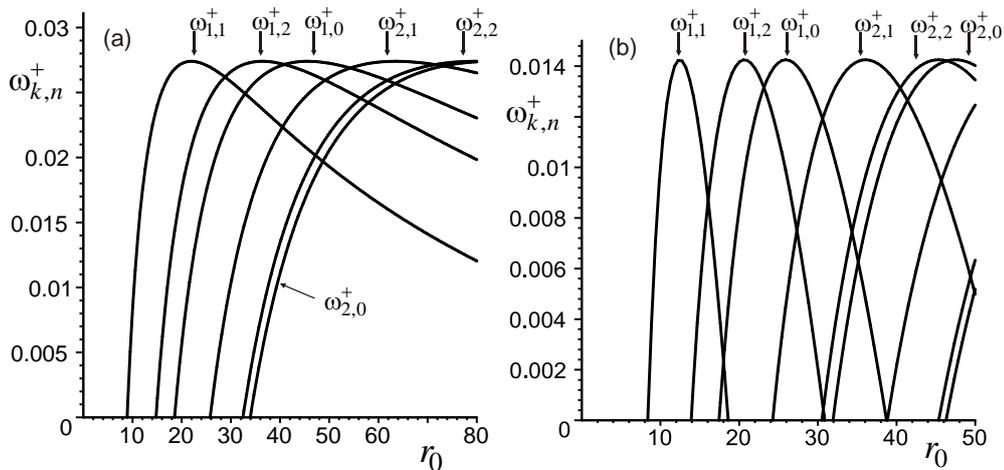


Рисунок 2 – Зависимость большего собственного числа от радиуса ареала в случае модели: (а) – I и (б) – II

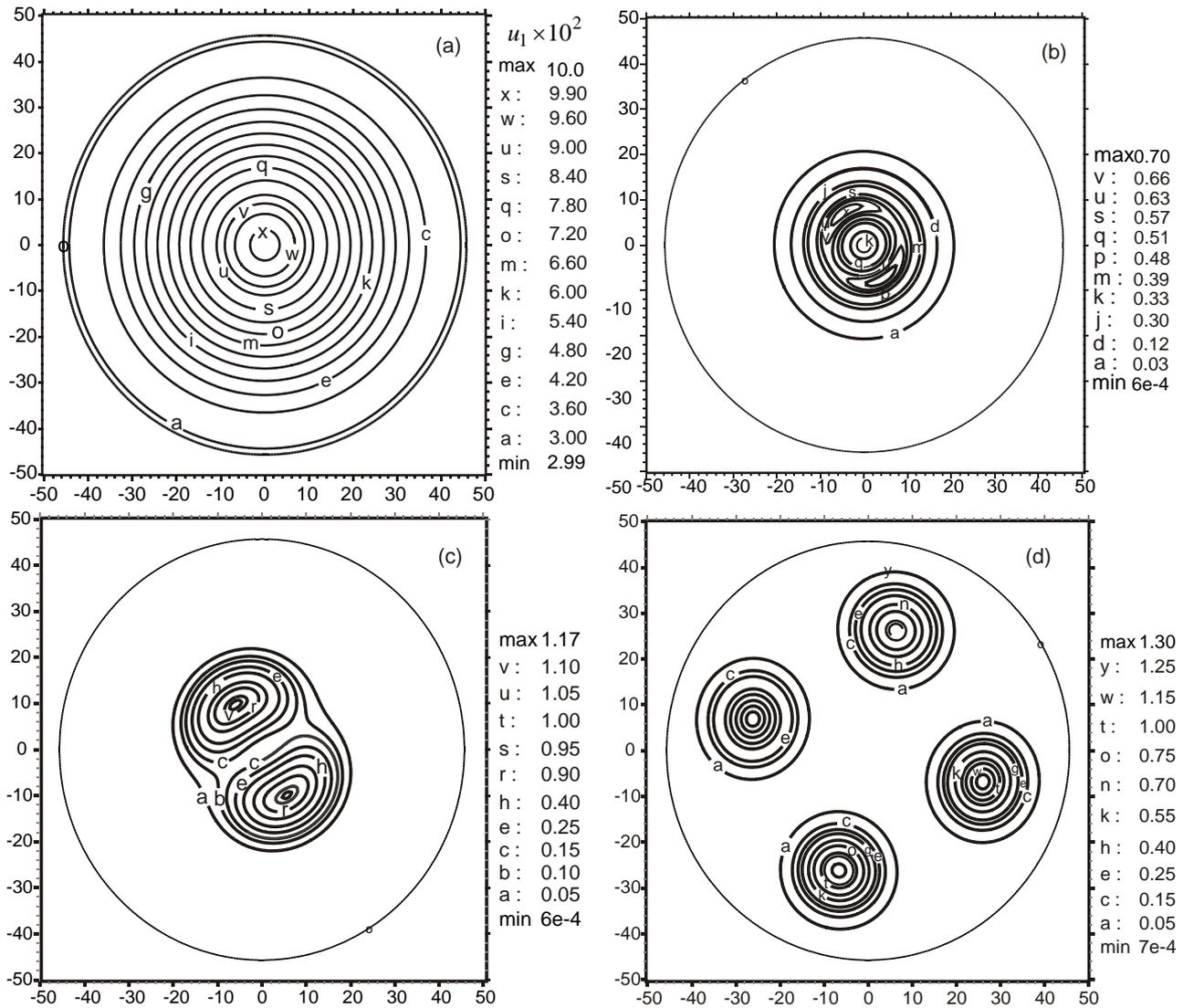


Рисунок 3 – Линии уровня распределения плотности жертв в различные моменты времени: (a) – 0, (b) – 150, (c) – 200, (d) – 10000

Качественно эволюция и стационарная ДС не меняются, если в качестве возмущения используется не собственная функция $AJ_0(\mu_{1,0}r/r_0)$, а усеченное и возможно смещённое относительно центра ареала

распределение Гаусса, т.е. $u_1(x, y, 0) = u_{1s} + A \exp\left[-\frac{(x-b)^2 + y^2}{\sigma_0^2}\right]$. При $b > 0$ на начальном этапе наблюдается

перемещение максимума в сторону центра ареала, первичное расщепление максимума на два, и, затем, последующие расщепления максимума. Максимумы стационарной ДС равноудалены от центра ареала.

В случае модели II также вдали от границы потери устойчивости, где $\omega_{1,0}^+$ больше других ω^+ независимая от полярного угла стационарная ДС не формируется. На рисунке 4 приведен пример формирования. Как и в предыдущем примере, начальное условие имело вид $u_1(x, y, 0) = u_{1s} + 0.005J_0(\mu_{k,0}r/r_0)$, $u_2(x, y, 0) = u_{2s}$. На начальном этапе происходит рост амплитуды. Но при достижении достаточно большой величины амплитуды, плотности численности теряют независимость от полярного угла, см. рисунок 4 (a) и (b). Формируется стационарная ДС с областями резкого изменения плотности численности жертв и достаточно плавным изменением плотности численности хищников. (В случае модели I наблюдается аналогичное плавное изменение плотности хищников.)

Выводы. Для областей простой формы (прямоугольника и круга) и значений параметров, находящихся вдали от границы потери устойчивости пространственно однородным решением, в работе численно исследовалось формирование стационарных ДС в случае двух моделей типа хищник — жертва. Модель с нижней критической плотностью жертв (модель II) основана на модели изолированной популяции, используемой для качественного описания формирования пятен плотности численности особей популяции. Основное внимание было уделено диапазону радиусов кругового ареала, где наибольшей скоростью роста решения линеаризованной

задачи обладает независимая от полярного угла базисная функция. В таком диапазоне радиусов, если параметры модели находятся вблизи границы потери устойчивости, формируются ДС, независимые от полярного угла.

В рассмотренном в данной работе случае параметров лежащих вдали от границы потери устойчивости пространственно однородным решением независимые от полярного угла ДС не формировались. В случае модели с нижней критической плотностью наблюдалось формирование структур близких к полосовым. В модели I при локальном малом увеличении плотности популяции жертв наблюдался рост начального возмущения с последующим расщеплением максимума, которое может повторяться до формирования ДС с большим количеством локальных максимумов.

Таким образом, модель I лучше модели II в случае ареала достаточно малого радиуса позволяет лучше описывать формирование пятен плотности популяции жертв.

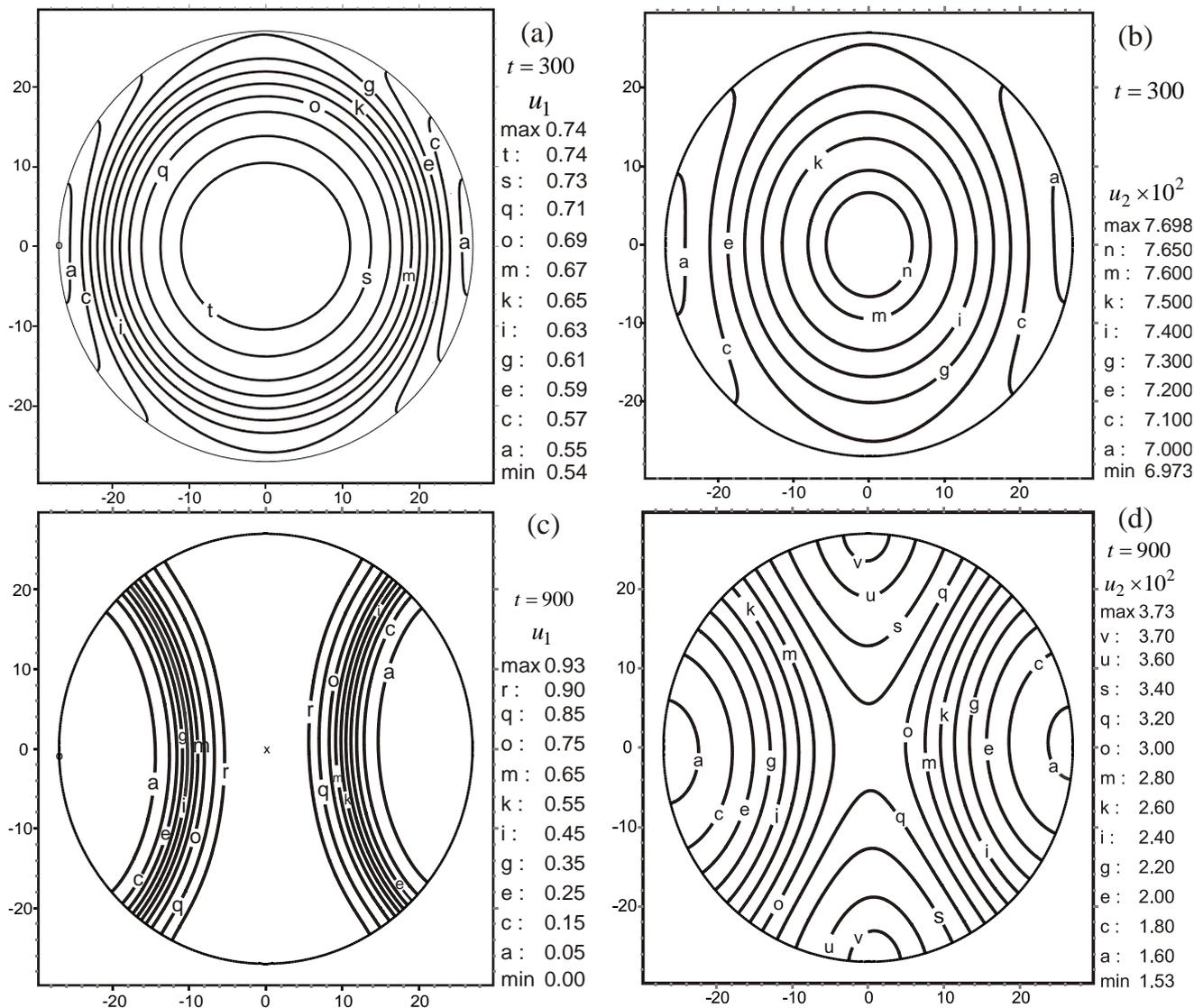


Рисунок 4 — Линии уровня распределения плотности жертв и хищников в различные моменты времени: (a), (b) — 300, (c), (d) — 900

Список литературы / References:

1. Базыкин А.Д. *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций*. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003, 368 с. [Bazykin A.D. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. Moscow: Institut computernih issledovaniy, 2003, 368 p. (In Russ.)]
2. Murray J.D. *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*. N-Y, Springer, 2003, 811 p.