

БИФУРКАЦИИ В МОДЕЛИ АКТИВНЫЙ ХИЩНИК – ПАССИВНАЯ ЖЕРТВА

А. Д. Загребнева¹, В. Н. Говорухин¹, Ф. А. Сурков²

¹ Южный федеральный университет

² НИИ механики и прикладной математики им. И.И. Воровича
Южного Федерального Университета

Численно исследованы бифуркации в системе уравнений в частных производных, являющейся вариантом модели хищник–жертва. В модели учитываются пространственное распределение популяций по ареалу, наличие направленных перемещений хищников и процессы рождения/смертности у жертв. С помощью двух качественно различных методов дискретизации задачи (метод Бубнова–Галеркина и метод прямых) выполнен анализ возможных сценариев развития популяционной динамики при изменении количества хищников и скорости их реакции на пространственную неоднородность жертв. Показано, что при сделанных предположениях реализуются сложные бифуркационные переходы, в результате которых возможна разнообразная пространственно-временная динамика: периодические, квазипериодические, хаотические режимы.

Ключевые слова: Популяционная динамика, бифуркации, численный анализ, таксис.

Введение

Реальные экосистемы являются сложными объектами со сложной динамикой. Известно, что организмы при некоторых условиях движутся в пространстве неравномерно: формируют пространственные структуры, как стационарные, так и динамические [1–5]. Разнообразные пространственные структуры образуют часто используемые в лабораторных экспериментах бактерии кишечной палочки *E. coli*, которые являются хемочувствительными к аспартату (соли аспарагиновой кислоты). Из-за погрешностей в измерениях, сложности проведения экспериментов, сбора и анализа полевых данных отличить периодические режимы от квазипериодических и хаотических режимов в живых экосистемах достаточно тяжело. Тем не менее многие процессы в живых системах хорошо описываются и исследуются методами математического моделирования. Так, например, Долак и Хиллен в [6] воссоздали опыты Берга с кишечной палочкой *E. coli* [7, 8], а пространственные пятна в экспериментах Будрена и Берга с бактериями *E. coli* и *S. typhimurium* [9] воспроизведены в [10]. Однако, как происходит развитие динамики при изменении параметров экосистемы,

какова при этом роль различных популяционных факторов и какие типы режимов могут возникать в силу внутренних свойств экосистем, ещё до конца не ясно. В данной статье предпринята попытка анализа этих вопросов для достаточно простой математической модели популяции, состоящей из одного вида хищников и одного вида жертв.

В работе изучаются популяционные явления, порождаемые трофотаксисом – наличием направленных миграций особей, обусловленных неравномерным распределением пищевых ресурсов в пространстве. Объектом исследования является предложенная в [11] математическая модель при максимально простых предположениях: наличие направленной скорости перемещения хищников; линейная зависимость ускорения перемещения хищников от градиента распределения жертв в пространстве; случайные перемещения жертв; наличие простых демографических процессов только у жертв (логистическая трофическая функция и линейная смертность). При таких допущениях в математической модели возможно нестационарное пространственно-временное поведение, которое можно трактовать как стаеобразование, что показано в работах [11–13]. Данная модель относится к системам с кросс-диффузией, в которых волновые явления существенно отличаются от поведения волн в системах типа «реакция–диффузия», см. [14]. Кроме того, модель описывает один из типов таксисных взаимодействий популяций, активно изучаемых в последнее время, см. обзор в [15]. Она является также частным случаем модели таксиса, описывающей структурообразование в системе веслоногие рачки (гарпактициды) – диатомовые микроводоросли [16].

Несмотря на очевидный интерес, детальный бифуркационный анализ модели активный хищник – пассивная жертва до сих пор не проводился. В данной работе исследуется случай одномерного ареала обитания популяции и возможные сценарии бифуркационных переходов при изменении двух параметров, характеризующих свойства рассматриваемой популяции: количества хищников и коэффициента таксиса.

Исследование бифуркаций в данной задаче требует использования численного анализа, так как аналитический аппарат здесь применим только в частных вопросах. Так, в [11–13] аналитически изучена устойчивость некоторых стационарных распределений популяций. Известно, что результаты численного бифуркационного анализа задач в частных производных зависят от методов пространственной и временной дискретизации и их размерностей. Чаще всего это выражается в зависимости бифуркационных значений параметров от характеристик аппроксимаций [17], а недостаточный порядок конечномерных аналогов может приводить к искажению бифуркационной картины и возникновению ложной динамики [17, 18]. Для проверки получаемых численных результатов в работе используются два принципиально различающихся метода аппроксимаций (метод прямых и метод Бубнова–Галеркина) различных размерностей.

1. Математическая модель активный хищник – пассивная жертва и ее конечномерные аппроксимации

В работе рассматривается математическая модель популяций хищников и жертв, распределенных на одномерном ареале $x \in [0, L]$, представляющая собой систему

трех уравнений [11, 12]

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = R(1 - R - N) + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial(Nv)}{\partial x} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \kappa \frac{\partial R}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{cases} \quad (1)$$

при следующих граничных условиях:

$$\left. \frac{\partial R}{\partial x} \right|_{x=0,L} = \left. \frac{\partial N}{\partial x} \right|_{x=0,L} = v|_{x=0,L} = 0. \quad (2)$$

Здесь $R(x, t)$, $N(x, t)$ – плотности популяции жертв и хищников, соответственно; $v(x, t)$ – скорость перемещения хищников; κ – коэффициент таксиса (активности хищников в поисках пищи); δ_R , δ_N , δ_v – коэффициенты диффузии. Граничные условия (2) следуют из предположения о замкнутости местообитания. В модели предполагается, что хищники не рождаются и не умирают. Тогда, в силу (2), осредненное по пространству значение плотности популяции хищников $\langle N \rangle = \int_0^L N dx / L$ постоянно и может интерпретироваться как параметр

$$\frac{d\langle N \rangle}{dt} = \frac{1}{L} \frac{d}{dt} \int_0^L N dx = \frac{1}{L} \left(-Nv + \delta_N \frac{\partial N}{\partial x} \right) \Big|_{x=0,L} = 0.$$

Система (1)–(2) имеет два однородных стационарных режима

$$(R_1, N_1, v_1) = (0, \langle N \rangle, 0), \quad (R_2, N_2, v_2) = (1 - \langle N \rangle, \langle N \rangle, 0). \quad (3)$$

Первый из режимов соответствует вымиранию жертв, а второй – пространственно-однородному ненулевому уровню хищников и жертв. В [12] проведен линейный анализ устойчивости режима (R_2, N_2, v_2) относительно неоднородных по пространству возмущений. Показано, что при достаточно большом коэффициенте таксиса κ однородный режим (R_2, N_2, v_2) теряет устойчивость колебательно, и при росте κ в модели реализуется периодическая пространственно-неоднородная динамика. Дальнейший аналитический анализ нестационарных режимов и бифуркаций в задаче (1)–(2) затруднен, и следует прибегнуть к численному исследованию.

Для пространственной аппроксимации задачи (1)–(2) использовались два принципиально разных метода: проекционный метод Бубнова–Галеркина и сеточный метод прямых. Для обоих методов рассматривались аппроксимации различных размерностей. Это делалось для контроля правильности получаемых численных результатов.

В случае метода Бубнова–Галеркина решение системы (1)–(2) разыскивалось в виде отрезка ряда по базисным функциям, удовлетворяющим граничным условиям (2)

$$R = R_0(t) + \sum_{k=1}^m R_k(t) \cos\left(\frac{\pi}{L} kx\right), \quad N = \langle N \rangle + \sum_{k=1}^m N_k(t) \cos\left(\frac{\pi}{L} kx\right), \\ v = \sum_{k=1}^m v_k(t) \sin\left(\frac{\pi}{L} kx\right).$$

Неизвестные коэффициенты разложения $R_0(t), \dots, R_m(t), N_1(t), \dots, N_m(t), v_1(t), \dots, v_m(t)$ определялись из условия ортогональности невязки базисным функциям. Корректность применения метода Бубнова–Галеркина к исследованию подобных задач обсуждена в [19]. В результате применения метода Бубнова–Галеркина исследование задачи (1)–(2) сводится к анализу следующей системы $3m + 1$ обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ):

$$\begin{cases} \frac{dR_0}{dt} = R_0(1 - R_0 - \langle N \rangle) + \frac{1}{2} \sum_{k=1}^m R_k (R_k + N_k), \\ \frac{dR_i}{dt} = R_i(1 - \langle N \rangle - \delta_R \frac{\pi^2}{L^2}) - \frac{1}{2} \left[\sum_{k=1}^{m-i} R_{k+i} (2R_k + N_k) + R_k N_{i+k} + \right. \\ \left. + \sum_{k=0}^{i-1} R_k (N_{i-k} + R_{i-k}) + 3R_i R_0 + R_0 N_i \right], \\ \frac{dN_i}{dt} = -\langle N \rangle \frac{i\pi}{L} v_i - \delta_N \frac{i^2 \pi^2}{L^2} N_i + \frac{i\pi}{2L} \left[\sum_{k=1}^{m-i} v_k N_{k+i} - v_{k+i} N_k - \sum_{k=1}^{i-1} v_k N_{i-k} \right], \\ \frac{dv_i}{dt} = -\kappa \frac{i\pi}{L} R_i - \delta_v \frac{i^2 \pi^2}{L^2} v_i, \quad i = 1 \dots m, \end{cases} \quad (4)$$

где m – количество базисных функций. В расчетах m предполагалось достаточным, если при его увеличении в два раза численные результаты не изменялись.

Отметим, что аппроксимация (4) сохраняет свойство исходной задачи (1)–(2) – для неё осредненное значение плотности популяции хищников $\langle N \rangle$ постоянно (проверяется непосредственной подстановкой с учетом (4)):

$$\frac{d\langle N \rangle}{dt} = \frac{d}{dt} \left(\frac{1}{L} \sum_{k=1}^m N_k \int_0^L \cos \left(\frac{\pi k x}{L} \right) dx \right) = 0.$$

При использовании метода прямых решение системы (1)–(2) на отрезке $x \in [0, L]$ строилось в узлах равномерной сетки $x_i = ih, i = 0 \dots M, h = L/M$. После дифференцирования нелинейного члена во втором уравнении системы (1) и аппроксимации первых и вторых производных по x центральными разностями дискретизированная система уравнений имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dR_i}{dt} = R_i(1 - N_i - R_i) + \delta_R \frac{R_{i-1} - 2R_i + R_{i+1}}{h^2}, \quad i = 1 \dots M - 1, \\ \frac{dN_i}{dt} = -N_i \frac{v_{i+1} - v_{i-1}}{2h} - v_i \frac{N_{i+1} - N_{i-1}}{2h} + \delta_N \frac{N_{i-1} - 2N_i + N_{i+1}}{h^2}, \\ \frac{dv_i}{dt} = \kappa \frac{R_{i+1} - R_{i-1}}{2h} + \delta_v \frac{v_{i-1} - 2v_i + v_{i+1}}{h^2}, \quad i = 2 \dots M - 2, \end{cases} \quad (5)$$

где $R_i(t) = R(x_i, t), N_i(t) = N(x_i, t), v_i(t) = v(x_i, t)$ – значения переменных во внутренних узлах сетки. В уравнениях относительно значений во внешних узлах сетки пространственные производные скорости перемещения хищников $v(t)$ аппроксимированы разностями вперед, а остальные пространственные производные – центральными разностями. В результате применения метода прямых задача (1)–(2)

сводится к системе $3M + 1$ ОДУ, где $M + 1$ – количество узлов сетки. Построенная аппроксимация (5) сохраняет свойство исходной задачи (1)–(2) – для нее значение $\langle N \rangle$ постоянно:

$$\frac{d\langle N \rangle}{dt} = \frac{1}{L} \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^M \frac{N_i + N_{i-1}}{2} h \right) = \frac{h}{L} \left(\sum_{i=1}^{M-1} \frac{dN_i}{dt} + \frac{1}{2} \left(\frac{dN_0}{dt} + \frac{dN_M}{dt} \right) \right) = 0.$$

Данное равенство проверяется непосредственной подстановкой выражений для dN_i/dt и суммированием.

Динамика систем (4) и (5) рассчитывалась методом Рунге–Кутты четвертого порядка с контролем точности и автоматическим выбором шага. Для построения решения методом Бубнова–Галеркина использовалось $m = 30 \dots 70$ базисных функций, а методом прямых – выбиралось $M = 100 \dots 300$ узлов. Интервал изменения независимой переменной $t \in [0, T]$ (времени) в расчетах задавался так, чтобы реализующийся аттрактор установился с высокой точностью. Построение отображения Пуанкаре, определяемого гиперплоскостью $f(R, N, v) = 0$, проводилось с помощью расчета траектории системы и метода бисекций. Методы проведения вычислительных экспериментов были реализованы в виде программ на языке C++. Визуализация и анализ решений проводились средствами пакета MATLAB. Частотный анализ динамики переменных проводился с помощью функции `fft` (быстрого преобразования Фурье) пакета MATLAB. Показатели Ляпунова находились методом, предложенным в [20], который реализован в программе MATDS [21].

2. Схема и результаты численного анализа бифуркаций

Исследование бифуркаций при изменении параметров выполнено с помощью процедуры продолжения, когда в качестве начального значения при решении задачи Коши брались значения, соответствующие аттрактору, полученному для предыдущего набора параметров. Для определения типа динамики использовались: анализ проекций решений на характерную плоскость; расчет спектра Фурье; построение отображения Пуанкаре; вычисление показателей Ляпунова. В качестве переменных при анализе и визуализации результатов использовались $\langle RN \rangle = \int_0^L RN dx / L$ (среднее по интервалу потребление жертв хищниками) и $\langle R \rangle = \int_0^L R dx / L$ (средняя плотность популяции жертв).

Расчеты проводились для $t \geq 1000$ (такой временной интервал гарантировал установление аттрактора) при следующих фиксированных значениях параметров:

$$\delta_R = 0.005, \quad \delta_N = 0.05, \quad \delta_v = 0.0001, \quad L = 1. \quad (6)$$

Решения, полученные разными методами, сравнивались между собой. Результаты считались достоверными при их качественном совпадении и количественной близости (если различие бифуркационных значений параметров и проекций на плоскость не превышало 5%). На рис. 1 приведен пример такой проверки, где даны проекции установившегося аттрактора на плоскость, полученные методом Бубнова–Галеркина с использованием $m = 45$ базисных функций и методом прямых с $M = 100$ узлов аппроксимации по пространству для двух значений параметров. Видно, что проекции

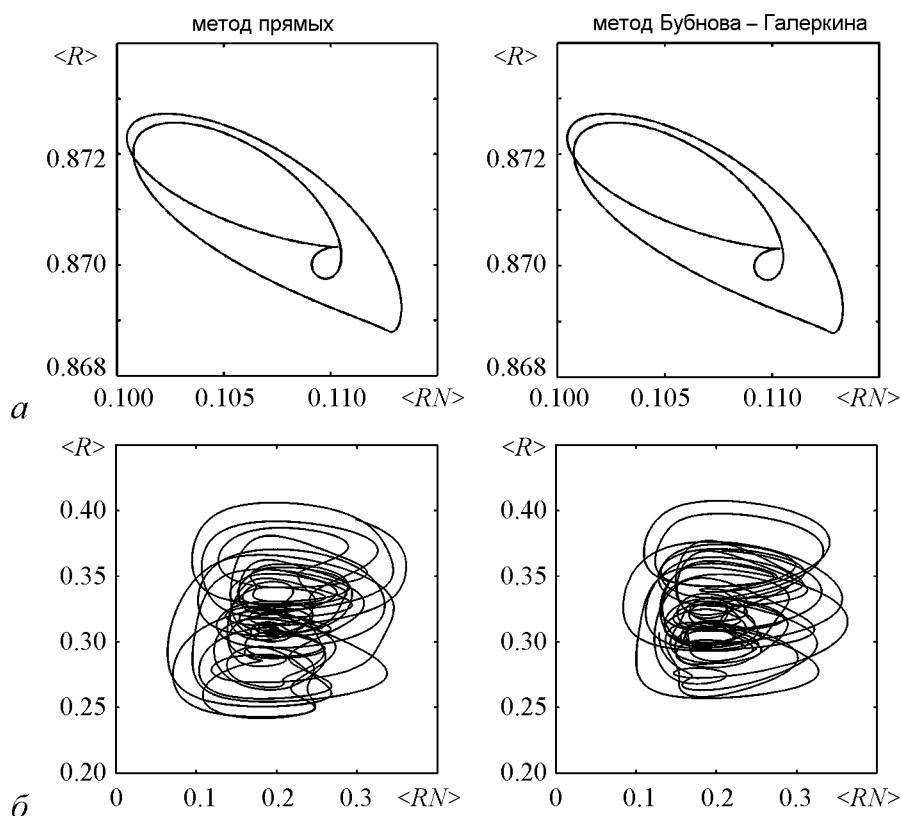


Рис. 1. Проекция на плоскость $\langle RN \rangle, \langle R \rangle$ при наборе параметров (6), $\kappa = 2$, $\langle N \rangle = 0.13$ (а), $\langle N \rangle = 0.8$ (б)

практически идентичны для двух типов аппроксимаций в случае детерминированной динамики (предельные циклы) и находятся в одной области пространства при хаотическом поведении. Подобная проверка проводилась для всех представленных ниже результатов.

В качестве бифуркационных параметров были выбраны коэффициент таксиса κ и средняя плотность популяции хищников $\langle N \rangle$. Такой выбор обусловлен тем, что эти параметры во многом определяют свойства сообществ активных хищников и пассивных жертв, см. [11–13].

Проведенное исследование показало, что в задаче (1)–(2) могут наблюдаться разнообразные режимы: от стационарного распределения популяционных плотностей (в случае малого количества хищников и низкого коэффициента κ) до хаотического распределения (при больших κ и $\langle N \rangle$). Приведенная на рис. 2 диаграмма демонстрирует разнообразие популяционной динамики в зависимости от бифуркационных параметров. При построении диаграммы в расчетах использовались случайные начальные распределения переменных и решение задачи Коши из этих начальных данных до установления аттрактора. Для диагностики типа режима использовался расчет спектра показателей Ляпунова. Видно, что с увеличением активности хищников и коэффициента таксиса κ область, соответствующая хаотической динамике, расширяется и хаотизация динамики сообщества возникает при меньшей средней плотности популяции хищников $\langle N \rangle$.

Анализ бифуркаций проводился с использованием процедуры продолжения по параметру $\langle N \rangle$ при нескольких значениях параметра κ . Наиболее сложным и

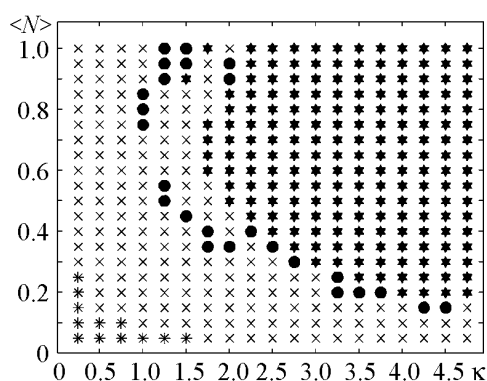


Рис. 2. Разнообразие режимов в задаче (1)–(2) с набором параметров (6) на двухпараметрической плоскости $\kappa, \langle N \rangle$: * – устойчивое стационарное распределение, \times – устойчивый пространственно-неоднородный периодический режим, \bullet – квазипериодический режим, $*$ – хаотический режим

интересным оказался сценарий при $\kappa = 2$: стационарный режим \rightarrow предельный цикл \rightarrow удвоение предельного цикла \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow хаотический режим \rightarrow предельный цикл \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow хаотический режим \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow периодический режим. В таблице представлены области параметра $\langle N \rangle$, соответствующие различным режимам. При проведении расчетов в случае метода Бубнова–Галеркина использовались 45 базисных функций, а в случае метода прямых – 100 узлов.

Таблица

Области изменения параметра $\langle N \rangle$ с качественно одинаковым поведением системы при наборе параметров (6) и $\kappa = 2$

№	Метод Бубнова–Галеркина $\langle N \rangle$	Метод прямых $\langle N \rangle$	Наблюдаемые режимы
1	0.000 – 0.040	0.000 – 0.040	равновесие $(1 - \langle N \rangle, \langle N \rangle, 0)$
2	0.041 – 0.123	0.041 – 0.123	предельный цикл
3	0.124 – 0.309	0.124 – 0.307	удвоенный предельный цикл
4	0.310 – 0.337	0.308 – 0.334	квазипериодический режим и резонансные циклы
5	0.338 – 0.353	0.335 – 0.349	хаотический режим
6	0.354 – 0.497	0.350 – 0.493	периодический режим
7	0.498 – 0.542	0.494 – 0.531	квазипериодический режим и резонансные циклы
8	0.543 – 0.920	0.532 – 0.928	хаотический режим
9	0.921 – 0.924	0.929 – 0.932	квазипериодический режим и резонансные циклы
10	0.925 – 1.000	0.933 – 1.000	предельный цикл

На рис. 3 и рис. 4 представлены установившиеся режимы из каждой параметрической области, приведенной в таблице. На рис. 3 изображены проекции реализующегося аттрактора на плоскость $(\langle RN \rangle, \langle R \rangle)$, а на рис. 4 приведены порождаемые аттракторами отображения Пуанкаре на гиперплоскости $v(0.5, t) = 0$ в тех же проекциях. Приведенные рисунки демонстрируют бифуркационные переходы, приводящие как к детерминированной периодической и квазипериодической динамике, так и к хаотическому поведению. Усложнение динамики может происходить в результате удвоений периода (см. рис. 3 и 4 при $\langle N \rangle = 0.11$ и $\langle N \rangle = 0.13$), рождения устойчивого инвариантного тора (при $\langle N \rangle = 0.32$ и $\langle N \rangle = 0.53$), возникновения хаотической динамики в результате распада инвариантного тора (при $\langle N \rangle = 0.345$ и $\langle N \rangle = 0.8$).

Разнообразие возможного поведения популяции не ограничивается перечисленными режимами. Было обнаружено, что в задаче (1)–(2) возможно сосущество-

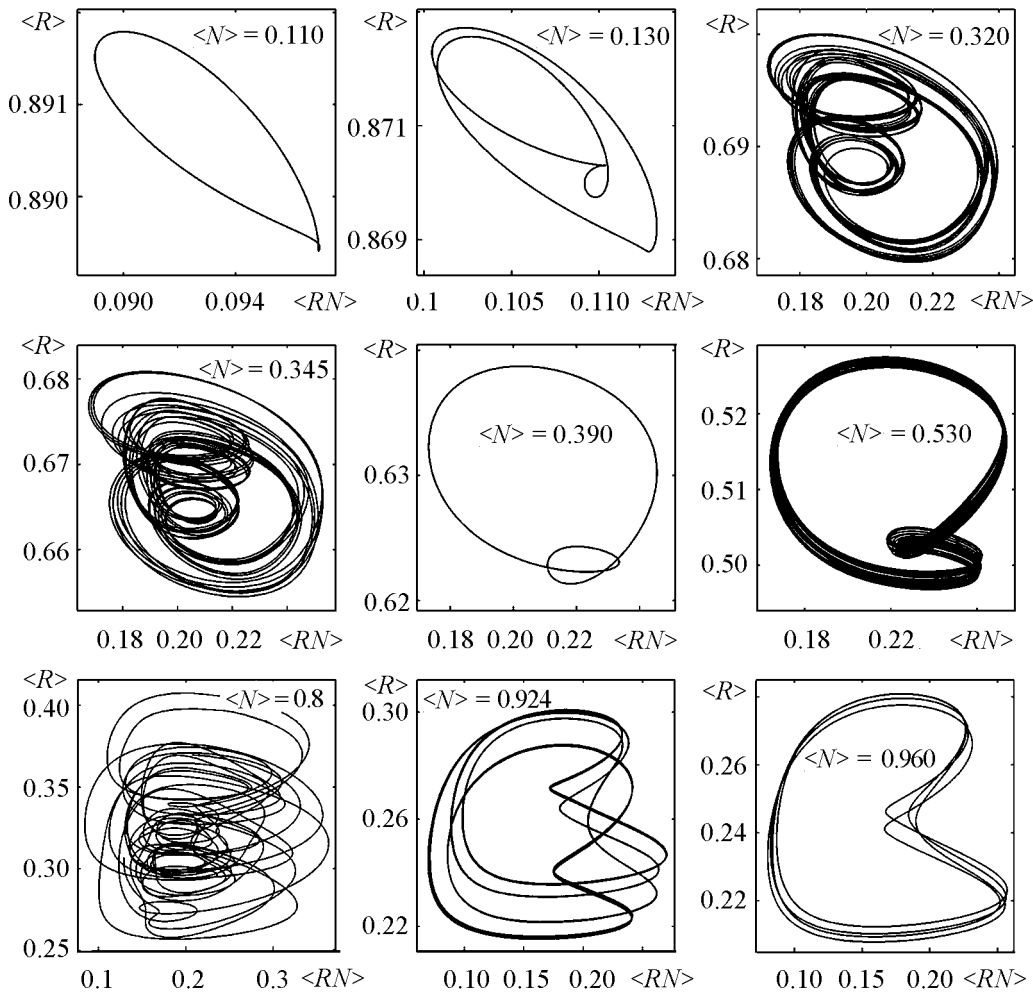


Рис. 3. Проекция решений задачи (1)–(2) с набором параметров (6) и $\kappa = 2$ на плоскость $\langle RN \rangle, \langle R \rangle$ для различных значений $\langle N \rangle$

вание качественно различных режимов при одинаковых значениях параметров, а их реализация зависит от начальных состояний экосистемы. В численных экспериментах начальные данные для задачи Коши выбирались следующим образом:

$$R(x, 0) = R_2 + \varepsilon + \delta, \quad N(x, 0) = 0, \quad v(x, 0) = 0, \quad (7)$$

где $\varepsilon \in (0, 1)$ – степень отклонения плотности популяции жертв от равновесного значения R_2 ; δ – параметр, выбираемый так, чтобы начальные значения были в области, имеющей биологический смысл, то есть если $R_2 + \varepsilon > 1$, то $\delta = 1 - (R_2 + \varepsilon)$, иначе $\delta = 0$. Необходимые для численных экспериментов значения параметров даны в (6); $\kappa = 2$, $\langle N \rangle = 0.35$.

На верхней части рис. 5 дано распределение реализации сосуществующих периодического и хаотического режима для различных ε , а на нижней части рисунка – проекция этих аттракторов. Видно, что тип устанавливающегося режима не зависит от степени отклонения плотности жертвы от стационарного распределения ε , что подтверждает ранее известные факты, см. [22, 23].

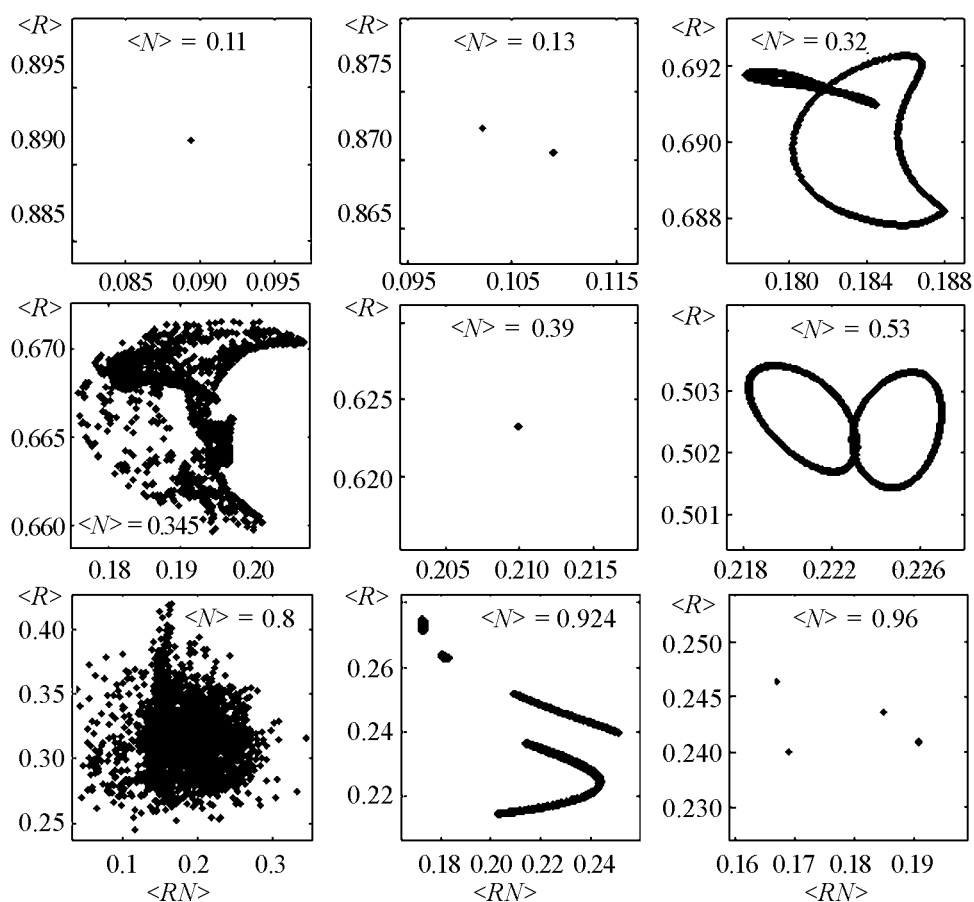


Рис. 4. Проекция отображения Пуанкаре гиперплоскостью $v(0.5, t) = 0$ решений задачи (1)–(2) с набором параметров (6) и $\kappa = 2$ на плоскость $\langle RN \rangle, \langle R \rangle$ для различных значений $\langle N \rangle$

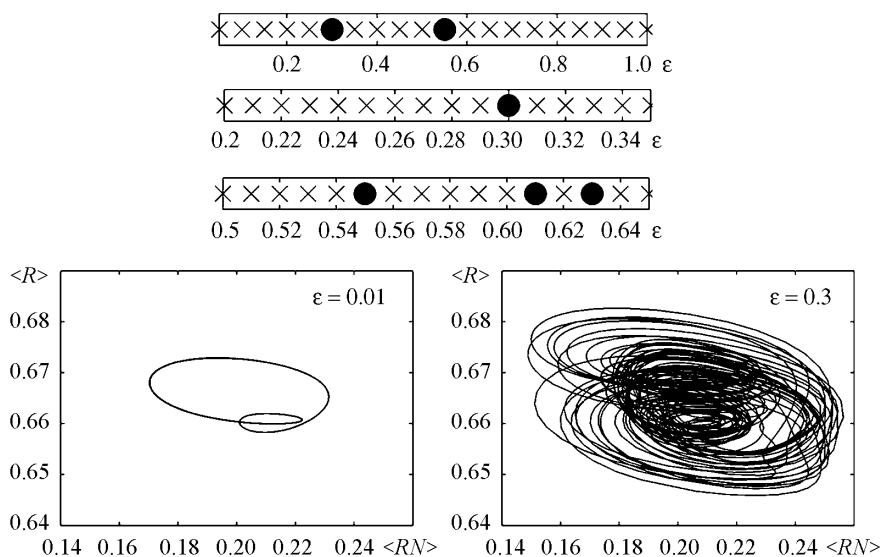


Рис. 5. Проекция отображения Пуанкаре гиперплоскостью $v(0.5, t) = 0$ решений задачи (1)–(2) с набором параметров (6) и $\kappa = 2$ на плоскость $\langle RN \rangle, \langle R \rangle$ для различных значений ε

Таким образом, нами показано, что при различных значениях параметра в системе могут реализоваться стационарные, периодические, квазистационарные и хаотические режимы. В данной работе мы не пытались изучить бифуркации в реальных популяциях, так как нами использовалась достаточно простая математическая модель и целью исследования было выяснение возможности сложной динамики только при изменении миграционной активности и количества хищников. Однако полученные результаты полностью согласуются с работами [24, 25], в которых с помощью аналогичного формализма изучалась популяционная динамика системы инфузория дидиния *Didinium nasutum* (хищник) – инфузория парамеция хвостатая *Paramecium caudatum* (жертва) [24] и взаимодействия хищного клеща *Phytoseiulus persimilis* (хищник) и паутиного клеща *Tetranychus urticae* (жертва) [25]. В частности, в [24, 25] было показано, что форма наблюдаемых пространственных структур зависит от начальных данных и вида трофической функции, а также, что в модели реализуется хаотическая динамика, когда коэффициент таксиса значительно выше критического значения, при котором происходит потеря устойчивости.

Заключение

В работе проведено бифуркационное исследование достаточно простой пространственно-распределенной модели хищник–жертва, учитывающей трофотаксис хищников и демографические процессы в популяции жертв. Оказалось, что даже в такой упрощенной ситуации в популяции могут реализоваться сложные бифуркационные сценарии, которые приводят к разнообразной (периодической, квазипериодической и хаотической) пространственно-временной динамике. Эти явления в наибольшей степени зависят от двух параметров системы – общей численности популяции хищников и их пространственной активности. То есть можно предположить, что именно эти факторы определяют тип динамики популяций при сделанных предположениях. Полученные результаты являются еще одним подтверждением того, что сложная динамика популяций может быть следствием внутренних механизмов экосистем, а не внешних факторов. Обнаружено, что задача (1)–(2) чувствительна к начальному распределению и в ней могут сосуществовать несколько качественно различных аттракторов (например, периодический и хаотический режимы) при одинаковых параметрах.

При численном исследовании одновременно использовались два принципиально разных метода аппроксимации уравнений в частных производных: проекционный метод Бубнова–Галеркина и сеточный метод прямых. Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что даже аппроксимации невысоких размерностей (десятки базисных функций или узлов сетки) адекватно описывают бифуркационные механизмы в нелинейных задачах типа реакция–диффузия–конвекция и достаточны для получения качественных численных результатов.

Работа частично поддержана РФФИ (код проекта 14-01-00470).

Библиографический список

1. *Иваницкий Г.Р., Медвинский А.Б., Цыганов М.А.* От беспорядка к упорядоченности – на примере движения микроорганизмов // УФН. 1991. Т. 161, № 4. С. 13.
2. *Иваницкий Г.Р., Медвинский А.Б., Цыганов М.А.* От динамики популяционных

- автоволн, формируемых живыми клетками, к нейроинформатике // УФН. 1994. Т. 164, № 10. С. 1041.
3. *Okubo A., Levin S.* Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives. New York: Springer-Verlag, 2001. 467 p.
 4. *Murray J.D.* Mathematical Biology: I. An Introduction. Vol. I. NY: Springer, 2002. 576 p.
 5. *Murray J.D.* Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications. Vol. II. NY: Springer, 2003. 811 p.
 6. *Dolak Y., Hillen T.* Cattaneo models for chemosensitive movement numerical solution and pattern formation // Journal of Mathematical Biology. 2003. Vol. 46. P. 153.
 7. *Berg H.C.* Motile behavior of bacteria // Physics Today. 2000. Vol. 53, № 1. P. 24.
 8. *Berg H.C.* E. coli in Motion. NY: Springer, 2004. 133 p.
 9. *Budrene E.O., Berg H.C.* Complex patterns formed by motile cells of Escherichia coli // Nature. 1991. Vol. 349, № 6310, P. 630.
 10. *Tyson R., Lubkin S.R., Murray J.D.* Model and analysis of chemotactic bacterial patterns in a liquid medium // Journal of Math. Biology. 1999. Vol. 38. P. 359.
 11. *Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В.* Медленный таксис в модели хищник–жертва // Докл. РАН. 2000. Т. 372, № 6. С. 730.
 12. *Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I.* Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator–prey models // Theoretical Population Biology. 2001. Vol. 59. P. 207.
 13. *Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н.* Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 3. С. 253.
 14. *Цыганов М.А., Бикташев В.Н., Бриндли Дж., Холден А.В., Иваницкий Г.Р.* Волны в кросс-диффузионных системах – особый класс нелинейных волн // УФН. 2007. Т.177, № 3. С. 275.
 15. *Hillen T., Painter K.J.* A user’s guide to PDE models for chemotaxis // Journal of Mathematical Biology. 2009. Vol. 58. P. 183.
 16. *Тютюнов Ю.В., Загребнева А.Д., Сурков Ф.А., Азовский А.И.* Микромасштабная пятнистость распределения веслоногих рачков как результат трофически-обусловленных миграций // Биофизика. 2009. Т. 54, № 3. С. 508.
 17. *Hataue I.* Spurious numerical solutions in higher dimensional discrete systems // AIAA journal. 1995. Vol. 33, № 1. P.163.
 18. *Garba S.M., Gumel A.B., Lubuma J.M.-S.* Dynamically-consistent non-standard finite difference method for an epidemic model // Mathematical and Computer Modelling. 2011. Vol. 53, № 1–2. P. 131.
 19. *Chen L., Jünger A.* Analysis of a parabolic cross-diffusion population model without self-diffusion // Journal of Differential Equations. 2006. Vol. 224, № 1. P. 39.
 20. *Wolf A., Swift J.B., Swinney H.L., and Vastano J.A.* Determining Lyapunov exponents from a time series // Physica D. 1985. № 16. P. 285.
 21. *Говорухин В.Н.* Пакет MATDS. <http://kvm.math.rsu.ru/matds/>
 22. *Petrovskii S.V., Malchow H.* Wave of chaos: New mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics // Theoretical Population Biology. 2001. Vol. 59. P. 157.

23. Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Мальхе Х., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // УФН. 2002. Т. 172, № 1. С. 31.
24. Chakraborty A., Singh M., Lucy D., Ridland P. Predator-prey model with prey-taxis and diffusion // Mathematical and Computer Modelling. 2007. Vol. 46 (3-4). P. 482.
25. Chakraborty A., Singh M., Ridland P. Effect of prey-taxis on biological control of the two-spotted spider mite: A numerical approach // Mathematical and Computer Modelling. 2009. Vol. 50, №3-4. P. 598.

Поступила в редакцию 18.04.2014
После доработки 16.07.2014

BIFURCATIONS IN ACTIVE PREDATOR – PASSIVE PREY MODEL

A.D. Zagrebneva¹, V.N.Govorukhin¹, F.A. Surkov²

¹Southern Federal University

²I.I. Vorovich Institute of Mechanics and Applied Mathematics
Southern Federal University

Bifurcations were studied numerically in the system of partial differential equations, which is a one variant of predator-prey models. The mathematical model takes into account spatial distribution in habitat, active directed predator movements, birth and death process in prey population. The analysis of possible population dynamics development was performed by two qualitatively different discrete sampling techniques (Bubnov-Galerkin's method and grid method). As a bifurcation parameters the predator quantity and predator reaction rate to spatial non-uniformity of prey population were used. As a result of numerical investigation was found that population under these assumptions can demonstrates a complex bifurcation transitions which leads to various spatio-temporal dynamics: periodic, quasi-periodic and chaotic regimes.

Keywords: Population dynamics, bifurcations, numerical analysis, taxis.



Загребнева Анна Дмитриевна – родилась в Ростове-на-Дону (1983), окончила Ростовский государственный университет (2006). После окончания университета работает в Южном федеральном университете. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в ЮФУ (2010) в области математического моделирования биологических объектов, применения численных методов и создания программных комплексов. Опубликовала более 20 печатных работ (из них 5 статей) по направлениям, указанным выше.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1
Кафедра глобальных информационных систем
Факультет высоких технологий
Южный федеральный университет
E-mail: azagrebneva@sfedu.ru



Говорухин Василий Николаевич – родился в Ростове-на-Дону (1962), окончил Ростовский государственный университет (1984). После окончания университета работает в РГУ (ныне Южный федеральный университет). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в РГУ (1999) в области динамики жидкости, применения вычислительных методов и компьютерного эксперимента в различных областях науки. Опубликовал более 40 научных статей по вычислительной математике, гидродинамике, математической биологии.

344090 Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а
Кафедра вычислительной математики
Факультет математики, механики и компьютерных наук
Южный федеральный университет
E-mail: vgov@math.rsu.ru



Сурков Федор Алексеевич – родился в Сухуми (1950), окончил с отличием Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (1971). После окончания МГУ работал в Научно-исследовательском институте механики и прикладной математики им И.И. Воровича младшим, старшим научным сотрудником, заведующим отделом, заместителем директора по научной работе, в настоящее время работает директором. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в ВЦ АН СССР (1979), работает в области математического моделирования сложных эколого-экономических систем, использования геоинформационных технологий в математическом моделировании, распознавания образов по данным космического мониторинга. Опубликовал более 60 научных статей. Лауреат Государственной премии СССР.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1
НИИ механики и прикладной математики им. И.И. Воровича
Южного федерального университета
E-mail: sur@gis.sfedu.ru