СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.К. АММОСОВА
ИНСТИТУТ МАТЕМАТИКИ И ИНФОРМАТИКИ
КАФЕДРА ВЫСШЕЙ МАТЕМАТИКИ

На правах рукописи

ВАСИЛЬЕВ МАКСИМ ДМИТРИЕВИЧ

ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ОХРАНЯЕМОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА БИЛОКАЛЬНОМ АРЕАЛЕ

Специальность 05.13.18 —
Математическое моделирование, численные методы и комплексы программ

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Научный руководитель:
д.т.н., профессор
Трофимцев Ю.И.

Якутск – 2017

Оглавление

Введение 4
Глава 1. Точечные модели динамики охраняемой популяции на билокальном ареале 17
1.1 Введение 17
1.2 Постановка задачи 17
1.3 Исследование модели при отсутствии конкуренции на неохраняемой части ареала 19
1.4 Исследование модели при отсутствии конкуренции на охраняемой части ареала 33
1.5 Модель динамики охраняемой популяции с конкуренцией на билокальном ареале 42
1.6 Модель непрерывного пополнения неохраняемой части популяции 54
1.7 Эколого-экономическая модель добычи популяции при наличии охраняемой территории 59
1.8 Выводы 65
Глава 2. Распределенная модель динамики охраняемой популяции на билокальном ареале с учетом перекрестной диффузии 66
2.1 Введение 66
2.2 Постановка задачи 67
2.3 Численное решение 69
2.4 Анализ результатов численного решения задачи 71
2.5 Выводы 87
Глава 3. Двумерная модель динамики охраняемой популяции на билокальном ареале с учетом обобщенного ресурса 89

3.1 Введение 89
3.2 Постановка задачи 90
3.3 Численное решение 91
3.4 Анализ результатов численного решения задачи в двумерной постановке 93
3.5 Выводы 125
Заключение 127
Литература 129

Введение

В условиях возрастающего антропогенного влияния на природу математическое моделирование популяционной динамики стало важным инструментом для анализа последствий воздействия на экосистему. Моделирование позволяет изучить всевозможные сценарии взаимодействия и развития популяций, оценить влияние окружающей среды на пространственно-временную динамику биологических сообществ, прогнозировать реакцию природных систем на внешние воздействия. Экологическая система – это сложно устроенная уникальная система, состоящая из сообществ популяций и среды их обитания, связанных между собой множествами различных, существенно нелинейных, связей [11, 78]. Существование биологического объекта в составе экосистемы обусловливается как закономерными внутренними процессами, такими как репродукция, рост, питание, смертность и др., так и случайными внешними явлениями, которые оказывают непосредственное влияние на протекание процессов жизнедеятельности. Математическая модель описывает изменение одной или нескольких характеристик изучаемой экологической системы во времени и пространстве. В общем случае, ее выход представляется в виде зависимости $u = u(x, t)$, где u — вектор отслеживаемых характеристик (одной из которых может выступать плотность популяции), x — вектор пространственных координат, t — время. Значения отслеживаемых характеристик могут быть различными. Так, плотность популяции отдельных изолированных организмов может принимать только неотрицательные значения.

Задачи математического описания динамики взаимодействующих популяций имеют длительную историю. В работе Томаса Мальтуса [143] впервые сформулировано одно из фундаментальных предположений, лежащее в основе всех моделей роста, о том, что скорость роста плотности популя-

ции пропорционально плотности популяции. Согласно предложенной модели, любой вид, при отсутствии каких либо ограничений, увеличивает свою численность по экспоненциальному закону, т.е.

$$\frac{dx}{dt} = mx,$$

где x – плотность вида, m – показатель роста популяции. Модель Мальтуса не учитывает факторы, препятствующие росту популяции, например, ограниченность ресурсов или размер территории обитания. Пьером Франсуа Ферхюльстом было предложено уравнение логистического роста, учитывающее замедление роста популяции [176]:

$$\frac{dx}{dt} = mx(1 - x/K).$$

Здесь K – предельная емкость экологической ниши (максимальная плотность популяции), определяемая доступным ресурсом. Упомянутые работы, в первую очередь, описывали динамику народонаселения. Для описания динамики биологических популяций закон логистического роста был использован Реймондом Пирлом [157]. Уравнение Ферхюльста-Пирла получило развитие в работах [11, 74, 83, 96].

Первые работы, описывающие взаимодействие нескольких популяций, принадлежат А. Лотка и В. Вольтерра [40, 142]. Модель динамики численности двух популяций, взаимодействующих по принципу «хищник-жертва», была предложена в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Изучение таких систем приводит к задаче об устойчивости решений системы дифференциальных уравнений [11, 96]. Адекватность использования аппарата дифференциальных уравнений при анализе динамики сообществ популяций обоснована в работах одного из отечественных основоположников математической биологии А.А. Ляпунова [68, 69].

Математические модели взаимодействия нескольких видов, описываемые обыкновенными дифференциальными уравнениями, представлены, на-

пример, в работах [41, 85, 111, 112, 114, 115, 178]. Вместе с тем, во многих публикациях предлагаются и исследуются модели, в которых вводятся отличные от вольтерровских функции, описывающие взаимодействие популяций [3, 4, 7, 25, 26, 33, 45, 59, 65–67, 82, 86, 101, 145, 161, 171, 180]. Исходя из определенных биологических предпосылок, эти функции подчиняются тем или иным общим условиям качественного характера, опираясь на которые, оказывается возможным сделать достаточно содержательные качественные выводы относительно решений.

Большая часть работ относится к исследованиям моделей на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений (точечные модели), в которых не учитывается пространственная неоднородность и происходит мгновенное перемешивание особей на рассматриваемом ареале. Такой подход оправдан, если радиус индивидуальной активности особи (скорость распространения) достаточно велик по отношению к размеру исследуемого ареала [94]. При нарушении этого условия в популяционных моделях необходимо учитывать пространственную неоднородность популяций – миграционные слагаемые.

Предположение о случайности перемещения по пространству, интенсивность которого определяется концентрацией взаимодействующих особей и их подвижностью, позволяет обосновать использование в качестве инструмента моделирования уравнения диффузии. Стремление к росту и размножению, естественным образом, ведет к расширению зоны обитания (экспансии) живых организмов. Именно такое представление миграционного потока принято в пространственных моделях взаимодействия видов. Модель пространственно-временной эволюции биологического вида в рамках теории, предложенной Р. Фишером [123], была исследована А.Н. Колмогоровым, И.Г. Петровским и Н.С. Пискуновым в работе [57]. Эти работы положили начало исследованию целого класса задач математической био-

логии на основе дифференциальных уравнений с частными производными параболического типа. В случае одномерного ареала изменение плотности популяции $u = u(x,t)$ описывается уравнением:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u).$$

При $t > 0$ в системе начинается распространение концентраций $u(x,t)$ в области $x > 0$, которое является результатом двух процессов: случайного перемещения особей с постоянной диффузией D и естественного прироста, описываемого функцией $f(u) = u(1-u)$. Стоит отметить, что данное уравнение находит применение в широкой области приложений, связанных с распространением в пространстве волн различной природы. В работах [18,51,61,108,117,136,156,177] содержатся суммирующие результаты по проблеме.

Диффузионное распространение особей получило развитие при описании межвидового взаимодействия. Во многих последующих работах рассмотрены пространственно-неоднородные системы вида:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D_1\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f_1(u,v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = D_2\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + f_2(u,v). \end{cases}$$

Здесь $u(x,t)$ и $v(x,t)$ – плотности двух популяций в точке с координатой x в момент времени t, D_1 и D_2 – коэффициенты диффузии. Функции естественного прироста $f_1(u,v)$ и $f_2(u,v)$ могут быть записаны в виде обобщения моделей Ферхюльста и Лотки-Вольтерра [39,58,162]:

$$f_1(u,v) = a_1u + b_{12}uv - c_1u^2, f_2(u,v) = a_2v + b_{21}uv - c_2v^2.$$

В этих уравнениях a_i – коэффициенты собственной скорости роста видов, c_i – коэффициенты внутривидовой конкуренции (ограничения роста), $i = 1,2$. Различные типы взаимодействий описываются при помощи коэффициентов b_{ij} [78,85].

Рассмотрение пространственных моделей показало, что в системах с двумя переменными и достаточно простой локальной кинетикой возникают сложные пространственно-временные режимы, при этом локальные элементы начинают демонстрировать сложное поведение [164, 173]. В двухкомпонентных системах возможны аттракторы двух типов: устойчивые особые точки и предельные циклы (колебательный режим). Стохастические аттракторы возникают в системах, размерность которых не менее трех. Если же рассматривать систему в пространстве, то уже в двухкомпонентной системе могут наблюдаться колебательные режимы и другие сложные виды решений. Среди публикаций, посвященных данной теме, можно выделить работы [17, 45, 112, 121].

Задачи о диффузионном распространении популяций по ареалу позволяют объяснить такие эффекты, как волны распространения популяции при заселении ареала, а так же существование сложной пространственно-временной динамики численности. Тем не менее, случайное перемещение особей по ареалу не описывает полную картину процесса пространственно-временной динамики плотности популяции. В исследованиях миграционных эффектов требуется учитывать более сложные механизмы диффузионного типа – переменную и перекрестную (кросс-) диффузию. В этом случае появляется возможность учета зависимости миграционных потоков от плотностей распределения популяций по ареалу.

Модель пространственно-временной динамики конкурирующих видов с нелинейными коэффициентами диффузии рассмотрена в [13, 155]. В векторной форме в безразмерном виде система уравнений имеет вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\left(\hat{D}\frac{\partial u}{\partial x}\right) + f(u),$$

где $\hat{D}$ – диагональная матрица коэффициентов диффузии, ее элементы зависят от u. В работе [19] исследована модель взаимодействия двух близко-

родственных популяций с диффузионными слагаемыми (потоками), зависящими от плотностей популяций u и v:

$$D_i = \alpha_{i1} + \alpha_{i2}uv, i = 1, 2.$$

Здесь α_{11}, α_{12}, α_{21}, α_{22} даются матрицами второго порядка с неотрицательными элементами, случай постоянной диффузии получается при нулевых α_{12}, α_{22}.

Перекрестная диффузия описывает пространственное перемещение объекта, задаваемого одной из переменных, происходящего за счет диффузии другого объекта, задаваемого другой переменной [103]. На популяционном уровне простейший пример – это направленная миграция хищников в сторону наибольшей концентрации жертв. В этом случае, под перекрестной диффузией понимается перемещение одного вида особей за счет наличия градиента некоторого миграционного стимула [15, 43, 102, 109]. Необходимость моделирования направленных миграций (таксиса) приводит к усложнению диффузионного члена за счет ввода дополнительного слагаемого:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + p_1 \frac{\partial}{\partial x}\left(u \frac{\partial v}{\partial x}\right) + f_1(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + p_2 \frac{\partial}{\partial x}\left(v \frac{\partial u}{\partial x}\right) + f_2(u, v). \end{cases}$$

Величины кросс-диффузионных коэффициентов p_i могут быть положительными, отрицательными или равными нулю. Положительный коэффициент кросс-диффузии указывает, что движение одних особей происходит в направлении низкой концентрации других особей, а отрицательный коэффициент указывает, что движение одного вида особей происходит в направлении высокой концентрации других особей. В природе системы с кросс-диффузией довольно распространены и интерпретируются как результат социального поведения особей (например, стайные эффекты) [124].

Характерной особенностью популяций является их способность реагировать на изменения условий обитания. Примером такого отклика являет-

ся движение особей в направлении наиболее благоприятных зон ареала. В работе [113] рассмотрена диффузионная модель логистического роста при неравномерности распределения ресурса $m(x)$:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\left(D\frac{\partial u}{\partial x} - \alpha u\frac{\partial m}{\partial x}\right) + m(x)u - cu^2.$$

Здесь α – миграционный параметр, определяющий перемещение особей по градиенту $m(x)$. Анализу направленной миграции в системах с учетом обобщенного ресурса ареала посвящены работы [6, 19, 20].

Процессы, происходящие в кинетических средах, во многом зависят от вида функций в правых частях уравнений типа реакции-диффузии. Важную роль играет также характер граничных и начальных условий процесса. Сочетание тех и других факторов может давать чрезвычайно разнообразные картины эволюции системы в пространстве и во времени.

Основные подходы математического моделирования популяционной динамики строятся на выявлении и математическом описании свойств, присущих максимально широкому кругу экологических систем [98]. Исследование иерархии «вложенных» друг в друга математических моделей увеличивающейся сложности приводит к описанию качественных характеристик моделируемого объекта, дает углубленное понимание его свойств [8]. С помощью различных подходов при построении моделей изучаются частные свойства биологических систем, получены интересные и важные результаты, отраженные в многочисленных статьях и монографиях. Классические модели динамики биологических популяций рассмотрены в работах А.А. Гимерфальба, Л.Р. Гинзбурга, Р.А. Полуэктова, Ю.А. Пыха, В.А. Ратнера [42], Ю.М. Романовского [87], Ю.М. Свирежева, Д.О. Логофета [96], В.И. Гурмана, И.П. Дружининой [49], А.Д. Базыкина [11], Дж. Марри [74], C.W. Clark [118], B.S. Goh [130]. В монографии [42] впервые предложена классификация зависимости типов приспособленности популяции от ее численности. Работы А.И. Абакумова [1], В.А. Батурина [12], В.И. Гурмана [49],

Ю.М. Свирежева [93, 95] посвящены исследованию особенностей динамики возрастной структуры популяции. Дискретные модели развития популяций рассмотрены в работах А.И. Абакумова [2], В.Г. Ильичева [53], Е.И. Скалецкой, Е.Я. Фрисмана, А.П. Шапиро [97, 105], А.П. Шапиро, С.П. Луппова [106], С. Гроссмана, Дж. Тернера [47], Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубина [83, 85], Р. Мэя [144], W. T. Gibson, G.W. Wilson [129]. Разработкой моделей оптимального управления взаимодействующими видами занимались такие авторы, как А.Д. Базыкин [11], W. Silvert [166], В.В. Мазалов, А.Н. Реттиева [73, 146, 149, 150]. Работы Ю.А. Пыха [81], С.В. Бердникова, В.В. Васильченко, В.В. Селютина [14], Ю.А. Домбровского, Г.С. Маркмана [51], Ю.В. Тютюнова [102], В.В. Мазалова, А.Н. Реттиевой [147] посвящены моделям, учитывающим миграцию. Аналитические диффузионные модели динамики популяций с запаздывающим аргументом изучали С.А. Гурли [48], С.А Кащенко [54], С.В. Алешин [5], K. Gopalsamy [132], Z. Wang [181], J. Wu [182].

Исследование современных прикладных проблем базируется на применении информационных технологий. Вычислительные средства делают возможным описание свойств исследуемого объекта с необходимой полнотой и детальностью на основе адекватных математических моделей [10, 22, 23, 89, 122, 128, 131, 152, 168]. Эффективное решение большинства прикладных задач предполагает широкое использование компьютеров и, следовательно, разработку ориентированных на компьютеры численных методов [75, 134, 139, 141, 159]. В задачах пространственно-временной динамики популяций вычислительные технологии используются при решении краевых задач для нелинейных уравнений с частными производными. При приближенном решении нестационарных задач основное внимание уделяется разностным методам [91, 110, 125, 135, 137, 138, 140, 153, 160, 167, 169, 170]. Подробное исследование свойств разностных операторов, аппроксимиру-

ющих диффузионные уравнения, приведено в работах А.А. Самарского и П.Н. Вабищевича [88, 90, 92]. Анализу численных решений математических моделей взаимодействия популяций, описываемых нелинейными уравнениями с частными производными, посвящены работы последних лет [55, 56, 104, 116, 119, 120, 126, 127, 163, 165, 172, 174, 179].

Структура, расположение, климатические условия ареалов различных биологических видов играют первостепенную роль в динамике численности и распространении этих видов. Не менее важное значение в этом имеет и хозяйственная деятельность, приводящая к изменению ареалов популяций. Последствия воздействий на природную среду могут привести к такому изменению, как разделение ареала на части некоторыми экологическими барьерами. К экологическим барьерам можно отнести и границы охраняемых территорий, на которых запрещена любая хозяйственная деятельность, в том числе и промысел. При этом ареал обитания популяции может быть разбит на две части – охраняемую и неохраняемую. А.Д. Базыкин в известной монографии [11], введя билокальный ареал, рассматривал на нем взаимодействие хищника и жертвы. В работе [38] была предпринята попытка представить одну из частей ареала как убежище для жертвы. В статье [45] одиночная популяция жертв взаимодействовала с хищником на нескольких ареалах. Охраняемая популяция моделировалась в [65], а затем модели охраняемых популяций с добычей популяции на неохраняемой части ее ареала и существованием миграции особей между охраняемой и остальной частями территории исследовались в работах [25, 26, 33, 67, 100]. В несколько других формулировках, задачи динамики популяции при антропогенном воздействии, рассмотрены в работах [46, 107, 158]. В имеющихся работах изучались точечные модели, при этом исследования были проведены недостаточно полно. Модели взаимодействия двух групп одной охраняемой популяции, описываемые уравнениями диффузии, ранее не исследовались.

В работе рассматриваются модели, описывающие динамику двух групп одной популяции на билокальном ареале, особенностью которого является наличие охраняемой части. На неохраняемой части ареала популяция подвержена промыслу. Системы обыкновенных дифференциальных уравнений с функциями роста, характеризующими изменение плотности популяции, рассматриваются как точечные модели взаимодействия частей популяции. В функциях роста содержатся коэффициенты обмена между частями ареала. Математические модели, учитывающие неоднородность распределения популяции по ареалу, относятся к системам типа «реакция-диффузия» и представляют собой системы нелинейных параболических уравнений с частными производными, описывающих распространение популяции на одномерных и двумерных ареалах.

Целью работы является построение и исследование комплекса точечных и распределенных моделей динамики охраняемой популяции с учетом направленной миграции и пространственной неоднородности билокального ареала.

Для достижения поставленной цели сформулированы следующие задачи исследования:

- создание комплекса точечных и диффузионных моделей динамики популяции на билокальном ареале и исследование их свойств;
- построение вычислительных алгоритмов для численного решения нелинейных уравнений параболического типа в задачах популяционной динамики;
- разработка прикладного программного комплекса для численного исследования распределенной модели динамики охраняемой популяции на пространственно-неоднородных ареалах.

В диссертационной работе используются аналитические методы качественной теории обыкновенных дифференциальных уравнений, теории

устойчивости и бифуркаций, методы математической физики и вычислительной математики. Фазовые портреты, построенные в математическом пакете Maple, подтверждают теоретические расчеты в точечных моделях. Для аппроксимации рассматриваемых распределенных систем использовались методы конечных разностей, метод расщепления по пространственным переменным. Численное решение диффузионных моделей реализовано с использованием метода прогонки и простых итераций в среде программирования Python.

На основе комплекса построенных моделей впервые проведено численное исследование диффузионных моделей охраняемой популяции на билокальном ареале. Разработанный комплекс программ может использоваться для решения практических задач нелинейной динамики популяции на пространственно-неоднородном ареале.

По теме диссертации опубликовано 14 печатных работ, из них 4 статьи – в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК [25–28]. Основные результаты диссертации были представлены на научных семинарах кафедры высшей математики и научно-исследовательской кафедры вычислительных технологий Северо-Восточного федерального университета, а также на всероссийских и международных конференциях.

Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения и списка литературы. Работа содержит 83 рисунка. Общий объем диссертационной работы составляет 148 страниц. Список литературы содержит 182 наименования.

В первой главе рассмотрена задача взаимодействия двух групп одной популяции на билокальном ареале, особенностью которого является наличие охраняемой части. В неохраняемой части ареала популяция испытывает антропогенное воздействие в виде промысла. Между охраняемой и неохраняемой зонами ареала осуществляется переход особей популяции.

Точечные модели динамики охраняемой популяции на билокальном ареале построены в виде систем двух обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка относительно плотностей частей популяции. Для выявления особенностей эволюционных процессов рассматриваемые системы исследуются на устойчивость по первому приближению. Проведено качественное исследование поведения фазовых траекторий систем в малой окрестности особых точек. В рассматриваемых системах нет особых точек типа фокус и центр. При разных соотношениях величин параметров в системах могут быть от одной до четырех особых точек с положительными координатами. Выявлены критические случаи в задаче об устойчивости состояний равновесия. Показано, что при малом изменении бифуркационного параметра наблюдается бифуркация типа «складка» [9]. На появление эффекта стягивания двух особых точек в одну влияют параметры антропогенного воздействия и параметры внутривидовой конкуренции. Отдельно рассмотрен случай непрерывно пополняемой популяции. Визуализация фазовых портретов выполнена в среде Maple.

Во второй главе проводится численное исследование распределенной модели динамики популяции на ареале, разделенном экологическим барьером – границей охраняемой территории. Популяционная модель построена в виде системы уравнений в частных производных параболического типа. Распространение популяции по ареалу определяется диффузией и направленной миграцией. В качестве возмущающих функций рассматриваются функции из точечной модели, исследованной в первой главе. Представлены результаты численного моделирования для одномерной постановки задачи. Анализируется случай переменной диффузии с миграционными потоками, зависящими от неравномерности распределения популяций – кросс-диффузии. Исследовано влияние миграции и бифуркационных эффектов, возникающих в системе, на формирование распределений плотностей попу-

ляции. Изучено влияние коэффициентов функций прироста на диффузионное распространение популяции по ареалу. При этом выявлены случаи вырождения как части популяции, подверженной антропогенному воздействию, так и охраняемой части. Численное решение построено на основе метода конечных разностей с последующим использованием метода прогонки и простых итераций. Вычислительный алгоритм реализован в среде программирования Python.

В третьей главе рассматриваются двумерные модели динамики охраняемой популяции на пространственно-неоднородном билокальном ареале с учетом обобщенного ресурса. Модели представлены в виде краевых задач для системы нелинейных уравнений параболического типа. Прирост плотностей частей популяции определяется функциями из точечной модели, введенной в первой главе. Представлены результаты численного исследования для двумерной нестационарной нелинейной задачи. Проведен качественный анализ влияния параметров диффузии, граничных условий и обобщенного ресурса на формирование распределения плотности популяции. Исследованы случаи влияния миграции, вызываемой неравномерностью распределения обобщенного ресурса на билокальном ареале. Продемонстрировано влияние начальных распределений частей популяции на формирование стационарных распределений. Для решения систем уравнений построены безусловно устойчивые конечно-разностные схемы суммарной аппроксимации на основе метода расщепления по пространственным переменным. Численное решение реализовано с использованием метода прогонки и простых итераций в среде программирования Python. Разработанный комплекс программ позволяет находить стационарные распределения частей популяции, анализировать устойчивость равновесий и визуализировать семейства стационарных распределений.

Глава 1. Точечные модели динамики охраняемой популяции на билокальном ареале

В главе построены и исследуются модели популяционной динамики, представляющие собой системы нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений. Рассматривается задача об устойчивости стационарных состояний. Построены фазовые портреты рассматриваемых систем.

1.1. Введение

Одним из методов сохранения природной среды является создание особо охраняемых территорий, на которых сохраняется один вид или группа видов, или весь природный комплекс [44]. Граница охраняемой территории может разбивать ареал некоторой популяции на зоны – охраняемую и неохраняемую. Такой ареал, разделенный на две части, А.Д. Базыкин назвал билокальным и рассматривал на нем модель взаимодействия хищника и жертвы [11]. Многокамерные ареалы, состоящие из нескольких частей, изучались в статье [45]. Модели охраняемых популяций, в случае сохранения добычи популяции на неохраняемой части ареала и существования миграции особей между охраняемой и остальной частями территории, исследовались в наших работах [25, 26, 29–37, 175]. В них строились точечные модели динамики популяции на основе обыкновенных дифференциальных уравнений с последующим анализом стационарных состояний.

1.2. Постановка задачи

Рассматривается задача взаимодействия двух групп одной популяции на билокальном ареале, особенностью которого является наличие охраняемой части. Математическая модель, учитывающая переход особей между

частями ареала, представляет собой систему двух нелинейных дифференциальных уравнений и имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = m_1 x + d_1(y - x) - c_1 x^2 - w(x), \\ \frac{dy}{dt} = m_2 y + d_2(x - y) - c_2 y^2. \end{cases} \tag{1.1}$$

Здесь $x(t)$ и $y(t)$ – плотности популяции вне охраняемой территории и внутри ее; $w(x)$ – функция, описывающая добычу популяции на неохраняемой территории; m_1 и m_2 – коэффициенты прироста популяции вне охраняемой территории и внутри ее; c_1, c_2 – коэффициенты конкуренции внутри популяции на охраняемой территории и вне ее; d_1 и d_2 – коэффициенты обмена особями между охраняемой территорией и остальной частью ареала популяции. Коэффициенты m_1 и m_2 – любые действительные числа, все остальные коэффициенты неотрицательны.

Функция добычи рассматривается в виде $w(x) = hx + b$, где слагаемое $hx(t)$ интерпретируется как величина плановой добычи популяции, а слагаемое b – как величина нелимитированной добычи. Как показано в [9], выбранный вид плановой добычи не приводит к возникновению бифуркаций в системе уравнений (1.1).

Основной задачей в данной главе является выявление степени влияния эндогенных и экзогенных параметров популяции (прироста, уровня конкуренции, миграции, добычи и др.) на динамику ее плотности. Для исследования особенностей эволюционных процессов, описываемых системой (1.1), будем использовать понятие устойчивости по первому приближению [50, 76].

Достаточно просто показывается, что в системе (1.1) нет особых точек типа фокус и центр, поскольку дискриминант характеристического уравнения линеаризованной системы для (1.1) в любой особой точке (x_0, y_0) можно

привести к знакоположительной квадратичной форме

$$(m_1 - d_1 - h - 2c_1x_0 - (a - d_2 - 2c_2y_0))^2 + 4d_1d_2.$$

В зависимости от значений параметров c_1, c_2 и b в системе (1.1) выделим следующие случаи:

1 случай: $c_1 = 0$, $c_2 \neq 0$, $b = 0$;

2 случай: $c_1 = 0$, $c_2 \neq 0$, $b \neq 0$;

3 случай: $c_1 \neq 0$, $c_2 = 0$, $b = 0$;

4 случай: $c_1 \neq 0$, $c_2 = 0$, $b \neq 0$;

5 случай: $c_1 \neq 0$, $c_2 \neq 0$, $b = 0$;

6 случай: $c_1 \neq 0$, $c_2 \neq 0$, $b \neq 0$.

1.3. Исследование модели при отсутствии конкуренции на неохраняемой части ареала

В данном параграфе рассматривается модель популяционной динамики, представляющая собой систему двух дифференциальных уравнений (1.1) при коэффициенте $c_1 = 0$. Изучаются поведение фазовых траекторий в малой окрестности особых точек системы и условия возникновения бифуркаций в системе.

1.3.1. Отсутствие нелимитированного промысла

Рассмотрим случай 1, когда на неохраняемой части ареала обитания популяции отсутствуют конкуренция между особями популяции за различные ресурсы и браконьерский промысел, т.е. $c_1 = 0$, $b = 0$. Система (1.1) приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = m_1x + d_1(y - x) - hx, \\ \frac{dy}{dt} = m_2y + d_2(x - y) - c_2y^2. \end{cases} \tag{1.2}$$

В (1.2) существуют две особые точки

$$x_1 = 0; \quad y_1 = 0;$$

$$x_2 = -\frac{d_1[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{c_2(m_1 - d_1 - h)^2}; y_2 = \frac{(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2}{c_2(m_1 - d_1 - h)}.$$

Вторая особая точка находится в первой четверти при выполнении условий

$$(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 < 0.$$

В особой точке $(0, 0)$ характеристическое уравнение линеаризованной системы уравнений для (1.2)

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (m_1 - d_1 - h)x + d_1 y, \\ \frac{dy}{dt} = d_2 x + (m_2 - d_2)y \end{cases}$$

имеет вид

$$\lambda^2 - (m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2)\lambda + (m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 = 0.$$

Корни характеристического уравнения находятся по формуле

$$\lambda_{1,2} = \frac{m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2}{2} \pm$$

$$\pm \frac{\sqrt{(m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2)^2 - 4[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}}{2}.$$

Отсюда при

1. $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 > 0$ в начале координат имеется особая точка – узел, причем при $m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2 > 0$ этот узел неустойчив (оба корня характеристического уравнения положительны), при $m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2 < 0$ – устойчив (корни отрицательны). Условия неустойчивости и устойчивости узла можно переписать в виде $m_1 - d_1 - h > 0$, $m_2 - d_2 > 0$ и $m_1 - d_1 - h < 0$, $m_2 - d_2 < 0$, соответственно. При неустойчивом узле плотности

обеих частей популяции неограниченно возрастают, при устойчивом узле популяция вымирает на всем ареале (рис. 1.1, 1.2);

2. $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 = 0$ один из корней характеристического уравнения равен нулю, а второй равен $m_1 - d_1 - h + m_2 - d_2$. Таким образом, особая точка $(0, 0)$ – седло-узел (рис. 1.3);

3. $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0$ начало координат является особой точкой типа седло (рис. 1.4).

Наконец, при $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0$, $m_1 - d_1 - h < 0$, в фазовом портрете системы (1.2) появляется вторая особая точка, и эта точка – устойчивый узел (рис. 1.5). Действительно, линеаризированная система в точке (x_2, y_2) приобретает вид

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (m_1 - d_1 - h)x + d_1 y, \\ \frac{dy}{dt} = d_2 x + \left(-m_2 + d_2 + \frac{2d_1 d_2}{m_1 - d_1 - h}\right) y, \end{cases}$$

характеристическое уравнение

$$\lambda^2 - \left(m_1 - d_1 - h - m_2 + d_2 + \frac{2d_1 d_2}{m_1 - d_1 - h}\right)\lambda - \\ -[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2] = 0$$

имеет отрицательные корни

$$\lambda_{1,2} = \frac{[(m_1 - d_1 - h)^2 - ((m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2) + d_1 d_2] \pm \sqrt{D}}{2(m_1 - d_1 - h)},$$

где

$$D = [(m_1 - d_1 - h)^2 - ((m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2) + d_1 d_2]^2 + \\ +4(m_1 - d_1 - h)^2((m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2)$$

(первое слагаемое в числителе больше нуля, выражение D меньше первого слагаемого, знаменатель отрицателен).

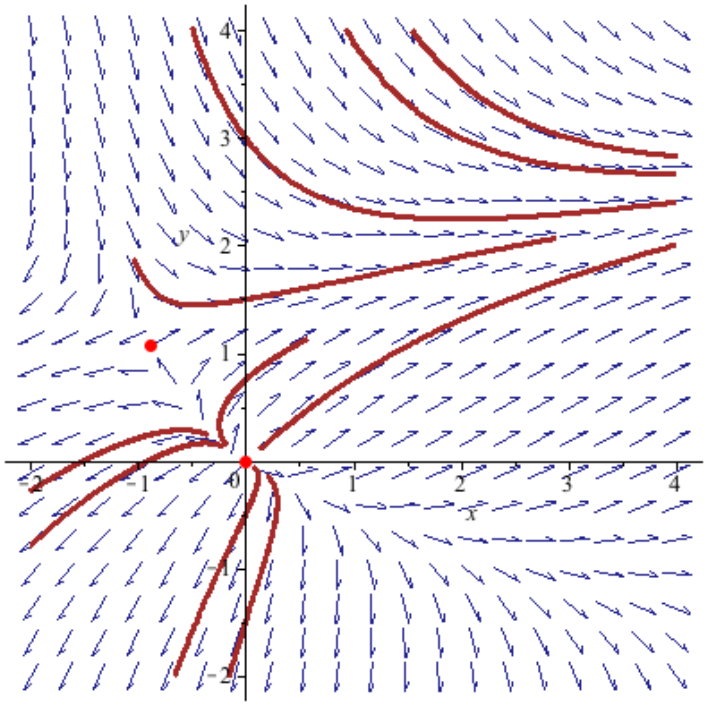


Рис. 1.1. $m_1 = 0.8, m_2 = 0.7, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.3, h = 0.1, b = 0,$ $(0, 0)$ – неустойчивый узел.

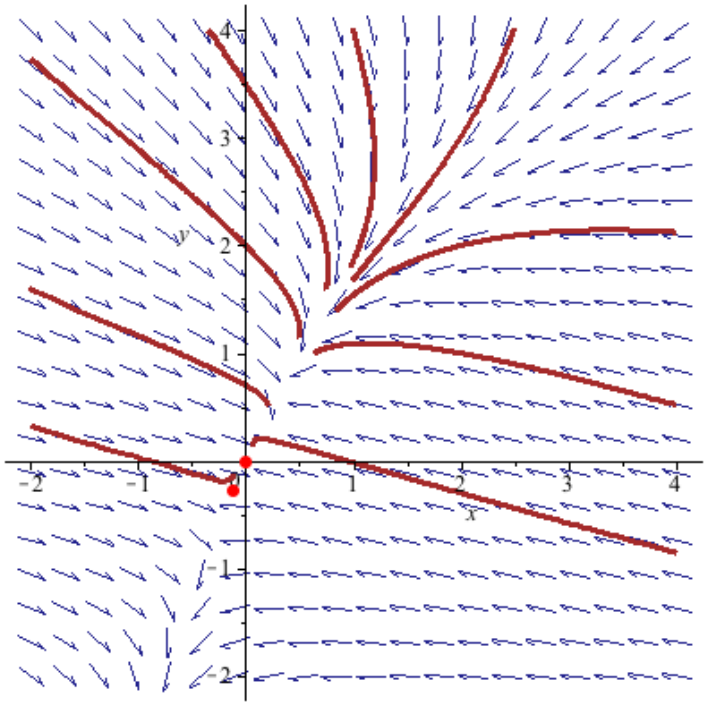


Рис. 1.2. $m_1 = 0.2, m_2 = 0.1, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.1, h = 0.6, b = 0,$ $(0, 0)$ – устойчивый узел.

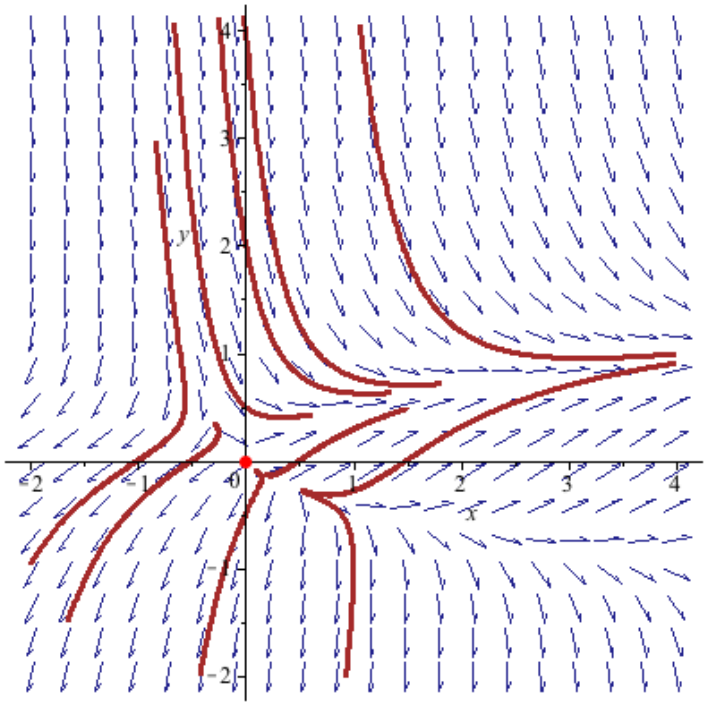


Рис. 1.3. $m_1 = 0.7, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.9, h = 0.1, b = 0,$ $(0, 0)$ – седло-узел.

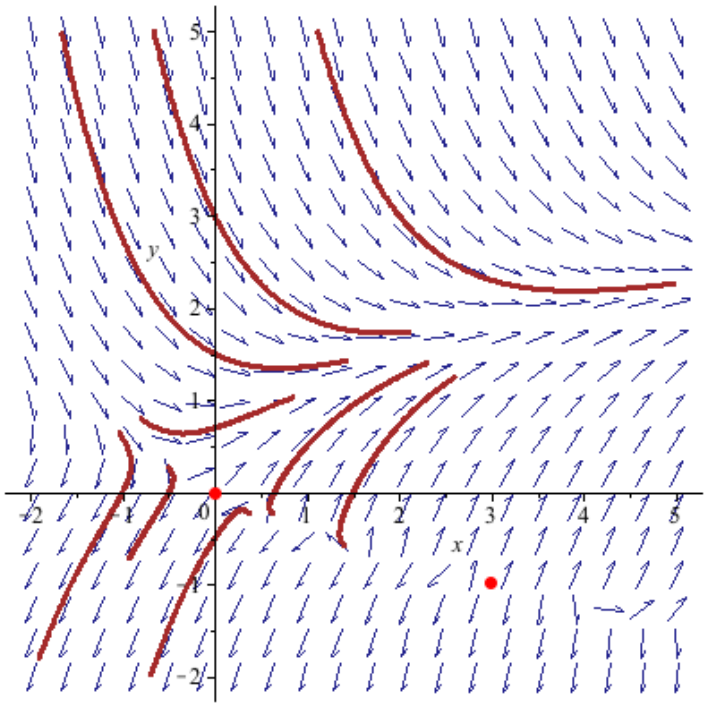


Рис. 1.4. $m_1 = 0.5, m_2 = 0.5, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.3, h = 0.1, b = 0,$ $(0, 0)$ – седло.

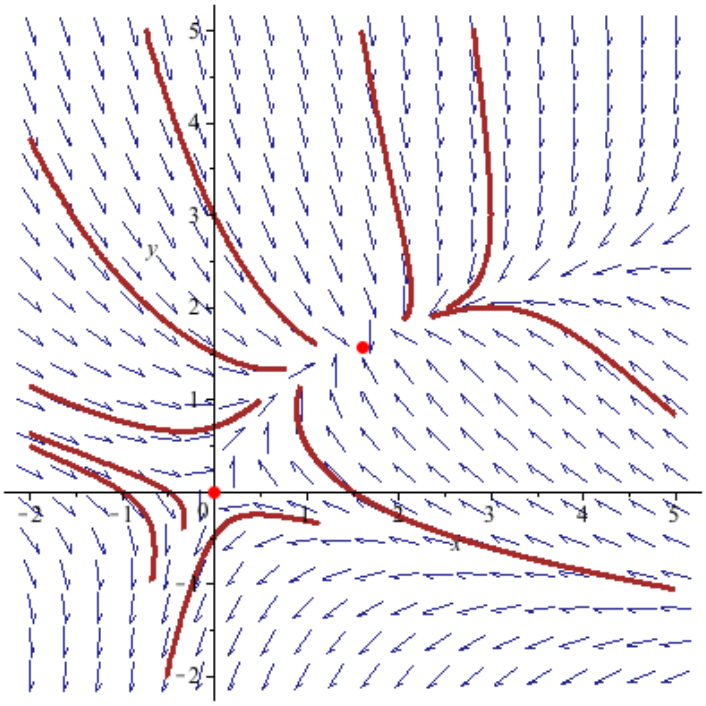


Рис. 1.5. $m_1 = 0.3, m_2 = 0.5, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.3, h = 0.3, b = 0$, две особые точки: $(0, 0)$ – седло, $(1.667, 1.667)$ – устойчивый узел.

1.3.2. Отсутствие конкуренции на неохраняемой части ареала

При наличии нелимитированного промысла на неохраняемой части ареала и отсутствии на ней конкуренции система уравнений (1.1) будет иметь вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = m_1 x + d_1(y - x) - hx - b, \\ \frac{dy}{dt} = m_2 y + d_2(x - y) - c_2 y^2. \end{cases} \tag{1.3}$$

Особые точки системы имеют координаты

$$x_{1,2} = \frac{b - d_1 y_{1,2}}{m_1 - d_1 - h},$$

$$y_{1,2} = \frac{(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2)}{2(m_1 - d_1 - h)c_2} \pm$$

$$\pm \frac{\sqrt{(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2)^2 + 4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2 b}}{2(m_1 - d_1 - h)c_2}.$$

Из последних выражений следует, что при $m_1 - d_1 - h > 0$ в первой четверти может существовать только одна особая точка, а при

$$m_1 - d_1 - h < 0, \quad b > -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2} \tag{1.4}$$

система в первой четверти не имеет особых точек.

Особые точки являются общими для прямой и параболы

$$x = \frac{b - d_1 y}{m_1 - d_1 - h}, \quad x = \frac{1}{d_2}[c_2 y^2 - (m_2 - d_2)y]. \tag{1.5}$$

Найдем точки касания линий, исходя из равенства их производных

$$-\frac{d_1}{m_1 - d_1 - h} = \frac{1}{d_2}[2c_2 y - (m_2 - d_2)].$$

Отсюда получаем координаты точек касания:

$$x = \frac{d_1^2 d_2^2 - (m_1 - d_1 - h)^2 (m_2 - d_2)^2}{4(m_1 - d_1 - h)^2 d_2 c_2},$$

$$y = \frac{(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2}{2(m_1 - d_1 - h)c_2}.$$

Для исключения точек, лежащих не в первой четверти, необходимо одно из двух дополнительных условий:

$$m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0, \quad (m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) + d_1 d_2 \geq 0, \tag{1.6}$$

либо

$$m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 < 0, \quad (m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 \leq 0. \tag{1.7}$$

Подставляя в уравнение прямой полученные координаты точек касания, получаем условие касания прямой и параболы, выраженное через параметр b и величину

$$B = -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}. \tag{1.8}$$

Если $b > B$, то линии не касаются, и в системе нет особых точек, если $b < B$, то особые точки существуют. Условия (1.6) и (1.7) нужны для того, чтобы особые точки находились в первой четверти. Верность полученной формулы (1.8) вытекает из условия (1.4), означающего отсутствие особых точек в рассматриваемой системе при $b > B$.

Изучим далее подслучаи второго из основных случаев: $c_1 = 0$, $c_2 \neq 0$, $b \neq 0$. При этом будем приводить только окончательные результаты, не рассматривая в тексте линеаризованных систем, характеристических уравнений и их корней.

1. Если $m_1 - d_1 - h > 0, m_2 - d_2 > 0$, то при $\frac{b}{d_1} \geq \frac{m_2 - d_2}{c_2}$ в системе (1.3) существует одна особая точка, и эта точка – седло. При $\frac{b}{d_1} < \frac{m_2 - d_2}{c_2}$ особых точек нет (рис. 1.6).

2. Если $m_1 - d_1 - h > 0, m_2 - d_2 < 0$, тогда парабола и прямая могут пересекаться только в одной точке, лежащей в первой четверти. Особая точка является седлом (рис. 1.7).

3. Пусть $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0$. При малых b имеется одна особая точка – устойчивый узел, затем, при возрастании b, из второй четверти в первую перемещается еще одна особая точка – седло. Седло-узел возникает как точка касания параболы и прямой, и при дальнейшем возрастании b особых точек нет. Кроме того, особых точек в первой четверти не будет, если парабола и прямая касаются друг друга во второй четверти. Таким образом, две особые точки системы (1.3) – седло и устойчивый узел существуют в первой четверти при выполнении условия

$$\frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2} \leq b < -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}. \qquad (1.9)$$

Одна особая точка – устойчивый узел имеется в первой четверти, если

$$b < \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}, (m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) + d_1 d_2 \geq 0. \qquad (1.10)$$

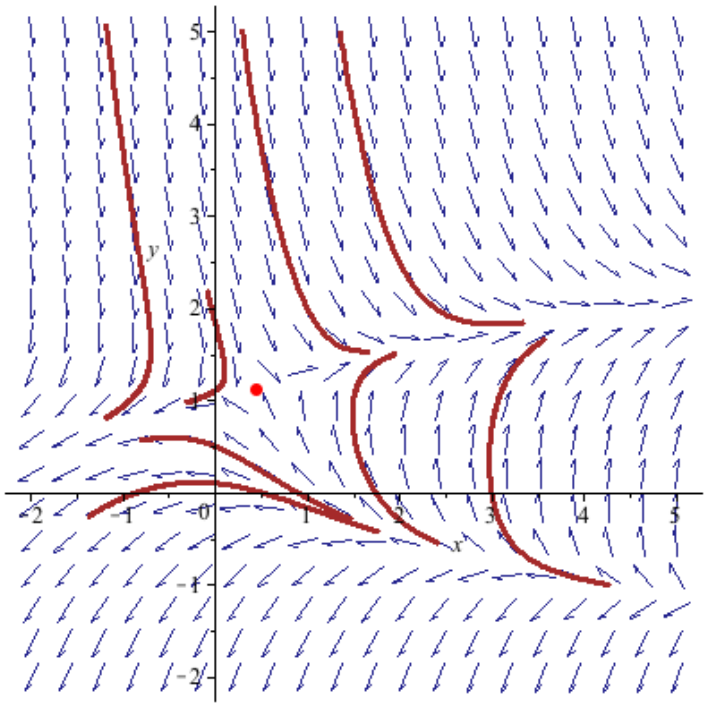


Рис. 1.6. Случай $m_1 - d_1 - h > 0, m_2 - d_2 > 0$,
$m_1 = 0.5, m_2 = 0.6, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.4, h = 0.1, b = 0.4$,
$(0.442, 1.186)$ – седло.

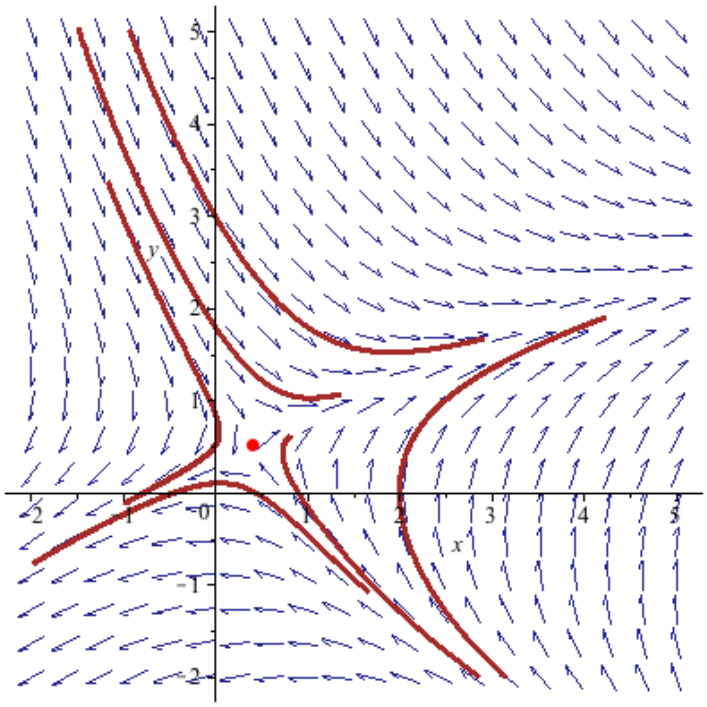


Рис. 1.7. Случай $m_1 - d_1 - h > 0, m_2 - d_2 < 0$,
$m_1 = 0.5, m_2 = 0.1, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.1, h = 0.1, b = 0.2$,
$(0.407, 0.531)$ – седло.

При выполнении первого из условий (1.10) неравенство

$$b < -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}$$

также выполняется.

Условия существования одной особой точки – седла-узла в первой четверти имеют вид

$$b = -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}, (m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) + d_1 d_2 \geq 0. \tag{1.11}$$

Особых точек в первой четверти нет в двух случаях: либо при

$$b > -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}, \tag{1.12}$$

либо если

$$(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) + d_1 d_2 < 0. \tag{1.13}$$

Из формул (1.9)-(1.13) следует, что значение параметра

$$b = -\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4(m_1 - d_1 - h)d_2 c_2}$$

является бифуркационным. Здесь при увеличении b две особые точки – седло и устойчивый узел стягиваются в одну – седло-узел, а затем она исчезает (бифуркация типа «складка» [9, 70]) (рис. 1.8-1.13). Бифуркация возникает только при отрицательном обобщенном коэффициенте прироста $m_1 - d_1 - h$ (с учетом обмена между различными частями ареала и плановой добычи) популяции на неохраняемой части ареала. Это возможно, если а) коэффициент прироста $m_1 < 0$; б) завышен уровень плановой охоты; в) велик обмен особями между охраняемой и неохраняемой частями ареала из-за того, что доля охраняемой территории в ареале недостаточна. Бифуркационным параметром является величина нелимитированной охоты на неохраняемой части ареала. Кроме того, из геометрических представлений возникновения

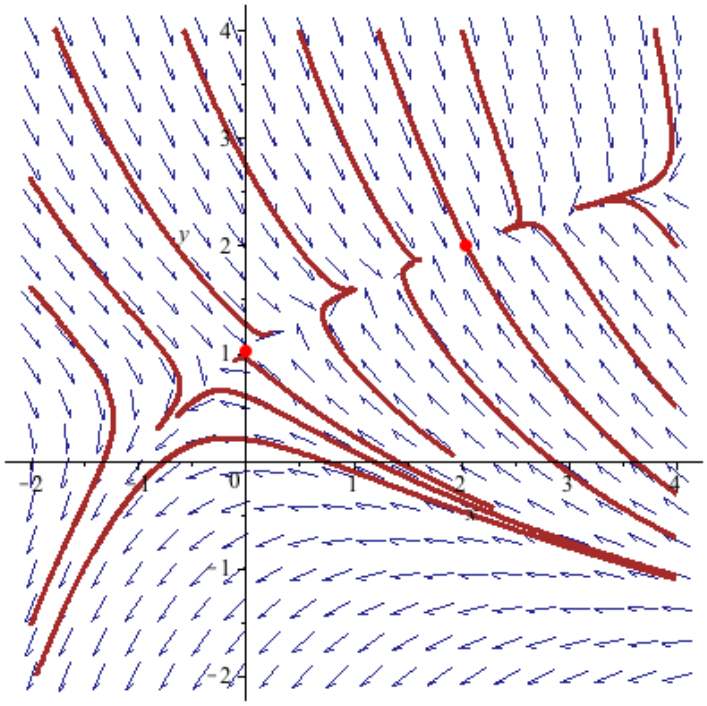


Рис. 1.8. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0$,
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.3$,
$(0, 1)$ – седло, $(2, 2)$ – устойчивый узел.

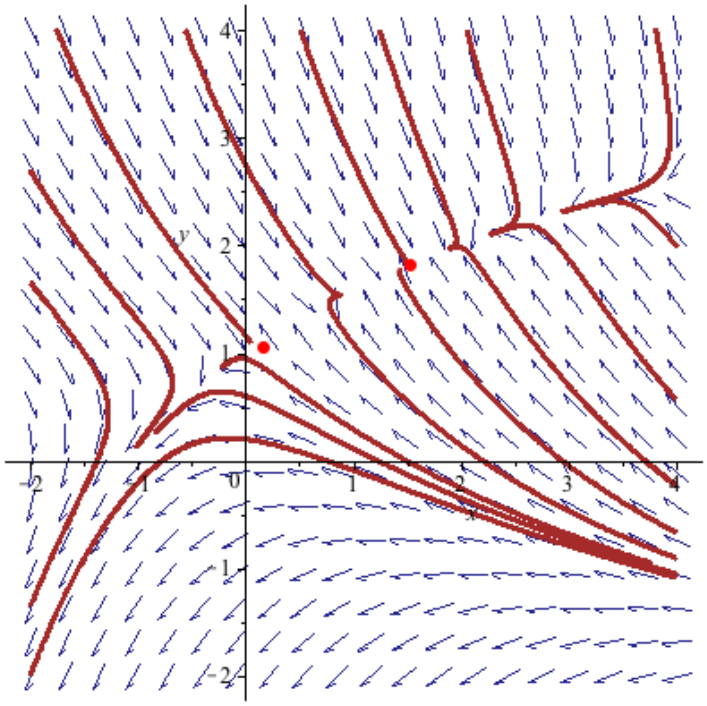


Рис. 1.9. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0$,
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.32$,
$(0.1835, 1.1584)$ – седло, $(1.5498, 1.8416)$ – устойчивый узел.

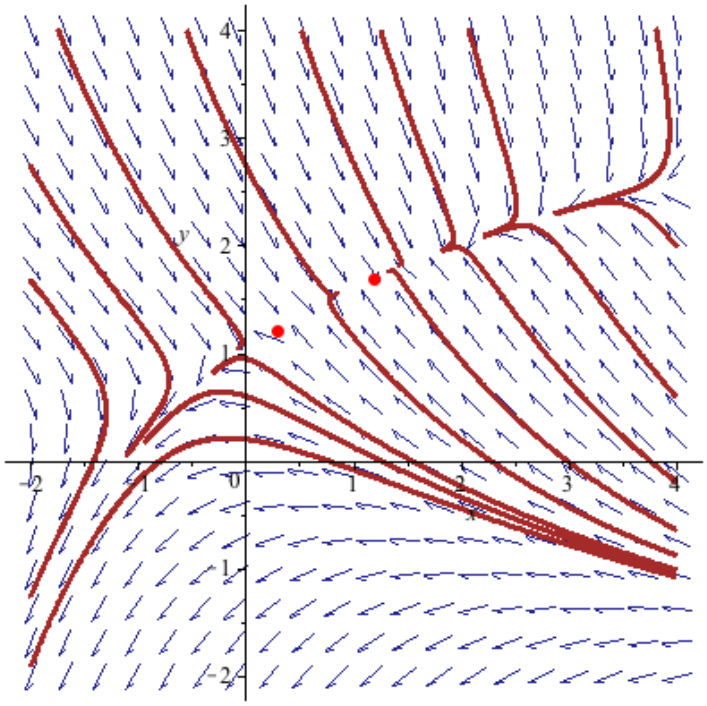


Рис. 1.10. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0,$
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.33,$
$(0.3528, 1.2764)$ – седло, $(1.2472, 1.7236)$ – устойчивый узел.

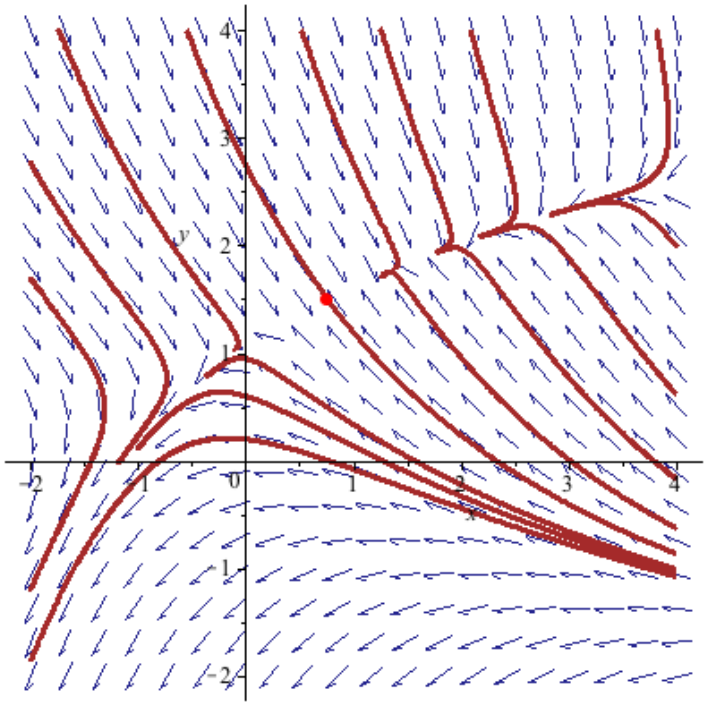


Рис. 1.11. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0,$
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.3375,$
$(0.75, 1.5)$ – седло-узел.

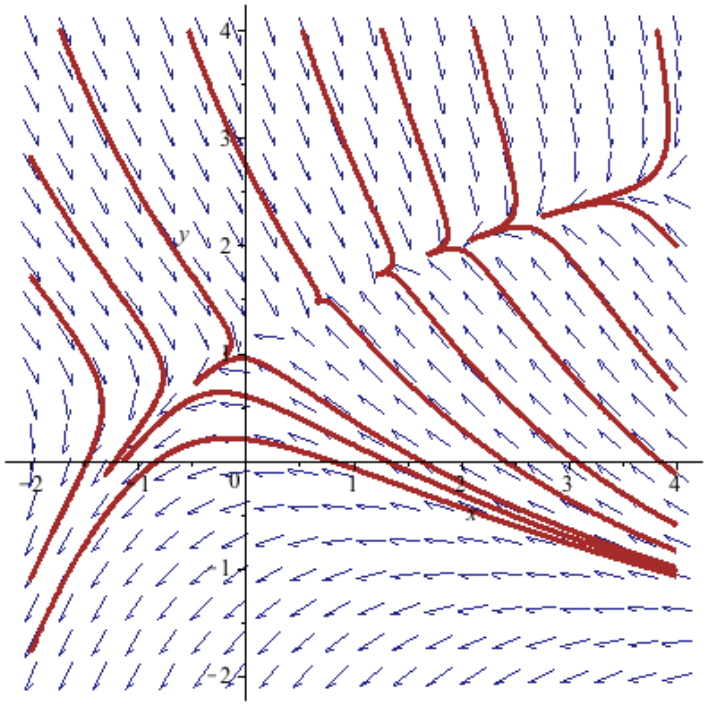


Рис. 1.12. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0$,
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.35$,
нет особых точек.

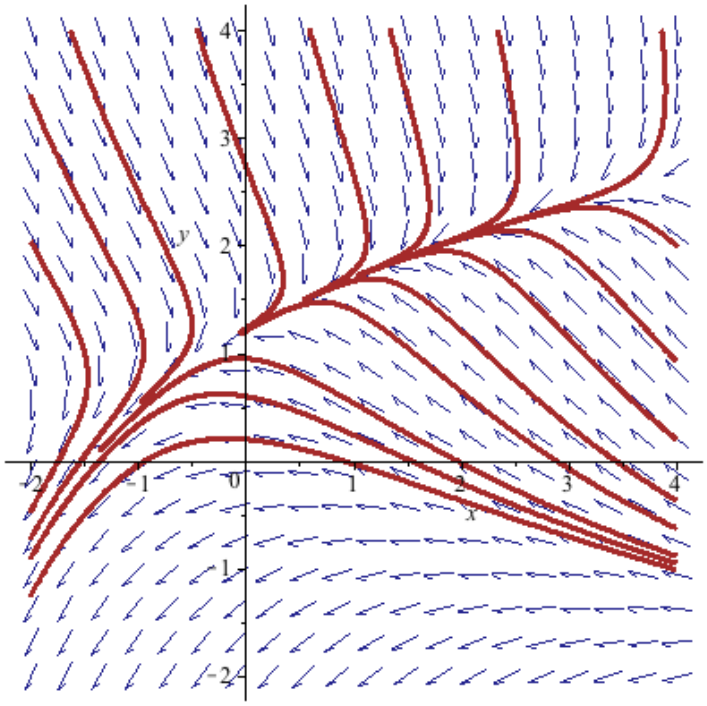


Рис. 1.13. Случай $m_1 - d_1 - h < 0, m_2 - d_2 > 0$,
$m_1 = 0.2, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0, c_2 = 0.2, h = 0.05, b = 0.45$,
нет особых точек.

особых точек в первой четверти можно сделать вывод, что нелимитированная охота на охраняемой территории имеет такое же влияние, как и на неохраняемой и не приводит к качественным изменениям в фазовых портретах системы.

4. Пусть $m_1-d_1-h<0, m_2-d_2<0$. Здесь, как и в предыдущем случае, имеет место бифуркация, только нет передвижения второй особой точки -– седла из второй четверти в первую. Тогда в первой четверти существуют седло и устойчивый узел, если

$$b<-\frac{[(m_1-d_1-h)(m_2-d_2)-d_1d_2]^2}{4(m_1-d_1-h)d_2c_2},$$

седло-узел, если

$$b=-\frac{[(m_1-d_1-h)(m_2-d_2)-d_1d_2]^2}{4(m_1-d_1-h)d_2c_2},$$

и нет особых точек, если выполняется условие (1.12).

5. Случаи равенства нулю разностей m_1-d_1-h и m_2-d_2. Если $m_1-d_1-h=0$, то при $\frac{b}{d_1}\geq\frac{m_2-d_2}{c_2}$ в первой четверти есть особая точка с координатами

$$x=\frac{c_2b}{d_1d_2}\left(\frac{b}{d_1}-\frac{m_2-d_2}{c_2}\right), y=\frac{b}{d_1},$$

являющаяся седлом.

При $\frac{b}{d_1}<\frac{m_2-d_2}{c_2}$ особых точек в первой четверти нет.

Если $m_2-d_2=0$, то при $m_1-d_1-h>0$ имеем одну особую точку – седло. Если же $m_1-d_1-h<0$, то при $b<-\frac{d_1^2d_2}{4(m_1-d_1-h)c_2}$ в первой четверти – седло и устойчивый узел, при $b=-\frac{d_1^2d_2}{4(m_1-d_1-h)c_2}$ – седло-узел, а особых точек нет при $b>-\frac{d_1^2d_2}{4(m_1-d_1-h)c_2}$.

Наконец, при $m_1-d_1-h=0$, $m_2-d_2=0$ получаем седло в точке

$$x=\frac{c_2b^2}{d_1^2d_2}, y=\frac{b}{d_1}.$$

1.4. Исследование модели при отсутствии конкуренции на охраняемой части ареала

Исследуем случаи 3 и 4, когда система дифференциальных уравнений описывает развитие популяции на ареале, разделенном на две части при отсутствии на охраняемой территории внутривидовой конкуренции.

Система (1.1) принимает вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = m_1 x + d_1(y - x) - c_1 x^2 - hx - b, \\ \frac{dy}{dt} = m_2 y + d_2(x - y). \end{cases} \tag{1.14}$$

Особые точки данной системы находятся как точки пересечения параболы и прямой:

$$y = \frac{1}{d_1}[c_1 x^2 - (m_1 - d_1 - h)x - b], y = -\frac{d_2 x}{m_2 - d_2}, \tag{1.15}$$

и определяются как решения уравнения относительно x:

$$x_{1,2} = \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{2c_1(m_2 - d_2)} \pm$$
$$\pm \frac{\sqrt{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2 - 4c_1 b(m_2 - d_2)^2}}{2c_1(m_2 - d_2)}, \tag{1.16}$$

$$y_{1,2} = -\frac{d_2 x_{1,2}}{m_2 - d_2}.$$

В случае 3 ($b = 0$) имеем особые точки

$$x_1 = 0; \quad y_1 = 0;$$

$$x_2 = \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{c_1(m_2 - d_2)}; y_2 = -\frac{d_2[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{c_1(m_2 - d_2)^2}.$$

Поскольку из смысла задачи особые точки должны находиться в первой четверти фазовой плоскости, то вторая особая точка существует при следующих ограничениях на коэффициенты системы: $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 < 0$, причем она совпадает с началом координат при $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 = 0$.

Типы особых точек системы определяются по виду корней характеристического уравнения линеаризованной системы для (1.14) при $b = 0$. Тогда:

- одна особая точка $(0, 0)$ существует при выполнении одного из набора условий: $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 > 0, m_2 - d_2 < 0$ (устойчивый узел); $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 > 0$ или $m_2 - d_2 = 0$ (седло); $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 > 0, m_2 - d_2 > 0$ (неустойчивый узел); $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 = 0$ (седло-узел);

- две особые точки существуют при следующих условиях: $(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 < 0$ (седло в точке $(0, 0)$ и устойчивый узел в точке (x_2, y_2)).

Действительно, характеристическое уравнение в точке (x_2, y_2) для системы (1.14) при $b = 0$ имеет вид:

$$\lambda^2 - ((-m_1 + d_1 + h) + \frac{2d_1 d_2}{m_2 - d_2} + m_2 - d_2)\lambda +$$

$$+(-m_1 + d_1 + h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 = 0.$$

Исследуя знаки корней уравнения:

$$\lambda_{1,2} = \frac{(-m_1 + d_1 + h) + m_2 - d_2 + \frac{2d_1 d_2}{m_2 - d_2}}{2} \pm$$

$$\pm \frac{\sqrt{\left((-m_1 + d_1 + h) + m_2 - d_2 + \frac{2d_1 d_2}{m_2 - d_2}\right)^2 - 4[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}}{2},$$

определяем вид второй особой точки. Выражение

$$(-m_1 + d_1 + h) + m_2 - d_2 + \frac{2d_1 d_2}{m_2 - d_2}$$

меньше нуля, поскольку приводится к дроби

$$\frac{-[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2] + (m_2 - d_2)^2 + d_1 d_2}{m_2 - d_2},$$

у которой, в силу условий $(m_1-d_1-h)(m_2-d_2)-d_1d_2<0, m_2-d_2<0$, числитель больше нуля, а знаменатель – меньше. Корень же из дискриминанта меньше рассмотренного выражения, поэтому оба корня характеристического уравнения действительны и отрицательны. Следовательно, вторая особая точка представляет собой устойчивый узел.

Характерные фазовые портреты расположения траекторий системы (1.14) в случае 3 приведены на рис. 1.14-1.18. На рисунках видно, что при наличии устойчивого узла в начале координат обе части популяции вымирают, в случаях седла, седла-узла и неустойчивого узла имеет место неограниченный рост плотностей субпопуляций, причем плотность охраняемой части популяции может вначале несколько уменьшаться. При существовании одновременно седла и устойчивого узла происходит стабилизация плотностей обеих субпопуляций за счет уменьшения плотности неохраняемой части популяции и роста плотности охраняемой части. Таким образом, во избежание вымирания всей популяции при ведении плановой ее добычи, необходимо добиться, чтобы коэффициент прироста плотности в охраняемой части популяции, даже с учетом обмена с неохраняемой территорией, был положительным. Стабилизация плотностей субпопуляций будет происходить на тем более высоком уровне, чем будет меньше плановая добыча неохраняемой части популяции.

Рассмотрим теперь случай 4. Здесь в охраняемой субпопуляции попрежнему нет конкуренции за ресурсы и территорию, а в неохраняемой части популяции, кроме планового промысла, ведется и нелимитированный. Особые точки системы являются точками пересечения параболы и прямой (1.15). Определим точки касания параболы и прямой, приравнивая производные от функций, задающих параболу и прямую:

$$\frac{2c_1}{d_1}x=\frac{(m_1-d_1-h)}{d_1}-\frac{d_2}{m_2-d_2},$$

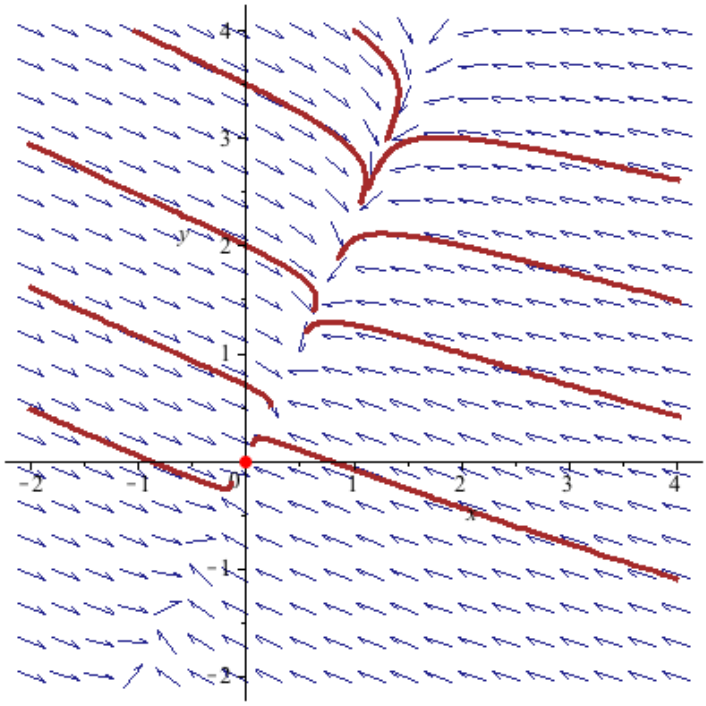


Рис. 1.14. $m_1 = 0.2, m_2 = 0.2, d_1 = 0.6, d_2 = 0.5, c_1 = 0.1, c_2 = 0, h = 0.9,$ $b = 0,\ (0,0)$ – устойчивый узел.

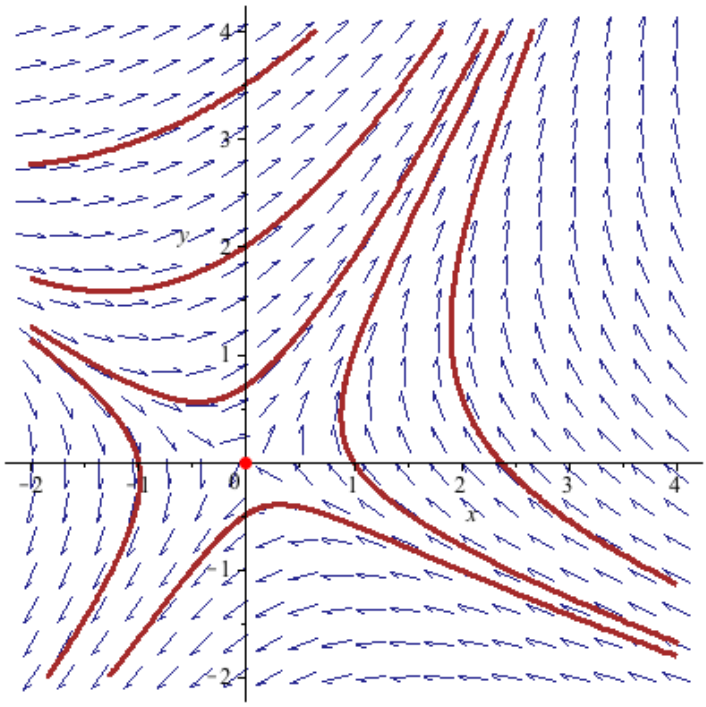


Рис. 1.15. $m_1 = 0.5, m_2 = 0.9, d_1 = 0.6, d_2 = 0.5, c_1 = 0.1, c_2 = 0, h = 0.1,$ $b = 0,\ (0,0)$ – седло.

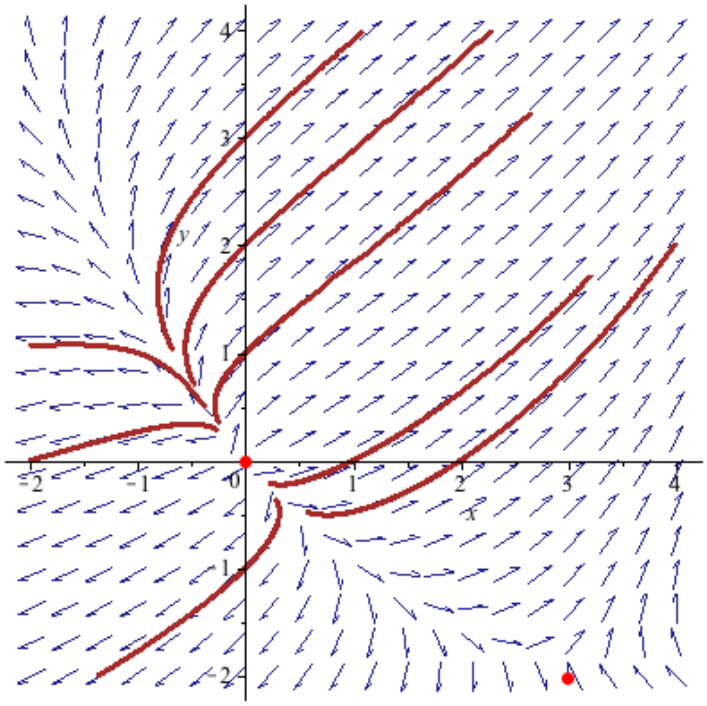


Рис. 1.16. $m_1 = 0.9, m_2 = 0.5, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0.1, c_2 = 0, h = 0.1,$ $b = 0,\ (0,0)$ – неустойчивый узел.

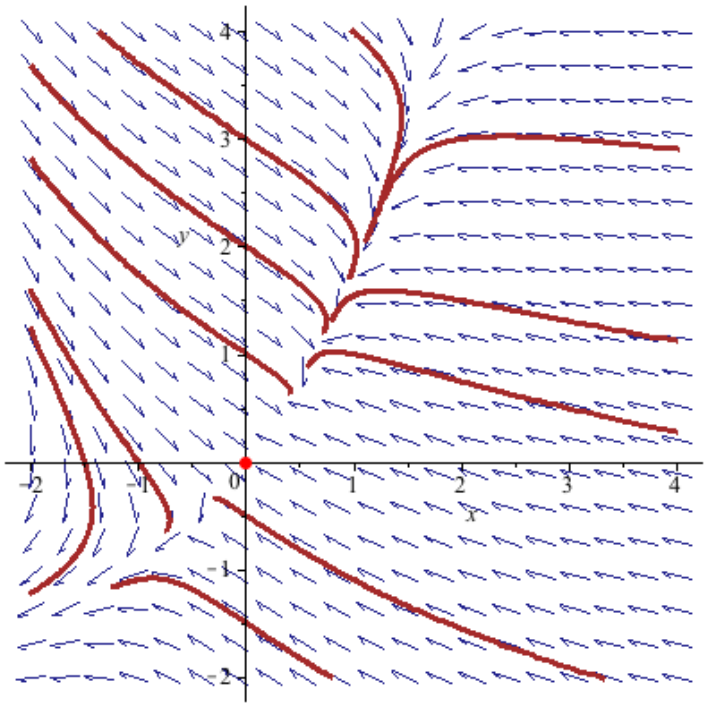


Рис. 1.17. $m_1 = 0.05, m_2 = 0.1, d_1 = 0.6, d_2 = 0.5, c_1 = 0.4, c_2 = 0, h = 0.2,$ $b = 0,\ (0,0)$ – седло-узел.

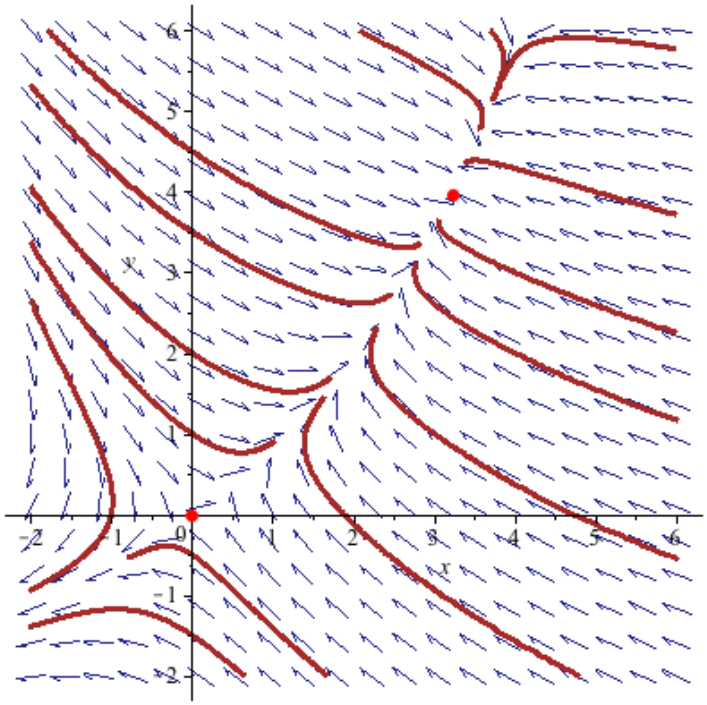


Рис. 1.18. $m_1 = 0.6, m_2 = 0.1, d_1 = 0.6, d_2 = 0.5, c_1 = 0.2, c_2 = 0, h = 0.1,$ $b = 0,$ $(0, 0)$ – седло, $(3.25, 4.062)$ – устойчивый узел.

и получаем координату x точки касания:

$$x = \frac{(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2}{2c_1(m_2 - d_2)}.$$

Подставляем полученную координату в функции (1.15) и приравниваем полученные выражения:

$$\frac{1}{d_1}\left[\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4c_1(m_2 - d_2)^2} - \right.$$
$$\left. - \frac{(m_1 - d_1 - h)[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{2c_1(m_2 - d_2)} + b\right] =$$
$$= -\frac{d_2[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]}{2c_1(m_2 - d_2)^2}.$$

Отсюда

$$\frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4c_1(m_2 - d_2)^2} - \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{2c_1(m_2 - d_2)^2} = -b,$$

и получаем условия существования одной особой точки – седла-узла:

$$b = \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4c_1(m_2 - d_2)^2}, \tag{1.17}$$

$$(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 < 0.$$

Также одна особая точка $\left(0, \frac{b}{d_2}\right)$ – седло, возникает при $m_2 - d_2 = 0$.

Две особые точки (1.16) – седло и устойчивый узел существуют при выполнении условий

$$b < \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4c_1(m_2 - d_2)^2},$$

$$(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0, m_2 - d_2 < 0.$$

Если величина b стремится к значению (1.17), то две особые точки – седло и устойчивый узел переходят в одну особую точку – седло-узел (рис. 1.19-1.22). Таким образом, величина (1.17) является бифуркационным параметром. Данный переход означает стабилизацию плотностей субпопуляций на более низком уровне при росте параметра b, описывающего влияние нелимитированной добычи на популяцию.

Система (1.14) не имеет особых точек при

$$b > \frac{[(m_1 - d_1 - h)(m_2 - d_2) - d_1 d_2]^2}{4c_1(m_2 - d_2)^2}$$

(рис. 1.23). Следовательно, при значениях параметра b, превышающего величину (1.17), охраняемая субпопуляция вымирает, что в конце концов приводит и к вымиранию неохраняемой субпопуляции.

Можно сделать вывод, что нелимитированная добыча негативно действует на динамику всей популяции. Характер особых точек – седло и седло-узел позволяет утверждать, что появляются области таких значений параметров модели, при которых обе части популяции вымирают. При существовании двух особых точек – седла и устойчивого узла одновременно при увеличении параметра, описывающего нелимитированную добычу, особые

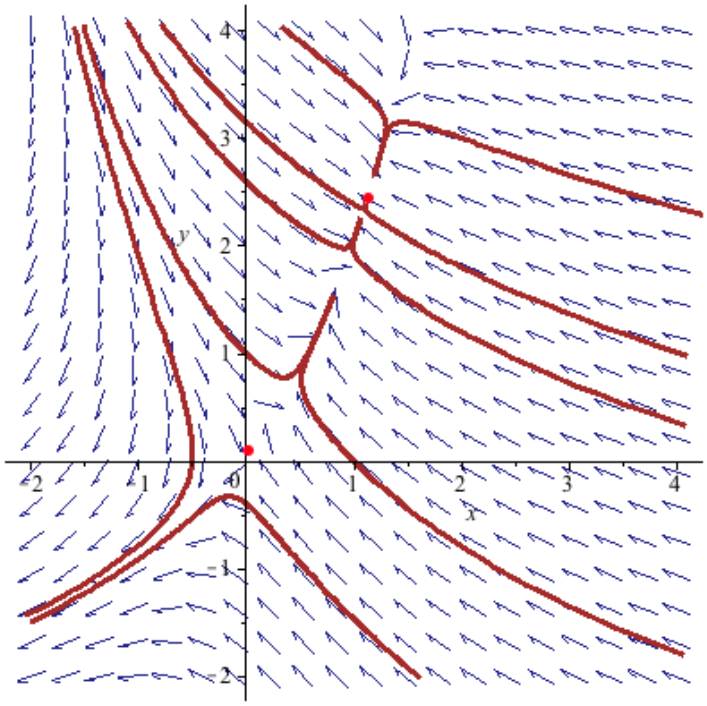


Рис. 1.19. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.5, d_1 = 1.4, d_2 = 2.8, c_1 = 1.8, c_2 = 0, h = 1,$ $b = 0.1$, $(0.0493, 0.1063)$ – седло, $(1.1259, 2.4249)$ – устойчивый узел.

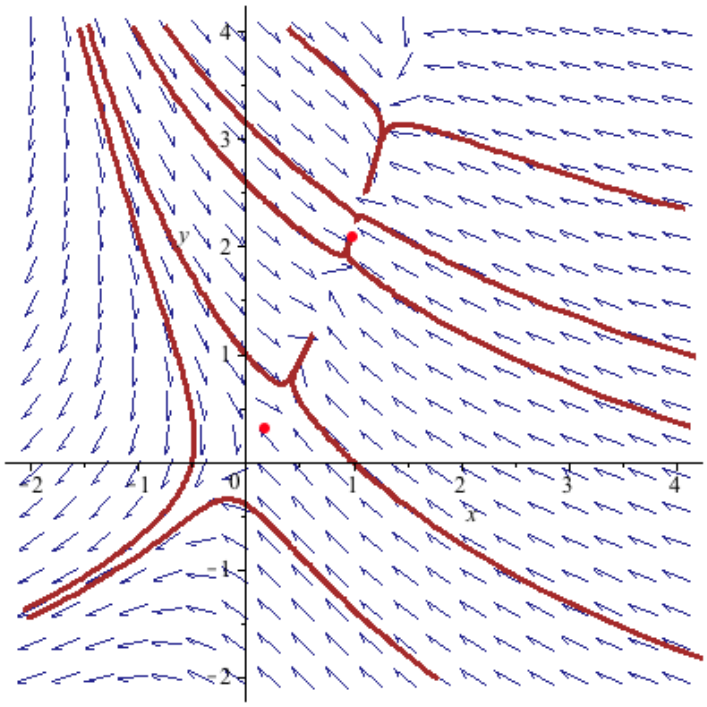


Рис. 1.20. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.5, d_1 = 1.4, d_2 = 2.8, c_1 = 1.8, c_2 = 0, h = 1,$ $b = 0.3$, $(0.165, 0.3553)$ – седло, $(1.0102, 2.1759)$ – устойчивый узел.

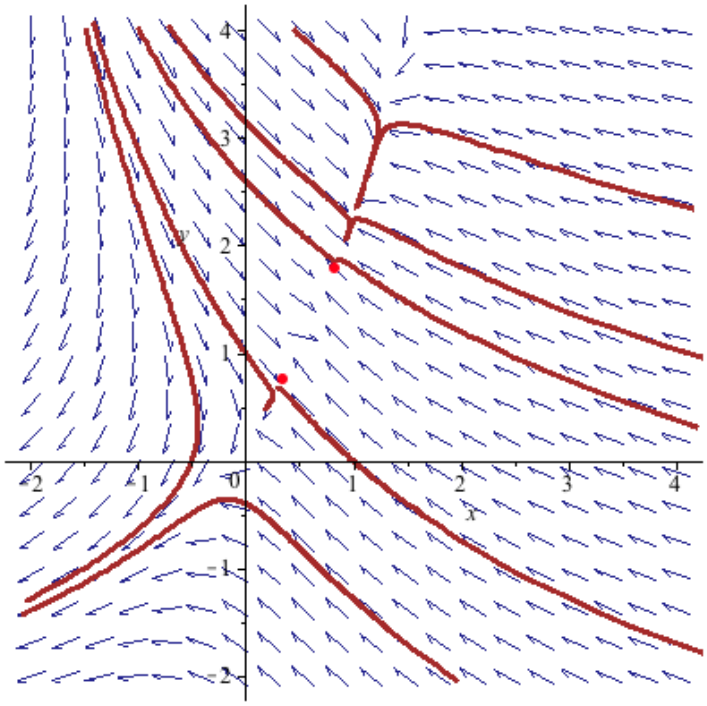


Рис. 1.21. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.5, d_1 = 1.4, d_2 = 2.8, c_1 = 1.8, c_2 = 0, h = 1,$
$b = 0.5,\ (0.3278, 0.706)$ – седло, $(0.8474, 1.8252)$ – устойчивый узел.

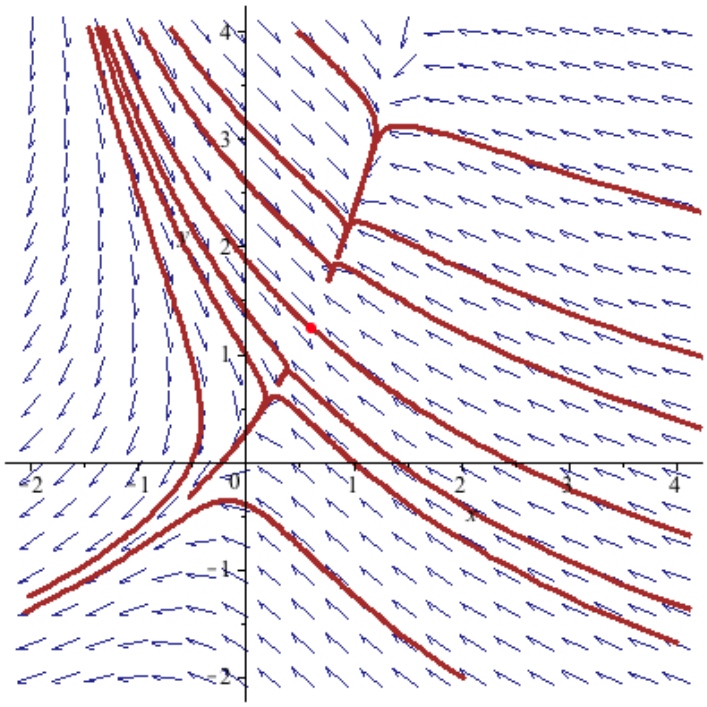


Рис. 1.22. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.5, d_1 = 1.4, d_2 = 2.8, c_1 = 1.8, c_2 = 0, h = 1,$
$b = 0.6215,\ (0.587, 1.265)$ – седло-узел.

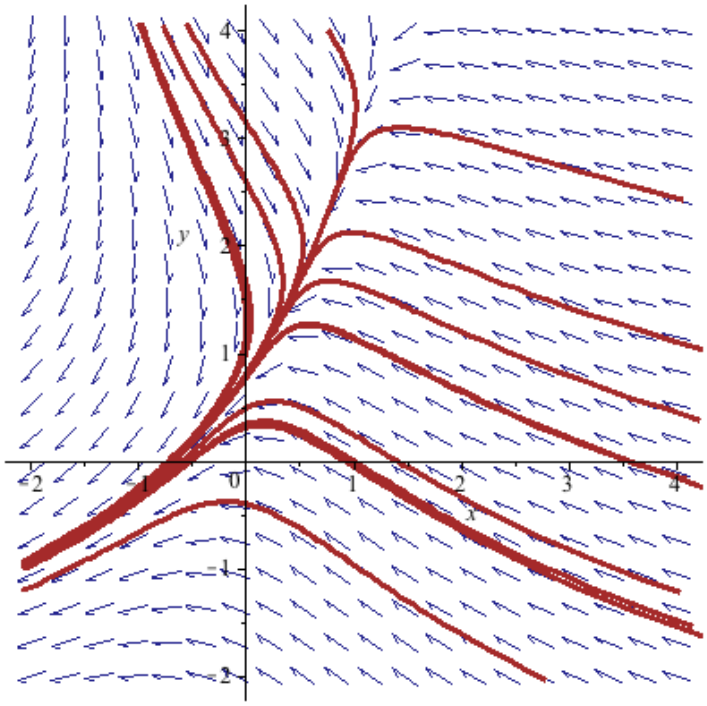


Рис. 1.23. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.5, d_1 = 1.4, d_2 = 2.8, c_1 = 1.8, c_2 = 0, h = 1,$ $b = 1.8$, нет особых точек.

точки стягиваются в седло-узел, и при этом стабилизация плотностей популяции происходит на более низких уровнях, а также появляется возможность вымирания популяции.

1.5. Модель динамики охраняемой популяции с конкуренцией на билокальном ареале

В данном разделе рассматривается система (1.1) при ненулевых значениях параметров конкуренции ($c_1 \neq 0, c_2 \neq 0$). Изучается демпфирующий эффект влияния конкуренции на динамику плотностей обеих частей популяции, заключающийся в возникновении второй особой точки – устойчивого узла. В системе нет бифуркации, поскольку отсутствует нелимитированный промысел неохраняемой части популяции.

1.5.1. Отсутствие нелимитированного промысла на неохраняемой части ареала

Рассмотрим случай 5, когда нет нелимитированной добычи популяции и существует конкуренция внутри охраняемой субпопуляции. В этом случае особые точки системы получаются при пересечении парабол

$$y = \frac{1}{d_1}[c_1x^2 - (m_1 - h - d_1)x] = \frac{c_1}{d_1}\left(x - \frac{m_1 - h - d_1}{2c_1}\right)^2 - \frac{(m_1 - h - d_1)^2}{4c_1d_1},$$

$$x = \frac{1}{d_2}[c_2y^2 - (m_2 - d_2)y] = \frac{c_2}{d_2}\left(y - \frac{m_2 - d_2}{2c_2}\right)^2 - \frac{(m_2 - d_2)^2}{4c_2d_2},$$

проходящих через начало координат (рис. 1.24).

Характеристическое уравнение для линеаризированной системы (1.1) имеет вид:

$$\lambda^2 - (m_1 - h - d_1 - 2c_1x_0 + m_2 - d_2 - 2c_2y_0)\lambda +$$

$$+(m_1 - h - d_1 - 2c_1x_0)(m_2 - d_2 - 2c_2y_0) - d_1d_2 = 0,$$

где x_0, y_0 – координаты некоторой особой точки системы (1.1). Знаки корней характеристического уравнения, имеющих вид

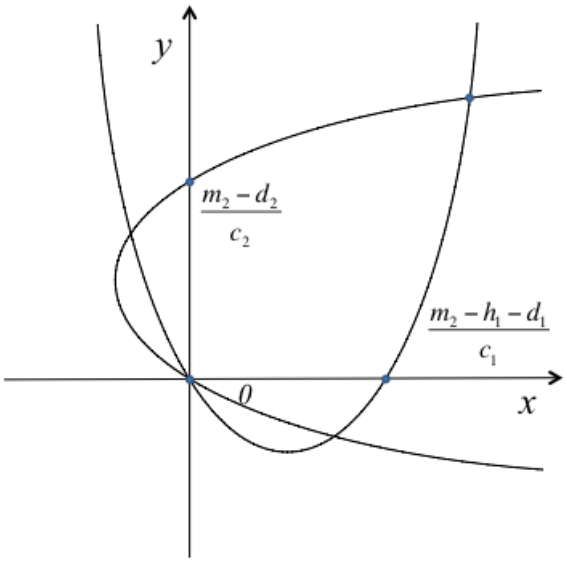
$$\lambda_{1,2} = \frac{(m_1 - h - d_1 - 2c_1x_0 + m_2 - d_2 - 2c_2y_0) \pm \sqrt{D}}{2},$$

где

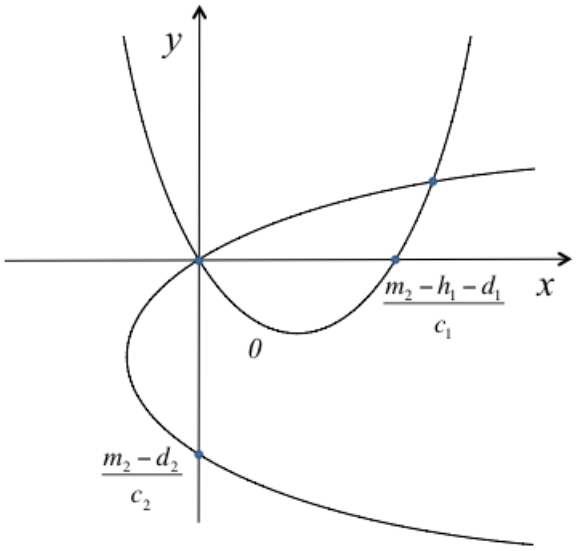
$$D = (m_1 - h - d_1 - 2c_1x_0 + m_2 - d_2 - 2c_2y_0)^2 - 4[(m_1 - h - d_1 - 2c_1x_0)(m_2 - d_2 - 2c_2y_0) - d_1d_2],$$

определяют виды особых точек линеаризованной системы. Как показано ранее, в линеаризованной системе нет особых точек типа фокус и центр, поэтому типы особых точек линеаризованной системы и системы (1.1) совпадают. Рассмотрим различные варианты.

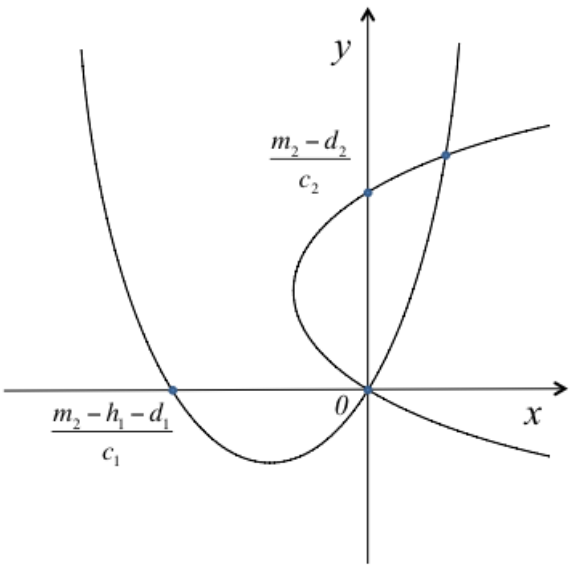
1. Пусть $m_1 - h - d_1 > 0, m_2 - d_2 > 0$. В особой точке $(0, 0)$ имеется неустойчивый узел, если $(m_1 - h - d_1)(m_2 - d_2) - d_1d_2 > 0$; седло-узел, если



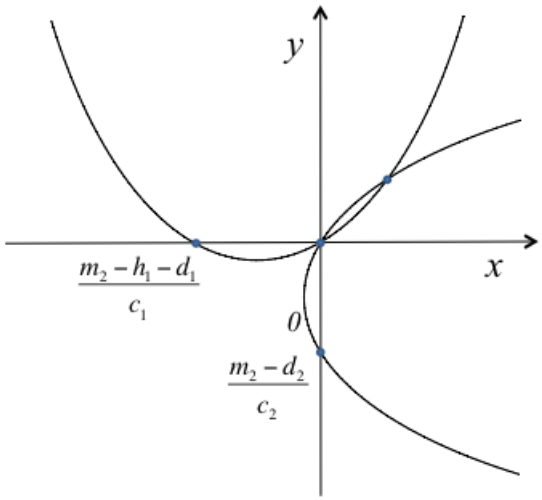
а) $m_2 - d_2 > 0, m_1 - d_1 - h > 0.$



б) $m_2 - d_2 < 0, m_1 - d_1 - h > 0.$



в) $m_2 - d_2 > 0, m_1 - d_1 - h < 0.$



г) $m_2 - d_2 < 0, m_1 - d_1 - h < 0.$

Рис. 1.24. Нахождение особых точек при отсутствии нелимитированного промысла.

$(m_1-h-d_1)(m_2-d_2)-d_1d_2=0$; седло, если $(m_1-h-d_1)(m_2-d_2)-d_1d_2<0$. Для второй особой точки сумма $m_1-h-d_1-2_1x_0+m_2-d_2-2c_2y_0$ будет отрицательной, поскольку из рис. 1.24а.

$$x_0>\frac{m_1-h-d_1}{2c_1},\quad y_0>\frac{m_2-d_2}{2c_2},$$

где $\frac{m_1-h-d_1}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{2c_2}$ – координаты вершин парабол. Тогда во второй точке существуют либо устойчивый узел, либо седло.

Однако, результаты, изложенные выше, показывают, что для существования устойчивого узла достаточно введения члена, описывающего конкуренцию, только в одно из уравнений системы (1.1). Демпфирующий эффект конкуренции показывает и рассмотрение частного случая системы (1.1) при $m_1-d_1-h=0$ и $m_2-d_2=0$. При этих условиях в системе существуют две особые точки – начало координат и точка $\left(\sqrt[3]{\frac{d_1^2d_2}{c_1^2c_2}}, \sqrt[3]{\frac{d_1d_2^2}{c_1c_2^2}}\right)$. Достаточно просто установить, что в начале координат – седло, во второй особой точке – устойчивый узел. Таким образом, при существовании в (1.1) двух особых точек, одна из них – неустойчивый узел, седло-узел или седло, а другая – устойчивый узел (рис. 1.25-1.27).

2. Выражения m_1-h-d_1 и m_2-d_2 разных знаков (рис. 1.24б, 1.24в). В этих случаях начало координат является седлом, т.к.

$$m_1-h-d_1+m_2-d_2<m_1-h-d_1-(m_2-d_2),$$

$$\sqrt{(m_1-h-d_1-(m_2-d_2))^2+4d_1d_2}>m_1-h-d_1+m_2-d_2.$$

Такой же фазовый портрет траекторий будет в случае, когда хотя бы один из коэффициентов m_1-h-d_1 и m_2-d_2 будет равен нулю. Вторая особая точка – устойчивый узел (рис. 1.28).

3. Если $m_1-h-d_1<0$, $m_2-d_2<0$ (рис.24г), то возможны две особые точки. При $(m_1-h-d_1)(m_2-d_2)-d_1d_2>0$ начало координат является особой точкой – устойчивым узлом, при $(m_1-h-d_1)(m_2-d_2)-d_1d_2=0$

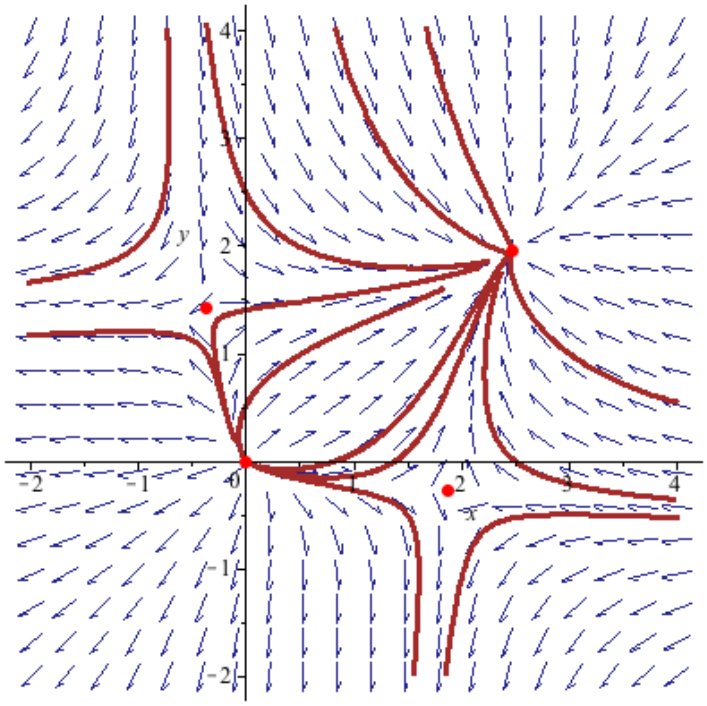


Рис. 1.25. $m_1 = 1.5, m_2 = 1.1, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0.5, c_2 = 0.6, h = 0.2,$ $b = 0$, $(0, 0)$ – неустойчивый узел, $(2.468, 1.927)$ – устойчивый узел.

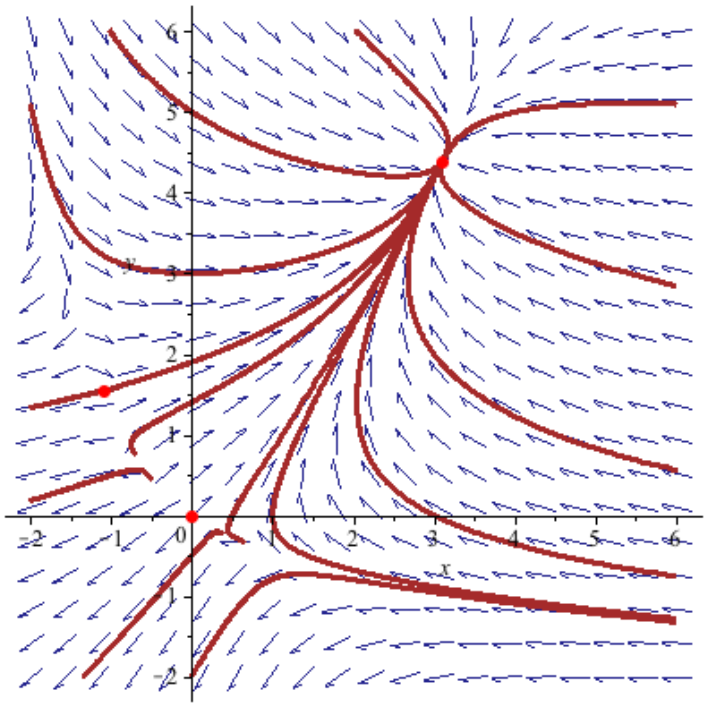


Рис. 1.26. $m_1 = 0.6, m_2 = 0.5, d_1 = 0.3, d_2 = 0.2, c_1 = 0.2, c_2 = 0.1, h = 0.1,$ $b = 0$, $(0, 0)$ – седло-узел, $(3.121, 4.414)$ – устойчивый узел.

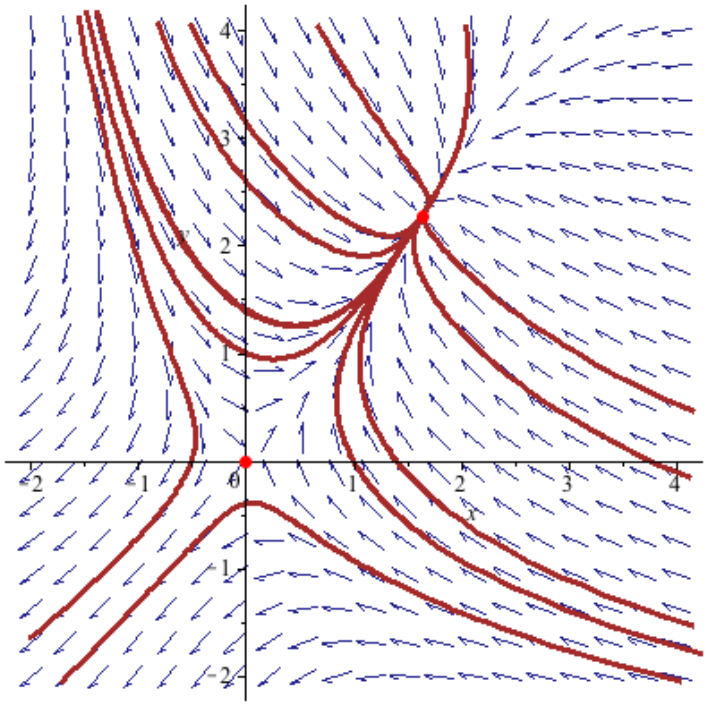


Рис. 1.27. $m_1 = 3.3, m_2 = 3.2, d_1 = 2.1, d_2 = 3.1, c_1 = 1.8, c_2 = 1, h = 1.1,$ $b = 0,$ $(0, 0)$ – седло, $(1.677, 2.331)$ – устойчивый узел.

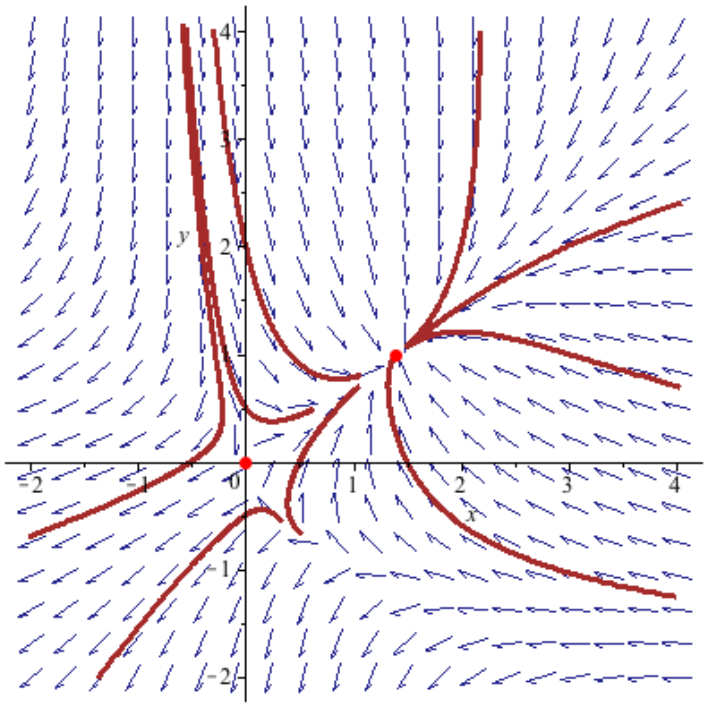


Рис. 1.28. $m_1 = 0.9, m_2 = 0.4, d_1 = 0.3, d_2 = 0.5, c_1 = 0.5, c_2 = 0.6, h = 0.1,$ $b = 0,$ $(0, 0)$ – седло, $(1.425, 1.01)$ – устойчивый узел.

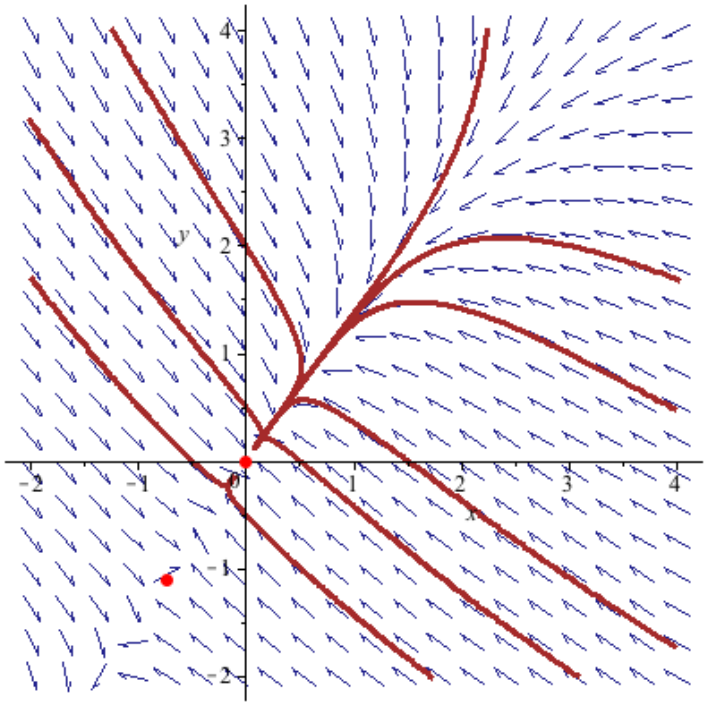


Рис. 1.29. $m_1 = 0.1, m_2 = 0.1, d_1 = 0.5, d_2 = 0.7, c_1 = 0.1, c_2 = 0.1, h = 0.4,$ $b = 0,\ (0,0)$ – устойчивый узел.

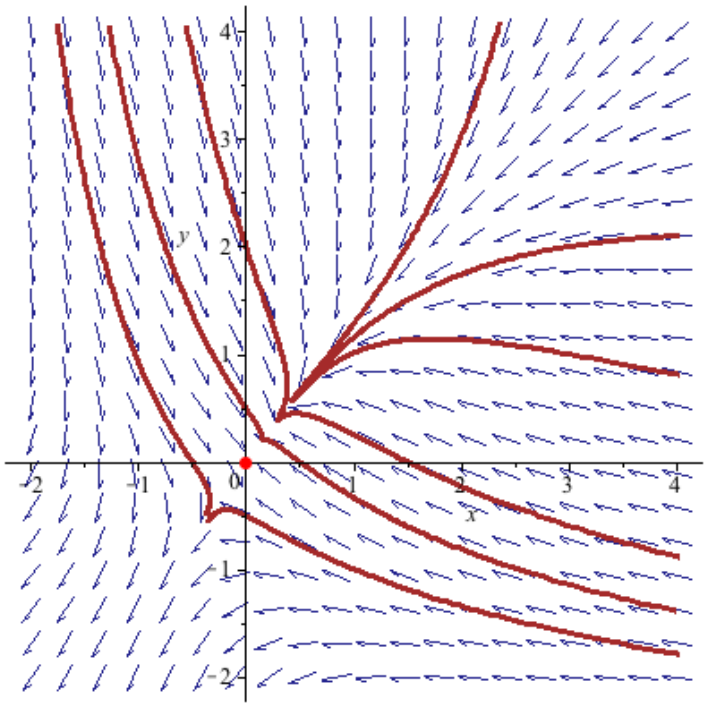


Рис. 1.30. $m_1 = 0.1, m_2 = 0.2, d_1 = 0.5, d_2 = 0.7, c_1 = 0.5, c_2 = 0.5, h = 0.3,$ $b = 0,\ (0,0)$ – седло-узел.

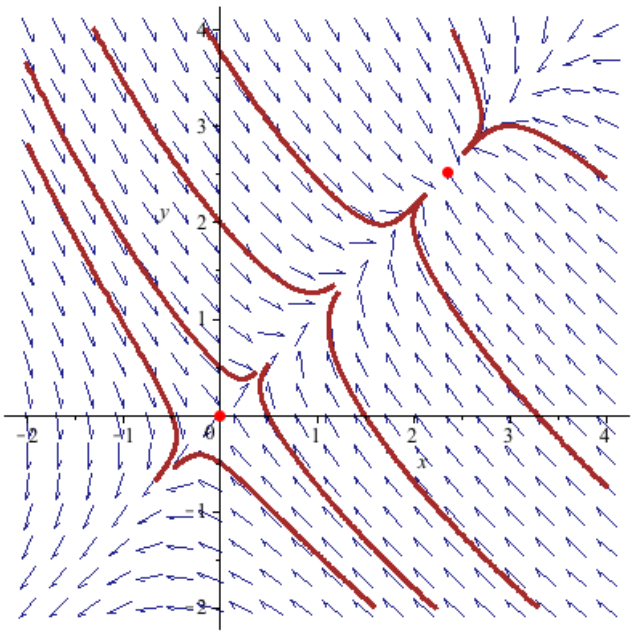


Рис. 1.31. $m_1 = 0.3, m_2 = 0.3, d_1 = 0.5, d_2 = 0.7, c_1 = 0.1, c_2 = 0.1, h = 0.1,$ $b = 0$, $(0, 0)$ – седло, $(2.36, 2.53)$ – устойчивый узел.

система имеет единственную особую точку – седло-узел, две особые точки седло и устойчивый узел существуют при $(m_1 - h - d_1)(m_2 - d_2) - d_1 d_2 < 0$ (рис. 1.29-1.31).

Здесь, в зависимости от значений всех параметров в уравнениях системы, имеются возможности как неограниченного роста всей популяции, так и ее вымирания. Наличие конкуренции в охраняемой части популяции замедляет рост плотностей субпопуляций и ускоряет при определенных условиях их вымирание.

1.5.2. Модель динамики охраняемой популяции с нелимитированным промыслом и конкуренцией на билокальном ареале

Рассмотрим наиболее общий случай 6 – систему (1.1). Здесь присутствует конкуренция в обеих частях популяции, в функцию, описывающую

добычу неохраняемой части популяции, входит и нелимитированный промысел.

Найдем условия касания параболы

$$y = \frac{1}{d_1}[c_1x^2 - (m_1 - h - d_1)x + b]$$

и ветви параболы

$$y = \frac{d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + \sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x},$$

уравнения которых получены из условия равенства нулю правых частей системы (1.1).

Приравнивая производные двух последних функций, получим координаты x точек на параболах, в которых касательные одинаково направлены. Они находятся как корень уравнения

$$T^3 - \left(\frac{d_2(m_1 - h - d_1)}{2c_1c_2} + \frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2}\right)T - \frac{d_1d_2^2}{4c_1c_2^2} = 0,$$

где $T = \sqrt{\frac{d_2^2(m_2-d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x}$. Решая уравнение, имеем [60]

$$x^* = \frac{c_2}{d_2}\left[(A + B)^2 - \frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2}\right].$$

Здесь

$$A = \frac{1}{2}\sqrt[3]{\frac{d_2}{c_1c_2^2}(d_1d_2 + \sqrt{Q})}, B = \frac{1}{2}\sqrt[3]{\frac{d_2}{c_1c_2^2}(d_1d_2 - \sqrt{Q})},$$

$$\sqrt{Q} = \frac{d_2}{8c_1c_2^2}\sqrt{d_2\left[d_1^2d_2 - \frac{1}{27c_1c_2^2}\left(2c_2(m_1 - h - d_1) + d_2(m_2 - d_2)^2\right)^3\right]}$$

при условии $d_1^2d_2 > \frac{1}{27c_1c_2^2}\left(2c_2(m_1 - h - d_1) + d_2(m_2 - d_2)^2\right)^3$. При этом выбираем $x^* \geq 0$.

Условие касания парабол

$$\frac{1}{d_1}[c_1x^{*2} - (m_1 - h - d_1)x^* + b] = \frac{d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + \sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*}, \quad (1.18)$$

$$b \geq \frac{(m_1 - h - d_1)^2}{4c_1}.$$

Геометрически получаем разное количество особых точек в системе при разных знаках параметров системы.

1. Пусть $m_1 - h - d_1 > 0, m_2 - d_2 > 0$ (рис. 1.32-1.35). В первой четверти существует одна особая точка – устойчивый узел при $b < \frac{d_1(m_2-d_2)}{2c_2}$, две особые точки – седло и устойчивый узел, если $b \geq \frac{d_1(m_2-d_2)}{2c_2}$, седло-узел при

$$b = (m_1 - h - d_1)x^* - c_1x^{*2} + \frac{d_1d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + d_1\sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*},$$

нет особых точек, если

$$b > (m_1 - h - d_1)x^* - c_1x^{*2} + \frac{d_1d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + d_1\sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*}.$$

2. Если $m_1 - h - d_1 > 0, m_2 - d_2 < 0$, то в первой четверти две особые точки – седло и устойчивый узел, если

$$b < (m_1 - h - d_1)x^* - c_1x^{*2} + \frac{d_1d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + d_1\sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*},$$

одна особая точка при

$$b = (m_1 - h - d_1)x^* - c_1x^{*2} + \frac{d_1d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + d_1\sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*},$$

нет особых точек, если

$$b > (m_1 - h - d_1)x^* - c_1x^{*2} + \frac{d_1d_2(m_2 - d_2)}{2c_2} + d_1\sqrt{\frac{d_2^2(m_2 - d_2)^2}{4c_2^2} + \frac{d_2}{c_2}x^*}.$$

3. Если $m_1 - h - d_1 < 0, m_2 - d_2 > 0$, то имеется одна особая точка – устойчивый узел при $\frac{b}{d_1} \leq \frac{m_2-d_2}{2c_2}$, нет особых точек при $\frac{b}{d_1} > \frac{m_2-d_2}{2c_2}$.

4. При $m_1 - h - d_1 < 0, m_2 - d_2 < 0$ виды особых точек и условия их существования совпадают с условиями п. 2.

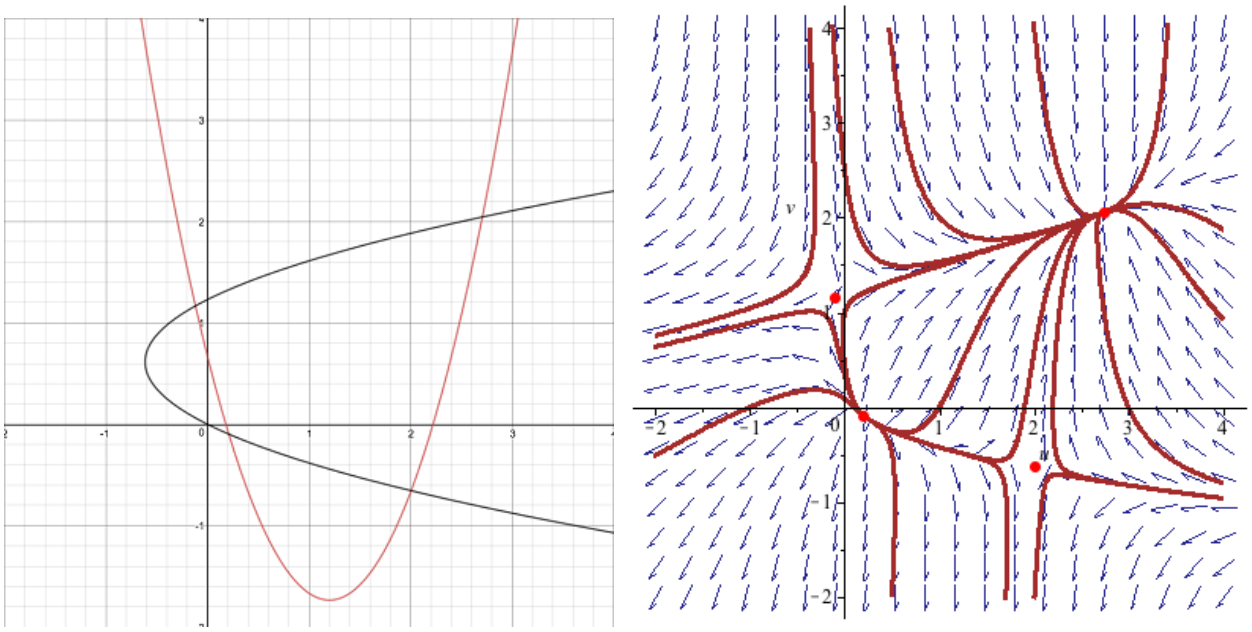


Рис. 1.32. $m_1 = 0.9, m_2 = 1.2, d_1 = 0.15, d_2 = 0.4, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65,$
$h = 0.15, b = 0.1,$ $(2.706, 2.045)$ – устойчивый узел.

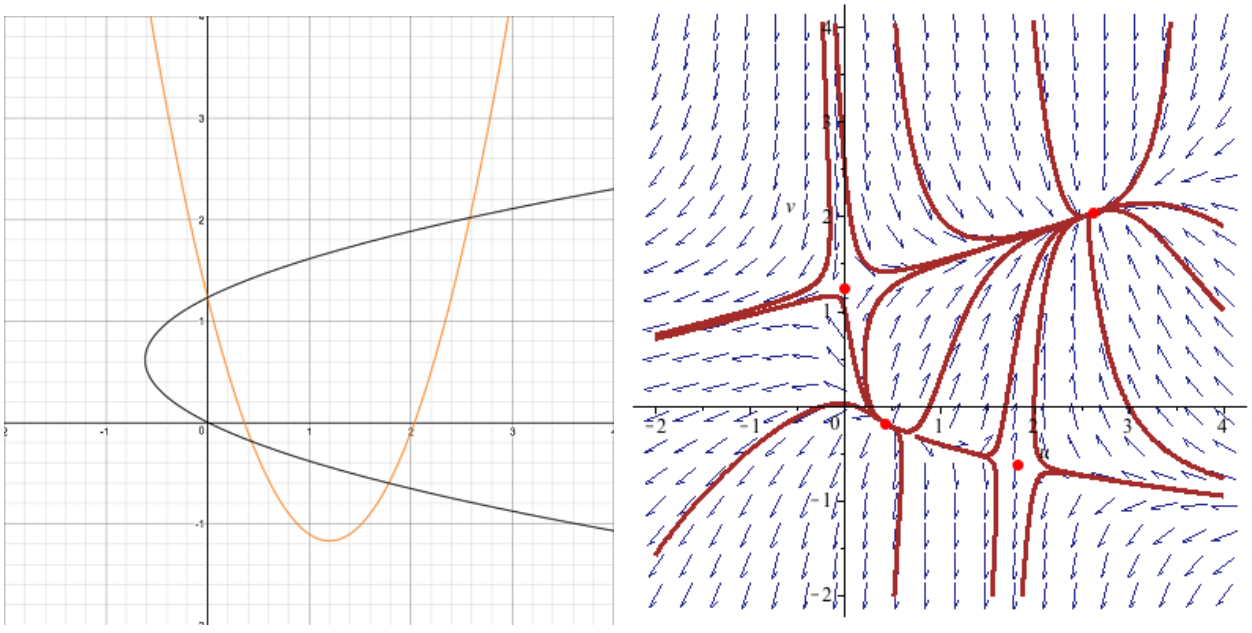


Рис. 1.33. $m_1 = 0.9, m_2 = 1.2, d_1 = 0.15, d_2 = 0.4, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65,$
$h = 0.15, b = 0.18462,$ $(0, 1.231)$ – седло, $(2.583, 2.018)$ – устойчивый узел.

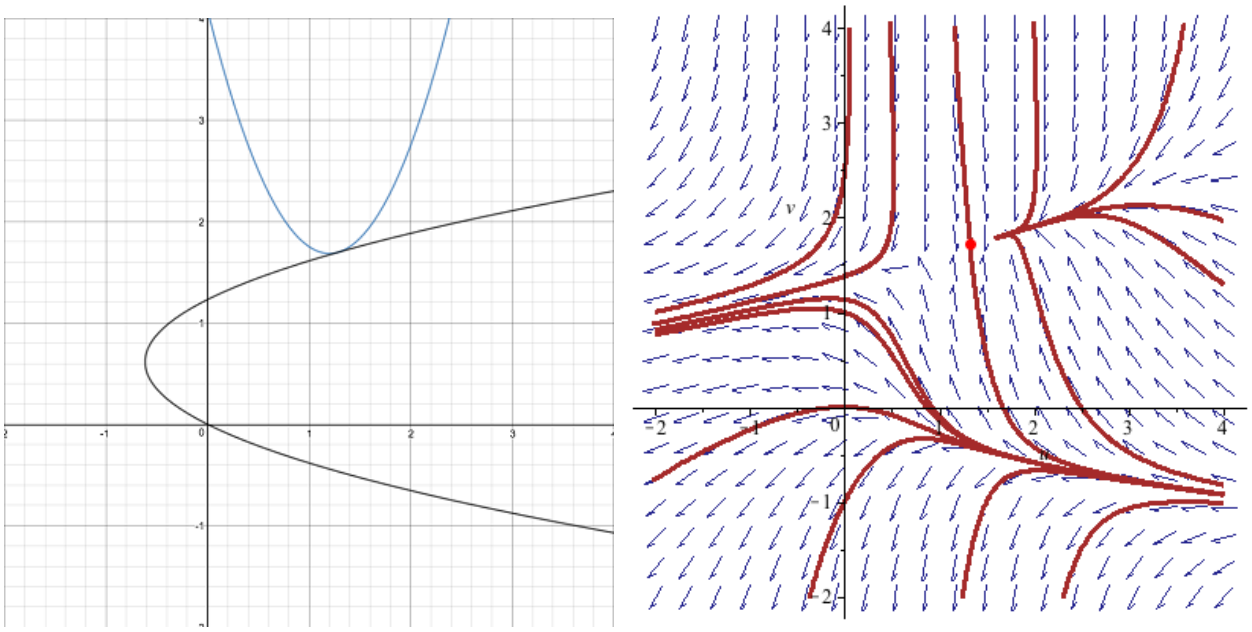


Рис. 1.34. $m_1 = 0.9, m_2 = 1.2, d_1 = 0.15, d_2 = 0.4, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65,$
$h = 0.15, b = 0.612714,$ $(1.287, 1.697)$ – седло-узел.

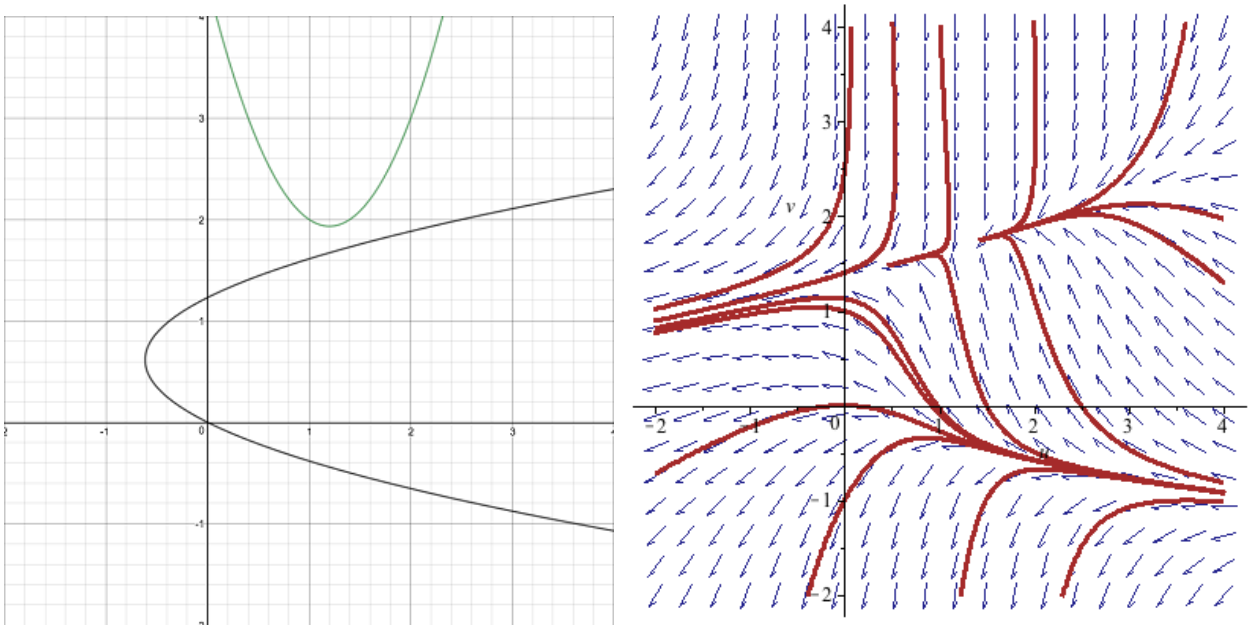


Рис. 1.35. $m_1 = 0.9, m_2 = 1.2, d_1 = 0.15, d_2 = 0.4, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65,$
$h = 0.15, b = 0.65,$ нет особых точек.

Результаты пунктов 1, 2, 4 показывают, что в системе (1.1) существует бифуркация типа "складка".

В случае 6 динамика субпопуляций аналогична случаю 5, лишь рост популяции будет более медленным, а вырождение – более быстрым за счет имеющейся конкуренции за ресурсы и территорию в обеих частях популяции.

1.6. Модель непрерывного пополнения неохраняемой части популяции

Рассмотрим частный случай (1.1), когда члены уравнений системы $d_1(y-x)$ и $d_2(x-y)$ имеют виды d_1y и $-d_2y$, соответственно. Это означает, что происходит непрерывное пополнение неохраняемой субпопуляции за счет субпопуляции на охраняемой территории. Система (1.1) приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (m_1 - h)x + d_1y - c_1x^2 - b, \\ \frac{dy}{dt} = (m_2 - d_2)y - c_2y^2. \end{cases} \tag{1.19}$$

Исследование дискриминанта характеристического уравнения линеаризованной системы (1.19) показывает, что в системе (1.19) нет особых точек типа фокуса и центра. Количество же особых точек может изменяться, при разных значениях коэффициентов системы, от 0 до 4 (рис. 1.36), в отличие от системы (1.1), у которой не более 2 особых точек.

В системе (1.19) не будет особых точек при условии

$$b > \frac{(m_1 - h)^2}{4c_1} + \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2},$$

либо

$$m_1 - h < 0, b > \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}.$$

Предположим, что $m_2 - d_2 > 0$. Условия $m_1 - h \geq 0$, $b = \frac{d_1(m_2-d_2)}{c_2}$ задают одну особую точку $\left(\frac{m_1-h}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – седло-узел.

Введем обозначение $D = \sqrt{(m_1 - h)^2 - 4c_1\frac{d_1(m_2-d_2)}{c_2}}$.

Устойчивый узел будет при

$$\frac{(m_1 - h)^2}{4c_1} < b \leq \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}, \frac{(m_1 - h)^2}{4c_1} < \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}$$

в точке $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$. Частный случай – устойчивый узел при $m_1 < 0$, $b = \frac{d_1(m_2-d_2)}{c_2}$ в точке $\left(0, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$.

Две особые точки – устойчивый узел $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ и седло $\left(\frac{m_1-h-D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ существуют в системе (1.19), если выполняются условия

$$m_1 - h > 0, b \geq \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}, b > \frac{(m_1 - h)^2}{4c_1}.$$

Устойчивый узел $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ и седло-узел $\left(\frac{m_1-h}{2c_1}, 0\right)$ – две особые точки при

$$m_1 - h \geq 0, b = \frac{(m_1 - d_1)^2}{4c_1}, b \leq \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}.$$

Три особые точки существуют при выполнении двух наборов условий:

1. $m_1 - h > 0, b = \frac{(m_1-h)^2}{4c_1}, b \geq \frac{d_1(m_2-d_2)}{c_2}$. Тогда $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – устойчивый узел, $\left(\frac{m_1-h-D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – седло, $\left(\frac{m_1-h}{2c_1}, 0\right)$ – седло-узел.

2. $m_1 - h > 0, b < \frac{(m_1-h)^2}{4c_1}, b < \frac{d_1(m_2-d_2)}{c_2}$. Точки $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – устойчивый узел, $\left(\frac{m_1-h+\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$ – седло, $\left(\frac{m_1-h-\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$ – неустойчивый узел.

Наконец, четыре особые точки имеются в первой четверти при

$$m_1 - h > 0, b < \frac{(m_1 - h)^2}{4c_1}, b \geq \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}.$$

Это точки $\left(\frac{m_1-h+\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$ – седло, $\left(\frac{m_1-h-\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$ – неустойчивый узел, $\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – устойчивый узел, $\left(\frac{m_1-h-D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ – седло (рис. 1.36 - 1.40).

Следовательно, в системе (1.19) могут быть особые точки четырех типов: устойчивый и неустойчивый узлы, седло и седло-узел.

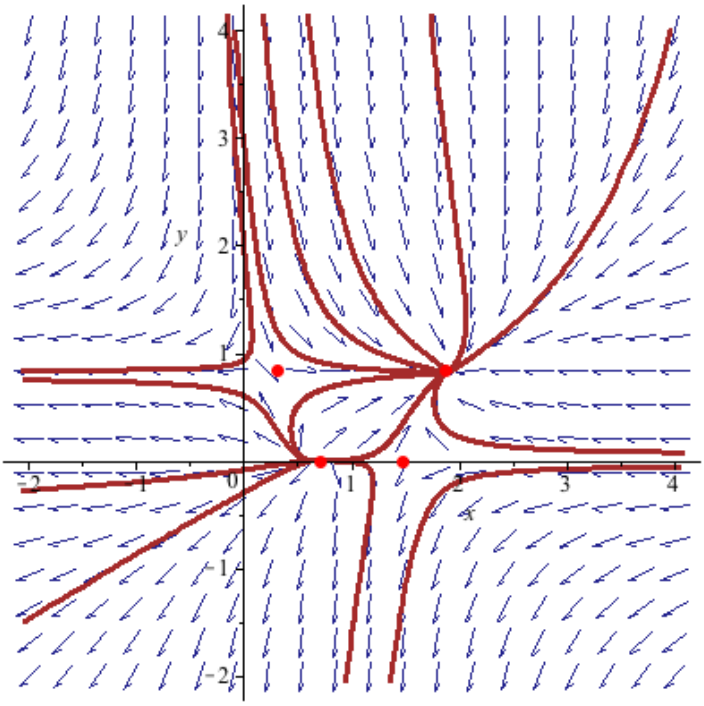


Рис. 1.36. $m_1 = 3, m_2 = 3, d_1 = 0.8, d_2 = 1.2, c_1 = 1.2, c_2 = 2.2, h = 0.5,$
$b = 1.1,\ (0.631, 0)$ – неустойчивый узел, $(1.452, 0)$ – седло, $(0.197, 0.818)$ – седло,
$(1.887, 0.818)$ – устойчивый узел.

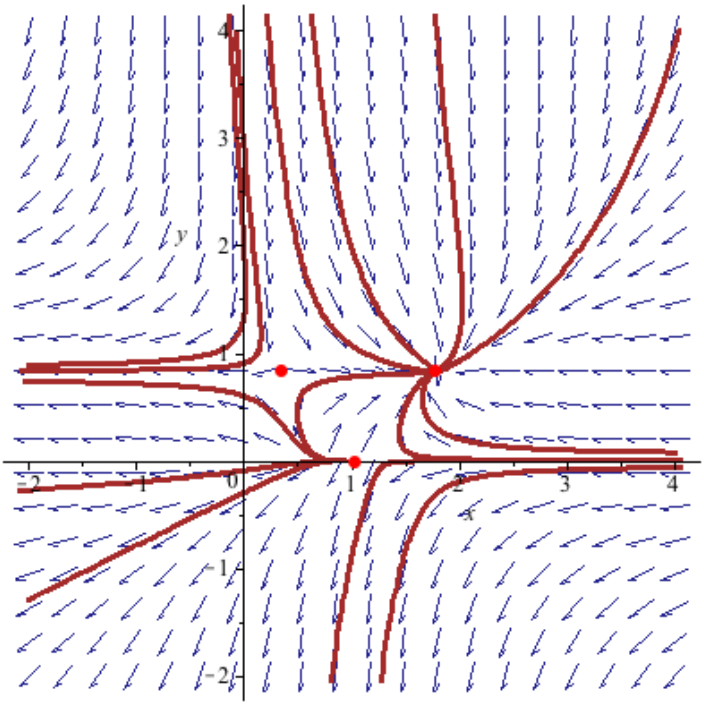


Рис. 1.37. $m_1 = 3, m_2 = 3, d_1 = 0.8, d_2 = 1.2, c_1 = 1.2, c_2 = 2.2, h = 0.5,$
$b = 1.3021,\ (1.042, 0)$ – седло-узел, $(0.303, 0.818)$ – седло, $(1.78, 0.818)$ – устойчивый узел.

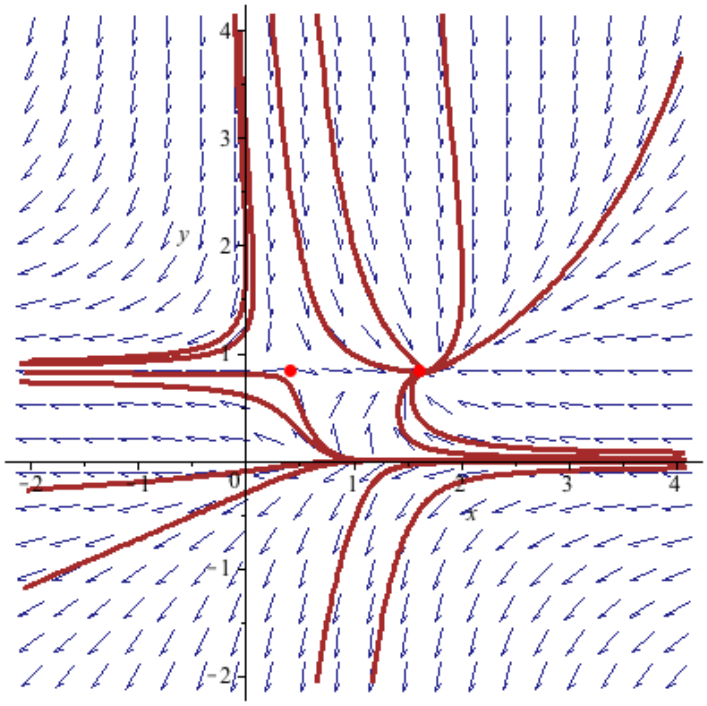


Рис. 1.38. $m_1 = 3, m_2 = 3, d_1 = 0.8, d_2 = 1.2, c_1 = 1.2, c_2 = 2.2, h = 0.5,$
$b = 1.5,\ (0.425, 0.818)$ – седло, $(1.659, 0.818)$ – устойчивый узел.

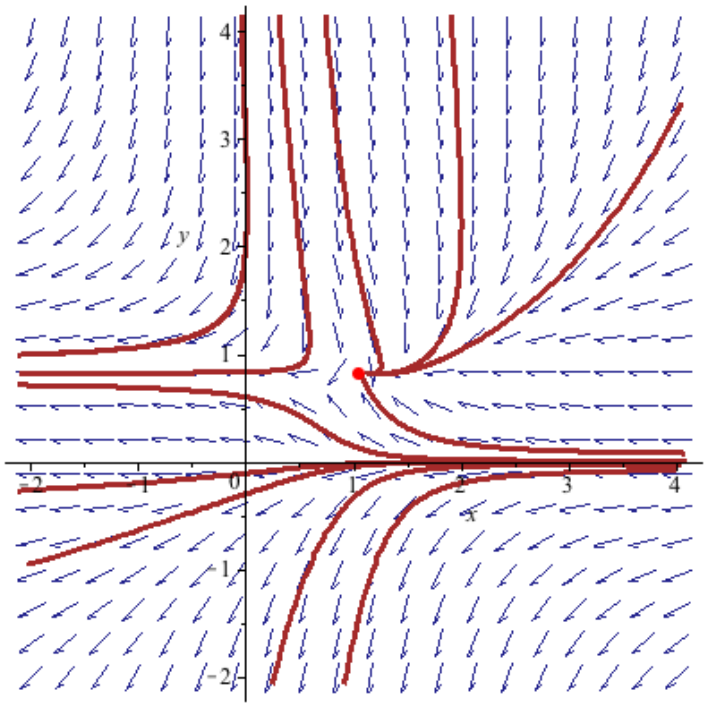


Рис. 1.39. $m_1 = 3, m_2 = 3, d_1 = 0.8, d_2 = 1.2, c_1 = 1.2, c_2 = 2.2, h = 0.5,$
$b = 1.9567,\ M(1.042, 0.818)$ – седло-узел.

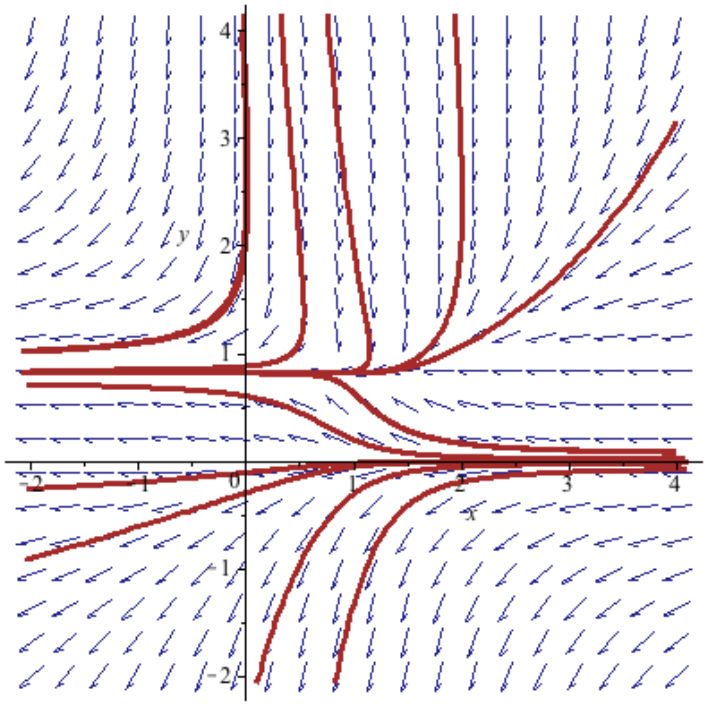


Рис. 1.40. $m_1 = 3, m_2 = 3, d_1 = 0.8, d_2 = 1.2, c_1 = 1.2, c_2 = 2.2, h = 0.5,$ $b = 2.1$, нет особых точек.

Пронумеруем особые точки следующим образом: $M_1\left(\frac{m_1-h+\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$, $M_2\left(\frac{m_1-h-\sqrt{m_1^2-4c_1b}}{2c_1}, 0\right)$, $M_3\left(\frac{m_1-h+D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$, $M_4\left(\frac{m_1-h-D}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$. Точка M_1 – седло, точка M_2 – неустойчивый узел, точка M_3 – устойчивый узел, точка M_4 – седло.

Точки $K\left(\frac{m_1-h}{2c_1}, 0\right)$, $L\left(\frac{m_1-h}{2c_1}, \frac{m_2-d_2}{c_2}\right)$ получаются в предельных случаях, когда точки M_1, M_2, M_3, M_4 стягиваются в одну точку – седло-узел, причем сохраняются свойства устойчивости или неустойчивости узлов (рис. 1.37, 1.39).

Таким образом, в системе имеется бифуркационный параметр

$$b = \frac{(m_1 - h)^2}{4c_1} + \frac{d_1(m_2 - d_2)}{c_2}.$$

Другие условия на параметры системы налагаются из-за условия нахождения особых точек в первой четверти фазовой плоскости.

При $m_1 - h < 0$ может существовать только одна особая точка – устойчивый узел, или особых точек вообще не будет. Таким образом, при пополнении вырождающейся популяции имеется только два варианта её развития во времени.

Если же $m_2 - d_2 < 0$, то в системе (1.19) могут существовать две особые точки – устойчивый узел и седло при $b < \frac{(m_1-h)^2}{4c_1}$. Если $b = \frac{(m_1-h)^2}{4c_1}$, то в точке K – седло-узел при выполнении условия $m_2 - d_2 = 0$.

1.7. Эколого-экономическая модель добычи популяции при наличии охраняемой территории

В данном параграфе рассматривается экономический аспект создания охраняемой территории с сохранением добычи популяции на неохраняемой части ее ареала и возможностью существования миграции особей между охраняемой и остальной частями территории.

1.7.1. Иерархическая игра $n+1$-го агента

Пусть центр, управляющий регионом, обладает величиной m некоторого ресурса, подвергаемого добыче. Центр распределяет эту величину между n потребителями на основе байесовского подхода. Предположим, что случайное событие A заключается в полном освоении ресурса m, H_i – случайные события (гипотезы) освоения ресурса i-тым пользователем, $i \in I$, $i = 1, 2, ..., n$, p_i – вероятности гипотез, $\sum\limits_{i=1}^{n} p_i = 1$, $p(A|H_i)$ – условные вероятности освоения ресурса i-тым пользователем. При условии осуществления случайного события A пересчитанные вероятности гипотез

$$p(H_i|A) = \frac{p_i p(A|H_i)}{\sum\limits_{j=1}^{n} p_j p(A|H_i)}.$$

Центр распределяет ресурс между n потребителями в виде величин m_i в порядке уменьшения полученных вероятностей, причем $m = \sum_{i=1}^{n} m_i$.

Далее задача формулируется как неантагонистическая иерархическая игра $n+1$-го агента – управляющего центра и n пользователей природными ресурсами. Цели игроков заключаются в выработке оптимальных стратегий для получения максимального выигрыша. Стратегией центра является выбор оптимальной доли s заповедной территории, стратегией пользователя – выбор оптимальной доли добычи h_i, $h = \sum_{i=1}^{n} h_i$ с учетом поведения центра. Функцию выигрыша центра обозначим $K_0(s, h_1, h_2, ..., h_n)$, функцию выигрыша i-того пользователя – $K_i(s, h_i)$. В функциях рассматриваются экономические факторы создания охраняемой территории при наличии экологических ограничений. Экологические ограничения заключаются в введении центром норм добычи на неохраняемой части ареала. Центр назначает штрафы за превышение нормы добычи.

В качестве принципа оптимальности можно выбрать равновесие по Нэшу, заключающееся в том, что ни один из игроков не может получить выгоду при одностороннем изменении своей стратегии.

Набор стратегий (s^*, h_i^*) называется *ситуацией равновесия по Нэшу* [71, 79] в иерархической игре, если для любых стратегий s и h_i из соответствующих множеств стратегий имеют место неравенства

$$K_0(s^*, h_1^*, h_2^*, ..., h_n^*) \geq K_0(s, h_1^*, h_2^*, ..., h_n^*),$$

$$K_i(s^*, h_1^*, h_2^*, ..., h_i^*, ..., h_n^*) \geq K_i(s^*, h_1^*, h_2^*, ..., h_i, ..., h_n^*), i \in I.$$

Пусть I_1 – множество индексов, приписываемых потребителям, величина добычи которых превосходит выделенные им ресурсы.

Построим функции выигрыша каждого из агентов. Выигрыш управляющего центра имеет вид:

$$K_0(s,h_1,h_2,...,h_n)=\begin{cases} l_1(1-s)-l_2s-l_3b+\frac{\lambda s}{1-s}\sum\limits_{i\in I_1}(h_ix(t_0)-m_i), \\ \sum\limits_{i\in I_1}h_ix(t_0)>m, \\ l_1(1-s)-l_2s-l_3b, \sum\limits_{i\in I_1}h_ix(t_0)<m, \end{cases} \tag{1.20}$$

где s – доля заповедной части ареала, $h_ix(t_0)$ – величина плановой добычи i-того потребителя в момент t_0, b – величина нелимитированной добычи популяции, l_1 – общие затраты агентов второго уровня на использование неохраняемой территории, $l_1=\sum\limits_{i=1}^{n}l_{1i}$, l_2 – затраты центра на содержание охраняемой территории, m_i – величина ресурса, выделенного i-тому потребителю, λ – ставка штрафа за превышение нормы добычи. Величина штрафа зависит от отношения величин охраняемой и неохраняемой частей ареала $\frac{s}{1-s}$.

Выигрыш пользователя описывается функцией

$$K_i(s,h_i)=\begin{cases} h_ix(t_0)(p-qh_ix(t_0))-l_{1i}(1-s)-\frac{\lambda s}{1-s}(h_ix(t_0)-m_i), \\ h_ix(t_0)>m_i, \\ h_ix(t_0)(p-qh_ix(t_0))-l_{1i}(1-s), h_ix(t_0)\leq m_i, \end{cases} \tag{1.21}$$

где p – цена продажи добычи, q – затраты на добычу.

Оптимальные решения находятся из уравнений

$$\frac{\partial K_0}{\partial s}=0, \frac{\partial K_i}{\partial b}=0, i=1,2,...,n.$$

Имеем следующие оптимальные значения s и $h_ix(t_0)$:

$$s^*=1-\sqrt{\frac{\lambda\sum\limits_{i\in I_1}(h_ix(t_0)-m_i)}{l_1+l_2}} \text{ при } \sum_{i\in I_1}h_ix(t_0)>m, \tag{1.22}$$

если

$$\lambda\leq\frac{l_1+l_2}{\sum\limits_{i\in I_1}(h_ix(t_0)-m_i)};$$

$$h_i^* x(t_0) = \begin{cases} \frac{p(1-s)-\lambda s}{2q(1-s)}, p > \frac{\lambda s}{1-s}, \\ 0, p \leq \frac{\lambda s}{1-s} \end{cases} \tag{1.23}$$

при $h_i x(t_0) > m_i$;

$$h_i^* x(t_0) = \frac{p}{2q} \text{ при } h_i x(t_0) \leq m_i.$$

Функция выигрыша центра построена так, что введение охраняемой территории экономически невыгодна центру. Поэтому возрастание суммы превышений норм добычи

$$\sum_{i \in I_1} (h_i x(t_0) - m_i)$$

приводит к уменьшению оптимального значения доли охраняемой территории s^* для увеличения зоны добычи и увеличения нормы m.

Если все пользователи при добыче не превышают назначенную им величину ресурса, то у центра нет оптимальной стратегии выбора доли охраняемой части ареала. Величина же оптимальной добычи зависит от цены продажи добычи. Если цена продажи добычи p не превышает величины $\frac{\lambda s}{1-s}$, то промысел убыточен.

1.7.2. Случайная величина добычи популяции

Значение функции добычи $w(x(t_0)) = hx(t_0) + b$, в момент времени t_0 в этом параграфе будем считать случайной величиной. При этом полагаем, что доли плановой добычи h_i, $i \in I$, распределены по нормальному закону и независимы, тогда их сумма $h = \sum_{i=1}^{n} h_i$ распределена по нормальному закону с математическим ожиданием $\bar{h}$ и дисперсией σ^2, а случайная величина $hx(t_0)$ – по нормальному закону $N(\bar{h}x(t_0), \sigma^2 x^2(t_0))$ [64]. Случайную величину b считаем распределенной равномерно на отрезке $[r_1, r_2]$. Тогда плотность распределения случайной величины $w(x(t_0))$ получаем сверткой равномерного и нормального законов (рис.1.41):

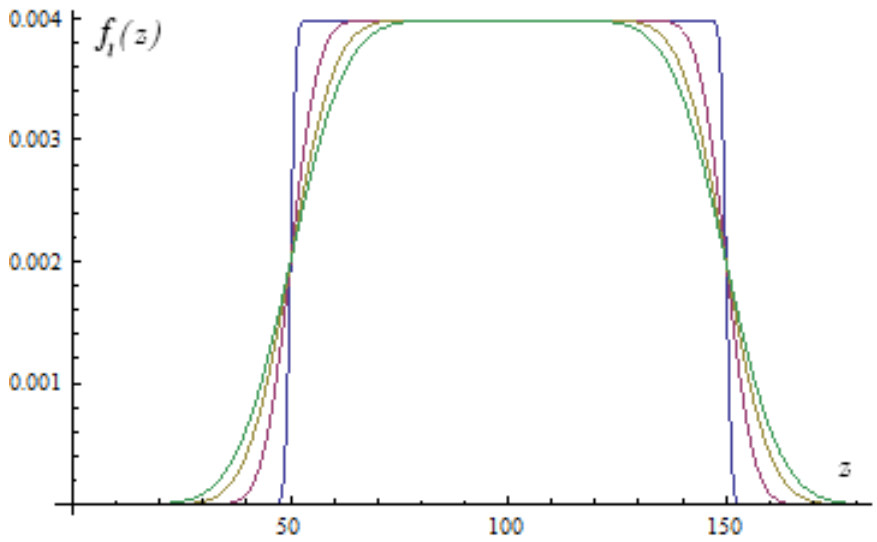


Рис. 1.41. Плотность распределения случайной величины функции, описывающей промысел.

$$f_1(z) = \frac{1}{r_2 - r_1}\left[\Phi\left(\frac{\bar{h} + r_2 - z}{\sigma x(t_0)}\right) - \Phi\left(\frac{\bar{h} + r_1 - z}{\sigma x(t_0)}\right)\right]. \qquad (1.24)$$

Здесь $\Phi(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}}\int\limits_0^z e^{-\frac{x^2}{2}}dx$ – функция Лапласа.

Найдем плотности распределения функций выигрыша $K_0(s, h_1, h_2, ..., h_n)$ и $K_i(s, h_i)$. Плотность распределения функции выигрыша центра представляет собой распределение разности нормальной и равномерно распределенных случайных величин:

$$f_2(z) = \frac{1}{l_3(r_2 - r_1)}\left[\Phi\left(\frac{\bar{h}}{\sigma} - \frac{(1-s)(z + l_3 r_1 + Q)}{\lambda s \sigma_1 x(t_0)}\right) - \right.$$

$$\left. -\Phi\left(\frac{\bar{h}}{\sigma} + \frac{(1-s)(z + l_3 r_2 + Q)}{\lambda s \sigma_1 x(t_0)}\right)\right]. \qquad (1.25)$$

Здесь $\Phi(z)$ – функция Лапласа, $Q = \frac{\lambda s m_1}{1-s} - l_1(1-s) + l_2 s$, $\bar{h}$ и σ^2 – математическое ожидание и дисперсия нормальной случайной величины $h = \sum\limits_{i \in I_1} h_i$, $m_1 = \sum\limits_{i \in I_1} m_i$. Форма кривой распределения $f_2(z)$ аналогична форме кривой распределения $f_1(z)$, приведенной на рис. 1.41.

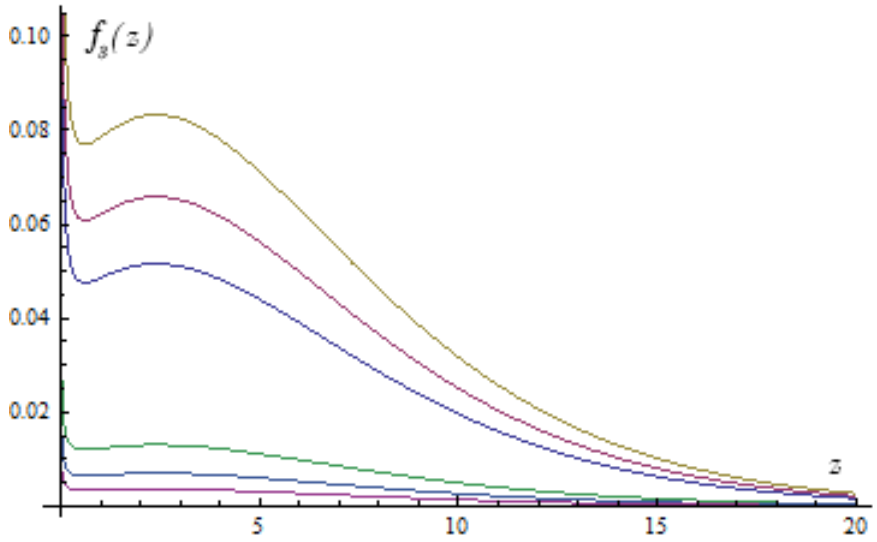


Рис. 1.42. Плотность распределения функции выигрыша игрока второго уровня.

Если добыча ни одного из пользователей не превышает выделенной нормы ресурса, то функция выигрыша центра имеет равномерное распределение на отрезке $[Q_1 - l_3 r_1, Q_1 - l_3 r_2]$, $Q_1 = l_1(1-s) - l_2 s$.

Плотность распределения функции выигрыша $K_i(s, h_i)$ имеет вид плотности распределения линейной функции от квадрата нормальной случайной величины (рис. 1.42):

$$f_3(z) = \frac{1}{2\sqrt{2\pi q(L-z)}} \exp\left\{-\frac{L - z + qA^2}{2qC^2}\right\} \operatorname{ch} \frac{A\sqrt{L-z}}{\sqrt{q}C^2}, L - z > 0. \quad (1.26)$$

В формуле (1.26) при $h_i x(t_0) > m_i$

$$A = \bar{h}_i x(t_0) - \frac{1}{2q}\left(p - \frac{\lambda}{1-s}\right), C = x(t_0)\sigma_i,$$

$$L = -l_1(1-s) + \frac{1}{4q}\left(p - \frac{\lambda s}{1-s}\right)^2 + \frac{\lambda s m_i}{1-s};$$

при $h_i x(t_0) \le m_i$

$$A = \bar{h}_i x(t_0) - \frac{p}{2q}, C = x(t_0)\sigma_i, L = -l_1(1-s) + \frac{p^2}{4q}.$$

Здесь $\bar{h}_i$ – математическое ожидание, σ_i^2 – дисперсия нормально распределенной случайной величины h_i.

1.8. Выводы

В главе рассмотрена система (1.1), ее частные случаи, в том числе (1.19), описывающие охраняемую и непрерывно пополняемую популяции. По результатам исследования можно сделать следующие выводы.

1. В системе (1.1) имеется не более двух особых точек, в системе (1.19) – до четырех. В обеих системах существуют особые точки типа узел (устойчивый и неустойчивый), седло и седло-узел. В системах отсутствуют особые точки типа фокус и центр.
2. Найдены бифуркационные значения параметра b в системах (1.1), (1.3), (1.14), (1.19). Здесь две особые точки – седло и устойчивый узел стягиваются в седло-узел. При дальнейшем возрастании b особые точки на фазовых портретах исчезают, что означает вырождение одной или обеих частей популяции. Бифуркация в системе (1.3) возникает только при отрицательном обобщенном коэффициенте прироста m_1-d_1-h (с учетом обмена между различными частями ареала и плановой добычи) популяции на неохраняемой части ареала. Бифуркация в системе (1.14) возникает при отрицательном обобщенном коэффициенте прироста охраняемой популяции $m_2 - d_2$ (с учетом обмена между различными частями ареала). Бифуркация в системе (1.1) может возникать при положительном обобщенном коэффициенте прироста $m_1 - d_1 - h$ и любом знаке $m_2 - d_2$, а также при $m_1 - d_1 - h < 0$, $m_2 - d_2 < 0$.
3. В качестве бифурационного параметра может выступать и коэффициент h. Это следует из формул (1.11), (1.17). Таким образом, интенсивная плановая добыча при наличии нелимитированного промысла может приводить к вырождению популяции.
4. В системе (1.19) возникает слияние двух неустойчивых особых точек (рис. 1.36, 1.37), а затем происходит полное их исчезновение.

Глава 2. Распределенная модель динамики охраняемой популяции на билокальном ареале с учетом перекрестной диффузии

В главе построена и исследована модель популяционной динамики, представляющая собой систему нелинейных параболических уравнений. Особенностью рассматриваемой модели являются виды функций естественного прироста, предложенные в предыдущей главе. С помощью модели анализируется распространение охраняемой популяции на билокальном ареале с учетом миграционных потоков, зависящих от неравномерности распределения частей популяциии. Основным методом при изучении свойств математической модели является вычислительный эксперимент. Задача рассматривается в одномерной пространственной постановке. Расчеты проводились при помощи комплекса программ, созданных в среде Python.

2.1. Введение

Естественной средой обитания популяций являются ограниченные территории с различными характеристиками в разных их частях. Возникает необходимость учета перемещения и пространственного распределения особей между разными частями ареала. Для описания эволюции биологических видов при неравномерном распределении популяции на ареале применяется аппарат дифференциальных уравнений в частных производных [51, 57, 74, 94, 156]. В этом случае параболический дифференциальный оператор отражает наличие в системе процессов диффузионного переноса, а правые части точечных моделей являются возмущающими функциями [13, 89].

Модели динамики популяции с одной пространственной переменной строятся, когда размерности ареала по ширине и длине сильно отличаются.

В природе примерами протяженных в одном направлении ареалов могут служить реки, их прибрежные зоны, хребты, ущелья и т.п. Возрастание антропогенного воздействия на природную среду может привести к разделению ареала обитания популяции на части экологическими барьерами – трубопроводами, линиями электропередач, дорогами, границами охраняемых территорий.

Модели взаимодействия частей охраняемой популяции на билокальном ареале, описываемые уравнением диффузии, ранее не исследовались.

2.2. Постановка задачи

Пусть линейный ареал популяции разбивается под влиянием некоторых условий на две части. В математической модели такой ареал можно представить в виде отрезка прямой. В этом случае модель с одной пространственной переменной $x \in \Omega = [0, l]$ имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\left(\varepsilon_1(u,v)\frac{\partial u}{\partial x}\right) - p_1\frac{\partial}{\partial x}\left(u\frac{\partial v}{\partial x}\right) + f_1(u,v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\left(\varepsilon_2(u,v)\frac{\partial v}{\partial x}\right) - p_2\frac{\partial}{\partial x}\left(v\frac{\partial u}{\partial x}\right) + f_2(u,v). \end{cases} \tag{2.1}$$

Здесь $u(x,t)$ и $v(x,t)$ – плотности популяции, разделенной на две части – неохраняемую и охраняемую, соответственно. Миграционные потоки описываются слагаемыми $\varepsilon_1(u,v)$, $\varepsilon_2(u,v)$ и p_1, p_2. Диффузионные коэффициенты $\varepsilon_1(u,v)$ и $\varepsilon_2(u,v)$ являются положительными коэффициентами, зависящими от плотностей популяции [13]:

$$\varepsilon_i(u,v) = \alpha_{i1} + \alpha_{i2}q(u,v), i = 1,2. \tag{2.2}$$

Здесь $\alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{21}, \alpha_{22}$ даются матрицами второго порядка с неотрицательными элементами, случай линейной диффузии получается при нулевых α_{12}, α_{22}. Функция $q(u,v)$ описывает конкурентное взаимодействие разных частей популяции за ресурс. В качестве $q(u,v)$ для близкородственных популяций берется функция $q = uv$ [19].

Конкуренция за ресурс увеличивает рассеивание особей по ареалу [19]. Это также связано с эффектом Олли, согласно которому, скопление особей усиливает конкуренцию между ними за ресурсы и жизненное пространство, хотя и приводит к повышению способности группы в целом к выживанию.

Отсюда вытекает, что для развития популяции лимитирующими факторами являются как «перенаселение», так и «недоселенность» [13].

Учет миграции одной части популяции, вызванной неравномерностью распределения другой части, описывается слагаемыми с параметрами p_1 и p_2. В системе (2.1) параметры, определяющие диффузию и направленную миграцию, являются скалярными величинами.

Естественный прирост плотности популяций определяется функциями f_1 и f_2, введенными в первой главе:

$$\begin{aligned} f_1(u,v) &= m_1 u + d_1(v-u) - c_1 u^2 - h_1 u - b_1, \\ f_2(u,v) &= m_2 v + d_2(u-v) - c_2 v^2. \end{aligned} \tag{2.3}$$

Здесь m_1 и m_2 – коэффициенты прироста популяции вне охраняемой территории и внутри ее; c_1, c_2 – коэффициенты конкуренции внутри популяции на охраняемой территории и вне ее; d_1 и d_2 – коэффициенты обмена особями между охраняемой территорией и остальной частью ареала популяции.

В первой главе слагаемое $h_1 u$ интерпретируется как величина плановой добычи популяции, а слагаемое b_1 – как величина нелимитированной добычи. Коэффициенты m_1 и m_2 – произвольного знака или нули, все остальные коэффициенты неотрицательны.

Начальные условия для одномерной задачи записываются следующим образом:

$$u(x,0) = u^0(x), \quad v(x,0) = v^0(x). \tag{2.4}$$

Без ограничений общности выберем

$$u^0(x) = (x-l_1)(l_2-x), \quad v^0(x) = (x-l_3)(l_4-x),$$

где $l_1, l_2, l_3, l_4 \in [0, l]$.

На границах ареала записываются условия Дирихле:

$$u(0,t) = u(l,t) = 0, \quad v(0,t) = v(l,t) = 0. \tag{2.5}$$

Основной задачей в данной главе является исследование динамики решений системы (2.1) при различных начальных распределениях частей популяции и различных значениях параметров системы. При численных расчетах значения параметров системы выбирались с учетом условия параболичности системы [62, 63].

2.3. Численное решение

Численное решение нелинейных дифференциальных уравнений при заданных граничных условиях можно строить с использованием вариационных или сеточных методов. При этом используются различные методы аппроксимации непрерывной сеточной функции и дискретизация дифференциальных операторов с последующим сведением решения краевой задачи для дифференциальных уравнений к решению системы нелинейных уравнений [88, 90, 91].

Для приближенного решения задачи (2.1-2.5) проводится стандартная аппроксимация по времени и пространству [24]. На отрезке $\Omega = [0, l]$ вводится равномерная сетка $\Omega_h = \{x_i = ih, i = 0, ..., n1, h = l/n1\}$.

По времени $t \in [0, T]$ вводится равномерная сетка $\omega_\tau = \{t_j = j\tau, j = 0, ..., n2, \tau = T/n2\}$ с шагом $\tau = const$. В узлах сетки (x_i, t_j) функции $u(x,t)$ и $v(x,t)$ аппроксимируем сеточными функциями:

$$\begin{aligned} y(x_i, t_j) &= y_i^j, \quad i = 0, ..., n1, \quad j = 0, ..., n2, \\ v(x_i, t_j) &= v_i^j, \quad i = 0, ..., n1, \quad j = 0, ..., n2. \end{aligned} \tag{2.6}$$

Используя устойчивую чисто-неявную двухслойную дискретизацию, приведем уравнения (2.1) с функциями (2.3) к конечно-разностному аналогу:

$$\begin{aligned}
\frac{y_i^{j+1}-y_i^j}{\tau} &= \frac{1}{h}\left[\varepsilon_1(y,v)_{i+1/2}\frac{y_{i+1}^{j+1}-y_i^{j+1}}{h} - \varepsilon_1(y,v)_{i-1/2}\frac{y_i^{j+1}-y_{i-1}^{j+1}}{h}\right] - \\
&\quad -p_1\frac{1}{h}\left[y_{i+1/2}^j\frac{v_{i+1}^j-v_i^j}{h} - y_{i-1/2}^j\frac{v_i^j-v_{i-1}^j}{h}\right] + f_1(y_i,v_i), \\
\frac{v_i^{j+1}-v_i^j}{\tau} &= \frac{1}{h}\left[\varepsilon_2(y,v)_{i+1/2}\frac{v_{i+1}^{j+1}-v_i^{j+1}}{h} - \varepsilon_2(y,v)_{i-1/2}\frac{v_i^{j+1}-v_{i-1}^{j+1}}{h}\right] - \\
&\quad -p_2\frac{1}{h}\left[v_{i+1/2}^j\frac{y_{i+1}^j-y_i^j}{h} - v_{i-1/2}^j\frac{y_i^j-y_{i-1}^j}{h}\right] + f_2(y_i,v_i).
\end{aligned} \tag{2.7}$$

Краевые и начальные условия запишутся в виде:

$$\begin{aligned}
y_0^j = y_n^i = 0, \quad v_0^j = v_n^j = 0, \\
y_i^0 = u0_i = u(x_i,0), \quad v_i^0 = v0_i = v(x_i,0),
\end{aligned} \tag{2.8}$$

где $u0_i, v0_i$ – начальные функции распределения плотностей частей популяции. Начальные распределения $u(x,0)$, $v(x,0)$ выбирались в форме функций, характеризующих размещение популяций в начальный момент времени в локализованных зонах. Рассматривалась область длины $l = 2$.

Для решения дискретной задачи (2.7)-(2.8) на каждом временном слое использовался метод прогонки [91].

Вычислительный алгоритм реализован в среде программирования Python [23, 92]. Расчеты проводились до выхода на стационарные распределения плотностей.

Для получения начальных и стационарных распределений вычислялись средние плотности частей популяции

$$\overline{u}(t) = \frac{1}{l}\int_0^l u(x,t)\,dx, \overline{v}(t) = \frac{1}{l}\int_0^l v(x,t)\,dx.$$

2.4. Анализ результатов численного решения задачи

Представлены результаты численного исследования распределенной системы, описывающей динамику охраняемой популяции на билокальном одномерном ареале. Анализируется случай нелинейной диффузии с миграционными потоками, зависящими от неравномерности распределения частей популяции по ареалу. Исследуется влияние параметров функций естественного прироста на формирование стационарных распределений.

2.4.1. Диффузионные эффекты миграции

Для анализа влияния коэффициентов диффузии на миграцию в модели (2.1)-(2.3) в случае $p_1 = p_2 = 0$ проводились расчеты при следующих значениях параметров функций f_1 и f_2:

$$\begin{aligned} &m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, d_1 = 0.7, d_2 = 0.5, \\ &c_1 = 0.25, c_2 = 0.65, h_1 = 0.15, b_1 = 0.1. \end{aligned} \tag{2.9}$$

Значения (2.9) соответствуют возникновению бифуркации в системе при некотором малом изменении величины b_1 [25]. Менялись параметры $\alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{21}, \alpha_{22}$. Начальные распределения плотностей частей популяции $u^0(x), v^0(x)$ локализованы с учетом разделения ареала на две части. Отрезок $[0, l]$ полностью содержит весь ареал популяции. Это соответствует нулевым граничным условиям на концах отрезка.

Случай $\alpha_{11} = \alpha_{12} = \alpha_{21} = \alpha_{22} = 0$, $p_1 = p_2 = 0$ описывает отсутствие пространственной миграции, вызванной неравномерностью жизненных условий и приводит систему (2.1) к системе обыкновенных дифференциальных уравнений [25, 26]. В этом случае можно получить характерный фазовый портрет расположения траекторий системы (рис. 2.1).

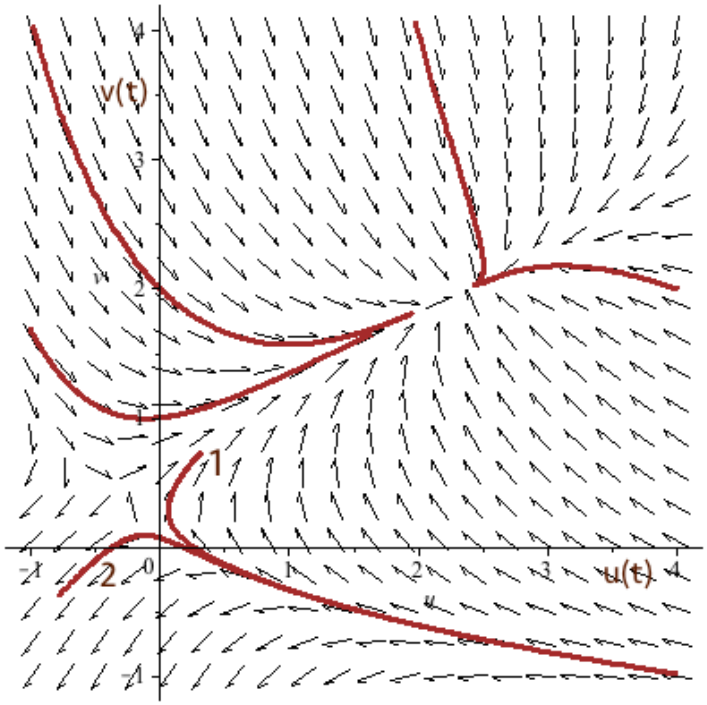
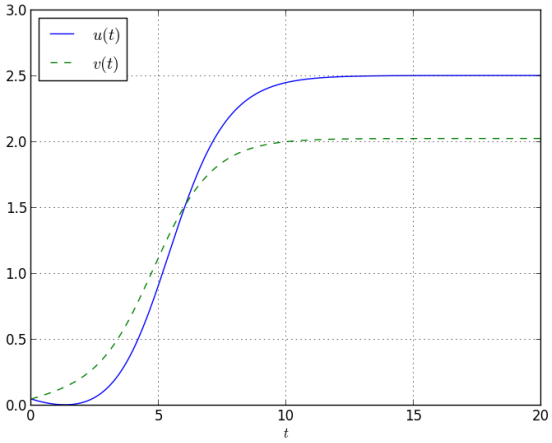


Рис. 2.1. Фазовый портрет расположения траекторий системы ОДУ.

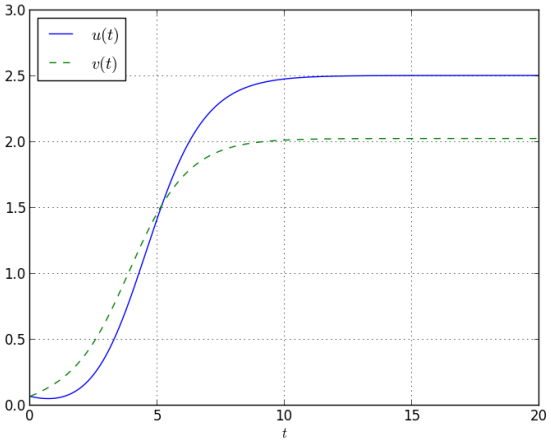
В первой четверти существует одна особая точка – устойчивый узел, другая особая точка – седло находится во второй четверти и влияет на расположение траекторий в первой четверти.

На рис. 2.2 представлены решения задачи (2.1)-(2.3) без учета диффузионных коэффициентов миграции. При этом, функции u и v будут функциями, зависящими только от t. Здесь видно, что при малых значениях начальных данных решение $u(t)$ может убывать вплоть до нуля в самом начале временного отрезка (см. траектории 1, 2 на рис. 2.1 и рис. 2.2а). При увеличении значений начальных данных, решения $u(t)$ и $v(t)$ стабилизируются без отрицательной динамики (рис. 2.2в).

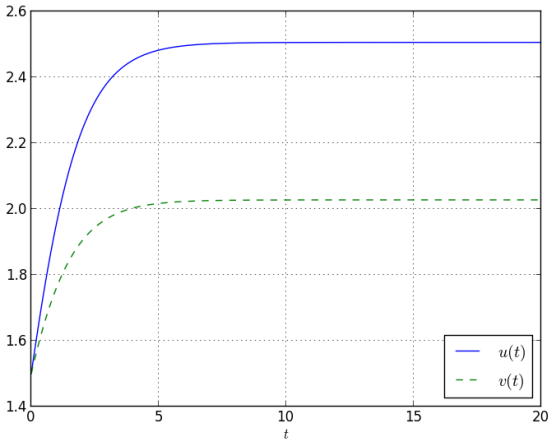
Рассмотрим систему (2.1) с постоянными коэффициентами диффузии $\alpha_{11} = \alpha_{12} = 0.03, \alpha_{21} = \alpha_{22} = 0$. В этом случае, при разных начальных распределениях $u^0(x), v^0(x)$, финальные распределения плотностей популяции выходят на одинаковый уровень стабилизации (рис. 2.3 и рис. 2.4). Это объясняется существованием устойчивого стационарного состояния в системе



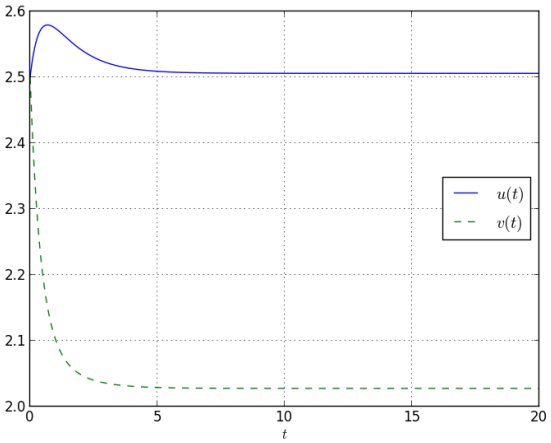
а) $u(t_0) = v(t_0) = 0.05$.



б) $u(t_0) = v(t_0) = 0.0704$.

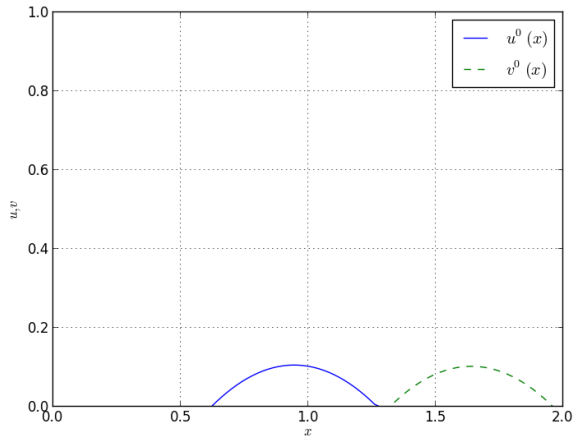


в) $u(t_0) = v(t_0) = 1.5$.

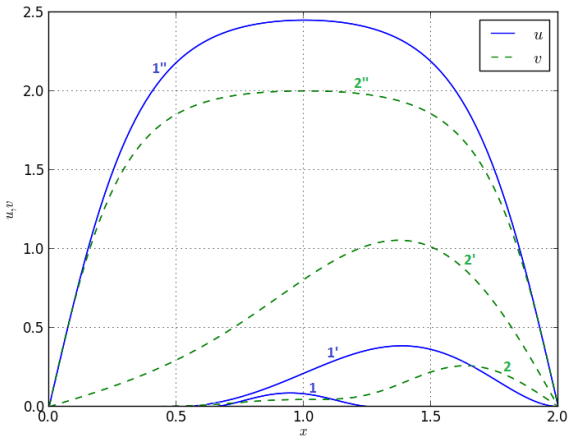


г) $u(t_0) = v(t_0) = 2.5$.

Рис. 2.2. Решения системы ОДУ при различных начальных данных за период $t \in [0, 20]$.

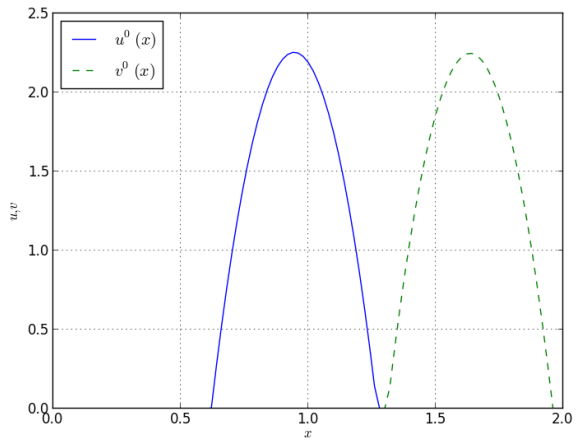


а) $t = 0$.

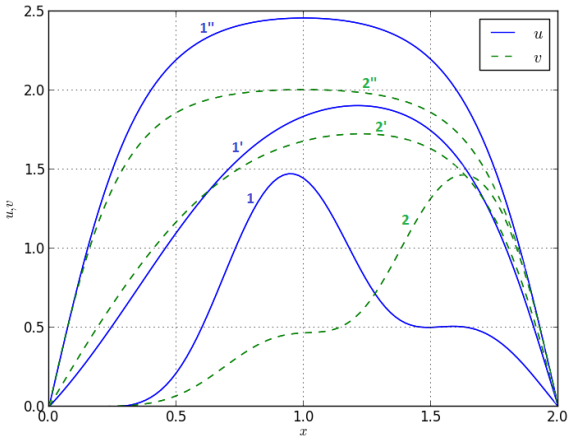


б) $t = 1$ (кривые 1 и 2), $t = 5$ (кривые $1'$ и $2'$), $t = 15$ (кривые $1''$ и $2''$).

Рис. 2.3. Стабилизация финальных распределений, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.0224$.



а) $t = 0$.



б) $t = 0.5$ (кривые 1 и 2), $t = 3$ (кривые $1'$ и $2'$), $t = 15$ (кривые $1''$ и $2''$).

Рис. 2.4. Стабилизация финальных распределений, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

(рис. 2.1). При этом возможны как временное уменьшение величин плотностей, так и последовательное их возрастание в зависимости от начальных распределений плотностей $u^0(x), v^0(x)$ (рис. 2.3а и рис. 2.4а).

На рис. 2.5 приведена динамика средних плотностей популяции $\overline{u}$ и $\overline{v}$ на временном отрезке $t \in [0; 20]$. Здесь видно, что увеличение начальных значений $\overline{u}$ и $\overline{v}$ приводит к более быстрому достижению стационарных величин плотностей (время достижения $t \approx 15, t \approx 11, t \approx 9$ на рис. 2.5а, 2.5б, 2.5в, соответственно).

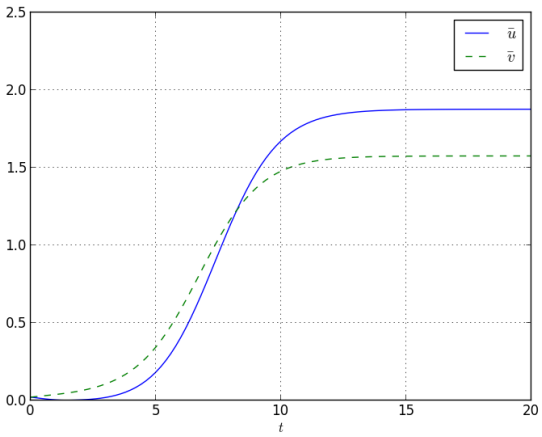
Расчеты показали, что при заданных значениях параметров (2.9) плотность части популяции, испытывающей антропогенное воздействие, стабилизируется выше уровня плотности другой части, находящейся в заповедной части ареала. При выборе начальных значений $\overline{u}$ и $\overline{v}$, больших стационарных значений плотностей, стабилизация происходит путем снижения средних плотностей.

Увеличение коэффициентов α_{11} и α_{21}, приводит к более низкому уровню финального распределения. Этот эффект диффузии проявляется из-за нулевых граничных условий на концах отрезка.

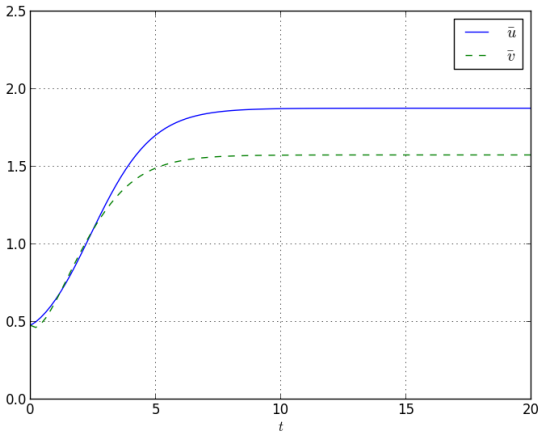
Рассмотрим случай нелинейной диффузии. На рис. 2.6 представлены финальные распределения плотности популяции при ненулевых значениях коэффициентов диффузии $\alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{21}, \alpha_{22}$.

С возрастанием значений α_{12}, α_{22}, распределение становится более равномерным на всем протяжении ареала $\Omega = [0, l]$. Вместе с тем, большие значения диффузионных коэффициентов приводят к снижению уровня финального распределения и ускорению стабилизации плотностей обеих частей популяции.

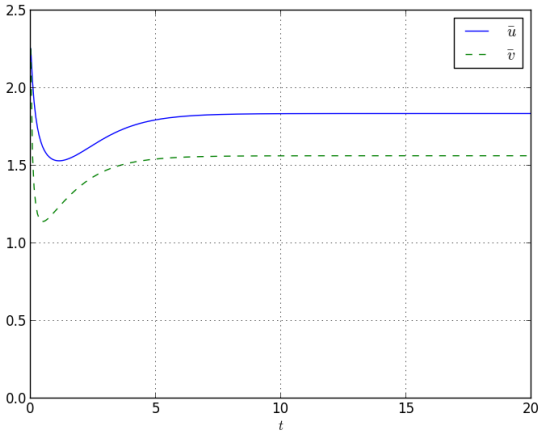
Эксперимент показывает, что при наличии нелинейной диффузии, соответствующей ненулевым значениям α_{12}, α_{22}, финальные распределения плотности обеих частей популяции становятся ближе друг к другу (рис.



а) $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.0224$.

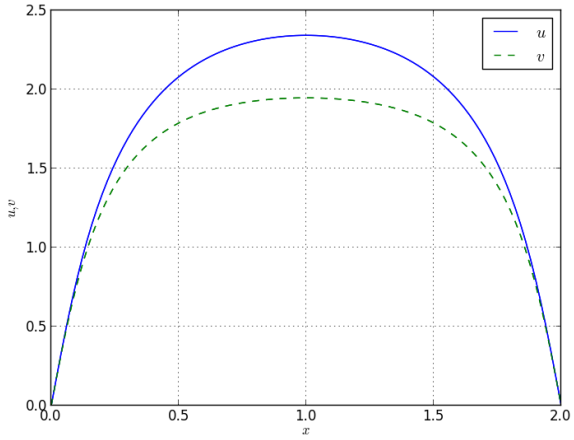


б) $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

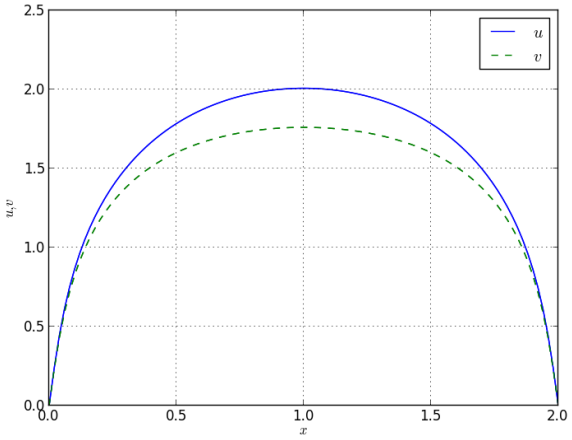


в) $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 2.254$.

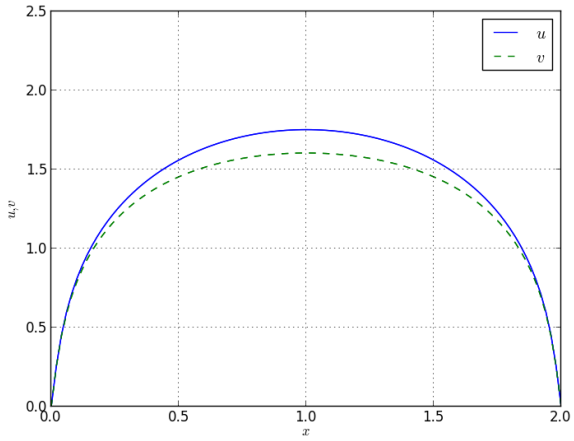
Рис. 2.5. Динамика средних плотностей популяции по ареалу за период $t \in [0; 20]$ в зависимости от разных начальных средних плотностей.



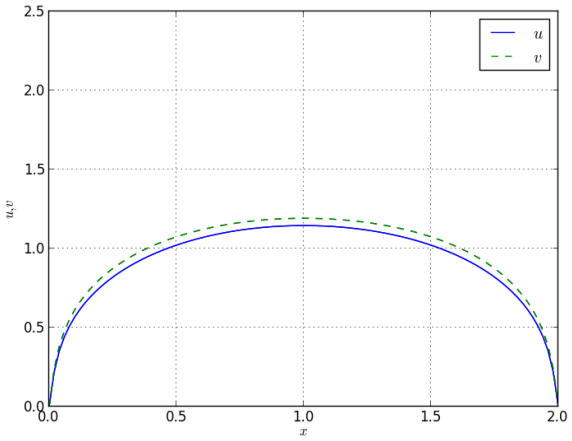
а) $\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.01$.



б) $\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.05$.



в) $\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.1$.



г) $\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.4$.

Рис. 2.6. Финальные распредедения плотностей при $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479, t = 15$.

2.6а - 2.6в). При дальнейшем увеличении α_{12}, α_{22} плотность части популяции, испытывающей антропогенное воздействие, стабилизируется ниже уровня плотности другой части, находящейся в заповедной части ареала (рис. 2.6г).

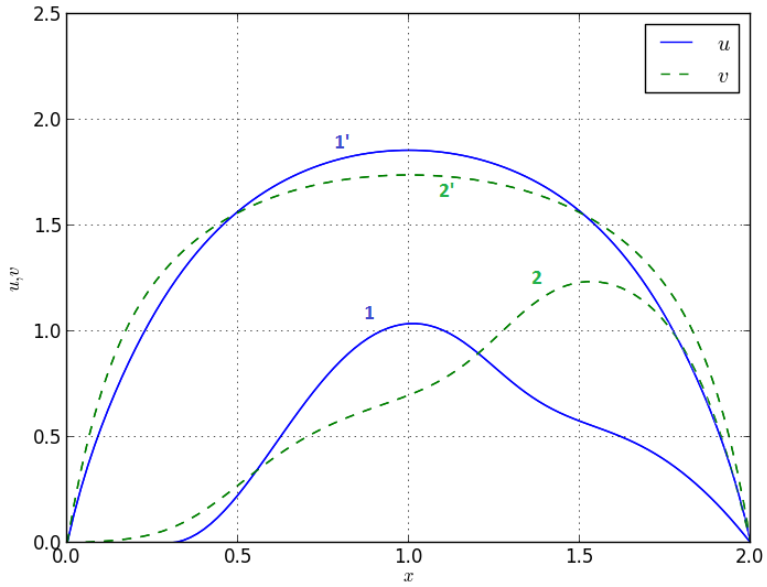
2.4.2. Влияние неоднородности распределения частей популяции

На миграцию одной части популяций может влиять неоднородность распределения другой части популяции. В модели это учитывается кросс-диффузионными параметрами p_1 и p_2 [103, 119, 172]. Под кросс-диффузией понимается перемещение (поток) одного вида особей за счет наличия потока других особей по направлению градиента. Величина кросс-диффузионного коэффициента может быть положительной, отрицательной или равной нулю. Положительный коэффициент кросс-диффузии указывает, что движение особей происходит в направлении низкой концентрации других особей (эффект конкуренции за ресурс), а отрицательный коэффициент кросс-диффузии указывает, что движение одного вида особей происходит в направлении высокой концентрации других видов особей (создание скоплений особей – стай, стад и т.п.).

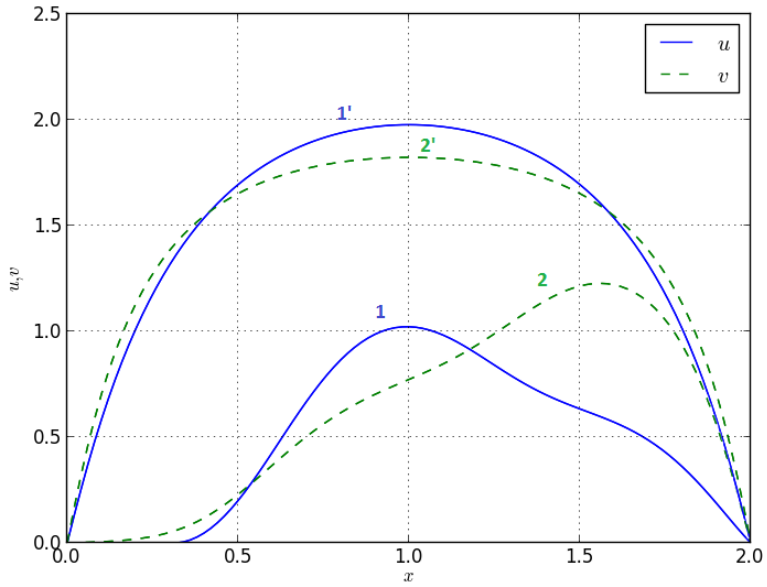
В системе (2.1) p_1 – это коэффициент движения (таксиса) особей популяции u по направлению градиента v, p_2 – это коэффициент движения (таксиса) особей популяции v по направлению градиента u. Фиксируем значения параметров системы:

$$\begin{gathered} \alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.01, \\ m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, d_1 = 0.7, d_2 = 0.5, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65, \\ h_1 = 0.15, b_1 = 0.35. \end{gathered} \tag{2.10}$$

Исследуем систему (2.1) в зависимости от изменения параметров p_1 и p_2.

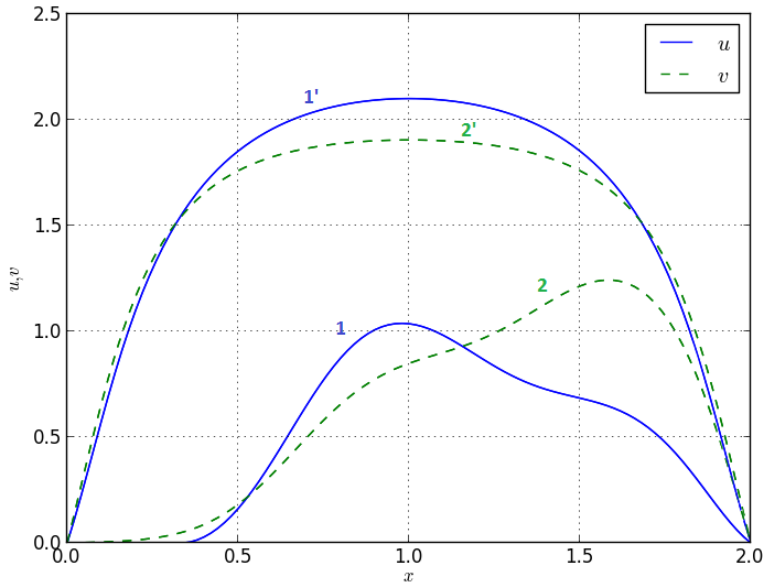


а) $p_1 = p_2 = -0.03$.

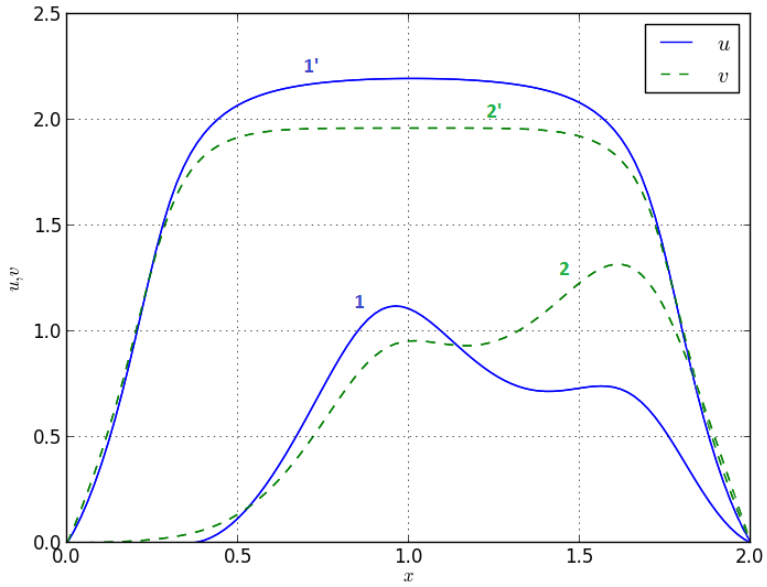


б) $p_1 = p_2 = -0.01$.

Рис. 2.7. Финальные распределения плотностей популяции при различных значениях величин p_1 и p_2, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$, $t = 1$ (кривые 1 и 2), $t = 15$ (кривые $1'$ и $2'$).

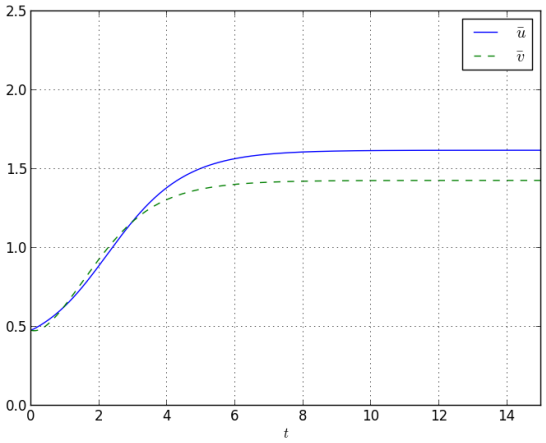


а) $p_1 = p_2 = 0.01$.

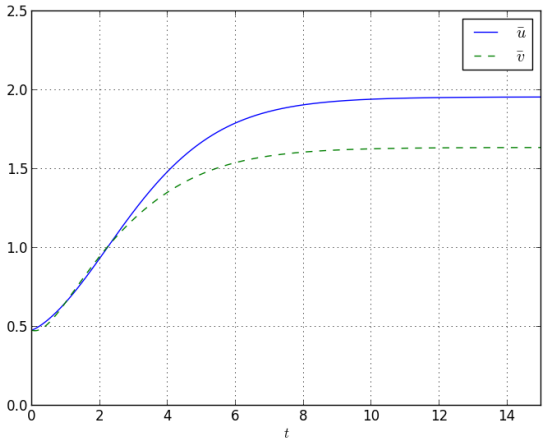


б) $p_1 = p_2 = 0.03$.

Рис. 2.8. Финальные распределения плотностей популяции при различных значениях величин p_1 и p_2, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$, $t = 1$ (кривые 1 и 2), $t = 15$ (кривые $1'$ и $2'$).

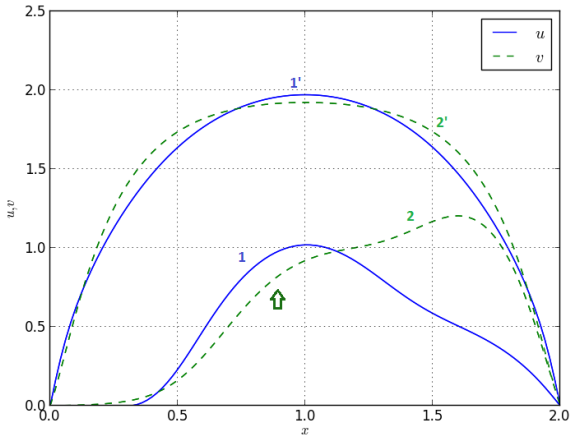


а) $p_1 = p_2 = -0.03$.

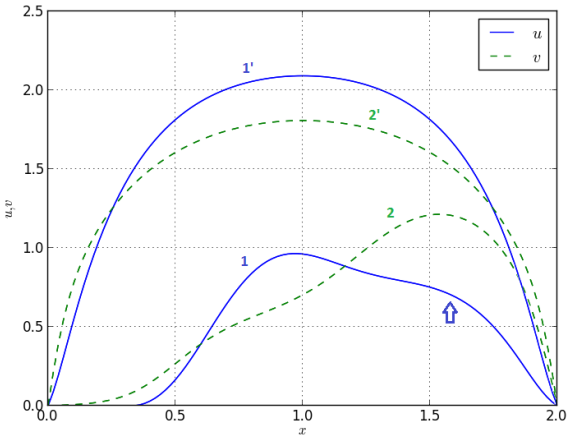


б) $p_1 = p_2 = 0.03$.

Рис. 2.9. Динамика средней плотности частей популяции по ареалу, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479, t \in [0; 15]$.



а) $p_1 = -0.03, p_2 = 0.03$.



б) $p_1 = 0.03, p_2 = -0.03$.

Рис. 2.10. Финальные распределения плотностей популяции при различных значениях величин p_1 и p_2, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479, t = 1$ (кривые 1 и 2), $t = 15$ (кривые $1'$ и $2'$).

На рис. 2.7 и 2.8 представлены финальные распределения плотностей популяции при изменении p_1 и p_2 от -0.03 до 0.03.

Рис. 2.7а и 2.7б соответствуют движению особей одной части популяции в направлении низкой концентрации особей другой части. Рис. 2.8а и 2.8б соответствуют движению особей одной части популяции в направлении высокой концентрации особей другой части.

Изменения p_1 и p_2, не превышающие по абсолютной величине значения 0.03, приводят к незначительному изменению уровня финального распределения плотностей. Динамика средней плотности гладко выходит на стационарный уровень при $p_1 = p_2 = -0.03$ за время $t \approx 9$ и при $p_1 = p_2 = 0.03$ за $t \approx 11$ (рис. 2.9).

Распределения плотностей популяции на рис. 2.10 соответствуют наличию в системе (2.1) кросс-диффузионных коэффициентов с противоположными знаками для u и v. В случае $p_2 > 0$ для v (см. стрелку на рис. 2.10а) и $p_1 > 0$ для u (см. стрелку на рис. 2.10б) движение особей одной части популяции происходит в направлении высокой концентрации другой части.

2.4.3. Анализ миграционных потоков в зависимости от величин обмена и наличия промысла

Рассмотрим эффекты распространения популяции по ареалу в зависимости от знака разностей $m_1 - d_1$, $m_2 - d_2$ и величин параметров b_1, h_1, которые описывают антропогенные воздействия на популяцию. Далее расчеты проводились при следующих значениях параметров:

$$\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.01, p_1 = p_2 = -0.03,$$

$$m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65.$$

Выберем значения параметров d_1 и d_2 так, чтобы выполнялись условия $m_1 - d_1 > 0$, $m_2 - d_2 > 0$. На рис. 2.11 и 2.12 представлены финальные распределения плотностей частей популяции и динамика средних плотностей в зависимости от изменения величины параметра b_1 при $h_1 = 0.15$, $d_1 = 0.7, d_2 = 0.5$.

Величина параметра $b_1 = 0.94$ соответствует возникновению бифуркации в системе обыкновенных дифференциальных уравнений рассмотренных в главе 1. Неохраняемая часть популяции вырождается при $t \approx 3$ (кривые 1" на рис. 2.11 и 2.12). Результаты эксперимента соответствуют естественному смыслу задачи, неконтролируемое антропогенное воздействие отрицательно сказывается на плотности популяции $u(x)$. На рис. 2.13 представлены финальные распределения плотностей частей популяции в зависимости от изменения величины параметра h_1 при $b_1 = 0.15$, $d_1 = 0.7$, $d_2 = 0.5$.

Время выхода на стационарное состояние примерно одинаковое и остается в пределах $t \approx 8 - 9$ (рис. 2.14). Сохранение ненулевых распределений плотностей $u(x)$ и $v(x)$, при возрастании величины параметра h_1, достигается за счет влияния положительных коэффициентов обмена d_1 и d_2.

Численные эксперименты показали, что при изменении величины параметра h_1, средние плотности популяции достигают стационарного состояния равномерно. Изменение величины параметра b_1 приводит к отрицательной динамике средней плотности популяции в начале временного отрезка (рис. 2.12). Тем самым, контролируя нелимитированную добычу, можно эффективно управлять плановой добычей.

Рассмотрим случай, когда $m_1 - d_1 < 0$, $m_2 - d_2 < 0$. На рис. 2.15 представлены финальные распределения плотностей частей популяции в зависимости от изменения величины параметра h_1 при $b_1 = 0.1$, $d_1 = 1.1$, $d_2 = 1.5$.

Здесь увеличение значения параметра до $h_1 = 1.7$ приводит к вырождению обеих частей популяции. Таким образом, при отрицательных значе-

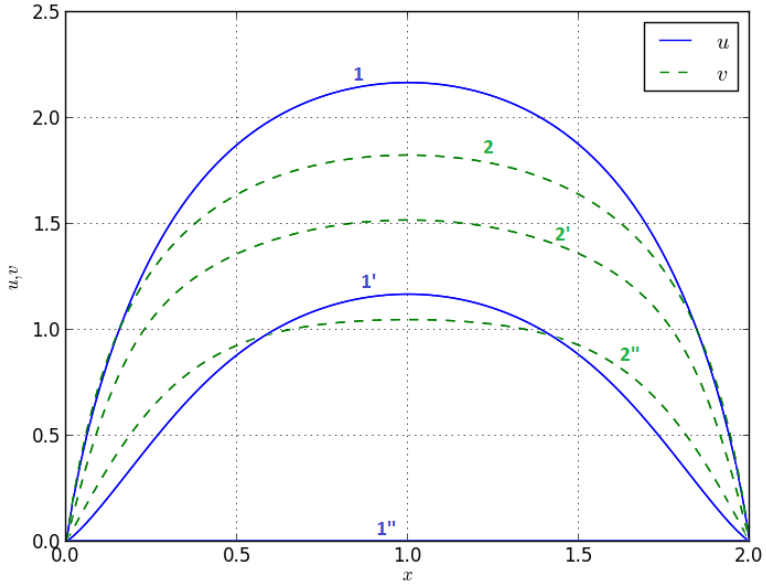


Рис. 2.11. Финальные распределения плотностей частей популяции по ареалу при $b_1 = 0.1$ (кривые 1 и 2), $b_1 = 0.7$ (кривые $1'$ и $2'$), $b_1 = 0.94$ (кривые $1''$ и $2''$), $t = 40$, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

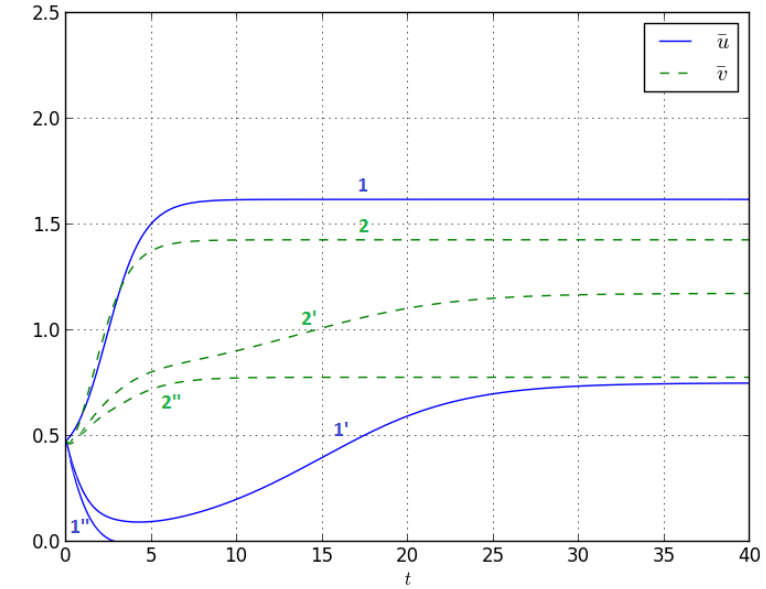


Рис. 2.12. Динамика средней плотности популяции за период $t \in [0; 40]$ при $b_1 = 0.1$ (кривые 1 и 2), $b_1 = 0.7$ (кривые $1'$ и $2'$), $b_1 = 0.94$ (кривые $1''$ и $2''$), $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

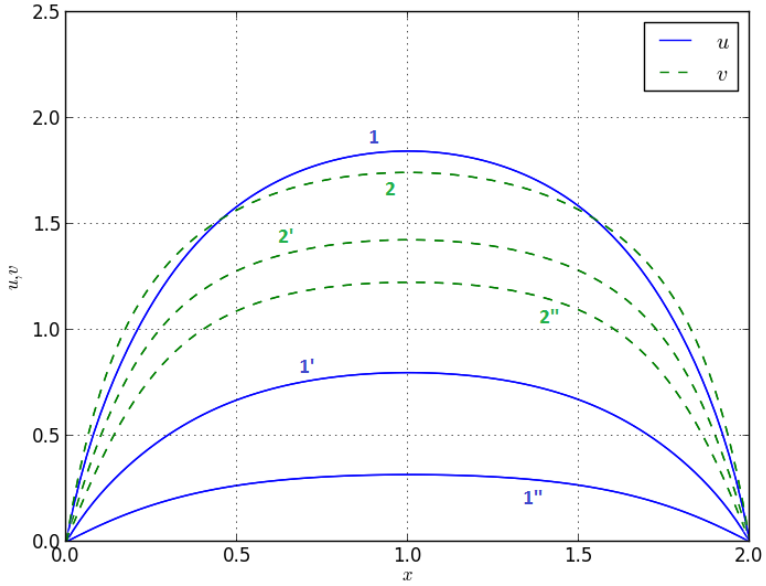


Рис. 2.13. Финальные распределения плотностей частей популяции по ареалу при $h_1 = 0.3$ (кривые 1 и 2), $h_1 = 1.1$ (кривые $1'$ и $2'$), $h_1 = 2.5$ (кривые $1''$ и $2''$), $t = 10$, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

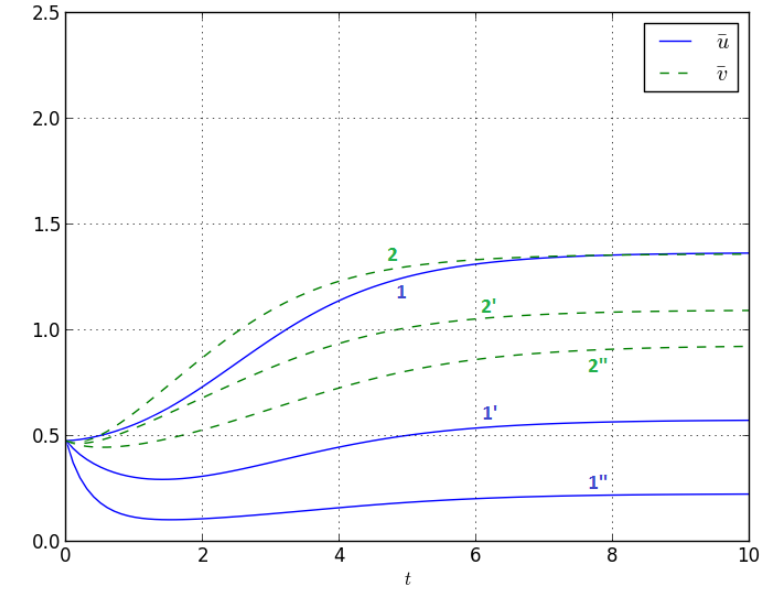


Рис. 2.14. Динамика средней плотности популяции за период $t \in [0; 10]$ при $h_1 = 0.3$ (кривые 1 и 2), $h_1 = 1.1$ (кривые $1'$ и $2'$), $h_1 = 2.5$ (кривые $1''$ и $2''$), $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

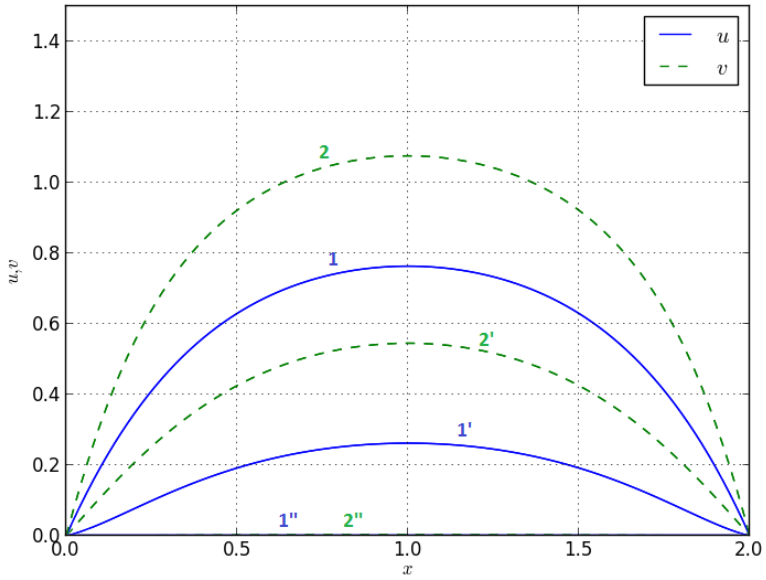


Рис. 2.15. Финальные распределения плотностей частей популяции по ареалу при $h_1 = 1$ (кривые 1 и 2), $h_1 = 1.6$ (кривые $1'$ и $2'$), $h_1 = 1.7$ (кривые $1''$ и $2''$), $t = 60$, $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

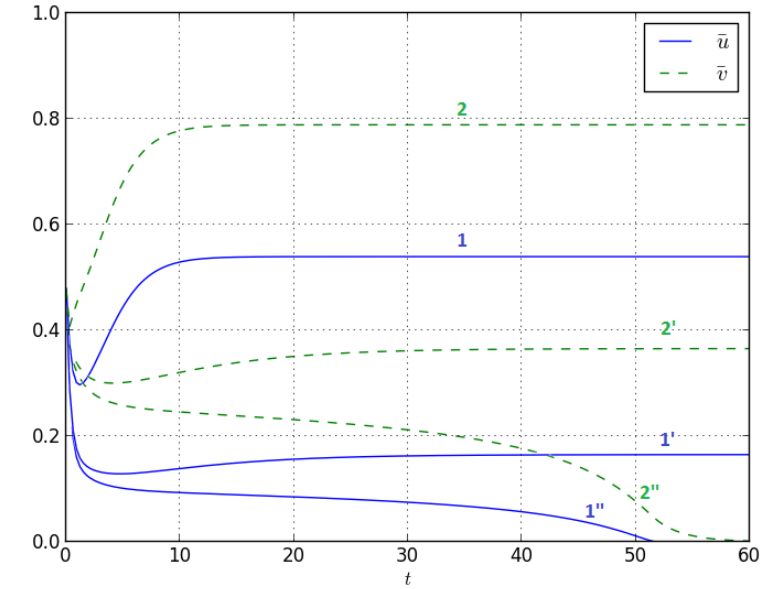


Рис. 2.16. Динамика средней плотности популяции за период $t \in [0; 60]$ при $h_1 = 1$ (кривые 1 и 2), $h_1 = 1.6$ (кривые $1'$ и $2'$), $h_1 = 1.7$ (кривые $1''$ и $2''$), $\overline{u}(t_0) = \overline{v}(t_0) = 0.479$.

ниях выражений $m_1 - d_1$ и $m_2 - d_2$, изменение величины параметра h_1 приводит к возникновению бифуркации в системе (2.1) при относительно малых значениях b_1 (рис. 2.16). В этом случае влияние параметра b_1 сохраняется, и это усиливает отрицательное антропогенное воздействие на неохраняемую часть популяции.

Если $m_1 - d_1 < 0$ и $m_2 - d_2 > 0$, то параметром, приводящим к вырождению $u(x)$, является только b_1. Если $m_1 - d_1 > 0$ и $m_2 - d_2 < 0$, возникновение бифуркации в системе (2.1) зависит от h_1 и b_1.

2.5. Выводы

Построено численное решение системы уравнений (2.1), соответствующее нулевым граничным условиям на концах отрезка $[0, l]$. Анализ численного решения проводился при различных начальных распределениях и различных значениях параметров системы (2.1). Основные результаты заключаются в следующем.

1. Плотности частей популяции в точечных и одномерной моделях при разных начальных распределениях стабилизируются на одном и том же уровне. При рассмотренных значениях параметров функций f_1, f_2 наличие, даже вне первой четверти, неустойчивой особой точки фазовой плоскости – седла для соответствующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений приводит к вырождению популяции при малых начальных распределениях $u^0(x), v^0(x)$.
2. Увеличение значения коэффициентов постоянной диффузии приводит к более низкому уровню финального распределения частей популяции. Нелинейная диффузия влияет на равномерность распределения частей популяции по всему ареалу.
3. Миграция, вызванная членом, описывающем кросс-диффузию, приводит к возникновению таксисного перемещения особей на ареале. В

зависимости от знаков и значений параметров p_1 и p_2, кросс-диффузия влияет на распределение плотностей частей популяции в самом начале изменения распределений. Дальнейшее влияние кросс-диффузии не так ярко выражено.

4. Исследованы возможные сценарии стабилизации и вырождения частей популяции в зависимости от параметров функций f_1, f_2. Результаты, полученные с помощью одномерной модели, совпадают с результатами точечной модели. При отрицательном обобщенном коэффициенте прироста $m_1 - d_1 - h$ и положительном $m_2 - d_2$ возрастание значения параметра h_1 приводит к сохранению ненулевых распределений плотностей $u(x,t)$ и $v(x,t)$. Это позволяет сделать вывод, что контролируемая добыча не приведет к резкому вырождению популяции (рис. 2.13). В остальных случаях увеличение значений параметров h_1 и b_1 приводит к вырождению части популяции, изначально находящейся на неохраняемой части ареала, или к полному вырождению популяции (рис. 2.15).

Глава 3. Двумерная модель динамики охраняемой популяции на билокальном ареале с учетом обобщенного ресурса

В третьей главе рассматривается математическая модель, описывающая развитие охраняемой популяции на билокальном ареале, разделенном экологическим барьером. Представлены результаты численного исследования модели популяционной динамики с учетом неоднородного обобщенного ресурса, позволяющие анализировать распространение двух групп одной популяции по двумерному ареалу. Дана постановка краевых задач на прямоугольном билокальном ареале. Расчеты проводились при помощи комплекса программ, разработанных в среде программирования Python. Исследованы влияния коэффициентов миграционных потоков, функций естественного прироста, краевых условий на формирование распределений плотностей популяции на ареале с обобщенным ресурсом.

3.1. Введение

Диффузионные модели широко используются для изучения эффектов расселения по ареалу в динамике популяции, но часто ареал считается однородным, то есть в моделях не отражается наличие благоприятных и неблагоприятных зон обитания. Если ареал является пространственно неоднородным, то популяция будет дополнительно реагировать на качество среды обитания.

Модели, учитывающие неоднородность ареала, строятся путем добавления слагаемого, описывающего ресурс, в диффузионные модели изменения плотности популяции в ограниченной области [19, 20, 113]. Ресурсный член принимается кратным градиенту скорости роста популяции и описывает направленное движение популяции относительно градиента качества

среды обитания. Эффекты направленной миграции, вызванные неоднородностью ареала, во многом зависят от граничных условий [113].

3.2. Постановка задачи

Рассматривается взаимодействие частей популяции на билокальном ареале, особенностью которого является наличие обобщенного ресурса. Математическая модель представляет собой систему (2.1), учитывающую миграционные потоки, вызванные неравномерностью распределения частей популяции, дополненную функцией обобщенного ресурса:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{dt} = \nabla(\varepsilon_1(u,v)\nabla u - p_1 u\nabla v - q_1 u\nabla r) + f_1(u,v), \\ \frac{\partial v}{dt} = \nabla(\varepsilon_2(u,v)\nabla v - p_2 v\nabla u - q_2 v\nabla r) + f_2(u,v). \end{cases} \tag{3.1}$$

$$\begin{aligned} f_1(u,v) = m_1 u + d_1(v-u) - c_1 u^2 - h_1 u - b_1, \\ f_2(u,v) = m_2 v + d_2(u-v) - c_2 v^2. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Здесь $u(x,y,t)$ и $v(x,y,t)$ – плотности популяции, разделенной на две части – неохраняемую и охраняемую, соответственно. Миграционные потоки описываются диффузионными коэффициентами $\varepsilon_1(u,v)$ и $\varepsilon_2(u,v)$ и параметрами направленной миграции p_1 и p_2; $r(x,y)$ – функция ресурса. Параметры в (3.2) аналогичны параметрам (2.3).

Задается прямоугольный ареал $\Omega = [0,l_1] \times [0,l_2]$, на границах которого ставились условия:

$$\frac{\partial u(x,0,t)}{\partial y} = \frac{\partial u(x,l_2,t)}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial v(x,0,t)}{\partial y} = \frac{\partial v(x,l_2,t)}{\partial y} = 0, \tag{3.3}$$

$$u(0,y,t) = u(l_1,y,t) = 0, \quad v(0,y,t) = v(l_1,y,t) = 0, \tag{3.4}$$

(1 случай);

$$u(x,0,t) = u(x,l_2,t) = 0, \quad v(x,0,t) = v(x,l_2,t) = 0, \tag{3.5}$$

$$u(0,y,t) = u(l_1,y,t) = 0, \quad v(0,y,t) = v(l_1,y,t) = 0, \tag{3.6}$$

(2 случай);

$$\frac{\partial u(x,0,t)}{\partial y} = \frac{\partial u(x,l_2,t)}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial v(x,0,t)}{\partial y} = \frac{\partial v(x,l_2,t)}{\partial y} = 0, \tag{3.7}$$

$$\frac{\partial u(0,y,t)}{\partial x} = \frac{\partial u(l_1,y,t)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial v(0,y,t)}{\partial x} = \frac{\partial v(l_1,y,t)}{\partial x} = 0, \tag{3.8}$$

(3 случай).

Система (3.1)-(3.2) рассматривается при следующих начальных данных:

$$u(x,y,0) = u^0(x,y), \quad v(x,y,0) = v^0(x,y). \tag{3.9}$$

Без ограничения общности, начальные распределения плотностей популяции зададим в виде двумерного распределения Гаусса:

$$\begin{aligned} u^0(x,y) &= g_1 e^{-20[(x-0.5)^2+(y/\eta_1-\mu_1)^2]}, \\ v^0(x,y) &= g_2 e^{-20[(x-1.5)^2+(y/\eta_2-\mu_2)^2]}. \end{aligned} \tag{3.10}$$

Основной задачей в данной главе является исследование влияния значений параметров модели (3.1)-(3.2), граничных условий (3.3)-(3.8) и функции обобщенного ресурса на формирование распределения плотности охраняемой популяции на билокальном ареале.

3.3. Численное решение

Для численного решения задачи (3.1)-(3.9) в прямоугольной области $\Omega = [0, l_1] \times [0, l_2]$ вводятся равномерные сетки по переменным x и y:

$$\overline{\omega}_h = \{(x_i, y_j); x_i = ih_1, i = \overline{0, N_1}, h_1 = l_1/N_1;$$

$$y_j = jh_2, j = \overline{0, N_2}, h_2 = l_2/N_2\}$$

и равномерная сетка по времени $t \in [0, T]$ с шагом $\tau > 0$:

$$\omega_\tau = \{t_k = k\tau, k = \overline{0, N_3}, \tau = T/N_3\}.$$

На введенной сетке $[\overline{\omega}_h \times \omega_\tau]$ определим сеточные функции:

$$u(x_i, y_j, t_k) = u_{ij}^k, \quad i = \overline{0, N_1}, \quad j = \overline{0, N_2}, \quad k = \overline{0, N_3},$$

$$v(x_i, y_j, t_k) = v_{ij}^k, \quad i = \overline{0, N_1}, \quad j = \overline{0, N_2}, \quad k = \overline{0, N_3}.$$

Для построения разностной схемы системы уравнений (3.1)-(3.2) используем безусловно устойчивые конечно-разностные схемы суммарной аппроксимации на основе метода расщепления по пространственным переменным [21, 23, 91, 92], который состоит из двух шагов перехода с одного временного слоя на другой через промежуточный слой $t = k + 1/2$. Сначала по известной функции с нижнего временного слоя u_{ij}^k находится вспомогательная сеточная функция $u_{ij}^{k+1/2}$ (по направлению Ox), а затем находится искомая функция u_{ij}^{k+1} (по направлению Oy):

$$\begin{cases} \frac{u^{k+1/2}-u^k}{\tau} = \Lambda_1 u^{k+1/2} - p_1(\Lambda_1 v^k) - q_1(\Lambda_1 r^k) + f_1^k/2, \\ \frac{u^{k+1}-u^{k+1/2}}{\tau} = \Lambda_2 u^{k+1} - p_1(\Lambda_2 v^k) - q_1(\Lambda_2 r^k) + f_1^k/2. \end{cases} \tag{3.11}$$

Здесь разностные операторы Λ_1 и Λ_2 аппроксимируют систему (3.1)-(3.2) по направлениям Ox и Oy соответственно:

$$\Lambda_1 u = (\varepsilon_1 u_{\overline{x}})_x = \frac{1}{h_1}\left[\varepsilon 1_{i+\frac{1}{2}j}\frac{u_{i+1j}-u_{ij}}{h_1} - \varepsilon 1_{i-\frac{1}{2}j}\frac{u_{ij}-u_{i-1j}}{h_1}\right],$$

$$\Lambda_2 u = (\varepsilon_1 u_{\overline{y}})_y = \frac{1}{h_2}\left[\varepsilon 1_{ij+\frac{1}{2}}\frac{u_{ij+1}-u_{ij}}{h_2} - \varepsilon 1_{ij-\frac{1}{2}}\frac{u_{ij}-u_{ij-1}}{h_2}\right],$$

где

$$\varepsilon 1_{i+\frac{1}{2}j} = \varepsilon 1\left(u_{i+\frac{1}{2}j}, v_{i+\frac{1}{2}j}\right); \varepsilon 1_{i-\frac{1}{2}j} = \varepsilon 1\left(u_{i-\frac{1}{2}j}, v_{i-\frac{1}{2}j}\right);$$

$$\varepsilon 1_{ij+\frac{1}{2}} = \varepsilon 1\left(u_{ij+\frac{1}{2}}, v_{ij+\frac{1}{2}}\right); \varepsilon 1_{ij-\frac{1}{2}} = \varepsilon 1\left(u_{ij-\frac{1}{2}}, v_{ij-\frac{1}{2}}\right).$$

Также имеем:

$$\Lambda_1 v = \frac{1}{h_1}\left[u_{i+\frac{1}{2}j}\frac{v_{i+1j}-v_{ij}}{h_1} - u_{i-\frac{1}{2}j}\frac{v_{ij}-v_{i-1j}}{h_1}\right],$$

$$\Lambda_2 v = \frac{1}{h_2}\left[u_{ij+\frac{1}{2}}\frac{v_{ij+1}-v_{ij}}{h_2} - u_{ij-\frac{1}{2}}\frac{v_{ij}-v_{ij-1}}{h_2}\right],$$

$$\Lambda_1 r = \frac{1}{h_1}\left[u_{i+\frac{1}{2}j}\frac{r_{i+1j}-r_{ij}}{h_1} - u_{i-\frac{1}{2}j}\frac{r_{ij}-r_{i-1j}}{h_1}\right],$$
$$\Lambda_2 r = \frac{1}{h_2}\left[u_{ij+\frac{1}{2}}\frac{r_{ij+1}-r_{ij}}{h_2} - u_{ij-\frac{1}{2}}\frac{r_{ij}-r_{ij-1}}{h_2}\right].$$

Аналогично представляем конечно-разностную схему суммарной аппроксимации для функции $v_{ij}^k = v^k$:

$$\begin{cases} \frac{v^{k+1/2}-v^k}{\tau} = \Lambda_1 v^{k+1/2} - p_2(\Lambda_1 u^k) - q_2(\Lambda_1 r^k) + f_2^k/2, \\ \frac{v^{k+1}-v^{k+1/2}}{\tau} = \Lambda_2 v^{k+1} - p_2(\Lambda_2 u^k) - q_2(\Lambda_2 r^k) + f_2^k/2. \end{cases} \tag{3.12}$$

Каждая подсхема в системах (3.11) и (3.12) является безусловно устойчивой локально-одномерной схемой и реализуется с помощью метода прогонки [91] на каждом временном слое.

Граничные условия (3.3)-(3.8) аппроксимируются следующими соотношениями:

$$\begin{gathered} u(x_0, y_j, t_k) = u_{0j}^k = 0, \quad u(x_{N1}, y_j, t_k) = u_{N1j}^k = 0, \\ v(x_0, y_j, t_k) = v_{0j}^k = 0, \quad v(x_{N1}, y_j, t_k) = v_{N1j}^k = 0, \\ \frac{u_{i1}-u_{i0}}{h_2} = 0, \quad \frac{u_{iN2}-u_{iN2-1}}{h_2} = 0, \\ \frac{v_{i1}-v_{i0}}{h_2} = 0, \quad \frac{v_{iN2}-v_{iN2-1}}{h_2} = 0. \end{gathered} \tag{3.13}$$

Начальные условия (3.9)-(3.10) примут вид:

$$u(x, y, 0) = u_{ij}^0 = u0, \quad v(x, y, 0) = v_{ij}^0 = v0, \tag{3.14}$$

где $u0$, $v0$ – начальные функции распределения плотностей частей популяции.

3.4. Анализ результатов численного решения задачи в двумерной постановке

В данном параграфе представлены результаты численного исследования двумерной модели охраняемой популяции при разных значениях параметров миграции и роста с учетом разных начальных плотностей популяций

и граничных условий. Изучается влияние направленной миграции, обусловленной неравномерностью распределения популяции и наличием обобщенного ресурса. Расчеты проводились до выхода на устойчивые стационарные распределения.

3.4.1. Влияние краевых условий на формирование пространственных распределений

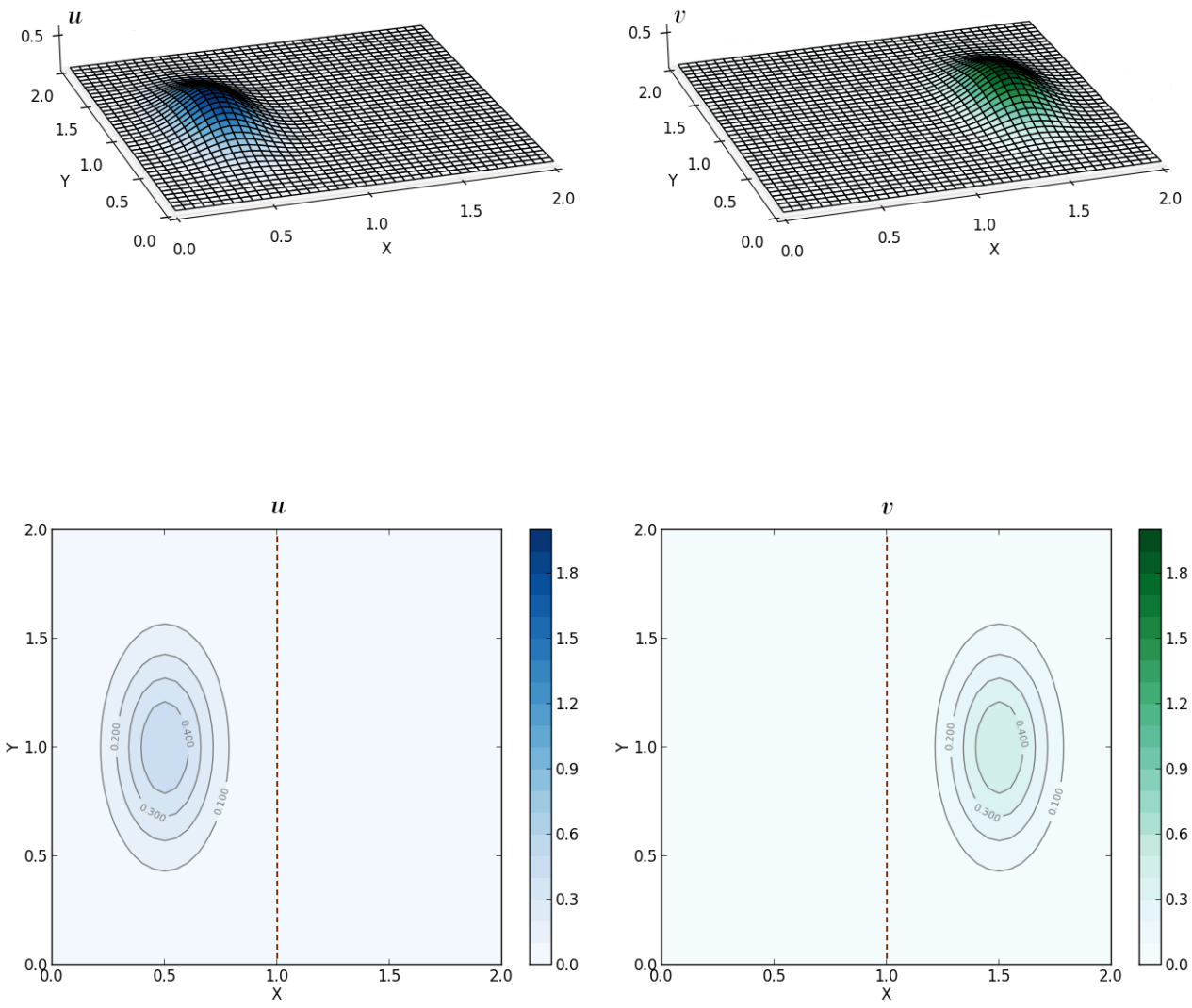
Рассмотрим систему (3.1) с постоянными коэффициентами диффузии при значениях параметров функций f_1 и f_2, удовлетворяющих существованию устойчивого стационарного состояния:

$$\begin{aligned} &m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, d_1 = 0.7, d_2 = 0.5, \\ &c_1 = 0.25, c_2 = 0.65, h_1 = 0.15, b_1 = 0.1. \end{aligned} \tag{3.15}$$

В этом случае возникает непрерывное семейство устойчивых стационарных распределений. В качестве ареала берется область

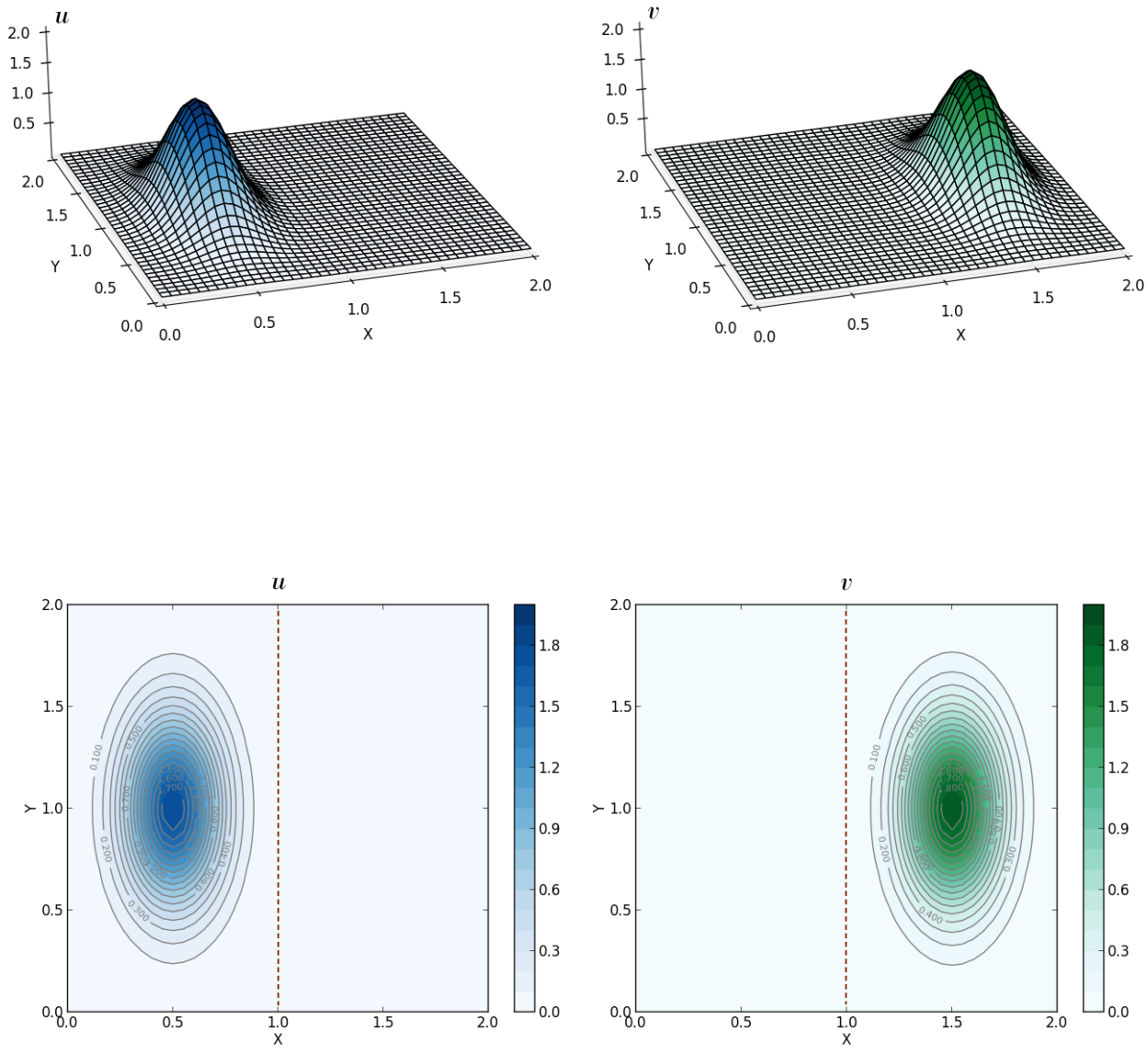
$$\Omega = [0, l_1] \times [0, l_2], l_1 = 2, l_2 = 2.$$

Начальные распределения выберем в виде функций (3.10), определяющих размещение частей популяции в локализованных зонах (рис. 3.1 и 3.2). На рис. 3.3 и 3.4 приведены два варианта распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ для краевых условий смешанного типа, когда ставятся условия Неймана и Дирихле (3.3)-(3.4). С учетом постоянной диффузии ($\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{21} = \alpha_{22} = 0, p_1 = p_2 = 0$) и отсутствия неоднородности ареала ($q_1 = q_2 = 0$), при разных начальных плотностях различаются только промежуточные профили распределений частей популяции. Финальные распределения частей популяции выходят на одинаковый уровень стабилизации (рис. 3.3б и 3.4б). Расчеты показали, что при значениях параметров (3.15) уровень плотности распределения $u(x, y, t)$ выше уровня плотности $v(x, y, t)$, что согласуется с фазовым портретом точечной системы (рис. 2.1)



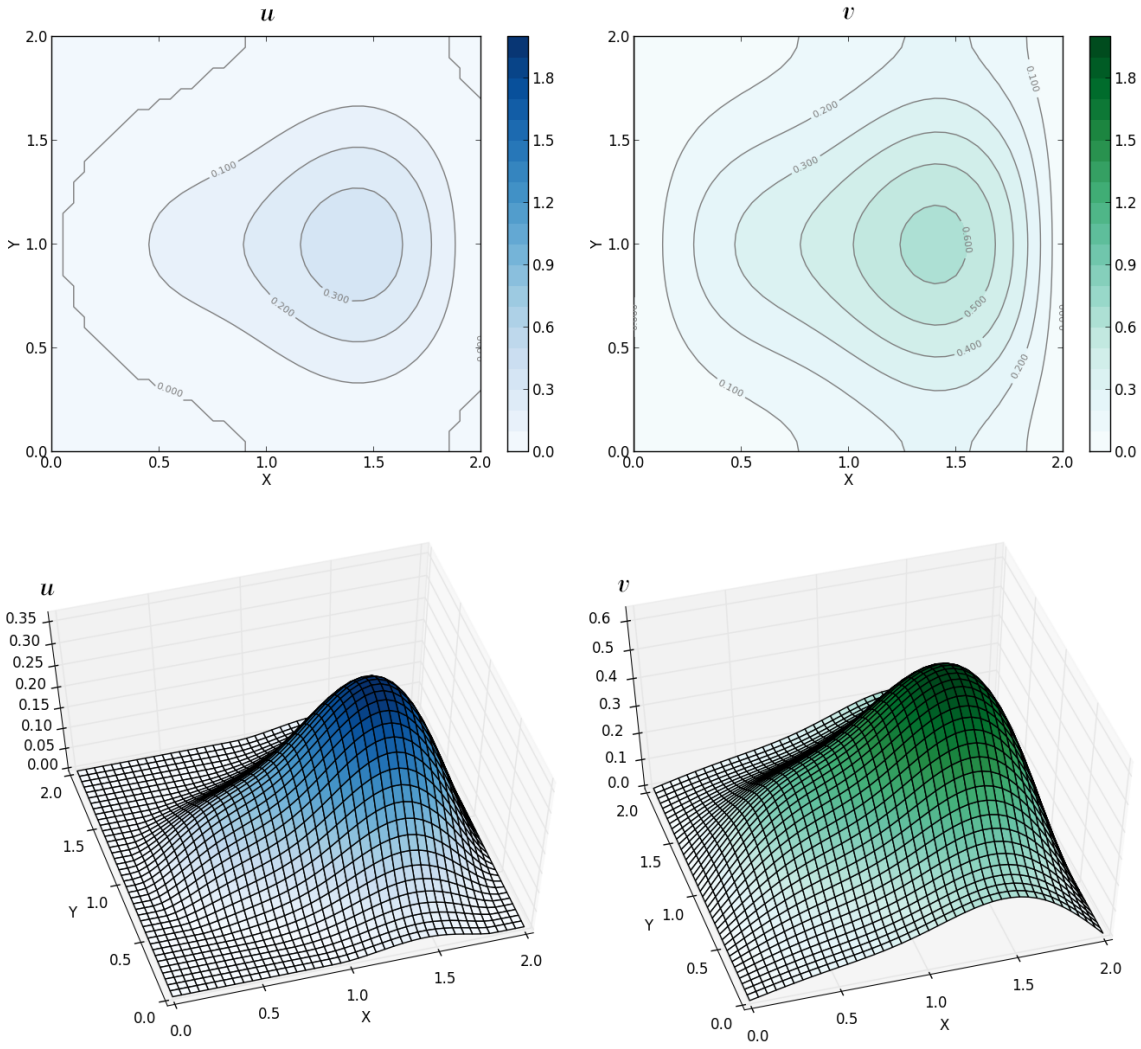
$u^0(x, y)$ $v^0(x, y)$

Рис. 3.1. Начальные распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при $g_1 = g_2 = 0.5, \eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$ в области $\Omega = [0, 2] \times [0, 2]$.

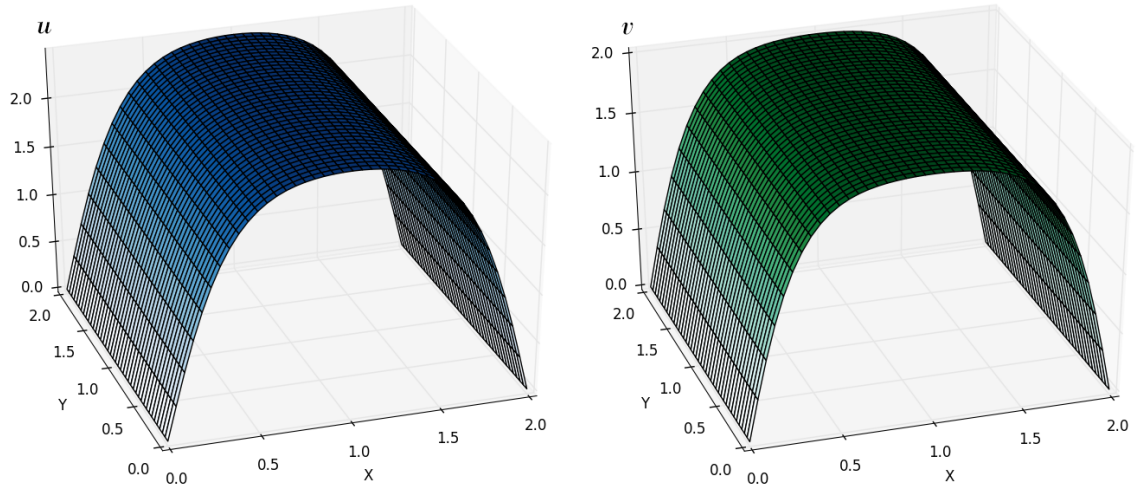


$u^0(x, y)$ $v^0(x, y)$

Рис. 3.2. Начальные распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при $g_1 = 1.8$, $g_2 = 1.9$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$ в области $\Omega = [0, 2] \times [0, 2]$.

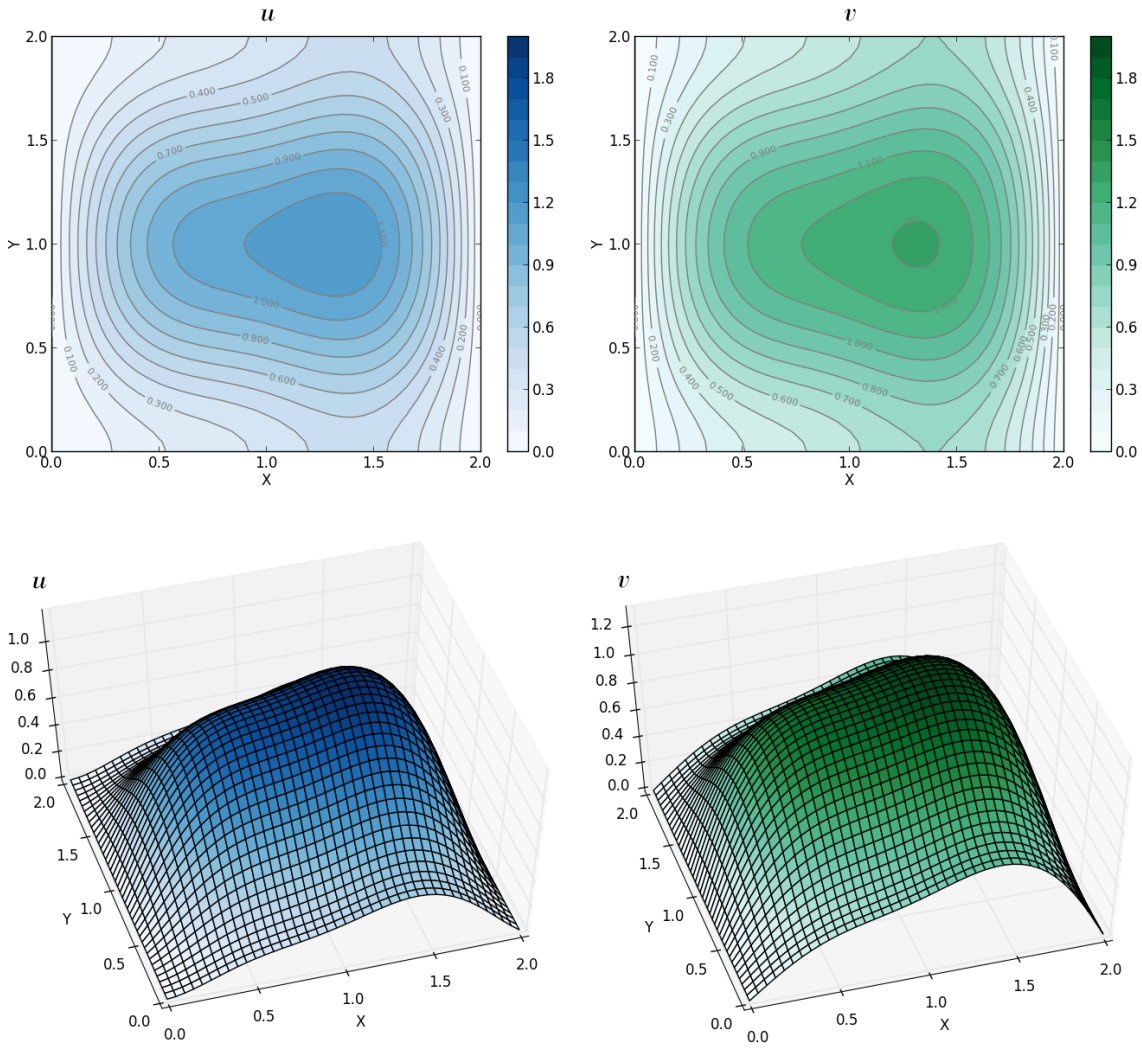


а) $t = 3$.

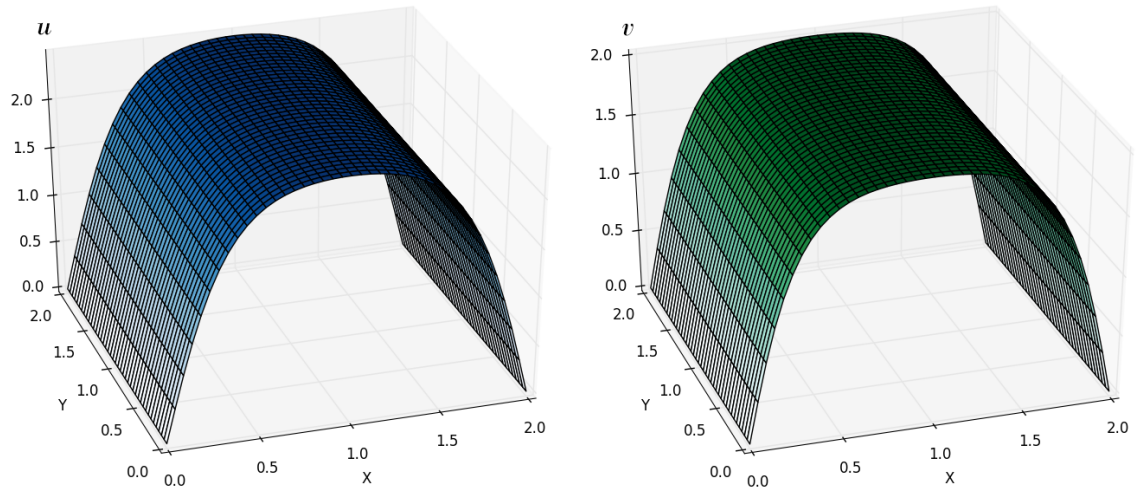


б) $t = 15$.

Рис. 3.3. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 0.5$, $g_2 = 0.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.



а) $t = 3$.



б) $t = 15$.

Рис. 3.4. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.8$, $g_2 = 1.9$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.

и усредненным профилем плотностей частей популяции в одномерном случае (рис. 2.3 и 2.4). Увеличение значений параметров постоянной диффузии α_{11} и α_{21} приводит к снижению уровня финального распределения обеих частей популяции. Данный эффект также наблюдался во второй главе.

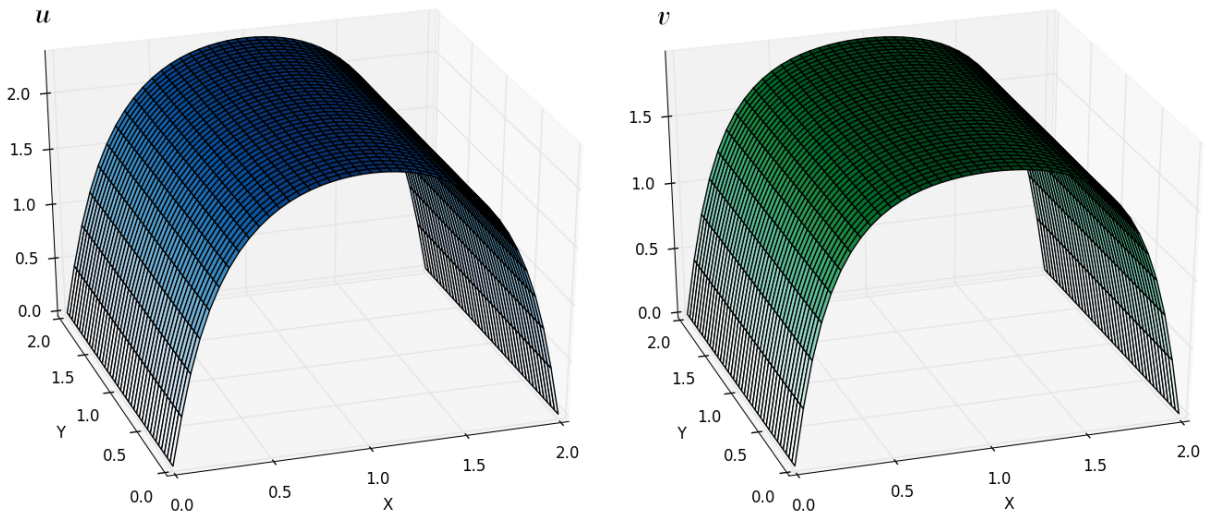
В случае нелинейной диффузии распределения $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ становятся более равномерными на всем рассматриваемом ареале. На рис. 3.5 представлены результаты вычисления семейств стационарных решений для двух значений параметров α_{12}, α_{22}. Показано, что при больших значениях параметров уровень финальных распределений снижается.

Различные конфигурации сосуществования частей популяции получаются при разных граничных условиях. Далее анализируется влияние граничных условий на формирование распределений частей популяции. Рассматривается двумерная задача (3.1)-(3.2) с граничными условиями (3.3)-(3.8). В экспериментах приведены результаты расчетов для начальных плотностей (3.10), одинаковых по форме и различающихся местоположением в рассматриваемой области.

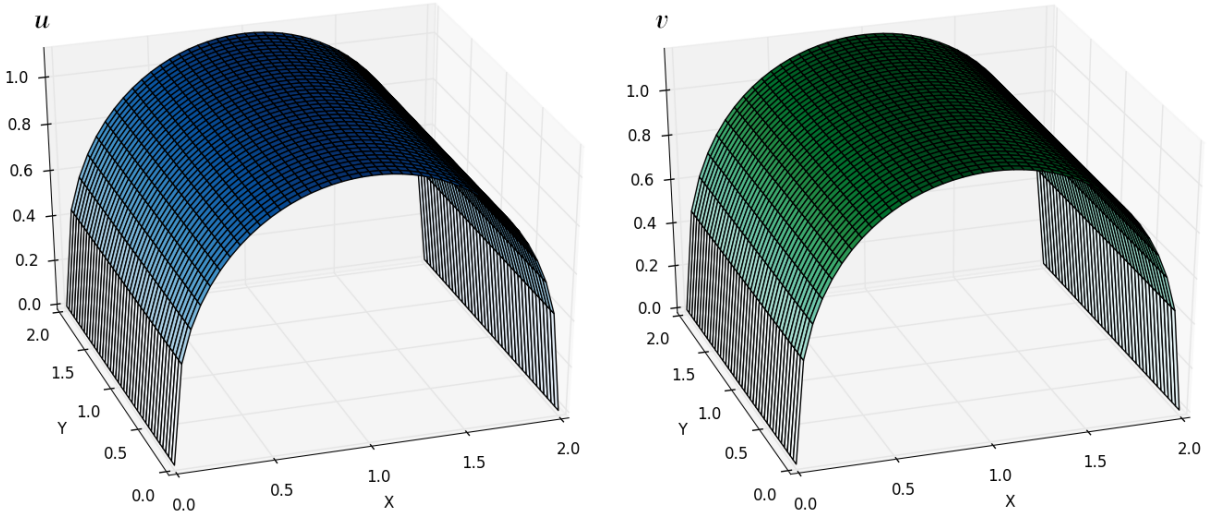
На рис. 3.6 представлены распределения плотности $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при $t = 3$ в случае краевых условий (3.3)-(3.4). Здесь распространение популяции по ареалу происходит за счет диффузии, при этом видно влияние параметров обмена $d_1 = 0.7$ и $d_2 = 0.5$ на распределения $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$. Часть популяции, испытывающая антропогенное воздействие, более интенсивно переходит на охраняемую часть ареала.

На рис. 3.7 представлены распределения плотности $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при $t = 3$ в случае, когда на всех сторонах рассматриваемого ареала заданы условия Дирихле (3.5)-(3.6).

Отсутствию потока, когда на всех границах ареала ставятся условия Неймана (3.7)-(3.8), соответствует рис. 3.8. При постоянной диффузии и отстутствии учета неравномерности жизненных условий финальные распре-

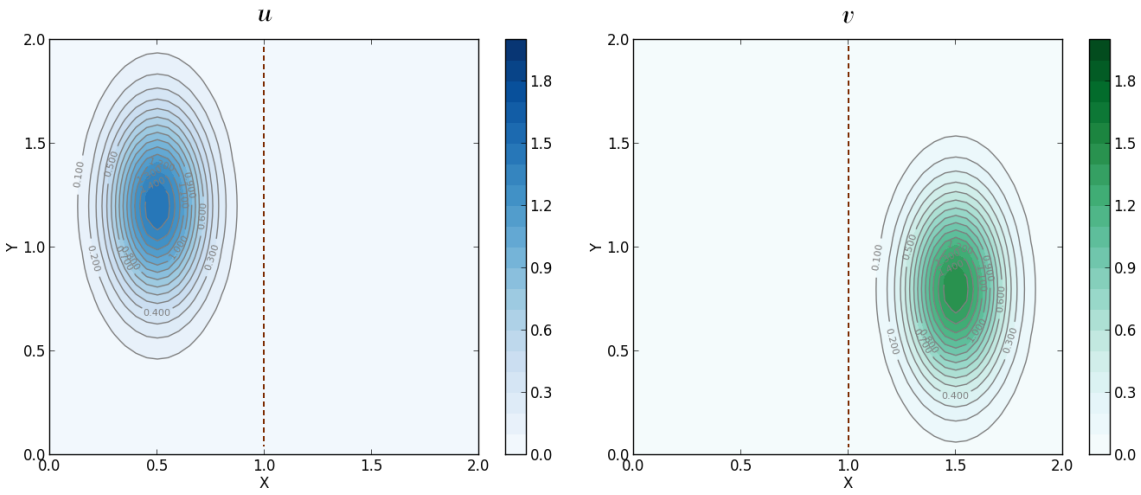


а) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $\alpha_{12} = 0.01$, $\alpha_{22} = 0.01$, $t = 15$.

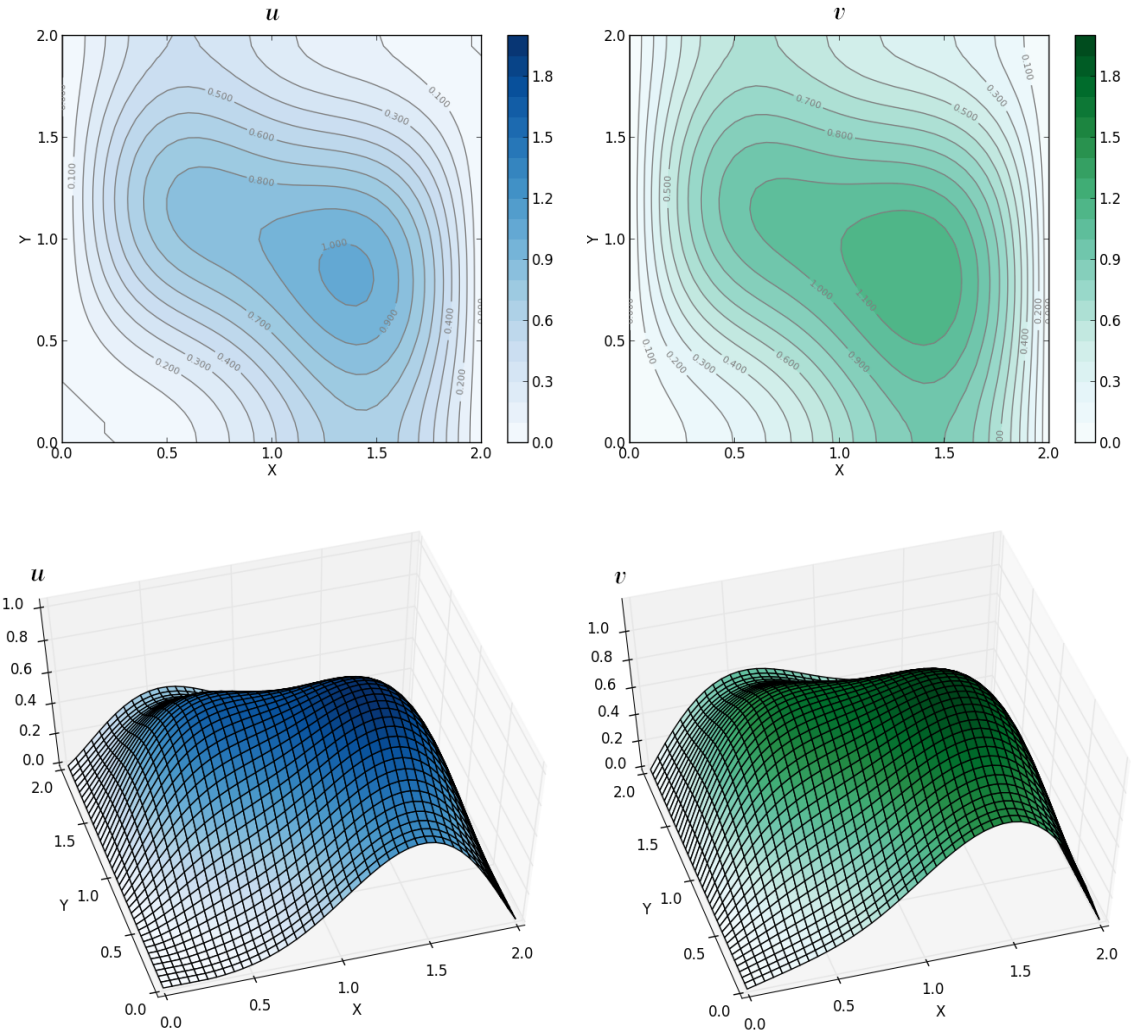


б) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $\alpha_{12} = 0.2$, $\alpha_{22} = 0.2$, $t = 15$.

Рис. 3.5. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.

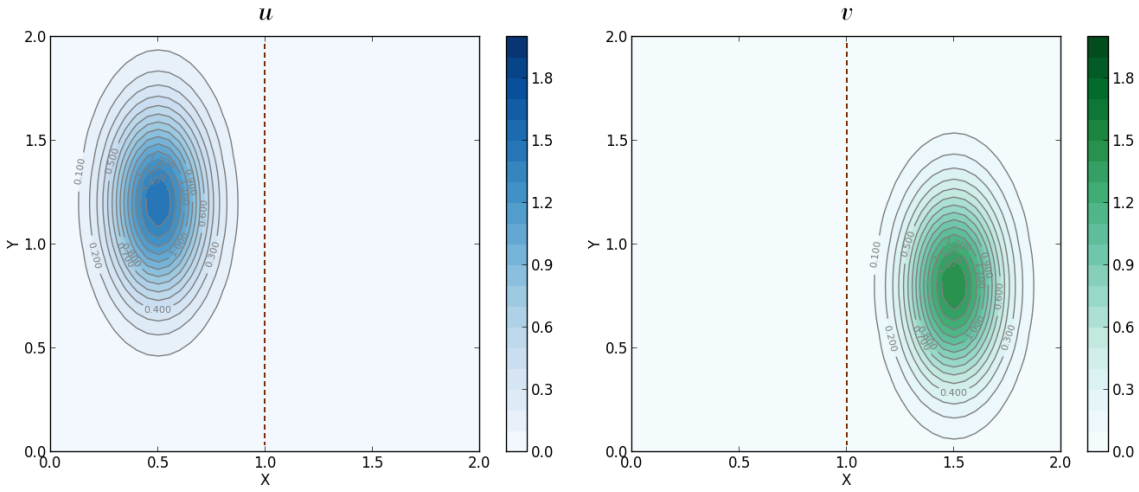


а) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $t = 0$.

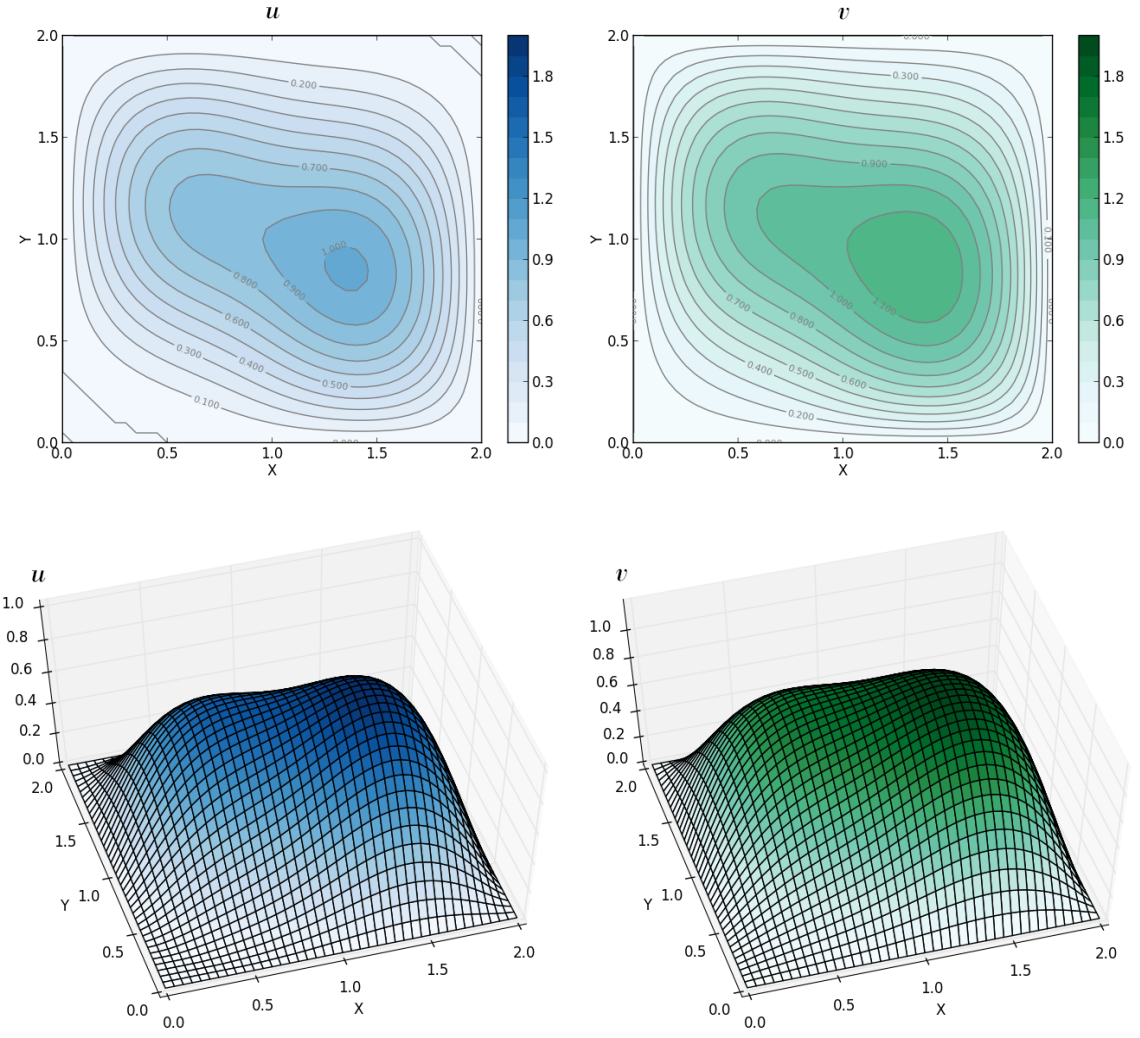


б) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $t = 3$.

Рис. 3.6. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.6, \mu_2 = 0.4$.

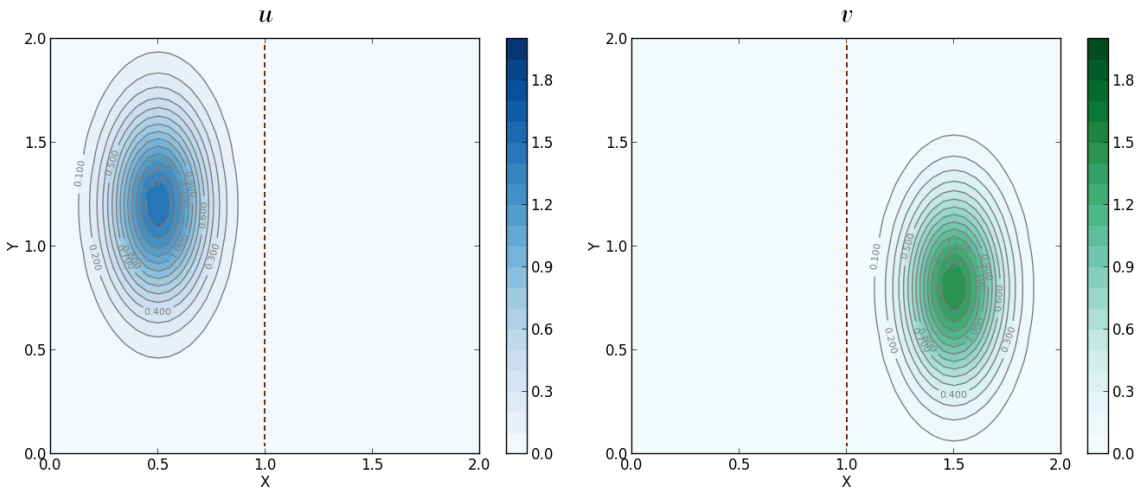


а) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $t = 0$.

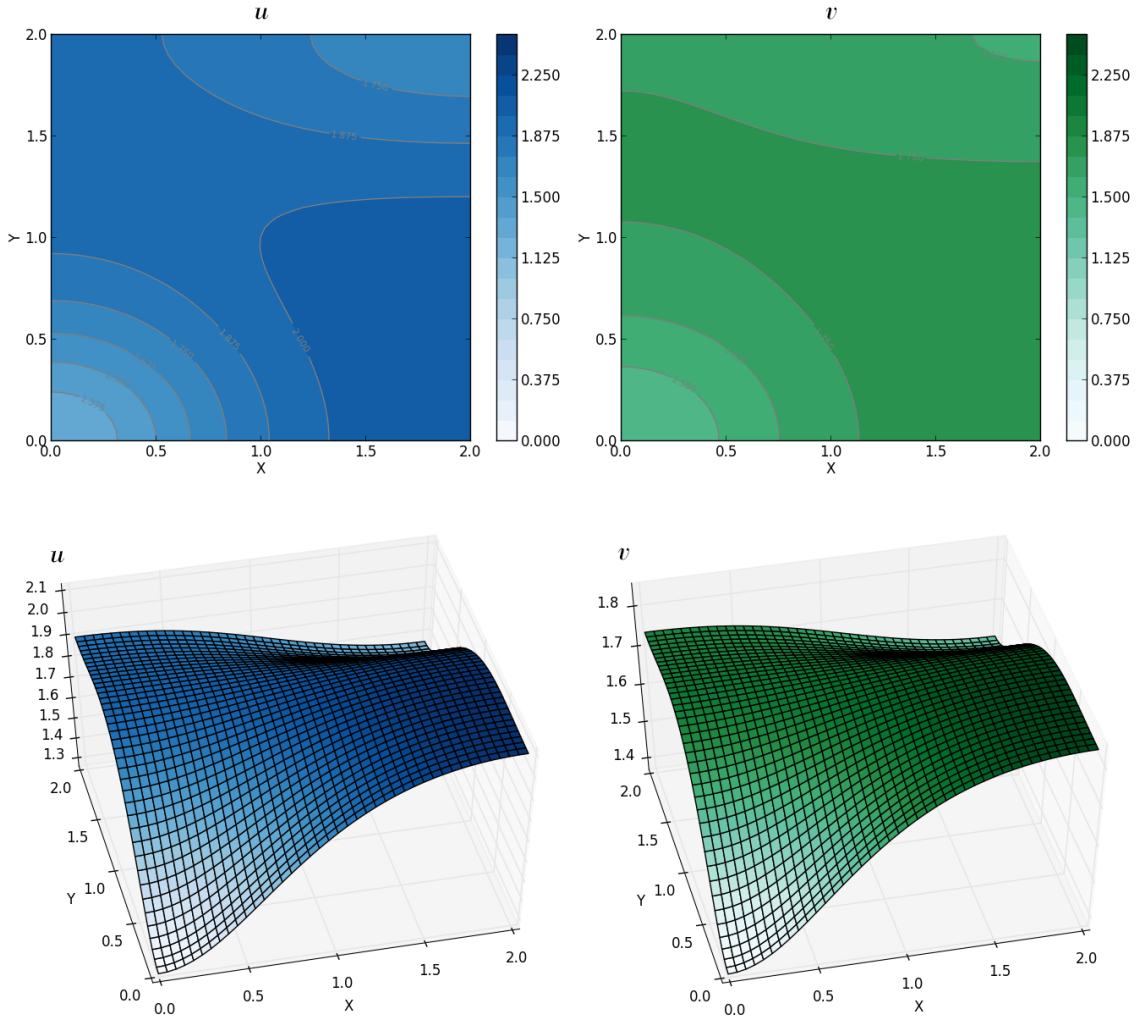


б) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $t = 3$.

Рис. 3.7. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.5)-(3.6), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.6, \mu_2 = 0.4$.

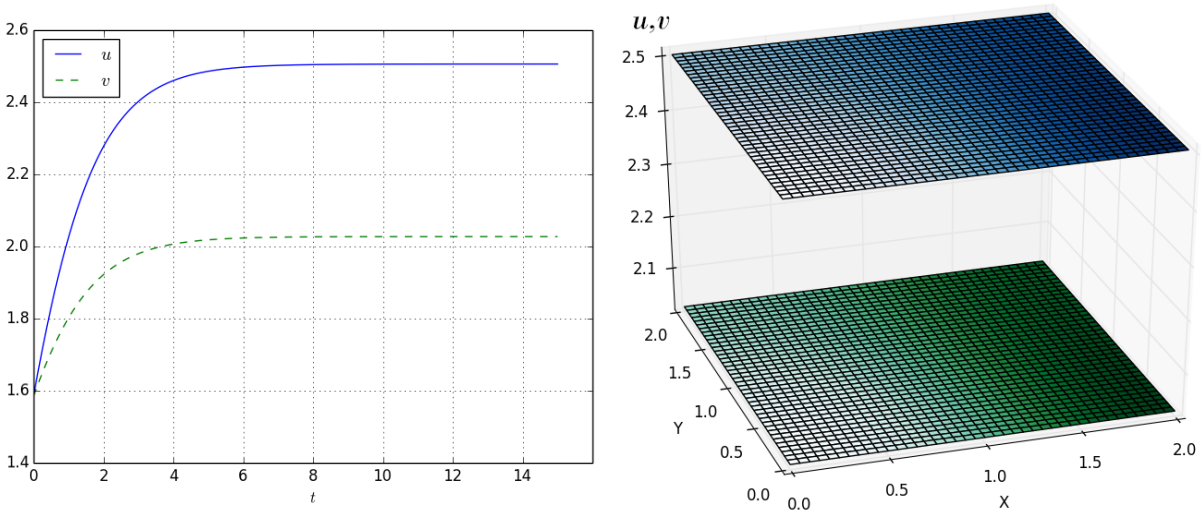


а) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $\alpha_{12} = 0.01$, $\alpha_{22} = 0.01$, $t = 0$.



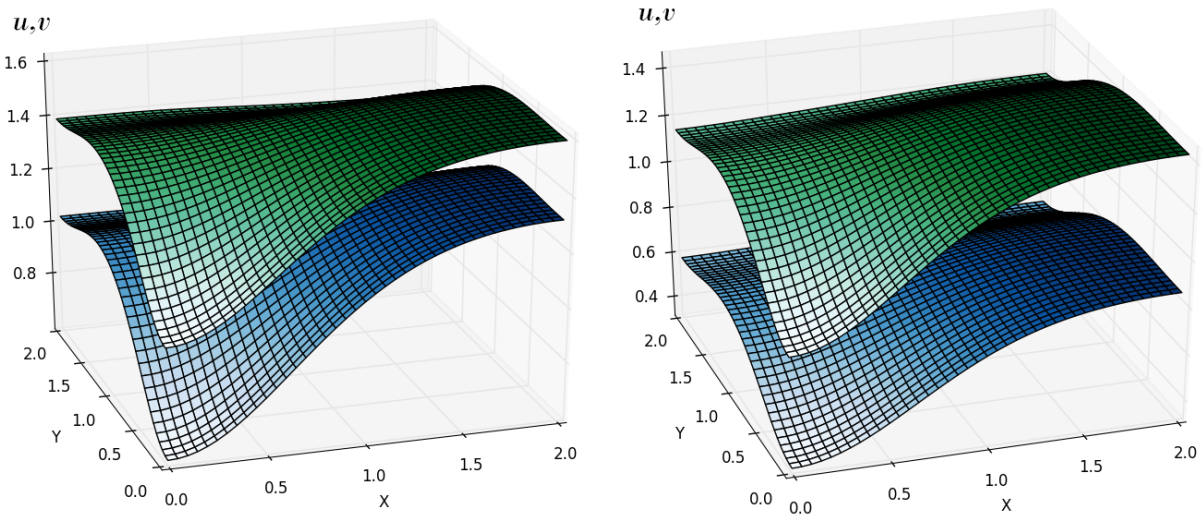
б) $\alpha_{11} = 0.03$, $\alpha_{21} = 0.03$, $\alpha_{12} = 0.01$, $\alpha_{22} = 0.01$, $t = 5.5$.

Рис. 3.8. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.6, \mu_2 = 0.4$.



а) Решения точечной модели. б) Финальные распределения u и v.

Рис. 3.9. Сравнение результатов расчета точечной системы и распределенной модели динамики охраняемой популяции, $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.



а) $h_1 = 0.55$, $t = 5.5$. б) $h_1 = 0.95$, $t = 5.5$.

Рис. 3.10. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.6, \mu_2 = 0.4$.

деления $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при $t = 15$ становятся равномерными на всем ареале (рис 3.9). Уровень финальных распределений соответствует значениям решений точечной системы.

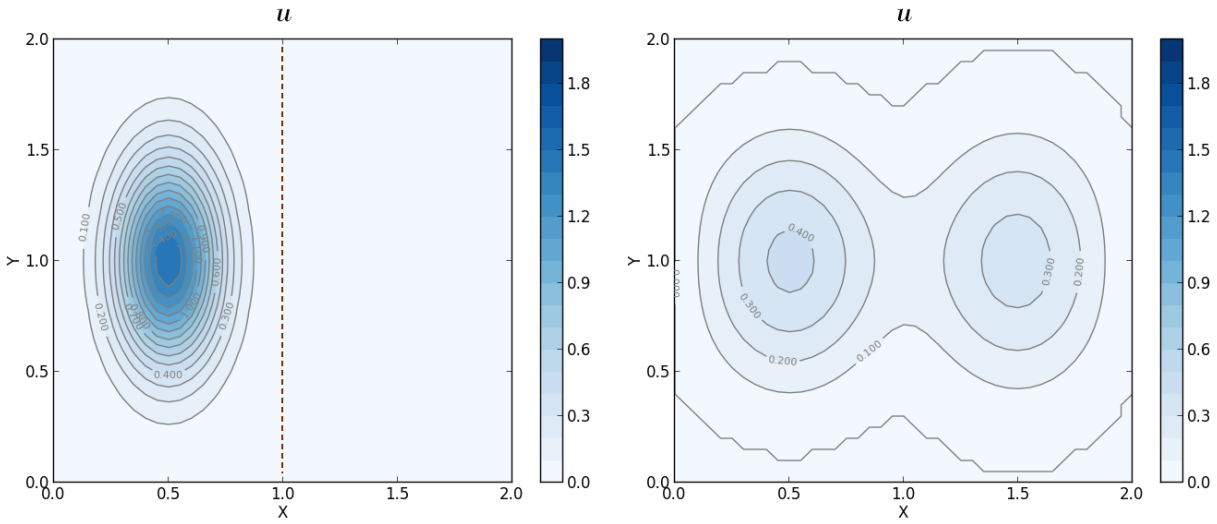
В рассмотренных выше случаях (рис. 3.6, 3.7, 3.8) формируются распределения с преобладающим значением плотности $u(x, y, t)$. На рис. 3.10 представлены результаты расчетов при увеличении значения параметра h_1. Здесь при $t = 5.5$ уровень финального распределения $u(x, y, t)$ ниже уровня $v(x, y, t)$. При дальнейшем возрастании значения параметра антропогенного воздействия h_1 происходит снижение уровня финального распределения $u(x, y, t)$ до 0.

3.4.2. Учет направленной миграции в модели охраняемой популяции

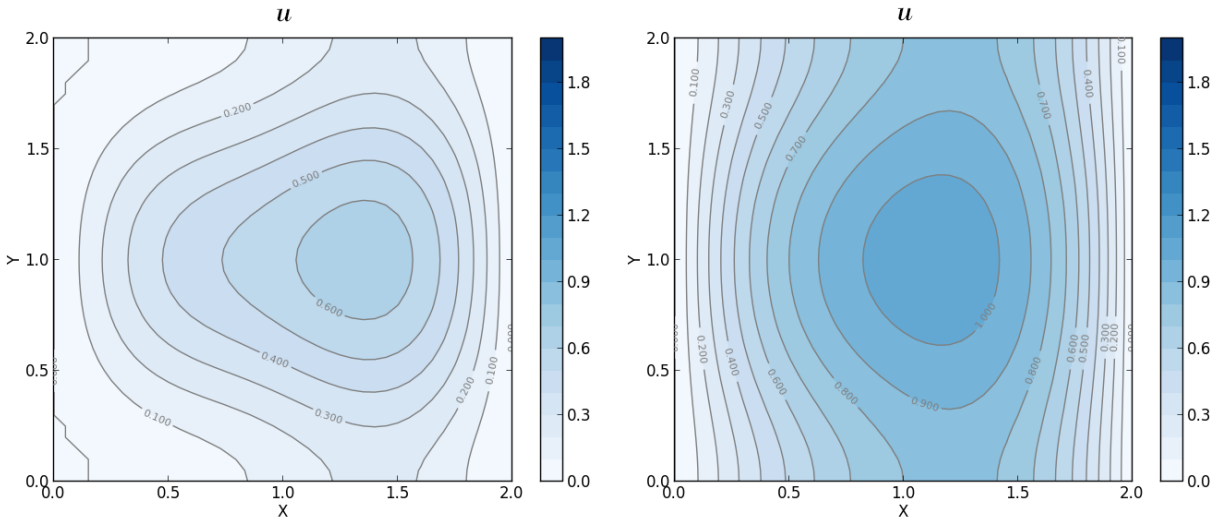
Рассмотрим влияние направленной миграции, вызванной неоднородностью распределения частей охраняемой популяции на билокальном ареале. Фиксируем значения параметров системы (3.1)-(3.2), увеличивая антропогенное воздействие:

$$\begin{gathered} \alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.01, q_1 = q_2 = 0, \\ m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, d_1 = 0.7, d_2 = 0.5, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65, \\ h_1 = 0.55, b_1 = 0.1. \end{gathered} \tag{3.16}$$

Вычислительный эксперимент проводился при краевых условия (3.3)-(3.4) и (3.5)-(3.6). На рис. 3.11 показана динамика распределения плотности $u(x, y, t)$ на билокальном ареале в случае отсутствия перекрестной диффузии. Здесь распространение неохраняемой части популяции по ареалу происходит только за счет диффузии и коэффициентов обмена d_1 и d_2. Динамике изменения плотности популяции с учетом направленной миграции соответствует рис. 3.12. В этом случае, распространение популяции по ареалу

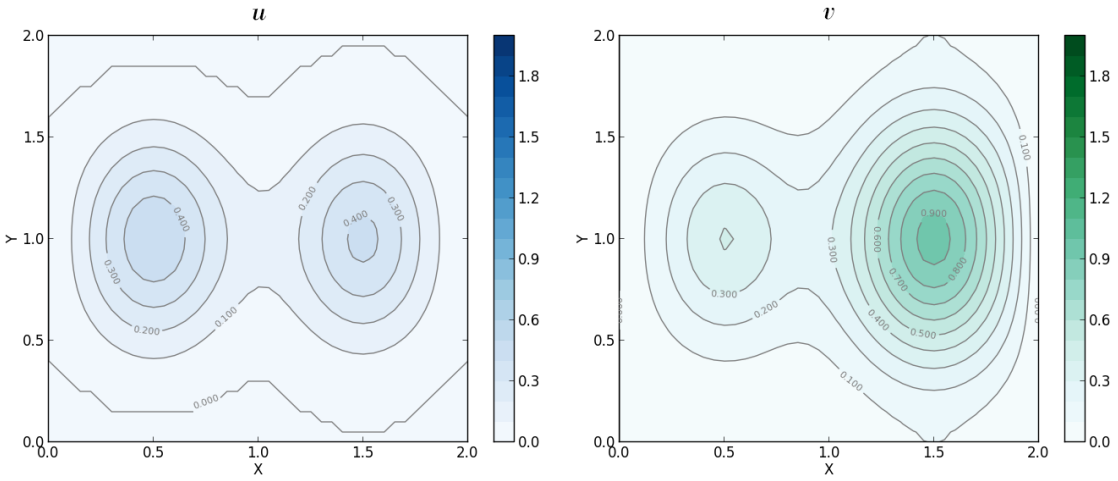


а) $t = 0$. б) $t = 1$.

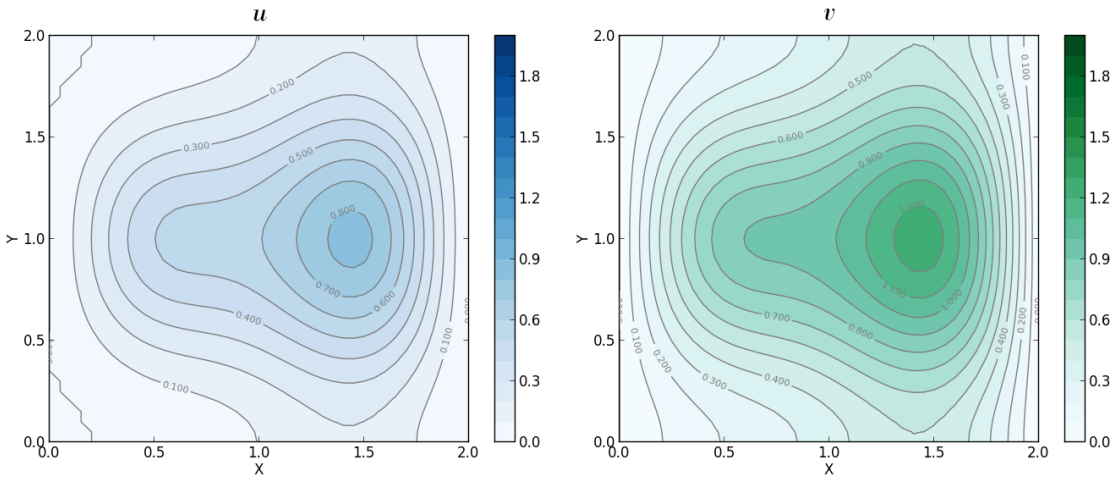


в) $t = 3$. г) $t = 5$.

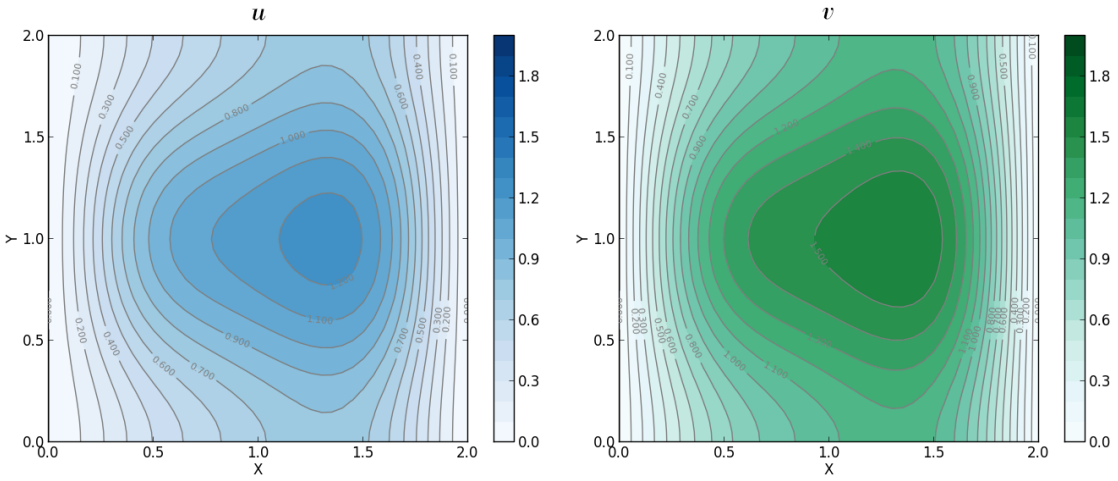
Рис. 3.11. Распределения плотности $u(x, y, t)$ при граничных условиях (3.3)-(3.4), $p_1 = p_2 = 0$, $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.



а) $t = 1$.



б) $t = 3$.



в) $t = 5$.

Рис. 3.12. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $p_1 = p_2 = 0.03$, $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$.

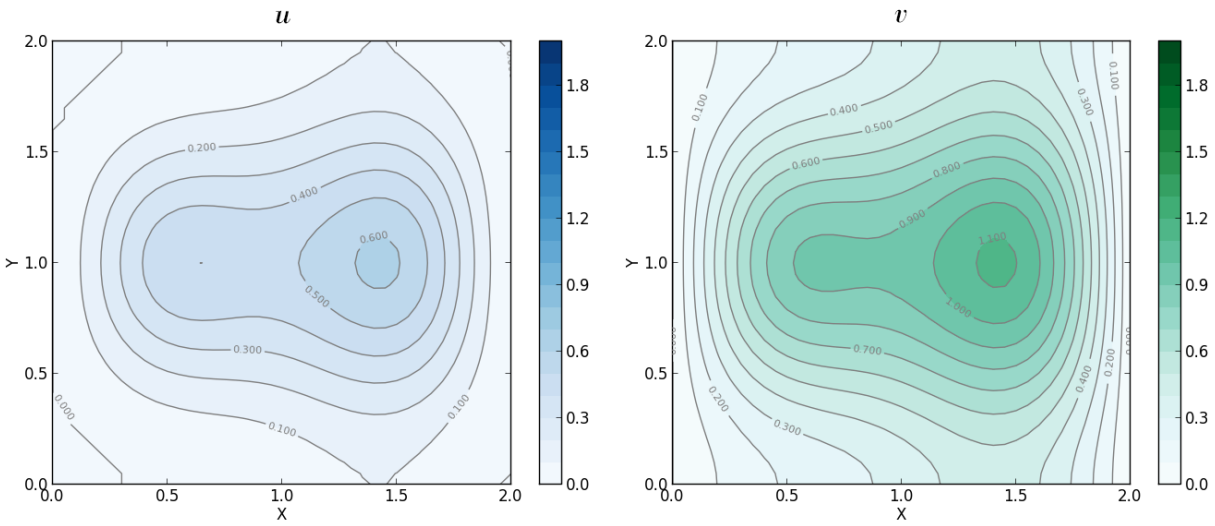
происходит при ненулевых параметрах $\alpha_{i1}, \alpha_{i2}, p_i, d_i, i = 1, 2$, системы (3.1)-(3.2), отвечающих за кинетику и перенос. Менее активный переход особей из охраняемой в неохраняемую часть ареала обусловлен малым значением параметра d_2.

Проведенные расчеты показали, что при заданных параметрах (3.16) и различных коэффициентах миграции происходит выход на устойчивые стационарные распределения.

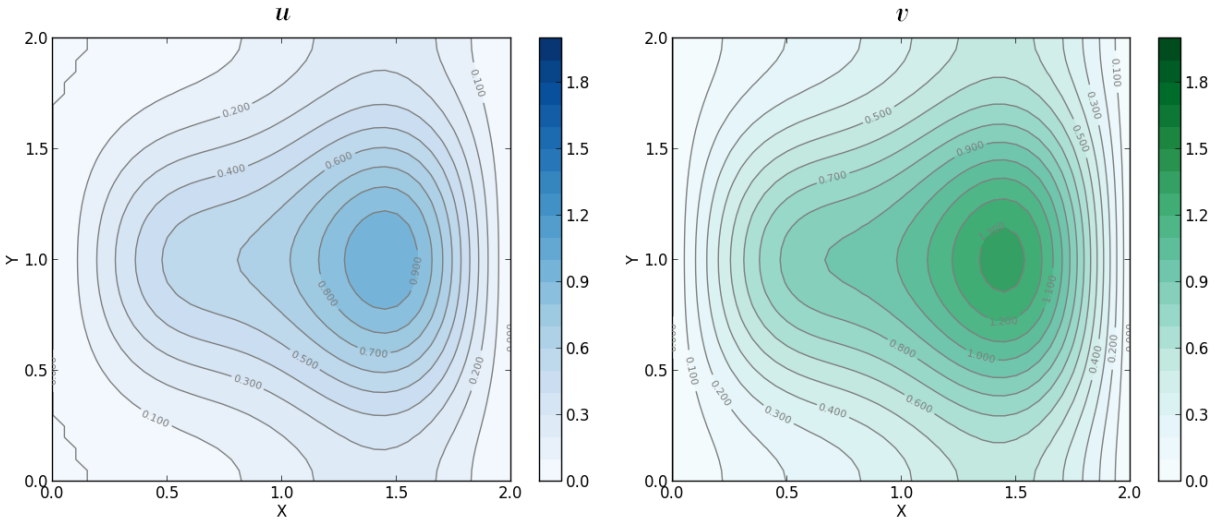
Влияние коэффициентов обмена d_1 и d_2 на распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ показано на рис. 3.13.

Далее анализируется влияние односторонней направленной миграции, когда только одна часть популяции реагирует на плотность концентрации другой части ($p_1 \neq 0$, $p_2 = 0$). На рис. 3.14 показана односторонняя реакция неохраняемой части популяции $u(x, y, t)$. В качестве начальных данных рассматривались распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$, разных по форме и различающихся местоположением на билокальном ареале (рис. 3.14а). В эксперименте получено, что при $p_1 > 0$, $t = 5$ особи неохраняемой части популяции стремятся к месту максимальной концентрации особей охраняемой части (рис.3.14б). На рис. 3.14в показано, что при $p_1 < 0$ в местах локального максимума плотности $v(x, y, t)$ наблюдается уменьшение плотности $u(x, y, t)$.

На рис. 3.15 показано сравнение промежуточных распределений плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при положительных ($p_1 > 0, p_2 > 0$) и отрицательных ($p_1 < 0, p_2 < 0$) коэффициентах перекрёстной диффузии. Положительный коэффициент перекрестной диффузии описывает движение особей одной части популяции в направлении высокой концентрации особей другой части (рис. 3.15б). При отрицательном коэффициенте перекрестной диффузии особи одной части популяции двигаются в направлении низкой концентрации особей другой части (рис. 3.15в). Отметим, что в этих слу-

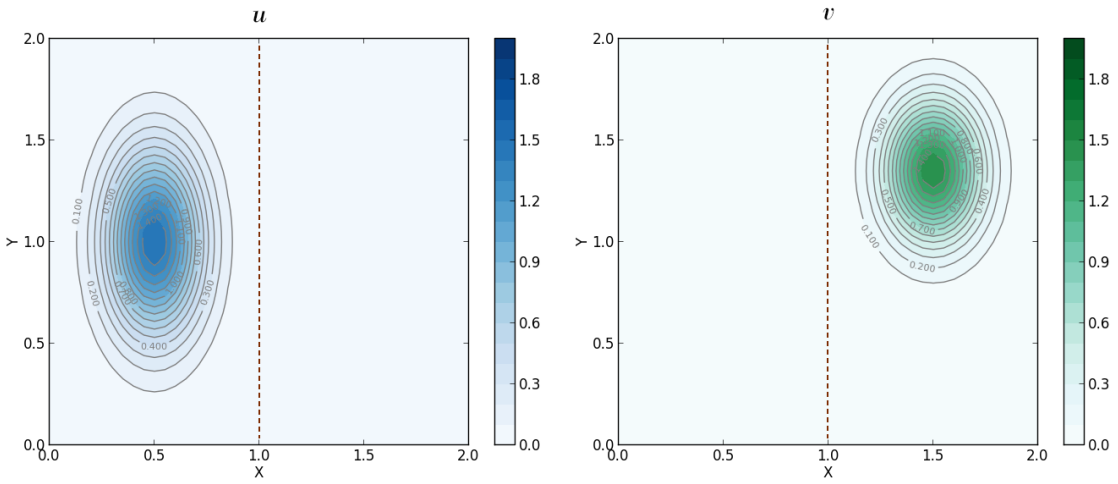


а) $d_1 = 0.5,\ d_2 = 0.5, \quad t = 3.$

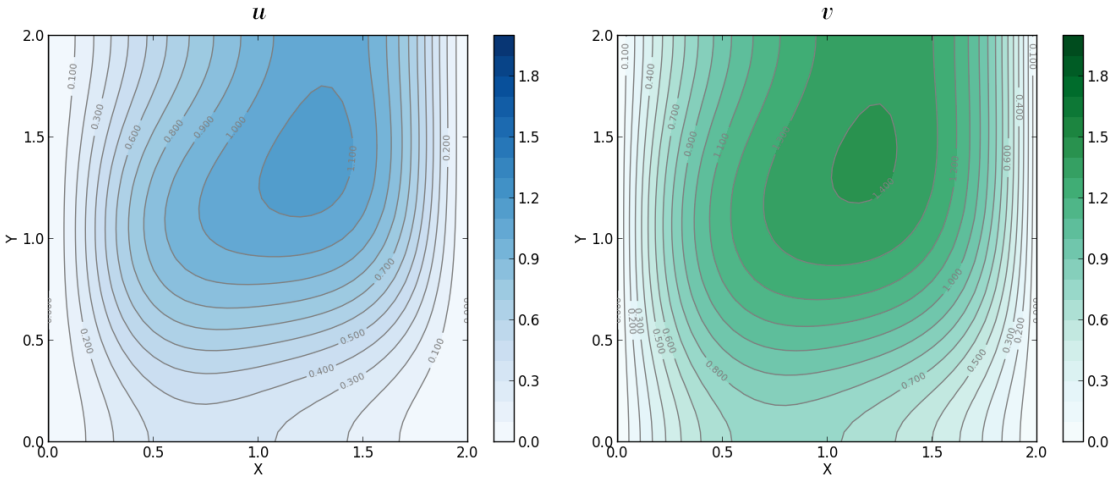


б) $d_1 = 0.9,\ d_2 = 0.5, \quad t = 3.$

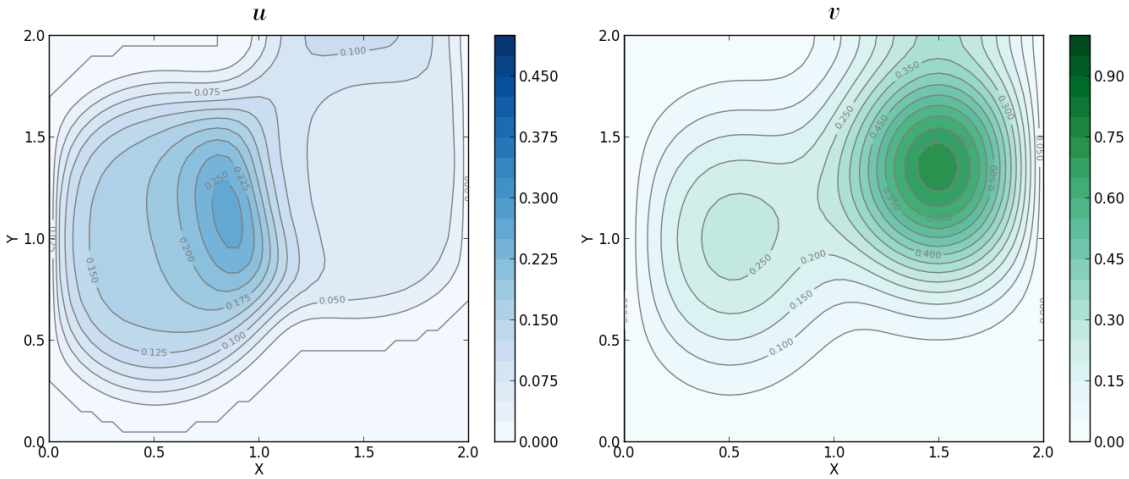
Рис. 3.13. Распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ при условиях (3.3)-(3.4), $p_1 = p_2 = 0.03,\ g_1 = 1.5,\ g_2 = 1.5,\ \eta_1 = \eta_2 = 2,\ \mu_1 = \mu_2 = 0.5.$



а) $t = 0$.

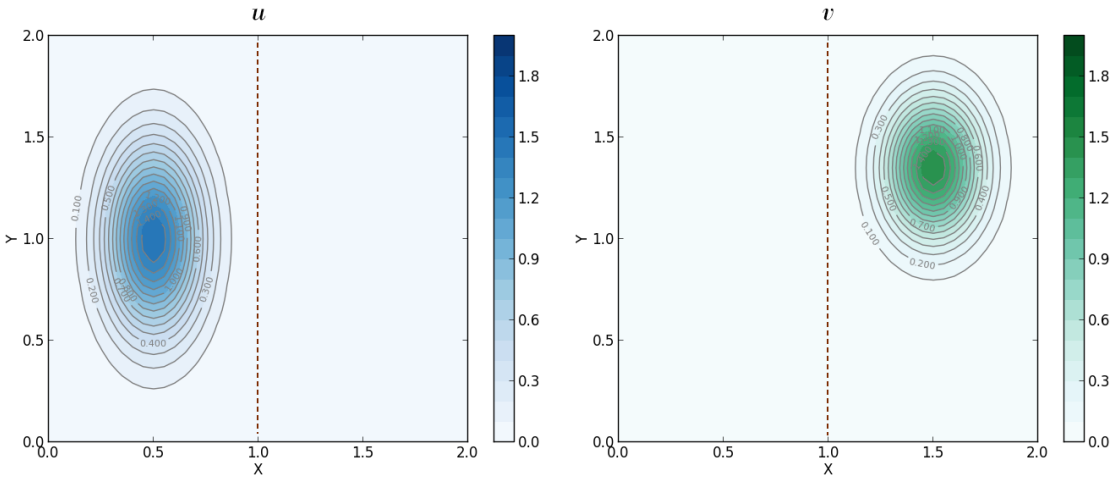


б) $p_1 = 0.05$, $p_2 = 0$, $t = 5$.

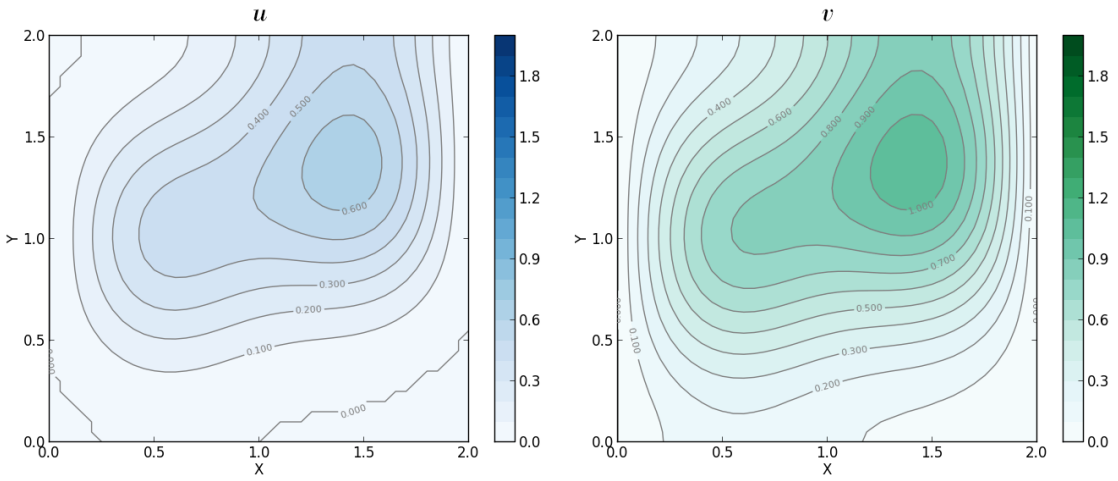


в) $p_1 = -0.5$, $p_2 = 0$, $t = 1$.

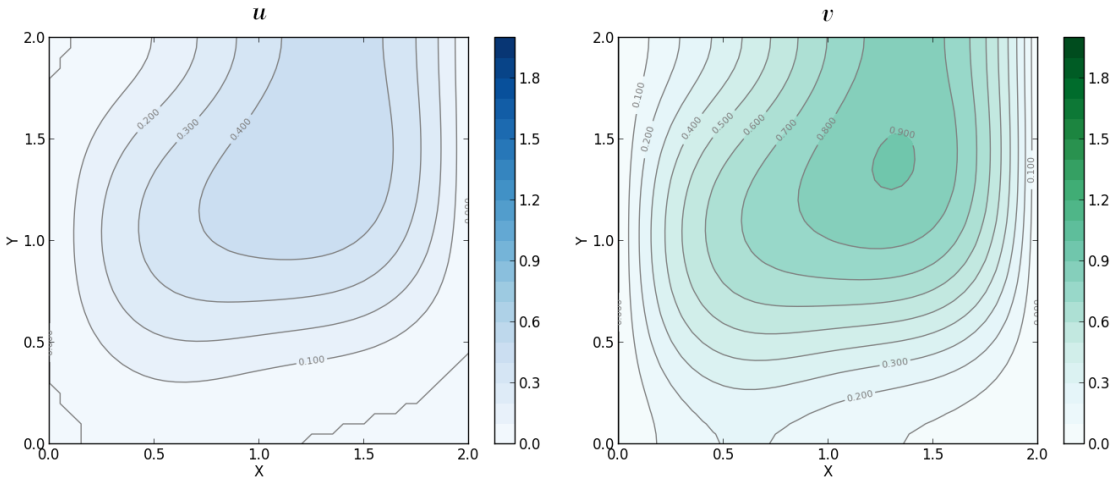
Рис. 3.14. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = 2$, $\eta_2 = 1.5$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.9$.



а) $t = 0$.

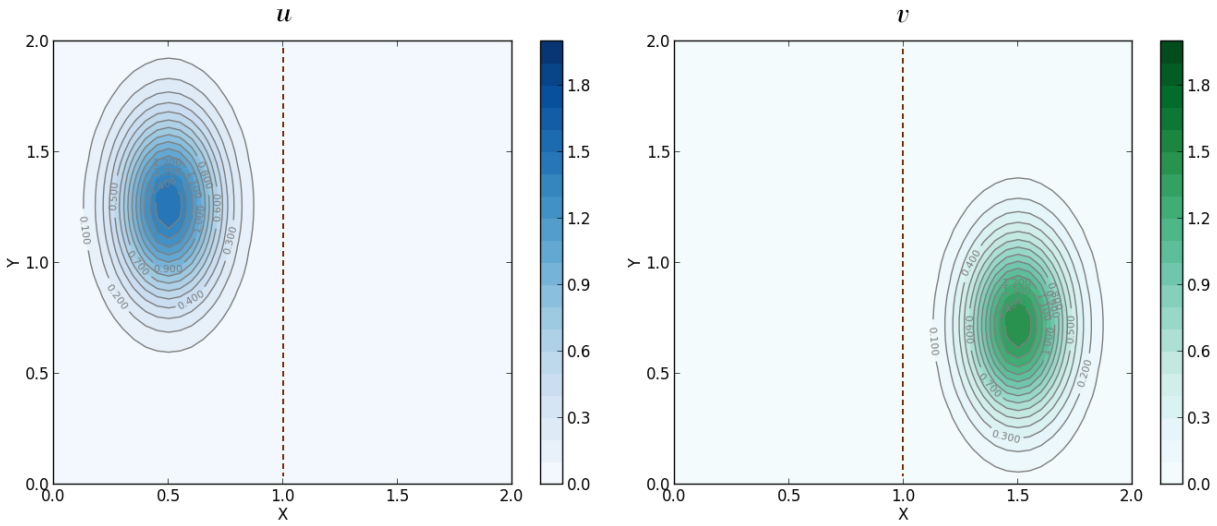


б) $p_1 = 0.02$, $p_2 = 0.02$, $t = 3$.

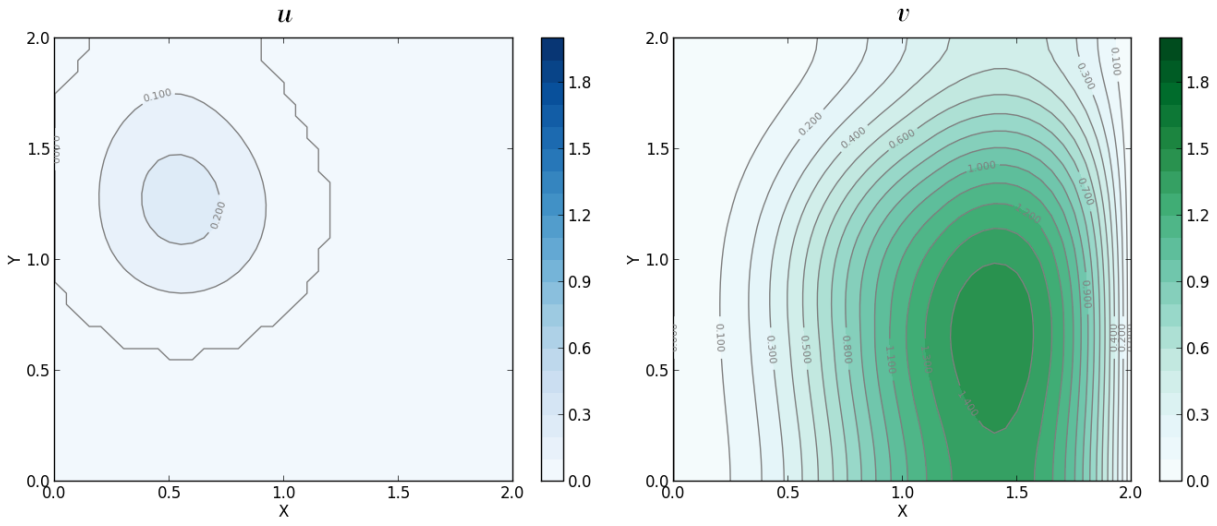


в) $p_1 = -0.05$, $p_2 = -0.03$, $t = 3$.

Рис. 3.15. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = 2$, $\eta_2 = 1.5$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.9$.

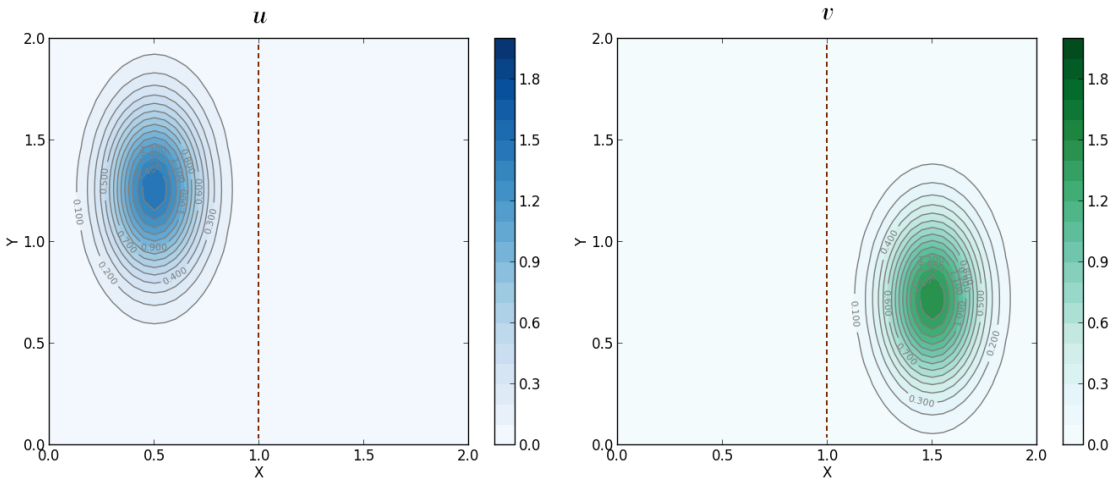


а) $t = 0$.

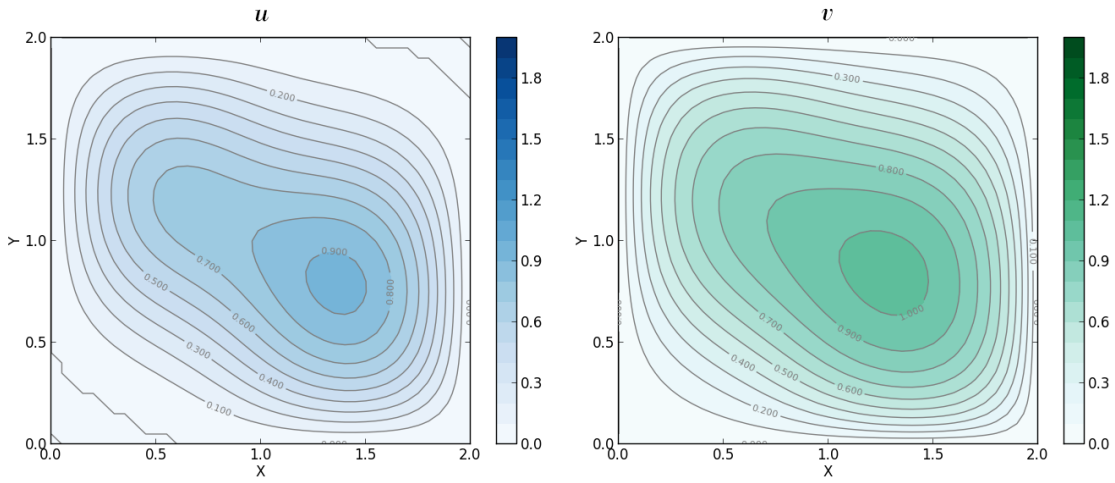


б) $d_1 = 0$, $d_2 = 0$, $p_1 = p_2 = 0.02$ $t = 3$.

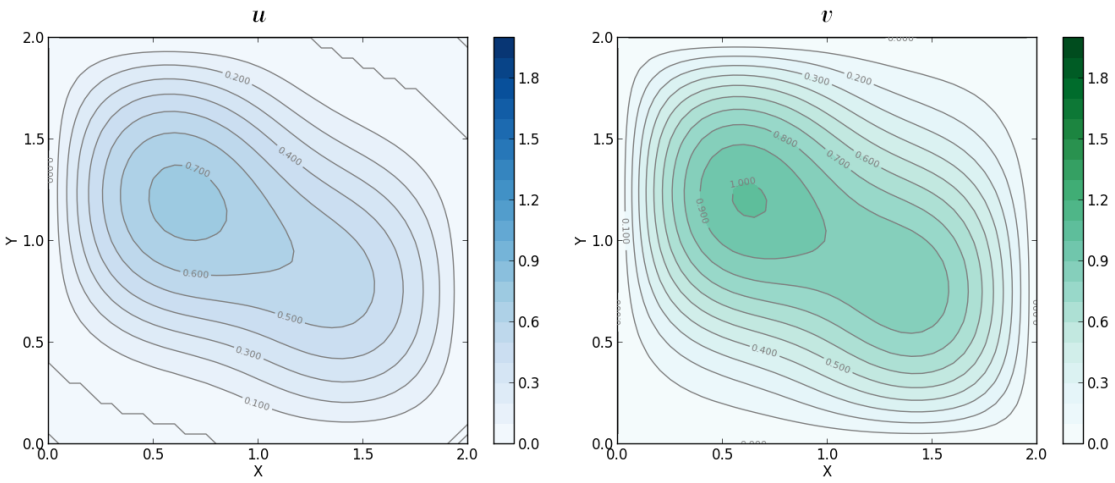
Рис. 3.16. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.3)-(3.4), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 1.8$, $\mu_1 = 0.7$, $\mu_2 = 0.4$.



а) $t = 0$.



б) $d_1 = 0.7$, $d_2 = 0.5$, $p_1 = 0.02$, $p_2 = -0.02$ $t = 3$.



в) $d_1 = 0.5$, $d_2 = 0.7$, $p_1 = -0.02$, $p_2 = 0.02$ $t = 3$.

Рис. 3.17. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.5)-(3.6), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 1.8$, $\mu_1 = 0.7$, $\mu_2 = 0.4$.

чаях сохраняется действие параметров обмена, включенных в f_1 и f_2. На рис. 3.15б особи охраняемой части популяции менее активно выходят на неохраняемую часть ареала, что обусловлено выбором значений параметров обмена $d_1 > d_2$.

Рис. 3.16 соответствует распространению популяции по ареалу только за счет нелинейной и направленной диффузии, без коэффициентов обмена ($d_1 = d_2 = 0$).

Распределения плотностей популяции на рис. 3.17 определяются наличием в системе (3.1) перекрестных диффузионных коэффициентов с противоположными знаками. Показано влияние значений коэффициентов обмена на интенсивность переходов частей популяции при граничных условиях (3.5)-(3.6).

Значения коэффициентов перекрестной диффузии влияют на уровень финальных распределений плотностей частей популяции при различных краевых условиях. В случае нулевой плотности популяции на границах ареала (краевые условия Дирихле) отрицательные значения $p_1 < 0$ и $p_2 < 0$ понижают уровень финальных распределений $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$.

3.4.3. Влияние функции ресурса на формирование пространственных распределений

Далее представлены результаты расчета для системы (3.1)-(3.2), описывающей динамику охраняемой популяции на билокальном ареале с обобщенным ресурсом, при значениях параметров:

$$\alpha_{11} = \alpha_{21} = 0.03, \alpha_{12} = \alpha_{22} = 0.01, p_1 = p_2 = 0.02, q_1 = q_2 = 0,05,$$
$$m_1 = 0.95, m_2 = 1.2, d_1 = 0.7, d_2 = 0.5, c_1 = 0.25, c_2 = 0.65, \qquad (3.17)$$
$$h_1 = 0.55, b_1 = 0.1.$$

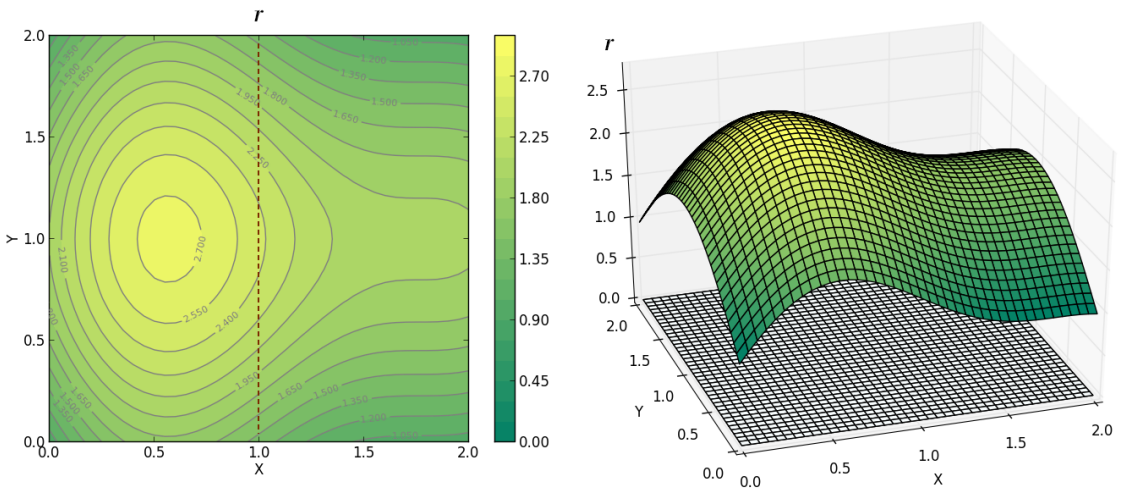
В этом случае в области $\Omega = [0, 2] \times [0, 2]$ формируются распределения с ненулевыми плотностями $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$. Рассматриваемый ареал может иметь несколько локализованных, богатых ресурсами, зон или одну протяженную узкую благоприятную зону, охватывающую обе части ареала.

На рис. 3.18 и 3.19 показаны начальные и финальные распределения плотностей $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ в случае локализации благоприятной зоны на охраняемой и неохраняемой территориях (рис. 3.18а и 3.19а). При различных начальных данных $u^0(x, y)$ и $v^0(x, y)$ (рис. 3.18б и 3.19б) и значениях параметров (3.17), расчеты показали, что профили финальных распределений повторяют профиль функции ресурса $r(x, y)$ и имеют выраженные экстремумы в наиболее благоприятной зоне. Достижение высоких стационарных распределений $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ в неохраняемой и охраняемой частях ареала иллюстрируют рис. 3.18в и 3.19в, соответственно.

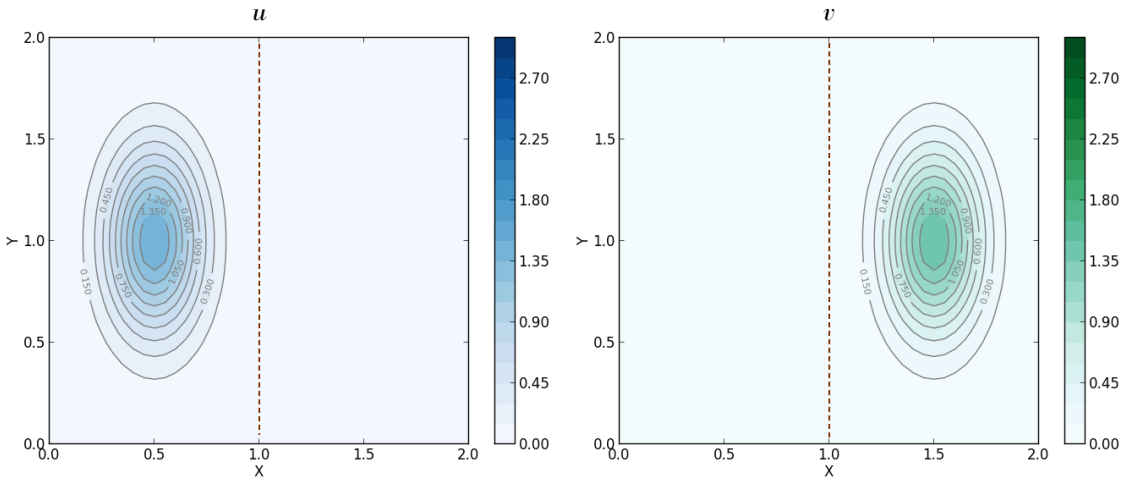
Далее, при значениях параметров (3.17) и отсутствии потока на границах ареала (3.7)-(3.8), исследуется влияние функции ресурса $r(x, y)$, задающей две благоприятные зоны в рассматриваемой области, на миграцию частей охраняемой популяции. На рис. 3.20 показаны наибольшие концентрации плотностей частей популяции в благоприятных зонах ареала.

На рис. 3.21 проиллюстрирован случай, когда функция ресурса задает узкую благоприятную зону, протянувшуюся по всему ареалу, и пересекающую экологический барьер – границу охраняемой территории. Здесь так же заполнение ареала происходит по гребню благоприятной зоны, заданной функцией ресурса (рис. 3.21в).

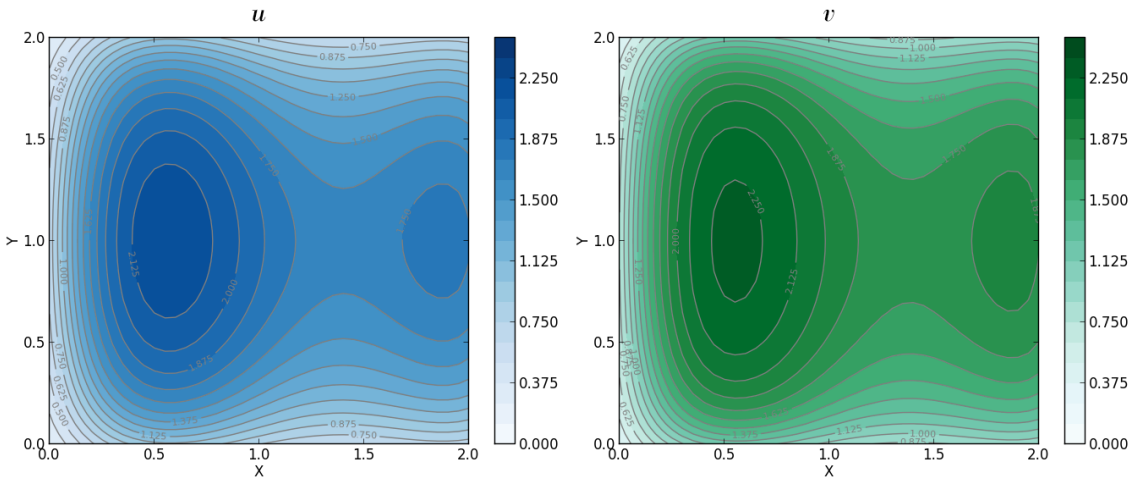
Результаты расчетов показывают, что при положительных значениях параметров перекрестной диффузии $p_1 > 0, p_2 > 0$ особи популяции стремятся полностью заполнить благоприятные зоны, вне зависимости от их месторасположения на ареале.



а) Функция ресурса $r(x, y)$.

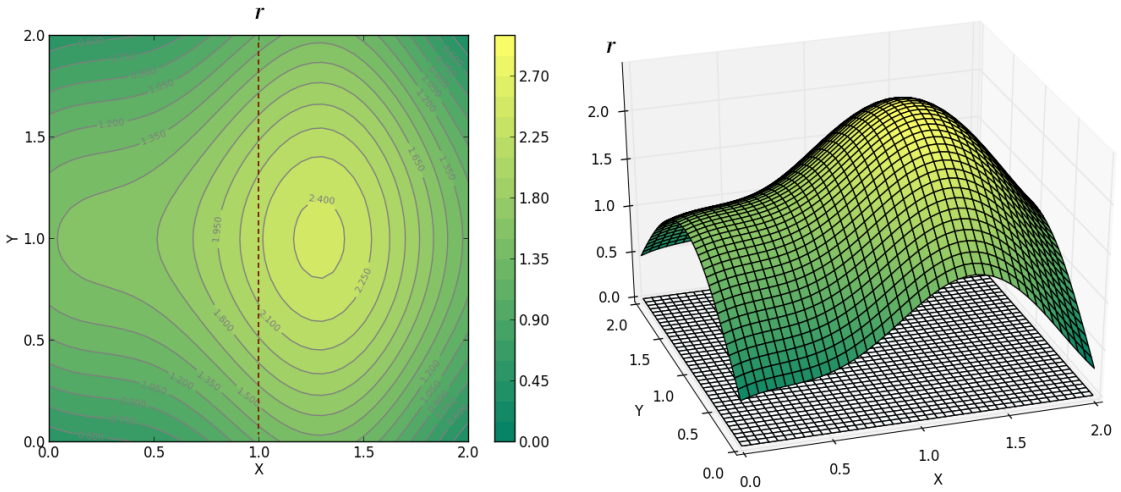


б) $t = 0$.

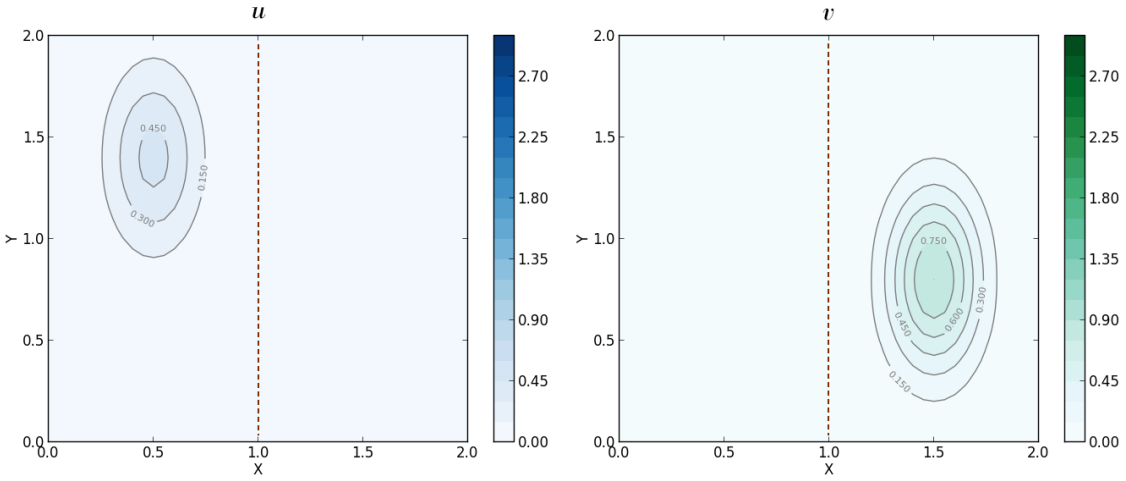


в) $t = 15$.

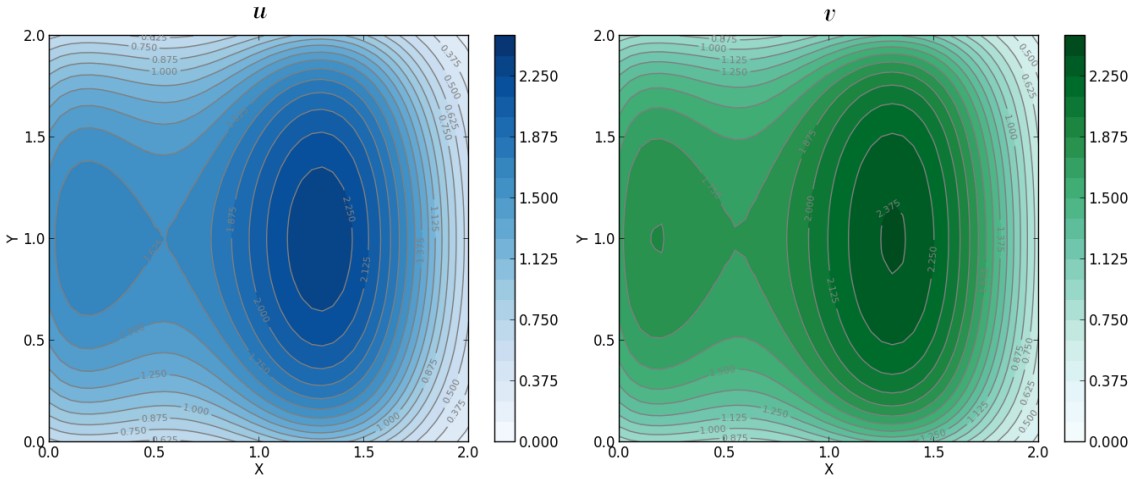
Рис. 3.18. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.



а) Функция ресурса $r(x, y)$.

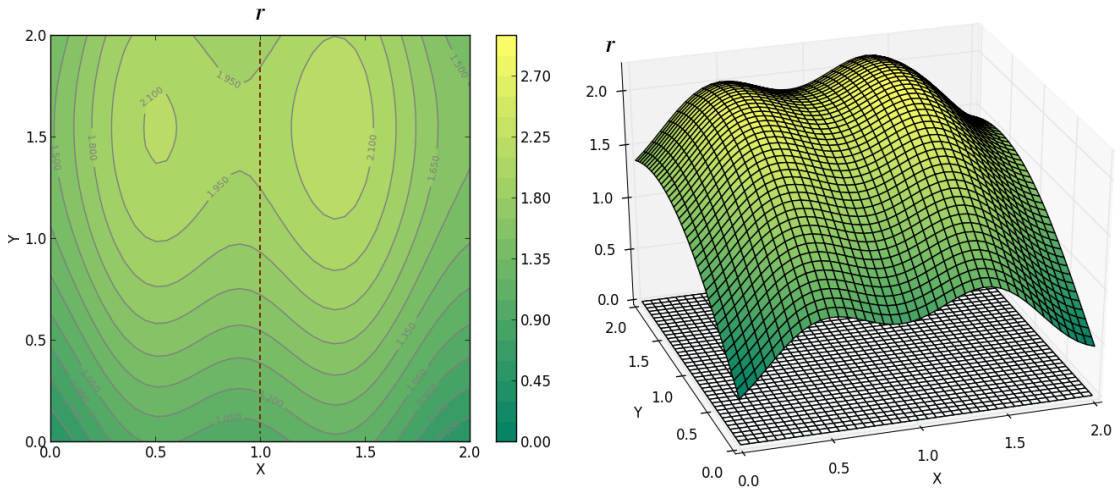


б) $t = 0$.

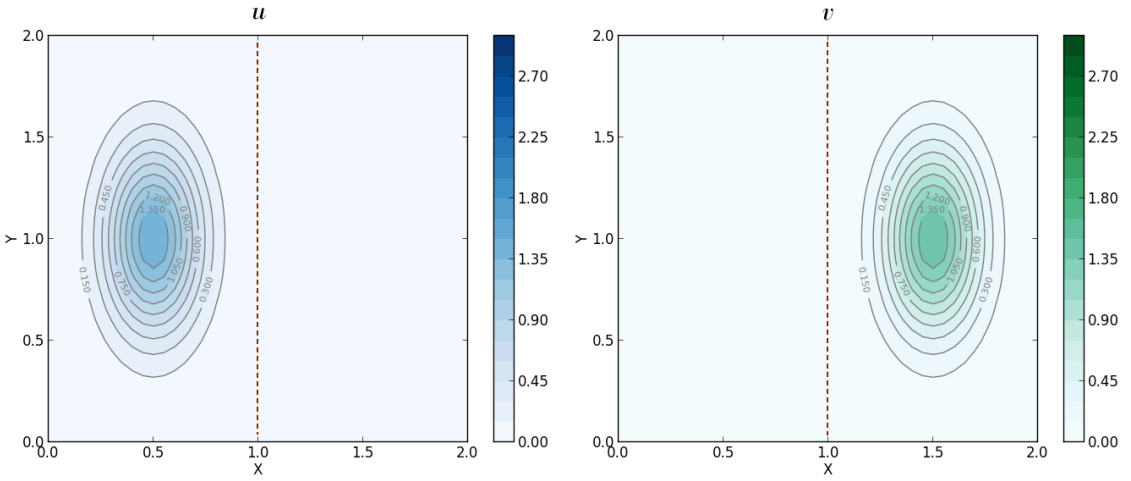


в) $t = 15$.

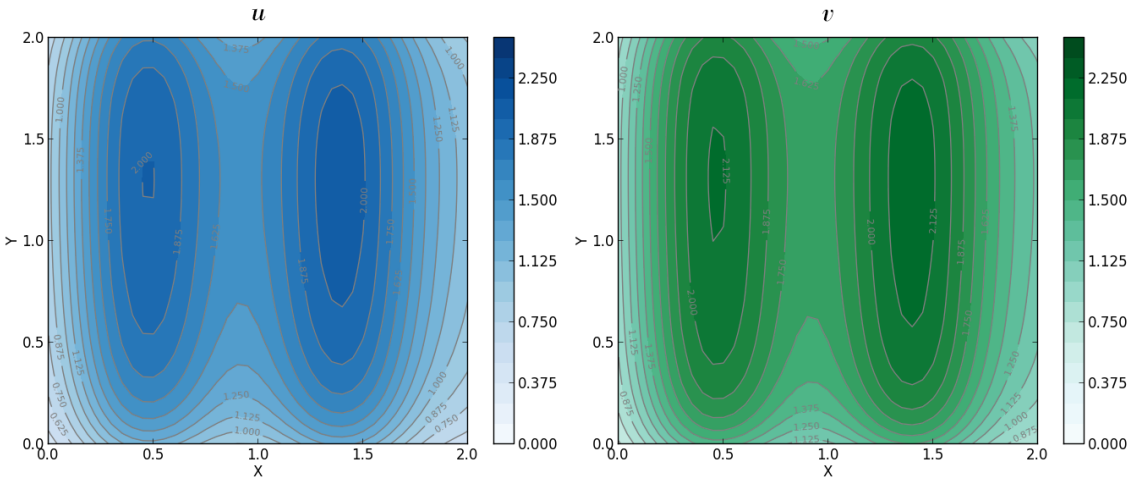
Рис. 3.19. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 0.5$, $g_2 = 0.9$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.7$, $\mu_2 = 0.4$.



а) Функция ресурса $r(x, y)$.

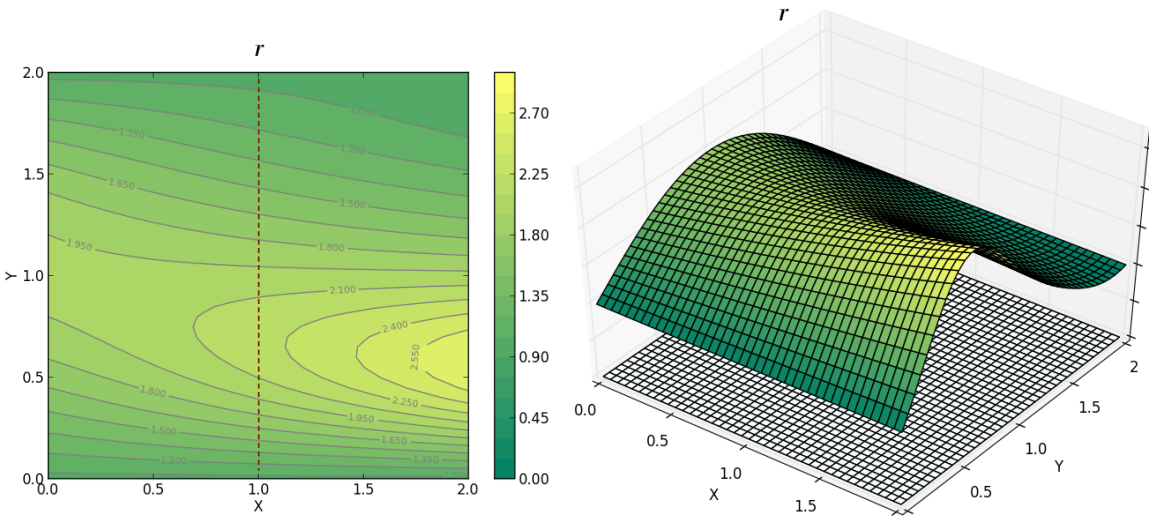


б) $t = 0$.

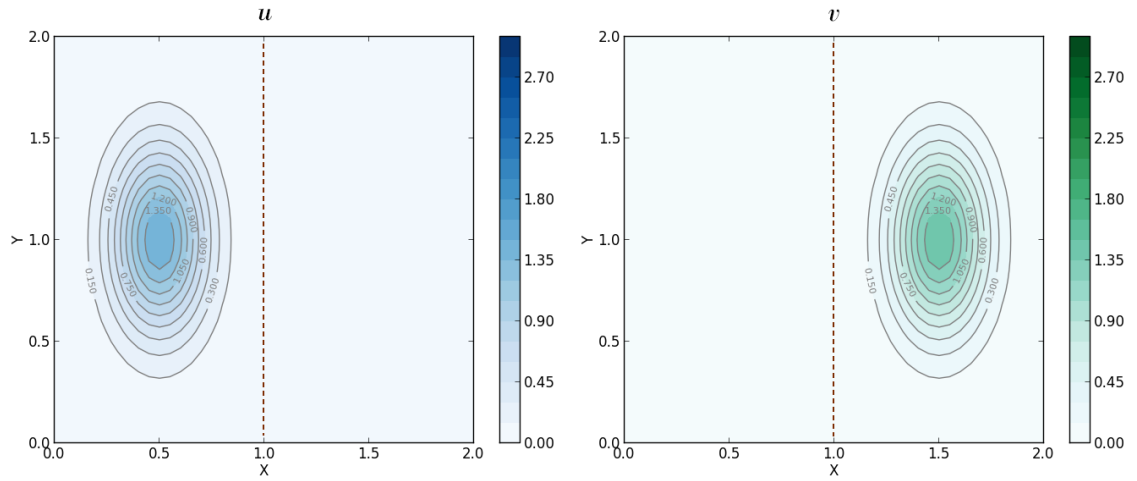


в) $t = 15$.

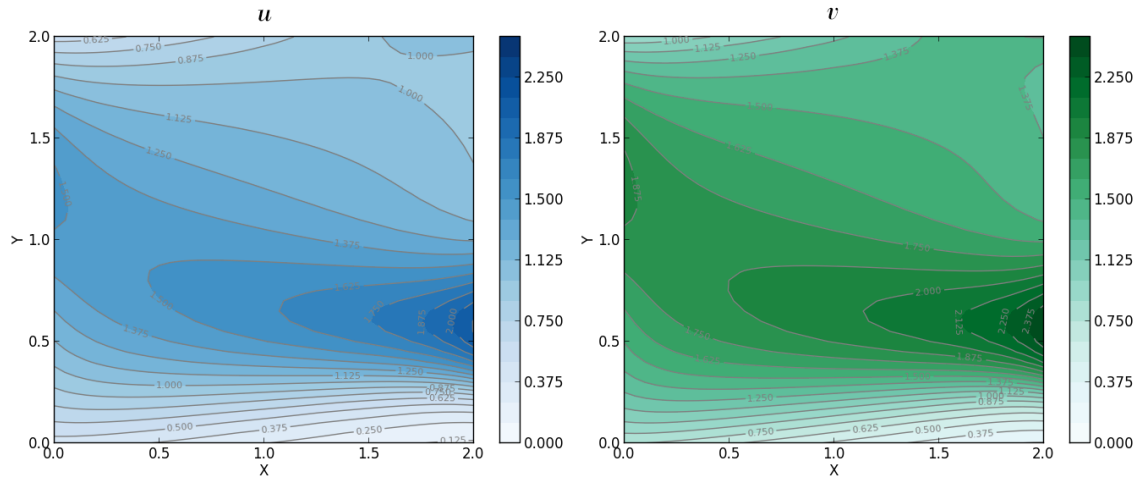
Рис. 3.20. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.



а) Функция ресурса $r(x, y)$.



б) $t = 0$.



в) $t = 10$.

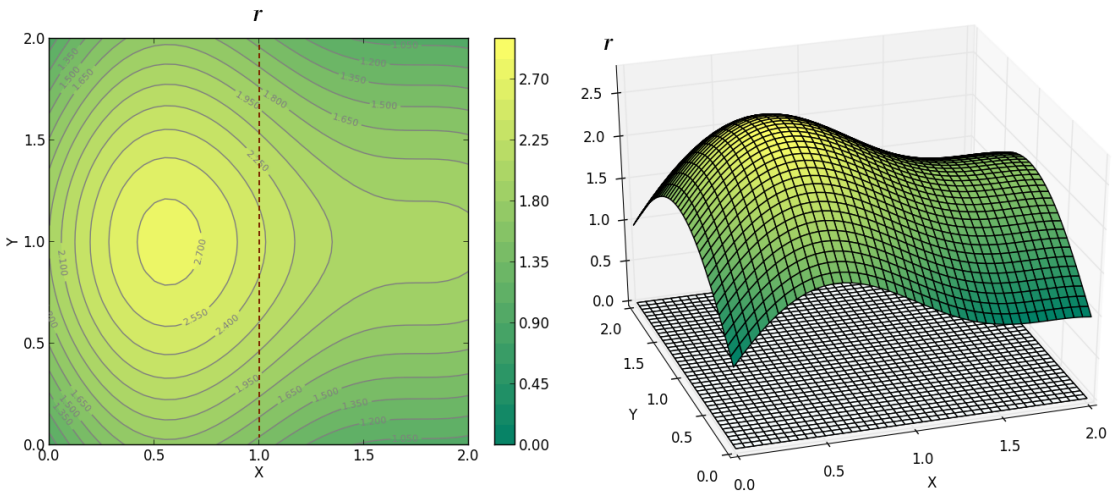
Рис. 3.21. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $h_1 = 0.75$, $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.

Далее рассмотрим систему (3.1) при различных значениях параметров p_1, p_2, q_1, q_2, остальные параметры задаются (3.17). На рис. 3.22 представлены начальные и финальные распределения при разных знаках значений перекрестной диффузии $p_1 > 0, p_2 < 0$. Здесь видно, что в момент выхода на стационарное распределение неохраняемая часть популяции занимает благоприятную зону, и профиль распределения повторяет профиль функции ресурса $r(x, y)$. Освобожденные, менее предпочтительные, участки ареала занимает охраняемая часть популяции.

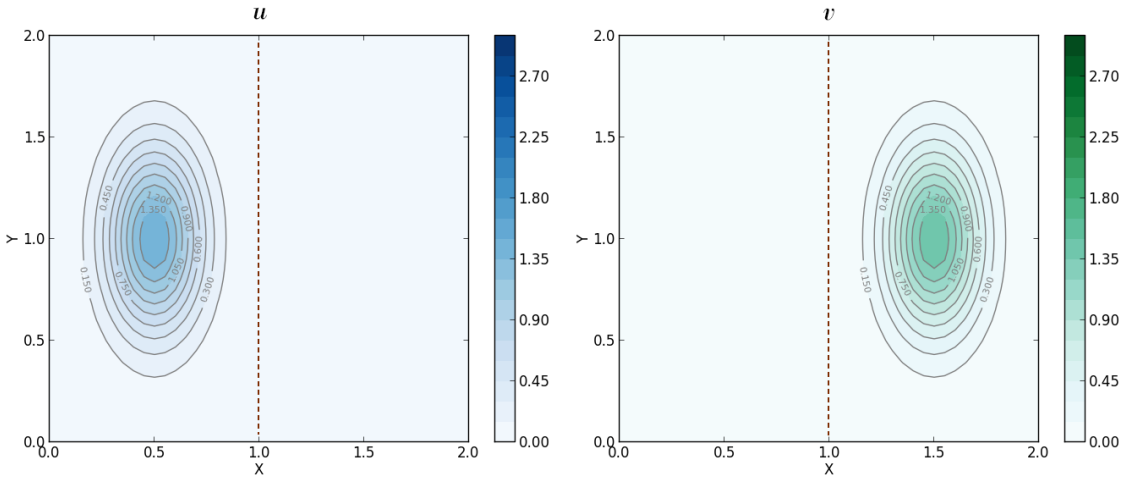
На рис. 3.23 представлены финальные распределения $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ с учетом функции ресурса $r(x, y)$ (рис. 3.23а) при $p_1 = -0.02, p_2 = -0.03, q_1 = 0.15, q_2 = 0.05$. В этом случае, в начальный момент времени части популяции заполняют близлежащую благоприятную зону. Финальные распределения $u(x, y, t)$ и $v(x, y, t)$ имеют более выраженные экстремумы. Вследствие учета перекрестной диффузии с отрицательными значениями параметров, в точках максимумов плотности $u(x, y, t)$ возникает минимум плотности $v(x, y, t)$, и наоборот. При этом на распространение популяции по ареалу влияет введенная функция ресурса.

Обобщенный ресурс в модели охраняемой популяции оказывает положительное воздействие на выживание части популяции, подверженной антропогенному воздействию. Несмотря на наличие бифуркации в точечной модели при бифуркационном значении параметра $b_1 = 0.8$, на рис. 3.24 показано установление ненулевой плотности $u(x, y, t)$ при наличии функции ресурса. Рис. 3.24б соответствует вырождению неохраняемой части из-за высокого антропогенного воздействия при отсутствии ресурса.

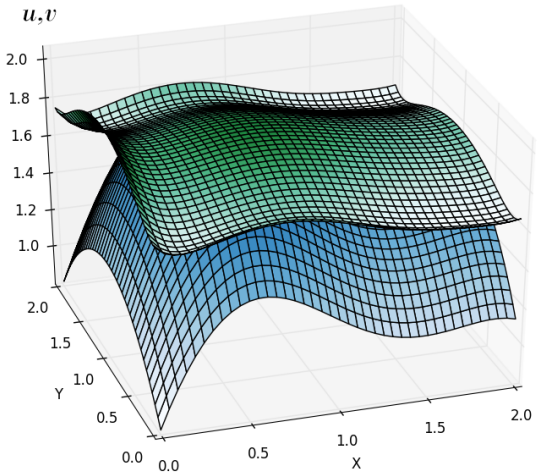
На рис. 3.25 показано влияние расположения благоприятных зон на распределения плотностей u и v в случае граничных условий (3.5)-(3.6). При $p_1 = p_2 = 0.2$ и $q_1 = q_2 = 0.05$, несмотря на расположение благоприятных



а) Функция ресурса $r(x, y)$.

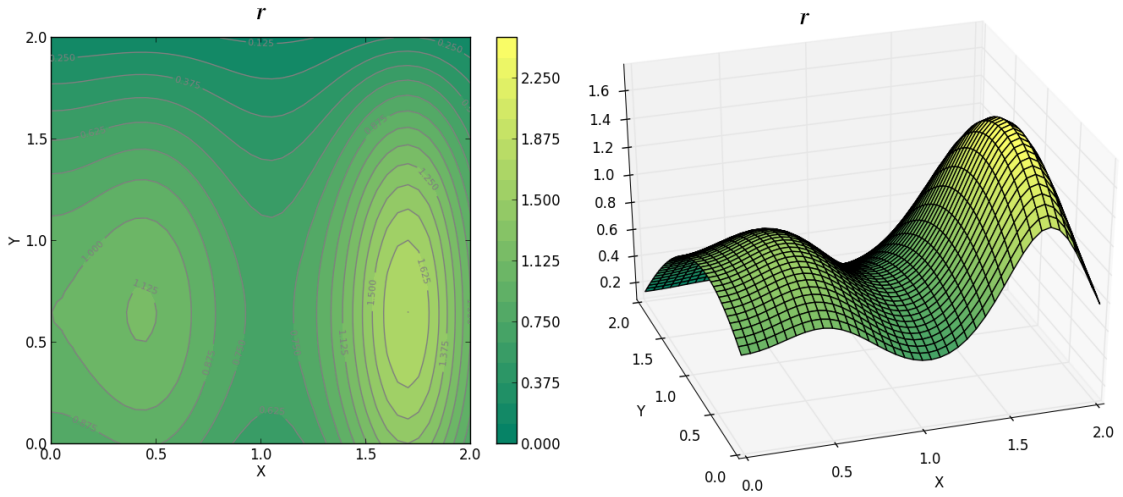


б) $t = 0$.

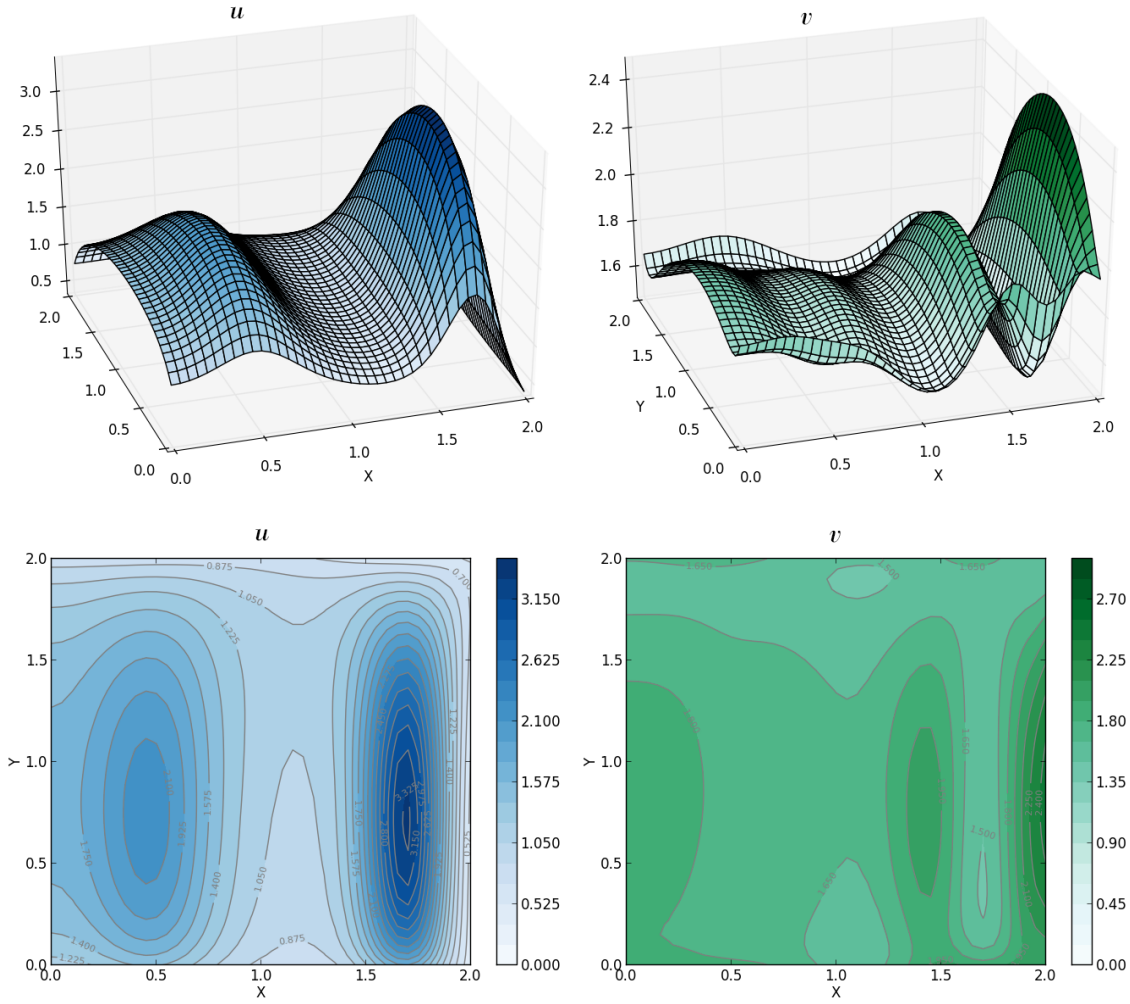


в) $p_1 = 0.02$, $p_2 = -0.07$, $t = 15$.

Рис. 3.22. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.

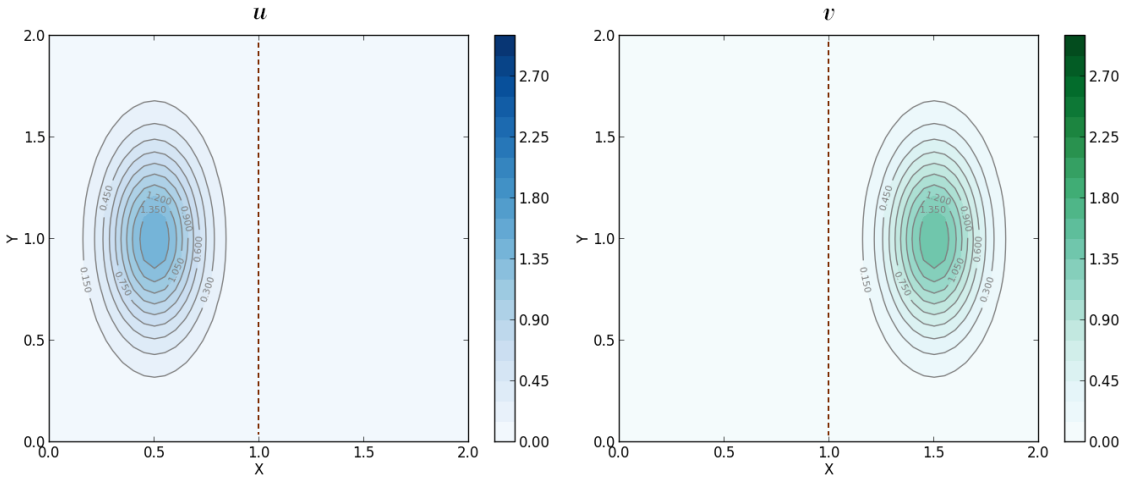


а) Функция ресурса $r(x, y)$.

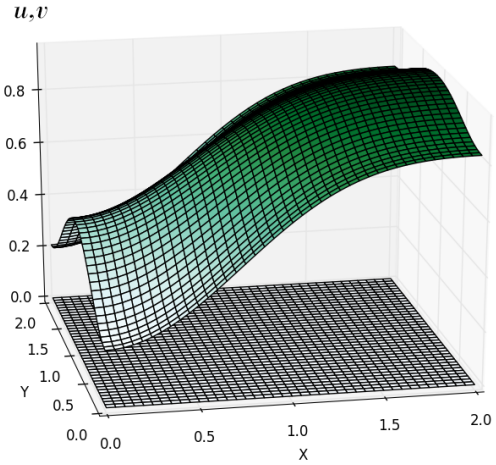


б) $p_1 = -0.02$, $p_2 = -0.03$, $t = 15$.

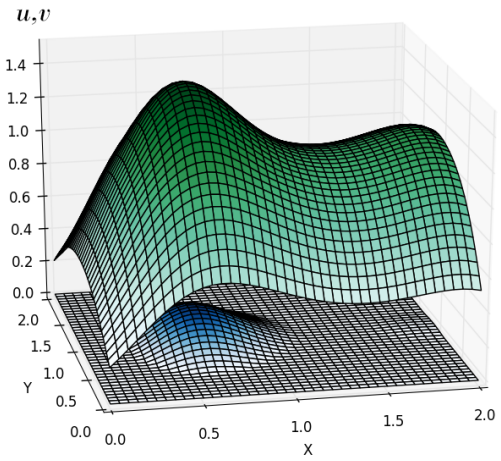
Рис. 3.23. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.



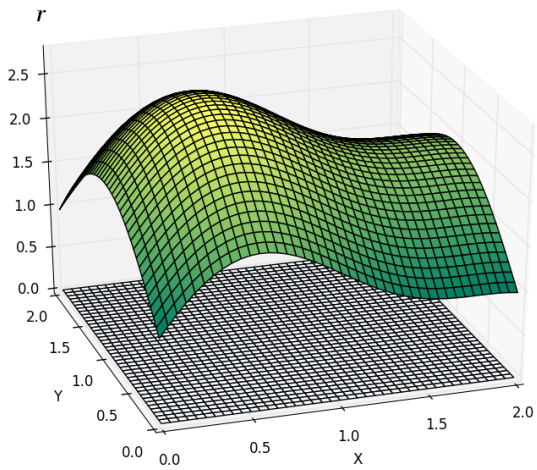
а) $t = 0$.



б) $t = 5$.

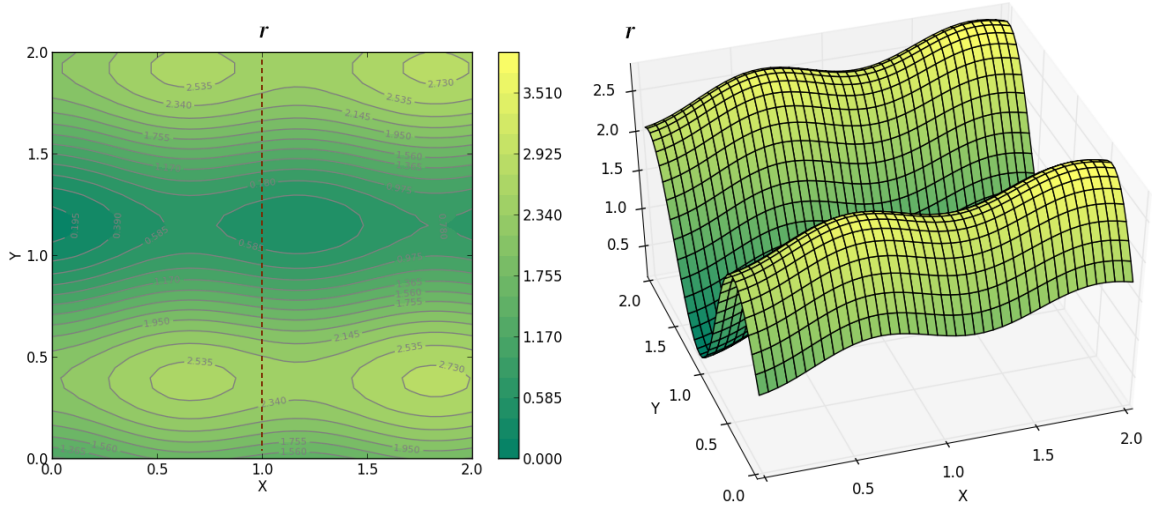


в) $t = 10$.

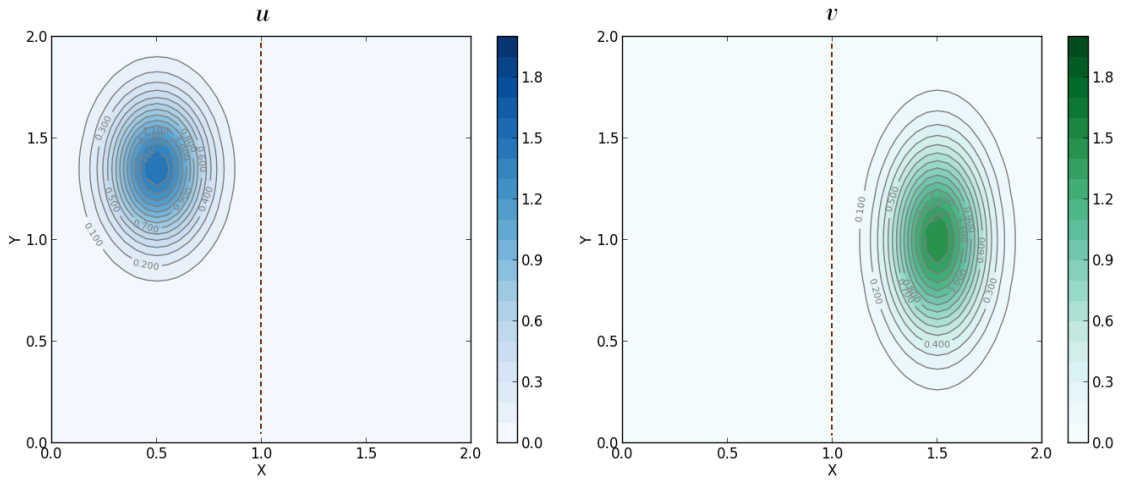


г) Функция ресурса $r(x, y)$.

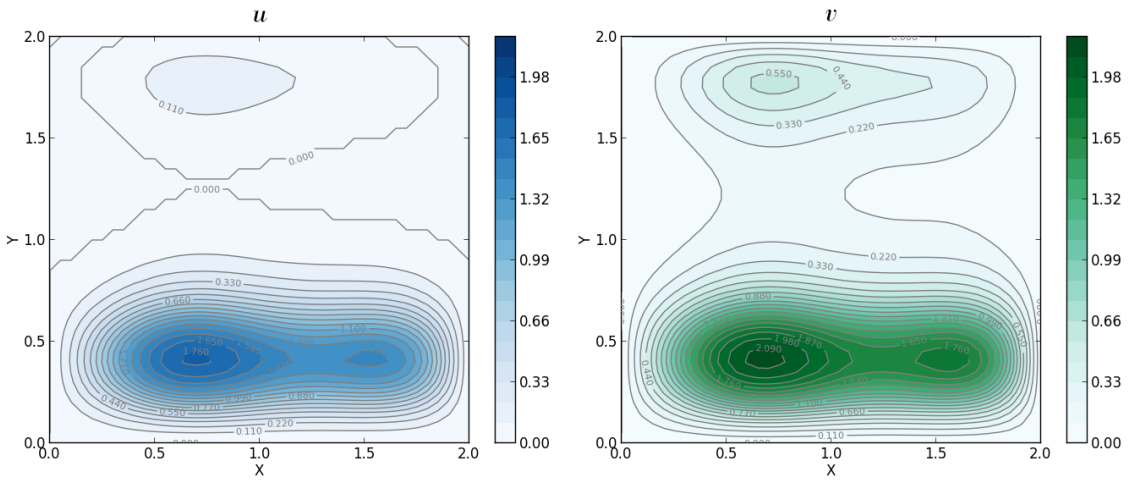
Рис. 3.24. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.7)-(3.8), $h_1 = 0.8$, $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = \eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 0.5$.



а) Функция ресурса $r(x, y)$.



б) $t = 0$.



в) $t = 15$.

Рис. 3.25. Распределения плотностей u и v при граничных условиях (3.5)-(3.6), $g_1 = 1.5$, $g_2 = 1.5$, $\eta_1 = 1.5$, $\eta_2 = 2$, $\mu_1 = 0.9$, $\mu_2 = 0.5$.

зон вблизи границ, максимальные плотности частей популяции достигаются во внутренней, менее благоприятной зоне.

3.5. Выводы

Двумерная диффузионная модель описывает характерную пространственно-временную динамику охраняемой популяции на билокальном ареале. Анализ численных решений проведен для различных локализаций начальных распределений и различных значений параметров модели (3.1)-(3.2). Основные результаты третьей главы заключаются в следующем.

1. Разработан комплекс программ для численной реализации двумерной модели динамики численности популяции при меняющихся значениях параметров. Данный комплекс программ может применяться к различным моделям, задаваемым параболическими уравнениями.
2. Выбор значений параметров для функций (3.2), при которых существуют устойчивые стационарные состояния в точечной модели, приводит к возникновению в модели с нелинейной диффузией устойчивых стационарных распределений в виде двумерных структур.
3. При соответствующих одинаковых входных данных миграционные эффекты распределения популяции, установленные в одномерной задаче, сохраняются в двумерной модели без учета ресурса. В случае граничных условий второго рода и отсутствия функции ресурса плотность популяции становится равномерной на всем ареале.
4. Исследовано влияние перекрестной диффузии и функции обобщенного ресурса на распределения плотностей частей популяции. При отсутствии учета обобщенного ресурса распространение одной части популяции обусловлено только наличием градиента другой части. Особенно ярко выражена реакция только одной части популяции при отсут-

ствии таксиса в другой. В случае учета обобщенного ресурса профили финальных распределений плотностей частей популяции повторяют профиль функции ресурса. Так, наибольшие концентрации плотностей частей популяции устанавливаются в благоприятных зонах ареала. Наличие обобщенного ресурса сохраняет ненулевую плотность при параметрах модели, соответствующих существованию бифуркации в точечной модели.

5. В случае, когда граница ареала действует как барьер (граничные условия второго рода), то наличие ресурса естественным образом положительно влияет на популяцию. Если на границах выполняются условия первого рода, то наличие ресурса может быть полезным или, наоборот, отрицательно воздействовать на плотности частей популяции, в зависимости от конкретной ситуации. При расположении наиболее благоприятной зоны в центре ареала функция обобщенного ресурса оказывает положительное влияние на плотность популяции. Если благоприятная зона расположена вблизи границы, то это приводит к уменьшению плотности популяции.

Заключение

Диссертационная работа посвящена исследованию моделей динамики охраняемой популяции на билокальном ареале. Проводится исследование систем обыкновенных дифференциальных уравнений и систем уравнений в частных производных параболического типа, описывающих взаимодействие двух групп одной популяции, локализованных на разных частях билокального ареала. В первой главе изучены состояния равновесия и бифуркации точечной модели. Во второй и третьей главах анализируются миграционные эффекты, вызванные неоднородностями частей популяции и обобщенного ресурса.

В диссертационной работе получены следующие результаты.

1. Построен и исследован расширяющийся комплекс моделей охраняемой популяции на билокальном ареале, состоящий из точечных и диффузионных моделей различных размерностей. Более сложные модели основываются на более простых, с усложнением моделей возникают новые эффекты в динамике популяции. При этом в сложных моделях сохраняются основные результаты, полученные с помощью более простых моделей. Диффузионные модели охраняемой популяции другими авторами не исследовались.
2. В точечных моделях выявлено наличие бифуркаций, приводящих к катастрофическому вырождению популяции. В качестве бифуркационных параметров выступают параметры планового и нелимитированного промыслов.
3. Разработаны прикладные программы в среде Python для численного исследования диффузионных моделей и визуализации полученных результатов. Для численного решения моделей построены безусловно устойчивые схемы суммарной аппроксимации, вычислительный алго-

ритм реализован методом прогонки и итерационным методом. Комплекс программ может применяться к различным моделям, задаваемым параболическими уравнениями.

4. В распределенных моделях изучено влияние кросс-диффузии и обобщенного ресурса на распределения плотностей частей популяции.

Литература

1. *Абакумов А.И.* Оптимальный сбор урожая в моделях популяций / А.И. Абакумов // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 1994. – Т. 1, вып. 6. – С. 834-849.
2. *Абакумов А.И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций / А.И. Абакумов. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – 129 с.
3. *Александров А.Ю.* Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ / А.Ю. Александров, А.В. Платонов, В.Н. Старков, Н.А. Степенко. – СПб.: Соло, 2006. – 186 с.
4. *Александров А.Ю.* О диссипативности некоторых классов моделей популяционной динамики / А.Ю. Александров, А.В. Платонов, Я. Чэнь // Вестник СПбГУ. Сер.10: Прикладная математика, информатика, процессы управления. – 2010. – Вып. 2. – С. 3–17.
5. *Алешин С.В.* Уравнение Колмогорова-Петровского-Пискунова с запаздыванием / С.В. Алешин, С.Д. Глызин, С.А. Кащенко // Моделирование и анализ информационных систем. – 2015. – Т. 22, №2. – С. 304-321.
6. *Алпеева Л.Е.* Косимметричный подход к анализу формирования пространственных популяционных структур с учетом таксиса / Л.Е. Алпеева, В.Г. Цибулин // Компьютерные исследования и моделирование. – 2016. – Т. 8, №4. – С. 661-671.
7. *Апонин Ю.М.* Математическая модель сообщества хищник-жертва с нижним порогом численности жертвы / Ю.М. Апонин, Е.А. Апонина // Компьютерные исследования и моделирование. – 2009. – Т. 1, №1. – С. 51-56.

8. *Апонина Е.А.* Численно-аналитическое исследование математических моделей популяционной динамики: автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 03.00.02 / Апонина Елена Александровна. – Пущино, 2008. – 27 с.

9. *Арнольд В.И.* Теория катастроф / В.И. Арнольд. – М.: Наука, 1990. – 128 с.

10. *Ашихмин В.Н.* Введение в математическое моделирование / В.Н. Ашихмин, М.Б. Гитман, И.Э. Келлер [и др.]. – М.: Логос, 2005. – 440 с.

11. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А.Д. Базыкин. – М.: Наука, 1985. – 181 с.

12. *Батурин В.А.* Планирование и прогнозирование природно-экономических систем / В.А. Батурин, Д.М. Скитневский, А.К. Черкашин. – Новосибирск: Наука, 1984. – 169 с.

13. *Белотелов Н.В.* Популяционные модели с нелинейной диффузией / Н.В. Белотелов, А.И. Лобанов // Мат. моделирование. – 1997. – Т. IX, №12. – С. 43-56.

14. *Бердников С.В.* Математическое моделирование экзогенных возмущений в трофических сетях (на примере инвазии планктонного хищника в морскую экосистему) / С.В. Бердников, В.В. Васильченко, В.В. Селютин // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 1999. – Т. 1, вып. 2. – С. 250-270.

15. *Березовская Ф.С.* Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом / Ф.С. Березовская, Г.П. Карев // УФН. – 1999. – Т. 169, №9. – С. 1011-1024.

16. *Бигон М.* Экология. Особи, популяции и сообщества: в двух томах / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с. – Т. 2. – 477 с.

17. *Борина М.Ю.* Диффузионная неустойчивость в трехкомпонентнои модели типа «реакция–диффузия» / М.Ю. Борина, А.А. Полежаев // Компьютерные исследования и моделирование. – 2011. – Т. 3, №2. – С. 135-146.

18. *Борисов А.В.* Численное моделирование одномерной популяционной динамики с нелокальным воздействием / А.В. Борисов, Р.О. Резаев, А.Ю. Трифонов, А.В. Шаповалов // Известия Томского политех. ун-та. – 2009. – Т. 315, №2. – С. 24-28.

19. *Будянский А.В.* Моделирование пространственно-временной миграции близкородственных популяций / А.В. Будянский, В.Г. Цибулин // Компьютерные исследования и моделирование. – 2011. – Т. 3, №4. – С. 477-488.

20. *Будянский А.В.* Численное исследование сосуществования популяций в одной экологической нише / А.В. Будянский, М.Г. Кругликов, В.Г. Цибулин // Вестник Донского государственного технического университета. – 2014. – Т. 14, №2(77). – С. 28-35.

21. *Вабищевич П.Н.* Аддитивные операторно-разностные схемы (схемы расщепления) / П.Н. Вабищевич. – М.: КРАСАНД, 2013. – 464 с.

22. *Вабищевич П.Н.* Численное моделирование / П.Н. Вабищевич. – М.: Изд-во Московского университета, 1993. – 152 с.

23. *Вабищевич П.Н.* Численные методы: Вычислительный практикум / П.Н. Вабищевич. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2010. – 320 с.

24. *Васильев В.И.* Численное интегрирование дифференциальных уравнений с нелокальными граничными условиями / В.И. Васильев. – Якутск: Изд-во Якутского филиала СО РАН СССР, 1985. – 160 с.

25. *Васильев М.Д.* Модель охраняемой популяции при наличии конкуренции на билокальном ареале / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев // Вестник Кем. университета. – 2015. – Т. 1, №2(62). – С. 11-22.

26. *Васильев М.Д.* Создание охраняемой территории: моделирование динамики популяции и оценка затрат / М.Д. Васильев, М.П. Григорьев, Ю.И. Трофимцев // Мат. заметки ЯГУ. – 2013. – Т. 20, вып. 2. – С. 222-236.

27. *Васильев М.Д.* Численное исследование одномерной диффузионной модели охраняемой популяции / М.Д. Васильев // Вестник СВФУ. – 2016. – №3 (53). – С. 34-49.

28. *Васильев М.Д.* Численное исследование двумерной модели охраняемой популяции на билокальном ареале / М.Д. Васильев // Вестник СВФУ. – 2017. – №1 (57). – С. 44-61.

29. *Васильев М.Д.* Исследование на устойчивость параметрической модели восстановления популяции / М.Д. Васильев // Материалы Международного молодежного научного форума "Ломоносов-2010"/ Отв.ред. И.А. Алешковский, П.Н. Костылев, А.И. Андреев, А.В. Андриянов. [Электронный ресурс] – М: МАКС Пресс, 2010. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).

30. *Васильев М.Д.* Исследование на устойчивость состояния равновесия одной системы дифференциальных уравнений с параметрами / М.Д. Васильев // Тезисы международной конференции "Дифференциальные уравнения и смежные вопросы", посвященной 110-й годовщине И.Г. Петровского. – М., 2011. – С. 165-166.

31. *Васильев М.Д.* Устойчивость модели динамики охраняемой популчции при оптимизации функции добычи / М.Д. Васильев // VI Международная конференция по математическому моделированию: Тез. докл. – Якутск: ОАО "Медиа-Холдинг Якутия", 2011. – С. 77-78.

32. *Васильев М.Д.* Оптимизация добычи популяции при наличии охраняемой территории / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев, М.П. Григорьев,

М.М. Халтанова // Математическое моделирование развития северных территорий РФ: Тез. докл. III Всероссийской науч. конф. / под общ. ред. В.И. Васильева. – Якутск: Изд-во "Сфера", 2012. – С. 96-98.

33. *Васильев М.Д.* Эколого-экономическая модель охраняемой популяции со случайной величиной добычи / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев // Тр. Межд. науч. чтений "Приморские зори - 2012"/ под общ. ред. А.И. Агошкова. – Владивосток: Изд-во ТАНЭБ, 2012. – Вып. 1. – С. 75-78.

34. *Васильев М.Д.* Построение модели регулирования добычи популяции на основе прогнозной модели / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев // Математика в образовании: сб. статей / под ред. И.С. Емельяновой. – Чебоксары: Изд-во Чувашского ун-та, 2014. – С. 196-200.

35. *Васильев М.Д.* Моделирование непрерывно пополняемой популяции / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев // VII Международная конференция по математическому моделированию: Тез. докл. – Якутск: ОАО "Компания Дани-Алмас", 2014. – С. 128-129.

36. *Васильев М.Д.* Математическое моделирование взаимодействия двух групп одной популяции / М.Д. Васильев // Тр. Межд. науч. чтений "Приморские зори - 2015"/ под общ. ред. А.И. Агошкова. – Владивосток: Дальневост. федерал. ун-т, 2015. – С. 28-29.

37. *Васильев М.Д.* О бифуркациях в модели охраняемой популяции / М.Д. Васильев, Ю.И. Трофимцев // Математическое моделирование развития северных территорий РФ: Тез. докл. / под общ. ред. В.И. Васильева. – Якутск: Научно-исследовательская кафедра "Вычислительные технологии" ИМИ СВФУ, 2015. – С. 30.

38. *Васильченко В.В.* О влиянии недоступных для хищника участков на динамику системы "хищник-жертва"/ В.В. Васильченко, И.Г. Мермельштейн // Мат. моделир. в проблемах рационального природополь-

зования. Тезисы докл. XVII школы-семинара. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1989. – С. 59.

39. *Васин А.А.* Модели динамики коллективного поведения / А.А. Васин. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 154 с.

40. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра. – М.: ИКИ, 2004. – 288 с.

41. *Гайко В.А.* Глобальный бифуркационный анализ квартичной модели «хищник–жертва» / В.А. Гайко // Компьютерные исследования и моделирование. – 2011. – Т. 3, № 2. – С. 125-134.

42. *Гимельфарб А.А.* Динамическая теория биологических популяций / А.А. Гимельфарб, Л.Р. Гинзбург, Р.А. Полуэктов, Ю.А. Пых, В.А. Ратнер. – М.: Наука-Физматгиз, 1974. – 455 с.

43. *Говорухин В.Н.* Медленный таксис в модели хищник-жертва / В.Н. Говорухин, А.Б. Моргулис, Ю.В. Тютюнов // Док. РАН. – 2000. – Т. 372, №6. – С. 730-732.

44. *Голубев Г.Н.* Основы геоэкологии / Г.Н. Голубев. – М.: КНОРУС, 2013. – 351 с.

45. *Горбунова Е.А.* Математические модели одиночной популяции / Е.А. Горбунова, Е.П. Колпак // Вестник СПбГУ. Сер. 10: Прикладная математика, информатика, процессы управления. – 2012. – Вып. 4. – С. 18-30.

46. *Горбунова Е.А.* Математическое моделирование взаимодействующих популяций при антропогенном воздействии: автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 05.13.18 / Горбунова Екатерина Андреевна. – С.-Пб., 2013. – 16 с.

47. *Гроссман С.* Математика для биологов / С. Гроссман, Дж. Тернер. – М.: Высшая школа, 1983. – 384 с.

48. *Гурли С.А.* Нелокальные уравнения реакции-диффузии с запаздыванием: биологические модели и нелинейная динамика / С.А. Гурли, В.-Х. Соу Дэю, Х. Ву Дэю // Современная математика. Фундаментальные направления. – 2003. – Т. 1. – С. 84-120.

49. *Гурман В.И.* Модели природных систем / В.И. Гурман, И.П. Дружинина. – Новосибирск: Наука, 1978. – 222 с.

50. *Демидович Б.П.* Лекции по математической теории устойчивости / Б.П. Демидович. – М.: Наука, 1967. – 467 с.

51. *Домбровский Ю.А.* Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах / Ю.А. Домбровский, Г.С. Маркман. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1983. – 120 с.

52. *Домбровский Ю.А.* Структура ареала, подвижность особей и живучесть популяций / Ю.А. Домбровский, Ю.В. Тютюнов // Журнал общ. биологии. – 1987. – Т. 48, №4. – С. 493-498.

53. *Ильичев В.Г.* Об экономических механизмах управления биоресурсами / В.Г. Ильичев, Д.Б. Рохлин, Г.А. Угольницкий // Известия Академии наук. Теория и системы управления. – 2000. – Вып. 4. – С. 104-110.

54. *Кащенко С.А.* Пространственно-неоднородные структуры в простейших моделях с запаздыванием и диффузией / С.А. Кащенко // Мат. моделирование. – 1990. – Т. II, №9. – С. 49-69.

55. *Ковалева Е.С.* Динамика модели популяционной кинетики с косимметрией / Е.С. Ковалева, В.Г. Цибулин, К. Фришмут // Мат. моделирование. – 2008. – Т. 20, №2. – С. 85-92.

56. *Ковалева Е.С.* Семейство стационарных режимов в модели динамики популяций / Е.С. Ковалева, В.Г. Цибулин, К. Фришмут // Сибирский журнал индустриальной математики. – 2009. – Т. 12, №1. – С. 98-108.

57. *Колмогоров А.Н.* Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологи-

ческой проблеме / А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов // Бюл. МГУ. Сер. А. – 1937. – №6. – С. 1-26.

58. *Колмогоров А.Н.* Качественное изучение математических моделей динамики популяций / А.Н. Колмогоров // Проблемы кибернетики. – 1972. – Вып. 25. – С. 100-106.

59. *Колпак Е.П.* Математическая модель одиночной популяции на билокальном ареале / Е.П. Колпак, Е.А. Горбунова, Ю.А. Балыкина, Н.А. Гасратова // Молодой ученый. – 2014. – №1. – С. 28-33.

60. *Корн Г.* Справочник по математике / Г. Корн, Т. Корн. – М.: Наука, 1973. – 832 с.

61. *Кудряшев Н.А.* О точных решениях уравнений семейства Фишера / Н.А. Кудряшев // Теоретическая и математическая физика. – 1993. – Т. 94, №2. – С. 296–306.

62. *Ладыженская О.А.* Линейные и квазилинейные уравнения параболического типа / О.А. Ладыженская, В.А. Солонников, Н.Н. Уральцева. – М.: Наука, 1967. – 736 с.

63. *Ладыженская О.А.* Линейные и квазилинейные уравнения эллиптического типа / О.А. Ладыженская, Н.Н. Уральцева. – М.: Наука, 1973. – 576 с.

64. *Левин Б.Р.* Теоретические основы статистической радиотехники. Книга 1 / Б.Р. Левин. – М.: Сов. Радио, 1974. – 552 с.

65. *Леонов А.М.* Восстановление популяции с помощью убежищ / А.М. Леонов, Ю.И. Трофимцев // Тез. докл. II Международной конференции по мат. моделированию. – Новосибирск: Изд-во ИМ СО РАН, 1997. – С. 66-67.

66. *Леонов А.М.* Качественный анализ динамики промысловых популяций при наличии охраняемых территорий / А.М. Леонов, Ю.И. Тро-

фимцев // Мат. проблемы экологии. Тез. докл. II Всеросс. конф. – Новосибирск: Изд-во ИМ СО РАН, 1994. – С. 112-113.

67. *Леонов А.М.* Особые точки и бифуркационные параметры модели восстановления популяции / А.М. Леонов, Ю.М. Трофимцев // Мат. заметки ЯГУ. – 2008. – Т. 15, вып 2. – С. 106-118.

68. *Ляпунов А.А.* Биогеоценозы и математическое моделирование / А.А. Ляпунов // Природа. – 1971. – №10. – С. 38-41.

69. *Ляпунов А.А.* О методологических вопросах математической биологии / А.А. Ляпунов, Г.П. Багриновская // Математическое моделирование в биологии: материалы 1 школы по математическому моделированию сложных биологических систем, Мозжинка, март 1973 г. – М. – 1975. – С. 5-18.

70. *Магницкий Н.А.* Новые методы хаотической динамики / Н.А. Магницкий, С.В. Сидоров. – М.: Едиториал УРСС, 2004. – 320 с.

71. *Мазалов В.В.* Математическая теория игр и приложения / В.В. Мазалов. – СПб.: Лань, 2010. – 448 с.

72. *Мазалов В.В.* Равновесие по Нэшу в задачах охраны окружающей среды / В.В. Мазалов, А.Н. Реттиева // Мат. моделирование. – 2006. – Т. 18, №5. – С. 73-90.

73. *Мазалов В.В.* Об одной задаче управления популяцией / В.В. Мазалов, А.Н. Реттиева // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 2002. – Т. 9, вып. 2. – С. 293-306.

74. *Марри Дж.* Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии / Дж. Марри. – М.: Мир, 1983. – 397 с.

75. *Марчук Г.И.* Методы вычислительной математики / Г.И. Марчук. – М.: Наука, 1980. – 535 с.

76. *Матвеев Н.М.* Методы интегрирования обыкновенных дифференциальных уравнений / Н.М. Матвеев. – Минск: Вышейшая школа, 1974. – 768 с.

77. *Менджел М.* Динамические модели в экологии поведения / М. Менджел, К. Кларк. – М.: Мир, 1992. – 300 с.

78. *Одум Ю.П.* Экология. В 2-х томах / Ю.П. Одум. – М.: Мир, 1986. Т. 1. – 328 с. Т. 2. – 376 с.

79. *Петросян Л.А.* Кооперативные дифференциальные игры и их приложения / Л.А. Петросян, Н.Н. Данилов. – Томск: Изд-во Томского университета, 1985. – 257 с.

80. *Петросян Л.А.,Захаров В.В.* Математические модели в экологии / Л.А. Петросян, В.В. Захаров. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. – 253 с.

81. *Пых Ю.А.* Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики / Ю.А. Пых. – М.: Наука, 1983. – 184 с.

82. *Реттиева А.Н.* Задача управления биоресурсами с меняющейся долей заповедной территории и миграцией / А.Н. Реттиева // Тезисы докладов Третьей Всероссийской школы молодых ученых «Математические методы в экологии». – Петрозаводск, 2008. – С. 138–139.

83. *Ризниченко Г.Ю.* Математические модели биологических продукционных процессов: Учебное пособие / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 302 с.

84. *Ризниченко Г.Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1 / Г.Ю. Ризниченко. – Ижевск: НИЦ РХД, 2002. – 232 с.

85. *Ризниченко Г.Ю.* Математические модели в биофизике и экологии / Г.Ю. Ризниченко. – Москва-Ижевск: ИКИ, 2003. – 184 с.

86. *Романов М.Ф.* Математические модели в экологии / М.Ф. Романов, М.П. Федоров. – СПб.: Иван Федоров, 2003. – 240 с.

87. *Романовский Ю.М.* Математическое моделирование в биофизике / Ю.М. Романовский, Н.В. Степанова, Д.С. Чернавский. – М.: Наука, 1975. – 344 с.

88. *Самарский А.А.* Аддитивные разностные схемы для задач математической физики / А.А. Самарский, П.Н. Вабищевич. – М.: Наука, 1999. – 319 с.

89. *Самарский А.А.* Математическое моделирование. Идеи. Методы. Примеры / А.А. Самарский, А.П. Михайлов. – М.: Физматлит, 2005. – 320 с.

90. *Самарский А.А.* Разностные схемы с операторными множителями / А.А. Самарский, П.Н. Вабищевич, П.П. Матус. – Минск: ЦОТЖ, 1998. – 442 с.

91. *Самарский А.А.* Теория разностных схем / А.А. Самарский. – М.: Наука, 1989. – 616 с.

92. *Самарский А.А.* Численные методы решения задач конвекции-диффузии / А.А. Самарский, П.Н. Вабищевич. – М.: УРСС, 2009. – 248 с.

93. *Свирежев Ю.М.* Математическое моделирование биологических систем / Ю.М. Свирежев, Е.Я. Елизаров. – М.: Наука, 1972. – 160 с.

94. *Свирежев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии / Ю.М. Свирежев. – М.: Наука, 1987. – 386 с.

95. *Свирежев Ю.М.* О регулировании численности популяции с возрастной структурой / Ю.М. Свирежев, Н.Н. Тимофеев // Журнал общей биологии. – 1980. – Вып. 2. – С. 200-209.

96. *Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свирежев, Д.О. Логофет. – М.: Наука, 1978. – 352 с.

97. *Скалецкая Е.И.* Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла / Е.И. Скалецкая, Е.Я. Фрисман, А.П. Шапиро. – М.: Наука, 1979. – 165 с.

98. *Смит Дж.* Модели в экологии / Дж. Смит. – М.: Мир, 1976. – 184 с.

99. *Тихонов А.Н.* Уравнения математической физики / А.Н. Тихонов, А.А. Самарский. – М.: Наука, 1972. – 735 с.

100. *Толстихин О.Н.* Экологический менеджмент / О.Н. Толстихин, Ю.И. Трофимцев. – Новосибирск: Наука, 1998. – 216 с.

101. *Тютюнов Ю.В.* Механистическая модель эффекта Олли и интерференции в популяции хищников / Ю.В. Тютюнов, Л.И. Титова, С.В. Бердников // Биофизика. – 2013. – Т. 58, вып. 2. – С. 349-356.

102. *Тютюнов Ю.В.* Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах / Ю.В. Тютюнов, Н.Ю. Сапухина, А.Б. Моргулис, В.Н. Говорухин // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62, №3. – С. 253-262.

103. *Цыганов М.А.* Волны в кросс-диффузионных системах – особый класс нелинейных волн / М.А. Цыганов, В.Н. Бикташев, Дж. Бриндли, А.В. Холден, Г.Р. Иваницкий // УФН. – 2007. – Т. 177, №3. – С. 275-300.

104. *Чистяков А.Е.* Решение задачи динамики популяций на основе модели "хищник-жертва"/ А.Е. Чистяков, Ю.В. Першина // Известия ЮФУ. Технические науки. – 2013. – №1. – С. 142-149.

105. *Шапиро А.П.* Математические модели популяций / А.П. Шапиро, А.С. Клещев. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – 132 с.

106. *Шапиро А.П.* Реккурентные уравнения в теории популяционной биологии / А.П. Шапиро, С.П. Луппов. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

107. *Юнусов М.К.* Математические модели охраняемых популяций / М.К. Юнусов. – М.: Препринт ВЦ АН СССР, 1991. – 28 с.

108. *Ablowitz M.J.* Explicit solutions of Fisher's equation for a special wave speed / M.J. Ablowitz, A. Zeppetella // Bull. Math. Biology. – 1979. – 41. – P. 835-840.

109. *Arditi R.* Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models / R. Arditi, Yu. Tyutyunov, A. Morgulis, V. Govorukhin, I. Senina // Theoretical Population Biology. – 2001. – Vol. 59, №3. – P. 207-221.

110. *Ascher U.M.* Numerical methods for evolutionary differential equations / U.M. Ascher. – Philadelphia: SIAM, 2008. – 395 p.

111. *Auger P., Poggiale J-Ch.* Emergence of population growth models: fast migration and slow growth / P. Auger, J-Ch. Poggiale // J. Theor. Biology. – 1996. – Vol. 182. – P. 99-108.

112. *Bazykin A.D.* A model of evolutionary appearance of dissipative stucture in ecosystems / A.D. Bazykin, A.I. Khibnik, E.A. Aponina // J. Math. Biology. – 1983. – №18. – P. 13-23.

113. *Belgacem F.* The effects of dispersal along environmental gradients on the dynamics of populations in heterogeneous environment / F. Belgacem, C. Cosner // Canadian Appl. Math. – 1995. – Vol. 3. – P. 379-397.

114. *Blasius B.* Complex population dynamics: Nonlinear modeling in ecology, epidemiology and genetics / B. Blasius, J. Kurths, L. Stone // World scientific lecture notes in complex system. – NY, 2007. – Vol. 7. – 246 p.

115. *Chauvet E.* A Lotka-Volterra three-species food chain / E. Chauvet, J.E. Paullet, J.P. Previte, Z. Walls // Mathematics Magazine. – 2002. – Vol. 75, №4. – P. 243-255.

116. *Chen Y.* Cross-diffusion induced Turing instability in two-prey one-predator system / Y. Chen, C. Tian, Z. Ling // Arxiv preprint, arXiv:1501.05708v1. – 2015. – P. 1-17.

117. *Chow P.l.* Periodic and travelling wave solution to Volterra- Lotka equation with diffusion / P.L. Chow, W.C. Tam // Bull. Math. Biol. – 1976. – Vol. 38. – P. 643-658.

118. *Clark C.W.* Bioeconomic modelling and fisheries management / C.W. Clark. – NY: Wiley, 1985. – 320 p.

119. *Dubey B.* A predator-prey interaction model with self and cross-diffusion / B. Dubey, B. Das, J. Hassain // Ecol. Model. – 2002. – Vol. 141. – P. 67-76.

120. *Dubey B.* A prey-predator model with a reserved area / B. Dubey // Nonlinear Analysis: Modelling and Control. – 2006. – Vol. 12, №4. – P. 479–494.

121. *Dunbar S.R.* Traveling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations / S.R. Dunbar // Journal of Mathematical Biology. – 1984. – Vol. 296. – P. 557-594.

122. *Dym C.L.* Principles of mathematical modeling / C.L. Dym. – Amsterdam; Boston: Elsevier Academic Press, 2004. – 303 p.

123. *Fisher R.A.* The wave of advance of advantageous genes / R.A. Fisher // Ann. Eugenics. – 1937. – Vol. 7. – P. 353-369.

124. *Flierl G.* From individuals to aggregations: the interplay between behaviour and physics / G. Flierl, D. Grunbaum, S. Levin, D. Olson // J. Theor. Biol. – 1999. – Vol. 196. – P. 397-454.

125. *Forsythe G.E.* Finite Difference Methods for Partial Differential Equations / G.E. Forsythe, W.R. Wasow. – New York: Wiley, 1960. – 454 p.

126. *Gambino G., Lombardo M.C., Sammartino M.* Turing instability and pattern formation for the Lengyel–Epstein system with nonlinear diffusion / G. Gambino, M.C. Lombardo, M. Sammartino // Acta Appl. Math. – 2014. – Vol. 132. – P. 283-294.

127. *Genieys S.* Pattern and waves for a model in population dynamics with nonlocal consumption of resources / S. Genieys, V. Volpert, P. Auger // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. – 2006. – Vol. 1, №1. – P. 65-82.

128. *Gershenfeld N.A.* The nature of mathematical modeling / N.A. Gershenfeld. – Cambridge: Cambridge University Press, 1999. – 344 p.

129. *Gibson W.T.* Individual-based chaos: Extensions of the discrete logistic model / W.T. Gibson, G.W. Wilson // J. Theor. Biology. – 2013. – № 339. – P. 84-92.

130. *Goh B.S.* Management and analysis of biological populations. Agricultural and Managed-Forest Ecology / B.S. Goh. – Amsterdam: Elsevier, 1980. – 288 p.

131. *Golub G.H.* Scientific computing and differential equations: an introduction to numerical methods / G.H. Golub, J.M. Ortega. – Orlando: Academic Press, Inc., 1991. – 344 p.

132. *Gopalsamy K.* Oscillations and convergence in a diffusive delay logistic equation / K. Gopalsamy, X.-Z. He, D.Q. Sun // Math. Nachr. – 1993. – 164. – P. 219-237.

133. *Greenhalgh D.* An epidemic model with a density-dependent death rate / D. Greenhalgh // IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine Ecology. – 1990. – Vol. 7, №1. – P. 1-26.

134. *Grossmann C.* Numerical treatment of partial differential equations / C. Grossmann, H.G. Roos, M. Stynes. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. – 596 p.

135. *Gustafsson B.* High order difference methods for time dependent PDE / B. Gustafsson. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. – 334 p.

136. *Hilborn K.* Some long term dynamics of predator-prey models with diffusion / K. Hilborn // Ecol. Modelling. – 1979. – Vol. 6. – P. 23-33.

137. *Hundsdorfer W.H.* Numerical solution of time-dependent advection-diffusion-reaction equations / W.H. Hundsdorfer, J.G. Verwer. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 472 p.

138. *Johnson G.M.* Numerical Solution of Partial Differential Equations by the Finite Element Method / G.M. Johnson. – Cambridge: Cambridge University Press, 1987. – 288 p.

139. *Knabner P.* Numerical methods for elliptic and parabolic partial differential equations / P. Knabner, L. Angermann. – New York: Springer-Verlag, 2003. – 426 p.

140. *Kreiss H.O., Lorenz J.* Initial-Boundary Value Problems and the Navier-Stokes Equations / H.O. Kreiss, J. Lorenz. – San Diego: Academic Press, 1989. – 420 p.

141. *Larsson S.* Partial differential equations with numerical methods / S. Larsson, V. Thomee. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 262 p.

142. *Lotka A.J.* Elements of mathematical biology / A.J. Lotka. – NY: Dover, 1956. – 465 p.

143. *Malthus T.R.* An essay on the principle of population / T.R. Malthus. – London: J. Johnson, 1798. – 134 p.

144. *May R.* Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles and Chaos / R. May // Science, New Series. – 1974. – Vol. 186. – P. 645-647.

145. *May R.M.* Niche overlap as a function of environmental variability / R.M. May, R.H. MacArthur // Proc. Nat. Acad. Sci., USA. – 1972. – Vol. 69, №5. – P. 1109-1113.

146. *Mazalov V.V.* A fishery game model with age-distributed population: Reserved territory approach / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Game Theory and Applications. – 2003. – Vol. 9. – P. 55-70.

147. *Mazalov V.V.* A fishery game model with migration: Reserved territory approach / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Game Theory and Applications. – 2004. – Vol. 10. – P. 97-108.

148. *Mazalov V.V.* A fishery game model with migration: Reserved territory approach / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Proceedings of IV Moscow International Conference on Operations Research. – M., 2004. – P. 151-154.

149. *Mazalov V.V.* Reserved territory approach for a management problem with distributed resource / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Proceedings of the International Congress of Mathematicians 2002 Satellite Conference on GTA. – 2002. – P. 493-499.

150. *Mazalov V.V.* Reserved territory approach in a fishery game model / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Proceedings of 11th International Symposium on Dynamic Games and Applications. – 2004. – Vol. 1. – P. 603-614.

151. *Mazalov V.V., Rettieva A.N.* A fishery game model with migration: reserved territory approach / V.V. Mazalov, A.N. Rettieva // Mathematics, Game Theory and Algebra Compendium. – 2009. – Vol. 1. – P. 283-299.

152. *Meyer W.J.* Concepts of mathematical modeling / W.J. Meyer. – Dover Publications, Inc., 2004. – 448 p.

153. *Mitchell A.R.* The Finite Difference Method in Partial Differential Equations / A.R. Mitchell, D.F. Griffiths. – Chichester: Wiley, 1980. – 284 p.

154. *Morton E.* Some simple models for nonlinear age-dependent population dynamics / Morton E. Gurtin, Richard C. MacCamy // Mathematical Biosciences. – 1979. – Vol. 43. – P. 199-211.

155. *Muhamediyeva D.K.* Qualitative properties and numerical solution of the Kolmogorov-Fisher type biological population task with double nonlinear

diffusion / D.K. Muhamediyeva // Journal of Applied Mathematics and Physics. – 2015. – 3. – P. 1249-1255.

156. *Murray J.D.* Mathematical Biology / J.D. Murray. – Berlin: Springer-Verlag, 1993. – 767 p.

157. *Pearl R.* The growth of populations / R. Pearl // The Quart. Rev. of Biol. – 1927. – Vol. 2, №4. – P. 532-548.

158. *Pelletier D., Magal P.* Dynamics of a migratory population under different fishing effort allocation schemes in time and space / D. Pelletier, P. Magal // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 53, №5. – P. 1186-1199.

159. *Quarteroni A.* Numerical Approximation of Partial Differential Equations / A. Quarteroni, A. Valli. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1994. – 544 p.

160. *Richtmyer R.D.* Difference Methods for Initial-Value Problems / R.D. Richtmyer, K.W. Morton. – New York: Wiley, 1967. – 420 p.

161. *Rosenzweig M.L.* Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions / M.L. Rosenzweig, R.H. MacArthur // Amer. Natur. – 1963. – Vol. 97, №893. – P. 209-223.

162. *Rosenzweig M.L.* On continental steady states of species diversity / M.L. Rosenzweig // Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Belknap Press. – 1975. – P. 121-140.

163. *Sanchez-Garduno F.* A non-linear degenerate equation for direct aggregation and traveling wave dynamics / F. Sanchez-Garduno // Discrete and continuous dynamical systems series. – 2010. – Vol. 13, №2. – P. 455-487.

164. *Segel L.F., Jackson J.L.* Dissipative structure. An explanation and ecological example / L.F. Segel, J.L. Jackson // J. Theor. Biol. – 1972. – Vol. 37. – P. 345-359.

165. *Shi J.* Cross-diffusion induced instability and stability in reaction-diffusion systems / J. Shi, Zh. Xie, K. Little // Journal of Applied Analysis and Computation. – 2010. – Vol. 24, №3. – P. 95–119.

166. *Silvert W., Smith W.R.* Optimal exploitation of multispecies community / W. Silvert, W.R. Smith // Mathematical Biosciences. – 1977. – Vol. 33. – P. 121-134.

167. *Smith G.D.* Numerical Solution of Partial Differential Equations. Finite Difference Method / G.D. Smith. – Oxford: Clarendon Press, 1986. – 350 p.

168. *Strang G.* Introduction to applied mathematics / G. Strang. – Wellesley-Cambridge Press Wellesley, MA, 1986. – 758 p.

169. *Strikwerda J.C.* Finite difference schemes and partial differential equations / J.C. Strikwerda. – Philadelphia: SIAM, 2004. – 450 p.

170. *Thomas J.W.* Numerical Partial Differential Equations. Finite Difference Methods / J.W. Thomas. – Berlin: Springer-Verlag, 1995. – 437 p.

171. *Tsoularis A.* Analysis of logistic growth models / A. Tsoularis, J. Wallace // Mathematical Biosciences. – 2002. – №179. – P. 21–55.

172. *Tulumello E.* Cross-diffusion driven instability in a predator-prey system with cross-diffusion / E. Tulumello, M.C. Lombardo, M. Sammartino // Acta Appl. Math. – 2014. – Vol. 132. – P. 621-633.

173. *Turing A.M.* The chemical basis of the morphogenesis / A.M. Turing // Phill. Trans. R. Soc. London. – 1952. – Vol. B 237. – P. 37-71.

174. *Upadhyay R.K.* A predator-prey interaction model with self and cross diffusion in aquatic systems / R.K. Upadhyay, A. Patra, B. Dubey, N.K. Thakur // J. Biol. Systems. – 2014. – Vol. 22, №4. – P. 691-712.

175. *Vasilyev M.D.* The stability of ODE system in the models of population dynamics / M.D. Vasilyev // International Young Scientists Conference on Mathematical Modeling. Linyi, China 2010. – 2010. – P. 102.

176. *Verhulst R.R.* Notice sur la loi que la population suit dans son accoroissement / R.R. Verhulst // Corr. math, et phys. – 1838. – Vol. 10. – P. 797-813.

177. *Volpert A.I.* Traveling wave solutions of parabolic systems / A.I. Volpert, V.A. Volpert, V.A. Volpert. – American Mathematical Society, 2000. – 448 p.

178. *Waltman P.* Competition Models in Population Biology / P. Waltman // CBMS-NSF Regional Conference Series in Applied Mathematics. – 1983. – Vol. 45. – 77 p.

179. *Wang W.* Adaptation of prey and predators between patches / W. Wang, Y. Takeuchi // J. Theor. Biology. – 2009. – Vol. 258. – P. 603–613.

180. *Wang X., Zou X.* On a two-patch predator-prey model with adaptive habitancy of predators / X. Wang, X. Zou // Discrete and continouos dynamical systems series. – 2012. – Vol. 21, №2. – P. 677–697.

181. *Wang Z.-C.* Travelling wave fronts in reaction-diffusion systems with spatio-temporal delays / Z.-C. Wang, W.T. Li, S. Ruan // J. Differential Equations. – 2006. – Vol. 222, issue 1. – P. 185-232.

182. *Wu J.* Traveling wave fronts of reaction-diffusion systems with delay / J. Wu, X. Zou // J. Dynamics Differential Equations. – 2001. – Vol. 13, issue 3. – P. 651-687.