VILNIAUS UNIVERSITETAS
MATEMATIKOS IR INFORMATIKOS FAKULTETAS
DIFERENCIALINIŲ LYGČIŲ IR SKAIČIAVIMO MATEMATIKOS KATEDRA

Miglė Macijauskaitė

POPULIACIJŲ DINAMIKOS MODELIS, ĮSKAITANT DIFUZIJĄ, ADVEKCIJĄ, MIGRACIJĄ IR ALI EFEKTĄ

Magistro darbas

Vadovas
prof. Vladas Skakauskas

VILNIUS 2006

TURINYS

1. ĮVADAS

Migruojančių populiacijų dinamika pastarąjį dešimtmetį buvo pakankamai intensyviai tyrinėjama (žr. [1] – [7]). Egzotinių rūšių invazija dažnai labai pakeičia vietines populiacijas ir todėl sukelia grėsmę biologinei įvairovei. Todėl svarbu ištirti, kokie aplinkos ir biologiniai veiksniai daro įtaką invazijos greičiui bei jos plitimui. Tokie uždaviniai paprastai sprendžiami sudarant difuzijos – reakcijos tipo modelius.

Darbe [7] yra tiriamas populiacijos dinamikos modelis, įskaitant individų kryptingą ir chaotinį judėjimą (difuziją) bei Ali (Allee) efektą. Nagrinėjamas dviejų rūšių kryptingas judėjimas : pirmasis sąlygotas aplinkos veiksnių (pvz., pasyvus judėjimas pavėjui arba su vandens srove), o antrasis susijęs su biologiniais mechanizmais. Pirmojo tipo judėjimo greitis nepriklauso nuo populiacijos tankio, o antrojo greitis gali priklausyti nuo populiacijos tankio. Pirmos rūšies judėjimą, t. y. aplinkos veiksnių sąlygotą judėjimą, vadinsime advekcija (sėklų ar žiedadulkių sklidimas su vėju, planktono – su vandens srove), o biologinių veiksnių sąlygotą judėjimą – migracija.

Šio darbo tikslas yra susipažinus su darbo [7] rezultatais ištirti populiacijos invaziją į sritį, kurioje jau gyvena tolygiai pasiskirsčiusi tos pačios rūšies populiacija. Nagrinėsime migraciją, kai populiacijos individai ar individų grupės juda iš sričių, kur populiacijos tankis didelis, į sritis, kur nagrinėjamos rūšies populiacijos tankis mažas arba tos rūšies populiacija visai neegzistuoja.

Taigi tirsime difuzijos, advekcijos ir migracijos sąveiką, populiacijų dinamiką aprašydami netiesinėmis dalinių išvestinių diferencialinėmis lygtimis.

2. PAGRINDINĖS LYGTYS

Naudodami metodą, plačiai naudojamą populiacijų dinamikos teorijoje, tarsime, kad populiaciją galime aprašyti populiacijos tankiu U. Bendru atveju U priklauso nuo padėties R = (X, Y, Z) erdvėje ir laike T.

Populiacijos tankis U laikui bėgant kinta dėl dviejų skirtingų mechanizmų : pirmasis susijęs su vietiniais procesais (gimimas, mirtis, plėšrūnai), o kitas susijęs su populiacijos persiskirstymu erdvėje dėl populiacijos individų judėjimo.

Taigi bendru atveju populiacijos dinamika aprašoma lygtimi

$$\frac{\partial U(R,T)}{\partial T} = -\operatorname{div} J + f(U)U. \qquad (1)$$

Čia J yra individų srautas,

f(U)U – gimimo ir žuvimo greičių skirtumas (biologinis augimo /nykimo greitis).

Populiacijos individų srauto J forma priklauso nuo judėjimo tipo. Kai individų judėjimas chaotiškas, srautas J užrašomas Fiko tipo lygtimi

$$J = -D\nabla U(R,T). \qquad (2)$$

Čia D – difuzijos koeficientas.

Individų judėjimą ne visada galime laikyti chaotišku. Esant advekcijai ir migracijai pastebimas dar ir individų kryptingas judėjimas.

Paprastumui tarę, kad visi individai juda vienodu greičiu A, gautume, kad J = AU(R, T).

Bendruoju atveju populiacijos individų srautas užrašomas lygtimi

$$J = AU(R, T) - D\nabla U(R,T). \qquad (3)$$

Taigi duotos populiacijos dinamika, esant migracijai, advekcijai ir difuzijai, aprašoma lygtimi

$$\frac{\partial U(R,T)}{\partial T} + \frac{\partial (AU)}{\partial X} = D\frac{\partial^2 U}{\partial X^2} + f(U)U . \qquad (4)$$

Čia A yra teigiamas, kai advekcijos ir migracijos kryptis sutampa su x ašies kryptimi.

Rasime tikslų (4) lygties sprendinį.

Visų pirma, padarysime dvi prielaidas. Pirma, tarsime, kad populiacijos augimas yra slopinamas Ali efekto, o f(U) aprašysime funkcija

$$f(U) = \alpha(U - U_0)(K - U) . \qquad (5)$$

Čia $K > 0$ – rūšies talpa,

$U_0 > 0$ – Ali efekto lygmuo,

$\alpha > 0$ – koeficientas.

Apsiribosime atveju, kai $0<U_0<K$, t. y. atveju, kai Ali efektas yra „stiprus“. Šiuo atveju populiacijos augimo greitis yra neigiamas esant pakankamai mažam populiacijos tankiui.

Antra, tarsime, kad kryptingo judėjimo greitis užrašomas lygtimi

$$A = A_0 + A_1 U. \tag{6}$$

Čia A_0 ir A_1 yra parametrai,

A_0 – advekcijos greitis (pvz., vėjo ar vandens srovės sąlygotas greitis),

A_1 – migracijos greitis (biologinių mechanizmų sąlygotas greitis).

Patogumo dėlei, A_1 vadinsime individo migracijos greičiu.

Iš (4), (5), (6) gauname:

$$\frac{\partial(AU)}{\partial X} = \frac{\partial(A_0 U + A_1 U^2)}{\partial X} = A_0 \frac{\partial U}{\partial X} + 2A_1 U \frac{\partial U}{\partial X} = (A_0 + 2A_1 U)\frac{\partial U}{\partial X},$$

$$\frac{\partial U(X,T)}{\partial T} + (A_0 + 2A_1 U)\frac{\partial U}{\partial X} = D\frac{\partial^2 U}{\partial X^2} + \alpha (U-U_0)(K-U). \tag{7}$$

Pažymėję $u = \frac{U}{K}$, $t = T\alpha K^2$, $x = X\sqrt{\frac{\alpha K^2}{D}}$, (8)

(7) lygtį užrašysime taip

$$u_t + \left(\frac{A_0}{K\sqrt{\alpha D}} + \frac{2A_1 u}{\sqrt{\alpha D}}\right) u_x = u_{xx} - \frac{U_0}{K} u + \left(1 + \frac{U_0}{K}\right)u^2 - u^3$$

arba taip

$$u_t + (a_0 + a_1 u)u_x = u_{xx} - \beta u + (1 + \beta)u^2 - u^3, \tag{9}$$

kur $a_0 = \frac{A_0}{K\sqrt{\alpha D}}$, $a_1 = \frac{2A_1 u}{\sqrt{\alpha D}}$, $\beta = \frac{U_0}{K} > 0$.

Šią lygtį nagrinėsime intervale $(-\infty, \infty)$. Tarsime, kad rūšis išnyksta, kai $x \to -\infty$, ir ji įgyja didžiausią reikšmę 1, kai $x \to \infty$.

3. DIFUNDUOJANČIOS POPULIACIJOS ATVEJIS

Išnagrinėsime atvejį, kai populiacijos individų judėjimas yra tik chaotiškas, t .y. nėra nei migracijos, nei advekcijos. Šiuo atveju $a_0 = a_1 = 0$, o (9) lygtis yra tokia

$$u_t = u_{xx} - \beta u + (1+\beta)\, u^2 - u^3. \tag{10}$$

Apibrėžiame naują funkciją w (x, t) lygtimi

$$u(x,t) = \mu \frac{w_x}{w+\sigma}. \tag{11}$$

Čia $\mu \neq 0$ ir σ yra pastovūs dydžiai.

Pastebėsime, kad konstantos μ ženklas yra nesvarbus, nes kai $\mu<0$, galime pakeisti kintamojo x ženklą lygtyse (10) ir (11). Nuo to rezultatas nepakis.

Tuomet:

$$u_t = \mu \, \frac{w_{xt}(w+\sigma) - w_x w_t}{(w+\sigma)^2},$$

$$u_x = \mu \, \frac{w_{xx}(w+\sigma) - w_x^2}{(w+\sigma)^2},$$

$$u_{xx} = \mu \frac{(w_{xxx}(w+\sigma) + w_{xx}w_x - 2w_x w_{xx})(w+\sigma) - 2w_x(w_{xx}(w+\sigma) - w_x^2)}{(w+\sigma)^3} =$$

$$= \mu \frac{(w_{xxxx}(w+\sigma)^2 + w_{xx}w_x(w+\sigma) - 2w_x w_{xx}(w+\sigma) - 2w_x w_{xx}(w+\sigma) + 2w_x^3)}{(w+\sigma)^3} =$$

$$= \mu \frac{w_{xxxx}(w+\sigma)^2 - 3w_x w_{xx}(w+\sigma) + 2w_x^3}{(w+\sigma)^3}.$$

Įrašę (11) ir išvestinių išraiškas į (10) lygtį ir atlikę skaičiavimus

$$0 = \mu \frac{w_{xt}(w+\sigma) - w_x w_t}{(w+\sigma)^2} - \mu \frac{w_{xxxx}(w+\sigma)^2 - 3w_x w_{xx}(w+\sigma) + 2w_x^3}{(w+\sigma)^3} + \beta\mu \frac{w_x}{w+\sigma} -$$

$$- (1+\beta)\mu^2 \frac{w_x^2}{(w+\sigma)^2} + \mu^3 \frac{w_x^3}{(w+\sigma)^3},$$

$$0 = \frac{w_{xt}(w+\sigma) - w_x w_t}{(w+\sigma)} - \frac{w_{xxxx}(w+\sigma)^2 - 3w_x w_{xx}(w+\sigma) + 2w_x^3}{(w+\sigma)^2} + \beta\, w_x -$$

$$- (1+\beta)\mu \frac{w_x^2}{(w+\sigma)} + \mu^2 \frac{w_x^3}{(w+\sigma)^2} =$$

$$= w_{xt} - w_x w_t (w+\sigma)^{-1} - w_{xxx} + 3w_x w_{xx}(w+\sigma)^{-1} - 2w_x^3 (w+\sigma)^{-2} + \beta w_x -$$

$$- \mu(1+\beta)\, w_x^2\, (w+\sigma)^{-1} + \mu^2\, w_x^3\, (w+\sigma)^{-2} =$$

$$= [(\mu^2 - 2)w_x^3\ ](w+\sigma)^{-2} + [\, w_x(-w_t + 3w_{xx} - (1+\beta)\mu w_x)\,](w+\sigma)^{-1} +$$

$$+ [\, w_{xt} - w_{xxx} + \beta w_x \,]$$

gausime

$$[(2\text{-}\mu^2)w_x^3\ ](w+\sigma)^{-2}+[\,w_x(w_t-3w_{xx}+(1+\beta)\mu w_x)\,](w+\sigma)^{-1}+$$

$$+[\,w_{xxx}-w_{xt}-\beta w_x\,]=0. \tag{12}$$

Ieškodami atskiro (12) lygties sprendinio, gauname sistemą

$$w_{xt}=w_{xxx}-\beta w_x\,, \tag{13}$$

$$w_t=3w_{xx}-(1+\beta)\mu w_x\,, \tag{14}$$

$$\mu=\pm\sqrt{2}\,. \tag{15}$$

Imame teigiamą μ reikšmę.

Iš (14) lygties randame išvestinę

$$w_{tx}=3w_{xxx}-(1+\beta)\mu w_{xx}\,,$$

kurią įrašę į (13) lygtį, gauname

$$3w_{xxx}-(1+\beta)\mu w_{xx}=w_{xxx}-\beta w_x$$

arba

$$2w_{xxx}-(1+\beta)\mu w_{xx}+\beta w_x=0.$$

Paėmę čia $\mu=\sqrt{2}$, gauname

$$w_{xxx}-\frac{1+\beta}{\sqrt{2}}w_{xx}+\frac{\beta}{2}w_x=0\,. \tag{16}$$

Iš (14) lygties gauname:

$$w_t=3w_{xx}-(1+\beta)\sqrt{2}w_x\,. \tag{17}$$

(16) lygties sprendinys yra toks

$$w(x,t)=\ f_0(t)+\ f_1(t)e^{\lambda_1 x}\ +\ f_2(t)e^{\lambda_2 x}\,. \tag{18}$$

Konstantos λ_1, λ_2 yra lygties

$$\lambda^2-\frac{(1+\beta)}{\sqrt{2}}\lambda+\frac{\beta}{2}=0 \tag{19}$$

šaknys.

Kadangi $D=\dfrac{(1+\beta)^2}{2}-2\beta=\dfrac{(1-\beta)^2}{2}$, tai

$$\lambda_1=\frac{1}{2}\Big(\frac{1+\beta}{\sqrt{2}}-\sqrt{\frac{(1-\beta)^2}{2}}\Big)=\frac{1}{2}\Big(\frac{1+\beta}{\sqrt{2}}-\frac{1-\beta}{\sqrt{2}}\Big)=\frac{\beta}{\sqrt{2}},$$

$$\lambda_2=\frac{1}{2}\Big(\frac{1+\beta}{\sqrt{2}}+\sqrt{\frac{(1-\beta)^2}{2}}\Big)=\frac{1}{2}\Big(\frac{1+\beta}{\sqrt{2}}+\frac{1-\beta}{\sqrt{2}}\Big)=\frac{1}{\sqrt{2}}.$$

Iš (18) randame išvestines

$$w_t = f_0^{/}(t) + e^{\lambda_1 x} f_1^{/}(t) + e^{\lambda_2 x} f_2^{/}(t),$$

$$w_x = \lambda_1 f_1(t) e^{\lambda_1 x} + \lambda_2 f_2(t) e^{\lambda_2 x},$$

$$w_{xx} = \lambda_1^2 f_1(t) e^{\lambda_1 x} + \lambda_2^2 f_2(t) e^{\lambda_2 x},$$

kurias įrašę į (17) lygtį, gausime lygybę

$$f_0^{/}(t) + e^{\lambda_1 x} f_1^{/}(t) + e^{\lambda_2 x} f_2^{/}(t) = 3[\lambda_1^2 f_1(t) e^{\lambda_1 x} + \lambda_2^2 f_2(t) e^{\lambda_2 x}] -$$

$$-(1+\beta)\sqrt{2}\,[\lambda_1 f_1(t) e^{\lambda_1 x} + \lambda_2 f_2(t) e^{\lambda_2 x}].$$

Iš čia randame

$$f_0^{/}(t) = 0,$$

$$\frac{df_k}{dt} = (3\lambda_k^2 - \sqrt{2}(1+\beta)\lambda_k) f_k, \quad \text{k} = 1, 2.$$

Suintegravę gauname

$$f_0(t) = const = C_0,$$

$$f_k(t) = C_k e^{(3\lambda_k^2 - \sqrt{2}(1+\beta)\lambda_k)t}, \quad \text{k} = 1, 2. \tag{20}$$

Taigi

$$f_0(t) = C_0,$$

$$f_k(t) = C_k e^{\gamma_k t},$$

kur $\gamma_k = 3\lambda_k^2 - \sqrt{2}(1+\beta)\lambda_k$, k= 1, 2, o C_0, C_1, C_2 – laisvos konstantos.

Kadangi

$$\text{u(x, t)} = \mu \frac{w_x}{w+\sigma},$$

$$w(x,t) = f_0(t) + f_1(t) e^{\lambda_1 x} + f_2(t) e^{\lambda_2 x} = C_0 + C_1 e^{\gamma_1 t} e^{\lambda_1 x} + C_2 e^{\gamma_2 t} e^{\lambda_2 x} =$$

$$= C_0 + C_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x),$$

$$w_x(x,t) = C_1\lambda_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2\lambda_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x),$$

tai

$$u(x,t) = \sqrt{2}\,\frac{C_1\lambda_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2\lambda_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x)}{(C_0+\sigma) + C_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x)}. \tag{21}$$

Tam, kad u(x, t) įgytų teigiamas reikšmes, pakanka, kad $C_0 + \sigma$, C_1 ir C_2 būtų to paties ženklo, t. y. arba $C_0 + \sigma$, C_1, $C_2 > 0$, arba $C_0 + \sigma < 0$, $C_1, C_2 < 0$.

Pažymėję $\phi_i = \dfrac{1}{\lambda_i}\ln\dfrac{C_i}{C_0 + \sigma}$, i = 1, 2, ir pastebėję, kad $\sqrt{2}\lambda_1 = \beta$, $\sqrt{2}\lambda_2 = 1$, iš (21) gauname

$$u(x,t) = \frac{\beta C_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x)}{(C_0 + \sigma) + C_1 \exp(\gamma_1 t + \lambda_1 x) + C_2 \exp(\gamma_2 t + \lambda_2 x)} = \frac{\beta \exp(\lambda_1 \xi_1) + \exp(\lambda_2 \xi_2)}{1 + \exp(\lambda_1 \xi_1) + C_2 \exp(\lambda_2 \xi_2)}. \tag{22}$$

Čia

$$\xi_i = x - n_i t + \phi_i,$$

$$n_i = \sqrt{2}(1+\beta) - 3\lambda_i, \quad \text{i} = 1, 2.$$

Kadangi $\beta = \dfrac{U_0}{K}$, o $0 < U_0 < K$, tai $0 < \beta < 1$ ir tuo pačiu $\lambda_1 < \lambda_2$. Todėl ilgainiui turime

$$u(x,t) \approx \frac{\exp(\lambda_2 \xi_2)}{1 + \exp(\lambda_2 \xi_2)}. \tag{23}$$

(23) sprendinys aprašo populiaciją, judančią bangos ξ_2 = const sklidimo greičiu

$$n_2 = x' = (\xi_2 + n_2 t - \phi_2)' = \sqrt{2}(1+\beta) - \frac{3}{\sqrt{2}} = \frac{2\beta - 1}{\sqrt{2}}. \tag{24}$$

Iš (24) išraiškos matome, kad, priklausomai nuo β dydžio, populiacijos plitimo kryptis gali būti teigiama arba neigiama:

$$n_2 < 0, \text{ kai } \beta < \frac{1}{2}, \text{ ir } n_2 > 0, \text{ kai } \beta > \frac{1}{2}. \tag{25}$$

Taigi, kai $\beta < \dfrac{1}{2}$, rūšis plinta į sritį, kur rūšis neegzistuoja (rūšies invazija), o kai $\beta > \dfrac{1}{2}$, populiacijos banga grįžta (t. y. ji atsitraukia).

4. DIFUZIJOS, MIGRACIJOS IR ADVEKCIJOS SĄVEIKA

Praeitame skyrelyje aprašytą metodą panaudosime (9)-tos advekcijos – difuzijos – reakcijos lygties sprendinio radimui.

Iš pradžių nuo u(x, t) nepriklausančios advekcijos ir nuo u(x, t) priklausančios migracijos greičių atvejus nagrinėsime atskirai, o po to pereisime prie bendrojo atvejo.

4.1. Advekcijos – difuzijos atvejis

Tuo atveju, kai rūšies migracijos greitis nepriklauso nuo populiacijos tankio (pvz., kai turime sklidimą pavėjui), populiacijos dinamiką aprašanti (9) lygtis supaprastėja (joje $a_1 = 0$) ir tampa tokia

$$u_t + a_0 u_x = u_{xx} - \beta u + (1+\beta) u^2 - u^3. \tag{26}$$

Čia a_0 – advekcijos greitis.

Pakeitę koordinates (x, t) į (z, t), kur $z = x - a_0 t$, ir pažymėję $u = \tilde{u}(z,t)$, iš (26) lygties gauname

$$\tilde{u}_t = \tilde{u}_{zz} - \beta\tilde{u} + (1+\beta)\tilde{u}^2 - \tilde{u}^3. \tag{27}$$

(27) lygtis yra tokio paties pavidalo kaip (10) lygtis, išnagrinėta 3 skyrelyje. Todėl (10) lygties (22) sprendinyje pakeitę $x \to z$, gausime tikslų (27) lygties sprendinį. Ilgalaikiu atveju (27) lygties apytikslis sprendinys, aprašantis populiacijos judėjimą, užrašomas taip

$$u(x,t) = \tilde{u}(z,t) = \tilde{u}(x - a_0 t, t) \approx \frac{\exp\{\lambda_2[x - (n_2 + a_0)t + \phi_2]\}}{1 + \exp\{\lambda_2[x - (n_2 + a_0)t + \phi_2]\}}. \tag{28}$$

Čia $n_2 = \dfrac{2\beta - 1}{\sqrt{2}}$, o $n_2 + a_0$ – bangos fronto greitis.

Kai $n_2 + a_0 < 0$, turime rūšies invaziją, o kai $n_2 + a_0 > 0$ – rūšies atsitraukimą. Kai $a_0 < 0$, advekcija padidina rūšies invaziją ir atvirkščiai.

Taigi, nepaisant priešinga kryptimi veikiančios advekcijos, rūšis plis (invazija), jei tik $n_2 + a_0 < 0$, t. y. $n_2 < -a_0$, arba

$$\beta < \frac{1}{2}(1 - \sqrt{2}a_0). \tag{29}$$

Iš pastarosios nelygybės matome, kad kuo nagrinėjamai populiacijai Ali efektas silpnesnis (arba kuo β mažesnis, tada n_2 mažesnis), tuo didesnės yra populiacijos galimybės invazijai į naujus plotus.

Kadangi mes apsiribojome atveju, kai Ali efekto lygmuo β yra teigiamas, tai $a_0 < \dfrac{1}{\sqrt{2}}$.

Vadinasi, rūšys, kurioms Ali efekto lygmuo yra teigiamas, negali plisti, jeigu priešinga kryptimi veikiantys aplinkos veiksniai pakankamai stiprūs, t. y. $a_0 > \dfrac{1}{\sqrt{2}}$.

4.2. Migruojančios populiacijos atvejis

Šiame skyrelyje nagrinėsime atvejį, kai advekcijos (kurią sukelia aplinkos veiksniai) nėra (t. y. $a_0 = 0$), tačiau yra dėl biologinių priežasčių atsiradusi migracija, priklausanti nuo populiacijos tankio.

Iš (9) lygties, kai $a_0 = 0$, o $a_1 \neq 0$, gauname

$$u_t + a_1 u u_x = u_{xx} - \beta u + (1 + \beta) u^2 - u^3. \tag{30}$$

(30) lygtį spręsime metodu, naudotu nemigruojančiai populiacijai tirti.

Apibrėšime funkciją p(x, t) ir susiesime ją su u(x, t) lygybe

$$u(x, t) = \nu \frac{p_x}{p+\sigma}. \tag{31}$$

Čia ν ir $\sigma > 0$ yra laisvos konstantos.

Įrašę (31) funkciją ir jos išvestines

$$u_t = \nu \frac{p_{xt}(p+\sigma) - p_x p_t}{(p+\sigma)^2},$$

$$u_x = \nu \frac{p_{xx}(p+\sigma) - p_x^2}{(p+\sigma)^2},$$

$$u_{xx} = \nu \frac{p_{xxx}(p+\sigma)^2 - 3p_x p_{xx}(p+\sigma) + 2p_x^3}{(p+\sigma)^3}$$

į (30) lygtį ir suprastinę iš $\nu\,(p+\sigma)^{-1}$, gausime

$$0 = \frac{p_{xt}(p+\sigma) - p_x p_t}{(p+\sigma)} + a_1 \nu p_x \frac{p_{xx}(p+\sigma) - p_x^2}{(p+\sigma)^2} -$$

$$- \frac{p_{xxx}(p+\sigma)^2 - 3p_x p_{xx}(p+\sigma) + 2p_x^3}{(p+\sigma)^2} + \beta\nu\ p_x - (1+\beta)\ \nu \frac{p_x^2}{(p+\sigma)} + \nu^2 \frac{p_x^3}{(p+\sigma)^2} =$$

$$= p_{xt} - p_x p_t (p+\sigma)^{-1} + a_1 \nu p_x (p+\sigma)^{-1} p_{xx} - a_1 \nu p_x^3 (p+\sigma)^{-2} - p_{xxx} + 3p_x p_{xx}(p+\sigma)^{-1} -$$

$$- 2p_x^3(p+\sigma)^{-2} + \beta p_x - \nu(1+\beta) p_x^2 (p+\sigma)^{-1} + \nu^2 p_x^3 (p+\sigma)^{-2} =$$

$$= [\ p_{xt} - p_{xxx} + \beta p_x\ ] + [-p_t + a_1 \nu p_{xx} + 3p_{xx} - (1+\beta)\nu p_x] p_x (p+\sigma)^{-1} +$$

$$+ [-a_1 \nu - 2 + \nu^2] p_x^3 (p+\sigma)^{-2} = 0.$$

Iš čia atskiru atveju gauname

$$\begin{cases} p_{xt} - p_{xxx} + \beta p_x = 0, \\ -p_t + a_1 \nu p_{xx} + 3p_{xx} - (1+\beta)\nu p_x = 0, \\ -a_1\nu - 2 + \nu^2 = 0 \end{cases}$$

arba

$$p_{xt} = p_{xxx} - \beta p_x \,, \tag{32}$$

$$p_t = (3 + a_1\nu) p_{xx} - (1+\beta)\nu p_x \,, \tag{33}$$

$$\nu^2 - a_1\nu - 2 = 0 \,.$$

Pastarosios lygties šaknys yra tokios

$$\nu_{1,2} = \frac{a_1 \pm \sqrt{a_1^2 + 8}}{2} \,. \tag{34}$$

Neprarasdami bendrumo (žr. 3 skyrelį), (34) lygybėje imame teigiamą ženklą.

Iš (33) lygties gauname

$$p_{tx} = (3 + a_1\nu) p_{xxx} - (1+\beta)\nu p_{xx} \,.$$

Atsižvelgę į (32) lygtį, turime

$$(2 + a_1\nu) p_{xxx} - (1+\beta)\nu p_{xx} + \beta p_x = 0. \tag{35}$$

Šios lygties sprendinys yra toks

$$p(x,t) = g_0(t) + g_1(t)e^{\omega_1 x} + g_2(t)e^{\omega_2 x} \,. \tag{36}$$

Konstantos ω_1, ω_2 yra lygties

$$(2 + a_1\nu)\omega^2 - (1+\beta)\nu\omega + \beta = 0$$

šaknys.

Kadangi

$$2 + a_1\nu = 2 + \frac{a_1^2 + a_1\sqrt{a_1^2 + 8}}{2} = \frac{4 + a_1^2 + a_1\sqrt{a_1^2 + 8}}{2} \,,$$

$$\nu^2 = \frac{a_1^2 + 2a_1\sqrt{a_1^2 + 8} + a_1^2 + 8}{4} = \frac{2a_1^2 + 8 + 2a_1\sqrt{a_1^2 + 8}}{4} = \frac{4 + a_1^2 + a_1\sqrt{a_1^2 + 8}}{2} = 2 + a_1\nu \,,$$

tai

$$\nu^2\omega^2 - (1+\beta)\nu\omega + \beta = 0 \,.$$

Tuomet

$$\nu\omega = \frac{(1+\beta) \pm \sqrt{(1+\beta)^2 - 4\beta}}{2} = \frac{1 + \beta \pm (1-\beta)}{2} \,,$$

$$\nu\omega_1 = \beta,\ \ \omega_1 = \frac{\beta}{\nu},$$

$$\nu\omega_2 = 1,\ \ \omega_2 = \frac{1}{\nu}.$$

Iš (36) lygties gauname

$$p_t(x,t) = g_0^{/}(t) + e^{\omega_1 x} g_1^{/}(t) + e^{\omega_2 x} g_2^{/}(t),$$

$$p_x(x,t) = \omega_1 g_1(t) e^{\omega_1 x} + \omega_2 g_2(t) e^{\omega_2 x},$$

$$p_{xx}(x,t) = \omega_1^2 g_1(t) e^{\omega_1 x} + \omega_2^2 g_2(t) e^{\omega_2 x}.$$

Įrašę gautąsias išraiškas į (33), gauname

$$g_0^{/}(t) + e^{\omega_1 x} g_1^{/}(t) + e^{\omega_2 x} g_2^{/}(t) = (3 + a_1\nu)[\omega_1^2 g_1(t) e^{\omega_1 x} + \omega_2^2 g_2(t) e^{\omega_2 x}] -$$

$$-(1+\beta)\nu\,[\omega_1 g_1(t) e^{\omega_1 x} + \omega_2 g_2(t) e^{\omega_2 x}].$$

Iš čia išplaukia lygtys:

$$g_0^{/}(t) = 0,$$

$$g_k^{/}(t) = [(3 + a_1\nu)\omega_k - (1+\beta)\nu]\omega_k g_k(t),$$

turinčios sprendinius

$$g_0(t) = B_0,$$

$$g_k(t) = B_k e^{[(3 + a_1\nu)\omega_k^2 - (1+\beta)\nu\omega_k]t},\ \ \text{k} = 1, 2.$$

Taigi

$$g_0(t) = B_0,$$

$$g_k(t) = B_k e^{\delta_k t}, \tag{37}$$

čia $\delta_k = (3 + a_1\nu)\omega_k^2 - (1+\beta)\nu\omega_k$, k= 1, 2, o B_0, B_1, B_2 yra laisvos konstantos.

Įrašysime gautąsias funkcijas į (31) išraišką.

Kadangi

$$p(x,t) = B_0 + B_1 e^{\delta_1 t} e^{\omega_1 x} + B_2 e^{\delta_2 t} e^{\omega_2 x} =$$

$$= B_0 + B_1 \exp(\delta_1 t + \omega_1 x) + B_2 \exp(\delta_2 t + \omega_2 x),$$

$$p_x(x,t) = B_1\omega_1 \exp(\delta_1 t + \omega_1 x) + B_2\omega_2 \exp(\delta_2 t + \omega_2 x),$$

tai

$$u(x,t) = \nu\frac{B_1\omega_1 \exp(\delta_1 t + \omega_1 x) + B_2\omega_2 \exp(\delta_2 t + \omega_2 x)}{(B_0 + \sigma) + B_1 \exp(\delta_1 t + \omega_1 x) + B_2 \exp(\delta_2 t + \omega_2 x)}.$$

Bet $\nu\omega_1 = \beta,\ \nu\omega_2 = 1$, o $\delta_k = (3 + a_1\nu)\omega_k^2 - (1+\beta)\nu\omega_k$. Todėl

$$u(x,t) = \frac{\beta\exp(\omega_1\psi_1) + \exp(\omega_2\psi_2)}{1 + \exp(\omega_1\psi_1) + \exp(\omega_2\psi_2)}, \tag{38}$$

kur

$$\psi_i = x - q_i t + \varepsilon_i,$$

$$q_i = (1+\beta)\nu - (3 + a_1\nu)\omega_i, \ \ \text{i} = 1, 2,$$

$$\varepsilon_{1,2} - const.$$

Kadangi $\beta < 1$, tai $\omega_1 < \omega_2$. Todėl ilgainiui (30) lygties (38) sprendinys apytiksliai bus išreiškiamas taip

$$u(x,t) \approx \frac{\exp(\omega_2\psi_2)}{1 + \exp(\omega_2\psi_2)} \tag{39}$$

ir aprašys populiaciją, plintančią greičiu q_2.

Rūšis plinta į sritį, kurioje populiacijos tankis mažas, kai $q_2 < 0$, t. y. kai

$$q_2 = (1+\beta)\nu - \frac{1+\nu^2}{\nu} < 0, \tag{40}$$

nes

$$(3 + a_1\nu)\omega_2 = \frac{1 + 2 + a_1\nu}{\nu} = \frac{1+\nu^2}{\nu}.$$

Iš (40) nelygybės gauname sėkmingos invazijos sąlygą

$$(1+\beta) < \frac{1+\nu^2}{\nu^2}$$

arba

$$\beta < \frac{1}{\nu^2}. \tag{41}$$

Čia $\nu = \dfrac{a_1 + \sqrt{a_1^2 + 8}}{2} > 0 \ \ \forall a_1$.

Kitaip negu nuo populiacijos tankio nepriklausančios migracijos atveju, dešinioji (41) nelygybės pusė visada teigiama. Taigi sąryšis tarp populiacijos difuzinio plitimo ir migracijos yra kitoks. Netgi stipri nuo populiacijos tankio priklausanti migracija (a_1 yra pakankamai didelis), populiacijai judant iš mažo jos tankio regiono į didelio jos tankio regioną, negali sustabdyti rūšies invazijos, jeigu Ali efektas (apibrėžiamas parametru β) yra pakankamai mažas.

4.3. Difuzijos, advekcijos ir migracijos atvejis

Bendruoju atveju nagrinėjame abiejų rūšių kryptingą judėjimą, t. y. nuo populiacijos tankio nepriklausančią advekciją ir nuo populiacijos tankio priklausančią migraciją.

Šiuo atveju nagrinėjamoje (9) lygtyje $a_0 \neq 0$ ir $a_1 \neq 0$. Funkcija $u(x,t) = \tilde{u}(x - a_0 t, t)$ transformuoja (9) lygtį į (30) lygtį. Pasinaudoję (38) formule funkcijai $\tilde{u}(x - a_0 t, t)$ gauname tokį (9) lygties sprendinį

$$u(x,t) = \tilde{u}(x - a_0 t, t) = \frac{\beta \exp\{\omega_1[x - (q_1 + a_0)t + \varepsilon_1]\} + \exp\{\omega_2[x - (q_2 + a_0)t + \varepsilon_2]\}}{1 + \exp\{\omega_1[x - (q_1 + a_0)t + \varepsilon_1]\} + \exp\{\omega_2[x - (q_2 + a_0)t + \varepsilon_2]\}}. \tag{42}$$

Ilgainiui apytikris (42) sprendinys yra toks

$$u(x,t) \approx \frac{\exp\{\omega_2[x - (q_2 + a_0)t + \varepsilon_2]\}}{1 + \exp\{\omega_2[x - (q_2 + a_0)t + \varepsilon_2]\}}. \tag{43}$$

Šiuo atveju sėkmingos invazijos sąlyga yra tokia

$$q_2 < -a_0, \text{ t. y. } (1+\beta)\nu - \frac{1+\nu^2}{\nu} < -a_0,$$

arba

$$\beta < r(\nu, a_0) = \frac{1}{\nu^2} - \frac{a_0}{\nu}. \tag{44}$$

Kai $\nu \leq \frac{1}{a_0}$, $r \geq 0$, kai $\nu > \frac{1}{a_0}$, $r < 0$.

Kadangi $\beta \geq 0$, tai bet kuriems fiksuotiems β ir ν (44) nelygybė neteisinga, jeigu a_0 yra teigiamas ir pakankamai didelis. Tai reiškia, kad rūšies invaziją visada gali blokuoti pakankamai stipri priešinga kryptimi veikianti advekcija, kai nuo tankumo priklausančios migracijos arba nėra, arba ji padidina rūšies atsitraukimą ($a_1 \geq 0$, t. y. $\nu \geq \sqrt{2}$).

Be to, kiekvienam fiksuotam teigiamam a_0 (44) nelygybė teisinga pakankamai mažam ν. Prisiminę nuo tankumo priklausančios migracijos atvejį (4.2 skyrelis), turime, kad $\nu \to +0$, kai $a_1 \to -\infty$. Taigi mažas koeficientas ν atitinka didelį neigiamą a_1, t. y. atvejį, kai dėl nuo tankio priklausančios migracijos populiacija plinta į regioną, kur rūšis neegzistuoja. Tai reiškia, kad netgi stipri (tačiau aprėžta, t. y. $\nu a_0 < 1$) priešinga kryptimi veikianti advekcija negali sustabdyti nagrinėjamos populiacijos plitimo, jeigu yra pakankamai didelių biologinių faktorių, stiprinančių rūšies invaziją.

5. POPULIACIJOS INVAZIJA Į APGYVENDINTĄ AREALĄ

Nagrinėkime uždavinį

$$u_t + (a_1 + a_2 u)u_x = Du_{xx} + \alpha(u_1 - u)(u - u_2)(u - u_3)\,,\ x \in (-\infty, \infty)\,,$$

$$u \underset{x \to -\infty}{\to} u_3\,,\ u \underset{x \to \infty}{\to} u_1\,, \tag{45}$$

kur $u_1 > u_2 > u_3 > 0$, $\alpha > 0$, $D > 0$ ir a_1, a_2 yra pastovūs dydžiai.

Ieškosime teigiamo šio uždavinio sprendinio.

Pakeitimu

$v = u - u_3$, $K = u_1 - u_3$, $v_0 = u_2 - u_3$, $0 < v_0 < K$, $A_0 = a_1 + a_2 u_3$, $2A_1 = a_2$ šį uždavinį transformuojame į tokį uždavinį

$$v_t + (A_0 + 2A_1 v)v_x = Dv_{xx} + \alpha(K - v)(v - v_0)v\,,\ x \in (-\infty, \infty)\,,$$

$$v \underset{x \to -\infty}{\to} 0\,,\ v \underset{x \to \infty}{\to} K\,. \tag{46}$$

Kadangi $u \to u_3$, kai $x \to -\infty$, ir $u \to u_3 + K$, kai $x \to \infty$, tai (45) uždavinys aprašo populiacijos invaziją į arealą, kuriame gyvena tankio u_3 tolygiai pasiskirsčiusi tos pačios rūšies populiacija. Kadangi $u = v + u_3$, tai visos S. Petrovskii ir Bai-Lian Li straipsnio išvados apie uždaviniu (46) aprašomos populiacijos invaziją į neapgyvendintą arealą bei jos sustabdymą galioja ir tuo atveju, kai arealas yra apgyvendintas tolygiai pasiskirsčiusios tos pačios rūšies populiacijos.

6. IŠVADOS

Šiame darbe apžvelgėme vienos rūšies populiacijos dinamikos modelį [7], atsižvelgdami į advekciją, migraciją, difuziją (sąlygotą chaotiško individų judėjimo) ir populiacijos augimą, slopinamą stipraus Ali efekto.

Šis modelis sudarytas iš netiesinės dalinių išvestinių advekcijos – difuzijos – reakcijos tipo lygties, turinčios tikslų sprendinį, aprašantį populiacijos plitimą.

Tikslūs sąryšiai tarp parametrų (29), (41), (44) leidžia teigti, ar sąveika tarp įvairių faktorių baigsis rūšies invazija, ar atsitraukimu.

Rūšies invazija, atsiradusi tik dėl individų chaotiško judėjimo (difuzijos), gali būti blokuota pakankamai stiprios priešinga kryptimi veikiančios advekcijos. Tačiau kai invazija, atsiradusi dėl difuzijos, yra sustiprinama dar ir individų kryptingo judėjimo į regioną, kur populiacijos tankis mažas, rūšies plitimas negali būti sustabdytas tokių aplinkos faktorių kaip vėjas ar vandens srovė. Tuomet populiacijos plitimo greitis yra pakankamai didelis.

Vien tik nuo tankio priklausanti migracija negali blokuoti difuzinio plitimo, jeigu Ali efektas yra nestiprus t. y. kad ir koks didelis būtų ν (kas atitinka rūšies atsitraukimą su dideliu migracijos greičiu), visuomet egzistuos mažas teigiamas β, kad (41) nelygybė būtų teisinga.

Naudojant [7] darbo metodą, ištirta populiacijos invazija į tos pačios rūšies populiacijos tolygiai apgyvendintą tankio u_3 arealą.

Resumé

Miglė Macijauskaitė
A population dynamics model with diffusion, advection, migration and the Allee effect

In this paper, we have reviewed a single-species model of spatiotemporal population dynamics [7] taking into account advection and migration, diffusion due to the random motion of the individuals, and the local growth of the population damped by a strong Allee effect. The model consists of a non-linear partial differential equation of the advection – diffusion – reaction type. Using a suitable change of variables, an exact solution of the equation describing the propagation of a population front has been found. By means of studying the properties of the solution, the interplay between diffusion and different types of advection/migration (density – dependent and density – independent) has been thoroughly investigated. Exact relations between the parameters have been obtained ((29), (41), (44)), which make it possible to forecast whether the interplay between various factors leads to species invasion or to species retreat.

Using the method, used in paper [7], a population invasion to a region, evenly settled by a population of the same species, has been investigated.

Literatūros sąrašas

1. R. Hengeveld, Dynamics of Biological Invasions, Chapman and Hall, London (1989).
2. N. Shigesada and K. Kawasaki, Biological Invasions: Theory and Practice, Oxford University, Oxford (1997).
3. A. Okubo and S. Levin, A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. Ecology 70 (1989), p. 329.
4. M. A. Lewis and P. Kareiva, Allee dynamics and the spread of invading organisms. Theor. Popul. Biol. 43 (1993), p. 141.
5. M. Kot, M. A. Lewis and P. van der Driessche, Dispersal data and the spread of invading organisms. Ecology 77 (1996), p. 2027.
6. J. A. Sherratt. M. A. Lewis and A. C. Fowler, Ecological chaos in the wake of invasion. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 92 (1995), p. 2524.
7. S. Petrovskii and Bai – Lian Li, An exactly solvable model of population dynamics with density-dependent migrations and the Allee effect, Mathematical Biosciences, Volume 186, 2003, p. 79-91.