

УДК 519.63

DOI 10.46698/t4351-7190-0142-r

## МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ИДЕАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РОДСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НА НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

А. В. Епифанов<sup>1</sup>, В. Г. Цибулин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Южный федеральный университет,  
Россия, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8 а  
E-mail: epifanov-av@yandex.ru, vgcibulin@sfedu.ru

**Аннотация.** Рассматривается система нелинейных уравнений параболического типа, моделирующая динамику конкурирующих видов на неоднородном ареале с учетом направленной миграции и зависимостью параметров от пространственных переменных. Найдены соотношения на диффузионные и миграционные коэффициенты системы, при которых начально-краевая задача обладает явными решениями, объединенными в непрерывное семейство стационарных распределений. Установлено, что эти решения (равновесия) соответствуют идеальным свободным распределениям популяций и отвечают косимметрии на подпространстве задачи. Для системы двух родственных видов с использованием теории косимметрии В. И. Юдовича исследованы решения для возмущения уравнений, при котором исчезает семейство равновесий. Указаны условия на параметры, при которых остается равновесие, отвечающее сосуществованию видов. Для системы популяций на одномерном ареале построены конечно-разностные аппроксимации на основе схемы смещенных сеток. Представлены результаты вычислительного эксперимента, демонстрирующие индивидуальность спектра устойчивости стационарных распределений из семейства равновесий и сходимость к решению с двумя сосуществующими видами при разрушении косимметрии.

**Ключевые слова:** нелинейные параболические уравнения, конкурирующие популяции, диффузия, таксис, мультистабильность, косимметрия, конечно-разностный метод, сосуществование видов.

**AMS Subject Classification:** 35B36, 35K20, 35Q92, 65M20, 92C15, 92D25.

**Образец цитирования:** Епифанов А. В., Цибулин В. Г. Математическая модель идеального распределения родственных популяций на неоднородном ареале // Владикавк. мат. журн.—2023.—Т. 25, вып. 2.—С. 78–88. DOI: 10.46698/t4351-7190-0142-r.

### 1. Введение

Нелинейные модели на основе уравнений реакции–диффузии–адвекции активно применяются в математической экологии для анализа пространственно распределенных популяционных систем [1–3]. При прогнозировании сценариев распространения и конкуренции видов требуются множественные расчеты при меняющихся значениях параметров. Для повышения эффективности полезно выделение классов задач, позволяющих получать информацию о решениях при некоторых идеализированных условиях. Затем можно анализировать общую ситуацию, рассматривая возмущение систем и решений. В задачах популяционной динамики таким классом являются задачи с идеальным свободным распределением (ИСП) [3].

Исходно концепция ИСП рассматривала один вид, особи которого имеют полное представление о среде обитания и могут свободно перемещаться в любую ее точку, при этом

динамика популяции не учитывалась. Позднее концепция ИСР была распространена на среду с двумя конкурирующими видами с учетом изменения численности популяций [4]. Обзор текущего состояния дан в [5].

Математические модели с ИСР на основе уравнений реакции–диффузии–адвекции рассматривались в ряде работ (см. [6–12]), где миграционная стратегия определялась адвективной частью потока, учитывающего перенос плотности популяции. В [6] рассмотрена модель для двух видов, учитывающая пространственные эффекты случайного блуждания и направленной миграции в направлении градиента логарифма функции ресурса. В [7] исследована система для двух видов, когда идеальной стратегией обладал один из конкурентов, и была установлена возможность сосуществования видов. Недавно для модели, описывающей динамику хищника и жертвы на неоднородном ареале, было получено аналитическое решение, отвечающее идеальному свободному распределению [13].

Подход к исследованию динамики близкородственных популяций на основе выделения идеализированных условий, обеспечивающих косимметрию рассматриваемой системы, был предложен в [14, 15]. В этих работах учитывалась направленная миграция, вызванная неоднородностью ресурса и неравномерностью распределений конкурирующих видов. Основные положения теории косимметрии В. И. Юдовича даны в цикле статей [16–18].

В данной работе рассматривается начально-краевая задача, описывающая динамику нескольких родственных видов, населяющих пространственно-неоднородный ареал. Находятся условия на диффузионные и миграционные параметры, при которых реализуется идеальное свободное распределение (ИСР), под которым понимается итоговое распределение видов, пропорциональное количеству доступного ресурса. Устанавливается косимметрия полученной системы, чтобы проанализировать сценарии при нарушении ИСР.

## 2. Математическая модель

Рассматривается модель конкуренции  $m$  видов на ограниченном ареале  $\Omega \subset \mathbb{R}^N$  при неоднородной функции ресурса  $p(x)$ . Для неотрицательных функций  $u_i(x, t)$ , обозначающих плотности конкурирующих видов в точке  $x = (x_1, \dots, x_N) \in \Omega$  и момент времени  $t \geq 0$ , система уравнений имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= -\nabla \cdot q_i + \eta_i u_i f_0 \equiv F_i, \quad i = 1, \dots, m, \quad \nabla = \left( \frac{\partial}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_N} \right), \\ q_i &= -k_i \nabla u_i + u_i \nabla \varphi_i, \quad (x, t) \in \Omega \times (0, \infty), \quad f_0 = 1 - \frac{1}{p} \sum_{j=1}^m u_j. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь  $q_i$  — поток плотности  $i$ -го вида,  $\eta_i(x)$  — коэффициенты роста,  $k_i$  — коэффициенты диффузии,  $\varphi_i$  — функция таксиса (направленной миграции):

$$\varphi_i(x, t, u_1, u_2, \dots, u_m) = \alpha_i \ln p(x) + \sum_{\substack{j=1, \\ j \neq i}}^m R_{ij}(x, t, u_1, u_2, \dots, u_m). \quad (2)$$

Коэффициенты  $\alpha_i$  отвечают миграции в направлении изменения плотности ресурса, функция  $R_{ij}$  характеризует таксис вида  $i$ , вызванный неоднородностью распределения

вида  $j$ . Простейшими вариантами являются линейная функция  $R_{ij} = \beta_{ij}u_j$  (см., например, [14]) и логарифмическая функция  $R_{ij} = \beta_{ij} \ln u_j$ , используемая в случае хемотаксиса.

Система (1)–(3) дополняется условиями отсутствия потоков на границе

$$q_i(x, t) \cdot n = 0, \quad (x, t) \in \partial\Omega \times (0, \infty), \quad i = 1, \dots, m, \quad (3)$$

где  $n$  — внешняя единичная нормаль к границе области  $\Omega$ , и начальными условиями

$$u_i(x, 0) = u_i^0(x). \quad (4)$$

Рассмотренная в [6, 11] система уравнений следует из (1)–(3) при  $m = 2$ ,  $\beta_{ij} = 0$ ,  $\eta_i = p(x)$ . Приводящая к идеальному свободному распределению стратегия получается при  $k_i = \alpha_i$ . В [11, 12] изучалась модификация системы (1)–(3) при  $m = 2$ ,  $R_{ij} = 0$ ,  $k_1 = \alpha_1$ ,  $\eta_1 = u_1 p(x)$ ,  $\eta_2 = p(x)$ , когда только обладающий идеальной миграционной стратегией вид ( $u_1$ ) имеет слабый эффект Олли. Аналогичное исследование без эффекта Олли дано в [8], где была установлена возможность сосуществования конкурентов и нескольких положительных равновесий.

Ниже дано обобщение для случая  $m$  видов, учитывающее таксис вследствие неоднородности распределения конкурентов. Реализация ИСР возможна, если каждый вид использует стратегию, связывающую коэффициенты диффузии и направленной миграции.

**Лемма 1.** Система (1)–(3) при  $R_{ij} = \beta_{ij} \ln u_j$  и выполнении условий

$$k_i = \alpha_i + \sum_{\substack{j=1, \\ j \neq i}}^m \beta_{ij}, \quad i = 1, \dots, m, \quad (5)$$

имеет  $(m - 1)$ -параметрическое семейство стационарных решений (равновесий)

$$u_i = \theta_i p, \quad \sum_i^m \theta_i = 1. \quad (6)$$

◁ Доказательство состоит в прямой подстановке решения (6) и соотношений (5) в уравнения (1), (2), (3). ▷

В частном случае одного вида ( $u_j = 0$ ,  $j = 2, \dots, m$ ) получается  $u_1 = p$  при условии  $k_1 = \alpha_1$ .

### 3. Семейство равновесий и косимметрия

Для модели родственных конкурирующих видов, описываемой системой уравнений реакции–диффузии–адвекции (1)–(3), помимо тривиального равновесия  $u_i = 0$  имеются решения, отвечающие ненулевому распределению одного вида при отсутствии других. Если имеется косимметрия — векторное поле, которое ортогонально полю системы и не аннулируется на нетривиальном равновесии, то это равновесие принадлежит непрерывному семейству стационарных состояний [16]. Обычно семейство появляется, если система имеет непрерывную симметрию, в этом случае спектр устойчивости у всех равновесий семейства одинаков. Характерной особенностью задач с косимметрией является

переменность спектра устойчивости для равновесий семейства. В данной работе используется косимметрия на подпространстве, пример существования семейства стационарных решений в подобном случае дан в [19].

При учете таксиса, вызванного неоднородностью распределения конкурентов ( $R_{ij} = \beta_{ij} \ln u_j$ ), также возможна реализация ИСР. В следующей теореме доказывается существование косимметрии для модели (1)–(3), когда каждый вид использует стратегию (5).

**Теорема 1.** При  $R_{ij} = \beta_{ij} \ln u_j$  и условиях (5) на подпространстве

$$U = \{u = (u_1, \dots, u_m) : u_i = C_i p, C_i \in R\}$$

система (1)–(3) имеет косимметрию

$$L = (\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_m), \quad \xi_i = \frac{1}{\eta_i} \sum_{j=1}^m \text{sign}(i-j) u_j. \quad (7)$$

◁ По определению косимметрии нужно показать, что  $(F, L) = 0$ , где  $F = (F_1, F_2, \dots, F_m)$  следует из (1). Убедимся, что  $\sum_{j=1}^m F_j \xi_j = 0$ . На подпространстве  $U$  потоки равны нулю. Действительно,

$$q_i = -k_i C_i \nabla p + \alpha_i C_i p \nabla \ln p + C_i p \sum_{\substack{j=1, \\ j \neq i}}^n \beta_{ij} \frac{C_j \nabla p}{C_j p} = 0. \quad (8)$$

После перегруппировки сумма произведений компонент косимметрии на члены, отвечающие реакции, равна

$$\sum_{i=1}^m \sum_{j=i+1}^m \left[ -\frac{1}{\eta_i} u_j \eta_i u_i \left( 1 - \frac{1}{p} \sum_{k=1}^m u_k \right) + \frac{1}{\eta_j} u_i \eta_j u_j \left( 1 - \frac{1}{p} \sum_{k=1}^m u_k \right) \right] = 0. \quad (9)$$

Таким образом, вектор-функция (7) действительно является косимметрией модели (1)–(3) на подпространстве  $U$ . ▷

При этом имеется непрерывное семейство стационарных решений согласно лемме 1. Отметим, что в случае косимметрии равновесия семейства обладают индивидуальным спектром [17]. Иллюстрация для двухвидовой системы на одномерном ареале дана ниже.

#### 4. Распад семейства при нарушении косимметрии

В [18] предложен метод анализа решений системы при нарушении косимметрии. Для уравнения  $w_t = Fw$  и возмущенного аналога  $w_t = Fw + \varepsilon Kw$  косимметричным дефектом называется скалярное произведение  $D = (Kw, Lw)$ . На решениях однопараметрического семейства ( $\theta$  – номер решения) косимметричный дефект дает селективную функцию с переменной  $\theta$ . Пусть  $\Sigma$  – компактное замкнутое подмногообразие, состоящее из решений уравнения  $Fw = 0$ , и пусть, например, селективная функция имеет  $r$  нулей  $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_r$ . Согласно теореме 2 из [18] существуют окрестность  $\Sigma_0 \subset \Sigma$  и окрестность нуля  $(-\varepsilon, \varepsilon)$  такие, что при любом  $\varepsilon \in (-\varepsilon, \varepsilon)$  уравнение  $Fw + \varepsilon Kw = 0$  имеет ровно  $r$  решений  $x_1(\varepsilon), x_2(\varepsilon), \dots, x_r(\varepsilon)$  в  $\Sigma_0$ . Все они невырождены и аналитически зависят от  $\varepsilon$ .

Рассмотрим задачу для двух видов ( $m = 2$ ), обозначая  $u_1 \equiv u$ ,  $u_2 \equiv v$ . В случае  $R_{j,j} = 0$ ,  $j = 1, 2$ , и  $R_{12} = \varepsilon\beta_1v$ ,  $R_{21} = \varepsilon\beta_2u$  из (1)–(3) получается система, для которой нарушаются условия косимметричности:

$$\begin{aligned} u_t &= \nabla \cdot [k_1 \nabla u - \alpha_1 u \nabla \ln p - \varepsilon \beta_1 u \nabla v] + \eta_1 u \left(1 - \frac{u+v}{p}\right), \\ v_t &= \nabla \cdot [k_2 \nabla v - \alpha_2 v \nabla \ln p - \varepsilon \beta_2 v \nabla u] + \eta_2 v \left(1 - \frac{u+v}{p}\right), \\ [k_1 \nabla u - \alpha_1 u \nabla \ln p - \varepsilon \beta_1 u \nabla v] \cdot n &= 0, \\ [k_2 \nabla v - \alpha_2 v \nabla \ln p - \varepsilon \beta_2 v \nabla u] \cdot n &= 0. \end{aligned} \quad (10)$$

Если  $\varepsilon = 0$ , то система косимметрична при условии  $k_i = \alpha_i$  и имеет семейство стационарных распределений [20]

$$u = \theta p, \quad v = (1 - \theta) p. \quad (11)$$

При ненулевом  $\varepsilon$  косимметричный дефект дается формулой

$$D = \int_{\Omega} \left[ \frac{v}{\eta_1} \beta_1 \nabla \cdot u \nabla v - \frac{u}{\eta_2} \beta_2 \nabla \cdot v \nabla u \right] dx. \quad (12)$$

После интегрирования по частям и учета краевых условий (3) (потоки на границе равны нулю) получается

$$D = \int_{\Omega} \left[ -\nabla \frac{v}{\eta_1} \cdot \beta_1 u \nabla v + \nabla \frac{u}{\eta_2} \cdot \beta_2 v \nabla u \right] dx. \quad (13)$$

В результате подстановки решения для случая постоянных  $\eta_j$  находим селективную функцию

$$S(\theta) = \theta(1 - \theta) \int_{\Omega} \left[ \theta \beta_2 \nabla \frac{p}{\eta_2} - (1 - \theta) \beta_1 \nabla \frac{p}{\eta_1} \right] \cdot p \nabla p dx. \quad (14)$$

Селективная функция (14) обращается в ноль при  $\theta = 0$ ,  $\theta = 1$ , что соответствует полуположительным решениям  $u = 0$ ,  $v = p$  и  $u = p$ ,  $v = 0$ , а также при

$$\theta = \left(1 + \frac{\beta_2 I_2}{\beta_1 I_1}\right)^{-1}, \quad I_j = \int_{\Omega} \nabla \frac{p}{\eta_j} \cdot p \nabla p dx, \quad j = 1, 2. \quad (15)$$

Если  $0 < \theta < 1$ , это отвечает решению с сосуществующими на ареале видами.

Для анализа разрушения семейства стационарных решений полезна следующая лемма.

**Лемма 2.** Если  $a \neq 0$ ,  $b \neq 0$ , то двойное неравенство

$$0 < \frac{a}{a+b} < 1 \quad (16)$$

равносильно неравенству  $ab > 0$ .

**Теорема 2.** Для системы (10) и возмущения

$$K(u, v) = \varepsilon (-\beta_1 \nabla \cdot u \nabla v, -\beta_2 \nabla \cdot v \nabla u)$$

от члена семейства с номером  $0 < \theta < 1$  ответвляется стационарное решение, если

$$\beta_1 \beta_2 I_1 I_2 > 0. \quad (17)$$

◁ Доказательство теоремы следует из леммы 2 и учета выражения для номера равновесия (15). ▷

ЗАМЕЧАНИЕ. Если  $\eta_1 \equiv \text{const}$ ,  $\eta_2 \equiv \text{const}$ , то при возмущении

$$K(u, v) = \varepsilon(-\beta_1 \nabla \cdot u \nabla v, -\beta_2 \nabla \cdot v \nabla u)$$

стационарное решение отбрасывается от стационарного решения семейства системы (10) с номером  $0 < \theta < 1$  при  $\beta_1 \beta_2 > 0$ .

#### 4. Численный анализ двухвидовой системы на одномерном ареале

Проиллюстрируем теоретические выводы результатами вычислительного эксперимента для одномерной области  $\Omega = [0, a]$ . По пространственной переменной проводилась дискретизация при помощи интегро-интерполяционного метода [21].

Вводилась равномерная сетка  $x_r = rh - h/2$ ,  $r = 1, \dots, n$ ,  $h = a/n$ , в узлах которой определялись плотности популяций  $u_{i,r}(t)$ . В узлах смещенной на полшага вспомогательной сетки  $x_{r-1/2} = (r-1)h$ ,  $r = 1, \dots, n+1$ , вычислялись потоки  $q_{i,r-1/2}$ . Для аппроксимации использовались операторы разностного отношения и вычисления среднего на двухточечном шаблоне для целых и полуцелых индексов:

$$dw_r = \frac{w_{r+1/2} - w_{r-1/2}}{h}, \quad \delta w_{r+1/2} = \frac{w_{r+1} + w_r}{2}, \quad r = 1, \dots, n-1.$$

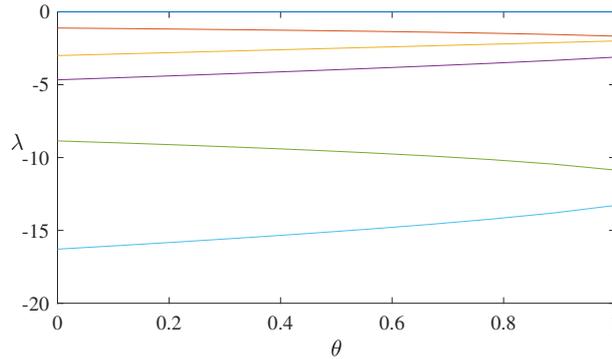
В результате дискретизации уравнений (1)–(3) была получена следующая конечномерная система:

$$\begin{aligned} \frac{du_{i,r}}{dt} &= \left[ -dq_i + \eta_i u_i \left( 1 - \frac{1}{p_i} \sum_{j=1}^m u_j \right) \right]_r, \\ q_{i,r+1/2} &= (-k_i du_i + \delta u_i d\varphi_i)_{r+1/2}, \quad q_{i,1/2} = q_{i,n+1/2} = 0, \quad i = 1, \dots, m, \\ \eta_{i,r} &= \frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \eta_i(x) dx, \quad p_{i,r} = \eta_{i,r} \left[ \frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{\eta_i(x)}{p(x)} dx \right]^{-1}, \end{aligned} \quad (18)$$

которая может быть записана в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений:

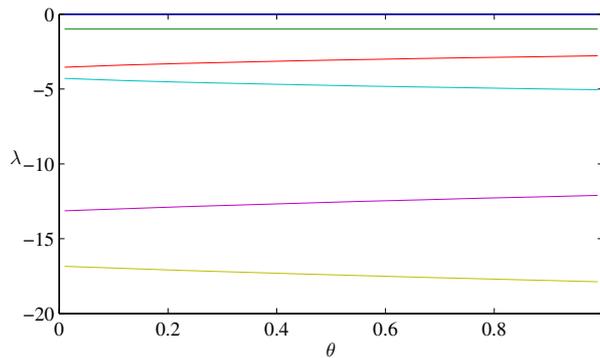
$$\begin{aligned} \frac{dY}{dt} &= \Phi(Y), \quad Y(0) = Y^{(0)}, \\ w_j &= (u_1, u_2, \dots, u_n)_j, \quad Y = (w_1, w_2, \dots, w_m). \end{aligned} \quad (19)$$

Здесь  $Y(t)$  — вектор, составленный из переменных, определяемых в узлах сетки,  $Y^{(0)}$  — начальное распределение. Интегрирование системы (19) проводилось методом Рунге — Кутты. Для расчета спектра устойчивости равновесий решалась задача на собственные значения  $\nabla_Y \Phi(Y_*) \psi = \lambda \psi$ .



**Рис. 1.** Спектр устойчивости стационарных решений системы (1)–(3);  
 $m = 2$ ,  $k_1 = \alpha_1 = 0.4$ ,  $k_2 = \alpha_2 = 0.3$ ,  $\beta_i = 0$ .

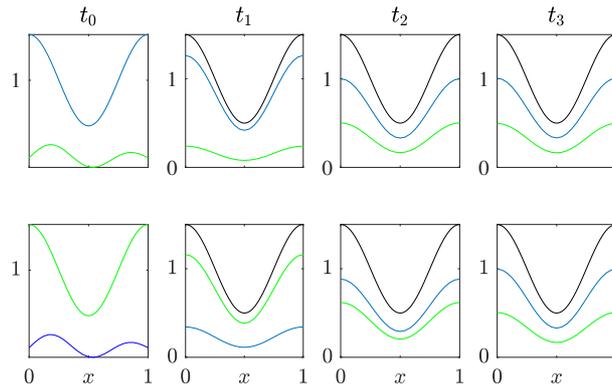
При выполнении условий косимметрии (5) равновесия семейства обладают индивидуальным спектром. Проиллюстрируем это на примере системы двух ( $m = 2$ ) видов на ареале  $\Omega = [0, a]$ . Далее,  $u_1 \equiv u$ ,  $u_2 \equiv v$ ,  $a = 1$ ,  $\eta_1 = 2$ ,  $\eta_2 = 3$ . При  $R_{j,j} = 0$  и  $R_{j,3-j} = \beta_j \ln u_{3-j}$ ,  $j = 1, 2$ , имеется семейство (11).



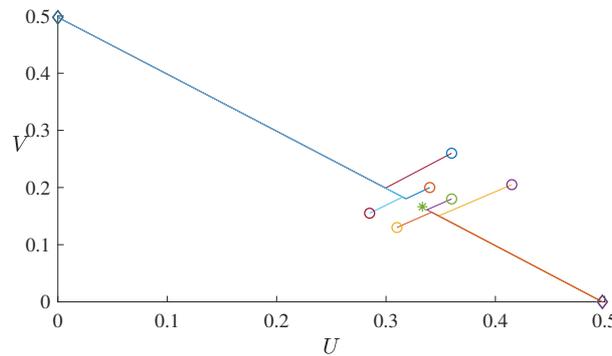
**Рис. 2.** Спектр устойчивости стационарных решений системы (1)–(3);  
 $m = 2$  и  $k_1 = 0.4$ ,  $k_2 = 0.3$ ,  $\alpha_1 = 0.43$ ,  $\alpha_2 = 0.31$ ,  $\beta_1 = -0.03$ ,  $\beta_2 = -0.01$ .

На рис. 1 приведено распределение вещественной части ( $\lambda = \text{Re } \sigma$ ) спектра устойчивости стационарных решений семейства при  $\beta_i = 0$ . Каждое решение имеет одно нулевое значение, отвечающее нейтральному направлению вдоль семейства, а набор остальных спектральных характеристик зависит от континуального номера  $\theta$ . Это отличает косимметрию от случая симметрии. На рис. 2 приведен спектр устойчивости равновесий семейства для  $\beta_i \neq 0$ . В этом случае также имеется переменность спектра вдоль семейства.

При  $R_{11} = R_{22} = 0$  и  $R_{12} = \varepsilon\beta_1 v$ ,  $R_{21} = \varepsilon\beta_2 u$  покомпонентно положительное равновесие ответвляется от равновесия семейства (11) с номером  $\theta$ . При  $\beta_1 = \beta_2 = 0.0071$ ,  $p = 1 + 0.5 \cos(2\pi x)$  получается  $\theta = 0.6$ . На рис. 3 приведены мгновенные профили плотностей видов системы (1)–(2). В случае инвазии вида  $v$  (вверху) и  $u$  (внизу) происходит установление к одному и тому же ответвившемуся от семейства стационарному решению, отвечающему случаю сосуществования видов. Самая верхняя кривая отвечает функции ресурса  $p(x)$ .



**Рис. 3.** Установление к изолированному решению из различных начальных данных;  $k_1 = \alpha_1 = 1, k_2 = \alpha_2 = 2, \eta_1 = 2, \eta_2 = 3, \beta_1 = \beta_2 = 0.71, \varepsilon = 0.01, p = 1 + 0.5 \cos(2\pi x)$ .



**Рис. 4.** Неустойчивость равновесия сосуществующих видов;  $k_1 = \alpha_1 = 1, k_2 = \alpha_2 = 2, \eta_1 = 2, \eta_2 = 3, \beta_1 = \beta_2 = 0.71, \varepsilon = 0.01, p = 1 + 0.5 \cos(2\pi x)$ .

На рис. 4 представлены результаты вычислительного эксперимента для системы (1)–(3) при  $k_1 = \alpha_1 = 1, k_2 = \alpha_2 = 2, \beta_1 = \beta_2 = -0.0071, \eta_1 = 2, \eta_2 = 3, p = 1 + 0.5 \cos(2\pi x)$ . На плоскости параметров  $U = u(0.5, t), V = v(0.5, t)$  даны траектории, отвечающие различным начальным данным (кружки), ромбы представляют установившиеся состояния, звездочкой обозначено неустойчивое равновесие (стационарное решение), ответвившееся от семейства. Видно, что траектории из различных начальных данных быстро выходят на прямую, отвечающую исчезнувшему семейству, и далее выводят на одно из двух равновесий:  $(p, 0)$  или  $(0, p)$ . Таким образом, ответвившееся от решения с номером  $0 < \theta < 1$  равновесие является неустойчивым, и система демонстрирует бистабильность.

### Литература

1. Мюррей Дж. Д. Математическая биология. Т. II. Пространственные модели и их приложения в биомедицине.—М.—Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2011.—1104 с.
2. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продуктивных процессов. Ч. 2.—М: Изд-во Юрайт, 2019.—185 с.
3. Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование.—2019.—Т. 11, № 1.—С. 119–151. DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151.
4. Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds, Theoretical development // Acta Biotheor.—1969.—Vol. 19.—P. 16–36. DOI: 10.1007/BF01601953.
5. Lessells C. M. Putting resource dynamics into continuous free distribution models // Animal Behaviour.—1995.—Vol. 49, № 2.—P. 487–494. DOI: 10.1006/anbe.1995.0063.

6. Avgar T., Betini G. S., Fryxell J. M. Habitat selection patterns are density dependent under the ideal free distribution // *J. Animal Ecology*.—2020.—Vol. 89 (12).—P. 2777–2787. DOI: 10.1111/1365-2656.13352.
7. Averill I., Lou Y., Munther D. On several conjectures from evolution of dispersal // *J. Biol. Dyn.*—2012.—Vol. 6.—P. 117–130. DOI: 10.1080/17513758.2010.529169.
8. Cantrell R. S., Cosner C., Lewis M. A., Lou Y. Evolution of dispersal in spatial population models with multiple timescales // *J. Mathematical Biology*.—2020.—Vol. 80.—P. 3–37. DOI: 10.1007/s00285-018-1302-2.
9. Cantrell R. S., Cosner C., Martinez S., Torres N. On a competitive system with ideal free dispersal // *J. Differential Equations*.—2018.—Vol. 265, № 8.—P. 3464–3493. DOI: 10.1016/j.jde.2018.05.008.
10. Gejji R., Lou Y., Munther D., Peyton J. Evolutionary convergence to ideal free dispersal strategies and coexistence // *Bull. Math. Biol.*—2012.—Vol. 74.—P. 257–299. DOI: 10.1007/s11538-011-9662-4.
11. Munther D. The ideal free strategy with weak Allee effect // *J. Differential Equations*.—2013.—Vol. 254, № 4.—P. 1728–1740. DOI: 10.1016/j.jde.2012.11.010.
12. Lam K.-Y., Munther D. Invading the ideal free distribution // *Discrete and Continuous Dynamical Systems*.—2014.—Vol. 19, №10.—P. 3219–3244. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.3219.
13. Зеленчук П. А., Цибулин В. Г. Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» при многофакторном таксисе // *Биофизика*.—2021.—Т. 66, № 3.—С. 546–554. DOI: 10.31857/S0006302921030145.
14. Frischmuth K., Kovaleva E. S., Tsybulin, V. G. Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*.—2011.—Vol. 12.—P. 145–155.
15. Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // *Discrete and Continuous Dynamical Systems – B*.—2019.—Vol. 24, № 2.—P. 547–561. DOI: 10.3934/dcdsb.2018196.
16. Юдович В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки*.—1991.—Т. 49, № 5.—С. 142–148.
17. Yudovich V. I. Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it // *Chaos*.—1995.—Vol. 5, № 2.—P. 402–411. DOI: 10.1063/1.166110.
18. Юдович В. И. О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Докл. РАН*.—2004.—Т. 398, № 1.—С. 57–61.
19. Елифанов А. В., Цибулин В. Г. О динамике косимметричных систем хищников и жертв // *Компьютерные исследования и моделирование*.—2017.—Т. 9, № 5.—С. 799–813. DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-799-813.
20. Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // *Applied Mathematics and Computation*.—2021.—Vol. 410, article 126456. DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456.
21. Самарский А. А. Теория разностных схем.—М.: Наука, 1989.—616 с.

*Статья поступила 14 марта 2022 г.*

Елифанов Андрей Викторович  
Южный федеральный университет,  
аспирант кафедры теоретической и компьютерной гидроаэродинамики  
РОССИЯ, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8 а  
E-mail: epifanov-av@yandex.ru

Цибулин Вячеслав Георгиевич  
Южный федеральный университет,  
заведующий кафедрой теоретической и компьютерной гидроаэродинамики  
РОССИЯ, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8 а  
E-mail: vgcibulin@sfedu.ru  
<https://orcid.org/0000-0003-4812-278X>

MATHEMATICAL MODEL OF THE IDEAL DISTRIBUTION  
OF RELATED SPECIES IN A NONHOMOGENEOUS ENVIRONMENTEpifanov, A. V.<sup>1</sup> and Tsybulin, V. G.<sup>1</sup><sup>1</sup> Southern Federal University,  
8 a Milchakova St., Rostov-on-Don 344090, Russia  
E-mail: epifanov-av@yandex.ru, vgcibulin@sfedu.ru

**Abstract.** We consider a system of nonlinear equations of parabolic type, which models the dynamics of competing species in a heterogeneous environment with directed migration and the dependence of parameters on spatial variables. We found relations for the diffusion and migration coefficients of the system, under which the initial-boundary value problem has explicit solutions, united in a continuous family of stationary distributions of populations. These solutions (equilibria) correspond to ideal free distributions and correspond to cosymmetry in the problem's subspace. Using the theory of V. I. Yudovich concerning the destruction of cosymmetry, the perturbation of equations for a system of two related types was analytically studied. The case of disappearing of the family of equilibria is studied when only isolated solutions remain. We derived the conditions on the parameters when an additional equilibrium arises corresponding to the coexistence of species. For a system of two related populations competing for a common resource in a one-dimensional area, finite-difference approximations are constructed based on a staggered grid scheme. Calculations show the non-identity of the stability spectrum of stationary distributions from the family.

**Keywords:** nonlinear parabolic equations, competing populations, diffusion, taxis, multistability, cosymmetry, finite-difference method, species coexistence.

**AMS Subject Classification:** 35B36, 35K20, 35Q92, 65M20, 92C15, 92D25.

**For citation:** Epifanov, A. V. and Tsybulin, V. G. Mathematical Model of the Ideal Distribution of Related Species in a Nonhomogeneous Environment // *Vladikavkaz Math. J.*, 2023, vol. 25, no. 2, pp. 78–88 (in Russian). DOI: 10.46698/t4351-7190-0142-r.

## References

1. Murray, J. D. *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, New York, Springer-Verlag, 2003, 814 p. DOI: 10.1007/b98869.
2. Rubin, A. and Riznichenko, G. *Mathematical Biophysics*, New York, Springer, 2014, 273 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-8702-9.
3. Frisman, Y. Y., Kulakov, M. P., Revutskaya, O. L., Zhdanova, O. L. and Neverova G. P. The Key Approaches and Review of Current Researches on Dynamics of Structured and Interacting Populations, *Computer Research and Modeling*, 2019, vol. 11, no. 1, pp. 119–151. DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151.
4. Fretwell, S. D. and Lucas, H. L. Jr. On Territorial Behavior and Other Factors Influencing Habitat Selection in Birds, Theoretical Development, *Acta Biotheor*, 1969, vol. 19, pp. 16–36. DOI: 10.1007/BF01601953.
5. Lessells, C. M. Putting Resource Dynamics into Continuous Free Distribution Models, *Animal Behaviour*, 1995, vol. 49, no. 2, pp. 487–494. DOI: 10.1006/anbe.1995.0063.
6. Avgar, T., Betini, G. S. and Fryxell, J. M. Habitat Selection Patterns are Density Dependent Under the Ideal Free Distribution, *Journal of Animal Ecology*, 2020, vol. 89, no. 12, pp. 2777–2787. DOI: 10.1111/1365-2656.13352.
7. Averill, I., Lou, Y. and Munther, D. On Several Conjectures from Evolution of Dispersal, *Journal of Biological Dynamics*, 2012, vol. 6, no. 2, pp. 117–130. DOI: 10.1080/17513758.2010.529169.
8. Cantrell, R. S., Cosner, C., Lewis, M. A. and Lou, Y. Evolution of Dispersal in Spatial Population Models with Multiple Timescales, *Journal of Mathematical Biology*, 2020, vol. 80, pp. 3–37. DOI: 10.1007/s00285-018-1302-2.

9. Cantrell, R. S. Cosner, C., Martinez, S. and Torres, N. On a Competitive System with Ideal Free Dispersal, *Journal of Differential Equations*, 2018, vol. 265, pp. 3464–3493. DOI: 10.1016/j.jde.2018.05.008.
10. Gejji, R. Lou, Y., Munther, D. and Peyton, J. Evolutionary Convergence to Ideal Free Dispersal Strategies and Coexistence, *Bulletin of Mathematical Biology*, 2012, vol. 74, pp. 257–299. DOI: 10.1007/s11538-011-9662-4.
11. Munther, D. The Ideal Free Strategy with Weak Allee Effect, *Journal of Differential Equations*, 2013, vol. 254, no. 4, pp. 1728–1740. DOI: 10.1016/j.jde.2012.11.010.
12. Munther, D. and Lam, K.-Y. Invading the Ideal Free Distribution, *Discrete and Continuous Dynamical Systems–B*, 2014, vol. 19, no. 10, pp. 3219–3244. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.3219.
13. Zelenchuk, P. A. and Tsybulin, V. G. The Ideal Free Distribution in a Predator–Prey Model with Multifactor Taxis, *Biophysics*, 2021, vol. 66, no. 3, pp. 464–471. DOI: 10.1134/S0006350921030246.
14. Frischmuth, K., Kovaleva, E. S. and Tsybulin, V. G. Family of Equilibria in a Population Kinetics Model and its Collapse, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2011, vol. 12, pp. 145–155.
15. Budyansky, A. V., Frischmuth, K. and Tsybulin, V. G. Cosymmetry Approach and Mathematical Modeling of Species Coexistence in a Heterogeneous Habitat, *Discrete and Continuous Dynamical Systems–B*, 2019, vol. 24, no. 2, pp. 547–561. DOI: 10.3934/dcdsb.2018196.
16. Yudovich, V. I. Cosymmetry, Degeneration of Solutions of Operator Equations, and Onset of a Filtration Convection, *Mathematical Notes of the Academy of Sciences of the USSR*, 1991, vol. 49, pp. 540–545. DOI: 10.1007/BF01142654.
17. Yudovich, V. I. Secondary Cycle of Equilibria in a System with Cosymmetry, its Creation by Bifurcation and Impossibility of Symmetric Treatment of it, *Chaos*, 1995, vol. 5, no. 2, pp. 402–411. DOI: 10.1063/1.166110.
18. Yudovich, V. I. Bifurcations Under Perturbations Violating Cosymmetry, *Doklady Physics*, 2004, vol. 49, pp. 522–526. DOI: 10.1134/1.1810578.
19. Epifanov, A. V. and Tsybulin, V. G. Regarding the Dynamics of Cosymmetric Predator – Prey Systems, *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 5, pp. 799–813 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-799-813.
20. Frischmuth, K., Budyansky, A. V., Tsybulin, V. G. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability, *Applied Mathematics and Computation*, 2021, vol. 410, article 126456. DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456.
21. Samarskii, A. A. *The Theory of Difference Schemes*, Boca Raton, CRC Press, 2001. DOI: 10.1201/9780203908518.

Received March 14, 2022

ANDREY V. EPIFANOV  
Southern Federal University,  
8 a Milchakova St., Rostov-on-Don 344090, Russia,  
Graduate Student  
epifanov-av@yandex.ru

VYACHESLAV G. TSYBULIN  
Southern Federal University,  
8 a Milchakova St., Rostov-on-Don 344090, Russia,  
Professor  
vgcibulin@sfnedu.ru  
<https://orcid.org/0000-0003-4812-278X>