

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НА НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ: ИНВАЗИЯ И МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ

© 2022 г. А.В. Будянский*, В.Г. Цибулин**

*Донской государственный технический университет, 344000, Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1

**Южный федеральный университет, 344006 г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, 105/42

E-mail: a_v_budyansky@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2021 г.

После доработки 08.10.2021 г.

Принята к публикации 12.10.2021 г.

Моделируется взаимодействие двух популяций на основе эволюционных уравнений, учитывающих диффузию, таксис и логистический рост. Рассмотрены сценарии конкуренции в условиях биологической инвазии с учетом неоднородности ареала. Для прогнозирования инвазии предложен подход, основанный на анализе пространства параметров с учетом косимметрии модели. В этом случае возникает мультистабильность – семейство устойчивых стационарных распределений видов. Популяционные сценарии при нарушении косимметрии изучены при помощи вычислительного эксперимента. Для параметров диффузии и роста, удовлетворяющих условиям косимметрии, определена структура разбиения плоскости параметров таксиса на шесть зон, соответствующих возможным сценариям (выживание отдельных видов и их сосуществование). При изменении одного из параметров роста структура разбиения плоскости сохраняется, но деформируются границы зон. В случае значительного отклонения параметра роста от условия косимметрии возможно возникновение дополнительных зон сосуществования видов.

Ключевые слова: популяционная динамика, инвазия, уравнения диффузии-таксиса-реакции, косимметрия, метод прямых.

DOI: 10.31857/S0006302922010197

Проблема инвазии биологических видов имеет важное социально–экономическое значение. Виды-вселенцы могут существенно влиять на экологическое равновесие, конкурируя с аборигенными видами и вытесняя их [1–4]. Для изучения угроз нежелательных инвазий и управления процессами инвазии необходима разработка инструментов прогнозирования динамики экосистем [5, 6]. Натурные эксперименты в этом случае затруднительны, а порой и опасны, что делает актуальной разработку и исследование моделей популяционной динамики. При этом важны как исследования, ориентированные на описание конкретных экосистем, так и построение и анализ моделей, в которых учитываются ключевые процессы популяционной динамики.

Актуальным является исследование задач, в которых существенны эффекты диффузии, таксиса (направленной миграции) и конкуренции за ресурсы [7–9]. Используемые при этом системы уравнений, как правило, нелинейны и содержат много параметров. При этом возникают законо-

мерные вопросы об определении областей параметров, для которых могут реализовываться различные популяционные сценарии, и качественном анализе процессов, приводящих к совместному существованию и исчезновению видов.

В данной работе рассматривается система нелинейных уравнений, описывающая динамику двух популяций, конкурирующих за неоднородно распределенный ресурс. Одна популяция – абориген или резидент, занимающий экологическую нишу, а другая – инвайдер или вселенец. Модель учитывает диффузионное распространение видов, направленную миграцию вследствие неоднородности ресурса (емкости среды) и локальный рост логистического типа. Особое внимание уделяется исследованию мультистабильности – возможности реализации различных сценариев динамики популяций, в том числе в виде непрерывного семейства стационарных распределений сосуществующих видов [10–12].

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ
И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ МОДЕЛИ

Рассматривается пространственно-временное взаимодействие двух видов на одномерном ареале

длины a : $\Omega = [0, a]$. Уравнения баланса плотностей популяций $u(x, t)$ и $v(x, t)$ записываем аналогично работам [11, 12], используя миграционные потоки q_i и локальное взаимодействие:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial q_1}{\partial x} + \eta_1 u f_0, \quad q_1 = -k_1 \frac{\partial u}{\partial x} + \alpha_1 u \frac{\partial p}{\partial x}, \quad f_0 = 1 - \frac{u + v}{p}, \quad (1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = -\frac{\partial q_2}{\partial x} + \eta_2 v f_0, \quad q_2 = -k_2 \frac{\partial v}{\partial x} + \alpha_2 v \frac{\partial p}{\partial x}. \quad (2)$$

Миграционные потоки q_1 и q_2 учитывают диффузионное распространение и направленную миграцию – таксис, который определяется неравномерностью распределения емкости среды $p(x)$.

Относительные плотности, емкость среды (carrying capacity) в современной литературе называют также ресурсом [2].

В формулах (1) и (2) k_1 и k_2 являются диффузионными коэффициентами, а α_1 и α_2 – коэффициентами направленной миграции. Изменение плотности популяций определяется логистическим законом с параметрами роста η_1 и η_2 . Далее под аборигеном понимается популяция $u(x, t)$, а популяция $v(x, t)$ является инвайдером.

На границе ареала $\Omega = [0, a]$ ставятся условия отсутствия потоков:

$$q_1(0, t) = q_1(a, t) = q_2(0, t) = q_2(a, t) = 0. \quad (3)$$

Система уравнений (1)–(3) дополняется начальными распределениями плотностей популяций:

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

Для численного решения задачи (1)–(4) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток аналогично описанному в работе [12]. По переменной x вводится равномерная сетка: $+1$, $h = a/n$. Плотности распределения популяций в узле x_r далее обозначаются через u_r и v_r . Для вычисления потоков q_i применяется смещенная сетка: $x_{r+1/2} = -h/2 + rh$, $r = 1, 2, \dots, n$.

По пространственным переменным вводится разностный оператор первого порядка на двухточечном шаблоне и оператор вычисления среднего:

$$(d\omega)_{r+1/2} = \frac{\omega_{r+1} - \omega_r}{h}, \quad (\delta\omega)_{r+1/2} = \frac{\omega_{r+1} + \omega_r}{2}.$$

В результате аппроксимации уравнений (1)–(2) на основе интегро-интерполяционного метода [13] получается следующая система обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{\partial u_r}{\partial t} = [-dq_1 + \eta_1 u_r f_0]_r, \quad (5)$$

$$\frac{\partial v_r}{\partial t} = [-dq_2 + \eta_2 v_r f_0]_r, \quad r = 0, \dots, n. \quad (6)$$

$$f_{0,r} = 1 - \frac{u_r + v_r}{P_r}, \quad P_r = \left[\frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{dx dy}{p(x)} \right]^{-1}. \quad (7)$$

Потоки $q_{i,r-1/2}$ ($r = 1, \dots, n$) вычисляются по следующим формулам:

$$(q_1)_{r-1/2} = [-k_1 du + \alpha_1 dp \delta u]_{r-1/2}, \quad (q_2)_{r-1/2} = [-k_2 du + \alpha_2 dp \delta u]_{r-1/2}. \quad (8)$$

Дискретные аналоги краевых условий записываются с применением законтурных узлов:

$$q_{i,-1/2} = q_{i,1/2}; \quad q_{i,n+1/2} = q_{i,n-1/2}, \quad i = 1, 2. \quad (9)$$

Из уравнения (4) получаются начальные условия для выражений (5)–(9):

$$u_r = u^0(x_r), \quad v_r = v^0(x_r). \quad (10)$$

КОСИММЕТРИЯ
И МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ

Принцип Гаузе [14] утверждает, что невозможно устойчивое сосуществование двух популяций, если рост ограничен одним жизненно важным ресурсом. Однако в работе [11] было показано, что при определенных соотношениях на параметры системы (1)–(4) наблюдается сильная неединственность решений сосуществующих видов.

При этом сама модель относится к классу косимметричных динамических систем [15], для которых возможно возникновение непрерывных семейств стационарных состояний. Для уравнения

$\dot{Y} = F(Y)$ косимметрия L представляет собой нетривиальный оператор, который ортогонален F в каждой точке фазового пространства [16]. В работе [11] было доказано, что вектор-функция

$$L = M(\gamma v, -u)^T, \quad M = \exp(-a_2 p / k_2)$$

будет являться косимметрией системы (1)–(4) при выполнении следующих соотношений на параметры:

$$\frac{k_2}{k_1} = \frac{\alpha_2}{\alpha_1} = \frac{\eta_2}{\eta_1} = \gamma. \tag{11}$$

В этом случае задача имеет континуальное семейство устойчивых стационарных решений, которое может быть параметризовано следующим образом:

$$u = (1 - \theta)w, \quad v = \theta w, \quad \theta \in [0, 1], \tag{12}$$

где w – решение краевой задачи

$$0 = [k_2 w' - \alpha_2 w p'] + \eta_2 w \left(1 - \frac{w}{p}\right), \quad k_2 w' - \alpha_2 w p' \Big|_{x=0,a} = 0. \tag{13}$$

Данный факт устанавливается подстановкой выражений (12) в исходную систему уравнений (1)–(3) с учетом соотношений (11) и (13). При этом у каждого члена косимметричного семейства, характеризуемого индивидуальным соотношением плотностей видов на ареале, существует своя область начальных данных, из которых данное решение реализуется.

Выполнение всех условий (11) является достаточно редким явлением при моделировании реальных процессов. Это означает идеальную ситуацию сосуществования видов при любых их комбинациях. Анализ условий, при которых происходит распад семейства, позволяет лучше понять динамику системы. Для этого применяется подход, основанный на теории косимметричного дефекта и понятии селективной функции [15]. Для дифференциального уравнения $\dot{Y} = F(Y) + Q(Y, \varepsilon)$ в гильбертовом пространстве H косимметричный дефект определяется формулой

$S(Y) = -(Q(Y, \varepsilon), L(Y))$, где L – косимметрия векторного поля F , а $Q(Y, \varepsilon)$ – возмущение системы, причем $Q(Y, \varepsilon) = 0$. Селективное уравнение на семействе $Y(\theta) \in [0, 1]$ дается равенством $S(Y(\theta)) = 0$ и автоматически выполняется при $\varepsilon = 0$.

Гипотеза. Для системы (1)–(4) существуют не удовлетворяющие условиям косимметрии (11) наборы параметров, при которых наблюдается мультистабильность.

Для анализа данного предположения применяется вычислительный эксперимент и подход на основе [15]. Используются два параметра возмущения: коэффициенты роста и миграции популяции v , нарушающие условия (11):

$$\eta_2^* = \gamma \eta_1 + \varepsilon, \quad \alpha_2^* = \gamma \alpha_1 + \delta. \tag{14}$$

Звездочками обозначены параметры с учетом возмущений. Тогда косимметричный дефект дается формулой

$$D = \int_{\Omega} \left(\left(-\frac{\partial q_1}{\partial x} + \eta_1 u f_0 \right) M \gamma v - \left(-\frac{\partial q_2^*}{\partial x} + \eta_2^* u f \right) M u \right) dx, \quad q_2^* = k_2 \frac{\partial v}{\partial x} + \alpha_2^* v \frac{\partial p}{\partial x}.$$

В результате интегрирования по частям и учета краевых условий дефект D записывается в виде:

$$D = \int_{\Omega} \left[(k_1 u' - \alpha_1 u p') \gamma (M' v + M v') + \eta_1 u M v \gamma f_0 + (k_2 v' - \alpha_2^* v p') (M' u + M u') - \eta_2^* M u v f_0 \right] dx. \tag{15}$$

С учетом условий на коэффициенты (11) имеем

$$D = \int_{\Omega} \left[\delta v p' \left(\frac{\alpha_2 p' u}{k_2} - u' \right) - \varepsilon u v f_0 \right] M dx. \tag{16}$$

После подстановки параметризованного семейства решений (12) получается селективная функция, зависящая от параметров ε и δ :

$$S(\theta) = \theta(1 - \theta) \int_{\Omega} M \left[\delta w p' \left(\frac{\alpha_2 p' w}{k_2} - w' \right) - \varepsilon w^2 \left(1 - \frac{w}{p} \right) \right] dx. \tag{17}$$

Нулями селективной функции являются $\theta = 0$ и $\theta = 1$, отвечающие выживанию одной из популяций. Если параметры ε и δ связаны соотношением $\delta = \mu\varepsilon$, то получается селективная функция

с одним параметром ε . Тогда при $\varepsilon = 0$ также получается $S(\theta) = 0$. Формально обращение в ноль функции (17) соответствует трансформации в новое семейство решений, по крайней мере, при

$$\frac{d\varepsilon}{d\delta}|_{\delta=0} = I = \frac{I_1}{I_2}, \tag{18}$$

$$I_1 = \int_{\Omega} M \left(\frac{\alpha_2}{k_2} w^2 p'^2 - w w' p' \right) dx, I_2 = \int_{\Omega} M w^2 \left(1 - \frac{w}{p} \right) dx, .$$

В вычислительных экспериментах было установлено, что имеются наборы значений ε и δ (α_2^*, η_2^*), при которых реализуются распределения сосуществующих популяций.

лой, соответствующей случаю ареала с одной благоприятной зоной:

$$p(x) = 3 \left[\sin \frac{\pi x}{a} \right]^3 + 0.1.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

Далее представлены результаты расчетов динамики популяций на ареале $\Omega = [0, 2]$, ($a = 2$). Вычисления проводили для различных значений параметров миграции α_1 и α_2 , коэффициента роста η_2 и при следующих фиксированных параметрах: коэффициентов диффузии $k_1 = 0.03$, $k_2 = 0.04$ и роста $\eta_1 = 3$. Таким образом в соотношении (11) $\gamma = k_1/k_2 = 3/4$, а функция ресурса дается форму-

Начальное распределение популяции u (аборигена) отвечает полному заполнению экологической ниши при отсутствии направленной миграции ($\alpha_1 = 0$) и при ее наличии ($\alpha_1 = 0.06$), см рис. 1. В работе [17] было показано, что миграция, вызванная неравномерностью ресурса, влияет на заполняемость ареала, и установлено существование оптимального значения миграционного параметра, при котором наблюдается наибольшая плотность на ареале. Начальные распределения популяции v (инвайдера) были локализованы и отличались концентрацией вторжения:

$$v_1^0(x) = \begin{cases} 0.6 \sin \frac{2\pi}{a} x, & x \in \Omega_0, \\ 0, & x \in \Omega \setminus \Omega_0, \end{cases} \quad \Omega_0 = [0.66; 1.66]; \quad v_2^0(x) = \begin{cases} \sin \frac{2\pi}{a} x, & x \in \Omega_0, \\ 0, & x \in \Omega \setminus \Omega_0. \end{cases} \tag{19}$$

Стоит отметить, что для любых комбинаций начальных распределений u и v выполняется неравенство $\int_{\Omega} p dx \leq \int_{\Omega} u^0 dx + \int_{\Omega} v^0 dx$. Это приводит к конкурентной борьбе видов на начальном этапе динамического процесса.

практически нулевые собственные значения. Остальные собственные значения находятся в ле-

На рис. 2 представлены карты параметров α_1 и α_2 с зонами, соответствующими сосуществованию видов (III) и выживанию одной из популяций (I и II). На рис. 2а пунктиром даны границы зон по результатам расчетов при $\eta_2 = 4$, причем прямая I ($\alpha_2 = \gamma\alpha_1$) отвечает существованию косимметричного семейства равновесий (12), членами которого являются стационарные распределения каждого вида и их различные комбинации. В случае косимметрии наблюдается сосуществование видов, а в спектре устойчивости для финальных стационарных распределений имеются

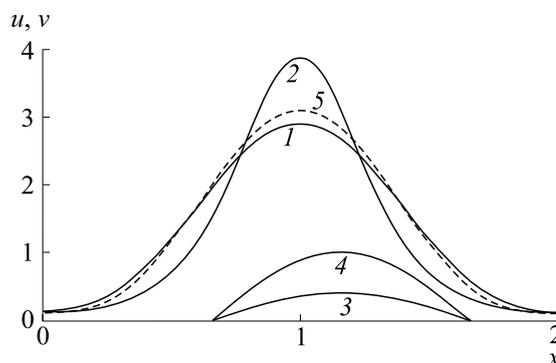


Рис. 1. Начальные распределения u при $\alpha_1 = 0$ (кривая 1) и $\alpha_1 = 0.06$ (кривая 2); начальные распределения v (кривые 3 и 4); функция ресурса (кривая 5).

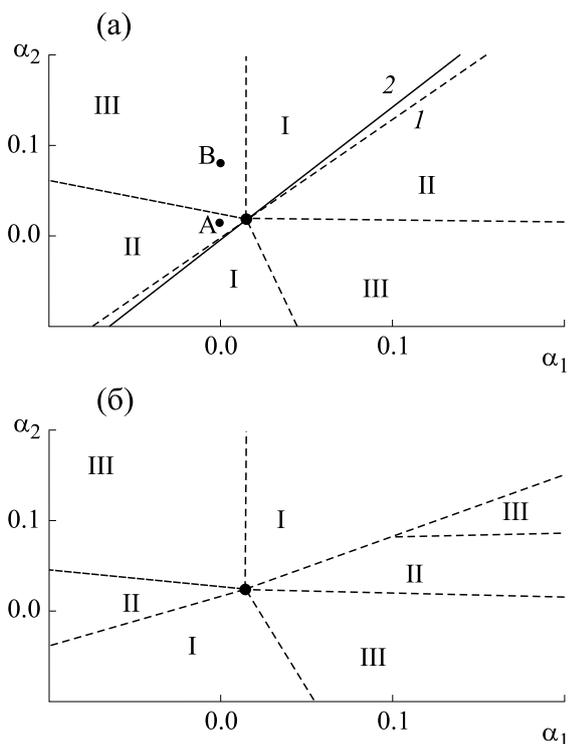


Рис. 2. Карта миграционных параметров α_1 и α_2 с областями, отвечающими сосуществованию видов (III) и выживанию популяции u (I) или v (II) при $\eta_2 = 4.0$ и 4.5 (а); при $\eta_2 = 1.0$ (б).

вой полуплоскости, что означает устойчивость в трансверсальном к семейству направлению.

На рис. 2а также приведены результаты вычислений при коэффициенте роста $\eta_2 = 4.5$, не удовлетворяющем соотношениям (11). В этом случае наблюдается смещение линии, отвечающей существованию семейства стационарных распределений (прямая 2). В спектре устойчивости данных решений имеются практически нулевые собственные значения ($\sigma \approx 10^{-6}$). Данный факт демонстрирует справедливость гипотезы, сформулированной в разделе «Косимметрия и мультистабильность».

Формула (18) дает хорошую оценку для определения параметров возмущения ϵ и δ (см. формулу (14)). Например, при заданных $k_1 = 0.03$, $\eta_1 = 3$, $\gamma = 3/4$ и $\alpha_1 = 0.06$ было найдено численное решение задачи (13), по квадратурным формулам вычислены интегралы (18) и получено $I_* \approx 90.7$. При вычислительных экспериментах с системой (1)–(4) при $\alpha_1 = 0.06$ была получена мультистабильность для $\eta_2^* = 4.5$ и $\alpha_2^* = 0.08536$. Таким образом, параметры возмущения оказались равны $\epsilon = 0.5$ и $\delta = 0.00536$, а их отношение составило $\delta/\epsilon \approx 93.5$, что близко к I_* .

Вычисления показали, что увеличение η_2 по сравнению с тем значением, которое удовлетворяет соотношениям (11), дает расширение областей II за счет областей I. Это означает предоставление инвайдеру больших возможностей в конкурентной борьбе с аборигеном. Стоит отметить, что прямые 1 и 2 на рис. 2а пересекаются в точке $(\hat{\alpha}_1, \hat{\alpha}_2)$, в которой соприкасаются области, соответствующие различным сценариям распределения популяций.

На рис. 2б дана карта миграционных параметров, отвечающая случаю $\eta_2 = 1$. Видно, что достаточно большое отклонение η_2 от значения $\eta_2 = 4$, соответствующего условию (11), приводит к деформации структуры областей для разных режимов выживания популяций. При этом между зонами I и II появляется область сосуществования видов (зона III).

Различные сценарии инвазии демонстрирует рис. 3. Расчеты проведены для наборов параметров, отвечающих точкам А и В на рис. 2а, у аборигена отсутствовала направленная на ресурс миграция ($\alpha_1 = 0$). Динамика вытеснения аборигена дана на рис. 3а, а рис. 3б иллюстрирует сценарий сосуществования видов. При малом значении коэффициента миграции инвайдера ($\alpha_2 = 0.02$) наблюдается вытеснение аборигена, а при его увеличении ($\alpha_2 = 0.08$) происходит разделение ареала: вселенец концентрируется в благоприятной зоне, вытесняя аборигена на границы ареала.

На рис. 4 представлены траектории установления к устойчивым стационарным состояниям (точки А, В, С₁, С₂, D₁, D₂) из различных начальных распределений, отмеченных на рис. 1. Кривые даны на плоскости среднеквадратичных отклонений распределений σu и σv :

$$\bar{u} = \frac{1}{(n+2)} \sum_{r=0}^{n+1} \{u_r, v_r\}, \quad \sigma u = \sqrt{\frac{1}{(n+2)} \sum_{r=0}^{n+1} (u_r - \bar{u})^2}.$$

Рис. 4 демонстрирует возможные стратегии инвайдера в зависимости от величины миграционного параметра аборигена α_1 . При $\alpha_1 = 0$ и $\alpha_2 = 0$, $\eta_2 = 4$ выполняется косимметричное соотношение на параметры системы (11). В этом случае из различных начальных распределений (точки S₁, S₂) реализуются стационарные решения, отвечающие сосуществованию популяций (точки С₁, С₂). Данные решения входят в непрерывное семейство стационарных состояний (прямая I на рис. 4). Расчеты показывают, что в случае отсутствия направленной миграции у аборигена инвайдер может использовать стратегию, основанную на выборе подходящего коэффициента таксиса α_2 . При этом возможно как вытеснение аборигена (точка А на рис. 4), так и выход на ре-

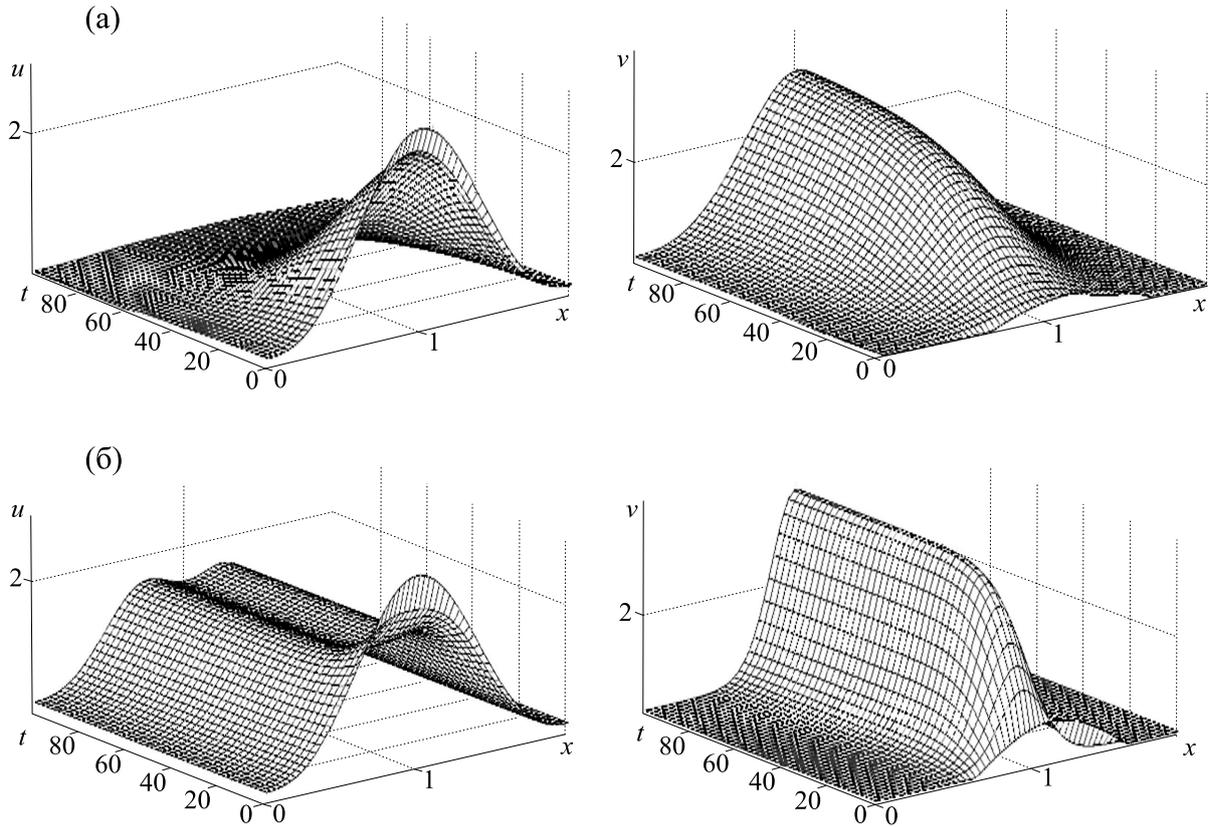


Рис. 3. Установление стационарных распределений $\alpha_2 = 0.02$ (а) и $\alpha_2 = 0.08$ (б); $\alpha_1 = 0, \eta_2 = 4.0$.

шение, отвечающее сосуществованию видов (точка В на рис. 4). Отметим, что начальное распределение влияет на траекторию установления к финальному состоянию.

Косимметричное семейство стационарных распределений сосуществующих популяций возникает также при $\alpha_1, \alpha_2 \neq 0$. Прямая 2 на рис. 4 отвечает семейству стационарных состояний при выполнении условий (11) для следующих значений параметров: $\alpha_1 = 0.06, \alpha_2 = 0.08, \eta_2 = 4$. В этом случае из-за ненулевого таксиса ($\alpha_1 = 0.06$) происходит перераспределение плотности аборигена (см. рис. 1), что приводит к смещению начальных данных (точки Q_1, Q_2). В результате установления равновесий получают распределения сосуществующих популяций аборигена и инвайдера. Как при отсутствии таксиса, так и при его учете плотность распределения инвайдера зависит от плотности в начальный момент времени.

На рис. 5 демонстрируется динамика популяций из различных начальных данных (см. табл. 1 и рис. 1) для двух наборов параметров: $\alpha_1 = 0, \alpha_2 = 0.0029, \eta_2 = 3.5$ и $\alpha_1 = 0.06, \alpha_2 = 0.0746, \eta_2 = 3.5$. Данные значения параметров были получены в ходе вычислительного эксперимента и близки к величинам, отвечающим соотношениям

(18), но нарушающим условия (11). Для обоих наборов параметров из различных начальных состояний получаются устойчивые распределения по-

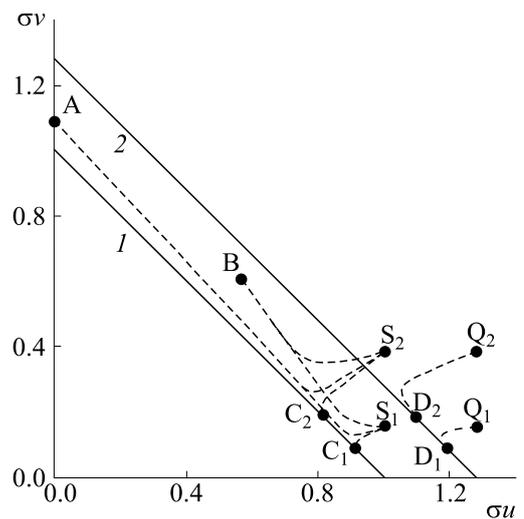


Рис. 4. Установление равновесий (A, B, C_j, D_j) из начальных распределений (S_j, Q_j) при различных α_1 и α_2 (см. табл. 1 и рис. 1); прямые 1 и 2 отвечают соответственно семействам равновесий при $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$ и $\alpha_1 = 0.06, \alpha_2 = 0.08; \eta_2 = 4.0$.

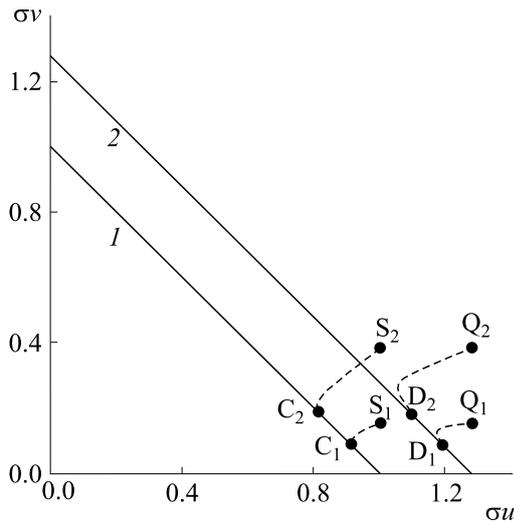


Рис. 5. Установление равновесий $C_j(D_j)$ из начальных распределений $S_j(Q_j)$ при $\alpha_1 = 0, \alpha_2 = 0.0029$ и $\alpha_1 = 0.06, \alpha_2 = 0.0746$; прямые 1 и 2 соответствуют семействам равновесий (см. рис. 4); $\eta_2 = 3.5$.

пуляций, схожие с теми, что отображены на рис. 4. Наличие практически нулевых собственных значений ($\sigma \approx 10^{-6}$) в спектре устойчивости

этих решений говорит о мультистабильности — сосуществовании видов и успешности инвазии. В табл. 2 приведены наиболее близкие к мнимой оси элементы спектра устойчивости этих финальных состояний.

На рис. 6 дана эволюция во времени профилей распределения популяций, соответствующая траектории Q_2D_2 на рис. 5. Видно, что в начале установления равновесия происходит резкий спад плотности популяции аборигена за счет появления инвайдера, а затем плавный выход на стационарное решение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимодействие двух популяций рассматривалось на основе системы нелинейных параболических уравнений, учитывающих диффузию, таксис (направленную миграцию) и логистический рост. Построены карты миграционных параметров, описывающие различные сценарии конкурентной борьбы в условиях биологической инвазии. С использованием аппарата теории ко-симметрии и численно—аналитического исследования показано, что по сравнению с работами [11, 12] формирование непрерывного семейства сосуществующих популяций (мультистабильность)

Таблица 1. Миграционные параметры и эволюция от начальных распределений (точки S_j, Q_j на рис. 4) к финальным (точки А, В, C_j, D_j)

α_1	α_2	$t = 0$	u^0	v^0	Установление
0.00	0.00	$S_1(S_2)$	1	3(4)	$C_1(C_2)$
0.00	0.02	$S_1(S_2)$			А
0.00	0.08	$S_1(S_2)$			В
0.06	0.08	$Q_1(Q_2)$	2	3(4)	$D_1(D_2)$

Примечание. Номера u^0 и v^0 соответствуют кривым на рис. 1.

Таблица 2. Главные элементы спектра устойчивости стационарных распределений

	σ		
C_1	$-2.2 \cdot 10^{-6}$	-0.07	-0.92
C_2	$-1.6 \cdot 10^{-7}$	-0.08	-0.39
D_1	$-0.1 \cdot 10^{-6}$	-0.05	-0.09
D_2	$-0.2 \cdot 10^{-6}$	-0.08	-0.18

Примечание. $\alpha_1 = 0.06, \alpha_2 = 0.0746, \eta_2 = 3.5$.

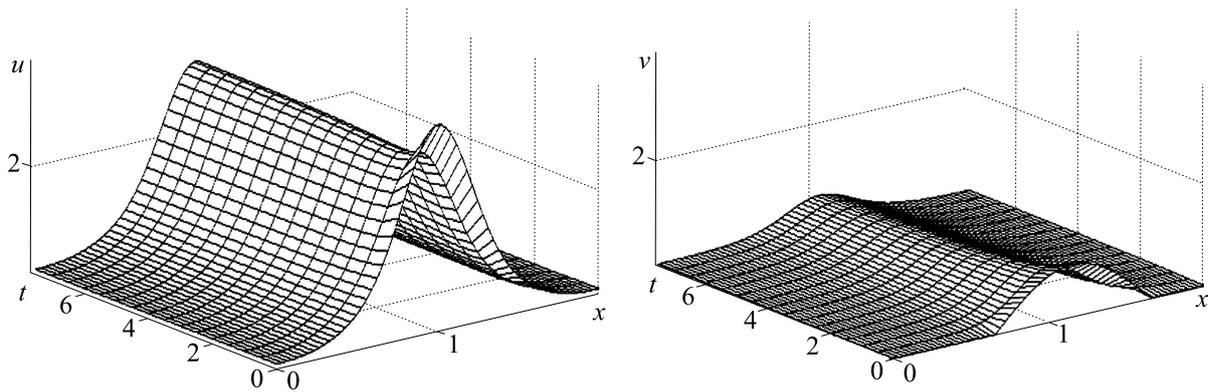


Рис. 6. Пространственно-временная эволюция плотностей популяций, соответствующая траектории Q_2D_2 на рис. 5.

возможно для большего набора параметрических зависимостей. Описанный в работе метод позволяет указывать комбинации параметров, при которых возможна успешная инвазия. Данный подход может быть использован для изучения явления мультистабильности в нелинейных многопараметрических задачах математической биологии [18]. Полученные результаты позволят усовершенствовать методы анализа инвазии и ее последствий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации (соглашение № 075-15-2019-1928).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дж. Мюррей, *Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине*, Т. 2 (Ин-т компьютерных исслед., М.—Ижевск, 2011).
2. Е. Я. Фрисман, М. П. Кулаков, О. Л. Ревуцкая и др., *Компьютерные исследования и моделирование* **11** (1), 119 (2019).
3. С. Cosner, *Discrete and continuous dynamical systems* **34** (5), 1701 (2014).
4. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросян и Л. А. Хляп, *Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100)* (Т-во научных изданий КМК, М., 2018).
5. N. Shigesada and K. Kawasaki, *Biological invasions: theory and practice* (Oxford University Press, Oxford, 1997).
6. А. В. Никитина, А. И. Сухинов, Г. А. Угольницкий и др., *Математич. моделирование* **28** (7), 96 (2016).
7. R. S. Cantrell, C. Cosner, and K.-Y. Lam, *J. Differential Equations* **263**, 4565 (2017).
8. Y. Cai and S.A.H. Geritz, *J. Math. Biol.* **81**, 907 (2020).
9. R. Cantrell, C. Cosner, M. Lewis, and Y. Lou, *J. Math. Biol.* **80**, 3 (2020).
10. Е. С. Ковалева, В. Г. Цибулин и К. Фришмут, *Математич. моделирование* **20** (2), 85 (2008).
11. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **60** (4), 758 (2015).
12. A. V. Budyansky, K. Frischmuth, and V. G. Tsybulin, *Discrete & Continuous Dynamical Systems B* **24** (2), 547 (2019).
13. А. А. Самарский, *Введение в теорию разностных схем* (Наука, М., 1989).
14. Г. Ф. Гаузе, *Борьба за существование* (М.—Ижевск, 2002).
15. В. И. Юдович, *Докл. РАН* **398** (1), 57 (2004).
16. В. И. Юдович, *Математич. заметки* **49** (5), 142 (1991).
17. А. В. Будянский и В. Г. Цибулин, *Биофизика* **64** (2), 343 (2019).
18. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продуктивных процессов*, часть 2 (Изд-во Юрайт, М., 2019).

Modeling the Dynamics of Populations in Heterogeneous Environment: Invasion and Multistability

A.V. Budyansky* and V. G. Tsybulin**

**Don State Technical University, pl. Gagarina 1, Rostov-on-Don, 344000 Russia*

***Southern Federal University, ul. Bol'shaya Sadovaya 105/42, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

We created the model of interactions between two populations based on evolutionary equations which took into account the diffusion, taxis, and logistic growth. Scenarios of competing populations in a biological invasion context were considered in view of environmental heterogeneity. We propose an approach, which is based on the analysis of the spatial structure parameters in a cosymmetric model, to predicting the invasion. In this case, the multistability, that is, a family of stable stationary distributions of species, arises. We undertook a computational experiment to study population scenarios in response to a violation of the cosymmetry property. When the parameters of diffusion and growth satisfied the cosymmetry conditions, we determined six zones on the plane of taxis parameters corresponding to different scenarios (survival of individual species and species coexistence). When one of the growth parameters changes, the structure of the plane partition is kept, but zone boundaries are deformed. In case of significant deviations of the growth parameter from the cosymmetry condition, additional zones of coexistence of species may arise.

Keywords: population dynamics, invasion, diffusion-taxis-reaction equations, cosymmetry, method of lines