СИБИРСКИЙ ЖУРНАЛ ИНДУСТРИАЛЬНОЙ МАТЕМАТИКИ. 2023. Т. 26, № 3. С. 14–25

УДК 519.63

МОДЕЛИРОВАНИЕ КОНКУРЕНЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ С УЧЁТОМ МНОГОФАКТОРНОГО ТАКСИСА

© 2023 **А. В. Будянский**[1a], **В. Г. Цибулин**[2b]

[1] *Донской государственный университет, пл. Гагарина, 1, г. Ростов-на-Дону 344002, Россия,*

[2] *Южный федеральный университет, ул. Мильчакова, 8а, г. Ростов-на-Дону 344090, Россия*

E-mails: [a]a_v_budyansky@mail.ru, [b]vgcibulin@sfedu.ru

Поступила в редакцию 10.01.2023 г.; после доработки 26.02.2023 г.; принята к публикации 27.04.2023 г.

Изучается математическая модель конкуренции двух популяций, описываемая системой нелинейных дифференциальных уравнений реакции-диффузии-адвекции. Учитываются локальное взаимодействие, диффузионное распространение и таксис вследствие неоднородности общего ресурса и неравномерности распределения обоих видов. Проанализирована роль таксиса на заполняемость ареала и рассчитаны карты миграционных параметров, отвечающих различным вариантам конкурентного исключения и сосуществования видов. С использованием теории косимметрии находятся параметрические зависимости, при которых возникает мультистабильность. В вычислительном эксперименте проанализированы популяционные сценарии при нарушении косимметрии.

Ключевые слова: популяционная динамика, конкуренция, таксис, уравнения реакции-диффузии-адвекции, мультистабильность, косимметрия.

DOI: 10.33048/SIBJIM.2023.26.302

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климата и урбанизация являются угрозами естественной среде обитания биологических видов. Для изучения антропогенных воздействий на экосистемы необходимы надёжные инструменты анализа и прогноза, развитие математических моделей пространственно-временного взаимодействия видов [1]. В моделях на основе уравнений реакции-диффузии-адвекции [2, 3] важным фактором является учёт направленной миграции — таксиса. Например, при моделировании популяционных систем с антогонистическими видами таксис используется, чтобы учесть поисковую активность хищника [4, 5]. При этом пренебрегается реакцией жертв на неравномерность распределения хищников и других видов. При исследовании моделей конкурирующих популяций обычно учитывается только их диффузионное распространение и неоднородное распределение ресурсов [6, 7]. В ряде работ помимо описания локального взаимодействия и диффузии учитывается линейная адвекция вследствие миграции в речных и океанических течениях [8, 9]. Для системы параболических уравнений с линейной адвекцией в [10] были найдены условия, при которых возникает мультистабильность решений.

Одним из инструментов для анализа задач с мультистабильностью в виде семейств стационарных решений является аппарат теории косимметрии [11]. Модели конкурирующих популяций на основе уравнений реакции-диффузии-адвекции, допускающие косимметрию, рассматривались в работах [12–15]. Динамика двух конкурирующих видов при наличии хищника

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-21-00221).

анализировалась в [13], а в работе [14] изучались сценарии конкуренции в условиях биологической инвазии.

В настоящей работе исследуется модель конкуренции двух популяций с учётом многофакторного таксиса, описывающего внутривидовое и межвидовое взаимодействие и миграцию, вызванную неоднородностью распределения ресурса. Определяются условия на параметры, при которых система косимметрична и имеется семейство стационарных распределений популяций. Численно анализируется динамика при разрушении семейства и реализация популяционных сценариев. Проводится вычислительный эксперимент по влиянию таксиса на конкурентную борьбу видов.

1. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Анализируется модель распределения двух видов в неоднородной среде обитания [13], включающая описание локальной динамики, диффузию и направленную миграцию, вызванную неравномерностью распределения ресурса и видов:

$$\dot{u} = \big(k_1 u' - u\varphi_1'\big)' + \eta_1 u f_0, \quad f_0 = 1 - \frac{u+v}{p}, \tag{1}$$

$$\dot{v} = (k_2 v' - v\varphi_2')' + \eta_2 v f_0, \quad \dot{(\,)} = \frac{\partial}{\partial t}(\,), \quad (\,)' = \frac{\partial}{\partial x}(\,). \tag{2}$$

Здесь $u(x,t)$ и $v(x,t)$ — плотности популяций, $p(x)$ — неоднородная по ареалу $\Omega = [0,a]$ функция ресурса (ёмкость среды), k_j, $j = 1,2$, — коэффициенты диффузии, η_j — параметры роста. Направленная миграция определяется линейными по плотностям функциями φ_j:

$$\varphi_1 = \alpha_1 p + \beta_{11} u + \beta_{12} v, \tag{3}$$

$$\varphi_2 = \alpha_2 p + \beta_{21} u + \beta_{22} v, \tag{4}$$

где β_{12}, β_{21} — коэффициенты межвидового, а β_{11}, β_{22} — внутривидового таксисов. Положительность коэффициента β_{ij} отвечает стремлению вида к большей концентрации популяции. Отрицательность коэффициента β_{ij} означает отток от скопления видов. Миграция, вызванная неоднородностью распределения ресурса, определяется слагаемыми с коэффициентами α_j. На границах ареала Ω ставятся условия отсутствия потоков:

$$\big(- k_1 u' + u\varphi_1'\big)\big|_{x=0,a} = \big(- k_2 v' + v\varphi_2'\big)\big|_{x=0,a} = 0. \tag{5}$$

Система (1)–(5) дополняется начальными распределениями плотностей популяций:

$$u(x,0) = u^0(x), \quad v(x,0) = v^0(x). \tag{6}$$

2. АНАЛИЗ МОДЕЛИ

В [14] для системы двух конкурирующих видов установлено существование однопараметрического семейства стационарных распределений популяций при учёте таксиса, вызванного неоднородностью ресурса. Эта мультистабильность является следствием косимметрии задачи при дополнительных соотношениях на параметры системы. В данном разделе проводится анализ модели с учётом межвидового и внутривидового таксиса.

Лемма 1. *Вектор-функция* $L = \exp(-\varphi_1/k_1)(\gamma v, -u)$ *является косимметрией системы* (1)–(6), *если выполняются следующие условия:*

$$\gamma = k_2/k_1 = \varphi_2/\varphi_1 = \eta_2/\eta_1. \tag{7}$$

Доказательство. По определению косимметрии [11] вектор L должен быть ортогонален правой части системы (1)–(6) для любых функций $u(x,t)$ и $v(x,t)$, т. е.

$$\int_0^a \exp(-\varphi_1/k_1)\big(\big[\big(k_1u' - u\varphi_1'\big)' + \eta_1 u f_0\big]\gamma v - \big[\big(k_2v' - v\varphi_2'\big)' + \eta_2 v f_0\big]u\big)\,dx = 0.$$

После интегрирования по частям и учёта краевых условий (5) данное равенство может быть переписано в виде: $I_1 + I_2 = 0$, где

$$I_1 = \int_0^a \big\{-\big[k_1u' - u\varphi_1'\big][\exp(-\varphi_1/k_1)\gamma v]' + \big[k_2v' - v\varphi_2'\big][\exp(-\varphi_1/k_1)u]'\big\}\,dx,$$

$$I_2 = \int_0^a \{\eta_1 u f_0[\exp(-\varphi_1/k_1)\gamma v] - \eta_2 v f_0[\exp(-\varphi_1/k_1)u]\}\,dx.$$

После приведения подобных для выражения I_1 получаем

$$I_1 = \int_0^a uv\exp(-\varphi_1/k_1)\left(\frac{-\gamma\varphi_1'\varphi_1'}{k_1} + \frac{\varphi_2'\varphi_2'}{k_2}\right)dx.$$

Так как коэффициенты диффузии k_j и таксисные функции φ_j удовлетворяют условию (7), то $I_1 = 0$. Учёт (7) для коэффициентов η_j даёт $I_2 = 0$, что доказывает лемму. □

Лемма 2. *Таксисные функции φ_j удовлетворяют* (7), *если для миграционных коэффициентов выполнены соотношения*

$$\alpha_2 = \gamma\alpha_1, \quad \beta_{21} = \gamma\beta_{11}, \quad \beta_{22} = \gamma\beta_{12}. \tag{8}$$

Доказательство. Подстановка (3), (4) в отношение φ_2/φ_1 и учёт равенств (8) доказывает лемму. □

Лемма 3. *Если выполняются условия на параметры* (7), (8), *то задача* (1)–(6) *имеет семейство стационарных решений:*

$$u = (1-\theta)w(x,\theta), \quad v = \theta w(x,\theta), \quad \theta \in [0,1], \tag{9}$$

где $w(x)$ есть решение краевой задачи

$$(k_1w' - w(\alpha_1p' + (1-\theta)\beta_{11}w' + \theta\beta_{12}w'))' + \eta_1 w(1 - w/p) = 0, \tag{10}$$

$$(k_1w' - w(\alpha_1p' + (1-\theta)\beta_{11}w' + \theta\beta_{12}w'))|_{x=0,a} = 0. \tag{11}$$

Доказательство. Стационарное решение задачи (1)–(6) удовлетворяет уравнениям

$$(k_1u' - u(\alpha_1p' + \beta_{11}u' + \beta_{12}v'))' + \eta_1 u\left(1 - \frac{u+v}{p}\right) = 0,$$

$$(k_2v' - v(\alpha_2p' + \beta_{21}u' + \beta_{22}v'))' + \eta_2 v\left(1 - \frac{u+v}{p}\right) = 0.$$

После подстановки (9) получаем

$$(1-\theta)[(k_1w' - w(\alpha_1p' + \beta_{11}(1-\theta)w' + \beta_{12}\theta w'))' + \eta_1 w(1 - w/p)] = 0,$$

$$\theta[(k_2w' - w(\alpha_2p' + \beta_{21}(1-\theta)w' + \beta_{22}\theta w'))' + \eta_2 w(1 - w/p)] = 0.$$

Первое из этих уравнений следует из (10) умножением на $1-\theta$, а второе — умножением на θ/γ и использованием соотношений (7), (8). Аналогичные выкладки проводятся и для краевых условий (11). □

Следствие. *При* $\beta_{11} = \beta_{12}$ *и* $\beta_{21} = \beta_{22}$ *семейство стационарных решений* (9) *находится из не зависящей от* θ *краевой задачи*

$$(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \beta_{11} w'))' + \eta_1 w(1 - w/p) = 0,$$
$$(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \beta_{11} w'))|_{x=0,a} = 0.$$

Лемма 4. *При отсутствии внутривидового таксиса* ($\beta_{11} = \beta_{22} = 0$) *и выполнении условий*

$$k_2/k_1 = \alpha_2/\alpha_1 = \eta_2/\eta_1 = \gamma, \quad \beta_{12}\beta_{21} > 0 \tag{12}$$

система (1)–(6) *имеет решение*

$$u = (1-\theta)w, \quad v = \theta w, \quad \theta = \beta_{21}/(\beta_{21} + \gamma\beta_{12}), \tag{13}$$

где w *определяется из краевой задачи*

$$(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \theta\beta_{12} w'))' + \eta_1 w(1 - w/p) = 0, \tag{14}$$
$$(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \theta\beta_{12} w'))|_{x=0,a} = 0. \tag{15}$$

Доказательство. Стационарное решение задачи (1)–(6) при $\beta_{11} = \beta_{22}{=}0$ удовлетворяет уравнениям

$$(k_1 u' - u(\alpha_1 p' + \beta_{12} v'))' + \eta_1 u\left(1 - \frac{u+v}{p}\right) = 0,$$
$$(k_2 v' - v(\alpha_2 p' + \beta_{21} u'))' + \eta_2 v\left(1 - \frac{u+v}{p}\right) = 0$$

вместе с соответствующими краевыми условиями. После подстановки в данные уравнения соотношений (13) и учёта (12) получаем

$$(1-\theta)[(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \theta\beta_{12} w'))' + \eta_1 w(1 - w/p)] = 0,$$
$$\gamma\theta[(k_1 w' - w(\alpha_1 p' + \theta\beta_{12} w'))' + \eta_1 w(1 - w/p)] = 0.$$

Это доказывает лемму, так как $0 < \theta < 1$ в силу второго условия (12). □

Таким образом, значения параметров β_{ij} определяют число стационарных решений системы (1)–(6). При выполнении условий на параметры системы (7), (8) (лемма 3) имеется континуальное семейство стационарных распределений. При нарушении условий косимметрии (7), (8) остаются полуположительные решения ($\theta{=}0$, $\theta{=}1$), и при выполнении условий леммы 4 получается решение, отвечающее сосуществованию видов. В частности, при $\beta_{21}/\beta_{12} = \gamma$ реализуется решение с идентичными распределениями видов ($u = v$). Далее представлены результаты вычислительных экспериментов по изучению влияния таксисных коэффициентов на формирование устойчивых стационарных распределений популяций.

3. ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СЦЕНАРИЕВ

Для численного решения задачи (1)–(6) применялся метод прямых с дискретизацией на основе смещённых сеток аналогично [12, 13]. Компьютерные эксперименты были проведены в MATLAB с использованием метода Рунге — Кутты 4-го порядка.

Далее представлены результаты расчётов распределений популяций на ареале $\Omega = [0, a]$, $a = 2$. Вычисления проводились для различных значений параметров миграции α_i, β_{ij} при фиксированных коэффициентах диффузии $k_1 = 0.03$, $k_2 = 0.04$ и роста $\eta_1 = 3$, $\eta_2 = 4$.

Таким образом, мультистабильность решений получается при выполнении условий (7), (8) с $\gamma = k_2/k_1 = 4/3$. Функция ресурса даётся формулой, соответствующей ареалу с одной благоприятной зоной: $p(x) = 3\left[\sin\dfrac{\pi x}{a}\right]^3 + 0.1$. Результаты расчётов по формированию семейств стационарных распределений далее представляются на плоскости среднеквадратичных отклонений распределений популяций σu и σv, вычисляемых по формулам

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

Здесь u_r, v_r — плотности распределения популяций в узлах сетки, n — количество внутренних узлов.

Согласно лемме 3 для коэффициентов миграции, удовлетворяющих соотношениям (8), система (1)–(6) имеет семейства стационарных распределений популяций. Данную мультистабильность иллюстрирует рис. 1, где на плоскости $(\sigma u, \sigma v)$ представлены полученные в результате численного эксперимента линии *1* и *2*, отвечающие семействам при различных коэффициентах таксиса.

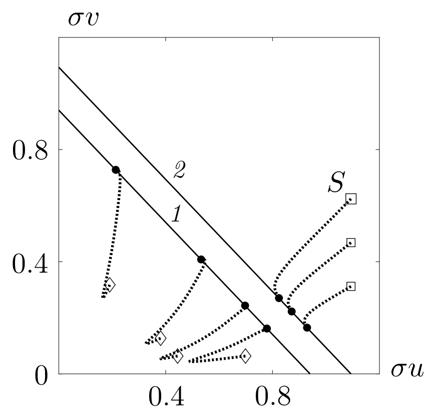

Рис. 1. Семейства стационарных распределений (линии *1, 2*)
и установление отдельных стационарных распределений
из различных начальных данных (ромбы, квадраты):
$\beta_{11} = \beta_{12} = -0.03$, $\beta_{22} = \beta_{21} = -0.04$ (линия *1*);
$\beta_{11} = \beta_{12} = 0.006$, $\beta_{22} = \beta_{21} = 0.008$ (линия *2*);
$\alpha_1 = 0.009$, $\alpha_2 = 0.012$

Для случая $\beta_{ij} < 0$ начальные распределения популяций находились в локализованных зонах:

$$u^0(x) = \begin{cases} U, & x \in l_u, \\ 0, & x \in \Omega \setminus l_u, \end{cases} \qquad v^0(x) = \begin{cases} V, & x \in l_v, \\ 0, & x \in \Omega \setminus l_v. \end{cases}$$

Для различных амплитуд U, V и интервалов l_u, l_v в ходе численного эксперименты устанавливались стационарные распределения, входящие в непрерывное семейство решений (линия *1*). Ромбы на рис. 1 отвечают нескольким начальным распределениям популяций.

Также на рис. 1 представлены результаты по инвазии при $\beta_{ij} > 0$. Начальные распределения популяции резидента $u^0(x)$ отвечали полному заполнению экологической ниши и находились в результате установления при численном решении системы (1)–(6) для $v = 0$. Начальные распределения инвайдера были локализованы: $v^0(x) = V\sin(2\pi x/a)$, $x \in l_v = [0.63, 1.63]$, $v^0(x) = 0$, $x \in \Omega \setminus l_v$. В зависимости от амплитуды V начальной плотности инвайдера происходит реализация одного из распределений на семействе (линия *2* на рис. 1).

Рис. 2 демонстрирует эволюцию во времени плотностей распределения популяций, соответствующую $V = 1.6$ (см. точку S на рис. 1). В начале установления происходит резкий спад плотности популяции резидента за счёт появления инвайдера, а затем плавный выход на стационарное решение, входящее в семейство стационарных распределений (линия *2* на рис. 1).

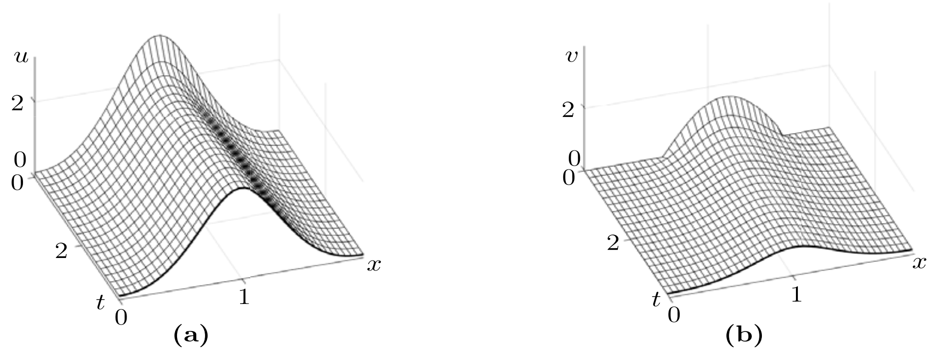

Рис. 2. Установление стационарного распределения из начальных данных, соответствующих точке S на рис. 1: $\beta_{11} = \beta_{12} = 0.006$, $\beta_{22} = \beta_{21} = 0.008$; $\alpha_1 = 0.009$, $\alpha_2 = 0.012$

Сценарий, соответствующий лемме 4, демонстрирует рис. 3, где приведены результаты разрушения семейств стационарных распределений при отсутствии внутривидового таксиса (β_{11}=β_{22}=0).

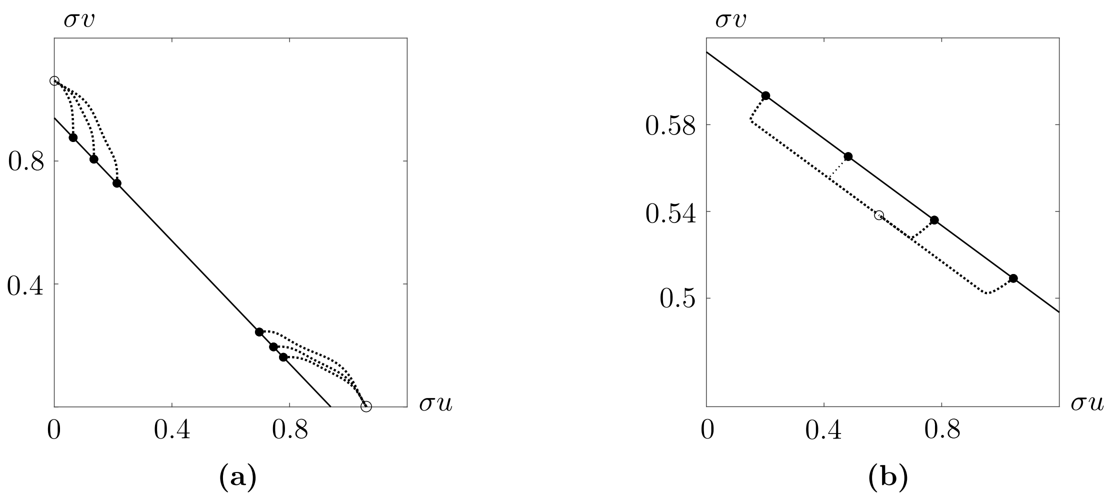

Рис. 3. Разрушение семейств стационарных решений, приведённых на рис. 1: (a) $\beta_{12} = -0.03$, $\beta_{21} = -0.04$; (b) $\beta_{12} = 0.006$, $\beta_{21} = 0.008$; точки — начальные распределения, кружки — финальные распределения; $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$, $\alpha_1 = 0.009$, $\alpha_2 = 0.012$

Для отрицательных коэффициентов β_{12}, β_{21} (рис. 3(a)) решение, отвечающее сосуществованию видов, неустойчиво и происходит вытеснение одного вида другим в зависимости от начальных данных. В случае положительных коэффициентов β_{12}, β_{21} (рис. 3(b)) наблюдается выход на устойчивое решение (точка C на рис. 3(b)), отвечающее сосуществованию видов. Видно, что выбор начальных данных (точки на рис. 3) не влияет на финальное состояние, а траектории (пунктир) следуют вдоль линии семейства.

Для анализа влияния таксисных параметров на конкуренцию видов проводился вычислительный эксперимент при различных β_{12}, β_{21} и фиксированных начальных распределениях, отвечающих точкам на рис. 3. В результате интегрирования по времени получалось одно из трёх стационарных решений — сосуществование видов (точка на рис. 3(b)) и одно из полуположительных решений (см. рис. 3(a)). Распределения, отвечающие точкам A и B, используются в качестве начальных данных для численных экспериментов, представленных на рисунках $4, 5, 7$.

На рис. 4(a, b) представлены карты параметров β_{12} и β_{21} с зонами, соответствующими сосуществованию видов (III) и выживанию одной из популяций (I и II).

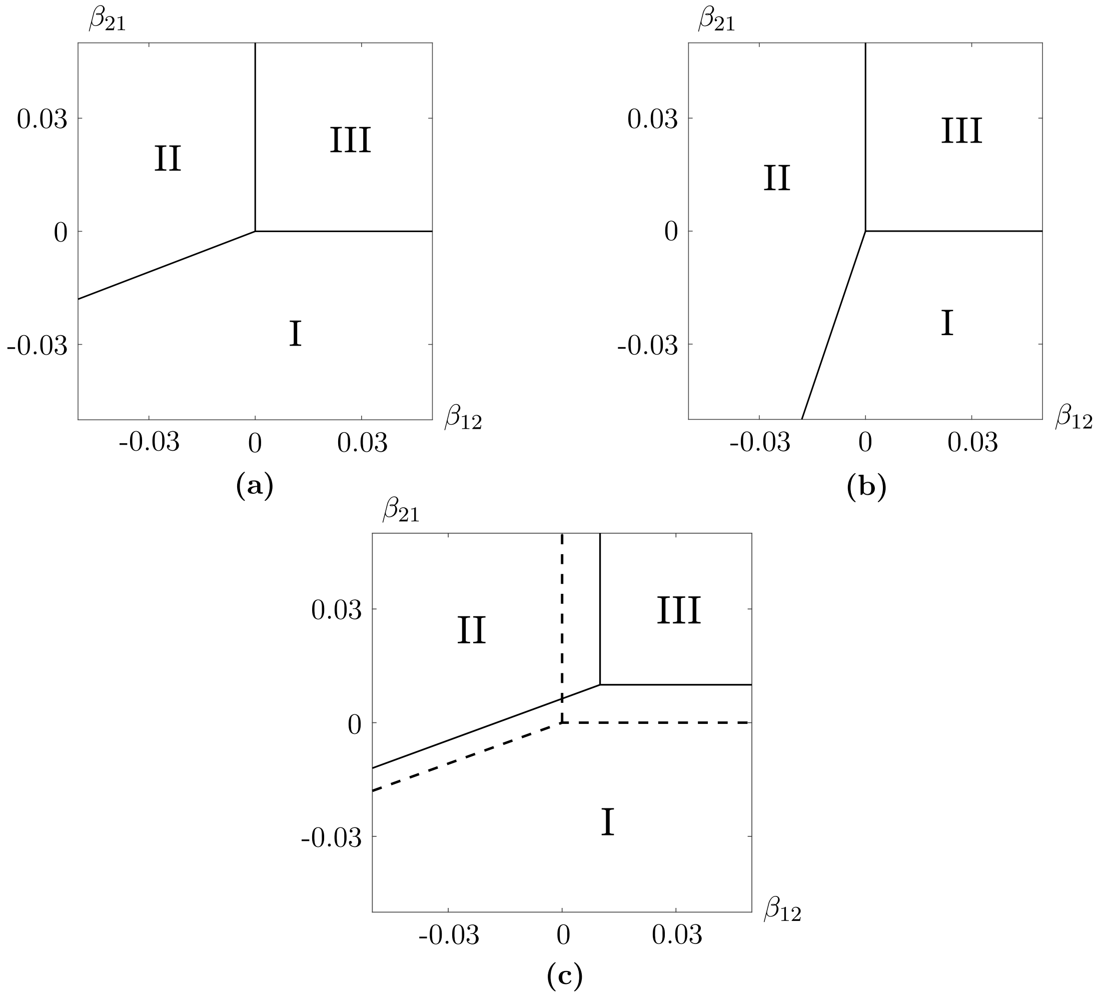

Рис. 4. Карты миграционных параметров с областями,
отвечающими сосуществованию видов (III) и выживанию популяции u (I) или v (II):
для начальных распределений, соответствующих точкам A (a) и B (b) (см. рис. 3),
$\beta_{11} = \beta_{22} = 0$, $\alpha_1 = 0.009$, $\alpha_2 = 0.012$;
β_{11}=β_{22}=0.01 (сплошная линия), β_{11}=β_{22}=0 (пунктир), α_1=0.009, α_2=0.012 (c)

Расчёты показывают, что линия, разделяющая зоны I и II, смещается при изменении начального распределения видов. Так, значения параметров миграции $\beta_{12} = -0.03$, $\beta_{21} = -0.04$ попадают в область I при выборе точки A в качестве начальной и в область II — при выборе точки B (см. рис. 3(a)). При $\beta_{12}\,\beta_{21} > 0$ получается сосуществование видов вне зависимости от начальных данных. Следует отметить, что случай β_{12}=β_{21}=0 соответствует косимметрии системы и данная точка является общей для всех областей. В соответствии с расчётами было установлено, что при ненулевых коэффициентах внутривидового таксиса β_{jj} общая точка для областей смещается (см. рис. 4(c)).

Проблема заполняемости ареала популяцией при учёте миграции, вызванной неравномерностью распределения ресурса, изучалась в [16], где установлено существование оптимального значения миграционного параметра. При заданных $k_1 = 0.03$ и $\eta_1 = 3$ на рис. 5 представлена зависимость от параметра миграции α_1 средней по ареалу плотности популяции u. Видно, что максимум достигается при положительном значении параметра $\alpha_1 = \alpha_{\mathrm{opt}} \approx 0.0147$. Аналогичный результат получается для второго вида при $\alpha_2 = \gamma\alpha_1$. Отметим, что на рис. 1–5 приведены результаты расчётов для параметров α_1, α_2, которые были меньше оптимальных значений.

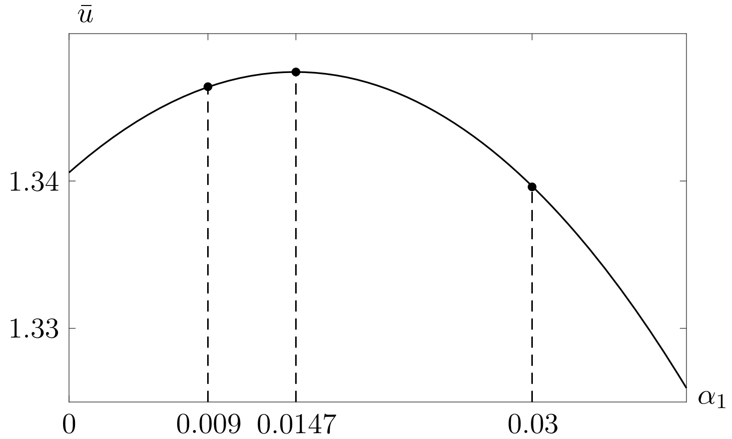

Рис. 5. Влияние параметра направленной миграции на заполняемость ареала

На рис. 6(a) представлена карта для коэффициентов β_{12} и β_{21} при значениях параметров миграции α_j, которые больше оптимальных значений.

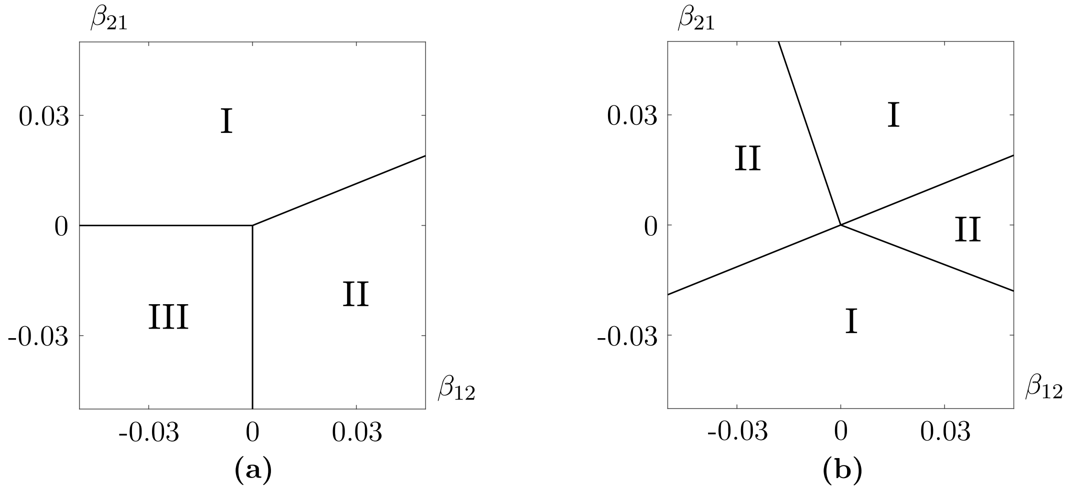

Рис. 6. Карты миграционных параметров с областями, отвечающими сосуществованию видов (III) и выживанию популяции u (I) или v (II); $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$; $\alpha_1 = 0.03$, $\alpha_2 = 0.04$ (a); $\alpha_1 = \alpha_{\mathrm{opt}} = 0.0147$, $\alpha_2 = \gamma\alpha_1 = 0.0196$ (b)

В данном случае наблюдается ситуация, обратная приведённой на рис. 4, когда сосуществованию видов отвечает третий координатный угол $(\beta_{12}, \beta_{21} < 0)$, а линия, разделяющая области параметров, для которых происходит установление к различным полуположительным решениям, находится в первом квадранте. Рисунок отвечает расчётам при фиксированном начальном распределении видов u и v, соответствующим точке A на рис. 3(a).

Карта миграционных параметров при оптимальных значениях $\alpha_1 = 0.0147$, $\alpha_2 = 0.0196$ приведена на рис. 6(b). Данный случай характеризуется отсутствием области параметров, отвечающей сосуществованию видов. Исключением является общая точка для областей $\beta_{12} = \beta_{21} = 0$, которая отвечает случаю косимметрии и существованию непрерывного семейства стационарных распределений обеих популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучено влияние миграционных эффектов на формирование распределений плотностей популяций. Рассмотрена модель, описывающая эволюцию двух конкурирующих видов с учётом пространственного распределения по ареалу. Анализируется случай, когда миграционные потоки зависят от внутривидового и межвидового таксиса, а также неравномерности распределения ресурса. Модель формулируется в виде двух нелинейных уравнений в частных производных. Найдены условия на параметры, при которых данная система является косимметричной и имеется мультистабильность решений. Сформулированы леммы об условиях на миграционные параметры системы, при которых существует и разрушается непрерывное семейство стационарных распределений популяций. На основе вычислительного эксперимента проанализированы популяционные сценарии в случае нарушения условия косимметрии. Построены карты миграционных параметров межвидового таксиса, описывающие различные сценарии конкурентной борьбы. Изучено влияние коэффициентов миграции, вызванной неоднородностью ресурса, и начального распределения популяций на конкурентное исключение видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Murray J.D.* Mathematical Biology II. Spatial Models and Biomedical Applications. N. Y.: Springer-Verl., 2003.
2. *Cosner C., Cantrell R.* Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations. Chichester: John Wiley and Sons, 2003.
3. *Qin W., Zhou P.* A rewiew on the dynamics of two species competitve ODE and parabolic systems // J. Appl. Anal. Comput. 2022. V. 12, N 5. P. 2075–2109; DOI: 10.11948/20220196
4. *Tyutyunov Y.V., Sen D., Titova L.I., Banerjee M.* Predator overcomes the Allee effect due to indirect prey–taxis // Ecological Complexity. 2019. V. 39. Article 100772; DOI: 10.1016/j.ecocom.2019.100772
5. *Говорухин В.Н., Загребнева А.Д.* Популяционные волны и их бифуркации в модели «активный хищник-пассивная жертва» // Компьютерные исследования и моделирование. 2020. Т. 12, № 4. С. 831–843; DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-4-831-843
6. *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
7. *Arumugam R., Sarkar S., Banerjee T., Sinha S., Dutta P.S.* Dynamic environment-induced multistability and critical transition in a metacommunity ecosystem // Phys. Rev. E. 2019. V. 99, N 3. Article 032216; DOI: 10.1103/PhysRevE.99.032216
8. *Zhou P., Tang D., Xiao D.* On Lotka-Volterra competitive parabolic systems: Exclusion, coexistence and bistability // J. Differ. Equ. 2021. V. 282. P. 596–625; DOI: 10.1016/j.jde.2021.02.031
9. *Vasilyeva O.* Opulation dynamics in river networks: analysis of steady states // J. Math. Biology. 2019. V. 79. P. 63–100; DOI: 10.1007/s00285-019-01350-7
10. *Ковалева Е.С., Цибулин В.Г., Фришмут К.* Семейство стационарных режимов в модели динамики популяций // Сиб. журн. индустр. математики. 2009. Т. 12, № 1. С. 98–107.
11. *Юдович В.И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // Докл. РАН. 2004. Т. 398, № 1. С. 57–61.
12. *Будянский А.В., Цибулин В.Г.* Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // Биофизика. 2015. Т. 60, № 4. С. 758–768.
13. *Budyansky A.V., Frischmuth K., Tsybulin V.G.* Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // Discrete Contin. Dyn. Systems. B. 2019. V. 24, N 2. P. 547–561; DOI: 10.3934/dcdsb.2018196
14. *Frischmuth K., Budyansky A.V., Tsybulin V.G.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // Appl. Math. Comput. 2021. V. 410. Article 126456; DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456

15. *Будянский А.В., Цибулин В.Г.* Моделирование динамики популяций на неоднородном ареале: инвазия и мультистабильность // Биофизика. 2022. Т. 67, № 1. С. 174–182; DOI: 10.31857/S0006302922010197

16. *Будянский А.В., Цибулин В.Г.* Моделирование многофакторного таксиса в системе «хищник-жертва» // Биофизика. 2019. Т. 64, № 2. С. 343–349; DOI: 10.1134/S000630291920133

SIBERIAN JOURNAL OF INDUSTRIAL MATHEMATICS

UDC 519.63

MODELING OF COMPETITION BETWEEN POPULATIONS WITH MULTI-TAXIS

© 2023 A. V. Budyansky[1a], V. G. Tsybulin[2b]

[1]*Don State University,*
Gagarin Square, 1, Rostov-on-Don 344002, Russia,
[2]*Southern Federal University,*
ul. Milchakova 8a, Rostov-on-Don 344090, Russia

E-mails: [a]a_v_budyansky@mail.ru, [b]vgcibulin@sfedu.ru

Received 10.01.2023, revised 26.02.2023, accepted 27.04.2023

Abstract. We study a mathematical model of competition between two populations, which is described by a system of nonlinear differential equations of reaction-diffusion-advection. The taxis is introduced to model the heterogeneity of the total resource and the non-uniform distribution of both types. We analyze the role of taxis in the area occupancy. The maps of migration parameters corresponding to various variants of competitive exclusion and coexistence of species are calculated. Using the theory of cosymmetry, we find parametric relations under which multistability arises. In a computational experiment, population scenarios with a violation of cosymmetry were studied.

Keywords: population dynamics, competition, taxis, equations of reaction-diffusion-advection, multistability, cosymmetry.

DOI: 10.33048/SIBJIM.2023.26.302

REFERENCES

1. Murray J.D. Mathematical Biology II. Spatial Models and Biomedical Applications. N. Y.: Springer-Verl., 2003.
2. Cosner C., Cantrell R. Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations. Chichester: John Wiley and Sons, 2003.
3. Qin W., Zhou P. A rewiew on the dynamics of two species competitve ODE and parabolic systems. *J. Appl. Anal. Comput.*, 2022, Vol. 12, No. 5, pp. 2075–2109; DOI: 10.11948/20220196
4. Tyutyunov Y.V., Sen D., Titova L.I., Banerjee M. Predator overcomes the Allee effect due to indirect prey–taxis. *Ecological Complexity*, 2019, Vol. 39, article 100772; DOI: 10.1016/j.ecocom.2019.100772
5. Govorukhin V.N., Zagrebneva A.D. Population waves and their bifurcation in a model «active predator – passive prey». *Comput. Research and Modeling*, 2020, Vol. 12, No 4, pp. 831–843; DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-4-831-843
6. Frisman E.Ya., Kulakov M.P., Revutskaya O.L., Zhdanova O.L., Neverova G.P. The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations. *Comput. Research and Modeling*, 2019, Vol. 11, No. 1, pp. 119–151; DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151
7. Arumugam R., Sarkar S., Banerjee T., Sinha S., Dutta P.S. Dynamic environment-induced multistability and critical transition in a metacommunity ecosystem. *Phys. Rev. E.*, 2019, Vol. 99, No. 3, article 032216; DOI: 10.1103/PhysRevE.99.032216
8. Zhou P., Tang D., Xiao D. On Lotka —Volterra competitive parabolic systems: Exclusion, coexistence and bistability. *J. Differ. Equ.*, 2021, Vol. 282, pp. 596–625; DOI: 10.1016/j.jde.2021.02.031

English translation is published in Journal of Applied and Industrial Mathematics, 2023, Vol. 17, No. 3.

9. Vasilyeva O. Population dynamics in river networks: analysis of steady States. *J. Math. Biology*, 2019, Vol. 79, pp. 63–100; DOI: 10.1007/s00285-019-01350-7
10. Kovaleva E.S., Tsybulin V.G., Frischmuth K. Semeistvo statsionarnykh rezhimov v modeli dinamiki populyatsii [A family of stationary modes in a population dynamics model]. *Sib. Zhurn. Indust. Mat.*, 2009, Vol. 12, No 1, pp. 98–107 (in Russian).
11. Yudovich V.I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry. *Doklady Physics*, 2004, Vol. 49, pp. 522–526.
12. Budyansky A.V., Tsybulin V.G. Impact of directed migration on formation of spatial structures of populations. *Biophysics*, 2015, Vol. 60, pp. 622–631.
13. Budyansky A.V., Frischmuth K., Tsybulin V.G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat. *Discrete & Continuous Dynamical Systems B*, 2019, Vol. 24, No. 2, pp. 547–561; DOI: 10.3934/dcdsb.2018196
14. Frischmuth K., Budyansky A.V., Tsybulin V.G. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability. *Appl. Math. Comput.*, 2021, Vol. 410, article 126456; DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456
15. Budyansky A.V., Tsybulin V.G. Modeling the Dynamics of Populations in a Heterogeneous Environment: Invasion and Multistability. *Biophysics*, 2022, Vol. 67, No. 1, pp. 174–182; DOI: 10.31857/S0006302922010197
16. Budyansky A.V., Tsybulin V.G. Modeling of Multifactor Taxis in a Predator-Prey System. *Biophysics*, 2019, Vol. 64, No. 2, pp. 343–349; DOI: 10.1134/S000630291920133