УДК 575.827.2:575.857:51–76

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ ГРУППИРОВАНИЯ ЖИВОТНЫХ

© 2026 А. В. Епифанов

Южный Федеральный Университет,
ул. Большая Садовая, 105/42, г. Ростов-на-Дону 344006, Россия

E-mail: epifanov-av@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.10.2025 г.; после доработки 30.08.2026 г.;
принята к публикации 14.10.2026 г.

Исследуется механизм группирования организмов, популяция которых обладает эффектом Олли. С этой целью рассматривается математическая модель эволюции миграции в однородной среде особей, являющихся жертвой хищничества. Найдены условия на параметры, при которых симметричная миграционная стратегия является эволюционно притягивающей. Когда в окрестности устойчивого равновесия приспособленность возрастает с увеличением плотности популяции, эволюция может вести к группированию особей, даже если исходная миграция близка к симметричной. Определено критическое значение скорости миграции хищника, при переходе через которое эволюционное притяжение симметричной миграционной стратегии жертвы сменяется эволюционным отталкиванием.

Ключевые слова: адаптивная динамика, эволюция миграции, хищник — жертва, коллективное поведение животных, эффект Олли.

DOI: 10.33048/SIBJIM.2026.29.303

ВВЕДЕНИЕ

В математической экологии важным является вопрос, каким образом вид распределяется по ареалу. Одной из теорий, предсказывающих это распределение, является теория идеального свободного распределения (ИСР) [1–4]. Данная теория утверждает, что при выполнении определённых условий особи должны распределяться таким образом, чтобы максимизировать свою приспособленность, и распределение популяции должно быть пропорционально распределению ресурса. В теории ИСР предполагается, что приспособленность особей убывает с ростом плотности популяции [1]. С другой стороны особи могут иметь трудности с нахождением пары при низкой плотности или участвовать в социальном поведении, таком как охота или защита в группах, в связи с чем относительная скорость роста популяции может возрастать с ростом её плотности. Данное явление получило название эффекта Олли [5]. В этой связи интерес представляет вопрос, каким образом вид распределяется по ареалу, если приспособленность составляющих его особей может возрастать с ростом плотности. Различают слабый и сильный эффект Олли [5, 6]. При сильном эффекте Олли скорость роста популяции при малой плотности отрицательна, и вид вымирает.

Одним из факторов, определяющих распределение вида по ареалу, является эволюция его миграции, которая исследовалась, например, в работах [7–9], см. также обзор [10]. В статьях [2, 4] исследовалось, является ли миграционная стратегия ИСР эволюционно стабильной и эволюционно притягивающей (convergence stable).

В природе животные многих видов собираются в стада или стаи. Представляется, что если популяция обладает эффектом Олли, то особи, объединяющиеся в группы, должны иметь преимущество от нахождения в группе и более высокую приспособленность. Таким образом

такое поведение группирования должно быть распространённым. Эволюция миграции популяции, обладающей эффектом Олли, исследовалась в работах [11–14]. Перечисленные работы, посвящённые исследованию эволюции миграции, рассматривают изолированный вид. В то же время экологические взаимодействия могут создавать движущие эволюцию силы отбора. Распределение видов по ареалу, в том числе, идеальное свободное распределение, и влияние миграции на взаимодействие видов исследовались, например, в работах [15–19], где рассматривались системы дифференциальных уравнений в частных производных, и были получены результаты по семействам решений. В настоящей работе рассматривается дискретный вариант распределённого сообщества (два местообитания) и исследуется эволюция миграции популяции, обладающей эффектом Олли и находящейся под давлением отбора со стороны хищника.

1. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Рассмотрим следующую модификацию модели Базыкина [20], в которой миграция жертв задаётся коэффициентами m_1, n и ε:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1[(x_1+c)(1-x_1)-ay_1]+\varepsilon(m_1x_2-nx_1),\\ \dot{x}_2 &= x_2[(x_2+c)(1-x_2)-ay_2]-\varepsilon(m_1x_2-nx_1),\\ \dot{y}_1 &= y_1(-d+bx_1-y_1)+\varepsilon m(y_2-y_1),\\ \dot{y}_2 &= y_2(-d+bx_2-y_2)-\varepsilon m(y_2-y_1). \end{aligned} \tag{1}$$

Здесь x_i — численность особей жертвы в i-м местообитании, y_i — численность хищника в i-м местообитании, все параметры неотрицательные, $c<1$.

Исследуем эволюцию миграции популяции жертв, а точнее попытаемся дать ответ на вопрос, при каких условиях эволюция ведёт к группированию жертв. Под группированием будем понимать неоднородное распределение вида по однородному ареалу. Будем считать, что эволюция миграции происходит за счёт изменения значения параметра m_1, а значение параметра n будем считать постоянным.

Для исследования эволюции миграции применим подход, известный под названием «адаптивная динамика» [21]. В этом подходе рассматриваются последовательные инвазии мутантных популяций в среду, условия которой задаются резидентной популяцией и другими взаимодействующими видами, и предполагается, что мутации достаточно редки, так что можно считать, что когда произошла мутация, то до следующей мутации система успевает прийти к установлению к некоторому аттрактору. Также предполагается, что стратегия мутанта близка к стратегии резидентной популяции. Если мутантная популяция вытесняет резидентную популяцию, то она становится новой резидентной популяцией и далее можно рассматривать инвазию новой мутантной популяции.

Инвазия мутанта, миграция которого определяется параметрами m_2, близким к m_1, n и ε, в популяцию обычных особей, описывается следующей системой:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1[(x_1+z_1+c)(1-x_1-z_1)-ay_1]+\varepsilon(m_1x_2-nx_1),\\ \dot{x}_2 &= x_2[(x_2+z_2+c)(1-x_2-z_2)-ay_2]-\varepsilon(m_1x_2-nx_1),\\ \dot{y}_1 &= y_1[-d+b(x_1+z_1)-y_1]+\varepsilon m(y_2-y_1),\\ \dot{y}_2 &= y_2[-d+b(x_2+z_2)-y_2]-\varepsilon m(y_2-y_1),\\ \dot{z}_1 &= z_1[(x_1+z_1+c)(1-x_1-z_1)-ay_1]+\varepsilon(m_2z_2-nz_1),\\ \dot{z}_2 &= z_2[(x_2+z_2+c)(1-x_2-z_2)-ay_2]-\varepsilon(m_2z_2-nz_1). \end{aligned} \tag{2}$$

Здесь z_i — численность мутантных особей жертвы в i-м местообитании, все параметры неотрицательные. Если мутанты вытесняют обычных особей, то это значит, что произошёл шаг

эволюции: значение параметра m_1 стало равно m_2. Отметим, что данная модель предполагает, что размножение бесполое, и поэтому она учитывает только эффект Олли, вызываемый тем, что особи участвуют в некотором социальном поведении, таком как защита или охота в группах, поэтому приспособленность мутантных особей в точке равна $(x_i + z_i + c)(1 - x_i - z_i)$, а не $(z_i + c)(1 - x_i - z_i)$.

2. ЭВОЛЮЦИОННО СИНГУЛЯРНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННО СТАБИЛЬНЫЕ СТРАТЕГИИ

Рассмотрим систему

$$\begin{aligned} \dot{\mathbf{x}} &= \mathbf{F}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z})\mathbf{x}, \\ \dot{\mathbf{y}} &= \mathbf{g}(\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}), \\ \dot{\mathbf{z}} &= \mathbf{F}(\eta, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z})\mathbf{z}, \end{aligned} \tag{3}$$

где $\mathbf{x}$, $\mathbf{z} \in \mathbb{R}^m$ — векторы плотностей структурированных резидентной и происходящей от неё мутантной популяций рассматриваемого вида, соответственно, $\mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$ — вектор плотностей других видов сообщества,

$$\mathbf{F}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}) = (f_{ij}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}))_{i,j=1}^{m}, \quad \mathbf{g}(\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}) = (g_1(\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}), \ldots, g_n(\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}))^T,$$

ξ и η — стратегии резидентной и мутантной популяций, и асимптотически устойчивое равновесие $(\mathbf{x}^*(\xi), \mathbf{y}^*(\xi))$ системы

$$\begin{aligned} \dot{\mathbf{x}} &= \mathbf{F}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{0})\mathbf{x}, \\ \dot{\mathbf{y}} &= \mathbf{g}(\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{0}), \end{aligned} \tag{4}$$

такое что $\mathbf{x}^*(\xi)$, $\mathbf{y}^*(\xi) \geqslant 0$, $\mathbf{x}^*(\xi) \cdot \mathbf{1} > 0$, а также рассмотрим следующую задачу на собственные значения:

$$\sigma\boldsymbol{\psi} = \mathbf{F}(\eta, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{0})\boldsymbol{\psi}. \tag{5}$$

Определение 1. Величина $\dfrac{\partial\sigma}{\partial\eta}|_{\eta=\xi}$, где σ — главное собственное значение задачи (5) называется градиентом отбора.

Определение 2. Стратегия $\overline{\xi}$ называется эволюционно сингулярной относительно равновесия $(\mathbf{x}^*(\overline{\xi}), \mathbf{y}^*(\overline{\xi}))$, если

$$\frac{\partial\sigma}{\partial\eta}|_{\eta=\overline{\xi}} = 0. \tag{6}$$

Для задачи (2) $m = n = 2$, $\xi = m_1$, $\eta = m_2$,

$$\begin{gathered} f_{11} = (x_1 + z_1 + c)(1 - x_1 - z_1) - ay_1 - \varepsilon n, \quad f_{12} = \varepsilon m_1, \quad f_{21} = \varepsilon n, \\ f_{22} = (x_2 + z_2 + c)(1 - x_2 - z_2) - ay_2 - \varepsilon m_1, \quad g_1 = y_1[-d + b(x_1 + z_1) - y_1] + \varepsilon m(y_2 - y_1), \\ g_2 = y_2[-d + b(x_2 + z_2) - y_2] - \varepsilon m(y_2 - y_1), \quad \sigma = \lambda, \end{gathered}$$

где λ — это главное собственное значение задачи

$$\begin{aligned} \lambda\phi_1 &= [(x_1^* + c)(1 - x_1^*) - ay_1^* - \varepsilon n]\phi_1 + \varepsilon m_2\phi_2, \\ \lambda\phi_2 &= \varepsilon n\phi_1 + [(x_2^* + c)(1 - x_2^*) - ay_2^* - \varepsilon m_2]\phi_2, \end{aligned} \tag{7}$$

а $(x_1^*, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$ является решением системы

$$\begin{aligned} x_1[(x_1+c)(1-x_1)-ay_1]+\varepsilon(m_1x_2-nx_1)=0,\\ x_2[(x_2+c)(1-x_2)-ay_2]-\varepsilon(m_1x_2-nx_1)=0,\\ y_1(-d+bx_1-y_1)+\varepsilon m(y_2-y_1)=0,\\ y_2(-d+bx_2-y_2)-\varepsilon m(y_2-y_1)=0, \end{aligned} \tag{8}$$

таким что $x_i^*,\ y_i^* \geqslant 0$ и $x_1^*+x_2^*>0,\ y_1^*+y_2^*>0$.

Продифференцируем задачу на собственные значения (7) по параметру m_2 при $m_2=m_1$, учитывая, что при $m_2=m_1$ главное собственное значение $\lambda=0$, а соответствующий ему собственный вектор $(\phi_1,\phi_2)=(x_1^*,x_2^*)$

$$\begin{aligned} \mu x_1^* &= [(x_1^*+c)(1-x_1^*)-ay_1^*-\varepsilon n]\mu_1+\varepsilon m_1\mu_2+\varepsilon x_2^*,\\ \mu x_2^* &= \varepsilon n\mu_1+[(x_2^*+c)(1-x_2^*)-ay_2^*-\varepsilon m_1]\mu_2-\varepsilon x_2^*, \end{aligned} \tag{9}$$

где

$$\mu=\left.\frac{\partial\lambda}{\partial m_2}\right|_{m_2=m_1},\quad \mu_i=\left.\frac{\partial\phi_i}{\partial m_2}\right|_{m_2=m_1},\quad i=1,2.$$

Умножив первое уравнение (9) на nx_1^*, второе уравнение (9) на $m_1x_2^*$, сложив их и вычтя из полученной суммы первое уравнение (8) при $x_1=x_1^*$ и $x_2=x_2^*$, умноженное на $n\mu_1$, и второе уравнение (8) при $x_1=x_1^*$ и $x_2=x_2^*$, умноженное на $m_1\mu_2$, получим следующее уравнение для определения μ:

$$\mu=\frac{(nx_1^*-m_1x_2^*)\varepsilon x_2^*}{nx_1^{*2}+m_1x_2^{*2}} \tag{10}$$

Таким образом, стратегия является эволюционно сингулярной тогда и только тогда, когда

$$\frac{(nx_1^*-m_1x_2^*)x_2^*}{nx_1^{*2}+m_1x_2^{*2}}=0.$$

Если выполнены условия (A6)–(A8), то стратегия $m_1=n$ является эволюционно сингулярной относительно равновесия (x^*,x^*,y^*,y^*).

Стратегия называется эволюционно стабильной, если когда все особи в популяции используют эту стратегию, невозможна инвазия никакой другой стратегии [22].

Утверждение 1. Стратегия $m_1=0$ является эволюционно стабильной стратегией относительно равновесия $(0,x_2^*,y_1^*,y_2^*)$, $x_2^*,y_i^*>0$, если это равновесие является асимптотически устойчивым и $y_1^*>\dfrac{c}{a}$.

Доказательство. Складывая уравнения (7) и учитывая, что из условий $m_1=0$, $x_1^*=0$ и $x_2^*>0$ следует $(x_2^*+c)(1-x_2^*)-ay_2^*=0$, получаем

$$\lambda=\frac{c-ay_1^*}{\phi_1+\phi_2}\phi_1<0,$$

откуда и следует невозможность инвазии никакой другой стратегии. □

3. ЭВОЛЮЦИОННО ПРИТЯГИВАЮЩИЕ СТРАТЕГИИ

Определение 3.[9] Стратегия $\overline{\xi}$, эволюционно сингулярная относительно равновесия $(\mathbf{x}^*(\overline{\xi}), \mathbf{y}^*(\overline{\xi}))$, называется эволюционно притягивающей (convergence stable strategy) для системы (4), если существует $\delta > 0$, такое что

$$\operatorname{sign}\sigma = \begin{cases} -1, & \text{если } \overline{\xi} < \xi < \eta < \overline{\xi} + \delta \text{ или } \overline{\xi} - \delta < \eta < \xi < \overline{\xi}, \\ 1, & \text{если } \overline{\xi} < \eta < \xi < \overline{\xi} + \delta \text{ или } \overline{\xi} - \delta < \xi < \eta < \overline{\xi}, \end{cases}$$

где σ — главное собственное значение задачи (5).

По аналогии можно также дать определение эволюционно отталкивающей стратегии.

Определение 4. Стратегия $\overline{\xi}$, эволюционно сингулярная относительно равновесия $(\mathbf{x}^*(\overline{\xi}), \mathbf{y}^*(\overline{\xi}))$, называется эволюционно отталкивающей для системы (4), если существует $\delta > 0$, такое что

$$\operatorname{sign}\sigma = \begin{cases} 1, & \text{если } \overline{\xi} < \xi < \eta < \overline{\xi} + \delta \text{ или } \overline{\xi} - \delta < \eta < \xi < \overline{\xi}, \\ -1, & \text{если } \overline{\xi} < \eta < \xi < \overline{\xi} + \delta \text{ или } \overline{\xi} - \delta < \xi < \eta < \overline{\xi}. \end{cases}$$

Существует так называемый принцип «инвазия означает вытеснение»: если инвазия мутатной популяцией со стратегией, близкой к стратегии резидентной популяции, успешна, то мутантная популяция вытесняет резидентную. Пусть ξ — стратегия, для которой система без мутанта (4) имеет гиперболически устойчивое равновесие (т. е. все собственные значения имеют отрицательные вещественные части), в котором находится система, а η — достаточно близкая к ξ стратегия мутантной популяции.

В этом разделе предполагается, что для таких не эволюционно сингулярной стратегии ξ и стратегии η принцип «инвазия означает вытеснение» выполняется. В статье [23] доказано, что этот принцип выполняется для стратегий ξ, для которых градиент отбора

$$S(\xi) = \sum_{i,j=1}^{m} \frac{\alpha_i^*}{x_i^*} \frac{\partial f_{ij}(\xi, \mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*, \mathbf{0})}{\partial \xi} x_j^* \tag{11}$$

не равен нулю, где $\boldsymbol{\alpha}^*$, $\mathbf{x}^*$ являются решениями системы

$$\begin{gathered} \boldsymbol{\alpha}^* \mathbf{F}^{pc}(\xi, \mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*) = \mathbf{0}, \quad \mathbf{F}^{pc}(\xi, \mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*)\mathbf{p}^* = \mathbf{0}, \quad \mathbf{F}(\xi, \mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*, \mathbf{0})\mathbf{x}^* = \mathbf{0}, \\ \mathbf{g}(\mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*, \mathbf{0}) = \mathbf{0}, \quad \sum_{i=1}^{m} \alpha_i^* = 1, \end{gathered} \tag{12}$$

где

$$F_{ij}^{pc} = \begin{cases} \dfrac{x_j}{x_i} f_{ij}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{0}), & j \neq i \\ -\sum\limits_{k \neq i} \dfrac{x_k}{x_i} f_{ik}(\xi, \mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{0}), & j = i. \end{cases}$$

Покажем, что для системы (2) выражения (10) и (11) для градиента отбора совпадают, что будет значить, что сделанное предположение о выполнении принципа «инвазия означает вытеснение» для стратегии мутантной популяции, достаточно близкой к не эволюционно сингулярной стратегии резидентной популяции, верно. Для системы (2) система (12) имеет

вид

$$\varepsilon[n(1-\alpha^*)\frac{x_1^*}{x_2^*} - m_1\alpha^*\frac{x_2^*}{x_1^*}] = 0,$$
$$\frac{x_2^*}{x_1^*}\varepsilon m_1(p_2^* - p_1^*) = 0,$$
$$\frac{x_1^*}{x_2^*}\varepsilon n(p_1^* - p_2^*) = 0,$$
$$x_1^*[(x_1^*+c)(1-x_1^*) - ay_1^*] + \varepsilon(m_1x_2^* - nx_1^*) = 0,$$
$$x_2^*[(x_2^*+c)(1-x_2^*) - ay_2^*] - \varepsilon(m_1x_2^* - nx_1^*) = 0,$$
$$y_1^*(-d + bx_1^* - y_1^*) + \varepsilon m(y_2^* - y_1^*) = 0,$$
$$y_2^*(-d + bx_2^* - y_2^*) - \varepsilon m(y_2^* - y_1^*) = 0,$$

и

$$S(\xi) = S(m_1) = \frac{(nx_1^* - m_1x_2^*)\varepsilon x_2^*}{nx_1^{*2} + m_1x_2^{*2}} = \mu.$$

Отметим, что в [24] анализировалось выполнение принципа «инвазия означает вытеснение» для неструктурированной популяции, а в [25] — для бесконечномерной модели.

Определение эволюционно притягивающей стратегии можно очевидным образом расширить на эволюционно стабильные стратегии, находящиеся на границе рассматриваемого пространства стратегий.

Утверждение 2. Стратегия $m_1 = 0$, эволюционно стабильная относительно равновесия $(0, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$, $x_2^*, y_i^* > 0$, является эволюционно притягивающей, если это равновесие является гиперболически устойчивым и $y_1^* > \frac{c}{a}$.

Доказательство. Если записать систему (1) в виде

$$\dot{\mathbf{z}} = \mathbf{H}(\mathbf{z}) + m_1\mathbf{M}(\mathbf{z}), \tag{13}$$

где $\mathbf{z} = (x_1, x_2, y_1, y_2)^T$, $\mathbf{M}(\mathbf{z}) = \varepsilon(x_2, -x_2, 0, 0)^T$,

$$\mathbf{H}(\mathbf{z}) = (x_1[(x_1+c)(1-x_1) - ay_1] - \varepsilon nx_1, x_2[(x_2+c)(1-x_2) - ay_2] + \varepsilon nx_1,$$
$$y_1(-d - y_1 + bx_1) + \varepsilon m(y_2 - y_1), y_2(-d - y_2 + bx_2) + \varepsilon m(y_1 - y_2))^T,$$

то, так как функции $\mathbf{H}(\mathbf{z})$ и $\mathbf{M}(\mathbf{z})$ гладкие, по теореме о неявной функции при малых $m_1 > 0$ она имеет асимптотически устойчивое равновесие, которое даётся формулой

$$\mathbf{z}^{**} = \mathbf{z}^* - m_1J^{-1}\mathbf{M}(\mathbf{z}^*) + O(m_1^2),$$

где J — матрица Якоби системы (13) при $m_1 = 0$ в равновесии $\mathbf{z}^* = (0, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$ [26] и

$$j_{11}^{-1} = \frac{1}{c - ay_1^* - \varepsilon n}, \quad j_{1j}^{-1} = 0, \quad j \neq 1,$$

j_{ij}^{-1} — ij-й элемент матрицы J^{-1}.

Тогда при малом $m_1 > 0$

$$x_1^{**} = -\frac{\varepsilon m_1x_2^*}{c - ay_1^* - \varepsilon n} > 0,$$

т. е. равновесие $\mathbf{z}^{**}$ положительно, и знак градиента отбора определяется знаком выражения

$$nx_1^{**} - m_1x_2^{**} = \frac{c - ay_1^*}{ay_1^* - c + \varepsilon n}m_1x_2^* + O\big(m_1^2\big),$$

которое отрицательно при малых $m_1 > 0$. Следовательно, стратегия $m_1 = 0$ является эволюционно притягивающей относительно равновесия $\big(0, x_2^*, y_1^*, y_2^*\big)$. □

Эволюционно сингулярная стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*), которое получается при $m_1 = n$, тогда и только тогда, когда производная градиента отбора

$$\left.\frac{\partial \mu}{\partial m_1}\right|_{m_1=n} = \varepsilon \frac{n\big(\frac{\partial x_1^*}{\partial m_1} - \frac{\partial x_2^*}{\partial m_1}\big) - x^*}{2nx^*} < 0. \tag{14}$$

Для нахождения производных компонент равновесия по m_1 при $m_1 = n$ продифференцируем по m_1 систему (8). Получается следующая система линейных уравнений с неизвестными $Dx_i^* = \dfrac{\partial}{\partial m_1} x_i^*$ и $Dy_i^* = \dfrac{\partial}{\partial m_1} y_i^*$:

$$\begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & c_{13} & 0 \\ c_{21} & c_{22} & 0 & c_{24} \\ c_{31} & 0 & c_{33} & c_{34} \\ 0 & c_{42} & c_{43} & c_{44} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Dy_1^* \\ Dy_2^* \\ Dx_1^* \\ Dx_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ -\varepsilon x_2^* \\ \varepsilon x_2^* \end{pmatrix}, \tag{15}$$

где

$$\begin{gathered} c_{11} = -d + bx_1^* - 2y_1^* - \varepsilon m, \quad c_{12} = c_{21} = \varepsilon m, \quad c_{13} = by_1^*, \\ c_{22} = -d + bx_2^* - 2y_2^* - \varepsilon m, \quad c_{24} = by_2^*, \quad c_{31} = -ax_1^*, \\ c_{33} = x_1^*[2(1-c) - 3x_1^*] + c - ay_1^* - \varepsilon n, \quad c_{34} = \varepsilon m_1, \quad c_{42} = -ax_2^*, \quad c_{43} = \varepsilon n, \\ c_{44} = x_2^*[2(1-c) - 3x_2^*] + c - ay_2^* - \varepsilon m_1. \end{gathered}$$

При $m_1 = n$ получается

$$\begin{pmatrix} d_{11} & d_{12} & d_{13} & 0 \\ d_{21} & d_{22} & 0 & d_{24} \\ d_{31} & 0 & d_{33} & d_{34} \\ 0 & d_{42} & d_{43} & d_{44} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Dy_1^* \\ Dy_2^* \\ Dx_1^* \\ Dx_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ -\varepsilon x^* \\ \varepsilon x^* \end{pmatrix}, \tag{16}$$

где

$$\begin{gathered} d_{11} = d_{22} = -y^* - \varepsilon m, \quad d_{12} = d_{21} = \varepsilon m, \quad d_{13} = d_{24} = by^*, \\ d_{31} = d_{42} = -ax^*, \quad d_{33} = d_{44} = x^*(1-c-2x^*) - \varepsilon n, \quad d_{34} = d_{43} = \varepsilon n, \end{gathered} \tag{17}$$

а x^*, y^* — компоненты положительного равновесия системы (A2). Вычитая из первого уравнения второе и из третьего — четвёртое, получаем систему

$$\begin{pmatrix} d_{11} - d_{21} & d_{13} \\ d_{31} & d_{33} - d_{43} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Dy_1^* - Dy_2^* \\ Dx_1^* - Dx_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ -2\varepsilon x^* \end{pmatrix}.$$

Таким образом,

$$Dx_1^* - Dx_2^* = \frac{2\varepsilon x^*(y^* + 2\varepsilon m)}{(y^* + 2\varepsilon m)[x^*(2x^* - 1 + c) + 2\varepsilon n] + abx^* y^*}.$$

Подставляя это значение в (14), получаем следующее выражение, знак которого определяет, является ли стратегия $m_1 = n$ эволюционно притягивающей:

$$\frac{\partial \mu}{\partial m_1}|_{m_1=n} = -\frac{x^* \varepsilon F_2}{2nF_1}, \tag{18}$$

где

$$\begin{gathered} F_1 = (y^* + 2\varepsilon m)[x^*(2x^* - 1 + c) + 2\varepsilon n] + abx^* y^*, \\ F_2 = (y^* + 2\varepsilon m)(2x^* - 1 + c) + aby^*. \end{gathered}$$

Утверждение 3. При $x^* \geqslant \dfrac{1-c}{2}$ стратегия $m_1 = n$, эволюционно сингулярная относительно положительного асимптотически устойчивого равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*), является эволюционно притягивающей.

Доказательство. Для положительного равновесия с $x^* \geqslant \dfrac{1-c}{2}$, условия (A6)–(A8) выполняются и производная градиента отбора при $m_1 = n$ отрицательна (см. (18)). Следовательно стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей. □

Утверждение 4. При

$$0 \leqslant d < \frac{2ab(1-c) - (c+1)^2}{4a},$$
$$\left(x^* < \frac{1-c}{2}, \quad 2ab - 1 > 0, \quad c < -ab - 1 + \sqrt{ab(ab+4)}\right)$$

существует

$$m^* = \frac{B(B+ab)[2d - b(B - ab + 1 - c)]}{4\varepsilon[(c+1)^2 + 2a(2d - b + bc)]} > 0,$$

где

$$B = \sqrt{(ab + c - 1)^2 + 4(ad + c)},$$

такое что стратегия $m_1 = n$, эволюционно сингулярная относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*), является эволюционно притягивающей (эволюционно отталкивающей) тогда и только тогда, когда $m < m^*$ $(m > m^*)$.

Доказательство. Сначала покажем, что существуют значения параметров, при которых $x^* < \dfrac{1-c}{2}$ и условия (A6)–(A8) выполняются. Из формул (A3) и (A6) получается условие

$$\frac{2a-1}{a} x^{*2} + \frac{(a-1)(c-1)}{a} x^* + \frac{c}{a} > 0,$$

которое выполняется, например, при $a > 2$, $b > \dfrac{2}{a-1}$, $c > 0$, так же, как и условие (A7). Что касается условия (A8), то если $m < m^*$ $(F_2 > 0)$, то $F_1 > 0$, если же $m > m^*$ $(F_2 < 0)$, то $F_1 > 0$ при

$$n > x^* \frac{(1 - c - 2x^*)(y^* + 2\varepsilon m) - aby^*}{2\varepsilon(y^* + 2\varepsilon m)}.$$

Покажем, что $m^* > 0$ при $d < \dfrac{2ab(1-c) - (c+1)^2}{4a}$. Множитель $(c+1)^2 + 2a(2d - b + bc)$ знаменателя выражения для m^* меньше нуля при $d < \dfrac{2ab(1-c) - (c+1)^2}{4a}$.

Покажем, что и $2d - b(B - ab + 1 - c) < 0$. Для положительного равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*) $d < b$. Из $d < b$ следует, что

$$b^2[(ab + c - 1)^2 + 4(ad + c)] > (2d + ab^2 - b + bc)^2,$$

откуда следует $bB > 2d + ab^2 - b + bc$ или требуемое $2d - b(B - ab + 1 - c) < 0$.

Условие $m < m^*$ $(m > m^*)$ получается непосредственно из условия $F_2 > 0$ $(F_2 < 0)$. □

Таким образом, при $m < m^*$ жертва распределяется по однородному ареалу равномерно, но особи не максимизируют свою приспособленность.

Утверждение 5. При $m_1 \neq n$ и $c > 0$ жертва распределяется по ареалу неоднородно, а именно система (1) диссипативна, ни из каких положительных начальных данных решение не сходится к тривиальному равновесию и для любых x_1, x_2, y_1, y_2, $x_1 + x_2 > 0$

$$x_1(t) \not\equiv x_2(t).$$

Доказательство. Покажем, что система (1) диссипативна. Сложим её первые два уравнения. Получим

$$\dot{x}_1 + \dot{x}_2 \leqslant x_1(x_1 + c)(1 - x_1) + x_2(x_2 + c)(1 - x_2)$$

Оба слагаемых $x_i(x_i + c)(1 - x_i)$ ограничены сверху при $x_i \geqslant 0$, значит существует M, такое что $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 < 0$ при $x_1 > M$ или $x_2 > M$ независимо от значения другой переменной, т. е. $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 < 0$ при $x_1 + x_2 > 2M$, следовательно,

$$\overline{\lim_{t\to\infty}} x_i \leqslant \overline{\lim_{t\to\infty}} (x_1 + x_2) \leqslant 2M.$$

Рассмотрим функцию

$$W(t) = bx_1(t) + bx_2(t) + ay_1(t) + ay_2(t).$$

$$\begin{aligned}\dot{W} &= b[x_1(x_1 + c)(1 - x_1) + x_2(x_2 + c)(1 - x_2)] - ad[y_1(1 + y_1) + y_2(1 + y_2)] \\ &\leqslant b[x_1(x_1 + c + 1 - 1) + x_2(x_2 + c + 1 - 1)] - ad(y_1 + y_2) \leqslant 4bM(2M + c + 1) - \theta W,\end{aligned}$$

где $\theta = \min\{1, d\}$.

Тогда

$$0 \leqslant W(t) \leqslant W(0)e^{-\theta t} + \frac{4bM(2M + c + 1)}{\theta}$$

и

$$0 \leqslant \lim_{t\to\infty} W(t) \leqslant \frac{4bM(2M + c + 1)}{\theta}.$$

Следовательно, решения системы (1) входят в область

$$\left\{(x_1(t), x_2(t), y_1(t), y_2(t)) \mid 0 \leqslant bx_1(t) + bx_2(t) + ay_1(t) + ay_2(t) \leqslant \frac{4bM(2M + c + 1)}{\theta}\right\}$$

и остаются в ней.

Покажем, что из положительных начальных данных решение не сходится к нулевому равновесию. Матрица Якоби в нулевом равновесии записывается в виде

$$J = \begin{pmatrix} c - \varepsilon n & \varepsilon m_1 & 0 & 0 \\ \varepsilon n & c - \varepsilon m_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -d - \varepsilon m & \varepsilon m \\ 0 & 0 & \varepsilon m & -d - \varepsilon m \end{pmatrix}.$$

Данная матрица Якоби имеет собственные значения

$$\lambda_1 = c > 0, \quad \lambda_2 = c - \varepsilon(m_1 + n), \quad \lambda_3 = -d, \quad \lambda_4 = -d - 2\varepsilon m.$$

Таким образом, тривиальное равновесие неустойчиво. Если

$$c - \varepsilon(m_1 + n) \neq -d \quad \text{и} \quad c - \varepsilon(m_1 + n) \neq -d - 2\varepsilon m,$$

то собственному значению $c-\varepsilon(m_1+n)$ отвечает правый собственный вектор $(1,-1,0,0)^T$, собственному значению $-d$ — собственный вектор $(0,0,1,1)$, а собственному значению $-d-2\varepsilon m$ отвечает собственный вектор $(0,0,1,-1)$. При

$$c-\varepsilon(m_1+n)=-d$$

кратному собственному значению соответствуют правые собственные вектора $(1,-1,C,C)^T$, а при

$$c-\varepsilon(m_1+n)=-d-2\varepsilon m$$

— правые собственные вектора $(1,-1,C,-C)^T$, т. е. во всех случаях устойчивые многообразия не пересекаются с положительным ортантом, что доказывает требуемое.

Наконец, покажем, что при $m_1\neq n$ не может быть решений с $x_1(t)\equiv x_2(t)$. Предположим, что существует отличное от нуля решение, такое что $x_1(t)\equiv x_2(t)\equiv x(t)$. Тогда, вычитая из первого уравнения системы (1) второе, получаем

$$y_2(t)-y_1(t)\equiv\frac{2\varepsilon(n-m_1)}{a}. \tag{19}$$

Теперь вычитая из третьего уравнения системы (1) четвёртое, получаем

$$y_1(t)+y_2(t)=bx(t)-d-2\varepsilon m. \tag{20}$$

При $n>m_1$

$$\dot{y}_1=(y_1-\frac{bx-d}{2}+Q)(\varepsilon m+\varepsilon\frac{n-m_1}{a}+Q)>0,$$

где

$$Q=\frac{\sqrt{a[a(bx-d)^2+8\varepsilon^2m(n-m_1)]}}{2a},$$

т. е. y_1 является функцией Ляпунова, и значит решение с $x_1(t)\equiv x_2(t)$ не имеет предельных точек, что противоречит тому, что система диссипативна. Аналогичный вывод справедлив и для $n<m_1$. Значит при $m_1\neq n$ решений с $x_1(t)\equiv x_2(t)$ быть не может. □

Были проведены численные расчёты, иллюстрирующие эволюционное притяжение/отталкивание симметричной миграционной стратегии жертвы в зависимости от значений параметров и вытеснение мутантной популяцией резидентной. Результаты этих расчётов при $a=2$, $b=1$, $\varepsilon=1$, $n=1$ и для различных значений остальных параметров приведены на рисунках.

На рис. 1 приведены результаты расчётов, иллюстрирующие инвазию мутанта для c=0; d=0,3; в этом случае $m^*\approx 0,72$. На рис. 2 приведены результаты расчётов, иллюстрирующие инвазию мутанта для c=0,1; d=0,2; в этом случае $m^*\approx 0,63$. Таким образом, видно, что при $m<m^*$ мутантная популяция со стратегией, более близкой к $m_1=n$, вытесняет резидентную популяцию, а при $m>m^*$ — наоборот, резидентную популяцию вытесняет мутантная популяция со стратегией, находящейся дальше от $m_1=n$.

При $c=0$, $d=0,2$ положительное равновесие неустойчиво и существует устойчивое периодическое решение. На рис. 3 и рис. 4 показана инвазия мутантной популяции в этом случае соответственно при m=0,2; m_1=1,02; m_2=1,01 и m=0,6; m_1=1,01; m_2=1,02. Видно, что при большом значении m мутантная популяция со стратегией, более далёкой от симметричной миграции, вытесняет резидентную популяцию, а при малых скоростях миграции хищника — наоборот, «побеждает» популяция с более близкой к симметричной миграции стратегией.

Полученные результаты позволяют дать содержательную биологическую интерпретацию механизму группирования. Симметричная миграция жертвы, соответствующая равномерному распределению по однородному ареалу, перестаёт быть эволюционно притягивающей, когда

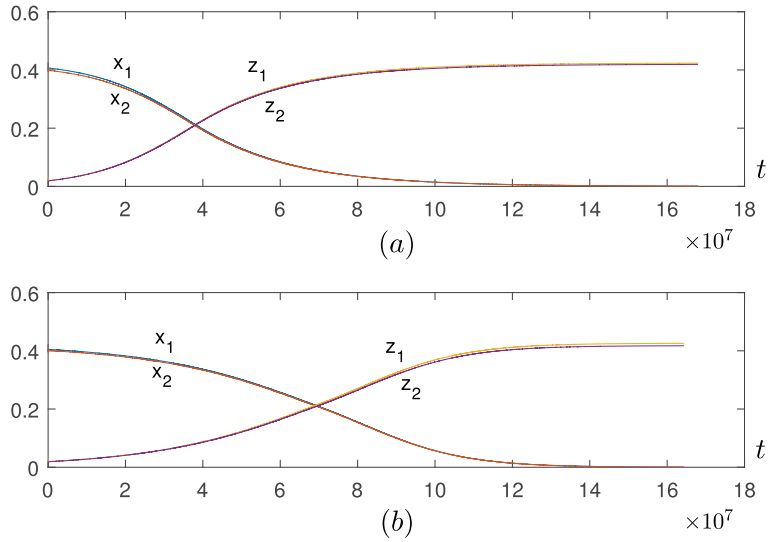


Рис. 1. График инвазии мутанта при $a = 2$, $b = 1$, $c = 0$, $d = 0,3$, $\varepsilon = 1$, $n = 1$, (a) m=0,7, $m_1 = 1,02$, m_2=1,01; (b) $m = 0,74$, $m_1 = 1,01$, $m_2 = 1,02$

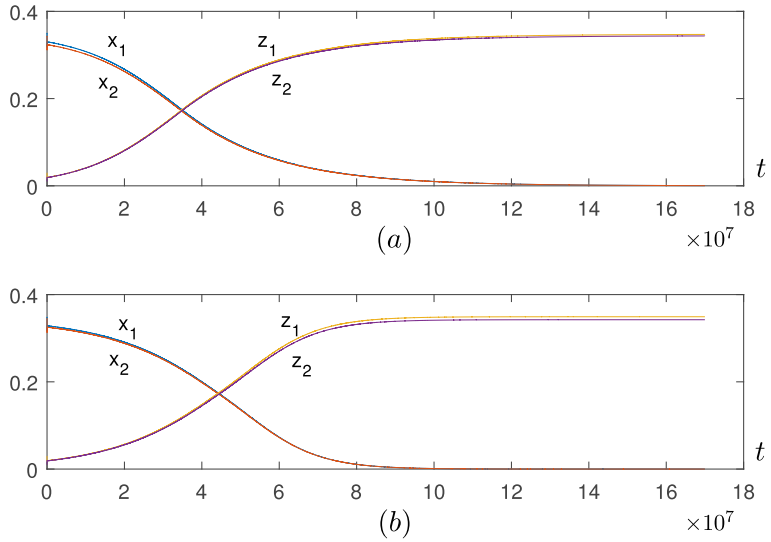


Рис. 2. График инвазии мутанта при $a = 2$, $b = 1$, $c = 0,1$, $d = 0,2$, $\varepsilon = 1$, $n = 1$, (a) $m = 0,61$, $m_1 = 1,02$, $m_2 = 1,01$; (b) $m = 0,65$, $m_1 = 1,01$, $m_2 = 1,02$

приспособленность особей возрастает с ростом локальной плотности в окрестности устойчивого равновесия. В этом случае преимущество, получаемое от нахождения в группе (защита от хищника, совместная охота), перевешивает выгоды равномерного использования ресурса, и отбор благоприятствует стратегиям, ведущим к скоплению особей. Существенно, что направление эволюции зависит не только от свойств самой жертвы, но и от подвижности хищника: при малых значениях m хищник слабо перераспределяется между местообитаниями, и давление хищничества оказывается недостаточным, чтобы преодолеть тенденцию к симметричной миграции. Лишь при $m > m^*$ пространственная динамика хищника создаёт условия, при которых группирование становится эволюционно выгодным. Таким образом, модель предсказывает нетривиальную связь между поведением жертвы и пространственной активностью её естественного врага. Следует, однако, отметить ограничения предложенного подхода: рассматривается дискретный ареал из двух местообитаний, бесполое размножение и постоянные значения параметров, а эволюция сводится к изменению единственного параметра m_1 при

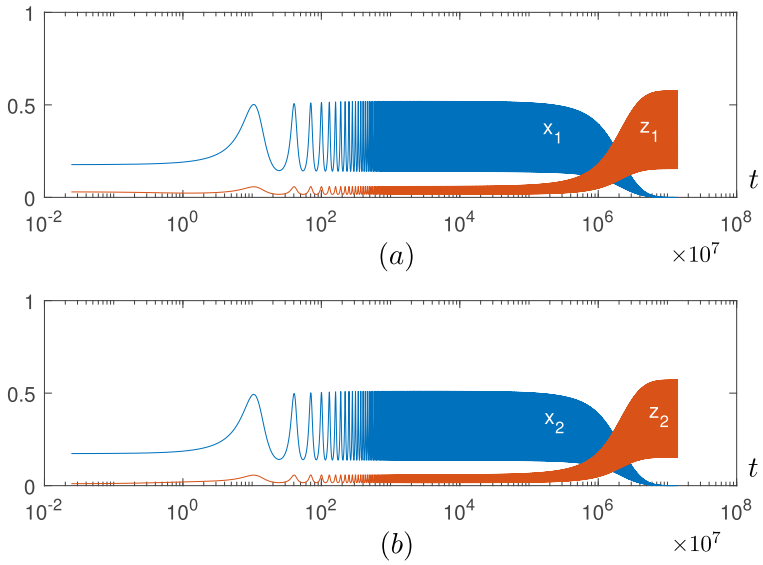


Рис. 3. График инвазии мутанта при $a = 2$, $b = 1$, $c = 0$, $d = 0,2$, $\varepsilon = 1$, $m = 0,2$, $n = 1$, $m_1 = 1,02$, $m_2 = 1,01$

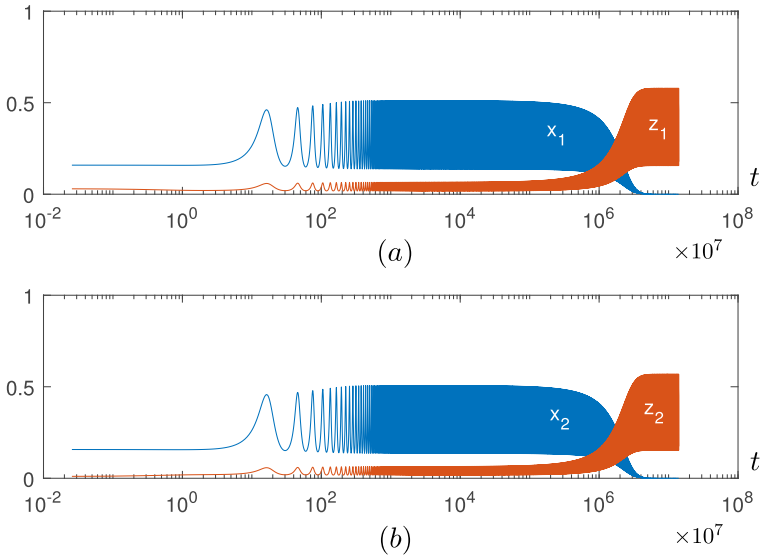


Рис. 4. График инвазии мутанта при $a = 2$, $b = 1$, $c = 0$, $d = 0,2$, $\varepsilon = 1$, $m = 0,6$, $n = 1$, $m_1 = 1,01$, $m_2 = 1,02$

фиксированном n. Распространение результатов на непрерывные ареалы, на модели с половой структурой и на случай совместной эволюции миграции жертвы и хищника представляет собой естественное направление дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теория идеального свободного распределения утверждает [1], что при определённых условиях популяция распределяется пропорционально ресурсу. Одним из этих условий является убывание приспособленности с ростом плотности популяции. В настоящей статье предложена модель, описывающая эволюцию группирования особей популяции, обладающей эффектом Олли. Показано, что симметричная миграция может быть эволюционно отталкивающей стратегией для жертвы, если её приспособленность возрастает с ростом плотности в окрестности устойчивого равновесия. Это означает, что эволюция ведёт к группированию жертв, даже

когда изначальная миграция жертв близка к симметричной. Но для этого также скорость миграции хищника должна быть больше найденного критического значения. Также получены условия эволюционной стабильности и эволюционного притяжения стратегии $m_1 = 0$.

Автор благодарен рецензенту за полезные вопросы и замечания, способствовавшие улучшению работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 25-21-00419). Других источников финансирования проведения или руководства данным конкретным исследованием не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

ПРИЛОЖЕНИЕ: АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО РАВНОВЕСИЯ СИСТЕМЫ (1)

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1[(x_1{+}c)(1-x_1) - ay_1] + \varepsilon(m_1 x_2 - n x_1), \\ \dot{x}_2 &= x_2[(x_2{+}c)(1-x_2) - ay_2] - \varepsilon(m_1 x_2 - n x_1), \\ \dot{y}_1 &= y_1(-d + bx_1 - y_1) + \varepsilon m(y_2 - y_1), \\ \dot{y}_2 &= y_2(-d + bx_2 - y_2) - \varepsilon m(y_2 - y_1). \end{aligned} \tag{A1}$$

Сначала исследуем устойчивость положительного равновесия системы без миграции. В этом случае система (A1) разделяется на две одинаковые подсистемы:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x[(x{+}c)(1-x) - ay], \\ \dot{y} &= y(-d + bx - y). \end{aligned} \tag{A2}$$

При $a > 0$, $c + d > 0$, $d < b$ данная система имеет положительное равновесие, которое даётся следующими формулами:

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{1 - ab{-}c + \sqrt{(ab{+}c-1)^2 + 4(ad{+}c)}}{2}, \\ y^* &= \frac{(x^*{+}c)(1-x^*)}{a}. \end{aligned} \tag{A3}$$

Матрица Якоби системы (A2) для равновесия (x^*, y^*) имеет следующий вид:

$$\begin{pmatrix} x^*(1{-}c - 2x^*) & -ax^* \\ by^* & -y^* \end{pmatrix}.$$

Характеристическое уравнение в том же равновесии равно

$$\lambda^2 + [x^*(2x^* - 1{+}c) + y^*]\lambda + x^*y^*(2x^* - 1 + c + ab) = 0.$$

Матрица Якоби системы (A1) при $m_1 = n$ записывается следующим образом:

$$J = \begin{pmatrix} j_{11} & j_{12} & j_{13} & 0 \\ j_{12} & j_{22} & 0 & j_{24} \\ j_{31} & 0 & j_{33} & j_{34} \\ 0 & j_{42} & j_{34} & j_{44} \end{pmatrix}, \tag{A4}$$

где

$$j_{11} = x_1(2-3x_1)+c(1-2x_1) - ay_1 - \varepsilon n, \quad j_{12} = \varepsilon n, \quad j_{13} = -ax_1,$$
$$j_{22} = x_2(2-3x_2)+c(1-2x_2) - ay_2 - \varepsilon n, \quad j_{24} = -ax_2, \quad j_{31} = by_1,$$
$$j_{33} = -d + bx_1 - 2y_1 - \varepsilon m, \quad j_{34} = \varepsilon m, \quad j_{42} = by_2, \quad j_{44} = -d + bx_2 - 2y_2 - \varepsilon m.$$

Для однородного положительного равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*) она равна

$$J = \begin{pmatrix} x^*(1-c-2x^*) - \varepsilon n & \varepsilon n & -ax^* & 0 \\ \varepsilon n & x^*(1-c-2x^*) - \varepsilon n & 0 & -ax^* \\ by^* & 0 & -y^* - \varepsilon m & \varepsilon m \\ 0 & by^* & \varepsilon m & -y^* - \varepsilon m \end{pmatrix}$$

Собственные значения даются следующими выражениями:

$$\lambda_{1,2} = \frac{x^*(1-c-2x^*) - y^* \pm \sqrt{[x^*(2x^*-1+c) - y^*]^2 - 4abx^*y^*}}{2}, \tag{A5}$$
$$\lambda_{3,4} = \frac{1}{2}\left[x^*(1-c-2x^*) - y^* - 2\varepsilon(n+m) \pm \sqrt{[x^*(2x^*-1+c) - y^* + 2\varepsilon(n-m)]^2 - 4abx^*y^*}\right].$$

Равновесие устойчиво при

$$x^*(2x^*-1+c) + y^* > 0, \tag{A6}$$
$$2x^* - 1 + c + ab > 0, \tag{A7}$$
$$F_1 = (y^* + 2\varepsilon m)[x^*(2x^*-1+c) + 2\varepsilon n] + abx^*y^* > 0. \tag{A8}$$

Правые части системы (A1) гладкие, поэтому согласно теореме о неявной функции при $m_1 = n + \delta$, $0 < |\delta| << 1$ и выполнении условий (A6)–(A8) система (A1) имеет асимптотически устойчивое положительное равновесие (см. [26]).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Fretwell S.D., Lucas H.L. Jr.* On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds. I. Theoretical development // Acta Biotheoretica. 1970. V. 19. P. 16–36.
2. *Cantrell R.S., Cosner C., Lou Y.* Evolution of dispersal and the ideal free distribution // Math. Biosci. Eng. 2010. V. 7. P. 17–36.
3. *Sirovnik J., Voelkl B., Keeling L., Wurbel H., Toscano M.* Breakdown of the ideal free distribution under conditions of severe and low competition // Behav. Ecol. Sociobiol. 2021. V. 75. Article number 31; DOI: 10.1007/s00265-020-02949-3
4. *Gejji R., Lou Y., Munther D., Peyton J.* Evolutionary Convergence to Ideal Free Dispersal Strategies and Coexistence // Bull. Math. Biol. 2012. V. 74. P. 257–299.
5. *Okubo A., Levin S.A.* Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives. N. Y.: Springer-Verl., 2001.
6. *Cantrell R.S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. John Wiley and Sons, 2003.
7. *Hastings A.* Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? // Theor. Popul. Biol. 1983. V. 24. P. 244–251.
8. *Dockery J., Hutson V., Mischaikow K., Pernarowski M.* The evolution of slow dispersal rates: A reaction-diffusion model // J. Math. Biol. 1998. V. 37. P. 61–83.
9. *Lam K.-Y., Lou Y.* Evolutionarily Stable and Convergent Stable Strategies in Reaction-Diffusion Models for Conditional Dispersal // Bull Math Biol. 2014. V. 76. P. 261–291.

10. *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.

11. *Shaw A.K., Kokko H.* Dispersal evolution in the presence of Allee effects can speed up or slow down invasions // Am. Nat. 2015. V. 185, N 5. P. 631–639.

12. *Weiss-Lehman C., Shaw A. K.* Understanding the drivers of dispersal evolution in range expansions and their ecological consequences // Evol. Ecol. 2022. V. 36. P. 187–197.

13. *Kanarek A.R., Webb C.T.* Allee effects, adaptive evolution, and invasion success // Evol. Appl. 2010. V. 3, N 2. P. 122–135.

14. *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 number 100772; DOI: 10.1016/j.ecocom.2019.100772

15. *Епифанов А.В., Цибулин В.Г.* Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // Биофизика. 2016. Т. 61, № 4. С. 823–832.

16. *Епифанов А.В., Цибулин В.Г.* Математическая модель идеального свободного распределения родственных популяций на неоднородном ареале // Владикавказский мат. журн. 2023. Т. 25, № 2. С. 78–88.

17. *Tsybulin V., Zelenchuk P.* Predator-prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment // Mathematics. 2024. V. 12, N 2. P. 275.

18. *Зеленчук П.А., Цибулин В.Г.* Математическая модель идеального свободного распределения в системе хищник – жертва // Современная математика. Фундаментальные направления. 2023. Т. 69, № 2. С. 237–249.

19. *Будянский А.В., Цибулин В.Г.* Моделирование конкуренции популяций с учётом многофакторного таксиса // Сиб. журн. индустр. математики. 2023. Т. 26, № 3. С. 14–25.

20. *Базыкин А.Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.

21. *Diekmann O.A.* A beginner's guide to adaptive dynamics // Banach Center Publications. 2003. V. 63, N 1. P. 47–86.

22. *Maynard Smith J.* Evolutionary Genetics. Oxford University Press, 1998.

23. *Priklopil T., Lehmann L.* Invasion implies substitution in ecological communities with class-structured populations // Theor. Popul. Biol. 2020. V. 134. P. 36–52.

24. *Meszéna G., Gyllenberg M., Jacobs F.J.A., Metz J.A.J.* Link between Population Dynamics and Dynamics of Darwinian Evolution // Phys. Rev. Lett. 2005. V. 95, N 7. P. 078105.

25. *Cantrell R.S., Cosner C., Lam K.-Y.* Resident-invader dynamics in infinite-dimensional systems // J. Differ. Equ. 2017. V. 263, N 8. P. 4565–4616.

26. *Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.

SIBERIAN JOURNAL OF INDUSTRIAL MATHEMATICS

UDC 575.827.2:575.857:51–76

MATHEMATICAL MODEL OF THE EVOLUTION OF ANIMAL GROUPING

© 2026 A. V. Epifanov

Southern Federal University,
Bolshaya Sadovaya st., 105/42, Rostov-on-Don 344006, Russia

E-mail: epifanov-av@yandex.ru

Received 17.10.2025, revised 30.08.2026, accepted 14.10.2026

Abstract. The mechanism of grouping in organisms whose population exhibit the Allee effect is investigated. To this end, a mathematical model of the evolution of dispersal in a homogeneous environment of prey individuals is considered. Conditions on the parameters under which a symmetrical dispersal strategy is convergence stable are found. When fitness increases with population density near a stable equilibrium, evolution can lead to grouping of individuals even if the initial dispersal is close to symmetrical. A critical value of predator dispersal rate is determined, beyond which the convergence stability of the prey's symmetrical dispersal strategy is replaced by evolutionary repulsion.

Keywords: adaptive dynamics, evolution of dispersal, predator – prey, collective animal behavior, Allee effect.

DOI: 10.33048/SIBJIM.2026.29.303

REFERENCES

1. Fretwell S.D., Lucas H.L. Jr. On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 1970, Vol. 19, pp. 16–36.
2. Cantrell R.S., Cosner C., Lou Y. Evolution of dispersal and the ideal free distribution. *Math. Biosci. Eng.*, 2010, Vol. 7, pp. 17–36.
3. Sirovnik J., Voelkl B., Keeling L., Wurbel H., Toscano M. Breakdown of the ideal free distribution under conditions of severe and low competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2021, Vol. 75. Article number 31; DOI: 10.1007/s00265-020-02949-3
4. Gejji R., Lou Y., Munther D., Peyton J. Evolutionary Convergence to Ideal Free Dispersal Strategies and Coexistence. *Bull. Math. Biol.*, 2012, Vol. 74, pp. 257–299.
5. Okubo A., Levin S.A. Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives. N. Y.: Springer-Verl., 2001.
6. Cantrell R.S., Cosner C. Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. John Wiley and Sons, 2003.
7. Hastings A. Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? *Theor. Popul. Biol.*, 1983, Vol. 24, pp. 244–251.
8. Dockery J., Hutson V., Mischaikow K., Pernarowski M. The evolution of slow dispersal rates: A reaction-diffusion model. *J. Math. Biol.*, 1998, Vol. 37, pp. 61–83.
9. Lam K.-Y., Lou Y. Evolutionarily Stable and Convergent Stable Strategies in Reaction-Diffusion Models for Conditional Dispersal. *Bull Math Biol.*, 2014, Vol. 76, pp. 261–291.
10. Frisman E.Ya., Kulakov M.P., Revuczkaya O.L., Zhdanova O.L., Neverova G.P. Osnovny'e napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovanij dinamiki strukturirovanny'x i vzaimodejstvuyushhix

English translation is published in Journal of Applied and Industrial Mathematics, 2026, Vol. 20, No. 3.

populyacij [The main directions and an overview of the current state of research on the dynamics of structured and interacting populations]. *Comput. Research and Modeling*, 2019, Vol. 11, No. 1, pp. 119–151 (in Russian).

11. Shaw A.K., Kokko H. Dispersal evolution in the presence of Allee effects can speed up or slow down invasions. *Am. Nat.*, 2015, Vol. 185, No. 5, pp. 631–639.
12. Weiss-Lehman C., Shaw A. K. Understanding the drivers of dispersal evolution in range expansions and their ecological consequences. *Evol. Ecol.*, 2022, Vol. 36, pp. 187–197.
13. Kanarek A.R., Webb C.T. Allee effects, adaptive evolution, and invasion success. *Evol. Appl.*, 2010, Vol. 3, No. 2, pp. 122–135.
14. 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 number 100772; DOI: 10.1016/j.ecocom.2019.100772
15. Epifanov A.V., Cibulin V.G. Modelirovanie kolebatel'ny'x scenariev sosushhestvovaniya konkuriruyushhix populyacij [Modeling of oscillatory scenarios of coexistence of competing populations]. *Biophysics*, 2016, Vol. 61, No. 4, pp. 823–832.
16. Epifanov A.V., Cibulin V.G. Matematicheskaya model' ideal'nogo svobodnogo raspredeleniya rodstvennykh populyacij na neodnorodnom areale [A mathematical model of the ideal free distribution of related populations in a heterogeneous habitat]. *Vladikavkaz Math. J.*, 2023, Vol. 25, No. 2, pp. 78–88 (in Russian).
17. Tsybulin V., Zelenchuk P. Predator-prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment. *Mathematics*, 2024, Vol. 12, No. 2, pp. 275.
18. Zelenchuk P.A., Cibulin V.G. Matematicheskaya model' ideal'nogo svobodnogo raspredeleniya v sisteme xishhnik – zhertva [The mathematical model of the ideal free distribution in the predator–prey system]. *Modern Math.. Fundamental Directions*, 2023, Vol. 69, No. 2, pp. 237–249 (in Russian).
19. Budyanskij A.V., Cibulin V.G. Modelirovanie konkurencii populyacij s uchyotom mnogofaktornogo taksisa [Modeling population competition taking into account multifactorial taxis]. *Sib. Zhurn. Indust. Mat.*, 2023, Vol. 26, No. 3, pp. 14–25 (in Russian).
20. Bazykin A.D. Nelinejnaya dinamika vzaimodejstvuyushhix populyacij [Nonlinear dynamics of interacting populations]. Moscow–Izhevsk: Institute of Computer Research, 2003 (in Russian).
21. Diekmann O.A. A beginner's guide to adaptive dynamics. *Banach Center Publications*, 2003, Vol. 63, No. 1, pp. 47–86.
22. Maynard Smith J. Evolutionary Genetics. Oxford University Press, 1998.
23. Priklopil T., Lehmann L. Invasion implies substitution in ecological communities with class-structured populations. *Theor. Popul. Biol.*, 2020, Vol. 134, pp. 36–52.
24. Meszéna G., Gyllenberg M., Jacobs F.J.A., Metz J.A.J. Link between Population Dynamics and Dynamics of Darwinian Evolution. *Phys. Rev. Lett.*, 2005, Vol. 95, No. 7, pp. 078105.
25. Cantrell R.S., Cosner C., Lam K.-Y. Resident-invader dynamics in infinite-dimensional systems. *J. Differ. Equ.*, 2017, Vol. 263, No. 8, pp. 4565–4616.
26. Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. Ustojchivost' biologicheskix soobshhestv [Stability of Biological Communities]. Moscow: Nauka, 1978 (in Russian).