

УДК 519.63

АНАЛИЗ МОДЕЛИ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ, КОНКУРИРУЮЩИХ НА ПРОСТРАНСТВЕННО-НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

Кругликов М. Г., Цибулин В. Г.

ANALYSIS THE MODEL OF CO-EXISTING OF SPECIES, WHICH COMPETING ON
SPATIALLY INHOMOGENEOUS AREA

Kruglikov M. G., Tsybulin V. G.

Southern Federal University, Rostov-on-Don, 344090, Russian Federation
e-mail: kruglicov@gmail.com

Abstract. Modeling of population dynamics on the inhomogeneous area is based on a system of nonlinear parabolic equations with variable coefficients. We apply the theory cosymmetry to analyze different scenario of coexistence of populations consuming a single resource. Appearance of a continuous family of steady states is found under the some conditions on the parameters of diffusion and growth. Theoretical analysis is justified by computer simulations based on the method of lines and staggered grids scheme. The case of two populations on the one-dimensional habitat (ring) is studied numerically. It was found that after destruction of cosymmetry the family of steady states may transform to a stable configuration of coexisting species. The corresponding maps of growth parameters are presented.

Keywords: population dynamics, nonlinear parabolic equations, cosymmetry, carrying capacity, the method of lines

Введение

В математической экологии для описания распространения видов по ареалу используются уравнения реакции–диффузии, представляющие собой обобщения уравнения Колмогорова–Петровского–Пискунова–Фишера [1–3]. Модели конкурирующих за единый ресурс популяций, построенные на основе уравнений с постоянными коэффициентами [3], дают подтверждение эмпирического принципа Гаузе [4] о выживании на ареале единственной популяции. В то же время для близкородственных видов [5] возможна медленная трансформация конкурирующих популяций без вытеснения сосуществующих видов. В [6, 7] рассматриваются проблемы моделирования сосуществования популяций, в частности, переход конкурентного преимущества от одних видов к другим.

В настоящее время при изучении пространственно-неоднородных моделей активно применяется вычислительный эксперимент [7–9]. Важными проблемами являются

расчет возможных сценариев распространения популяций, неединственность путей формирования устойчивых биологических сообществ, анализ влияния неоднородности жизненных условий на сосуществование видов. В моделях популяционной кинетики [9, 10] обнаружены однопараметрические семейства стационарных решений, это связано с косимметричностью задач. Теория косимметрии была развита в цикле работ В. И. Юдовича [11, 12].

В [9] для случая трех конкурирующих популяций вычислено семейство стационарных распределений и проанализировано его разрушение при нарушении косимметрии. Отмечено, что при нарушении косимметрии переход к новым равновесиям происходит медленно, аналогично наблюдаемому в экологических системах [1, 4].

Целью настоящей работы является анализ сценариев сосуществования конкурирующих популяций на основе системы уравнений в частных производных с пе-

Кругликов Михаил Геннадьевич, аспирант кафедры вычислительной математики и математической физики Южного федерального университета; e-mail: kruglicov@gmail.com.

Цибулин Вячеслав Георгиевич, д-р физ.-мат. наук, профессор кафедры вычислительной математики и математической физики Южного федерального университета; e-mail: vtsybulin04@gmail.com.

Исследование проводилось при финансовой поддержке РФФИ (14-01-00470).

ременными коэффициентами. Рассматривается задача для параболических уравнений с нелинейностью логистического типа и пространственно-периодическими условиями, устанавливаются условия ее косимметричности и изучаются эффекты нарушения косимметрии.

1. Математическая модель

Математическая модель для популяций, конкурирующих за пространственно-неоднородный ресурс, формулируется в виде следующей системы нелинейных уравнений параболического типа относительно плотностей $w_i = w_i(x, t)$, $i = 1, \dots, M$:

$$\begin{aligned} \dot{w}_i &= -q'_i + \eta_i w_i f, \\ q_i &= -k_i w'_i, \quad (\cdot)' = \frac{\partial}{\partial t}(\cdot), \\ f &= 1 - \frac{1}{P^m} \sum_{j=1}^M w_j^m, \quad (\cdot)' = \frac{\partial}{\partial x}(\cdot). \end{aligned} \quad (1.1)$$

Коэффициенты диффузии k_i , роста η_i и ресурс P являются положительными функциями пространственной переменной x . Функция f описывает уменьшение прироста популяций при приближении плотностей к предельным ресурсным значениям, случай $m = 1$ отвечает логистическому закону.

Рассматривается кольцевая область $x \in [0, a]$, так что уравнения (1.1) дополняются условиями периодичности:

$$\begin{aligned} w_i(0, t) &= w_i(a, t), \quad i = 1, \dots, M, \\ k_i(0)w'_i(0, t) &= k_i(a)w'_i(a, t). \end{aligned} \quad (1.2)$$

В начальный момент времени заданы распределения популяций

$$w_i(x, 0) = w_{i0}(x), \quad i = 1, \dots, M. \quad (1.3)$$

Задача (1.1)–(1.3) может иметь бесконечное число решений при дополнительных условиях на параметры.

Лемма 1. При постоянной на ареале функции ресурса $P(x) = P_0$ и для произвольных коэффициентов $k_i(x)$, $\eta_i(x)$ у системы (1.1)–(1.3) имеется бесконечное число стационарных решений $\tilde{w}_i = \text{const}$, удовлетворяющих условию

$$\sum_{i=1}^M \tilde{w}_i^m = P_0^m.$$

Доказательство состоит в непосредственной подстановке решений \tilde{w}_i в уравнения (1.1) и краевые условия (1.2).

В системе (1.1)–(1.3) неединственность решений возможна также при наличии нетривиальной косимметрии [11].

Лемма 2. При постоянных коэффициентах роста η_i и выполнении соотношений

$$k_i(x)\eta_j = k_j(x)\eta_i, \quad 1 \leq i < j \leq M \quad (1.4)$$

для произвольной функции ресурса $P(x)$ система (1.1)–(1.2) обладает линейной косимметрией

$$\begin{aligned} \mathbf{L} &= (\xi_1, \dots, \xi_M), \\ \xi_j &= -\sum_{i=1}^{j-1} \eta_i w_i + \sum_{i=j+1}^M \eta_i w_i. \end{aligned} \quad (1.5)$$

Доказательство. Согласно [11], косимметрией системы дифференциальных уравнений является вектор, ортогональный правой части рассматриваемой системы. Для задачи (1.1)–(1.3) это означает выполнение интегрального тождества

$$I = \int_0^a \sum_{i=1}^M \xi_j [(k_i w'_i)' + \eta_i w_i f] dx = 0. \quad (1.6)$$

В результате подстановки (1.5) в (1.6), интегрирования по частям, учета условий периодичности (1.2) и перегруппировки слагаемых, I записывается в следующем виде:

$$I = -\int_0^a \sum_{i=1}^M \sum_{j>i}^M w'_i w'_j (k_j \eta_i - k_i \eta_j) dx.$$

В силу условия (1.4) интеграл I равен нулю, что доказывает лемму. \square

Если при возмущении правой части системы дифференциальных уравнений косимметрия нарушается, то происходит разрушение семейства. Например, при переменных параметрах роста $\eta_i(x)$, вектор \mathbf{L} из (1.5) не является косимметрией системы (1.1)–(1.2).

Далее в работе анализируются области параметров, при которых формируются распределения устойчиво сосуществующих популяций. Для этого вычисляются критические значения параметров, соответствующие

выживанию только одной популяции и отвечающие потере устойчивости решения. Например, при $w_2 = \dots = w_n = 0$ стационарное распределение популяции $w_1 = u(x)$ в системе (1.1)–(1.3) находится из краевой задачи

$$\begin{aligned} 0 &= (k_1 u_*') + \eta_1 u_* \left(1 - \frac{u_*}{P}\right), \\ u|_0^a &= 0, \quad k_1 u'|_0^a = 0. \end{aligned} \quad (1.7)$$

Для анализа устойчивости этого решения записывается спектральная задача

$$\begin{aligned} \sigma \zeta_1 &= (k_1 \zeta_1') + \eta_1 \zeta_1 \left(1 - \frac{2u_*}{P}\right) - \\ &- \frac{\eta_1 u_*}{P} \sum_{i=2}^M \xi_i, \quad i = 2, \dots, M, \end{aligned} \quad (1.8)$$

$$\sigma \zeta_i = (k_i \zeta_i') + \eta_i \zeta_i \left(1 - \frac{u_*}{P}\right). \quad (1.9)$$

дополненная условиями периодичности для ζ_i , здесь σ – инкремент. Решение $w_1 = u(x)$, $w_2 = \dots = w_n = 0$ будет неустойчивым, если найдется инкремент с вещественной частью $\text{Re } \sigma > 0$.

2. Вычислительная схема

Для интегрирования системы (1.1)–(1.3) применяется метод прямых с аппроксимацией уравнений на равномерной сетке. На отрезке $[0, a]$ вводятся узлы $x_j = hj$, $j = 0, \dots, n$ с шагом $h = a/n$, в которых определяются переменные w_i , а также узлы $x_{j+\frac{1}{2}} = h(j + \frac{1}{2})$, $j = 1, \dots, n$ для вычисления потоков q_i , $i = 1, \dots, M$.

Разностные уравнения получаются на трехточечном шаблоне при помощи интегрирования методом. Дискретный аналог уравнений (1.1) записывается в виде $M \times n$ обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{w}_{i,j} &= \frac{q_{i,j-\frac{1}{2}} - q_{i,j+\frac{1}{2}}}{h} + \eta_{i,j} w_{i,j} f_{i,j}, \\ q_{i,j-\frac{1}{2}} &= -k_{i,j-\frac{1}{2}} \frac{w_{i,j} - w_{i,j-1}}{h}, \\ f_{i,j} &= 1 - \frac{1}{P_{i,j}^m} \sum_{s=1}^M w_{s,j}^m, \\ \eta_{i,j} &= \frac{1}{h} \int_{x_{j-\frac{1}{2}}}^{x_{j+\frac{1}{2}}} \eta_i(x) dx, \\ k_{i,j-\frac{1}{2}} &= \left[\frac{1}{h} \int_{x_{j-1}}^{x_j} \frac{dx}{k_1(x)} \right]^{-1}, \\ P_{i,j} &= \eta_{i,j} \left[\frac{1}{h} \int_{x_{j-\frac{1}{2}}}^{x_{j+\frac{1}{2}}} \frac{\eta_i(x) dx}{P(x)} \right]^{-1}, \\ i &= 1, \dots, M, \quad j = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Для интегрирования системы по времени применяется метод Рунге–Кутты четвертого порядка.

Значения функций w_i в узлах $j = 0$ и $j = n + 1$ получаются из условий периодичности

$$w_{i,0} = w_{i,n}, \quad w_{i,n+1} = w_{i,1}. \quad (2.2)$$

Для вектора узловых переменных $\mathbf{Y} = (w_{1,1}, w_{1,2}, \dots, w_{1,n}, w_{2,1}, \dots, w_{M,n})$ система (2.1) записывается в виде

$$\dot{\mathbf{Y}} = \mathbf{A}\mathbf{Y} + \mathbf{F}(\mathbf{Y}) \equiv \Phi(\mathbf{Y}). \quad (2.3)$$

Матрица $\mathbf{A} = \text{diag}(\hat{A}_1, \dots, \hat{A}_M)$ отвечает диффузионной части задачи, блок \hat{A}_i определяется матрицей порядка n

$$\hat{A}_i = \begin{pmatrix} \kappa_{11} & \kappa_{12} & \dots & \kappa_{1n} \\ \kappa_{21} & \kappa_{22} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \kappa_{n1} & 0 & \dots & \kappa_{nn} \end{pmatrix},$$

$$\begin{aligned} \kappa_{11} &= \frac{k_{i,\frac{3}{2}} - k_{i,\frac{1}{2}}}{h^2}, & \kappa_{12} &= \kappa_{21} = \frac{k_{i,\frac{3}{2}}}{h^2}, \\ \kappa_{22} &= \frac{k_{i,\frac{5}{2}} - k_{i,\frac{3}{2}}}{h^2}, & \kappa_{1n} &= \kappa_{n1} = \frac{k_{i,\frac{1}{2}}}{h^2}, \\ \kappa_{nn} &= \frac{k_{i,\frac{1}{2}} - k_{i,n+\frac{1}{2}}}{h^2}. \end{aligned}$$

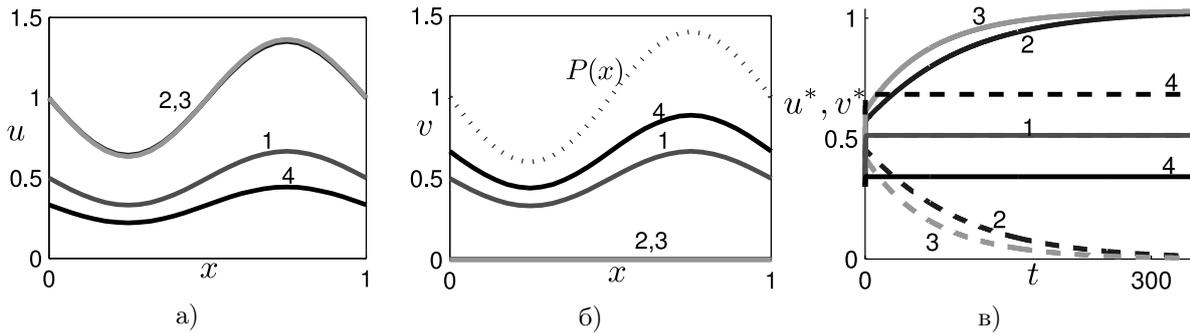


Рис. 1. Влияние параметра роста η_1 и начальных данных на формирование стационарных распределений популяций $u(x,t)$ (а) и $v(x,t)$ (б) при $u_0 = v_0 = 0,3$: $\eta_1 = 4$ (кривая 1), 6 (2), 8 (3), кривая 4 – $\eta_1 = 4$, $u_0 = 0,3$, $v_0 = 0,6$. График в – изменение по времени средних плотностей популяции u^* (сплошная линия), v^* (пунктир)

Компоненты вектора $\mathbf{F}(\mathbf{Y}) = (F_1, F_2, \dots, \dots, F_{M \times n})$ даются формулами

$$F_s = \eta_{i,j} Y_s f_{i,j}, \quad s = n(i-1) + j, \quad (2.4)$$

$$i = 1, \dots, M, \quad j = 1, \dots, n.$$

Дискретный аналог косимметрии (1.5) для системы (2.1) записывается следующим образом:

$$\widehat{\mathbf{L}} = \left(\sum_{i=2}^M \eta_{i,j} w_{i,1}, \dots, \sum_{i=2}^M \eta_{i,j} w_{i,n}, \dots, \right.$$

$$\left. - \eta_{1,j} w_{1,1} + \sum_{i=3}^M \eta_{i,j} w_{i,1}, \dots, \right.$$

$$\left. \dots, - \sum_{i=1}^{M-1} \eta_{i,j} w_{i,n} \right). \quad (2.5)$$

Для дискретного случая будут справедливы результаты Леммы 2, если вместо системы (1.1)–(1.2) рассматривать систему (2.1)–(2.2) с начальными распределениями $w_{i,j}|_{t=0} = w_{i0}(x_j)$, $i = 1, \dots, M$, $j = 1, \dots, n$.

Для определения границы устойчивости решения $(u_*, 0, \dots, 0)$ при фиксированных $k_1(x)$, $\eta_1(x)$ находится u_* , далее анализируется конечно-разностный аналог задачи (1.8)–(1.9) и определяются значения параметров k_i , η_i , $i = 1, \dots, M$, при которых инкремент равен нулю. Эта процедура повторяется для нужных диапазонов значений $k_1(x)$, $\eta_1(x)$.

3. Численные результаты

Далее представлены результаты вычислительного эксперимента для системы двух близкородственных популяций $w_1 = u(x,t)$,

$w_2 = v(x,t)$. Соответствующая начально-краевая задача записывается в следующем виде:

$$\dot{u} = (k_1 u')' + \eta_1 u f, \quad f = 1 - \frac{u+v}{P},$$

$$\dot{v} = (k_2 v')' + \eta_2 v f, \quad (3.1)$$

$$u|_0^t = 0, \quad v|_0^t = 0,$$

$$k_1 u'|_0^a = 0, \quad k_2 v'|_0^a = 0,$$

$$u(x,0) = u_0(x), \quad v(x,0) = v_0(x).$$

Расчеты показали, что для различных комбинаций управляющих параметров и начальных данных получаются стационарные решения, отвечающие выживанию одной из популяций или их сосуществованию при переменных коэффициентах $k_i(x)$, $\eta_i(x)$.

При постоянных коэффициентах роста η_1 , η_2 , диффузии k_1 , k_2 и при выполнении косимметричных соотношений $k_1 \eta_2 = k_2 \eta_1$ система (3.1) имеет бесконечное число решений, каждое из которых может быть реализовано при соответствующих начальных данных $u_0(x)$, $v_0(x)$. Если условие косимметрии не выполняется, то при $k_1 \eta_2 > k_2 \eta_1$ выживает популяция $v(x,t)$, а при $k_1 \eta_2 < k_2 \eta_1$ – соответственно $u(x,t)$. Это иллюстрирует рис. 1, на котором приведены результаты для функции ресурса, отвечающей одной благоприятной зоне: $P(x) = 1 - \mu \sin(2\pi x/a)$. Расчеты проводились при следующих значениях параметров: $\eta_2 = 4$, $k_1 = k_2 = 0,02$, $\mu = 0,4$, $a = 1$, $m = 1$. В качестве начальных данных использовались равномерные распределения $u_0(x)$, $v_0(x)$. Установление контролировалось

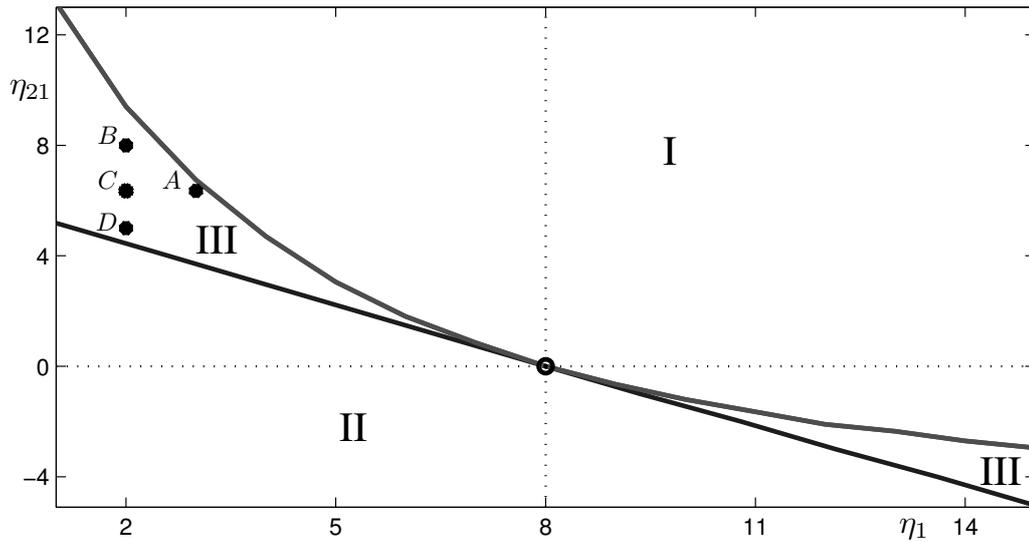


Рис. 2. Карта параметров роста, отвечающих различным сценариям распределения популяций: выживание популяции u (область I), выживание v (II), сосуществование популяций (III); $k_1 = 0,02$, $k_2 = 0,04$. Буквы соответствуют комбинациям параметров, при которых получены распределения, приведенные на рис. 3

вычислением средних плотностей:

$$u^* = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n u_k, \quad v^* = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n v_k.$$

На рис. 1 случаю косимметрии ($\eta_1 = 4$) отвечают кривые 1 ($u_0 = v_0 = 0,3$) и 4 ($u_0 = 0,3, v_0 = 0,6$). Кривые 2 ($\eta_1 = 6$) и 3 ($\eta_1 = 8$) соответствуют нарушению косимметрии, в этом случае происходит выдавливание одной из популяций. С увеличением η_1 выход на стационарное решение происходит быстрее.

Если соотношение (1.4) не выполняется, семейство стационарных распределений разрушается и может получаться решение, отвечающее сосуществованию популяций. Это подтверждается, например, расчетами для случая переменного коэффициента роста $\eta_2 = \eta_{20} + \eta_{21} \sin(2\pi x/a)$ при постоянном коэффициенте роста η_1 . Далее обсуждаются результаты, полученные при следующих значениях параметров: $k_1 = 0,02$, $k_2 = 0,04$, $m = 1$, $P(x) = 1 - \mu \sin(2\pi x/a)$, $\mu = 0,4$, $|\eta_{21}| < \eta_{20}$. Для $\eta_{20} = 16$ система (3.1) обладает косимметрией (1.5) при $\eta_{21} = 0$, $\eta_1 = 8$. В этом случае имеется однопараметрическое семейство стационарных решений, включающее решения с одной выжившей популяцией,

а также различные сочетания сосуществующих популяций. При ненулевых η_{21} или $\eta_1 \neq 8$ семейство разрушается, что приводит либо к выживанию одной из популяций, либо к сосуществованию популяций.

На рис. 2 представлена карта значений параметров η_1 и η_{21} , при которых в системе (1.1)–(1.3) реализуются различные сценарии взаимодействия популяций. Область I отвечает выживанию популяции $u(x, t)$, область II — выживанию $v(x, t)$, а область III — сосуществованию популяций. Граница между областями I и II была найдена при помощи анализа неустойчивости решения $u = u_*, v = 0$, а граница между областями II и III соответствует неустойчивости решения $u = 0, v = v_*$.

На рис. 3 представлены профили финальных распределений популяций $u(x, t)$, $v(x, t)$ для значений параметров, при которых наблюдается сосуществование популяций (буквы А, В, С и D на рис. 2). Графики В, С, D получены при одном значении η_1 и разных значениях η_{21} . Видно, что уровень плотности популяции $u(x, t)$ снижается при уменьшении η_{21} , при этом уровень $v(x, t)$ увеличивается. На графиках А, В популяции распределены примерно одинаково, так как точки на карте параметров находятся вблизи границы

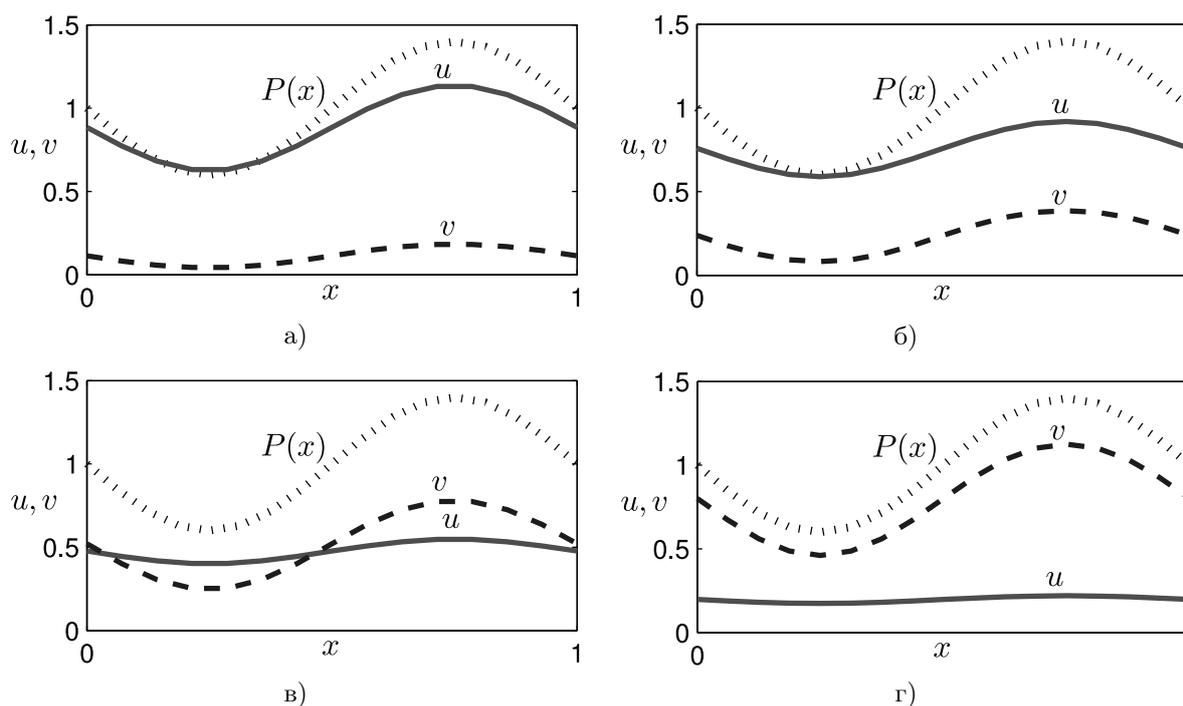


Рис. 3. Стационарные распределения популяций u, v для значений параметров, соответствующих точкам А (а), В (б), С (в), D (г) на рис. 2

области I. Графики А, С отвечают одному значению η_{21} , с ростом η_1 происходит увеличение плотности популяции $u(x, t)$. При значениях параметров, соответствующих распределению С, у популяции $v(x, t)$ ярко выражена неоднородность плотности, в отличие от профиля $u(x, t)$, близкого к равномерному. Из рис. 3D видно, что распределение популяции $v(x, t)$ практически повторяет график функции ресурса $P(x)$, а популяция $u(x, t)$ распределена почти равномерно.

На рис. 4 приведены результаты вычисления областей параметров η_1 и η_{21} , отвечающих трем сценариям выживания популяций, для различных вариантов функции ресурса $P(x)$ и коэффициента роста $\eta_2(x)$. Построены области сосуществования популяций (III) и выживания $u(x, t)$ (I), выживания $v(x, t)$ (II). На рис. 4а приведена карта значений параметров для $\eta_2(x)$ с двумя максимумами и ресурсом $P(x)$ с одной благоприятной зоной. Кривые сходятся в точке $\eta_1 = 8, \eta_{21} = 0$, которая отвечает условию косимметрии. Видно, что имеется симметрия областей относительно замены $\eta_{21} \rightarrow -\eta_{21}$. Аналогичная карта получается для коэффициента роста η_2 с одним максимумом и ресурса $P(x)$ с двумя благоприятными зонами, см. рис. 4б. Та-

ким образом, при постоянном коэффициенте роста η_2 ($\eta_{21} = 0$), сосуществование может быть реализовано только в случае косимметрии. Для ненулевого η_{21} при отклонении η_1 от косимметричного значения $\eta_1 = 8$ может реализовываться один из трех сценариев. Когда функции роста $\eta_2(x)$ и ресурса $P(x)$ имеют по два максимума, картина разделения области параметров η_{21}, η_{10} на зоны сосуществования и выживания отдельных популяций аналогична рис. 2.

На рис. 5 приведены финальные распределения популяций для ряда значений параметра модуляции η_{21} , вычисленные для ресурса $P(x)$ с двумя благоприятными зонами и коэффициентом роста η_2 с одним максимумом. При малых значениях η_{21} распределения повторяют график функции ресурса. С увеличением η_{21} происходит оформление «ниш» популяций, которые распределяются по разным благоприятным зонам.

Заключение

Для моделирования распределений конкурирующих популяций при пространственной неоднородности «жизненных условий» рассмотрена система нелинейных параболических уравнений с переменными коэффи-

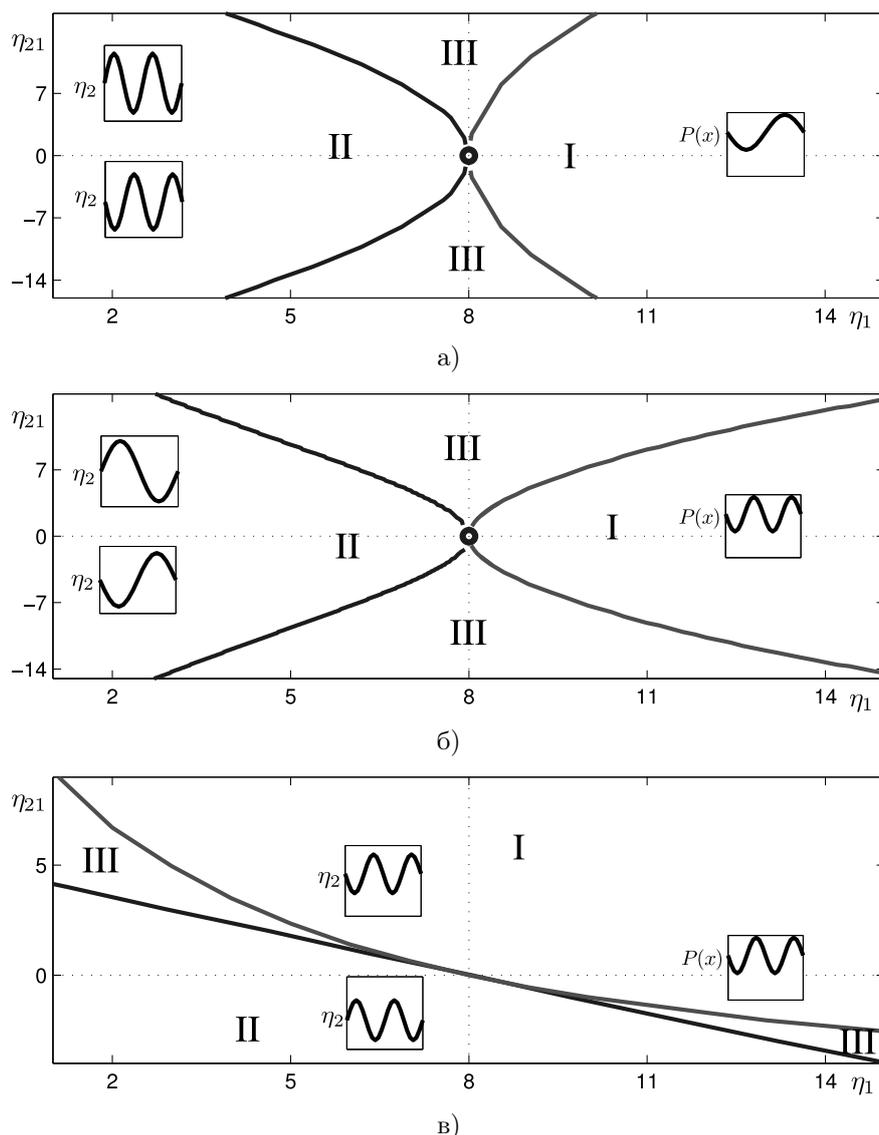


Рис. 4. Карты параметров η_1 и η_{21} , отвечающих выживанию популяции $u(x, t)$ (область I), $v(x, t)$ (II), сосуществованию популяций (III) для различных профилей ресурса и коэффициента роста η_{21}

циентами. Проанализировано формирование стационарных распределений плотностей популяций с учетом неоднородности коэффициента роста и пространственной неоднородности ресурса. Определены условия на параметры, при которых система обладает линейной косимметрией и имеется непрерывное семейство стационарных решений. Получено, что при разрушении косимметрии в зависимости от значений параметров возможны следующие сценарии: выживание одной из популяций, устойчивое сосуществование популяций. В вычислительном эксперименте использовались модельные функциональные распределения параметров, поскольку в ли-

тературе отсутствуют данные для конкретного моделирования [9]. Выбор гармонических функций для ресурса $P(x)$ и коэффициентов роста и диффузии основывался на данных об окрасе популяции кермодского медведя (*Ursus americanus kermodei*) [15]: особи бурого цвета преимущественно распределены в лесной части, а на островах и возле рек чаще встречаются особи светлого (кремового) цвета.

Литература

1. *Murray J. D. Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications. New York: Springer, 2003. 811 p.*

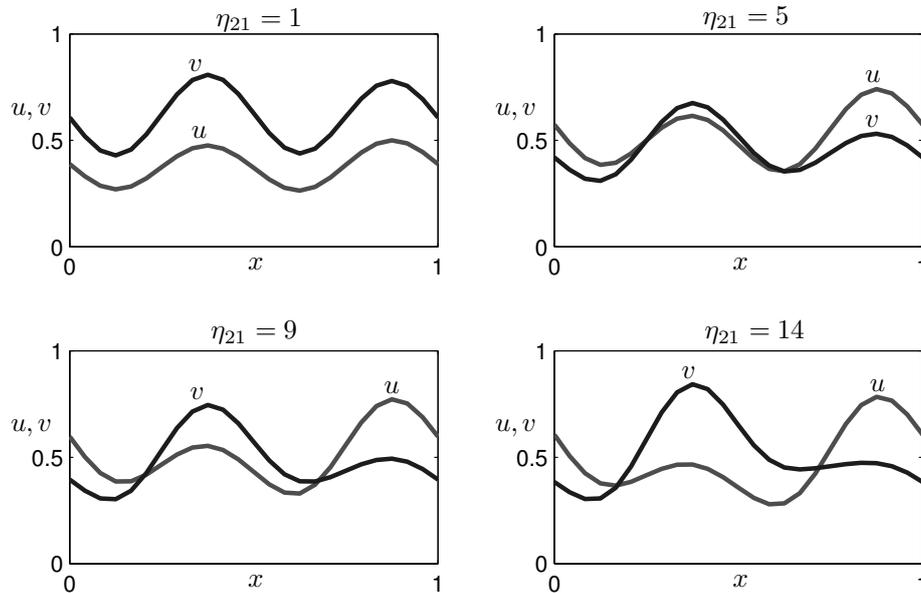


Рис. 5. Стационарные распределения по сосуществующим популяциям u, v для ресурса $P(x)$ с двумя благоприятными зонами; $\eta_1 = 8$

2. *Cantrell R. S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. Wiley, John and Sons Inc., 2003. 428 p.
3. *Dockery J., Hutson V., Mischaikow K., Pernarowski M.* The evolution of slow dispersal rates: a reaction-diffusion model // *J. Math. Biol.* 1998. Vol. 37. P. 61–83.
4. *Гаузе Г. Ф.* Борьба за существование. М.: Ижевск: Ин-т компьютерных исслед., 2002, 234 с.
5. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
6. *Белотелов Н. В., Лобанов А. И.* Популяционные модели с нелинейной диффузией // *Математическое моделирование.* 1997. Т. 9. № 12. С. 43–56.
7. *Cantrell R. S., Cosner C., Lou Y., Xie C.* Random dispersal versus fitness-dependent dispersal // *J. Differential Equations*, 2013. Vol. 254. P. 2905–2941.
8. *Kinezaki N., Kawasaki K., Shigesada N.* Spatial dynamics of invasion in sinusoidally varying environments // *Popul Ecol.*, 2006. Vol. 48. P. 263–270.
9. *Ковалева Е. С., Цибулин В. Г., Фришмут К.* Семейство стационарных режимов в модели динамики популяций // *Сиб. журн. индустр. математики.* 2009. Т. XII. № 1(37). С. 98–107.
10. *Будянский А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование пространственно-временной миграции близкородственных популяций // *Компьютерные исследования и моделирование.* 2011. Т. 3. № 4. С. 477–488.
11. *Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Математические заметки.* 1991, Т. 49. Вып. 5. С. 142–148.
12. *Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *ДАН.* 2004. Т. 398. № 1. С. 57–61.
13. *Kovaleva E. S., Tsybulin V. G., Frischmuth K.* Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse // *Nonlinear Analysis: Real World App.* 2011. Vol. 12. P. 146–155.
14. *Будянский А. В., Кругликов М. Г., Цибулин В. Г.* Численное исследование сосуществования популяций в одной экологической нише // *Вестник ДГТУ.* 2014. Т. 14. № 2. С. 28–35.
15. *Klinka D. R., Reimchen T. E.* Adaptive coat colour polymorphism in the Kermode bear of coastal British Columbia // *Biol. J. Linnean Society.* 2009. Vol. 98. P. 479–488.

References

1. *Murray J. D.* *Mathematical biology II: spatial models and biomedical applications.* New York, Springer, 2003, 811 p.
2. *Cantrell R. S., Cosner C.* *Spatial ecology via reaction-diffusion equations.* Wiley, John and Sons, Inc., 2003, 428 p.

3. 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.
4. Gauze G.F. *The struggle for existence*, New York, Dover Publishing House, 2003. 163 p.
5. Begon M., Harper J., Taunsend K. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1987, 876 p.
6. Belotelov N. V., Lobanov A. I. Populyatsionnye modeli s nelineynoy diffuziey [Population models with non-linear diffusion]. *Matematicheskoe modelirovanie* [Mathematical Modelling], 1997, vol. 9, № 12, pp. 43–56. (In Russian)
7. Cantrell R. S., Cosner C., Lou Y., Xie C. Random dispersal versus fitness-dependent dispersal. *J. Differential Equations*, 2013, vol. 254, pp. 2905–2941.
8. Kinezaki N., Kawasaki K., Shigesada N. Spatial dynamics of invasion in sinusoidally varying environments. *Popul. Ecol.*, 2006, vol. 48, pp. 263–270.
9. Kovaleva E. S., Tsybulin V. G., Frischmuth K. Semeystvo stacionarnykh rejimov v modeli dinamiki populyatsiy [The family of stationary regimes in a model of population dynamics]. *Sibirskiy zhurnal industrial'noy matematiki* [Siberian journal of industrial mathematics], 2011, vol. XII, no. 1(37), pp. 98–107. (In Russian)
10. Budyanskiy A. V., Tsybulin V. G. Modelirovanie prostranstvenno-vremennoy migratsii blizkorodstvennykh populyatsiy [Modeling of spatial-temporal migration for closely related species]. *Komp'yuternye issledovaniya i modelirovanie* [Computer Research and Modelling], 2011, vol. 3, no. 4, pp. 477–488. (In Russian)
11. Yudovich V.I. Kosimmetriya, vyrozhdienie resheniy operatornykh uravneniy, vozniknovenie fil'tratsionnoy konveksii [Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and the onset of filtration convection]. *Matematicheskie zametki* [Math. Notes], vol. 49, 1991, pp. 142–148. (In Russian)
12. Yudovich V.I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry. *Dokl. Phys.*, 2004, vol. 49, no. 9, pp. 522–526.
13. Kovaleva E. S., Tsybulin V. G., Frischmuth K. Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse. *Nonlinear Analysis: Real World App.*, 2011, vol. 12, pp. 146–155.
14. Budyanskiy A. V., Kruglikov M. G., Tsybulin V. G. Chislennoe issledovanie sosushchestvovaniya populyatsiy v odnoy ekologicheskoy nische [Numerical study of coexistence of populations in an environmental niche]. *Vestnik DGTU* [Proc. of DGTU], 2014, vol. 14, no. 2, pp. 28–35. (In Russian)
15. Klinka D. R., Reimchen T. E.. Adaptive coat colour polymorphism in the Kermode bear of coastal British Columbia. *Biol. J. Linnean Society*, 2009, vol. 98, pp. 479–488.

Статья поступила 22 мая 2015 г.

© Кругликов М. Г., Цибулин В. Г., 2015