

Математическая модель эволюции группирования животных

Епифанов А. В., Зеленчук П. А.

Институт математики, механики и компьютерных наук им.
И.И. Воровича, Южный Федеральный Университет, Ростов-на-Дону

11.10.2025

Постановка задачи

Эффект Олли — относительная скорость роста (приспособленность) возрастает с ростом плотности при малых плотностях

$$\dot{x} = rx(x - a) \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (1)$$

Теория идеального свободного распределения

Предположения:

- 1 Идеальное — особи имеют полное знание об ареале
- 2 Свободное — особи могут свободно перемещаться в любую точку
- 3 Приспособленность убывает с ростом плотности

Выводы:

- 1 Особи перемещаются таким образом, чтобы максимизировать свою приспособленность
- 2 Плотность популяции пропорциональна плотности ресурса

Cantrell R. S., Cosner C., Lou Y. Evolution of dispersal and the ideal free distribution // Math Biosci Eng. 2010. V. 7. P. 17–36.

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.

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

Geritz S. A. H., Gyllenberg M. The Mathematical Theory of Adaptive Dynamics. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 f(x_1 + y_1) + m_1 x_2 - n x_1 \\ \dot{x}_2 &= x_2 f(x_2 + y_2) - m_1 x_2 + n x_1 \\ \dot{y}_1 &= y_1 f(x_1 + y_1) + m_2 y_2 - n y_1 \\ \dot{y}_2 &= y_2 f(x_2 + y_2) - m_2 y_2 + n y_1\end{aligned}\tag{2}$$

x_i — плотность резидентной популяции в i -м местообитании

y_i — плотность мутантной популяции в i -м местообитании

$$\dot{x} = x f(x)\tag{3}$$

$x^* > 0$ — устойчивое равновесие $\implies \left. \frac{df}{dx} \right|_{x=x^*} < 0$

Возрастание приспособленности в окрестности устойчивого равновесия

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x[x(1-x) - ay] \\ \dot{y} &= y(-d + bx - y)\end{aligned}\tag{4}$$

$x(1-x) - ay$ — приспособленность жертв

$$x^* = \frac{1 - ab + \sqrt{(ab - 1)^2 + 4ad}}{2}\tag{5}$$

$$y^* = \frac{x^*(1 - x^*)}{a}\tag{6}$$

$$d < \frac{2ab - 1}{4a} \implies x^* < 1/2\tag{7}$$

Условия устойчивости равновесия (x^*, y^*) :

$$\left(2 - \frac{1}{a}\right)x^* + \frac{1}{a} - 1 > 0\tag{8}$$

$$2x^* - 1 + ab > 0\tag{9}$$

$$a=2, b=1, d=0.3$$

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 [x_1 (1 - x_1) - ay_1] + \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{x}_2 &= x_2 [x_2 (1 - x_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{y}_1 &= y_1 (-d + bx_1 - y_1) + \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= y_2 (-d + bx_2 - y_2) - \varepsilon m (y_2 - y_1)\end{aligned}\tag{10}$$

x_i — плотность вида жертв в i -м местообитании

y_i — плотность вида хищников в i -м местообитании

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 [(x_1 + z_1)(1 - x_1 - z_1) - ay_1] + \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{x}_2 &= x_2 [(x_2 + z_2)(1 - x_2 - z_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{y}_1 &= y_1 [-d + b(x_1 + z_1) - y_1] + \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= y_2 [-d + b(x_2 + z_2) - y_2] - \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{z}_1 &= z_1 [(x_1 + z_1)(1 - x_1 - z_1) - ay_1] + \varepsilon (m_2 z_2 - nz_1) \\ \dot{z}_2 &= z_2 [(x_2 + z_2)(1 - x_2 - z_2) - ay_2] - \varepsilon (m_2 z_2 - nz_1)\end{aligned}\tag{11}$$

x_i — плотность резидентной популяции жертв в i -м местообитании

z_i — плотность мутантной популяции жертв в i -м местообитании

y_i — плотность вида хищников в i -м местообитании

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= f_i(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_m, z_1, \dots, z_n; \xi), \quad i = 1, \dots, m \\ \dot{y}_i &= g_i(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_m, z_1, \dots, z_n; \eta), \quad i = 1, \dots, m \\ \dot{z}_j &= h_j(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_m, z_1, \dots, z_n), \quad j = 1, \dots, n\end{aligned}\quad (12)$$

$$\begin{aligned}f_i(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi); \xi) &= 0 \\ h_j(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi)) &= 0\end{aligned}\quad (13)$$

$$x_i^*(\xi), z_i^*(\xi) \geq 0, \quad \sum_{i=1}^m x_i^*(\xi) > 0, \quad \sum_{j=1}^n z_j^*(\xi) > 0 \quad (14)$$

$$g_i(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi); \eta) = 0 \quad (15)$$

$$\sigma_1 \psi_i^{(1)} = \sum_{j=1}^m \frac{\partial g_i(x_1^*(\bar{\xi}), \dots, x_m^*(\bar{\xi}), 0, \dots, 0, z_1^*(\bar{\xi}), \dots, z_n^*(\bar{\xi}); \eta)}{\partial y_j} \psi_j^{(1)} \quad (16)$$

$$\begin{aligned} f_i(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi); \xi) &= 0 \\ h_j(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi)) &= 0 \end{aligned} \quad (17)$$

$$\sigma_1 \psi_i^{(1)} = \sum_{j=1}^m \frac{\partial g_i(x_1^*(\bar{\xi}), \dots, x_m^*(\bar{\xi}), 0, \dots, 0, z_1^*(\bar{\xi}), \dots, z_n^*(\bar{\xi}); \eta)}{\partial y_j} \psi_j^{(1)} \quad (18)$$

Определение

Стратегия $\bar{\xi}$ называется эволюционно сингулярной относительно равновесия $(x_1^*(\bar{\xi}), \dots, x_m^*(\bar{\xi}), z_1^*(\bar{\xi}), \dots, z_n^*(\bar{\xi}))$, если

$$\left. \frac{\partial \sigma_1}{\partial \eta} \right|_{\eta=\bar{\xi}} = 0. \quad (19)$$

$$\begin{aligned}\dot{z}_1 &= z_1 [(x_1 + z_1)(1 - x_1 - z_1) - ay_1] + \varepsilon (m_2 z_2 - n z_1) \\ \dot{z}_2 &= z_2 [(x_2 + z_2)(1 - x_2 - z_2) - ay_2] - \varepsilon (m_2 z_2 - n z_1)\end{aligned}\quad (20)$$

$$\begin{aligned}x_1^* [x_1^* (1 - x_1^*) - ay_1^*] + \varepsilon (m_1 x_2^* - n x_1^*) &= 0 \mid \cdot n \mu_1 \\ x_2^* [x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^*] - \varepsilon (m_1 x_2^* - n x_1^*) &= 0 \mid \cdot m_1 \mu_2 \\ y_1^* (-d + b x_1^* - y_1^*) + \varepsilon m (y_2^* - y_1^*) &= 0 \\ y_2^* (-d + b x_2^* - y_2^*) - \varepsilon m (y_2^* - y_1^*) &= 0\end{aligned}\quad (21)$$

$$\lambda_1 \phi_1^{(1)} = [x_1^* (1 - x_1^*) - ay_1^* - \varepsilon n] \phi_1^{(1)} + \varepsilon m_2 \phi_2^{(1)}\quad (22)$$

$$\lambda_1 \phi_2^{(1)} = \varepsilon n \phi_1^{(1)} + [x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^* - \varepsilon m_2] \phi_2^{(1)}$$

$$\begin{aligned}\mu x_1^* &= [x_1^* (1 - x_1^*) - ay_1^* - \varepsilon n] \mu_1 + \varepsilon m_1 \mu_2 + \varepsilon x_2^* \mid \cdot n x_1^* \\ \mu x_2^* &= \varepsilon n \mu_1 + [x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^* - \varepsilon m_1] \mu_2 - \varepsilon x_2^* \mid \cdot m_1 x_2^*\end{aligned}\quad (23)$$

$$\mu = \left. \frac{\partial \lambda_1}{\partial m_2} \right|_{m_2=m_1}, \quad \mu_i = \left. \frac{\partial \phi_i^{(1)}}{\partial m_2} \right|_{m_2=m_1}, \quad i = 1, 2\quad (24)$$

$$\mu = \frac{(n x_1^* - m_1 x_2^*) \varepsilon x_2^*}{n x_1^{*2} + m_1 x_2^{*2}}\quad (25)$$

$$\left. \frac{\partial \lambda_1}{\partial m_2} \right|_{m_2=m_1} = \frac{(nx_1^* - m_1x_2^*) \varepsilon x_2^*}{nx_1^{*2} + m_1x_2^{*2}} \quad (26)$$

Стратегия $m_1 = n$ — эволюционно сингулярная относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*)

Теорема

Стратегия $m_1 = 0$ является эволюционно стабильной стратегией относительно равновесия $(0, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$, $x_2^* > 0$, $y_1^* + y_2^* > 0$ для значений $m > 0$, для которых это равновесие является асимптотически устойчивым.

Доказательство.

$$\lambda_1 \phi_1^{(1)} = [x_1^* (1 - x_1^*) - ay_1^* - \varepsilon n] \phi_1^{(1)} + \varepsilon m_2 \phi_2^{(1)} \quad (27)$$

$$\lambda_1 \phi_2^{(1)} = \varepsilon n \phi_1^{(1)} + [x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^* - \varepsilon m_2] \phi_2^{(1)}$$

$$x_2 [x_2 (1 - x_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - n x_1) = 0 \quad (28)$$

$$m_1 = 0 \implies x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^* = 0 \quad (29)$$

$$\lambda_1 = -\frac{ay_1^* \phi_1^{(1)}}{\phi_1^{(1)} + \phi_2^{(1)}} < 0 \quad (30)$$

$$y_1^* (-d + bx_1^* - y_1^*) + \varepsilon m (y_2^* - y_1^*) = 0 \quad (31)$$

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= f_i(x_1, \dots, x_m, 0, \dots, 0, z_1, \dots, z_n; \xi), \quad i = 1, \dots, m \\ \dot{z}_j &= h_j(x_1, \dots, x_m, 0, \dots, 0, z_1, \dots, z_n), \quad j = 1, \dots, n\end{aligned}\quad (32)$$

$$\sigma_2 \psi_i^{(2)} = \sum_{j=1}^m \frac{\partial g_i(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi); \eta)}{\partial y_j} \psi_j^{(2)} \quad (33)$$

Определение

Стратегия $\bar{\xi}$, эволюционно сингулярная относительно равновесия $(x_1^*(\bar{\xi}), \dots, x_m^*(\bar{\xi}), z_1^*(\bar{\xi}), \dots, z_n^*(\bar{\xi}))$, называется эволюционно притягивающей (convergence stable strategy), если существует $\delta > 0$, такое что

$$\text{sign} \sigma_2 = \begin{cases} -1, & \text{если } \bar{\xi} < \xi < \eta < \bar{\xi} + \delta \text{ или } \bar{\xi} - \delta < \eta < \xi < \bar{\xi}, \\ 1, & \text{если } \bar{\xi} < \eta < \xi < \bar{\xi} + \delta \text{ или } \bar{\xi} - \delta < \xi < \eta < \bar{\xi}, \end{cases} \quad (34)$$

где σ_2 — главное собственное значение задачи (33).

$$\sigma_2 \psi_i^{(2)} = \sum_{j=1}^m \frac{\partial g_i(x_1^*(\xi), \dots, x_m^*(\xi), 0, \dots, 0, z_1^*(\xi), \dots, z_n^*(\xi); \eta)}{\partial y_j} \psi_j^{(2)} \quad (35)$$

$$\text{sign} \sigma_2 = \begin{cases} -1, & \text{если } \bar{\xi} < \xi < \eta < \bar{\xi} + \delta \text{ или } \bar{\xi} - \delta < \eta < \xi < \bar{\xi}, \\ 1, & \text{если } \bar{\xi} < \eta < \xi < \bar{\xi} + \delta \text{ или } \bar{\xi} - \delta < \xi < \eta < \bar{\xi}, \end{cases} \quad (36)$$

$$\left. \frac{\partial \left. \frac{\partial \sigma_2}{\partial \eta} \right|_{\eta=\xi}}{\partial \xi} \right|_{\xi=\bar{\xi}} < 0 \quad (37)$$

Эволюционно сингулярная стратегия $\bar{\xi}$:

$$\left. \frac{\partial \sigma_2}{\partial \eta} \right|_{\eta=\xi=\bar{\xi}} = 0 \quad (38)$$

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$\mu = \left. \frac{\partial \lambda_1}{\partial m_2} \right|_{m_2=m_1} = \frac{(nx_1^* - m_1 x_2^*) \varepsilon x_2^*}{nx_1^{*2} + m_1 x_2^{*2}} \quad (39)$$

$$\left. \frac{\partial \mu}{\partial m_1} \right|_{m_1=n} = \varepsilon \frac{n \left(\left. \frac{\partial x_1^*}{\partial m_1} \right|_{m_1=n} - \left. \frac{\partial x_2^*}{\partial m_1} \right|_{m_1=n} \right) - x^*}{2nx^*} < 0 \quad (40)$$

$$\begin{aligned} x^*(1 - x^*) - ay^* &= 0 \\ -d + bx^* - y^* &= 0 \end{aligned} \quad (41)$$

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$\begin{aligned}
 x_1^* [x_1^* (1 - x_1^*) - ay_1^*] + \varepsilon (m_1 x_2^* - nx_1^*) &= 0 \\
 x_2^* [x_2^* (1 - x_2^*) - ay_2^*] - \varepsilon (m_1 x_2^* - nx_1^*) &= 0 \\
 y_1^* (-d + bx_1^* - y_1^*) + \varepsilon m (y_2^* - y_1^*) &= 0 \\
 y_2^* (-d + bx_2^* - y_2^*) - \varepsilon m (y_2^* - y_1^*) &= 0
 \end{aligned} \tag{42}$$

$$\begin{aligned}
 (-y^* - \varepsilon m) \frac{\partial y_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + \varepsilon m \frac{\partial y_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + by^* \frac{\partial x_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} &= 0 \\
 \varepsilon m \frac{\partial y_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + (-y^* - \varepsilon m) \frac{\partial y_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + by^* \frac{\partial x_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} &= 0 \\
 -ax^* \frac{\partial y_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + [x^* (1 - 2x^*) - \varepsilon n] \frac{\partial x_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + \varepsilon n \frac{\partial x_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} &= -\varepsilon x_2^* \\
 -ax^* \frac{\partial y_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + \varepsilon n \frac{\partial x_1^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} + [x^* (1 - 2x^*) - \varepsilon n] \frac{\partial x_2^*}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} &= \varepsilon x_2^*
 \end{aligned} \tag{43}$$

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$\operatorname{sign} \frac{\partial \mu}{\partial m_1} \Big|_{m_1=n} = -\operatorname{sign} F_1 F_2, \quad \mu = \frac{\partial \lambda_1}{\partial m_2} \Big|_{m_2=m_1} \quad (44)$$

$$\begin{aligned} F_1 &= (y^* + 2\varepsilon m) [x^* (2x^* - 1) + 2\varepsilon n] + abx^* y^* > 0 \\ F_2 &= (y^* + 2\varepsilon m) (2x^* - 1) + aby^* \end{aligned} \quad (45)$$

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [x_1 (1 - x_1) - ay_1] + \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{x}_2 &= x_2 [x_2 (1 - x_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{y}_1 &= y_1 [-d + bx_1 - y_1] + \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= y_2 [-d + bx_2 - y_2] - \varepsilon m (y_2 - y_1) \end{aligned} \quad (46)$$

Теорема

При $x^* \geq \frac{1}{2}$ стратегия $m_1 = n$, эволюционно сингулярная относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*) , является эволюционно притягивающей.

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 [x_1 (1 - x_1) - ay_1] + \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{x}_2 &= x_2 [x_2 (1 - x_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{y}_1 &= y_1 [-d + bx_1 - y_1] + \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= y_2 [-d + bx_2 - y_2] - \varepsilon m (y_2 - y_1)\end{aligned}\tag{47}$$

Теорема

При $d < \frac{2ab-1}{4a}$ существует

$$m^* = \frac{B(B+ab)[2d-b(B-ab+1)]}{4\varepsilon[1+2a(2d-b)]} > 0,\tag{48}$$

где $B = \sqrt{(ab-1)^2 + 4ad}$, такое что стратегия $m_1 = n$, эволюционно сингулярная относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*) , является эволюционно притягивающей тогда и только тогда, когда $m < m^*$.

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

Теорема

При $d < \frac{2ab-1}{4a}$ существует

$$m^* = \frac{B(B+ab)[2d-b(B-ab+1)]}{4\varepsilon[1+2a(2d-b)]} > 0, \quad (49)$$

где $B = \sqrt{(ab-1)^2 + 4ad}$, такое что стратегия $m_1 = n$, эволюционно сингулярная относительно равновесия (x^*, x^*, y^*, y^*) , является эволюционно притягивающей тогда и только тогда, когда $m < m^*$.

$$a = 2, \quad b = 1, \quad d = 0,3, \quad \varepsilon = 1 \implies m^* \approx 0,72 \quad (50)$$

$$F_2 = (y^* + 2\varepsilon m)(2x^* - 1) + aby^* > 0 \quad (51)$$

$$x^* = \frac{1 - ab + \sqrt{(ab-1)^2 + 4ad}}{2}, \quad y^* = \frac{x^*(1-x^*)}{a} \quad (52)$$

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$a = 2, \quad b = 1, \quad d = 0,3, \quad \varepsilon = 1 \implies m^* \approx 0,72$$

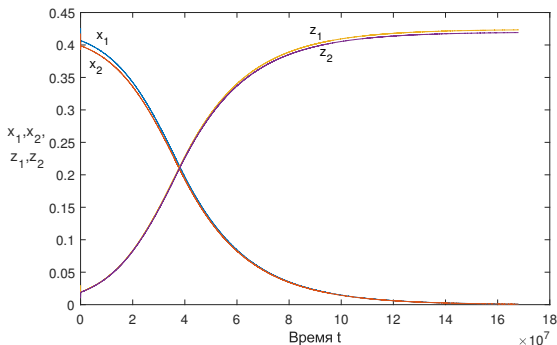


Рис.: График инвазии мутанта при $a=2$; $b=1$; $d=0,3$; $m=0,7$; $n=1$; $m_1=1,02$; $m_2=1,01$; $\varepsilon=1$

Когда стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей?

$$a = 2, \quad b = 1, \quad d = 0,3, \quad \varepsilon = 1 \implies m^* \approx 0,72$$

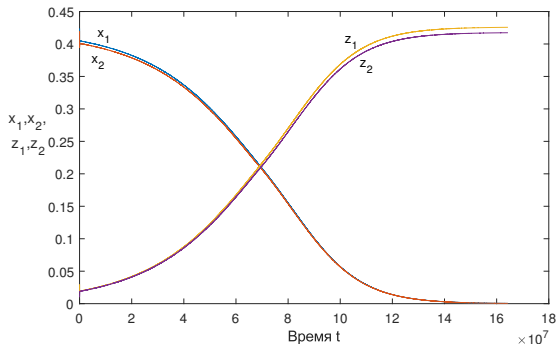


Рис.: График инвазии мутанта при $a=2$; $b=1$; $d=0,3$; $m=0,74$; $n=1$;
 $m_1=1,01$; $m_2=1,02$; $\varepsilon=1$

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 [x_1 (1 - x_1) - ay_1] + \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{x}_2 &= x_2 [x_2 (1 - x_2) - ay_2] - \varepsilon (m_1 x_2 - nx_1) \\ \dot{y}_1 &= y_1 (-d + bx_1 - y_1) + \varepsilon m (y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= y_2 (-d + bx_2 - y_2) - \varepsilon m (y_2 - y_1)\end{aligned}\tag{53}$$

- Найдены условия, при которых стратегия $m_1 = n$ является эволюционно притягивающей
- Получено, что эволюция может вести к группированию особей даже когда начальная миграция близка к симметричной (диффузии)
- Найдено, что стратегия $m_1 = 0$ при определённых условиях является эволюционно стабильной

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 25-21-00419.

-  Diekmann O. A. A beginner's guide to adaptive dynamics // Banach Center Publications. 2003. V. 63, N 1. P. 47–86.
-  Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.
-  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.
-  Епифанов А. В., Цибулин В. Г. Математическая модель идеального свободного распределения родственных популяций на неоднородном ареале // Владикавказский математический журнал. 2023. Т. 25, № 2. С. 78–88.
-  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.