

УДК 519.63

© *А. В. Будянский***ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ НАПРАВЛЕННОЙ МИГРАЦИИ НЕАБОРИГЕННЫХ ВИДОВ НА ИНВАЗИВНЫЕ СЦЕНАРИИ**

Рассмотрена математическая модель конкуренции в условиях биологической инвазии, записываемая в виде системы нелинейных уравнений параболического типа. Изучается конкуренция двух близкородственных видов — резидента и инвайдера. Динамика популяций на неоднородном ареале определяется локальным взаимодействием и диффузионным распространением. Для популяции инвайдера учитывается межвидовой таксис и направленная миграция, вызванная неоднородностью жизненных условий. В вычислительных экспериментах определены наборы миграционных параметров, отвечающих различным инвазивным сценариям. Дан анализ влияния начальных распределений на конкурентное исключение и сосуществование видов.

Ключевые слова: математическое моделирование, популяционная динамика, нелинейные параболические уравнения, инвазия, таксис.

DOI: [10.35634/vm230401](https://doi.org/10.35634/vm230401)**Введение**

Вторжение чужеродных видов в нехарактерную для них среду обитания и конкуренция с аборигенными видами может привести к потере биологического разнообразия. При этом принцип Гаузе [1] утверждает, что сосуществование популяций невозможно при наличии общего жизненного ресурса. Однако есть много примеров, когда близкородственные виды присутствуют в одной экологической нише [2]. Возможность реализации различных сценариев в межвидовой конкуренции представляет интерес для теоретической экологии и математического моделирования [3].

При изучении динамики популяционных систем необходимо учитывать фактор пространственной и временной неоднородности. Одним из эффективных методов является моделирование с помощью уравнений в частных производных, особенно уравнений реакции–диффузии–адвекции [4]. При этом наиболее изученными являются задачи о диффузионном распространении популяций, когда коэффициенты диффузии являются постоянными [5]. Однако концепция «случайного» блуждания особей по ареалу критикуется биологами, так как направленная миграция является неотъемлемой частью жизни биологических сообществ. Работы [6, 7] посвящены конкуренции двух видов при учете нелинейной диффузии, когда распределение особей по ареалу пропорционально некоторой заданной функции. В ряде работ помимо описания локального взаимодействия и диффузии учитывается линейная адвекция вследствие миграции в речных и океанических течениях [8, 9]. Помимо диффузии и линейной адвекции может учитываться направленная миграция (таксис), вызванная некоторым стимулом [10–12]. Изучение влияния таксисных характеристик представляет особый интерес. Так, в работе [13] установлено существование оптимального значения миграционного параметра. В работе [14] было показано, что ресурсный таксис может оказывать влияние на конкурентные отношения. Влияние межвидового таксиса на инвазию и конкуренцию в настоящее время мало изучено.

В настоящей работе моделируется динамика двух конкурирующих видов на основе системы дифференциальных уравнений в частных производных. Предполагается, что один

из видов является аборигенным — резидентом, а другой инвазивным — инвайдером. Виды тесно связаны между собой и у них сопоставимая потребность в общем ресурсе. В отличие от работ [14–16], где анализировались связи идентичных миграционных параметров обоих видов, данная работа посвящена изучению таксисных характеристик только инвайдера. Рассматривалось влияние двух миграционных факторов и способность их влиять на заполняемость ареала как по отдельности, так и дополняя друг друга. Целью данной работы является поиск миграционных стратегий инвайдера, влияющих на инвазивные сценарии.

§ 1. Модель динамики пространственного распределения популяций

В данной работе анализируется модель распределения двух видов в неоднородной среде обитания. Модель включает для каждой популяции два компонента: локальную динамику, определяющую конкуренцию, и пространственный перенос за счет диффузии. Уравнение, описывающее динамику инвайдера (вселенца), дополняется слагаемым, описывающим направленную миграцию:

$$u_t = k_1 u_{xx} + \eta_1 u f_0, \quad (1.1)$$

$$v_t = (k_2 v_x - v \varphi_x)_x + \eta_2 v f_0, \quad (1.2)$$

$$\varphi = \alpha p + \beta u, \quad f_0 = 1 - \frac{u + v}{p}. \quad (1.3)$$

Здесь $u(x, t)$ — плотность популяции резидента, $v(x, t)$ — плотность популяции инвайдера, $p(x)$ — функция ресурса (емкость среды) неоднородная по ареалу $\Omega = [0, a]$, k_j — коэффициенты диффузии, а η_j — параметры роста. Направленная миграция инвайдера определяется функцией φ , где β — коэффициент межвидового таксиса, а миграция, вызванная неоднородностью распределения ресурса, определяется слагаемым с коэффициентами α . Рассматривается случай изолированности ареала с условиями отсутствия потоков:

$$u_x|_{\partial\Omega} = (k_2 v_x - v \varphi_x)|_{\partial\Omega} = 0. \quad (1.4)$$

Система (1.1)–(1.4) дополняется начальными распределениями плотностей популяций:

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (1.5)$$

В [16] было показано, что система (1.1)–(1.5) относится к классу косимметричных динамических систем [17], для которых возможно возникновение непрерывных семейств стационарных состояний (мультистабильность системы). Для системы (1.1)–(1.5) косимметрия $L = (-\gamma v, u)^T$ задается нетривиальным оператором, который ортогонален правой части системы в каждой точке фазового пространства. При этом должны быть выполнены следующие условия на параметры системы:

$$\gamma = \frac{k_2}{k_1} = \frac{\eta_2}{\eta_1}, \quad \alpha = \beta = 0. \quad (1.6)$$

Каждый элемент континуального семейства характеризуется индивидуальным соотношением плотностей резидента и инвайдера, а семейство допускает следующую параметризацию:

$$u = (1 - \theta)w(x), \quad v = \theta w(x), \quad \theta \in [0, 1], \quad (1.7)$$

где $w(x)$ — решение краевой задачи:

$$0 = k_2 w_{xx} + \eta_2 w \left(1 - \frac{w}{p}\right),$$

$$w_x|_{\partial\Omega} = 0.$$

Лемма 1.1. В случае $\beta \neq 0$ и выполнении остальных условий (1.6) система (1.1)–(1.5) имеет одно из двух полуположительных решений (выживание только одной популяции).

Доказательство. Используется подход, основанный на теории косимметричного дефекта [18]. После умножения правой части (1.1)–(1.5) на $L = (-\gamma v, u)^T$ получается косимметричный дефект:

$$D = \int_{\Omega} (-(k_1 u_{xx} + \eta_1 u f_0) \gamma v + (k_2 v_{xx} - \beta (v u_x)_x + \eta_2 v f_0) u) dx.$$

Так как коэффициенты диффузии k_j и роста η_j удовлетворяют условию (1.6), то после интегрирования по частям и учета краевых условий:

$$D = \beta \int_{\Omega} (v u_x u_x) dx. \tag{1.8}$$

Подставив (1.7) в (1.8) приходим к селективной функции в виде:

$$S(\theta) = (1 - \theta)^2 \theta \beta \int_{\Omega} (w w_x^2) dx.$$

В силу неотрицательности w уравнение $S(\theta) = 0$ будет выполняться только для случаев $\theta = 0$ и $\theta = 1$, что доказывает лемму. \square

Выполнение условий на параметры диффузии и роста соотношения (1.6) является достаточно редким явлением при моделировании реальных биологических процессов. Допустим, что параметр роста популяции v не удовлетворяет условиям (1.6) при возмущении ν :

$$\eta_2 = \gamma \eta_1 + \nu.$$

Следуя подходу, описанному в доказательстве леммы 1.1, запишем косимметричный дефект и селективную функцию:

$$D = \int_{\Omega} \left(\beta (v u_x)_x u + \nu u v \left(1 - \frac{w}{p} \right) \right) dx,$$

$$S(\theta) = (1 - \theta) \theta \int_{\Omega} \left(\nu w^2 \left(1 - \frac{w}{p} \right) - (1 - \theta) \beta w w_x^2 \right) dx.$$

Допустим, что параметры β и ν связаны соотношением: $\nu = \delta \beta$, тогда

$$S(\theta) = \beta (1 - \theta) \theta \int_{\Omega} \left(\delta w^2 \left(1 - \frac{w}{p} \right) - (1 - \theta) w w_x^2 \right) dx.$$

Как и раньше, селективное уравнение $S(\theta) = 0$ дает решения, соответствующие выживанию только одного из видов ($\theta = 0$ и $\theta = 1$) в равновесном состоянии.

Гипотеза 1.1. Для системы (1.1)–(1.5) существуют наборы параметров, не удовлетворяющие (1.6), при которых реализуются распределения сосуществующих популяций, по крайней мере при

$$\theta = 1 - \frac{\delta \int_{\Omega} w^2 (1 - w/p) dx}{\int_{\Omega} w w_x^2 dx}.$$

Оценка данной ситуации требует численных методов, которые рассмотрены в следующем параграфе.

§ 2. Численное исследование модели

Для численного решения задачи (1.1)–(1.5) применялся метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток, описанный в Приложении 1. Компьютерные эксперименты с полученной системой ОДУ проводились в системе MATLAB. Для интегрирования по времени применялся метод Рунге–Кутты 4-го порядка.

Далее представлены результаты расчетов динамики популяций на ареале $\Omega = [0, a]$, ($a = 2$). Вычисления проводились для различных значений параметров миграции α, β . Параметры роста и диффузии были фиксированы:

$$k_1 = 0.03, \quad k_2 = 0.04, \quad \eta_1 = 3, \quad \eta_2 = 3.5.$$

При этом условие мультистабильности системы (1.6) нарушается, а в силу того, что $k_1\eta_2 < k_2\eta_1$ и $\alpha = \beta = 0$, инвайдер не имеет возможности закрепления на ареале.

Функция ресурса дается формулой, соответствующей случаю ареала с одной благоприятной зоной:

$$p(x) = 0.5 \left[\sin \frac{\pi x}{a} \right]^3 + 0.1.$$

Начальное распределение популяции u (резидента) было найдено в результате численного

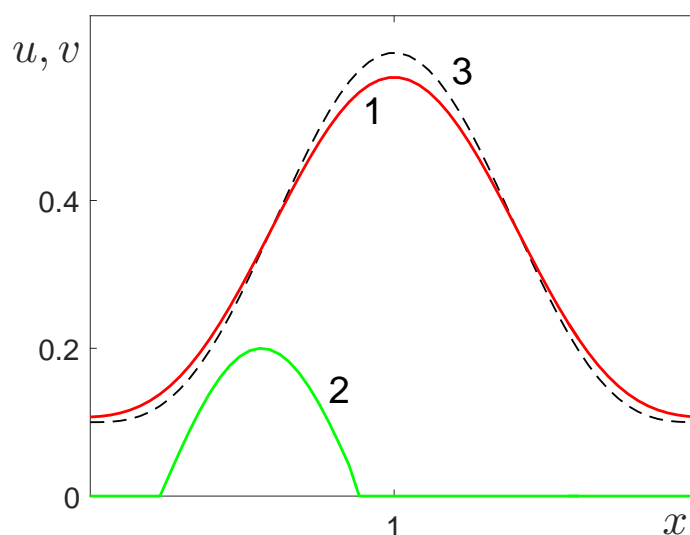


Рис. 1. Начальные распределения u (кривая 1) и v (2); функция ресурса (3)

решения системы (1.1)–(1.5) для $v = 0$ и отвечает полному заполнению экологической ниши, см. рис. 1. Начальное распределение популяции v (инвайдера) было локализовано и задавалось формулой:

$$v^0(x) = \begin{cases} 0.2 \sin \frac{\pi x}{a}, & x \in l_v = [0.22, 0.81], \\ 0, & x \in \Omega \setminus l_v. \end{cases} \quad (2.1)$$

Стоит отметить, что для выбранных начальных данных выполняется неравенство

$$\int_{\Omega} p dx < \int_{\Omega} u^0 dx + \int_{\Omega} v^0 dx.$$

Это приводит к конкурентной борьбе видов уже на начальном этапе динамического процесса.

Рис. 2 демонстрирует эволюцию во времени плотностей распределения популяций, соответствующую неуспешной инвазии. Видно, что в начале установления происходит спад плотности популяции резидента за счет появления инвайдера, а затем плавный выход на стационарное решение.

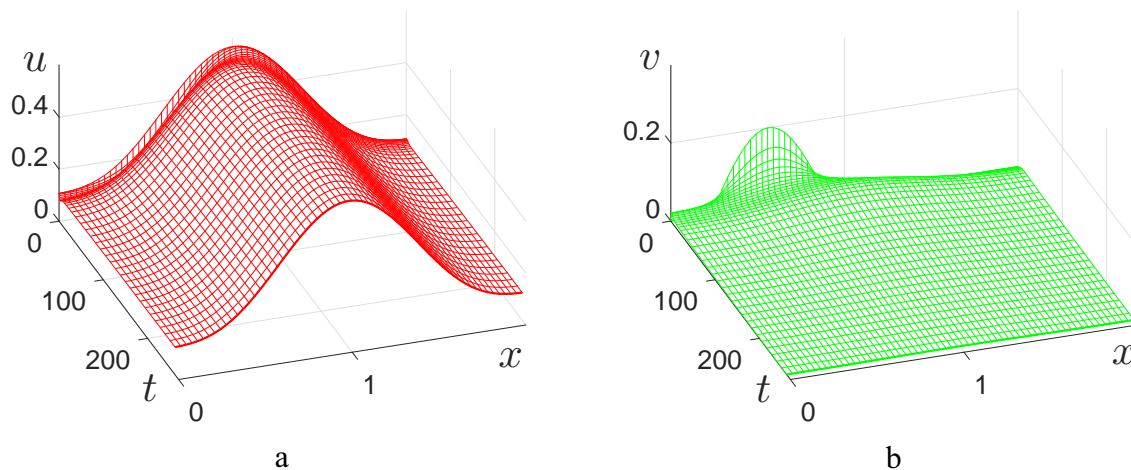


Рис. 2. Установление стационарных распределений популяций при $\alpha = \beta = 0$

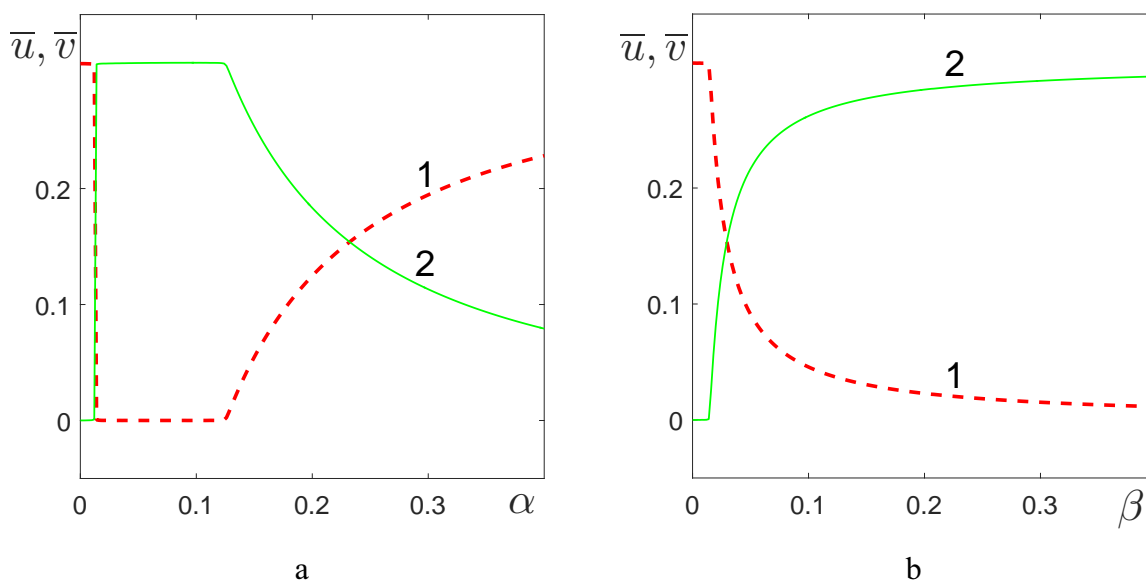


Рис. 3. Влияние параметров направленной миграции на заполняемость ареала: зависимости средних плотностей u (линия 1) и v (2) от α при $\beta = 0$ (a) и от β при $\alpha=0$ (b)

На рис. 3 даны графики зависимостей средних плотностей популяций от значений миграционных параметров инвайдера. Из рис. 3, a следует, что при малых значениях α наблюдается исчезновение инвайдера, однако при достижении определенного значения $\alpha \approx 0.03$ происходит смена режима, при котором реализуется инвазия и вытеснение резидента. Направленная миграция, вызванная неравномерностью жизненных условий, может оказывать положительный эффект на заполняемость экологической ниши, но лишь до определенного значения. Увеличение параметра миграции приводит к избыточной концентрации популяции в благоприятной зоне и оттоку из менее благоприятных мест ареала. Начиная с $\alpha \approx 0.12$

неэффективность использования ресурса приводит к возможности выживания резидента в неблагоприятных зонах ареала. Динамика установления распределений сосуществующих популяций, когда учитывается только неоднородность жизненных условий, дана на рис. 4. Финальное распределение инвайдера характеризуется концентрацией в центре ареала, где располагается благоприятная (для роста популяций) зона. В результате этого популяция резидента получает возможность роста вне максимума инвайдера.

Рис. 3, *b* описывает связь заполняемости ареала в зависимости от параметра миграции, учитывающего распределение соседней популяции (резидента). Аналогично рис. 3, *a* при малых значениях коэффициента таксиса происходит вытеснение популяции инвайдера, а с увеличением происходит выход на устойчивое сосуществование видов. С ростом параметра β наблюдается асимптотическое стремление средней плотности резидента к нулевому значению.

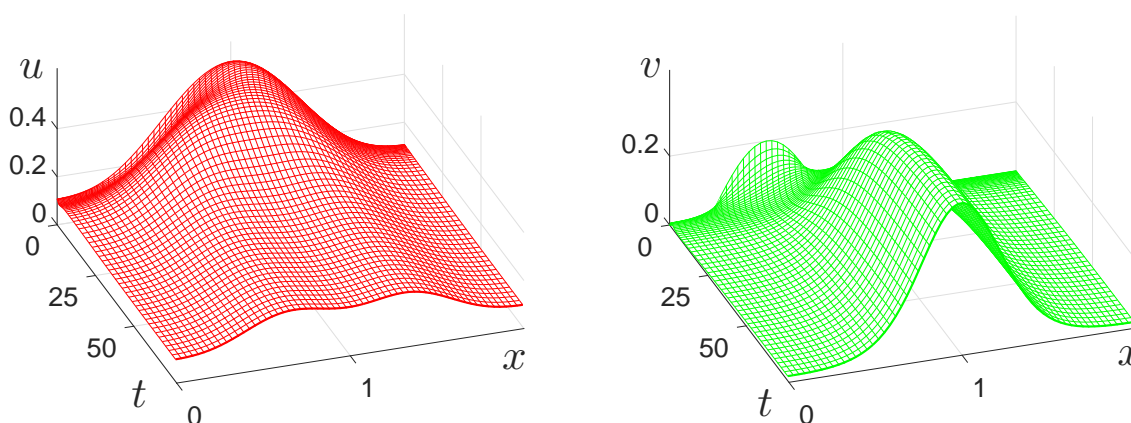


Рис. 4. Установление стационарных распределений популяций: $\alpha = 0.18$, $\beta = 0$

Далее представлены результаты моделирования с учетом направленной миграции, вызванной неравномерностью распределения ресурса и популяции-соседа. Были построены карты миграционных коэффициентов α и β в результате прямого вычислительного эксперимента с шагом 0.01 для каждого параметра. Было установлено существование зон, соответствующих сосуществованию видов и выживанию одной из популяций. Зона I соответствует сценарию неудачного вторжения, а зона II отвечает случаю успешной инвазии, когда популяция v не только закрепляется на ареале, но и вытесняет резидента. Область III имплементирует сосуществование видов и состоит из двух подобластей, разделенных зоной II. Также изучалось влияние начальных распределений на процесс вторжения. Помимо начального распределения популяции инвайдера, представленного формулой (2.1), рассматривались случаи $v^0(x) = 0.3 \left[\sin \frac{\pi x}{a} \right]^3$ и $v^0 = u^0$, см. рис. 5, *a*, *b*, *c*. Расчеты, отвечающие данным начальным распределениям, даны на рис. 5, *d*, *e*, *f* соответственно.

В случае начального распределения (2.1), когда присутствие инвайдера в начальный момент времени невелико, линия, отделяющая зону I, близка к прямой (рис. 5, *d*), а с увеличением начального распределения инвайдера преломляется в точке, общей для всех областей и приводит к уменьшению зоны I (рис. 5, *e*, *f*). Таким образом, значения параметров миграции $\beta_1 = 0.02$, $\beta_2 = 0.08$ (точки S) относятся к области I на рис. 5, *d* и области II на рис. 5, *e*. Рис. 6, *a*, *b* демонстрирует уничтожение захватчика (неудачное вторжение), а рис. 6, *c*, *d* показывает успешное вторжение.

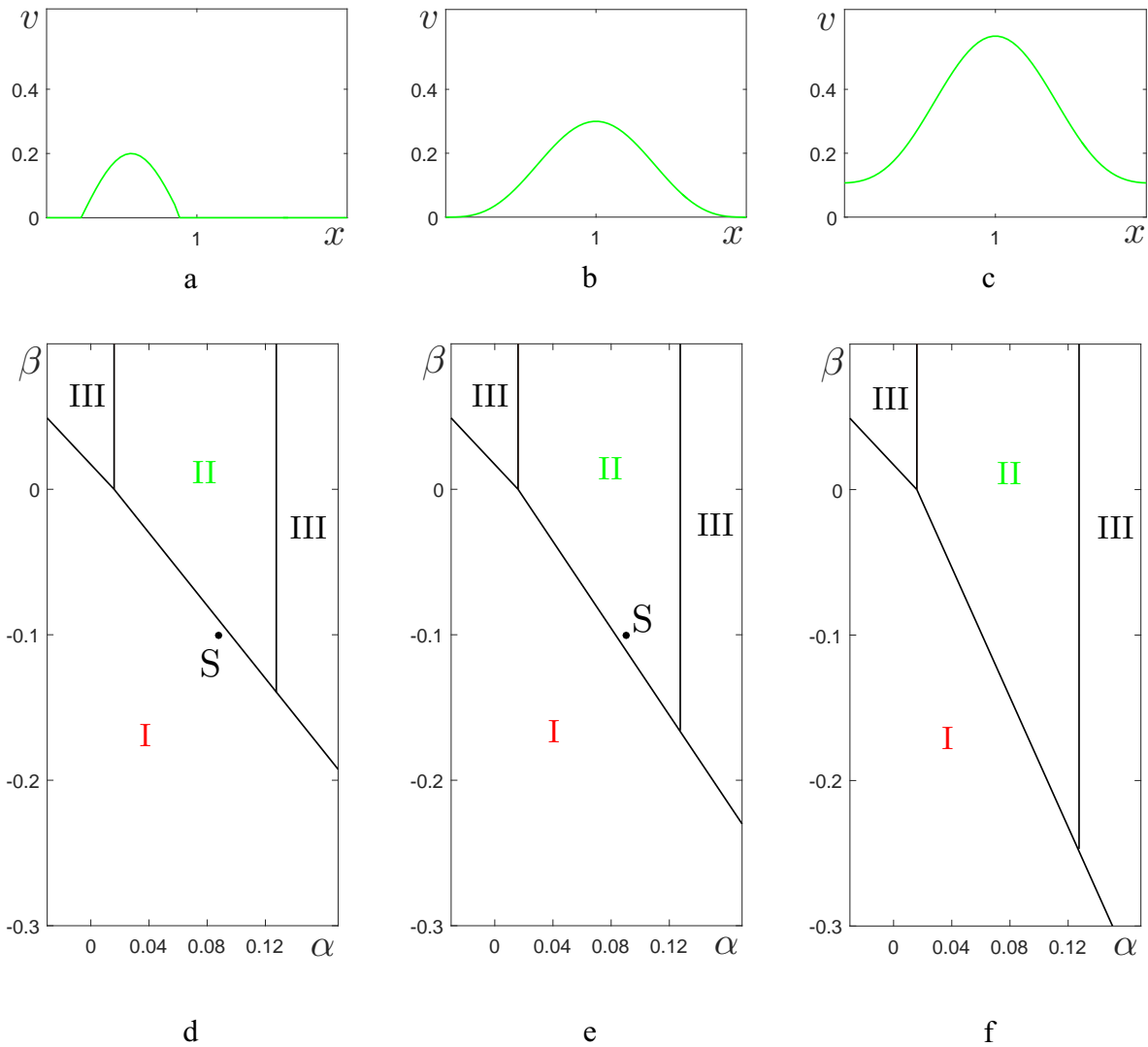


Рис. 5. Карты миграционных параметров с зонами, отвечающими выживанию u (I) или v (II) и сосуществованию популяций (III) — d, e, f, для различных начальных распределений v — a, b, c

Закключение

Была рассмотрена модель инвазии, описывающая взаимодействие двух биологических видов — хозяина и вселенца. Моделирование проводилось на пространственно-неоднородном ареале, с учетом конкуренции популяций за общий жизненно важный ресурс. Были изучены эффекты направленной миграции, когда миграционные потоки вселенца (инвайдера) зависят от межвидового таксиса и неравномерного распределения ресурса. Анализ касался случая, когда при учете только диффузионного распространения у инвайдера нет возможности закрепления на ареале. Были вычислены области параметра ресурсного таксиса, когда происходит вытеснение хозяина (резидента) с ареала и сосуществование видов. Было установлено, что учет межвидового таксиса, начиная с некоторого значения, позволяет популяциям сосуществовать на ареале. С помощью прямых численных экспериментов были построены карты параметров обоих миграционных факторов с зонами, соответствующими сосуществованию обеих популяций или вытеснению одного из видов. Таким образом, установлено, что межвидовой таксис может компенсировать неоптимальную миграцию к ресурсу и, следовательно, влиять на инвазию. Также изучена связь успеха вторжения

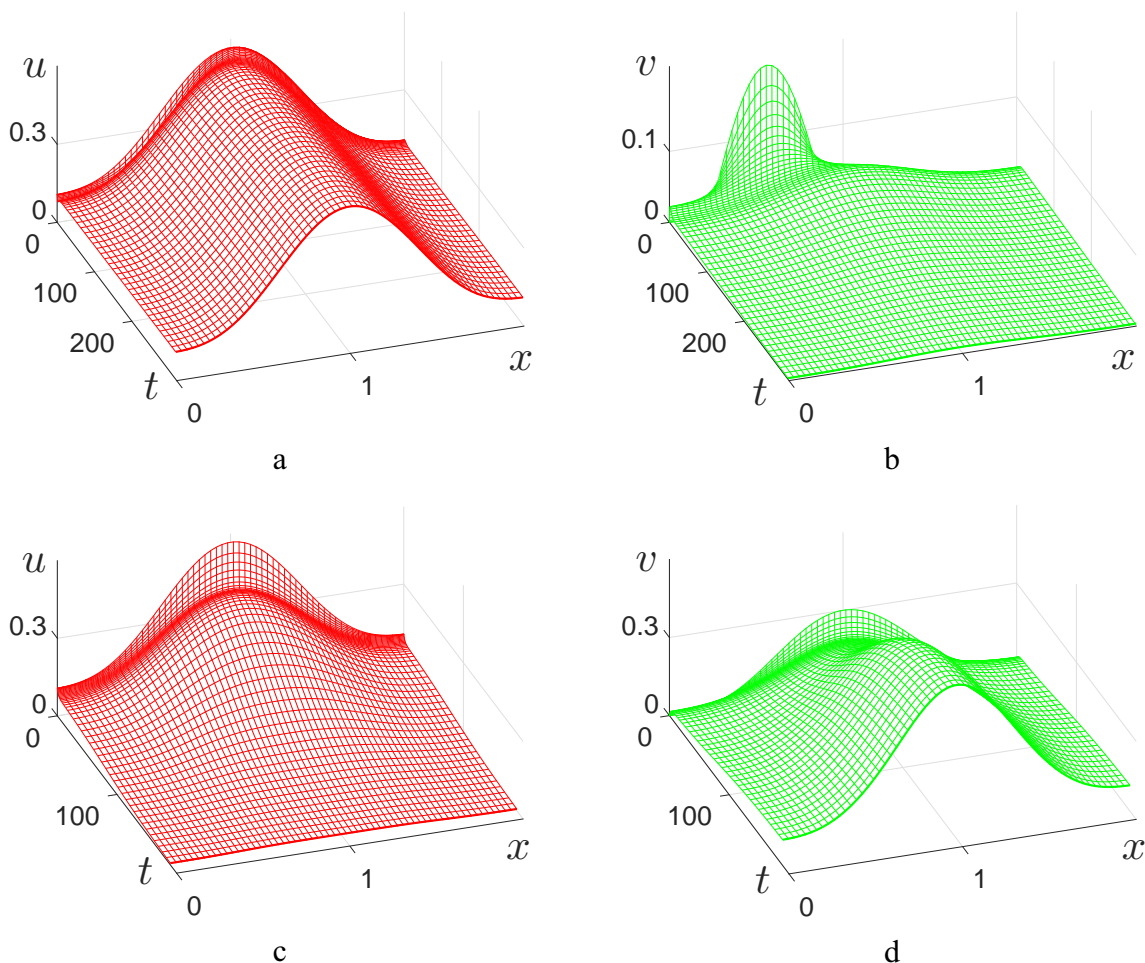


Рис. 6. Установление стационарных распределений популяций при $\alpha = 0.09$, $\beta = -0.1$ (точка S на рис. 5) для начальных распределений v

с начальным распределением вселенца — увеличение биомассы способствует расширению областей миграционных параметров, отвечающих успешной инвазии.

Приложение 1. Дискретизация по пространственным координатам

Для численного решения задачи (1.1)–(1.5) применяется метод прямых, основанный на пространственной дискретизации на основе смещенных сеток. По пространственной переменной x вводится равномерная сетка $x_r = rh$, $r = 0, \dots, n$, $h = a/n$. Далее через u_r и v_r обозначаются плотности популяций в узле x_r . Для вычисления потоков $q_1 = k_1 u_x$ и $q_2 = k_2 v_x - v \varphi_x$ в (1.1)–(1.2) вспомогательная сетка $x_{r-1/2} = -h/2 + rh$, $r = 0, \dots, n+1$.

Далее вводятся дифференциальный оператор первого порядка и оператор вычисления среднего:

$$(dw)_{r+\frac{1}{2}} = \frac{w_{r+1} - w_r}{h}, \quad (\delta w)_{r+\frac{1}{2}} = \frac{w_{r+1} + w_r}{2}.$$

Таким образом система (1.1)–(1.2) может быть записана как система обыкновенных диффе-

ренциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{u}_r &= \left[-dq_1 + \eta_1 u \left(1 - \frac{u+v}{p} \right) \right]_r, \\ \dot{v}_r &= \left[-dq_2 + \eta_2 v \left(1 - \frac{u+v}{p} \right) \right]_r, \\ p_r &= \left[\frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}, \quad r = 0, \dots, n. \end{aligned}$$

Потоки $q_{1,r+1/2}$, $q_{2,r+1/2}$, $r = 0, \dots, n-1$, вычисляются по формулам:

$$\begin{aligned} (q_1)_{r+1/2} &= -[k_1 du]_{r+1/2}, \\ (q_2)_{r+1/2} &= -[k_2 dv - \alpha dp \delta v - \beta du \delta v]_{r+1/2}. \end{aligned}$$

Дискретные варианты граничных условий формулируются с использованием фиктивных узлов:

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

Из (1.5) получаются начальные условия:

$$u_r = u^0(x_r), \quad v_r = v^0(x_r), \quad r = 0, \dots, n.$$

Финансирование. Исследования автора выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта 23–21–00221.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гаузе Г. Ф. Борьба за существование. М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В двух томах. М.: Мир, 1989.
3. Murray J. D. *Mathematical biology II. Spatial models and biomedical applications*. New York: Springer, 2003. <https://doi.org/10.1007/b98869>
4. Cantrell R. S., Cosner C. *Spatial ecology via reaction–diffusion equations*. Chichester: John Wiley and Sons, 2003.
5. Arumugam Ramesh, Sarkar Sukanta, Banerjee Tanmoy, Sinha Sudipta, Dutta Partha Sharathi. Dynamic environment-induced multistability and critical transition in a metacommunity ecosystem // *Physical Review E*. 2019. Vol. 99. Issue 3. 032216. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.99.032216>
6. Braverman E., Ilmer I. On the interplay of harvesting and various diffusion strategies for spatially heterogeneous populations // *Journal of Theoretical Biology*. 2019. Vol. 466. P. 106–118. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.01.024>
7. Braverman E., Kamrujjaman Md. Lotka systems with directed dispersal dynamics: Competition and influence of diffusion strategies // *Mathematical Biosciences*. 2016. Vol. 279. P. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2016.06.007>
8. Vasilyeva O. Population dynamics in river networks: analysis of steady states // *Journal of Mathematical Biology*. 2019. Vol. 79. P. 63–100. <https://doi.org/10.1007/s00285-019-01350-7>
9. Ge Qing, Tang De. Global dynamics of a two-species Lotka–Volterra competition–diffusion–advection system with general carrying capacities and intrinsic growth rates II: Different diffusion and advection rates // *Journal of Differential Equations*. 2023. Vol. 344. P. 735–766. <https://doi.org/10.1016/j.jde.2022.11.014>

10. Giunta V., Hillen T., Lewis M. A., Potts J. R. Detecting minimum energy states and multi-stability in nonlocal advection–diffusion models for interacting species // *Journal of Mathematical Biology*. 2022. Vol. 85. Issue 5. Article number: 56. <https://doi.org/10.1007/s00285-022-01824-1>
11. Tyutyunov Yu. V., Sen Deeptajyoti, Titova L. I., Banerjee Malay. Predator overcomes the Allee effect due to indirect prey–taxis // *Ecological Complexity*. 2019. Vol. 39. 100772. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2019.100772>
12. Cantrell R. S., Cosner C., Lewis M. A., Lou Yuan. Evolution of dispersal in spatial population models with multiple timescales // *Journal of Mathematical Biology*. 2020. Vol. 80. Nos. 1–2. P. 3–37. <https://doi.org/10.1007/s00285-018-1302-2>
13. Будянский А. В. Влияние направленной миграции на заполняемость ареала в системе «хищник–жертва» // *Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества*. 2020. Т. 17. № 3. С. 6–12. <https://doi.org/10.31429/vestnik-17-3-6-12>
14. Будянский А. В., Цибулин В. Г. Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // *Биофизика*. 2015. Т. 60. № 4. С. 758–768. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=24035601>
15. Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // *Discrete and Continuous Dynamical Systems — Series B*. 2019. Vol. 24. Issue 2. P. 547–561. <https://doi.org/10.3934/dcdsb.2018196>
16. Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // *Applied Mathematics and Computation*. 2021. Vol. 410. 126456. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2021.126456>
17. Юдович В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Математические заметки*. 1991. Т. 49. Вып. 5. С. 142–148. <https://www.mathnet.ru/rus/mzm2970>
18. Юдович В. И. О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Доклады Академии наук*. 2004. Т. 398. № 1. С. 57–61. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17352857>

Поступила в редакцию 20.10.2023

Принята к публикации 21.12.2023

Будянский Александр Владимирович, к. ф.-м. н., доцент, кафедра математики и информатики, Донской государственной технической университет, 344002, Россия, г. Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4318-616x>
E-mail: a_v_budyansky@mail.ru

Цитирование: А. В. Будянский. Численное исследование влияния направленной миграции неаборигенных видов на инвазивные сценарии // *Вестник Удмуртского университета. Математика. Механика. Компьютерные науки*. 2023. Т. 33. Вып. 4. С. 551–562.

A. V. Budyansky

Numerical study of the impact of directed migration of non-indigenous species on invasion scenarios

Keywords: math modeling, population dynamics, nonlinear parabolic equations, invasion, taxis.

MSC2020: 37H25

DOI: [10.35634/vm230401](https://doi.org/10.35634/vm230401)

A mathematical model of competition under conditions of biological invasion, written in the form of a system of nonlinear parabolic equations, is considered. The competition of two closely related species — resident and invader — is studied. The dynamics of populations in a heterogeneous area is determined by local interaction and diffusion. For the invader population, interspecific taxis and directed migration caused by heterogeneity of living conditions are taken into account. In computational experiments, sets of migration parameters corresponding to various invasion scenarios are determined. An analysis of the influence of initial distributions on competitive exclusion and coexistence of species is given.

Funding. The study of the author was funded by Russian Science Foundation, project number 23–21–00221.

REFERENCES

1. Gause G.F. *The struggle for existence*, Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934.
2. Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. *Ecology. Individuals, populations and communities*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986.
3. Murray J.D. *Mathematical biology II. Spatial models and biomedical applications*, New York: Springer, 2003. <https://doi.org/10.1007/b98869>
4. Cantrell R.S., Cosner C. *Spatial ecology via reaction–diffusion equations*, Chichester: John Wiley and Sons, 2003.
5. Arumugam Ramesh, Sarkar Sukanta, Banerjee Tanmoy, Sinha Sudipta, Dutta Partha Sharathi. Dynamic environment-induced multistability and critical transition in a metacommunity ecosystem, *Physical Review E*, 2019, vol. 99, issue 3, 032216. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.99.032216>
6. Braverman E., Ilmer I. On the interplay of harvesting and various diffusion strategies for spatially heterogeneous populations, *Journal of Theoretical Biology*, 2019, vol. 466, pp. 106–118. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.01.024>
7. Braverman E., Kamrujjaman Md. Lotka systems with directed dispersal dynamics: Competition and influence of diffusion strategies, *Mathematical Biosciences*, 2016, vol. 279, pp. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2016.06.007>
8. Vasilyeva O. Population dynamics in river networks: analysis of steady states, *Journal of Mathematical Biology*, 2019, vol. 79, pp. 63–100. <https://doi.org/10.1007/s00285-019-01350-7>
9. Ge Qing, Tang De. Global dynamics of a two-species Lotka–Volterra competition–diffusion–advection system with general carrying capacities and intrinsic growth rates II: Different diffusion and advection rates, *Journal of Differential Equations*, 2023, vol. 344, pp. 735–766. <https://doi.org/10.1016/j.jde.2022.11.014>
10. Giunta V., Hillen T., Lewis M.A., Potts J.R. Detecting minimum energy states and multi-stability in nonlocal advection–diffusion models for interacting species, *Journal of Mathematical Biology*, 2022, vol. 85, issue 5, article number: 56. <https://doi.org/10.1007/s00285-022-01824-1>
11. Tyutyunov Yu. V., Sen Deeptajyoti, Titova L.I., Banerjee Malay. Predator overcomes the Allee effect due to indirect prey–taxis, *Ecological Complexity*, 2019, vol. 39, 100772. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2019.100772>
12. Cantrell R.S., Cosner C., Lewis M.A., Lou Yuan. Evolution of dispersal in spatial population models with multiple timescales, *Journal of Mathematical Biology*, 2020, vol. 80, nos. 1–2, pp. 3–37. <https://doi.org/10.1007/s00285-018-1302-2>

13. Budyansky A. V. Impact of directed migration on the occupancy of the area in the «predator–prey» system, *Ecological Bulletin of Research Centers of the Black Sea Economic Cooperation*, 2020, vol. 17, no. 3, pp. 6–12 (in Russian). <https://doi.org/10.31429/vestnik-17-3-6-12>
14. Budyansky A. V., Tsybulin V. G. The effect of directed migration on the formation of spatial population structures, *Biophysics*, 2015, vol. 60, issue 4, pp. 622–631. <https://doi.org/10.1134/S0006350915040077>
15. Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat, *Discrete and Continuous Dynamical Systems — Series B*, 2019, vol. 24, issue 2, pp. 547–561. <https://doi.org/10.3934/dcdsb.2018196>
16. Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability, *Applied Mathematics and Computation*, 2021, vol. 410, 126456. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2021.126456>
17. Yudovich V. I. Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and onset of a filtration convection, *Mathematical Notes of the Academy of Sciences of the USSR*, 1991, vol. 49, issue 5, pp. 540–545. <https://doi.org/10.1007/BF01142654>
18. Yudovich V. I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry, *Doklady Physics*, 2004, vol. 49, issue 9, pp. 522–526. <https://doi.org/10.1134/1.1810578>

Received 20.10.2023

Accepted 21.12.2023

Alexander Vladimirovich Budyansky, Candidate of Physics and Mathematics, Assistant Professor, Department of Mathematics and Informatics, Don State Technical University, pl. Gagarina, 1, Rostov-on-Don, 344002, Russia.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4318-616x>

E-mail: a_v_budyansky@mail.ru

Citation: A. V. Budyansky. Numerical study of the impact of directed migration of non-indigenous species on invasion scenarios, *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Matematika. Mekhanika. Komp'yuternye Nauki*, 2023, vol. 33, issue 4, pp. 551–562.