

УДК 519.63

DOI: 10.22363/2413-3639-2025-71-3-370-384

EDN: FCHSSL

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ НА НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

П. А. Зеленчук, В. Г. Цибулин

*Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия*

**Аннотация.** На примере системы «хищник—жертва» в условиях неоднородного ареала построена математическая модель взаимодействующих популяций, обладающая разнообразными эволюционными стратегиями. Модель основана на системе уравнений в частных производных «диффузия—адвекция—реакция» и позволяет учитывать многофакторный таксис видов. Предложены модифицированные функции локального взаимодействия хищника и жертвы, обеспечивающие многообразие эволюционных стратегий системы. Исследован ряд ключевых параметров, отвечающих за формирование стратегий с идеальным свободным распределением (ИСР). Рассмотрены функции миграции, позволяющие учесть все виды направленного движения особей жертвы и хищника. Приведены условия для потоковых параметров системы, при которых возможна реализация ИСР-подобных стратегий. Представлены результаты вычислительных экспериментов для ряда стационарных и колебательных режимов.

**Ключевые слова:** эволюционная стратегия, идеальное свободное распределение, уравнения диффузии—адвекции—реакции, хищник—жертва.

**Заявление о конфликте интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Благодарности и финансирование.** Авторы выражают благодарность всем участникам Крымской осенней математической школы-симпозиума Н. Д. Копачевского КРОМШ-2024 за внимание к работе и полезные обсуждения. Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФ, грант № 25-21-00419.

**Для цитирования:** П. А. Зеленчук, В. Г. Цибулин. Моделирование эволюционных стратегий взаимодействующих популяций на неоднородном ареале // Соврем. мат. Фундам. направл. 2025. Т. 71, № 3. С. 370–384. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2025-71-3-370-384>

### ВВЕДЕНИЕ

Одной из интереснейших проблем, связанной с применением современной математики к наукам о жизни, является изучение эволюционных стратегий. Под эволюционными стратегиями здесь понимаются не эвристические методы оптимизации или эволюционные алгоритмы [5], а стратегии поведения биологических систем, описываемые некоторым математическим аппаратом [9, 14].

В настоящее время актуальным является поиск и исследование таких эволюционных стратегий, при которых достигается долговременное стабильное существование биологических сообществ, нескольких видов или различных популяций одного вида. Особое внимание уделяется моделям,

учитывающим пространственно-временную неоднородность среды обитания [8]. Важной задачей является изучение таких моделей, которые позволяют реализовать несколько эволюционных стратегий в рамках одной математической формулировки.

Успех той или иной стратегии обычно определяется исходя из некоторого количественного показателя, являющегося аналогом теоретико-игрового понятия полезности или выгоды [19]. Часто в качестве такого показателя используется индивидуальная приспособленность особей популяции в ее тесной связи с процессами рождения и смерти [16]. *Эволюционно стабильной стратегией* (ЭСС) для нескольких взаимодействующих видов называется такая стратегия поведения, при которой устанавливается равновесие системы, смена которого не выгодна ни одному из игроков. В этом случае каждая популяция обеспечивает свое долговременное существование и не может быть вытеснена с ареала популяцией с другой стратегией [21].

С точки зрения неоднородности ареала обитания и сложности рассматриваемых объектов, наиболее подходящим для построения математической модели эволюционных стратегий в биологическом сообществе является использование уравнений в частных производных, учитывающих адвективные и диффузионные процессы [9]. Примером ЭСС, математическая модель которой основана на уравнениях диффузии—адвекции—реакции является идеальное свободное распределение (ИСР) [7].

Анализ литературы показывает, что модели ИСР рассматривались для одного биологического вида [11], нескольких конкурирующих за общий ресурс видов [15] и систем «хищник—жертва» [13, 18]. В работе [22] для системы «хищник—жертва» ИСР определяется как пропорциональность распределения обоих видов имеющемуся на ареале ресурсу в стационарном или осциллирующем режиме. В работе [23] рассмотрен более общий случай ИСР-подобного распределения, когда обобщенному ресурсу пропорционально только распределение жертвы, а для хищника возможны различные варианты.

Цель данной статьи — на примере системы «хищник—жертва» развить математическую модель взаимодействующих популяций, описывающую несколько эволюционных стратегий. Вначале рассматривается базовая модель локального взаимодействия, реализующая ряд стратегий, часть из которых обладает ИСР. Затем модель расширяется за счет введения потоковых слагаемых, описывающих диффузию и многофакторный таксис (направленную миграцию). Полученная система уравнений диффузии—адвекции—реакции дополняется начальными и граничными условиями. Проводится анализ условий на параметры системы, при которых она наследует эволюционные стратегии базовой модели. Для подтверждения реализации ЭСС и ИСР-решений выполнен ряд вычислительных экспериментов при различных комбинациях параметров.

## 1. МОДЕЛЬ ЛОКАЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Рассматривается модель «хищник—жертва» с функциями локального взаимодействия

$$\begin{aligned} F_1 &= \mu_1 u f_{nm}(u, p) - \lambda_1 g(u, v, p), \\ F_2 &= \mu_2 g(u, v, p) - \lambda_2 v, \end{aligned} \quad (1.1)$$

отвечающими концепции ИСР [1, 23]. Закон роста жертвы задается функцией  $f_{nm}(u, p)$

$$f_{nm}(u, p) = \frac{1}{p^m} \left(1 - \frac{u}{p}\right) \sum_{i=0}^n r_i u^i, \quad (1.2)$$

где  $n, m = 0, 1, 2, \dots$ , а  $p = p(x, y) > 0$  — ресурс жертвы, неравномерно распределенный по ареалу  $D = [0, a] \times [0, b]$ . Предполагается, что функция  $p(x, y)$  достаточно гладкая и не обращается в нуль. Отметим, что выражение (1.2) накладывает ограничение на рост популяции (плотность жертвы не превышает доступного ресурса). Полином с коэффициентами  $r_i$  позволяет описывать различные сценарии роста жертвы: логистический при  $n = 0$ , гиперболический при  $n = 1$  и  $r_0 = 0$ . В случае  $n = 2, m = 0, (r_0 = 0, r_1 = -\eta_1, r_2 = \eta_2)$  будет иметь место эффект Олли [10]

$$f_{nm}(u, p) = \eta_1 u \left( \frac{\eta_2}{\eta_1} u - 1 \right) \left( 1 - \frac{u}{p} \right). \quad (1.3)$$

В дальнейшем предполагается, что коэффициенты  $r_i$ , кроме последнего  $r_n$ , равны нулю, т. е.

$$f_{nm}(u, p) = \frac{r_n u^n}{p^m} \left(1 - \frac{u}{p}\right). \quad (1.4)$$

Трофическая функция  $g(u, v, p)$  в общем случае зависит от плотностей взаимодействующих популяций [20] и задается в виде [4], учитывающем функциональный отклик Холлинга II рода и неоднородность распределения ресурса:

$$g(u, v, p) = \frac{uv}{p + Cu}. \quad (1.5)$$

Неотрицательный параметр  $C$  позволяет учесть инертность хищника, проявляемую им при поиске, охоте, поглощении и переработке жертвы. В случае  $C = 0$  и  $p(x, y) = \text{const}$  трофическая функция приобретает вид классического отклика Лотки—Вольтерры [17]. Положительные коэффициенты  $\mu_i$ ,  $\lambda_i$  ( $i = 1, 2$ ) не зависят от пространственных координат и времени,  $\mu_1$  отвечает за прирост жертвы,  $\lambda_2$  — за вымирание хищника при отсутствии жертвы, а  $\lambda_1$  и  $\mu_2$  масштабируют эффект хищничества.

Таким образом, модель «хищник—жертва» представляется системой обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ):

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= u \left[ \mu_1 \frac{u^n}{p^m} \left(1 - \frac{u}{p}\right) - \lambda_1 \frac{v}{p + Cu} \right], \\ \frac{dv}{dt} &= v \left[ \mu_2 \frac{u}{p + Cu} - \lambda_2 \right]. \end{aligned} \quad (1.6)$$

Отметим, что фактически получилось континуальное семейство систем ОДУ, т. к. присутствие функции ресурса  $p(x, y)$  определяет задачу для каждой точки ареала  $D$ .

Система (1.6) имеет три стационарных решения: неустойчивое тривиальное равновесие ( $u = 0$ ,  $v = 0$ ), решение без хищника:

$$u = p(x, y), \quad v = 0, \quad (1.7)$$

и решение для сосуществующих видов

$$u = Ap, \quad v = B_n p^\nu, \quad (1.8)$$

где

$$A = \frac{\lambda_2}{\mu_2 - \lambda_2 C}, \quad B_n = \frac{\mu_1 \mu_2}{\lambda_1 \lambda_2} (1 - A) A^{n+1}, \quad \nu = n - m + 1. \quad (1.9)$$

Решение (1.7) устойчиво при выполнении условия

$$\frac{\mu_2}{1 + C} < \lambda_2. \quad (1.10)$$

При нарушении условия (1.10) от (1.7) ответвляется решение (1.8), которое устойчиво на интервале

$$\frac{n\mu_2}{1 + n(1 + C)} < \lambda_2 < \frac{\mu_2}{1 + C}. \quad (1.11)$$

При нарушении левой части условия (1.11) и  $n \neq 0$  в системе возникает колебательный режим [1]. За устойчивость решения (1.8), соответствующего сосуществованию двух видов, отвечают в основном параметры хищника (коэффициенты  $\mu_2$ ,  $\lambda_2$  и  $C$ ). Для выживания хищник должен придерживаться стратегии, обеспечивающей уменьшение смертности  $\lambda_2$  и увеличение параметра воспроизводства  $\mu_2$ .

Решение (1.7) соответствует распределению ресурса (ИСР) и в этом смысле является эволюционно стабильной стратегией (ЭСС) для одного вида при его расселении на площади всего ареала [6, 22]. При сосуществовании обеих популяций, что описывается выражением (1.8), распределение жертвы пропорционально ресурсу и не зависит от параметров  $m$  и  $n$ , в то время как распределение хищника зависит от параметра  $\nu = n - m + 1$ .

Справедливо следующее утверждение [23].

**Утверждение 1.1.** При  $n = m$  система (1.6) имеет нетривиальное стационарное решение (1.8), отвечающее ИСР для двух видов.

*Доказательство.* Подставляя  $n = m$  в (1.9), получим для (1.8) выражения  $u = Ap$  и  $v = B_n p$ , так что плотности жертвы и хищника оказываются прямо пропорциональны ресурсу  $p(x, y)$  и, следовательно, будут обладать ИСР.  $\square$

ТАБ. 1. Эволюционные стратегии в зависимости от параметра  $\nu$  в (1.8)-(1.9).

|          | $\nu$ | $n$ | $m$ | Колебания                     | Жертва           | Хищник                | Распределение |
|----------|-------|-----|-----|-------------------------------|------------------|-----------------------|---------------|
| <b>1</b> | -1    | 0   | 2   | нет                           | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)^{-1}$ | рис. 1(a)     |
| <b>2</b> | 0     | 0   | 1   | нет                           | $u \propto p(x)$ | $v = const$           | рис. 1(b)     |
| <b>3</b> | 0     | 1   | 2   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v = const$           | рис. 2(b)     |
| <b>4</b> | 1     | 0   | 0   | нет                           | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)$      | рис. 1(c)     |
| <b>5</b> | 1     | 1   | 1   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)$      | рис. 2(a)     |
| <b>6</b> | 2     | 1   | 0   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)^2$    | рис. 1(d)     |

ТАБ. 1. Evolution strategies depending on the parameter  $\nu$  in (1.8)-(1.9).

|          | $\nu$ | $n$ | $m$ | Oscillations                  | Prey             | Predator              | Distribution |
|----------|-------|-----|-----|-------------------------------|------------------|-----------------------|--------------|
| <b>1</b> | -1    | 0   | 2   | no                            | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)^{-1}$ | Fig. 1(a)    |
| <b>2</b> | 0     | 0   | 1   | no                            | $u \propto p(x)$ | $v = const$           | Fig. 1(b)    |
| <b>3</b> | 0     | 1   | 2   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v = const$           | Fig. 2(b)    |
| <b>4</b> | 1     | 0   | 0   | no                            | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)$      | Fig. 1(c)    |
| <b>5</b> | 1     | 1   | 1   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)$      | Fig. 2(a)    |
| <b>6</b> | 2     | 1   | 0   | $\mu_2 \leq \lambda_2(2 + C)$ | $u \propto p(x)$ | $v \propto p(x)^2$    | Fig. 1(d)    |

Таким образом, модель (1.6) допускает несколько эволюционных стратегий, определяемых функцией роста жертвы. С биологической точки зрения параметр  $\nu$  соответствует одному из возможных сценариев роста жертвы при её выборе соответствующего закона роста (параметр  $n$ ) и ориентации на ресурс (параметр  $m$ ). Значения  $\nu$ , получающиеся при сочетаниях параметров  $n$  и  $m$ , задают различные эволюционные стратегии, приводящие к соответствующему решению (1.8) со своим уникальным распределением двух популяций на ареале. В таб. 1 приведены некоторые важные для дальнейшего рассмотрения случаи, отвечающие наиболее интересным пространственным распределениям (рис. 1) и возможным колебательным режимам (рис. 2), которые для наглядности изображены на одномерном ареале ( $x \in [0, 1]$ ). В расчетах использовалась следующее распределение ресурса:

$$p(x) = \exp \left[ \frac{1}{2} \cos \left( \frac{3\pi x}{a} \right) \right]. \quad (1.12)$$

Приведенные на рис. 1 кривые демонстрируют варианты стратегии для хищника  $v(x)$ : от осторожной ( $v(x)$  обратно пропорционально  $u(x)$ ) и безразличной к распределению жертвы ( $v(x) = const$ ), до агрессивной ( $v(x)$  пропорционально квадрату плотности  $u(x)$ ). Жертва не достигает своего максимума ввиду присутствия хищника, но остается пропорциональной ресурсу, что соответствует концепции ИСР, а распределение хищника можно трактовать как ИСР-подобное [4].

На рис. 2 приведена динамика плотностей жертвы  $u(x, t)$  и хищника  $v(x, t)$  при нарушении условия (1.11) для случаев  $\nu = 0$  и  $\nu = 1$ , соответствующих 3-й и 5-й строкам таб. 1.

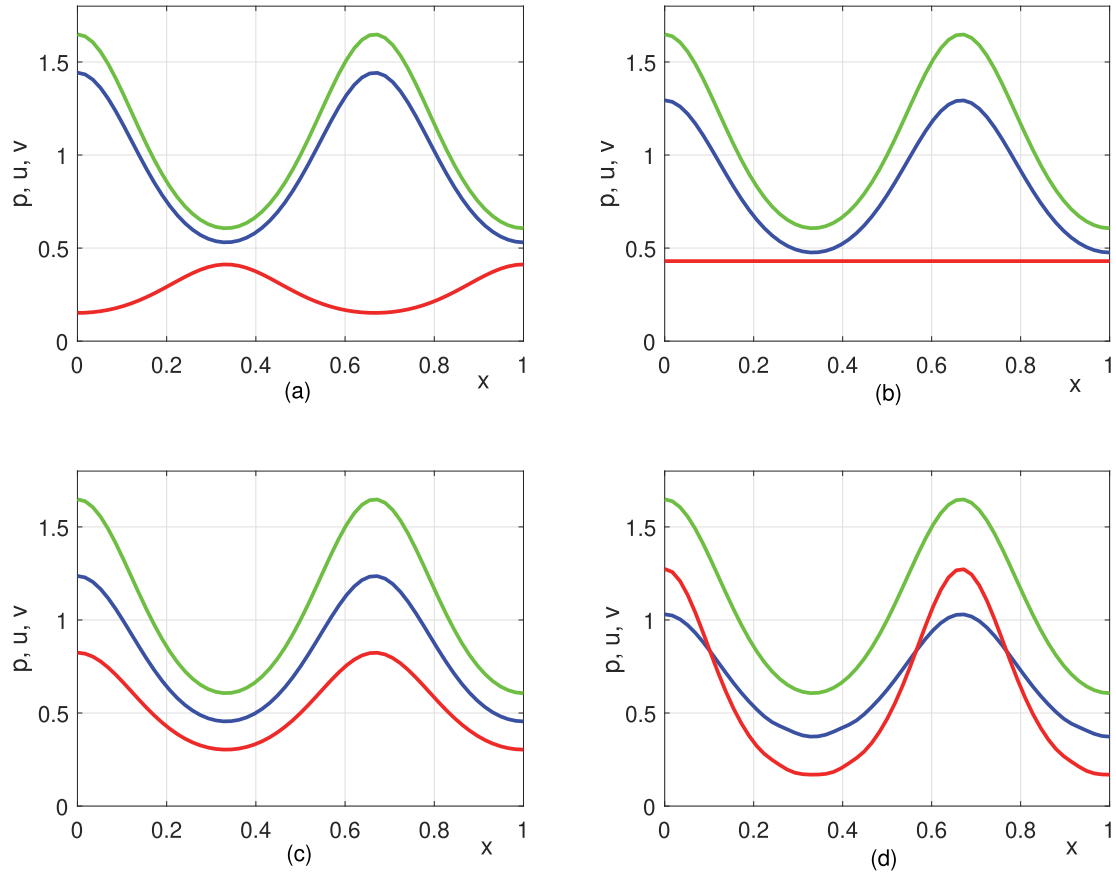


Рис. 1. Стационарные распределения жертвы  $u(x)$  (синяя кривая) и хищника  $v(x)$  (красная), ресурс  $p(x)$  (зеленая): (a)  $n = 0, m = 2, \lambda_2 = 1.75$ , (b)  $n = 0, m = 1, \lambda_2 = 1.57$ , (c)  $n = 0, m = 0, \lambda_2 = 1.5$ , (d)  $n = 1, m = 0, \lambda_2 = 1.25$ ;  $\mu_1 = \mu_2 = 2, C = 0, \lambda_1 = 1$ .

FIG. 1. Stationary distributions of prey  $u(x)$  (blue curve) and predator  $v(x)$  (red), resource  $p(x)$  (green): (a)  $n = 0, m = 2, \lambda_2 = 1.75$ , (b)  $n = 0, m = 1, \lambda_2 = 1.57$ , (c)  $n = 0, m = 0, \lambda_2 = 1.5$ , (d)  $n = 1, m = 0, \lambda_2 = 1.25$ ;  $\mu_1 = \mu_2 = 2, C = 0, \lambda_1 = 1$ .

## 2. СИСТЕМА С МУЛЬТИФАКТОРНЫМ ТАКСИСОМ

Для моделирования пространственно-временных взаимодействий хищника и жертвы применяется система уравнений диффузии—адвекции—реакции. В [1] было показано, что для получения ИСР-подобных решений помимо направленного движения жертвы на ресурс (таксис) необходимо учитывать таксис хищника (миграция в направлении жертвы). Учет многофакторного таксиса для взаимодействующих популяций на неоднородном ареале  $D$  позволяет сформулировать математическую модель в виде системы уравнений для плотностей видов  $u(x, y, t)$  и  $v(x, y, t)$

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= -\nabla q_1 + F_1, \quad \nabla = \left( \frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y} \right), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= -\nabla q_2 + F_2, \end{aligned} \quad (2.1)$$

их потоков  $q_i$

$$\begin{aligned} q_1 &= -k_1 \nabla u + \alpha_1 u \nabla Q_1, \\ q_2 &= -k_2 \nabla v + \alpha_2 v \nabla Q_2, \end{aligned} \quad (2.2)$$

и функций таксиса  $Q_i$

$$Q_1 = \ln [p(x, y) + \beta_{11}u + \beta_{12}v],$$

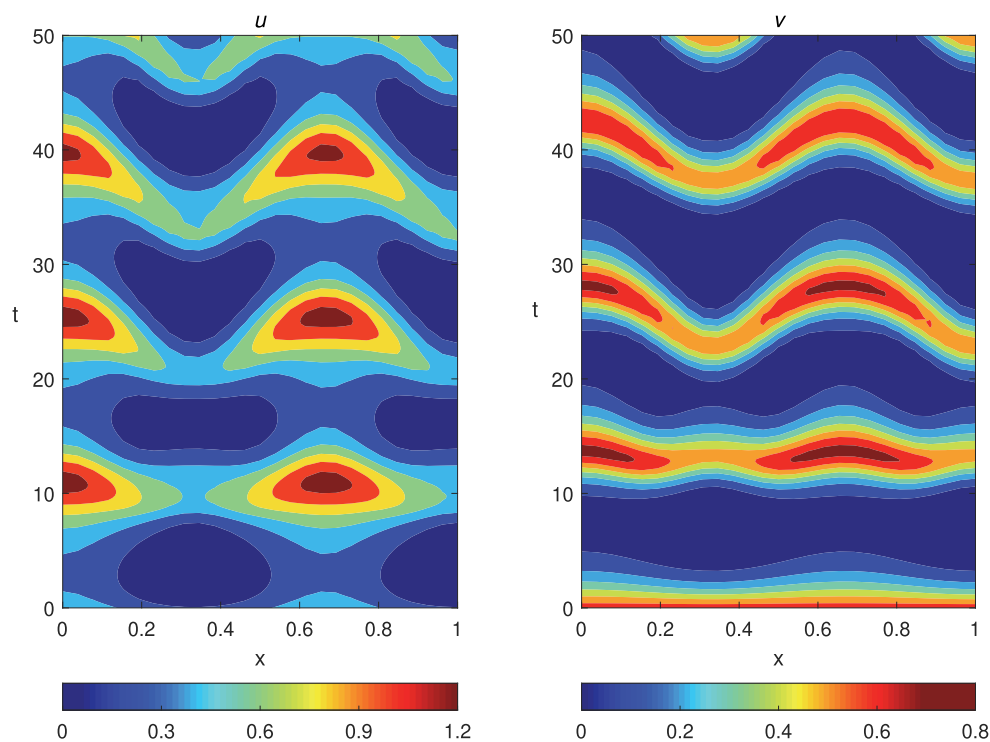


РИС. 2. Динамика жертвы  $u(x, t)$  (слева) и хищника  $v(x, t)$  (справа) при нарушении условия (1.11);  $n = 1$ ,  $m = 2$ ,  $\lambda_1 = 1.5$ ,  $\lambda_2 = 0.87$ ,  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ .

FIG. 2. Dynamics of prey  $u(x, t)$  (left) and predator  $v(x, t)$  (right) when condition (1.11) is violated;  $n = 1$ ,  $m = 2$ ,  $\lambda_1 = 1.5$ ,  $\lambda_2 = 0.87$ ,  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ .

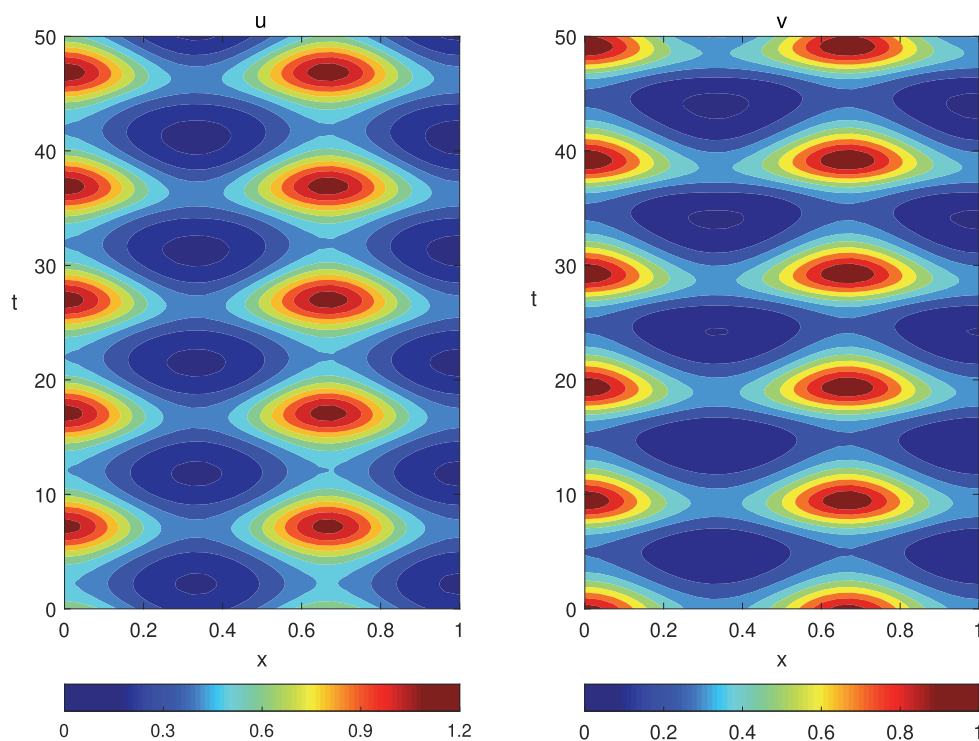


РИС. 3. Динамика жертвы  $u(x, t)$  (слева) и хищника  $v(x, t)$  (справа) при нарушении условия (1.11):  $n = 1$ ,  $m = 1$ ,  $\lambda_1 = 1.3$ ,  $\lambda_2 = 0.95$ ,  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ .

FIG. 3. Dynamics of prey  $u(x, t)$  (left) and predator  $v(x, t)$  (right) when condition (1.11) is violated:  $n = 1$ ,  $m = 1$ ,  $\lambda_1 = 1.3$ ,  $\lambda_2 = 0.95$ ,  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ .

$$Q_2 = \ln [p(x, y) + \beta_{21}u + \beta_{22}v]. \quad (2.3)$$

Здесь  $k_i$  — коэффициенты диффузии, направленная миграция  $Q_i$  включает в себя движение видов на ресурс, таксис хищника и жертвы друг на друга и на особей своего вида. Очевидно, что жертва будет избегать хищника ( $\beta_{12} < 0$ ), а хищник, наоборот, преследовать жертву ( $\beta_{21} > 0$ ). Вместе с тем, по отношению к своей популяции, возможны разные стратегии. Если коэффициенты  $\beta_{11}, \beta_{22}$  положительны, то будет иметь место образование стай, в противном случае — стремление избежать скопления особей своего вида. Направленное движение хищника на ресурс жертвы — достаточно типичная ситуация, многие хищники избирают тактику засад в местах, наиболее привлекательных с точки зрения кормовой базы жертвы [17].

Система (2.1) дополняется краевыми условиями отсутствия потоков ( $\vec{n}$  — нормаль)

$$q_j \cdot \vec{n} = 0, \quad j = 1, 2, \quad (x, y) \in \partial D, \quad (2.4)$$

и начальными распределениями плотностей популяций

$$u(x, y, 0) = u^0(x, y), \quad v(x, y, 0) = v^0(x, y). \quad (2.5)$$

Полученные для модели локального взаимодействия распределения (1.8) могут быть решениями системы (2.1) при дополнительных условиях на параметры диффузии и таксиса.

**Утверждение 2.1.** Система (2.1) будет иметь ИСР-подобные решения (1.8), если на границе ареала

$$\nabla p \cdot \vec{n} = 0, \quad (x, y) \in \partial D, \quad (2.6)$$

и выполнены условия

$$\begin{aligned} k_1 &= \left( \frac{1 + A\beta_{11} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{12}}{1 + A\beta_{11} + B_n p^{\nu-1} \beta_{12}} \right) \alpha_1, \\ \nu k_2 &= \left( \frac{1 + A\beta_{21} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{22}}{1 + A\beta_{21} + B_n p^{\nu-1} \beta_{22}} \right) \alpha_2. \end{aligned} \quad (2.7)$$

*Доказательство.* Так как решение (1.8) не зависит от времени и обнуляет функции локального взаимодействия (1.1), то

$$\nabla \cdot q_i = 0, \quad (x, y) \in D. \quad (2.8)$$

Подставляя (1.8) в (2.2), (2.3) и дифференцируя, получим

$$\begin{aligned} q_1 &= A \nabla p \left[ -k_1 + \alpha_1 \left( \frac{1 + A\beta_{11} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{12}}{1 + A\beta_{11} + B_n p^{\nu-1} \beta_{12}} \right) \right], \\ q_2 &= B_n p^{\nu-1} \nabla p \left[ -\nu k_2 + \alpha_2 \left( \frac{1 + A\beta_{21} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{22}}{1 + A\beta_{21} + B_n p^{\nu-1} \beta_{22}} \right) \right]. \end{aligned} \quad (2.9)$$

Поскольку  $q_i$  пропорциональны  $\nabla p$  и выполнено (2.6), то потоки равны нулю во всей области  $D$ :

$$q_1 = 0, \quad q_2 = 0, \quad (2.10)$$

и для решения (1.8) с положительными  $A, B_n$  и  $C$  должны выполняться равенства

$$\begin{aligned} -k_1 + \alpha_1 \left( \frac{1 + A\beta_{11} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{12}}{1 + A\beta_{11} + B_n p^{\nu-1} \beta_{12}} \right) &= 0, \\ -\nu k_2 + \alpha_2 \left( \frac{1 + A\beta_{21} + \nu B_n p^{\nu-1} \beta_{22}}{1 + A\beta_{21} + B_n p^{\nu-1} \beta_{22}} \right) &= 0. \end{aligned} \quad (2.11)$$

Эти равенства тождественно удовлетворяются в силу (2.7).  $\square$

Из условий (2.7) следует, что соотношения между коэффициентами  $k_i$  и  $\alpha_i$  зависят от параметра  $\nu$ , см. таб. 2, в которой представлены четыре основных случая, отвечающих таб. 1. Если параметры  $k_i$  и  $\alpha_i$  не зависят от координат, то ИСР возможно только в случае  $\nu = 1$  (третья строка таб. 2). При  $\nu \neq 1$  для сохранения решений (1.8) требуется, чтобы диффузионные параметры  $k_i$  (или миграционные  $\alpha_i$ ) являлись функциями от ресурса  $p(x, y)$  и коэффициентов локального взаимодействия  $\mu_i$  и  $\lambda_i$ , входящих в  $A$  и  $B_n$ .

ТАБ. 2. Условия (2.7) для ИСР при различных значениях параметра  $\nu$ .ТАБ. 2. Conditions (2.7) for IFD for different values of the parameter  $\nu$ .

| $\nu$ | Условия / Conditions                                                                            |                                                                                                  |
|-------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
| -1    | $k_1 = \left[ 1 - \frac{2B_n\beta_{12}}{p^2 + A\beta_{11}p^2 + B_n\beta_{12}} \right] \alpha_1$ | $-k_2 = \left[ 1 - \frac{2B_n\beta_{22}}{p^2 + A\beta_{21}p^2 + B_n\beta_{22}} \right] \alpha_2$ |
| 0     | $k_1 = \left[ 1 - \frac{B_n\beta_{12}}{p + A\beta_{11}p + B_n\beta_{12}} \right] \alpha_1$      | $0 = \left[ 1 - \frac{B_n\beta_{22}}{p + A\beta_{21}p + B_n\beta_{22}} \right] \alpha_2$         |
| 1     | $k_1 = \alpha_1$                                                                                | $k_2 = \alpha_2$                                                                                 |
| 2     | $k_1 = \left[ 1 + \frac{B_n\beta_{12}p}{1 + A\beta_{11} + B_n\beta_{12}p} \right] \alpha_1$     | $2k_2 = \left[ 1 + \frac{B_n\beta_{22}p}{1 + A\beta_{21} + B_n\beta_{22}p} \right] \alpha_2$     |

Условие  $k_j = \alpha_j$  при  $\nu = 1$  было получено в [23] для частного варианта функции таксиса. Примеры реализации решений для конкретной функции ресурса даны ниже.

### 3. ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

Для решения начально-краевой задачи (2.1)–(2.5) использовался метод прямых на основе компактной разностной схемы по пространственной координате и метода Рунге–Кутты четвертого порядка точности по времени [2, 3]. В качестве начальных распределений использовались выражения (1.8)–(1.9) для ряда значений  $n$  и  $m$ . Распределение ресурса на одномерном ареале задавалось функцией (1.12). Основная цель экспериментов состояла в вычислении стационарных распределений популяций в зависимости от выбранной стратегии, каждая из которых описывается определенным набором параметров локального взаимодействия и направленного движения особей. Поскольку ИСР является необходимым и достаточным условием для ЭСС [7], то в вычислительных экспериментах рассматривались в основном стратегии с ИСР, как представляющие интерес с биологической точки зрения.

На рис. 4 представлены финальные распределения жертвы (синие кривые) и хищника (красные), полученные для эволюционных стратегий при  $\nu = -1$  и различных параметрах  $k_i$ ,  $\alpha_i$ ,  $\beta_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$ . В первой строке таб. 1 представлена стратегия в отсутствие потоков ( $k_i = \alpha_i = 0$ ), для которой распределение жертвы пропорционально ресурсу, а хищника — обратно пропорционально (сплошные жирные кривые). Наличие диффузии и таксиса в общем случае приводит к отклонению от этой стратегии, за исключением случая, когда потоковые коэффициенты удовлетворяют условию (2.7).

Если, например,  $k_1 = \alpha_1$  и  $k_2 = -\alpha_2$ , то в зависимости от величины коэффициентов  $\beta_{ij}$  получаем отклонения в распределениях популяций (тонкая сплошная и пунктирные кривые). Когда коэффициенты  $k_2$  и  $\alpha_2$  одного знака, то распределение хищника кардинально меняется (звездочки на рис. 4), становясь ИСР-подобным, что свидетельствует о существенном изменении стратегии.

На рис. 5 представлены распределения для эволюционной стратегии при  $\nu = 0$  (вторая и третья строки таб. 1). Начальные распределения ( $k_i = \alpha_i = 0$ ) представлены сплошными жирными линиями, иллюстрирующими равномерное, не зависящее от координаты, распределение хищника и ИСР жертвы. Согласно (2.7), наличие потоков не вызовет изменения в распределении популяций, если  $\alpha_2 = 0$  (вторая строка таб. 2). Если  $\alpha_2 = 0$  и нарушено условие (2.7), то при  $\beta_{12} > 0$  хищник избегает больших скоплений жертвы и меняется его распределение (сплошные тонкие линии). При изменении знака  $\beta_{12}$  распределение  $v(x)$  меняет выпуклость (пунктирные линии), что свидетельствует о смене стратегии: хищник ориентируется на скопления жертвы. При  $\alpha_2 \neq 0$  этот эффект лишь усиливается (звездочки на рис. 5), приводя к ИСР-подобным распределениям обоих видов.

Отметим, что в полной системе с потоками (2.1) при нарушении условия (1.11) возможны колебания. В качестве примера рассмотрим рис. 6, на котором изображен колебательный режим

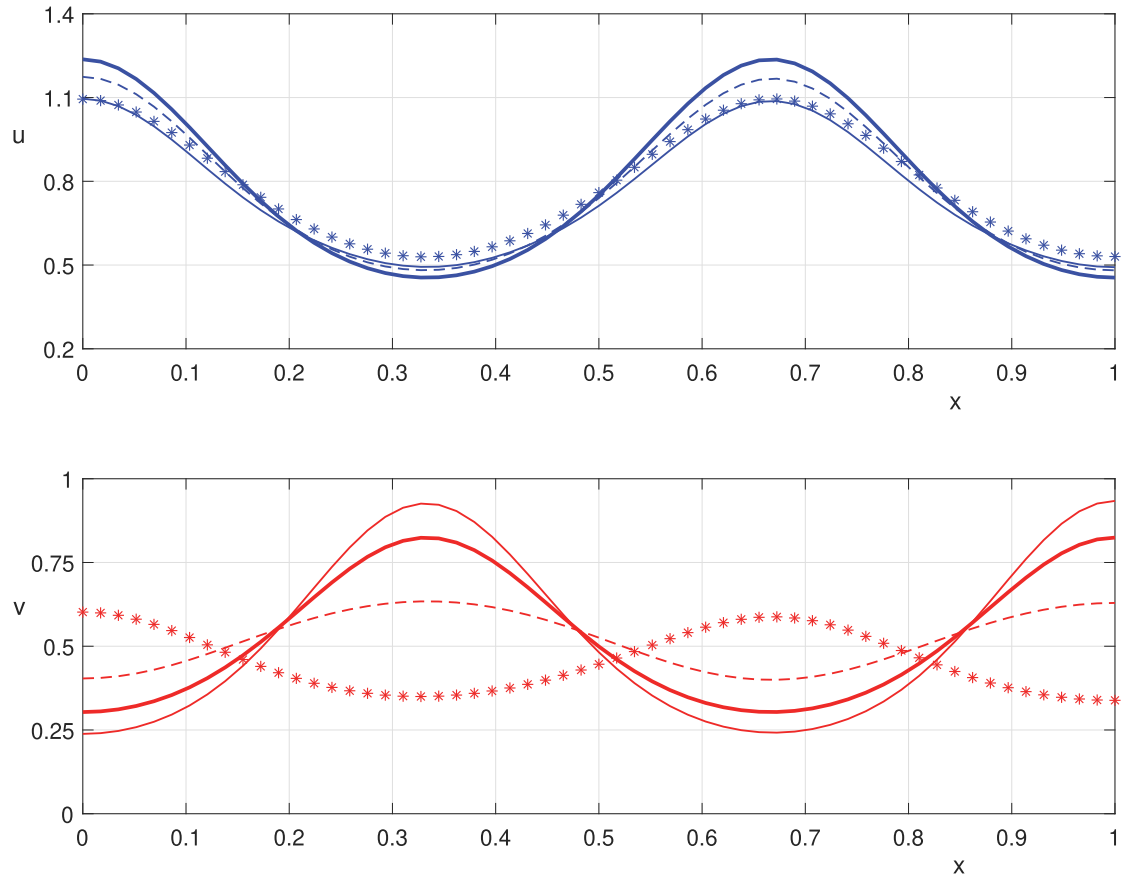


Рис. 4. Эволюционная стратегия при  $\nu = -1$  (толстая кривая,  $k_i = \alpha_i = 0$ ), жертва  $u$  (верх), хищник  $v$  (низ) на одномерном ареале,  $n = 0$ ,  $m = 2$ . Финальные распределения при  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{12} = 1$ ,  $\beta_{22} = 0$  (сплошная тонкая),  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{22} = 2$ ,  $\beta_{12} = 0$  (пунктир),  $\alpha_2 = 0.01$ ,  $\beta_{22} = 2$ ,  $\beta_{12} = 0$  (звездочки);  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.5$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\beta_{11} = \beta_{21} = 0$ .

FIG. 4. Evolution strategy for  $\nu = -1$  (thick curve,  $k_i = \alpha_i = 0$ ), prey  $u$  (top), predator  $v$  (bottom) on a one-dimensional habitat,  $n = 0$ ,  $m = 2$ . Final distributions for  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{12} = 1$ ,  $\beta_{22} = 0$  (thin solid),  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{22} = 2$ ,  $\beta_{12} = 0$  (dashed),  $\alpha_2 = 0.01$ ,  $\beta_{22} = 2$ ,  $\beta_{12} = 0$  (asterisks);  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.5$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\beta_{11} = \beta_{21} = 0$ .

для стратегии  $\nu = 1$  с нарушением условий (1.11) и (2.7):  $\lambda_2 = 0.95 < 2 = \mu_2$ ,  $k_1 \neq \alpha_1$  (третья строка таб. 2). Видно, что даже при наличии колебаний распределение популяций  $u(x, t)$  и  $v(x, t)$  сохраняют подобие ИСР, с той лишь разницей, что жертва (рис. 6, график слева) сильнее ориентируется на ресурс, а популяция хищника более размазана по ареалу (рис. 6 график справа).

На рис. 7 приведены результаты исследования полной системы (2.1) в зависимости от параметра  $C$  функции трофического взаимодействия. В качестве основной взята стратегия  $\nu = -1$  (сплошные жирные кривые,  $C = 0$ ), а параметр  $C$  принимал значения  $C = 0.45$  (пунктирная кривая) и  $C = 0.6$  (звездочки на рис. 7). Слева изображено стационарное распределение жертвы (синий цвет), а справа — стационарное распределение хищника (красный). Видно, что увеличение параметра  $C$  принципиально не изменяет стратегии, а приводит лишь к убыли популяции хищника и росту популяции жертвы. Дальнейшее увеличение  $C$  вызывает нарушение условия устойчивости (1.11) для двух видов и приводит к решению без хищника.

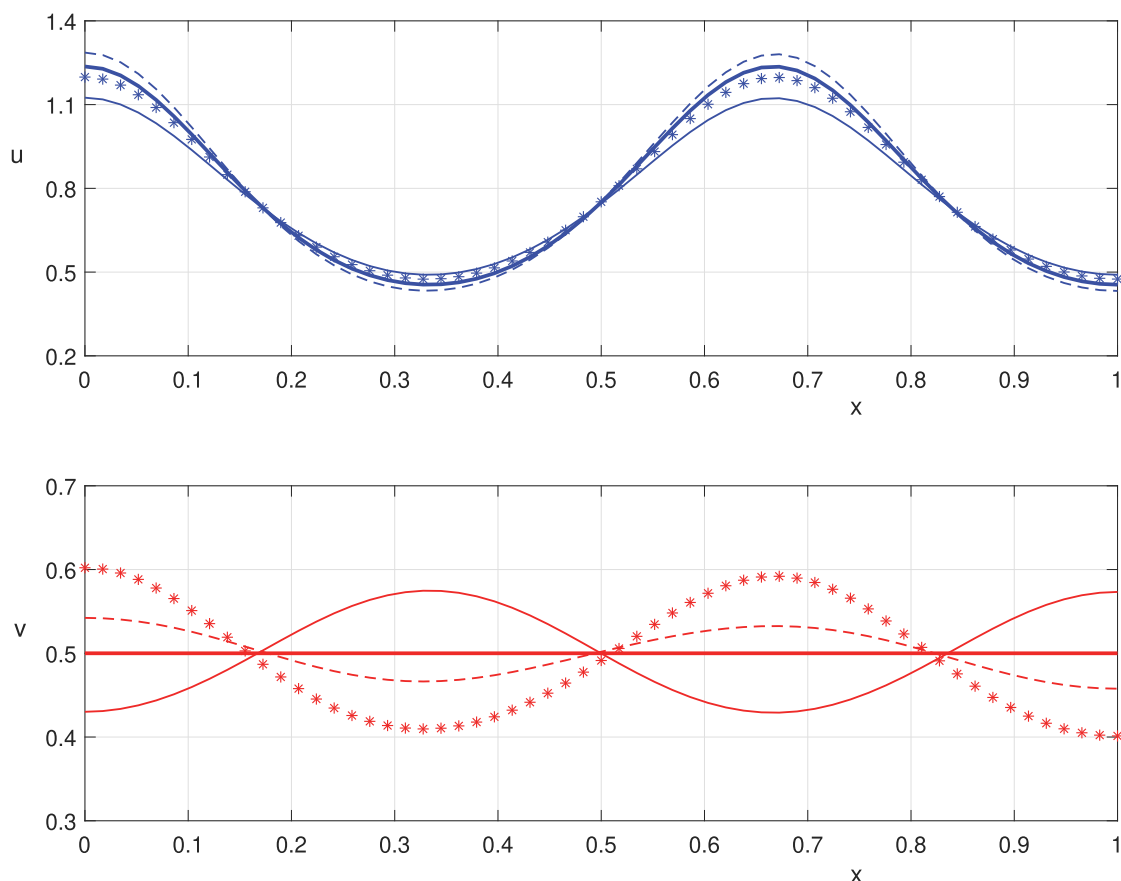


Рис. 5. Эволюционная стратегия при  $\nu = 0$  (толстая кривая,  $k_i = \alpha_i = 0$ ), жертва  $u$  (верх), хищник  $v$  (низ),  $n = 0$ ,  $m = 1$ . Финальные распределения при  $\alpha_2 = 0$ ,  $\beta_{12} = 1$  (сплошная тонкая),  $\alpha_2 = 0$ ,  $\beta_{12} = -0.5$  (пунктир),  $\alpha_2 = 0.005$ ,  $\beta_{12} = 0$  (звездочки);  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.5$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\beta_{11} = \beta_{21} = 0 = \beta_{22} = 0$ .

FIG. 5. Evolutionary strategy for  $\nu = 0$  (thick curve,  $k_i = \alpha_i = 0$ ), prey  $u$  (top), predator  $v$  (bottom),  $n = 0$ ,  $m = 1$ . Final distributions for  $\alpha_2 = 0$ ,  $\beta_{12} = 1$  (thin solid),  $\alpha_2 = 0$ ,  $\beta_{12} = -0.5$  (dashed line),  $\alpha_2 = 0.005$ ,  $\beta_{12} = 0$  (asterisks);  $\mu_1 = \mu_2 = 2$ ,  $C = 0$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.5$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\beta_{11} = \beta_{21} = 0 = \beta_{22} = 0$ .

#### 4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе построена математическая модель взаимодействующих популяций хищника и жертвы, позволяющая описать разнообразные эволюционные стратегии в рамках одной математической модели на основе уравнений диффузии—адвекции—реакции. Большое число параметров системы (2.1)–(2.5) приводит к многообразию эволюционных стратегий, каждая из которых задает правила поведения видов в процессе взаимодействия с окружающей средой (ресурс  $p(x)$ ) и друг с другом. Математически, одна стратегия отличается от другой значениями параметров системы уравнений, что позволяет описать основные биологические процессы: рост жертвы (1.2), хищничество (1.5), локальное взаимодействие (1.1) и направленное движение (2.3), вызванное различными раздражителями (стимулами).

Среди большого многообразия стратегий практическую значимость представляют ЭСС, придерживаясь которых, виды могут стабильно существовать на неоднородном ареале, не боясь вытеснения или полного исчезновения. Безусловно, построение ЭСС на основе модели (2.1) требует знания о реальных значениях всех входящих в нее коэффициентах и функциональных зависимостях. Так, для описания локальной динамики системы «хищник—жертва» (реакция) требуются коэффициенты роста и убыли видов. Чтобы учесть пространственные эффекты, необходимы

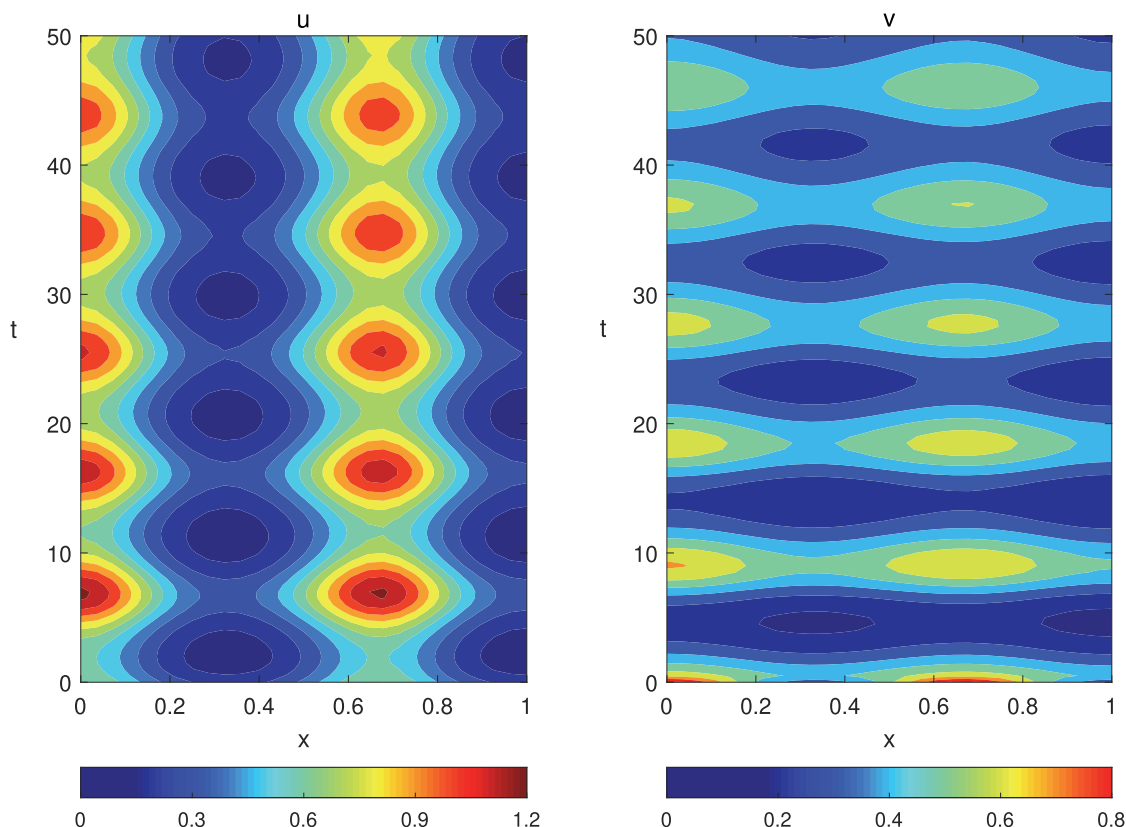


РИС. 6. Динамика жертвы  $u(x, t)$  (слева) и хищника  $v(x, t)$  (справа);  $n = 1$ ,  $m = 1$ .  $\mu_i = 2$ ,  $\lambda_1 = 1.3$ ,  $\lambda_2 = 0.95$ ,  $C = 0$ ,  $k_1 = 0.01$ ,  $k_2 = 0.05$ ,  $\alpha_i = 0.01$ ,  $\beta_{ij} = 0$ ,  $i, j = 1, 2$ .

FIG. 6. Dynamics of prey  $u(x, t)$  (left) and predator  $v(x, t)$  (right);  $n = 1$ ,  $m = 1$ .  $\mu_i = 2$ ,  $\lambda_1 = 1.3$ ,  $\lambda_2 = 0.95$ ,  $C = 0$ ,  $k_1 = 0.01$ ,  $k_2 = 0.05$ ,  $\alpha_i = 0.01$ ,  $\beta_{ij} = 0$ ,  $i, j = 1, 2$ .

функция ресурса, коэффициенты диффузии и таксиса (направленной миграции). В силу неоднородности ареала и сезонности возникает проблема описания соответствующих параметрических зависимостей.

Задача определения коэффициентов и функций, отвечающих конкретным условиям сосуществования видов, является сложной, и для ее решения часть параметров находится из имеющихся простых наблюдений, а для подбора остальных проводится вычислительный эксперимент со значениями из некоторых диапазонов. При этом наблюдаемые в природе распределения наводят на мысль о возможной связи параметров локального взаимодействия и пространственного распределения (коэффициентов диффузии и таксиса). Так, математический анализ задачи об инвазии хищника на неоднородный по ресурсу, занятый другим видом ареал показал, что для корректного описания динамики нужно модифицировать функциональный отклик, введя зависимость от неравномерно распределенного ресурса [4, 12]. Другим примером являются соотношения, связывающие параметры диффузии и направленной миграции, обеспечивающие реализацию идеального свободного распределения [22, 23].

В данной работе предпринята попытка построения популяционной модели, описывающей локальные и пространственные взаимодействия хищника и жертвы на неоднородном ареале, с такими зависимостями между параметрами, которые приводят к нескольким эволюционным ИСР-стратегиям. Используя гипотезу о распределении жертвы пропорционально плотности ресурса, предложены новые функциональные зависимости роста жертвы и трофического взаимодействия, обеспечивающие различные сценарии поведения хищника. Представлены явные формулы, позволяющие рассчитывать стационарные распределения сосуществующих видов и анализировать колебательные процессы.

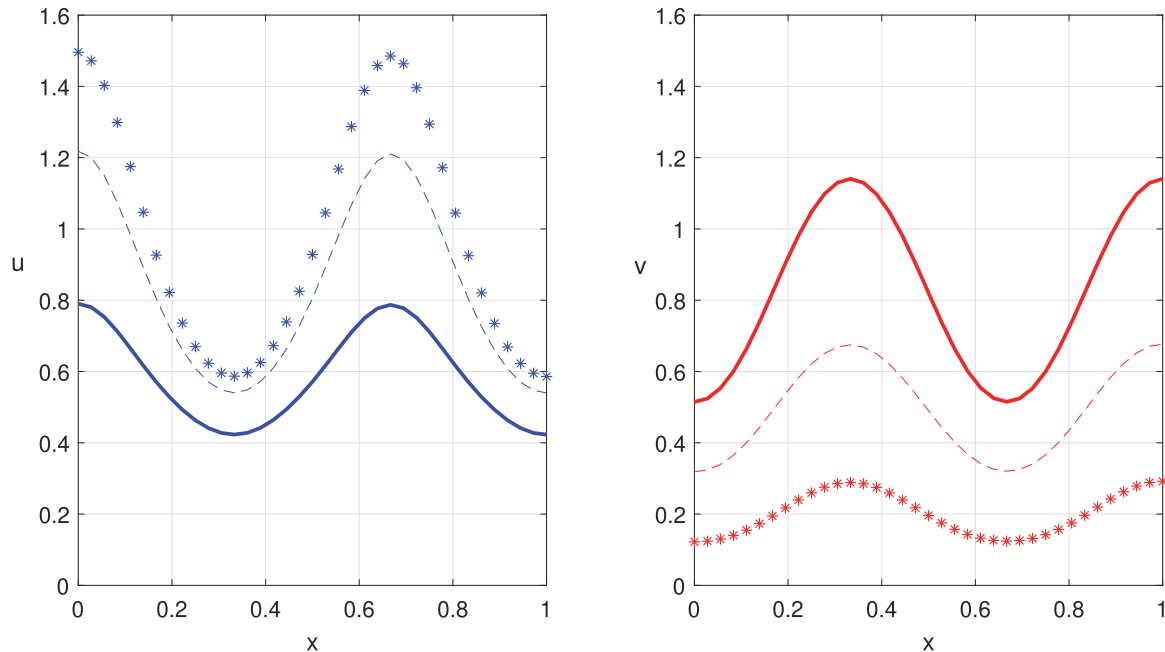


РИС. 7. Зависимость от параметра  $C$  финальных распределений жертвы  $u(x,t)$  (слева) и хищника  $v(x,t)$  (справа):  $C = 0$  (сплошная),  $C = 0.45$  (пунктир),  $C = 0.6$  (звездочки);  $n = 0$ ,  $m = 2$ ,  $\mu_i = 2$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.2$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{ij} = 1$ ,  $i, j = 1, 2$ .

FIG. 7. Final distributions of prey  $u(x,t)$  (left) and predator  $v(x,t)$  (right) as functions of parameter  $C$ :  $C = 0$  (solid),  $C = 0.45$  (dashed),  $C = 0.6$  (asterisks);  $n = 0$ ,  $m = 2$ ,  $\mu_i = 2$ ,  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 1.2$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $\alpha_1 = 0.01$ ,  $\alpha_2 = -0.01$ ,  $\beta_{ij} = 1$ ,  $i, j = 1, 2$ .

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зеленчук П. А., Цибулин В. Г. Идеальное свободное распределение в модели «хищник—жертва» при многофакторном таксисе// Биофизика. — 2021. — 66, № 3. — С. 546–554.
2. Зеленчук П. А., Цибулин В. Г. Математическая модель идеального свободного распределения в системе хищник—жертва// Современ. мат. Фундам. направл. — 2023. — 69, № 2. — С. 237–249.
3. Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г. Схема повышенного порядка точности для моделирования динамики хищника и жертвы на неоднородном ареале// Изв. ВУЗов. Прикл. нелин. динам. — 2023. — 32, № 3. — С. 294–304.
4. Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А. Нелинейная динамика системы хищник—жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов// Изв. ВУЗов. Прикл. нелин. динам. — 2021. — 29, № 5. — С. 751–764.
5. Beyer H. G., Schwefel H. P. Evolution strategies — A comprehensive introduction// Nat. Comput. — 2002. — 1. — С. 3–52.
6. Cantrell R. S., Cosner C. Evolutionary stability of ideal free dispersal under spatial heterogeneity and time periodicity// Math. Biosci. — 2018. — 305. — С. 71–76.
7. Cantrell R. S., Cosner C., DeAngelis D. L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy// J. Biol. Dyn. — 2007. — 1, № 3. — С. 249–271.
8. Chesson P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments// Theor. Popul. Biol. — 2000. — 58, № 3. — С. 211–237.
9. Cosner C. Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal// Discrete Contin. Dyn. Syst. — 2014. — 34, № 5. — С. 1701–745.
10. Courchamp F., Berec L., Gascoigne J. C. Allee effects in ecology and conservation. — New York: Oxford Univ. Press, 2008.
11. Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds// Acta Biotheor. — 1970. — 19. — С. 16–36.
12. Ha T. D., Tsybulin V. G., Zelenchuk P. A. How to model the local interaction in the predator–prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?// Ecol. Complexity. — 2022. — 52. — 101026.

13. *Kacelnik A., Krebs J. R., Bernstein C.* The ideal free distribution and predator-prey populations// Trends Ecol. Evol. — 1992. — 7. — С. 50–55.
14. *Leimar O., McNamara J. M.* Game theory in biology: 50 years and onwards// Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. — 2023. — 378. — 20210509.
15. *Lessells C. M.* Putting resource dynamics into continuous free distribution models// Animal Behav. — 1995. — 49, № 2. — С. 487–494.
16. *Metz J. A. J., Nisbet R. M., Geritz S. A.* How should we define «fitness» for general ecological scenarios?// Trends Ecol. Evol. — 1992. — 7, № 6. — С. 198–202.
17. *Murray J. D.* Mathematical biology. — New York: Springer, 2003.
18. *Schwinning S., Rosenzweig M. L.* Periodic oscillations in an ideal-free predator-prey distribution// OIKOS. — 1990. — 59. — С. 85–91.
19. *Smith M. J., Price G. R.* The logic of animal conflict// Nature. — 1973. — 246. — С. 15–18.
20. *Tyutyunov Yu., Titova L.* From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of Evolving Trophic Functions// Biol. Bull. Rev. — 2020. — 10, № 3. — С. 167–185.
21. *Van Cleve J.* Evolutionarily stable strategy analysis and its links to demography and genetics through invasion fitness// Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. — 2023. — 378. — 20210496.
22. *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system// J. Math. Sci. (N. Y.). — 2024. — 285. — С. 328–338.
23. *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment// Mathematics. — 2024. — 12, № 2. — 275.

П. А. Зеленчук

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: zelenchuk@sfedu.ru

В. Г. Цибулин

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: vgcibulin@sfedu.ru

UDC 519.63

DOI: 10.22363/2413-3639-2025-71-3-370-384

EDN: FCHSSL

## Modeling of evolutionary strategies of interacting populations in a heterogeneous habitat

P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin

*Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia*

**Abstract.** Using a predator–prey model in a heterogeneous environment, we have created a mathematical model that describes the interaction between populations with different evolutionary strategies. The model is based on partial differential equations and allows for the consideration of multifactor taxis. We propose modified functions of local predator–prey interactions, which provide a variety of evolutionary strategies for the system. Key parameters responsible for the formation of ideal free distribution strategies have been investigated, and conditions for the parameters of diffusion and migration have been given under which ideal free distribution-like strategies can be implemented. Results from computational experiments demonstrating stationary and oscillating modes have been presented.

**Keywords:** evolutionary strategy, ideal free distribution, reaction–diffusion–advection equations, predator–prey system.

**Conflict-of-interest.** The authors declare no conflicts of interest.

**Acknowledgments and funding.** The authors express their gratitude to all participants of the N. D. Kopachevskii Crimean Autumn Mathematical School-Symposium (KROMSH-2024) for their interest in this work and helpful discussions. This work was carried out at Southern Federal University and supported by the Russian Science Foundation (RSF), grant No. 25-21-00419.

**For citation:** P. A. Zelenchuk, V. G. Tsybulin, “Modeling of evolutionary strategies of interacting populations in a heterogeneous habitat,” *Sovrem. Mat. Fundam. Napravl.*, 2025, vol. **71**, No. 3, 370–384. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2025-71-3-370-384>

## REFERENCES

1. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Ideal’noe svobodnoe raspredelenie v modeli «khishchnik—zhertva» pri mnogofaktornom taksise” [Ideal free distribution in the predator–prey model with multivariate taxis], *Biofizika* [Biophysics], 2021, **66**, No. 3, 546–554 (in Russian).
2. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Matematicheskaya model’ ideal’nogo svobodnogo raspredeleniya v sisteme khishchnik—zhertva” [Mathematical model of ideal free distribution in a predator–prey system], *Sovrem. mat. Fundam. napravl.* [Contemp. Math. Fundam. Directions], 2023, **69**, No. 2, 237–249 (in Russian).
3. B. Kh. Nguen and V. G. Tsybulin, “Skhema povyshennogo poryadka tochnosti dlya modelirovaniya dinamiki khishchnika i zhertvy na neodnorodnom areale” [A scheme of high order of accuracy for modeling predator–prey dynamics in a heterogeneous habitat], *Izv. VUZov. Prikl. neline. dinam.* [Bull. Higher Edu. Inst. Ser. Appl. Nonlinear Dyn.], 2023, **32**, No. 3, 294–304 (in Russian).
4. V. G. Tsybulin, T. D. Ha, and P. A. Zelenchuk, “Nelineynaya dinamika sistemy khishchnik—zhertva na neodnorodnom areale i stsenarii lokal’nogo vzaimodeystviya vidov” [Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interactions of species], *Izv. VUZov. Prikl. neline. dinam.* [Bull. Higher Edu. Inst. Ser. Appl. Nonlinear Dyn.], 2021, **29**, No. 5, 751–764 (in Russian).



5. H. G. Beyer and H. P. Schwefel, “Evolution strategies — A comprehensive introduction,” *Nat. Comput.*, 2002, **1**, 3–52.
6. R. S. Cantrell and C. Cosner, “Evolutionary stability of ideal free dispersal under spatial heterogeneity and time periodicity,” *Math. Biosci.*, 2018, **305**, 71–76.
7. R. S. Cantrell, C. Cosner, D. L. DeAngelis, and V. Padron, “The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy,” *J. Biol. Dyn.*, 2007, **1**, No. 3, 249–271.
8. P. Chesson, “General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments,” *Theor. Popul. Biol.*, 2000, **58**, No. 3, 211–237.
9. C. Cosner, “Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal,” *Discrete Contin. Dyn. Syst.*, 2014, **34**, No. 5, 1701–745.
10. F. Courchamp, L. Berec, and J. C. Gascoigne, *Allee effects in ecology and conservation*, Oxford Univ. Press, New York, 2008.
11. S. D. Fretwell and H. L. Lucas, “On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds,” *Acta Biotheor.*, 1970, **19**, 16–36.
12. T. D. Ha, V. G. Tsybulin, and P. A. Zelenchuk, “How to model the local interaction in the predator–prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?,” *Ecol. Complexity*, 2022, **52**, 101026.
13. A. Kacelnik, J. R. Krebs, and C. Bernstein, “The ideal free distribution and predator-prey populations,” *Trends Ecol. Evol.*, 1992, **7**, 50–55.
14. O. Leimar and J. M. McNamara, “Game theory in biology: 50 years and onwards,” *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.*, 2023, **378**, 20210509.
15. C. M. Lessells, “Putting resource dynamics into continuous free distribution models,” *Animal Behav.*, 1995, **49**, No. 2, 487–494.
16. J. A. J. Metz, R. M. Nisbet, and S. A. Geritz, “How should we define «fitness» for general ecological scenarios?,” *Trends Ecol. Evol.*, 1992, **7**, No. 6, 198–202.
17. J. D. Murray, *Mathematical biology*, Springer, New York, 2003.
18. S. Schwinning and M. L. Rosenzweig, “Periodic oscillations in an ideal-free predator-prey distribution,” *OIKOS*, 1990, **59**, 85–91.
19. M. J. Smith and G. R. Price, “The logic of animal conflict,” *Nature*, 1973, **246**, 15–18.
20. Yu. Tyutyunov and L. Titova, “From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of Evolving Trophic Functions,” *Biol. Bull. Rev.*, 2020, **10**, No. 3, 167–185.
21. J. Van Cleve, “Evolutionarily stable strategy analysis and its links to demography and genetics through invasion fitness,” *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.*, 2023, **378**, 20210496.
22. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system,” *J. Math. Sci. (N. Y.)*, 2024, **285**, 328–338.
23. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment,” *Mathematics*, 2024, **12**, No. 2, 275.

P. A. Zelenchuk

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

E-mail: [zelenchuk@sfedu.ru](mailto:zelenchuk@sfedu.ru)

V. G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

E-mail: [vgcibulin@sfedu.ru](mailto:vgcibulin@sfedu.ru)