

УДК: 519.8

Косимметричный подход к анализу формирования пространственных популяционных структур с учетом таксиса

Л. Е. Алпеева^а, В. Г. Цибулин^б

Южный федеральный университет,
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, д. 8а

E-mail: ^а alplyubov@gmail.com, ^б vtsybulin04@gmail.com

*Получено 02.05.2016, после доработки — 29.07.2016.
Принято к публикации 29.07.2016.*

Рассматривается математическая модель, описывающая конкуренцию за неоднородный ресурс двух близкородственных видов на одномерном ареале. Распространение популяций определяется диффузией и направленной миграцией, а рост подчиняется логистическому закону. Исследуются решения соответствующей начально-краевой задачи для нелинейных уравнений параболического типа с переменными коэффициентами (функция ресурса, параметры роста, диффузии и миграции). Для анализа формирования популяционных структур применяется подход на основе теории косимметричных динамических систем В. И. Юдовича. Аналитически получены условия на параметры системы, при выполнении которых у системы имеется нетривиальная косимметрия. В численном эксперименте подтверждено возникновение непрерывного семейства стационарных решений при выполнении условий существования косимметрии. Расчетная схема основана на конечно-разностной дискретизации по пространственной переменной с использованием интегро-интерполяционного метода и интегрировании по времени методом Рунге–Кутты. Далее численно исследовано влияние параметров диффузии и миграции на пространственно-временные сценарии развития популяций. В окрестности многообразия, соответствующего косимметрии задачи, рассчитаны нейтральные кривые диффузионных параметров, отвечающих границам устойчивости решений с одной популяцией. Для ряда значений параметров миграции и функций ресурса с одним и двумя максимумами построены карты областей параметров, которые соответствуют различным сценариям сосуществования и вытеснения видов. В частности, найдены области параметров, при которых выживание того или иного вида определяется условиями начального размещения. Отмечено, что реализуемая при этом динамика может быть нетривиальна: после начального снижения плотностей обоих видов наблюдается последующий рост одной популяции и убывание другой. Проведенный анализ показал, что области диффузионных параметров, отвечающих различным сценариям формирования популяционных структур, группируются вблизи линий, соответствующих косимметрии рассматриваемой математической модели. Полученные карты позволяют объяснить медленную динамику системы близостью к косимметричному случаю и дать трактовку эффекта выживания популяции за счет изменения диффузионной мобильности при исчерпании ресурса.

Ключевые слова: популяционная динамика, нелинейные параболические уравнения, косимметрия, сосуществование видов, метод конечных разностей

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-01-00470. Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания.

UDC: 519.8

The cosymmetric approach to the analysis of spatial structure of populations with amount of taxis

L. E. Alpeeva^a, V. G. Tsybulin^b

Southern Federal University,
8a Milchakova st., Rostov-on-Don, 344090, Russia

E-mail: ^a alplyubov@gmail.com, ^b vtsybulin04@gmail.com

Received 02.05.2016, after completion – 29.07.2016.

Accepted for publication 29.07.2016.

We consider a mathematical model describing the competition for a heterogeneous resource of two populations on a one-dimensional area. Distribution of populations is governed by diffusion and directed migration, species growth obeys to the logistic law. We study the corresponding problem of nonlinear parabolic equations with variable coefficients (function of a resource, parameters of growth, diffusion and migration). Approach on the theory the cosymmetric dynamic systems of V. Yudovich is applied to the analysis of population patterns. Conditions on parameters for which the problem under investigation has nontrivial cosymmetry are analytically derived. Numerical experiment is used to find an emergence of continuous family of steady states when cosymmetry takes place. The numerical scheme is based on the finite-difference discretization in space using the balance method and integration on time by Runge-Kutta method. Impact of diffusive and migration parameters on scenarios of distribution of populations is studied. In the vicinity of the line, corresponding to cosymmetry, neutral curves for diffusive parameters are calculated. We present the mappings with areas of diffusive parameters which correspond to scenarios of coexistence and extinction of species. For a number of migration parameters and resource functions with one and two maxima the analysis of possible scenarios is carried out. Particularly, we found the areas of parameters for which the survival of each specie is determined by initial conditions. It should be noted that dynamics may be nontrivial: after starting decrease in densities of both species the growth of only one population takes place whenever another specie decreases. The analysis has shown that areas of the diffusive parameters corresponding to various scenarios of population patterns are grouped near the cosymmetry lines. The derived mappings allow to explain, in particular, effect of a survival of population due to increasing of diffusive mobility in case of starvation.

Keywords: dynamics of populations, nonlinear parabolic equations, cosymmetry, coexistence of species, finite difference method

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 4, pp. 661–671 (Russian).

The research was financially supported by RFBR grant No. 14-01-00470. The authors are grateful to the reviewer for constructive criticism.

Введение

Моделирование пространственно-временных процессов в задачах биологии, экологии, медицины в настоящее время в значительной мере основано на решении нелинейных задач методами вычислительного эксперимента [Мюррей, 2011; Ризниченко, 2003; Cosner, Cantrell, 2003; Брацун, Захаров, Письмен, 2014; Колобов, Кузнецов, 2015]. В условиях большого числа параметров, характеризующих рассматриваемые проблемы, важным представляется выделение подклассов задач, исследование которых позволяет структурировать пространство параметров и рассматривать общие проблемы как возмущения ряда более простых задач. В первую очередь здесь используются идеи симметрии, а также новый подход, основанный на теории косимметрии [Юдович, 1991]. Существование у системы нетривиальной косимметрии приводит к формированию семейства решений, а в случае нарушения косимметрии происходит распад семейства, сопровождаемый возникновением нескольких режимов или медленной динамикой [Юдович, 2004]. В [Будянский, Цибулин, 2011; Будянский, Цибулин, 2015] с применением теории косимметрии исследованы сценарии формирования структур конкурирующих популяций для модели с учетом таксиса и неоднородной функции ресурса. Близкая задача для системы двух популяций, но при дополнительных ограничениях на параметры, была рассмотрена в [Lam, Lou, 2014].

В настоящей работе моделируется распределение популяций по ареалу в случае параметров, зависящих от пространственной переменной. Целью работы является качественный анализ влияния параметров диффузии и миграции и начальных распределений на формирование распределения видов. Аналитически находятся условия на параметры, при которых задача имеет косимметрию и возможно возникновение семейства стационарных решений. Проводится вычисление нейтральных кривых, отвечающих границам устойчивости распределений с одной популяцией. Строятся карты режимов на плоскости параметров диффузии, демонстрирующие зависимость формирования популяционных структур от изменения параметров.

Модель с направленной миграцией

Динамика системы популяций $u(x, t)$ и $v(x, t)$ описывается на основе модели [Будянский, Цибулин, 2015] с учетом зависимости коэффициентов от координаты на ареале $[0, a]$ (далее $a = 1$):

$$\dot{u} = -q^1 + \eta^1(x)u \left(1 - \frac{u+v}{p(x)}\right) \equiv f^1, \quad (1)$$

$$\dot{v} = -q^2 + \eta^2(x)v \left(1 - \frac{u+v}{p(x)}\right) \equiv f^2, \quad (2)$$

$$q^1 = -k^1(x)u' + \alpha^1(x)up'(x), \quad (3)$$

$$q^2 = -k^2(x)v' + \alpha^2(x)vp'(x). \quad (4)$$

Здесь точка означает дифференцирование по времени, а штрих — производную по пространственной переменной. В выражениях для потоков популяций q^1, q^2 диффузионные коэффициенты $k^1(x), k^2(x)$ и параметры миграции $\alpha^1(x), \alpha^2(x)$ являются функциями пространственной переменной x . Считается, что параметры роста $\eta^1(x), \eta^2(x)$ пропорциональны функции ресурса $p(x)$: $\eta^s(x) = \mu^s p(x)$, $s = 1, 2$.

Система (1)–(4) дополняется краевыми и начальными условиями:

$$u(0, t) = u(a, t) = 0, \quad v(0, t) = v(a, t) = 0, \quad (5)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad v(x, 0) = v_0(x). \quad (6)$$

Далее проводится исследование стационарных решений, отвечающих выживанию одной из популяций, а также сосуществованию видов. При анализе устойчивости стационарных решений системы (1)–(6) применяется метод линейного приближения, для этого вводится возмущение решения $\{\xi(x, t), \zeta(x, t)\}^T$:

$$u(x, t) = u_*(x) + \xi(x, t), \quad v(x, t) = v_*(x) + \zeta(x, t). \quad (7)$$

В случае стационарного решения $\{u_*(x), 0\}$ значение $u_*(x)$ находится из задачи

$$0 = [k^1 u_*' - \alpha^1 u_* p']' + \eta^1 u_* \left(1 - \frac{u_*}{p}\right), \quad u_*(0) = u_*(a) = 0. \quad (8)$$

Устойчивость этого решения относительно возмущений (7) определяется спектральной задачей с нулевыми краевыми условиями для возмущения $\xi(x, t), \zeta(x, t)$:

$$\sigma \xi = [k^1 \xi' - \alpha^1 \xi p']' + \eta^1 \xi \left(1 - \frac{2u_*}{p}\right) - \eta^1 \zeta \frac{u_*}{p}, \quad (9)$$

$$\sigma \zeta = [k^2 \zeta' - \alpha^2 \zeta p']' + \eta^2 \zeta \left(1 - \frac{u_*}{p}\right). \quad (10)$$

При фиксированном k^1 из (8) находится $u_*(x)$ и, с учетом решения (9)–(10), определяется k^2 , при котором $\sigma = 0$. Таким образом рассчитывается нейтральная кривая на плоскости диффузионных параметров, отвечающая границе устойчивости решения $\{u_*(x), 0\}$.

Аналогично строится нейтральная кривая, отвечающая границе устойчивости $\{0, v_*(x)\}$.

Косимметрия системы

Рассматриваемая модель (1)–(6) при дополнительных условиях на параметры относится к классу косимметричных динамических систем, для которых характерно возникновение непрерывных семейств стационарных состояний. Косимметрия L — это нетривиальный оператор, ортогональный векторному полю F в каждой точке фазового пространства: $(F, L) = 0$ [Юдович, 1991].

В [Будянский, Цибулин, 2015] для системы конкурирующих популяций установлены условия для постоянных коэффициентов диффузии, миграции и роста, при которых система является косимметричной. В данной работе результаты [Будянский, Цибулин, 2015] распространяются на случай переменных параметров $k^i(x), \alpha^i(x), \eta^i(x)$ ($i = 1, 2$).

При выполнении условий

$$\frac{k^1(x)}{k^2(x)} = \frac{\alpha^1(x)}{\alpha^2(x)} = \frac{\eta^1(x)}{\eta^2(x)} = \gamma \quad (11)$$

косимметрией системы (1)–(6) является вектор

$$L = e^{-\frac{\alpha^1 p}{k^1}} (v, -\gamma u)^T. \quad (12)$$

Это проверяется непосредственно по определению [Юдович, 1991]. Косимметрия (12) ортогональна векторному полю задачи (1)–(5) при любых функциях $u(x, t), v(x, t)$:

$$I = \int_0^a (f^1 L^1 + f^2 L^2) dx = 0. \quad (13)$$

В результате интегрирования (13) по частям и учета граничных условий выражение для I можно представить в виде суммы четырех интегралов:

$$I_1 = \int_0^a e^{-\frac{\alpha^1 p}{k^1}} v' u' (k^2 \gamma - k^1) dx, \quad I_2 = -\frac{\alpha^1}{k^1} \int_0^a e^{-\frac{\alpha^1 p}{k^1}} uv (\alpha^1 - \alpha^2 \gamma) p'^2 dx,$$

$$I_3 = \int_0^a e^{-\frac{\alpha^1 p}{k^1}} v' u \left(\alpha^1 - k^2 \gamma \frac{\alpha^1}{k^1} \right) p' dx, \quad I_4 = \int_0^a e^{-\frac{\alpha^1 p}{k^1}} u' v (\alpha^1 - \alpha^2 \gamma) p' dx.$$

При выполнении условий (11) получается, что все $I_k = 0$ ($k = \overline{1, 4}$), и система (1)–(6) относится к классу косимметрических задач.

Численный метод

Для численного решения системы используется метод конечных разностей. Вводится сетка: $x_j = jh$, $j = 0, 1, \dots, n + 1$, $h = \frac{a}{n+1}$. Плотности u и v вычисляются в узлах x_j , $j = 1, \dots, n$, потоки — в смещенных на полшага узлах $x_{j+\frac{1}{2}} = \frac{1}{2}(x_j + x_{j+1})$, $j = 0, \dots, n$. В результате получается система обыкновенных дифференциальных уравнений на трехточечном шаблоне относительно плотностей популяций в узлах $u_j(t)$, $v_j(t)$:

$$\dot{u}_j = -\frac{1}{h} \left(q_{j+\frac{1}{2}}^1 - q_{j-\frac{1}{2}}^1 \right) + \eta_j^1 u_j \left(1 - \frac{u_j + v_j}{p_j} \right), \tag{14}$$

$$\dot{v}_j = -\frac{1}{h} \left(q_{j+\frac{1}{2}}^2 - q_{j-\frac{1}{2}}^2 \right) + \eta_j^2 v_j \left(1 - \frac{u_j + v_j}{p_j} \right), \tag{15}$$

$$q_{j+\frac{1}{2}}^1 = -k_{j+\frac{1}{2}}^1 \frac{u_{j+1} - u_j}{h} + \alpha_{j+\frac{1}{2}}^1 \frac{u_{j+1} + u_j}{2h} (p_{j+1} - p_j), \tag{16}$$

$$q_{j+\frac{1}{2}}^2 = -k_{j+\frac{1}{2}}^2 \frac{v_{j+1} - v_j}{h} + \alpha_{j+\frac{1}{2}}^2 \frac{v_{j+1} + v_j}{2h} (p_{j+1} - p_j). \tag{17}$$

Здесь $\eta_j^s = \eta^s(x_j)$, $k_{j+\frac{1}{2}}^s = k^s(x_{j+\frac{1}{2}})$, $\alpha_{j+\frac{1}{2}}^s = \alpha^s(x_{j+\frac{1}{2}})$, $p_j = p(x_j)$.

Система дополняется дискретными аналогами краевых условий:

$$u_0 = u_{n+1} = 0, \quad v_0 = v_{n+1} = 0. \tag{18}$$

Интегрирование по времени системы обыкновенных дифференциальных уравнений (14)–(17) проводится методом Рунге–Кутты четвертого порядка.

Для анализа возможных сценариев развития популяций строятся нейтральные кривые для системы разностных уравнений. Устойчивость решения $\{u_*(x), 0\}$ из (8) анализируется для разностных аналогов уравнений (9), (10), получаемых аналогично (14)–(18):

$$\sigma \xi_j = -\frac{1}{h} \left(\tilde{q}_{j+\frac{1}{2}}^1 - \tilde{q}_{j-\frac{1}{2}}^1 \right) + \eta_j^1 \xi_j \left(1 - \frac{2u_{*j}}{p_j} \right) - \eta_j^1 \zeta_j \frac{u_{*j}}{p_j},$$

$$\sigma \zeta_j = -\frac{1}{h} \left(\tilde{q}_{j+\frac{1}{2}}^2 - \tilde{q}_{j-\frac{1}{2}}^2 \right) + \eta_j^2 \zeta_j \left(1 - \frac{u_{*j}}{p_j} \right).$$

Здесь $\tilde{q}_{j+\frac{1}{2}}^1$, $\tilde{q}_{j+\frac{1}{2}}^2$ вычисляются по формулам (16)–(17) заменой u_j , v_j на ξ_j , ζ_j . Далее проводится вычисление спектра устойчивости для решения $\{u_*, 0\}$ и строится нейтральная кривая.

Результаты

Для анализа распределения популяций на неоднородном ареале были проведены эксперименты при параметрах миграции и роста, удовлетворяющих соотношениям $\alpha^1/\alpha^2 = \eta^1/\eta^2 = \gamma$, $\gamma = 3/4$. Исследовалось влияние параметров диффузии k^1, k^2 на реализующиеся сценарии.

При $k^1/k^2 = \gamma$ параметры задачи отвечают соотношению косимметрии (11), и получается семейство равновесий. В этом случае в зависимости от начальных распределений могут быть получены различные конфигурации сосуществования популяций. На рис. 1 сплошными линиями 1 и 2 представлены распределения плотностей популяций u и v для трех функций ресурса $p(x)$ (кривые под номером 3):

$$p_1(x) = \frac{3\pi}{10} \sin \frac{\pi x}{a}, \quad p_2(x) = \sin \frac{\pi x}{a} + \frac{\pi}{10} \sin \frac{3\pi x}{a}, \quad p_3(x) = \sin \frac{\pi x}{a} + 0.3 \sin \frac{3\pi x}{a} \sin \frac{2\pi x}{a}.$$

Эксперимент проводился при одинаковых начальных распределениях популяций:

$$u_0(x) = 0.1 \sin \frac{\pi x}{a}, \quad v_0(x) = 0.4 \sin \frac{\pi x}{a}. \quad (19)$$

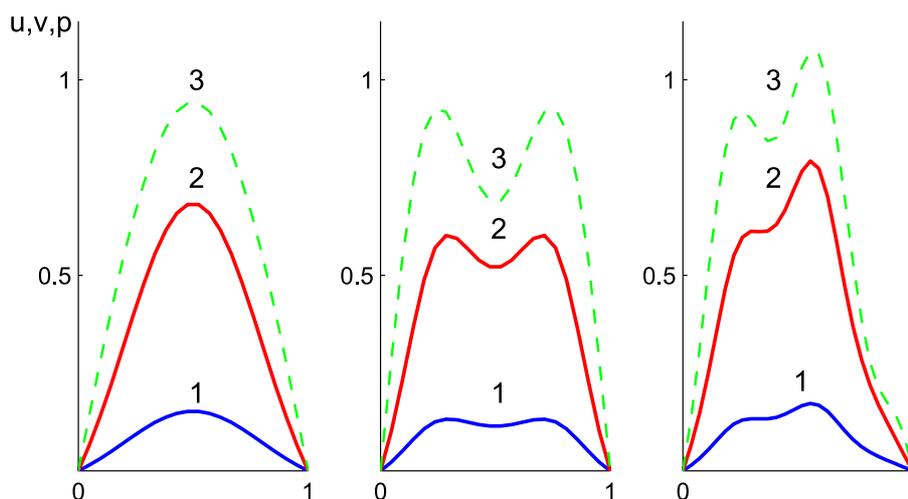


Рис. 1. Распределения плотностей популяций $u(x, T)$ (1), $v(x, T)$ (2) для различных функций ресурса (кривые 3): p_1 (слева), p_2 (посередине), p_3 (справа). $k^1 = 0.3$, $\eta^1(x) = 15p_i$, $\alpha^1 = 0.15$

При нарушении условия косимметрии (11) семейство стационарных решений разрушается и реализуется один из трех сценариев: выживание u , выживание v или сосуществование u и v . Были построены нейтральные кривые, отвечающие потере устойчивости решений с одной популяцией при следующих соотношениях на параметры системы: $\eta^1/\eta^2 = \alpha^1/\alpha^2 = 3/4$. На рис. 2 приведены нейтральные кривые, отвечающие границе устойчивости сценария выживания популяции u (кривая 1) и популяции v (кривая 2). Символами U и V обозначены области выживания одной из популяций u и v соответственно. Область значений параметров диффузии, при которых реализуется сосуществование видов, отмечена символом C . Точка пересечения нейтральных кривых и прямой (3), отвечающей случаю косимметрии, обозначена символом K_* . Видно, что область диффузионных параметров, при которых реализуется сценарий сосуществования, невелика по сравнению с областями, отвечающими выживанию одной из популяций.

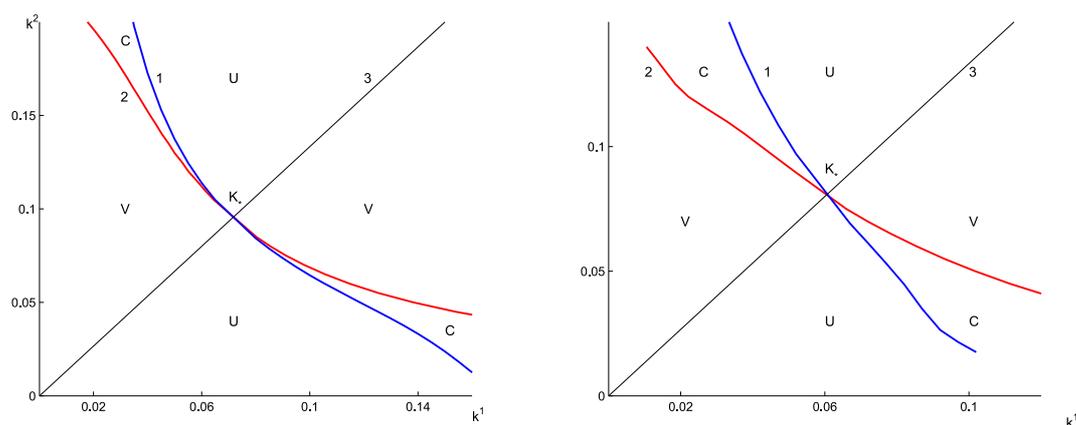


Рис. 2. Карта диффузионных параметров k^1 и k^2 . 1 и 2 — нейтральные кривые для решений $\{u = 0, v \neq 0\}$ и $\{u \neq 0, v = 0\}$, прямая (3) отвечает случаю косимметрии. Символом $U(V)$ помечена область выживания популяции $u(v)$, C — сосуществование популяций u и v . $\alpha^1 = 0.3$, функция ресурса $p_1(x)$ (слева) и $p_2(x)$ (справа), $\eta^1 = 3.0$ $p_i(x)$, $i = 1, 2$

Для рассматриваемых значений параметров карты диффузионных параметров незначительно меняются в зависимости от вида использованных функций ресурса (с одним и двумя максимумами).

Формирование зоны сосуществования зависит от значений параметров таксиса. На рис. 3 приведены результаты исследования распределения популяций при двух различных значениях α^1 . Параметр α^2 выбирался так, чтобы выполнялось соотношение косимметрии (11). С ростом α^1 точка пересечения нейтральных кривых $K_* = (k_*^1, k_*^2)$, отвечающих смене характера реализовавшегося сценария, отдаляется от центра координат. В таблице 1 приведены значения параметров диффузии, отвечающих точкам пересечения нейтральных кривых K_* при различных значениях параметров миграции.

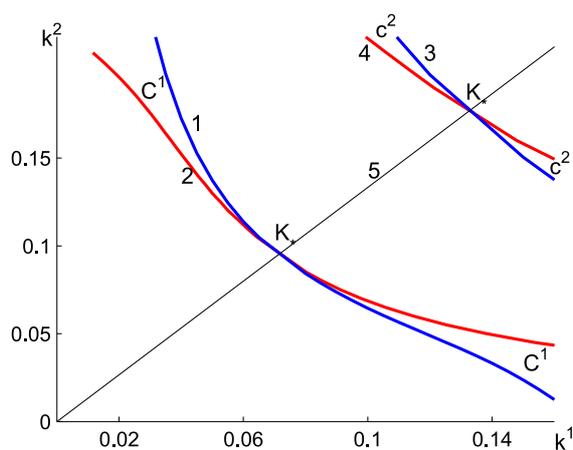


Рис. 3. Карта диффузионных параметров k^1 и k^2 . 1 и 3 — нейтральные кривые для решения $\{u = 0, v \neq 0\}$ (при $\alpha^1 = 0.3$ и $\alpha^1 = 0.6$), 2 и 4 — нейтральные кривые для решения $\{u \neq 0, v = 0\}$ (при $\alpha^1 = 0.3$ и $\alpha^1 = 0.6$), прямая (5) отвечает случаю косимметрии. Символами c^1, c^2 помечены области сосуществования популяций u и v при $\alpha^1 = 0.3$ и 0.6 соответственно. $\eta^1(x) = 3.0$ $p(x)$

Таблица 1. Изменение координат точки пересечения нейтральных кривых k_*^1, k_*^2 в зависимости от значений параметров миграции

α^1	α^2	k_*^1	k_*^2
0.15	0.20	0.0352	0.0470
0.3	0.40	0.0722	0.0963
0.6	0.80	0.1328	0.1770
0.9	0.12	0.1861	0.2482
1.2	1.60	0.2352	0.3136
1.5	2.00	0.2821	0.3761
1.8	2.40	0.3269	0.4359

При значении параметра миграции $\alpha^1 = 0.15$ найдено, что нейтральные кривые имеют дополнительные точки пересечения, помимо точки на прямой, отвечающей косимметрии. На рис. 4 приведен фрагмент карты популяционных сценариев, где имеются области параметров, отвечающих выживанию отдельных популяций, их сосуществованию, и область (отмечена символом b) значений диффузионных параметров, при которых реализация сценария выживания зависит от начальных распределений. Это иллюстрирует рис. 5, где приведены различные сценарии развития популяций с течением времени для двух начальных распределений (рис. 5, слева): $u_0(x) = 1.5 \sin(\pi x)$, $v_0(x) = A \sin(\pi x)$ при $(k^1, k^2) = (0.02; 0.08)$. Для близких начальных распределений при $A = 1.2$ происходит вытеснение популяции v , а при $A = 1.3$ — популяции u .

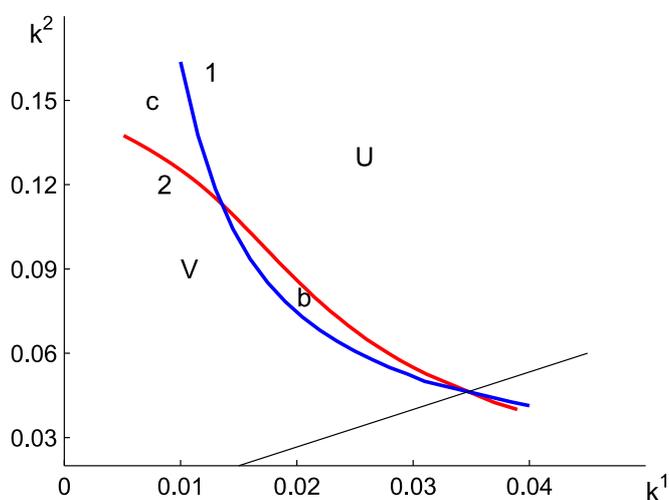


Рис. 4. Карта диффузионных параметров k^1 и k^2 : нейтральная кривая для решения $\{u = 0, v \neq 0\}$ (1), нейтральная кривая для решения $\{u \neq 0, v = 0\}$ (2), прямая отвечает случаю косимметрии. Буквой c помечена область сосуществования популяций u и v , буквой b — область параметров, при которых устойчивы режимы $\{u = 0, v \neq 0\}$ и $\{u \neq 0, v = 0\}$. $\alpha^1 = 0.15$, $\eta^1(x) = 3.0p(x)$

В зависимости от начальных распределений популяций могут реализовываться различные динамические сценарии. На рис. 6 приведены плотности популяций в различные моменты времени при следующих начальных распределениях: $u_0(x) = Ax(1-x)^2$, $v_0(x) = 8x^2(1-x)$. Видно, что вначале обе популяции убывают, но в результате долгого установления при $A = 15$ реализуется распределение с одной популяцией u (рис. 6, сверху), а при $A = 17$ формируется распределение с популяцией v (рис. 6, снизу).

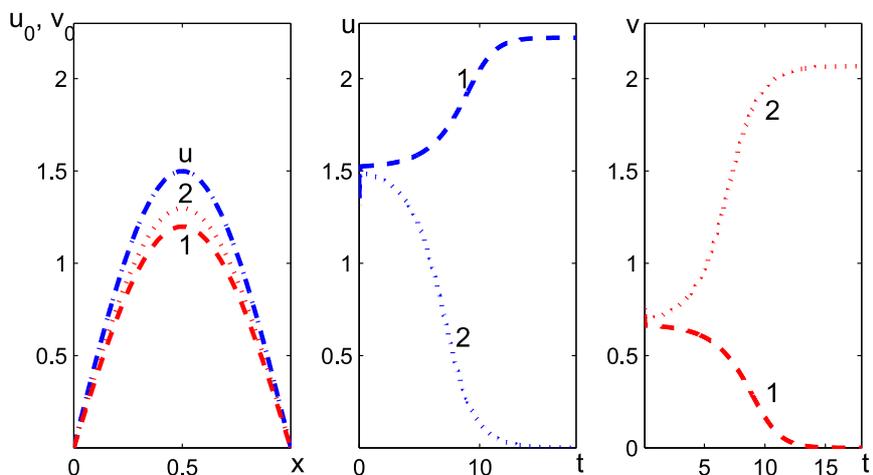


Рис. 5. Различные сценарии развития популяций для близких начальных распределений популяции v и фиксированного распределения u (слева). Графики зависимости от времени $u(a/2, t)$ и $v(a/2, t)$ при $u_1^0/v_1^0 = 1.5/1.2$ (1, штриховая линия), $u_2^0/v_2^0 = 1.5/1.3$ (2, пунктирная линия). $k^1 = 0.02$, $k^2 = 0.08$

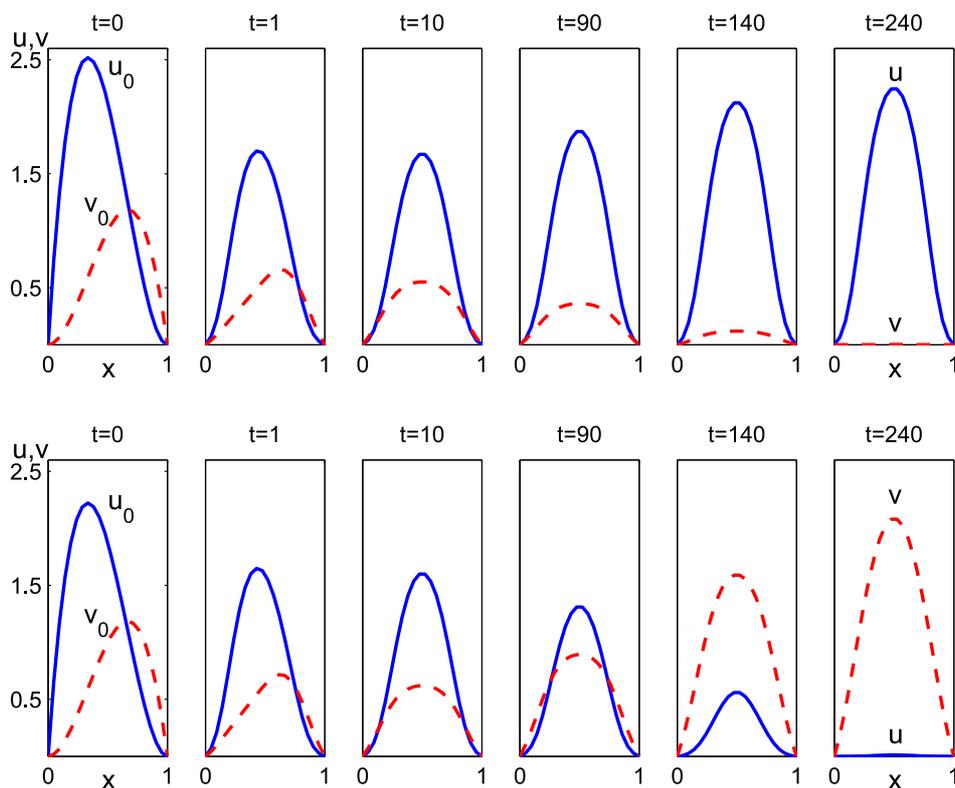


Рис. 6. Динамика изменения плотностей популяций на ареале из различных начальных распределений. Параметры диффузии из области b : $k^1 = 0.02$, $k^2 = 0.08$. $\alpha^1 = 0.15$, $\eta^1(x) = 3.0p(x)$. Случай выживания популяции u (сверху) или v (снизу)

Заключение

В работе представлены результаты аналитического и численного исследования системы уравнений параболического типа, описывающей динамику популяций на неоднородном одномерном ареале. Установлены условия на параметры задачи, при которых в силу косимметрии формируется семейство стационарных решений. На основе метода конечных разностей проведены прямые расчеты процессов формирования популяционных структур и вычислены нейтральные кривые, отвечающие устойчивости сценариев выживания одной популяции. Анализ задачи в окрестности параметрических соотношений, соответствующих косимметрии, позволил описать характерные сценарии диффузионного расселения популяций с учетом направленной миграции. В частности, найдены целые области параметров, при которых возможно сосуществование популяций, эксплуатирующих неоднородный ресурс. Ранее примеры сосуществования двух и трех популяций на однородном ареале при нелинейных коэффициентах диффузии были получены в [Белотелов, Лобанов, 1997]. Рассматриваемая модель (и задача) естественно учитывает не все возможные факторы, влияющие на динамику популяций. Проведенное исследование показывает, что использование косимметрии позволяет структурировать возможные сценарии распределения конкурирующих видов. Построенные карты диффузионных параметров, в частности, объясняют эффект повышения или снижения диффузионной мобильности популяции для ее выживания при истощении ресурса.

Список литературы (References)

- Белотелов Н. В., Лобанов А. И. Популяционные модели с нелинейной диффузией // Математическое моделирование. — 1997. — Т. 9, № 12. — С. 43–56.
Belotelov N. V., Lobanov A. I. Populyatsionnye modeli s nelineynoy diffuziey [Population models with nonlinear diffusion] // *Matematicheskoye modelirovaniye*. — 1997. — Vol. 9, No. 12. — S. 43–56 (in Russian).
- Брацун Д. А., Захаров А. П., Письмен Л. М. Многоуровневое математическое моделирование возникновения и роста опухоли в ткани эпителия // Компьютерные исследования и моделирование. — 2014. — Т. 6, № 4. — С. 585–604.
Bratsun D. A., Zakharov A. P., Pismen L. M. Mnogourovnevoye matematicheskoye modelirovaniye voznichoveniya i rosta opucholi v tcani epiteliya [Multiscale mathematical modeling occurrence and growth of a tumour in an epithelial tissue] // *Computer Research and Modeling*. — 2014. — Vol. 6, No. 4. — S. 585–604 (in Russian).
- Будянский А. В., Цибулин В. Г. Моделирование пространственно-временной миграции близкородственных популяций // Компьютерные исследования и моделирование. — 2011. — Т. 3, № 4. — С. 477–488.
Budyanski A. V., Tsybulin V. G. Modelirovaniye prostranstvenno-vremennoy migratsii blizcorodstvennich populyatsiy [Modeling of spatialtemporal migration for closely related species] // *Computer Research and Modeling*. — 2011. — Vol. 3, No. 4. — S. 477–488 (in Russian).
- Будянский А. В., Цибулин В. Г. Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // Биофизика. — 2015. — Т. 60, № 4. — С. 758–768.
Budyanski A. V., Tsybulin V. G. Impact of Directed Migration on Formation of Spatial Structures of Populations, *Biophysics*, **60** (2015) 622–631.
- Колобов А. В., Кузнецов М. Б. Математическое моделирование роста малоинвазивной опухоли с учетом инактивации ангиогенным препаратом фактора роста эндотелия сосудов // Компьютерные исследования и моделирование. — 2015. — Т. 7, № 2. — С. 361–374.
Kolobov A. V., Kuznetsov M. B. Matematicheskoye modelirovaniye rosta maloinvazivnoy opucholi s ychotom inaktivatsii antiangiogennim preparatom factora rosta endoteliya sosudov [Mathematical modeling of low invasive tumor growth with account of inactivation of vascular endothelial growth factor]

- by antiangiogenic drug] // *Computer Research and Modeling*. — 2015. — Vol. 7, No. 2. — S. 361–374 (in Russian).
- Мюррей Дж.* Математическая биология. Пространственные модели и их приложения в биомедицине. Т. 2. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований; Регулярная и хаотическая динамика, 2011.
- Murray J. D.* *Mathematical Biology II. Spatial models and Biomedical Applications*. Springer-Verlag, 2003.
- Ризниченко Г. Ю.* Математические модели в биофизике и экологии. — Москва–Ижевск, 2003.
- Riznichenko G. Y.* *Matematicheskiye modeli v biophysike i ekologii* [Mathematical models in biophysics and ecology]. — Moskva–Izhevsk, 2003 (in Russian).
- Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки*. — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.
- Yudovich V. I.* *Cosymmetry, degeneracy of the solutions of operator equations and the onset of filtrational convection* // *Math. Notes*. — 49. — 1991. — S. 540–545.
- Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию: Доклад РАН. — 2004. — Т. 398, № 1. — С. 57–61.
- Yudovich V. I.* *Bifurcations under perturbations violating cosymmetry*. *Physics-Doklady*. — 49. — 2004. — S. 522–526.
- Cosner C., Cantrell R.* *Spatial ecology via reaction-diffusion equation*. — М.: John Wiley and Sons Ltd. Chichester., 2003.
- Lam K.-Y., Lou Y.* Evolutionarily Stable and Convergent Stable Strategies in Reaction-Diffusion Models for Conditional Dispersal // *Bull. Math. Biol.* — 2014. — Vol. 76. — С. 261–291.