



На правах рукописи
УДК: 519.6

Алмасри Ахмад

**Мультистабильность и динамические сценарии
в модели жертва-хищник-суперхищник**

1.2.2 – математическое моделирование,
численные методы и комплексы программ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Южный федеральный университет» на кафедре теоретической и компьютерной гидроаэродинамики.

Научный руководитель: доктор физико-математических наук, доцент
Цибулин Вячеслав Георгиевич

Рецензенты: **Тютюнов Юрий Викторович**,
доктор физико-математических наук,
доцент, старший научный сотрудник,
Южный научный центр Российской академии
наук.

Будянский Александр Владимирович,
кандидат физико-математических наук,
Донской государственной технической
университет.

Защита состоится «24» сентября 2026 г. в 16:00 на заседании диссертационного совета ЮФУ801.01.18 на базе Института математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а, ауд. 211.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им. Ю. А. Жданова Южного федерального университета по адресу 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Зорге, 21Ж и на сайте <https://hub.sfedu.ru/diss/show/1355334/>.

Автореферат разослан « » 2026 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета
д. ф.-м. н.



Данилова Н.В.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Моделирование динамики взаимодействующих популяций является важным инструментом в математической экологии и позволяет анализировать механизмы сосуществования видов, устойчивость сообществ и сценарии их эволюции. Особый интерес представляют тритрофические системы типа «жертва–хищник–суперхищник», широко распространённые в природных сообществах и соответствующие структурам внутригильдийного хищничества. Такие системы характеризуются сложным сочетанием конкуренции и хищничества и демонстрируют разнообразие режимов, включая устойчивые равновесия, колебательные процессы и резкие перестройки структуры сообщества.

Традиционные модели, основанные на системах автономных обыкновенных дифференциальных уравнений, часто оказываются недостаточными для описания наблюдаемой в природе динамики, поскольку не учитывают ряд ключевых факторов. К ним относятся временные запаздывания, связанные с жизненными циклами организмов и обработкой пищи, а также пространственная неоднородность среды, приводящая к процессам диффузии и направленной миграции (таксиса). Дополнительную сложность в динамику вносит нелинейность трофических взаимодействий, которая может приводить к возникновению множественных устойчивых состояний при одних и тех же значениях параметров.

В последние годы особое внимание уделяется феномену мультистабильности — сосуществованию альтернативных устойчивых режимов, включая существование континуальных семейств решений. Мультистабильность позволяет объяснить такие экологически значимые явления, как гистерезис, зависимость конечного состояния системы от начальных условий и внезапные переходы между режимами. Для теоретического анализа подобных эффектов перспективным является аппарат теории косимметрии, позволяющий выявлять условия существования непрерывных семейств равновесий и периодических решений, а также исследовать сценарии их разрушения при изменениях параметров.

В связи с этим актуальной является задача исследования тритрофических моделей «жертва–хищник–суперхищник» с позиций теории косимметрии. Анализ механизмов возникновения и разрушения мультистабильности в таких моделях имеет важное значение как для развития теории динамических систем, так и для приложений в математической экологии, связанных с прогнозированием поведения сложных биологических сообществ.

Цель и задачи работы. Целью диссертационной работы является исследование механизмов формирования мультистабильности в тритрофических системах типа «жертва–хищник–суперхищник» на основе теории косимметрии с учётом временных запаздываний, пространственной неоднородности среды и нелинейных трофических взаимодействий.

Для достижения поставленной цели в диссертации решаются следующие основные задачи:

1. Построение и анализ математических моделей тритрофических систем в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений, уравнений с запаздыванием и пространственно-распределённых моделей типа реакция–диффузия–таксис;
2. Вывод аналитических условий на параметры моделей, обеспечивающих наличие косимметрии и существование мультистабильности в виде непрерывных семейств равновесий и периодических режимов;
3. Исследование устойчивости равновесий из косимметричных семейств для ряда моделей тритрофических систем, анализ переходов от стационарных к периодическим решениям;
4. Изучение влияния временных запаздываний, пространственной неоднородности и направленной миграции на устойчивость и разрушение косимметричной структуры решений;
5. Исследование динамических сценариев, включая мультистабильность, длительные переходные процессы и эффекты «памяти системы», с использованием современных вычислительных методов и программных средств.

Области исследований. Работа соответствует следующим пунктам паспорта специальностей:

1. Разработка новых математических методов моделирования объектов и явлений.
2. Разработка, обоснование и тестирование эффективных вычислительных методов с применением современных компьютерных технологий.
3. Реализация эффективных численных методов и алгоритмов в виде комплексов проблемно-ориентированных программ для проведения вычислительного эксперимента.

Методы исследования. На основе теории косимметрии В. И. Юдовича проводится анализ мультистабильности систем автономных дифференциальных уравнений и систем с временными запаздываниями. Для дискретизации уравнений в частных производных применяются интегро–интерполяционный метод и схема смещенных сеток. Получающиеся системы обыкновенных дифференциальных уравнений решаются методом Рунге–Кутты.

Научная новизна

1. Впервые установлено существование сценариев экстремальной мультистабильности для моделей «жертва–хищник–суперхищник» с учётом нелинейных трофических функций, временных запаздываний и пространственной неоднородности среды.
2. Изучена роль суперхищника в формировании континуальных семейств стационарных и периодических решений в тритрофических системах на основе теории косимметрии.
3. Исследовано влияние временных запаздываний на устойчивость семейств стационарных состояний биологических видов, изучено

возникновение периодических решений в результате бифуркации Пуанкаре–Андропова–Хопфа.

4. Обнаружен и проанализирован эффект «памяти» при разрушении ко-симметрии в однородных и пространственно–распределённых моделях, что дает объяснение таким явлениям как гистерезис и зависимость от предыстории.
5. Предложен подход на основе теории косимметрии для моделирования и объяснения экологических эффектов variability сообществ, их устойчивости к изменениям и биоразнообразию.

На защиту выносятся следующие результаты и положения.

В области математического моделирования:

1. Развитие математических моделей тритрофической системы «жертва–хищник–суперхищник», включая системы с двумя запаздываниями и уравнения реакция–диффузия–адвекция с логарифмическим таксом для неоднородной среды.
2. Определение условий на параметры суперхищника, при которых реализуется экстремальная мультистабильность для тритрофических систем в виде непрерывных семейств стационарных состояний.
3. Анализ сценариев разрушения семейств равновесий в моделях жертва–хищник–суперхищник с помощью аппарата косимметрического дефекта и селективной функции.

В области численных методов:

4. Специальный алгоритм вычисления критических значений запаздывания в случае экстремальной мультистабильности тритрофической системы.
5. Реализация метода селективных функций для анализа разрушения семейства стационарных состояний.

В области программного обеспечения:

6. Комплекс программ решения задач, описывающих диффузионные миграционные потоки для моделей хищников и жертв.

Теоретическая и практическая значимость работы. Уточнены математические модели динамики систем хищников и жертв в условиях неоднородности ареала. Полученные результаты могут быть использованы для прогнозирования развития экологических систем. Подходы, развитые в диссертации, могут быть применены для исследования систем дифференциальных уравнений при мультистабильности решений.

Достоверность. В работе применялись математически обоснованные методы теории косимметрии и динамических систем. На основе интегро-интерполяционного метода и схемы смещенных сеток проведена дискретизация рассматриваемых задач.

Апробация работы. Основные результаты работы докладывались на следующих конференциях: XVII – Всероссийская школа «Математическое моделирование и биомеханика в современном университете», пос. Дивноморское (2023); XVII – Международная научная конференция «Порядковый

анализ и смежные вопросы математического моделирования. Теория операторов и дифференциальные уравнения», Владикавказ (2023); XXXI научная конференция «Современные информационные технологии: тенденции и перспективы развития (СИТО)», Ростов-на-Дону (2024); XVIII – Всероссийская школа «Математическое моделирование и биомеханика в современном университете», пос. Дивноморское (2024); XIX Владикавказская молодежная математическая школа, Владикавказ (2024); Probability Techniques in Analysis and Approximation Theory (St. Petersburg Youth Meeting on Probability and Mathematical Physics), St. Petersburg (2024); XX Владикавказская молодежная математическая школа, Владикавказ (2025).

Публикации и личный вклад автора. Основные результаты опубликованы в 11 работах [1] — [11], из них четыре работы в журналах, индексируемых в базе Scopus. Автору принадлежат все аналитические выкладки, численные расчеты и сравнительный анализ результатов численного моделирования. В совместных работах научному руководителю д.ф.-м.н. В. Г. Цибулину принадлежит выбор темы исследований и первоначальная постановка задач [1] — [11]. Обсуждение, интерпретация результатов и написание статей проводились совместно с соавторами [3].

Структура и объем работы. Диссертация содержит введение, три главы, заключение, список литературы. Общий объем диссертации 115 страниц, включая 40 рисунков и 4 таблицы. Список литературы содержит 118 наименований.

Содержание работы

Первая глава посвящена описанию математических моделей динамики трёх трофических уровней «жертва–хищник–суперхищник».

В §1 приведён литературный обзор исследований популяционных моделей на однородных и неоднородных ареалах, а также приведено применение теории косимметрии для анализа мультистабильности. Обоснована актуальность исследования трёхвидовых трофических систем.

В §2 сформулированы основные математические модели, исследуемые в диссертации. Для описания трофического взаимодействия популяций жертвы $u(x,t)$, хищника $v(x,t)$ и суперхищника $w(x,t)$ на неоднородном ареале $x \in [0,a]$ предложена математическая модель на основе уравнений реакции-диффузии-адвекции:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -q'_1 + F_1, & q_1 &= -k_1 u' + \alpha_1 u \varphi'_1, & \varphi_1 &= \ln p \\ \dot{v} &= -q'_2 + F_2, & q_2 &= -k_2 v' + \alpha_2 v \varphi'_2, & \varphi_2 &= \ln(p + \beta_2 u) \\ \dot{w} &= -q'_3 + F_3, & q_3 &= -k_3 w' + \alpha_3 w \varphi'_3, & \varphi_3 &= \ln(p + \beta_3 u) \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь q_i ($i = 1, 2, 3$) – потоки видов, k_i – коэффициенты диффузии, направленная миграция (таксис) определяется функциями φ_i ; α_i , β_i – миграционные коэффициенты, точкой и штрихом соответственно обозначено

дифференцирование по времени t и по пространственной переменной x , $p = p(x)$ – функция ресурса. Компоненты вектора $F = [F_1, F_2, F_3]$ описывают локальное взаимодействие видов

$$F = \left[u \left(1 - \frac{u + v + w}{p} \right), v \left(-\mu_1 + \frac{\eta_1 u - d_1 w}{p} \right), w \left(-\mu_2 + \frac{\eta_2 u + d_2 v}{p} \right) \right]$$

Система (1) дополняется условиями периодичности при $x = 0$ ($x = a$):

$$\begin{aligned} u(0,t) &= u(a,t), & v(0,t) &= v(a,t), & w(0,t) &= w(a,t), \\ q_1(0,t) &= q_1(a,t), & q_2(0,t) &= q_2(a,t), & q_3(0,t) &= q_3(a,t). \end{aligned} \quad (2)$$

Начальные условия задаются для плотностей видов

$$u(x,0) = u^0(x), \quad v(x,0) = v^0(x), \quad w(x,0) = w^0(x). \quad (3)$$

В случае однородного ареала трофическая цепь из жертвы x , хищника y и суперхищника z , может быть записана в виде системы автономных дифференциальных уравнений третьего порядка. Рассмотрены варианты систем для различных законов роста, функциональных откликов (Холлинга, Беддингтона–ДеАнжелиса). На основе модели Колмогорова предложена система, учитывающая влияние численности жертвы на рост хищника и суперхищника (слагаемые с коэффициентами β_1 и β_2):

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x [(\mu_0 + \mu_{00}x)(1 - x) - y - z] \equiv F_1 \\ \dot{y} &= y [-\mu_1 + \eta_1 x + \beta_1 x^2 - d_1 z] \equiv F_2 \\ \dot{z} &= z [-\mu_2 + \eta_2 x + \beta_2 x^2 + d_2 y] \equiv F_3 \end{aligned} \quad (4)$$

Здесь $F = (F_1, F_2, F_3)$ есть вектор правой части, неизвестные формируют вектор $W = (x, y, z)^T$, μ_1 и μ_2 – параметры естественной смертности хищника и суперхищника, μ_0 и μ_{00} – параметры функции рождаемости жертвы. Суперхищник может питаться хищником, это взаимодействие характеризуют коэффициенты d_1 и d_2 , а параметры η_1 и η_2 описывают пищевую ценность жертвы для хищника и суперхищника.

Для анализа временного запаздывания рассматривается система

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(1 - x - y - z), & \frac{dy}{dt} &= -\mu_1 y + \eta_1 x(t - \tau_1) y(t - \tau_1) - d_1 z y \\ \frac{dz}{dt} &= -\mu_2 z + \eta_2 x(t - \tau_1) z(t - \tau_1) + d_2 y(t - \tau_2) z(t - \tau_2). \end{aligned} \quad (5)$$

Первое уравнение описывает логистический рост популяции жертвы с ограничениями, возникающими от саморегуляции и хищничества. Второе и третье уравнения моделируют рост и взаимодействия хищников с учетом двух запаздываний (τ_1 , τ_2).

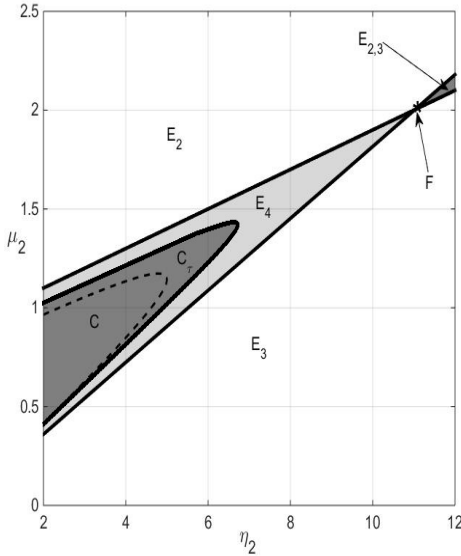


Рис. 1 — Бифуркационная диаграмма на плоскости η_2 и μ_2 . Области E_j ($j = 2,3,4$) соответствуют устойчивым равновесиям E_j , область $E_{2,3}$ — бистабильности (сосуществование устойчивых равновесий E_2 и E_3). Область C — устойчивые предельные циклы ($\tau_1 = \tau_2 = 0$), область C_τ — предельные циклы при запаздывании $\tau_1 = \tau_2 = 0.05$. Точка F соответствует семейству равновесий; $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$.

В §3 проводится анализ стационарных состояний моделей «жертва–хищник–суперхищник» для однородного ареала. Определены изолированные равновесия E_j и их устойчивость, найдены аналитические условия на параметры систем, при которых возникает косимметрия и реализуется мультистабильность в виде непрерывных однопараметрических семейств равновесий. На рис. 1 приведена бифуркационная диаграмма для параметров в случае системы (5). Показано, что семейство обладает переменным спектром. Доказан ряд лемм:

Лемма 1.2. При выполнении условий на параметры:

$$\mu_2 = \left(\frac{\mu_1}{d_1} + \mu_0 \right) d_2, \quad \eta_2 = \left(\frac{\eta_1}{d_1} + \mu_0 - \mu_{00} \right) d_2, \quad \beta_2 = \left(\frac{\beta_1}{d_1} + \mu_{00} \right) d_2 \quad (6)$$

система (4) имеет косимметрию

$$L = \left[yz, -\frac{1}{d_1}xz, \frac{1}{d_2}xy \right]^T \quad (7)$$

и существует семейство равновесий $Q = \{x \in [x_1, x_2], y = y_Q(x), z = z_Q(x)\}$,

$$y_Q(x) = (\mu_0 + \mu_{00}x)(1-x) - z_Q(x), \quad z_Q(x) = \frac{1}{d_1}(\beta_1 x^2 + \eta_1 x - \mu_1) \quad (8)$$

где численность жертв x является параметром (континуальным номером) и границы интервала x_1, x_2 находятся из условий $y_Q(x) = 0$ и $z_Q(x) = 0$.

В §4 исследуется пространственно-распределенная модель тритрофической системы (1)-(3) с логарифмическим законом миграции. Для бездиффузионного приближения получены аналитические условия, при которых

система обладает косимметрией и допускает существование непрерывного семейства устойчивых равновесий. Показано, что на подпространстве, где плотности видов пропорциональны функции ресурса, распределения жертвы, хищника и суперхищника определяются континуальным параметром.

Лемма 1.10. При $\alpha_j = k_j$ ($j = 1, 2, 3$) и выполнении условий на параметры (6) при $\mu_0 = 1$, $\mu_{00} = 0$, $\beta_1 = \beta_2 = 0$, система (1)–(3) имеет косимметрию (7) на подпространстве $u = c_1 p$, $v = c_2 p$, $w = c_3 p$, $c_j \in \mathbb{R}$ ($j = 1, 2, 3$) и существует семейство стационарных решений

$$[u_s(x), v_s(x), w_s(x)] = p(x) [\gamma_1(s), \gamma_2(s), \gamma_3(s)], \quad s \in \left[\frac{\mu_1}{\eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right],$$

$$\gamma_1(s) = s, \quad \gamma_2(s) = 1 - s - \gamma_3(s), \quad \gamma_3(s) = \frac{\eta_1 s - \mu_1}{d_1}. \quad (9)$$

Вторая глава посвящена описанию методов вычислительного эксперимента. В §5 представлен метод конечных разностей для дискретизации задачи (1)–(3). На отрезке $[0, a]$ вводится основная сетка $x_r = rh$, $r = 1, \dots, n$, $h = \frac{a}{n}$, в узлах которой вычисляются плотности видов u_r, v_r, w_r , на смещенной сетке $x_{r+\frac{1}{2}} = rh + \frac{h}{2}$, $r = 1, \dots, n$, рассчитываются потоки $q_{1,r}, q_{2,r}, q_{3,r}$. Определяются операторы разностной производной и вычисления среднего:

$$(dy)_r = \frac{y_{r+\frac{1}{2}} - y_{r-\frac{1}{2}}}{h}, \quad (\delta y)_r = \frac{y_{r+\frac{1}{2}} + y_{r-\frac{1}{2}}}{2}, \quad \Lambda y_r = \frac{y_{r+1} - 2y_r + y_{r-1}}{h^2}$$

а также условия периодичности $y_{n+1} = y_1$, $y_{\frac{1}{2}} = y_{n+\frac{1}{2}}$. Для аппроксимации системы уравнений (1)–(3) по пространственной координате применяется метод баланса и выводится система обыкновенных дифференциальных уравнений для u_r, v_r, w_r ;

$$\dot{u}_r = [-dq_1 + F_1]_r, \quad \dot{v}_r = [-dq_2 + F_2]_r, \quad \dot{w}_r = [-dq_3 + F_2]_r, \quad r = 1, \dots, n \quad (10)$$

Локальные члены и дискретный аналог функции ресурса определяются формулами

$$F_{1,r} = u_r \left(1 - \frac{u_r}{p_r} - \frac{v_r + w_r}{p_r} \right), \quad F_{2,r} = v_r \left(-\mu_1 + \frac{\eta_1 u_r - d_1 w_r}{p_r} \right),$$

$$F_{3,r} = w_r \left(-\mu_2 + \frac{\eta_2 u_r + d_2 v_r}{p_r} \right), \quad p_r = \left[\frac{1}{h} \int_{x_{r-\frac{1}{2}}}^{x_{r+\frac{1}{2}}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}, \quad r = 1, \dots, n. \quad (11)$$

Выражения для потоков даются формулами

$$q_{1,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_1 du + \alpha_1 \delta u \frac{dp + \beta_1 du}{p + \beta_1 u} \right]_{r+\frac{1}{2}}, \quad q_{2,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_2 dv + \alpha_2 \delta v \frac{dp + \beta_2 du}{p + \beta_2 u} \right]_{r+\frac{1}{2}},$$

$$q_{3,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_3 dw + \alpha_3 \delta w \frac{dp + \beta_3 du}{p + \beta_3 u} \right]_{r+\frac{1}{2}}, \quad r = 1, \dots, n \quad (12)$$

Построенная конечномерная модель (10)–(12) дополняется дискретными аналогами условий периодичности: $u_{n+1} = u_1$, $v_{n+1} = v_1$, $w_{n+1} = w_1$, $q_{1,\frac{1}{2}} = q_{1,n+\frac{1}{2}}$, $q_{2,\frac{1}{2}} = q_{2,n+\frac{1}{2}}$, $q_{3,\frac{1}{2}} = q_{2,n+\frac{1}{2}}$, и может быть записана в виде

$$\begin{aligned} \dot{Y} &= \Phi(Y), \quad Y = (u_1, \dots, u_n, v_1, \dots, v_n, w_1, \dots, w_n), \\ Y(0) &= Y_0, \quad Y_0 = (u_1^0, \dots, u_n^0, v_1^0, \dots, v_n^0, w_1^0, \dots, w_n^0). \end{aligned} \quad (13)$$

Численная схема сохраняет косимметрию. Для интегрирования системы (13) по времени использовался метод Рунге–Кутты (функция ode45 в MATLAB). При выполнении условий Леммы 1.10. реализуется семейство стационарных решений, зависящих от x . На рис. 2 приведены два устойчивых стационарных решения в случае неоднородного ареала $p(x) = 1 - 0.1 \cos(2\pi x) + 0.2 \cos(4\pi x)$. Видно, что максимум плотности жертвы больше в том случае, когда по численности суперхищник превосходит хищника.

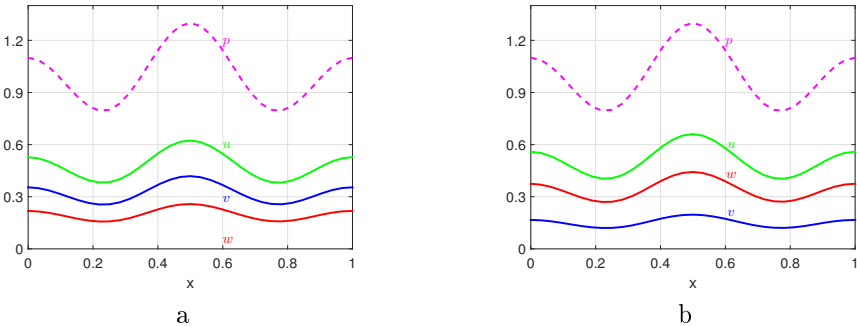


Рис. 2 — Стационарные распределения жертвы $u(x)$ (зеленая кривая), хищника $v(x)$ (синяя) и суперхищника $w(x)$ (красная) для двух членов семейства с номерами $s = 0.47$ (a) и $s = 0.51$ (b), $p(x)$ — ресурс (пунктир).

В §6 представлены численные методы и алгоритмы, реализованные в программном комплексе IGP-dde [12] для анализа мультистабильности в тритрофических системах. Для исследования устойчивости решений применяется прямой метод расчета спектра матрицы линеаризации (аналитически для ОДУ и численно для сеточных аппроксимаций). Развита алгоритм вычисления мультипликаторов предельных циклов на основе метода Ньютона и решения задач в вариациях. На рис. 3 даны траектории в фазовом пространстве системы (4), а на рис. 4 представлены спектры устойчивости равновесий и предельных циклов. Для визуализации динамики в комплексе IGP-dde реализован метод построения бассейнов притяжения на сечениях фазового пространства, адаптированный для систем с континуумом равновесий, см. рис. 5.

В §7 исследуется влияние временных запаздываний на динамику модели со всеядным хищником при выполнении условий косимметрии. Показано,

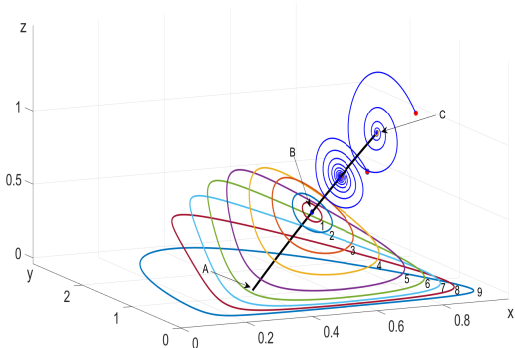


Рис. 3 — Периодические решения и траектории в фазовом пространстве системы (4) для разных начальных условий (кружки) при выполнении условий косимметрии (6). AB (BC) — неустойчивые (устойчивые) равновесия из семейства AC .

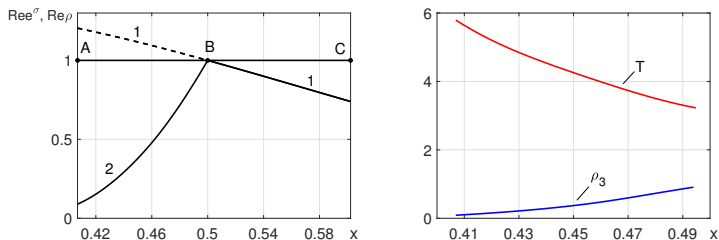


Рис. 4 — а) Вещественные части мультипликаторов для решений системы (4): 1 — семейство равновесий; 2 — семейство предельных циклов. б) Изменение мультипликатора ρ_3 и периода предельных циклов семейства.

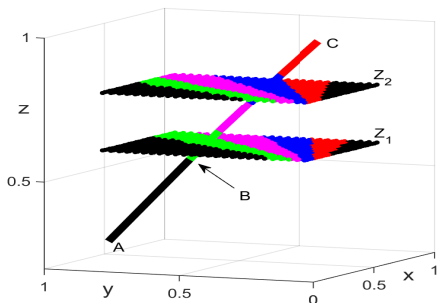


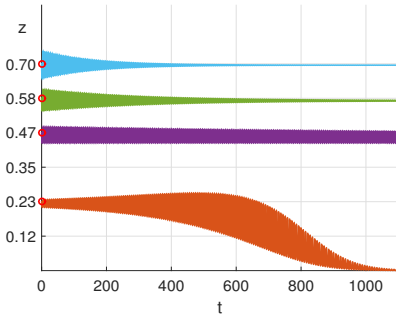
Рис. 5 — Фазовое пространство для системы (4). Семейство равновесий AC и два бассейна на плоскостях $z_1 = 0,6$, $z_2 = 0,8$. Кривые AB и BC соответствуют неустойчивым и устойчивым равновесиям из семейства AC .

что семейство стационарных решений, существующее при нулевых запаздываниях, сохраняется и при $\tau_1, \tau_2 > 0$, однако его устойчивость существенно зависит от величин запаздываний. С помощью аналитических вычислений и численного анализа определены критические значения τ_1 , при которых равновесия теряют устойчивость в результате бифуркации Пуанкаре-Андрунова-Хопфа. Установлено, что запаздывание оказывает дестабилизирующее

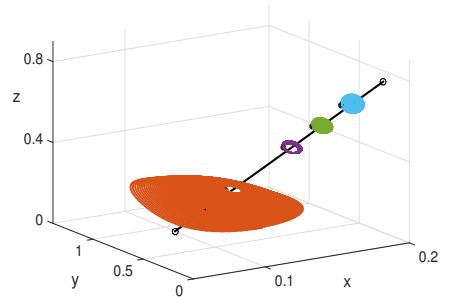
воздействие: при превышении критических значений часть непрерывного семейства равновесий становится неустойчивыми и формируется устойчивый предельный цикл, см, табл. 1 и рис. 6, 7 где представлено установление к устойчивым равновесиям и предельным циклам.

i	$Q_i(x_i, y_i, z_i)$	$\tau_2 = 0$	$\tau_2 = 0.1$	$\tau_2 = 0.3$
1	$Q_1(0.11, 0.77, 0.12)$	0.140	0.134	0.130
2	$Q_2(0.12, 0.64, 0.23)$	0.146	0.137	0.133
3	$Q_3(0.14, 0.51, 0.35)$	0.151	0.142	0.140
4	$Q_4(0.15, 0.38, 0.47)$	0.157	0.149	0.149
5	$Q_5(0.16, 0.25, 0.58)$	0.163	0.157	0.159
6	$Q_6(0.17, 0.12, 0.7)$	0.168	0.164	0.167

Таблица 1 — Критические значения τ_1^{crit} для нескольких равновесий из семейства Q при различных значениях запаздывания τ_2 .



а



б

Рис. 6 — Динамика для косимметричной системы (5) при $\tau_1 = \tau_2 = 0.14$. Зависимость численности суперхищника от времени (а) и фазовые траектории (б).

Третья глава посвящена анализу разрушения непрерывных семейств равновесий в косимметричных системах на основе теории косимметрического дефекта и селективной функции В.И. Юдовича. Для системы обыкновенных дифференциальных уравнений $\dot{Z} = F(Z) + G(Z, \varepsilon)$ и $G(Z, 0) = 0$. Если при $\varepsilon = 0$ имеется косимметрия $L(Z)$, т.е. $\langle F, L \rangle = 0$, то при отсутствии дополнительных вырождений существует однопараметрическое семейство решений Z_s . Косимметрическим дефектом называется $D = \langle G, L \rangle$, а селективное уравнение получается при подстановке в D решений Z_s . Нули селективного

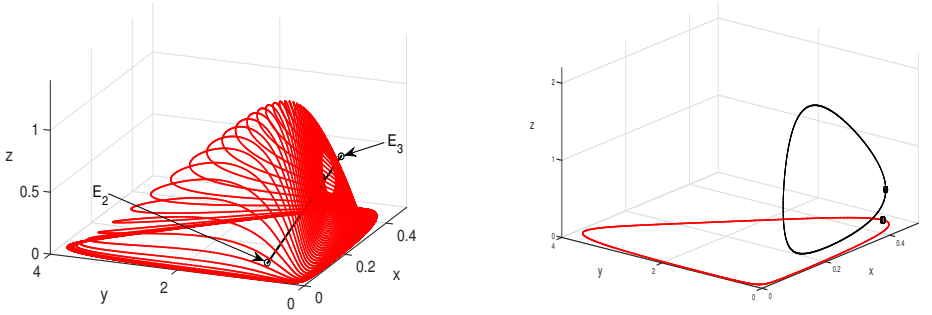


Рис. 7 — Фазовый портрет системы (5) при $\tau_1 = \tau_2 = 0.2$. *a*) Сходимость к предельному циклу при отсутствии суперхищника; *b*) предельные циклы без суперхищника (красный цвет) и без хищника (чёрный), линия E_2E_3 соответствует непрерывному семейству равновесий Q .

уравнения позволяют определить число равновесий, остающихся при разрушении семейства. При малых ε соответствующие Z_s являются хорошим приближением для нахождения равновесий полной системы. Анализ производной селективной функции позволяет определить области устойчивости и неустойчивости равновесий, получающихся в результате разрушения непрерывного семейства. В зависимости от возмущения реализуются сценарии вымирания одного из хищников либо сохранения всех трех видов.

В §8 для трехвидовой модели «жертва–хищник–суперхищник» аналитически получены селективные функции для различных типов возмущений (изменение смертности суперхищника, вариации трофических коэффициентов). При $\mu_0 = 1$, $\mu_{00} = 0$, $\beta_1 = \beta_2 = 0$ рассмотрен случай нарушения условий (6) для параметров μ_2 и η_2 : $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \varepsilon \cos \varphi$, $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \varepsilon \sin \varphi$, где $\widehat{\mu}_2$, $\widehat{\eta}_2$ удовлетворяют условиям (6) и ε – параметр возмущения. Тогда для системы (4) селективная функция записывается в виде

$$S(x) = \frac{\varepsilon}{d_2} x y(x) z(x) \psi(x, \varphi), \quad \psi(x, \varphi) = (-\cos \varphi + x \sin \varphi) \quad (14)$$

где x , $y(x)$ и $z(x)$ – координаты равновесия из семейства (8). Нулям функции (14) отвечают точки

$$x = \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}, \quad y = 0, \quad z = \frac{\eta_1}{d_1} \left(\frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right) - \frac{\mu_1}{d_1} \quad (15)$$

$$x = \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad y = 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad z = 0 \quad (16)$$

$$x = \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi}, \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi} \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right), \quad z = \frac{\eta_1 \cos \varphi}{d_1 \sin \varphi} - \frac{\mu_1}{d_1} \quad (17)$$

Анализ показывает, что при $\varepsilon < 0$ и $\varphi_1 < \varphi < \varphi_2$, где $\varphi_1 = \arctan\left(\frac{d_1 + \eta_1}{d_1 + \mu_1}\right)$, $\varphi_2 = \arctan\left(\frac{\eta_1}{\mu_1}\right)$ равновесие с тремя ненулевыми видами устойчиво. Для $\varepsilon > 0$ устойчивым является равновесие (17) при $\varphi_1 + \pi < \varphi < \varphi_2 + \pi$, см. рис. 8.

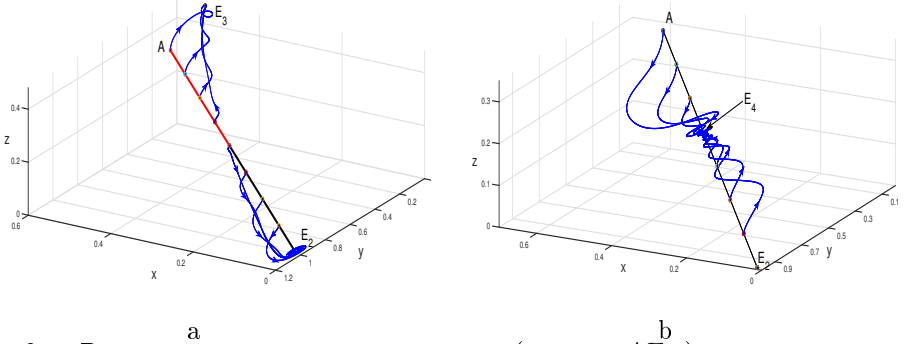


Рис. 8 — Разрушение семейства равновесий (прямая AE_2) для разных начальных условий (кружки) в случае μ_2 и η_2 , не удовлетворяющих (6): а) $\varphi = 1.2476$, б) $\varphi = \pi + 1.2476$; $\mu_1 = 0.02$, $\eta_1 = 1.1$, $d_1 = 2$, $d_2 = 1.1$, $\varepsilon = 1.1$.

В §9 для модели (4) проанализировано разрушение семейства равновесий при возмущениях параметров, описывающих динамику суперхищника: $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \varepsilon b_1$, $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \varepsilon b_2$, $\beta_2 = \widehat{\beta}_2 + \varepsilon b_3$, $\varepsilon \neq 0$, $b_1^2 + b_2^2 + b_3^2 > 0$, где $\widehat{\mu}_2$, $\widehat{\eta}_2$ и $\widehat{\beta}_2$ удовлетворяют условиям (6). При малых отклонениях от ко-симметричного набора (Лемма 1.2) семейство распадается на конечное число изолированных аттракторов, см. рис. 9. Численные эксперименты демонстрируют сценарии разрушения мультистабильности, включая бистабильность, формирование предельных циклов и эффект «памяти системы», когда перед установлением к устойчивому равновесию траектория длительное время следует вдоль кривой исчезнувшего семейства.

В §10 исследуется тритрофическая модель с функциональным откликом Беддингтона–ДеАнджелиса, описывающая взаимодействие жертвы, хищника и всеядного суперхищника:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1-x)/f_1 - (xy + xz)/f_2 \\ \dot{y} &= (-\mu_1 y - \lambda_1 y^2)/f_1 + \eta_1 xy/f_2 - d_1 yz/f_3 \\ \dot{z} &= (-\mu_2 z - \lambda_2 z^2)/f_1 + \eta_2 xz/f_2 + d_2 yz/f_3 \end{aligned} \quad (18)$$

Для реализации функционального отклика типа Беддингтона–ДеАнджелиса для разных видов в (18) далее используются линейные функции $f_j = 1 + a_j x + b_j y + c_j z$ ($j = 1, 2, 3$). С помощью аппарата селективной функции

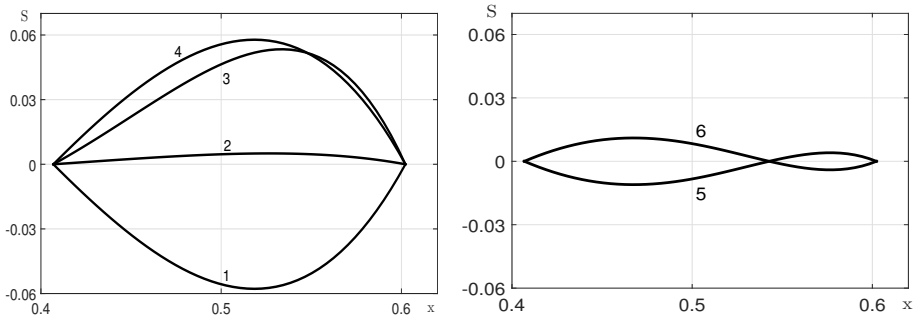


Рис. 9 — Селективная функция для семейства равновесий (8) при однопараметрическом (a) и трехпараметрическом (b) нарушении условий косимметрии и следующем выборе параметров (b_1, b_2, b_3) : 1) $(3, 0, 0)$, 2) $(0, 0.5, 0)$, 3) $(0, 0, 10)$, 4) $(-3, 0, 0)$, 5) $(3, 0.1, 10)$, 6) $(-3, -0.1, -10)$; $\varepsilon = 0.1$.

исследованы различные сценарии возмущений: изменение параметров смертности и потребления суперхищника, вариации функциональных откликов. В зависимости от возмущения реализуются разнообразные динамические режимы: устойчивые равновесия без одного из хищников, сосуществование всех трех видов, а также бистабильность различных типов («узел–узел», «узел–цикл», «цикл–цикл»), см. рис. 10.

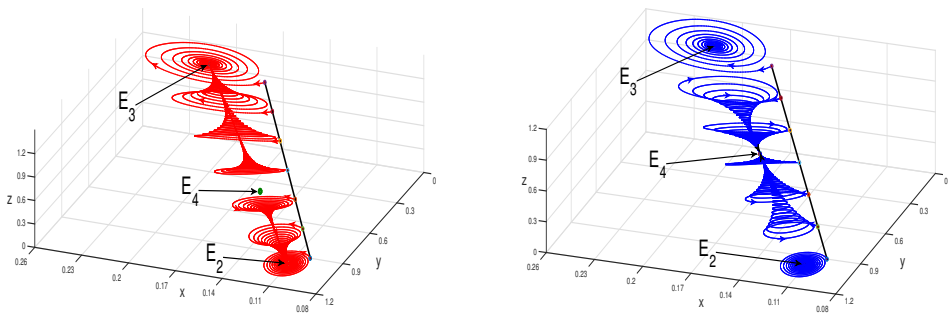


Рис. 10 — Динамика после разрушения семейства равновесий (чёрная линия AE_2) для различных f_j : a) $f_1 = 1, f_2 = 1 + 0.9x, f_3 = 1 + 0.1(x + y + z)$, b) $f_1 = 1, f_2 = 1 + 0.9x, f_3 = 1 + 0.05y + 0.2z$.

В §11 исследуются сценарии разрушения косимметрии в пространственно-распределенной модели (1)-(3) при нарушении условий на параметры миграции (см. Лемма 1.10) $\alpha_2 = k_2 + \varepsilon_2, \alpha_3 = k_3 + \varepsilon_3$ где $\varepsilon_2, \varepsilon_3$ — возмущения.

Подстановка (9) в косимметрический дефект дает селективную функцию

$$S(s) = 2s\gamma_2(s)\gamma_3(s) \left(\frac{\varepsilon_3}{d_3} - \frac{\varepsilon_2}{d_2} \right) \int_0^a p(p')^2 dx,$$

где s принадлежит интервалу, определенному формулой (9) и не равно нулю. При выполнении условия $\varepsilon_3 d_2 = \varepsilon_2 d_3$ семейство сохраняется, а при нарушении - реализуется стационарное распределение без одного из хищников, см. рис. 11.

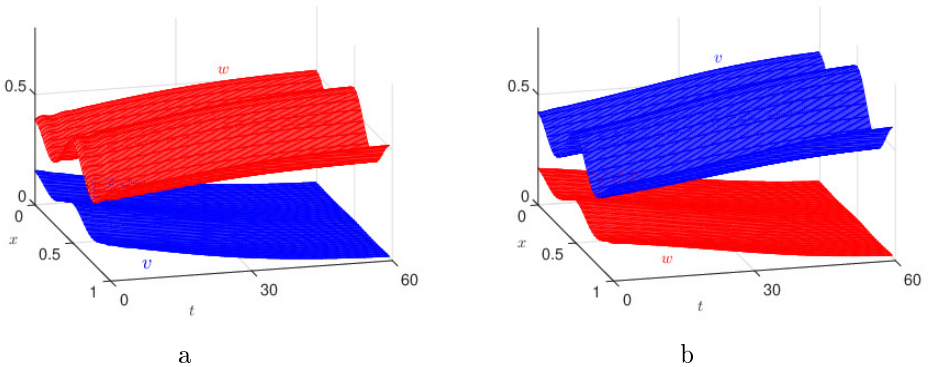


Рис. 11 — Пространственно-временные распределения хищника (синие поверхности) и суперхищника (красные) при нарушении условий (6): $a) s = 0.51, b) s = 0.47; \mu_2 = 4, \eta_2 = 7.65, k_1 = \alpha_1 = 0.006, k_2 = \alpha_2 = 0.04, k_3 = \alpha_3 = 0.08$.

В Заключении приведены основные результаты работы, которые заключаются в следующем:

1. Построен и исследован ряд тритрофических моделей, для которых выведены аналитические условия существования косимметрии и найдены непрерывные семейства стационарных и периодических решений с переменным спектром устойчивости. Построены карты динамических режимов на плоскостях ключевых параметров.
2. Впервые для модели «жертва – хищник – суперхищник» с двумя запаздываниями проведен анализ устойчивости семейства равновесий. Установлены критические значения запаздываний, при превышении которых происходит дестабилизация части семейства и возникновение устойчивых предельных циклов.
3. На основе уравнений реакции-диффузии-таксиса разработана тритрофическая модель на неоднородном ареале. Сформулированы условия

косимметрии и доказано существование непрерывного семейства пространственно-неоднородных стационарных решений с распределениями видов, пропорциональными ресурсу.

4. Для моделей «жертва–хищник– суперхищник» развиты алгоритмы анализа разрушения семейств стационарных решений на основе теории косимметрии В.И. Юдовича. В численном эксперименте обнаружен эффект «памяти системы» – длительные переходные процессы вдоль исчезнувшего семейства.
5. Создан программный комплекс IGP-dde для численного моделирования тритрофических систем с реализацией алгоритмов расчета спектров устойчивости, мультипликаторов циклов и построения бассейнов аттракторов

Список публикаций автора по теме работы

Статьи в научных изданиях, входящих в Перечень ВАК, Scopus, Web of Science, RSCI:

1. Алмасри А., Цибулин В. Г. Анализ динамической системы «жертва – хищник – суперхищник»: семейство равновесий и его разрушение // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2023, Т. 15, № 6, С. 1601 – 1615.
2. Almasri A., Tsybulin V. G. Multistability and dynamic scenarios in the prey-predator-superpredator model // *Siberian Electronic Mathematical Reports* 2024, Т. 21, № 2, С. 771 – 788.
3. Алмасри А., Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г. Непрерывные семейства равновесий и периодических режимов в системе жертва–хищник–суперхищник // *Вестн. Удмуртск. ун-та. Матем. Мех. Компьют. науки* 2025, Т. 35, № 3, С. 337 – 355.
4. Алмасри А., Цибулин В. Г. Мультистабильность для математической модели тритрофической системы на неоднородном ареале // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2025, Т. 17, № 5, С. 923 – 939.

В сборниках трудов конференций

5. Алмасри А., Цибулин В. Г. Мультистабильность и динамические сценарии в системе двух хищников и жертвы, *В книге: Математическое моделирование и биомеханика в современном университете. Тезисы докладов XVII Всероссийской школы. ЮФУ. Ростов-на-Дону*, 2023, С. 4.
6. Алмасри А., Цибулин В. Г. Исследование мультистабильности в конечномерной модели «хищник–жертва // *Математический форум (итоги науки. Юг России)*, 2023, Т. 15, № 6, С. 89 – 90.
7. Алмасри А., Цибулин В. Г. Семейство равновесий для трофической системы «жертва–хищник–суперхищник», *В сб: Современные информационные*

технологии: тенденции и перспективы развития. Материалы XXXI научной конференции. ЮФУ. Ростов-на-Дону, 2024. С. 40–43.

8. Алмасри А. О динамике системы жертва - хищник - суперхищник, *В книге: Математическое моделирование и биомеханика в современном университете. Тезисы докладов XVIII Всероссийской школы. ЮФУ. Ростов-на-Дону, 2024, С. 6.*
9. Алмасри А. Анализ мультистабильности трехвидовой модели Колмагорова со всеядностью суперхищника, *В сб: XIX Владикавказская молодежная математическая школа. Владикавказ, 2024, С. 40.*
10. Алмасри А. Мультистабильность в трехвидовой трофической системе, *В сборнике: International Scientific Conference St. Petersburg Youth Meeting on Probability and Mathematical Physics. СПбГУ, Санкт-Петербург, 2024, С. 1.*
11. Алмасри А. Мультистабильность для математической модели динамики «жертва - хищник - суперхищник» на неоднородном ареале, *В сборнике: XX Владикавказская молодежная математическая школа. Владикавказ, 2025, С. 42–43.*

Зарегистрированная программа для ЭВМ

12. Алмасри Ахмад, Цибулин В. Г. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ № 2025688058 от 10.10.2025. Российская Федерация. Программа IGR-dde для расчета популяционных взаимодействий с учетом пространственно-временной неоднородности и эффекта запаздывания. – патентообладатель Южный федеральный университет.

Алмасри Ахмад

Мультистабильность и динамические сценарии в модели
жертва-хищник-суперхищник

Автореф. дис. на соискание ученой степени канд. физ.-мат. наук

Подписано в печать __. __. 2026 г.

Бумага офсетная. Формат 60x84 1/16. Тираж 110 экз.

Усл. печ. лист. 1,0. Уч. изд. л. 1,0. Заказ № ____.

Отпечатано в отделе полиграфической, корпоративной и сувенирной продукции
Издательско-полиграфического комплекса КИБИ МЕДИА ЦЕНТРА ЮФУ.
344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1, тел (863) 243-41-66.