

Южный Федеральный Университет



На правах рукописи

УДК: 519.6

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Ahmad', is positioned to the right of the UDC number.

Алмасри Ахмад

Мультистабильность и динамические сценарии в модели жертва-хищник-суперхищник

1.2.2 – математическое моделирование,
численные методы и комплексы программ

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Научный руководитель:
доктор физ.-мат. наук, доцент
Вячеслав Георгиевич Цибулин

Ростов-на-Дону – 2026

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Математические модели взаимодействующих видов . .	8
§ 1 Задачи популяционной динамики: обзор литературы	8
§ 2 Математические модели систем жертва-хищник-суперхищник . .	13
§ 3 Равновесия и семейства равновесий для однородного ареала . . .	18
§ 4 Анализ модели со всеядным хищником на неоднородном ареале .	28
Заключение к главе 1	34
Глава 2. Методы анализа мультистабильности в	
тротрофических системах	35
§ 5 Метод прямых для уравнений реакции-диффузии-адвекции . . .	35
§ 6 Комплекс программ для расчета тротрофических систем	41
§ 7 О динамике косимметричных систем	
жертва-хищник-суперхищник с двумя запаздываниями	51
Заключение к главе 2	58
Глава 3. Динамические сценарии для системы	
жертва-хищник-суперхищник	59
§ 8 Разрушение косимметрии и анализ селективной функции	59
§ 9 Семейства равновесий и периодических режимов для системы	
жертва-хищник-суперхищник	66
§ 10 Динамические сценарии и разрушение семейства равновесий в	
модели со всеядным хищником	74
§ 11 Разрушение косимметрии для системы	
жертва-хищник-суперхищник на неоднородном ареале	91
Заключение к главе 3	96
Заключение	97
Литература	99
Приложения	112

Введение

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 диссертационной 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 тритрофических 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 косимметрии в однородных и пространственно-распределённых моделях, что даёт 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 таксисом 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 диссертации докладывались на семинаре кафедры теоретической и компьютерной гидроаэродинамики и следующих конференциях:

- 1-2. XVII и XVIII – Всероссийские школы «Математическое моделирование и биомеханика в современном университете», пос. Дивноморское (2023 и 2024);
3. XVII – Международной научной конференции «Порядковый анализ и смежные вопросы математического моделирования. Теория операторов и дифференциальные уравнения», Владикавказ (2023);
4. XXXI научная конференция «Современные информационные технологии: тенденции и перспективы развития (СИТО)», Ростов-на-Дону (2024);
- 5-6. XIX и XX Владикавказские молодежные математические школы, Владикавказ (2024 и 2025);
7. International Scientific Conference (St. Petersburg Youth Meeting on Probability and Mathematical Physics), St. Petersburg (2024).

Публикации и личный вклад автора. Основные результаты опубликованы в 11 работах [107]–[117], из них четыре работы в журналах, индексируемых в базе Scopus. Получено свидетельство о регистрации программы для ЭВМ [118].

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, первоначальная постановка задач и интерпретация полученных результатов [107]–[117]. Обсуждение, интерпретация результатов и написание статей проводились совместно с соавторами [109].

Структура и объем диссертации. Диссертация содержит введение, три главы, заключение, список литературы и приложения. Общий объем диссертации 115 страниц, включая 33 рисунка и 2 приложения. Список литературы содержит 118 наименований.

Глава 1

Математические модели взаимодействующих ВИДОВ

В первой главе диссертационной работы рассматриваются вопросы моделирования математических моделей тритрофических систем типа «жертва–хищник–суперхищник», используемых для описания внутригильдийного хищничества в экологических сообществах. Предлагаются модели локального взаимодействия в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений, их обобщение с использованием нелинейных тритрофических функций и учетом временных запаздываний.

§ 1 Задачи популяционной динамики: обзор литературы

Для описания и моделирования экологических проблем, включая задачи инвазии и взаимодействия видов, активно используются математические методы [21, 3, 29]. Моделирование межвидовых взаимодействий в биологии и экологии является актуальной задачей [80, 2, 21, 102]. Для систем, которые характеризуются одним видом потребления (травоядность, хищничество или паразитизм), часто ограничиваются исследованиями для двух видов. В классических работах [74, 6] предложена модель «жертва–хищник» (система Лотки–Вольтерры), которая объяснила колебательный характер некоторых экологических явлений. Существует большое число модификаций этой модели [13, 58], см. обзор [28]. В [49] приведена классификация различных моделей пищевой сети Лотки–Вольтерры. К настоящему времени динамика двухвидового сообщества достаточно хорошо изучена [2].

Модели пищевых сетей из трех видов являются фундаментальными блоками крупномасштабных систем экологического мониторинга. Существуют различные варианты моделей пищевой цепи, описывающие потребление хищника более чем на одном трофическом уровне. Системы с тремя и более

популяциями демонстрируют более сложное поведение [2]. Важным классом являются тритрофические системы с жертвой $x(t)$, потребляющим её хищником $y(t)$ и суперхищником $z(t)$, питающимся обоими видами [59, 64]. В природных сообществах всеядность суперхищника (внутригильдийное хищничество) встречается часто. Модели «жертва–хищник–суперхищник» известны под несколькими названиями: prey-predator-top-predator, trophic level omnivory, and three species food web [28, 29, 107]. При моделировании популяционной динамики наблюдается большое разнообразие в используемых трофических функциях, описывающих взаимодействие между видами, см. [9]. При этом достаточно часто применяются простые линейные зависимости [66, 59, 60].

В последнее время изучение тритрофических систем с учетом пространственного распределения привлекает внимание исследователей [83]. В [73] анализировалось существование решений типа бегущей волны. Для демонстрации существования решений в виде бегущих волн используется метод верхнего-нижнего решения. В [56] рассмотрена диффузионная модель внутригильдийного хищничества с учетом временного запаздывания и функционального отклика Беддингтона–ДеАнджелиса. Было показано, что запаздывание не только вызывает периодические колебания, но также может спровоцировать возникновение нерегулярных пространственных решений, включая спирально-волновые и пространственно-временные хаотические распределения.

Эффекты таксиса при моделировании взаимодействия жертв и хищников исследовались в [51, 100, 10, 52, 98]. В [51] изучались глобальные решения и сходимости вблизи однородных стационарных состояний для пространственной модели с таксисом хищника и жертвы. В [100] проведено исследование пространственно-временных закономерностей взаимодействия видов с учётом направленной миграции видов. В [54, 57] установлено, что таксис может играть стабилизирующую роль, и возможно структурообразование. В [44] рассматривалась глобальная динамика трехвидовой модели пищевой цепи с внутригильдийной конкуренцией хищников и механизмами таксиса. Аналитические методы и численное моделирование применялось для выявления влияния параметров миграции и взаимодействия на устойчивость и бифуркации системы. Показано, что направленная миграция (таксис) может как стабилизировать, так и дестабилизировать совместное существование видов в зависимости от внутригильдийной конкуренции.

Включение временных запаздываний, таких как периоды беременности, время созревания и время обработки пищи, эти модели значительно углубили понимание временной динамики и свойств устойчивости, присущих экологическим взаимодействиям [48]. Устойчивость и асимптотические свойства решений в биологических системах с запаздыванием анализируются на основе теории функционально-дифференциальных уравнений [65, 35]. В рамках конкретных приложений в динамике популяций, включая модели взаимодействия «хищник-жертва» и другие модели живых систем, исследуются условия локальной устойчивости, и характеризуется долгосрочное поведение [75, 69, 92].

Временные запаздывания часто приводят к возникновению сложных явлений, таких как переключения устойчивости, бифуркации и хаос, что имеет критическое значение для объяснения нерегулярных колебаний численности в трехзвенной трофической цепи [86, 87, 91]. Взаимодействие временных задержек и пространственных эффектов может вызывать формирование сложных пространственно-временных паттернов и колебательных режимов [55, 105].

Современные исследования в области экологии и математической биологии требуют анализа механизмов сосуществования видов и изучения множественных сценариев эволюции популяционных систем. Интерес представляет феномен мультистабильности, оказывающий существенное влияние на динамику и устойчивость биологических сообществ [85, 36].

В частности, новые результаты были получены при анализе мультистабильных режимов в популяционных системах [50, 107, 109]. Мультистабильность, порождаемая косимметрией, проявляется в том, что начальное распределение популяций определяет, какое из многих возможных устойчивых состояний реализуется. Это явление можно интерпретировать как экологическую пластичность или вариабельность структуры сообщества, которая сохраняется даже в идентичных внешних условиях.

Перспективным направлением исследования динамики нелинейных пространственных моделей является анализ систем, допускающих косимметрию [32]. В таких задачах, как и в случае моделей с непрерывной симметрией, возможно возникновение семейств стационарных состояний. Характерной особенностью косимметричных систем является переменность спектра устойчивости членов семейства. При нарушении косимметрии проявляется эффект памяти системы об исчезнувшем семействе: установление к изолированным

состояниям происходит вдоль кривой или многообразий, отвечающих семейству [34].

Важной проблемой математической экологии остается объяснение вариативности и пространственной гетерогенности распределений конкурирующих видов. Наблюдаемые в природе длительные периоды квазистабильности, за которыми следуют резкие переключения режимов (например, доминирование одного вида хищника над другим), также требуют теоретического описания. Для исследования мультистабильных решений интересным представляется подход, основанный на теории косимметрии, который позволяет объяснить эти явления через существование континуума состояний, и его последующее разрушение. В [110, 17] рассматривалась пространственно-временная модель тритрофической системы с неоднородным распределением ресурса и логарифмическими таксисными членами, что обеспечивает реалистичное описание миграционного поведения популяций. В отличие от предыдущих исследований, в том числе [44], предлагаемый подход позволяет выявить условия существования косимметрии, проследить сценарии её разрушения и описать связанные с этим переходные режимы.

В.И. Юдович [32, 103, 33] ввел понятие косимметрии для объяснения возникновения непрерывного семейства равновесий с переменным спектром устойчивости. В частности, косимметрия – это векторное поле, ортогональное вектору правой части системы автономных дифференциальных уравнений первого порядка. Непрерывное семейство равновесий, связанное с косимметрией, отличается от орбиты действия группы симметрии тем, что спектр устойчивости равновесий меняется вдоль семейства. Само семейство может состоять из интервалов устойчивых и неустойчивых по линейному приближению равновесий. Устойчивость равновесия означает его асимптотическую устойчивость в трансверсальном к семейству многообразии (подпространстве).

Для поиска мультистабильности системы на основе теории косимметрии требуется найти вектор, ортогональный правой части системы дифференциальных уравнений, и проверить, что этот вектор (косимметрия) не обнуляется на некотором равновесии [32]. В этом случае равновесие принадлежит семейству. Часто оказывается, что существование косимметрии реализуется при дополнительных ограничениях на параметры системы.

Для анализа разрушения семейства равновесий из-за нарушения условий косимметрии воспользуемся формулами косимметрического дефекта и селек-

тивной функции [32]. Пусть $L(W)$ есть косимметрия векторного поля $F(W)$. Тогда для дифференциального уравнения

$$\dot{W} = F(W) + G(W, \varepsilon),$$

где $G(W, \varepsilon)$ является возмущением, т.е. $G(W, 0) = 0$, а $\varepsilon \in R$ — параметр возмущения, косимметрический дефект определяется как

$$D(W) = \langle G(W, \varepsilon), L(W) \rangle. \quad (1.1)$$

Селективная функция S получается при подстановке семейства решений $D(W)$. В [34] рассмотрены сценарии для возмущений систем, нарушающих косимметрию, и показано, что при этом непрерывные семейства или многообразия стационарных решений распадаются на конечное число равновесий и могут исчезнуть, породив медленные периодические движения. Доказано, что каждое невырожденное решение селективного уравнения ($S = 0$) означает существование ветви равновесий с параметром ε .

Таким образом, исследование мультистабильности для тритрофических систем (на однородном ареале, с учетом неоднородности жизненных условий, запаздываний), является актуальной задачей.

§ 2 Математические модели систем жертва-хищник-суперхищник

В случае однородного ареала тритрофическая цепь из популяций жертвы R (resource), хищника C (consumer) и суперхищника P (predator), может быть записана в виде системы автономных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{d\tau} &= K_1(R) - L_1(R)C - L_2(R)P \\ \frac{dC}{d\tau} &= K_2(R)C - M_1(C)P \\ \frac{dP}{d\tau} &= K_3(R)P + M_2(C)P\end{aligned}\tag{1.2}$$

Эта система соответствует модели Колмогорова [13], описывающей сценарии поведения, когда хищник и суперхищник охотятся на жертву индивидуально.

Коэффициенты K_j , L_j , M_j являются функциями, зависящими от переменных системы. Коэффициенты, описывающие размножение хищников K_2 , K_3 , и трофические функции L_1 , L_2 (число истребляемых в единицу времени жертв одним хищником) не зависят от C и P . Предполагается, что функции K_1 , K_2 , K_3 , L_1 , L_2 непрерывны и определены на положительной полуоси $R > 0$. С ростом численности жертв функции размножения хищников и суперхищников возрастают, переходя от отрицательных значений (нечем питаться) к положительным: $\frac{dK_2}{dR} > 0$, $K_2(0) < 0 < K_2(\infty)$ и $\frac{dK_3}{dR} > 0$, $K_3(0) < 0 < K_3(\infty)$. Трофические функции L_1 и L_2 положительны и $L_1(0) = 0$, $L_2(0) = 0$.

Далее рассматриваются следующие выражения для коэффициентов K_i ($i = 1, 2, 3$) и L_j , M_j ($j = 1, 2$) с неотрицательными параметрами a_5 , a_9 , m_0 , m_1 ($m_0 + m_1 > 0$), положительными остальными параметрами:

$$\begin{aligned}K_1(R) &= R(m_0 + m_1 R) \left(1 - \frac{R}{k}\right), \quad L_1(R) = a_1 R, \quad L_2(R) = a_2 R, \\ K_2(R) &= -a_3 + a_4 a_1 R + a_5 R^2, \quad M_1(C) = a_6 C, \\ K_3(R) &= -a_7 + a_8 a_2 R + a_9 R^2, \quad M_2(C) = a_{10} C.\end{aligned}\tag{1.3}$$

При $C = 0$ или $P = 0$ из (1.2) получается модель взаимодействия типа хищник-жертва [13]. В (1.3) логистическому закону отвечают значения $m_1 = 0$, $m_0 \neq 0$, а при $m_0 = 0$, $m_1 \neq 0$ получается гиперболический закон (слабый

эффект Олли). В [25] применимость гиперболического закона обосновывалась тем, что при малых размерах популяции рост меньше, чем при развитой популяции. Функция $K_1(R)$ позволяет описать «замедленный» рост при малых плотностях популяций жертв и остановку роста при достижении предельных ресурсных величин.

Отметим, что функции потребления жертвы хищником и суперхищником L_j ($j = 1, 2$) являются линейными, а определяющие рост хищников функции K_j ($j = 1, 2, 3$) имеют квадратичные добавки. Такая зависимость позволяет учесть «экономичность» потребления при больших количествах жертвы. В то же время, функции M_j ($j = 1, 2$) линейны, что соответствует предположению о достаточной разреженности распределений хищника и суперхищника.

В результате замены переменных и введения безразмерных параметров:

$$\begin{aligned} x &= \frac{R}{k}, & y &= a_1 C, & z &= a_2 P, & \mu_1 &= a_3, & \eta_1 &= a_4 a_1 k, \\ \beta_1 &= a_5 k^2, & \delta_1 &= \frac{a_6}{a_2}, & \mu_2 &= a_7, & \eta_2 &= a_8 a_2 k, & \beta_2 &= a_9 k^2, \\ d_2 &= \frac{a_{10}}{a_1}, & \mu_0 &= m_0, & \mu_{00} &= m_1 k, & t &= \tau, \end{aligned}$$

система уравнений (1.2)–(1.3) переписывается следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x [(\mu_0 + \mu_{00}x)(1 - x) - y - z] \equiv F_1 \\ \frac{dy}{dt} &= y [-\mu_1 + \eta_1 x + \beta_1 x^2 - d_1 z] \equiv F_2 \\ \frac{dz}{dt} &= z [-\mu_2 + \eta_2 x + \beta_2 x^2 + d_2 y] \equiv F_3 \end{aligned} \tag{1.4}$$

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 хищников и суперхищников, μ_0 и μ_{00} – параметры функции рождаемости жертв. Суперхищники могут питаться хищниками, это взаимодействие характеризуют коэффициенты d_1 и d_2 , а параметры η_1 и η_2 описывают пищевую ценность жертвы для хищника и суперхищника. Параметры β_1 и β_2 отражают нелинейные эффекты влияния численности популяции жертв на рост хищников и суперхищников соответственно. Положительные значения β_1 и β_2 указывают на усиление этого влияния при увеличении популяции жертв.

Для анализа модели Базыкина [2, 37] и различных формулировок функционального отклика [58, 45, 28] будет также рассмотрена система следующего вида:

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= \frac{x(1-x)}{f_1} - \frac{xy+xz}{f_2} \\
\frac{dy}{dt} &= \frac{-\mu_1 y - \lambda_1 y^2}{f_1} + \frac{\eta_1 xy}{f_2} - \frac{d_1 yz}{f_3} \\
\frac{dz}{dt} &= \frac{-\mu_2 z - \lambda_2 z^2}{f_1} + \frac{\eta_2 xz}{f_2} + \frac{d_2 yz}{f_3}
\end{aligned} \tag{1.5}$$

Для реализации функционального отклика типа Беддингтона-ДеАнджелиса для разных видов в (1.5) далее используются линейные функции

$$f_j = 1 + a_j x + b_j y + c_j z, \quad (j = 1, 2, 3) \tag{1.6}$$

Например, при $b_j = c_j = 0$ получаются соотношения Холлигга второго рода, см. [58, 28].

Система уравнений (1.4) при $\mu_0 = 0$, $\beta_i = 0$, $i = 1, 2$ в результате замены переменных и переопределения параметров:

$$t\mu_0 \rightarrow t, \quad \frac{y}{\mu_0} \rightarrow y, \quad \frac{z}{\mu_0} \rightarrow z, \quad \frac{\mu_1}{\mu_0} \rightarrow \mu_1, \quad \frac{\eta_1}{\mu_0} \rightarrow \eta_1, \quad \frac{\mu_2}{\mu_0} \rightarrow \mu_2, \quad \frac{\eta_2}{\mu_0} \rightarrow \eta_2,$$

сводится к системе с шестью параметрами:

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= x [1 - x - y - z] \\
\frac{dy}{dt} &= y [-\mu_1 + \eta_1 x - d_1 z] \\
\frac{dz}{dt} &= z [-\mu_2 + \eta_2 x + d_2 y].
\end{aligned} \tag{1.7}$$

Модель с двумя запаздываниями. Рассматривается модель «жертва–хищник–суперхищник» с запаздываниями, учитывающая как внутривидовые, так и межвидовые взаимодействия. Популяция жертвы (x) растёт логистически и потребляется двумя популяциями хищников (y, z). Хищник (y) охотится на (x) и, в свою очередь, потребляется суперхищником (z). Учитываются временные запаздывания τ_1 и τ_2 , описывающие время, которое хищник тратит на поиск и потребление добычи. Результирующая система дифференциальных уравнений с запаздыванием имеет вид:

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= x(1 - x - y - z) \\
\frac{dy}{dt} &= -\mu_1 y + \eta_1 x(t - \tau_1) y(t - \tau_1) - d_1 z y \\
\frac{dz}{dt} &= -\mu_2 z + \eta_2 x(t - \tau_1) z(t - \tau_1) + d_2 y(t - \tau_2) z(t - \tau_2).
\end{aligned} \tag{1.8}$$

Первое уравнение описывает логистический рост популяции жертвы с ограничениями, возникающими как от саморегуляции, так и от хищничества. Второе и третье уравнения моделируют взаимодействия хищников с учетом запаздывания. Воспроизводство y содержит единственное слагаемое с запаздыванием $\eta_1 x(t - \tau_1) y(t - \tau_1)$, в то время как динамика z включает два запаздывающих взаимодействия – одно с базовым ресурсом, а другое с промежуточным хищником – через члены $\eta_2 x(t - \tau_1) z(t - \tau_1)$ и $d_2 y(t - \tau_2) z(t - \tau_2)$ соответственно. Как и в системе (1.4), параметры η_1, η_2 характеризуют потребление жертвы хищником и суперхищником, d_1, d_2 определяют потребление хищника суперхищником, а μ_1, μ_2 – естественную смертность для хищника и суперхищника.

Модель с диффузией и таксисом на неоднородном ареале. Рассматривается математическая модель тритрофического взаимодействия трёх популяций: жертвы $u(x, t)$, хищника $v(x, t)$ и суперхищника $w(x, t)$ в случае неоднородного одномерного ареала $x \in [0, a]$. Данная модель описывается следующей системой уравнений реакции-диффузии-адвекции:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= -\frac{\partial q_1}{\partial x} + F_1 \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= -\frac{\partial q_2}{\partial x} + F_2 \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= -\frac{\partial q_3}{\partial x} + F_3 \end{aligned} \quad (1.9)$$

Потоки q_i ($i = 1, 2, 3$) определяются по формулам:

$$\begin{aligned} q_1 &= -k_1 \frac{\partial u}{\partial x} + \alpha_1 u \frac{\partial \varphi_1}{\partial x} \\ q_2 &= -k_2 \frac{\partial v}{\partial x} + \alpha_2 v \frac{\partial \varphi_2}{\partial x} \\ q_3 &= -k_3 \frac{\partial w}{\partial x} + \alpha_3 w \frac{\partial \varphi_3}{\partial x} \end{aligned} \quad (1.10)$$

где

$$\begin{aligned} \varphi_1 &= \ln(p + \beta_1 u) \\ \varphi_2 &= \ln(p + \beta_2 u) \\ \varphi_3 &= \ln(p + \beta_3 u) \end{aligned} \quad (1.11)$$

Здесь k_i ($i = 1, 2, 3$) – коэффициенты диффузии, направленная миграция (таксис) определяется функциями φ_i ; α_i, β_i – миграционные коэффициенты, $p = p(x)$ – функция ресурса.

В данной модели предполагается, что все виды (жертвы и хищники) демонстрируют направленное движение (таксис) в сторону областей с более высокой плотностью ресурса $p(x)$. Это упрощение позволяет анализировать систему в предельном случае слабого влияния неоднородности распределения хищников. В функциях φ_i использован логарифмический закон, что обеспечивает сглаженную реакцию на неоднородности в распределении ресурсов и жертв, а также предотвращает нереалистичные «взрывные» сценарии (blow-up), характерные для линейных функций. В частном случае, когда $p(x) = 1$ и коэффициенты β_i малы, можно приближенно считать: $\alpha_i[\ln(p + \beta_i u)]' \approx \alpha_i \beta_i u'$.

Члены F_i ($i = 1, 2, 3$) описывают локальное взаимодействие видов с внутригильдийным хищничеством. См. варианты, представленные правыми частями систем (1.4)–(1.5). При этом нужно учитывать неоднородность распределенного ресурса $p(x)$ [95, 31]. Например, для модели (1.12) получаются следующие формулы:

$$\begin{aligned} F_1 &= u \left(1 - \frac{u + v + w}{p} \right) \\ F_2 &= v \left(-\mu_1 + \eta_1 \frac{u}{p} - d_1 \frac{w}{p} \right) \\ F_3 &= w \left(-\mu_2 + \eta_2 \frac{u}{p} + d_2 \frac{v}{p} \right) \end{aligned} \quad (1.12)$$

Система (1.9)–(1.12) дополняется условиями периодичности при $x = 0$ ($x = a$):

$$\begin{aligned} u(0,t) &= u(a,t), & q_1(0,t) &= q_1(a,t) \\ v(0,t) &= v(a,t), & q_2(0,t) &= q_2(a,t) \\ w(0,t) &= w(a,t), & q_3(0,t) &= q_3(a,t). \end{aligned} \quad (1.13)$$

Начальные условия задаются для плотностей видов:

$$u(x,0) = u^0(x), \quad v(x,0) = v^0(x), \quad w(x,0) = w^0(x). \quad (1.14)$$

§ 3 Равновесия и семейства равновесий для однородного ареала

Для случая однородного ареала исследование систем (1.4)–(1.5) проводится в несколько этапов. Вначале определяются изолированные равновесия и анализируется их устойчивость. Далее рассматривается вопрос определения условий на параметры, при которых имеется косимметрия системы уравнений, и находятся формулы для семейства равновесий.

После этого изучаются эффекты мультистабильности решений аналитически и с привлечением численного анализа. Такое исследование проведено для всех систем. Для примера представим анализ изолированных равновесий в случае системы с запаздыванием (1.8).

При нулевых параметрах запаздывания данный анализ соответствует системе (1.7). Имеется одно тривиальное равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$, равновесие $E_1 = (1, 0, 0)$ отвечает существованию жертвы при отсутствии хищников, а также возможны равновесия с жертвой и одним хищником (граничные равновесия).

Равновесие без суперхищника $E_2 = \left(\frac{\mu_1}{\eta_1}, 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, 0\right)$ существует при условии $\eta_1 > \mu_1$, а равновесие без хищника $E_3 = \left(\frac{\mu_2}{\eta_2}, 0, 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2}\right)$ существует при $\eta_2 > \mu_2$.

Сценарию выживания всех трёх взаимодействующих видов соответствует равновесие $E_4 = (x_4, y_4, z_4)$:

$$\begin{aligned} x_4 &= \frac{1}{a}(-d_1d_2 + d_1\mu_2 - d_2\mu_1), & a &= -d_1d_2 + d_1\eta_2 - d_2\eta_1, \\ y_4 &= \frac{1}{a}(-d_1\mu_2 + d_1\eta_2 + \mu_1\eta_2 - \mu_2\eta_1), \\ z_4 &= \frac{-1}{a}(-d_2\mu_1 + d_2\eta_1 + \mu_1\eta_2 - \mu_2\eta_1). \end{aligned} \tag{1.15}$$

В силу положительности x_4, y_4, z_4 на параметры накладываются дополнительные требования. Для анализа локальной устойчивости равновесий системы с запаздываниями проводится линеаризация системы в окрестности стационарного состояния (x_4, y_4, z_4) . В результате для малых возмущений $u = (u_1, u_2, u_3)$,

$$x(t) = x_4 + u_1(t), \quad y(t) = y_4 + u_2(t), \quad z(t) = z_4 + u_3(t),$$

получается линеаризованная система

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = J_0 \mathbf{u}(t) + J_{\tau_1} \mathbf{u}(t - \tau_1) + J_{\tau_2} \mathbf{u}(t - \tau_2), \quad (1.16)$$

где матрица Якоби J_0 имеет вид

$$J_0 = \begin{pmatrix} 1 - 2x_4 - y_4 - z_4 & -x_4 & -x_4 \\ 0 & -\mu_1 - d_1 z_4 & -d_1 y_4 \\ 0 & 0 & -\mu_2 \end{pmatrix}, \quad (1.17)$$

а матрицы J_{τ_1} и J_{τ_2} соответствуют членам с запаздывающими переменными:

$$J_{\tau_1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \eta_1 y_4 & \eta_1 x_4 & 0 \\ \eta_2 z_4 & 0 & \eta_2 x_4 \end{pmatrix}, \quad J_{\tau_2} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & d_2 z_4 & d_2 y_4 \end{pmatrix}. \quad (1.18)$$

Характеристическое уравнение, определяющее устойчивость равновесия, записывается как

$$\det(\sigma I - J_0 - e^{-\sigma\tau_1} J_{\tau_1} - e^{-\sigma\tau_2} J_{\tau_2}) = 0, \quad (1.19)$$

где I обозначает единичную матрицу 3×3 , а σ — спектральный параметр. Экспоненциальные множители $e^{-\sigma\tau_1}$ и $e^{-\sigma\tau_2}$ учитывают влияние временных запаздываний.

Для равновесия E_0 матрицы J_{τ_1} и J_{τ_2} являются нулевыми. В этом случае характеристическое уравнение (1.19) имеет вид $\det(\sigma I - J_0) = 0$, откуда непосредственно находятся собственные числа:

$$\sigma_1 = 1, \quad \sigma_2 = -\mu_1, \quad \sigma_3 = -\mu_2.$$

Поскольку $\sigma_1 = 1 > 0$, равновесие E_0 неустойчиво при всех значениях параметров и запаздываниях $\tau_1, \tau_2 \geq 0$.

Лемма 1.1. *Равновесие E_1 локально асимптотически устойчиво при всех запаздываниях $\tau_1, \tau_2 > 0$, если выполнены условия $\mu_1 > \eta_1$, $\mu_2 > \eta_2$.*

Доказательство. В случае равновесия E_1 (отсутствуют хищники) матрица J_{τ_2} является нулевой. Характеристическое уравнение (1.19) принимает вид:

$$(\sigma + 1)g(\sigma) = 0, \quad g(\sigma) = (\sigma + \mu_1 - \eta_1 e^{-\sigma\tau_1})(\sigma + \mu_2 - \eta_2 e^{-\sigma\tau_1}).$$

Первый множитель даёт $\sigma = -1$. Устойчивость E_1 определяется решениями уравнения $g(\sigma) = 0$, коэффициенты которого зависят от параметров, определяющих динамику хищника (y) и суперхищника (z), причем $\mu_1, \mu_2, \eta_1, \eta_2 > 0$ и $\tau_1 > 0$. Если $\mu_1 > \eta_1$ и $\mu_2 > \eta_2$, то все корни $g(\sigma)$ имеют отрицательные действительные части. Следовательно, равновесие E_1 локально асимптотически устойчиво при всех запаздываниях $\tau_1, \tau_2 \geq 0$. Если $\mu_1 < \eta_1$ или $\mu_2 < \eta_2$, то функция $g(\sigma)$ имеет положительный действительный корень, и равновесие E_1 становится неустойчивым. \diamond

Замечание 1.1. При $\mu_1 = \eta_1$ (соответственно, $\mu_2 = \eta_2$) равновесие $E_2 = \left(\frac{\mu_1}{\eta_1}, 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, 0\right)$ (соответственно, $E_3 = \left(\frac{\mu_2}{\eta_2}, 0, 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2}\right)$) ответвляется от E_1 в результате транскритической бифуркации.

Для анализа устойчивости вычисляется матрица Якоби при $\tau_1 = \tau_2 = 0$

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2x - y - z & -x & -x \\ \eta_1 y & \eta_1 x - d_1 z - \mu_1 & -d_1 y \\ \eta_2 z & d_2 z & \eta_2 x + d_2 y - \mu_2 \end{pmatrix} \quad (1.20)$$

Далее находятся матрица линеаризации для равновесия, определяются коэффициенты характеристических многочленов и применяется критерий Рауса-Гурвица. Для равновесия E_2 получается характеристический полином

$$P_2(\sigma) = \left[\sigma - d_2 \left(1 - \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) - \eta_2 \frac{\mu_1}{\eta_1} + \mu_2 \right] \left[\sigma^2 + \frac{\mu_1}{\eta_1} \sigma + \frac{\mu_1}{\eta_1} (\eta_1 - \mu_1) \right] = 0$$

Равновесие E_2 будет устойчивым при выполнении следующих условий:

$$\eta_1 > \mu_1, \quad d_2 \left(1 - \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) + \eta_2 \frac{\mu_1}{\eta_1} < \mu_2. \quad (1.21)$$

Для E_3 характеристический полином имеет вид:

$$P_3(\sigma) = \frac{\mu_2}{\eta_2} (\eta_2 - \mu_2) \left[\sigma + d_1 \left(1 - \frac{\mu_2}{\eta_2} \right) - \eta_1 \frac{\mu_2}{\eta_2} + \mu_1 \right] = 0$$

и равновесие E_3 будет устойчиво при

$$\eta_2 > \mu_2, \quad -d_1 \left(1 - \frac{\mu_2}{\eta_2} \right) + \eta_1 \frac{\mu_2}{\eta_2} < \mu_1. \quad (1.22)$$

Для равновесия E_4 (1.15) характеристический многочлен задается формулой:

$$\begin{aligned} P(\sigma) &= \sigma^3 + P_2\sigma^2 + P_1\sigma + P_0, \\ P_2 &= x_4, \quad P_1 = \eta_1 x_4 y_4 + d_1 d_2 y_4 z_4 + \eta_2 x_4 z_4, \\ P_0 &= (d_1 d_2 + \eta_1 d_2 - \eta_2 d_1) x_4 y_4 z_4. \end{aligned} \quad (1.23)$$

Поскольку $P_2 > 0$, то равновесие E_4 устойчиво при выполнении условий:

$$d_1 d_2 + \eta_1 d_2 > \eta_2 d_1, \quad \eta_1 x_4 y_4 + \eta_2 x_4 z_4 > (\eta_1 d_2 - \eta_2 d_1) y_4 z_4.$$

Коэффициенты характеристического полинома $P(\sigma)$ можно выразить через собственные значения σ_i , $i = 1, 2, 3$ следующим образом:

$$P_2 = -\sigma_1 - \sigma_2 - \sigma_3, \quad P_1 = \sigma_1 \sigma_2 + \sigma_2 \sigma_3 + \sigma_1 \sigma_3, \quad P_0 = -\sigma_1 \sigma_2 \sigma_3. \quad (1.24)$$

Согласно критерию Рауса-Гурвица E_4 устойчиво, если $P_2 > 0$, $P_0 > 0$, $P_2 P_1 - P_0 > 0$, где $P_2 P_1 - P_0 = -(\sigma_1 + \sigma_2)(\sigma_2 + \sigma_3)(\sigma_1 + \sigma_3)$.

Равновесие E_4 может потерять устойчивость, если $P_0 < 0$ или $P_2 P_1 - P_0 < 0$. Поскольку $P_1 > 0$, см. (1.23), то условия $P_0 < 0$ и $P_2 P_1 - P_0 < 0$ не могут выполняться одновременно.

Бифуркация Пуанкаре-Андропова-Хопфа происходит при $P_2 P_1 - P_0 = 0$. Из (1.23) и $P_0 > 0$ следует, что характеристический полином имеет один вещественный отрицательный корень σ_1 , а два других корня, σ_2 и σ_3 , могут быть как вещественными одного знака, так и комплексно-сопряженными. Поскольку $P_2 > 0$, то из $-\sigma_1 > \sigma_2 + \sigma_3$ следует, что ни $\sigma_1 + \sigma_2$, ни $\sigma_1 + \sigma_3$ не могут быть нулевыми. Таким образом, $P_2 P_1 - P_0 = 0$ тогда и только тогда, когда $(\sigma_2 + \sigma_3) = 0$. Отсюда следует, что σ_2 и σ_3 являются чисто мнимыми корнями характеристического многочлена.

Равенство $P_2 P_1 = P_0$ можно записать через параметры системы следующим образом:

$$H = y_4 z_4 (d_1 \eta_2 - d_2 \eta_1) + x_4 (\eta_1 y_4 + \eta_2 z_4). \quad (1.25)$$

При заданных значениях параметров η_1 , η_2 , μ_1 , μ_2 , d_1 , d_2 и $x_4 > 0$, $y_4 > 0$, $z_4 > 0$ положительность H соответствует устойчивости равновесия E_4 , а отрицательность – существованию предельного цикла.

Модель Колмогорова

Лемма 1.2. При выполнении условий на параметры:

$$\mu_2 = \left(\frac{\mu_1}{d_1} + \mu_0 \right) d_2, \quad \eta_2 = \left(\frac{\eta_1}{d_1} + \mu_0 - \mu_{00} \right) d_2, \quad \beta_2 = \left(\frac{\beta_1}{d_1} + \mu_{00} \right) d_2 \quad (1.26)$$

система (1.4) имеет косимметрию

$$L = \left[yz, -\frac{1}{d_1}xz, \frac{1}{d_2}xy \right]^T, \quad (1.27)$$

и существует семейство равновесий

$$\begin{aligned} Q &= \{x \in [x_1, x_2], \quad y = y_Q(x), \quad z = z_Q(x)\}, \\ y_Q(x) &= -x^2 \left(\frac{\beta_1}{d_1} + \mu_{00} \right) - x \left(\frac{\eta_1}{d_1} + \mu_0 - \mu_{00} \right) + \frac{\mu_1}{d_1} + \mu_0, \\ z_Q(x) &= \frac{1}{d_1} (\beta_1 x^2 + \eta_1 x - \mu_1), \end{aligned} \quad (1.28)$$

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

Доказательство. Скалярное произведение вектора (1.27) и правой части системы (1.4) при условиях (1.26) дает $\langle F, L \rangle = 0$, т.е. L является косимметрией. Прямой подстановкой (1.28) в (1.4) при условиях (1.26) получается нулевая правая часть, т.е. производные по времени равны нулю.

Таким образом формулы (1.28) определяют семейство равновесий. Из условий неотрицательности компонент равновесий устанавливаются границы параметра x , при которых существует мультистабильность. Отметим, что косимметрия не аннулируется на равновесиях E_2, E_3

$$L|_{E_2} = \left[0, 0, \frac{1}{d_2}x_2y_2 \right]^T, \quad L|_{E_3} = \left[0, -\frac{1}{d_1}x_3z_3, 0 \right]^T, \quad (1.29)$$

то оно принадлежат семейству. \diamond

Матрица линеаризации для равновесия семейства с континуальным номером x записывается следующим образом

$$J_Q(x) = \begin{bmatrix} -x(\mu_{00}(2x-1) + \mu_0) & -x & -x \\ y(2\beta_1x + \eta_1) & 0 & -yd_1 \\ z(2\beta_2x + \eta_2) & zd_2 & 0 \end{bmatrix}$$

Её характеристический полином имеет вид:

$$\sigma^3 + A\sigma^2 + B\sigma = 0$$

$$A = x(\mu_{00}(2x - 1) + \mu_0)$$

$$B = 2\beta_1 x^2 y + 2\beta_2 x^2 z + d_1 d_2 y z + \eta_1 x y + \eta_2 x z.$$

Нулевой корень полинома $\sigma_1 = 0$ отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Поскольку коэффициент B вычисляется через положительные параметры и неотрицательные переменные, то устойчивость определяется по коэффициенту A . Устойчивы те равновесия, у которых $x > \frac{1}{2}(1 - \frac{\mu_0}{\mu_{00}})$. Таким образом, семейство Q может включать как устойчивые, так и неустойчивые равновесия.

Фазовое пространство системы (1.4) расслоено на области начальных данных, из которых реализуется то или иное равновесие. Так, плоскость $z = 0$ является бассейном стационарного решения (E_2) с отсутствующим суперхищником или ответвившегося от него предельного цикла. При $x \in (x_1, x_2)$, см. (1.28) выживают все три популяции. Аналогично, плоскость $y = 0$ является бассейном стационарного решения (E_3) с отсутствующим хищником или ответвившегося от него предельного цикла.

Прямые вычисления показывают, что в системе (1.4) при $0 < x < \frac{1}{2}(1 - \frac{\mu_0}{\mu_{00}})$ бифуркация Пуанкаре–Андронов–Хопфа приводит к ответвлению предельных циклов. В результате получается семейство периодических решений. Если $\mu_{00} = 0$, то все семейство Q состоит из устойчивых равновесий. В случае $\mu_0 = 0$ равновесия семейства устойчивы при $x > \frac{1}{2}$. Далее представлены численные результаты, иллюстрирующие устойчивость (и неустойчивость) равновесий семейства, определяемых аналитически.

Модель Базыкина с функциональным откликом Беддингтона-ДеАнджелиса. При моделировании тритрофических систем [67, 63, 40, 107, 108] авторы используют различные варианты описания функционального отклика и модель Базыкина с зависимостью изменений хищников от квадратичной функции плотности вида. Достаточно общая формулировка системы дается уравнениями (1.5), (1.6). Проведенный анализ позволил определить некоторые условия, при которых эти уравнения имеют косимметрию и непрерывное семейство равновесий.

Предложение 1.3. Вектор

$$L = [yz, c_1xz, c_2xy]^T, \quad c_1 = -\frac{1}{d_1} - c_2\frac{\lambda_2}{d_1}, \quad c_2 = \frac{-\lambda_1 + d_1}{\lambda_1\lambda_2 + d_1d_2} \quad (1.30)$$

является косимметрией системы (1.5) при условии

$$f_1 = f_2 = f_3 \quad (1.31)$$

и выполнении соотношений на параметры

$$\mu_2 = \frac{d_2(d_1 + \mu_1) + \lambda_2(\lambda_1 + \mu_1)}{d_1 - \lambda_1}, \quad \eta_2 = \frac{d_2(d_1 + \eta_1) + \lambda_2(\eta_1 + \lambda_1)}{d_1 - \lambda_1}. \quad (1.32)$$

Доказательство. В результате умножения правой части системы (1.5) на вектор косимметрии (1.30) и использования условия (1.31), получаются:

$$\begin{aligned} \langle F, L \rangle = \frac{xyz}{f_1} & \left[1 - x - y - z + c_1(-\mu_1 - \lambda_1 y + \eta_1 x - d_1 z) \right. \\ & \left. + c_2(-\mu_2 - \lambda_2 z + \eta_2 x + d_2 y) \right]. \end{aligned} \quad (1.33)$$

После подстановки (1.30) в (1.33) и упрощения имеем $\langle F, L \rangle = 0$. Это означает, что вектор-функция L ортогональна правой части системы (1.5), т. е. L является косимметрией системы. \diamond

Предложение 1.4. При условиях (1.31) и (1.32) система (1.5) обладает непрерывным семейством устойчивых равновесий

$$Q = \left\{ x \in \left[\frac{\lambda_1 + \mu_1}{\lambda_1 + \eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right], y = y_Q(x), z = z_Q(x) \right\}, \quad (1.34)$$

где

$$y_Q(x) = \frac{d_1 + \mu_1 - x(d_1 + \eta_1)}{d_1 - \lambda_1}, \quad z_Q(x) = \frac{(\eta_1 + \lambda_1)x - \lambda_1 - \mu_1}{d_1 - \lambda_1}. \quad (1.35)$$

Доказательство. Непосредственной подстановкой семейства (1.34), (1.35) в систему (1.5), учёт условий (1.31) и (1.32) производится проверка, что все точки Q являются равновесиями. Матрица Якоби, вычисленная на семействе равновесий (1.34)–(1.35), имеет вид

$$J_Q = \frac{1}{f_1} \begin{pmatrix} -x & -x & -x \\ y\eta_1 & -y\lambda_1 & -yd_1 \\ z\eta_2 & zd_2 & -z\lambda_2 \end{pmatrix}. \quad (1.36)$$

Характеристическое уравнение для J_Q записывается как

$$\sigma^3 + A\sigma^2 + B\sigma = 0,$$

где

$$\begin{aligned} A &= \frac{\lambda_1 y + \lambda_2 z + x}{f_1}, \\ B &= \frac{1}{f_1^2} \left[xy(\eta_1 + \lambda_1) + xz(\eta_2 + \lambda_2) + yz(d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2) \right]. \end{aligned} \quad (1.37)$$

Нулевой корень $\sigma_1 = 0$ соответствует нейтральной устойчивости вдоль семейства Q . Поскольку $A, B > 0$, все равновесия семейства Q устойчивы. \diamond

Как видно, спектр устойчивости изменяется вдоль семейства, что является характерным свойством косимметричных систем.

Сценарий мультстабильности в системе жертва-хищник-суперхищник впервые был найден в работе [107] для системы (1.7), которая получается из (1.5) при $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ и $f_1 = f_2 = f_3 = 1$. Условия на параметры, при которых реализуется мультстабильность, даются следующей леммой.

Лемма 1.5. *При выполнении условий на параметры:*

$$\mu_2 = d_2 \left(1 + \frac{\mu_1}{d_1} \right), \quad \eta_2 = d_2 \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) \quad (1.38)$$

система (1.7) имеет семейство равновесий

$$Q = \left\{ x \in \left[\frac{\mu_1}{\eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right], \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) x, \quad z = \frac{\eta_1 x - \mu_1}{d_1} \right\} \quad (1.39)$$

и косимметрию

$$L = \left[yz, -\frac{1}{d_1} xz, \frac{1}{d_2} xy \right]^T. \quad (1.40)$$

Доказательство. Скалярное произведение вектора (1.40) и правой части системы (1.7) при условиях (1.38) дает $\langle F, L \rangle = 0$, т.е. L является косимметрией. \diamond

Данное формулами (1.39) семейство состоит из устойчивых равновесий. Это прямо следует из Предложения 1.4 при подстановке $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ и $f_j = 1$.

Система (1.8) при нулевых запаздываниях сводится к уравнениям (1.7), поэтому на подпространстве решений, не зависящих от времени модель (1.8) имеет косимметрию и семейство решений, определенные леммой 1.5. Семейство

стационарных решений имеется при любых значениях параметров τ_1 и τ_2 . Однако при ненулевых запаздываниях равновесия семейства (1.39) могут терять устойчивость. В общем случае это требует проведения численных расчетов, которые будут представлены в § 7. Для случая одного ненулевого запаздывания, описывающего взаимодействие суперхищника и хищника удастся сформулировать следующую лемму.

Лемма 1.6. *В случае $\tau_1 = 0$ граничные равновесия E_2 и E_3 локально асимптотически устойчивы при любом $\tau_2 > 0$.*

Доказательство. При выполнении условий косимметрии (1.38) характеристическое уравнение для равновесия E_2 (когда суперхищник отсутствует, $z = 0$) имеет вид

$$\sigma + d_2 y (1 - e^{-\sigma \tau_2}) = 0. \quad (1.41)$$

Сначала заметим, что это уравнение не имеет действительных корней ни при $\sigma > 0$, ни при $\sigma < 0$. Положим $\sigma = i\omega$, где $\omega > 0$. Разделяя действительную и мнимую части, получаем

$$d_2 y (1 - \cos(\omega \tau_2)) = 0, \quad \omega + d_2 y \sin(\omega \tau_2) = 0. \quad (1.42)$$

Поскольку $d_2 y > 0$, из первого равенства следует $\cos(\omega \tau_2) = 1$, откуда $\omega \tau_2 = 2\pi k$, $k \in \mathbb{Z}$. Подстановка в второе уравнение (1.42) даёт $\omega = 0$, что противоречит предположению $\omega > 0$. Следовательно, ненулевых чисто мнимых корней $\sigma = i\omega$ уравнение (1.41) не имеет. Единственный корень на мнимой оси — это $\sigma = 0$.

Для граничного равновесия E_3 (когда хищник отсутствует, т.е. $y = 0$) характеристическое уравнение имеет вид $\sigma(\sigma^2 + x\sigma + \eta_2 xz) = 0$ и не зависит от τ_2 . Поскольку численности x, z положительны, то для любых $\tau_2 > 0$ это граничное равновесие устойчиво. \diamond

На рис. 1.1 показана карта режимов на плоскости параметров η_2 и μ_2 . Символ E_j обозначает область устойчивости равновесия E_j , $j = 2, 3, 4$. Устойчивые равновесия E_2 и E_3 сосуществуют при значениях параметров, принадлежащих области бистабильности $E_{2,3}$. Области E_2 , E_3 , E_4 и E_{23} имеют общую точку F , соответствующую семейству равновесий. Символ C обозначает область параметров, при которых существуют предельные циклы в случае $\tau_1 = \tau_2 = 0$, граница области получается из условия $H = 0$, см. (1.25).

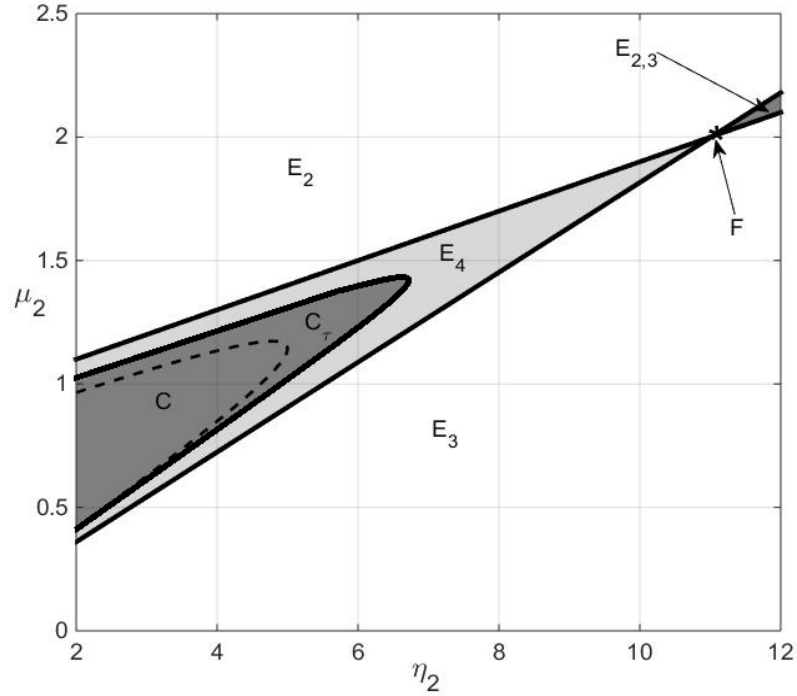


Рис. 1.1 — Двупараметрическая бифуркационная диаграмма на плоскости η_2 и μ_2 . Области E_j ($j = 2,3,4$) соответствуют моностабильности (устойчивое равновесие E_j), область $E_{2,3}$ — бистабильности (сосуществование устойчивых равновесий E_2 и E_3). Область C соответствует существованию предельных циклов при отсутствии запаздываний ($\tau_1 = \tau_2 = 0$), область C_τ — существованию предельных циклов при запаздываниях $\tau_1 = \tau_2 = 0.05$. Точка F соответствует семейству равновесий; $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$.

На рис. 1.1 также показана область C_τ , полученная в результате вычислительного эксперимента для $\tau_1 = \tau_2 = 0.05$. Область C_τ соответствует тем значениям параметров (η_2, μ_2) , при которых равновесие E_4 неустойчиво, и существуют устойчивые предельные циклы. При увеличении запаздывания размер области C_τ возрастает. Кроме того, каждой точке из C_τ соответствует единственный предельный цикл.

Аналогичная карта представлена в работе [107] для случая без запаздываний. Для случая без запаздываний $\tau_1 = \tau_2 = 0$ семейство Q (1.39) (точка F на рис. 1.1) состоит только из устойчивых равновесий. Далее будет показано, что под влиянием запаздывания некоторые части этого семейства теряют устойчивость, и всё семейство в целом может содержать неустойчивые равновесия.

§ 4 Анализ модели со всеядным хищником на неоднородном ареале

Для модели тритрофической системы, описываемой системой уравнений в частных производных (1.9) – (1.14) проводится анализ условий, при которых возможно появление семейства стационарных решений. Вначале рассматривается случай бездиффузионного приближения.

При $k_j = 0$, $\alpha_j = 0$ из (1.9) – (1.14) получается система обыкновенных дифференциальных уравнений, где пространственная переменная x является параметром:

$$\begin{aligned} \dot{u} = F_1 &= u \left(1 - \frac{u + v + w}{p} \right) \\ \dot{v} = F_2 &= v \left(-\mu_1 + \eta_1 \frac{u}{p} - d_1 \frac{w}{p} \right) \\ \dot{w} = F_3 &= w \left(-\mu_2 + \eta_2 \frac{u}{p} + d_2 \frac{v}{p} \right). \end{aligned} \quad (1.43)$$

Для системы (1.43) в случае $p(x) = 1$ в работе [107] были найдены условия, при которых задача косимметрична, и получены явные формулы для однопараметрического семейства равновесий. Для неоднородно распределенного ресурса $p(x) > 0$ справедлива

Лемма 1.7. *При выполнении условий на параметры:*

$$\eta_2 = \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) d_2, \quad \mu_2 = \left(1 + \frac{\mu_1}{d_1} \right) d_2 \quad (1.44)$$

система обыкновенных дифференциальных уравнений (1.43), (1.12) имеет косимметрию

$$L = \left[vw, -\frac{1}{d_1}uw, \frac{1}{d_2}uv \right], \quad (1.45)$$

и существует семейство равновесий с непрерывным номером s

$$\begin{aligned} u_s(x) &= \gamma_1(s)p(x), & v_s(x) &= \gamma_2(s)p(x), & w_s(x) &= \gamma_3(s)p(x), \\ s &\in \left[\frac{\mu_1}{\eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right], \end{aligned} \quad (1.46)$$

$$\gamma_1(s) = s, \quad \gamma_2(s) = \left(1 + \frac{\mu_1}{d_1}\right) - \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1}\right) s, \quad \gamma_3(s) = \frac{\eta_1 s - \mu_1}{d_1}. \quad (1.47)$$

Доказательство. Скалярное произведение вектора (1.45) и правой части системы (1.43) при условиях (1.44) дает $\langle F, L \rangle = 0$, т.е. L является косимметрией.

Прямой подстановкой (1.46), (1.47) в (1.43) при условиях (1.44) получается нулевая правая часть, т.е. производные по времени равны нулю. Формулы (1.46), (1.47) определяют семейство равновесий, которое имеется для любых $x \in [0, a]$. Из условий неотрицательности компонент равновесий устанавливаются границы (1.46) континуального номера s , при которых существует мультистабильность. \diamond

Отметим, что данная лемма не требует однородности функции ресурса $p(x)$. Если не учитывать миграционные процессы, то получается континуум задач, т.е. для каждой точки x имеется семейство равновесий.

Для анализа устойчивости равновесия с номером s из семейства (1.46), (1.47) вычисляется матрица линеаризации

$$J_s = \frac{1}{p(x)} \begin{pmatrix} -u_s & -u_s & -u_s \\ \eta_2 v_s & 0 & -d_2 v_s \\ \eta_3 w_s & d_3 w_s & 0 \end{pmatrix} \quad (1.48)$$

Её характеристический полином имеет вид:

$$\lambda^3 + A\lambda^2 + B\lambda = 0, \quad A = u_s, \quad B = u_s(\eta_2 v_s + \eta_3 w_s) + d_2 d_3 v_s w_s. \quad (1.49)$$

Нулевой корень $\lambda_1 = 0$ отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Поскольку выражения в (1.49) содержат неотрицательные u_s , v_s , w_s , а параметры системы положительны, то $A, B > 0$. По критерию Стодольи это означает устойчивость равновесия. Таким образом, все семейство (1.46), (1.47) состоит из устойчивых равновесий, причем спектр каждого равновесия индивидуален, т.к. явно зависит от континуального номера s .

Лемма 1.8. При $p = 1$, $k_j \neq 0$, $\varphi_j = 0$ ($j = 1, 2, 3$) и выполнении условий (1.44) имеется семейство устойчивых однородных стационарных решений (1.46), (1.47).

Доказательство. Подставим (1.46), (1.47) в систему (1.9)–(1.14). С учетом условий (1.44) и однородности ресурса ($p = 1$) получаем, что плотности популяций

постоянны, и их производные по x и t равны нулю и $F_j = 0$. Линеаризуем систему (1.9)–(1.14) в окрестности решения с номером s из семейства (1.46), (1.47):

$$\dot{\bar{W}} = J_s \bar{W} + K \bar{W}'' \quad (1.50)$$

где $\bar{W} = (\bar{u}, \bar{v}, \bar{w})^T$ – малые возмущения, J_s – матрица линеаризации и диагональная матрица K составлена из коэффициентов диффузии

$$J_s = \begin{pmatrix} -u_s & -u_s & -u_s \\ \eta_1 v_s & 0 & -d_1 v_s \\ \eta_2 w_s & d_2 w_s & 0 \end{pmatrix}, \quad K = \begin{pmatrix} k_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_2 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{pmatrix}. \quad (1.51)$$

Решение линеаризованной системы (1.50) с условиями периодичности может быть представлено в виде

$$\bar{W} = \sum_{\chi=0}^{\infty} W_{\chi} e^{\lambda t + i \chi x} \quad (1.52)$$

где W_{χ} – амплитуды колебаний, χ – волновое число и λ – скорость роста решения. Подставляя (1.52) в (1.50) и сокращая на $e^{\lambda t + i \chi x}$, получим систему

$$M \bar{W}^T = 0, \quad M = \begin{pmatrix} -u_s - k_1 \chi^2 - \lambda & -u_s & -u_s \\ \eta_1 v_s & -k_2 \chi^2 - \lambda & -d_1 v_s \\ \eta_2 w_s & d_2 w_s & -k_3 \chi^2 - \lambda \end{pmatrix} \quad (1.53)$$

Ее характеристическое уравнение имеет вид:

$$\lambda^3 + S_2(\chi^2) \lambda^2 + S_1(\chi^2) \lambda + S_0(\chi^2) = 0 \quad (1.54)$$

где

$$\begin{aligned} S_2(\chi^2) &= \chi^2(k_1 + k_2 + k_3) + u_s, \\ S_1(\chi^2) &= \chi^4(k_1 k_2 + k_1 k_3 + k_2 k_3) + \chi^2(k_2 u_s + k_3 u_s) + u_s(\eta_1 v_s + \eta_2 w_s) + d_1 d_2 v_s w_s, \\ S_0(\chi^2) &= \chi^2 k_1 k_2 k_3 \left(\chi^4 + \chi^2 \frac{u_s}{k_1} \right) + \chi^2 (k_1 d_1 d_2 v_s w_s + k_2 \eta_2 u_s w_s + k_3 \eta_1 u_s v_s). \end{aligned}$$

Для того, чтобы семейство (1.46), (1.47) было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (1.54) должны быть отрицательны для всех χ^2 . По критерию Рауса–Гурвица для этого должны выполняться условия

$$S_2(\chi^2) > 0, \quad S_0(\chi^2) > 0, \quad S_2(\chi^2) S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) > 0.$$

Случай $\chi^2 = 0$ отвечает однородной по пространству системе, для которой все семейство (1.46) состоит из устойчивых равновесий [107].

Выражение $S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2)$ можно переписать в виде

$$S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) = r_3(\chi^2) + r_2(\chi^2) + r_1(\chi^2) + r_0(\chi^2), \quad (1.55)$$

где

$$\begin{aligned} r_3(\chi^2) &= \chi^6 (k_1^2 k_2 + k_1^2 k_3 + k_1 k_2^2 + 2k_1 k_2 k_3 + k_1 k_3^2 + k_2^2 k_3 + k_2 k_3^2), \\ r_2(\chi^2) &= \chi^4 u_s (2k_1 k_2 + 2k_1 k_3 + k_2^2 + 2k_2 k_3 + k_3^2), \\ r_1(\chi^2) &= \frac{\chi^2}{d_1} (d_1^2 d_2 k_2 v_s w_s + d_1^2 d_2 k_3 v_s w_s + d_1 d_2 k_1 u_s w_s + d_1 d_2 k_3 u_s w_s + \\ & d_1 \eta_1 k_1 u_s v_s + d_1 \eta_1 k_2 u_s v_s + d_2 \eta_1 k_1 u_s w_s + d_2 \eta_1 k_3 u_s w_s + d_1 k_2 u_s^2 + d_1 k_3 u_s^2), \\ r_0(\chi^2) &= d_1 d_2 u_s v_s w_s + d_2 u_s^2 w_s + \eta_1 u_s^2 v_s + \frac{d_2}{d_1} \eta_1 u_s^2 w_s. \end{aligned} \quad (1.56)$$

Видно, что $S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) > 0$ для любых $\chi^2 > 0$. Таким образом, семейство (1.46), (1.47) состоит из устойчивых стационарных решений. \diamond

В случае неоднородного ресурса для поиска условий, при которых система с диффузией (1.9)–(1.14) мультистабильна, воспользуемся теорией косимметрического дефекта [34]. Для системы двух конкурирующих популяций этот подход применялся в [50].

Следующая лемма устанавливает существование косимметрии (1.45) для рассматриваемой системы при выполнении дополнительных соотношений между параметрами.

Лемма 1.9. *В случае $\alpha_j = 0$, $p(x) > 0$, выполнении условий на параметры (1.44) и*

$$k_3 = \frac{d_2}{d_1} (k_2 - d_1 k_1) \quad (1.57)$$

система (1.46), (1.47) имеет косимметрию (1.45) на подпространстве

$$u = c_1 p, \quad v = c_2 p, \quad w = c_3 p, \quad c_j \in \mathbb{R} \quad (j = 1, 2, 3) \quad (1.58)$$

Доказательство. По определению косимметрии требуется ортогональность правой части системы (1.9)–(1.14) вектор-функции L . Вычислим косимметрический дефект

$$D = \int_0^a \sum_{j=1}^3 (-q'_j + F_j) L_j dx. \quad (1.59)$$

Так как $\langle F, L \rangle = 0$ согласно лемме 1, то

$$D = \int_0^a \left(k_1 u'' v w - \frac{k_2}{d_1} v'' u w + \frac{k_3}{d_2} w'' u v \right) dx. \quad (1.60)$$

В результате подстановки (1.58) и выполнении условий (1.44), (1.57) получается $D = 0$. \diamond

Лемма 1.10. При $\alpha_j = k_j$ ($j = 1, 2, 3$) и выполнении условий на параметры (1.44) система (1.9)–(1.14) имеет косимметрию (1.45) на подпространстве (1.58) и существует семейство стационарных решений (1.46), (1.47).

Доказательство. Вычислим косимметрический дефект (1.59)

$$\begin{aligned} D = & \int_0^a \left((k_1 u' - \alpha_1 u \varphi_1')' v w - (k_2 v' - \alpha_2 v \varphi_2')' \frac{u w}{d_1} + (k_3 w' - \alpha_3 w \varphi_3')' \frac{u v}{d_2} \right) dx \\ & + \int_0^a u v w \left(1 - c_1 - c_2 - c_3 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\eta_1 c_1}{d_1} + c_3 - \frac{\mu_2}{d_2} + \frac{\eta_2 c_1}{d_2} + c_2 \right). \end{aligned} \quad (1.61)$$

В силу условий (1.44) второй интеграл в (1.61) равен нулю. Используя интегрирование по частям и условия периодичности (1.13) получаем

$$D = \int_0^a \left(q_1 (v w)' - \frac{q_2}{d_1} (u w)' + \frac{q_3}{d_2} (u v)' \right) dx, \quad (1.62)$$

здесь с учетом $\alpha_j = k_j$

$$\begin{aligned} q_1 &= -k_1 [u' - u(\ln(p + \beta_1 u))'], \\ q_2 &= -k_2 [v' - v(\ln(p + \beta_2 u))'], \\ q_3 &= -k_3 [w' - w(\ln(p + \beta_3 u))']. \end{aligned}$$

На подпространстве (1.58) получаем $q_1 = q_2 = q_3 = 0$, т.е. $D = 0$. Таким образом, вектор-функция (1.45) действительно является косимметрией модели (1.9)–(1.14) на подпространстве (1.58).

Подставляя решения (1.46), (1.47) в уравнения (1.9)–(1.14) и используя соотношения $\alpha_j = k_j$ ($j = 1, 2, 3$), получаем:

$$\begin{aligned} 0 &= k_1 \gamma_1 [(p' - p)'] + \gamma_1 p \left(1 - \frac{(\gamma_1 + \gamma_2 + \gamma_3)p}{p} \right), \\ 0 &= k_2 \gamma_2 [(p' - p)'] + \gamma_2 p \left(-\mu_1 + \frac{(\eta_1 \gamma_1 - d_1 \gamma_3)p}{p} \right), \\ 0 &= k_3 \gamma_3 [(p' - p)'] + \gamma_3 p \left(-\mu_2 + \frac{(\eta_2 \gamma_1 + d_2 \gamma_2)p}{p} \right). \end{aligned} \quad (1.63)$$

В силу определения γ_j ($j = 1, 2, 3$) (1.47) и выполнения условий (1.44) получается, что правые части системы (1.63) тождественно равны нулю. Таким образом, формулы (1.46), (1.47) дают стационарные решения, составляющие континуальное семейство. \diamond

Заключение к главе 1

Первая глава диссертационной работы посвящена постановке задач о математическом моделировании тритрофических систем типа «жертва–хищник–суперхищник» и их аналитическому исследованию. Для описания внутригильдийного хищничества в экологических сообществах рассмотрены модели локального взаимодействия в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений. Даны их обобщения с нелинейными трофическими функциями, а также модели с временными запаздываниями, отражающими биологически мотивированные эффекты воспроизводства и обработки пищи.

Проведён анализ существования и устойчивости изолированных равновесий, соответствующих различным экологическим сценариям, включая выживание отдельных видов и совместное сосуществование всех популяций. Получены характеристические уравнения, и выявлены условия устойчивости и потери устойчивости равновесий, в том числе вследствие бифуркации Пуанкаре – Андронова – Хопфа.

Особое внимание уделено выявлению условий существования косимметрии в тритрофических моделях. Показано, что при выполнении специальных соотношений между параметрами система допускает наличие непрерывных семейств равновесий с переменным спектром устойчивости, что приводит к феномену экстремальной мультистабильности. Получены аналитические выражения для таких семейств, и установлены условия их существования.

Результаты, полученные в главе 1, формируют теоретическую основу для дальнейшего исследования динамических сценариев, эффектов нарушения косимметрии и мультистабильности в моделях с временными запаздываниями и пространственной неоднородностью, которые рассматриваются в последующих главах диссертации.

Глава основана на работах [107, 109].

Глава 2

Методы анализа мультистабильности в тритрофических системах

В главе описываются методы и алгоритмы численного исследования задач, сформулированных в главе 1. Для решения пространственно – неоднородных задач применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещённых сеток. Рассматривается аппроксимация уравнений реакции–диффузии–таксиса, алгоритмы анализа стационарных и периодических решений и методы исследования систем дифференциальных уравнений с учетом запаздывания. Это позволяет исследовать бифуркационные сценарии потери устойчивости равновесий, а также формирование периодических и пространственно-неоднородных режимов при помощи разработанной программы IGP-dde. Проводится сопоставление результатов расчётов с данными биологических наблюдений.

§ 5 Метод прямых для уравнений реакции-диффузии-адвекции

В этом разделе представлен метод конечных разностей для модели хищников и жертв на кольцевом ареале $[0, a]$. Для дискретизации системы (1.9)–(1.14) по переменной x вводится равномерная сетка:

$$x_r = rh, \quad r = 1, \dots, n, \quad h = \frac{a}{n}. \quad (2.1)$$

Плотность распределения популяций u , v , w в узле x_r далее обозначается через u_r , v_r , w_r . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:

$$x_{r+\frac{1}{2}} = rh + \frac{h}{2}, \quad r = 1, \dots, n.$$

Для аппроксимации системы уравнений (1.9)–(1.12) по пространственной координате применяется метод баланса: уравнение (1.9) интегрируется по отрезку $\left[x_{r-\frac{1}{2}}, x_{r+\frac{1}{2}} \right]$, а для потоков q_i интегрирование проводится по отрезку $[x_r, x_{r+1}]$.

Далее используются операторы разностной производной и вычисления среднего

$$(dy)_r = \frac{y_{r+\frac{1}{2}} - y_{r-\frac{1}{2}}}{h}, \quad (\delta y)_r = \frac{y_{r+\frac{1}{2}} + y_{r-\frac{1}{2}}}{2}, \quad (2.2)$$

а также условия периодичности

$$y_{n+1} = y_1, \quad y_{\frac{1}{2}} = y_{n+\frac{1}{2}}. \quad (2.3)$$

В результате выводится система обыкновенных дифференциальных уравнений для u_r , v_r , w_r . Из (1.9) получается

$$\dot{u}_r = [-dq_1 + F_1]_r, \quad r = 1, \dots, n, \quad (2.4)$$

$$\dot{v}_r = [-dq_2 + F_2]_r, \quad r = 1, \dots, n, \quad (2.5)$$

$$\dot{w}_r = [-dq_3 + F_3]_r, \quad r = 1, \dots, n. \quad (2.6)$$

Для локальных членов имеем

$$\begin{aligned} F_{1,r} &= u_r \left(1 - \frac{u_r}{p_r} - \frac{v_r + w_r}{p_r} \right), \\ F_{2,r} &= v_r \left(-\mu_1 + \frac{\eta_1 u_r - d_1 w_r}{p_r} \right), \\ F_{3,r} &= w_r \left(-\mu_2 + \frac{\eta_2 u_r + d_2 v_r}{p_r} \right). \end{aligned} \quad (2.7)$$

Дискретный аналог функции ресурса определяется следующей формулой

$$p_r = \left[\frac{1}{h} \int_{x_{r-\frac{1}{2}}}^{x_{r+\frac{1}{2}}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}, \quad r = 1, \dots, n. \quad (2.8)$$

Выражения для потоков даются формулами $r = 1, \dots, n$

$$q_{1,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_1 du + \alpha_1 \delta u \frac{dp + \beta_1 du}{p + \beta_1 u} \right]_{r+\frac{1}{2}}, \quad (2.9)$$

$$q_{2,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_2 dv + \alpha_2 \delta v \frac{dp + \beta_2 du}{p + \beta_2 u} \right]_{r+\frac{1}{2}}, \quad (2.10)$$

$$q_{3,r+\frac{1}{2}} = \left[-k_3 dw + \alpha_3 \delta w \frac{dp + \beta_3 du}{p + \beta_3 u} \right]_{r+\frac{1}{2}}. \quad (2.11)$$

Построенная конечномерная модель (2.4)–(2.11) дополняется дискретными аналогами условий периодичности

$$u_{n+1} = u_1, \quad q_{1,\frac{1}{2}} = q_{1,n+\frac{1}{2}}, \quad (2.12)$$

$$v_{n+1} = v_1, \quad q_{2,\frac{1}{2}} = q_{2,n+\frac{1}{2}}, \quad (2.13)$$

$$w_{n+1} = w_1, \quad q_{3,\frac{1}{2}} = q_{3,n+\frac{1}{2}}. \quad (2.14)$$

и может быть записана в виде

$$\dot{Y} = \Phi(Y), \quad Y(0) = Y_0. \quad (2.15)$$

Здесь вектор значений переменных в узлах сетки определяется следующим образом

$$Y = (u_1, \dots, u_n, v_1, \dots, v_n, w_1, \dots, w_n). \quad (2.16)$$

Начальные данные для системы (2.3)–(2.14) получаются из (1.14)

$$Y_0 = (u_1^0, \dots, u_n^0, v_1^0, \dots, v_n^0, w_1^0, \dots, w_n^0). \quad (2.17)$$

Для интегрирования системы (2.15) по времени использовались методы Рунге–Кутты.

Элементы матрицы линеаризации для равновесия $Y^* = (y_1^*, \dots, y_{3n}^*)$ находились путем вычисления производных разностными отношениями первого порядка

$$J = (J_{jk})_{3n \times 3n}, \quad J_{jk} \approx \frac{\Phi(\dots, y_j + h, \dots) - \Phi(\dots, y_j, \dots)}{\delta}. \quad (2.18)$$

Для расчетов в качестве приращения использовано $\delta = 10^{-7}$.

Для подтверждения аналитических результатов, изложенных в Леммах 1.9, 1.10, с помощью программного комплекса (§6) были проведены вычисления стационарных решений из семейств (1.46), (1.47). Расчёт осуществлялся при фиксированных значениях коэффициентов диффузии $k_1 = 0.006$, $k_2 = 0.04$, $k_3 = 0.08$ и миграции $\beta_2 = \beta_3 = 0.01$ для параметров локального взаимодействия $\mu_1 = 2.2$, $\eta_1 = 5$, $d_1 = d_2 = 1$. Распределение ресурса задавалось в виде

$$p(x) = 1 - 0.1 \cos(2\pi x) + 0.2 \cos(4\pi x). \quad (2.19)$$

Использовалась равномерная пространственная сетка $x_r = rh$, $r = 1, \dots, n$, $h = a/n$, где n – число узлов. В случае неоднородного ресурса (28) расчеты

показали, что достаточно сетки с $n = 32$. Для условий леммы 1.10 ($\alpha_j = k_j$) методом установления были рассчитаны стационарные распределения из следующих начальных данных:

$$u(x,0) = (\gamma_1 + \nu)p(x), \quad v(x,0) = (\gamma_2 + \nu)p(x), \quad w(x,0) = (\gamma_3 + \nu)p(x). \quad (2.20)$$

При $\nu = 0$ получаются различные решения из семейства. Для $\nu \neq 0$ в результате установления происходил выход на одно из решений семейства.

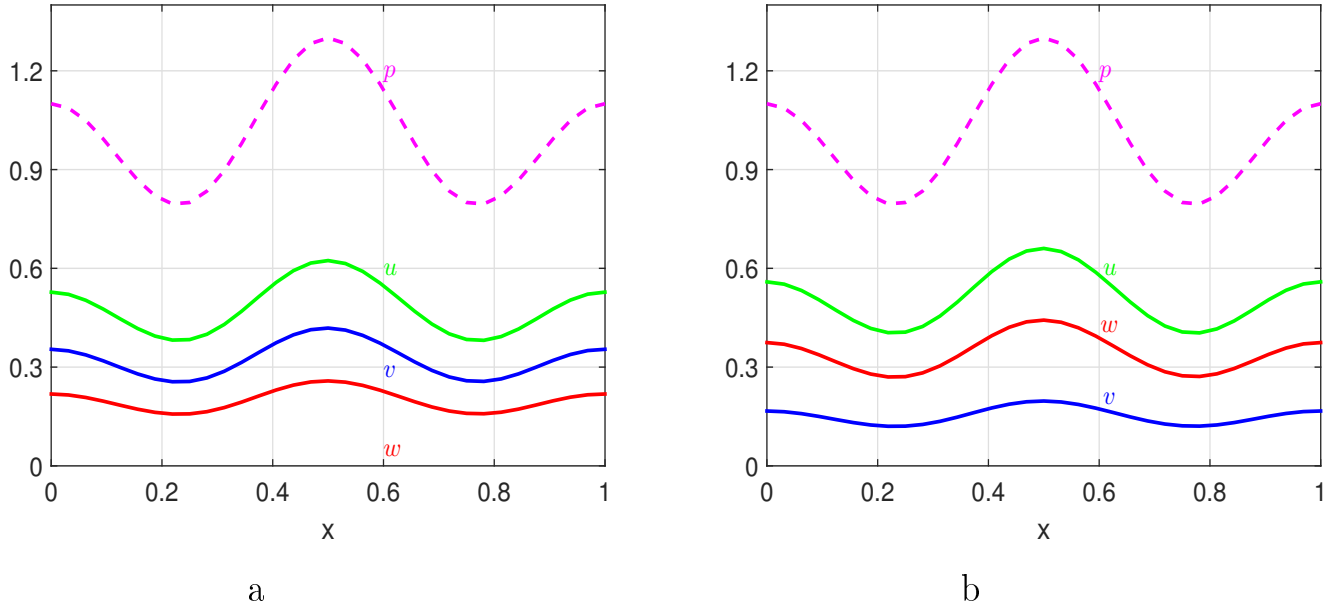


Рис. 2.1 — Стационарные распределения жертвы $u(x)$ (зеленая кривая), хищника $v(x)$ (синяя) и суперхищника $w(x)$ (красная) для двух членов семейства с непрерывными номерами $s = 0.47$ (a) и $s = 0.51$ (b), $p(x)$ — распределение ресурса (пунктир).

На рис. 2.1, 2.2 представлены стационарные распределения трёх видов, полученные при $\nu = 0.1$ для трёх значений параметра $s = 0.47, 0.49, 0.51$. Найденные численные решения хорошо коррелируют с профилем функции ресурса $p(x)$. Из рис. 2.1 видно, что плотность распределения хищников и суперхищников варьируется в зависимости от значения непрерывного номера решения s . В частности, при $s = 0.47$ плотность популяции хищников больше, чем суперхищников, тогда как при $s = 0.51$ наблюдается обратная картина. При промежуточном значении $s = 0.49$ распределения хищников и суперхищников достаточно близки (рис. 2.2, слева). Суммарная численность жертв, хищников и суперхищников соответствует доступному объёму ресурса, т.е. $u + v + w = p(x)$. При этом отношение «хищник/суперхищник» является постоянным на всем интервале, см. рис. 2.2, справа.

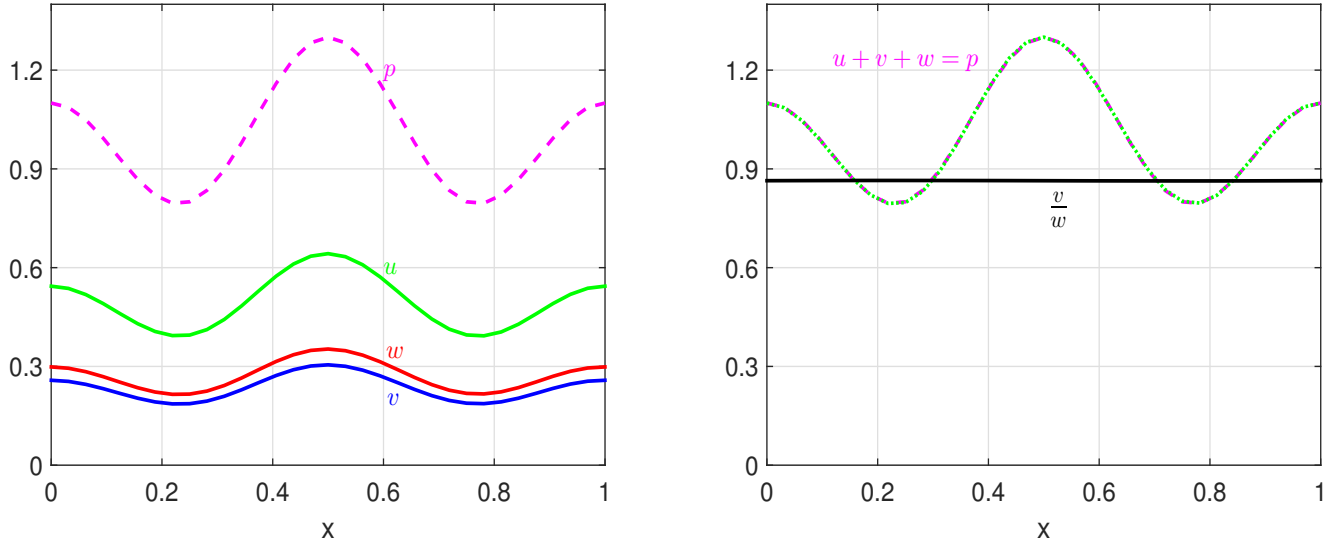


Рис. 2.2 — Слева стационарные распределения жертвы $u(x)$ (зеленая кривая), хищника $v(x)$ (синяя), суперхищника $w(x)$ (красная) при $s = 0.49$ и ресурса $p(x)$ (пунктир). Справа отношение плотностей распределения хищников (сплошная линия) и сумма плотностей всех видов (штрих-пунктир).

На рис. 2.3a представлено установление к одному из равновесий семейства для начальных данных (2.20) при $\nu = 0.1$. Видно, что достаточно быстро происходит выход на стационарное решение. Рассчитанный спектр устойчивости данного решения лежит в левой полуплоскости (см. рис. 2.3b). В табл. 1 приведены главные собственные числа матриц линеаризации для трех значений континуального номера s . Видно, что вычисленные λ_1 получаются близкими к нулю. Этим значениям отвечает нейтральное направление вдоль прямой семейства (1.46), (1.47).

Таблица 1 — Главные значения спектра устойчивости для трех стационарных решений; $k_1 = \alpha_1 = 0.006$, $k_2 = \alpha_2 = 0.04$, $k_3 = \alpha_3 = 0.08$, $\mu_1 = 2.2$, $\eta_1 = 5$, $d_1 = d_2 = 1$.

s	λ_1	$\lambda_{2,3}$
0.47	-1.4×10^{-8}	$-0.239 \pm 1.162i$
0.49	-5.4×10^{-7}	$-0.247 \pm 1.177i$
0.51	-9.3×10^{-7}	$-0.254 \pm 1.187i$

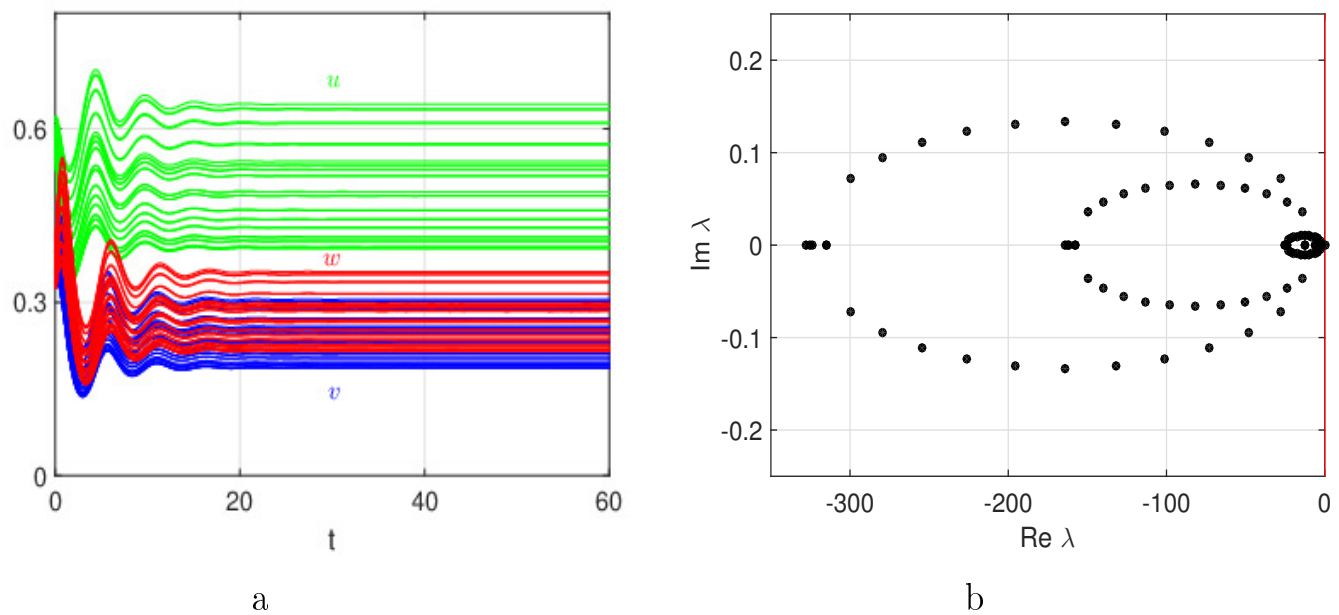


Рис. 2.3 — Установление устойчивого стационарного решения системы (1.9)–(1.14): *a*) изменение во времени узловых значений жертвы u (зеленые кривые), хищника v (синие) и суперхищника w (красные). *b*) спектр устойчивости стационарного решения; континуальный номер $s = 0.49$.

§ 6 Комплекс программ для расчета тритрофических систем

Для проведения вычислительного эксперимента с системами, описывающими динамику систем жертва–хищник–суперхищник (1.4)–(1.8), (1.9)–(1.14), разработан комплекс программ в среде MATLAB [118]. Программа IGP-dde предназначена для моделирования пространственно-временной динамики взаимодействующих популяций в условиях неоднородной среды обитания с учётом эффекта запаздывания. Верификация программ комплекса была проведена с использованием данных, приведенных в статьях [11, 12, 16], где рассматривалась динамика хищников и жертв на однородном и неоднородном ареалах без учета всеядности хищников.

Разработанный комплекс включает программы (функции в MATLAB):

- Computation - расчет динамики тритрофических систем;
- Visualization - визуализация расчета равновесий, циклов и пространственно-временных режимов;
- Spectr - вычисление спектральных характеристик стационарных решений;
- Basin - построение бассейнов равновесий;
- Multiplier - вычисление предельных циклов;
- Delay - расчет системы с запаздываниями;
- Pdf - решение системы уравнений в частных производных на основе метода прямых и конечно-разностной аппроксимации по пространственной переменной.

Программа IGP позволяет рассчитывать стационарные и периодические решения, анализировать влияние эффекта запаздывания, вычислять распределения плотностей популяций по ареалу. В данном параграфе приведены рисунки и результаты расчетов демонстрационного характера. Комплекс программ IGP-dde далее использовался для численных исследований, представленных в параграфах 7-11.

Для анализа устойчивости получаемых решений применяется прямой метод расчета спектра. В случае модели, описываемой системой обыкновенных дифференциальных уравнений, матрица Якоби находилась аналитически. Затем на основе данных о равновесии вычислялись собственные числа мат-

рицы линеаризации. В случае сеточного аналога уравнений реакции–диффузии–адвекции матрица линеаризации находилась численно.

Вычисление мультипликаторов предельных циклов в программе *Multiplicator*. Система автономных дифференциальных уравнений (1.4) записывается в виде

$$\dot{Y} = F(Y), \quad Y \in \mathbb{R}^n. \quad (2.21)$$

Ее нестационарное решение с периодом $T > 0$ удовлетворяет условию

$$Y(t + T) = Y(t). \quad (2.22)$$

Устойчивость периодического решения определяется собственными числами матрицы монодромии [19], у которой всегда существует единичное собственное значение $\rho_1 = 1$. Периодическое решение устойчиво, если остальные собственные числа лежат внутри единичной окружности, и неустойчиво, если существует хотя бы одно собственное значение вне единичной окружности.

В результате расчета на установление может быть найден асимптотически устойчивый периодический режим и оценена величина его периода T . Для уточнения периодического решения системы (2.21) в (2.22) принимается, что $t = 0$. Через $U_t(v)$ далее обозначается оператор сдвига по траектории системы (2.21) из точки $Y(0) = v$ за время t .

Задача поиска предельного цикла сводится к нахождению неподвижной точки оператора $U_t(v)$, т.е. точки v , удовлетворяющей условию $v = U_T(v)$. Получающаяся система состоит из n уравнений с $n + 1$ неизвестными (координаты точки v и период T)

$$g(v) = v - U_T(v) = 0. \quad (2.23)$$

В расчетах фиксировалась одна из координат v (например, при $n = 3$ задавалась $v_3 \equiv Y_3$). Для решения уравнения (2.23) применялся метод Ньютона

$$v^{(m+1)} = v^{(m)} - M^{-1}(v^{(m)})g(v^{(m)}). \quad (2.24)$$

Здесь M – матрица Якоби системы (2.23). Вместе с решением задачи Коши для (2.21) решались задачи в вариациях. Например, для тритрофической системы, задаваемой системой трех дифференциальных уравнений с вектором неизвестных $Y = (x, y, z)$, начальными данными являлись орты фазового пространства:

$(1,0,0), (0,1,0), (0,0,1)$. На каждом шаге метода Ньютона (2.24) решалась задача Коши для системы $n(n+1)$ обыкновенных дифференциальных уравнений. Для расчета предельных циклов использовался метод Рунге-Кутты (решатель `ode45` в MATLAB), вычисления производились с контролем абсолютной и относительной точности.

Вычисление областей притяжения (бассейнов) для систем с континуумом равновесий в программе Basin. Пусть Y^* — асимптотически устойчивое равновесие системы (2.21). Её бассейном или областью притяжения называется множество

$$\mathcal{B}(Y^*) = \left\{ Y(0) \in \mathbb{R}^n \mid \lim_{t \rightarrow +\infty} Y(t) = Y^* \right\}, \quad (2.25)$$

где $Y(t)$ — решение с начальным условием $Y(0)$. Для семейства равновесий естественно говорить о бассейнах притяжения к различным его интервалам. Цель визуализации заключается в построении карты фазовой плоскости (сечения), на которой каждой точке ставится в соответствие цвет, кодирующий тот аттрактор или интервал семейства, к которому притягивается стартующая из неё траектория.

В данной работе исследуется трёхкомпонентная модель, демонстрирующая наличие континуума равновесных состояний. Семейство равновесий задаётся параметрически как множество точек Q , см. (1.28), (1.34). Проводится построение бассейнов на плоскостях $z = \text{const}$. Для этого применяется метод сканирования фазовой плоскости, адаптированный для задачи с континуумом равновесий. На плоскости $z = z_0$ задаётся прямоугольная область $[x_{\min}, x_{\max}] \times [y_{\min}, y_{\max}]$, которая покрывается равномерной прямоугольной сеткой с шагами дискретизации Δx и Δy . Каждый узел сетки (x_i, y_j, z_0) рассматривается как начальное условие для последующего интегрирования задачи по времени. Для каждого начального условия $Y_0 = (x_i, y_j, z_0)$ решается задача Коши на достаточно большом промежутке времени $[0, T]$. Численное интегрирование выполняется с использованием методов Рунге-Кутты (`ode45`, `ode15s`). Для систем, характеризующихся жёсткостью, предпочтительным является использование решателя `ode15s` в среде MATLAB. Параметры относительной и абсолютной точности, задавались достаточно малыми, порядка 10^{-6} – 10^{-8} .

За фиксированное время T траектория может не достичь окрестности равновесия, особенно вблизи сепаратрис, где динамика замедляется. Для

преодоления этого эффекта применяется итеративная процедура доинтегрирования. Сначала выполняется интегрирование на интервале $[0, T]$, и полученная конечная точка принимается за новое начальное условие, после чего интегрирование повторяется на том же интервале. Процесс производится до тех пор, пока норма вектор-функции правых частей в конечной точке не станет меньше порогового значения ε , либо до достижения максимального числа итераций. Данная процедура позволяет получить финальное состояние с высокой точностью, минимизируя ошибки классификации пограничных точек.

В исследуемой системе семейство равновесий параметризовано координатой x , и узлы семейства $X_{sat}(k)$ известны. Классификация выполняется по финальной координате x_{end} : определяется интервал $[X_{sat}(k), X_{sat}(k+1)]$, которому принадлежит x_{end} , и начальному условию присваивается соответствующий индекс k . Данный подход корректен при условии однозначной проекции семейства на ось x . Точки, не попавшие ни в один из интервалов, окрашиваются в нейтральный белый цвет.

Каждому идентифицированному аттрактору или интервалу семейства присваивается уникальный цвет из некоторой палитры. Выбор палитры обеспечивает контрастность между соседними бассейнами для чёткого различения их границ. В результате описанного процесса для каждого узла исходной сетки (x_i, y_j) на плоскости $z = z_0$ устанавливается цвет соответствующего аттрактора или интервала семейства. Для повышения информативности на график нанесено само семейство равновесий. Это позволяет визуально связать области притяжения на плоскости с соответствующими участками семейства равновесий. Построенная карта бассейнов позволяет оценить структуру бассейнов. Данная процедура помогает изучить зависимость структуры фазового пространства от параметров системы.

Алгоритм построения бассейнов реализован в среде MATLAB. Параметры модели объединяются в структуру `par`, вычисляются параметры косимметрии. На основе аналитических соотношений определяются массивы `Xsat`, `Ysat`, `Zsat`, задающие узлы дискретизации семейства равновесий. Генерируются диапазоны – векторы `xx0` и `yy0`, фиксируется значение `zz0`, соответствующее заданному сечению.

Финальные координаты x , y сохраняются в матрицах ZX , ZY . Затем для каждого элемента матрицы ZX определяется номер интервала семейства путём сравнения с массивом `Xsat`. Строится трёхмерный график, на кото-

рый наносятся семейство равновесий в виде отрезков, соединяющих точки $(X_{sat}(k), Y_{sat}(k), Z_{sat}(k))$, где каждый отрезок имеет свой уникальный цвет, а также начальные точки $(xx0(j), yy0(i), zz0)$, окрашенные в цвет, соответствующий интервалу, определённому по финальной координате.

Разработанный метод визуализации бассейнов является эффективным инструментом анализа глобальной динамики систем с континуумом равновесий. Адаптация классического подхода к особенностям исследуемой модели, а именно к фиксированному сечению $z = \text{const}$ и дискретизации семейства, позволяет получать наглядные карты бассейнов, необходимые для понимания бифуркационных переходов и структуры фазового пространства. Реализация в среде MATLAB обеспечивает гибкость и воспроизводимость полученных результатов.

Демонстрация работы программного комплекса IGP-dde [118]. На рис. 2.4, 2.5 представлены примеры визуализации расчета для модели (1.4). На рис. 2.4 приведены траектории из различных начальных точек, а также рассчитанные периодические режимы. Карты с бассейнами даны на рис. 2.6. Эти рисунки получены при следующих значениях параметров: $\mu_1 = 2.2$, $\eta_1 = 5$, $\beta_1 = 1$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$, $\mu_{00} = 4.9$, $\mu_0 = 0$. Для демонстрации мультистабильности значения μ_2 , η_2 и β_2 определялись из условий косимметрии (1.26).

На рис. 2.4 также представлено семейство Q (1.28), содержащее устойчивые и неустойчивые равновесия, см. Лемму 1.2. Семейство равновесий дано кривой AC , дуги AB и BC соответственно состоят из неустойчивых и устойчивых равновесий. Выход траекторий на устойчивые равновесия семейства (кривая BC) происходит колебательным образом из разных начальных условий (синие траектории).

Для начальных точек из окрестности кривой семейства равновесий (AC) при больших значениях жертвы x реализуются стационарные решения с преобладанием суперхищника z над хищником y . В частности, хищник может исчезнуть (равновесие E_3). При умеренных и малых количествах жертвы происходит выход на колебательные режимы с периодическим изменением всех видов. При этом с уменьшением начальных значений x диапазон изменения хищников увеличивается по сравнению с диапазоном суперхищника.

На рис. 2.4 приведены траектории различных циклов семейства периодических решений. Периоды циклов и значения их мультипликаторов даны в

табл. 2. Видно, что модули мультипликаторов ρ_1, ρ_2 близки к единице. Это можно считать хорошим приближением для двукратной единицы, одна из которых отвечает направлению вдоль орбиты цикла, а другая – нейтральному направлению вдоль континуального семейства. Модуль значения ρ_3 всегда меньше единицы, т.е. циклы семейства устойчивы.

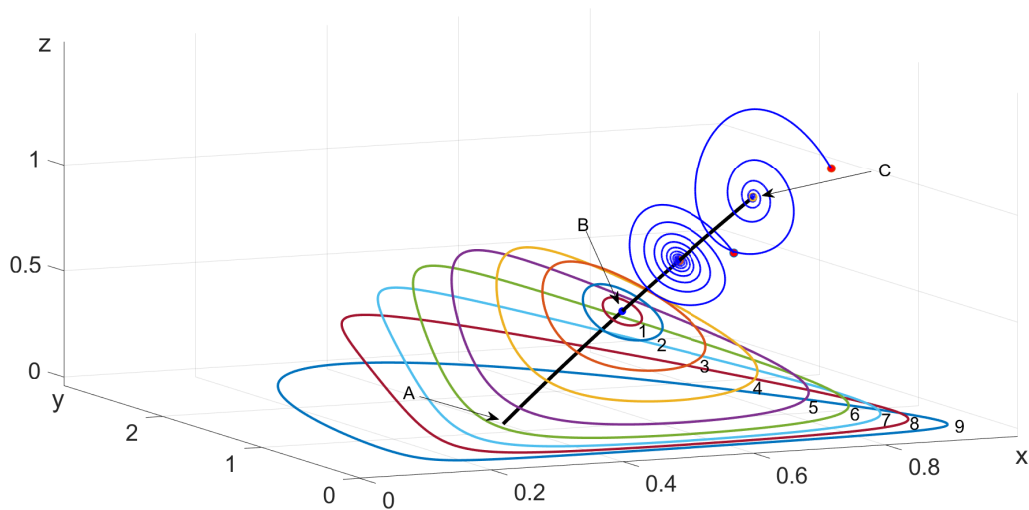


Рис. 2.4 — Траектории в фазовом пространстве системы (1.3) для разных начальных условий (кружки) при выполнении условий косимметрии (1.4). Кривая AB — неустойчивые равновесия из семейства AC и кривая BC — устойчивые равновесия из семейства AC .

Таблица 2 — Мультипликаторы и значение периода предельных циклов из семейства, см. рис. 2.4.

	Точка цикла	ρ_1, ρ_2	ρ_3	Период
1	(0.4970, 0.7442, 0.6050)	1,1	0.9941	3.1309
2	(0.4731, 0.7933, 0.6600)	$1 \pm 0.0001i$	0.9759	3.1541
3	(0.4713, 0.9953, 0.7425)	$1 \pm 0.0001i$	0.8991	3.2550
4	(0.3095, 0.6303, 0.5659)	$1 \pm 0.0001i$	0.7512	3.4694
5	(0.7545, 0.4870, 0.1264)	1.0001, 0.9999	0.5664	3.7924
6	(0.7404, 0.2767, 0.0497)	1.0002, 0.9998	0.4123	4.1437
7	(0.7744, 0.2163, 0.0241)	1.0001, 0.9999	0.2941	4.5095
8	(0.8701, 0.7735, 0.0430)	1.0002, 0.9998	0.1995	4.9253
9	(0.1281, 0.1839, 0.0003)	1,1	0.0900	5.7888

На рис. 2.5а представлены вещественные части мультипликаторов для решений системы (1.4), здесь x – континуальный номер члена семейства. Цифра 1

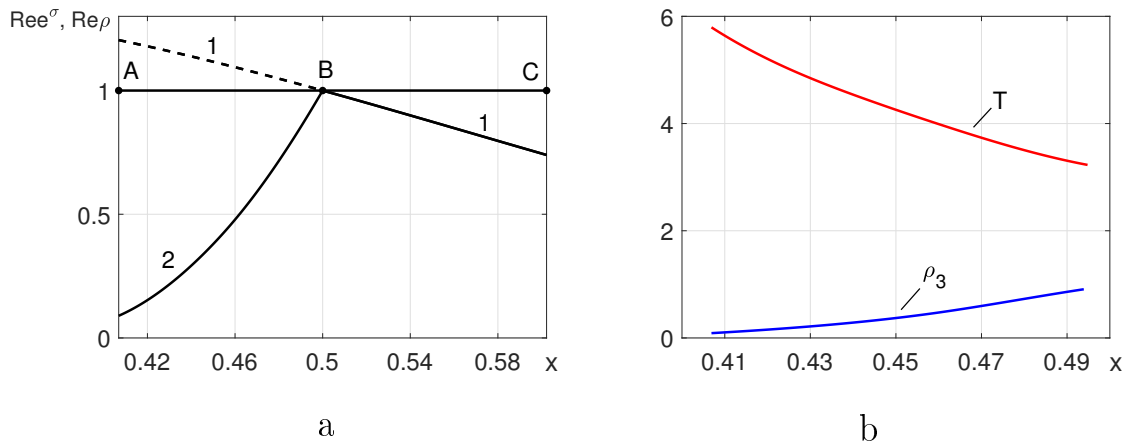


Рис. 2.5 — а) Вещественные части мультипликаторов для решений системы (1.4): 1 — семейство равновесий; 2 — семейство предельных циклов. б) Изменение мультипликатора ρ_3 и периода предельных циклов семейства.

отвечает ненулевому значению спектра устойчивости равновесия семейства Q , точнее, экспоненте с показателем σ — вещественной части комплексной пары. Мультипликатор для устойчивых равновесий дан сплошной линией, а пунктиром — для неустойчивых равновесий. На рис. 2.5b приведены результаты расчета мультипликаторов предельных циклов (кривая 2), ответвляющихся от равновесий семейства Q . Видно, что с уменьшением периода цикла (кривая Т) величина ρ_3 увеличивается.

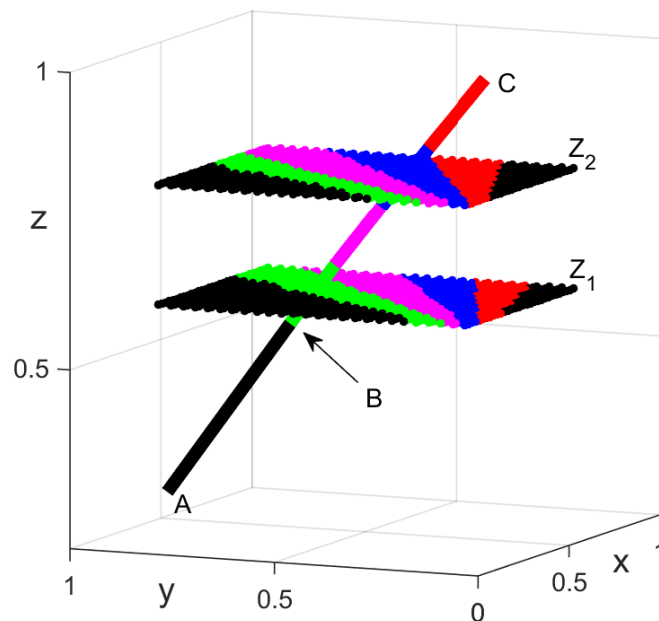


Рис. 2.6 — Фазовое пространство для системы (1.4). Семейство равновесий AC и два бассейна на плоскостях $z_1 = 0,6$, $z_2 = 0,8$. Кривые AB и BC соответствуют неустойчивым и устойчивым равновесиям из семейства AC .

На рис. 2.6 представлена карта бассейнов – начальных значений, из которых реализуются различные отрезки непрерывного семейства равновесий Q . Кривая Q разделена на пять частей (дуг) разного цвета, черный цвет отвечает реализации периодических режимов, которые ответвились от неустойчивых равновесий семейства (дуга АВ). Размеры бассейнов (секторов) зависят от уровня z (численность суперхищника). Порядок цветов сохраняется как для семейства, так и для секторов на плоскостях $z = const$. Видно, что на каждой плоскости имеется два сектора черного цвета, отвечающих начальным данным, из которых реализуется установление к предельным циклам.

Применение комплекса IGP-dde для сравнения с реальными данными о динамике популяций. Работа программы IGP-dde сравнивались с данными расчетов, приведенных в статьях [11, 12, 16]. Кроме того, было проведено сопоставление с реальными экологическими данными [46]. Использовались наблюдения за численностью зайцев (жертва) и объединенных данных по хищникам (лисица, волк, рысь). Расчеты были проведены для математической модели тритрофической структуры с запаздыванием:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \mu_0 x \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{axy}{1+cx} - \frac{axz}{1+cx}, \\ \frac{dy}{dt} &= -\mu_1 y + \frac{\eta_1 x(t-\tau_1)y(t-\tau_1)}{1+cx(t-\tau_1)} - d_1 yz, \\ \frac{dz}{dt} &= -\mu_2 z + \frac{\eta_2 x(t-\tau_1)y(t-\tau_1)}{1+cx(t-\tau_1)} + d_2 y(t-\tau_2)z(t-\tau_2),\end{aligned}\tag{2.26}$$

где $x(t)$ обозначает плотность жертвы, $y(t)$ — хищника, а $z(t)$ — суперхищника. Использовалась модель функционального отклика Холлинга II с временным запаздыванием τ_1 , которое характеризует затраты на поиски и переваривание пищи, а также репродуктивную реакцию хищников. Члены $d_1 yz$ и $d_2 y(t-\tau_2)z(t-\tau_2)$ моделируют прямое взаимодействие между хищниками, причем τ_2 описывает запаздывание во внутривидовом или межвидовом трофическом взаимодействии.

При $\tau_1 = \tau_2 = 0$ и отсутствии суперхищника ($z = 0$) модель (2.26) сводится к двумерной системе хищник–жертва, способной воспроизводить численные циклы, наблюдаемые в биологических данных. Этот позволяет выполнить прямое сопоставление модели с реальными экологическими данными. В расчетах аналогично [46] были приняты следующие значения параметров: $\mu_0 = 1.6$,

$k = 125$, $a = 0.064$, $c = 0.02$, $\mu_1 = 0.56$, $\eta_1 = 0.0384$, $\mu_2 = 0.476$, $\eta_2 = 0.0345$, $d_1 = d_2 = 0$.

При отсутствии взаимодействия между хищниками ($d_1 = d_2 = 0$) суммарная плотность $y + z$ рассматривается как эквивалентный хищник. Таким образом, система (2.26) позволяет провести сравнение с данными наблюдений и исследовать влияние запаздываний на колебательные режимы.

Представленные на рис. 2.7–2.9 результаты демонстрируют, что предложенная тритрофическая модель с запаздываниями способна качественно и количественно воспроизводить основные закономерности наблюдаемой популяционной динамики. В случае отсутствия запаздываний (рис. 2.7) модель сводится к классическому механизму хищник–жертва и корректно воспроизводит базовые циклические колебания, характерные для исторических данных системы “заяц–рысь”. При этом наблюдается согласование периода колебаний и фазового сдвига между численностями жертвы и хищников.

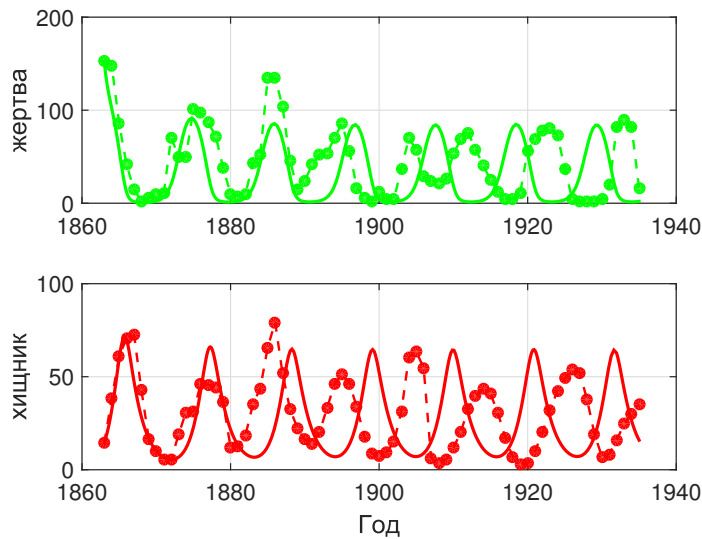


Рис. 2.7 — Сравнение результатов расчета (сплошная кривая) с реальными данными (пунктир и кружки) при отсутствии запаздывания ($\tau_1 = \tau_2 = 0$).

Учет запаздывания (рис. 2.8) приводит к более точному совпадению с реальными данными, т.к. запаздывания отражают биологические процессы поиска, переваривания пищи и репродуктивной реакции. Численные эксперименты показывают, что даже малые значения τ_j существенно влияют на колебательные режимы, усиливая согласование модели с наблюдаемыми экологическими временными рядами.

На рис. 2.9 представлена динамика полной тритрофической системы. Видно, что учет взаимодействия хищника и суперхищника формирует структуру

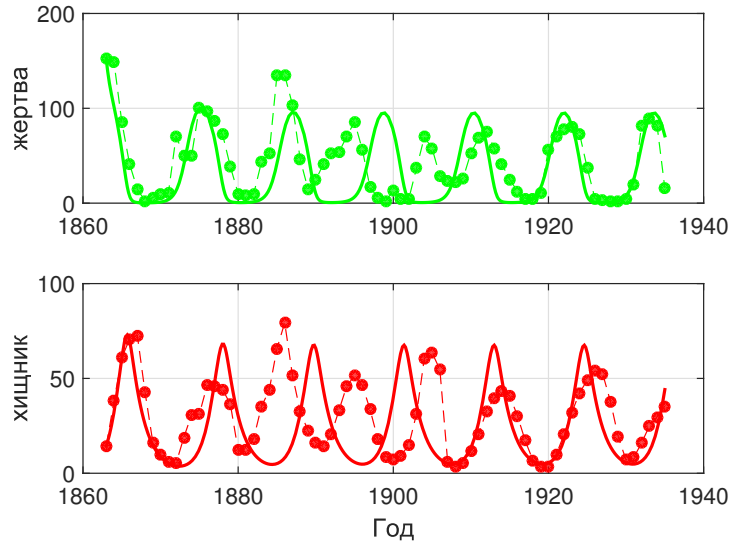


Рис. 2.8 — Сравнение результатов расчета (сплошная кривая) с реальными данными (пунктир и кружки) при наличии запаздывания ($\tau_1 = 0.06$, $z = 0$).

колебаний, не наблюдаемую в редуцированной бинарной модели. Суперхищник выступает механизмом регуляции амплитуды, стабилизируя динамику и перераспределяя энергетические потоки между трофическими уровнями. Это подтверждает, что расширенная модель естественным образом обобщает классическую схему хищник–жертва и позволяет исследовать более сложные механизмы экологической регуляции.

Таким образом, сопоставление с реальными данными подтверждает адекватность предложенной модели, демонстрируя важность тритрофической структуры и временных запаздываний при описании реальной популяционной динамики.

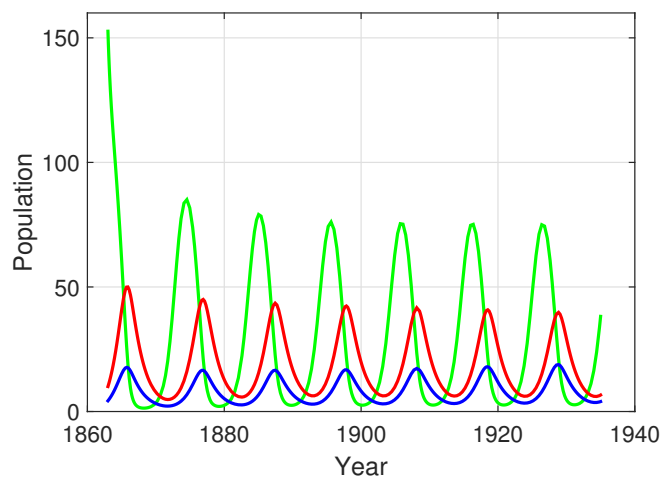


Рис. 2.9 — Динамика тритрофической системы: жертвы (зеленый), хищника (красный) и суперхищника (синий); $\tau_1 = \tau_2 = 0$.

§ 7 О динамике косимметричных систем жертва–хищник–суперхищник с двумя запаздываниями

Приведенная в § 2 система (1.8) позволяет рассматривать влияние запаздывания на динамику трехвидовой модели со всеядным хищником. При отсутствии запаздывания задача сводится к автономной системе дифференциальных уравнений (1.7), для которой мультистабильность получается при дополнительных условиях на параметры [107]. Для ненулевых τ_j система обладает косимметрией на подпространстве функций, не зависящих от времени. Таким образом, семейство стационарных решений (равновесий) сохраняется при условиях на параметры (1.38). Устойчивость этих решений зависит от значений параметров запаздывания. Для определения критических значений времен τ_j , при которых наступает неустойчивость, выводятся специальные формулы аналогично [106], см. Приложение § 11.

Рассматривается система со значениями параметров $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$, а параметры μ_2 , η_2 удовлетворяют условию (1.38):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(1 - x - y - z) \\ \frac{dy}{dt} &= -y + 10x(t - \tau_1)y(t - \tau_1) - zy \\ \frac{dz}{dt} &= -2z + 11x(t - \tau_1)z(t - \tau_1) + y(t - \tau_2)z(t - \tau_2). \end{aligned} \quad (2.27)$$

Для исследования динамики системы используется программа IGP-dde [118] и пакет численного продолжения и бифуркационного анализа DDE-BIFTOOL [47]. Изучается поведение системы (2.27) при варьировании параметров запаздывания τ_1 и τ_2 .

В табл. 3 приведены шесть точек, выбранных из семейства равновесий (1.39), в которых сосуществуют все три вида (жертва–хищник–суперхищник). Для этих точек проводится сравнение бифуркационного порога τ_1^{crit} при различных сценариях запаздывания: $\tau_2 = 0$, $\tau_2 = 0.1$ и $\tau_2 = 0.3$. Анализ показывает, что параметр τ_1^{crit} монотонно возрастает с увеличением индекса i (номера равновесия Q_i). Следовательно, при малых значениях i , когда τ_1 остается ниже критического значения τ_1^{crit} , всё семейство равновесных точек является устойчивым. Однако устойчивость по всему семейству Q зависит от величины

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

τ_1^{crit} : одни его части сохраняют устойчивость, тогда как другие теряют её. Эти критические значения точно определяют момент возникновения колебаний в системе и демонстрируют влияние запаздываний τ_1 и τ_2 на появление динамических биологических режимов.

Когда $\tau_1 = 0$ и $\tau_2 \neq 0$, семейство Q (1.39) состоит только из устойчивых равновесий. На рис. 2.10а показано, что траектории колебательно сходятся к семейству равновесий (линия E_2E_3) при различных начальных условиях в случае $\tau_1 = 0$, $\tau_2 = 1$. При $\tau_2 = 2$ траектории демонстрируют более быструю сходимость к семейству по сравнению со случаем $\tau_2 = 1$ (см. рис. 2.10b).

Для системы (2.27) с $\tau_2 = 0$, $\tau_1 \neq 0$ устойчивость равновесий Q_1 (кривая 2) и Q_5 (кривая 3) анализируется с помощью их спектров устойчивости (см. рис. 2.11). Точка устойчива, если действительные части всех собственных значений отрицательны. Точки бифуркации τ_1^{crit} отмечены красным цветом. Равновесие Q_1 (кривая 2) устойчиво при запаздывании $\tau_1 < \tau_1^{\text{crit}}$ и теряет устойчивость через бифуркацию Хопфа при превышении τ_1^{crit} , и возникает периодическое решение. Аналогично происходит и для равновесия Q_5 (кривая 3).

Для случая $\tau_2 = 0$ из табл. 3 следует, что критическое значение τ_1^{crit} изменяется в диапазоне от 0.14 до 0.168. При $\tau_1 = 0.151$ наблюдаются как устойчивые, так и неустойчивые равновесия, а также периодическое решение (см. рис. 2.12). На рис. 2.12а показана временная эволюция численности сверххищника для начальных точек из окрестности семейства равновесий Q .

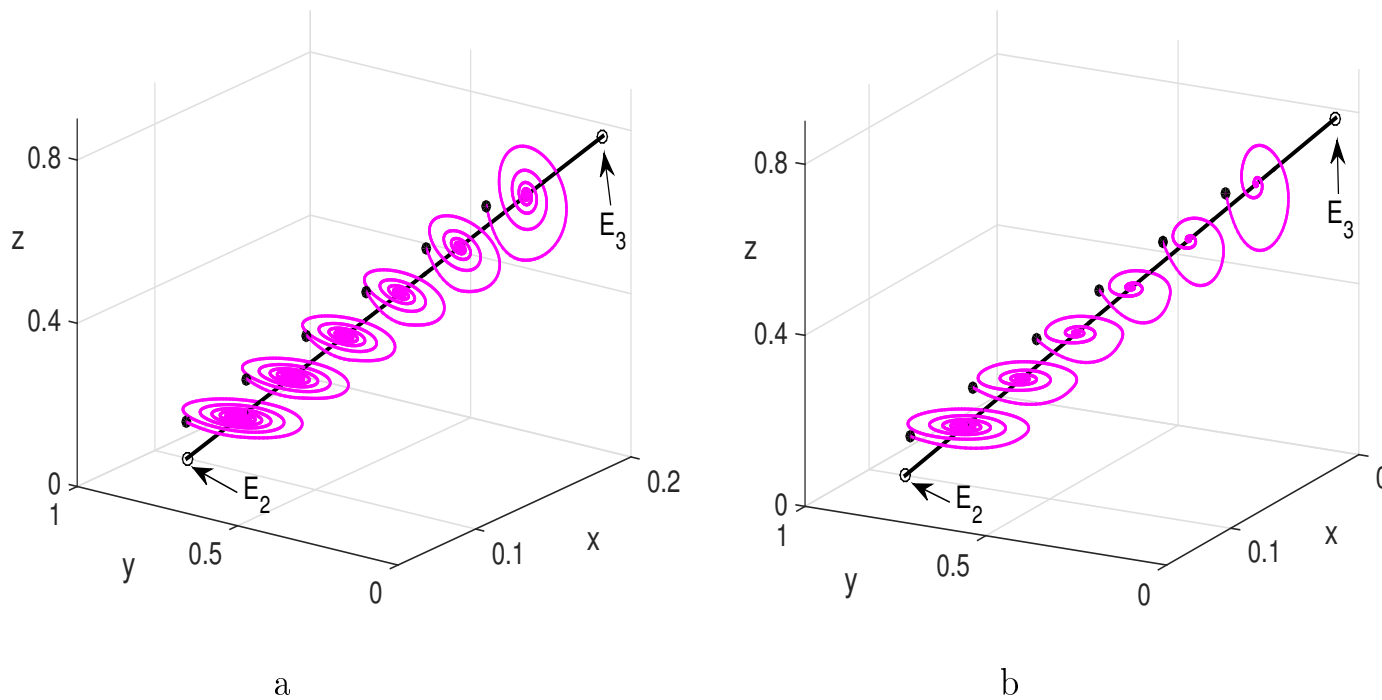


Рис. 2.10 — Сходимость к равновесиям семейства Q (чёрная линия) из различных начальных условий при $\tau_1 = 0$. а) $\tau_2 = 1$, б) $\tau_2 = 2$.

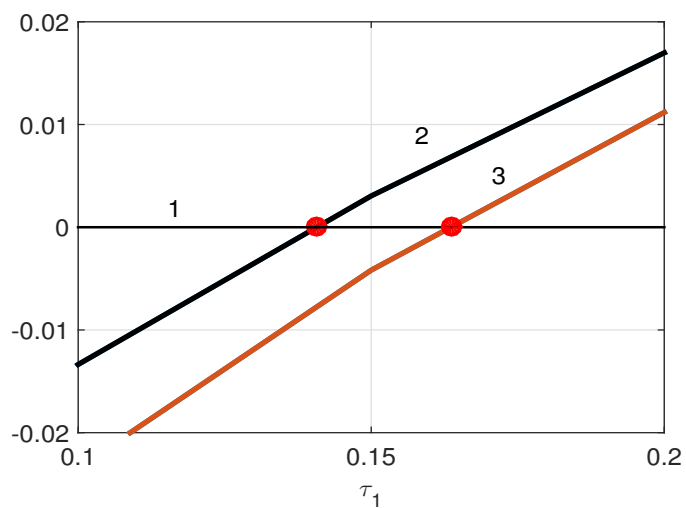


Рис. 2.11 — Зависимость от τ_1 действительных частей собственных значений якобиана в равновесиях Q_1 (кривые 1, 2) и Q_5 (кривые 1, 3), $\tau_2 = 0$.

Результаты демонстрируют три различных режима: устойчивое равновесие при $z = 0.7$ и $z = 0.58$, неустойчивое равновесие при $z = 0.23$ и периодическое решение при $z = 0.35$. На рис. 2.12b видно, что траектории колебательно сходятся к семейству равновесий (чёрная линия E_2E_3) при $z = 0.7$ и $z = 0.58$. При $z = 0.35$ реализуется предельный цикл, тогда как при $z = 0.23$ наблюдаются нарастающие колебания.

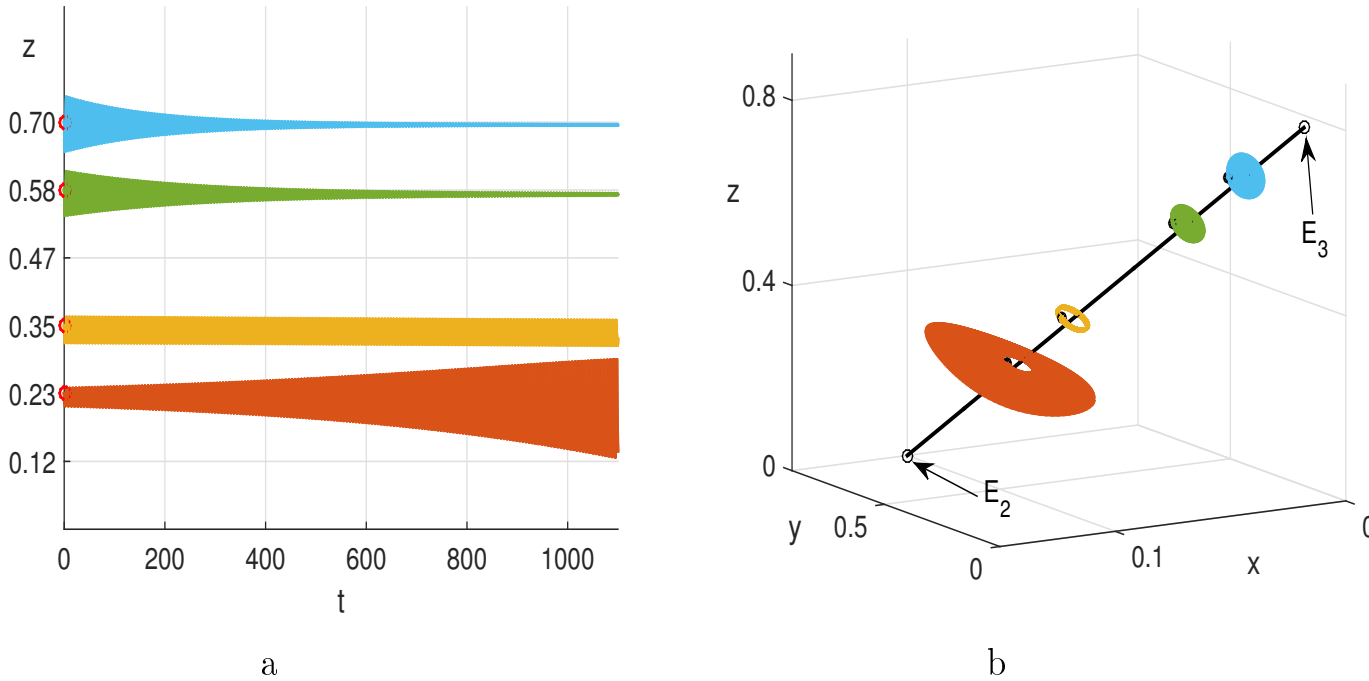
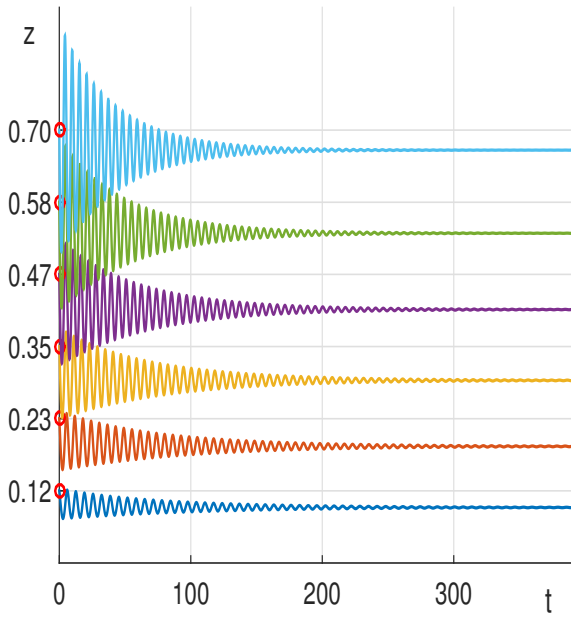


Рис. 2.12 — Динамические режимы системы (2.27) при $\tau_1 = 0.151$, $\tau_2 = 0$ в условиях косимметрии (1.38) для различных начальных условий.

В случае $\tau_1 = \tau_2 = \tau$ бифуркации равновесий (Q_i , $i = 1, \dots, 6$) происходят при критических значениях $\tau^{\text{crit}} = 0.133, 0.135, 0.14, 0.147, 0.155, 0.163$ соответственно. При $\tau_1 = \tau_2 = 0.1$ все равновесные точки Q_i устойчивы (см. рис. 2.13). Главные собственные значения, формирующие спектр устойчивости решений Q_i , вычислены и приведены в таблице справа на рис. 2.13.

Дестабилизирующее влияние запаздывания τ_1 на устойчивость семейства продемонстрировано на рис. 2.14. Этот рисунок отражает явление мультистабильности — сосуществование нескольких аттракторов при одном и том же наборе параметров, что является прямым следствием косимметрии. Эксперимент проведен при фиксированных запаздываниях $\tau_1 = \tau_2 = 0.14$ и для различных точек на семействе равновесий Q (см. табл. 3). Это значение τ является надкритическим для одних равновесий и подкритическим для других, что позволяет одновременно наблюдать несколько динамических режимов.



Q_i	σ_1	$\sigma_{2,3}$
Q_1	-7.870×10^{-8}	$-0.011 \pm 0.975i$
Q_2	-1.172×10^{-7}	$-0.012 \pm 1.031i$
Q_3	-1.294×10^{-7}	$-0.014 \pm 1.074i$
Q_4	-1.217×10^{-7}	$-0.017 \pm 1.108i$
Q_5	-9.694×10^{-8}	$-0.020 \pm 1.133i$
Q_6	-5.635×10^{-8}	$-0.024 \pm 1.151i$

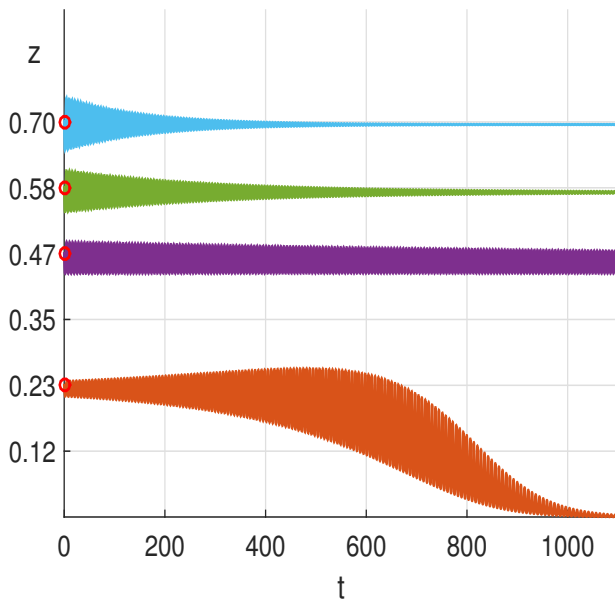
Рис. 2.13 — Сходимость к равновесиям семейства Q при $\tau_1 = \tau_2 = 0.1$ для различных начальных условий (слева). Главные значения спектра устойчивости равновесий (справа).

На рис. 2.14а показаны графики зависимости от времени численности суперхищника (z). Наблюдаются три качественно различных сценария, определяемых начальными условиями. При больших значениях z траектории, начинающиеся вблизи семейства Q (например, при $z = 0.7$ или 0.58), колебательно сходятся к устойчивым равновесиям. Траектория, стартующая вблизи $z = 0.47$, переходит к устойчивым периодическим колебаниям, что соответствует возникновению предельного цикла в результате бифуркации Пуанкаре–Андронova–Хопфа. Траектория, начинающаяся вблизи равновесия с малой численностью суперхищника ($z = 0.23$), приводит к колебательному режиму двух видов: жертвы и хищника.

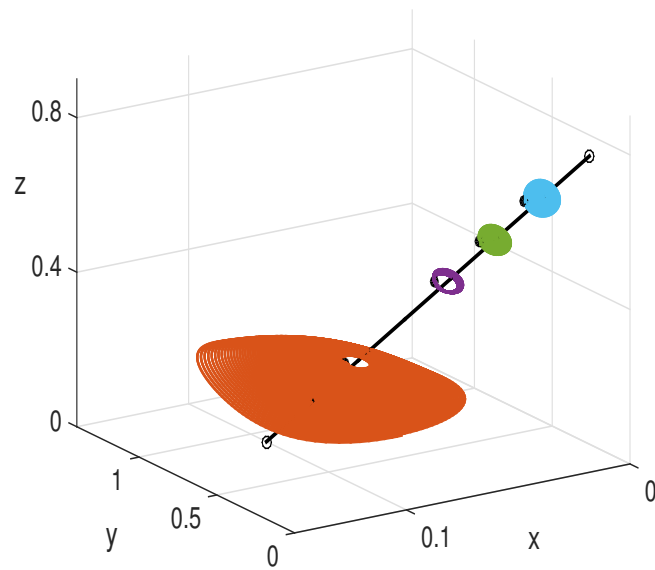
Расположение различных траекторий и инвариантных объектов показано на рис. 2.14b. Непрерывное семейство равновесий Q изображено сплошной чёрной линией, соединяющей граничные равновесия E_2 и E_3 . Траектории демонстрируют зависимость динамики от начального состояния: часть из них сходится к устойчивым равновесиям на линии семейства, другие притягиваются к предельным циклам.

Таким образом, рис. 2.14 показывает, что запаздывание τ избирательно дестабилизирует отдельные участки непрерывного семейства равновесий, формируя сложную динамическую структуру, в которой сосуществуют устойчивые

и неустойчивые точки, а также периодические решения. Это подчёркивает критическую роль начального соотношения хищник–суперхищник в долгосрочной динамике системы с запаздыванием внутригильдейного хищничества.



a



b

Рис. 2.14 — Динамические режимы в условиях косимметрии (2.27) при $\tau_1 = \tau_2 = 0.14$. Зависимость численности суперхищника от времени (a) и фазовые траектории (b).

На рис. 2.15 показано, что достаточно большое запаздывание по времени может полностью дестабилизировать непрерывное семейство равновесий, приводя к возникновению устойчивых колебательных режимов. На рис. 2.15a представлена траектория (показана красным цветом), исходящая из начального условия вблизи равновесия Q_6 семейства Q . Однако, в отличие от случаев с меньшими запаздываниями, когда траектории сходятся к устойчивым равновесиям семейства, данная траектория эволюционирует к устойчивому предельному циклу без суперхищника. Помимо этого цикла, существует также цикл «жертва–суперхищник» (без хищника), оба цикла показаны на рис. 2.15b.

Такое поведение связано с тем, что выбранное значение запаздывания $\tau = 0.2$ превышает критическое бифуркационное значение τ^{crit} для всех равновесий семейства Q . Как указано в табл. 1, критические значения для точек семейства Q_1 – Q_6 при $\tau_1 = \tau_2$ лежат в интервале $[0.134, 0.164]$. Поскольку $\tau = 0.2$ превышает все эти пороговые значения, каждое равновесие семейства Q теряет устойчивость через бифуркацию Пуанкаре–Андропова–Хопфа. Таким

образом, рис. 2.15 иллюстрирует сильную дестабилизирующую роль запаздывания: при превышении критического порога оно разрушает мультистабильность косимметричной системы и приводит к возникновению колебательных режимов в подпространстве меньшей размерности.

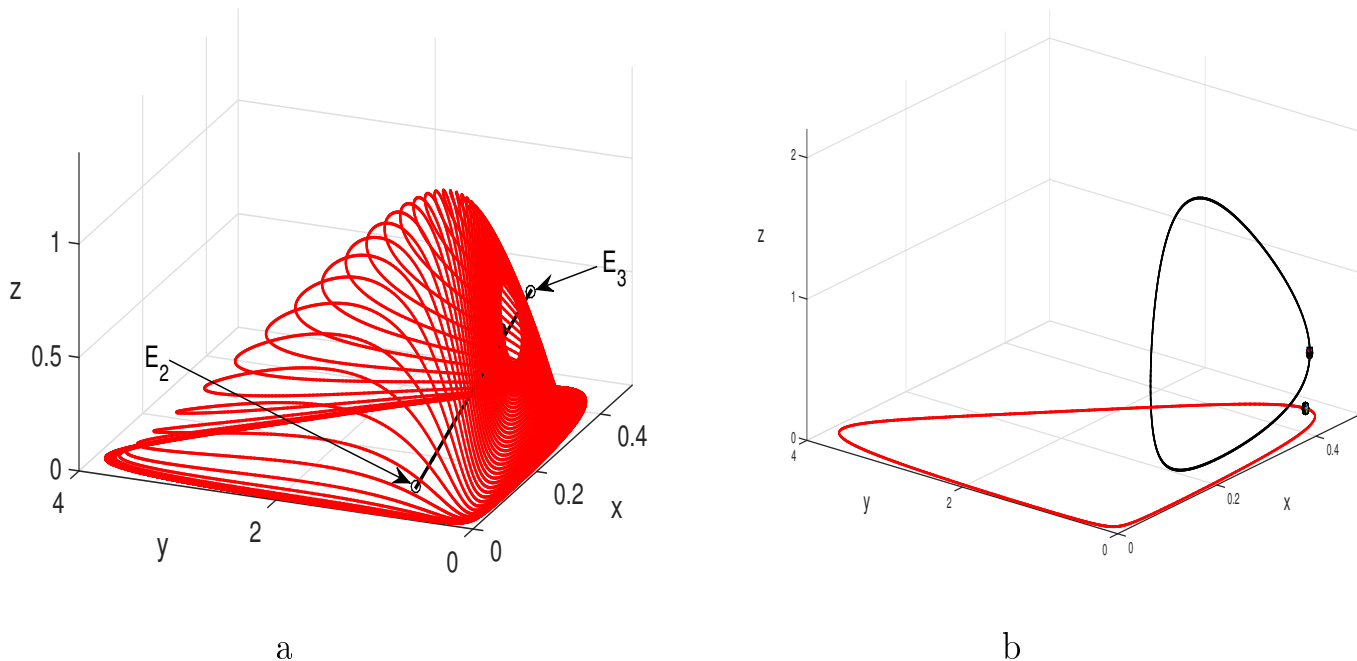


Рис. 2.15 — Фазовый портрет системы (2.27) при $\tau_1 = \tau_2 = 0.2$. *a*) сходимости к предельному циклу при отсутствии сверххищника; *b*) предельные циклы без суперхищника (красный цвет) и без хищника (чёрный), линия E_2E_3 соответствует непрерывному семейству равновесий Q .

Заключение к главе 2

Описаны методы вычислительного эксперимента, разработанные для анализа сформулированных в главе 1 задач. Развита метод конечных разностей на смещенных сетках для дискретизации дифференциальных уравнений в частных производных в случае переменных коэффициентов. Представлен разработанный комплекс программ для вычисления и анализа решений задач, описывающих динамику хищников и жертв на неоднородном ареале. Аналитически найдены условия на параметры, при которых возникают пространственно-неоднородные семейства стационарных решений. Дан анализ решений при нарушении условий косимметрии. Представлены результаты сравнения расчетов и экспериментальных данных как без учета, так и с учетом запаздывания.

Численные эксперименты позволяют продемонстрировать эффекты мультистабильности, длительных переходных процессов и чувствительности конечного состояния системы к начальным условиям. Полученные результаты подтверждают аналитические выводы предыдущих параграфов.

Развитый алгоритм, комбинирующий аналитические методы теории косимметрии с численными методами продолжения и анализа устойчивости, представляет собой эффективный инструмент для исследования мультистабильности и бифуркационных сценариев в нелинейных динамических системах при нарушении условий косимметрии.

Глава основана на работах [109, 110].

Глава 3

Динамические сценарии для системы жертва–хищник–суперхищник

Третья глава посвящена исследованию динамических сценариев и мультистабильности в конечномерных моделях «жертва–хищник–суперхищник». Проводится анализ ряда моделей на однородном ареале и изучается ответвление периодических режимов при потере устойчивости равновесий из семейства.

Рассматриваются сценарии нарушения косимметрии, приводящие к разрушению непрерывного семейства равновесий и реализации динамических сценариев с изолированными режимами. В частности, изучаются варианты бистабильности, включая сосуществование равновесий и предельных циклов, а также бистабильность периодических режимов. Анализируется эффект «памяти системы», проявляющийся в зависимости переходного режима от начального состояния при фиксированных параметрах модели. В вычислительном эксперименте анализируются режимы в модели внутригильдийного хищничества (IGP).

§ 8 Разрушение косимметрии и анализ селективной функции

Для анализа динамической системы, описываемой системой автономных дифференциальных уравнений

$$\dot{Z} = F(Z, P), \quad Z \in \mathbb{R}^m, \quad (3.1)$$

где $P \in \mathbb{R}^m$ — вектор параметров, применяются численные методы решения задач Коши, алгоритмы вычисления предельных циклов и развиваемый алгоритм анализа разрушения семейств стационарных решений. Это позволяет провести достаточно полное исследование мультистабильности в системах

жертва–хищник–суперхищник и изучить формирование решений при нарушении косимметрии. Данные методы реализованы в виде программ для системы компьютерной алгебры Maple и вычислительной среды MATLAB [118].

Разрушение семейства равновесий. Предполагается, что при некоторых дополнительных условиях, наложенных на параметры $P = P_* \in \mathbb{R}^m$, система обладает свойством косимметрии. Это означает существование ненулевого векторного поля $L(Z)$, определенного в фазовом пространстве и ортогонального исходному полю: $\langle F(Z, P_*), L(Z) \rangle = 0$. Предполагается также наличие непрерывного однопараметрического семейства стационарных точек (равновесий) $Z_*(s)$, $s \in [s_{\min}, s_{\max}] \subset \mathbb{R}$, т.е. выполняется $F(Z_*(s), P_*) \equiv 0$. Характерной чертой косимметричных систем является переменность спектра устойчивости элементов семейства: часть из них может быть устойчива по Ляпунову в трансверсальном к семейству подпространстве, а часть — неустойчива.

Вводится в рассмотрение возмущенная система $\dot{Z} = F(Z, P_* + \delta G)$, где $\delta \in \mathbb{R}$ — малый параметр, а $G \in \mathbb{R}^m$ — фиксированный вектор в пространстве параметров. Основная цель — проанализировать, как исходное непрерывное семейство $Z_*(s)$ разрушается под действием возмущения, и какие изолированные аттракторы (стационарные точки или предельные циклы) возникают вместо него. Для решения этой задачи применяется алгоритм, основанный на теории косимметрического дефекта и селективной функции В.И. Юдовича [34], дополненный численными методами продолжения и анализа устойчивости.

Сначала вычисляется косимметрический дефект, определяемый как скалярное произведение вектора возмущенного вектора правой части (3.1) и косимметрии:

$$D(Z, \delta) = \langle F(Z, P_* + \delta G) - F(Z, P_*), L(Z) \rangle. \quad (3.2)$$

С точностью до членов первого порядка малости по δ его можно представить в виде

$$D(Z, \delta) = \delta \Omega(Z) + O(\delta^2). \quad (3.3)$$

Затем производится подстановка в выражение для главной части дефекта семейства равновесий $Z = Z_*(s)$. Получаемая при этом функция

$$S(s) = \delta \Omega(Z_*(s)), \quad s \in [s_{\min}, s_{\max}], \quad (3.4)$$

называется селективной функцией. Она определена на том же интервале, что и исходное семейство. Решение селективного уравнения $S(s) = 0$ позволяет найти корни s_i на интервале (s_{\min}, s_{\max}) . Эти корни указывают на те равновесия $Z_*(s_i)$ из невозмущенного семейства, которые дают начало ветвям изолированных решений возмущенной системы при $\delta \neq 0$.

Для каждого корня s_i селективной функции можно вычислить равновесие возмущенной системы. В качестве начального приближения используется точка $Z_*(s_i)$ семейства. Решение системы нелинейных уравнений $F(Z, P_* + \delta G) = 0$ относительно переменной Z при фиксированном δ осуществляется методами продолжения по параметру. Параметр δ рассматривается как свободный, что позволяет численно проследить ветвь, исходящую из точки бифуркации $(Z_*(s_i), 0)$. В результате строится зависимость стационарного решения от амплитуды возмущения. Для каждого равновесия вычисляется матрица Якоби и проводится ее спектральный анализ.

Результатом работы алгоритма является бифуркационная диаграмма, где по оси абсцисс откладывается параметр s (либо один из исходных параметров системы), а по оси ординат — характеристика решения, например, норма $\|Z\|$ или значение отдельной компоненты фазового вектора.

Эффективность предложенного алгоритма иллюстрируется на примере трехвидовой модели типа «жертва–хищник–суперхищник». Для системы (1.7) с вектором параметров $P = (\mu_1, \eta_1, d_1, \mu_2, \eta_2, d_2)$ косимметричный набор P_* задается с учетом соотношений (1.38). В этом случае семейство равновесий $Z_*(s)$ имеет аналитическое выражение (1.39). Введем возмущение, затрагивающее только параметр смертности суперхищника: $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta$, при этом $\eta_2 = \hat{\eta}_2$ остается на косимметричном значении. Тогда вектор $G = (0, 0, 0, 1, 0, 0)$.

Для данного возмущения селективная функция принимает вид

$$S(x) = -\frac{\delta}{d_2}xy(x)z(x). \quad (3.5)$$

Её нули соответствуют равновесиям E_2 (отсутствие суперхищника, $x_1 = \mu_1/\eta_1$) и E_3 (отсутствие хищника, $x_2 = (d_1 + \mu_1)/(d_1 + \eta_1)$). Производная селективной функции в точке x_1 равна

$$S'(x_1) = -\frac{\delta}{d_2}x_1y(x_1)\frac{\eta_1}{d_1}, \quad (3.6)$$

а в точке x_2 —

$$S'(x_2) = \frac{\delta}{d_2}x_2z(x_2) \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1}\right). \quad (3.7)$$

Анализ знаков производной позволяет интерпретировать результаты. При $\delta > 0$ имеем $S'(x_1) < 0$ и $S'(x_2) > 0$. Это означает, что в точке x_1 равновесие E_2 (нет суперхищника) является устойчивым, а в точке x_2 равновесие E_3 (нет хищника) — неустойчивым. При $\delta < 0$ устойчиво равновесие E_3 и неустойчиво E_2 . Таким образом, направление изменения параметра μ_2 определяет, какой из двух хищников выживает в системе после разрушения косимметрии.

На рис. 3.1 представлены результаты по разрушению косимметрии при следующих фиксированных параметрах: $\mu_1 = 0.2, \eta_1 = 0.3, d_1 = 0.09, d_2 = 0.1$. Рассматривается система (1.7), когда μ_2 или η_2 не удовлетворяют условиям косимметрии (1.38). На рис. 3.1а приведено установление для случая, когда $\mu_2 \neq \hat{\mu}_2$, а $\eta_2 = \hat{\eta}_2$. Через $\hat{\mu}_2$ и $\hat{\eta}_2$ далее обозначены параметры, удовлетворяющие (6). При $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta$ (далее $\delta = 0.02$) вымирает суперхищник и равновесие $E_2 = (\frac{\mu_1}{\eta_1}, 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, 0)$ устойчиво. Траектории (красные кривые), выпущенные из начальных точек, лежащих на прямой AE_2 и соответствующих семейству (3.58), ведут к равновесию E_2 . В случае $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - \delta$ хищник вымирает, а равновесие $E_3 = (\frac{\mu_2}{\eta_2}, 0, 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2})$ становится устойчивым. Траектории (синие кривые) ведут к равновесию E_3 см. рис. 3.1а. При $\eta_2 = \hat{\eta}_2 + \delta$ и $\mu_2 = \hat{\mu}_2$ траектории (красные кривые) стремятся к равновесию E_3 , т.е. хищник вымирает, см. рис. 3.1б. При $\eta_2 = \hat{\eta}_2 - \delta$ траектории (синие кривые) стремятся к равновесию E_2 , т.е. вымирает суперхищник.

На рис. 3.1 также представлены случаи, когда параметры μ_2 и η_2 не удовлетворяют условиям косимметрии одновременно. На рис. 3.1с начальные точки берутся около семейства, а на рис. 3.1d соответствуют равновесиям исчезнувшего семейства (черная прямая AE_2). При $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta, \eta_2 = \hat{\eta}_2 \pm \delta$ траектории сходятся к точке E_2 , а при $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - \delta, \eta_2 = \hat{\eta}_2 \pm \delta$ — к точке E_3 . Отметим, что когда μ_2 и η_2 не удовлетворяют условиям косимметрии, сходимость к точкам E_2 и E_3 зависит только от значения параметра μ_2 , см. рис. 3.1.

Для анализа нарушения условий (1.38) можно использовать следующее представление

$$\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \varepsilon \cos \varphi, \quad \eta_2 = \hat{\eta}_2 + \varepsilon \sin \varphi, \quad (3.8)$$

где ε — параметр возмущения. Тогда косимметрический дефект для системы (1.7) записывается в виде

$$D = xyz \left[1 - x - \frac{\mu_2 - \eta_2 x}{d_2} - \frac{\eta_1 x - \mu_1}{d_1} + \frac{1}{d_2} \varepsilon (-\cos \varphi + x \sin \varphi) \right]. \quad (3.9)$$

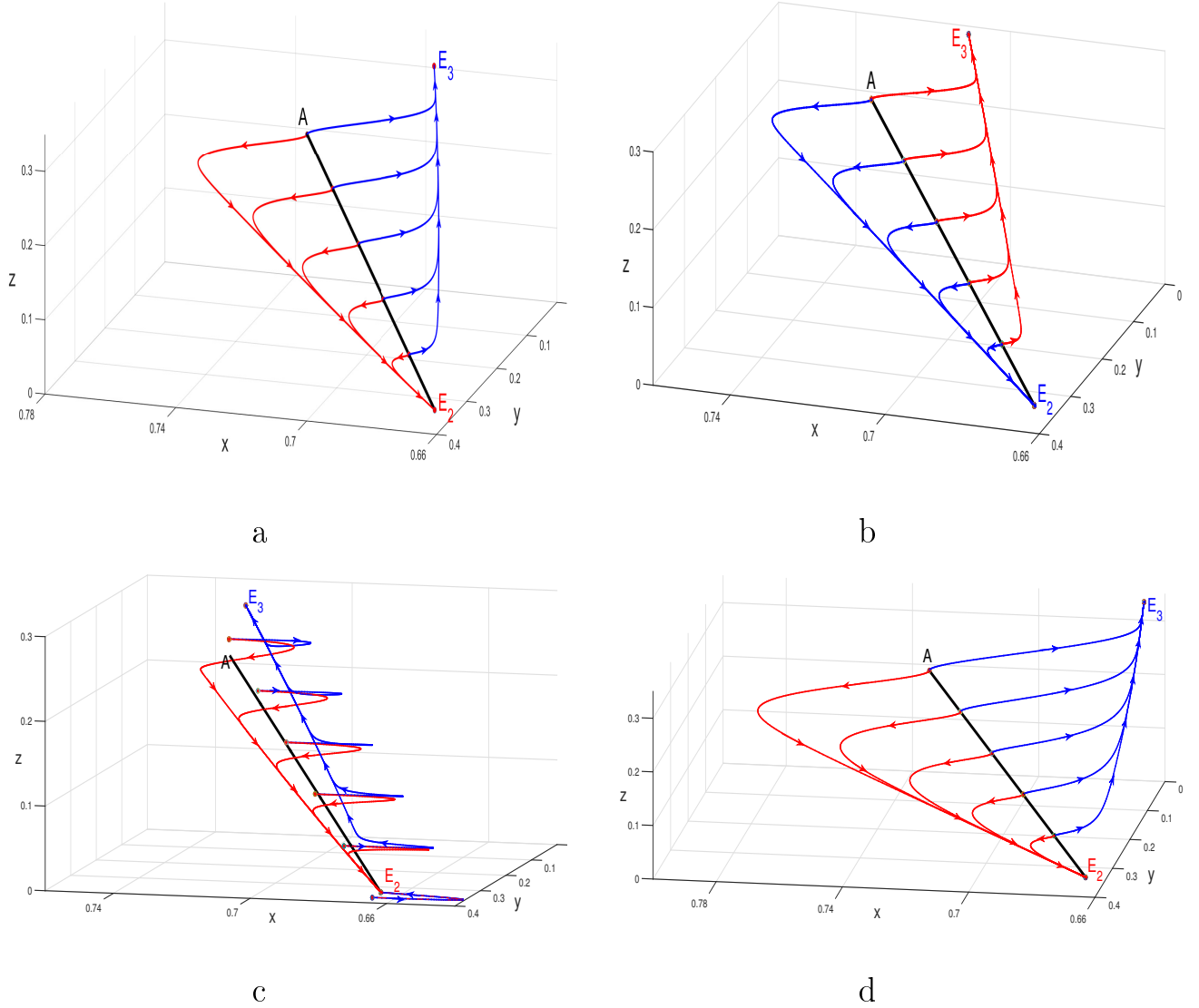


Рис. 3.1 — Динамика системы (1.7) при разрушении семейства равновесий (черная прямая): *a*) $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta$ (красные траектории) и $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - \delta$ (синие траектории), *b*) $\eta_2 = \hat{\eta}_2 + \delta$ (синие траектории) и $\eta_2 = \hat{\eta}_2 - \delta$ (красные траектории), *c*) $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta$, $\eta_2 = \hat{\eta}_2 + \delta$ (красные траектории) и $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - \delta$, $\eta_2 = \hat{\eta}_2 - \delta$ (синие траектории), *d*) $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \delta$, $\eta_2 = \hat{\eta}_2 - \delta$ (красные траектории) и $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - \delta$, $\eta_2 = \hat{\eta}_2 + \delta$ (синие траектории).

Селективная функция получается в результате подстановки семейства решений (1.39) в (3.9):

$$S(x) = \frac{\varepsilon}{d_2} x y(x) z(x) \psi(x, \varphi), \quad (3.10)$$

где $\psi(x, \varphi) = (-\cos \varphi + x \sin \varphi)$, а $y(x)$ и $z(x)$ заданы формулами семейства равновесий (1.39).

Нули функции $S(x)$ соответствуют равновесиям, сохраняющимся после нарушения косимметрии. Для нахождения условий их существования и устой-

чивости необходимо вычислить производную $S'(x)$ в точках, соответствующих возможным аттракторам. Нулям функции (3.10) отвечают точки

$$y = 0, \quad x = \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}, \quad z = \frac{\eta_1}{d_1} \left(\frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right) - \frac{\mu_1}{d_1}, \quad (3.11)$$

$$z = 0, \quad x = \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad y = 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad (3.12)$$

$$x = \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi}, \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi} \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right), \quad z = \frac{\eta_1 \cos \varphi}{d_1 \sin \varphi} - \frac{\mu_1}{d_1}. \quad (3.13)$$

Из решения (3.11) заменой (1.38) получается равновесие E_3 , решение (3.12) дает равновесие E_2 , а решение (3.13) отвечает выживанию трех видов и близко к равновесию E_4 .

Далее вычисляется производная селективной функции

$$S'(x) = \frac{\varepsilon}{d_2} \left[y(x)z(x)(-\cos \varphi + x \sin \varphi) - \right. \\ \left. - xz(x) \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) (-\cos \varphi + x \sin \varphi) + \right. \\ \left. + xy(x) \frac{\eta_1}{d_1} (-\cos \varphi + x \sin \varphi) + xy(x)z(x) \sin \varphi \right]. \quad (3.14)$$

Для исследования устойчивости равновесия, соответствующего выживанию трех видов (точка (3.13)), необходимо определить знак производной $S'(x)$ в этой точке. Подставляя координаты x, y, z из (3.13) в выражение для производной, получаем условие $S'(x) < 0$. Отрицательный знак производной свидетельствует о том, что данное равновесие является устойчивым.

Для того чтобы равновесие имело биологический смысл, необходимо также выполнение условий неотрицательности переменных состояния. Поскольку точка (3.13) описывает сосуществование трех видов, требуется положительность численностей y и z ($y > 0, z > 0$). Эти условия накладывают ограничения на допустимые значения угла $\varphi > 0$:

$$\operatorname{ctg} \varphi > \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad \operatorname{ctg} \varphi < \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}.$$

Таким образом, положительный угол φ , обеспечивающий существование устойчивого трехвидового равновесия, должен удовлетворять двойному неравенству для котангенса:

$$\arctan \left(\frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right) < \varphi < \arctan \left(\frac{\eta_1}{\mu_1} \right).$$

Существование такого интервала возможно только при согласовании параметров системы, когда нижняя граница интервала для $\text{ctg } \varphi$ строго меньше верхней.

Вычислительные эксперименты показали, что при возмущении, нарушающем косимметрию, динамику во многом определяет эффект памяти о существовании семейства равновесий для невозмущенной системы. В этом случае движение от прямой линии (семейство равновесий) можно условно разделить на две части. Вначале происходит удаление от исчезнувшего семейства, а потом реализуется стремление к устойчивому равновесию, которое остается после разрушения семейства.

На рис. 3.2 представлены результаты эксперимента для параметров μ_2 и η_2 , удовлетворяющих формулам (3.8). В качестве начальных берутся точки, принадлежащие семейству равновесий при выполнении условий косимметрии ($\varepsilon = 0$). Данные рисунки демонстрируют бистабильность: в зависимости от начальных данных реализуются равновесия, соответствующие вымиранию хищника или суперхищника. Равновесие, отвечающее сосуществованию трех видов, является неустойчивым. Рис. 3.2b соответствует устойчивому равновесию E_4 .

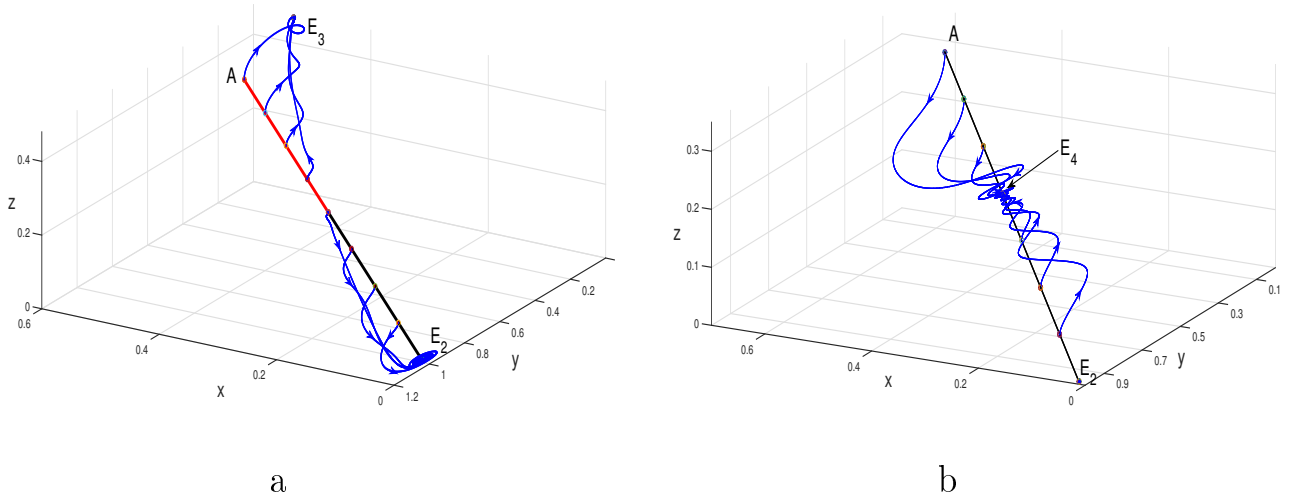


Рис. 3.2 — Разрушение семейства равновесий (прямая AE_2) для разных начальных условий (кружки) в случае μ_2 и η_2 , удовлетворяющих (3.8):

a) $\varphi = 1.2476$, b) $\varphi = \pi + 1.2476$; $\mu_1 = 0.02$, $\eta_1 = 1.1$, $d_1 = 2$, $d_2 = 1.1$, $\varepsilon = 1.1$.

§ 9 Семейства равновесий и периодических режимов для системы жертва–хищник–суперхищник

На основе модели Колмогорова "хищник-жертва" [13] в § 2 предложена система для описания динамики трех видов: жертвы $x(t)$, потребляющего её хищника $y(t)$ и суперхищника $z(t)$, питающегося обоими видами с учетом нелинейной зависимости от численности жертв, см. [109]. Правая часть полученной системы дифференциальных уравнений первого порядка содержит 10 вещественных коэффициентов:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x [(\mu_0 + \mu_{00}x)(1 - x) - y - z] \equiv F_1 \\ \frac{dy}{dt} &= y [-\mu_1 + \eta_1x + \beta_1x^2 - d_1z] \equiv F_2 \\ \frac{dz}{dt} &= z [-\mu_2 + \eta_2x + \beta_2x^2 + d_2y] \equiv F_3\end{aligned}\quad (3.15)$$

Система (3.15) имеет два граничных равновесия (присутствует только один хищник), которые при дополнительных условиях на параметры могут принадлежать однопараметрическому семейству равновесий.

Для анализа устойчивости стационарных решений находится матрица Якоби

$$J = \begin{pmatrix} j_{11} & -x & -x \\ y(2\beta_1x + \eta_1) & j_{22} & -d_1y \\ z(2\beta_2x + \eta_2) & j_{33} & d_2z \end{pmatrix}\quad (3.16)$$

где:

$$\begin{aligned}j_{11} &= x(\mu_{00}(2 - 3x) - 2\mu_0) - y - z + \mu_0, \\ j_{22} &= \beta_1x^2 + \eta_1x - d_1z - \mu_1, \\ j_{33} &= \beta_2x^2 + \eta_2x + d_2y - \mu_2.\end{aligned}$$

Далее аналогично § 3 вычисляются матрицы линеаризации для равновесий, определяются коэффициенты характеристических многочленов и применяется критерий Рауса-Гурвица.

Равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$ соответствует отсутствию всех видов и является неустойчивым. Равновесие $E_1 = (1, 0, 0)$ описывает ситуацию, когда в экосистеме выживает только жертва, и поскольку $\mu_0 + \mu_{00} > 0$, это равновесие

устойчиво при

$$\eta_1 + \beta_1 \leq \mu_1, \quad \eta_2 + \beta_2 \leq \mu_2. \quad (3.17)$$

При нарушении этих условий устойчивость переходит к равновесиям $E_2 = (x_2, y_2, 0)$ и/или $E_3 = (x_3, 0, z_3)$ с положительными значениями x_2, y_2, x_3, z_3 .

Равновесие $E_2, x_2 < 1$ отвечает от $E_1 = (1, 0, 0)$ при нарушении первого условия в (3.17) и соответствует сосуществованию жертвы и хищника при отсутствии суперхищника:

$$x_2 = \frac{-\eta_1 + \sqrt{\eta_1^2 + 4\beta_1\mu_1}}{2\beta_1}, \quad y_2 = (\mu_0 + \mu_{00}x_2)(1 - x_2).$$

Для $\beta_1 = 0$ получается $x_2 = \mu_1/\eta_1$, этот случай при $\mu_0 = 1$ и $\mu_{00} = 0$ проанализирован в [107]. Матрица линеаризации для равновесия E_2 имеет вид

$$J_{E_2} = \begin{pmatrix} -x_2(2\mu_{00}x_2 + \mu_0 - \mu_{00}) & -x_2 & -x_2 \\ y_2(2\beta_1x_2 + \eta_1) & 0 & -d_1y_2 \\ 0 & 0 & \beta_2x_2^2 + \eta_2x_2 + d_2y_2 - \mu_2 \end{pmatrix}$$

Одно собственное значение J_{E_2} находится явно

$$\sigma_3(E_2) = \beta_2x_2^2 + \eta_2x_2 + d_2y_2 - \mu_2$$

а два других значения являются корнями характеристического полинома

$$P_2(\sigma) = \sigma^2 + x_2\sigma(\mu_{00}(2x_2 - 1) + \mu_0) + x_2y_2(2\beta_1x_2 + \eta_1). \quad (3.18)$$

Поскольку свободный член зависит от неотрицательных параметров и положительных переменных, то для $\mu_{00} > 0$ равновесие устойчиво при

$$x_2 > \frac{\mu_{00} - \mu_0}{2\mu_{00}}, \quad \beta_2x_2^2 + \eta_2x_2 + d_2y_2 < \mu_2, \quad \mu_1 < \eta_1 + \beta_1. \quad (3.19)$$

Для $\mu_{00} = 0$ коэффициенты при нулевой и первой степени σ в (3.18) положительны, поэтому в (3.19) остаются только второе и третье условия.

Равновесие $E_3, x_3 < 1$ описывает сосуществование жертвы и суперхищника при отсутствии хищника:

$$x_3 = \frac{-\eta_2 + \sqrt{\eta_2^2 + 4\beta_2\mu_2}}{2\beta_2}, \quad z_3 = (\mu_0 + \mu_{00}x_3)(1 - x_3).$$

Для $\beta_2 = 0$ получается $x_3 = \mu_2/\eta_2$, этот случай при $\mu_0 = 1$ и $\mu_{00} = 0$ проанализирован в §3, см. [107]. Для равновесия E_3 с $\mu_{00} > 0$ устойчивость имеет место при

$$x_3 > \frac{\mu_{00} - \mu_0}{2\mu_{00}}, \quad \beta_1 x_3^2 + \eta_1 x_3 - d_1 z_3 < \mu_1, \quad \mu_2 < \eta_2 + \beta_2. \quad (3.20)$$

В случае $\mu_{00} = 0$ коэффициенты при нулевой и первой степени σ положительны, поэтому в (3.20) остаются только второе и третье условия.

Равновесие $E_4 = (x_4, y_4, z_4)$ соответствует выживанию трех видов:

$$x_4 = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}, \quad y_4 = \frac{\mu_2 - \eta_2 x_4 - \beta_2 x_4^2}{d_2}, \quad z_4 = \frac{-\mu_1 + \eta_1 x_4 + \beta_1 x_4^2}{d_1},$$

$$a = -\mu_{00} + \frac{\beta_2}{d_2} - \frac{\beta_1}{d_1}, \quad b = \mu_{00} - \mu_0 + \frac{\eta_2}{d_2} - \frac{\eta_1}{d_1}, \quad c = \mu_0 - \frac{\mu_2}{d_2} + \frac{\mu_1}{d_1}.$$

Анализ условий существования равновесия E_4 и его устойчивости громоздок и далее проводится для конкретных значений параметров.

Разрушение косимметрии. Описанный в §8 подход позволяет определять, какие равновесия сохраняются из семейства при малых возмущениях параметров или при добавлении новых членов в трофические функции.

Лемма 3.1. Пусть

$$\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \varepsilon b_1, \quad \eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \varepsilon b_2, \quad \beta_2 = \widehat{\beta}_2 + \varepsilon b_3, \quad \varepsilon \neq 0, \quad \sum_{j=1}^3 b_j^2 > 0, \quad (3.21)$$

где εb_j ($j = 1, 2, 3$) – возмущения, а $\widehat{\mu}_2$, $\widehat{\eta}_2$ и $\widehat{\beta}_2$ удовлетворяют условиям (1.26), и вектор L есть косимметрия правой части системы (3.15). Тогда семейство равновесий (1.28) разрушается и остаются решения, отвечающие сосуществованию жертвы и суперхищника, жертвы и хищника, всех трех видов.

Доказательство. Вычислим косимметрический дефект для системы (3.15) при возмущении параметров (3.21). Вектор L определен формулой (1.27). В силу косимметричности правой части из (1.1) с учетом (3.21) получается

$$D(x, y, z) = \frac{\varepsilon xyz}{d_2} (b_3 x^2 + b_2 x - b_1). \quad (3.22)$$

Селективная функция находится в результате подстановки семейства решений (1.28) в косимметрический дефект (3.22)

$$S(x) = D(x, y_Q(x), z_Q(x)).$$

Нулям селективной функции отвечают четыре решения. При $x = 0$ решение не имеет биологического смысла. Решение $y_Q(x) = 0$ отвечает равновесию без хищника, которое стремится к E_3 при $\varepsilon \rightarrow 0$.

В случае решения $z_Q(x) = 0$ получается равновесие без суперхищника, которое стремится к E_2 при $\varepsilon \rightarrow 0$.

Решение

$$\tilde{x} = \frac{\sqrt{b_2^2 + 4b_1b_3} - b_2}{2b_3}, \quad \tilde{y} = y_Q(\tilde{x}), \quad \tilde{z} = z_Q(\tilde{x})$$

соответствует выживанию трех видов при $x > 0$. ◇

Замечание 3.1. При $b_2 = b_3 = 0$ в (3.21) и $\varepsilon > 0$ нулям селективной функции отвечают три решения: $x = 0$, $z_Q(x) = 0$ (суперхищника отсутствует) и $y_Q(x) = 0$ (хищник отсутствует).

При $b_1 = b_3 = 0$, $b_2 \neq 0$ или $b_1 = b_2 = 0$, $b_3 \neq 0$ семейство разрушается, и получается равновесие E_2 или предельный цикл на плоскости $z = 0$. Таким образом, при возмущениях (3.21) не добавляется никаких других равновесий.

Замечание 3.2. В случае $\beta_j = 0$ для трофических функций, описывающих рост хищников, получается равновесие с $x = b_1/b_2$ ($b_2 \neq 0$) и y, z находятся по формулам (1.28).

На рис. 3.3 представлены области параметров реализации устойчивых режимов на плоскости $(\mu_1/\eta_1, \mu_2/\eta_2)$, полученные аналитически и в вычислительном эксперименте для зафиксированных параметров $\eta_1 = 1.2$, $\eta_2 = 2.2$, $d_1 = d_2 = 1$ и ряда значений β_1, β_2 и μ_0, μ_{00} . Для случая $\beta_1 = \beta_2 = 0$ и $\mu_{00} = 0$ использованы результаты работы [107]. Области устойчивости равновесий E_j ($j = 1, 2, 3$) обозначены соответствующими буквами. Область бистабильности помечена как $E_{2,3}$, в зависимости от начальных данных реализуется равновесие E_2 или E_3 . Буквой F обозначена линия, соответствующая параметрам, при которых реализуется семейство равновесий, включающее E_2 и E_3 .

Видно, что при положительных значениях β_j ($j = 1, 2$) область устойчивости равновесия E_1 сокращается, см. штриховые границы на рис. 3.3. С ростом

параметра μ_0 ($\mu_0 > \mu_{00}$) появляется небольшая область бистабильности $E_{2,3}$, для значений параметров μ_j/η_j ($j = 1, 2$), при которых равновесия E_2 и E_3 устойчивы, см. рис. 3.3b. При $\mu_0 < \mu_{00}$ на карте появляются области значений, которым отвечают два предельных цикла: на плоскости $z = 0$ – цикл C_2 , а для $y = 0$ – цикл C_3 , см. рис. 3.3c.

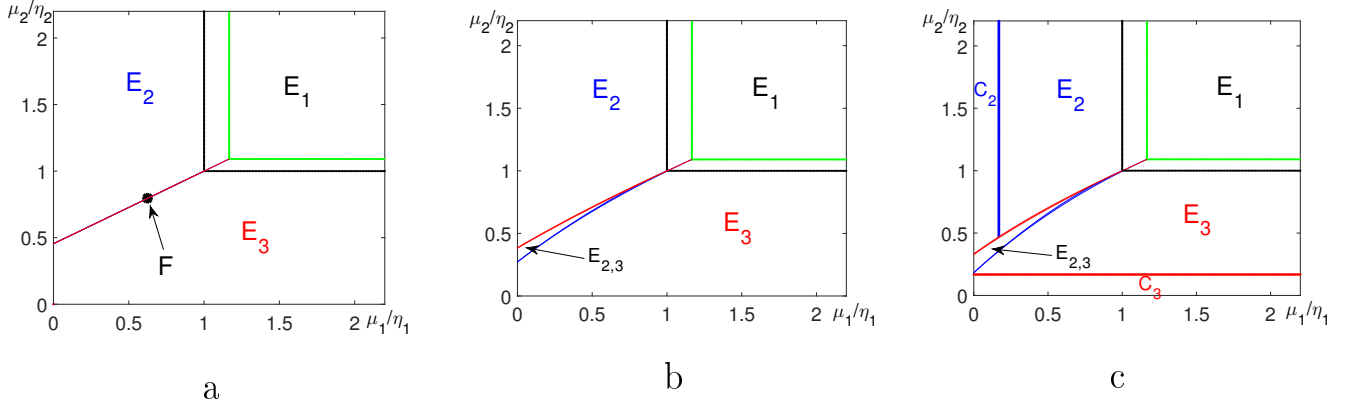


Рис. 3.3 — Карта областей устойчивости равновесий E_i ($i = 1, 2, 3$) и предельных циклов C_j ($j = 2, 3$) при $\beta_1 = \beta_2 = 0$ (границы даны черными линиями) и $\beta_1 = \beta_2 = 0.2$ (зеленые линии): а) $\mu_0 = 1$, $\mu_{00} = 0$. б) $\mu_0 = 0.6$, $\mu_{00} = 0.4$. в) $\mu_0 = 0.4$, $\mu_{00} = 0.6$; $\eta_1 = 1.2$, $\eta_2 = 2.2$, $d_1 = d_2 = 1$

На рис. 3.4 изображены селективные функции для семейства равновесий (1.28) при различных значениях параметров b_1, b_2, b_3 , см. (3.21). Видно, что при одном ненулевом b_j ($j = 1, 2, 3$) селективная функция $S(x)$ обращается в ноль только в крайних точках семейства равновесий (1.28), см. рис. 3.4а и рисунки 3.5 и 3.7. Для ненулевых b_j возможны три корня, см. рис. 3.4б и рис. 3.6. Таким образом, при возмущении, нарушающем косимметрию, из семейства Q (1.28) остаются равновесия, соответствующие вымиранию хищника или суперхищника, а также выживанию всех трёх видов (равновесие E_4).

На рис. 3.5 – 3.7 представлены результаты по разрушению мультистабильности, когда μ_2, η_2 , и β_2 могут не удовлетворять условиям косимметрии (1.26). Пусть $\widehat{\mu}_2, \widehat{\eta}_2$, и $\widehat{\beta}_2$ отвечают значениям параметров, при которых выполнены условия (1.26). На рис. 3.5а приведено установление для $\mu_2 \neq \widehat{\mu}_2$, а параметры η_2 и β_2 удовлетворяют (1.26), см. лемму 3.1 и Замечание 3.1. При $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \varepsilon b_1$ ($\varepsilon = 0.1, b_1 = 0.3$) вымирает суперхищник и получается предельный цикл, лежащий в плоскости $z = 0$. Траектория, выпущенная из начальной точки $N(0.7, 0.15, 0.9)$, ведет к циклу C (см. рис. 3.5а). В случае $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \varepsilon b_1$ хищник

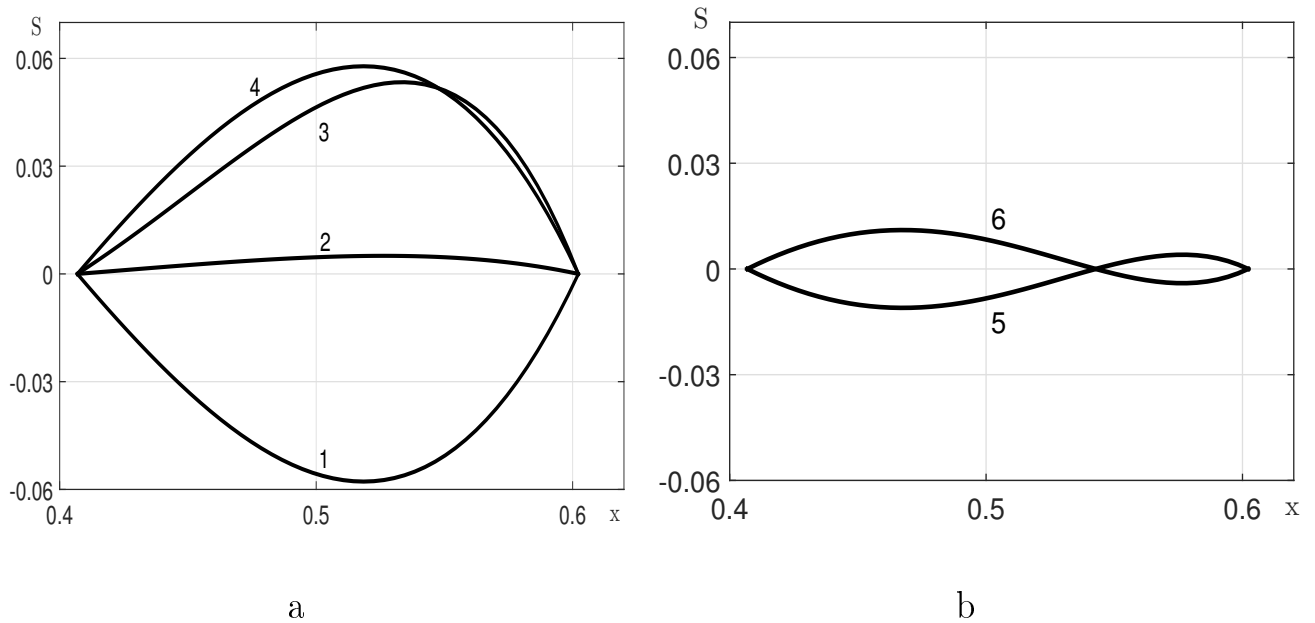


Рис. 3.4 — Селективная функция для семейства равновесий (1.28) при однопараметрическом (a) и трехпараметрическом (b) нарушении условий косимметрии (3.21) и следующем выборе параметров (b_1, b_2, b_3) : 1) $(3, 0, 0)$, 2) $(0, 0.5, 0)$, 3) $(0, 0, 10)$, 4) $(-3, 0, 0)$, 5) $(3, 0.1, 10)$, 6) $(-3, -0.1, -10)$; $\varepsilon = 0.1$.

вымирает, а равновесие E_3 становится устойчивым. Траектория, выпущенная из начальной точки $M(0.25, 1.3, 0.55)$, ведет к равновесию E_3 (см. рис. 3.5b).

В случае разрушения мультистабильности проявляется память системы об исчезнувших семействах равновесий и циклов. Когда условия косимметрии нарушаются из-за увеличения коэффициента смертности суперхищника (μ_2), то из начальной точки N , отвечающей сосуществованию трех видов, происходит колебательное движение вдоль кривой, соответствующей исчезнувшему семейству равновесий. Со временем дисбаланс, вызванный избыточной численностью хищников и снижением популяции суперхищников, приводит к периодическим колебаниям, завершающимся предельным циклом хищник–жертва, см. рис. 3.5а.

При снижении коэффициента смертности суперхищника получается следующий сценарий. Из начальной точки M начинаются периодические колебания, свидетельствующие о нарушении баланса в экосистеме. Со временем за счёт увеличения численности суперхищника реализуется устойчивое стационарное решение с отсутствующим хищником, см. рис. 3.5b.

На рис. 3.6 представлены фазовые портреты в случае трехпараметрического нарушения условий косимметрии (3.21). Пунктиром дана кривая

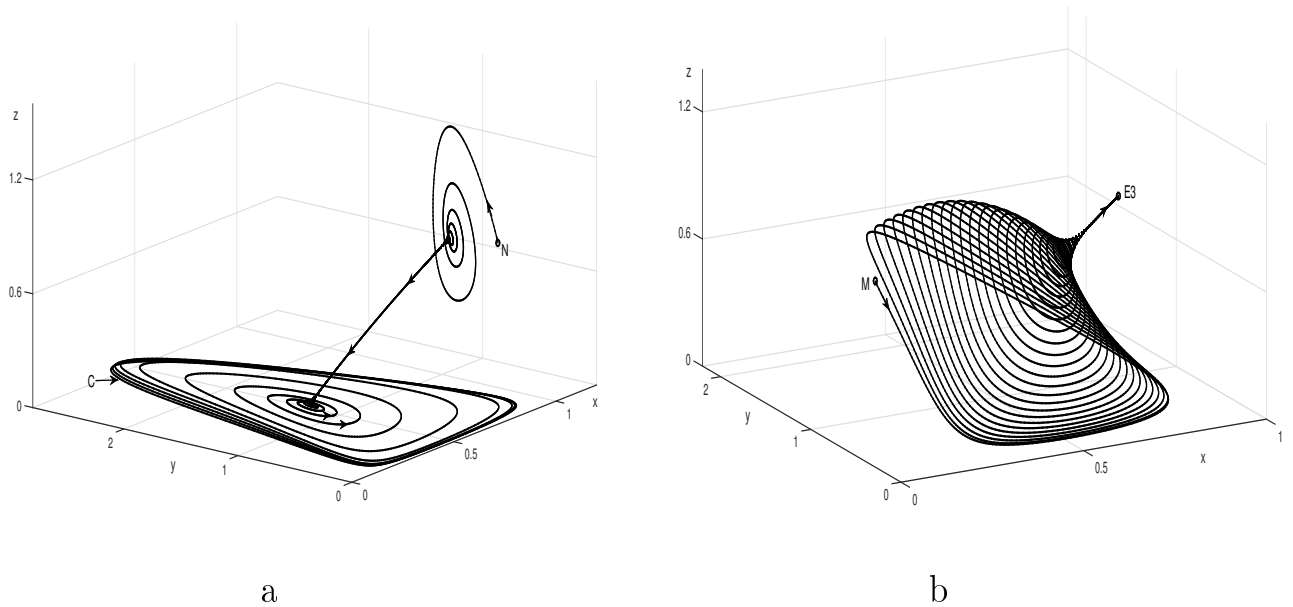


Рис. 3.5 — Динамика системы (3.15) при разрушении семейства Q (1.28): $a) \mu_2 = \hat{\mu}_2 + \varepsilon b_1$, $b) \mu_2 = \hat{\mu}_2 - \varepsilon b_1$; $b_2 = b_3 = 0$, $b_1 = 0.3$, $\varepsilon = 0.1$.

исчезнувшего семейства равновесий, включая равновесия E_2 и E_3 . Рис. 3.6а соответствует случаю, когда равновесия E_2 и E_3 являются неустойчивыми в направлении исчезнувшего семейства Q , при этом на подпространстве $y = 0$ равновесие E_3 является устойчивым фокусом, поэтому при малых значениях y траектории стремятся к E_3 , затем вдоль кривой семейства уходят к устойчивому равновесию E_4 . На подпространстве $z = 0$ имеется предельный цикл, неустойчивый при ненулевых z . Здесь траектория располагается около "оболочки" из разрушенного семейства предельных циклов, см. рис. 2.4. На рис. 3.6b точкой обозначено неустойчивое равновесие E_4 , от которого в зависимости от начальных данных траектории уходят к устойчивым равновесиям E_2 и E_3 (бистабильность).

На рис. 3.7 представлены графики зависимости от времени переменных x, y, z при нарушении одного из условий косимметрии (1.4). В этом случае при разрушении семейства (1.7) остаются только равновесия E_2 и E_3 , см. Лемму 3.1. Рис. 3.7а получен при $b_1 = b_3 = 0$, $\varepsilon = 0.1$, в случае $b_2 = 1$ (сплошные кривые) реализуется предельный цикл, отвечающий колебаниям жертва–хищник. Равновесия E_2 и E_3 при этом неустойчивы. При $b_2 = -1$ равновесие E_2 также неустойчиво, но в результате установления реализуется устойчивое равновесие без хищника E_3 . Аналогично получается при $b_1 = b_2 = 0$, $\varepsilon = 0.1$. В зависимости от знака b_3 реализуется предельный цикл на плоскости $z = 0$ или устойчивое

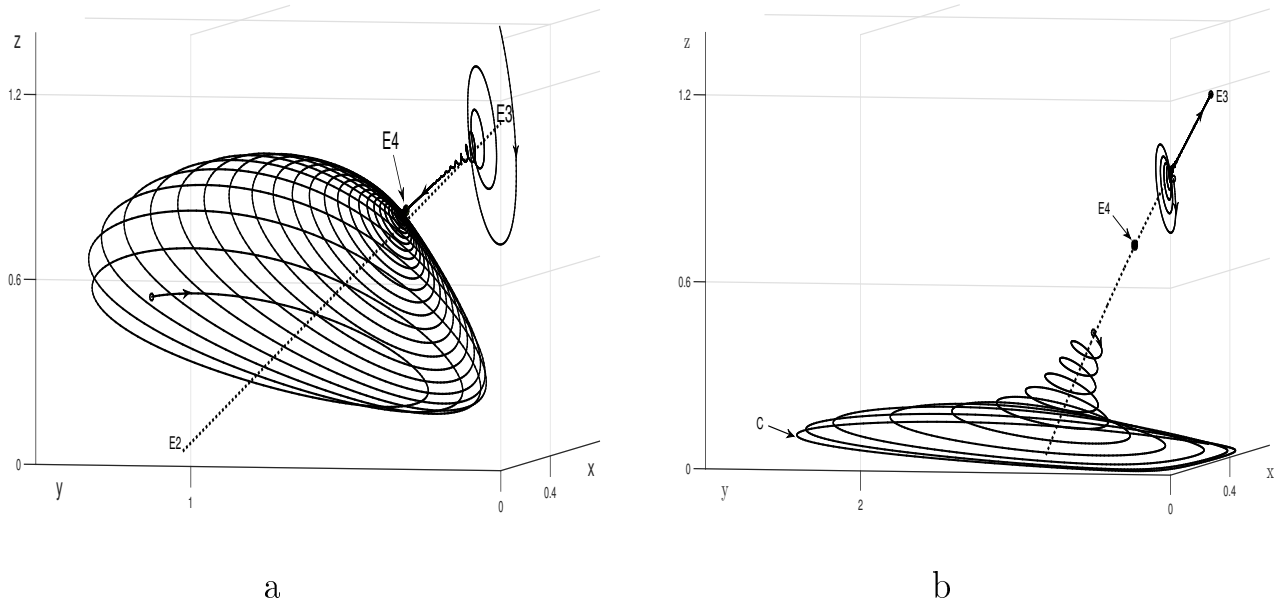


Рис. 3.6 — Динамика системы (1.4) при разрушении семейства Q (1.28):

a) $\varepsilon = -0.1$. b) $\varepsilon = 0.1$; $b_1 = 3$, $b_2 = 0.1$, $b_3 = 10$.

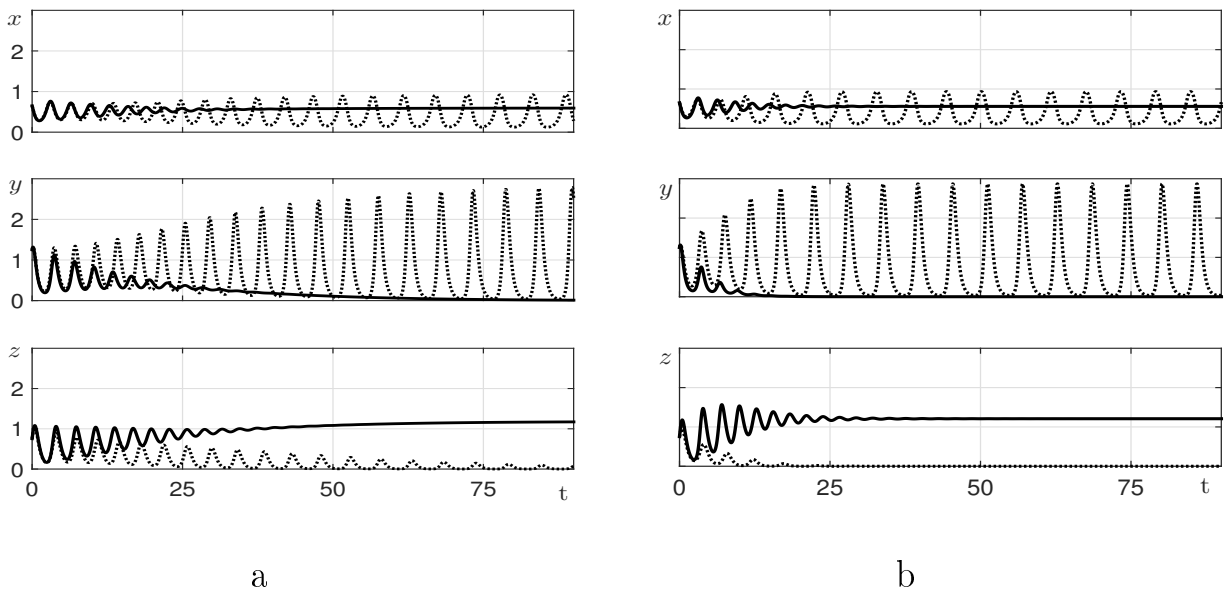


Рис. 3.7 — Изменение численности видов для системы (3.15) при возмущении (3.21). a) $b_2 = -1$, $b_1 = b_3 = 0$ (пунктир), $b_2 = 1$, $b_1 = b_3 = 0$ (сплошная кривая). b) $b_3 = -10$, $b_1 = b_2 = 0$ (пунктир), $b_2 = 10$, $b_1 = b_2 = 0$ (сплошная кривая); $\varepsilon = 0.1$.

равновесие E_3 , см. рис. 3.7b. Отметим, что в обоих случаях установление носит колебательный характер, но происходит быстрее, чем в случае рис. 3.7a.

§ 10 Динамические сценарии и разрушение семейства равновесий в модели со всеядным хищником

Рассматривается трофическая цепь, состоящая из жертвы $x(t)$, хищника $y(t)$ и суперхищника $z(t)$, с функциональным откликом Беддингтона–ДеАнджелиса.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \frac{x(1-x)}{f_1} - \frac{xy+xz}{f_2} \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{-\mu_1 y - \lambda_1 y^2}{f_1} + \frac{\eta_1 xy}{f_2} - \frac{d_1 yz}{f_3} \\ \frac{dz}{dt} &= \frac{-\mu_2 z - \lambda_2 z^2}{f_1} + \frac{\eta_2 xz}{f_2} + \frac{d_2 yz}{f_3}\end{aligned}\quad (3.23)$$

Для реализации функционального отклика типа Беддингтона–ДеАнджелиса для разных видов в (3.23) далее используются линейные функции

$$f_j = 1 + a_j x + b_j y + c_j z, \quad (j = 1, 2, 3) \quad (3.24)$$

Система (3.23) имеет тривиальное равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$ и равновесие с одной жертвой $E_1 = (1, 0, 0)$ независимо от каких-либо параметрических ограничений. Существуют граничные равновесия: при отсутствии суперхищника E_2 и при отсутствии хищника E_3 . Кроме того, могут существовать равновесия со всеми видами E_4 и предельные циклы.

Для одинаковых функций $f_1 = f_2 = f_3$ равновесие без суперхищника существует при условии $\eta_1 > \mu_1$:

$$E_2 = \left(\frac{\lambda_1 + \mu_1}{\lambda_1 + \eta_1}, \frac{\eta_1 - \mu_1}{\lambda_1 + \eta_1}, 0 \right) = (x_2, y_2, 0). \quad (3.25)$$

Равновесие при отсутствии хищника существует при условии $\eta_2 > \mu_2$:

$$E_3 = \left(\frac{\lambda_2 + \mu_2}{\lambda_2 + \eta_2}, 0, \frac{\eta_2 - \mu_2}{\lambda_2 + \eta_2} \right) = (x_3, 0, z_3). \quad (3.26)$$

Равновесие с двумя хищниками $E_4 = (x_4, y_4, z_4)$ соответствует сценарию выживания всех трёх взаимодействующих видов:

$$\begin{aligned}x_4 &= \frac{1}{a} (d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2 - d_1 \mu_2 + \lambda_2 \mu_1 + d_2 \mu_1 + \lambda_1 \mu_2), \\ y_4 &= \frac{1}{a} (-\mu_1 + \eta_1 x_3 - d_1 z_3), \quad z_4 = \frac{1}{a} (-\mu_2 + \eta_2 x_2 + d_2 y_2), \\ a &= d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2 - d_1 \eta_2 + d_2 \eta_1 + \eta_1 \lambda_2 + \eta_2 \lambda_1.\end{aligned}\quad (3.27)$$

Здесь используются значения x_2 , y_2 , x_3 и z_3 , заданные формулами (3.25) и (3.26).

Для исследования локальной устойчивости равновесий вычисляются матрицы линеаризации. В случае равновесия E_1

$$J_{E_1} = \frac{1}{a_1 + 1} \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 0 & \eta_1 - \mu_1 & 0 \\ 0 & 0 & \eta_2 - \mu_2 \end{pmatrix}. \quad (3.28)$$

Следовательно, равновесие E_1 асимптотически устойчиво, если $\eta_1 < \mu_1$ и $\eta_2 < \mu_2$.

Предложение 3.2. *Равновесие E_2 асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда выполняется условие:*

$$A_1 = d_2(\eta_1 - \mu_1) + \eta_2(\lambda_1 + \mu_1) - \mu_2(\lambda_1 + \eta_1) < 0. \quad (3.29)$$

Доказательство. Матрица линеаризации для E_2 имеет вид:

$$J_{E_2} = \frac{1}{a_1x_2 + b_1y_2 + 1} \begin{pmatrix} -x_2 & -x_2 & -x_2 \\ \eta_1y_2 & -\lambda_1y_2 & -d_1y_2 \\ 0 & 0 & d_2y_2 + \eta_2x_2 - \mu_2 \end{pmatrix}. \quad (3.30)$$

Одно собственное значение J_{E_2} находится явно:

$$\sigma_3(E_2) = \frac{d_2y_2 + \eta_2x_2 - \mu_2}{a_1x_2 + b_1y_2 + 1} = \frac{A_1}{(\lambda_1 + \eta_1)(a_1x_2 + b_1y_2 + 1)}, \quad (3.31)$$

остальные два собственных значения являются корнями полинома:

$$P_2(\sigma) = \sigma^2 + \frac{\lambda_1y_2 + x_2}{a_1x_2 + b_1y_2 + 1}\sigma + \frac{x_2y_2(\eta_1 + \lambda_1)}{(a_1x_2 + b_1y_2 + 1)^2}. \quad (3.32)$$

Поскольку x_2 , y_2 и все параметры в $P_2(\sigma)$ положительны, устойчивость E_2 определяется числителем $\sigma_3(E_2)$. Следовательно, решение E_2 асимптотически устойчиво при выполнении условия (3.29). \diamond

Предложение 3.3. *Равновесие E_3 асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда выполняется условие:*

$$A_2 = \eta_2(d_1 + \mu_1) - \mu_2(d_1 + \eta_1) + \lambda_2(\mu_1 - \eta_1) > 0. \quad (3.33)$$

Доказательство. Матрица линеаризации для E_3 имеет вид:

$$J_{E_3} = \frac{1}{a_1x_3 + c_1z_3 + 1} \begin{pmatrix} -x_3 & -x_3 & -x_3 \\ 0 & -d_1z_3 + \eta_1x_3 - \mu_1 & 0 \\ \eta_2z_3 & d_2z_3 & -\lambda_2z_3 \end{pmatrix}. \quad (3.34)$$

Одно собственное значение J_{E_3} находится явно:

$$\sigma_2(E_3) = -\frac{d_1z_3 - \eta_1x_3 + \mu_1}{a_1x_3 + c_1z_3 + 1} = -\frac{A_2}{(\lambda_2 + \eta_2)(a_1x_3 + c_1z_3 + 1)}, \quad (3.35)$$

остальные два собственных значения являются корнями полинома:

$$P_3(\sigma) = \sigma^2 + \frac{\lambda_2z_3 + x_3}{a_1x_3 + c_1z_3 + 1}\sigma + \frac{x_3z_3(\eta_2 + \lambda_2)}{(a_1x_3 + c_1z_3 + 1)^2}. \quad (3.36)$$

Поскольку x_3 , z_3 и все параметры в $P_3(\sigma)$ положительны, решение E_3 асимптотически устойчиво при выполнении условия (3.33). \diamond

Замечание 3.3. Когда суперхищник z отсутствует ($z = 0$), модель (3.23) сводится к системе «жертва–хищник»:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x(1-x)}{f_1} - \frac{xy}{f_2}, \quad \frac{dy}{dt} = \frac{-\mu_1y - \lambda_1y^2}{f_1} + \frac{\eta_1xy}{f_2}. \quad (3.37)$$

Аналогично, когда хищник y отсутствует ($y = 0$), (3.23) сводится к системе «жертва–хищник», динамика таких моделей была изучена в [37].

Разрушение косимметрии

Предложение 3.4. Пусть $f_1 = f_2 = f_3$ и $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + \varepsilon_1$, $\eta_2 = \hat{\eta}_2 + \varepsilon_2$, где $\hat{\mu}_2$ и $\hat{\eta}_2$ удовлетворяют (1.32) и $\varepsilon_1^2 + \varepsilon_2^2 > 0$. Тогда семейство равновесий (1.34) разрушается, и существуют три решения: равновесие без хищника, равновесие без суперхищника или равновесие сосуществования всех трёх видов.

Доказательство. Вычислим косимметрический дефект для системы (3.23) с учётом того, что $f_2 = f_1$ и $f_3 = f_1$:

$$D = xyz \frac{(\varepsilon_2x - \varepsilon_1)(d_1 - \lambda_1)}{f_1(d_1d_2 + \lambda_1\lambda_2)}. \quad (3.38)$$

Селективная функция получается подстановкой (1.34) в (3.38):

$$S(x) = x y_Q(x) z_Q(x) \frac{(d_1 - \lambda_1)^2(\varepsilon_2x - \varepsilon_1)}{g_1}, \quad (3.39)$$

где $y_Q(x)$ и $z_Q(x)$ заданы формулами (1.35), а

$$g_1 = \lambda_1 x(c_1 - a_1) + d_1 x(a_1 - b_1) - \eta_1 x(b_1 - c_1) + \lambda_1(-1 - c_1) + d_1(1 + b_1) + \mu_1(b_1 - c_1)(d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2). \quad (3.40)$$

Селективное уравнение $S(x) = 0$ имеет четыре решения: $x = 0$, $z_Q(x) = 0$, $y_Q(x) = 0$ и $x = \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$.

Корень $x = 0$ не имеет биологического смысла. Решение $z_Q(x) = 0$ даёт точку семейства Q , соответствующую равновесию без суперхищника (E_2):

$$x = \frac{\lambda_1 + \mu_1}{\lambda_1 + \eta_1}, \quad y = \frac{\eta_1 - \mu_1}{\eta_1 + \lambda_1}, \quad z = 0. \quad (3.41)$$

Аналогично, при $y_Q(x) = 0$ получаем равновесие без хищника:

$$x = \frac{d_1 + \mu_1 + \varepsilon_1 R}{d_1 + \eta_1 + \varepsilon_2 R}, \quad y = 0, \quad z = \frac{\eta_1 - \mu_1 - (\varepsilon_1 - \varepsilon_2)R}{d_1 + \eta_1 + \varepsilon_2 R}, \quad (3.42)$$

где

$$R = \frac{d_1 - \lambda_1}{d_2 + \lambda_2},$$

которое стремится к E_3 при $\varepsilon_1, \varepsilon_2 \rightarrow 0$.

Решение

$$x = \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}, \quad y = \frac{\varepsilon_2(d_1 + \mu_1) - \varepsilon_1(d_1 + \eta_1)}{\varepsilon_2(d_1 - \lambda_1)}, \quad z = \frac{\varepsilon_1(\eta_1 + \lambda_1) - \varepsilon_2(\mu_1 + \lambda_1)}{\varepsilon_2(d_1 - \lambda_1)} \quad (3.43)$$

соответствует выживанию трёх видов. \diamond

Предложение 3.5. Пусть $f_2 = f_3 = 1 + a(x + y + z)$, $f_1 = \frac{f_2}{1 + \varepsilon(x + y + z)}$, а параметры μ_2, η_2 удовлетворяют (1.32). Тогда семейство равновесий (1.34) разрушается, и существуют два нетривиальных решения: равновесие без хищника и равновесие без суперхищника.

Доказательство. Косимметрический дефект для системы (3.23) может быть записан в виде:

$$D = -xyz \frac{(x + y + z)x\varepsilon}{1 + a(x + y + z)}. \quad (3.44)$$

Селективная функция получается подстановкой (1.34) в (3.44):

$$S(x) = -x y_Q(x) z_Q(x) \frac{\varepsilon x}{1 + a}. \quad (3.45)$$

Решение $x = 0$ не имеет биологического смысла. Остальные решения $z_Q(x) = 0$ и $y_Q(x) = 0$ соответствуют (3.25) и (3.26) соответственно. Таким образом, получаем только два равновесия: E_2 (без суперхищника, $z = 0$) и E_3 (без хищника, $y = 0$). \diamond

Более сложная ситуация возникает, когда $f_1 = 1$, $f_2 \neq f_3$, и параметры μ_2 , η_2 удовлетворяют (1.32). Косимметрический дефект имеет вид:

$$D_1 = xyz \left[x + 3 - \frac{x - y - z}{f_2} + \frac{d_1 d_2 (y + z)}{f_3 (d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2)} + \frac{-\lambda_1 d_2 y + \lambda_2 d_1 z}{f_2^2 f_3 (d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2)} \right]. \quad (3.46)$$

Селективная функция получается подстановкой (1.34) в (3.46):

$$S_1(x) = xyz \left[\frac{(\eta_1 x - \mu_1)(d_1 \lambda_2 - d_2 \lambda_1) + \lambda_1 (x - 1)(d_1 d_2 + d_1 \lambda_2)}{f_2^2 f_3} + \frac{1 - 2x}{f_2} + \frac{d_1 d_2 (1 - x)}{f_3 (d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2)} + x + 3 \right]. \quad (3.47)$$

Полный анализ селективного уравнения (3.47) сложен, поэтому далее рассматривается случай $f_1 = 1$, $f_2 = f_3$. Тогда косимметрический дефект переписывается как:

$$D_2 = -xyz \left[\frac{f_2 - 1}{f_2} (x - z + c_1 (\lambda_1 y - d_1 z)) \right], \quad (3.48)$$

и получается селективная функция

$$S_2(x) = \frac{-xyz(f_2 - 1)(h_0 + h_1 x)}{(d_1 d_2 + \lambda_1 \lambda_2)(d_1 - \lambda_1)f_2}, \quad (3.49)$$

где

$$h_0 = -\mu_1(d_1 \lambda_2 + d_2 \lambda_1) - 2\lambda_1 \lambda_2 d_1 - d_1 d_2 \lambda_1, \quad (3.50)$$

$$h_1 = \eta_1(d_1 \lambda_2 + d_2 \lambda_1) + \lambda_1 \lambda_2 (3d_1 - 2\lambda_1) + d_1^2 d_2. \quad (3.51)$$

Нули селективной функции (3.49) соответствуют равновесиям (3.25), (3.26) и решению с тремя видами:

$$x = \frac{1}{r} (d_1 d_2 \lambda_1 + \lambda_1 \lambda_2 (2d_1 - \lambda_1) + \mu_1 (d_1 \lambda_2 + d_2 \lambda_1)), \quad (3.52)$$

$$y = \frac{1}{r} (d_1 d_2 (d_1 + \mu_1) + d_1 \lambda_2 (\eta_1 - \mu_1) + \lambda_1 \lambda_2 (d_1 - \eta_1 + 2\mu_1)), \quad (3.53)$$

$$z = \frac{1}{r} (d_1 d_2 (\lambda_1 + \mu_1) + d_2 \lambda_1 (\mu_1 - \eta_1) + \lambda_1 \lambda_2 (\lambda_1 - \eta_1 + 2\mu_1)), \quad (3.54)$$

$$r = d_1^2 d_2 + \lambda_1 \lambda_2 (3d_1 - 2\lambda_1) + \eta_1 (d_1 \lambda_2 + d_2 \lambda_1). \quad (3.55)$$

Очевидно, что решение $f_2 = 1$ для (3.49) приводит к условию $f_1 = f_2 = f_3 = 1$. Этот случай соответствует существованию семейства равновесий.

Замечание 3.4. При $f_1 = 1$, $f_3 = f_2$ и $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ получается система [63]. В этом случае селективная функция имеет вид

$$S_3(x) = -x^2 y_Q(x) z_Q(x) \frac{f_2 - 1}{f_2}. \quad (3.56)$$

Ее нули $z_Q(x) = 0$ и $y_Q(x) = 0$ соответствуют равновесиям (3.25) и (3.26) соответственно. Решение $f_2 = 1$ приводит к косимметрии и семейству равновесий [107].

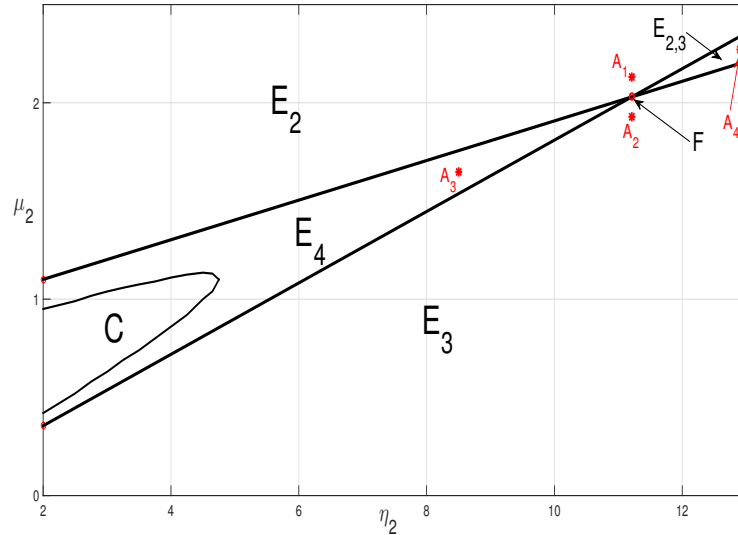


Рис. 3.8 — Двупараметрическая бифуркационная диаграмма для η_2 и μ_2 . Области E_j ($j = 2, 3, 4$) соответствуют моностабильности (устойчиво равновесие E_j), область $E_{2,3}$ — бистабильности (сосуществование устойчивых равновесий E_2 и E_3). Область C отвечает существованию предельных циклов. Точка F соответствует семейству равновесий.

Численный анализ Полученные теоретические выводы иллюстрируются численными результатами. Для фиксированных параметров: $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$, $\lambda_1 = 0.01$, $\lambda_2 = 0.01$, $a_j = b_j = c_j = 0.1$, коэффициенты μ_2 и η_2 выбираются из условий (1.32). На рис. 3.8 представлена карта режимов на плоскости параметров η_2 и μ_2 . Символом E_j обозначены области устойчивости равновесия E_j , $j = 2, 3, 4$ (см. предложения 3.2 и 3.3). Устойчивые равновесия E_2 и E_3 сосуществуют при значениях параметров внутри области

бистабильности $E_{2,3}$. Области E_2 , E_3 , E_4 и E_{23} пересекаются в точке F , которая соответствует существованию семейству равновесий. Символ C обозначает область значений параметров, для которых существуют предельные циклы. Эта область была получена в результате вычислительного эксперимента. Похожая карта была представлена в работе [59], однако без упоминания семейства равновесий и бистабильности.

Семейство Q (1.34) (точка F на рис. 3.8) состоит исключительно из устойчивых равновесий (см. предложение 1.4). На рис. 3.9 показано, как из различных начальных точек траектории в результате колебательного установления приводят к семейству равновесий (чёрная линия AE_2).

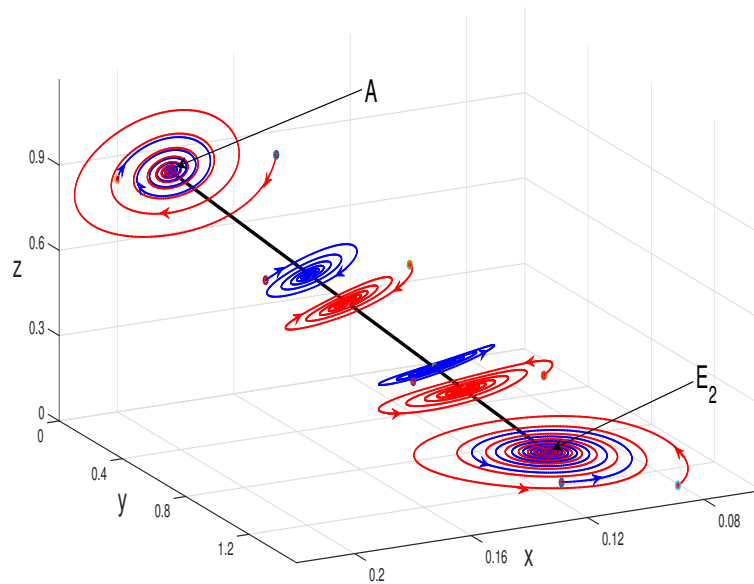


Рис. 3.9 — Сходимость к равновесиям семейства Q (чёрная линия) из различных начальных точек.

Для анализа областей притяжения равновесий (бассейнов) на плоскостях $z = \text{const}$. Семейство равновесий Q окрашивается в шесть цветов [красный, зелёный, голубой, синий, жёлтый, чёрный], см. рис. 3.10. Размеры бассейнов зависят от уровня z . Видно, что секторы, соответствующие различным частям семейства, собираются к прямой $x = y = 0$. Порядок следования цветов сохраняется для всех секторов на плоскостях $z = \text{const}$. Для плоскости $z = z_1$ наибольший сектор соответствует участку семейства вблизи равновесия E_2 (красный цвет), а для уровня z_3 этот сектор минимален.

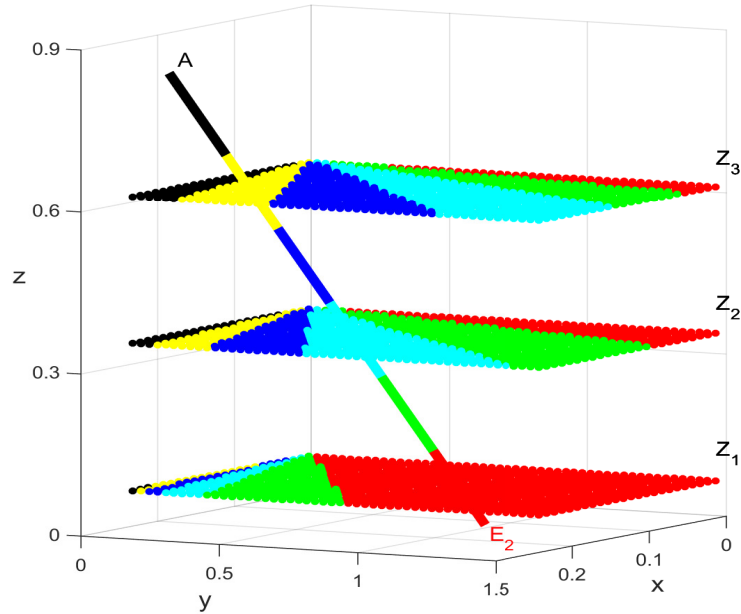


Рис. 3.10 — Семейство равновесий AE_2 и плоскости с бассейнами (области притяжения равновесий) системы (3.23) при $z_1 = 0.63$, $z_2 = 0.37$ и $z_3 = 0.1$.

При нарушении условий косимметрии происходит разрушение семейства. Далее исследуются сценарии разрушения, когда μ_2 и η_2 не удовлетворяют (1.32) или используются различные функции f_j (3.24) (см. табл. 4 и рис. 3.11–3.16).

На рис. 3.11 и 3.12 иллюстрируется предложение 3.4 для $f_1 = f_2 = f_3 = 1 + 0.1(x + y + z)$. Как показано на рис. 3.11, суперхищник вымирает при увеличении μ_2 ($\varepsilon_1 > 0$, $\varepsilon_2 = 0$). Это приводит к установлению устойчивого равновесия E_2 . Траектории, начинающиеся вблизи семейства Q , сходятся к E_2 (красные кривые). Напротив, уменьшение μ_2 ($\varepsilon_1 < 0$, $\varepsilon_2 = 0$) приводит к гибели хищника: траектории стремятся к устойчивому равновесию E_3 . Устойчивость E_4 демонстрирует рис. 3.12а, где параметры $\mu_2 = 1.65$, $\eta_2 = 8.5$ соответствуют точке A_3 на рис. 3.8. Бистабильность показана на рис. 3.12б, где сосуществуют два устойчивых равновесия. Этот случай соответствует точке A_4 ($\mu_2 = 2.27$, $\eta_2 = 12.9$), см. рис. 3.8. В расчетах реализуются равновесие E_2 (гибель суперхищника) или равновесие E_3 (гибель хищника), т.е. наблюдается зависимость от начальной точки. Зелёная линия соответствует неустойчивому равновесию E_4 .

На рис. 3.13 редставлены бифуркационные диаграммы для нескольких случаев разрушения семейства равновесий для случаев 4, 5 и 6 из табл. 4.

При $f_1 = 1$, $f_2 = f_3$ семейство устойчивых равновесий исчезает, и остаётся только устойчивое равновесие E_2 (случай 1 в табл. 4). Аналогичный результат получен для случая 4 (см. рис. 3.13а). Зафиксируем f_1 , f_3 и изменим функ-

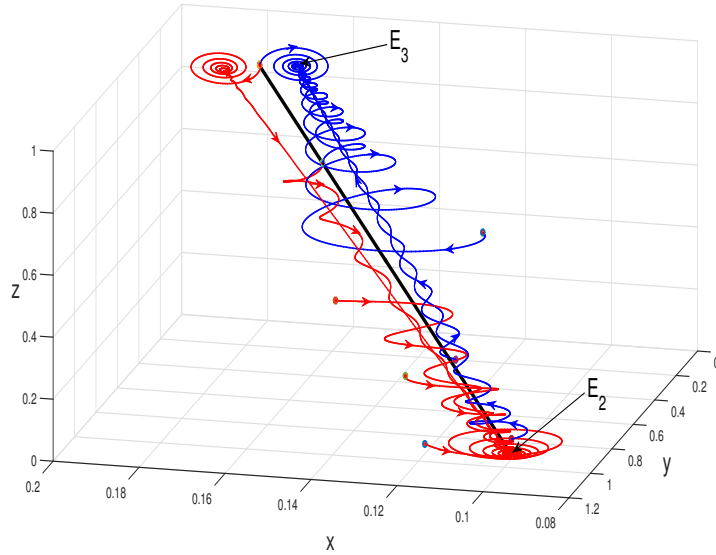
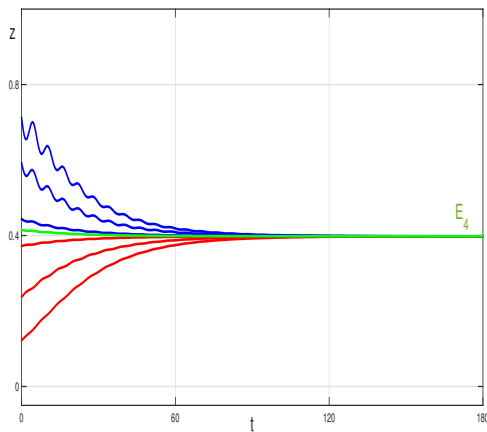
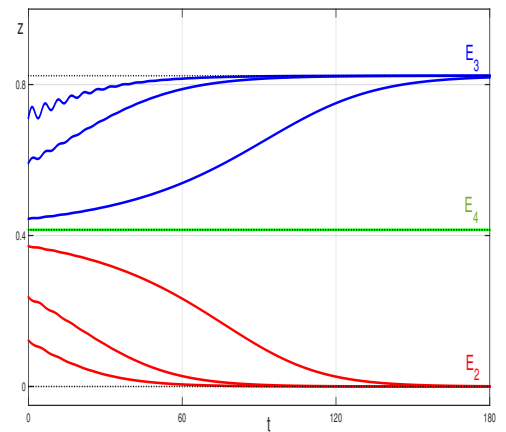


Рис. 3.11 — Фазовые портреты после разрушения семейства равновесий (чёрная линия $AE2$): $\mu_2 = \hat{\mu}_2 + 0.1$ (красные кривые), $\mu_2 = \hat{\mu}_2 - 0.1$ (синие кривые); параметры $\hat{\mu}_2, \eta_2$ удовлетворяют (1.32).



а



б

Рис. 3.12 — Графики изменения численности суперхищника после разрушения семейства равновесий: *a*) сходимость к изолированному равновесию E_4 , параметры μ_2 и η_2 не удовлетворяют соотношениям (17): $\mu_2 = 1.65, \eta_2 = 8.5$; *b*) бистабильность типа «узел–узел»: $\mu_2 = 2.27, \eta_2 = 12.9$ (точка A_4 на рис. 3.8).

цию f_2 . Увеличение параметра a_2 до 0.5 приводит к устойчивому равновесию E_3 . При $c_2 = 0$ равновесие E_4 становится устойчивым (случай 3 в табл. 4). Таким образом, в окрестности исчезнувшего семейства равновесий наблюдается множество сценариев.

Бистабильность возникает при увеличении a_2 (случай 5 в табл. 4, см. рис. 3.13б и 3.14а). Как видно на рис. 3.14а, граничные равновесия E_2 и E_3

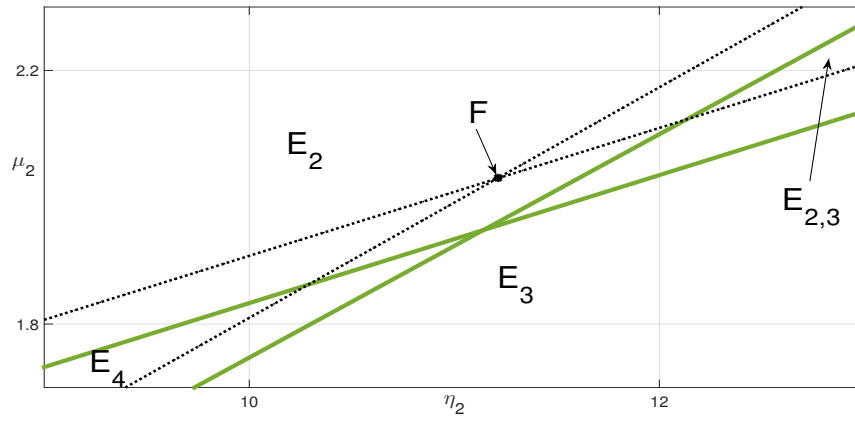
No	f_1	f_2	f_3	Аттракторы
1	1	$1 + 0.1(x + y + z)$	$1 + 0.1(x + y + z)$	E_2
2	1	$1 + 0.5x + 0.1(y + z)$	$1 + 0.1(x + y + z)$	E_3
3	1	$1 + 0.5x + 0.1y$	$1 + 0.1(x + y + z)$	E_4
4	1	$1 + 0.1x$	$1 + 0.1(x + y + z)$	E_2
5	1	$1 + 0.9x$	$1 + 0.1(x + y + z)$	E_2, E_3
6	1	$1 + 0.9x$	$1 + 0.05y + 0.2z$	E_4
7	$1 + \frac{x+y+z}{10}$	$1 + 0.5x + \frac{y+z}{100}$	$1 + \frac{x+y}{10} + 0.06z$	цикл, цикл
8	$1 + \frac{x+z}{10} + 0.01y$	$1 + 0.5x + \frac{y+z}{100}$	$1 + \frac{x+y}{10} + 0.06z$	E_2 , цикл

Таблица 4 — Различные функции Беддингтона-ДеАнджелеса, приводящие к разрушению семейства равновесий; параметры η_2, μ_2 удовлетворяют (1.32).

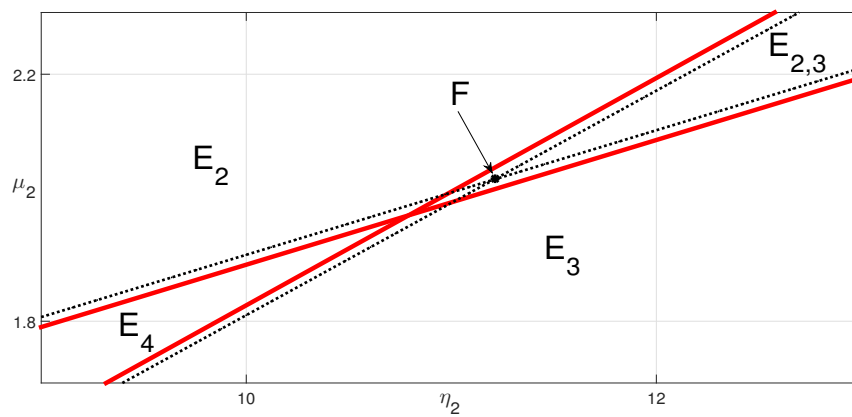
(гибель суперхищника или хищника) оба устойчивы, тогда как внутреннее равновесие E_4 (сосуществование трёх видов) неустойчиво. Это происходит вблизи исчезнувшего семейства равновесий. Можно наблюдать воронкообразные траектории, стремящиеся к равновесиям E_2 и E_3 из различных начальных точек, взятых на линии, соответствующей семейству Q .

При фиксированных $f_1 = 1$, $f_2 = 1 + 0.9x$ и $a_3 = 0$, в зависимости от параметров b_3 и c_3 , существуют сценарии с устойчивыми равновесиями E_j ($j = 2, 3, 4$) и бистабильностью. В качестве примера, при $b_3 = 0.05$ и $c_3 = 0.2$ (случай 6 в табл. 4 и рис. 3.13с) равновесие E_4 (все три вида ненулевые) устойчиво (см. рис. 3.14b). Заметим, что равновесия E_2 и E_3 устойчивы на плоскостях $z = 0$ и $y = 0$ соответственно.

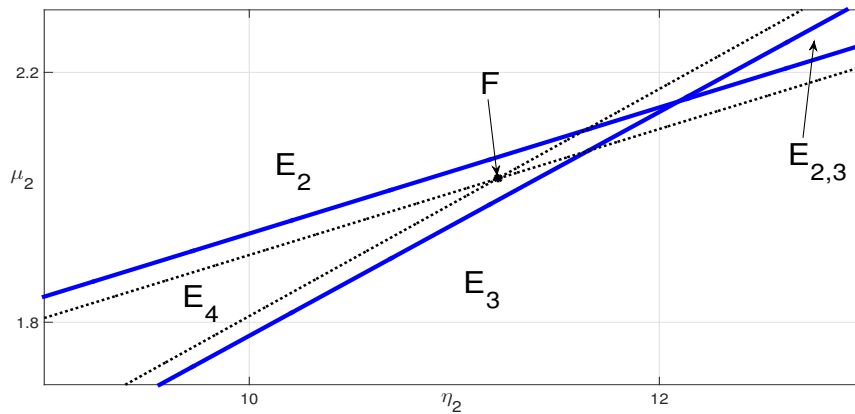
Для случая 7 из табл. 4 получена бистабильность типа «цикл–цикл» в окрестности неустойчивых равновесий E_2 (красный) и E_3 (синий) (см. рис. 3.15 и 3.16а). Фазовый портрет на рис. 3.16а демонстрирует сходимость траекторий (красных и синих) к предельным циклам (чёрные). На рис. 3.16b показана бистабильность типа «узел–цикл»: предельный цикл (чёрный) на плоскости $y = 0$ и устойчивое равновесие E_2 . Таким образом, разрушение семейства равновесий



a



b



c

Рис. 3.13 — Сравнение бифуркационных диаграмм для косимметричного случая (пунктирные линии) и трех случаев разрушения семейства равновесий (строки 4 (a), 5 (b), 6 (c) из табл. 4 (цветные линии): E_j ($j = 2,3,4$) — области устойчивости равновесия, $E_{2,3}$ — область бистабильности, точка F соответствует семейству равновесий при $f_j = 1 + 0.1x + 0.1y + 0.1z$ ($j = 1,2,3$).

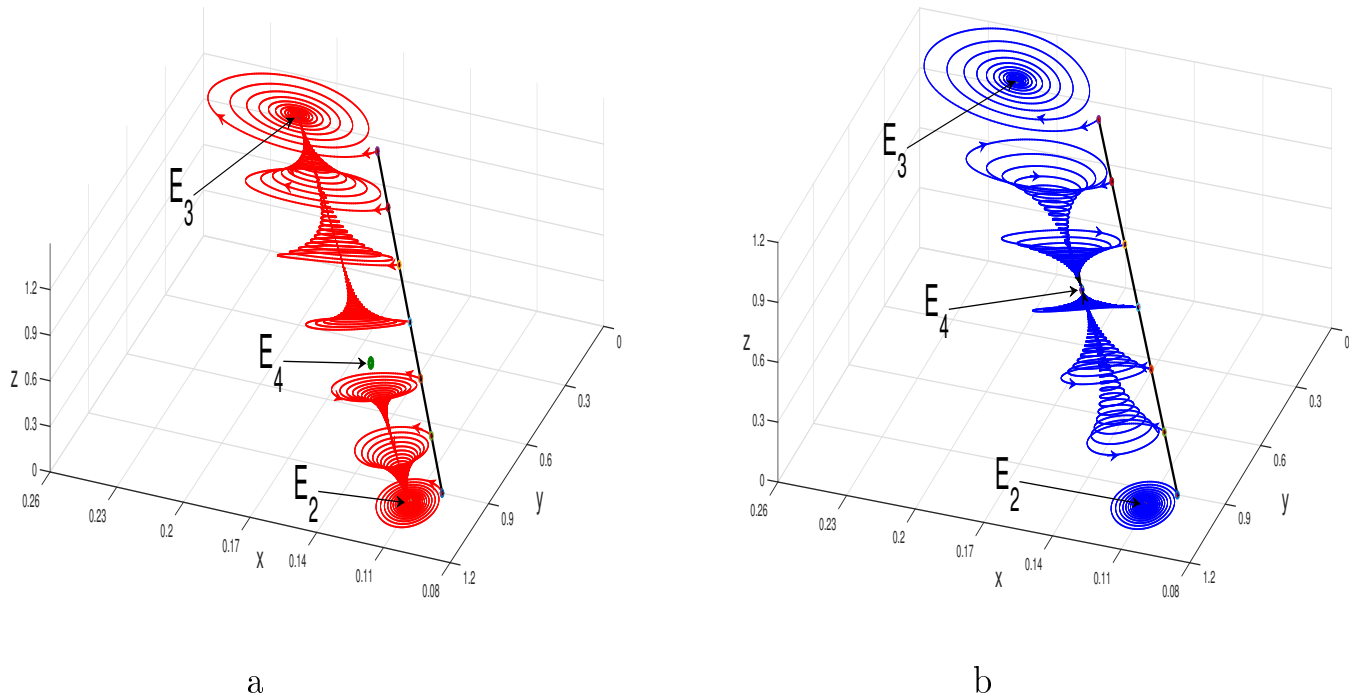


Рис. 3.14 — Динамика после разрушения семейства равновесий (чёрная линия AE_2) для различных f_j : *a*) случай 5 из табл. 4, *b*) случай 6 из табл. 4.

проявляется в нескольких типах бистабильности: «узел–узел», «узел–цикл» и «цикл–цикл».

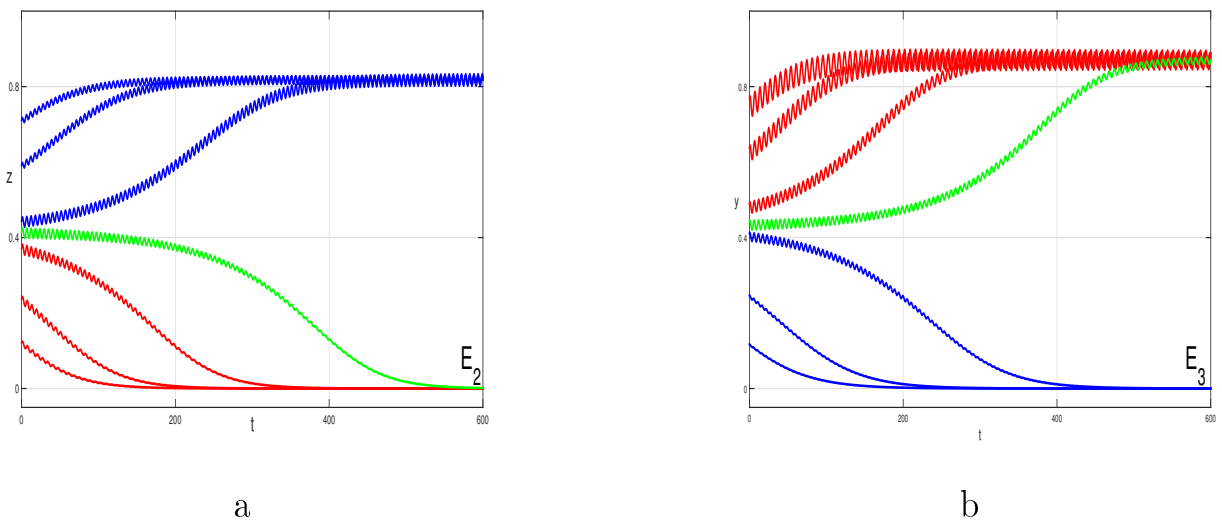


Рис. 3.15 — Бистабильность типа «узел–цикл» после разрушения семейства равновесий. Графики суперхищника (*a*) и хищника (*b*), случай 7 из табл. 4.

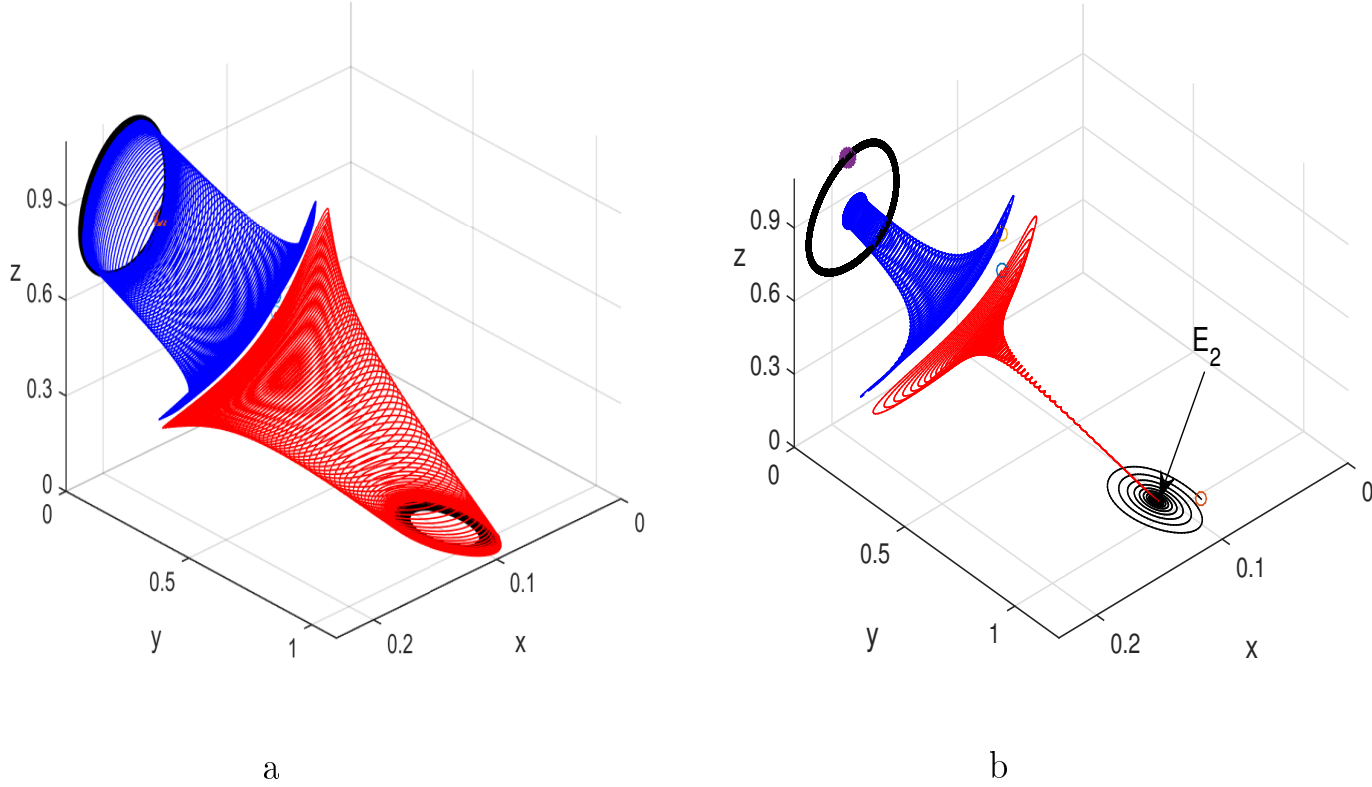


Рис. 3.16 — Фазовые портреты после разрушения семейства равновесий: а) бистабильность типа «цикл–цикл», случай 7 из табл. 4; б) бистабильность типа «узел–цикл», случай 8 из табл. 4.

Комбинация трофических функций Холлинга и Беддингтона-ДеАнджелиса. При $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ и следующих функциях $f_1 = 1$, $f_2 = 1 + b_1x$, $f_3 = 1 + b_2y + b_3z$. Из (1.5) получается система, учитывающая эффекты Холлинга типа II и Беддингтона-ДеАнджелиса. Это позволяет описывать как насыщение хищника, так и межвидовую интерференцию.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(1-x) - \frac{xy}{1+b_1x} - \frac{xz}{1+b_1x} \\ \frac{dy}{dt} &= -\mu_1y + \frac{\eta_1xy}{1+b_1x} - \frac{d_1yz}{1+b_2y+b_3z} \\ \frac{dz}{dt} &= -\mu_2z + \frac{\eta_2xz}{1+b_1x} + \frac{d_2yz}{1+b_2y+b_3z} \end{aligned} \quad (3.57)$$

При выполнении условий (1.38) и $b_i = 0$ имеется семейство равновесий

$$x \in \left[\frac{\mu_1}{\eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right], \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1}\right)x, \quad z = \frac{\eta_1x - \mu_1}{d_1}. \quad (3.58)$$

Вычислим косимметрический дефект для (3.57) с $b_i \neq 0, (i = 1, 2, 3)$, а μ_2 и η_2 удовлетворяют (1.38), т.е.

$$D = xyz \left[\frac{b_1 x(y + z - x)}{1 + b_1 x} - \frac{(b_2 y + b_3 z)(y + z)}{1 + b_2 y + b_3 z} \right]. \quad (3.59)$$

Селективная функция получается в результате подстановки (3.58) в (3.59)

$$S(x) = xyz \frac{q_2}{(1 + b_1 x)(1 + q_1)}. \quad (3.60)$$

Здесь y и z определены согласно (3.58) и

$$q_1 = b_2 \left(1 + \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) - \frac{b_3 \mu_1}{d_1} + \left[\frac{b_3 \eta_1}{d_1} - b_2 \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) \right] x, \quad (3.61)$$

$$q_2 = b_1 x(1 - 2x)(1 + p_1) - p_1(1 - x)(1 + b_1 x).$$

При $b_2 = b_3 = 0$ (3.60) селективная функция зависит только от параметра b_1 :

$$S(x) = \frac{b_1 x^2 y z (1 - 2x)}{1 + b_1 x}. \quad (3.62)$$

Нулям селективной функции отвечают следующие решения ($x > 0$):

$$y = 0, \quad x = \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}, \quad z = \frac{\eta_1}{d_1} \left(\frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right) - \frac{\mu_1}{d_1}, \quad (3.63)$$

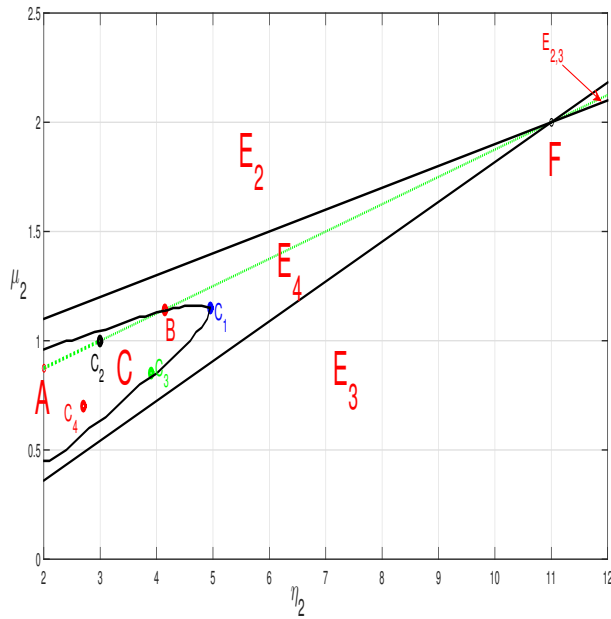
$$z = 0, \quad x = \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad y = 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad (3.64)$$

$$x = \frac{1}{2}, \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{1}{2} \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right), \quad z = \frac{\eta_1 - 2\mu_1}{2d_1}. \quad (3.65)$$

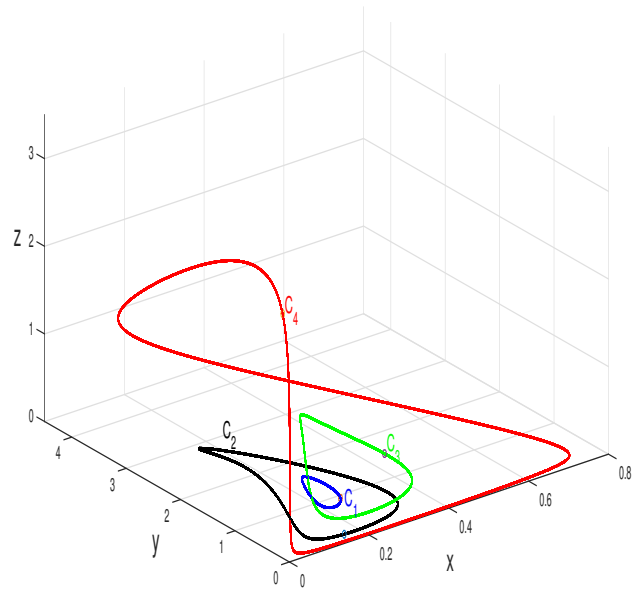
Из решения (3.63) заменой (1.38) получается равновесие E_3 , решение (3.64) совпадает с равновесием E_2 , а решение (3.65) отвечает выживанию трех видов и при малых b_1 (параметр возмущения) достаточно близко к равновесию E_4 .

Кроме изолированных равновесий в системе (1.7) могут существовать предельные циклы, а также континуальное семейство стационарных решений. Мультистабильность связана с возникновением косимметрии при дополнительных условиях на параметры системы. На рис. 3.17а приведена полученная с применением вычислительного эксперимента карта режимов на плоскости параметров η_2 и μ_2 . Остальные параметры соответствовали значениям из [2], где дан пример предельного цикла (точка C_2 на рис. 3.17а). Буквами E_j ($j = 2, 3, 4$) обозначены области параметров, для которых существуют устойчивые равновесия, Область бистабильности обозначена $E_{2,3}$: в зависимости от начальных данных реализуется равновесия E_2 или E_3 . Буквой F обозначено семейство равновесий. Отметим, что точка F является общей для областей E_2 , E_3 , E_4 , $E_{2,3}$.

Для значений параметров μ_2 и η_2 на отрезке AF была построена бифуркационная диаграмма, которая показала стандартный переход от устойчивого фокуса (между точками A и B) к неустойчивому седло-фокусу (отрезок BA) с комплексной парой в правой полуплоскости. Для значений параметров из области C получаются предельные циклы, несколько циклов приведены на рис. 3.17b.



a



b

Рис. 3.17 — а) Карта режимов на плоскости μ_2 и η_2 для системы (1.7). E_j ($j = 1, 2, 3$) — области устойчивости равновесий, E_{23} — область бистабильности, C — область предельных циклов, точка F соответствует семейство равновесий. б) фазовые портреты предельных циклов: $C_1(\mu_2 = 1.15, \eta_2 = 4.95)$, $C_2(1, 3)$, $C_3(0.85, 3.9)$, $C_4(0.7, 2.7)$; $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$.

Формулы (1.38) показывают, что мультистабильность получается при наложении двух условий на три параметра, характеризующие динамику суперхищника. Фактически важны отношения параметров μ_2 и η_2 к коэффициенту d_2 . Величина этих отношений влияет на реализацию того или иного сценария развития трофической цепи. Косимметрия (точка F на рис. 3.17а) означает минимальную границу между сценарием без суперхищника (область E_2 на рис. 3.17а) и сценарием без хищника (область E_3). Отметим, что левее точки F располагается зона решений с сосуществованием обоих хищников, а правее — область бистабильности.

Приведем пример установления к равновесиям семейства для двух наборов значений коэффициентов. Параметры μ_1 , η_1 , d_1 , d_2 , задавались, а значения μ_2 и η_2 определялись из условий косимметрии (1.38). На рис. 3.18 представлены траектории, демонстрирующие установление к равновесиям семейства (прямая AE_2) для различных начальных точек. Из рис. 3.18а видно, что выход траекторий на равновесия семейства происходит колебательным образом. Для сравнения на рис. 3.18b приведено установление к равновесиям семейства при других значениях параметров. Вычислительные эксперименты показали, что при выполнении условий косимметрии реализуется семейство стационарных состояний, а при нарушении условий косимметрии семейство исчезает.

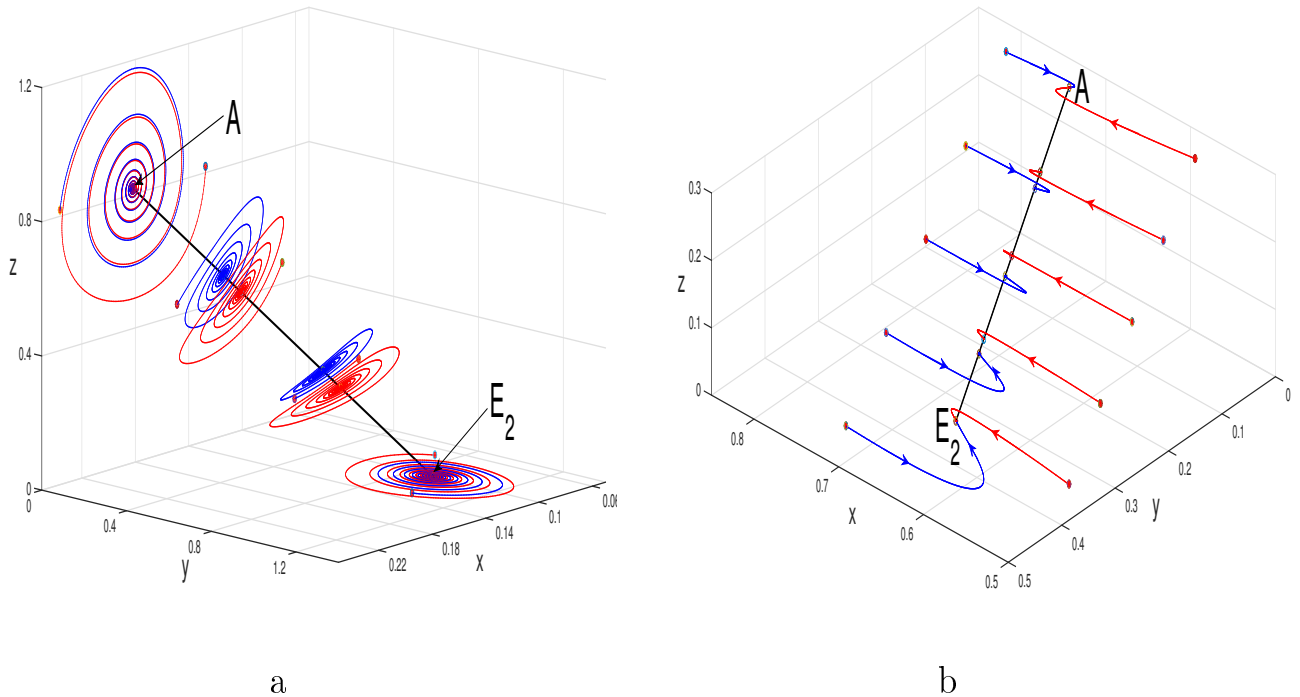


Рис. 3.18 — Реализация равновесий семейства (черная прямая) для разных начальных условий (кружки) и при выполнении условий косимметрии (1.38): а) $\mu_1 = 1$, $\eta_1 = 10$, $d_1 = 1$, $d_2 = 1$, б) $\mu_1 = 0.2$, $\eta_1 = 0.3$, $d_1 = 0.09$, $d_2 = 0.1$.

На рис. 3.19 представлены результаты по разрушению семейства (3.58) при $b_j \neq 0$. При $b_1 = 0.5$, $b_2 = 0$, $b_3 = 0$ устойчиво равновесие с тремя ненулевыми видами (точка M на рис. 3.19а). На рис. 3.19б показано, что в результате разрушения семейства реализуется бистабильность: в зависимости от начальных данных может устанавливаться стационарное состояние с сосуществованием всех трех видов (точка M_1) или равновесие без суперхищника (точка E_2). Неустойчивое равновесие с тремя ненулевыми видами обозначено символом M_2 . Отметим, что для начальных условий с тремя ненулевыми видами при

различных возмущениях общим является достаточно долгое сосуществование хищника и суперхищника. Из разных начальных данных происходит выход на траекторию, отвечающую устойчивому усю реализующегося равновесия.

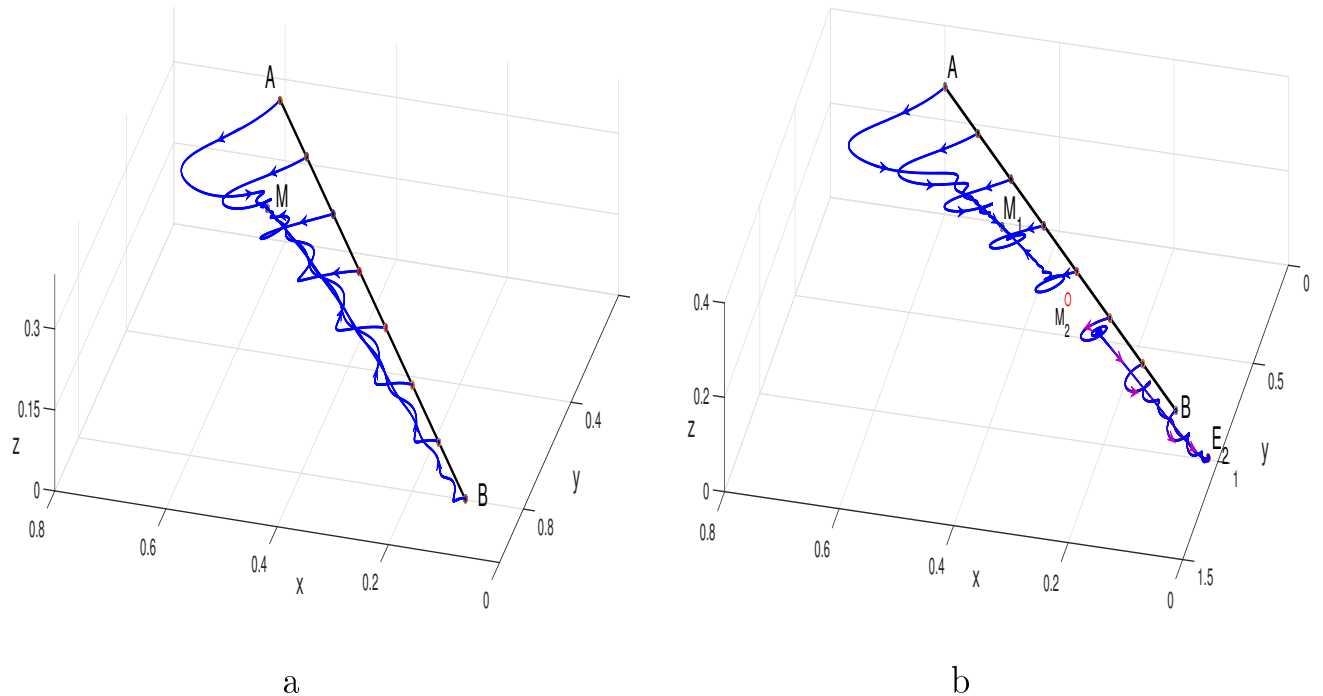


Рис. 3.19 — Разрушение семейства равновесий (прямая AB) для разных начальных условий в случае μ_2 и η_2 , удовлетворяющих (1.38): а) $b_1 = 0.5$, $b_2 = 0$, $b_3 = 0$. б) $b_1 = 0.5$, $b_2 = 0.1$, $b_3 = 0.1$; $\mu_1 = 0.02$, $\eta_1 = 1.1$, $d_1 = 2$, $d_2 = 1.1$.

§ 11 Разрушение косимметрии для системы жертва–хищник–суперхищник на неоднородном ареале

Для представленных в параграфе § 2 моделей косимметрия и семейства стационарных и колебательных решений получаются при выполнении дополнительных условий на параметры систем, см. п. § 3. Однако строгое выполнение некоторых соотношений в случае реальных систем маловероятно. При моделировании здесь полезным оказывается рассмотрение нарушения этих дополнительных условий и использование теории В.И. Юдовича о разрушении косимметрии [34].

В § 4 сформулированы условия на параметры таксиса, при которых аналитически получено семейство стационарных решений. При нарушении условий Леммы 1.10 можно записать следующие формулы:

$$\alpha_2 = \widehat{\alpha}_2 + \varepsilon_2, \quad \alpha_3 = \widehat{\alpha}_3 + \varepsilon_3, \quad (3.66)$$

где $\varepsilon_2, \varepsilon_3$ – возмущения и $\widehat{\alpha}_2 = k_2, \widehat{\alpha}_3 = k_3$. Подстановка (1.46), (1.47), в (1.61) 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 (1.46), (1.47) и не равно нулю. Селективная функция обращается в нуль при

$$\gamma_3(s) = 0, \quad \gamma_2(s) = 0, \quad \frac{\varepsilon_3}{d_3} = \frac{\varepsilon_2}{d_2}.$$

Первые два решения соответствуют режимам без суперхищника или хищника. Третье решение отвечает выживанию трех видов. При $\varepsilon_2 = 0$ ($\varepsilon_3 = 0$) вымирает суперхищник (хищник), см. рис. 3.20.

На рис. 3.20–3.22 представлены результаты расчетов при нарушении условий Леммы 1.10 (параметры таксиса не равны коэффициентам диффузии), см. (3.66). В расчетах были зафиксированы параметры $\mu_2 = 2.2, \eta_1 = 5, d_2 = d_3 = 1$. В этом случае происходит разрушение семейства (1.46), (1.47), когда из континуума стационарных распределений остается их конечное число. На рис. 3.20 определены области соответствующих режимов: выживание

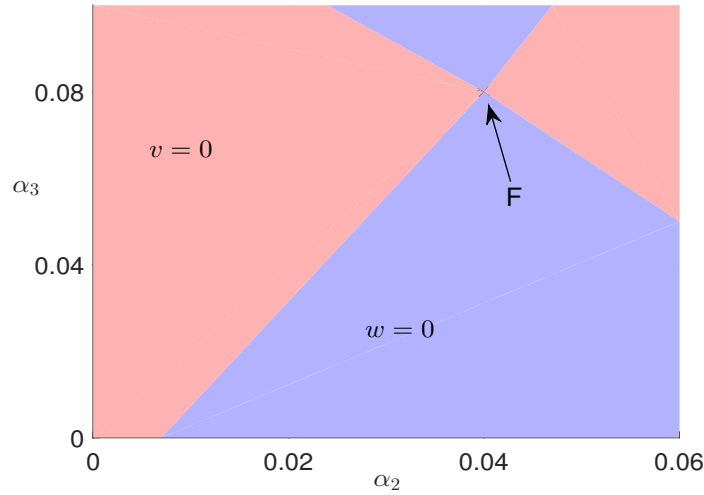


Рис. 3.20 — Карта режимов на плоскости α_2, α_3 при нарушении условий Леммы 1.10; $k_1 = \alpha_1 = 0.006, k_2 = 0.04, k_3 = 0.08, s = 0.49$.

хищника ($w = 0$) или суперхищника ($v = 0$). Буквой F обозначена точка со значениями параметров, отвечающим существованию семейства.

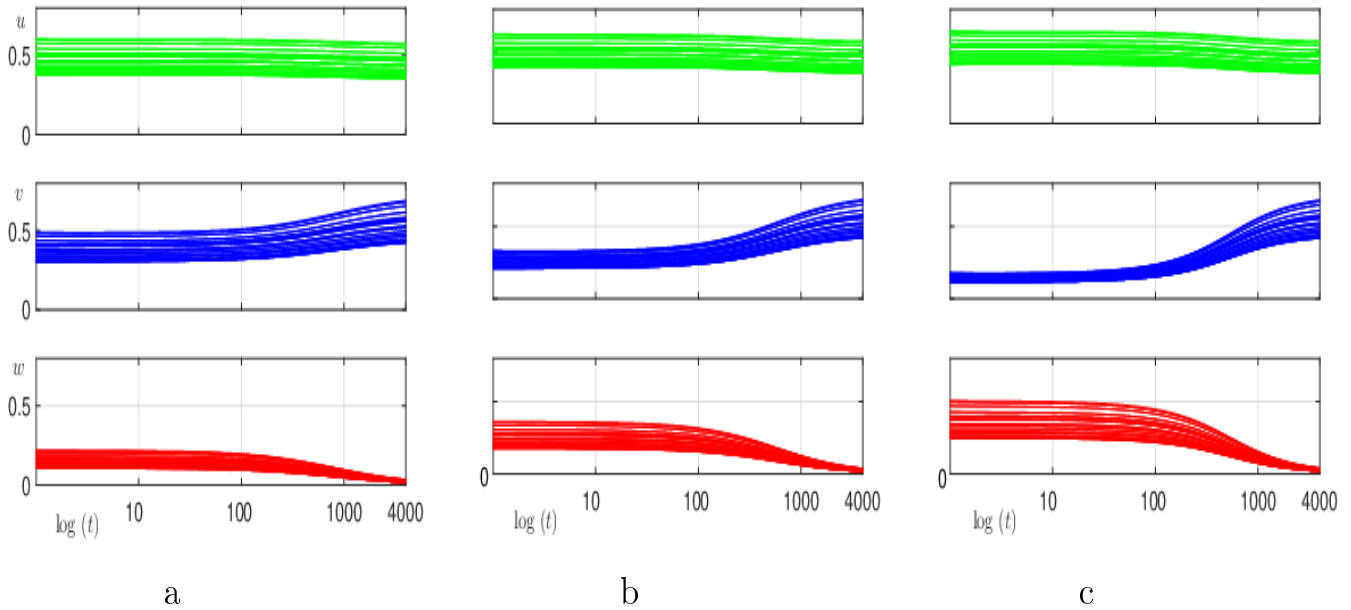


Рис. 3.21 — Изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные), иллюстрирующее установление к решению без суперхищника при разрушении семейства из-за нарушения условия Леммы 1.10 ($\alpha_3 = k_3 + 0.04$) для начальных данных (2.20): а) $\gamma_1 = 0.47$, б) $\gamma_1 = 0.49$, в) $\gamma_1 = 0.51$; $k_1 = \alpha_1 = 0.006, k_2 = \alpha_2 = 0.04, k_3 = 0.08$.

На рис. 3.21, 3.22 даны графики изменения по времени узловых переменных для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие) и суперхищника (красные). При $k_3 \neq \alpha_3$ достаточно медленно происходит установление к стационарному

распределению без суперхищника, см. рис. 3.21 и 3.22а. На рис. 3.21 представлены результаты расчета для начальных данных (2.20), соответствующих решениям из семейства при $s = 0.47, 0.49, 0.51, \nu = 0$. Видно, что для всех исходных распределений характерно медленное развитие переходного процесса. При $\nu = 0.1$ (начальные данные около семейства) установление к режиму без суперхищника происходит быстрее, см. рис. 3.22а. На начальном этапе имеет место уменьшение популяций хищника и суперхищника, затем в результате колебательного процесса наступает стабилизация всех видов, которая сменяется угасанием суперхищника. При нарушении косимметрии в случае $k_2 \neq \alpha_2$ происходит вымирание хищника, см. рис. 3.22б. На рис. 3.22с приведены результаты эксперимента, когда нарушены оба условия для миграционных коэффициентов α_j .

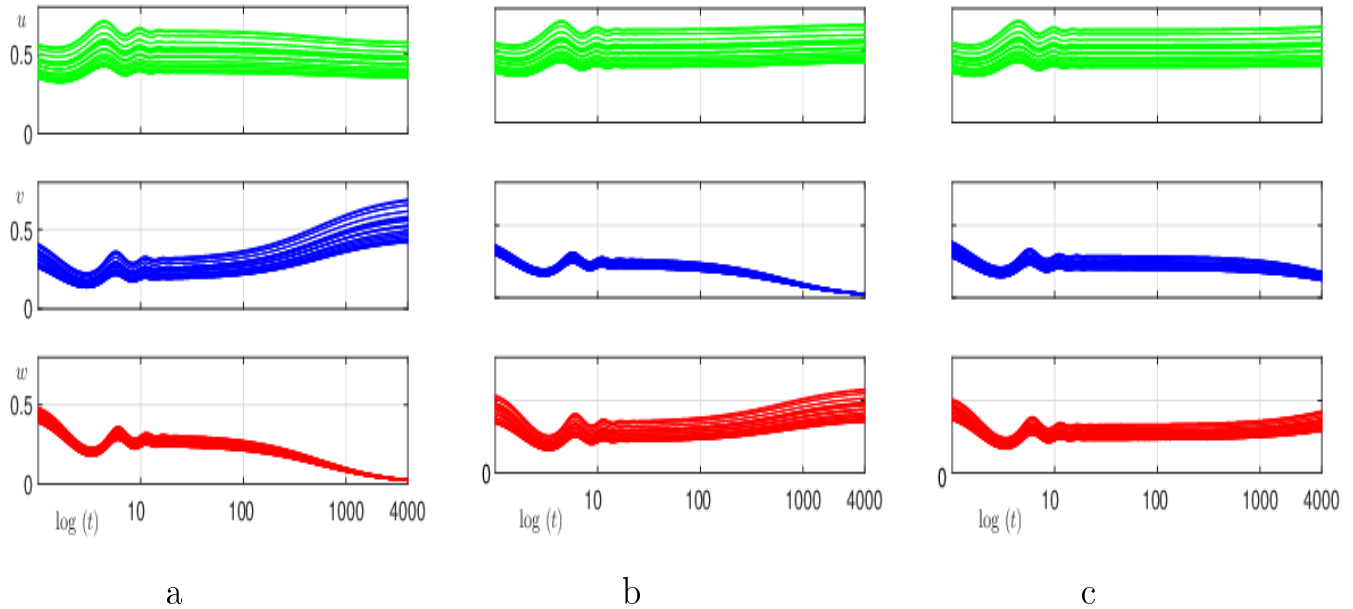


Рис. 3.22 — Изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные), иллюстрирующее установление к стационарным решениям с одним хищником при нарушении условий Леммы 1.10: *a)* $\alpha_2 = 0.04, \alpha_3 = 0.04$; *b)* $\alpha_2 = 0.02, \alpha_3 = 0.08$; *c)* $\alpha_2 = 0.03, \alpha_3 = 0.06$. Расчет из начальных условий (29); $s = 0.49, \nu = 0.1, k_1 = \alpha_1 = 0.006, k_2 = 0.04, k_3 = 0.08$.

При выполнении условий $\alpha_j = k_j$ и нарушении условия (1.44) также происходит разрушение семейства. При этом в зависимости от соотношений между параметрами η_3 и μ_3 реализуются различные сценарии: сосуществование обоих хищников, вымирание одного из хищников, а также ситуация бистабильности,

когда от начального распределения зависит, какой из сценариев с одним хищником реализуется. На рис. 3.23 приведены пространственно-временные картины такой динамики из различных начальных распределений, принадлежавших семейству (1.46), (1.47).

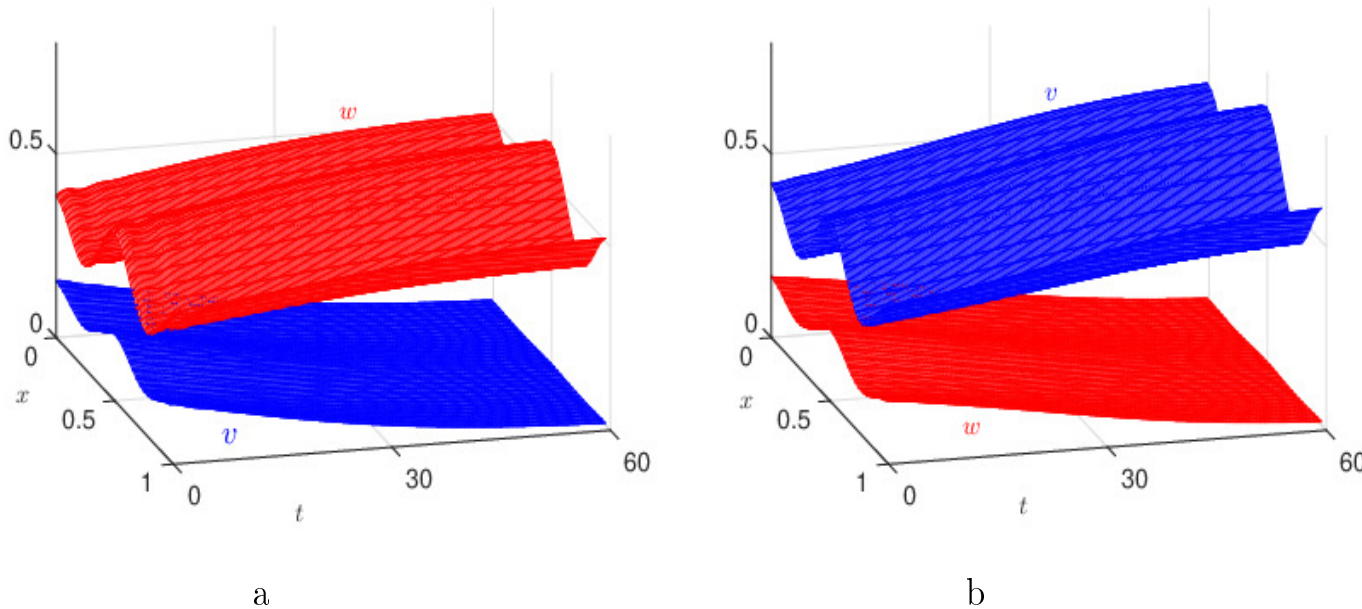


Рис. 3.23 — Пространственно-временные распределения хищника (синие поверхности) и суперхищника (красные) при нарушении условий (1.44): *a*) $s = 0.51$, *b*) $s = 0.47$; $\mu_3 = 4$, $\eta_3 = 7.65$, $k_1 = \alpha_1 = 0.006$, $k_2 = \alpha_2 = 0.04$, $k_3 = \alpha_3 = 0.08$.

На рис. 3.24 представлена динамика узловых переменных (жертва, хищник, суперхищник) и пространственно-временные распределения хищников для системы (1.9)–(1.14) при нулевых коэффициентах таксиса $\alpha_j = 0$ ($j = 1, 2, 3$) и значении параметра k_3 , определенным по формуле (1.57), см. Лемму 1.9. Результаты демонстрируют вымирание хищника при устойчивом сосуществовании жертвы и суперхищника. При этом теряется прямая пропорциональность распределений видов заданной функции ресурса.

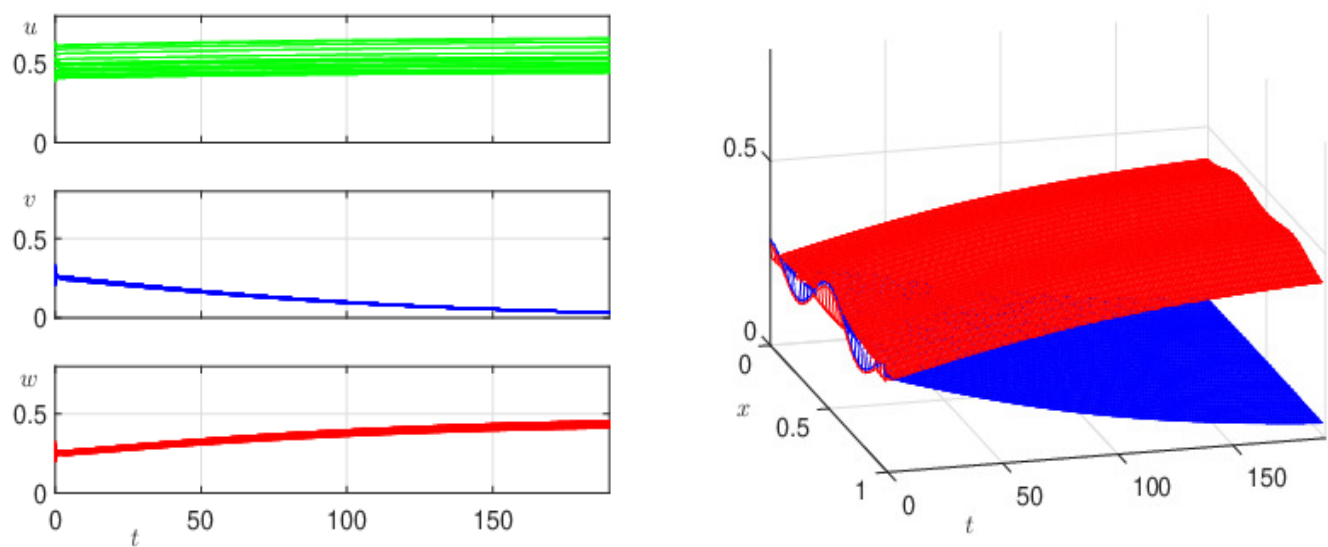


Рис. 3.24 — Установление к решению без хищника при $\alpha_j = 0$: слева — изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные), справа — пространственно-временные распределения; $s = 0.49$, $k_1 = 0.006$, $k_2 = 0.04$, $k_3 = 0.034$.

Заключение к главе 3

Третья глава диссертации посвящена исследованию динамических свойств косимметричных тритрофических систем типа «жертва–хищник–суперхищник», включая анализ семейств равновесий, периодических режимов и влияние неоднородности ареала на структуру мультистабильности.

Для тритрофических систем с различными законами функционального отклика получены аналитические условия существования непрерывных семейств стационарных решений, возникающих вследствие косимметрии системы. Доказано, что такие семейства обладают переменным спектром устойчивости, вследствие чего фазовое пространство расслоено на области притяжения различных элементов семейства. Показано существование интервалов устойчивых и неустойчивых равновесий, а также установлена связь между потерей устойчивости и возникновением периодических режимов. В результате бифуркаций Пуанкаре–Андропова–Хопфа формируются семейства предельных циклов.

Исследованы сценарии разрушения косимметрии при нарушении соотношений на параметры. Установлено, что непрерывные семейства равновесий распадаются на конечное число изолированных аттракторов. Показано существование эффекта «памяти системы», при котором длительные переходные процессы развиваются вдоль исчезнувшего семейства. Численные эксперименты демонстрируют селекцию устойчивых состояний и формирование сложных переходных режимов, зависящих от начальных условий.

В третьей главе продемонстрирована роль косимметрии в формировании мультистабильности в тритрофических моделях, исследованы бифуркационные сценарии возникновения периодических режимов.

Глава основана на работах [107, 108, 109].

Заключение

В диссертационной работе проведено комплексное аналитическое и численное исследование динамики тритрофических систем типа «жертва–хищник–суперхищник» с позиций теории косимметрии. Основное внимание уделено мультистабильности, формированию непрерывных семейств стационарных и периодических решений, а также сценариям разрушения этих семейств при нарушении условий косимметрии, а также при учёте временных запаздываний и пространственной неоднородности среды.

В работе разработан комплекс программных средств для численного исследования моделей с диффузией, таксисом и запаздываниями. Численные эксперименты подтверждают аналитические результаты и демонстрируют богатство динамических режимов, включая сосуществование нескольких устойчивых состояний, переходные колебательные процессы и зависимость конечного режима от начальных условий.

Основные результаты работы 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

Я хочу выразить благодарность моему научному руководителю, д.ф.-м.н. В. Г. Цибулину, за его поддержку на всех этапах моей аспирантской подготовки. Хочу подчеркнуть, как я ценю его замечания, комментарии и конструктивную критику, которые освещали мой путь и вдохновляли меня на развитие.

Особую благодарность я хочу выразить моим родителям, которые никогда не сдавались в своей поддержке меня и всегда воодушевляли меня. Я ощущал их поддержку на всех жизненных этапах. Высшей целью моего продолжения обучения в аспирантуре было желание оправдать их надежды и сделать их счастливыми.

Я выражаю признательность всем сотрудникам отдела аспирантуры и научному сообществу Института математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича, которые с пониманием и оперативно реагировали на мои проблемы, а также благодарю преподавателей и коллег в Южном федеральном университете. Они помогли мне расширить мои знания в области математики и оказали мне личную поддержку.

Литература

- [1] *Арнольд, В. И.* Обыкновенные дифференциальные уравнения. / В. И. Арнольд. – *Litres*. – 2017. – 344 с.
- [2] *Базыкин, А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций, 2003.
- [3] *Братусь, А. С.* Динамические системы и модели в биологии. / А. С. Братусь, А. С. Новожилов, А. П. Платонов. – М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010. – 400 с.
- [4] *Будянский, А. В.* Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур / А. В. Будянский, В. Г. Цибулин // *Биофизика*, 2015 – Т. 60, № 4 – С. 758 – 768.
- [5] *Будянский А. В.* Моделирование многофакторного таксиса в системе «хищник-жертва» / А. В. Будянский, В. Г. Цибулин // *Биофизика*, 2019, Т. 64, № 2, С. 343 – 349.
- [6] *Вольтерра, В.* Математическая теория борьбы за существование, 1976.
- [7] *Говорухин, В. Н.* Медленный таксис в модели хищник-жертва / В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис, Ю. В. Тютюнов // Доклады академии наук – Т. 372 – Федеральное государственное унитарное предприятие Академический научно, 2000 – С. 730 – 732.
- [8] *Говорухин, В. Н.* Мультистабильность и эффекты памяти в динамической системе с косимметричным потенциалом. / В. Н. Говорухин, В. Г. Цибулин, М. Ю. Тяглов. // *Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика*, 2020, Т. 28, № 3. – С. 259 – 273.
- [9] *Гиричева, Е. Е.* Сосуществование популяций в модели трофической цепи с учетом всеядности хищника и внутривидовой конкуренции жертв / Е. Е. Гиричева // *Математическая биология и биоинформатика*, 2021 – Т. 16, № 2 – С. 394 – 410.
- [10] *Гиричева, Е. Е.* Влияние направленных перемещений хищника на формирование пространственных структур в модели трехвидового сообщества с

- учетом всеядности хищника / Е. Е. Гиричева // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2023 – Т. 15, № 6 – С. 1617 – 1634.
- [11] *Епифанов, А. В.* Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций / А. В. Епифанов, В. Г. Цибулин // *Биофизика*, 2016 – Т. 61, № 4 – С. 823 – 832.
- [12] *Епифанов, А. В.* О динамике косимметричных систем хищников и жертв. / А. В. Епифанов, В. Г. Цибулин // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2017 – Т. 9, № 5 – С. 799 – 813.
- [13] *Колмогоров, А. Н.* Качественное изучение математических моделей динамики популяций. / А. Н. Колмогоров // *Проблемы кибернетики*, 1972 – Т. 25, № 2 – С. 101 – 106.
- [14] *Нгуен, Б. Х.* Мультистабильность для системы трех конкурирующих видов / Б. Х. Нгуен, Д. Т. Ха, В. Г. Цибулин // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2022 – Т. 14, № 6 – С. 1325 – 1342.
- [15] *Нгуен, Б. Х.* Математическая модель трех конкурирующих популяций и мультистабильность периодических режимов / Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2023 – Т. 31, № 3 – С. 316 – 333.
- [16] *Нгуен, Б. Х.* Схема повышенного порядка точности для моделирования динамики хищника и жертвы на неоднородном ареале / Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2024 – Т. 32, № 3 – С. 294 – 304.
- [17] *Нгуен, Б. Х.* Пространственно-временные сценарии мультистабильности для системы трех конкурирующих видов / Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2025 – Т. 33, № 6 – С. 843 – 859.
- [18] *Неверова, Г. П.* Сложные режимы динамики в простой модели сообщества «хищник - жертва»: бистабильность и мультистабильность / Г. П. Неверова, О. Л. Жданова // *Математическая биология и биоинформатика*, 2023 – Т. 18, № 2 – С. 308 – 322.

- [19] *Понтрягин, Л. С.* Обыкновенные дифференциальные уравнения / Л. С. Понтрягин. – Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001.
- [20] *Плюснина, Т. Ю.* Математические модели в биологии / Т. Ю. Плюснина, П. В. Фурсова, Л. Д. Тёрлова, Г. Ю. Ризниченко. – М.–Ижевск.: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2014, 136 с.
- [21] *Ризниченко, Г. Ю.* Биофизическая динамика продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. – Москва-Ижевск : Регулярная и хаотическая динамика/Ижевский институт компьютерных исследований, 2004. – 464 с.
- [22] *Ризниченко, Г. Ю.* Математические модели в биологии и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. – М.: Юрайт, 2025. – 409 с.
- [23] *Самарский, А. А.* Устойчивость разностных схем. / А. А. Самарский, А. В. Гулин. – М.: Наука, 2009 (3-е изд.). – 416 с.
- [24] *Самарский, А. А.* Теория разностных схем. / А. А. Самарский. – М.: Наука, 1989. – 616 с.
- [25] *Свирежев, Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии / Ю. М. Свирежев. – М.: Наука, 1987.
- [26] *Тютюнов, Ю. В.* Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями. / Ю. В. Тютюнов, А. Д. Загребнева, Ф. А. Сурков, А. И. Азовский. // *Биофизика*, 2009. – Т. 54, № 3. – С. 508 – 514.
- [27] *Тютюнов, Ю. В.* Механистическая модель эффекта Олли и интерференции в популяции хищников. / Ю. В. Тютюнов, Л. И. Титова, С. В. Бердников. // *Биофизика*, 2013. – Т. 58, № 2. – С. 349 – 356.
- [28] *Тютюнов, Ю. В.* От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций / Ю. В. Тютюнов, Л. И. Титова // *Журнал общей биологии*, 2018 – Т. 79, № 6 – С. 428 – 448.

- [29] Фрисман, Е. Я. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций / Е. Я. Фрисман, М. П. Кулаков, О. Л. Ревуцкая, О. Л. Жданова, Г. П. Неверова // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2019 – Т. 11, № 1 – С. 119 – 151.
- [30] Ха, Д. Т. Мультистабильные сценарии для дифференциальных уравнений, описывающих динамику системы хищников и жертв / Д. Т. Ха, В. Г. Цибулин // *Компьютерные исследования и моделирование*, 2020 – Т. 12, № 6 – С. 1451 – 1466.
- [31] Цибулин, В. Г. Нелинейная динамика системы хищник–жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов / В. Г. Цибулин, Д. Т. Ха, П. А. Зеленчук // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2021 – Т. 29, № 5 – С. 751 – 764.
- [32] Юдович, В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции / В. И. Юдович // *Математические заметки*, 1991 – Т. 49, № 5 – С. 142 – 148.
- [33] Юдович, В. И. О бифуркации рождения цикла из семейства равновесий динамической системы и ее затягивании / В. И. Юдович. // *Прикл. математика и механика*. 1998 – Т. 62, № 1. – С. 22 – 34.
- [34] Юдович, В. И. О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию / В. И. Юдович // *Доклады Академии наук*, 2004. – Т. 398, № 1 – С. 57 – 61.
- [35] Agarwal, R., P. Nonoscillation Theory of Functional Differential Equations with Applications. / R., P. Agarwal, L. Berezansky, E. Braverman, A. Domoshnitsky. // *Springer*. – New York, 2012.
- [36] Bashkirtseva, I. Multistability and stochastic dynamics of Rulkov neurons coupled via a chemical synapse. / I. Bashkirtseva, A. N. Pisarchik, L. Ryashko. // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. – 2023. – Vol. 125. – Art. 107383.
- [37] Bazykin, A., D. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations. / A., D. Bazykin. // *World Scientific*. – Singapore, 1998.

- [38] *Beddington, J. R.* Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. / J. R. Beddington. // *Journal of Animal Ecology*. – 1975. – Vol. 44, no. 1. – P. 331 – 340.
- [39] *Beisner, B. E.* Alternative stable states in ecology. / B. E. Beisner, D. T. Haydon, K. Cuddington. // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – Vol. 1, no. 7. – P. 376 – 382.
- [40] *Ble, G.* Bifurcation Analysis of a Kolmogorov Type Tritrophic Model. / G. Ble, V. Castellanos, M. A. Dela-Rosa. // *Acta Applicandae Mathematicae*. – 2022. – Vol. 181, no. 2. – Art. 9.
- [41] *Castillo-Santos, F. E.* Existence of a Limit Cycle in an Intraguild FoodWeb Model with Holling Type II and Logistic Growth for the Common Prey. / F. E. Castillo-Santos, M. A. Dela Rosa, I. L. Hernández. // *Applied Mathematics*. – 2017. – Vol. 8, no. 4. – P. 358 – 376.
- [42] *Ble, G.* Stable limit cycles in an intraguild predation model with general functional responses. / G. Ble, V. Castellanos, I. L. Hernandez. // *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. – 2022. – Vol. 45, no. 4. – P. 2219 – 2233.
- [43] *Chowdhury, P. R.* Coexistence of chaotic and non-chaotic attractors in a three-species slow–fast system. / P. R. Chowdhury, S. Petrovskii, M. Banerjee. // *Chaos, Solitons & Fractals*. – 2023. – Vol. 167. – Art. 113015.
- [44] *Chu, J.* Global Dynamics of a Three-Species Lotka–Volterra Food Chain Model with Intraguild Predation and Taxis Mechanisms. / J. Chu, H. Y. Jin. // *Journal of Nonlinear Science*. – 2025. – Vol. 25, no. 3. – P. 1 – 47.
- [45] *DeAngelis, D. L.* A model for trophic interaction. / D. L. DeAngelis, R. A. Goldstein, R. Neill. // *Ecology*. – 1975. – Vol. 56, no. 4. – P. 881 – 892.
- [46] *Elton, C.* The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. / C. Elton, M. Nicholson. // *Journal of Animal Ecology*. – 1942. – Vol. 111, no. 2. – P. 215 – 244.
- [47] *Engelborghs, K.* Numerical bifurcation analysis of delay differential equations using DDE-BIFTOOL. / K. Engelborghs, T. Luzyanina, D. Roose. // *ACM Transactions on Mathematical Software*. – 2002. – Vol. 28, no. 1. – P. 1 – 21.

- [48] *Frank, A.* Population dynamic regulators in an empirical predator-prey system. / A. Frank, S. Subbey, M. Kobras, H. Gjøsæter. // *Journal of Theoretical Biology.* – 2021. – Vol. 527. – Art. 110814.
- [49] *Freedman, H. I.* Persistence in models of three interacting predator-prey populations. / H. I. Freedman, P. Waltman. // *Mathematical Biosciences.* – 1984. – Vol. 68, no. 2. – P. 213 – 231.
- [50] *Frischmuth, K.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability. / K. Frischmuth, A. V. Budyansky, V. G. Tsybulin. // *Applied Mathematics and Computation.* – 2021. – Vol. 410. – Art. 126456.
- [51] *Fuest, M.* Global solutions near homogeneous steady states in a multidimensional population model with both predator- and prey-taxis. / M. Fuest. // *SIAM Journal on Mathematical Analysis.* – 2020. – Vol. 52, no. 5. – P. 5865 – 5891.
- [52] *Giricheva, E.* Taxis-Driven Pattern Formation in Tri-Trophic Food Chain Model with Omnivory. / E. Giricheva. // *Mathematics.* – 2024. – Vol. 12, no. 2. – Art. 290.
- [53] *Govorukhin, V. N.* Dynamics of mechanical system with curve of equilibria: cosymmetry and multistability. / V. N. Govorukhin, V. G. Tsybulin. // *International Journal of Bifurcation and Chaos.* – 2022. – Vol. 32, no. 13. – Art. 2230037.
- [54] *Guo, X.* Dynamics and pattern formations in diffusive predator-prey models with two prey-taxis. / X. Guo, J. Wang. // *Mathematical Methods in the Applied Sciences.* – 2019. – Vol. 42, no. 12. – P. 4197 – 4212.
- [55] *Han, R.* Spatiotemporal dynamics and spatial pattern in a diffusive intraguild predation model with delay effect. / R. Han, B. Dai. // *Applied Mathematics and Computation.* – 2017. – Vol. 312. – P. 177 – 201.
- [56] *Han, R.* Delay-induced spatiotemporal patterns in a diffusive intraguild predation model with Beddington-DeAngelis functional response. / R. Han, B. Dai, L. Wang. // *Mathematical Biosciences and Engineering.* – 2018. – Vol. 15, no. 2. – P. 595 – 627.

- [57] *Han, R.* Stationary and oscillatory patterns of a food chain model with diffusion and predator-taxis. / R. Han, G. Röst. // *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. – 2023. – Vol. 46, no. 9. – P. 9652 – 9675.
- [58] *Holling, C.S.* Some characteristics of simple types of predation and parasitism. / C.,S. Holling. // *The Canadian Entomologist*. – 1959. – Vol. 91, no. 7. – P. 385 – 398.
- [59] *Holt, R. D.* A theoretical framework for intraguild predation. / R. D. Holt, G. A. Polis. // *The American Naturalist*. – 1997. – Vol. 149, no. 4. – P. 745 – 764.
- [60] *Hsu, S. B.* Analysis of three species Lotka–Volterra food web models with omnivory. / S. B. Hsu, S. Ruan, T. H. Yang. // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. – 2015. – Vol. 426, no. 2. – P. 659 – 687.
- [61] *Huang, C.* Dynamical behaviors of a food-chain model with stage structure and time delays. / C. Huang, Y. Qiao, L. Huang, R. Agarwal. // *Advances in Difference Equations*. – 2018. – Vol. 2018, no. 1. – Art. 186.
- [62] *Jana, A.* Fostering roles of super predator in a three-species food chain. / A. Jana, S. K. Roy. // *International Journal of Dynamics and Control*. – 2023. – Vol. 11, no. 1. – P. 78 – 93.
- [63] *Ji, J.* Competitive exclusion and coexistence in an intraguild predation model with Beddington–DeAngelis functional response. / J. Ji, L. Wang. // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. – 2022. – Vol. 107. – Art. 106192.
- [64] *Kang, Y.* Dynamics of an intraguild predation model with generalist or specialist predator. / Y. Kang, L. Wedekin. // *Journal of Mathematical Biology*. – 2013. – Vol. 67, no. 5. – P. 1127 – 1259.
- [65] *Kolmanovskii, V. B.* Introduction to the Theory and Applications of Functional Differential Equations. / V. B. Kolmanovskii, A. D. Myshkis. // *Kluwer Academic Publishers*. – Dordrecht, 1999.
- [66] *Krikorian, N.* The Volterra model for three species predator-prey systems: boundedness and stability. / N. Krikorian. // *Journal of Mathematical Biology*. – 1979. – Vol. 7, no. 2. – P. 117 – 132.

- [67] *Krishnadas, M.* Chaos in a cyclic three-species predator–prey system with a partial consumption of superpredator. / M. Krishnadas, P. P. Saratchandran, K. P. Harikrishnan. // *Pramana - Journal of Physics*. – 2020. – Vol. 94, no. 1. – Art. 75.
- [68] *Kurakin, L. G.* Bifurcations accompanying monotonic instability of an equilibrium of a cosymmetric dynamical system / L. G. Kurakin, V. I. Yudovich. // *Chaos*, – 2000. – Vol. 10, no. 2. – P. 311 – 330.
- [69] *Loginov, K. K.* Asymptotic Behavior of Solutions to a Delay Integro-Differential Equation Arising in Models of Living Systems. / K. K. Loginov, N. V. Pertsev. // *Siberian Advances in Mathematics*. – 2021. – Vol. 31, no. 2. – P. 131 – 146.
- [70] *Liu, M.* Dynamics of a stochastic one-prey two-predator model with Lévy jumps. / M. Liu, P. Bai. // *Applied Mathematics and Computation*. – 2016. – Vol. 284. – P. 308 – 321.
- [71] *Liu, M.* Stability in distribution of a three-species stochastic cascade predator-prey system with time delays. / M. Liu, M. Fan. // *IMA Journal of Applied Mathematics*. – 2017. – Vol. 82, no. 2. – P. 396 – 423.
- [72] *Li, Z.* Global dynamics of delayed intraguild predation model with intraspecific competition. / Z. Li, B. Dai. // *International Journal of Biomathematics*. – 2018. – Vol. 11, no. 8. – Art. 1850116.
- [73] *Lin, J. J.* Travelling wave solutions for a diffusive three species intraguild predation model. / J. J. Lin, T. H. Yang. // *International Journal of Biomathematics*. – 2018. – Vol. 11, no. 6. – Art. 1850022.
- [74] *Lotka, A. J.* Elements of Physical Biology. / A., J. Lotka. // *Williams and Wilkins*. – Baltimore, 1925. – 495 p.
- [75] *Malygina, V. V.* On the local stability of a population dynamics model with delay. / V. V. Malygina, M. V. Mulyukov, N. V. Pertsev. // *Siberian Electronic Mathematical Reports*. – 2014. – Vol. 11. – P. 951 – 957.
- [76] *Martone, R. G.* Characterizing tourism benefits associated with top-predator conservation in coastal British Columbia. / R. G. Martone, R. Naidoo,

- T. Coyle, B. Stelzer, K. M. A. Chan. // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2020. – Vol. 30, no. 6. – P. 1208 – 1219.
- [77] Mbava, W. Prey, predator and super-predator model with disease in the super-predator. / W. Mbava, J. Mugisha, J. Gonsalves. // *Journal of Applied Mathematics and Computing*. – 2017. – Vol. 297. – P. 92 – 114.
- [78] McCauley, D. J. On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities. / D. J. McCauley, G. Gellner, N. D. Martinez, R. J. Williams, S. A. Sandin, F. Micheli, P. J. Mumby, K. S. McCann. // *Ecology Letters*. – 2018. – Vol. 21, no. 3. – P. 439 – 454.
- [79] Mortaja, S. G. Is the intermediate predator a key regulator of a tri-trophic food chain model?: an illustration through a new functional response. / S. G. Mortaja, P. Panja, A. Paul, S. Bhattacharya, S. K. Mondal. // *Chaos, Solitons & Fractals*. – 2020. – Vol. 132. – Art. 109613.
- [80] Murray, J. D. *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*. / J. D. Murray. // *Springer-Verlag*. – New York, 2003. – 736 p.
- [81] Namba, T. Omnivory and stability of food webs. / T. Namba, K. Tanabe, N. Maeda. // *Ecological Complexity*. – 2008. – Vol. 5, no. 2. – P. 73 – 85.
- [82] Namba, T. Stabilizing effect of intra-specific competition on prey-predator dynamics with intraguild predation. / T. Namba, Y. Takeuchi, M. Banerjee. // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. – 2018. – Vol. 13, no. 3. – Art. 14.
- [83] Okubo, A. *Diffusion and Ecological Problems*. / A. Okubo, S. A. Levin. // *Springer*. – Berlin, 2002.
- [84] Petraitis, P. S. *Multiple stable states in natural ecosystems*. / P. S. Petraitis. // *Oxford University Press*. – Oxford, 2013.
- [85] Pisarchik, A. N. Control of multistability. / A. N. Pisarchik, U. Feudel. // *Physics Reports*. – 2014. – Vol. 540, no. 1. – P. 167 – 218.
- [86] Rihan, F. A. Stability and Hopf Bifurcation of Three-Species Prey-Predator System with Time Delays and Allee Effect. / F. A. Rihan, H. J. Alsakaji, C. Rajivganthi. // *Complexity*. – 2020. – Vol. 2020. – Art. 7306412.

- [87] *Rihan, F. A.* Stochastic delay differential equations of three-species prey-predator system with cooperation among prey species. / F. A. Rihan, H. J. Alsakaji. // *Discrete and Continuous Dynamical Systems - S.* – 2022. – Vol. 15, no. 2. – P. 245 – 263.
- [88] *Scheffer, M.* Catastrophic shifts in ecosystems. / M. Scheffer, S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, B. Walker. // *Nature.* – 2001. – Vol. 413, no. 6856. – P. 591 – 596.
- [89] *Schröder, A.* Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. / A. Schröder, L. Persson, A. M. De Roos. // *Oikos.* – 2005. – Vol. 110, no. 1. – P. 3 – 19.
- [90] *Sen, D.* Complex dynamics of a three species prey-predator model with intraguild predation. / D. Sen, S. Ghorai, M. Banerjee. // *Ecological Complexity.* – 2018. – Vol. 34. – P. 9 – 22.
- [91] *Shi, R.* Dynamics of three-species food chain model with two delays of fear. / R. Shi, Z. Hu. // *Chinese Journal of Physics.* – 2022. – Vol. 77. – P. 678 – 698.
- [92] *Skvortsova, M. A.* Asymptotic behavior of solutions in one predator-prey model with delay. / M. A. Skvortsova, T. Yskak. // *Siberian Mathematical Journal.* – 2021. – Vol. 62, no. 2. – P. 324 – 336.
- [93] *Thakur, N. K.* Modeling the plankton-fish dynamics with top predator interference and multiple gestation delays. / N. K. Thakur, A. Ojha, D. Jana, R. K. Upadhyay. // *Nonlinear Dynamics.* – 2020. – Vol. 100. – P. 4003 – 4029.
- [94] *Thakur, N. K.* Modeling the plankton-fish dynamics with top predator interference and multiple gestation delays. / N. K. Thakur, A. Ojha, D. Jana, R. K. Upadhyay. // *Nonlinear Dynamics.* – 2020. – Vol. 100. – P. 4003 – 4029.
- [95] *Ha, D. T.* How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?. / D. T. Ha, V. G. Vyacheslav, P. A. Zelenchuk. // *Ecological Complexity.* – 2022. – Vol. 52. – Art. 101026.
- [96] *Turchin, P.* Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. / P. Turchin. // *Princeton University Press.* – Princeton, 2013.

- [97] Wang, Z. Competing alliances in a four-species cyclic ecosystem. / Z. Wang, A. Bayliss, V. A. Han. // *Applied Mathematics and Computation*. – 2024. – Vol. 464. – Art. 128396.
- [98] Volpert, V. Reaction-diffusion waves in biology: new trends, recent developments. / V. Volpert, S. Petrovskii. // *Physics of Life Reviews*, – 2025. – Vol. 52. – P. 1 – 20.
- [99] Wang, X. Dynamics of an intraguild predation model with an adaptive IGpredator. / X. Wang, G. Zhang, J. Lai. // *Mathematical Biosciences*. – 2018. – Vol. 302. – P. 19 – 26.
- [100] Wang, J. F. Pattern formation in diffusive predator-prey systems with predator-taxis and prey-taxis. / J. F. Wang, S. N. Wu, J. P. Shi. // *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B*. – 2021. – Vol. 26, no. 3. – P. 1273 – 1289.
- [101] Wei, H. A mathematical model of intraguild predation with prey switching. / H. Wei. // *Mathematics and Computers in Simulation*. – 2019. – Vol. 165. – P. 107 – 118.
- [102] Ye, Q. X. Introduction to Reaction-Diffusion Equations. / Q. X. Ye, Z. Y. Li, M. X. Wang, Y. P. Wu. // *Science Press*. – Beijing, 2011. – 312 p.
- [103] Yudovich, V. I. Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it / V. I. Yudovich // *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 1995 – Vol. 5, no. 2 – P. 402 – 411.
- [104] Zeng, T. Stability in the mean of a stochastic three species food chain model with general L'evy jumps. / T. Zeng, Z. Teng, Z. Li, J. Hu. // *Chaos, Solitons & Fractals*. – 2018. – Vol. 106. – P. 258 – 265.
- [105] Zhang, D. A free boundary problem for the diffusive intraguild predation model with intraspecific competition. / D. Zhang, B. Dai. // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. – 2019. – Vol. 474, no. 1. – P. 381 – 412.

- [106] *Li, Z.* Global dynamics of delayed intraguild predation model with intraspecific competition. / *Z. Li, B. Dai.* // *International Journal of Biomathematics.* – 2018. – Vol. 11, no. 8. – Art. 1850116.

Публикации автора по теме диссертации

- [107] *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.
- [108] *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.
- [109] *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.
- [110] *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.
- [111] *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.

- [112] 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.
- [113] Алмасри А., Цибулин В. Г. Семейство равновесий для трофической системы «жертва-хищник-суперхищник», *В сборнике: Современные информационные технологии: тенденции и перспективы развития. Материалы XXXI научной конференции. ЮФУ. Ростов-на-Дону, 2024.* С. 40–43.
- [114] 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.
- [115] Алмасри А. Анализ мультистабильности трехвидовой модели Колмагорова со всеядностью суперхищника, *В сборнике: XIX Владикавказская молодежная математическая школа. Владикавказ, 2024,* С. 40.
- [116] 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.
- [117] 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.
- [118] Алмасри А., Цибулин В. Г. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ № 2025688058 от 10.10.2025. Российская Федерация. Программа IGP-dde для расчета популяционных взаимодействий с учетом пространственно-временной неоднородности и эффекта запаздывания. – патентообладатель Южный федеральный университет.

Приложение 1

Вычисление критического значения запаздывания. Характеристическое уравнение (1.19) записывается в виде:

$$\begin{aligned} \sigma^3 + a_2\sigma^2 + a_1\sigma + a_0 + e^{-\sigma\tau_1}(b_2\sigma^2 + b_1\sigma + b_0) + e^{-2\sigma\tau_1}(e_1\sigma + e_0) \\ + e^{-\sigma\tau_2}(c_2\sigma^2 + c_1\sigma + c_0) + e^{-\sigma(\tau_1+\tau_2)}(k_1\sigma + k_0) = 0, \end{aligned} \quad (3.67)$$

где

$$\begin{aligned} a_2 &= \eta_1 x_4 + \mu_2 + x_4, & a_1 &= x_4(\eta_1 \mu_2 + \eta_1 x_4 + \mu_2), & a_0 &= \eta_1 \mu_2 x_4^2, \\ b_2 &= x_4(\eta_2 - \eta_1), & b_1 &= x_4(\eta_1 y_4 + \eta_2 z_4 - \eta_1 \eta_2 x_4 - \eta_1 \mu_2 - \eta_1 x_4 - \eta_2 x_4), \\ b_0 &= \eta_1 x_4^2(\eta_2 z_4 + \eta_2 x_4 - \mu_2) + \eta_1 x_4 y_4(\mu_2 - d_1 z_4), & c_2 &= -d_2 y_4, \\ c_1 &= d_2 y_4(d_1 z_4 - \eta_1 x_4 - x_4), & c_0 &= d_2 x_4 y_4(d_1 z_4 - \eta_1 x_4), \\ e_1 &= \eta_1 \eta_2 x_4^2, & e_0 &= \eta_1 \eta_2 x_4^2(x_4 - y_4 - z_4), \\ k_1 &= d_2 \eta_1 x_4 y_4, & k_0 &= d_2 \eta_1 x_4 y_4(x_4 - y_4 + z_4). \end{aligned} \quad (3.68)$$

При $\tau_1 = \tau_2 = \tau$ система (1.16) сводится к виду:

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = J_0 \mathbf{u}(t) + (J_{\tau_1} + J_{\tau_2}) \mathbf{u}(t - \tau), \quad (3.69)$$

где матрицы J_0 и $J_{\tau_1} + J_{\tau_2}$ определены в (1.17) и (1.18).

Характеристическое уравнение принимает трансцендентную форму

$$\det(\sigma I - A - e^{-\sigma\tau} B) = 0, \quad A = J_0, \quad B = J_{\tau_1} + J_{\tau_2}. \quad (3.70)$$

Характеристическое уравнение для системы (3.69) записывается следующим образом:

$$\begin{aligned} \sigma^3 + \zeta_2\sigma^2 + \zeta_1\sigma + \zeta_0 + e^{-\sigma\tau}(\xi_2\sigma^2 + \xi_1\sigma + \xi_0) \\ + e^{-2\sigma\tau}(\nu_1\sigma + \nu_0) = 0, \end{aligned} \quad (3.71)$$

где

$$\begin{aligned} \zeta_2 &= a_2, & \zeta_1 &= a_1, & \zeta_0 &= a_0, & \nu_1 &= e_1 + k_1, & \nu_0 &= e_0 + k_0, \\ \xi_2 &= b_2 + c_2, & \xi_1 &= b_1 + c_1, & \xi_0 &= b_0 + c_0. \end{aligned} \quad (3.72)$$

Умножая (3.71) на $e^{\sigma\tau}$, получаем:

$$\begin{aligned} \Phi(\sigma, \tau) = e^{\sigma\tau}(\sigma^3 + \zeta_2\sigma^2 + \zeta_1\sigma + \zeta_0) + e^{-\sigma\tau}(\nu_1\sigma + \nu_0) \\ + \xi_2\sigma^2 + \xi_1\sigma + \xi_0 = 0. \end{aligned} \quad (3.73)$$

Для нахождения критического значения τ , при котором возникает неустойчивость, предположим, что $\sigma = iw$ ($w > 0$) является корнем уравнения (3.73). Тогда, разделяя действительную и мнимую части, получаем:

$$\begin{aligned}\xi_2 w^2 - \xi_0 &= (\zeta_0 + \nu_0 - \zeta_2 w^2) \cos(w\tau) + (\nu_1 w - \zeta_1 w + w^3) \sin(w\tau), \\ -\xi_1 w &= (\zeta_1 w + \nu_1 w - w^3) \cos(w\tau) + (\zeta_0 - \nu_0 - \zeta_2 w^2) \sin(w\tau),\end{aligned}\quad (3.74)$$

что приводит к выражениям:

$$\cos(w\tau) = \frac{r_4 w^4 + r_5 w^2 + r_6}{w^6 + r_1 w^4 + r_2 w^2 + r_3}, \quad \sin(w\tau) = \frac{r_7 w^5 + r_8 w^3 + r_9 w}{w^6 + r_1 w^4 + r_2 w^2 + r_3} \quad (3.75)$$

где

$$\begin{aligned}r_1 &= \zeta_2^2 - 2\zeta_1, & r_2 &= \zeta_1^2 - 2\zeta_0\zeta_2 - \nu_1^2, & r_3 &= \zeta_0^2 - \nu_0^2, & r_4 &= \xi_1 - \zeta_2\xi_2, \\ r_5 &= \zeta_0\xi_2 - \xi_2\nu_0 + \zeta_2\xi_0 + \xi_1\nu_1 - \zeta_1\xi_1, & r_6 &= \xi_0\nu_0 - \zeta_0\xi_0, & r_7 &= \xi_2, \\ r_8 &= \zeta_2\xi_1 - \zeta_1\xi_2 - \xi_2\nu_1 - \xi_0, & r_9 &= \zeta_1\xi_0 + \xi_0\nu_1 - \zeta_0\xi_1 - \xi_1\nu_0.\end{aligned}\quad (3.76)$$

Возводя в квадрат и складывая уравнения из (3.75), получаем:

$$w^{12} + \rho_5 w^{10} + \rho_4 w^8 + \rho_3 w^6 + \rho_2 w^4 + \rho_1 w^2 + \rho_0 = 0, \quad (3.77)$$

где

$$\begin{aligned}\rho_5 &= 2r_1 - r_7^2, & \rho_4 &= r_1^2 + 2r_2 - r_4^2 - 2r_7r_8, \\ \rho_3 &= 2r_3 + 2r_1r_2 - 2r_4r_5 - r_8^2 - 2r_7r_9, \\ \rho_2 &= r_2^2 + 2r_1r_3 - r_5^2 - 2r_4r_6 - 2r_8r_9, \\ \rho_1 &= 2r_2r_3 - 2r_5r_6 - r_9^2, & \rho_0 &= r_3^2 - r_6^2.\end{aligned}\quad (3.78)$$

Полагая $v = w^2$, преобразуем (3.77) к виду:

$$v^6 + \rho_5 v^5 + \rho_4 v^4 + \rho_3 v^3 + \rho_2 v^2 + \rho_1 v + \rho_0 = 0. \quad (3.79)$$

Для положительного корня $w_0 = \sqrt{v_0} > 0$ уравнения (3.79) критические значения запаздывания τ_n , при которых возникает бифуркация Хопфа, определяются формулой:

$$\tau_n = \frac{1}{w_0} \arccos \left(\frac{r_4 w_0^4 + r_5 w_0^2 + r_6}{w_0^6 + r_1 w_0^4 + r_2 w_0^2 + r_3} \right) + \frac{2\pi n}{w_0}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (3.80)$$

Для проверки условия трансверсальности, обеспечивающего возникновение бифуркации Хопфа при $\tau = \tau_n$, необходимо показать, что $\operatorname{Re} \left(\frac{d\sigma}{d\tau} \right)^{-1} \neq 0$ при $w = w_0$, $\tau = \tau_n$.

Дифференцируя неявно уравнение (3.73), получаем:

$$\frac{d\sigma}{d\tau} = - [\partial\Phi/\partial\tau] [\partial\Phi/\partial\sigma]^{-1}.$$

Подставляя $\sigma = iw_0$, находим:

$$\left. \frac{\partial\Phi}{\partial\sigma} \right|_{\sigma=iw_0, \tau=\tau_n} = D_R + iD_I, \quad \left. \frac{\partial\Phi}{\partial\tau} \right|_{\sigma=iw_0, \tau=\tau_n} = \hat{D}_R + i\hat{D}_I,$$

где

$$\begin{aligned} D_R &= (\zeta_1 + \nu_1 - 3w_0^2) \cos(w_0\tau_n) - 2\zeta_2 w_0 \sin(w_0\tau_n) + \xi_1, \\ D_I &= (\zeta_1 - \nu_1 - 3w_0^2) \sin(w_0\tau_n) + 2\zeta_2 w_0 \cos(w_0\tau_n) + 2\xi_2 w_0, \\ \hat{D}_R &= ((\zeta_1 - \nu_1)w_0^2 - w_0^4) \cos(w_0\tau_n) + ((\nu_0 + \zeta_0)w_0 - \zeta_2 w_0^3) \sin(w_0\tau_n), \\ \hat{D}_I &= ((\nu_0 - \zeta_0)w_0 + \zeta_2 w_0^3) \cos(w_0\tau_n) + ((\zeta_1 + \nu_1)w_0^2 - w_0^4) \sin(w_0\tau_n). \end{aligned}$$

Тогда действительная часть обратной производной равна:

$$\operatorname{Re} \left(\frac{d\sigma}{d\tau} \right)^{-1} = \frac{D_R \hat{D}_R + D_I \hat{D}_I}{\hat{D}_R^2 + \hat{D}_I^2}.$$

Поскольку $\hat{D}_R^2 + \hat{D}_I^2 > 0$, знак $\operatorname{Re} \left(\frac{d\sigma}{d\tau} \right)$ определяется числителем $D_R \hat{D}_R + D_I \hat{D}_I$, который отличен от нуля. Таким образом, условие трансверсальности выполняется, что подтверждает возникновение бифуркации Хопфа при $\tau = \tau_n$.

Аналогичны подход может быть непосредственно применён для определения критических времен запаздывания при $\tau_1 = 0$ и $\tau_2 = 0$.

Приложение 2

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации программы для ЭВМ

№ 2025688058

Программа IGP-dde для расчета популяционных взаимодействий с учетом пространственно-временной неоднородности и эффекта запаздывания

Правообладатель: *федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Южный федеральный университет» (RU)*

Авторы: *Алмасри Ахмад (SY), Цибулин Вячеслав Георгиевич (RU)*

Заявка № 2025687215

Дата поступления 10 октября 2025 г.

Дата государственной регистрации

в Реестре программ для ЭВМ 16 октября 2025 г.



Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Ю.С. Зубов