

УДК: 519.8

## Мультистабильные сценарии для дифференциальных уравнений, описывающих динамику системы хищников и жертв

Т. Д. Ха<sup>1,a</sup>, В. Г. Цибулин<sup>2,b</sup>

<sup>1</sup>Вьетнамско-Венгерский индустриальный университет,  
Вьетнам, Ханой, TL87A, P. Xuân Khanh, Sơn Tây

<sup>2</sup>Южный федеральный университет,  
Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, д. 105/42

E-mail: <sup>a</sup> toanhd.viu@gmail.com, <sup>b</sup> vgcibulin@sfedu.ru

*Получено 01.07.2020, после доработки — 12.09.2020.*

*Принято к публикации 18.09.2020.*

Для системы автономных дифференциальных уравнений изучаются динамические сценарии, приводящие к мультистабильности в виде континуальных семейств устойчивых решений. Используется подход на основе определения косимметрий задачи, вычисления стационарных решений и численно-аналитического исследования их устойчивости. Анализ проводится для уравнений типа Лотки – Вольтерры, описывающих взаимодействие двух хищников, питающихся двумя родственными видами жертв. Для системы обыкновенных дифференциальных уравнений 4-го порядка с 11 вещественными параметрами проведено численно-аналитическое исследование возможных сценариев взаимодействия. Аналитически найдены соотношения между управляющими параметрами, при которых реализуется линейная по переменным задачи косимметрия и возникают семейства стационарных решений (равновесий). Установлен случай мультикосимметрии и представлены явные формулы для двухпараметрического семейства равновесий. Анализ устойчивости этих решений позволил обнаружить разделение семейства на области устойчивых и неустойчивых равновесий. В вычислительном эксперименте определены ответившие от неустойчивых стационарных решений предельные циклы и вычислены их мультипликаторы, отвечающие мультистабильности. Представлены примеры сосуществования семейств устойчивых стационарных и нестационарных решений. Проведен анализ для функций роста логистического и «гиперболического» типов. В зависимости от параметров могут получаться сценарии, когда в фазовом пространстве реализуются только стационарные решения (сосуществование жертв без хищников и смешанные комбинации), а также семейства предельных циклов. Рассмотренные в работе сценарии мультистабильности позволяют анализировать ситуации, возникающие при наличии нескольких родственных видов на ареале. Эти результаты являются основой для последующего анализа при отклонении параметров от косимметричных соотношений.

Ключевые слова: мультистабильность, мультикосимметрия, семейство равновесий, предельные циклы

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (18-01-00453). Авторы признательны рецензенту за стимулирующие замечания.

UDC: 519.8

## Multi-stable scenarios for differential equations describing the dynamics of a predators and preys system

D. T. Ha<sup>1,a</sup>, V. G. Tsybulin<sup>2,b</sup>

<sup>1</sup>Vietnam-Hungary Industrial University,  
TL87A, P. Xuân Khanh, Sơn Tây, Hà Nội, Vietnam

<sup>2</sup>Southern Federal University,  
105/42 Bolshaya Sadovaya st., Rostov-on-Don, 344006, Russia

E-mail: <sup>a</sup> toanh.d.viu@gmail.com, <sup>b</sup> vgcibulin@sfedu.ru

*Received 01.07.2020, after completion — 12.09.2020.*

*Accepted for publication 18.09.2020.*

Dynamic scenarios leading to multistability in the form of continuous families of stable solutions are studied for a system of autonomous differential equations. The approach is based on determining the cosymmetries of the problem, calculating stationary solutions, and numerically-analytically studying their stability. The analysis is carried out for equations of the Lotka–Volterra type, describing the interaction of two predators feeding on two related prey species. For a system of ordinary differential equations of the 4th order with 11 real parameters, a numerical-analytical study of possible interaction scenarios was carried out. Relationships are found analytically between the control parameters under which the cosymmetry linear in the variables of the problem is realized and families of stationary solutions (equilibria) arise. The case of multicosymmetry is established and explicit formulas for a two-parameter family of equilibria are presented. The analysis of the stability of these solutions made it possible to reveal the division of the family into regions of stable and unstable equilibria. In a computational experiment, the limit cycles branching off from unstable stationary solutions are determined and their multipliers corresponding to multistability are calculated. Examples of the coexistence of families of stable stationary and non-stationary solutions are presented. The analysis is carried out for the growth functions of logistic and “hyperbolic” types. Depending on the parameters, scenarios can be obtained when only stationary solutions (coexistence of prey without predators and mixed combinations), as well as families of limit cycles, are realized in the phase space. The multistability scenarios considered in the work allow one to analyze the situations that arise in the presence of several related species in the range. These results are the basis for subsequent analysis when the parameters deviate from cosymmetric relationships.

Keywords: multistability, multicosymmetry, family of equilibria, limit cycles

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2020, vol. 12, no. 6, pp. 1451–1466 (Russian).

This work was supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research (18-01-00453). The authors are grateful to the reviewer for stimulating comments.

## Введение

Под мультистабильностью понимается существование нескольких устойчивых решений нестационарной задачи, когда в зависимости от начальных данных реализуются те или иные решения. Подобные явления характерны для нелинейных систем и встречаются при математическом моделировании проблем физики, химии, биологии и т. д. [Feudel, 2008]. При этом возможны нетривиальные бифуркационные сценарии и специфические механизмы реализации решений (аттракторов), определяемые их расположением в фазовом пространстве и числом. В некоторых случаях появляются семейства решений со скрытыми параметрами, когда существует бесконечное множество аттракторов. Например, бесконечное число равновесий в динамической системе может быть вызвано существованием непрерывной группы симметрии или косимметрии [Юдович, 1991]. В случае симметрии характеристики устойчивости членов семейства одинаковы, а косимметрия [Yudovich, 1995] приводит к появлению непрерывного семейства с индивидуальным спектром. В частности, косимметричное семейство может содержать дуги устойчивых и неустойчивых равновесий.

Анализ ряда задач конвекции [Govorukhin, Yudovich, 1999; Абделхафиз, Цибулин, 2019] и популяционной динамики [Епифанов, Цибулин, 2016; Епифанов, Цибулин, 2017; Budyansky et al., 2019] показал, что косимметрия может получаться при некоторых дополнительных соотношениях на параметры задачи. При этом фактически выделяются некоторые подклассы систем, обладающих семействами стационарных состояний (распределений в случае пространственной неоднородности). Исследование этих подклассов далее позволяет рассмотреть исходную модель как возмущение косимметричного случая. Так, в [Епифанов, Цибулин, 2016] показано, что для задачи с двумя хищниками и одной жертвой возможно сосуществование однопараметрических семейств стационарных состояний и семейства предельных циклов, а при нарушении косимметричных соотношений реализуются различные сценарии, в том числе выдавливание одного из хищников. Для системы двух жертв и хищника в [Епифанов, Цибулин, 2017] установлена возможность присутствия в фазовом пространстве устойчивых решений из трех семейств: сосуществующих стационарных состояний для жертв без хищника, равновесий с хищником и предельных циклов.

В данной работе рассматривается случай мультикосимметрии [Куракин, Юдович, 2000] на примере системы двух хищников и двух жертв. Находятся условия, при которых реализуется двухпараметрическое семейство стационарных состояний и анализируется устойчивость решений из семейства. Для конкретных значений параметров проводится вычислительный эксперимент по вычислению устойчивых предельных циклов и их мультипликаторов. Насколько известно авторам, подобное исследование для допускающих мультистабильность систем не проводилось.

## Постановка задачи

Рассматриваются уравнения типа Лотки – Вольтерры, описывающие взаимодействие двух хищников и двух жертв:

$$\dot{u}_j = u_j [\mu_j f(u_1 + u_2) - l_{j3}v_1 - l_{j4}v_2] \equiv f_j, \quad j = 1, 2, \quad (1)$$

$$\dot{v}_j = v_j(-l_j + \mu_{j1}u_1 + \mu_{j2}u_2) \equiv f_{j+2}, \quad j = 1, 2. \quad (2)$$

Здесь функции  $u_1(t)$ ,  $u_2(t)$  характеризуют относительные численности популяций жертв, а  $v_1(t)$ ,  $v_2(t)$  — популяций хищников. Точка означает дифференцированные по времени  $t$ , рост популяций жертв регулируется функцией  $f(w) = (v_1 + v_2 w)(1 - w)$ , так что при  $v_1 = 1$ ,  $v_2 = 0$  получается логистический закон, а при  $v_1 = 0$ ,  $v_2 = 1$  — гиперболический [Свирижев, 1987].

Модель содержит 14 неотрицательных параметров:  $\mu_1, \mu_2$  — коэффициенты линейного внутреннего роста жертв,  $l_1, l_2$  — коэффициенты естественной убыли хищников, регулирующие прирост хищников и убыль жертв  $\mu_{ij}, l_{ik}$  ( $i, j = 1, 2, k = 3, 4$ ). Заменой времени  $\mu_1 t \rightarrow t$  и переменных  $v_j$  (хищника) можно привести систему к задаче с 11 параметрами, т. е. можно считать, что  $\mu_1 = l_{13} = l_{14} = 1$ .

Система (1)–(2) с правой частью  $F = (f_1, f_2, f_3, f_4)^T$  для любых значений параметров имеет следующие равновесия:

$$u_1 = u_2 = v_1 = v_2 = 0, \quad (3)$$

$$u_1 = \frac{l_1}{\mu_{11}}, \quad u_2 = 0, \quad v_1 = \frac{\mu_1}{l_{13}} f\left(\frac{l_1}{\mu_{11}}\right), \quad v_2 = 0, \quad l_1 < \mu_{11}, \quad (4)$$

$$u_1 = \frac{l_2}{\mu_{21}}, \quad u_2 = 0, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = \frac{\mu_1}{l_{13}} f\left(\frac{l_2}{\mu_{21}}\right), \quad l_2 < \mu_{21}, \quad (5)$$

$$u_1 = 0, \quad u_2 = \frac{l_2}{\mu_{22}}, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = \frac{\mu_2}{l_{24}} f\left(\frac{l_2}{\mu_{22}}\right), \quad l_2 < \mu_{22}, \quad (6)$$

$$u_1 = 0, \quad u_2 = \frac{l_1}{\mu_{12}}, \quad v_1 = \frac{\mu_2}{l_{24}} f\left(\frac{l_1}{\mu_{12}}\right), \quad v_2 = 0, \quad l_2 < \mu_{22}. \quad (7)$$

Их устойчивость анализируется при помощи метода линеаризации. Например, нулевое равновесие неустойчиво, а равновесие (4) устойчиво при

$$\frac{\mu_2}{\mu_1} < \frac{l_{23}}{l_{13}}, \quad \frac{\mu_{21}}{\mu_{11}} < \frac{l_2}{l_1}, \quad l_1 \in \left[\frac{\mu_{11}}{2}, \mu_{11}\right]. \quad (8)$$

Равновесие (6) устойчиво при

$$\frac{\mu_2}{\mu_1} < \frac{l_{24}}{l_{14}}, \quad \frac{\mu_{22}}{\mu_{12}} > \frac{l_2}{l_1}, \quad l_2 \in \left[\frac{\mu_{22}}{2}, \mu_{22}\right]. \quad (9)$$

Равновесия (4)–(7) при некоторых соотношениях на параметры могут принадлежать семействам стационарных состояний. Это означает появление сильной мультистабильности — сосуществование континуальных семейств устойчивых решений. При этом у каждого решения имеется бассейн — область начальных данных, из которых реализуется данное решение.

## Семейства равновесий

Для любых значений параметров система (1)–(2) имеет однопараметрическое семейство равновесий

$$u_1 + u_2 = 1, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = 0. \quad (10)$$

Его можно параметризовать следующим образом:

$$u_1 = 1 - \theta, \quad u_2 = \theta, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1. \quad (11)$$

Для равновесия с континуальным номером  $\theta$  характеристическое уравнение имеет четыре вещественных корня:

$$\begin{aligned} \sigma_1 &= 0, \quad \sigma_2 = (\mu_1 - \mu_2)\theta - \mu_1, \quad \sigma_3 = (-\mu_{21} + \mu_{22})\theta - l_2 + \mu_{21}, \\ \sigma_4 &= (-\mu_{11} + \mu_{12})\theta - l_1 + \mu_{11}. \end{aligned} \quad (12)$$

Нулевое значение  $\sigma_1$  отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Устойчивость в трансверсальном направлении будет, если  $\sigma_3 < 0$  и  $\sigma_4 < 0$ . Следовательно, равновесие с номером  $\theta$  из семейства (11) является устойчивым при выполнении условий

$$(-\mu_{21} + \mu_{22})\theta < l_2 - \mu_{21}, \quad (-\mu_{11} + \mu_{12})\theta < l_1 - \mu_{11}. \quad (13)$$

В частности, семейство может состоять из устойчивых и неустойчивых равновесий. При больших значениях коэффициентов смертности хищников  $l_j > \max(\mu_{j1}, \mu_{j2})$  ( $j = 1, 2$ ) семейство равновесий (11) полностью устойчиво. Если  $l_j < \min(\mu_{j1}, \mu_{j2})$  ( $j = 1, 2$ ), семейство будет состоять из неустойчивых равновесий.

## Косимметрия

Для системы автономных дифференциальных уравнений первого порядка, разрешенных относительно производных, косимметрия есть векторное поле, ортогональное вектору правой части системы [Юдович, 1991]. Присутствие нетривиальной косимметрии может служить естественной причиной существования у векторного поля непрерывных семейств равновесий. Отличие семейства равновесий в случае косимметричной динамической системы от орбиты действия группы симметрии состоит в том, что спектр устойчивости равновесий меняется вдоль семейства. Такое семейство может подразделяться на подмножества устойчивых и неустойчивых по линейному приближению равновесий. Под устойчивостью равновесия понимается его асимптотическая устойчивость в трансверсальном к семейству подпространстве. Если имеется  $k$  независимых косимметрий, то в условиях общего положения существует  $k$ -мерное подмногообразие равновесий [Куракин, Юдович, 2000].

При выполнении следующих условий на параметры:

$$\frac{\mu_2}{\mu_1} = \frac{l_{23}}{l_{13}} = \frac{l_{24}}{l_{14}} = \gamma_1 > 0 \quad (14)$$

система (1)–(2) имеет косимметрию

$$L_1 = (\gamma_1 u_2, -u_1, 0, 0)^T. \quad (15)$$

Это доказывается непосредственно вычислением скалярного произведения косимметрии  $L_1$  и правой части системы  $F$  при учете соотношений (14).

С учетом (14) уравнения (1)–(2) принимают вид

$$\dot{u}_1 = u_1 [\mu_1 f(u_1 + u_2) - l_{13}v_1 - l_{14}v_2], \quad (16)$$

$$\dot{u}_2 = \gamma_1 u_2 [\mu_1 f(u_1 + u_2) - l_{13}v_1 - l_{14}v_2], \quad (17)$$

$$\dot{v}_1 = v_1(-l_1 + \mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2), \quad (18)$$

$$\dot{v}_2 = v_2(-l_2 + \mu_{21}u_1 + \mu_{22}u_2). \quad (19)$$

Данная система имеет однопараметрическое семейство равновесий

$$u_1 = \frac{d_1}{d_0}, \quad u_2 = \frac{d_2}{d_0}, \quad v_1 = \frac{1}{l_{13}}(\mu_1 \hat{f} - \beta), \quad v_2 = \frac{\beta}{l_{14}}, \quad \beta \in [0, \mu_1 \hat{f}], \quad (20)$$

$$d_0 = \mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}, \quad d_1 = l_1\mu_{22} - l_2\mu_{12}, \quad d_2 = l_2\mu_{11} - l_1\mu_{21}, \quad \hat{f} = f\left(\frac{d_1}{d_0} + \frac{d_2}{d_0}\right).$$

Это семейство существует при дополнительных ограничениях на параметры, которые следуют из условий  $d_0 \neq 0$ ,  $d_2 d_0 \geq 0$ ,  $d_1 d_0 \geq 0$ . Трансверсальная устойчивость членов семейства (20) определяется по корням характеристического полинома

$$\sigma^2 (\sigma^2 - q_1 \sigma + r_1) = 0, \quad (21)$$

где

$$\begin{aligned} q_1 &= \mu_1(\gamma_1\mu_1u_2 + u_1)f'(u_1 + u_2), \\ r_1 &= \gamma_1(\mu_{12}l_{13}u_2v_1 + \mu_{22}l_{14}u_2v_2) + \mu_{11}l_{13}u_1v_1 + \mu_{21}l_{14}u_1v_2. \end{aligned}$$

Значение  $\sigma = 0$  соответствует нейтральной устойчивости в направлении семейства. Равновесие из (20) должно удовлетворять неравенству  $u_1 + u_2 < 1$  и устойчиво при  $f'(u_1 + u_2) < 0$ , т. е. необходимо выполнение следующих условий на параметры:

$$\frac{1}{2} < \frac{l_1\mu_{22} - l_2\mu_{12} + l_2\mu_{11} - l_1\mu_{21}}{\mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}} < 1. \quad (22)$$

При выполнении следующих соотношений между параметрами:

$$\frac{\mu_{21}}{\mu_{11}} = \frac{\mu_{22}}{\mu_{12}} = \frac{l_2}{l_1} = \gamma_2 > 0 \quad (23)$$

у системы (1)–(2) имеется косимметрия

$$L_2 = (0, 0, \gamma_2 v_2, -v_1)^T. \quad (24)$$

В этом случае существует однопараметрическое семейство равновесий

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{l_1 - \alpha}{\mu_{11}}, \quad u_2 = \frac{\alpha}{\mu_{12}}, \quad v_1 = \frac{g_1}{g_0} f_*, \quad v_2 = \frac{g_2}{g_0} f_*, \quad f_* = f\left(\frac{l_1 - \alpha}{\mu_{11}} + \frac{\alpha}{\mu_{12}}\right), \\ g_0 &= l_{13}l_{24} - l_{14}l_{23}, \quad g_1 = (l_{24}\mu_1 - l_{14}\mu_2), \quad g_2 = (l_{13}\mu_2 - l_{23}\mu_1), \quad \alpha \in [0, l_1]. \end{aligned} \quad (25)$$

Для этого параметры должны удовлетворять условиям  $g_0 \neq 0$ ,  $g_2g_0 \geq 0$ ,  $g_1g_0 \geq 0$ . Трансверсальная устойчивость членов семейства определяется корнями характеристического полинома

$$\sigma^3 - q_2\sigma^2 + r_2\sigma + s_2 = 0, \quad (26)$$

где

$$\begin{aligned} q_2 &= f'(u_1 + u_2)(\mu_1u_1 + \mu_2u_2), \\ r_2 &= \gamma_2v_2(l_{14}\mu_{11}u_1 + l_{24}\mu_{12}u_2) + v_1(l_{13}\mu_{11}u_1 + l_{23}\mu_{12}u_2), \\ s_2 &= (\mu_{12} - \mu_{11})f'(u_1 + u_2)u_1u_2(\gamma_2l_{14}\mu_2v_2 - \gamma_2l_{24}\mu_1v_2 + l_{13}\mu_2v_1 - l_{23}\mu_1v_1). \end{aligned}$$

В силу неотрицательности переменных и параметров  $r_2 \geq 0$ , а выражение для  $s_2$  можно записать в виде

$$s_2 = \frac{1}{f_*}(\mu_{12} - \mu_{11})f'(u_1 + u_2)(1 - \gamma_2)g_0u_1u_2v_1v_2. \quad (27)$$

Для устойчивости равновесия из семейства (25) необходим, чтобы

$$q_2 < 0, \quad s_2 > 0, \quad s_2 + q_2r_2 < 0.$$

### Мультикосимметрия

При совместном выполнении условий (14) и (23) векторное поле  $F$  ортогонально линейной комбинации  $L_1$  и  $L_2$

$$L \equiv (1 - \alpha)L_1 + \alpha L_2, \quad \alpha \in [0, 1]. \quad (28)$$

Это соответствует мультикосимметрии [Куракин, Юдович, 2000].

С учетом (14) и (23) уравнения (1)–(2) примут вид

$$\dot{u}_1 = u_1 [\mu_1 f(u_1 + u_2) - l_{13}v_1 - l_{14}v_2], \quad (29)$$

$$\dot{u}_2 = \gamma_1 u_2 [\mu_1 f(u_1 + u_2) - l_{13}v_1 - l_{14}v_2], \quad (30)$$

$$\dot{v}_1 = v_1(-l_1 + \mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2), \quad (31)$$

$$\dot{v}_2 = \gamma_2 v_2(-l_1 + \mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2). \quad (32)$$

Система (29)–(32) имеет двухпараметрическое семейство равновесий вида

$$\mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2 = l_1, \quad l_{13}v_1 + l_{14}v_2 = -\mu_1 f(u_1 + u_2), \quad (33)$$

которое можно параметризовать следующим образом:

$$u_1 = \frac{l_1 - \alpha}{\mu_{11}}, \quad u_2 = \frac{\alpha}{\mu_{12}}, \quad v_1 = \frac{1}{l_{13}}(\mu_1 f_* - \beta), \quad v_2 = \frac{\beta}{l_{14}}, \quad (\alpha, \beta) \in [0, l_1] \times [0, \mu_1 f_*]. \quad (34)$$

Характеристическое уравнение для равновесия с континуальным номером  $(\alpha, \beta)$  имеет вид

$$\begin{aligned} \sigma^2 (\sigma^2 - q_3 \sigma + r_3) &= 0, \quad q_3 = \gamma_1 (\mu_1 u_2 + u_1) f'(u_1 + u_2), \\ r_3 &= \gamma_1 u_2 (\gamma_2 l_{14} v_2 + \mu_{12} l_{13} v_1) + u_1 (\gamma_2 l_{14} v_2 + \mu_{11} l_{13} v_1). \end{aligned} \quad (35)$$

Это равновесие устойчиво при

$$0 < (\mu_{12} - \mu_{11})\alpha + \mu_{12}(\mu_{11} - l_1) < \frac{1}{2}\mu_{11}\mu_{12}. \quad (36)$$

Неравенства (36) не зависят от  $\beta$ , поэтому устойчивость равновесий семейства (34) зависит только от номера  $\alpha$ .

Если  $\gamma_1 = 1$ , то различие между видами жертв стирается. В этом случае система (29)–(32) сводится к задаче относительно трех уравнений (см. [Епифанов, Цибулин, 2016]), описывающих динамику жертвы и двух хищников:

$$\dot{u} = u[\mu_1 f(u) - l_{12}v_1 - l_{13}v_2], \quad \dot{v}_1 = v_1(-l_1 + \mu_{11}u), \quad \dot{v}_2 = v_2(-l_2 + \mu_{21}u). \quad (37)$$

Аналогично при  $\gamma_2 = 1$  получается задача для хищника и двух жертв (см. [Епифанов, Цибулин, 2017]):

$$\dot{u}_1 = u_1[\mu_1 f(u_1 + u_2) - l_{13}v], \quad \dot{u}_2 = u_2[\mu_2 f(u_1 + u_2) - l_{23}v], \quad \dot{v} = v(-l_1 + \mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2). \quad (38)$$

Наконец, при  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1$  остается модель «хищник–жертва»

$$\dot{u} = u[\mu_1 f(u) - l_{11}v], \quad \dot{v} = v(-l_1 + \mu_{11}u).$$

В общем случае  $\gamma_1 \neq 1$  и  $\gamma_2 \neq 1$  можно показать, что система (29)–(32) в качестве решений допускает только равновесия и предельные циклы. Действительно, если разделить уравнение (30) на (29) и уравнение (32) на (31), то получается система

$$\frac{du_2}{du_1} = \gamma_1 \frac{u_2}{u_1}, \quad \frac{dv_2}{dv_1} = \gamma_1 \frac{v_2}{v_1}, \quad (39)$$

из которой следуют выражения, связывающие отдельно жертвы и хищников, т. е.

$$u_2 = c_1 u_1^{\gamma_1}, \quad v_2 = c_1 v_1^{\gamma_2},$$

где  $c_1$  и  $c_2$  являются неотрицательными константами.



Для  $c_1 > 0$  и  $c_2 > 0$  получается система второго порядка, решениями которой будут равновесия или предельные циклы

$$\dot{u}_1 = u_1 [\mu_1 f(u_1 + c_1 u_1^{\gamma_1}) - l_{13} v_1 - c_2 l_{14} v_1^{\gamma_2}], \quad (40)$$

$$\dot{v}_1 = v_1 [-l_1 + \mu_{11} u_1 + c_1 \mu_{12} u_1^{\gamma_1}]. \quad (41)$$

Отметим, что в случае условий, при которых имеется мультикосимметрия, для семейства (11) упрощается анализ устойчивости. Из (13) получается, что  $\sigma_4 = \gamma_2 \sigma_3$ , и условие устойчивости примет вид

$$(\mu_{11} - \mu_{12}) \theta > \mu_{11} - l_1. \quad (42)$$

Поскольку  $\gamma_1 > 0$  и  $\theta \leq 1$ , равновесие из семейства (11) устойчиво при условии (42). Не нарушая общности, далее считаем, что  $\gamma_1 < 1$  и  $\gamma_2 > 1$ . При  $l_1 > \mu_{11}$  семейство равновесий (11) полностью устойчиво.

## Численный анализ

Для исходной задачи даже ограничения на параметры, накладываемые условиями существования косимметрии, оставляют большую вариативность в выборе коэффициентов. Проиллюстрируем некоторые динамические сценарии, зафиксировав следующие параметры:

$$\mu_1 = 1, \quad \mu_{11} = 1, \quad \mu_{12} = \frac{3}{5}, \quad l_1 = \frac{2}{5}, \quad \gamma_1 = \frac{1}{2}, \quad \gamma_2 = \frac{3}{2}. \quad (43)$$

## Двупараметрическое семейство равновесий

Проанализируем устойчивость равновесий (34) в зависимости от параметров семейств  $\alpha, \beta$  и двух произвольных коэффициентов  $l_{13}, l_{14}$ . В этом случае семейство (11) неустойчиво, так как из (13) следует  $\theta > \frac{3}{2}$ . Для равновесия из семейства (34) получается

$$u_1 = \frac{2}{5} - \alpha, \quad u_1 = \frac{5}{3}\alpha, \quad v_1 = \frac{1}{l_{13}} \left[ \left( \frac{2}{5} + \frac{2}{3}\alpha \right) \left( \frac{3}{5} - \frac{2}{3}\alpha \right) - \beta \right], \quad v_2 = \frac{\beta}{l_{14}}. \quad (44)$$

Характеристический полином имеет вид

$$\sigma^2 \left[ \sigma^2 + \left( -\frac{2}{9}\alpha^2 + \frac{17}{30}\alpha - \frac{2}{25} \right) \sigma + \frac{2}{9}\alpha^3 - \frac{11}{45}\alpha^2 - \frac{1}{15}\alpha - \frac{1}{4}\alpha\beta + \frac{1}{5}\beta + \frac{12}{125} \right]. \quad (45)$$

Два нулевых значения отвечают нейтральной устойчивости. В трансверсальном к семейству направлении устойчивость определяется корнями квадратного уравнения

$$\sigma^2 + q\sigma + r, \quad q = \left( -\frac{2}{9}\alpha^2 + \frac{17}{30}\alpha - \frac{2}{25} \right), \quad r = \frac{2}{9}\alpha^3 - \frac{11}{45}\alpha^2 - \frac{1}{15}\alpha - \frac{1}{4}\alpha\beta + \frac{1}{5}\beta + \frac{12}{125}. \quad (46)$$

Проведенный анализ показывает разнообразное поведение системы в зависимости от выбора точки на семействе. На рис. 1 дана карта значений параметров  $\alpha, \beta$ , для которых равновесия семейства  $E(\alpha, \beta)$  являются устойчивыми (область 1), и значений, при которых реализуются предельные циклы (область 2). При значениях параметров за границами областей 1 и 2 получаются решения с отрицательной плотностью видов.



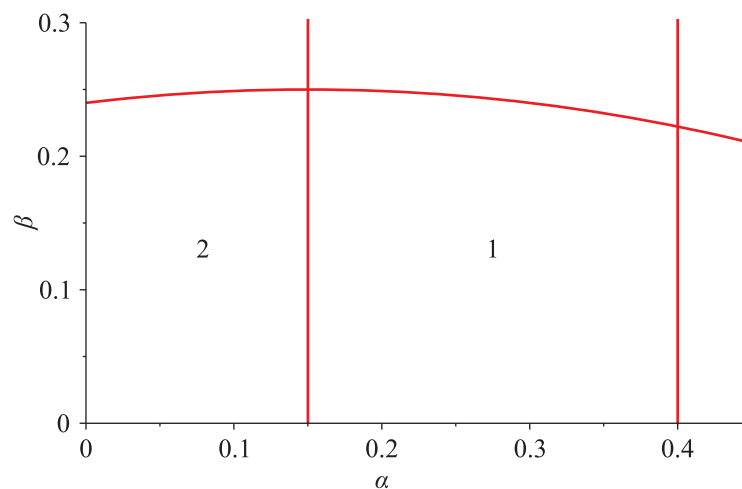


Рис. 1. Области устойчивости (1) и неустойчивости (2) двухпараметрического семейства равновесий

При возмущении равновесного состояния, принадлежащего семейству (44), наблюдается сходимость к равновесиям этого семейства или выход на семейство предельных циклов. Например, при  $\alpha = 0.159$ ,  $\beta = 0.15$  и  $l_{13} = 1$ ,  $l_{14} = 1$  равновесием будет точка  $E(0.159, 0.15) = (0.241, 0.265, 0.1, 0.15)$ . Численный эксперимент проводился для четырех случаев, отвечающих возмущению на 0.03 каждой из компонент вектора  $E(0.159, 0.15)$ .

$$\bar{E}_i^{(j)} = E + 0.03\delta_{ij}, \quad i, j = 1, \dots, 4.$$

После установления по формулам (44) определялись значения  $\alpha$  и  $\beta$ , характеризующие получившееся равновесие. Результаты даны в табл. 1, расположение полученных равновесий приведено на рис. 2.

Таблица 1. Реализация стационарных состояний при возмущении равновесия  $E(0.159, 0.15)$

Начальная точка	$\alpha$	$\beta$
$E(0.159, 0.15) = E^*$	0.159	0.15
$E^* + (0.03, 0, 0, 0)$	0.1521	0.15004
$E^* + (0, 0.03, 0, 0)$	0.172116	0.14986
$E^* + (0, 0, 0.03, 0)$	0.158994	0.13113
$E^* + (0, 0, 0, 0.03)$	0.1591	0.1582

В численном эксперименте получено, что каждый раз реализовывалось новое равновесие и чем ближе  $\alpha$  к границе устойчивости ( $\alpha = 0.15$ ), тем медленнее сходимость к устойчивому равновесию. В случае исходной точки, приближенной к границе устойчивости ( $\alpha = 0.153$ ), при таком же возмущении в результате установления были получены три равновесия, а также предельный цикл, принадлежащий семейству периодических решений (см. рис. 2 и табл. 2).

### Семейство предельных циклов

При возмущении неустойчивых равновесий из области 2 (рис. 1) реализуются предельные циклы. Например, в результате установления из окрестности неустойчивого равновесия  $E(0.072, 0.2)$  (параметры  $\alpha = 0.072$ ,  $\beta = 0.2$ ) был получен устойчивый предельный цикл, которому принадлежит точка  $Q = (0.23656, 0.10191, 0.013405, 0.030177)$ . В табл. 3 представлены

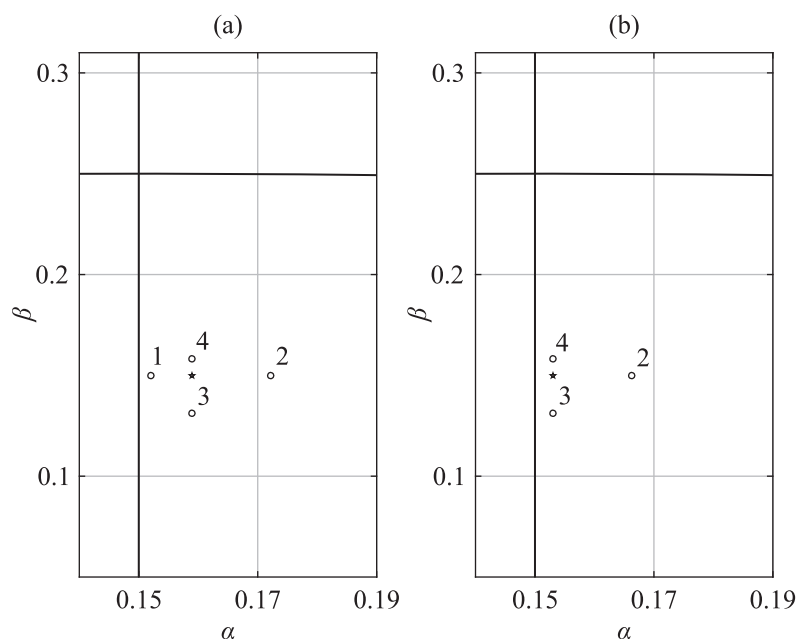


Рис. 2. Реализация устойчивых решений при возмущении равновесия  $E(0.159, 0.15)$  (слева) и  $E(0.153, 0.15)$  (справа)

Таблица 2. Реализация стационарных состояний и периодического режима при возмущении равновесия  $E(0.153, 0.15)$

Начальная точка	$\alpha$	$\beta$
$E(0.153, 0.15) = E_*$	0.153	0.15
$E_* + (0.03, 0, 0, 0)$	Цикл	
$E_* + (0, 0.03, 0, 0)$	0.166332	0.14992
$E_* + (0, 0, 0.03, 0)$	0.153006	0.13118
$E_* + (0, 0, 0, 0.03)$	0.152982	0.15825

результаты вычисления мультипликаторов для цикла, характеризуемого точкой  $Q$ , и циклов, получающихся при возмущении ( $\delta = 0.03$ ) одной из координат точки  $Q$ . Расчет мультипликаторов проводился при помощи метода стрельбы (см. приложение).

В табл. 3 значение 1 в последней колонке  $\rho_4$  отвечает направлению вдоль орбиты цикла, а близкие к единице значения означают наличие соседних циклов из семейства. Такие характеристики соответствуют нейтральной устойчивости решений в случае двухпараметрического семейства предельных циклов.

Таблица 3. Мультипликаторы циклов

	Начальная точка циклов	$\rho_1$	$\rho_2$	$\rho_3$	$\rho_4$
1	$\tilde{Q}$	0.4388	0.9999	1.0001	1.0
2	$\tilde{Q} + (\delta, 0, 0, 0)$	0.364	0.9998	1.0002	1.0
3	$\tilde{Q} + (0, \delta, 0, 0)$	0.5323	$1.0 + 3.6 \times 10^{-6}i$	$1.0 + 3.6 \times 10^{-6}i$	1.0
4	$\tilde{Q} + (0, 0, \delta, 0)$	0.3721	$1.0 + 9.3 \times 10^{-5}i$	$1.0 + 9.3 \times 10^{-5}i$	1.0
5	$\tilde{Q} + (0, 0, 0, \delta)$	0.4079	0.9999	1.0001	1.0

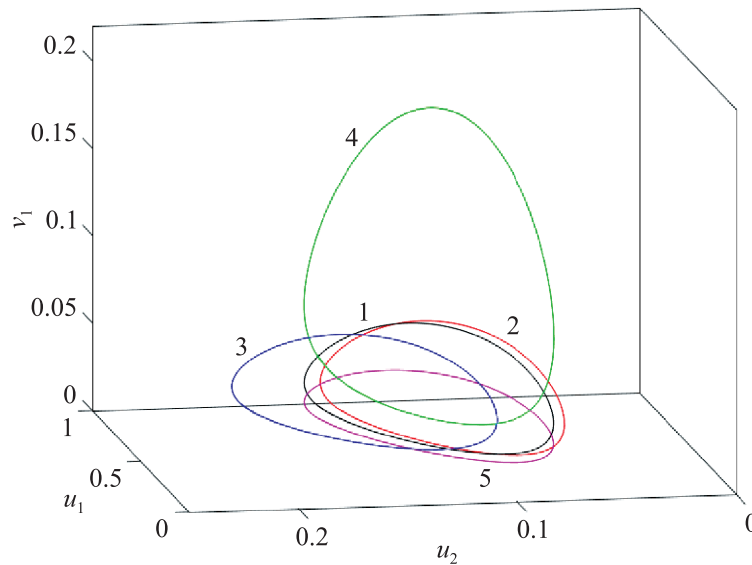


Рис. 3. Траектории циклов, мультипликаторы которых даны в табл. 3

### Сосуществование устойчивых семейств решений

На рис. 4 приведены фазовые картины, иллюстрирующие сценарии сосуществования различных устойчивых решений из семейств равновесий и циклов при  $\mu_1 = l_{13} = l_{14} = 1$ ,  $\gamma_1 = 0.5$ ,  $\gamma_2 = 1.5$ ,  $\mu_{11} = 0.75$ ,  $\mu_{12} = 2.5$  для разных значений параметра  $l_1$ . При  $l_1 = 1.5$  реализуются исключительно стационарные решения (см. рис. 4, а), сплошные линии отвечают устойчивым решениям из семейств (10) (линия 1) и (33) (кривая 2). Пунктиром дана неустойчивая ветвь семейства (10) (жертвы без хищников). На рисунках хищники представлены суммой  $v_1 + v_2$ . С уменьшением  $l_1$  возникают динамические режимы, в зависимости от начальных данных может происходить установление к стационарным решениям с хищником или без, а также реализовываться предельные циклы (см. рис. 4, б). При дальнейшем уменьшении  $l_1$  сокращается область начальных данных, из которых достигаются устойчивые равновесия семейства (10). При  $l_1 < 0.75$  семейство (10) целиком неустойчиво (см. рис. 4, d). Соответственно, вырастает область фазового пространства, из которой установление приводит к предельным циклам, принадлежащим непрерывному семейству. Это подтверждается вычислением мультипликаторов самих циклов и проверкой того, что при малом возмущении орбиты предельного цикла реализуется новый, располагающийся рядом цикл с близкими значениями мультипликаторов.

На рис. 5 приведены проекции предельных циклов на плоскость  $(u_1, u_2)$  при  $l_1 = 0.8$  (а),  $l_1 = 0.35$  (б). Видно, что с уменьшением  $l_1$  предельные циклы заполняют все большую часть фазового пространства. При осцилляциях жертв выполняется следующее ограничение:  $u_1 + u_2 < 1$ .

### Заключение

Проведенное исследование демонстрирует возможности косимметричного подхода к анализу динамических систем с большим числом параметров. В частности, это справедливо для многовидовых популяционных систем, соответствующий частный пример был рассмотрен в данной работе. Подобные задачи характеризуются большим числом коэффициентов, значения которых оцениваются диапазонами величин по данным натурных наблюдений [Мюррей, 2011]. Дополнительно при моделировании могут учитываться различные определяющие факторы, в том

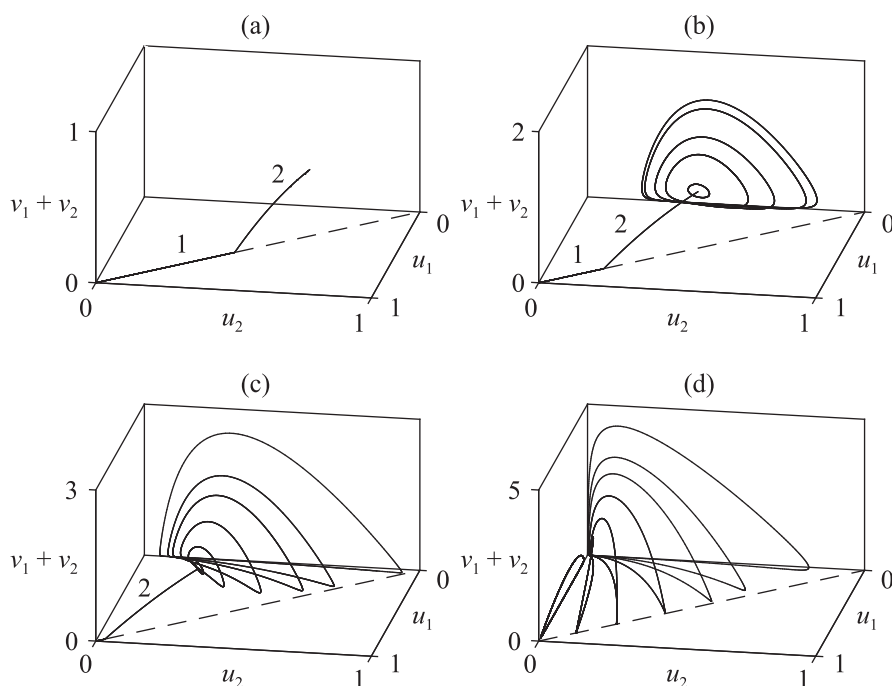


Рис. 4. Решения и фазовое пространство системы (29)–(32):  $\mu_1 = l_{13} = l_{14} = 1$ ,  $\gamma_1 = 0.5$ ,  $\gamma_2 = 1.5$ ,  $\mu_{11} = 0.75$ ,  $\mu_{12} = 2.5$  и  $l_1 = 1.5$  (a);  $l_1 = 1.15$  (b);  $l_1 = 0.8$  (c);  $l_1 = 0.35$  (d)

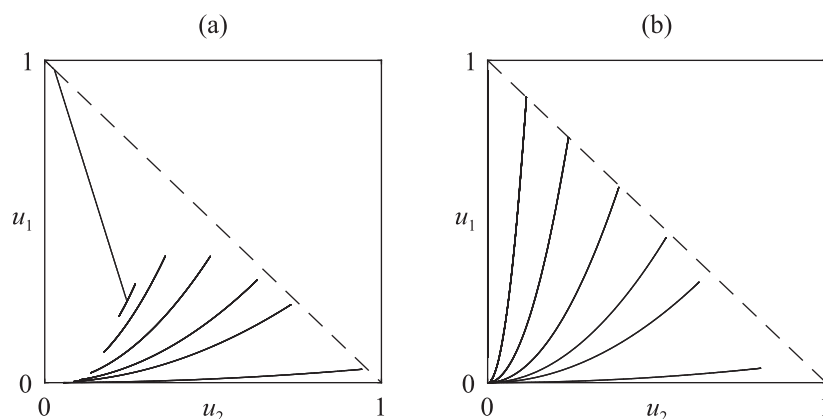


Рис. 5. Проекция предельных циклов системы (29)–(32) на плоскость  $(u_1, u_2)$ :  $\mu_1 = l_{13} = l_{14} = 1$ ,  $\gamma_1 = 0.5$ ,  $\gamma_2 = 1.5$ ,  $\mu_{11} = 0.75$ ,  $\mu_{12} = 2.5$  и  $l_1 = 0.8$  (a);  $l_1 = 0.35$  (b)

числе межвидовое взаимодействие, насыщение, симбиоз, совместная охота, приток извне, эффект Олли [Turchin, 2003; Rubin, Riznichenko, 2014; Плюсина и др., 2014; Alves, Hilker, 2017]. Так появляются параметры, вариации которых меняют экологические сценарии, поэтому важное значение имеет бифуркационный анализ [Базыкин, 2003]. На его основе планируется вычислительный эксперимент и проводится исследование самих популяционных моделей [Апонина и др., 1982], а также изучается влияние на динамику стохастических возмущений [Абрамова, Рязанова, 2019]. Сам вычислительный эксперимент приобретает большое значение при увеличении числа видов популяционной системы, что связано, например, с необходимостью дифференциации по возрастам хищников и жертв [Pujol, Jensen, 2019]. Сюда же относятся задачи о конкуренции между видами жертв, которые имеют общего хищника или нескольких хищников с одной жертвой [Апонина и др., 1982; Abrams, 2000; Епифанов, Цибулин, 2017; Епифанов, Цибулин, 2016],

Таблица 4. Вычисление областей устойчивости и неустойчивости семейств (10) и (33)

$l_1$	Область устойчивости		Область неустойчивости	
	семейства (10)	семейства (33)	семейства (10)	семейства (33)
0.35	—	—	$\theta \in (0, 1)$	$\alpha \in \left(0, \frac{35}{100}\right)$
0.5	—	$\alpha \in \left(0, \frac{5}{28}\right)$	$\theta \in (0, 1)$	$\alpha \in \left(\frac{5}{28}, \frac{1}{2}\right)$
0.8	$\theta \in \left(0, \frac{1}{35}\right)$	$\alpha \in \left(\frac{1}{14}, \frac{17}{28}\right)$	$\theta \in \left(\frac{1}{35}, 1\right)$	$\alpha \in \left(\frac{17}{28}, \frac{4}{5}\right)$
1.1	$\theta \in \left(0, \frac{1}{5}\right)$	$\alpha \in \left(\frac{1}{2}, \frac{29}{28}\right)$	$\theta \in \left(\frac{1}{5}, 1\right)$	$\alpha \in \left(\frac{29}{28}, \frac{11}{10}\right)$
1.5	$\theta \in \left(0, \frac{3}{7}\right)$	$\alpha \in \left(\frac{15}{14}, \frac{3}{2}\right)$	$\theta \in \left(\frac{3}{7}, 1\right)$	—
2	$\theta \in \left(0, \frac{5}{7}\right)$	$\alpha \in \left(\frac{25}{14}, 2\right)$	$\theta \in \left(\frac{5}{7}, 1\right)$	—

а также задачи о динамике хищников и жертв на смежных территориях при учете миграции хищников [Kang et al., 2017; Кулаков и др., 2019]. При этом получаются случаи мультистабильности — сосуществования устойчивых решений, реализация которых определяется начальными условиями [Dercole et al., 2002; Pujol, Jensen, 2019]. Для экологических систем с большим количеством видов вполне вероятны ситуации сосуществования жертв, потребляющих один ресурс, и хищников, ориентированных на определенные виды жертв.

Рассмотренные в работе сценарии мультистабильности позволяют анализировать ситуации, возникающие при наличии нескольких родственных видов на ареале. Для системы обыкновенных дифференциальных уравнений 4-го порядка, описывающей динамику двух видов хищников, питающихся двумя родственными видами жертв, проведено численно-аналитическое исследование возможных сценариев взаимодействия. Установлено, что в многопараметрической задаче имеются комбинации коэффициентов, при которых реализуется мультистабильность — сосуществование устойчивых стационарных и нестационарных решений. Найдены области изменения параметров, при которых такое поведение связано с наличием косимметрии или мультикосимметрии. Представлены аналитические выражения для одно- и двухпараметрических семейств равновесий, исследована их устойчивость. Установлено сосуществование в фазовом пространстве различных семейств устойчивых режимов: равновесных состояний конкурирующих за ресурс жертв, стационарных решений с жертвами и хищниками, колебательных режимов для всех четырех видов. Полученные результаты составляют основу для последующего анализа динамики при отклонениях параметров, приводящих к нарушению косимметричных условий.

## Приложение. Расчет мультипликаторов предельного цикла

Система автономных дифференциальных уравнений (29)–(32) записывается в виде

$$\dot{y} = f(y), \quad y \in \mathbb{R}^n, \quad y = (u_1, u_2, v_1, v_2), \quad n = 4. \quad (47)$$

Периодическое решение системы (47), имеющее период  $T > 0$ , удовлетворяет условию

$$y(t + T) = y(t). \quad (48)$$

Устойчивость периодического решения определяется собственными числами матрицы монодромии [Понтрягин, 1965], у которой всегда существует единичное собственное значение  $\rho_1 = 1$ . Если остальные собственные числа  $\rho_i$  лежат внутри единичной окружности, то периодическое решение устойчиво. Решение неустойчиво, если существует хотя бы одно собственное значение вне единичной окружности.

На асимптотически устойчивый периодический режим можно выйти с помощью расчета на установление и оценить величину периода  $T$ . Для вычисления периодического решения системы (47) нужно положить в (48)  $t = 0$ . Через  $U_t(x)$  далее обозначается оператор сдвига вдоль траектории системы (47) из точки  $y(0) = x$  на интервале  $[0, t]$ .

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

$$g(x) = x_* - U_T(x_*) = 0, \quad (49)$$

Зафиксируем одну из координат  $x_*$ , например  $x_k$ . Для решения уравнения (49) применяется метод Ньютона:

$$x^{(n+1)} = x^{(n)} - M^{-1}(x^{(n)})g(x^{(n)}). \quad (50)$$

Здесь  $M$  — матрица Якоби системы (49). Вместе с решением задачи Коши для (47) решаются  $n - 1$  задач в вариациях, для которых начальными данными являются орты фазового пространства:  $(1, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0, 0)$ ,  $(0, 0, 1, 0)$ ,  $(0, 0, 0, 1)$ . Таким образом, для каждого шага метода Ньютона (50) решается задача Коши для системы  $n(n - 1)$  обыкновенных дифференциальных уравнений.

## Список литературы (References)

- Абделхафиз М. А., Цибулин В. Г. Численное моделирование конвективных движений в анизотропной пористой среде и сохранение косимметрии // Ж. вычисл. матем. и матем. физ. — 2017. — Т. 57, № 10. — С. 1734–1747.
- Abdelhafez M. A., Tsybulin V. G. Numerical simulation of convective motion in an anisotropic porous medium and cosymmetry conservation // Computational Mathematics and Mathematical Physics. — 2017. — Vol. 57, No. 10. — P. 1706–1719. (Original Russian paper: Abdelkhafiz M. A., Tsybulin V. G. Chislennoe modelirovanie konvektivnykh dvizhenii v anizotropnoi poristoi srede i sokhranenie kosimmetrii // Zh. vychisl. matem. i matem. fiz. — 2017. — Vol. 57, No. 10. — P. 1734–1747.)
- Абрамова Е. П., Рязанова Т. В. Динамические режимы стохастической модели «хищник – жертва» с учетом конкуренции и насыщения // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019 — Т. 11, № 3. — С. 515–531.
- Abramova E. P., Ryazanova T. V. Dinamicheskiye rezhimy stokhasticheskoy modeli «khishchnik – zhertva» s uchetom konkurentsii i nasyshcheniya [Dynamic regimes of the stochastic «prey – predatory» model with competition and saturation] // Computer research and modeling. — 2019. — Vol. 11, № 5. — P. 515–531 (in Russian).
- Апони́на Е. А., Апо́нин Ю. М., Ба́зыкин А. Д. Анализ сложного динамического поведения в модели хищник – две жертвы // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеиздат, 1982. — Т. 5. — С. 163–180.
- Aponina E. A., Aponin Yu. M., Bazykin A. D. Analiz slozhnogo dinamicheskogo povedeniya v modeli khishchnik – dve zhertvy [Complex dynamical behavior analysis in a predator – two prey model] // Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem. — Leningrad: Gidrometeoizdat, 1982. — Vol. 5. — P. 163–180 (in Russian).
- Ба́зыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.
- Bazykin A. D. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations. — Singapore: World Scientific, 1998. (Russ. ed.: Bazykin A. D. Nelineinaya dinamika vzaimodeistvuyushchikh populyatsii. — Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)

- Говорухин В. Н., Шевченко И. В. Численное исследование второго перехода в задаче плоской фильтрационной конвекции // Изв. РАН. МЖГ. — 2006. — № 5. — С. 115–128.  
*Govorukhin V. N., Shevchenko I. V.* Chislennoye issledovaniye vtorogo perekhoda v zadache ploskoy fil'tratsionnoy konveksii [Scenarios of the onset of unsteady regimes in the problem of plane convective flow through a porous medium] // Fluid Dynamics. — 2006. — Vol. 41 (6). — P. 967–975 (in Russian).
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г. Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // Биофизика. — 2016. — Т. 61, № 4. — С. 823–832.  
*Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* Modelirovaniye kolebatel'nykh stsenariyev sosushchestvovaniya konkuriruyushchikh populyatsiy [Modeling of Oscillatory Scenarios of the Coexistence of Competing Populations] // Biophysics. — 2016. — Vol. 61, No. 4. — P. 696–704 (in Russian).
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г. О динамике косимметричных систем хищников и жертв // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 5. — С. 799–813.  
*Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* O dinamike kosimmetrichnykh sistem khishchnikov i zhtv [Regarding the dynamics of cosymmetric predator–prey systems] // Computer research and modeling. — 2017. — Vol. 9, No. 5. — P. 799–813 (in Russian).
- Кулаков М. П., Курилова Е. В., Фрисман Е. Я. Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник–жертва», связанных миграциями хищника // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 2. — С. 588–611.  
*Kulakov M. P., Kurilova E. V., Frisman E. Ya.* Sinkhronizatsiya, tonicheskaya i pachechnaya dinamika v modeli dvukh soobshchestv «khishchnik–zhertva», svyazannykh migratsiyami khishchnika [Synchronization, tonic and burst dynamics in models of two communities «predator–prey» related predator migrations] // Matematicheskaya biologiya i bioinformatika. — 2019. — Vol. 14, No. 2. — P. 588–611 (in Russian).
- Куракин Л. Г., Юдович В. И. Применение метода Ляпунова–Шмидта в задаче ответвления цикла от семейства равновесий системы с мультикосимметрией // Сибирский математический журнал. — 2000. — Т. 41, № 1. — С. 136–149.  
*Kurakin L. G., Yudovich V. I.* Application of the Lyapunov–Schmidt method to the problem of the branching of a cycle from a family of equilibria in a system with multicosymmetry // Siberian Mathematical Journal. — 2000. — Vol. 41 (1). — P. 114–124. (Original Russian paper: *Kurakin L. G., Yudovich V. I.* Primeneniye metoda Lyapunova–Shmidta v zadache otvleniya tsikla ot semeystva ravnovesiy sistemy s mul'tikosimmetriyey // Sibirskii matematicheskii zhurnal. — 2000. — Vol. 41, No. 1. — P. 136–149.)
- Мюррей Дж. Математическая биология. Т. 1. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований; Регулярная и хаотическая динамика, 2011. — 1104 с.  
*Murray J. D.* Mathematical Biology. I: Introduction. — Springer-Verlag, 2003. (Russ. ed. *Murray J. D.* Matematicheskaya biologiya. Vol. 1. — Moscow–Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy; Regulyarnaya i khaoticheskaya dinamika, 2011. — 1104 p.)
- Плюснина Т. Ю., Фурсова П. В., Тёрлова Л. Д., Ризниченко Г. Ю. Математические модели в биологии. — М.–Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2014.  
*Plyusnina T. Yu., Fursova P. V., Terlova L. D., Riznichenko G. Yu.* Matematicheskie modeli v biologii [Mathematical models in biology]. — Moscow–Izhevsk: Regular and Chaotic Dynamics, 2014 (in Russian).
- Понтрягин Л. С. Обыкновенные дифференциальные уравнения. — Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. — 400 с.  
*Pontryagin L. S.* Obyknovennyye differentsial'nyye uravneniya [Ordinary differential equations]. — Moscow–Izhevsk: Regular and Chaotic Dynamics, 2001. — 400 p. (in Russian).
- Свирижев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987. — 368 с.  
*Svirezhev Yu. M.* Nelineynyye volny, dissipativnyye struktury i katastrofy v ekologii [Nonlinear waves, dissipative patterns and catastrophes in ecology]. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).
- Юдович В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // Мат. заметки. — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.  
*Yudovich V. I.* Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and onset of a filtration convection // Mathematical Notes of the Academy of Sciences of the USSR. — 1991. — Vol. 49, No. 5. — P. 540–545. (Original Russian paper: *Yudovich V. I.* Kosimetriya, vyrozhdniye resheniy operatornykh uravneniy, vzniknoveniye fil'tratsionnoy konveksii // Mat. zametki. — 1991. — Vol. 49, No. 5. — P. 142–148.)
- Abrams P. A. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence // Annual Review of Ecology and Systematics. — 2000. — Vol. 31. — P. 79–105.



- Alves M. T., Hilker F. M.* Hunting cooperation and Allee effects in predators // *J. Theoretical Biology*. — 2017. — Vol. 419. — P. 13–22.
- Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G.* Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // *Discrete & Continuous Dynamical Systems — B*. — 2019. — Vol. 24. — P. 547–561.
- Dercole F., Ferriere R., Rinaldi S.* Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition // *Evolution*. — 2002. — Vol. 56 (6). — P. 1081–1090.
- Feudel U.* Complex dynamics in multistable systems // *Int. J. of Bifurcation and Chaos*. — 2008. — Vol. 18, No. 6. — P. 1607–1626.
- Frischmuth K., Kovaleva E. S., Tsybulin V. G.* Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. — 2011. — Vol. 12. — P. 146–155.
- Govorukhin V. N., Yudovich V. I.* Bifurcations and selection of equilibria in a simple cosymmetric model of filtrational convection // *Chaos*. — 1999. — Vol. 9. — P. 403–412.
- Kang Y., Sasmal S. K., Messan K.* A two-patch prey-predator model with predator dispersal driven by the predation strength // *Mathematical Biosciences and Engineering*. — 2017. — Vol. 14, No. 4. — P. 843–880.
- Kuznetsov Yu. A.* *Elements of Applied Bifurcation Theory — Analysis*. — New York: Springer-Verlag, 1995. — 518 p.
- Kuznetsov Yu. A., Rinaldi S.* Remarks on food chain dynamics // *Mathematical Biosciences*. — 1996. — No. 134. — P. 1–33.
- Pujol O., Jensen A.* Cloud-rain predator-prey interactions: Analyzing some properties of the Koren–Feingold model and introduction of a new species-competition bulk system with a Hopf bifurcation // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. — 2019. — Vol. 399. — P. 86–94.
- Rubin A., Riznichenko G.* *Mathematical biophysics*. — Springer, 2014.
- Turchin P. B.* *Complex Population Dynamics*. — Princeton University Press, 2003. — 456 p.
- Yudovich V. I.* Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it // *Chaos*. — 1995. — Vol. 5, No. 2. — P. 402–411.