

УДК: 519.8

## Уравнения диффузии–реакции–адвекции для системы «хищник–жертва» в гетерогенной среде

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

<sup>1</sup>Южный федеральный университет,  
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а  
<sup>2</sup>Вьетнамско-Венгерский индустриальный университет,  
Вьетнам, г. Ханой, р. Шонтэй, ул. Хью Нгхи, 16

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

*Получено 30.08.2021, после доработки — 02.10.2021.  
Принято к публикации 18.10.2021.*

Анализируются варианты учета неоднородности среды при компьютерном моделировании динамики хищника и жертвы на основе системы уравнений реакции–диффузии–адвекции. Локальное взаимодействие видов (члены реакции) описывается логистическим законом роста для жертвы и соотношениями Беддингтона–ДеАнгелиса, частными случаями которых являются функциональный отклик Холлинга второго рода и модель Ардити–Гинзбурга. Рассматривается одномерная по пространству задача для неоднородного ресурса (емкости среды) и трех видов таксиса (жертвы на ресурс и от хищника, хищника к жертве). Используется аналитический подход для исследования устойчивости стационарных решений в случае локального взаимодействия (бездиффузионный подход) и вычисления на основе метода прямых для учета диффузионных и адвективных процессов. Сравнение критических значений параметра смертности хищников показало, что при постоянных коэффициентах в соотношениях Беддингтона–ДеАнгелиса получаются переменные по пространственной координате критические величины, а для модели Ардити–Гинзбурга данный эффект не наблюдается. Предложена модификация членов реакции, позволяющая учесть неоднородность ресурса. Представлены численные результаты по динамике видов для больших и малых миграционных коэффициентов, демонстрирующие снижение влияния вида локальных членов на формирующиеся пространственно-временные распределения популяций. Проанализированы бифуркационные переходы при изменении параметров диффузии–адвекции и членов реакции.

Ключевые слова: хищник–жертва, диффузия, таксис, неоднородная среда, динамика, бифуркация

Работа выполнена при поддержке гранта Правительства РФ № 075-15-2019-1928.

UDC: 519.8

## Diffusion–reaction–advection equations for the predator–prey system in a heterogeneous environment

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

<sup>1</sup>Southern Federal University,  
8a, Miltralkova st., Rostov on Don city, 344090, Russia

<sup>2</sup>Vietnam-Hungary Industrial University,  
16, Huu Nghi st., Son Tay disc., Hanoi city, Vietnam

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

*Received 30.08.2021, after completion — 02.10.2021.*

*Accepted for publication 18.10.2021.*

We analyze variants of considering the inhomogeneity of the environment in computer modeling of the dynamics of a predator and prey based on a system of reaction-diffusion–advection equations. The local interaction of species (reaction terms) is described by the logistic law for the prey and the Beddington–DeAngelis functional response, special cases of which are the Holling type II functional response and the Arditi–Ginzburg model. We consider a one-dimensional problem in space for a heterogeneous resource (carrying capacity) and three types of taxis (the prey to resource and from the predator, the predator to the prey). An analytical approach is used to study the stability of stationary solutions in the case of local interaction (diffusionless approach). We employ the method of lines to study diffusion and advective processes. A comparison of the critical values of the mortality parameter of predators is given. Analysis showed that at constant coefficients in the Beddington–DeAngelis model, critical values are variable along the spatial coordinate, while we do not observe this effect for the Arditi–Ginzburg model. We propose a modification of the reaction terms, which makes it possible to take into account the heterogeneity of the resource. Numerical results on the dynamics of species for large and small migration coefficients are presented, demonstrating a decrease in the influence of the species of local members on the emerging spatio-temporal distributions of populations. Bifurcation transitions are analyzed when changing the parameters of diffusion–advection and reaction terms.

Keywords: predator–prey, diffusion, taxis, heterogeneous environment, dynamics, bifurcation

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2021, vol. 13, no. 6, pp. 1161–1176 (Russian).

This work was supported by a grant from the Government of the Russian Federation No. 075-15-2019-1928.

## Введение

Математические модели, описывающие пространственно-временные популяционные процессы, важны для биологии, экологии, медицины [Свирижев, 1987; Базыкин, 2003; Мюррей, 2011; Turchin, 2003; Malchow, Petrovskii, Venturino, 2008; Arumugam, Guichard, Lutscher, 2020; Seo, Wolkowicz, 2020]. Уравнения диффузии–адвекции–реакции позволяют рассматривать различные эффекты взаимодействия видов и неоднородность среды обитания [Cosner, Cantrell, 2003; Cosner, 2014; Фрисман и др., 2019]. Важность учета неоднородности диффузионных коэффициентов для нескольких конкурирующих видов продемонстрирована в [Белотелов, Лобанов, 1997]. Моделирование таксиса основано на неоднородности соответствующих характеристик (плотностей видов, миграционных коэффициентов) [Cosner, 2014]. В простом случае переменной по пространству функции ресурса (емкости среды) она используется не только для моделирования ограничения роста (локальная динамика), но и в качестве таксиса (адвективные члены) [Wang, Wu, Shi, 2021].

При моделировании систем хищников и жертв переменность ресурса, как правило, не входит в трофическую функцию (функциональный отклик хищника) [Zhang, DeAngelis, Ni, 2021]. В случае миграционных потоков большой интенсивности члены реакции могут даже опускаться при моделировании. Но для малых пространственных переносов влияние слагаемых, описывающих локальное взаимодействие, становится существенным (см. [Kim, Choi, 2020]). Соответственно, важно учитывать зависимость параметров локального взаимодействия от пространственных переменных и времени.

В [Cosner et al., 1999] обсуждалось влияние пространственной группировки хищников на модели функционального ответа и отмечено, что подход Беддингтона – ДеАнгелиса удобен, когда пространство ограничено и поиск добычи становится затруднительным. В [Cantrell, Cosner, 2001] эта модель была применена к пространственной задаче с однородной функцией ресурса и без направленной миграции. Два важных случая функционального ответа Беддингтона – ДеАнгелиса включают соотношения Холлинга II рода [Holling, 1959] и модель Ардити – Гинзбурга [Arditi, Ginzburg, 1989; Arditi, Ginzburg, 2012] (см. ссылки в [Тютюнов, Титова, 2018]). Для однородных сред рассматривались различные модели функционального ответа (см., например, [Hwang, 2003; Shulin, Cuihua, 2013; Liu, Beretta, Breda, 2020]).

В последние годы наблюдается рост интереса к динамике модели жертвы и хищника в неоднородной среде [Budyansky, Frischmuth, Tsybulin, 2019; Haskell, Bell, 2020; Fagan et al., 2020; Jiang, She, Ruan, 2021; Wang, Wu, Shi, 2021; Зеленчук, Цибулин, 2021]. В ряде работ [Kim, Choi, 2020; Зеленчук, Цибулин, 2021; Цибулин, Ха, Зеленчук, 2021] указано, что при малоинтенсивных миграционных потоках существенным становится вклад тех членов уравнений, которые отвечают реакции и описывают локальное взаимодействие. Уравнения диффузии–реакции–адвекции с соотношениями Холлинга второго рода и неоднородностью ресурса рассматривались в работе [Цибулин, Ха, Зеленчук, 2021], где были проанализированы разные варианты учета неоднородности в нелинейных слагаемых реакции и обнаружены некоторые парадоксальные сценарии. В частности, при малой или отсутствующей диффузии были получены распределения со сравнимыми плотностями хищников и жертв в области с большим ресурсом и значительным диспаритетом в области с меньшим ресурсом.

В настоящей работе рассматриваются варианты описания локального взаимодействия с использованием трофической функции Беддингтона – ДеАнгелиса (БДА) [Beddington, 1975; DeAngelis, Goldstein, O'Neill, 1975] с учетом неоднородности ресурса жертвы. Также анализируется модель Ардити – Гинзбурга (АГ) [Arditi, Ginzburg, 1989; Arditi, Ginzburg, 2012]. Для жертвы принимается закон логистического роста, проводится сравнение стационарных и колебательных решений для малой и большой диффузии. На основе бифуркационного анализа локальной модели (диффузия и таксис отсутствуют) и численного анализа полной модели установлен вид

трофической функции, не приводящий к парадоксальным ситуациям при малых миграционных потоках.

## Модель хищника и жертвы на неоднородном ареале

Математическая модель пространственно-временного взаимодействия жертвы с плотностью  $u(x, t)$  и хищника с плотностью  $v(x, t)$  может быть записана в виде системы уравнений [Епифанов, Цибулин, 2017; Budyansky, Frischmuth, Tsybulin, 2019]

$$\dot{u} = -\frac{\partial q_1}{\partial x} + uf_1, \quad q_1 = -k_1 \frac{\partial u}{\partial x} + u \frac{\partial}{\partial x} (\alpha p + \beta_{11}u + \beta_{12}v), \quad (1)$$

$$\dot{v} = -\frac{\partial q_2}{\partial x} + vf_2, \quad q_2 = -k_2 \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial}{\partial x} (\beta_{21}u + \beta_{22}v), \quad (2)$$

где точка обозначает дифференцирование по времени  $t$ , функция  $p(x)$  — это ресурс или емкость среды.

Потоки  $q_1, q_2$  содержат слагаемые, описывающие однородную диффузию (коэффициенты  $k_j$ ) и направленную миграцию или таксиса (коэффициенты  $\alpha, \beta_{ij}$ ). Для  $q_1$  таксис состоит из трех частей, которые определяют различные виды направленной миграции: таксис жертвы на ресурс  $p = p(x)$  и от мест с избыточным скоплением особей своего вида ( $-\beta_{11}u$ ), а также от хищника ( $-\beta_{12}v$ ). Для  $q_2$  состоит из двух частей:  $\beta_{21}u$  — это таксис хищника, направленный на жертву, и ( $-\beta_{22}v$ ) — таксис, направленный от мест, где охотятся другие хищники.

В уравнениях (1)–(2) коэффициенты  $k_i, \alpha, \beta_{ij}$  ( $i, j = 1, 2$ ) являются постоянными положительными величинами, значения которых определяются из данных наблюдения. Функция  $p(x) > 0$  описывает неравномерное распределение ресурса жертвы вдоль ареала. Рассматриваем модель Беддингтона – ДеАнгелиса [Cantrell, Cosner, 2001]:

$$f_1 = \mu u \left(1 - \frac{u}{p}\right) - \frac{Buv}{D_0 + D_1u + D_2v}, \quad f_2 = -\lambda v + \frac{B\gamma uv}{D_0 + D_1u + D_2v}. \quad (3)$$

Отметим, что из этой системы получаются два важных случая: модель Ардити – Гинзбурга (в случае  $D_0 = 0$ ) и модель Холлинга второго рода (в случае  $D_2 = 0$ ) [Rubin, Ryznichenko, 2014; Тютюнов, Титова, 2018].

Первое слагаемое в  $f_1$  задает рост популяции жертвы. Первое слагаемое в функции  $f_2$  отвечает за естественную убыль хищника. Положительные коэффициенты  $B$  и  $B\gamma$  характеризуют соответственно убыль жертвы и прирост хищника в результате их контакта. Неотрицательный параметр  $D_1$  позволяет учесть инертность хищника, проявляемую им при поиске, поглощении и переработке жертвы [Тютюнов, Титова, 2018]. В случае  $D_1 = D_2 = 0$  и  $D_0 = 1$  формулы (3) приобретают классический вид Лотки – Вольтерры.

В уравнениях (1)–(3) все коэффициенты могут быть функциями от  $x$  и  $t$ , но далее рассматривается только пространственная зависимость коэффициента  $D_0 = d_0 D_1, d_0 = \delta[1 - m + mp(x)]$ . Параметр  $m \in [0, 1]$  позволяет рассмотреть случай постоянных коэффициентов трофической функции ( $m = 0$ ) и учесть при  $m > 0$  зависимость параметра от ресурса жертвы.

Рассматривается кольцевой ареал, система (3) дополняется условиями периодичности:

$$u(0, t) = u(1, t), \quad q_1(0, t) = q_1(1, t), \quad v(0, t) = v(1, t), \quad q_2(0, t) = q_2(1, t) \quad (4)$$

и начальными распределениями плотностей популяций:

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x). \quad (5)$$

### Численный метод решения неоднородной начально-краевой задачи

Для численного решения задачи (1)–(5) применяется метод прямых с дискретизацией на основе смещенных сеток [Будянский, Цибулин, 2019; Цибулин, Ха, Зеленчук, 2021]. По переменной  $x$  вводится равномерная сетка:

$$x_r = rh, \quad r = 1, \dots, N, \quad h = \frac{1}{N}. \quad (6)$$

Плотность распределения популяции  $u_i$  в узле  $x_r$  далее обозначается через  $u_{i,r}$ . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:  $x_{r+\frac{1}{2}} = rh + \frac{h}{2}$ ,  $r = 1, \dots, N$ . Для аппроксимации системы (1)–(5) по пространственной координате применяется метод баланса: уравнение (1) интегрируется по отрезку  $[x_{r-\frac{1}{2}}, x_{r+\frac{1}{2}}]$ , а для потоков  $q_i$  интегрирование проводится по отрезку  $[x_r, x_{r+1}]$ . При этом используются операторы

$$(dw)_r = \frac{w_{r+\frac{1}{2}} - w_{r-\frac{1}{2}}}{h}, \quad (\delta w)_r = \frac{w_{r+\frac{1}{2}} + w_{r-\frac{1}{2}}}{2} \quad (7)$$

и условия периодичности  $w_{N+1} = w_1$ ,  $w_{\frac{1}{2}} = w_{N+\frac{1}{2}}$ . В результате получается следующая система ОДУ:

$$\dot{u}_r = [-dq_1 + uf_1]_r, \quad r = \overline{1, N}, \quad (8)$$

$$\dot{v}_r = [-dq_2 + vf_2]_r, \quad r = \overline{1, N}, \quad (9)$$

$$q_{1,r+\frac{1}{2}} = [-k_1 du + \alpha dp \delta u + \beta_{11} du \delta u + \beta_{12} dv \delta u]_{r+\frac{1}{2}}, \quad (10)$$

$$q_{2,r+\frac{1}{2}} = [-k_2 dv + \beta_{21} du \delta v + \beta_{22} dv \delta v]_{r+\frac{1}{2}}. \quad (11)$$

Чтобы обеспечить правильную аппроксимацию локального взаимодействия, используются специальные формулы:

$$f_{1,r} = \mu \left( 1 - \frac{u_r}{P_r} \right) - \frac{\widetilde{B}_r v_r}{\widetilde{D}_{0,r} + \widetilde{D}_{1,r} u_r + \widetilde{D}_{2,r} v_r}, \quad P_r = \left[ \frac{1}{h} \int_{x_r - \frac{h}{2}}^{x_r + \frac{h}{2}} \frac{dx}{p} \right]^{-1}, \quad (12)$$

$$f_{2,r} = -\lambda + \frac{\widetilde{B} \widetilde{\gamma}_r u_r}{\widetilde{D}_{0,r} + \widetilde{D}_{1,r} u_r + \widetilde{D}_{2,r} v_r}, \quad (13)$$

$$\{\widetilde{B}_r, \widetilde{\gamma}_r, \widetilde{D}_{j,r}\} = \frac{1}{h} \int_{x_r - \frac{h}{2}}^{x_r + \frac{h}{2}} \{B, \gamma, D_j\} dx, \quad j = 0, 1, 2. \quad (14)$$

Построенная конечномерная модель с дополнительными дискретными аналогами условий периодичности  $q_{j,\frac{1}{2}} = q_{j,N+\frac{1}{2}}$  ( $j = 1, 2$ ) может быть записана в виде

$$\dot{W} = \Phi(W), \quad W(0) = W^0, \quad (15)$$

здесь  $W = (u_1, u_2, \dots, u_N, v_1, v_2, \dots, v_N)$  — вектор значений переменных в узлах сетки. Начальные данные  $W^0$  для системы (8)–(11) получаются из (5). Для интегрирования системы (15) по времени применялся метод Рунге–Кутты четвертого порядка.

## Локальное взаимодействие хищника и жертвы

Число параметров в системе (1)–(3) можно уменьшить, проведя замену переменных  $t$ ,  $v$  и вводя новые коэффициенты:

$$\frac{D_1 t}{B} \rightarrow t, \quad \frac{\mu D_1}{B} \rightarrow \mu, \quad \frac{\lambda D_1}{B} \rightarrow \lambda, \quad d_2 = \frac{D_2}{D_1}. \quad (16)$$

Фактически далее рассматривается система (1)–(3), где  $B_1 = 1$ ,  $B_2 = \gamma$ ,  $D_1 = 1$ . Коэффициент смертности хищника  $\lambda$  далее используется в качестве бифуркационного параметра.

Для бездиффузионного приближения ( $k_j = \beta_{ij} = \alpha = 0$ ) имеем систему двух обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка, где из-за неоднородности ресурса  $p(x)$  появляется дополнительный параметр — пространственная переменная  $x$ :

$$\dot{u} = u \left[ \mu \left( 1 - \frac{u}{p} \right) - \frac{v}{d_0 + u + d_2 v} \right], \quad \dot{v} = v \left[ -\lambda + \frac{\gamma u}{d_0 + u + d_2 v} \right]. \quad (17)$$

Анализ модели Беддингтона–ДеАнгелиса для постоянного ресурса (емкости среды) проводился в ряде работ (см., например, [Cosner et al., 1999]). Были рассмотрены различные комбинации параметров и получены результаты об устойчивости равновесий и о возможных сценариях динамического поведения. Аналитически при некоторых упрощающих предположениях и численно найдены условия возникновения периодических решений.

Приведем краткий вывод необходимых для дальнейшего формул с учетом неоднородного ресурса жертвы  $p(x)$ . Используем методы качественного бифуркационного анализа популяционных моделей [Базыкин, 2003]. Для любых значений параметров система (17) имеет неустойчивое нулевое равновесие  $u = v = 0$  и равновесие с жертвой без хищника:

$$u = p, \quad v = 0. \quad (18)$$

Для равновесия (18) характеристическое уравнение дается квадратным уравнением

$$(\sigma + \mu) \left[ \sigma + \left( \lambda - \frac{\gamma p}{p + d_0} \right) \right] = 0.$$

Видно, что равновесие (18) устойчиво для  $\lambda > \lambda_B$ , где

$$\lambda_B = \frac{\gamma p}{p + d_0}. \quad (19)$$

Чтобы найти стационарное решение с ненулевыми  $u_*$ ,  $v_*$ , получаем уравнение для плотности жертвы:

$$E(u) = \gamma \mu d_2 u^2 - p(\gamma \mu d_2 + \lambda - \gamma)u - \lambda p d_0 = 0 \quad (20)$$

и формулу для вычисления плотности хищника:

$$v_* = \frac{\mu \gamma}{\lambda} u_* \left( 1 - \frac{u_*}{p} \right). \quad (21)$$

Справедлива следующая

**Лемма 1.** При  $\lambda < \lambda_B$  система (17) имеет равновесие, соответствующее сосуществованию хищника и жертвы  $(u_*, v_*)$ , где  $u_*$  – решение уравнения (20), а  $v_*$  находится по формуле (21). Данное равновесие  $(u_*, v_*)$  устойчиво при

$$d_2 > \frac{1}{\gamma} - \frac{u_*}{\lambda(p - u_*)}. \quad (22)$$

*Доказательство.* При  $\lambda < \lambda_B$  значение  $u_* \in (0, p)$ , так как коэффициент при  $u^2$  положителен и  $E(0) < 0$ . Из формулы (8) следует, что  $v_* > 0$ . Характеристическое уравнение для равновесия  $(u_*, v_*)$  имеет вид

$$\sigma^2 + P\sigma + Q = 0, \quad (23)$$

где

$$P = \frac{\mu\gamma u_*^2 \gamma u_* + \lambda(\gamma d_2 - 1)(p - u_*)}{\lambda^2 p (v_* d_2 + u_* + d_0)^2},$$

$$Q = \frac{(\mu u_* v_* d_2^2 + \mu u_*^2 d_2 + \mu u_* d_0 d_2 + p d_0) \gamma u_*}{p (v_* d_2 + u_* + d_0)^3}.$$

Устойчивость равновесия следует из критерия Стодолы, так как при выполнении условия (22) получается  $P > 0$ , а  $Q > 0$  в силу положительности  $u_*, v_*$  и всех параметров.  $\square$

При  $d_0 = 0$  из (3) получается модель Ардити–Гинзбурга [Arditi, Ginzburg, 1989], и равновесие без хищника ( $u = p, v = 0$ ) устойчиво, когда  $\lambda > \lambda_A \equiv \gamma$ . Если параметр  $\gamma$  не зависит от  $x$ , то для всех точек неоднородного ареала получается единое критическое значение смертности  $\lambda_A$ . Из (24) находится явное выражение для  $u_*$ , формулы для равновесия могут быть записаны следующим образом:

$$u_* = p + p \frac{\lambda - \lambda_A}{\mu d_2 \lambda_A}, \quad v_* = \frac{\lambda_A - \lambda}{d_2 \lambda} u_*. \quad (24)$$

Это решение дает положительные  $u_*, v_*$  для значений  $\lambda$ , принадлежащих промежутку

$$\max\{0, \Lambda_A^0\} \leq \lambda \leq \lambda_A, \quad \Lambda_A^0 = \gamma(1 - \mu d_2). \quad (25)$$

Согласно лемме 1 равновесие (24) устойчиво при условии  $P > 0$ , в случае модели АГ этот коэффициент ( $P_A$ ) может быть записан в виде

$$P_A(\lambda) = \left( \frac{1}{d_2 \lambda_A^2} - \frac{1}{\lambda_A} \right) \lambda^2 + \lambda + \mu - \frac{1}{d_2}. \quad (26)$$

**Лемма 2.** Для системы уравнений (17) при  $d_0 = 0$  верны следующие утверждения:

- 1) для  $\mu d_2 \geq 1$  или  $\gamma d_2 \geq 1$  равновесие (24) устойчиво для всех  $\lambda \in [0, \lambda_A]$ ;
- 2) если  $d_2 < \min\left\{\frac{1}{\mu}, \frac{1}{\lambda_A}\right\}$ , то существует значение  $\Lambda_A$ :

$$\Lambda_A = r \lambda_A, \quad r = \frac{d_2 \lambda_A - \sqrt{d_2^2 \lambda_A^2 + 4(d_2 \mu - 1)(d_2 \lambda_A - 1)}}{2(d_2 \lambda_A - 1)}, \quad (27)$$

такое, что равновесие (24) устойчиво на интервале  $[\Lambda_A, \lambda_A]$  и неустойчиво на интервале  $[\Lambda_A^0, \Lambda_A]$ .

*Доказательство.*

1. Можно положить  $\lambda = \varepsilon\lambda_A$ ,  $\varepsilon \in [0, 1]$  и записать  $P_A(\lambda)$  в виде

$$P_A(\lambda) = \frac{\varepsilon^2}{d_2} + \varepsilon\lambda_A(1 - \varepsilon) + \mu - \frac{1}{d_2}.$$

Если  $\mu \geq \frac{1}{d_2}$ , то  $P_A(\lambda) > 0$  для всех  $\lambda \in [0, \lambda_A]$ ; соответственно, равновесие (24) устойчиво для всех  $\lambda \in [0, \lambda_A]$ . Для  $\gamma d_2 \geq 1$  утверждение следует из леммы 1.

2. В этом случае  $P_A(\lambda)$  имеет два решения с противоположными знаками. Поскольку  $P_A(\lambda_A) = \mu$  и

$$P_A(\lambda_A(1 - \mu d_2)) = -\mu(\lambda_A d_2 - 1)(\mu d_2 - 1) < 0,$$

то  $\Lambda_A$  является положительным решением  $P_A(\lambda) = 0$ . Таким образом, при  $\lambda \in (\Lambda_A, \lambda_A)$  имеем  $P_A(\lambda) > 0$  и равновесие (24) устойчиво, а на интервале  $(\Lambda_A^0, \Lambda_A)$  — неустойчиво.  $\square$

В случае  $d_2 > \frac{1}{\mu}$  ситуация регулируется теоремой 2.4 из [Kuang, Beretta, 1998], в которой доказано, что при  $0 < \lambda < \Lambda_A^0$  существуют положительные решения  $(u(t), v(t))$  системы (17) ( $d_0 = 0$ ) такие, что  $\lim_{t \rightarrow \infty} (u(t), v(t)) \rightarrow (0, 0)$ .

Формулы, соответствующие функциональному отклику Холлинга второго рода, получают из (17) при  $d_2 = 0$ . Равновесие (18) устойчиво при  $\lambda > \lambda_H = \lambda_B$  (см. формулу (19)). При  $\lambda < \lambda_H$  существует равновесие

$$u_* = \frac{\delta\lambda}{\lambda_H - \lambda + \delta\lambda_H} p, \quad v_* = \frac{\mu\gamma(\lambda_H - \lambda)(1 + \delta)}{\delta p \lambda^2} u_*^2, \quad (28)$$

и оно устойчиво при

$$\lambda \in [\Lambda_H, \lambda_H], \quad \Lambda_H = \max\{0, \lambda_H(1 - \delta)\}. \quad (29)$$

Модели взаимодействия популяций жертв и хищников, описываемые трофической функцией Холлинга второго типа, рассматривались во многих работах (см. ссылки [Тютюнов, Титова, 2018]), влияние на динамику стохастических возмущений исследовалось, например, в [Абрамова, Рязанова, 2019].

Выше было отмечено, что критическое значение  $\lambda_A$  для модели Ардити–Гинзбурга не зависит от  $x$ . В [Цибулин, Ха, Зеленчук, 2021] показано, что зависимость  $\lambda_H$  от функции ресурса приводит к парадоксальности в распределении хищников и жертв. Сформулируем условия для модели Беддингтона–ДеАнгелиса, при которых критическое число  $\lambda_B$  постоянно для всех точек ареала.

**Предложение.** Пусть  $d_0 = \delta[1 - t + tp(x)]$  и  $\delta, \gamma$  — константы. Критическое число  $\lambda_B$  не будет зависеть от  $x$ , если  $t = 1$ , т. е.  $d_0 = \delta p(x)$ .

## Численные результаты

Представим результаты компьютерного анализа задачи о динамике системы хищника и жертвы на кольцевом ареале с использованием модели Беддингтона–ДеАнгелиса (БДА) и их сопоставление с частными случаями функционального отклика — Ардити–Гинзбурга (АГ) и Холлинга. В расчетах использовалась модельная функция ресурса (емкости среды)  $p = 1 + 0,5 \sin 2\pi x$ .

Для фиксированных параметров  $\mu = 2$ ,  $\gamma = 1,2$ ,  $d_2 = 0,28$ ,  $d_0 = 0,4$  найдем значения критических чисел, используя формулы (19), (27):  $\lambda_A = 1,2$ ,  $\lambda_H = \lambda_B = 0,923$ ,  $\Lambda_A \approx 0,719$ ,  $\Lambda_H = 0,646$ . Видно, что разница между  $\lambda_B$  и  $\lambda_A$ ,  $\Lambda_H$  и  $\Lambda_A$  достаточно велика. Для больших значений

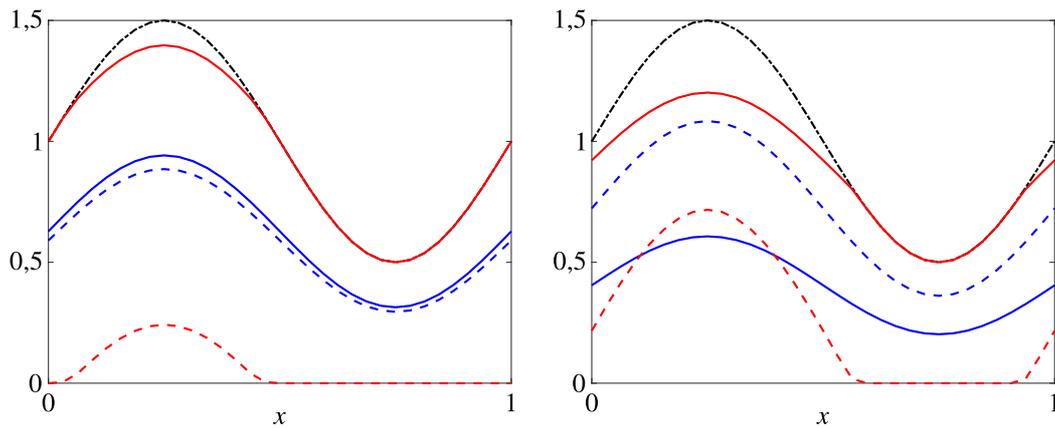


Рис. 1. Стационарные распределения жертвы  $u(x)$  (сплошная кривая) и хищника  $v(x)$  (штриховая) для моделей Беддингтона–ДеАнгелиса (красный цвет) и Ардити–Гинзбурга (синий цвет) при нулевых диффузии и таксисе; слева:  $\lambda = 0,8$ ,  $d_0 = \delta = 0,4$ ; справа:  $\lambda = 0,95$ ,  $d_0 = \delta = 0,3$ ;  $\gamma = 1,2$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $d_2 = 0,28$ ,  $p(x)$  – штрихпунктирная кривая

коэффициента  $\delta$  результаты численных расчетов динамики напоминают получаемые на основе модели Холлинга второго рода.

На рис. 1 даны стационарные распределения для модели Беддингтона–ДеАнгелиса при  $\delta = 0,4$  (слева) и  $\delta = 0,3$  (справа),  $m = 0$ . Значения параметра смертности соответственно равны  $\lambda = 0,8$  и  $\lambda = 0,95$ . Видно, что для модели БДА распределение жертвы на правой половине ареала (интервал  $[0, 1]$ ) повторяет график функции  $p(x)$ , при этом получается нулевая плотность хищника. Для сравнения на рис. 1 представлены результаты на основе модели Ардити–Гинзбурга. В отличие от модели БДА для АГ на всем ареале плотность хищника положительна. Более того, для АГ при  $d_0 = 0,4$  и  $\lambda = 0,8$  графики плотностей жертвы и хищника почти совпали, а при  $d_0 = 0,3$  и  $\lambda = 0,95$  получается преобладание хищника над жертвой.

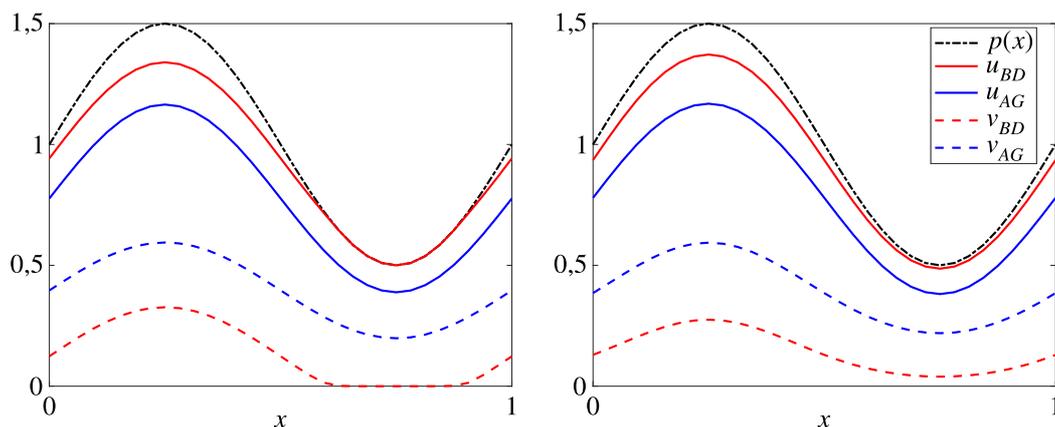


Рис. 2. Стационарные распределения жертвы  $u(x)$  (сплошная кривая) и хищника  $v(x)$  (штриховая) для модели Беддингтона–ДеАнгелиса (красный цвет) и Ардити–Гинзбурга (синий цвет); слева – бездиффузионное приближение; справа:  $k_1 = 0,001$ ,  $k_2 = 0,0015$ ,  $\alpha = \beta_{11} = -\beta_{12} = \beta_{21} = \beta_{22} = k_2$ ;  $\gamma = 1,2$ ,  $\lambda = 1,05$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $d_0 = \delta = 0,1$ ,  $d_2 = 0,28$ ,  $p(x)$  – штрихпунктирная кривая

При уменьшении коэффициента  $d_0$  снижается разница между стационарными распределениями, рассчитанными по моделям Беддингтона–ДеАнгелиса и Ардити–Гинзбурга. На рис. 2 приведены результаты расчетов при значении параметра смертности  $\lambda$ , немногим меньшим кри-

тической величины  $\lambda_A$ . Слева даны плотности в случае бездиффузионного приближения, а справа — при малых диффузионных коэффициентах. В расчетах учитывался таксис обоих видов: жертва движется в сторону большего ресурса  $p(x)$ , реагирует на распределение хищника, а хищник — соответственно на распределение жертвы, при этом имеется и самотаксис. Из-за учета этих эффектов происходит увеличение плотности в местах большего ресурса.

В бездиффузионном приближении переменная  $x$  является параметром; соответственно, никаких пространственных переносов не происходит. При использовании модели Беддингтона–ДеАнгелиса с  $m = 0$  плотность хищника равна нулю на промежутке  $x \in [0,65, 0,85]$ , а плотность жертвы совпадает с кривой ресурса (емкости среды); см. левую часть рис. 2. При малых коэффициентах диффузии и таксиса (медленные пространственные движения) учет пространственных переносов приводит к заполнению хищником всего интервала (см. правую часть рис. 2), но при этом сохраняется большой разрыв между решениями на основе моделей Беддингтона–ДеАнгелиса и Ардити–Гинзбурга.

В дальнейших расчетах было зафиксировано отношение между диффузионными и миграционными коэффициентами:  $k_2 = 1,5k_1$ ,  $\alpha = -\beta_{12} = \beta_{21} = k_2$ ,  $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$ . Это соответствует большей подвижности хищника и значительному таксису: жертвы — на ресурс и от хищника, а хищника — в сторону жертвы.

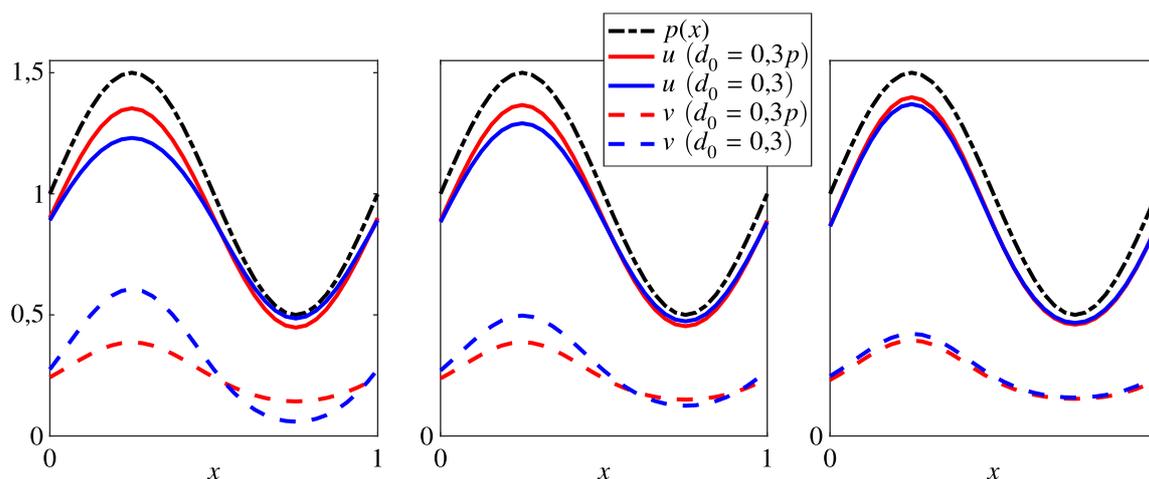


Рис. 3. Стационарные распределения жертвы  $u(x)$  (сплошная кривая) и хищника  $v(x)$  (штриховая) для модели Беддингтона–ДеАнгелиса при  $d_0 = \delta p(x)$  (синий цвет) и  $d_0 = \delta$  (красный цвет) и различных коэффициентах диффузии:  $k_1 = 0,001$  (слева),  $k_1 = 0,005$  (центр),  $k_1 = 0,05$  (справа);  $p(x)$  — штрихпунктирная кривая,  $\gamma = 1,2$ ,  $\lambda = 0,95$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $\delta = 0,4$ ,  $d_2 = 0,28$ ;  $k_2 = 1,5k_1$ ,  $\alpha = -\beta_{12} = \beta_{21} = k_2$ ,  $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$

Было проведено сравнение результатов в случае постоянного коэффициента  $d_0$  и при  $d_0 = \delta p(x)$  для модели Беддингтона–ДеАнгелиса. Расчет проводился до установления к стационарному решению. Для трех наборов диффузионных коэффициентов на рис. 3 приведены плотности жертвы и хищника, отвечающие финальному распределению. Видно, что с увеличением диффузии разница в результатах становится меньше. Однако при малых диффузионных коэффициентах распределения для жертвы (хищника) заметно различаются.

Проведенное компьютерное исследование показало, что для модели Ардити–Гинзбурга ( $d_0 = 0$ ) характерен следующий сценарий при изменении параметра  $\lambda$ :

- 1) при  $\lambda > \lambda_A$  устойчиво равновесие с ненулевой жертвой ( $u = p(x)$ ,  $v = 0$ );
- 2) в диапазоне  $\lambda_A < \lambda < \lambda_A$  устойчиво равновесие сосуществующих видов ( $u_*$ ,  $v_*$ );

- 3) при  $\Lambda_A^0 < \lambda < \lambda_A$  имеется небольшой диапазон значений, для которых реализуется предельный цикл;
- 4) при  $0 < \lambda < \Lambda_A^0$  происходит гибель обоих видов:  $(u(t), v(t)) \rightarrow (0, 0)$ .

Для модели Беддингтона–ДеАнгелиса (ненулевые  $d_0$ ) получено:

- 1) при  $\lambda > \lambda_B$  устойчиво равновесие ( $u = p(x), v = 0$ );
- 2) в диапазоне  $\Lambda_B < \lambda < \lambda_B$  устойчиво равновесие  $(u_*, v_*)$ ;
- 3) для  $0 < \lambda < \Lambda_B$  реализуется предельный цикл.

По мере приближения  $\lambda$  к нулю колебания популяций приобретают релаксационный характер, когда происходит почти полное исчезновение жертвы при значительном снижении плотности хищника, затем — быстрый рост популяции жертвы и с задержкой хищника. При этом исчезновения обоих видов не случается, как для модели Ардити–Гинзбурга.

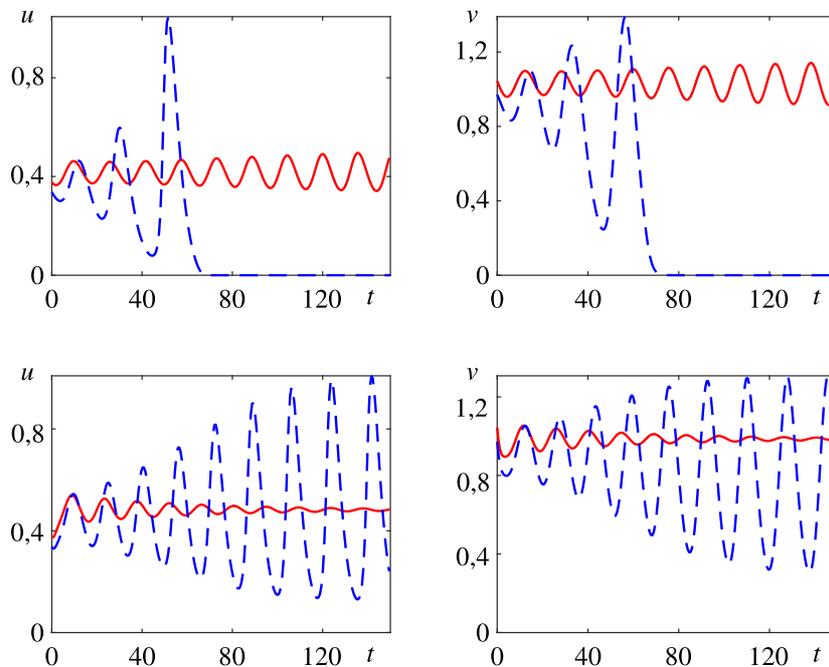


Рис. 4. Изменение во времени плотности жертвы и хищника при  $x = a/4$  для моделей Беддингтона–ДеАнгелиса (красная сплошная кривая) и Ардити–Гинзбурга (синяя штриховая) при различных диффузионных коэффициентах:  $k_1 = 0,001$  (верх);  $k_1 = 0,01$  (низ);  $\lambda = 0,68$ ,  $\gamma = 1,2$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $\delta = 0,01$ ,  $d_2 = 0,28$ ,  $k_2 = 1,5k_1$ ,  $\alpha = \beta_{12} = \beta_{21} = k_2$ ,  $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$

На рис. 4 приведены графики зависимости от времени плотности жертвы и хищника в точке  $x = a/4$  для моделей Беддингтона–ДеАнгелиса (сплошные кривые) и Ардити–Гинзбурга (штриховые кривые) при разных диффузионных коэффициентах. В качестве начальных данных было использовано малое отклонение от неустойчивого при  $\lambda = 0,68$  равновесия  $(u_*, v_*)$ . Для модели Ардити–Гинзбурга в случае малых коэффициентов диффузии и адвекции вначале растет амплитуда колебаний, а затем происходит исчезновение хищника и жертвы. При больших значениях коэффициентов диффузии и адвекции формируется колебательный режим. В случае модели Беддингтона–ДеАнгелиса исчезновения видов не происходит, амплитуда колебаний значительно меньше, а при больших коэффициентах диффузии наблюдается выход на стационарное решение.

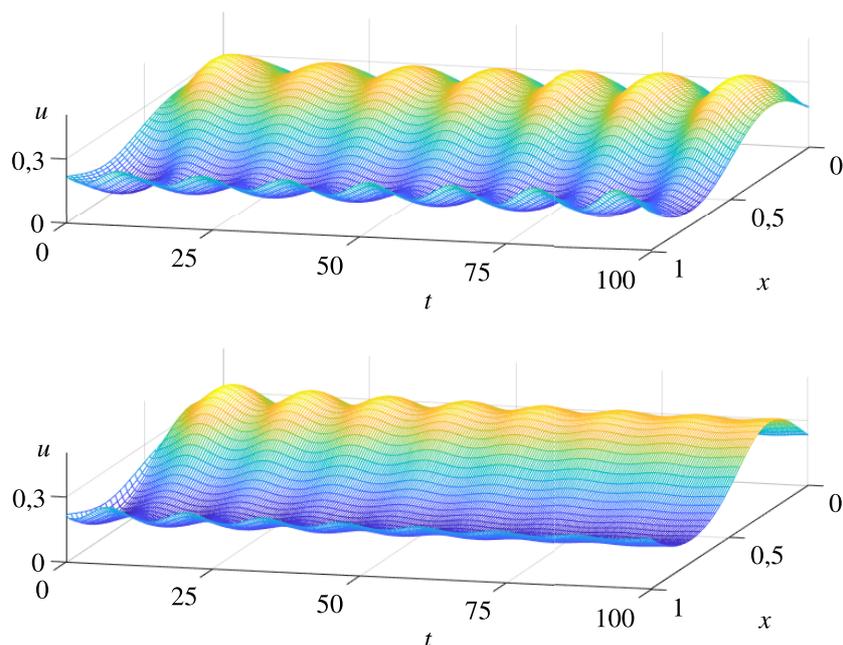


Рис. 5. Пространственно-временные распределения жертвы для малых ( $k_1 = 0,002$ , верх) и больших ( $k_1 = 0,05$ , низ) коэффициентов диффузии и адвекции для модели Беддингтона–ДеАнгелиса;  $\lambda = 0,55$ ,  $\gamma = 1,2$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $\delta = 0,005$ ,  $d_2 = 0,28$ ,  $k_2 = 1,5k_1$ ,  $\alpha = -\beta_{12} = \beta_{21} = k_2$ ,  $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$

На рис. 5 представлено развитие во времени распределений жертвы для модели Беддингтона–ДеАнгелиса. Видно, что даже при малых значениях параметра  $\delta = 0,005$  происходит установление к стационарному решению в отличие от модели Ардити–Гинзбурга, для которой при  $\lambda = 0,55$  происходит гибель обеих популяций.

Проведем сравнение моделей функционального отклика, используя формулы для критических чисел бифуркационных переходов и вычисления значений  $\lambda$ , при которых стационарные распределения видов становятся неустойчивыми и формируются колебательные режимы. В ходе компьютерного эксперимента решалась полная система уравнений диффузии–реакции–адвекции, находились  $\Lambda_B$  и  $\Lambda_A$ , для модели Ардити–Гинзбурга также определялись пороговые значения параметра смертности  $\Lambda_A^0$ , ниже которого динамика приводит к гибели обоих видов. На рис. 6 представлены кривые критических значений в случае бездиффузионного приближения (слева) и случая умеренных диффузии и таксиса (справа) для нескольких значений  $d_2$ . Красным цветом даны результаты для модели Беддингтона–ДеАнгелиса, а синим – Ардити–Гинзбурга. В случае модели Ардити–Гинзбурга критическое значение  $\lambda_A$  не зависит от параметра  $d_0$ , а для модели Беддингтона–ДеАнгелиса получается снижение критического значения  $\lambda_B$  с ростом  $d_0$ . Для модели БДА наблюдается монотонное увеличение  $\Lambda_B$  с убыванием  $d_2$ , нулевое значение  $d_2 = 0$  отвечает модели АГ.

При больших значениях  $d_2$  и  $d_0$  для модели Беддингтона–ДеАнгелиса могут отсутствовать периодические колебательные режимы. Например, для  $d_2 = 0,28$  и бездиффузионного приближения колебания невозможны при  $d_0 < 0,3$  (см. левую часть рис. 6). В случае диффузии ( $k_1 = 0,05$ ) соответствующий порог равен  $d_0 = 0,2$ . Увеличение коэффициента диффузии приводит к смещению кривых 1–4 вниз и влево. В целом разница между критическими значениями в бездиффузионном приближении и для выбранного варианта ненулевых миграционных коэффициентов оказалась невелика.

Отметим, что в расчетах достаточно малым получился диапазон значений параметра смертности  $\lambda$ , при которых модель Ардити–Гинзбурга допускает колебательные режимы. При

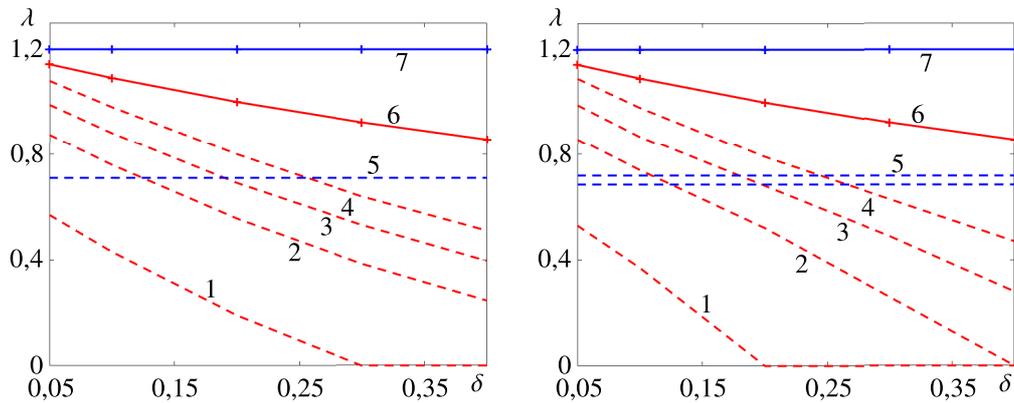


Рис. 6. Зависимость критических значений параметра смертности  $\lambda$  от параметра  $\delta$  для модели Беддингтона – ДеАнгелиса (красный цвет) с  $d_0 = \delta p(x)$  и Ардити – Гинзбурга (синий цвет); слева – бездиффузионное приближение, справа –  $k_1 = 0,05$ :  $\Lambda_B$  при  $d_2 = 0,28$  (кривая 1),  $0,14$  (кривая 2),  $0,07$  (кривая 3),  $0$  (кривая 4, модель Холлинга),  $\Lambda_A$  (кривая 5),  $\lambda_B$  (кривая 6),  $\lambda_A$  (кривая 7);  $\gamma = 1,2$ ,  $\mu = 2,0$ ,  $k_2 = 1,5k_1$ ,  $\alpha = -\beta_{12} = \beta_{21} = k_2$ ,  $\beta_{11} = \beta_{22} = 0$

рассмотрении задачи для модели Беддингтона – ДеАнгелиса, с учетом диффузии и таксиса, расстояние между двумя штриховыми линиями мало, а в бездиффузионном приближении оно практически незаметно (см. правую часть рис. 6).

## Заключение

Проведен анализ системы уравнений, описывающей характерные особенности динамики хищника и жертвы в условиях пространственной неоднородности. Уравнения с частными производными учитывают реакцию (локальное взаимодействие видов), диффузию и таксис (перенос видов из-за направленной миграции). В общем случае параметры соответствующих членов в уравнениях зависят от времени и пространственных координат. В данном исследовании рассматривается переменная по пространству функция ресурса для жертвы (емкость среды). В уравнении для жертвы функция ресурса действует как ограничитель неконтролируемого роста популяции и участвует в определении направленной миграции, моделируя стремление вида к лучшим условиям. В уравнении для хищника плотность распределения жертвы участвует в локальном члене (реакция) и таксисном компоненте.

Исследован вопрос, каким образом функция ресурса может быть использована в уравнении для хищника. Проанализированы параметры, участвующие в описании локального взаимодействия хищника и жертвы, в предположении независимости этих параметров от времени. Проведено сравнение реализаций локального взаимодействия и установлены особенности динамики для различных моделей локального взаимодействия. В случае соотношений Беддингтона – ДеАнгелиса с постоянными на ареале коэффициентами обнаружена зависимость критического значения параметра смертности хищника от пространственной координаты. Показано, что для модели Ардити – Гинзбурга данный эффект не наблюдается. Предложена модификация коэффициента  $d_0 = \delta p(x)$  в знаменателе трофической функции Беддингтона – ДеАнгелиса. Использование переменного по  $x$  коэффициента  $d_0$  позволило обеспечить независимость критического значения параметра смертности хищника от пространственной координаты. В численном эксперименте показано, что с увеличением коэффициентов диффузии и таксиса уменьшается разница в распределении видов для двух моделей (модифицированной и с постоянными коэффициентами); см. рис. 3.

Поскольку получение экспериментальных данных о пространственной изменчивости используемых в формулах функционального отклика параметров достаточно тяжело, то представленные результаты, по нашему мнению, могут помочь планированию необходимых полевых наблюдений.

## Список литературы (References)

- 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 uchedom konkurentsii i nasyshcheniya [Dynamic regimes of the stochastic «prey–predatory» model with competition and saturation] // Computer research and modeling. — 2019. — Vol. 11, no. 3. — P. 515–531 (in Russian).
- Базыкин 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.* Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy. — Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)
- Белотелов Н. В., Лобанов А. И.* Популяционные модели с нелинейной диффузией // Математическое моделирование. — 1997. — Т. IX, № 12. — С. 43–56.  
*Belotelov N. V., Lobanov A. I.* Populyatsionnye modeli s nelineynoy diffuziey [Population models with nonlinear diffusion] // Matematicheskoe modelirovanie. — 1997. — Vol. 9, no. 12. — P. 43–56 (in Russian).
- Будянский А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование многофакторного таксиса в системе «хищник–жертва» // Биофизика. — 2019. — Т. 64, вып. 2. — С. 343–349.  
*Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modeling a multifactorial taxis in the «predator–prey» system // Biophysics. — 2019. — Vol. 64 (2). — P. 256–260. (Original Russian paper: *Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modelirovanie mnogofaktornogo taksisa v sisteme «khishchnik–zhertva» // Biofizika. — 2019. — Т. 64, № 2. — P. 343–349.)
- 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 zhertv [Regarding the dynamics of cosymmetric predator–prey systems] // Computer research and modeling. — 2017. — Vol. 9, no. 5. — P. 799–813 (in Russian).
- Зеленчук П. А., Цибулин В. Г.* Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» при многофакторном таксисе // Биофизика. — 2021. — Т. 66, № 3. — С. 546–554.  
*Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* The ideal free distribution in a predator–prey model with multifactor taxis // Biophysics. — 2021. — Vol. 66, no. 3. — P. 464–471. (Original Russian paper: *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* Ideal'noe svobodnoe raspredelenie v modeli «khishchnik–zhertva» pri mnogofaktornom taksise // Biofizika. — 2021. — Т. 66, № 3. — P. 546–554.)
- 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.: *Myurrei Dzh.* Matematicheskaya biologiya. T. 1. — М.–Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy; Regulyarnaya i khaoticheskaya dinamika, 2011. — 1104 p.)
- 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).
- Тютюнов Ю. В., Титова Л. И.* От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журнал общей биологии. — 2018. — Т. 79, № 6. — С. 428–448.  
*Tutyunov Yu. V., Titova L. I.* Ot Lotki–Vol'terra k Arditi–Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsii [From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of the evolution of trophic functions] // Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]. — 2018. — Vol. 79 (6). — P. 428–448 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П.* Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.  
*Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P.* Osnovnye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [The key

- approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // *Computer Research and Modeling*. — 2019. — Vol. 11, no. 1. — P. 119–151 (in Russian).
- Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А. Нелинейная динамика системы «хищник–жертва» на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. — 2021. — Т. 29, № 5. — С. 751–764. — DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764
- Tsybulin V. G., Ha T. D., Zelenchuk P. A. Nelineinaya dinamika sistemy «khishchnik–zhertva» na neodnorodnom areale i stsenarii lokal'nogo vzaimodeistviya vidov [Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species] // *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Prikladnaya nelineinaya dinamika* [Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics]. — 2021. — Vol. 29 (5). P. 751–764. — DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764 (in Russian).
- Arditi R., Ginzburg L. R. Coupling in predator–prey dynamics: ratio–dependence // *J. Theor. Biol.* — 1989. — Vol. 139 (3). — P. 311–326.
- Arditi R., Ginzburg L. R. *How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology*. — NY: Oxford Univ. Press, 2012.
- Arumugam R., Guichard F., Lutscher F. Persistence and extinction dynamics driven by the rate of environmental change in a predator–prey metacommunity // *Theoretical Ecology*. — 2020. — Vol. 13 (4). — P. 629–643.
- Beddington J. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // *J. Anim. Ecol.* — 1975. — Vol. 44. — P. 331–340.
- 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.
- Cantrell R. S., Cosner C. On the Dynamics of Predator–Prey Models with the Beddington–DeAngelis Functional Response // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. — 2001. — Vol. 257. — P. 206–222.
- Cosner C., Cantrell R. *Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations*. — Chichester: John Wiley and Sons Ltd, 2003.
- Cosner C., Deangelis D. L., Ault J. S., Olson D. B. Effects of spatial grouping on the functional response of predators // *Theoretical Population Biology*. — 1999. — Vol. 56 (1). — P. 65–75.
- Cosner C. Reaction–diffusion–advection models for the effects and evolution of dispersal // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series A*. — 2014. — Vol. 34 (5). — P. 1701–1745.
- DeAngelis D. L., Goldstein R., O'Neill R. A model for trophic interaction // *Ecology*. — 1975. — Vol. 56. — P. 881–892.
- Fagan W. F., Hoffman T., Dahiya D., Gurarie E., Cantrell R. S., Cosner C. Improved foraging by switching between diffusion and advection: benefits from movement that depends on spatial context // *Theoretical Ecology*. — 2020. — Vol. 13 (2). — P. 127–136.
- Haskell E. C., Bell J. Pattern formation in a predator–mediated coexistence model with prey-taxis // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series B*. — 2020. — Vol. 25 (8). — P. 2895–2921.
- Holling C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Can. Entomologist*. — 1959. — Vol. 91. — P. 385–398.
- Hwang T. Global analysis of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response // *J. Math. Anal. Appl.* — 2003. — Vol. 281. — P. 395–401.
- Jiang X., She Z., Ruan S. Global dynamics of a predator–prey system with density–dependent mortality and ratio–dependent functional response // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series B*. — 2021. — Vol. 26 (4). — P. 1967–1990.
- Kim K., Choi W. Local dynamics and coexistence of predator–prey model with directional dispersal of predator // *Mathematical Biosciences and Engineering*. — 2020. — Vol. 17. — P. 6737–6755.
- Kuang Y., Beretta E. Global qualitative analysis of a ratio–dependent predator–prey system // *J. Math. Biol.* — 1998. — Vol. 3. — P. 389–406.

- Liu S., Beretta E., Breda D.* Predator–prey model of Beddington – DeAngelis type with maturation and gestation delays // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. — 2020. — Vol. 11. — P. 4072–4091.
- Malchow H., Petrovskii S. V., Venturino E.* Spatiotemporal Patterns in Ecology and Epidemiology: Theory, Models and Simulation. — Chapman and Hall/CRC, 2008.
- Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical biophysics. — Springer, 2014.
- Seo G., Wolkowicz G. S. K.* Pest control by generalist parasitoids: A bifurcation theory approach // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series S*. — 2020. — Vol. 13 (11). — P. 3157–3187.
- Shulin S., Cuihua G.* Dynamics of a Beddington – DeAngelis type predator–prey model with impulsive effect // *Journal of Mathematics*. — 2013. — № 826857.
- Turchin P. B.* Complex population dynamics. — Princeton University Press, 2003.
- Wang J., Wu S., Shi J.* Pattern formation in diffusive predator–prey systems with predator–taxis and prey–taxis // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series B*. — 2021. — Vol. 26, no. 3. — P. 1273–1289.
- Zhang B., DeAngelis D. L., Ni W. M.* Carrying Capacity of Spatially Distributed Metapopulations // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2021. — Vol. 36 (2). — P. 164–173.