

УДК: 519.8

Мультистабильность для системы трех конкурирующих видов

Б. Х. Нгуен^{1,a}, Д. Т. Ха^{1,2,b}, В. Г. Цибулин^{1,c}

¹Южный федеральный университет,
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а

²Вьетнамско-Венгерский индустриальный университет,
Вьетнам, г. Ханой, р. Шонтэй, ул. Хью Нгхи, 16

E-mail: ^a kng@sfedu.ru, ^b toanh.d.viu@gmail.com, ^c vgcibulin@sfedu.ru

Получено 05.09.2022, после доработки — 30.09.2022.

Принято к публикации 05.10.2022.

Проводится исследование вольтерровской модели, описывающей конкуренцию трех видов. Соответствующая система дифференциальных уравнений первого порядка с квадратичной правой частью после замены переменных сводится к системе с восемью параметрами. Два из них характеризуют скорости роста популяций, для первого вида этот параметр принят равным единице. Остальные шесть коэффициентов задают матрицу взаимодействий видов. Ранее при аналитическом исследовании так называемых симметричной модели [May, Leonard, 1975] и асимметричной модели [Chi, Wu, Hsu, 1998] с коэффициентами роста, равными единице, были установлены соотношения на коэффициенты взаимодействия, при которых система имеет однопараметрическое семейство предельных циклов. В данной работе проведено численно-аналитическое исследование полной системы на основе косимметричного подхода, позволившего определить соотношения на параметры, которым отвечают семейства равновесий. Получены различные варианты однопараметрических семейств и показано, что они могут состоять как из устойчивых, так и из неустойчивых равновесий. В случае матрицы взаимодействий с единичными коэффициентами найдены мультикосимметрия системы и двухпараметрическое семейство равновесий, существующее при любых коэффициентах роста. Для различных коэффициентов взаимодействия найдены значения параметров роста, при которых реализуются периодические режимы. Их принадлежность семейству предельных циклов подтверждена расчетом мультипликаторов. В широком диапазоне значений, нарушающих соотношения, при которых обеспечивается существование циклов, получается типичное при разрушении косимметрии медленное колебательное установление. Приведены примеры, когда фиксированному значению одного параметра роста отвечают два значения другого параметра, так что существуют разные семейства периодических режимов. Таким образом, установлена вариативность сценариев развития трехвидовой системы.

Ключевые слова: мультистабильность, динамика, косимметрия, популяции, уравнения Лотки–Вольтерры, семейство равновесий, предельный цикл, обыкновенные дифференциальные уравнения

Авторы благодарны рецензентам за стимулирующие замечания. Исследование выполнено в Лаборатории вычислительной механики Южного федерального университета при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации (грант № 075-15-2019-1928).

UDC: 519.8

Multistability for system of three competing species

B. H. Nguyen^{1,a}, D. T. Ha^{1,2,b}, V. G. Tsybulin^{1,c}

¹Southern Federal University,
8a Miltralkova st., Rostov on Don city, 344090, Russia
²Vietnam-Hungary Industrial University,
16 Huu Nghi st., Son Tay disc., Hanoi city, Vietnam

E-mail: ^a kng@sfedu.ru, ^b toanh.d.viu@gmail.com, ^c vgcibulin@sfedu.ru

*Received 05.09.2022, after completion — 30.09.2022.
Accepted for publication 05.10.2022.*

The study of the Volterra model describing the competition of three types is carried out. The corresponding system of first-order differential equations with a quadratic right-hand side, after a change of variables, reduces to a system with eight parameters. Two of them characterize the growth rates of populations; for the first species, this parameter is taken equal to one. The remaining six coefficients define the species interaction matrix. Previously, in the analytical study of the so-called symmetric model [May, Leonard, 1975] and the asymmetric model [Chi, Wu, Hsu, 1998] with growth factors equal to unity, relations were established for the interaction coefficients, under which the system has a one-parameter family of limit cycles. In this paper, we carried out a numerical-analytical study of the complete system based on a cosymmetric approach, which made it possible to determine the ratios for the parameters that correspond to families of equilibria. Various variants of one-parameter families are obtained and it is shown that they can consist of both stable and unstable equilibria. In the case of an interaction matrix with unit coefficients, a multicocyclicity of the system and a two-parameter family of equilibria are found that exist for any growth coefficients. For various interaction coefficients, the values of growth parameters are found at which periodic regimes are realized. Their belonging to the family of limit cycles is confirmed by the calculation of multipliers. In a wide range of values that violate the relationships under which the existence of cycles is ensured, a slow oscillatory establishment, typical of the destruction of cocyclicity, is obtained. Examples are given where a fixed value of one growth parameter corresponds to two values of another parameter, so that there are different families of periodic regimes. Thus, the variability of scenarios for the development of a three-species system has been established.

Keywords: multistability, dynamics, cocyclicity, populations, Lotka–Volterra equations, family of equilibria, limit cycle, ordinary differential equations

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 6, pp. 1325–1342 (Russian).

The authors are grateful to the reviewers for stimulating comments. This research was carried out in the Laboratory of Computational Mechanics of Southern Federal University with the financial support of the Government of the Russian Federation (Contract no. 075-15-2019-1928).

Введение

Для описания динамики экологических систем и анализа сосуществования конкурирующих видов используются уравнения Лотки–Вольтерры [Lotka, 1925; Volterra, 1926] и различные их обобщения [Фрисман и др., 2019]. Классическая вольтерровская модель биологических сообществ включает внутривидовое и межвидовое ограничение роста [Свирижев, Логофет, 1978]:

$$\dot{N}_i = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

Здесь $N_i(t)$ — численность вида i в момент времени t , r_i — параметр роста, коэффициент α_{ij} характеризует влияние соседнего вида j на рост вида i , а точка обозначает дифференцирование по времени. Случаи $n = 1$ (логистическое уравнение) и $n = 2$ изучены [Мюррей, 2011; Базыкин, 2003; Плюснина и др., 2014], а задача для трех и более конкурирующих видов остается объектом исследования [May, Leonard, 1975; Zeeman, 1993; Chi, Wu, Hsu, 1998; Pao, 2004; Hoff, Greeff, Fay, 2009; Vasilyeva, Lutscher, 2012; Barabás, Michalska-Smith, Allesina, 2016; Chesson, 2018; Antonov et al., 2019; Manna, Volpert, Banerjee, 2021].

В случае трех конкурирующих видов из (1) с помощью замены переменных получается система, где число параметров задачи сокращается до восьми ($r_1 = 1$):

$$\dot{u}_1 = u_1(1 - u_1 - \alpha_1 u_2 - \beta_1 u_3), \quad (2)$$

$$\dot{u}_2 = r_2 u_2(1 - \beta_2 u_1 - u_2 - \alpha_2 u_3), \quad (3)$$

$$\dot{u}_3 = r_3 u_3(1 - \alpha_3 u_1 - \beta_3 u_2 - u_3). \quad (4)$$

Система имеет нулевое равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$ и три равновесия с одной ненулевой компонентой:

$$E_1 = (1, 0, 0), \quad E_2 = (0, 1, 0), \quad E_3 = (0, 0, 1). \quad (5)$$

В ряде работ система (2)–(4) рассматривалась при одинаковых коэффициентах роста $r_2 = r_3 = 1$. В [May, Leonard, 1975] исследована так называемая симметричная модель: $\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$ ($i = 1, 2, 3$). Отмечено, что равновесия (5) устойчивы при $\alpha > 1$ и $\beta > 1$. При любых значениях α, β неустойчивы равновесия, соответствующие сосуществованию двух видов:

$$E_4 = \left(0, \frac{\alpha - 1}{\alpha\beta - 1}, \frac{\beta - 1}{\alpha\beta - 1} \right), \quad E_5 = \left(\frac{\beta - 1}{\alpha\beta - 1}, 0, \frac{\alpha - 1}{\alpha\beta - 1} \right), \quad E_6 = \left(\frac{\alpha - 1}{\alpha\beta - 1}, \frac{\beta - 1}{\alpha\beta - 1}, 0 \right). \quad (6)$$

При $\alpha + \beta < 2$ устойчиво равновесие, отвечающее сосуществованию всех трех видов:

$$E_7 = \left(\frac{1}{\alpha + \beta + 1}, \frac{1}{\alpha + \beta + 1}, \frac{1}{\alpha + \beta + 1} \right), \quad (7)$$

а при $\alpha + \beta = 2$ получается семейство предельных циклов на плоскости:

$$u_1 + u_2 + u_3 = 1. \quad (8)$$

При этом неявно был исключен случай $\alpha = \beta = 1$, когда вся плоскость (8) состоит из устойчивых равновесий, т. е. имеется двухпараметрическое семейство стационарных решений:

$$u_1 = 1 - u_2 - u_3, \quad 0 \leq u_2 + u_3 \leq 1. \quad (9)$$

В [Chi, Wu, Hsu, 1998] была рассмотрена система (2)–(4) в случае неравных коэффициентов $0 < \alpha_i < 1 < \beta_i$, $i = 1, 2, 3$. Были введены обозначения

$$A = \prod_{i=1}^3 (1 - \alpha_i), \quad B = \prod_{i=1}^3 (\beta_i - 1) \quad (10)$$

и показано, что равновесие (u_1, u_2, u_3) , $u_i \neq 0$, асимптотически устойчиво при $A > B$, а при $A < B$ является седловой точкой с одномерным устойчивым многообразием. Установлено, что при $A = B$ существует семейство предельных циклов, а если $A \neq B$, то система не имеет периодических решений.

Задача с двумя коэффициентами α, β и одним неединичным параметром роста r_1 (расширение симметричной модели) рассматривалась в [Hoff, Greeff, Fay, 2009]. В вычислительном эксперименте были обнаружены предельные циклы для $\alpha + \beta > 2$ при $r_1 = 2$.

Цель настоящей работы — анализ влияния коэффициентов роста r_2, r_3 на динамику и мультистабильность решений системы (2)–(4). Для поиска непрерывных семейств равновесий используется подход теории косимметрии [Юдович, 1991], позволяющий получать аналитические результаты для коэффициентов и далее рассматривать ситуации нарушения этих соотношения.

Семейства равновесий. Линейная косимметрия

Система (2)–(4) в случае $\alpha_i = \beta_i = 1$ имеет двухпараметрическое семейство равновесий (9) также и при $r_2 \neq 1, r_3 \neq 1$. Здесь переменные u_2, u_3 выступают в качестве параметров. Спектр устойчивости равновесия семейства имеет два нулевых значения $\sigma_1 = \sigma_2 = 0$, соответствующих нейтральным направлениям вдоль плоскости (8), и значение $\sigma_3 = (1 - r_2)u_2 + (1 - r_3)u_3 - 1$, отвечающее за устойчивость в трансверсальном к плоскости направлении. При любых положительных значениях r_2, r_3 величина $\sigma_3 < 0$, т. е. все семейство состоит из устойчивых равновесий. При $r_2 = r_3 = 1$ получается идентичный для всех равновесий спектр $\sigma_1 = \sigma_2 = 0, \sigma_3 = -1$, что соответствует симметрии задачи.

В статье [Yudovich, 1995] показано, что переменный спектр устойчивости вдоль семейства стационарных решений характерен для косимметрических задач. Согласно введенному в [Юдович, 1991] определению, косимметрией является векторное поле, ортогональное полю задачи во всем пространстве. Двухпараметрическому семейству отвечает мультикосимметрия, т. е. существование двух разных косимметрий, ортогональных вектору правой части. В работах [Юдович, 1991; Yudovich, 1995] показано, что равновесие принадлежит семейству решений, если косимметрия не аннулируется на этом равновесии. В большинстве исследований [Govorukhin, Shevchenko, 2017; Епифанов, Цибулин, 2017; Ха, Цибулин, 2020; Govorukhin, Tsybulin, 2021; Frischmuth, Budyansky, Tsybulin, 2021] косимметрия линейна по переменным задачи.

Рассмотрим систему (2)–(4) при $\alpha_i = \beta_i = 1$ и запишем ее в векторном виде для $U = [u_1, u_2, u_3]^T$:

$$\dot{U} = F, \quad F = P[u_1, r_2 u_2, r_3 u_3]^T, \quad P = 1 - \sum_{i=1}^3 u_i. \quad (11)$$

Справедлива следующая

Лемма 1. *Косимметриями системы (11) являются векторы*

$$L_1 = (r_2 u_2, -u_1, 0)^T, \quad (12)$$

$$L_2 = (-r_3 u_3, 0, u_1)^T, \quad (13)$$

$$L_3 = (0, r_3 u_3, -r_2 u_2)^T. \quad (14)$$

Доказательство. Ортогональность векторов (12)–(14) правой части (11) устанавливается непосредственно. При этом векторы (12)–(14) не аннулируются на равновесиях из (9) с ненулевыми u_i . \square

Линейная комбинация двух векторов из (12)–(14) дает третий, например, $r_2 u_3 L_1 + r_2 u_2 L_2 = u_1 L_3$. Используя процедуру ортогонализации Грама – Шмидта, можно построить пару векторов, которые ортогональны друг другу и вектору правой части F . В качестве мультикосимметрии также можно рассматривать линейные комбинации:

$$L_{12} = \nu L_1 + (1 - \nu)L_2,$$

$$L_{23} = \nu L_2 + (1 - \nu)L_3,$$

$$L_{31} = \nu L_3 + (1 - \nu)L_1.$$

В общем случае произвольных α_i, β_i скалярные произведения косимметрий и векторов правой части системы дают косимметрические дефекты [Юдович, 2004]:

$$\mathcal{D}_1 = (F, L_1) = r_2 u_1 u_2 [(\beta_2 - 1)u_1 + (1 - \alpha_1)u_2 + (\alpha_2 - \beta_1)u_3], \quad (15)$$

$$\mathcal{D}_2 = (F, L_2) = r_3 u_1 u_3 [(1 - \alpha_3)u_1 + (\alpha_1 - \beta_3)u_2 + (\beta_1 - 1)u_3], \quad (16)$$

$$\mathcal{D}_3 = (F, L_3) = r_2 r_3 u_2 u_3 [(\alpha_3 - \beta_2)u_1 + (\beta_3 - 1)u_2 + (1 - \alpha_2)u_3]. \quad (17)$$

Видно, что \mathcal{D}_i ($i = 1, 2, 3$) равны нулю при любых значениях u_i , если $\alpha_i = \beta_i = 1$.

Полученные выражения для косимметрических дефектов \mathcal{D}_i могут быть использованы для поиска однопараметрических семейств равновесий. Например, приравнявая \mathcal{D}_1 нулю, получаем два семейства равновесий в виде отрезков прямых.

При $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ в плоскости $u_3 = 0$ лежит семейство:

$$\Phi_{11} = \{u_3 = 0, u_2 = 1 - u_1, u_1 \in [0, 1]\}. \quad (18)$$

Анализ устойчивости двумерной системы дан в приложении 1.

При $\alpha_1 = \beta_2 = 1, \alpha_2 = \beta_1, \alpha_3 \neq \beta_3$ получается семейство равновесий

$$\Phi_{12} = \left\{ u_1 = \frac{(\beta_1 \beta_3 - 1)\theta - \beta_3 + 1}{\alpha_3 - \beta_3}, u_2 = \frac{(1 - \alpha_3 \beta_1)\theta + \alpha_3 - 1}{\alpha_3 - \beta_3}, u_3 = \theta, \theta \geq 0 \right\}. \quad (19)$$

Отметим, что на равновесиях с тремя ненулевыми компонентами, принадлежащих семейству (19), и на равновесиях E_1 и E_2 (5), принадлежащих семейству (18), вектор L_1 не аннулируется. Следовательно, вектор L_1 является косимметрией системы (2)–(4) при $\alpha_1 = \beta_2 = 1$.

Спектр устойчивости равновесий семейства (18) дается явными формулами:

$$\sigma_1 = 0, \quad \sigma_2 = -r_2 u_2 + u_2 - 1, \quad \sigma_3 = r_3 (\alpha_3 u_2 - \beta_3 u_2 - \alpha_3 + 1).$$

Значение $\sigma_1 = 0$ соответствует нейтральной устойчивости вдоль семейства при любых значениях параметров $\sigma_2 < 0$, а $\sigma_3 < 0$ — при $\alpha_3 > 1, \beta_3 > 1$. В силу положительности коэффициентов $r_2, r_3, \alpha_2, \beta_1$ от них не зависит устойчивость семейства (18).

Карта устойчивости равновесий семейства (18), в зависимости от параметров α_3, β_3 , дана на рис. 1. В области (а) все равновесия из семейства (18) неустойчивы. В области (б) часть семейства с $u_2 > \frac{\alpha_3 - 1}{\alpha_3 - \beta_3}$ устойчива, а в области (с) устойчива часть семейства с $u_2 < \frac{\alpha_3 - 1}{\alpha_3 - \beta_3}$. Все равновесия из семейства (18) устойчивы в области (д).

Для семейства (19) характеристическое уравнение имеет вид

$$\sigma (\sigma^2 + C_2 \sigma + C_1) = 0,$$

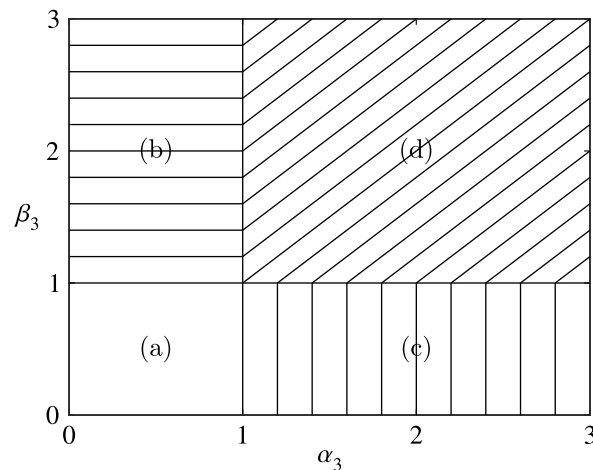


Рис. 1. Области устойчивости равновесий семейства (18) в зависимости от параметров α_3, β_3 : а) неустойчивость всего семейства; б), с) устойчивость части семейства; д) устойчивость всего семейства

где

$$\begin{aligned} C_2 &= r_2 u_2 + r_3 u_3 + u_1, \\ C_1 &= r_2 r_3 u_2 u_3 (-\beta_1 \beta_3 + 1) + r_3 u_1 u_3 (-\alpha_3 \beta_1 + 1). \end{aligned}$$

Коэффициент C_2 всегда положителен, поэтому равновесия из семейства (19) устойчивы при $C_1 > 0$, в частности при условиях $\beta_1 \beta_3 < 1, \alpha_3 \beta_1 < 1$.

Динамика для системы (2)–(4) в случае существования семейств равновесий (18), (19) и при их разрушении дана на рис. 2. Для значений параметров $\alpha_1 = 1, \alpha_2 = 1,1, \alpha_3 = 0,8, \beta_1 = 1,1, \beta_2 = 1, \beta_3 = 1,3, r_2 = 0,8, r_3 = 1,2$ семейство равновесий (18) частично устойчиво, а семейство (19) неустойчиво. Эти семейства имеют общую точку B – равновесие с двукратным нулевым значением спектра устойчивости. Отрезок AC соответствует семейству Φ_{11} (18), а BD – семейству Φ_{12} (19). Рис. 2 (слева) демонстрирует мультистабильность: в фазовом пространстве имеются точки, из которых траектории ведут к устойчивым равновесиям семейства (18) (отрезок BC обозначен синим цветом), а из остальных точек траектории стремятся к равновесию E_3 (5). При разрушении семейства ($\beta_2 = 1,1$) отрезок AC содержит только два равновесия: E_1 (точка A) и E_2 (точка C). Из всех начальных точек с ненулевыми компонентами траектории ведут к E_3 (см. рис. 2 (справа)).

Аналогично можно получить однопараметрические семейства равновесий, используя коммутативные дефекты (16) и (17): при $\alpha_3 = \beta_1 = 1$

$$\Phi_{21} = \{u_2 = 0, u_3 = 1 - u_1, u_1 \in [0, 1]\}, \quad (20)$$

а при $\alpha_2 = \beta_3 = 1$

$$\Phi_{31} = \{u_1 = 0, u_2 = 1 - u_3, u_3 \in [0, 1]\}. \quad (21)$$

При $\alpha_3 = \beta_1 = 1, \alpha_1 = \beta_3$ и $\alpha_2 \neq \beta_2$ получается семейство

$$\Phi_{22} = \left\{ u_1 = \frac{(1 - \alpha_2 \beta_3)\theta + \alpha_2 - 1}{\alpha_2 - \beta_2}, u_2 = \theta, u_3 = \frac{(\beta_2 \beta_3 - 1)\theta - \beta_2 + 1}{\alpha_2 - \beta_2}, \theta \geq 0 \right\}, \quad (22)$$

а при $\alpha_2 = \beta_3 = 1, \alpha_3 = \beta_2$ и $\alpha_1 \neq \beta_1$

$$\Phi_{32} = \left\{ u_1 = \theta, u_2 = \frac{(\beta_1 \beta_2 - 1)\theta - \beta_1 + 1}{\alpha_1 - \beta_1}, u_3 = \frac{(1 - \alpha_1 \beta_2)\theta + \alpha_1 - 1}{\alpha_1 - \beta_1}, \theta \geq 0 \right\}. \quad (23)$$

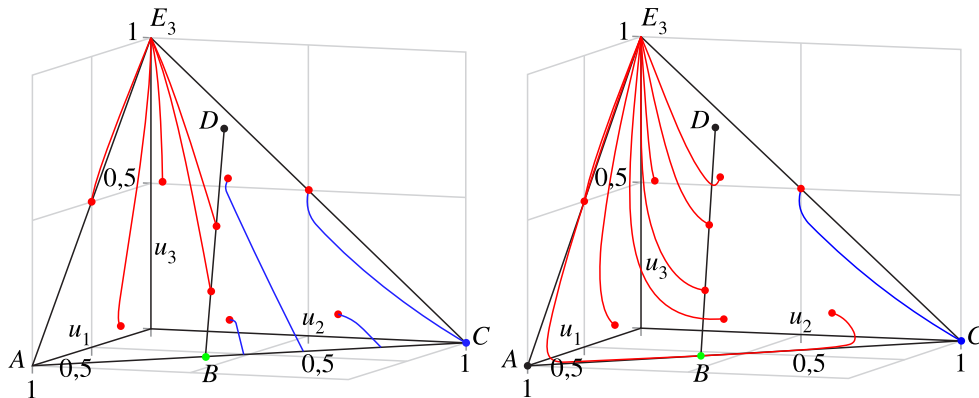


Рис. 2. Динамика системы (2)–(4) с однопараметрическими семействами (18), (19) при $\beta_2 = 1$ (слева) и разрушение семейств при $\beta_2 = 1,1$ (справа), начальные точки отмечены кружками, синим цветом обозначены траектории, ведущие к устойчивым равновесиям семейства (18), красным — траектории, ведущие к равновесию $E_3(0, 0, 1)$; $\alpha_1 = 1, \alpha_2 = \beta_1 = 1,1, \alpha_3 = 0,8, \beta_3 = 1,3, r_2 = 0,8, r_3 = 1,2$

Отметим, что выражения для равновесий из семейств Φ_{i1} не зависят от α_i, β_i, r_i , а для семейств Φ_{i2} зависят только от α_i, β_i . При этом на устойчивость равновесий влияют все параметры α_i, β_i, r_i . Формулы для семейств (22) и (23) получаются из (19) заменой индексов: $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 1$.

Семейства равновесий. Квадратичная косимметрия

Проанализируем квадратичные по переменным задачи косимметрии вида

$$L_4 = (A_1 u_2 u_3, A_2 u_1 u_3, A_3 u_1 u_2)^T. \quad (24)$$

Вычислим косимметрический дефект:

$$\mathcal{D}_4 = (F, L_4) = u_1 u_2 u_3 [A_1 + r_2 A_2 + r_3 A_3 - u_1 (A_1 + \beta_2 r_2 A_2 + \alpha_3 r_3 A_3) - u_2 (\alpha_1 A_1 + r_2 A_2 + \beta_3 r_3 A_3) - u_3 (\beta_1 A_1 + \alpha_2 r_2 A_2 + r_3 A_3)]. \quad (25)$$

Равенство $\mathcal{D}_4 = 0$ будет выполняться при любых значениях u_i , если

$$A_1 + r_2 A_2 + r_3 A_3 = 0, \quad (26)$$

$$A_1 + \beta_2 r_2 A_2 + \alpha_3 r_3 A_3 = 0, \quad (27)$$

$$\alpha_1 A_1 + r_2 A_2 + \beta_3 r_3 A_3 = 0, \quad (28)$$

$$\beta_1 A_1 + \alpha_2 r_2 A_2 + r_3 A_3 = 0. \quad (29)$$

Поскольку косимметрия сохраняется при умножении на ненулевое число, то равенству (26) удовлетворяет следующий выбор A_i с вещественным параметром ν : $A_1 = \nu, A_2 = \frac{1-\nu}{r_2}, A_3 = -\frac{1}{r_3}$. Тогда из (27)–(29) получается система из трех уравнений с семью неизвестными (ν, α_i, β_i) для определения соотношений между параметрами системы, при которых имеется косимметрия (24):

$$\nu + \beta_2(1 - \nu) - \alpha_3 = 0, \quad (30)$$

$$\alpha_1 \nu - \beta_3 - \nu + 1 = 0, \quad (31)$$

$$\beta_1 \nu + \alpha_2(1 - \nu) - 1 = 0. \quad (32)$$

Из системы (30)–(32), предполагая $\alpha_2 \neq \beta_1$, можно выразить параметр ν и два параметра:

$$\nu = \frac{\alpha_2 - 1}{\alpha_2 - \beta_1}, \quad (33)$$

$$\alpha_3 = \frac{-\beta_1\beta_2 + \alpha_2 + \beta_2 - 1}{\alpha_2 - \beta_1}, \quad (34)$$

$$\beta_3 = \frac{\alpha_1\alpha_2 - \alpha_1 - \beta_1 + 1}{\alpha_2 - \beta_1}. \quad (35)$$

В результате справедлива следующая

Лемма 2. Система (2)–(4) имеет косимметрию

$$L_5 = \left(\frac{\alpha_2 - 1}{\alpha_2 - \beta_1} u_2 u_3, \frac{u_1 u_3 (1 - \beta_1)}{r_2 (\alpha_2 - \beta_1)}, \frac{-u_1 u_2}{r_3} \right)^T, \quad (36)$$

если выполнены условия на параметры (34)–(35) и $\alpha_2 \neq \beta_1$.

При (34)–(35) из (2)–(4) получается система

$$\dot{u}_1 = u_1(1 - u_1 - \alpha_1 u_2 - \beta_1 u_3), \quad (37)$$

$$\dot{u}_2 = r_2 u_2(1 - \beta_2 u_1 - u_2 - \alpha_2 u_3), \quad (38)$$

$$\dot{u}_3 = r_3 u_3 \left(1 - \frac{-\beta_1\beta_2 + \alpha_2 + \beta_2 - 1}{\alpha_2 - \beta_1} u_1 - \frac{\alpha_1\alpha_2 - \alpha_1 - \beta_1 + 1}{\alpha_2 - \beta_1} u_2 - u_3 \right). \quad (39)$$

Решениями системы (37)–(39) являются равновесия, составляющие однопараметрическое семейство с параметром $\theta \in [0, \theta^*]$:

$$u_1 = \frac{(\beta_1 - \alpha_1\alpha_2)\theta + \alpha_1 - 1}{\alpha_1\beta_2 - 1}, \quad u_2 = \frac{(\alpha_2 - \beta_1\beta_2)\theta + \beta_2 - 1}{\alpha_1\beta_2 - 1}, \quad u_3 = \theta. \quad (40)$$

Характеристическое уравнение для равновесий из семейства (40) имеет вид

$$\sigma(\sigma^2 + C_2\sigma + C_1) = 0,$$

где

$$C_2 = u_1 + r_2 u_2 + r_3 u_3,$$

$$C_1 = (1 - \alpha_2\beta_3)r_2 r_3 u_2 u_3 + (1 - \alpha_1\beta_2)r_2 u_1 u_2 + (1 - \alpha_3\beta_1)r_3 u_1 u_3,$$

и параметры α_3, β_3 даются формулой (34)–(35).

Лемма 3. Для системы (37)–(39) бифуркация Пуанкаре–Андрона–Хопфа невозможна.

Доказательство. Бифуркация Пуанкаре–Андрона–Хопфа (локальная бифуркация отщепления предельного цикла от равновесия) заключается в переходе пары комплексно-сопряженных собственных значений через мнимую ось. Проанализируем равновесия системы (37)–(39). Для равновесий с одной ненулевой компонентой (5) спектр устойчивости состоит из трех вещественных значений и не содержит комплексно-сопряженной пары. Например, для E_1 получается

$$\sigma_1 = -1, \quad \sigma_2 = -\beta_2 r_2 + r_2, \quad \sigma_3 = \frac{r_3(\beta_1\beta_2 - \beta_1 - \beta_2 + 1)}{\alpha_2 - \beta_1}.$$

Для равновесия с двумя ненулевыми координатами у соответствующих двумерных систем спектр устойчивости состоит из вещественных значений (см. приложение 1). Определяющая устойчивость в ортогональном направлении третье значение спектра также вещественно. Остается рассмотреть равновесия из семейства (40) с тремя ненулевыми компонентами. Устойчивость равновесия из семейства (40) зависит только от знака C_1 , так как C_2 дается суммой неотрицательных u_j и положительных r_j . При $C_1 > 0$ равновесие устойчиво, а при $C_1 < 0$ равновесие становится седловым. Таким образом, в системе (37)–(39) невозможна бифуркация Пуанкаре – Андронова – Хопфа. \square

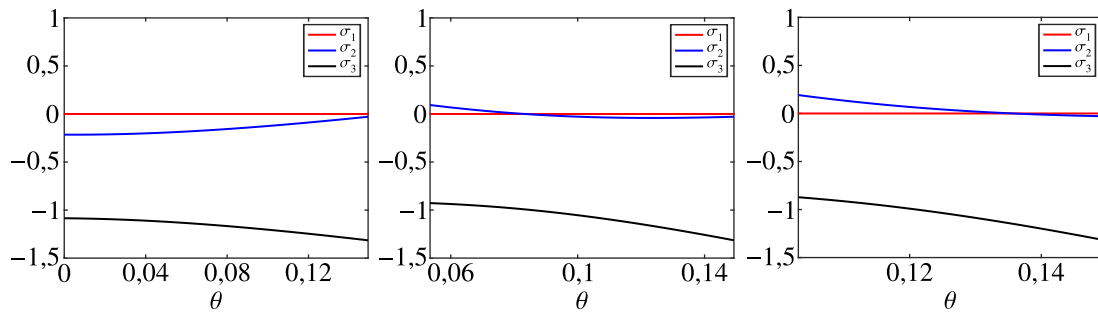


Рис. 3. Спектр устойчивости равновесий из семейства (40): $\beta_2 = 0,8$ (слева), $\beta_2 = 1,2$ (в центре), $\beta_2 = 1,5$ (справа); $\alpha_1 = 0,5$, $\alpha_2 = 0,7$, $\beta_1 = 3,7$, $r_2 = 1,4$, $r_3 = 0,6$

В случае существования семейство равновесий (40) и его разрушение иллюстрируются на рис. 3 и 4. Для значений параметров $\alpha_1 = 0,5$, $\alpha_2 = 0,7$, $\beta_1 = 3,7$, $r_2 = 1,4$, $r_3 = 0,6$ на рис. 3 представлен спектр устойчивости равновесий для ряда значений параметра β_2 . Видно, что с увеличением β_2 сокращается интервал значений параметра θ . При $\beta_2 = 0,8$ семейство полностью устойчиво, а для $\beta_2 = 1,5$ большая часть диапазона значений θ отвечает неустойчивости.

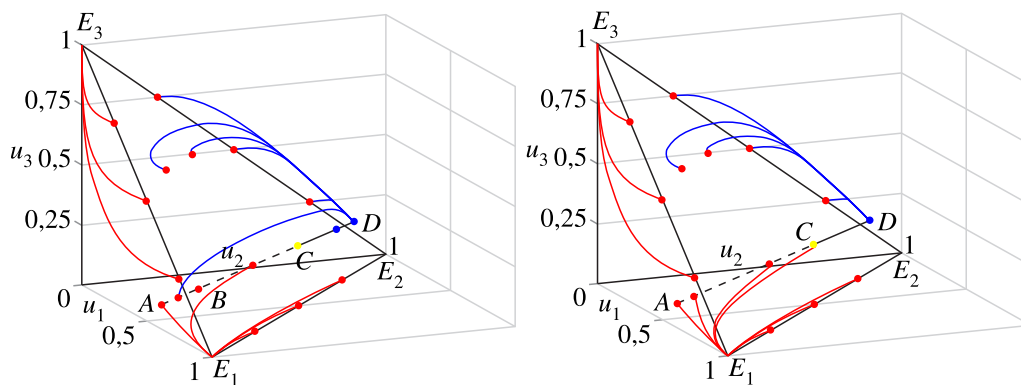


Рис. 4. Динамика системы (2)–(4) с однопараметрическим семейством (40) при $\alpha_3 = 1,45$ (слева) и разрушение семейства при $\alpha_3 = 1,5$ (справа), начальные точки отмечены кружками, синим цветом обозначены траектории, ведущие к равновесию D , красным – траектории, ведущие к равновесиям $E_1(1, 0, 0)$, $E_3(0, 0, 1)$; $\alpha_1 = 0,5$, $\alpha_2 = 0,7$, $\beta_1 = 3,7$, $\beta_2 = 1,5$, $\beta_3 = 0,95$, $r_2 = 1,4$, $r_3 = 0,6$

Семейство (40) состоит из устойчивых (отрезок CD) и неустойчивых (отрезок AC) равновесий (см. левую часть рис. 4). Концевые точки A и D принадлежат плоскостям $u_2 = 0$ и $u_1 = 0$ соответственно. На рисунке представлены результаты расчета траекторий для разных начальных точек. Из окрестности отрезка AB траектории стремятся к точке D , за исключением начальных точек, лежащих на плоскости $u_2 = 0$. Из окрестности отрезка BC траектории идут к равновесию E_1 . Для плоскости $u_2 = 0$ реализуется бистабильность: в зависимости от начальной точки

могут реализовываться равновесия E_1 и E_3 (см. (5)). Для точек, принадлежащих плоскости $u_1 = 0$, траектории ведут к устойчивому равновесию D . Бассейн начальных значений, из которых реализуются точки на интервале CD , достаточно мал. Это связано с близким к нулю собственным числом из спектра устойчивости (см. рис. 3 (справа)).

При $\alpha_3 = 1,5$ семейства равновесий разрушаются. Для точек, взятых на отрезке CD (без точки D) и около, траектории проходят рядом с линией исчезнувшего семейства и стремятся к равновесию E_1 (см. правую часть рис. 4). Для большинства начальных данных с тремя ненулевыми компонентами траектории выходят на плоскости $u_1 = 0$ и далее идут к равновесию D . Для точек, принадлежащих плоскости $u_2 = 0$, реализуется равновесие E_3 . Отметим, что подобные эффекты нетривиальной селекции характерны для косимметричных задач [Govorukhin, Yudovich, 1999; Tsybulin, Karasözen, Ergenç, 2006].

Если в качестве решения системы (30)–(32) выбрать

$$v = \frac{\beta_3 - 1}{\alpha_1 - 1}, \quad \alpha_2 = \frac{-\beta_1\beta_3 + \alpha_1 + \beta_1 - 1}{\alpha_1 - \beta_3}, \quad \beta_2 = \frac{\alpha_1\alpha_3 - \alpha_3 - \beta_3 + 1}{\alpha_1 - \beta_3}, \quad \alpha_1 \neq \beta_3, \quad (41)$$

то получается косимметрия

$$L_6 = \left(\frac{\beta_3 - 1}{\alpha_1 - 1} u_2 u_3, \frac{u_1 u_3 (\alpha_1 - \beta_3)}{r_2 (\alpha_1 - 1)}, \frac{-u_1 u_2}{r_3} \right)^T, \quad (42)$$

которой соответствует однопараметрическое семейство равновесий ($\theta \in [0, \theta^*]$)

$$u_1 = \frac{(-\beta_1\beta_3 + \alpha_1)\theta + \beta_1 - 1}{\alpha_3\beta_1 - 1}, \quad u_2 = \theta, \quad u_3 = \frac{(-\alpha_1\alpha_3 + \beta_3)\theta + \alpha_3 - 1}{\alpha_3\beta_1 - 1}. \quad (43)$$

Аналогично: при выборе

$$v = \frac{\beta_2 - \alpha_3}{\beta_2 - 1}, \quad \alpha_1 = \frac{-\beta_2\beta_3 + \alpha_3 + \beta_3 - 1}{\alpha_3 - \beta_2}, \quad \beta_1 = \frac{\alpha_2\alpha_3 - \alpha_2 - \beta_2 + 1}{\alpha_3 - \beta_2}, \quad \alpha_3 \neq \beta_2, \quad (44)$$

получаются косимметрия

$$L_7 = \left(\frac{\beta_2 - \alpha_3}{\beta_2 - 1} u_2 u_3, \frac{u_1 u_3 (\alpha_3 - 1)}{r_2 (\beta_2 - 1)}, \frac{-u_1 u_2}{r_3} \right)^T \quad (45)$$

и однопараметрическое семейство равновесий ($\theta \in [0, \theta^*]$)

$$u_1 = \theta, \quad u_2 = \frac{(-\alpha_2\alpha_3 + \beta_2)\theta + \alpha_2 - 1}{\alpha_2\beta_3 - 1}, \quad u_3 = \frac{(-\beta_2\beta_3 + \alpha_3)\theta + \beta_3 - 1}{\alpha_2\beta_3 - 1}. \quad (46)$$

Мультистабильность и предельные циклы

В [May, Leonard, 1975] показано, что для симметричной модели ($\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$, $r_i = 1$) семейство предельных циклов получается при $\alpha + \beta = 2$. Циклы располагаются на плоскости (8) и образуют систему концентрических замкнутых кривых вокруг равновесия с тремя ненулевыми компонентами. В работе [Chi, Wu, Hsu, 1998] семейство предельных циклов получается при $A = B$, где A , B определены формулами (10). Изучим вопрос о существовании семейства предельных циклов для произвольных α_i , β_i , r_2 , r_3 . Компоненты равновесия $E^* = (u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ даются следующими формулами:

$$u_i^* = \frac{z_i}{z_0}, \quad i = 1, 2, 3,$$

где

$$\begin{aligned} z_1 &= \alpha_1\alpha_2 - \alpha_2\beta_3 + \beta_1\beta_3 - \alpha_1 - \beta_1 + 1, \\ z_0 &= \alpha_1\alpha_2\alpha_3 + \beta_1\beta_2\beta_3 - \alpha_1\beta_2 - \alpha_2\beta_3 - \alpha_3\beta_1 + 1, \end{aligned}$$

а z_2 и z_3 получаются из z_1 циклической перестановкой индексов: $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 1$.

Устойчивость этого равновесия определяется корнями характеристического полинома

$$\sigma^3 + C_2\sigma^2 + C_1\sigma + C_0 = 0, \quad (47)$$

где

$$\begin{aligned} C_2 &= u_2r_2 + u_3r_3 + u_1, \\ C_1 &= r_2r_3u_2u_3(1 - \alpha_2\beta_3) + r_2u_1u_2(1 - \alpha_1\beta_2) + r_3u_1u_3(1 - \alpha_3\beta_1), \\ C_0 &= r_2r_3u_1u_2u_3(1 - \alpha_1\beta_2 - \alpha_2\beta_3 - \alpha_3\beta_1 + \alpha_1\alpha_2\alpha_3 + \beta_1\beta_2\beta_3). \end{aligned}$$

Будем искать значения параметров, при которых полином (47) имеет пару мнимых корней, то есть выполняется

$$C_2C_1 = C_0. \quad (48)$$

После подстановки C_j получается уравнение с восемью неизвестными: α_i, β_i, r_i . Задавая семь параметров, можно найти значение для восьмого параметра. Если задать шесть параметров, то с помощью системы Maple выводятся формулы, связывающие оставшиеся два параметра. Проведенные эксперименты показали, что при значениях параметров, отвечающих (48), получаются колебательные режимы. Результаты, иллюстрирующие вычисление предельных циклов для ситуаций, отличных от [May, Leonard, 1975; Chi, Wu, Hsu, 1998], представлены на рис. 5–9.

Рассмотрим следующие значения параметров: $\alpha_1 = 0,8, \alpha_2 = 0,8, \alpha_3 = 0,8, \beta_1 = 1,1, \beta_2 = 1,2$. Этому выбору соответствует $A = 0,08$ (см. (10)). Из условия $A = B$ находим значение $\beta_3 = 1,4$. На рис. 5 при $\beta_3 = 1,4, 1,4 \pm 0,05$ приведены кривые зависимости r_3 от r_2 , которые обеспечивают выполнения условия (48).

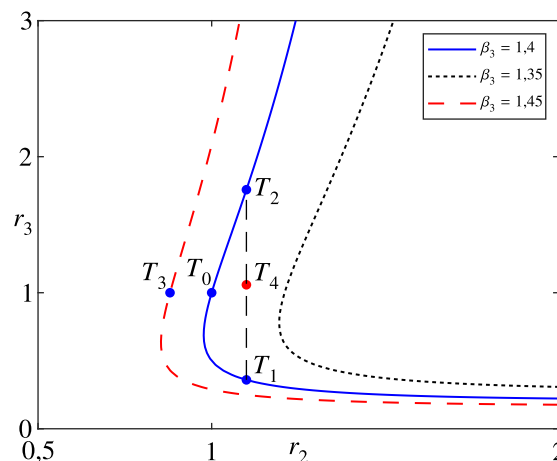


Рис. 5. Кривые зависимости r_3 от r_2 при $\beta_3 = 1,35, 1,4, 1,45$

Из рис. 5 видно, что условию $A = B$ отвечает синяя кривая, которая проходит через точку T_0 со значениями $r_2 = r_3 = 1$. Это соответствует результату, полученному в [Chi, Wu, Hsu, 1998]. В общем случае возможны ситуации, когда конкретному r_2 отвечает пара значений r_3 .

Например, для $r_2 = 1,1$ колебательные режимы получаются при $r_3 = 0,3593426589$ (точка T_1) и $r_3 = 1,757324007$ (точка T_2). Траектории, приводящие к разным циклам, даны на рис. 6, где кружками обозначены начальные точки, взятые вне плоскости (8).

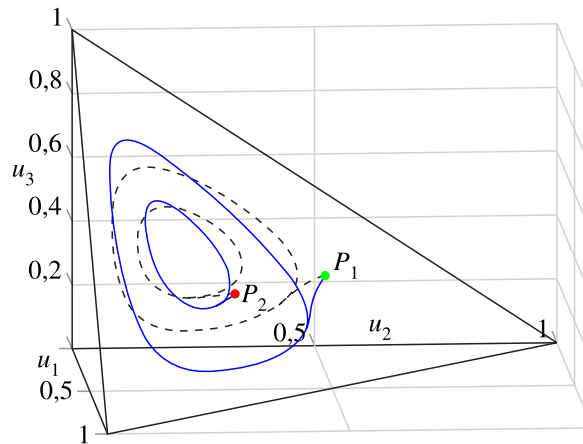


Рис. 6. Установление колебательных режимов для разных значений r_3 : $r_3 = 0,3593426589$ (пунктир) и $r_3 = 1,757324007$ (сплошная), $r_2 = 1,1$; $P_1 = (0,3, 0,5, 0,3)$ и $P_2 = (0,5, 0,3, 0,3)$ — начальные точки

На рис. 6 непрерывные линии обозначают колебательные режимы, полученные при значениях $r_2 = 1,1$, $r_3 = 1,757324007$ (точка T_1 на рис. 5), а штриховые линии — циклы при $r_2 = 1,1$, $r_3 = 0,3593426589$ (точка T_2 на рис. 5). Видно, что для разных начальных точек в результате установления получаются различные колебательные режимы. Для этих четырех циклов были вычислены мультипликаторы (см. таблицу 1). Видно, что модули мультипликаторов ρ_2, ρ_3 близки к единице. В условиях вырожденности задачи это хорошее приближение к двукратной единице, первая из которых соответствовала бы периодичности колебательного режима, а вторая — нейтральному направлению, отвечающему континуальному семейству предельных циклов. Данные циклы устойчивы, так как $\rho_1 < 1$.

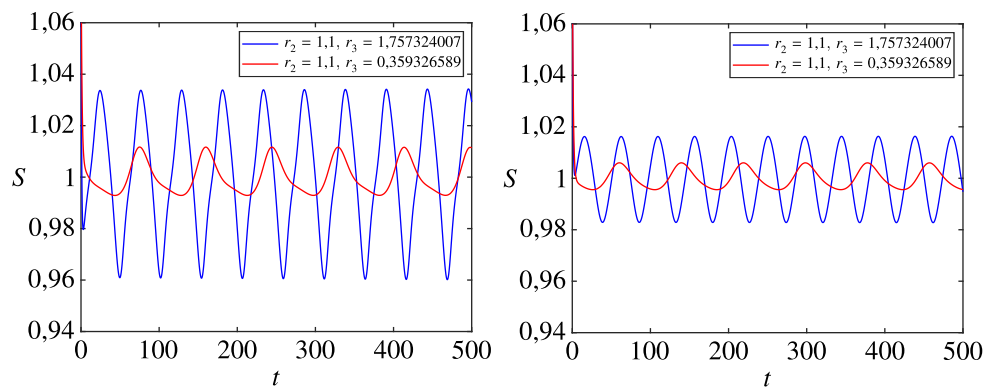
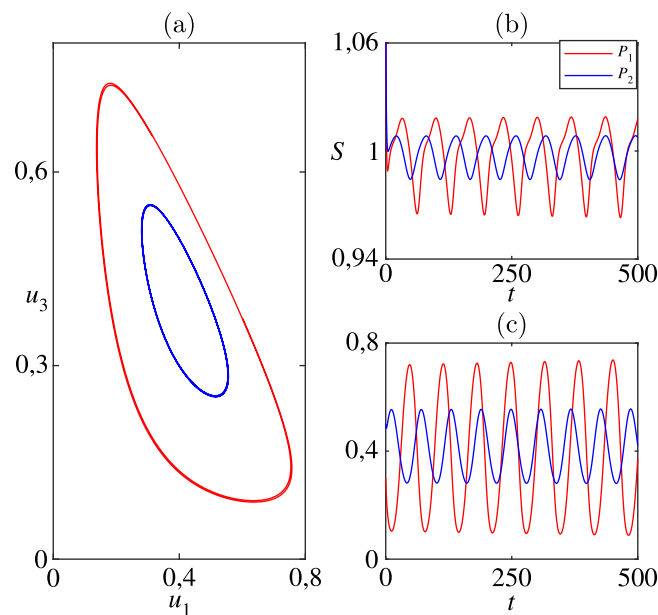
Таблица 1. Мультипликаторы циклов при $r_2 = 1,1$

Начальная точка	r_3	ρ_1	ρ_2, ρ_3	Период
$P_1 = (0,3, 0,5, 0,3)$	1,757324007	$8,0 \cdot 10^{-17}$	$0,9995 \pm 0,0839i$	52,54
	0,3593426589	$4,4 \cdot 10^{-16}$	1,0608, 0,9375	84,56
$P_2 = (0,5, 0,3, 0,3)$	1,757324007	$1,1 \cdot 10^{-16}$	1,0125, 0,9903	47,02
	0,3593426589	$1,7 \cdot 10^{-16}$	$0,999 \pm 0,002i$	79,35

Для оценки отклонения траектории от плоскости (8) вычислялась сумма видов в каждый момент времени $S(t) = \sum_{i=1}^3 u_i(t)$ (см. рис. 7–9). Видно, что данные колебательные режимы пересекают плоскость (8). В расчетах получено, что чем ближе предельный цикл к равновесию E^* , тем меньше его отклонение от плоскости (8).

Колебательные режимы находятся также при выборе параметров, для которых $A \neq B$. Например, на рис. 5 при $\beta_3 = 1,45$, $r_3 = 1$ получается $r_2 = 0,88002086$ (точка T_3). Два цикла приведены на рис. 8. Отметим, что для суммы видов $S(t)$ наблюдается асимметричное отклонение от плоскости (8).

По результатам вычислительных экспериментов в системе MATLAB получается, что семейство предельных циклов исчезает в случае невыполнения условия (48). Например, при $r_2 =$

Рис. 7. График зависимости от времени суммы видов $S(t)$ для P_1 (слева) и P_2 (справа)Рис. 8. Два колебательных режима при $r_2 = 0,88002086$, $r_3 = 1$: а) проекция на фазовую плоскость; б) зависимость от времени суммы видов; в) зависимость от времени u_3

$= 1,1$, $r_3 = 1,058333333$ (точка T_4) реализуются колебательные движения с медленным установлением к периметру треугольника (см. рис. 9).

В представленных результатах колебательные режимы получались при задании α_i , β_i , r_2 (r_3) и определении r_3 (r_2). Аналогично можно определить любой параметр при заданных других. Например, при $\alpha_1 = 0,8$, $\alpha_2 = 0,8$, $\alpha_3 = 0,8$, $\beta_1 = 1,1$, $\beta_2 = 1,2$, $r_2 = 1,2$, $r_3 = 1,3$ из условия (48) находим значение $\beta_3 = 1,359811051$ и также получаем колебательный режим.

В приведенных расчетах предельных циклов значения параметров указаны с точностью, обеспечивающей воспроизведение результатов. При снижении точности получается очень долгий уход от траекторий предельных циклов. Даже при значениях параметров (точка T_4 на рис. 5), заметно отличающихся от тех значений (точки T_1 и T_2), при которых реализуются предельные циклы (см. рис. 5, 6), имеет место колебательный процесс с малым изменением амплитуды, подобно приведенному на рис. 9.

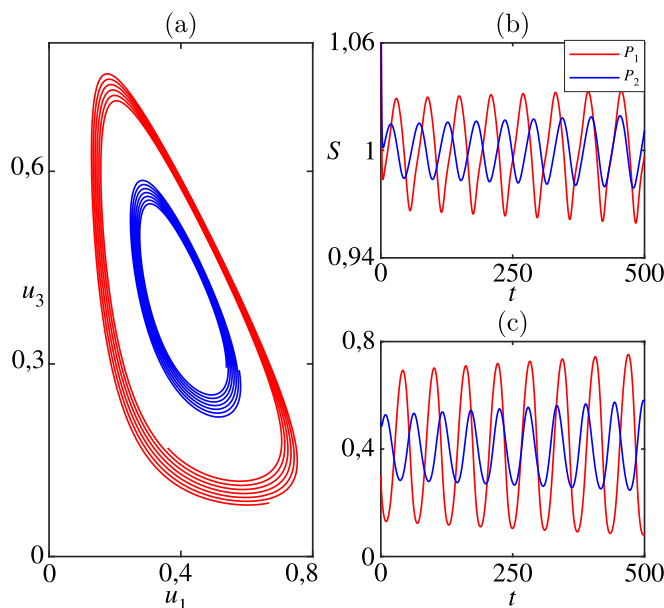


Рис. 9. Колебательные режимы: $r_2 = 1,1$, $r_3 = 1,058333333$, а) проекция на фазовую плоскость; б) зависимость от времени суммы видов; в) зависимость от времени u_3

Приложение 1

Для семейства (18) равновесия определяются из уравнений

$$\dot{u}_1 = u_1(1 - u_1 - \alpha_1 u_2), \quad (49)$$

$$\dot{u}_2 = r_2 u_2(1 - \beta_2 u_1 - u_2). \quad (50)$$

Эта система имеет неустойчивое нулевое равновесие $u_1 = u_2 = 0$, два равновесия с одной ненулевой компонентой: $(0, 1)$ — устойчиво при $\alpha_1 > 1$, $(1, 0)$ — устойчиво при $\beta_2 > 1$, а также равновесие при $\alpha_1 < 1$, $\beta_2 < 1$ или $\alpha_1 > 1$, $\beta_2 > 1$:

$$u_1 = \frac{\alpha_1 - 1}{\alpha_1 \beta_2 - 1}, \quad u_2 = \frac{\beta_2 - 1}{\alpha_1 \beta_2 - 1}. \quad (51)$$

Устойчивость равновесия (51) для двумерной системы (49)–(50) определяется корнями характеристического полинома

$$\sigma^2 + C_1 \sigma + C_0 = 0,$$

где

$$C_1 = \frac{\beta_2 r_2 + \alpha_1 - r_2 - 1}{\alpha_1 \beta_2 - 1}, \quad C_0 = -\frac{r_2(\beta_2 - 1)(-1 + \alpha_1)}{\alpha_1 \beta_2 - 1}. \quad (52)$$

Равновесие (51) устойчиво при выполнении следующих условий на параметры: $\alpha_1 < 1$, $\beta_2 < 1$. На рис. 10 дана карта устойчивости равновесий системы (49)–(50).

В области (а) устойчиво равновесие с двумя ненулевыми компонентами (51). В области (d) устойчивы равновесия с одной ненулевой компонентой. Это случай бистабильности, то есть в зависимости от начальных данных могут реализоваться равновесия $(0, 1)$ или $(1, 0)$. В области (b) устойчиво только равновесие $(1, 0)$, а в области (c) — $(0, 1)$. Таким образом, устойчивость равновесий системы (49)–(50) не зависит от скорости коэффициента роста r_2 . В отличие от системы [May, Leonard, 1975] решение с двумя ненулевыми компонентами может быть устойчиво.

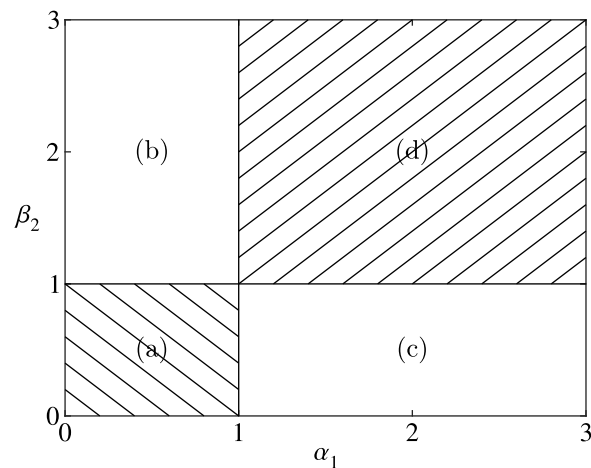


Рис. 10. Области устойчивых равновесий системы (49)–(50) в зависимости от параметров α_1, β_2 : а) устойчивость (51); б) устойчивость (1, 0); в) устойчивость (0, 1); д) бистабильность

Кроме того, рис. 10 иллюстрирует следующий факт: области устойчивости различных равновесий имеют одну общую точку ($\alpha_1 = \beta_2 = 1$), это отвечает существованию однопараметрического семейства

$$u_1 + u_2 = 1. \quad (53)$$

Для (53) характеристическое уравнение имеет следующие собственные значения:

$$\sigma_1 = 0, \quad \sigma_2 = -r_2 u_2 + u_2 - 1. \quad (54)$$

Видно, что для однопараметрического семейства (53) получается переменный спектр устойчивости вдоль семейства, зависящий от скорости роста r_2 . При $r_2 = 1$ получается $\sigma_2 = -1$, то есть спектр устойчивости всех равновесий семейства идентичен.

Приложение 2

Для получения однопараметрических семейств равновесий с ненулевыми компонентами можно использовать также следующий подход. Выразим u_1 через u_2, u_3 :

$$u_1 = 1 - \alpha_1 u_2 - \beta_1 u_3. \quad (55)$$

Поставляя (55) в (2)–(4), для определения u_2, u_3 получается система

$$(1 - \beta_2 \alpha_1) u_2 + (\alpha_2 - \beta_2 \beta_1) u_3 = 1 - \beta_2, \quad (56)$$

$$(\beta_3 - \alpha_3 \alpha_1) u_2 + (1 - \alpha_3 \beta_1) u_3 = 1 - \alpha_3. \quad (57)$$

Семейство равновесий имеется при выполнении следующих условий:

$$(\beta_3 - \alpha_3 \alpha_1)(\alpha_2 - \beta_2 \beta_1) = (1 - \beta_2 \alpha_1)(1 - \alpha_3 \beta_1), \quad (58)$$

$$(\beta_3 - \alpha_3 \alpha_1)(1 - \beta_2) = (1 - \beta_2 \alpha_1)(1 - \alpha_3). \quad (59)$$

Отметим, что r_2, r_3 не участвуют в определении семейства равновесий, но влияют на устойчивость.

Система двух уравнений (58)–(59) содержит в качестве неизвестных шесть параметров α_i, β_i . В общем случае получение всех возможных семейств и исследование устойчивости

их равновесий чрезвычайно трудоемки. Для анализа характерных фазовых сценариев удобно использовать подсказки, получаемые с помощью теории косимметрии (см. разделы «Семейства равновесий»). Имеется большая вариативность в выборе коэффициентов. Например, из (58)–(59) при выборе $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ получается $\alpha_2 = \beta_1$. Для этих значений параметров существуют семейства Φ_{11} (18) и Φ_{12} (19). Можно проверить, что условия на параметры (34)–(35) и $\alpha_2 \neq \beta_1$, при которых имеется семейство (40), удовлетворяют уравнениям (58)–(59).

Заключение

Для сложных задач популяционной динамики приходится проводить исследование, когда многие параметры известны неточно и могут меняться в некоторых диапазонах [Мюррей, 2011; Плюснина и др., 2014]. В этом случае анализ вычислительных экспериментов для всех значений параметров достаточно затратен.

В данной работе предложен подход на основе теории косимметрии [Юдович, 1991], который позволяет найти соотношения между параметрами, при которых имеются семейства стационарных решений. В отличие от [May, Leonard, 1975; Chi, Wu, Hsu, 1998] поиск непрерывных семейств стационарных и нестационарных решений проводится без ограничения на коэффициенты взаимодействий.

Полученные результаты показывают существование большого числа устойчивых сценариев биологического разнообразия. Это касается продемонстрированных в работе ситуаций мультистабильности стационарных решений, а также существования колебательных режимов. Такая динамика характерна, например, для тропических сообществ птиц, в которых при постоянстве климата и среды наблюдаются флуктуации численностей. При этом периодически меняется и сумма участвующих видов.

Приведенные примеры разрушения семейств решений демонстрируют продолжительные процессы установления, напоминающие об исчезнувших семействах. Таким образом, мультистабильность дает возможность анализировать динамику и фазовые картины при отклонении параметров от значений, соответствующих косимметрии. В частности, это может способствовать объяснению медленных монотонных и колебательных процессов, наблюдаемых для некоторых реальных систем.

Список литературы (References)

- 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. Nelineinaya dinamika vzaimodeistvuyushchikh populyatsii. — Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г. О динамике косимметричных систем хищников и жертв // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 5. — С. 799–813. — DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-799-813
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. — DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-799-813 (in Russian).
- Мюррей Дж. Математическая биология. Т. 1. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований; Регулярная и хаотическая динамика, 2011. — 1104 с.
Murray J. Mathematical Biology. I: Introduction. — Springer-Verlag, 2003. (Russ. ed. Murray J. Matematicheskaya biologiya. Vol. 1. — Moscow–Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy; Regularnaya 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. — 136 с.
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).

- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
Svirizhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoychivost biologicheskikh soobshchestv [Resilience of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978 (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. — DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151
Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P. Osnovnyye 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. — DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151 (in Russian).
- Ха Д. Т., Цибулин В. Г.* Мультистабильные сценарии для дифференциальных уравнений, описывающих динамику системы хищников и жертв // Компьютерные исследования и моделирование. — 2020. — Т. 12, № 6. — С. 1451–1466. — DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-6-1451-1466
Ha D. T., Tsybulin V. G. Multistabilnyye stsennarii dlya differentsialnykh uravneniy, opisyyvayushchikh dinamiku sistemy khishchnikov i zhertv [Multistable scenarios for differential equations describing the dynamics of a system of predators and prey] // Computer Research and Modeling. — 2020. — Vol. 12, No. 6. — P. 1451–1466. — DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-6-1451-1466 (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.* Kosimmetriya, vyrozheniye resheniy operatornykh uravneniy, vzniknoveniye fil'tratsionnoy konveksii // Mat. zametki. — 1991. — Vol. 49, No. 5. — P. 142–148.)
- Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // Докл. РАН. — 2004. — Т. 398, № 1. — С. 57–61.
Yudovich V. I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry // Doklady Physics. — 2004. — Vol. 49, No. 9. — P. 522–526. (Original Russian paper: *Yudovich V. I.* O bifurkatsiyakh pri vozmushcheniyakh, narushayushchikh kosimmetriyu // Dokl. RAN. — 2004. — Vol. 398, No. 1. — P. 57–61.)
- Antonov V., Fernandes W., Romanovski V. G., Shcheglova N. L.* First integrals of the May–Leonard asymmetric system // Mathematics. — 2019. — Vol. 7, No. 3. — P. 292. — DOI: 10.3390/math7030292
- Barabás G. J., Michalska-Smith M., Allesina S.* The effect of intra-and interspecific competition on coexistence in multispecies communities // The American Naturalist. — 2016. — Vol. 188, No. 1. — P. E1–E12. — DOI: 10.1086/686901
- Chesson P.* Updates on mechanisms of maintenance of species diversity // Journal of ecology. — 2018. — Vol. 106, No. 5. — P. 1773–1794. — DOI: 10.1111/1365-2745.13035
- Chi Ch.-W., Wu L.-I., Hsu S.-B.* On the asymmetric May–Leonard model of three competing species // SIAM journal on applied mathematics. — 1998. — Vol. 58, No. 1. — P. 211–226. — DOI: 10.1137/S0036139994272060
- Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // Applied Mathematics and Computation. — 2021. — Vol. 410. — P. 126456. — DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456
- Govorukhin V. N., Shevchenko I. V.* Multiple equilibria, bifurcations and selection scenarios in cosymmetric problem of thermal convection in porous medium // Physica D: Nonlinear Phenomena. — 2017. — Vol. 361. — P. 42–58. — DOI: 10.1016/j.physd.2017.08.012
- Govorukhin V. N., Tsybulin V. G.* Multistability, scattering and selection of equilibria in the mechanical system with constraint // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. — 2021. — Vol. 95. — P. 105602. — DOI: 10.1016/j.cnsns.2020.105602
- Govorukhin V. N., Yudovich V. I.* Bifurcations and selection of equilibria in a simple cosymmetric model of filtrational convection // Chaos. — 1999. — Vol. 9, No. 2. — P. 403–412. — DOI: 10.1063/1.166417

- Lotka A. J.* Elements of physical biology. — Williams & Wilkins, 1925. — 495 p.
- Manna K., Volpert V., Banerjee M.* Pattern formation in a three-species cyclic competition model // Bulletin of Mathematical Biology. — 2021. — Vol. 83, No. 5. — P. 1–35. — DOI: 10.1007/s11538-021-00886-4
- May R. M., Leonard W. J.* Nonlinear aspects of competition between three species // SIAM journal on applied mathematics. — 1975. — Vol. 29, No. 2. — P. 243–253. — DOI: 10.1137/0129022
- Pao C. V.* Global asymptotic stability of Lotka–Volterra competition systems with diffusion and time delays // Nonlinear analysis: real world applications. — 2004. — Vol. 5, No. 1. — P. 91–104. — DOI: 10.1016/S1468-1218(03)00018-X
- Tsybulin V. G., Karasözen B., Ergenç T.* Selection of steady states in planar Darcy convection // Physics Letters A. — 2006. — Vol. 356, No. 3. — P. 189–194. — DOI: 10.1016/j.physleta.2006.03.043
- Van der Hoff Q., Greeff J. C., Fay T. H.* Defining a stability boundary for three species competition models // Ecological modelling. — 2009. — Vol. 220, No. 20. — P. 2640–2645. — DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.07.027
- Vasilyeva O., Lutscher F.* Competition of three species in an advective environment // Nonlinear analysis: real world applications. — 2012. — Vol. 13, No. 4. — P. 1730–1748. — DOI: 10.1016/j.nonrwa.2011.12.004
- Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. — Società anonima tipografica “Leonardo da Vinci”, 1926.
- 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. — DOI: 10.1063/1.166110
- Zeeman M. L.* Hopf bifurcations in competitive three-dimensional Lotka–Volterra systems // Dynamics and stability of systems. — 1993. — Vol. 8, No. 3. — P. 189–216. — DOI: 10.1080/02681119308806158