

УДК: 517.925

## Глобальный бифуркационный анализ системы Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и функциональным откликом Холлинга

В. А. Гайко

Национальная академия наук Беларуси, Объединенный институт проблем информатики,  
Беларусь, 220040, г. Минск, ул. Л. Беды, д. 6-4

E-mail: valery.gaiko@gmail.com

*Получено 27.12.2024, после доработки — 22.01.2025.  
Принято к публикации 27.01.2025.*

В статье рассматриваются модели «хищник – жертва» и проводится глобальный бифуркационный анализ системы Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа, которая моделирует динамику популяций хищников и их жертв в заданной экологической или биомедицинской системе. В данной системе используется наиболее распространенная математическая форма выражения эффекта (или закона) Олли через функцию роста жертвы. Закон Олли гласит, что существует вполне определенное соотношение между индивидуальной приспособленностью к условиям жизни и численностью либо плотностью индивидов данного вида, а именно: с увеличением численности популяции способность к выживанию и репродуктивная способность также увеличиваются. После алгебраических преобразований рациональную систему Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа можно записать в виде квинтико-секстичной динамической системы, т. е. в виде системы с полиномами пятой и шестой степени. Используя информацию о ее особых точках и применяя наш бифуркационно-геометрический подход к качественному анализу, мы изучаем глобальные бифуркации предельных циклов квинтико-секстичной системы. Чтобы контролировать все бифуркации предельных циклов, особенно бифуркации кратных предельных циклов, необходимо знать свойства и комбинировать действия всех параметров, поворачивающих векторное поле системы. Это может быть сделано с помощью принципа окончания Уинтнера – Перко, согласно которому максимальное однопараметрическое семейство кратных предельных циклов заканчивается либо в особой точке, которая, как правило, имеет ту же кратность (цикличность), либо на сепаратрисном цикле, который также, как правило, имеет ту же кратность (цикличность). Этот принцип является следствием принципа естественного окончания, который был сформулирован для многомерных динамических систем Уинтнером, который изучал однопараметрические семейства периодических орбит ограниченной задачи трех тел и доказал, что в аналитическом случае любое однопараметрическое семейство периодических орбит может быть однозначно продолжено через любую бифуркацию, кроме бифуркации удвоения периода. Применяя планарный принцип Уинтнера – Перко, мы доказываем, что если цикличность фокуса в рассматриваемой системе равна трем, то система может иметь не более трех предельных циклов, окружающих одну особую точку.

Ключевые слова: модель «хищник – жертва», система Лесли – Говера, эффект Олли, функциональный отклик Холлинга III типа, параметр поворота поля, бифуркация, особая точка, предельный цикл, принцип окончания Уинтнера – Перко

UDC: 517.925

## Global bifurcation analysis of the Leslie–Gower system with additive Allee effect and Holling functional response

V. A. Gaiko

National Academy of Sciences of Belarus, United Institute of Informatics Problems  
6-4 L. Beda st., Minsk, 220040, Belarus

E-mail: valery.gaiko@gmail.com

*Received 27.12.2024, after completion – 22.01.2025.*

*Accepted for publication 27.01.2025.*

In this paper, we consider predator–prey models and carry out a global bifurcation analysis of the Leslie–Gower system with an additive Allee effect and a simplified Holling type III functional response, which models the dynamics of predator and prey populations in a given ecological or biomedical system. This system uses the most common mathematical form of expressing the Allee effect (or law) through the prey growth function. Allee’s law states that there is a very specific relationship between individual fitness to living conditions and the number or density of individuals of a given species, namely: with an increase in the population size, the ability to survive and reproductive ability also increases. After algebraic transformations, the rational Leslie–Gower system with additive Allee effect and simplified Holling type III functional response can be written as a quintic–sextic dynamical system, i. e., as a system with polynomials of the fifth and sixth degrees. Using information about its singular points and applying our bifurcation–geometric approach to qualitative analysis, we study global bifurcations of limit cycles of the quintic–sextic system. To control all limit cycle bifurcations, especially bifurcations of multiple limit cycles, it is necessary to know the properties and combine the actions of all parameters rotating the vector field of the system. This can be done using the Wintner–Perko termination principle, according to which a maximal one-parameter family of multiple limit cycles terminates either at a singular point, which typically has the same multiplicity (cyclicity), or at a separatrix cycle, which also typically has the same multiplicity (cyclicity). This principle is a consequence of the principle of natural termination which was stated for higher-dimensional dynamical systems by Wintner who studied one-parameter families of periodic orbits of the restricted three-body problem and proved that in the analytic case any one-parameter family of periodic orbits can be uniquely continued through any bifurcation except a period-doubling bifurcation. Applying the planar Wintner–Perko principle, we prove that if the cyclicity of the focus in the system under consideration is three, then the system can have at most three limit cycles surrounding one singular point.

**Keywords:** predator–prey model, Leslie–Gower system, Allee effect, simplified Holling type III functional response, field rotation parameter, bifurcation, singular point, limit cycle, Wintner–Perko termination principle

*Citation:* *Computer Research and Modeling*, 2025, vol. 17, no. 1, pp. 125–138 (Russian).

## 1. Введение

В данной статье мы рассматриваем модель «хищник – жертва» [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Aguirre, Flores, González-Olivares, 2014; Bazykin, 1998; Broer et al., 2007; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2016; Gaiko, Vuik, 2018; Collings, 1997; González-Olivares et al., 2006; González-Olivares et al., 2011; Holling, 1959; Hsu, Huang, 1995; Huang, Ruan, Song, 2014; Huang, Xia, Zhang, 2016; Kong, Shao, 2024; Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008; Shang, Qiao, 2022; Zhu, Campbell, Wolkowicz, 2002] Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа [Yang et al., 2024]. Модель «хищник – жертва» как одна из типичных биомедицинских и экологических систем сыграла значительную роль в теоретических исследованиях биологии и математики. Исследуемая в статье динамическая система соответствует модели Лесли – Говера «хищник – жертва», в которой используется наиболее распространенная математическая форма выражения эффекта (или закона) Олли через функцию роста жертвы [Gaiko, Vuik, 2018]. Закон Олли гласит, что существует вполне определенное соотношение между индивидуальной приспособленностью к условиям жизни и численностью либо плотностью индивидов данного вида, а именно: с увеличением численности популяции способность к выживанию и репродуктивная способность также увеличиваются. Хороший пример – объединение животных в группы с целью защиты, в результате чего уменьшается угроза для каждого индивида со стороны хищника. Увеличение числа особей в популяции приносит ей пользу, так как оно способствует снижению угрозы со стороны хищников и увеличению их насыщаемости, повышению бдительности и агрессии, укреплению совместной защиты общих ресурсов и защиты от хищников, улучшению социальной терморегуляции, более эффективной модификации окружающей среды и улучшению ее условий, увеличению доступности партнеров, более успешному опылению и удобрению, повышению репродуктивной способности и снижению инбридинга, генетической пассивности или потери целостности вида в результате гибридизации (см. [Gaiko, Vuik, 2018]).

Традиционно существуют демографический (пространственный) эффект Олли и компонентный (локальный) эффект Олли. Первый используется для описания положительной корреляции между плотностью популяции и средней индивидуальной приспособленностью, в то время как последний иллюстрирует эту корреляцию между плотностью популяции и любым измеримым компонентом индивидуальной приспособленности [Kong, Shao, 2024]. Биологи заметили, что множество биологических явлений могут вызывать эффект Олли, например кооперативное размножение, трудности спаривания, защита от хищников среди добычи, социальная терморегуляция, эффективность добычи пищи и условия окружающей среды. Фактически многие эмпирические доказательства эффекта Олли были обнаружены в популяциях, таких как птицы, насекомые, млекопитающие и морские беспозвоночные. Примечательно, что социальное взаимодействие между популяциями является важной характеристикой для разнообразных популяций. Совместная деятельность между видами также может вызывать эффект Олли. Эффекты Олли часто классифицируются на сильный эффект Олли и слабый эффект Олли. Как правило, если существует пороговый уровень, когда плотность вида ниже него, то он вымирает, и это называется сильным эффектом Олли. Однако слабый эффект Олли означает, что скорость роста снижается, но остается положительной при низкой плотности популяции. Недавно было обнаружено много интересных свойств, вызванных эффектом Олли. Например, эффект Олли приводит к появлению новой точки равновесия (особой точки), которая изменяет устойчивость других точек равновесия. Было показано также, что из-за эффекта Олли возникло явление пузыря, что приводит к уменьшению амплитуд предельных циклов [Kong, Shao, 2024].

Система «хищник – жертва» с эффектом Олли имеет богатую динамику, приводящую даже к вымиранию видов. Функциональный отклик является существенным элементом, влияющим на

динамику системы. Функциональный отклик в биологии и экологии — это скорость потребления хищником жертвы как функция плотности жертвы (количества пищи, доступной в данной биосистеме). Он связан с численным откликом, который является скоростью воспроизводства хищника как функция плотности жертвы [Huang, Xia, Zhang, 2016; Kong, Shao, 2024; Shang, Qiao, 2022]. Функциональные отклики обычно классифицируются на четыре типа, которые называются типами Холлинга I, II, III и IV [Holling, 1959]. Однако функциональный отклик отображает не только эффект прямого поглощения хищником жертвы. На самом деле хищник может не только влиять на экологию, напрямую потребляя жертву, но и косвенно навязывать ей поведение и физиологию. Страх, вызванный хищником, присутствует практически везде. Когда жертва ощущает появление хищника по запаху или звуку, она будет создавать риск хищничества, чтобы избежать хищников и скорректировать свое поведение и физиологическое состояние, чтобы предотвратить хищничество, что называется стратегией борьбы с хищниками. Эксперименты показали, что из-за действий по борьбе с хищниками лось изменил свою репродуктивную физиологию и размер популяции, а тигровые акулы в океане очень чувствительны к дюогням. Чтобы отразить эффект страха, была предложена модель «хищник – жертва», включающая эффект страха на рождаемость добычи. Было проведено много исследований, чтобы выявить влияние эффекта страха на динамику системы. Например, была проанализирована модель «хищник – жертва» со страхом, вызванным хищником, и задержкой беременности и было обнаружено, что появление бифуркации Хопфа вызвано эффектом страха. Были построены также модели пищевой цепочки, включающие страх и задержку в процесс воспроизводства жертвы, что приводит к сложным явлениям, таким как бифуркация Хопфа, бистабильность и мультистабильность [Huang, Xia, Zhang, 2016; Kong, Shao, 2024; Shang, Qiao, 2022].

Модель «хищник – жертва» Лесли – Говера с функциональным откликом Холлинга III типа, но без аддитивного эффекта Олли, изучалась во многих работах (см., например, [Collings, 1997; Hsu, Huang, 1995; Huang, Ruan, Song, 2014]). В [Hsu, Huang, 1995] исследовалась глобальная устойчивость модели и было доказано существование одного предельного цикла. В [Collings, 1997] изучались глобальная устойчивость и бифуркационное поведение системы «хищник – жертва» клеща с упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа. В частности, в этой работе было доказано существование бифуркаций Хопфа и седло-узла предельных циклов, а также были предоставлены конкретные области устойчивости, включая области бистабильности. В [Huang, Ruan, Song, 2014] была изучена модель «хищник – жертва» типа Лесли с обобщенным функциональным откликом Холлинга типа III и было показано, что модель может иметь бифуркацию Хопфа и бифуркацию Богданова – Такенса вырожденного фокусного типа коразмерности 3 при подходящих параметрах, что иллюстрирует сосуществование двух предельных циклов. Под влиянием приведенными выше результатами в [Yang et al., 2024] была исследована система «хищник – жертва» Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа. С биологической точки зрения аддитивный эффект Олли может привести к коллапсу системы, что приведет к вымиранию популяции хищников и выживанию жертвы. Модель была проанализирована на предмет различных бифуркаций, включая нильпотентную особенность возврата коразмерности 3, бифуркацию Богданова – Такенса коразмерности 3 и бифуркацию Хопфа коразмерности 2. Кроме того, были идентифицированы возврат коразмерности 2 предельных циклов и область острого угла трех предельных циклов. Для проверки теоретических результатов были представлены однопараметрические и двухпараметрические бифуркационные диаграммы и соответствующие фазовые портреты. Однако качественный анализ [Yang et al., 2024] неполный, поскольку глобальные бифуркации предельных циклов не могли быть изучены должным образом с помощью методов и приемов, которые использовались ранее в качественной теории динамических систем. Применяя к системе новый бифуркационно-геометрический подход, разработанный нами в [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2003; Gaiko, 2011; Gaiko, 2012a; Gaiko, 2012b; Gaiko, 2012c;

Gaiko, 2014; Gaiko, 2015; Gaiko, 2016; Gaiko, Ginoux, Vuik, 2017; Gaiko, 2018; Gaiko, Vuik, 2018; Gaiko, Broer, Sterk, 2019; Gaiko, 2020; Gaiko, 2021; Gaiko, 2022; Gaiko, 2023a; Gaiko, 2023b; Gaiko, 2024], мы получаем новые результаты в качественном анализе таких систем. Смысл этого подхода состоит в построении канонических систем с параметрами, поворачивающими векторное поле, а также в использовании геометрических свойств траекторий и применении принципа окончания Уинтнера – Перко, связывающего все локальные бифуркации предельных циклов.

Приведем несколько моделей «хищник – жертва», которые рассматривались ранее в [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2016; Gaiko, Vuik, 2018] и которые будут рассматриваться далее в данной работе.

В [Гайко, 2017; Gaiko, 2016] мы рассмотрели квартичное семейство плоских векторных полей, соответствующее рациональной динамической системе типа Холлинга, которая моделирует динамику популяций хищников и их жертв в системе, которая является вариацией классической системы Лотки – Вольтерры. Для последней системы изменение плотности жертвы в единицу времени на хищника, называемое функцией отклика, пропорционально плотности жертвы. Это означает, что нет насыщения хищника, когда количество доступной жертвы велико. Однако более реалистично рассматривать нелинейную и ограниченную функцию отклика, и на самом деле в литературе использовались различные функции отклика для моделирования реакции хищника (см. [Aguirre, Flores, González-Olivares, 2014; Bazykin, 1998; Broer et al., 2007; Broer, Gaiko, 2010; Holling, 1959; Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008; Zhu, Campbell, Wolkowicz, 2002]).

Например, в [Zhu, Campbell, Wolkowicz, 2002] изучалась следующая модель «хищник – жертва»:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - \lambda x) - yp(x), \\ \dot{y} &= -\delta y + yq(x).\end{aligned}\tag{1}$$

Переменные  $x > 0$  и  $y > 0$  обозначают плотность популяций жертвы и хищника соответственно, в то время как  $p(x)$  является немонотонной функцией отклика, заданной как

$$p(x) = \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1},\tag{2}$$

где  $\alpha, m$  положительны и где  $\beta > -2\sqrt{\alpha}$ . Обратите внимание, что при отсутствии хищников количество жертв увеличивается в соответствии с законом логистического роста. Коэффициент  $a$  представляет внутреннюю скорость роста жертвы, в то время как  $\lambda > 0$  является скоростью конкуренции или ограничения ресурсов жертвы. Естественная смертность хищника определяется как  $\delta > 0$ . В модели Гаузе функция  $q(x)$  определяется как  $q(x) = cp(x)$ , где  $c > 0$  – скорость преобразования между жертвой и хищником [Zhu, Campbell, Wolkowicz, 2002].

В [Broer et al., 2007; Broer, Gaiko, 2010] было исследовано следующее семейство:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x\left(1 - \lambda x - \frac{y}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right), \\ \dot{y} &= -y\left(\delta + \mu y - \frac{x}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right),\end{aligned}\tag{3}$$

где  $\alpha \geq 0, \beta > -2\sqrt{\alpha}, \delta > 0, \lambda > 0$  и  $\mu \geq 0$  являются параметрами. Заметим, что (3) получено из (1) путем добавления члена  $\mu y^2$  во второе уравнение и после масштабирования  $x$  и  $y$ , а также параметров и времени  $t$ . Таким образом, была учтена конкуренция между хищниками за ресурсы, отличные от жертв. Неотрицательный коэффициент  $\mu$  является скоростью конкуренции между хищниками. Системы (1)–(3) представляют модели «хищник – жертва» с обобщенными функциями отклика Холлинга IV типа.

В [Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008] рассматривалась следующая обобщенная система «хищник – жертва» Гаузе:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) - yp(x), \\ \dot{y} &= -y(-d + cp(x))\end{aligned}\quad (4)$$

с обобщенной функцией отклика Холлинга III типа:

$$p(x) = \frac{mx^2}{ax^2 + bx + 1}.\quad (5)$$

Эта система, где  $x > 0$  и  $y > 0$ , имеет семь параметров: параметры  $a, c, d, k, m, r$  положительны, а параметр  $b$  может быть отрицательным или неотрицательным. Параметры  $a, b$  и  $m$  являются параметрами подгонки функции отклика. Параметр  $d$  – это уровень смертности хищника, а  $c$  – это эффективность хищника в превращении жертвы в хищников. Жертва следует логистическому росту со скоростью  $r$  при отсутствии хищника. Окружающая среда имеет емкость жертвы, определяемую  $k$ .

Случай  $b \geq 0$  был изучен ранее (см. ссылки в [Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008]). Случай  $b < 0$  более интересен: он представляет собой модель для функционального отклика с ограниченной групповой защитой.

В противоположность обобщенной функции Холлинга IV типа, изученной в [Broer et al., 2007; Broer, Gaiko, 2010; Zhu, Campbell, Wolkowicz, 2002], где функция отклика стремится к нулю, когда популяция жертвы стремится к бесконечности, обобщенная функция III типа стремится к ненулевому значению, когда популяция жертвы стремится к бесконечности. Функциональный отклик III типа при  $b < 0$  имеет максимум в некоторой точке (см. [Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008]). При изучении случая  $b < 0$  можно также обнаружить бифуркацию Богданова – Такенса коразмерности 3, которая является организующим центром для бифуркационной диаграммы системы (4)–(5) [Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008].

После масштабирования  $x$  и  $y$ , а также параметров и времени  $t$  система (4)–(5) может быть сведена к системе всего с четырьмя параметрами  $(\alpha, \beta, \delta, \rho)$  [Lamontagne, Coutu, Rousseau, 2008]:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \rho x(1 - x) - yp(x), \\ \dot{y} &= y(-\delta + q(x)),\end{aligned}\quad (6)$$

где

$$p(x) = \frac{x^2}{\alpha x^2 + \beta x + 1}.\quad (7)$$

В [Гайко, 2017; Gaiko, 2016] мы изучили систему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left(1 - \lambda x - \frac{xy}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right), \\ \dot{y} &= -y \left(\delta + \mu y - \frac{x^2}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right),\end{aligned}\quad (8)$$

где  $x > 0$  и  $y > 0$ ;  $\alpha \geq 0$ ,  $-\infty < \beta < +\infty$ ,  $\delta > 0$ ,  $\lambda > 0$  и  $\mu \geq 0$  – параметры.

В [Gaiko, Vuik, 2018] мы завершили качественный анализ модели «хищник – жертва» Лесли – Говера с эффектом Олли относительно жертвы, которое описывается рациональной динамической системой колмогоровского типа [González-Olivares et al., 2011]:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left(r \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) - qy\right), \\ \dot{y} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right),\end{aligned}\quad (9)$$

где параметры имеют следующие биологические значения:  $r$  и  $s$  представляют собой внутренние скорости роста жертвы и хищника соответственно;  $k$  – емкость среды обитания жертвы;  $m$  – порог Олли или минимум жизнеспособной популяции;  $q$  – максимальная норма потребления на одного хищника, т. е. максимальное количество жертвы, которое может съесть хищник за каждую единицу времени;  $n$  – мера качества пищи, которая характеризует жертву как пищу, преобразуемую в детенышей хищника.

Модель «хищник – жертва» Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа представлена следующей системой уравнений [Yang et al., 2024]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \left( r \left( 1 - \frac{x}{k} \right) - \frac{m}{x+b} \right) x - \frac{qx^2y}{x^2+a}, \\ \dot{y} &= sy \left( 1 - \frac{y}{nx} \right), \end{aligned} \quad (10)$$

где  $x(t)$  и  $y(t)$  обозначают популяции жертвы и хищника соответственно в данный момент времени. Внутренние темпы роста популяций жертв и хищников обозначены через  $r$  и  $s$  соответственно. Максимальная скорость роста популяции хищников обозначается через  $q$ ;  $a$  – константа полунасыщения. Экологическая емкость жертвы обозначена через  $k$ , а количество пищи, которая превращается из жертв в детенышей хищников, обозначается через  $n$ . Член  $\frac{m}{x+b}$  представляет собой аддитивный эффект Олли, где  $m$  измеряет степень эффекта Олли, а  $b$  обозначает размер популяции жертвы, при котором приспособленность составляет половину его максимального значения. Важно отметить, что эффект Олли считается слабым, если  $0 < m < br$ , и сильным, если  $m > br$ . Система исследуется в области  $\Omega = \{(x, y) \mid x > 0, y \geq 0\}$ , и все параметры предполагаются положительными.

Система (10) может быть записана в виде квинтико-секстичной динамической системы [Yang et al., 2024]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= nx^2(x^2+a)(r(x+b)(k-x)-mk) - knq(x+b)x^3y \equiv P, \\ \dot{y} &= ksy(x+b)(x^2+a)(nx-y) \equiv Q. \end{aligned} \quad (11)$$

Вместе с (11) рассмотрим также вспомогательную систему (см. [Баутин, Леонтович, 1990; Gaiko, 2003; Perko, 2002])

$$\begin{aligned} \dot{x} &= P - \alpha Q, \\ \dot{y} &= Q + \alpha Q, \end{aligned} \quad (12)$$

применяя к этим системам новый бифуркационно-геометрический подход, разработанный в [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2003; Gaiko, 2011; Gaiko, 2012a; Gaiko, 2012b; Gaiko, 2012c; Gaiko, 2014; Gaiko, 2015; Gaiko, 2016; Gaiko, Ginoux, Vuik, 2017; Gaiko, 2018; Gaiko, Vuik, 2018; Gaiko, Broer, Sterk, 2019; Gaiko, 2020; Gaiko, 2021; Gaiko, 2022; Gaiko, 2023a; Gaiko, 2023b; Gaiko, 2024].

В § 2 мы проведем глобальный качественный анализ квинтико-секстичной динамической системы (11), соответствующей системе Лесли – Говера с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа (10), которая моделирует динамику популяций хищников и их жертв в заданной экологической или биомедицинской системе.

## 2. Глобальный бифуркационный анализ

Для исследования особых точек системы (10) мы будем использовать две теоремы Пуанкаре (теоремы 1 и 2), а также классические методы качественного исследования двумерных полиномиальных динамических систем (см. [Баутин, Леонтович, 1990]).

**Теорема 1 (первая теорема Пуанкаре).** Если в двумерной системе  $N, N_f, N_c$  и  $C$  — соответственно числа узлов, фокусов, центров и седел в конечной части фазовой плоскости, а  $N'$  и  $C'$  — числа узлов и седел на бесконечности, то имеет место соотношение

$$N + N_f + N_c + N' = C + C' + 1.$$

**Теорема 2 (вторая теорема Пуанкаре).** Если все точки двумерной системы простые, то вдоль изоклины без кратных точек, расположенной в пределах одной полусферы Пуанкаре, особые точки располагаются так, что вслед за седлом будет узел, фокус или центр и наоборот. Если на изоклине две точки разделены экватором, то за седлом следует опять седло, за узлом, фокусом или центром — узел, фокус или центр.

Для глобального анализа бифуркаций предельных циклов систем (11) и (12) мы будем использовать известные результаты [Perko, 2002], сформулированные для систем вида

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad (13)$$

где  $x \in R^2$ ,  $\mu \in R^n$ ,  $f \in R^2$  ( $f$  — полиномиальная векторная функция), и

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \quad (14)$$

где  $x \in R^2$ ,  $f \in R^2$  и  $\lambda$  — скалярный параметр, поворачивающий векторное поле (14).

**Теорема 3 (принцип окончания Уинтнера – Перко).** Любое однопараметрическое семейство кратных предельных циклов полиномиальной системы (13) может быть единственным образом продолжено в максимальное однопараметрическое семейство (кривую) таких циклов, которое будет либо открытым, либо циклическим. Если это семейство открытое, то оно оканчивается, когда параметр или предельные циклы становятся неограниченными, либо в какой-то особой точке системы (13), которая в типичном случае является негрубым фокусом той же кратности, либо на каком-то сепаратрисном цикле (13), который в типичном случае имеет ту же кратность.

**Теорема 4 (о монотонных семействах предельных циклов).** Если  $L_0$  — неособый кратный предельный цикл системы (14) при  $\lambda = \lambda_0$ , то  $L_0$  принадлежит однопараметрическому семейству предельных циклов системы (14); более того:

- 1) если кратность цикла  $L_0$  нечетная, то семейство либо расширяется, либо сжимается монотонно при прохождении  $\lambda$  через значение  $\lambda_0$ ;
- 2) если кратность цикла  $L_0$  четная, то  $L_0$  расщепляется на устойчивый и неустойчивый предельные циклы при прохождении  $\lambda$  через  $\lambda_0$  в одном направлении и  $L_0$  исчезает при прохождении  $\lambda$  через  $\lambda_0$  в противоположном направлении; т. е. в точке  $\lambda_0$  имеет место бифуркация типа «складки».

Рассмотрим систему (11). Ее конечные особенности определяются алгебраической системой

$$\begin{aligned} nx^2(x^2 + a)(r(x + b)(k - x) - mk) - knq(x + b)x^3y &= 0, \\ ksy(x + b)(x^2 + a)(nx - y) &= 0. \end{aligned} \quad (15)$$

Задача классификации конечных особенностей (11) была решена в [Yang et al., 2024].



Для изучения особых точек системы (11) на бесконечности мы могли бы рассмотреть соответствующее дифференциальное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = \frac{ksy(x+b)(x^2+a)(nx-y)}{nx^2(a^2+a)(r(x+b)(k-x)-mk) - knq(x+b)x^3y}, \quad (16)$$

используя теоремы Пуанкаре об индексе (теоремы 1 и 2) и применяя наш подход, разработанный в [Gaiko, 2003]. Но, поскольку мы работаем в области  $\Omega = \{(x, y) \mid x > 0, y \geq 0\}$  (по биологическим причинам) и изучаем бифуркации предельных циклов, мы можем ограничиться случаем двух седел, неустойчивого узла и устойчивого фокуса, который, согласно [Yang et al., 2024], может быть окружен тремя предельными циклами: большой неустойчивый предельный цикл содержит средний устойчивый предельный цикл, окружающий малый неустойчивый предельный цикл (все остальные случаи можно рассматривать аналогично).

Используя эту информацию и применяя наш бифуркационно-геометрический подход, разработанный в [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2003; Gaiko, 2011; Gaiko, 2012a; Gaiko, 2012b; Gaiko, 2012c; Gaiko, 2014; Gaiko, 2015; Gaiko, 2016; Gaiko, Ginoux, Vuik, 2017; Gaiko, 2018; Gaiko, Vuik, 2018; Gaiko, Broer, Sterk, 2019; Gaiko, 2020; Gaiko, 2021; Gaiko, 2022; Gaiko, 2023a; Gaiko, 2023b; Gaiko, 2024], мы можем изучить бифуркации предельных циклов системы (11). Для изучения бифуркаций предельных циклов системы (11) имеет смысл вместе с (11) рассматривать также вспомогательную систему (12) с параметром  $\alpha$ , поворачивающим поле [Баутин, Леонтович, 1990; Gaiko, 2003], для которой

$$\Delta_\alpha = P^2 + Q^2 \geq 0. \quad (17)$$

Система (12) более общая, чем (11), но введенный параметр  $\alpha$ , поворачивающий поле, не меняет расположение и индексы конечных особенностей (11) и, как мы увидим ниже, не дает дополнительных предельных циклов (см. [Гайко, 2011; Гайко, 2017; Broer, Gaiko, 2010; Gaiko, 2003; Gaiko, 2011; Gaiko, 2012a; Gaiko, 2012b; Gaiko, 2012c; Gaiko, 2014; Gaiko, 2015; Gaiko, 2016; Gaiko, Ginoux, Vuik, 2017; Gaiko, 2018; Gaiko, Vuik, 2018; Gaiko, Broer, Sterk, 2019; Gaiko, 2020; Gaiko, 2021; Gaiko, 2022; Gaiko, 2023a; Gaiko, 2023b; Gaiko, 2024]). Мы также воспользуемся результатом [Yang et al., 2024], утверждающим, что цикличность фокуса в системе (11) не менее трех [Yang et al., 2024, теорема 3.6].

Предполагая, что цикличность фокуса в (11) равна трем (т.е. не более трех предельных циклов могут появляться из фокуса), используя систему (12) и применяя результаты Перко [Perko, 2002], мы докажем следующую теорему.

**Теорема 5.** *Если цикличность фокуса в системе (11) равна трем, то эта система может иметь не более трех предельных циклов, окружающих одну особую точку.*

*Доказательство.* В [Yang et al., 2024] доказано, что система (11) может иметь не менее трех предельных циклов. Используем предположение, что цикличность фокуса в (11) равна трем, и докажем, что эта система может иметь не более трех предельных циклов, окружающих одну особую точку. Доказательство проводится от противного, с применением теории катастроф (см. [Gaiko, 2003; Perko, 2002]).

Предположим, что система (11) имеет четыре особенности в области  $\Omega = \{(x, y) \mid x > 0, y \geq 0\}$ : седло на оси  $x$ , узел в начале координат, а также седло  $S$  и антиседло  $A$  внутри  $\Omega$  [Yang et al., 2024]. Предположим, что эта система имеет четыре предельных цикла, окружающих  $A$ .

Рассмотрим систему (12) с параметром  $\alpha$ , поворачивающим поле. Изменение параметра  $\alpha$  не меняет положения и индексов конечных особенностей системы (11) [Баутин, Леонтович, 1990; Gaiko, 2003]. Кроме того, это грубый параметр. Если мы изменим этот параметр в одном смысле, то самый малый предельный цикл исчезнет в фокусе  $A$  (бифуркация Андронова – Хопфа),

самый большой исчезнет в сепаратрисной петле седла  $S$ , а два других предельных цикла образуют полуустойчивый предельный цикл, который затем исчезнет в «концентрации траекторий», окружающих  $A$  [Баутин, Леонтович, 1990; Gaiko, 2003]. Если мы изменим параметр  $\alpha$  в противоположном смысле, две пары предельных циклов (меньшие и большие) образуют два полуустойчивых предельных цикла, исчезающих в «концентрациях траекторий» [Баутин, Леонтович, 1990; Gaiko, 2003]. Возможность появления дополнительного полуустойчивого предельного цикла, окружающего точку  $A$  при изменении параметра  $\alpha$ , как мы сейчас увидим, также может быть исключена.

Заметим, что если мы изменим параметр  $\alpha$  в одном смысле, то два предельных цикла системы (12) образуют полуустойчивый (кратности два) предельный цикл; если мы изменим этот параметр в противоположном смысле, то получим пару других полуустойчивых (кратности два) предельных циклов. Поэтому, изменяя другие параметры (12), мы получим три бифуркационные поверхности кратности два предельных циклов, образующие бифуркационную поверхность типа «ласточкин хвост» предельных циклов кратности четыре в пространстве параметров (12) (см. рис. 1, где  $C_2^0$ ,  $C_2^1$  и  $C_2^2$  — бифуркационные поверхности предельных циклов кратности два;  $C_3^+$  и  $C_3^-$  — бифуркационные кривые предельных циклов кратности три;  $C_4$  — точка бифуркации предельного цикла кратности четыре [Gaiko, 2003; Perko, 2002]).

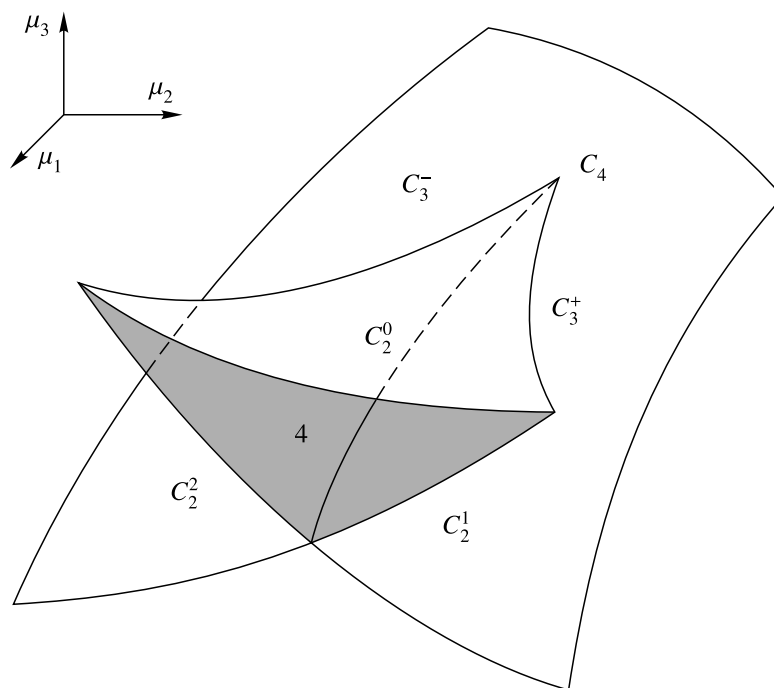


Рис. 1. Бифуркационная поверхность типа «ласточкин хвост», где  $C_2^0$ ,  $C_2^1$  и  $C_2^2$  — бифуркационные поверхности предельных циклов кратности два;  $C_3^+$  и  $C_3^-$  — бифуркационные кривые предельных циклов кратности три;  $C_4$  — точка бифуркации предельного цикла кратности четыре

Соответствующее максимальное однопараметрическое семейство предельных циклов кратности четыре не может быть циклическим, иначе в пространстве параметров будет хотя бы одна точка, соответствующая предельному циклу кратности пять (или даже выше).

Продолжая бифуркационную кривую кратности пять предельных циклов через эту точку и параметризуя соответствующее максимальное однопараметрическое семейство кратности пять предельных циклов параметром  $\alpha$ , поворачивающим поле, согласно теореме 4 мы получим монотонную кривую кратности пять, которая по принципу окончания Уинтнера – Перко (теорема 3)

заканчивается одним из своих концов в точке  $A$ . Поскольку мы знаем цикличность этой точки, которая, по нашему предположению, равна трем (см. [Yang et al., 2024]), мы получаем противоречие с принципом окончания Уингнера–Перко (см. пример бифуркационной кривой (однопараметрического семейства) кратных предельных циклов на рис. 2, где  $C_2^+$  ( $C_3^+$ ) и  $C_2^-$  ( $C_3^-$ ) – бифуркационные поверхности предельных циклов кратности два (или три);  $C_3$  ( $C_4$ ) – бифуркационная кривая предельных циклов кратности три (или четыре) и т. д. [Gaiko, 2003; Perko, 2002]).

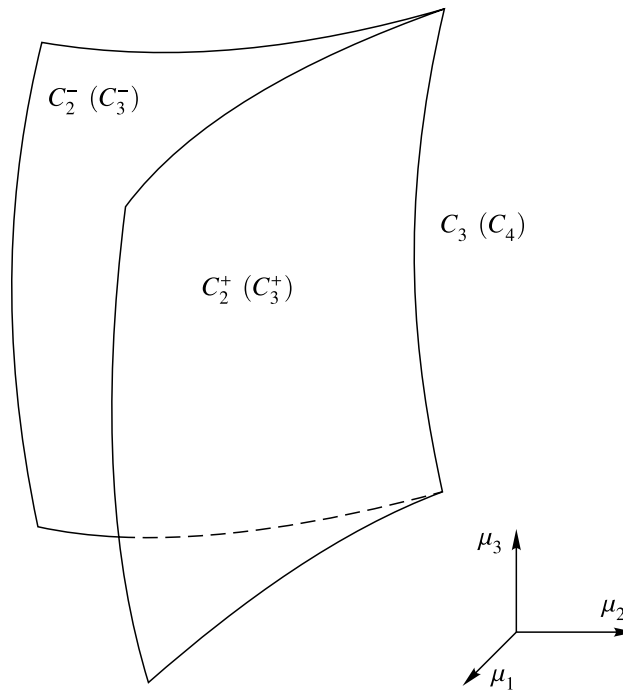


Рис. 2. Бифуркационная кривая (однопараметрическое семейство) кратных предельных циклов, где  $C_2^+$  ( $C_3^+$ ) и  $C_2^-$  ( $C_3^-$ ) – бифуркационные поверхности предельных циклов кратности два (или три);  $C_3$  ( $C_4$ ) – бифуркационная кривая предельных циклов кратности три (или четыре)

Если максимальное однопараметрическое семейство предельных циклов кратности четыре не является циклическим, используя тот же принцип (теорему 3), мы снова получим противоречие с цикличностью  $A$  (см. [Yang et al., 2024]), не допускающей кратности предельных циклов выше трех.

Таким образом, мы приходим к выводу, что система (12) (а также система (11)) не может иметь ни четырехкратного предельного цикла, ни более трех предельных циклов, окружающих особую точку, что доказывает теорему 5.  $\square$

### 3. Заключение

В данной статье мы провели глобальный бифуркационный анализ системы Лесли–Гове-ра с аддитивным эффектом Олли и упрощенным функциональным откликом Холлинга III типа, который моделирует динамику популяций хищников и их жертв в заданной экологической или биомедицинской системе. Изучая глобальные бифуркации предельных циклов и мультистабильность системы, мы доказали, что если цикличность фокуса в такой системе равна трем, то система может иметь не более трех предельных циклов, окружающих одну особую точку; т. е.

мы показали, что данная система может иметь не более трех автоколебательных режимов, соответствующих состояниям динамического равновесия в исходной биологической системе. Математический подход, используемый в этой статье, также может быть полезен для качественного анализа любой планарной модели взаимодействия видов в биологической системе, в частности, в контексте ее сохранения и биологического контроля. Другим направлением исследований может быть, например, изучение взаимодействия эффекта Олли со случайными условиями окружающей среды, такими как инвазия чужеродных видов или другие катастрофические явления, которые могут увеличивать амплитуду колебаний численности популяции и даже доводить ее до полного исчезновения. Возможность распознавать последствия эффекта Олли с различными функциональными откликами для воспроизводства, сохранения и поведения видов стала важной целью при исследовании моделей «хищник – жертва» типа Лесли – Говера. Анализ и понимание этого явления могут принести важные результаты не только для биологии и экологии, но и для различных прикладных инженерных дисциплин, таких, например, как рыболовство и лесная промышленность.

Автор статьи благодарен рецензентам за полезные замечания и комментарии, особенно в биологическом аспекте, которые позволили улучшить изложение полученных результатов и которые будут учтены в дальнейшей работе по качественному исследованию математических моделей биологических систем.

## Список литературы (References)

- Баутин Н. Н., Леонтович Е. А.* Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. — М.: Наука, 1990.
- Bautin N. N., Leontovich E. A.* Metody i priemy kachestvennogo issledovaniya dinamicheskikh sistem na ploskosti [Methods and ways of the qualitative analysis of dynamical systems in a plane]. — Moscow: Nauka, 1990 (in Russian).
- Гайко В. А.* Глобальный бифуркационный анализ кватертичной модели «хищник – жертва» // Компьютерные исследования и моделирование. — 2011. — Т. 3, № 2. — С. 161–171.
- Gaiko V. A.* Global'nyi bifurkatsionnyi analiz kvartichnoi modeli "khischnik-zhertva" [Global bifurcation analysis of a quartic predator-prey model] // Computer Research and Modeling. — 2011. — Vol. 3, No. 2. — P. 161–171 (in Russian).
- Гайко В. А.* Глобальный бифуркационный анализ рациональной системы Холлинга // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 2. — С. 161–172.
- Gaiko V. A.* Global'nyi bifurkatsionnyi analiz ratsional'noi sistemy Khollinga [Global bifurcation analysis of a rational Holling system] // Computer Research and Modeling. — 2017. — Vol. 9, No. 2. — P. 161–172 (in Russian).
- Aguirre P., Flores J. D., González-Olivares E.* Bifurcations and global dynamics in a predator-prey model with a strong Allee effect on the prey, and a ratio-dependent functional response // Nonlinear Anal. Real World Appl. — 2014. — Vol. 16. — P. 235–249.
- Bazykin A. D.* Nonlinear dynamics of interacting populations. — Singapore: World Scientific, 1998.
- Broer H. W., Gaiko V. A.* Global qualitative analysis of a quartic ecological model // Nonlinear Anal. — 2010. — Vol. 72, No. 2. — P. 628–634.
- Broer H. W., Naudot V., Roussarie R., Saleh K.* Dynamics of a predator-prey model with non-monotonic response function // Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. A. — 2007. — Vol. 18. — P. 221–251.
- Collings J. B.* The effects of the functional response on the bifurcation behavior of a mite predator-prey interaction model // J. Math. Biol. — 1997. — Vol. 36. — P. 149–168.
- Gaiko V. A.* Global bifurcation analysis of the Kukles cubic system // Int. J. Dyn. Syst. Differ. Equ. — 2018. — Vol. 8, No. 4. — P. 326–336.
- Gaiko V. A.* Global bifurcation analysis of generalized Liénard polynomial dynamical system // J. Math. Sci. — 2023a. — Vol. 270, No. 5. — P. 674–682.
- Gaiko V. A.* Global bifurcations of limit cycles in an endocrine system model // Adv. Dyn. Syst. Appl. — 2020. — Vol. 15, No. 1. — P. 15–25.

- Gaiko V.A.* Global bifurcation theory and Hilbert's sixteenth problem. – Boston: Kluwer Academic Publishers, 2003.
- Gaiko V.A.* Global limit cycle bifurcations in predator–prey models of ecological and biomedical systems // *Nonlinear Analysis and Extremal Problems: Proc. 8th Int. Conf.* / A. A. Tolstonogov et al., Eds. – Irkutsk: ISDCT SB RAS Press, 2024. – P. 80–82.
- Gaiko V.A.* Global limit cycle bifurcations of a generalized Liénard polynomial dynamical system // *Probl. Math. Anal.* – 2023b. – Vol. 123. – P. 49–56.
- Gaiko V.A.* Global limit cycle bifurcations of multi-parameter polynomial dynamical systems // *Ukr. Math. Bull.* – 2021. – Vol. 18, No. 14. – P. 518–539.
- Gaiko V.A.* Global qualitative analysis of a Holling-type system // *Int. J. Dyn. Syst. Differ. Equ.* – 2016. – Vol. 6, No. 2. – P. 161–172.
- Gaiko V.A.* Limit cycle bifurcations of a general Liénard system with polynomial restoring and damping functions // *Int. J. Dyn. Syst. Differ. Equ.* – 2012a. – Vol. 4, No. 3. – P. 242–254.
- Gaiko V.A.* Limit cycle bifurcations of a special Liénard polynomial system // *Adv. Dyn. Syst. Appl.* – 2014. – Vol. 9, No. 1. – P. 109–123.
- Gaiko V.A.* Limit cycles of multi-parameter polynomial dynamical systems // *J. Math. Sci.* – 2022. – Vol. 260, No. 5. – P. 662–677.
- Gaiko V.A.* Maximum number and distribution of limit cycles in the general Liénard polynomial system // *Adv. Dyn. Syst. Appl.* – 2015. – Vol. 10, No. 2. – P. 177–188.
- Gaiko V.A.* Multiple limit cycle bifurcations of the FitzHugh–Nagumo neuronal model // *Nonlinear Anal.* – 2011. – Vol. 74, No. 18. – P. 532–542.
- Gaiko V.A.* On limit cycles surrounding a singular point // *Differ. Equ. Dyn. Syst.* – 2012b. – Vol. 20, No. 3. – P. 329–337.
- Gaiko V.A.* The applied geometry of a general Liénard polynomial system // *Appl. Math. Letters.* – 2012c. – Vol. 25, No. 12. – P. 2327–2331.
- Gaiko V.A., Broer H.W., Sterk A.E.* Global bifurcation analysis of Topp system // *Cyber. Phys.* – 2019. – Vol. 8, No. 4. – P. 191–197.
- Gaiko V.A., Ginoux J.-M., Vuik C.* The termination principle of multiple limit cycles for the Kukles cubic system // *Cyber. Phys.* – 2017. – Vol. 6, No. 4. – P. 195–200.
- Gaiko V.A., Vuik C.* Global dynamics in the Leslie–Gower model with the Allee effect // *Int. J. Bifurcation and Chaos.* – 2018. – Vol. 28, No. 12. – P. 1850151.
- González-Olivares E., González-Yañez B., Sáez E., Szántó I.* On the number of limit cycles in a predator–prey model with non-monotonic functional response // *Discrete Contin. Dynam. Syst. Ser. B.* – 2006. – Vol. 6. – P. 525–534.
- González-Olivares E., Mena-Lorca J., Rojas-Palma A., Flores J.D.* Dynamical complexities in the Leslie–Gower predator–prey model as consequences of the Allee effect on prey // *Appl. Math. Model.* – 2011. – Vol. 35. – P. 366–381.
- Holling C.S.* Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Can. Entomolog.* – 1959. – Vol. 91. – P. 385–398.
- Hsu S.B., Huang T.W.* Global stability for a class of predator–prey systems // *SIAM J. Appl. Math.* – 1995. – Vol. 55. – P. 763–783.
- Huang J.C., Ruan S.G., Song J.* Bifurcations in a predator–prey system of Leslie type with generalized Holling type III functional response // *J. Differ. Equations.* – 2014. – Vol. 257. – P. 1721–1752.
- Huang J., Xia X., Zhang X.* Bifurcation of codimension 3 in a predator–prey system of Leslie type with simplified Holling type IV functional response // *Int. J. Bifurcation and Chaos.* – 2016. – Vol. 26, No. 2. – P. 1650034.
- Kong W., Shao Y.* Bifurcations of a Leslie–Gower predator–prey model with fear, strong Allee effect and hunting cooperation // *AIMS Math.* – 2024. – Vol. 9. – P. 31607–31635.

- Lamontagne Y., Coutu C., Rousseau C.* Bifurcation analysis of a predator–prey system with generalized Holling type III functional response // *J. Dyn. Diff. Equat.* — 2008. — Vol. 20. — P. 535–571.
- Perko L.* Differential equations and dynamical systems. — New York: Springer, 2002.
- Shang Z., Qiao Y.* Bifurcation analysis of a Leslie-type predator–prey system with simplified Holling type IV functional response and strong Allee effect on prey // *Nonlinear Anal. Real World Appl.* — 2022. — Vol. 64. — P. 103453.
- Yang Y., Meng F., Xu Y., Rong L.* Complex dynamics induced by additive Allee effect in a Leslie–Gower predator–prey model // *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B.* — 2024. — Vol. 29. — P. 3471–3511.
- Zhu H., Campbell S.A., Wolkowicz G.S.K.* Bifurcation analysis of a predator–prey system with nonmonotonic functional response // *SIAM J. Appl. Math.* — 2002. — Vol. 63. — P. 636–682.