

## МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ ДЛЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ХИЩНИКОВ И ЖЕРТВ НА НЕОДНОРОДНОМ АРЕАЛЕ

© 2022 г. Т. Д. ХА, В. Г. ЦИБУЛИН

Аннотация. Рассматривается система уравнений реакции—диффузии—адвекции, описывающая эволюцию пространственных распределений двух популяций хищников и двух родственных популяций жертв с учетом направленной миграции, функционального отклика Холлинга второго рода и гиперболической функции роста жертв. Найдены условия на параметры, при которых существуют линейные по плотностям популяций косимметрии и реализуется мультистабильность — формирование одно- и двухпараметрических семейств стационарных решений. Для однородного ареала получены явные формулы для равновесий, а в случае неоднородного ареала стационарные решения вычислены при помощи метода прямых и схемы смещенных сеток. Представлены результаты по нарушению косимметрии и трансформации семейства в случае инвазии хищника.

### ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	509
1. Модель динамики популяций хищников и жертв . . . . .	510
2. Косимметрия . . . . .	510
3. Равновесия локальной системы . . . . .	512
4. Вычисление мультистабильности . . . . .	514
5. Разрушение семейства стационарных решений . . . . .	515
6. Заключение . . . . .	517
Приложение . . . . .	517
Список литературы . . . . .	518

### ВВЕДЕНИЕ

В нелинейных эволюционных задачах математической физики нередко наблюдается мультистабильность — реализация различных устойчивых решений (аттракторов) в зависимости от начальных данных [14]. Помимо изолированных аттракторов, возможно возникновение континуальных семейств решений вследствие непрерывных симметрий [11, 18] или косимметрий [9]. Теория косимметрии, развитая для объяснения существования однопараметрического семейства стационарных режимов в задаче фильтрационной конвекции [9], позволила исследовать ряд задач популяционной динамики. В [2, 12, 15, 16] были вычислены семейства равновесий (стационарных распределений) и установлена индивидуальность спектра устойчивости, что является характерным отличием косимметрии от симметрии [11, 22]. В [6] для системы обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающей динамику двух хищников и двух жертв на однородном ареале, было аналитически найдено двухпараметрическое семейство равновесий и показана связь этой мультистабильности с мультикосимметрией задачи [3].

В работах [7, 8] был проведен анализ уравнений реакции—диффузии—адвекции для моделирования динамики хищников и жертв в случае неоднородного ареала. Было показано, что функция



ресурса жертвы должна учитываться при формулировании соотношений функционального отклика, описывающих локальное взаимодействие хищника и жертвы.

В настоящей работе рассматривается случай неоднородного ареала, на котором взаимодействуют два хищника и два родственных вида жертв. Для уравнений с модифицированным функциональным откликом Холлинга второго рода [17] найдены условия на параметры системы, при которых у нее имеется мультикосимметрия. Выведены формулы для равновесий, составляющих двухпараметрическое семейство стационарных решений в бездиффузионном приближении. В численном эксперименте показано, что и в случае неоднородного ареала реализуется мультистабильность в виде двухпараметрического семейства стационарных распределений с индивидуальным спектром устойчивости. На основе полученных решений рассмотрена инвазия второго хищника в экологическую систему, состоящую из хищника и двух родственных видов жертв.

## 1. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ХИЩНИКОВ И ЖЕРТВ

Рассматривается модель динамики двух хищников и двух жертв в случае неоднородного ареала на основе системы уравнений [2, 12]. Распределение видов в момент времени  $t$  на одномерном ареале  $x \in [0, 1]$  дается функциями плотностей  $u_j(x, t)$  для жертв ( $j = 1, 2$ ) и  $v_j(x, t)$  для хищников ( $j = 1, 2$ ). Уравнения баланса видов записываются через миграционные потоки  $q_j$  и функции локального взаимодействия  $f_j$ :

$$\frac{\partial u_j}{\partial t} = -\frac{\partial q_j}{\partial x} + f_j, \quad q_j = -k_j \frac{\partial u_j}{\partial x} + u_j \frac{\partial \varphi_j}{\partial x}, \quad (1.1)$$

$$\frac{\partial v_j}{\partial t} = -\frac{\partial q_{j+2}}{\partial x} + f_{j+2}, \quad q_{j+2} = -k_{j+2} \frac{\partial v_j}{\partial x} + v_j \frac{\partial \varphi_{j+2}}{\partial x}, \quad j = 1, 2, \quad (1.2)$$

где  $k_j$  — коэффициенты диффузии, а направленная миграция (таксис) для жертв и хищников определяется формулами

$$\begin{aligned} \varphi_j &= \alpha_j p(x) + \sum_{r=1}^2 (\beta_{j,r} u_r + \beta_{j,r+2} v_r), \\ \varphi_{j+2} &= \sum_{r=1}^2 (\beta_{j+2,r} u_r + \beta_{j+2,r+2} v_r). \end{aligned} \quad (1.3)$$

Здесь,  $\alpha_j, \beta_{ij}$  — миграционные коэффициенты,  $p(x)$  — функция ресурса.

Для реакций  $f_j$  используются представления на основе функционального отклика Холлинга второго рода [7, 8, 17]:

$$f_j = u_j \left[ \mu_j f(u_1 + u_2) - \frac{l_{j,3} v_1 + l_{j,4} v_2}{p(x) + c_1 u_1 + c_2 u_2} \right], \quad f(w) = w \left( 1 - \frac{w}{p(x)} \right); \quad (1.4)$$

$$f_{j+2} = v_j \left( -l_j + \frac{\mu_{j,1} u_1 + \mu_{j,2} u_2}{p(x) + c_1 u_1 + c_2 u_2} \right), \quad j = 1, 2. \quad (1.5)$$

Функция  $f$  определяет гиперболический закон роста жертв [5]. Локальное взаимодействие регулируется положительными коэффициентами  $\mu_j$  (прирост жертвы),  $l_{ij}$  (убыль жертвы из-за хищника),  $l_j$  (смертность хищника),  $\mu_{ij}$  (прирост хищника за счет жертв), а также  $c_j$ .

Рассматривается кольцевой ареал, система (1.1)–(1.3) дополняется условиями периодичности

$$\begin{aligned} u_j(0, t) &= u_j(1, t), \quad q_j(0, t) = q_j(1, t), \quad j = 1, 2, \\ v_j(0, t) &= v_j(1, t), \quad q_{j+2}(0, t) = q_{j+2}(1, t), \quad j = 1, 2, \end{aligned} \quad (1.6)$$

и начальными распределениями плотностей популяций

$$u_j(x, 0) = u_j^0(x), \quad v_j(x, 0) = v_j^0(x), \quad j = 1, 2. \quad (1.7)$$

## 2. КОСИММЕТРИЯ

При дополнительных условиях на параметры система (1.1)–(1.7) относится к классу косимметричных динамических систем [9], для которых возможно возникновение непрерывных семейств решений. Согласно [9] для уравнения  $\dot{u} = F(u)$  косимметрия  $L$  представляет собой векторное

поле, ортогональное  $F$  в каждой точке фазового пространства. Следующая лемма устанавливает существование косимметрии для рассматриваемой системы при выполнении дополнительных соотношений между регулируемыми динамикой жертв параметрами.

**Лемма 2.1.** *Косимметрией системы (1.1)–(1.7) является векторное поле*

$$L_1 = (\zeta_1, \zeta_2, 0, 0), \quad \zeta_1 = -e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \gamma_1 u_2, \quad \zeta_2 = e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} u_1, \quad (2.1)$$

если выполнены следующие условия на параметры модели:

$$\frac{k_2}{k_1} = \frac{\alpha_2}{\alpha_1} = \frac{\beta_{2,r}}{\beta_{1,r}} = \frac{\mu_2}{\mu_1} = \frac{l_{2,s}}{l_{1,s}} = \gamma_1, \quad 1 \leq r \leq 4, \quad 3 \leq s \leq 4, \quad (2.2)$$

где  $\gamma_1$  — константа.

*Доказательство.* По определению косимметрии векторное поле  $L$  должно быть ортогонально правой части системы (1.1)–(1.7) для любых функций  $u_i(x, t)$ ,  $v_j(x, t)$ , т. е.

$$\int_0^1 (F, L) dx = \int_0^1 [(-q'_1 + f_1)\zeta_1 + (-q'_2 + f_2)\zeta_2] dx = I_1 + I_2 = 0,$$

где

$$I_1 = \int_0^1 (\zeta_1 f_1 + \zeta_2 f_2) dx, \quad I_2 = - \int_0^1 (\zeta_1 q'_1 + \zeta_2 q'_2) dx.$$

Подстановка (2.1) в  $I_1$  и перегруппировка слагаемых позволяет записать интеграл  $I_1$  следующим образом:

$$I_1 = \int_0^1 e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} (-\gamma_1 u_2 f_1 + u_1 f_2) dx.$$

Из условий (2.2) следует, что  $u_1 f_2 = \gamma_1 u_2 f_1$ , поэтому  $I_1 = 0$ . После интегрирования по частям интеграл  $I_2$  представляется в виде суммы

$$I_2 = -(\zeta_1 q_1 + \zeta_2 q_2) \Big|_0^1 + \int_0^1 (\zeta'_1 q_1 + \zeta'_2 q_2) dx.$$

Внеинтегральное слагаемое пропадает в силу условий периодичности (1.6). Из условий (2.2) получаем  $\varphi'_2 = \gamma_1 \varphi'_1$  и

$$\zeta'_1 q_1 = e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \left( \frac{\varphi'_1}{k_1} \gamma_1 u_2 - \gamma_1 u'_2 \right) (k_1 u'_1 - u_1 \varphi'_1) = \frac{\gamma_1}{k_1} e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} (\varphi'_1 u_2 - k_1 u'_2) (k_1 u'_1 - u_1 \varphi'_1).$$

Аналогично выводится

$$\zeta'_2 q_2 = \frac{\gamma_1}{k_1} e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} (k_1 u'_1 - \varphi'_1 u_1) (k_1 u'_2 - u_2 \varphi'_1).$$

В результате  $\zeta'_1 q_1 + \zeta'_2 q_2 = 0$  и  $I_2 = 0$ .

Векторное поле  $L_1 = (\zeta_1, \zeta_2, 0, 0)$  из (2.1)–(2.2) ортогонально правой части системы (1.1)–(1.7) и является косимметрией системы (1.1)–(1.7).  $\square$

В следующей лемме формулируются условия существования косимметрии в системе (1.1)–(1.7) при дополнительных соотношениях на параметры, регулирующие динамику хищников.

**Лемма 2.2.** *Косимметрией системы (1.1)–(1.7) является векторное поле*

$$L_2 = (0, 0, \zeta_3, \zeta_4), \quad \zeta_3 = -e^{-\frac{\varphi_3}{k_3}} \gamma_2 v_2, \quad \zeta_4 = e^{-\frac{\varphi_3}{k_3}} v_1, \quad (2.3)$$

если выполнены условия на параметры модели:

$$\frac{k_4}{k_3} = \frac{\beta_{4,r}}{\beta_{3,r}} = \frac{\mu_{2,s}}{\mu_{1,s}} = \frac{l_2}{l_1} = \gamma_2, \quad 1 \leq r \leq 4, \quad 1 \leq s \leq 2, \quad (2.4)$$

где  $\gamma_2$  — константа.

*Доказательство.* Аналогично проведенному для леммы 2.1.  $\square$

Леммы 2.1 и 2.2 позволяют сформулировать теорему о мультикосимметрии системы (1.1)–(1.7).

**Теорема 2.1.** *При выполнении условий (2.4) и (2.2) система (1.1)–(1.7) имеет мультикосимметрию*

$$L = \kappa L_1 + (1 - \kappa)L_2, \quad \kappa \in [0, 1].$$

### 3. РАВНОВЕСИЯ ЛОКАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

В бездиффузионном приближении координата  $x$  является дополнительным параметром. В этом случае система (1.1)–(1.7) допускает однородные по  $x$  решения, которые находятся из системы обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\dot{u}_j = u_j \left[ \mu_j f(u_1 + u_2) - \frac{l_{j,3}v_1 + l_{j,4}v_2}{p(x) + c_1u_1 + c_2u_2} \right], \quad f(w) = w - \frac{w^2}{p(x)}, \quad (3.1)$$

$$\dot{v}_j = v_j \left( -l_j + \frac{\mu_{j,1}u_1 + \mu_{j,2}u_2}{p(x) + c_1u_1 + c_2u_2} \right), \quad j = 1, 2. \quad (3.2)$$

Для любых значений параметров система (3.2) имеет неустойчивое нулевое равновесие

$$u_1 = u_2 = v_1 = v_2 = 0$$

и семейство равновесий для различных соотношений жертв (без хищников)

$$u_1 = p(x)(1 - \theta), \quad u_2 = p(x)\theta, \quad v_1 = v_2 = 0, \quad 0 \leq \theta \leq 1. \quad (3.3)$$

Для равновесия из семейства (3.3) характеристическое уравнение имеет вид

$$\sigma(\sigma - \sigma_2)(\sigma - \sigma_3)(\sigma - \sigma_4) = 0,$$

$$\sigma_2 = p(x)(\mu_1\theta - \theta\mu_2 - \mu_1),$$

$$\sigma_3 = -\frac{\theta(c_1l_2 - c_2l_2 - \mu_{21} + \mu_{22}) - c_1l_2 - l_2 + \mu_{21}}{c_1\theta - c_2\theta - c_1 - 1},$$

$$\sigma_4 = -\frac{\theta(c_1l_1 - c_2l_1 - \mu_{11} + \mu_{12}) - c_1l_1 - l_1 + \mu_{11}}{c_1\theta - c_2\theta - c_1 - 1}.$$

Нулевое значение отвечает нейтральному направлению вдоль семейства. Видно, что  $\sigma_2 < 0$  для всех  $\theta \in [0, 1]$  и любых  $x$ , семейство (3.3) устойчиво при условиях

$$\theta(c_1l_j - c_2l_j - \mu_{j1} + \mu_{j2}) - c_1l_j - l_j + \mu_{j1} < 0, \quad j = 1, 2. \quad (3.4)$$

При наличии дополнительных условий на параметры система может иметь равновесия, отвечающие сосуществованию одного хищника и одной жертвы:

$$u_1 = 0, \quad u_2 = \frac{p(x)l_2}{\mu_{22} - c_2l_2}, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = \frac{p(x)\mu_{22}\mu_2(\mu_{22} - c_2l_2 - l_2)}{l_{24}(\mu_{22} - c_2l_2)^2}, \quad \mu_{22} > c_2l_2 + l_2; \quad (3.5)$$

$$u_1 = \frac{p(x)l_2}{\mu_{21} - c_1l_2}, \quad u_2 = 0, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = \frac{p(x)\mu_{21}\mu_1(\mu_{21} - c_1l_2 - l_2)}{l_{14}(\mu_{21} - c_1l_2)^2}, \quad \mu_{21} > c_1l_2 + l_2; \quad (3.6)$$

$$u_1 = 0, \quad u_2 = \frac{p(x)l_1}{\mu_{12} - c_2l_1}, \quad v_1 = \frac{p(x)\mu_2\mu_{12}(\mu_{12} - c_2l_1 - l_1)}{l_{23}(\mu_{12} - c_2l_1)^2}, \quad v_2 = 0, \quad \mu_{12} > c_2l_1 + l_1; \quad (3.7)$$

$$u_1 = \frac{p(x)l_1}{\mu_{11} - c_1l_1}, \quad u_2 = 0, \quad v_1 = \frac{p(x)\mu_{11}\mu_1(\mu_{11} - c_1l_1 - l_1)}{l_{13}(\mu_{11} - c_1l_1)^2}, \quad v_2 = 0, \quad \mu_{11} > c_1l_1 + l_1. \quad (3.8)$$

Равновесия, отвечающие сосуществованию всех видов, получаются из системы алгебраических уравнений

$$(\mu_{j,1} - l_jc_1)u_1 + (\mu_{j,2} - l_jc_2)u_2 = p(x)l_j, \quad (3.9)$$

$$l_{j,3}v_1 + l_{j,4}v_2 = \mu_j[p(x) + c_1u_1 + c_2u_2]f(u_1 + u_2). \quad (3.10)$$

Аналогично лемме 2.1 получается, что при выполнении условий на параметры

$$\frac{\mu_2}{\mu_1} = \frac{l_{23}}{l_{13}} = \frac{l_{24}}{l_{14}} = \gamma_1 > 0 \quad (3.11)$$

система (3.1)-(3.2) имеет косимметрию

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

При условиях

$$\frac{\mu_{21}}{\mu_{11}} = \frac{\mu_{22}}{\mu_{12}} = \frac{l_2}{l_1} = \gamma_2 > 0 \tag{3.12}$$

система (3.1)-(3.2) имеет косимметрию

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

При совместном выполнении условий (3.11) и (3.12) векторное поле задачи (3.1) и (3.2) ортогонально линейной комбинации  $L_1$  и  $L_2$ :

$$L \equiv (1 - \kappa)L_1 + \kappa L_2, \quad \kappa \in [0, 1]. \tag{3.13}$$

Это соответствует мультикосимметрии.

С учетом (3.11) и (3.12) уравнения (3.9)–(3.10) примут вид

$$\begin{aligned} (\mu_{11} - l_1 c_1)u_1 + (\mu_{12} - l_1 c_2)u_2 &= p(x)l_1, \\ l_{13}v_1 + l_{14}v_2 &= \mu_1(p(x) + c_1 u_1 + c_2 u_2)f(u_1 + u_2). \end{aligned}$$

Двупараметрическое семейство равновесий получается в явной форме:

$$u_1 = \frac{p(x)(l_1 - \xi)}{\mu_{11} - c_1 l_1}, \quad u_2 = \frac{p(x)\xi}{\mu_{12} - c_2 l_1}, \quad v_1 = \frac{\psi_* - \psi}{l_{13}}p^2(x), \quad v_2 = \frac{p^2(x)\psi}{l_{14}}, \tag{3.14}$$

где

$$\psi_* = \mu_1 \frac{f(u_1 + u_2)}{p(x)} \left( 1 + \frac{c_1 u_1}{p(x)} + \frac{c_2 u_2}{p(x)} \right). \tag{3.15}$$

Для положительности решений параметры должны удовлетворять условиям

$$\mu_{11} > c_1 l_1, \quad \mu_{12} > c_2 l_1, \quad 0 < \xi < l_1, \quad 0 < \psi < \psi_*.$$

Характеристическое уравнение для равновесия с континуальным номером  $(\xi, \psi)$  имеет вид

$$\begin{aligned} \sigma^2 (\sigma^2 + A\sigma + B) &= 0, \\ A &= -\mu_1(\gamma_1 u_2 + u_1)f'(u_1 + u_2) - \frac{(l_{13}v_1 + l_{14}v_2)(c_2 \gamma_1 u_2 + c_1 u_1)}{[p(x) + c_1 u_1 + c_2 u_2]^2}, \\ B &= \frac{(\gamma_1 \mu_{12} u_2 + \mu_{11} u_1)p(x) + u_1 u_2 (\gamma_1 - 1)(c_1 \mu_{12} - c_2 \mu_{11})}{[p(x) + c_1 u_1 + c_2 u_2]^3}. \end{aligned}$$

**Лемма 3.1.** Устойчивость равновесий двупараметрического семейства (3.14) не зависит от пространственной координаты  $x$ .

*Доказательство.* Из (3.14) следует, что выражения для жертв и хищников соответственно пропорциональны  $p(x)$  и  $p^2(x)$ . Отсюда получается, что коэффициент  $A$  есть произведение  $p(x)$  и выражения, не содержащего  $x$ . Аналогично, коэффициент  $B$  обратно пропорционален  $p(x)$ . Следовательно, устойчивость равновесий семейства зависит от параметров системы и не зависит от координаты  $x$ .  $\square$

В [6] проанализирована устойчивость равновесий двупараметрического семейства при однородной функции ресурса  $p(x) = 1$  и  $c_j = 0$ . В случае  $c_1 = c_2 = c$ ,  $\gamma_1 < 1$  и при  $\mu_{11} > \mu_{12} > (c + 1)l_1$  получается следующее условие устойчивости равновесия из (3.14):

$$\frac{l_1 - \xi}{\mu_{11} - cl_1} + \frac{\xi}{\mu_{12} - cl_1} > \frac{c - 1 + \sqrt{c^2 + c + 1}}{3c}. \tag{3.16}$$

## 4. ВЫЧИСЛЕНИЕ МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТИ

В случае ненулевых коэффициентов диффузии и таксиса задача (1.1)–(1.7) решается численно. Используется метод прямых и схема смещенных сеток, см. приложение и [12]. Для функции ресурса  $p(x) = 1 + 0,4 \sin 2\pi x$  и фиксированных значений коэффициентов  $\mu_1 = l_{13} = l_{14} = 1$ ,  $\gamma_1 = 0,5$ ,  $\mu_{11} = 1,5$ ,  $\mu_{12} = 0,875$ ,  $l_1 = 0,5$ ,  $\gamma_2 = 1,5$ ,  $c = 0,2$  в бездиффузионном приближении получается двухпараметрическое семейство равновесий

$$W(\xi, \psi) = \left\{ u_1 = \frac{5p(x)}{7} \left( \frac{1}{2} - \xi \right), \quad u_2 = \frac{40p(x)}{31} \xi, \quad v_1 = p^2(x)(\psi_* - \psi), \quad v_2 = p^2(x)\psi \right\},$$

где

$$\psi \in [0, \psi_*], \quad \xi \in \left[ 0, \frac{1}{2} \right], \quad \psi_* = 25 \left( \frac{1}{14} + \frac{25}{217} \xi \right) \left( \frac{9}{14} - \frac{125}{217} \xi \right) \left( \frac{3}{14} + \frac{5}{31} \xi \right).$$

Здесь координата  $x$  играет роль дополнительного параметра. Семейство равновесий устойчиво при  $0,288 < \xi \leq 0,5$ . В численном эксперименте показано, что данное семейство трансформируется при ненулевых коэффициентах диффузии, которые удовлетворяют соотношениям (3.11)–(3.12). При этом происходит сглаживание распределений видов по координате  $x$ . На рис. 1 приведены результаты установления при  $k_1 = 0,005$ ,  $k_3 = 0,0025$  из начальных данных, отвечающих равновесию в бездиффузионном приближении.

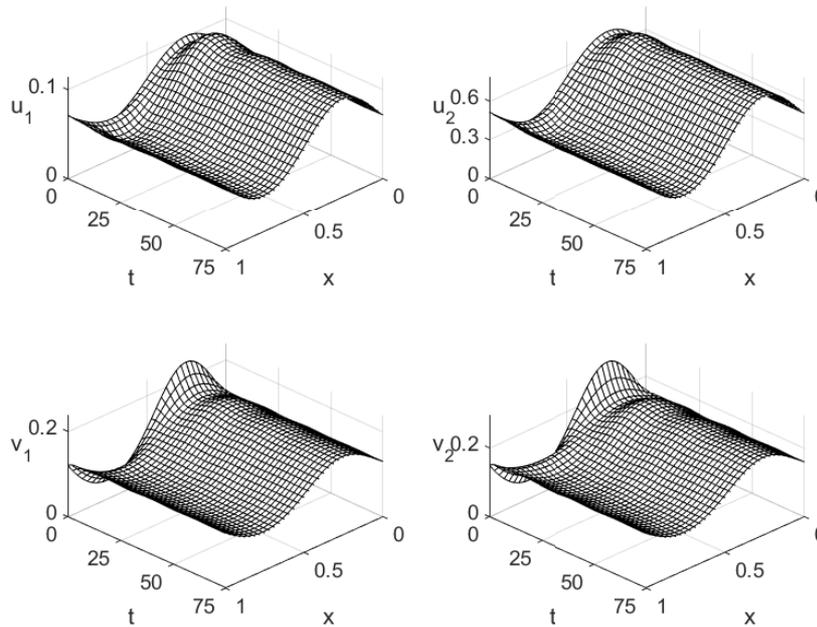


РИС. 1. Установление стационарного распределения жертв и хищников из равновесия  $W(0,4,0,15)$  (4),  $k_1 = 0,005$ ,  $k_3 = 0,0025$ .

FIG. 1. Establishment of a stationary distribution of prey and predators from the equilibrium  $W(0,4,0,15)$  (4),  $k_1 = 0,005$ ,  $k_3 = 0,0025$ .

Далее для полученных стационарных распределений численно определялся спектр устойчивости, см. табл. 1. Видно, что первые два значения практически нулевые ( $10^{-11}$ ,  $10^{-9}$ ). Это соответствует двум нейтральным направлениям для семейства стационарных распределений. Следующие отрицательные значения порядка единицы характеризуют устойчивость в трансверсальных к семейству направлениях. Эти числа различны для решений, что подтверждает косимметричный характер полученного семейства.

В эксперименте в качестве начальных данных брались равновесия при  $\xi = 0,35$ ,  $\psi = 0,1$  (I),  $\xi = 0,4$ ,  $\psi = 0,1$  (II),  $\xi = 0,4$ ,  $\psi = 0,15$  (III). Получившиеся стационарные профили распределений

жертв (верх) и хищников (низ) при  $k_1 = 0,005$ ,  $k_3 = 0,0025$  представлены на рис. 2. Видно, что плотности хищников и жертв соответствуют характеру изменения функция ресурса  $p(x)$ , но возможны различные комбинации видов. Имеются также неустойчивые стационарные решения, от которых ответвляются колебательные режимы (при  $0 < \xi < 0,288$ ).

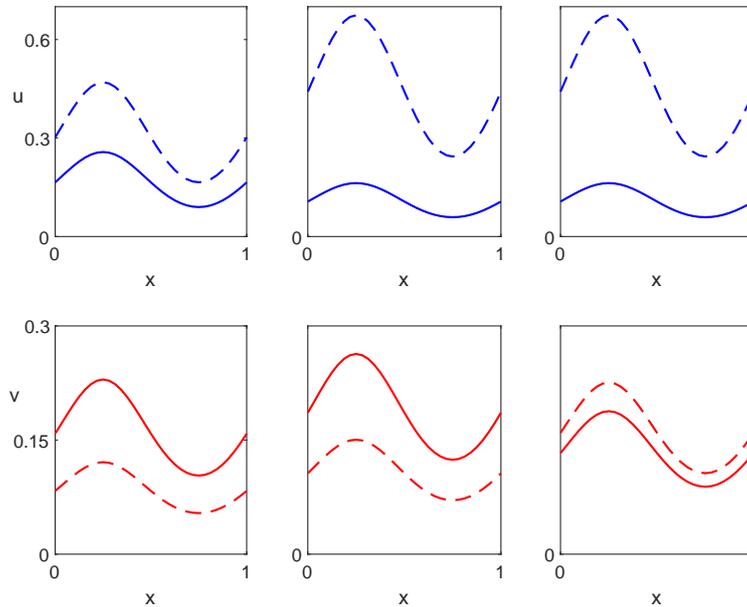


Рис. 2. Три стационарных распределения из двухпараметрического семейства.  
 FIG. 2. Three stationary distributions from a two-parameter family.

	$\sigma_1$	$\sigma_2$	$\sigma_3$	$\sigma_4$
I	$1,1845 \times 10^{-11}$	$-1,4952 \times 10^{-9}$	$-0,13221$	$-0,13904$
II	$1,0963 \times 10^{-11}$	$-3,1301 \times 10^{-9}$	$-0,12512$	$-0,12911$
III	$4,0457 \times 10^{-12}$	$-3,2546 \times 10^{-9}$	$-0,11662$	$-0,12035$

ТАБЛИЦА 1. Спектр стационарных распределений видов, приведенных на рис. 2.  
 TABLE 1. The spectrum of stationary distributions of the species shown in Fig. 2.

### 5. РАЗРУШЕНИЕ СЕМЕЙСТВА СТАЦИОНАРНЫХ РЕШЕНИЙ

Возникновение в системе двухпараметрического семейства равновесий является следствием дополнительных условий, которым должны удовлетворять параметры системы. При нарушении некоторых из этих соотношений теряется косимметрия и происходит разрушение семейства. В [10] развит метод исследования нарушения косимметрии, основанный на вычислении косимметричного дефекта и анализе селективной функции. Этот метод позволяет указать на реализующиеся в результате разрушения семейства решения. В [16] для задачи о кинетике трех видов с учетом диффузии и линейной адвекции численно были найдены случаи трансформации семейства в предельный цикл и распада семейства на изолированные равновесия. В [15] показано, что при помощи метода селективной функции можно анализировать задачи инвазии — внедрения нового вида в экологическую систему.

Далее рассматривается задача для системы (1.1)–(1.7) и считается, что вид  $v_2$  является инвазивным. Для локальной системы (3.1)–(3.2) при выполнении условий (3.11)–(3.12) имеется мультикосимметрия, и инвазия является успешной для ненулевых начальных распределений  $v_2$ . В результате установления формируется решение, соответствующее сосуществованию двух хищников и двух жертв. Систему (3.1)–(3.2) можно переписать, предусмотрев возмущение параметров

$\mu_{21}$ ,  $\mu_{22}$ , которые вместе с  $l_{14}$ ,  $l_{24}$  участвуют в описании взаимодействия хищника  $v_2$  с жертвами. В результате получается система с добавившимися параметрами  $\omega_1$ ,  $\omega_2$ , изменения касаются двух уравнений из четырех

$$\dot{u}_1 = u_1 \left[ \mu_1 f(u_1 + u_2) - \frac{l_{13}v_1 + l_{14}v_2}{p(x) + cu_1 + cu_2} \right], \quad (5.1)$$

$$\dot{u}_2 = \gamma_1 u_2 \left[ \mu_1 f(u_1 + u_2) - \frac{l_{13}v_1 + l_{14}v_2}{p(x) + cu_1 + cu_2} \right], \quad (5.2)$$

$$\dot{v}_1 = v_1 \left[ -l_1 + \frac{\mu_{11}u_1 + \mu_{12}u_2}{p(x) + cu_1 + cu_2} \right], \quad (5.3)$$

$$\dot{v}_2 = \gamma_2 v_2 \left[ -l_1 + \frac{(\mu_{11} + \omega_1)u_1 + (\mu_{12} - \omega_2)u_2}{p(x) + cu_1 + cu_2} \right]. \quad (5.4)$$

Вычислим косимметрический дефект системы (5.1)–(5.4), следуя [10]:

$$\mathcal{D} = (F^*, L) = \kappa \gamma_2 v_1 v_2 \frac{\omega_2 u_2 - \omega_1 u_1}{cu_1 + cu_2 + p(x)}. \quad (5.5)$$

Здесь

$$F^* = F + K, \quad K = \left( 0, 0, 0, \gamma_2 v_2 \frac{\omega_1 u_1 - \omega_2 u_2}{cu_1 + cu_2 + p(x)} \right)^T.$$

Селективная функция  $\mathcal{S}$  получается подстановкой формул для равновесий семейства (3.14) в косимметрический дефект  $\mathcal{D}$ . Поскольку знаменатель в  $\mathcal{D}$  (см. (5.5)) положителен, то его можно опустить, имея в виду анализ нулей селективной функции. В результате получается следующая функция трех параметров

$$\mathcal{S}(\xi, \psi, \kappa) = p^5 \kappa \psi \gamma_2 \frac{\psi^*(\xi) - \psi}{l_{13}l_{14}} \left( \omega_2 \frac{\xi}{\mu_{12} - cl_1} - \omega_1 \frac{l_1 - \xi}{\mu_{11} - cl_1} \right),$$

где

$$\psi^*(\xi) = \frac{\mu_1}{p(x)} f \left( \frac{p(x)\xi}{\mu_{12} - cl_1} + \frac{p(x)(l_1 - \xi)}{\mu_{11} - cl_1} \right) \left( 1 + \frac{\xi}{\mu_{12} - cl_1} + \frac{l_1 - \xi}{\mu_{11} - cl_1} \right).$$

Нулями селективной функции, принадлежащими области определения, являются

$$\psi = 0, \quad (5.6)$$

$$\psi = \psi^*, \quad (5.7)$$

$$\omega_2 \frac{\xi}{\mu_{12} - cl_1} = \omega_1 \frac{l_1 - \xi}{\mu_{11} - cl_1}. \quad (5.8)$$

Случай  $\psi = 0$  отвечает решению исходной системы при  $v_2 = 0$ , это означает неуспех инвазии. Из (5.7) получается решение с одним хищником  $v_2$ , т. е. новый хищник «вытеснил» старого ( $v_1 = 0$ ). Для  $0 < \psi < \psi^*$  из (5.8) получается  $\xi = \xi_*$ ,

$$\xi_* = \frac{\omega_1 l_1 (\mu_{12} - cl_1)}{\omega_1 (\mu_{11} - cl_1) + \omega_2 (\mu_{12} - cl_1)}, \quad (5.9)$$

и однопараметрическое семейство равновесий  $W(\xi_*, \psi)$ .

$k_1 = 2k_3$	$\sigma_1$	$\sigma_2$	$\sigma_3$	$\sigma_4$
0,001	$-1,29 \times 10^{-9}$	$-2,60 \times 10^{-6}$	-0,0283	-0,0344
0,005	$-7,85 \times 10^{-9}$	$-2,70 \times 10^{-5}$	$-0,0323 \pm 0,298i$	
0,01	$-5,07 \times 10^{-9}$	$-2,06 \times 10^{-5}$	$-0,0344 \pm 0,298i$	

ТАБЛИЦА 2. Спектр стационарных распределений видов  $W(\xi_*, \psi)$ ,  $\omega_1 = 0,08$ ,  $\omega_2 = 0,01$ .

TABLE 2. Spectrum of stationary distributions of the species  $W(\xi_*, \psi)$ ,  $\omega_1 = 0,08$ ,  $\omega_2 = 0,01$ .

$k_1 = 2k_3$	$\sigma_1$	$\sigma_2$	$\sigma_3$	$\sigma_4$
0,001	$-3,04 \times 10^{-9}$	$-1,43 \times 10^{-5}$	-0,0286	-0,0330
0,005	$-1,18 \times 10^{-7}$	$-2,15 \times 10^{-4}$	$-0,0322 \pm 0,308i$	
0,01	$-7,28 \times 10^{-8}$	$-1,52 \times 10^{-4}$	$-0,0344 \pm 0,306i$	

ТАБЛИЦА 3. Спектр стационарных распределений видов  $W(\xi_*, \psi)$ ,  $\omega_1 = 0,45$ ,  $\omega_2 = 0,05$ .  
 TABLE 3. Spectrum of stationary distributions of the species  $W(\xi_*, \psi)$ ,  $\omega_1 = 0,45$ ,  $\omega_2 = 0,05$ .

В таблицах 2 и 3 представлены результаты вычисления спектра устойчивости для случаев  $\omega_1 = 0,08$ ,  $\omega_2 = 0,01$  и  $\omega_1 = 0,4$ ,  $\omega_2 = 0,05$  ( $\xi_* = 0,408$ ), соответственно. Для установления стационарных распределений расчеты проводились на промежутке времени  $t \in [0, 1000]$ . По сравнению с табл. 1, в каждой строке табл. 2 имеется только одно практически нулевое значение  $10^{-9}$  (нейтральный спектр). Это является следствием нарушения мультикосимметрии, в результате которого остается косимметрия  $L_1$  и однопараметрическое семейство решений. В эксперименте обнаружено, что установление при больших значениях  $\omega_j$  требует большего временного промежутка. Наличие в спектре устойчивости величин порядка  $10^{-4}$  может быть связано с «памятью» системы об исчезнувших равновесиях.

### 6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Математические модели популяционной динамики являются необходимым инструментом при прогнозировании экологических и биологических процессов [4, 20]. Для описания пространственно-временных миграций видов применяются различные варианты уравнений реакции–диффузии–адвекции [13]. Возникающие при этом задачи содержат большое количество экспериментально определяемых и при необходимости назначаемых параметров [7, 21]. Подход на основе теории косимметрии [3, 9, 12, 15, 22] позволяет найти соотношения на параметры, при которых имеется мультистабильность, а затем анализировать возмущения, нарушающие косимметрию. Возникающая при этом динамика напоминает череду состояний исчезнувшего семейства. Представленный в настоящей работе пример двухпараметрического семейства стационарных распределений является основой для последующего анализа динамики системы при различных диапазонах значений параметров.

### ПРИЛОЖЕНИЕ

Для дискретизации системы (1.1)–(1.7) по переменной  $x$  вводится равномерная сетка:

$$x_r = rh, \quad r = 1, \dots, N, \quad h = \frac{1}{N}. \tag{6.1}$$

Плотность распределения популяций  $u_j$ ,  $v_j$  в узле  $x_r$  далее обозначается через  $u_{j,r}$ ,  $v_{j,r}$ . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:

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

Для аппроксимации системы уравнений (1.1)–(1.5) по пространственной координате применяется метод баланса: уравнение (1.1) интегрируется по отрезку  $[x_{r-\frac{1}{2}}, x_{r+\frac{1}{2}}]$ , а для потоков  $q_j$  интегрирование проводится по отрезку  $[x_r, x_{r+1}]$ . Далее используются операторы разностной производной и вычисления среднего

$$(dw)_r = \frac{w_{r+\frac{1}{2}} - w_{r-\frac{1}{2}}}{h}, \quad (\delta w)_r = \frac{w_{r+\frac{1}{2}} + w_{r-\frac{1}{2}}}{2}, \tag{6.2}$$

а также условия периодичности

$$w_{N+1} = w_1, \quad w_{\frac{1}{2}} = w_{N+\frac{1}{2}}. \tag{6.3}$$

В результате получается система обыкновенных дифференциальных уравнений для  $u_{j,r}$ ,  $v_{j,r}$ .

Из (1.1), (1.2) следует

$$\dot{u}_{j,r} = [-dq_j + f_j]_r, \quad j = 1, 2, \quad r = 1, \dots, N, \quad (6.4)$$

$$\dot{v}_{j,r} = [-dq_{j+2} + f_{j+2}]_r, \quad j = 1, 2, \quad r = 1, \dots, N. \quad (6.5)$$

Для локальных членов получается

$$f_{j,r} = u_{j,r} \left[ \mu_j f_r - \frac{l_{j,3}v_{1,r} + l_{j,4}v_{1,r}}{P_r + c_1u_{1,r} + c_2u_{2,r}} \right], \quad j = 1, 2, \quad (6.6)$$

$$f_{j+2,r} = v_{j,r} \left[ -l_j + \frac{\mu_{j,1}u_{1,r} + \mu_{j,2}u_{2,r}}{P_r + c_1u_{1,r} + c_2u_{2,r}} \right], \quad j = 1, 2, \quad (6.7)$$

$$f_r = (u_{1,r} + u_{2,r}) \left( 1 - \frac{u_{1,r} + u_{2,r}}{P_r} \right), \quad (6.8)$$

где дискретный аналог функции ресурса определяется следующей формулой:

$$P_r = \left[ \frac{1}{h} \int_{x_{r-\frac{1}{2}}}^{x_{r+\frac{1}{2}}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}, \quad r = 1, \dots, N. \quad (6.9)$$

Выражения для потоков жертв получаются из (1.1) и (1.4):

$$q_{j,r+\frac{1}{2}} = [-k_j du_j + \alpha_j dp \delta u_j + \delta u_j (\beta_{j,3} dv_1 + \beta_{j,4} dv_2)]_{r+\frac{1}{2}}, \quad j = 1, 2, \quad (6.10)$$

а из (1.2) и (1.4) находятся потоки для хищников:

$$q_{j+2,r+\frac{1}{2}} = [-k_{j+2} dv_j + \delta v_j (\beta_{j,1} du_1 + \beta_{j,2} du_2)]_{r+\frac{1}{2}}, \quad j = 1, 2. \quad (6.11)$$

Построенная конечномерная модель (6.4)–(6.11) дополняется дискретными аналогами условий периодичности

$$u_{j,N+1} = u_{j,1}, \quad q_{j,\frac{1}{2}} = q_{j,N+\frac{1}{2}}, \quad v_{j,N+1} = v_{j,1}, \quad q_{j+2,\frac{1}{2}} = q_{j+2,N+\frac{1}{2}}, \quad j = 1, 2, \quad (6.12)$$

и может быть записана в виде

$$\dot{W} = \Phi(W), \quad W(0) = W_0. \quad (6.13)$$

Здесь  $W$  — вектор значений переменных в узлах сетки:

$$W = (u_{1,1}, \dots, u_{1,N}, \dots, u_{2,N}, v_{1,1}, \dots, v_{1,N}, \dots, v_{2,N}).$$

Начальные данные для системы (6.3)–(6.12) получаются из (1.7):

$$W_0 = (u_{1,1}^0, \dots, u_{1,N}^0, \dots, u_{2,N}^0, v_{1,1}^0, \dots, v_{1,N}^0, \dots, v_{2,N}^0). \quad (6.14)$$

Для интегрирования системы (6.13) по времени используется метод Рунге–Кутты 4-го порядка.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Ин-т комп. иссл., 2003.
2. Епифанов А. В., Цибулин В. Г. О динамике косимметричных систем хищников и жертв // Комп. иссл. и модел. — 2017. — 9, № 5. — С. 799–813.
3. Куракин Л. Г., Юдович В. И. Применение метода Ляпунова–Шмидта в задаче ответвления цикла от семейства равновесий системы с мультикосимметрией // Сиб. мат. ж. — 2000. — 41, № 1. — С. 136–149.
4. Мюррей Дж. Математическая биология. Т. 1. — М.—Ижевск: Ин-т комп. иссл., 2011.
5. Свирежнев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987.
6. Ха Т. Д., Цибулин В. Г. Мультистабильные сценарии для дифференциальных уравнений, описывающих динамику системы хищников и жертв // Комп. иссл. и модел. — 2020. — 12, № 6. — С. 1451–1466.
7. Ха Т. Д., Цибулин В. Г. Уравнения диффузии–реакции–адвекции для системы хищник–жертва в гетерогенной среде // Комп. иссл. и модел. — 2021. — 13, № 6. — С. 1161–1176.
8. Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А. Нелинейная динамика системы хищник–жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // Изв. вузов. Прикл. нелиней. динам. — 2021. — 29, № 5. — С. 751–764.

9. *Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки.* — 1991. — 49, № 5. — С. 142–148.
10. *Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Докл. РАН.* — 2004. — 398, № 1. — С. 57–61.
11. *Bluman G. W., Kumei S.* Symmetries and Differential Equations. — Berlin: Springer, 2013.
12. *Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G.* Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B.* — 2019. — 24. — С. 547–561.
13. *Cosner C., Cantrell R.* Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations. — Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 2003.
14. *Feudel U.* Complex dynamics in multistable systems // *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.* — 2008. — 18, № 6. — С. 1607–1626.
15. *Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // *Appl. Math. Comput.* — 2021. — 410. — 126456.
16. *Frischmuth K., Kovaleva E. S., Tsybulin V. G.* Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse // *Nonlinear Anal.* — 2011. — 12. — С. 146–155.
17. *Holling C. S.* Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Can. Entomologist.* — 1959. — 91. — С. 385–398.
18. *Ibragimov N. H.* A Practical Course in Differential Equations and Mathematical Modelling: Classical and New Methods. — Singapore: World Scientific, 2010.
19. *Kim K., Choi W.* Local dynamics and coexistence of predator–prey model with directional dispersal of predator // *Math. Biosci. Eng.* — 2020. — 17. — С. 6737–6755.
20. *Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical Biophysics. — New York: Springer, 2014.
21. *Tyutyunov Y. V., Zagrebneva A. D., Azovskiy A. I.* Spatiotemporal pattern formation in a prey–predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans // *Mathematics.* — 2020. — 8, № 7. — С. 1065–1079.
22. *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. — 5, № 2. — С. 402–411.

Т. Д. Ха

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия;  
Вьетнамско-Венгерский индустриальный университет, Ханой, Вьетнам  
E-mail: toanhd.viu@gmail.com, dha@sfedu.ru

В. Г. Цибулин

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия  
E-mail: vgcibulin@sfedu.ru

## Multistability for a Mathematical Model of the Dynamics of Predators and Preys in a Heterogeneous Area

© 2022 Т. Д. Ха, В. Г. Tsybulin

**Abstract.** We consider the system of reaction–diffusion–advection equations describing the evolution of the spatial distributions of two populations of predators and two prey populations. This model allows us to consider directed migration, the Holling functional response of the second kind, and the hyperbolic prey growth function. We obtain conditions on the parameters under which cosymmetries exist. As a result, multistability is realized, i.e., the one- and two-parameter families of stationary solutions appear. For a homogeneous environment, we analytically derive explicit formulas for equilibria. With a heterogeneous habitat, we computed distributions of species using the method of lines and the scheme of staggered grids. We present the results of violation of cosymmetry and transformation of the family in the case of invasion of a predator.

### REFERENCES

1. A. D. Bazykin, *Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy* [Nonlinear Dynamics of Interacting Populations], Inst. komp. issl., Izhevsk, 2003 (in Russian).
2. A. V. Epifanov and V. G. Tsybulin, “O dinamike kosimmetrichnykh sistem khishchnikov i zhertv” [On the dynamics of cosymmetric systems of predators and prey], *Komp. issl. i model.* [Comp. Research. Model.], 2017, **9**, No. 5, 799–813 (in Russian).
3. L. G. Kurakin and V. I. Yudovich, “Primenenie metoda Lyapunova—Shmidta v zadache otvetvleniya tsikla ot semeystva ravnovesiy sistemy s mul'tikosimmetriey” [Application of the Lyapunov—Schmidt method in the problem of branching a cycle from a family of equilibria of a system with multicosymmetry], *Sib. mat. zh.* [Siberian Math. J.], 2000, **41**, No. 1, 136–149 (in Russian).
4. J. D. Murray, *Matematicheskaya biologiya. T. 1* [Mathematical biology. I. An introduction], Inct. komp. issl., Moscow–Izhevsk, 2011 (Russian translation).
5. Yu. M. Svirezhev, *Nelineynye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii* [Nonlinear Waves, Dissipative Structures and Catastrophes in Ecology], Nauka, Moscow, 1987 (in Russian).
6. T. D. Ha and V. G. Tsybulin, “Mul'tistabil'nye stsenarii dlya differentsial'nykh uravneniy, opisuyayushchikh dinamiku sistemy khishchnikov i zhertv” [Multistable scenarios for differential equations describing the dynamics of a system of predators and prey], *Komp. issl. i model.* [Comp. Research. Model.], 2020, **12**, No. 6, 1451–1466 (in Russian).
7. T. D. Ha and V. G. Tsybulin, “Uraveniya diffuzii—reaktsii—adveksii dlya sistemy khishchnik—zhertva v geterogennoy srede” [Diffusion–reaction–advection equations for a predator–prey system in a heterogeneous environment], *Komp. issl. i model.* [Comp. Research. Model.], 2021, **13**, No. 6, 1161–1176 (in Russian).
8. V. G. Tsybulin, T. D. Ha, and P. A. Zelenchuk, “Nelineynaya dinamika sistemy khishchnik—zhertva na neodnorodnom areale i stsenarii lokal'nogo vzaimodeystviya vidov” [Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous range and scenarios of local interaction of species], *Izv. vuzov. Prikl. nelineyn. dinam.* [Bull. Higher Edu. Inst. Ser. Appl. Nonlinear Dynam.], 2021, **29**, No. 5, 751–764 (in Russian).
9. V. I. Yudovich, “Kosimmetriya, vyrozhdienie resheniy operatornykh uravneniy, vozniknovenie fil'tratsionnoy konveksii” [Cosymmetry, degeneracy of solutions of operator equations, and occurrence of filtration convection], *Mat. zametki* [Math. Notes], 1991, **49**, No. 5, 142–148 (in Russian).
10. V. I. Yudovich, “O bifurkatsiyakh pri vozmushcheniyakh, narushayushchikh kosimmetriyu” [On bifurcations under perturbations violating cosymmetry], *Dokl. RAN* [Rep. Russ. Acad. Sci.], 2004, **398**, No. 1, 57–61 (in Russian).



11. G. W. Bluman and S. Kumei, *Symmetries and Differential Equations*, Springer, Berlin, 2013.
12. A. V. Budyansky, K. Frischmuth, and V. G. Tsybulin, “Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat,” *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 2019, **24**, 547–561.
13. C. Cosner and R. Cantrell, *Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 2003.
14. U. Feudel, “Complex dynamics in multistable systems,” *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.*, 2008, **18**, No. 6, 1607–1626.
15. K. Frischmuth, A. V. Budyansky, and V. G. Tsybulin, “Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability,” *Appl. Math. Comput.*, 2021, **410**, 126456.
16. K. Frischmuth, E. S. Kovaleva, and V. G. Tsybulin, “Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse,” *Nonlinear Anal.*, 2011, **12**, 146–155.
17. C. S. Holling, “Some characteristics of simple types of predation and parasitism,” *Can. Entomologist.*, 1959, **91**, 385–398.
18. N. H. Ibragimov, *A Practical Course in Differential Equations and Mathematical Modelling: Classical and New Methods*, World Scientific, Singapore, 2010.
19. K. Kim and W. Choi, “Local dynamics and coexistence of predator–prey model with directional dispersal of predator,” *Math. Biosci. Eng.*, 2020, **17**, 6737–6755.
20. A. Rubin and G. Riznichenko, *Mathematical Biophysics*, Springer, New York, 2014.
21. Y. V. Tyutyunov, A. D. Zagrebneva, and A. I. Azovsky, “Spatiotemporal pattern formation in a prey–predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans,” *Mathematics*, 2020, **8**, No. 7, 1065–1079.
22. V. I. Yudovich, “Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it,” *Chaos*, 1995, **5**, No. 2, 402–411.

T. D. Ha

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia;  
Vietnam-Hungary Industrial University, Hanoi, Vietnam  
E-mail: toanhd.viu@gmail.com, dha@sfedu.ru

V. G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia  
E-mail: vgcibulin@sfedu.ru