

Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2023. Т. 31, № 3
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023;31(3)

Научная статья
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003038
EDN: HHZEBK

Математическая модель трех конкурирующих популяций и мультистабильность периодических режимов

Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: ✉kng@sfedu.ru, vgcibulin@sfedu.ru

Поступила в редакцию 30.01.2023, принята к публикации 23.03.2023,

опубликована онлайн 27.04.2023, опубликована 31.05.2023

Аннотация. Цель настоящей работы — анализ колебательных режимов в системе нелинейных дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию трех неантагонистических видов на пространственно-однородном ареале. **Методы.** С использованием теории косимметрии устанавливается связь между разрушением двухпараметрического семейства равновесий и возникновением непрерывного семейства периодических режимов. С помощью вычислительного эксперимента в MATLAB проведен поиск предельных циклов и анализ мультистабильности. **Результаты.** Изучены динамические сценарии для системы трех конкурирующих видов с учетом различия в коэффициентах роста и взаимодействия. Для ряда комбинаций параметров найдены новые непрерывные семейства предельных циклов (extreme multistability). Установлена бистабильность в виде сосуществования изолированных предельных циклов, а также стационарного решения и колебательного режима. **Заключение.** Обнаружены два сценария расположения семейства предельных циклов по отношению к плоскости, проходящей через три равновесия, отвечающие существованию разных видов. Помимо циклов, лежащих в этой плоскости, возможно семейство с циклами, пересекающими эту плоскость в двух точках. Это может рассматриваться как пример периодических процессов, приводящих к перенаселению и последующему падению численности. Эти результаты далее послужат основой для анализа систем конкурирующих популяций на пространственно неоднородных ареалах.

Ключевые слова: вольтерровская модель, нелинейные дифференциальные уравнения, конкуренция, семейство предельных циклов, мультистабильность.

Благодарности. Авторы благодарны рецензенту за внимательное чтение и стимулирующие замечания. Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФ, грант № 23-21-00221.

Для цитирования: Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г. Математическая модель трех конкурирующих популяций и мультистабильность периодических режимов // Известия вузов. ПНД. 2023. Т. 31, № 3. С. 316–333. DOI: 10.18500/0869-6632-003038. EDN: HHZEBK

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Mathematical model of three competing populations and multistability of periodic regimes

B. H. Nguyen, V. G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov on Don, Russia

E-mail: ✉kng@sfedu.ru, vgcibulin@sfedu.ru

Received 30.01.2023, accepted 23.03.2023, available online 27.04.2023,

published 31.05.2023

Abstract. Purpose of this work is to analyze oscillatory regimes in a system of nonlinear differential equations describing the competition of three non-antagonistic species in a spatially homogeneous domain. *Methods.* Using the theory of cosymmetry, we establish a connection between the destruction of a two-parameter family of equilibria and the emergence of a continuous family of periodic regimes. With the help of a computational experiment in MATLAB, a search for limit cycles and an analysis of multistability were carried out. *Results.* We studied dynamic scenarios for a system of three competing species for different coefficients of growth and interaction. For several combinations of parameters in a computational experiment, new continuous families of limit cycles (extreme multistability) are found. We establish bistability: the coexistence of isolated limit cycles, as well as a stationary solution and an oscillatory regime. *Conclusion.* We found two scenarios for locating a family of limit cycles regarding a plane passing through three equilibria corresponding to the existence of only one species. Besides cycles lying in this plane, a family is possible with cycles intersecting this plane at two points. We can consider this case as an example of periodic processes leading to overpopulation and a subsequent decline in numbers. These results will further serve as the basis for the analysis of systems of competing populations in spatially heterogeneous areas.

Keywords: Volterra model, nonlinear differential equations, competition, family of limit cycles, multistability.

Acknowledgements. The authors are grateful to the referee for careful reading and stimulating comments. The work was carried out at the Southern Federal University with the support of the Russian Science Foundation, grant No. 23-21-00221.

For citation: Nguyen BH, Tsybulin VG. Mathematical model of three competing populations and multistability of periodic regimes. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2023;31(3):316–333. DOI: 10.18500/0869-6632-003038

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Введение

Для экологических систем характерны сценарии взаимодействия видов, приводящие к колебательным процессам. Математическое моделирование таких явлений проводится с использованием динамических систем с непрерывным и дискретным временем — потоков и каскадов [1–5]. Для нелинейного отображения на отрезке (в случае одного вида) возникает периодическая и хаотическая динамика, а для дифференциального уравнения это невозможно. Для двух антагонистических видов (хищник – жертва, хозяин – паразит) наблюдаются колебательные режимы, а для конкурирующих популяций имеются только стационарные решения [6, 7]. Актуальным является вопрос о колебательных сценариях для трех и более неантагонистических популяций, в частности, для системы с квадратичной правой частью, описывающей динамику трех видов [8–17]. В общем случае эта система имеет восемь вещественных параметров ($r_1 = 1$):

$$\dot{u}_1 = r_1 u_1 (1 - u_1 - \alpha_1 u_2 - \beta_1 u_3), \quad (1)$$

$$\dot{u}_2 = r_2 u_2 (1 - \beta_2 u_1 - u_2 - \alpha_2 u_3), \quad (2)$$

$$\dot{u}_3 = r_3 u_3 (1 - \alpha_3 u_1 - \beta_3 u_2 - u_3). \quad (3)$$

Здесь u_i — численность вида i , r_i — параметр роста, коэффициенты α_i , β_i характеризуют влияние других видов на рост вида i , а точка обозначает дифференцирование по времени t .

Система (1)–(3) имеет нулевое равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$, три равновесия с одной ненулевой компонентой

$$E_1 = (1, 0, 0), \quad E_2 = (0, 1, 0), \quad E_3 = (0, 0, 1) \quad (4)$$

и равновесие с тремя ненулевыми компонентами:

$$E_* = (p_1, p_2, p_3), \quad p_i = \frac{z_i}{z_0}, \quad (5)$$

$$z_1 = \alpha_1\alpha_2 - \alpha_2\beta_3 + \beta_1\beta_3 - \alpha_1 - \beta_1 + 1,$$

$$z_0 = \alpha_1\alpha_2\alpha_3 + \beta_1\beta_2\beta_3 - \alpha_1\beta_2 - \alpha_2\beta_3 - \alpha_3\beta_1 + 1.$$

В (5) величины z_2 и z_3 получаются из z_1 циклической перестановкой индексов: $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 1$.

В ряде работ [8–10] система (1)–(3) рассматривалась при одинаковых параметрах роста $r_i = 1$. Для симметричной модели ($\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$, $i = 1, 2, 3$) в [8] показано, что при $\alpha + \beta = 2$ получается семейство периодических режимов на плоскости, обладающих нейтральной устойчивостью в касательном к плоскости направлении. В случае различных коэффициентов $0 < \alpha_i < 1 < \beta_i$, $i = 1, 2, 3$ в [9] было установлено существование аналогичного семейства при $A = B$, где

$$A = \prod_{i=1}^3 (1 - \alpha_i), \quad B = \prod_{i=1}^3 (\beta_i - 1), \quad (6)$$

В [10] при нарушении условий $\alpha_i < 1 < \beta_i$, но сохранении равенства $A = B$ найдены значения параметров, для которых также существует семейство периодических режимов.

При $r_i \neq 1$ система (1)–(3) исследовалась в [11–17]. Так, в [11] представлены результаты по вычислению предельных циклов при $r_1 = 2$ и $\alpha + \beta > 2$ ($\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$). В [12] с помощью теорем [13, 14] доказано, что при выполнении условия $A = B$ имеется семейство периодических режимов для параметров роста r_i , которые выражаются через коэффициенты взаимодействия

$$r_1 = 1, \quad r_2 = \frac{\alpha_1 - 1}{1 - \beta_2}, \quad r_3 = \frac{1 - \beta_1}{\alpha_3 - 1}. \quad (7)$$

В случае идентичных параметров роста в [15, 16] дана классификация динамики системы (1)–(3). Показано, что существует 37 топологических классов, определяемых соотношениями между коэффициентами α_i , β_i .

В [17] для системы (1)–(3) на основе косимметричного подхода [18] найдены условия, при которых возникают семейства равновесий, и рассчитаны колебательные режимы при значениях параметров, отвечающих нейтральной устойчивости равновесия (5). Проанализирована динамика при нарушении условий косимметрии.

Целью данной работы является анализ колебательных режимов системы (1)–(3) и поиск семейств периодических режимов, обладающих нейтральной устойчивостью в одном направлении. При этом считается, что каждый режим из семейства принадлежит соответствующему двумерному многообразию, на котором является единственным изолированным предельным циклом. Таким образом, данную совокупность периодических режимов можно считать новым объектом — семейством предельных циклов. В работе проводится вычислительный эксперимент для параметров системы, рассчитываются периоды и мультипликаторы предельных циклов.

1. Исследование четырехпараметрической модели

В [18] описан сценарий разрушения однопараметрического семейства равновесий косимметричной системы, приводящий к возникновению предельного цикла. Проанализируем возможность появления однопараметрического семейства периодических режимов (предельных циклов) при разрушении двухпараметрического семейства равновесий. Такое семейство существует для системы (1)–(3) при $\alpha_i = \beta_i = 1$ и произвольных значениях параметров роста.

Рассмотрим случае четырехпараметрической модели с коэффициентами $\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$, r_2, r_3 . Дифференциальные уравнения (1)–(3) при $\alpha_i = \beta_i = 1$ можно записать в векторном виде:

$$\dot{U} = F, \quad U = [u_1, u_2, u_3]^T, \quad F = P[u_1, r_2 u_2, r_3 u_3]^T, \quad P = 1 - \sum_{i=1}^3 u_i. \quad (8)$$

Система (8) имеет двухпараметрическое семейство равновесий

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

лежащее в плоскости

$$u_1 + u_2 + u_3 = 1. \quad (10)$$

Спектр устойчивости равновесия семейства имеет два нулевых значения $\sigma_1 = \sigma_2 = 0$, соответствующих нейтральным направлениям вдоль плоскости (10), 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 $\sigma_3 < 0$, то есть 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, а при $r_2 \neq 1$, $r_3 \neq 1$ каждое равновесие обладает индивидуальным спектром, что характерно для косимметричных систем [19].

Согласно введенному в [19] определению, косимметрией является векторное поле, ортогональное полю задачи во всем пространстве. Двухпараметрическому семейству отвечает мультикосимметрия, то есть существование двух разных косимметрий, ортогональных вектору правой части. Косимметриями системы (8) являются векторы, введенные в [17]:

$$L_1 = (r_2 u_2, -u_1, 0)^T, \quad (11)$$

$$L_2 = (-r_3 u_3, 0, u_1)^T, \quad (12)$$

$$L_3 = (0, r_3 u_3, -r_2 u_2)^T. \quad (13)$$

Это проверяется непосредственно вычислением скалярного произведения косимметрии L_i и правой части системы F .

Так как линейная комбинация двух векторов из (11)–(13) позволяет получить третий (например, $-u_1 L_3 = r_3 u_3 L_1 + r_2 u_2 L_2$), то пару косимметрий можно получить при помощи процедуры ортогонализации Грама–Шмидта. Полученные векторы будут ортогональны друг другу и вектору правой части F .

Рассмотрим возмущение системы (8) при следующем выборе коэффициентов взаимодействия для исходной модели (1)–(3)

$$\alpha_i = 1 - s, \quad \beta_i = 1 + hs. \quad (14)$$

Проанализировать решения, реализующиеся в результате разрушения семейства, позволяет метод, основанный на вычислении косимметричного дефекта и селективной функции [18].

Скалярные произведения косимметрий и вектора правой части системы (1)–(3) дают косимметрические дефекты

$$\mathcal{D}_1 = (F, L_1) = ((u_1 - u_3)h + u_2 - u_3)sr_2u_1u_2, \quad (15)$$

$$\mathcal{D}_2 = (F, L_2) = -((u_2 - u_3)h - u_1 + u_2)sr_3u_1u_3, \quad (16)$$

$$\mathcal{D}_3 = (F, L_3) = -((u_1 - u_2)h + u_1 - u_3)sr_2r_3u_2u_3. \quad (17)$$

Видно, что \mathcal{D}_i обращаются в нуль для равновесий E_i (4), а также для равновесия E_* (5), которое имеет три одинаковые координаты $p_i = [3 + (h - 1)s]^{-1}$. Таким образом, при возмущении (14) из двухпараметрического семейства сохраняются четыре равновесия. Проанализируем, что происходит с остальными членами семейства (9). Для этого подставим в (15)–(17) выражения для отрезка из элементов (9). В результате получаются селекционные (селективные) функции. Например, для отрезка $(u_1, u_1, 1 - 2u_1)$, где $0 < u_1 < \frac{1}{3}$, имеем:

$$\mathcal{S}_1 = (3u_1 - 1)(h + 1)sr_2u_1^2, \quad (18)$$

$$\mathcal{S}_2 = (3u_1 - 1)(-1 + 2u_1)hsr_3u_1, \quad (19)$$

$$\mathcal{S}_3 = (3u_1 - 1)(-1 + 2u_1)sr_2r_3u_1. \quad (20)$$

Видно, что $\mathcal{S}_i(u_1) \neq 0$ при любых $u_1 \in (0, \frac{1}{3})$. Следовательно, при возмущении системы (8) из равновесий (9), отвечающих значениям $u_1 \in [0, \frac{1}{3}]$, остаются только концевые точки. Аналогично получается и для других отрезков, которые идут от точки E_* до границы семейства равновесий. В этом случае согласно [18] возможно появление предельных циклов.

В [8] показано, что для симметричной модели ($r_i = 1$) семейство предельных циклов получается при $\alpha + \beta = 2$, что соответствует значению $h = 1$. Циклы располагаются на плоскости (10) и образуют систему концентрических замкнутых кривых вокруг равновесия (5) с тремя ненулевыми компонентами:

$$E_* = \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3} \right). \quad (21)$$

Проанализируем свойства этих режимов для двух наборов коэффициентов: $\alpha = 0.8, \beta = 1.2$ и $\alpha = 0.6, \beta = 1.4$. На рис. 1 приведены результаты вычислений периодов циклов из семейства. Для этого использован алгоритм, описанный в приложении А. На рис. 1, а кружки обозначают начальные точки для расчета периодов и мультипликаторов периодических режимов. Траектория каждого режима определяется начальной точкой на плоскости (10) и не зависит от α, β . Периоды циклов и значения их мультипликаторов приведены в табл. 1. Обозначим через d расстояние от начальной точки до равновесия (21). Видно, что с увеличением d периоды циклов растут (рис. 1, b).

В вычислительном эксперименте установлено, что с увеличением разности $\beta - 1$ периоды предельных циклов уменьшаются. Это иллюстрирует рис. 1, с, где представлены результаты вычисления периодов циклов T для двух начальных точек: $P_1 = (0.3, 0.4, 0.3)$ и $P_2 = (0.6, 0.1, 0.3)$. На рис. 1, d приведены зависимости от $\beta - 1$ произведения $T(\beta - 1)$. Таким образом, получается, что период цикла обратно пропорционален разности $\beta - 1$, то есть $T = K(\beta - 1)^{-1}$, где K определяется выбором начальной точки.

Анализ устойчивости равновесий и проведенный вычислительный эксперимент показали, что при отличных от единицы значениях r_i на плоскости параметров $\alpha_i = \alpha, \beta_i = \beta$ получается

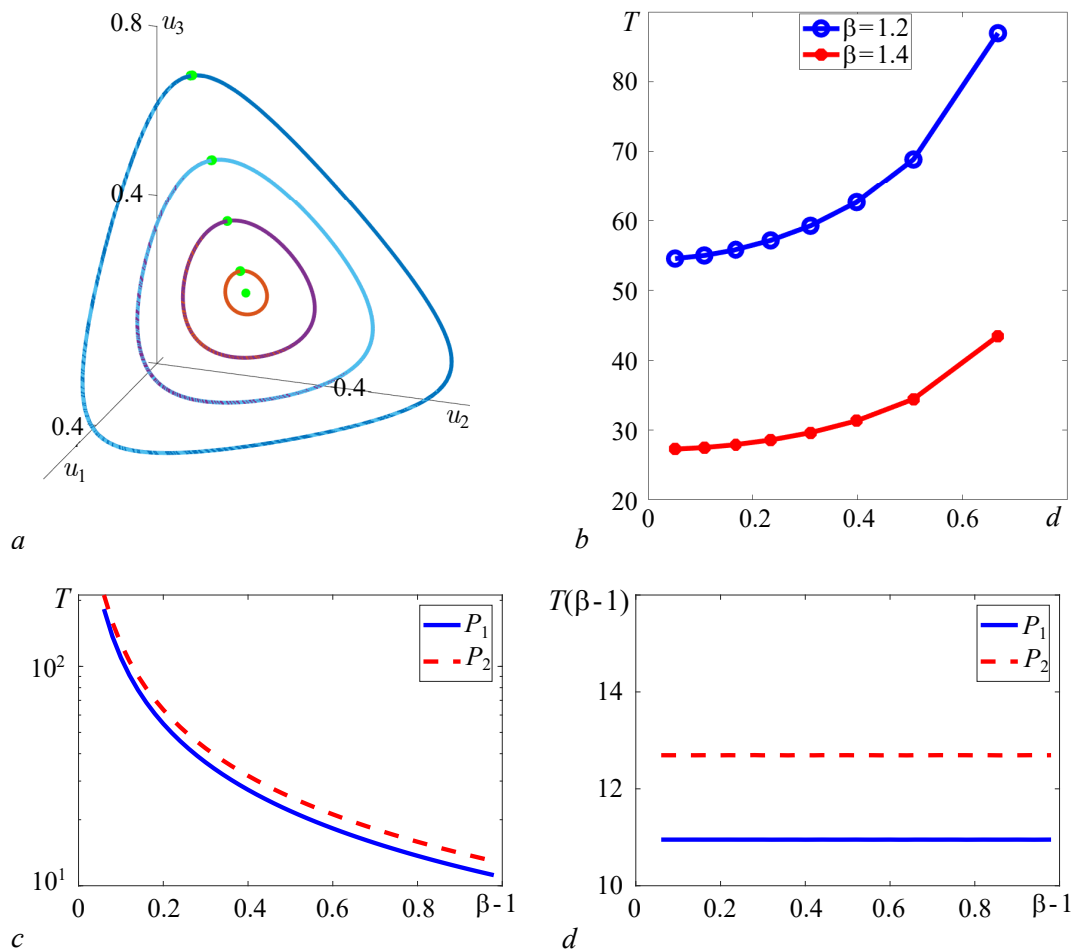


Рис. 1. Семейство предельных циклов: *a* – траектории, *b* – график зависимости периодов от расстояния между начальной точкой и равновесием (21), *c* и *d* – графики зависимости периодов предельных циклов от значения $\beta - 1$ (цвет онлайн)

Fig. 1. Family of limit cycles: *a* – trajectories, *b* – dependence of period T on the distance from the starting point to equilibrium (21), *c* and *d* – graphs dependence of periods of limit cycles on the value of $\beta - 1$ (color online)

Таблица 1. Периоды (T) и мультипликаторы (ρ_i) предельных циклов при $\alpha + \beta = 2$, $r_i = 1$

Table 1. Periods (T) and multipliers (ρ_i) of limit cycles for $\alpha + \beta = 2$, $r_i = 1$

Коэффициенты взаимодействия	d	Период	ρ_1	ρ_2, ρ_3
$\alpha_i = 0.8, \beta_i = 1.2$	0.05	54.55	1.3×10^{-16}	1.0, 1.0
	0.31	59.25	-1.0×10^{-16}	$1.0 \pm i0.0002$
	0.51	68.87	-1.1×10^{-16}	$1.0 \pm i0.0003$
$\alpha_i = 0.6, \beta_i = 1.4$	0.05	27.28	1.4×10^{-12}	1.0, 0.99999
	0.31	29.62	1.4×10^{-13}	$1.0 \pm i6.7 \times 10^{-5}$
	0.51	34.43	1.1×10^{-15}	$1.0 \pm i0.0008$

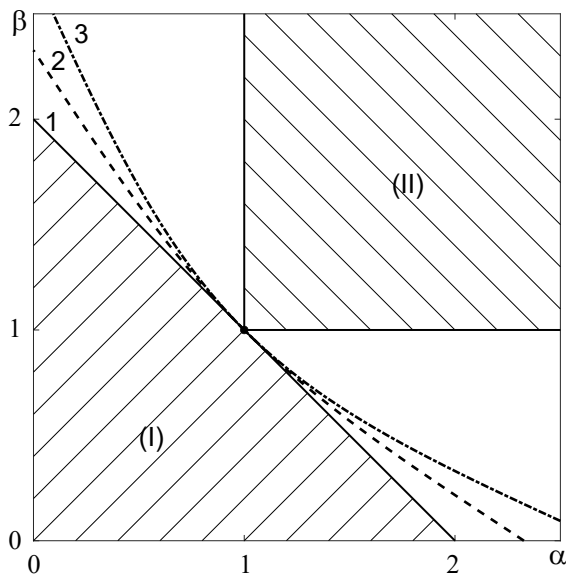


Рис. 2. Области устойчивости равновесий E_* (I) и E_i (II) системы (1)–(3) при $\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$. Граница области (I) при $r_2 = r_3 = 1$ (1), при $r_2 = 0.5$, $r_3 = 2.5$ (2), при $r_2 = 2$, $r_3 = 0.2$ (3)

Fig. 2. The stability regions of the equilibria E_* (I) and E_i (II) of the (1)–(3) system for $\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$. Region boundary (I) at $r_2 = r_3 = 1$ (1), at $r_2 = 0.5$, $r_3 = 2.5$ (2), at $r_2 = 2$, $r_3 = 0.2$ (3)

и одному неустойчивому усю, которые принадлежат плоскостям, соответствующим отсутствию одного из видов ($u_1 = 0$, $u_2 = 0$ или $u_3 = 0$).

Кроме того, для четырехпараметрической модели ($\alpha_i = \alpha$, $\beta_i = \beta$, r_i) имеется область значений α , β , при которых реализуется бистабильность: устойчивы равновесие E_* и гетероклинический цикл, разделенные неустойчивым седловым предельным циклом. На рис. 2 эта область примыкает к вогнутым кривым — границе области устойчивости равновесия E_* .

2. Вычислительный эксперимент

Для поиска предельных циклов системы (1)–(3) с восемью параметрами будем анализировать устойчивость равновесия E_* (5), которая определяется корнями характеристического полинома:

$$\sigma^3 + C_2\sigma^2 + C_1\sigma + C_0 = 0, \quad (22)$$

где

$$C_2 = p_1 + p_2r_2 + p_3r_3,$$

$$C_1 = r_2r_3p_2p_3(1 - \alpha_2\beta_3) + r_2p_1p_2(1 - \alpha_1\beta_2) + r_3p_1p_3(1 - \alpha_3\beta_1),$$

$$C_0 = r_2r_3p_1p_2p_3(1 - \alpha_1\beta_2 - \alpha_2\beta_3 - \alpha_3\beta_1 + \alpha_1\alpha_2\alpha_3 + \beta_1\beta_2\beta_3).$$

В работе [12] показано, что неустойчивый предельный цикл имеется при выполнении условий $C_2C_1 > C_0$, $A < B$, а устойчивый предельный цикл — при $C_2C_1 < C_0$, $A > B$, здесь A и B

карта режимов, аналогичная приведенной в работе [8] (рис. 2). При $\alpha, \beta > 1$ имеется мультистабильность: устойчивы равновесия E_i (4), причем реализация конкретного равновесия зависит от выбора начальной точки.

Треугольник, ограниченный отрезками $\alpha = 0$, $\beta = 0$, $\alpha + \beta = 2$, определяет область устойчивости равновесия E_* (21) при $r_2 = r_3 = 1$. С изменением r_i прямая $\alpha + \beta = 2$ превращается в вогнутую кривую, так что область устойчивости равновесия E_* включает треугольник, получающийся при $r_i = 1$. При этом граница деформированной области содержит точку с координатами $\alpha = \beta = 1$, для этих значений система (8) имеет двухпараметрическое семейство равновесий (9) и косимметрии (11)–(13).

При значениях α и β вне области устойчивости равновесия E_* и зоны мультистабильности (устойчивость равновесий E_i) получается устойчивый гетероклинический цикл [8], формирующийся из кривых, «соединяющих» равновесия E_1 , E_2 и E_3 . Данные равновесия при $\alpha_i < \beta_i$ имеют по одному устойчивому и

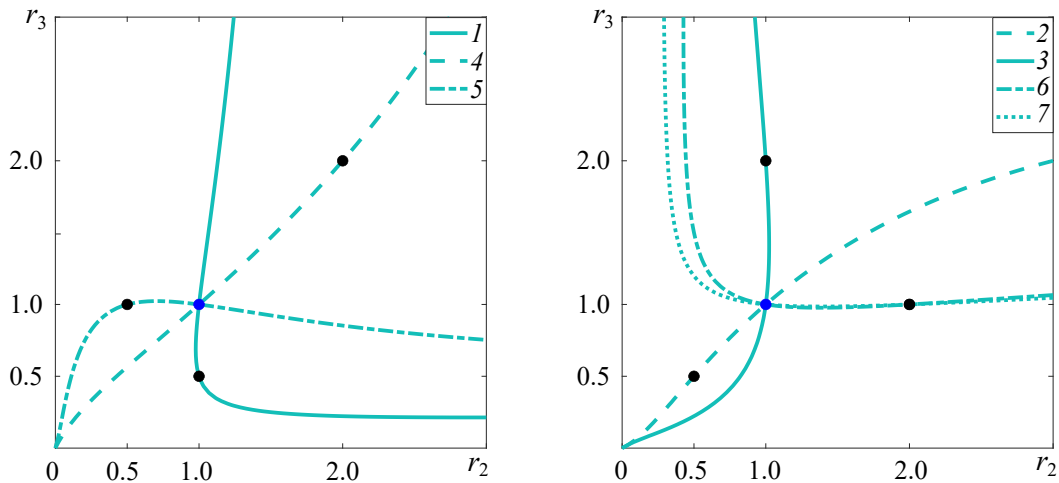


Рис. 3. Кривые зависимости r_3 от r_2 , отвечающие условию (23); цифры соответствуют строкам табл. 2 (цвет онлайн)
 Fig. 3. Dependence curves of r_3 on r_2 , which ensure the fulfillment of the condition (23); the numbers correspond to the rows in Table 2 (color online)

определяются формулами (6). Будем искать значения параметров, при которых полином (22) имеет пару мнимых корней, то есть выполняется

$$C_2C_1 = C_0. \tag{23}$$

Равенство (23) содержит все восемь параметров системы (1)–(3). В табл. 2 для ряда значений коэффициентов α_i, β_i , обеспечивающих выполнение равенства $A = B$, приведены величины параметров роста r_i , для которых установлено существование семейств предельных циклов [9, 12]. Этим значениям r_i на рис. 3 соответствуют точки, через которые проходят кривые, отвечающие (23). Для разных вариантов α_i, β_i кривые пересекаются в общей точке $r_2 = r_3 = 1$. Таким образом, для шести наборов коэффициентов взаимодействия (случаи 1–6 из табл. 2) существуют семейства предельных циклов при параметрах роста, указанных в табл. 2, и для $r_2 = r_3 = 1$. Имеются также значения коэффициентов взаимодействия, для которых кривая на плоскости r_2, r_3 стягивается в одну точку. Такой случай приведен в последней строке табл. 2.

Таблица 2. Комбинации параметров, для которых имеются семейства предельных циклов при выполнении условий (23) и $A = B$ (см. рис. 3)

Table 2. Combinations of parameters for which there are families of limit cycles under the conditions (23) and $A = B$ (see fig. 3)

α_1	α_2	α_3	β_1	β_2	β_3	r_2	r_3	Кривая
0.8	0.8	0.8	1.1	1.2	1.4	1	0.5	1
			1.1	1.4	1.2	0.5	0.5	2
			1.4	1.2	1.1	1	2	3
			1.4	1.1	1.2	2	2	4
			1.2	1.4	1.1	0.5	1	5
			1.2	1.1	1.4	2	1	6
0.6	0.8	0.9	1.1	1.2	1.4	2	1	7
			1.1	1.4	1.2	1	1	

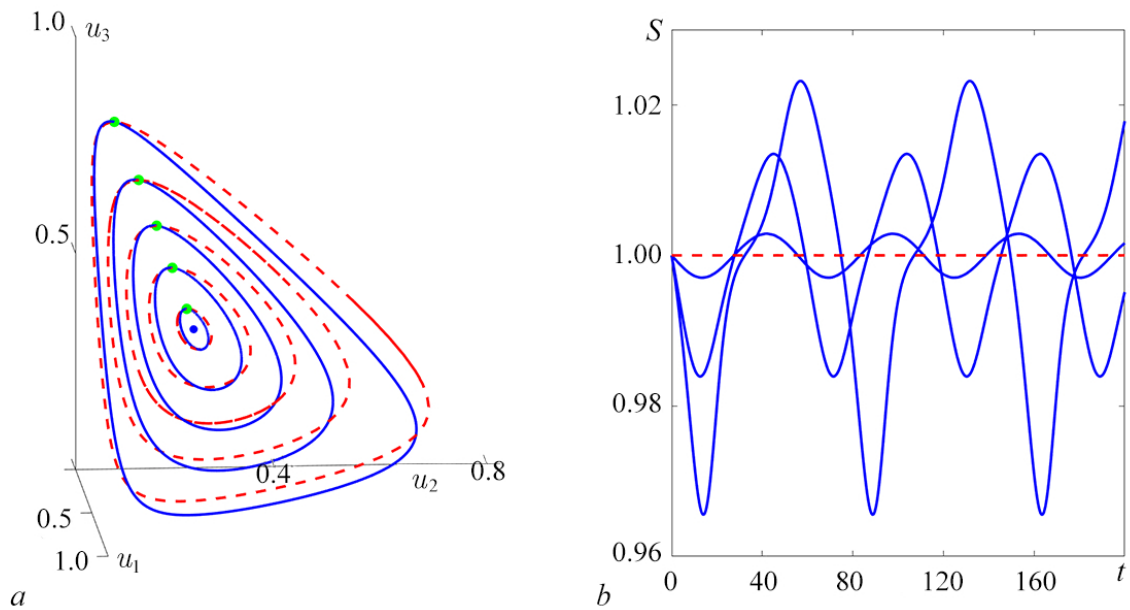


Рис. 4. Семейство предельных циклов при $r_2 = 1, r_3 = 1$ (синие сплошные линии) и $r_2 = 1, r_3 = 0.5$ (красные штриховые): a – траектории в фазовом пространстве, b – зависимость от времени значения суммы видов S ; $\alpha_i = 0.8, \beta_1 = 1.1, \beta_2 = 1.2, \beta_3 = 1.4$ (цвет онлайн)

Fig. 4. The family of limit cycles for $r_2 = 1, r_3 = 1$ (solid blue lines) and $r_2 = 1, r_3 = 0.5$ (red dashed): a – trajectories in phase space, b – time dependence of the sum of species S ; $\alpha_i = 0.8, \beta_1 = 1.1, \beta_2 = 1.2, \beta_3 = 1.4$ (color online)

На рис. 4, a представлены предельные циклы из двух семейств, вычисленные при $\alpha_i = 0.8, \beta_1 = 1.1, \beta_2 = 1.2, \beta_3 = 1.4, r_2 = 1$ для значений $r_3 = 1$ (синие кривые) и $r_3 = 0.5$ (красные штриховые). Начальные точки и все семейство, отвечающее значению $r_3 = 0.5$, лежат в плоскости (10). Предельные циклы для случая $r_3 = 1$ пересекают плоскость (10) и по мере удаления начальной точки от E_* амплитуда колебаний становится больше. Это характеризует рис. 4, b , где представлены графики изменения по времени суммы видов $S(t) = \sum_{i=1}^3 u_i(t)$.

В проведенном вычислительном эксперименте было найдено, что семейство предельных циклов существует и при r_2, r_3 , отличающихся от описанных в [9, 12]. На рис. 5 для значений α_i, β_i , отвечающих случаям 1 и 4 из табл. 2, дана кривая зависимости r_3 от r_2 , удовлетворяющая равенству (23). Для значений r_2, r_3 , лежащих между этой кривой (синяя сплошная) и рассчитанной границей (красная штриховая), наблюдаются изолированные предельные циклы. Данные режимы находятся между гетероклиническим циклом и равновесием E_* . Точки T_j отвечают значениям r_2, r_3 , при которых получаются семейства предельных циклов. Например, в случае 1 кроме точек T_1 ($r_2 = r_3 = 1$) [9] и T_2 ($r_2 = 1, r_3 = 0.5$) [12] семейство предельных циклов получено для $r_2 = 0.9834636477, r_3 = 0.8335$ (точка T_3), см. рис. 5, a . Отметим, что точки T_j соответствуют пересечениям сплошной (синей) и штриховой (красной) кривых. Из рис. 5, b видно, что область значений r_2, r_3 , для которых имеются изолированные предельные циклы, может быть очень небольшой.

Для предельных циклов семейства были вычислены мультипликаторы, см. табл. 3. Видно, что модули мультипликаторов ρ_2, ρ_3 близки к единице. В условиях вырожденности задачи это можно рассматривать как хорошее приближение для двукратной единицы, одна из которых отвечает направлению вдоль орбиты цикла, а другая – нейтральному направлению для непрерывного семейства.

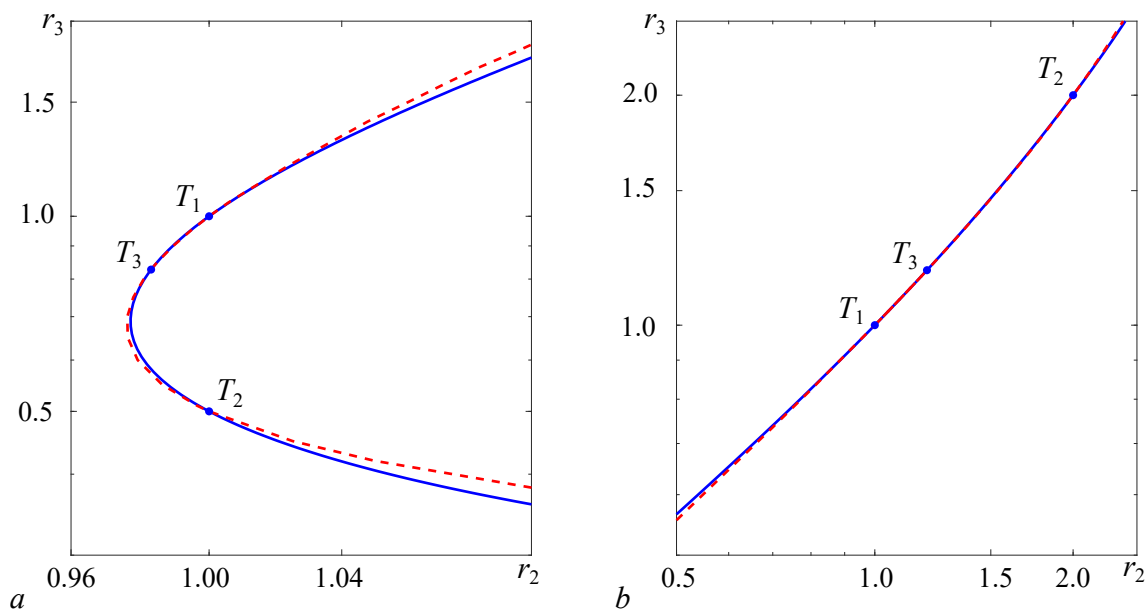


Рис. 5. Кривые зависимости r_3 от r_2 при $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$ (слева) — случай 1 в табл. 2 и $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.4$, $\beta_2 = 1.1$, $\beta_3 = 1.2$ (справа) — случай 4 в табл. 2; синяя кривая отвечает (23), красная штриховая отмечает границу существования предельных циклов, T_i соответствуют семействам предельных циклов (цвет онлайн)

Fig. 5. Curves of dependence of r_3 on r_2 at $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$ (left) — case 1 in Table 2 and $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.4$, $\beta_2 = 1.1$, $\beta_3 = 1.2$ (right) — case 4 in Table 2; the blue curve corresponds to (23), the red dashed line marks the boundary of the existence of limit cycles, T_i correspond to families of limit cycles (color online)

Таблица 3. Период и мультипликаторы циклов при разных значениях r_2 , r_3 ; $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$

Table 3. Period and cycle multipliers for different values of r_2 , r_3 ; $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$

r_2, r_3	Период	ρ_1	ρ_2, ρ_3
1, 1	58.84	-9.1×10^{-17}	$1.0 \pm i2.4 \times 10^{-5}$
	74.77	6.6×10^{-16}	$1.0 \pm i0.0002$
1, 0.5	75.11	9.2×10^{-18}	$1.0 \pm i0.0004$
	95.4	-1.4×10^{-16}	$1.0 \pm i0.0001$
0.9834636477, 0.8335	59.35	-8.6×10^{-17}	$1.0 \pm i0.0003$
	77.31	1.1×10^{-16}	$1.0 \pm i6.6 \times 10^{-5}$

На рис. 6 представлены траектории нескольких циклов из нового семейства ($r_2 = 0.9834636477$, $r_3 = 0.8335$, точка T_3 на рис. 5, а) и сходимость показателей Ляпунова для одного цикла из семейства.

Если параметры удовлетворяют условию (23), но при этом $A \neq B$, то семейство предельных циклов вырождается и получается медленная динамика, с очень малым прирастанием или убыванием амплитуды колебаний. Фрагменты таких траекторий из большого числа оборотов представлены далее на рис. 7. В этом случае возможна реализация изолированных предельных циклов. Зафиксируем значения пяти параметров: $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$. Тогда при $\beta_3 = 1.45$

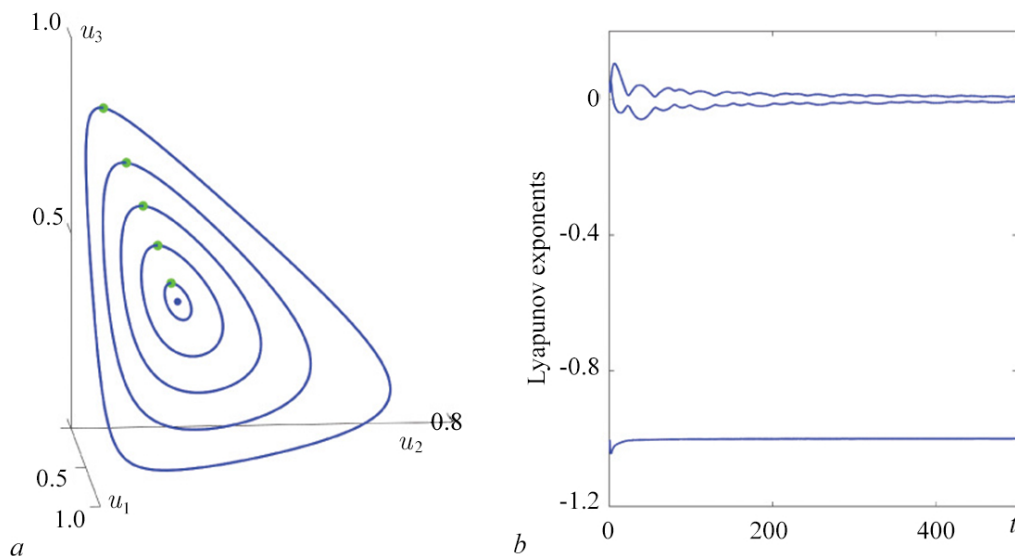


Рис. 6. Семейство предельных циклов при $r_2 = 0.9834636477$, $r_3 = 0.8335$: a – траектории в фазовом пространстве, b – показатели Ляпунова; $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$ (цвет онлайн)

Fig. 6. The family of limit cycles for $r_2 = 0.9834636477$, $r_3 = 0.8335$: a – trajectories in the phase space, b – Lyapunov exponents; $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$, $\beta_3 = 1.4$ (color online)

Таблица 4. Период и мультипликаторы предельных циклов при $A \neq B$;
 $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$, $\beta_2 = 1.2$

Table 4. Period and multipliers of limit cycles for $A \neq B$; $\alpha_i = 0.8$, $\beta_1 = 1.1$,
 $\beta_2 = 1.2$

β_3	r_2, r_3	Период	ρ_1	ρ_2, ρ_3
1.45	1.2, 0.22620179898	108.76	-5.8×10^{-18}	1.0, 1.0043
1.35	1.587661492, 3.5	37.8	-1.1×10^{-16}	1.0, 0.99625

получается $A < B$, а при $\beta_3 = 1.35$ – $A > B$. В табл. 4 представлены мультипликаторы вычисленных предельных циклов при различных значениях r_2, r_3 . Первая строка отвечает неустойчивому предельному циклу ($\rho_3 > 1$), а вторая – устойчивому предельному циклу ($\rho_3 < 1$).

Результаты, иллюстрирующие существование предельных циклов, представлены на рис. 7 для ряда значений параметров роста. Расчеты проводились из различных начальных данных (черные звезды на рисунке) на интервалах времени, позволяющих убедиться в росте или затухании амплитуды колебаний (цветные полосы на рисунке). Конечные состояния отмечены синими точками. При $\beta_3 = 1.45$ существуют бассейны начальных данных, из которых реализуется равновесие E_* и гетероклинический цикл, опирающийся на равновесия E_i (рис. 7, a). В этом случае имеется неустойчивый предельный цикл (тонкая кривая). Для $\beta_3 = 1.35$ равновесие E_* и гетероклинический цикл неустойчивы и имеется изолированный предельный цикл (рис. 7, b). Этот цикл получается для небольших интервалов значений параметров роста r_2, r_3 .

Кроме того, были обнаружены другие сценарии динамики. Например, при $\beta_3 = 1.45$, $r_2 = 1.6$, $r_3 = 0.195$ и $\beta_3 = 1.35$, $r_2 = 1.6$, $r_3 = 3.62$ имеется два изолированных (устойчивый и неустойчивый) предельных цикла (рис. 7, c, d). Это означает бистабильность в виде сосуществования гетероклинического цикла и изолированного устойчивого предельного цикла, а также равновесия (стационарного решения) и изолированного устойчивого предельного цикла.

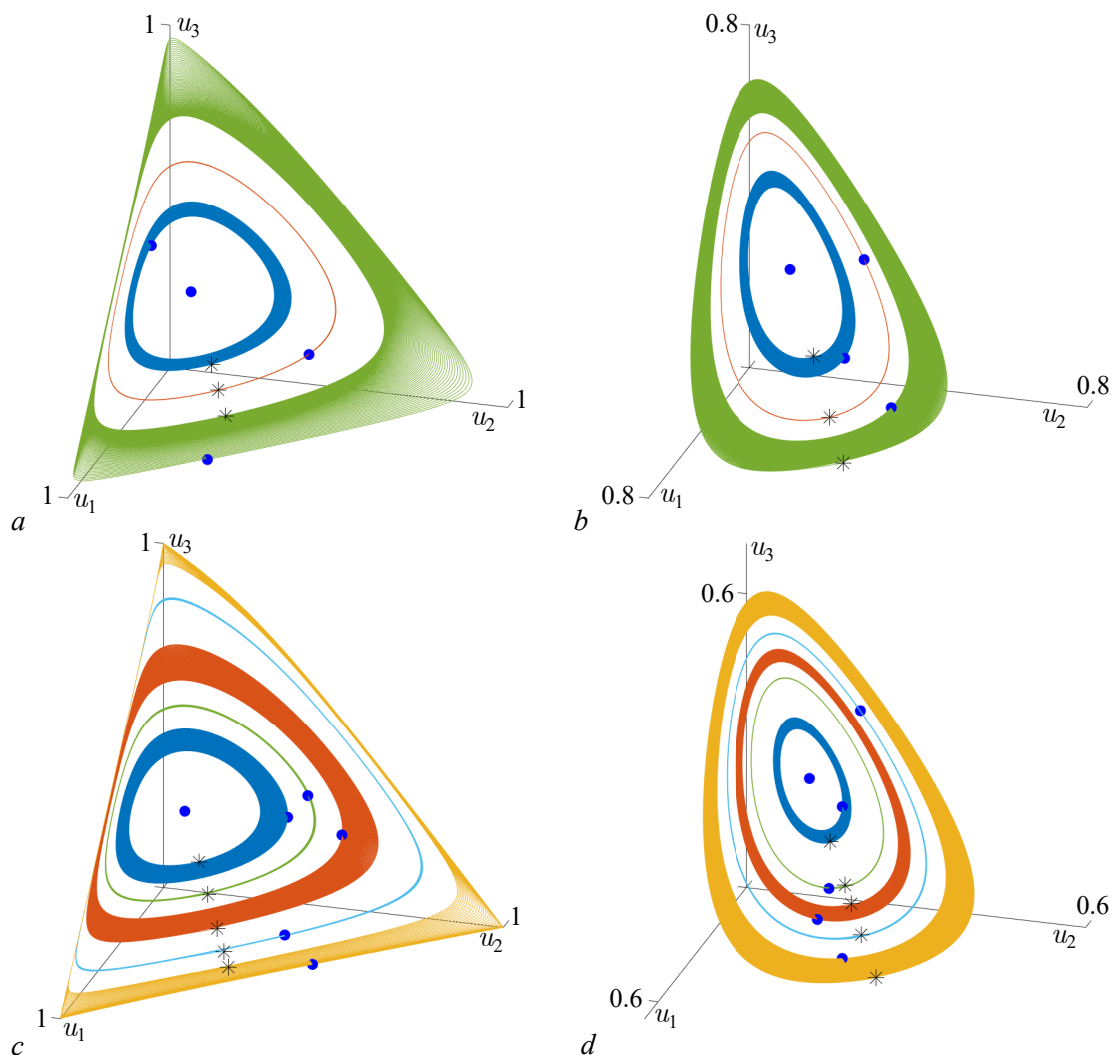


Рис. 7. Колебания с меняющейся амплитудой (цветные полоски) и изолированные предельные циклы (тонкие кривые) при $\beta_3 = 1.45$ (слева) и при $\beta_3 = 1.35$ (справа): $a - r_2 = 1.2, r_3 = 0.22620179898$, $b - r_2 = 1.587661492, r_3 = 3.5$, $c - r_2 = 1.6, r_3 = 0.195$, $d - r_2 = 1.6, r_3 = 3.62$; начальные условия – черные звезды, конечные состояния – синие точки (цвет онлайн)

Fig. 7. Oscillations with varying amplitude (color bars) and isolated limit cycles (thin curves) at $\beta_3 = 1.45$ (left) and at $\beta_3 = 1.35$ (right): $a - r_2 = 1.2, r_3 = 0.22620179898$, $b - r_2 = 1.587661492, r_3 = 3.5$, $c - r_2 = 1.6, r_3 = 0.195$, $d - r_2 = 1.6, r_3 = 3.62$; initial conditions are black stars, final states are blue dots (color online)

В вычислительном эксперименте при фиксированных коэффициентах взаимодействия найдены области значений параметров роста, при которых реализуются переходы от устойчивого равновесия с ненулевыми компонентами E_* к устойчивому гетероклиническому циклу. Например, для фиксированных коэффициентов $\alpha_i = 0.8$ ($i = 1, 2, 3$), $\beta_1 = 1.1, \beta_2 = 1.2, \beta_3 = 1.35$ при $r_2 = 1.6$ равновесие E_* устойчиво от $r_3 \approx 3.7$ до $r_3 \approx 3.6$. Для $r_3 \approx 3.62$ происходит рождение «из воздуха» устойчивого и неустойчивого предельных циклов, которые с уменьшением параметра r_3 влипают соответственно в гетероклинический цикл и равновесие E_* , так что при $r_3 = 3.35$ устойчив только гетероклинический цикл. При значениях $0.3 < r_3 < 0.4$ переход от устойчивого равновесия E_* к устойчивому гетероклиническому циклу происходит при увеличении r_3 . Аналогичный сценарий реализуется и при значениях r_2 , близких к рассмотренному случаю $r_2 = 1.6$.

Заключение

Данная работа посвящена исследованию относительно простой системы нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию трех неантагонистических видов на пространственно-однородном ареале. Рассматриваются колебательные сценарии взаимодействия видов и возникновения семейств предельных циклов. С использованием теории косимметрии установлена связь между разрушением двухпараметрического семейства стационарных решений (равновесий) и возникновением непрерывного семейства периодических режимов. Ранее в [20, 21] для системы двух хищников и жертвы был найден сценарий возникновения однопараметрического семейства предельных циклов, ответвляющихся от равновесий, составляющих однопараметрическое семейство. В [22] были обнаружены двухпараметрические семейства равновесий и предельных циклов (следствие мультикосимметрии) для системы двух хищников и двух жертв.

Проведенный анализ позволил найти новые случаи экстремальной мультистабильности — возникновение континуального семейства предельных циклов при дополнительных соотношениях на параметры системы. При нарушении этих соотношений реализуются долговременные режимы установления к изолированным периодическим режимам, в том числе и к гетероклиническому циклу. Такая динамика связана с разрушением косимметричного семейства предельных циклов.

Полученные результаты могут быть полезны для анализа конкуренции видов с учетом стохастических воздействий. Практика показывает [23–25], что для трактовки результатов с учетом шумов полезно предварительное исследование детерминированной системы с выделением бифуркационных интервалов для параметров. Результаты, представленные на рис. 7, показывают, что для разных значений параметров роста фазовую картину существенно меняют небольшие отклонения коэффициента β_3 от значения, при котором возможно существование семейств циклов.

Далее предполагается исследование колебательных режимов для пространственно-распределенных систем конкурирующих популяций. При $\beta_i = 0$ в [26] рассмотрена задача для трех видов с учетом пространственных эффектов и запаздывания. Анализ конкуренции двух видов с учетом пространственных эффектов показал, что типичным сценарием является установление к стационарным распределениям [27]. При дополнительных соотношениях между параметрами систем возможны косимметрии и мультистабильные решения в виде семейств стационарных распределений [28, 29].

Приложение

Вычисление мультипликаторов предельного цикла

Система автономных дифференциальных уравнений (1)–(3) записывается в виде

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n, \quad u = (u_1, u_2, u_3), \quad n = 3. \quad (24)$$

Ее периодическое решение, имеющее период $T > 0$, удовлетворяет условию

$$u(t + T) = u(t). \quad (25)$$

Устойчивость периодического решения определяется собственными числами матрицы монодромии [30, 31], у которой всегда существует единичное собственное значение $\rho_1 = 1$. Если остальные собственные числа лежат внутри единичной окружности, то периодическое решение устойчиво. Решение неустойчиво, если существует хотя бы одно собственное значение вне единичной окружности.

В расчетах асимптотически устойчивый периодический режим получался в результате установления, при этом оценивалась величина периода T . Для вычисления периодического решения системы (24) полагали, что в (25) $t = 0$. Через $U_t(x)$ далее обозначается оператор сдвига по траектории системы (24) из точки $u(0) = x$ за время t .

Задача поиска предельного цикла сводилась к нахождению неподвижной точки оператора $U_t(x)$, то есть точки x , удовлетворяющей условию $x = U_T(x)$. Получающаяся система состояла из n уравнений с $n + 1$ неизвестными (координаты точки x и период T).

$$g(x) = x - U_T(x) = 0. \quad (26)$$

В расчетах фиксировалась одна из координат x ($x_3 \equiv u_3$). Для решения уравнения (26) применялся метод Ньютона

$$x^{(m+1)} = x^{(m)} - M^{-1}(x^{(m)})g(x^{(m)}). \quad (27)$$

Здесь M — матрица Якоби системы (26). Вместе с решением задачи Коши для (24) решались задачи в вариациях, для которых начальными данными являлись орты фазового пространства: $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$, $(0, 0, 1)$. На каждом шаге метода Ньютона (27) решалась задача Коши для системы $n(n + 1)$ обыкновенных дифференциальных уравнений. Для расчета предельных циклов использовались различные варианты метода Рунге–Кутты, реализованные в MATLAB (функции `ode45` и `ode89`), вычисления производились с контролем абсолютной и относительной точности. В вычислениях для оценки сходимости метода Ньютона использовались значения 10^{-5} и 10^{-7} , а при расчетах методом Рунге–Кутты применялись величины 10^{-7} и 10^{-9} .

Список литературы

1. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
2. *Мюррей Дж.* Математическая биология. Т. 1. Введение. М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований; Регулярная и хаотическая динамика, 2011. 776 с.
3. *Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.
4. *Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical Biophysics. New York: Springer, 2014. 273 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-8702-9.
5. *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.
6. *Lotka A. J.* Elements of Physical Biology. Philadelphia, Pennsylvania: Williams & Wilkins, 1925. 495 p.
7. *Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Memoria della Reale Accademia Nazionale dei Lincei. 1926. Vol. 2. P. 31–113.
8. *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.
9. *Chia-Wei C., Lih-Ing W., Sze-Bi H.* 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.
10. *Antonov V., Dolićanin D., Romanovski V. G., Tóth J.* Invariant planes and periodic oscillations in the May–Leonard asymmetric model // MATCH Communications in Mathematical and in Computer Chemistry. 2016. Vol. 76, no. 2. P. 455–474.

11. *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.
12. *Hou Z., Baigent S.* Heteroclinic limit cycles in competitive Kolmogorov systems // *Discrete & Continuous Dynamical Systems*. 2013. Vol. 33, no. 9. P. 4071–4093. DOI: 10.3934/dcds.2013.33.4071.
13. *Zeeman E. C., Zeeman M. L.* An n-dimensional competitive Lotka–Volterra system is generically determined by the edges of its carrying simplex // *Nonlinearity*. 2002. Vol. 15, no. 6. P. 2019–2032. DOI: 10.1088/0951-7715/15/6/312.
14. *Zeeman E. C., Zeeman M. L.* From local to global behavior in competitive Lotka–Volterra systems // *Transactions of the American Mathematical Society*. 2003. Vol. 355, no. 2. P. 713–734. DOI: 10.1090/s0002-9947-02-03103-3.
15. *Chen X., Jiang J., Niu L.* On Lotka–Volterra equations with identical minimal intrinsic growth rate // *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*. 2015. Vol. 14, no. 3. P. 1558–1599. DOI: 10.1137/15M1006878.
16. *Jiang J., Liang F.* Global dynamics of 3D competitive Lotka–Volterra equations with the identical intrinsic growth rate // *Journal of Differential Equations*. 2020. Vol. 268, no. 6. P. 2551–2586. DOI: 10.1016/j.jde.2019.09.039.
17. *Нгуен Б. Х., Ха Д. Т., Цибулин В. Г.* Мультистабильность для системы трех конкурирующих видов // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2022. Т. 14, № 6. С. 1325–1342. DOI: 10.20537/2076-7633-2022-14-6-1325-1342.
18. *Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Доклады Академии наук*. 2004. Т. 398, № 1. С. 57–61.
19. *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.
20. *Епифанов А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // *Биофизика*. 2016. Т. 61, № 4. С. 823–832.
21. *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.
22. *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.
23. *Fay T. H., Greeff J. C.* A three species competition model as a decision support tool // *Ecological Modelling*. 2008. Vol. 211, no. 1–2. P. 142–152. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2007.08.023.
24. *Баширкуцева И. А., Карпенко Л. В., Ряшко Л. Б.* Стохастическая чувствительность предельных циклов модели «хищник – две жертвы» // *Известия вузов. ПНД*. 2010. Т. 18, № 6. С. 42–64. DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-6-42-64.
25. *Абрамова Е. П., Рязанова Т. В.* Динамические режимы стохастической модели «хищник–жертва» с учетом конкуренции и насыщения // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11, № 3. С. 515–531. DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-3-515-531.
26. *Bayliss A., Nepomnyashchy A. A., Volpert V. A.* Mathematical modeling of cyclic population dynamics // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. 2019. Vol. 394. P. 56–78. DOI: 10.1016/j.physd.2019.01.010.

27. *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.
28. *Будянский А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование динамики популяций на неоднородном ареале: инвазия и мультистабильность // *Биофизика*. 2022. Т. 67, № 1. С. 174–182. DOI: 10.31857/S0006302922010197.
29. *Ха Т. Д., Цибулин В. Г.* Мультистабильность для математической модели динамики хищников и жертв на неоднородном ареале // *Современная математика. Фундаментальные направления*. 2022. Т. 68, № 3. С. 509–521. DOI: 10.22363/2413-3639-2022-68-3-509-521.
30. *Понтрягин Л. С.* Обыкновенные дифференциальные уравнения. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, 2001. 400 с.
31. *Waugh I., Illingworth S., Juniper M.* Matrix-free continuation of limit cycles for bifurcation analysis of large thermoacoustic systems // *Journal of Computational Physics*. 2013. Vol. 240. P. 225–247. DOI: 10.1016/j.jcp.2012.12.034.

References

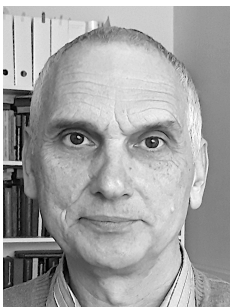
1. Svirezhev IM, Logofet DO. Resilience of Biological Communities. Moscow: Nauka; 1978. 352 p. (in Russian).
2. Murray JD. *Mathematical Biology. I. An Introduction*. New York: Springer; 2002. 551 p. DOI: 10.1007/b98868.
3. Bazykin AD. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. Singapore: World Scientific; 1998. 216 p. DOI: 10.1142/2284.
4. Rubin A, Riznichenko G. *Mathematical Biophysics*. New York: Springer; 2014. 273 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-8702-9.
5. Frisman YY, Kulakov MP, Revutskaya OL, Zhdanova OL, Neverova GP. The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations. *Computer Research and Modeling*. 2019;11(1):119–151 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151.
6. Lotka AJ. *Elements of Physical Biology*. Philadelphia, Pennsylvania: Williams & Wilkins; 1925. 495 p.
7. Volterra V. *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. Memoria della Reale Accademia Nazionale dei Lincei. 1926;2:31–113 (in Italian).
8. May RM, Leonard WJ. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 1975;29(2):243–253. DOI: 10.1137/0129022.
9. Chia-Wei C, Lih-Ing W, Sze-Bi H. On the asymmetric May–Leonard model of three competing species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 1998;58(1):211–226. DOI: 10.1137/S0036139994272060.
10. Antonov V, Dolićanin D, Romanovski VG, Tóth J. Invariant planes and periodic oscillations in the May–Leonard asymmetric model. *MATCH Communications in Mathematical and in Computer Chemistry*. 2016;76(2):455–474.
11. van der Hoff Q, Greeff JC, Fay TH. Defining a stability boundary for three species competition models. *Ecological Modelling*. 2009;220(20):2640–2645. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.07.027.
12. Hou Z, Baigent S. Heteroclinic limit cycles in competitive Kolmogorov systems. *Discrete & Continuous Dynamical Systems*. 2013;33(9):4071–4093. DOI: 10.3934/dcds.2013.33.4071.
13. Zeeman EC, Zeeman ML. An n-dimensional competitive Lotka–Volterra system is generically determined by the edges of its carrying simplex. *Nonlinearity*. 2002;15(6):2019–2032. DOI: 10.1088/0951-7715/15/6/312.

14. Zeeman EC, Zeeman ML. From local to global behavior in competitive Lotka-Volterra systems. *Transactions of the American Mathematical Society*. 2003;355(2):713–734. DOI: 10.1090/s0002-9947-02-03103-3.
15. Chen X, Jiang J, Niu L. On Lotka–Volterra equations with identical minimal intrinsic growth rate. *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*. 2015;14(3):1558–1599. DOI: 10.1137/15M1006878.
16. Jiang J, Liang F. Global dynamics of 3D competitive Lotka-Volterra equations with the identical intrinsic growth rate. *Journal of Differential Equations*. 2020;268(6):2551–2586. DOI: 10.1016/j.jde.2019.09.039.
17. Nguyen BH, Ha DT, Tsybulin VG. Multistability for system of three competing species. *Computer Research and Modeling*. 2022;14(6):1325–1342 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2022-14-6-1325-1342.
18. Yudovich VI. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry. *Doklady Physics*. 2004;49(9):522–526. DOI: 10.1134/1.1810578.
19. Yudovich VI. Secondary cycle of equilibria in a system with cosymmetry, its creation by bifurcation and impossibility of symmetric treatment of it. *Chaos*. 1995;5(2):402–411. DOI: 10.1063/1.166110.
20. Epifanov AV, Tsybulin VG. Modeling of oscillatory scenarios of the coexistence of competing populations. *Biophysics*. 2016;61(4):696–704. DOI: 10.1134/S0006350916040072.
21. Epifanov AV, Tsybulin VG. Regarding the dynamics of cosymmetric predator – prey systems. *Computer Research and Modeling*. 2017;9(5):799–813 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-799-813.
22. Ha TD, Tsybulin VG. Multi-stable scenarios for differential equations describing the dynamics of a predators and preys system. *Computer Research and Modeling*. 2020;12(6):1451–1466 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-6-1451-1466.
23. Fay TH, Greeff JC. A three species competition model as a decision support tool. *Ecological Modelling*. 2008;211(1–2):142–152. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2007.08.023.
24. Bashkirtseva IA, Karpenko LV, Ryashko LB. Stochastic sensitivity of limit cycles for «predator – two preys» model. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2010;18(6):42–64 (in Russian). DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-6-42-64.
25. Abramova EP, Ryazanova TV. Dynamic regimes of the stochastic “prey – predatory” model with competition and saturation. *Computer Research and Modeling*. 2019;11(3):515–531 (in Russian). DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-3-515-531.
26. Bayliss A, Nepomnyashchy AA, Volpert VA. Mathematical modeling of cyclic population dynamics. *Physica D: Nonlinear Phenomena*. 2019;394:56–78. DOI: 10.1016/j.physd.2019.01.010.
27. Frischmuth K, Budyansky AV, Tsybulin VG. Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability. *Applied Mathematics and Computation*. 2021;410:126456. DOI: 10.1016/j.amc.2021.126456.
28. Budyansky AV, Tsybulin VG. Modeling the dynamics of populations in a heterogeneous environment: Invasion and multistability. *Biophysics*. 2022;67(1):146–152. DOI: 10.1134/S0006350922010043.
29. Ha TD, Tsybulin VG. Multistability for a mathematical model of the dynamics of predators and preys in a heterogeneous area. *Contemporary Mathematics. Fundamental Directions*. 2022;68(3):509–521 (in Russian). DOI: 10.22363/2413-3639-2022-68-3-509-521.
30. Pontryagin LS. *Ordinary Differential Equations*. USA: Addison-Wesley; 1962. 304 p. DOI: 10.1016/C2013-0-01692-1.
31. Waugh I, Illingworth S, Juniper M. Matrix-free continuation of limit cycles for bifurcation analysis of large thermoacoustic systems. *Journal of Computational Physics*. 2013;240:225–247. DOI: 10.1016/j.jcp.2012.12.034.



Нгуен Бьу Хоанг — родился в Куангнам, Вьетнам (1996), окончил Военно-морской институт в Санкт-Петербурге (2021). Учится в аспирантуре Института математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича Южного федерального университета.

Россия, 344090 Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а
Институт математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича ЮФУ
E-mail: kng@sfnedu.ru
ORCID: 0009-0001-1644-5800



Цибулин Вячеслав Георгиевич — родился в Ростове-на-Дону (1956), окончил механико-математический факультет Ростовского госуниверситета (1978). Защитил кандидатскую (1990) и докторскую (2011) диссертации. Работает в Институте математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича Южного федерального университета. Заведует кафедрой теоретической и компьютерной гидроаэродинамики. Занимается вычислительной гидродинамикой, задачами конвекции, популяционной динамикой и др. В соавторстве с В. Н. Говорухиным написал книги «Введение в Maple», «Компьютер в математическом исследовании: Maple, MATLAB и LaTeX»

Россия, 344090 Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8а
Институт математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича ЮФУ
E-mail: vgcibulin@sfnedu.ru
ORCID: 0000-0003-4812-278X
AuthorID (eLibrary.Ru): 4304