

Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2025. Т. 33, № 6  
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2025;33(6)

Научная статья  
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003171  
EDN: SPENBR

## Пространственно-временные сценарии мультистабильности для системы трех конкурирующих видов

Б. Х. Нгуен✉, В. Г. Цибулин

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

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

Поступила в редакцию 24.03.2025, принята к публикации 11.04.2025,

опубликована онлайн 22.04.2025, опубликована 28.11.2025

**Аннотация.** Цель настоящей работы — определение условий, при которых возможна мультистабильность в системе трех конкурирующих видов, описываемой уравнениями реакции – диффузии – адвекции. **Методы.** С использованием теории косимметрии и концепции идеального свободного распределения устанавливаются соотношения на коэффициенты локального взаимодействия, диффузии и направленной миграции, при которых возможны непрерывные семейства решений. Компактная схема метода конечных разностей применяется для дискретизации задачи о распределении видов на одномерном пространственном ареале с условиями периодичности. **Результаты.** Найдены соотношения на параметры, при которых получаются пропорциональные ресурсу стационарные решения, отвечающие идеальному свободному распределению (ИСП). Изучены условия, при которых существуют двухпараметрические семейства стационарных распределений. Для параметров, отвечающих ИСП, в вычислительном эксперименте получено семейство периодических режимов. **Заключение.** Полученные результаты демонстрируют варианты мультистабильности видов на неоднородном по ресурсу ареале и далее послужат основой для анализа систем взаимодействующих популяций.

**Ключевые слова:** конкуренция, семейство стационарных распределений, предельный цикл, мультистабильность, идеальное свободное распределение, уравнения реакции – диффузии – адвекции.

**Благодарности.** Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФ, грант № 25-21-00419.

**Для цитирования:** Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г. Пространственно-временные сценарии мультистабильности для системы трех конкурирующих видов // Известия вузов. ПНД. 2025. Т. 33, № 6. С. 843–859. DOI: 10.18500/0869-6632-003171. EDN: SPENBR

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

## Spatiotemporal multistability scenarios for system of three competing species

B. H. Nguyen<sup>✉</sup>, V. G. Tsybulin

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

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

Received 24.03.2025, accepted 11.04.2025,

available online 22.04.2025, published 28.11.2025

**Abstract.** The aim of this work is to determine the conditions under which multistability is possible in system of three competing species described by reaction–diffusion–advection equations. *Methods.* Using the theory of cosymmetry and the concept of ideal free distribution, relations are established for the coefficients of local interaction, diffusion and directed migration, under which continuous families of solutions are possible. Compact scheme of the finite difference method is used to discretize the problem of species distribution on one-dimensional spatial area with periodicity conditions. *Results.* Conditions for parameters are found, under which stationary solutions proportional to the resource are obtained, corresponding to the ideal free distribution (IFD). The conditions under which two-parameter families of stationary distributions exist are studied. For parameters corresponding to IFD, family of periodic regimes is obtained in computational experiment. *Conclusion.* The obtained results demonstrate variants of multistability of species in resource-heterogeneous area and will further serve as a basis for the analysis of systems of interacting populations.

**Keywords:** competitions, family of stationary distributions, limit cycle, multistability, ideal free distribution (IFD), reaction–diffusion–advection equations.

**Acknowledgements.** The work was carried out at the Southern Federal University with the support of the Russian Science Foundation, grant No. 25-21-00419.

**For citation:** Nguyen BH, Tsybulin VG. Spatiotemporal multistability scenarios for system of three competing species. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2025;33(6):843–859. DOI: 10.18500/0869-6632-003171

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

## Введение

Для описания пространственно-временного взаимодействия конкурирующих видов используются уравнения реакции – диффузии – адвекции с переменными коэффициентами [1–3]. Одним из подходов к исследованию таких задач является анализ так называемых идеальных свободных распределений, см. [4–9]. Модель для двух видов, учитывающая пространственные эффекты случайного блуждания и направленной миграции по градиенту логарифма функции ресурса, рассмотрена в [7]. В [8] найдены условия на диффузионные и миграционные параметры, при которых реализуется идеальное свободное распределение (ИСП), пропорциональное количеству доступного ресурса. В [9] дано распространение концепции идеального свободного распределения на систему уравнений реакции – диффузии – адвекции, описывающую динамику хищника и жертвы в гетерогенной среде.

В нелинейных задачах часто наблюдается мультистабильность – сосуществование нескольких устойчивых решений нестационарной задачи [10, 11]. В зависимости от начальных данных реализуются те или иные аттракторы, и это могут быть стационарные и периодические решения, а также хаотическая динамика. Допускающие неединственность системы характеризуются нетривиальными бифуркационными сценариями, сложной структурой фазового пространства, в частности, могут возникать семейства решений со скрытыми параметрами [12–14]. Причинами возникновения семейства равновесий в динамических системах может быть группа симметрий или косимметрия [15, 16].

Для уравнения  $\dot{Y} = F(Y)$  в гильбертовом пространстве  $H$  косимметрия [15] представляет собой нетривиальный оператор  $L$ , который ортогонален  $F$  в каждой точке фазового пространства. Если косимметрия  $L$  аннулируется только на нулевом равновесии  $Y = 0$ , то любое другое стационарное решение является некосимметричным и принадлежит семейству равновесий. В отличие от систем с симметрией, где решения из семейства имеют одинаковый спектр устойчивости, при косимметрии возможны решения с меняющимся вдоль семейства спектром. Для системы параболических уравнений с нелинейностью специального вида в [17] получено косимметричное семейство стационарных решений и проанализирован его распад.

В случае двух конкурирующих за единый ресурс популяций в [18] для условий Дирихле и Неймана были получены условия на параметры системы, при которых имеется косимметрия и однопараметрическое семейство стационарных решений. Некоторые результаты для многовидовых систем имеются в [13]. Для системы двух жертв и двух хищников мультиметризм и двухпараметрические семейства стационарных решений рассматривались в [19]. Вычисление самих семейств для однородного ареала дается аналитическими выражениями. В общем случае неоднородного ареала требуется применение численных методов для решения уравнений в частных производных.

## 1. Модель конкурирующих за неоднородный ресурс видов

В случае одномерного ареала математическая модель может быть записана в виде системы уравнений относительно плотностей  $u_i(x, t)$ ,  $x \in \Omega$ , потоков  $q_i$  и локальных реакций  $f_i$ ,  $i = 1, \dots, m$  [13]. Далее рассматривается случай трех популяций  $m = 3$ :

$$\dot{u}_i = -q'_i + f_i, \quad f_i = r_i u_i g_i, \quad (1)$$

$$q_i = -k_i u'_i + u_i \varphi'_i, \quad (2)$$

$$g_i = 1 - \frac{1}{p(x)} \sum_{j=1}^m \alpha_{ij} u_j, \quad i = 1, \dots, m, \quad (3)$$

где штрихом обозначена производная по  $x$ , а точкой — дифференцирование по времени  $t$ . В функциях  $f_i$ , описывающих локальное взаимодействие,  $r_i$  есть параметр линейного роста, а коэффициенты  $\alpha_{ij}$  характеризуют влияние вида  $j$  на рост вида  $i$ , причем  $\alpha_{ii} = 1$ . Функция  $p(x) > 0$  описывает неравномерное распределение ресурса вдоль ареала. В выражении для потоков  $q_i$  первое слагаемое характеризует диффузию, а второе отвечает за направленную миграцию (таксис). Функция  $\varphi_i$  состоит из двух частей, которые определяют различные виды направленной миграции: таксис на ресурс  $p(x)$  и реакция на неоднородное распределение видов:

$$\varphi_i = a_i \ln p + \sum_{j=1}^m b_{ij} \ln(p + u_j), \quad i = 1, \dots, m. \quad (4)$$

При определении потоков (1), (4) коэффициенты  $k_i$ ,  $a_i$ ,  $b_{ij}$  ( $i, j = 1, \dots, m$ ) являются величинами, значения которых определяются из экспериментальных данных.

Случай  $b_{ij} = 0$  соответствует часто используемому описанию таксиса на ресурс [13, 20]. В [8] также рассматривался случай таксиса на неоднородное распределение конкурирующих видов:  $\varphi_i = a_i \ln p + b_{ij} \ln u_j$ . Формула (4) позволяет моделировать одновременно таксис на ресурс с учетом неоднородного распределения всех видов.

Система (1)–(4) дополняется краевыми условиями при  $x = 0$  и  $x = a$ , в качестве которых выбраны условия кольцевого ареала:

$$u_i(0, t) = u_i(a, t), \quad q_i(0, t) = q_i(a, t), \quad p(0) = p(a). \quad (5)$$

Начальные условия задаются для плотностей видов:

$$u_i(x, 0) = u_i^0(x); \quad i = 1, \dots, m. \quad (6)$$

Для одного ненулевого вида  $u_1$  ( $u_2 = u_3 = 0$ ) и  $b_{ij} = 0$  система (1)–(4) сводится к одному уравнению:

$$\dot{u}_1 = [k_1 u_1' - u_1 a_1 (\ln p)']' + r_1 u_1 \left(1 - \frac{u_1}{p}\right).$$

В этом случае при  $k_1 = a_1$  имеется стационарное решение  $u_1(x) = p(x)$ , которое в литературе называется идеальным свободным распределением (ИСП, ideal free distribution) [4]. Если  $b_{11} \neq 0$ , то условие сосуществования ИСП примет вид  $k_1 = a_1 + b_{11}$ .

## 2. Семейства стационарных решений для трех конкурирующих видов

Следуя методу, развитому в [18], найдем условия, при которых система, описывающая динамику трех конкурирующих видов ( $m = 3$ ) на неоднородном ареале, обладает свойством косимметрии и возможны семейства стационарных решений.

**Лемма 1.** При нулевых потоках  $q_i = 0$  и выполнении условий на параметры:

$$\alpha_{ij} = 1, \quad i, j = 1, 2, 3. \quad (7)$$

Косимметрией системы (1)–(6) является вектор

$$L_1 = (\zeta_1, \zeta_2, \zeta_3)^T, \quad (8)$$

где

$$\zeta_1 = (1 - \nu)r_2 u_2 + \nu r_3 u_3, \quad \zeta_2 = -(1 - \nu)r_1 u_1, \quad \zeta_3 = -\nu r_1 u_1. \quad (9)$$

При этом задача (1)–(6) имеет двухпараметрическое семейство стационарных решений:

$$u_1(x) = \theta_1 p(x), \quad u_2(x) = \theta_2 p(x), \quad u_3(x) = (1 - \theta_1 - \theta_2)p(x), \quad 0 \leq \theta_1 + \theta_2 \leq 1. \quad (10)$$

**Доказательство.** Доказательство косимметричности системы состоит в непосредственном умножении (8)–(9) на вектор правой части (1)–(6) и приведении подобных членов. Условия периодичности (5) и начальные условия (6) выполнены, так как  $p(0) = p(a)$  и начальные функции  $u_i^0(x)$  определены согласно (10). Подставляя (10) в (1), (3) и учитывая условия леммы, получаем автоматическое удовлетворение уравнений (1)–(4).  $\square$

Таким образом, при нулевых потоках фактически получается система обыкновенных дифференциальных уравнений с континуальным параметром  $x$ . Для каждого  $x$  реализуется двухпараметрическое семейство равновесий. Этот случай соответствует мультикосимметрии [21], что обеспечивается введением скалярного параметра  $\nu$ .

Для задачи с диффузией и таксисом имеет место следующая лемма.

**Лемма 2.** Для системы (1)–(6) при выполнении условий (7) и

$$k_i = a_i + \sum_{j=1}^3 b_{ij}, \quad i, j = 1, 2, 3, \quad (11)$$

косимметрией является вектор  $L_1$  (8)–(9) и система (1)–(6) имеет семейство стационарных решений (10).



**Доказательство.** В случае ненулевых коэффициентов  $k_i$ ,  $a_i$ ,  $b_{ij}$  и  $\alpha_{ij} = 1$  используем для анализа системы (1)–(6) теорию В. И. Юдовича [16] о разрушении косимметрии. Скалярное произведение косимметрии  $L_1$  и вектора правой части системы  $F = (-q'_1 + f_1, -q'_2 + f_2, -q'_3 + f_3)$  дает косимметрический дефект:

$$\mathcal{D} = \int_0^a (F, L_1) dx = J_1 + J_2, \quad J_1 = \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta_i f_i dx, \quad J_2 = - \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta_i q'_i dx.$$

Подставляя (9) в  $J_1$ , перепишем интеграл  $J_1$  следующим образом:

$$J_1 = \int_0^a [((1 - v)r_2 u_2 + v r_3 u_3) r_1 u_1 g_1 - (1 - v)r_1 u_1 r_2 u_2 g_2 - v r_1 u_1 r_3 u_3 g_3] dx.$$

Из (7) ( $\alpha_{ij} = 1$ ) следуют равенства  $g_1 = g_2 = g_3$ , и получается  $J_1 = 0$ . После интегрирования по частям интеграл  $J_2$  можно записать в виде суммы

$$J_2 = I_1 + I_2, \quad I_1 = - \sum_{i=1}^3 \zeta_i q_i \Big|_0^a, \quad I_2 = \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta'_i q_i dx.$$

Слагаемое  $I_1$  пропадает в силу условий периодичности (5). В результате для  $\mathcal{D}$  имеем

$$\mathcal{D} = \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta'_i \left( -k_i u'_i + a_i u_i (\ln p)' + \sum_{j=1}^3 b_{ij} u_i (\ln(p + u_j))' \right) dx, \quad i = 1, 2, 3.$$

Подставляя в  $\mathcal{D}$  выражения для стационарных решений (10), находим селекционную функцию

$$\mathcal{S} = \int_0^a (p')^2 \sum_{i=1}^3 (-k_i + a_i + \sum_{j=1}^3 b_{ij}) \eta_i dx, \quad i = 1, 2, 3, \quad (12)$$

где

$$\eta_1 = [(1 - v)r_2 \theta_2 + v r_3 (1 - \theta_1 - \theta_2)] \theta_1, \quad (13)$$

$$\eta_2 = -(1 - v)r_1 \theta_1 \theta_2, \quad (14)$$

$$\eta_3 = -v r_1 \theta_1 (1 - \theta_1 - \theta_2). \quad (15)$$

Подынтегральное выражение (12) обращается в нуль при выполнении условий (11), то есть селекционная функция  $\mathcal{S}$  тождественно равна нулю независимо от  $\theta_i$ .  $\square$

Двухпараметрическое семейство стационарных решений (10) дает для каждого вида распределение, пропорциональное функции ресурса  $p(x)$ . Это соответствует определению идеального свободного распределения [8]. Имеет место следующая лемма.

**Лемма 3.** При выполнении условий на параметры (11) задача (1)–(6) имеет решение

$$u_i(x, t) = v_i(t) p(x), \quad i = 1, 2, 3, \quad (16)$$

где  $v_i(t)$  находятся из системы обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\dot{v}_i = r_i v_i \left( 1 - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} v_j \right), \quad i = 1, 2, 3. \quad (17)$$

**Доказательство.** Подставляя (16) в выражения для  $q_i$  (2) и  $\varphi_i$  (4), имеем

$$q_i = -k_i v_i p' + a_i v_i p \frac{p'}{p} + \sum_{j=1}^3 b_{ij} v_i p \frac{p' + v_i p'}{p + v_i p}, \quad i = 1, 2, 3. \quad (18)$$

Учитывая, что  $p(x) > 0$ ,  $v(t) \geq 0$  и выполнено (11), получаем  $q_i = 0$ . Аналогично для  $f_i$  (1) и  $g_i$  (3) выводим

$$f_i = r_i v_i p \left( 1 - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} v_j \right). \quad (19)$$

В результате подстановки  $q_i = 0$ , (19) в уравнения (1) и сокращения на ненулевую функцию ресурса  $p(x)$  имеем (17).  $\square$

Таким образом, нелинейная задача (1)–(6) допускает разделение переменных и существование семейств периодических по времени и пространственно-неоднородных решений, так как для системы (17) в [22–25] установлено формирование семейств предельных циклов при дополнительных условиях на параметры  $\alpha_{ij}$ .

Для задачи (1)–(6) возможны также другие решения, условия для которых сформулированы в следующей лемме.

**Лемма 4.** Для системы (1)–(6) при выполнении условий (7) и

$$k_i r_j = k_j r_i, \quad a_i r_j = a_j r_i, \quad b_{ik} r_j = b_{jk} r_i, \quad i, j, k = 1, \dots, 3, \quad (20)$$

косимметрией является вектор

$$L_2 = (\zeta_1, \zeta_2, \zeta_3)^T, \quad (21)$$

где

$$\zeta_1 = (1 - v) e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} r_2 u_2 + v e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} r_3 u_3, \quad \zeta_2 = -(1 - v) e^{-\frac{\varphi_2}{k_2}} r_1 u_1, \quad \zeta_3 = -v e^{-\frac{\varphi_3}{k_3}} r_1 u_1. \quad (22)$$

При этом (1)–(6) имеет двухпараметрическое семейство стационарных решений

$$u_1(x) = \theta_1 w(x), \quad u_2(x) = \theta_2 w(x), \quad u_3(x) = (1 - \theta_1 - \theta_2) w(x), \quad 0 \leq \theta_1 + \theta_2 \leq 1, \quad (23)$$

где  $w(x)$  — решение краевой задачи:

$$0 = \left( k_1 w' - a_1 w (\ln p)' - \sum_{j=1}^3 b_{1j} w (\ln(p + \theta_j w))' \right)' + r_1 w \left( 1 - \frac{w}{p} \right), \quad (24)$$

$$w(0) = w(a), \quad w'(0) = w'(a). \quad (25)$$

**Доказательство.** По определению косимметрии векторное поле  $L_2$  должно быть ортогонально правой части системы (1)–(6) для любых функций  $u_i(x, t)$ , то есть

$$\int_0^a (F, L_2) dx = J_1 + J_2 = 0, \quad J_1 = \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta_i f_i dx, \quad J_2 = - \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta_i q_i' dx.$$

Подставляя (22) в  $J_1$ , получаем

$$J_1 = \int_0^a \left[ \left( (1 - \nu) e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} r_2 u_2 + \nu e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} r_3 u_3 \right) f_1 - (1 - \nu) e^{-\frac{\varphi_2}{k_2}} r_1 u_1 f_2 - \nu e^{-\frac{\varphi_3}{k_3}} r_1 u_1 f_3 \right] dx.$$

Для функций  $f_i$  (1), (3) из условия равенства  $\alpha_{ij}$  единице (20) имеем

$$u_2 r_2 f_1 = u_1 r_1 f_2, \quad u_3 r_3 f_1 = u_1 r_1 f_3. \quad (26)$$

Для функций таксиса  $\varphi_i$  (4) с использованием (20) получаем

$$\frac{\varphi_1}{k_1} = \frac{\varphi_2}{k_2} = \frac{\varphi_3}{k_3}, \quad (27)$$

$$r_1 \varphi_2 = r_2 \varphi_1, \quad r_1 \varphi_3 = r_3 \varphi_1. \quad (28)$$

Продифференцируем (28):

$$r_1 \varphi'_2 = r_2 \varphi'_1, \quad r_1 \varphi'_3 = r_3 \varphi'_1. \quad (29)$$

С учетом (26), (27) получаем  $J_1 = 0$ . После интегрирования по частям и использования условий периодичности (5) интеграл  $J_2$  можно записать в виде

$$J_2 = \int_0^a \sum_{i=1}^3 \zeta'_i q_i dx, \quad i = 1, 2, 3, \quad (30)$$

где

$$\zeta'_1 q_1 = e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \left[ (1 - \nu) \left( r_2 u'_2 - \frac{\varphi'_1}{k_1} r_2 u_2 \right) + \nu \left( r_3 u'_3 - \frac{\varphi'_1}{k_1} r_3 u_3 \right) \right] (-k_1 u'_1 + u_1 \varphi'_1),$$

$$\zeta'_2 q_2 = e^{-\frac{\varphi_2}{k_2}} (1 - \nu) \left( \frac{\varphi'_2}{k_2} r_1 u_1 - r_1 u'_1 \right) (-k_2 u'_2 + u_2 \varphi'_2),$$

$$\zeta'_3 q_3 = e^{-\frac{\varphi_3}{k_3}} \nu \left( \frac{\varphi'_3}{k_3} r_1 u_1 - r_1 u'_1 \right) (-k_3 u'_3 + u_3 \varphi'_3).$$

Перепишем эти выражения, используя формулы (27), (29):

$$\begin{aligned} \zeta'_1 q_1 &= e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \left[ \frac{r_2}{k_1} (1 - \nu) (k_1 u'_2 - \varphi'_1 u_2) + \frac{r_3}{k_1} \nu (k_1 u'_3 - \varphi'_1 u_3) \right] (-k_1 u'_1 + u_1 \varphi'_1), \\ \zeta'_2 q_2 &= e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \frac{r_2}{k_1} (1 - \nu) (\varphi'_1 u_1 - k_1 u'_1) (-k_1 u'_2 + u_2 \varphi'_1), \\ \zeta'_3 q_3 &= e^{-\frac{\varphi_1}{k_1}} \frac{r_3}{k_1} \nu (\varphi'_1 u_1 - k_1 u'_1) (-k_1 u'_3 + u_3 \varphi'_1). \end{aligned} \quad (31)$$

Подставляя (31) в (30), получаем  $J_2 = 0$ .

Таким образом, векторное поле  $L_2 = (\zeta_1, \zeta_2, \zeta_3)$ , см. (21)–(22), ортогонально правой части системы (1)–(6) и является косимметрией при выполнении условий (7), (20). Отметим, что это справедливо для любых значений вещественного параметра  $\nu$ , то есть имеет место мультикосимметрия. Действительно, для  $L_{20}$  и  $L_{21}$ , получаемых из (21)–(22) при  $\nu = 0$  и  $\nu = 1$ ,

скалярное произведение  $(L_{20}, L_{21}) > 0$ . Этой мультикосимметрии отвечает двухпараметрическое семейство стационарных решений задачи (1)–(6).

При условиях на параметры (7), (20) стационарное решение задачи (1)–(6) удовлетворяет уравнениям

$$0 = \left( k_i u_i' - a_i u_i (\ln p)' - \sum_{j=1}^3 b_{ij} u_i (\ln(p + u_j))' \right)' + r_i u_i \left( 1 - \frac{u_1 + u_2 + u_3}{p} \right), \quad i = 1, 2, 3. \quad (32)$$

После подстановки (23) в (32) для  $i = 1$  получаем уравнение, совпадающее с (24), умноженным на  $\theta_1$ . Аналогично для  $i = 2$  из (32) с учетом соотношений (20) получаем уравнение (24), умноженное на  $\frac{\theta_2 r_1}{r_2}$ , а для  $i = 3$  — на  $\frac{(1 - \theta_1 - \theta_2) r_1}{r_3}$ .  $\square$

### 3. Вычислительный эксперимент

Представим результаты вычислительных экспериментов, иллюстрирующих реализацию мультистабильности в виде семейств стационарных и периодических решений. Распределение ресурса задавалось в виде

$$p(x) = 1 + 0.25 \sin 2\pi x. \quad (33)$$

Вычисления конкретных решений проводились для системы обыкновенных дифференциальных уравнений, полученных в результате дискретизации на основе компактной разностной схемы [26, 27]. Для интегрирования по времени применялся метод Рунге–Кутты восьмого порядка. Использовалась равномерная пространственная сетка  $x_r = rh$ ,  $r = 1, \dots, n$ ,  $h = a/n$ , где  $n$  — число узлов, для неоднородного ресурса (33) достаточно было  $n = 10$ , что показали расчеты при  $n = 20$ .

В табл. 1 приведены значения коэффициентов диффузии, таксиса и роста, для которых методом установления были рассчитаны стационарные распределения из следующих начальных данных:

$$P_1 = \{u_i(x, 0) = 0.1i, \quad i = 1, 2, 3\}, \quad (34)$$

$$P_2 = \{u_i(x, 0) = 1.25 - p(x) + 0.1i, \quad i = 1, 2, 3\}. \quad (35)$$

Таблица 1. Главные значения спектра устойчивости стационарных решений;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $b_{ii} = 0$ ,  $b_{23} = 0$ ,  $b_{21} = 0$ ,  $b_{32} = 0$ ,  $i, j = 1, 2, 3$

Table 1. Main values of the stability spectrum of stationary solutions;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $b_{ii} = 0$ ,  $b_{23} = 0$ ,  $b_{21} = 0$ ,  $b_{32} = 0$ ,  $i, j = 1, 2, 3$

No	$r_i$	$k_i$	$a_i$	$b_{12}, b_{13}, b_{31}$	$u_i^0(x)$	$\sigma_1$	$\sigma_2$	$\sigma_3$	$\sigma_4$
1	1	$0.01i$	$0.01i$	0, 0, 0	$P_1$	$-9.3 \times 10^{-9}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.454	-0.468
					$P_2$	$-9.6 \times 10^{-9}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.483	-0.498
2	1	$0.01i$	$0.01i$	0.01, -0.01, 0	$P_1$	$-9.2 \times 10^{-9}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.461	-0.475
					$P_2$	$-9.6 \times 10^{-8}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.496	-0.511
3	1	$0.01i$	0.02	0, -0.01, 0.01	$P_1$	$-9.2 \times 10^{-8}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.464	-0.478
					$P_2$	$-9.6 \times 10^{-8}$	$-1.0 \times 10^{-8}$	-0.494	-0.509
4	$i$	$0.02i$	$0.01i$	0, 0, 0	$P_1$	$-1.1 \times 10^{-8}$	$-2.3 \times 10^{-8}$	-0.829	-0.854
					$P_2$	$-1.2 \times 10^{-8}$	$-2.4 \times 10^{-8}$	-0.890	-0.916

В табл. 1 представлены главные значения спектра устойчивости полученных решений, два значения порядка  $10^{-8}$  соответствуют двукратному нулю. Это означает принадлежность данных распределений двухпараметрическим семействам стационарных решений, которые получаются при выполнении условий леммы 2 (случай ИСР, строки 1, 2, 3 табл. 1) и леммы 4 (случай косимметрии, строка 4 табл. 1). Отметим, что для случая ИСР коэффициенты  $k_i$ ,  $a_i$  могут быть различными.

На рис. 1 представлены результаты расчетов для иллюстрации леммы 2 (строка 3 табл. 1). Достаточно быстро из различных начальных данных происходит установление к решениям, отвечающим ИСР. Финальные плотности видов получились разными (мультистабильность) и пропорциональными ресурсу  $p(x)$ , а вычисляемая сумма видов

$$S(x, t) = \sum_{i=1}^3 u_i(x, t) \quad (36)$$

уже при  $t = 6$  с хорошей точностью равна  $p(x)$ , см. рис. 2.

Случаю строки 4 табл. 1 отвечают стационарные решения, получающиеся при выполнении условий леммы 4. На рис. 3 представлены финальные пространственные распределения  $u_i$  для

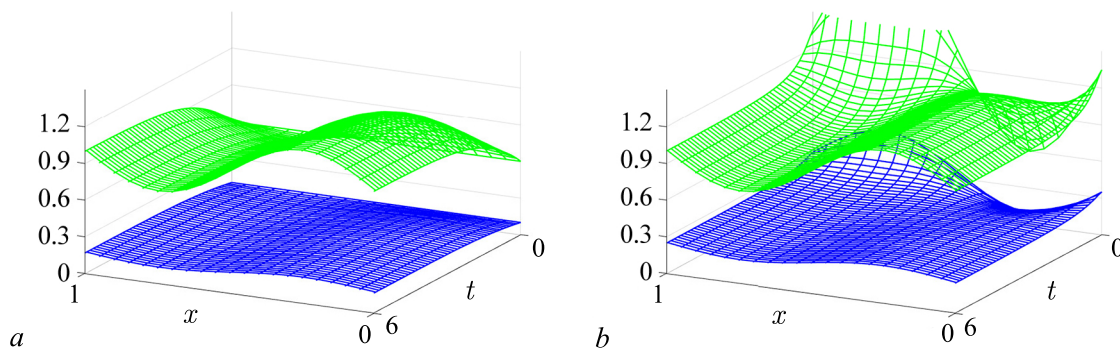


Рис. 1. Установление стационарных распределений из различных начальных условий:  $a - P_1$  (34),  $b - P_2$  (35); сумма видов  $\sum_{i=1}^3 u_i(x, t)$  (зеленый),  $u_1(x, t)$  (синий), параметры из табл. 1, строка 3 (цвет онлайн)

Fig. 1. Establishing stationary distributions from different initial conditions:  $a - P_1$  (34),  $b - P_2$  (35); sum of types  $\sum_{i=1}^3 u_i(x, t)$  (green),  $u_1(x, t)$  (blue), parameters from table 1, row 3 (color online)

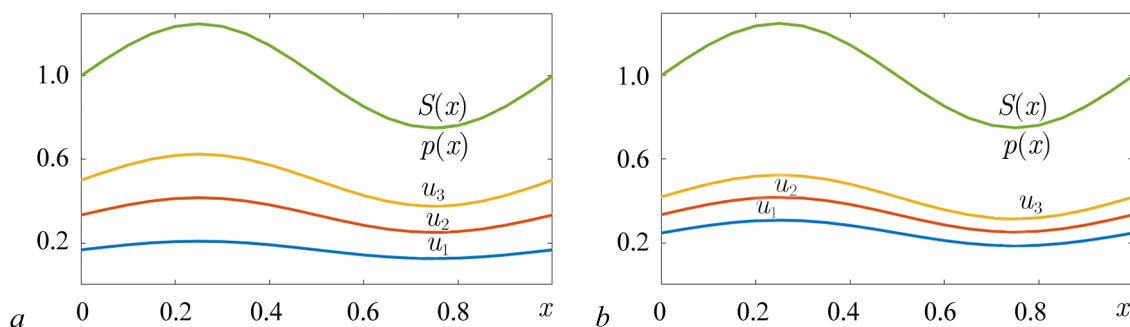


Рис. 2. Финальные пространственные распределения  $u_i$  при различных начальных распределениях  $P_1$  (a),  $P_2$  (b), функция ресурса  $p(x)$ ,  $S(x) = S(x, 6)$ ; параметры из табл. 1, строка 3 (цвет онлайн)

Fig. 2. Final spatial distributions of  $u_i$  for different initial distributions  $P_1$  (a),  $P_2$  (b), resource function  $p(x)$ ,  $S(x) = S(x, 6)$ ; parameters from table 1, row 3 (color online)

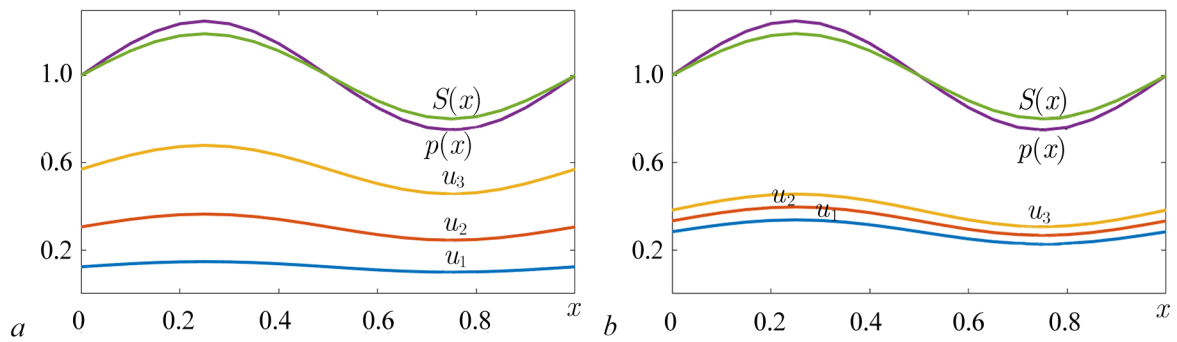


Рис. 3. Финальные пространственные распределения  $u_i$  при различных начальных распределениях  $P_1$  (a),  $P_2$  (b), функция ресурса  $p(x)$ ,  $S(x) = S(x, 6)$ ; параметры из табл. 1, строка 4 (цвет онлайн)

Fig. 3. Final spatial distributions of  $u_i$  for different initial distributions  $P_1$  (a),  $P_2$  (b), resource function  $p(x)$ ,  $S(x) = S(x, 6)$ ; parameters from table 1, row 4 (color online)

разных начальных условий (34), (35), а также функция ресурса  $p(x)$  и сумма видов  $S(x, 6)$ . В этом случае ( $k_i \neq a_i$ ,  $b_{ij} = 0$ ) также имеется двухпараметрическое семейство стационарных распределений, но наблюдается дисбаланс:  $S(x, 6) \neq p(x)$ .

При нарушении условий косимметрии происходит разрушение семейства. Например, на рис. 4, 5 представлены результаты расчетов с параметрами роста  $r_i = 1$ , что значительно отличается от значений  $r_i = i$ , обеспечивающих косимметрию задачи и формирование семейства стационарных распределений, остальные коэффициенты соответствуют приведенным в табл. 1, строка 4. На рис. 4 даны графики зависимости от времени средних по ареалу плотностей видов:

$$U_i = \frac{1}{n} \sum_{r=1}^n u_{i,r}, \quad i = 1, 2, 3. \quad (37)$$

В качестве начальных данных были выбраны два случая финальных распределений  $u_i(x, 6)$ , см. рис. 3. Видно, что в результате установления исчезают популяции  $u_2$ ,  $u_3$ , а остается только

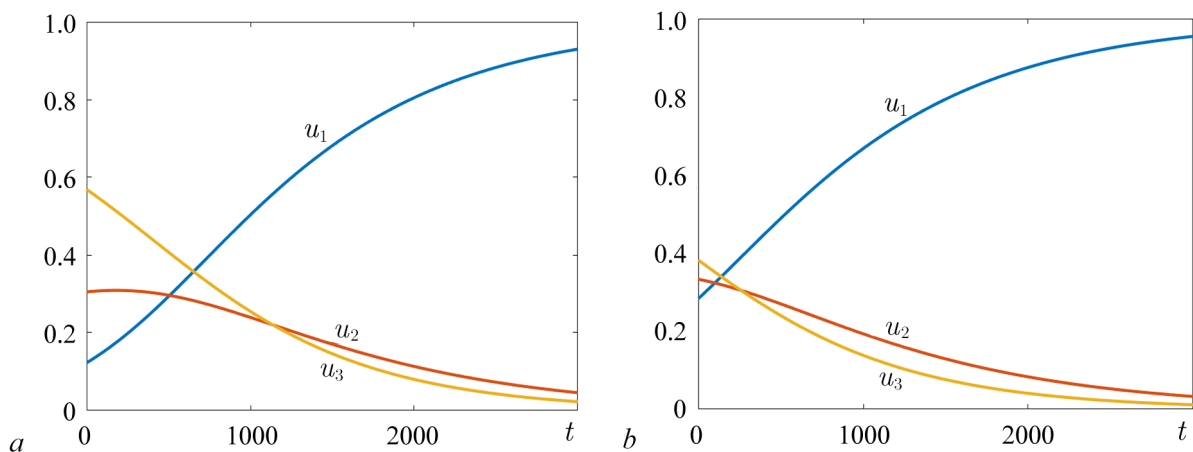


Рис. 4. Изменение во времени средних плотностей  $U_i(t)$  при разрушении семейства стационарных распределений, начальные данные соответствуют финальным распределениям рис. 3;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $r_i = 1$ ,  $k_i = 0.02i$ ,  $a_i = 0.01i$ ,  $b_{ij} = 0$  (цвет онлайн)

Fig. 4. Change in time of average densities  $U_i(t)$  upon destruction of the family of stationary distributions, initial data correspond to final distributions Fig. 3;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $r_i = 1$ ,  $k_i = 0.02i$ ,  $a_i = 0.01i$ ,  $b_{ij} = 0$  (color online)

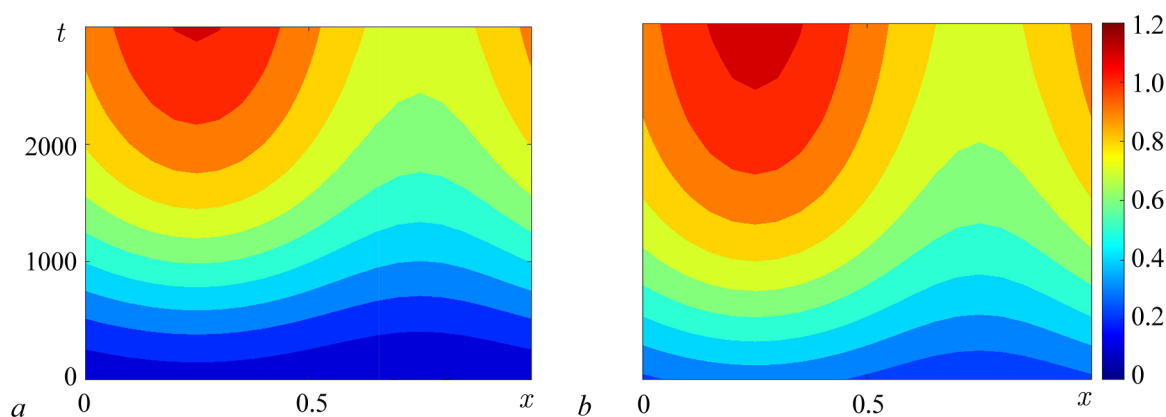


Рис. 5. Пространственно-временное распространение вида  $u_1(x, t)$  при разрушении семейства стационарных распределений, начальные данные соответствуют финальным распределениям рис. 3;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $r_i = 1$ ,  $k_i = 0.02i$ ,  $a_i = 0.01i$ ,  $b_{ij} = 0$  (цвет онлайн)

Fig. 5. Spatio-temporal propagation of the form  $u_1(x, t)$  upon destruction of the family of stationary distributions, initial data correspond to final distributions Fig. 3;  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $r_i = 1$ ,  $k_i = 0.02i$ ,  $a_i = 0.01i$ ,  $b_{ij} = 0$  (color online)

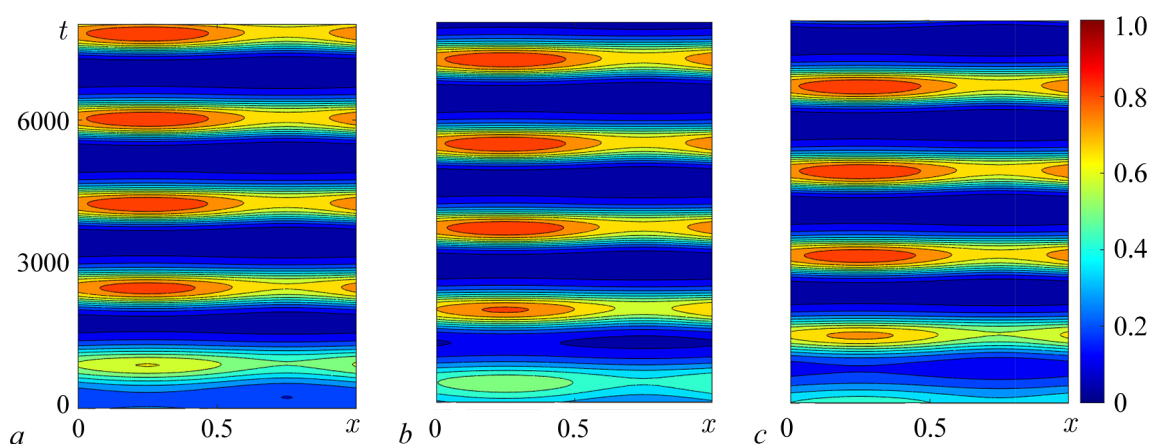


Рис. 6. Изменение во времени плотностей  $u_1(x, t)$  (a),  $u_2(x, t)$  (b),  $u_3(x, t)$  (c);  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{12} = b_{23} = b_{31} = -0.03$ ,  $b_{ii} = b_{13} = b_{21} = b_{32} = 0$  (цвет онлайн)

Fig. 6. Change in time of densities  $u_1(x, t)$  (a),  $u_2(x, t)$  (b),  $u_3(x, t)$  (c);  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{12} = b_{23} = b_{31} = -0.03$ ,  $b_{ii} = b_{13} = b_{21} = b_{32} = 0$  (color online)

вид  $u_1$ . При этом процесс установления занимает большое время, что иллюстрирует рис. 5, где представлены картины пространственно-временного распространения вида  $u_1$ .

При выполнении (7) и нарушении условий (11), (20) реализуются сценарии, не приводящие к формированию семейств решений. Например, при  $\alpha_{ij} = 1$ ,  $k_i = 0.01$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{12} = b_{23} = b_{31} = -0.03$  из начальных данных (35) получается режим колебаний с большим периодом, см. рис. 6.

Для однородного ареала семейства предельных циклов в системе конкурирующих трех видов были найдены в [22–25]. Ниже представлены результаты вычислительных экспериментов решения задачи (1)–(6) для неоднородного ресурса  $p(x)$  (33). Семейство предельных циклов было получено при выполнении условий (11) для различных наборов коэффициентов локальной реакции  $\alpha_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2, 3$ , см. табл. 2. Таким образом, и в случае пространственно-неоднородной задачи реализован сценарий формирования семейства периодических по времени режимов.



Таблица 2. Значения главных мультипликаторов и периода предельных циклов для системы (1)–(6) при различных параметрах  $\alpha_{ij}$ ,  $r_3$ ;  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $k_i = 0.01i$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{13} = -0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{ii} = b_{12} = b_{21} = b_{23} = b_{32} = 0$ ,  $i, j = 1, 2, 3$ : начальное распределение  $P_1$

Table 2. Values of the main multipliers and the period of limit cycles for the system (1)–(6) with different parameters  $\alpha_{ij}$ ,  $r_3$ ;  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $k_i = 0.01i$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{13} = -0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{ii} = b_{12} = b_{21} = b_{23} = b_{32} = 0$ ,  $i, j = 1, 2, 3$ : initial distribution  $P_1$

$\alpha_{12}$	$\alpha_{23}$	$\alpha_{31}$	$\alpha_{13}$	$\alpha_{21}$	$\alpha_{32}$	$r_3$	$\rho_1, \rho_2$	Период
0.8	0.8	0.8	1.2	1.2	1.2	1	$1.0 \pm 0.0004i$	59.1
			1.1	1.2	1.4	1	0.9998, 1.0002	59.8
			1.1	1.2	1.4	0.5	0.9993, 1.0007	76.7

При выполнении условий на коэффициенты диффузии и таксиса (лемма 2, случай ИСР) получается семейство бегущих волн, см. рис. 7. Расчеты проводились для начальных распределений:

$$P_1 = \{u_1(x, 0) = 0.25p(x), u_2(x, 0) = 0.25p(x), u_3(x, 0) = 0.7p(x)\}, \quad (38)$$

$$P_2 = \{u_1(x, 0) = 0.1p(x), u_2(x, 0) = 0.1p(x), u_3(x, 0) = p(x)\}. \quad (39)$$

Из табл. 2 видно, что для различных параметров получаются циклы с отличающимися периодами. Значения мультипликаторов  $\rho_1, \rho_2$  почти равны единице. Это является численным подтверждением существования самого цикла и соседних циклов, то есть реализацией семейства периодических режимов. Остальные значения мультипликаторов по модулю меньше единицы, что означает устойчивость данного цикла. Отметим, что для различных начальных распределений достаточно быстро реализуются периодические режимы из семейства.

На рис. 7 представлены пространственно-временные распределения вида  $u_3$  при начальных данных (38) и (39) для параметров, приведенных в табл. 2 (строка 2). Видно, что получились различные циклы, это отвечает мультистабильности решений.

При нарушении условий (11) семейство периодических решений разрушается. При этом наблюдается достаточно медленная динамика.

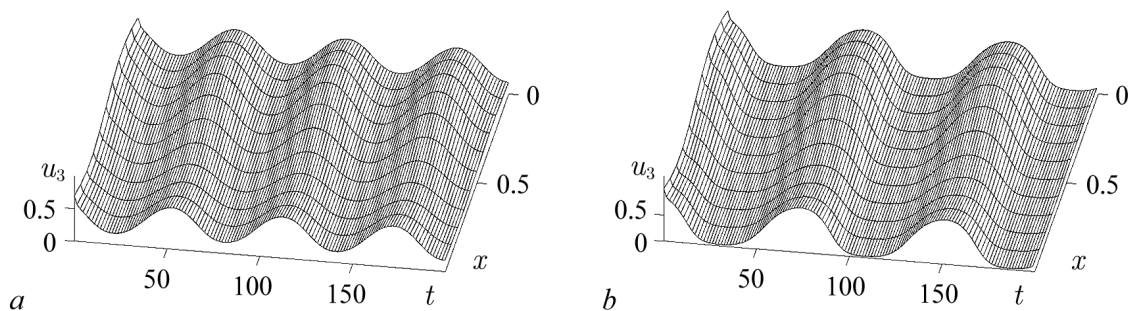


Рис. 7. Изменение по времени плотности  $u_3$  при различных начальных распределениях:  $P_1$  — слева,  $P_2$  — справа;  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $k_i = 0.01i$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{13} = -0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{ii} = b_{12} = b_{21} = b_{23} = b_{32} = 0$ ,  $\alpha_{12} = \alpha_{23} = \alpha_{31} = 0.8$ ,  $\alpha_{13} = 1.1$ ,  $\alpha_{21} = 1.2$ ,  $\alpha_{32} = 1.4$ ,  $r_3 = 0.5$  (строка 2 табл. 2)

Fig. 7. Change in density  $u_3$  over time for different initial distributions:  $P_1$  — on the left,  $P_2$  — on the right;  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $k_i = 0.01i$ ,  $a_i = 0.02$ ,  $b_{13} = -0.01$ ,  $b_{31} = 0.01$ ,  $b_{ii} = b_{12} = b_{21} = b_{23} = b_{32} = 0$ ,  $\alpha_{12} = \alpha_{23} = \alpha_{31} = 0.8$ ,  $\alpha_{13} = 1.1$ ,  $\alpha_{21} = 1.2$ ,  $\alpha_{32} = 1.4$ ,  $r_3 = 0.5$  (line 2 table 2)



## Заключение

В данной работе представлены результаты анализа мультистабильности для системы конкурирующих видов на неоднородном ареале. В случае однородного по ресурсу ареала при условиях периодичности или отсутствия потоков задача описывается системой обыкновенных дифференциальных уравнений [23–25]. В [21, 22] для однородной задачи получены косимметрии, реализующиеся при дополнительных условиях на параметры, найдены двух- и однопараметрические семейства равновесий (стационарных решений), а также однопараметрическое семейство циклов (периодических решений). Проведенный анализ задачи на неоднородном ареале показал, что семейства стационарных решений получаются при модифицированных условиях на параметры (добавляются коэффициенты диффузии и направленной миграции), а существование семейства периодических решений установлено при условиях идеального свободного распределения. В численном эксперименте подтверждено формирование семейств для различных значений параметров. Приведены примеры разрушения семейств решений при нарушении условий косимметрии и ИСР. Полученные в работе результаты могут быть использованы для анализа устойчивых стратегий в популяционных моделях хищников и жертв [28–33].

## Список литературы

1. Мюррей Дж. Математическая биология. Т. 2. Пространственные модели и их приложения в биомедицине. М.: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований, 2011. 1104 с.
2. Rubin A., Rznichenko G. Mathematical Biophysics. New York: Springer, 2014. 273 p. DOI:10.1007/978-1-4614-8702-9.
3. Malchow H., Petrovskii S. V., Venturino E. Spatiotemporal Patterns in Ecology and Epidemiology: Theory, Models, and Simulation. New York: Chapman and Hall/CRC, 2008. 469 p.
4. Cantrell R. S., Cosner C., Martínez S., Torres N. On a competitive system with ideal free dispersal // Journal of Differential Equations. 2018. Vol. 265, no. 8. P. 3464–3493. DOI: 10.1016/j.jde.2018.05.008.
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. Cantrell R. S., Cosner C., Lewis M. A., Lou Y. Evolution of dispersal in spatial population models with multiple timescales // Journal of Mathematical Biology. 2020. Vol. 80. P. 3–37. DOI: 10.1007/s00285-018-1302-2.
7. Avgar T., Betini G. S., Fryxell J. M. Habitat selection patterns are density dependent under the ideal free distribution // Journal of Animal Ecology. 2020. Vol. 89, no. 12. P. 2777–2787. DOI: 10.1111/1365-2656.13352.
8. Енифанов А. В., Цибулин В. Г. Математическая модель идеального распределения родственных популяций на неоднородном ареале // Владикавказский математический журнал. 2023. Т. 25, № 2. С. 78–88. DOI: 10.46698/t4351-7190-0142-r.
9. Tsybulin V., Zelenchuk P. Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment // Mathematics. 2024. Vol. 12, no. 2. P. 275. DOI: 10.3390/math12020275.
10. Feudel U. Complex dynamics in multistable systems // Int. J. Bifurc. Chaos. 2008. Vol. 18, no. 6. P. 1607–1626. DOI: 10.1142/S0218127408021233.
11. Felk E. V., Kuznetsov A. P., Savin A. V. Multistability and transition to chaos in the degenerate Hamiltonian system with weak nonlinear dissipative perturbation // Physica A: Statistical Mechanics and its Applications. 2014. Vol. 410. P. 561–557. DOI: 10.1016/j.physa.2014.05.066.

12. *Pham V. T., Vaidyanathan S., Volos C., Kapitaniak T. (eds) Nonlinear Dynamical Systems with Self-Excited and Hidden Attractors.* Cham: Springer, 2018. 497 p. DOI: 10.1007/978-3-319-71243-7.
13. *Budyansky A. V., Frischmuth K., Tsybulin V. G.* Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat // *Discrete and Continuous Dynamical Systems – B.* 2019. Vol. 24, no. 2. P. 547–561. DOI: 10.3934/dcdsb.2018196.
14. *Govorukhin V. N., Yudovich V. I.* Bifurcations and selection of equilibria in a simple cosymmetric model of filtrational convection // *Chaos.* 1999. Vol. 9. P. 403–412. DOI: 10.1063/1.166417.
15. *Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки.* 1991. Т. 49, № 5. С. 142–148.
16. *Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Докл. РАН.* 2004. Т. 398, № 1. С. 57–61.
17. *Frischmuth K., Kovaleva E. S., Tsybulin V. G.* Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse // *Nonlinear Analysis: Real World Applications.* 2011. Vol. 12, no. 1. P. 146–155. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2010.06.004.
18. *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.
19. *Ха Д. Т., 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.
20. *Cantrell R. S., Cosner C.* *Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations.* Chichester: Wiley, 2003. 428 p. DOI: 10.1002/0470871296.
21. *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.
22. *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.
23. *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.
24. *Chi C.-W., Wu L.-I., Hsu S.-B.* On the asymmetric May–Leonard model of three competing species // *SIAM Journal on Applied Mathematics.* 1998. Vol. 58, no. 1. P. 211–226. DOI: 10.1137/S0036139994272060.
25. *Hou Z., Baigent S.* Heteroclinic limit cycles in competitive Kolmogorov systems // *Discrete and Continuous Dynamical Systems.* 2013. Vol. 33, no. 9. P. 4071–4093. DOI: 10.3934/dcds.2013.33.4071.
26. *Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г.* Схема повышенного порядка точности для моделирования динамики хищника и жертвы на неоднородном ареале // *Известия вузов. ПНД.* 2024. Т. 32, № 3. С. 294–304. DOI: 10.18500/0869-6632-003105.
27. *Нгуен Б. Х., Ха Д. Т., Цибулин В. Г.* Компактная схема для моделирования динамики конкурирующих популяций на неоднородном ареале // *Вычислительные технологии.* 2024. Т. 29, № 5. С. 30–42. DOI: 10.25743/ICT.2024.29.5.004.
28. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* *Устойчивость биологических сообществ.* М.: Наука, 1978. 352 с.
29. *Tyutyunov Yu V., Titova L. I.* From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions // *Biol. Bull. Rev.* 2020. Vol. 10. P. 167–185. DOI: 10.1134/S207908642003007X.

30. *Manna K., Volpert V., Banerjee M.* Pattern formation in a three-species cyclic competition model // *Bull. Math. Biol.* 2021. Vol. 83. P. 52. DOI: 10.1007/s11538-021-00886-4.
31. *Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А.* Нелинейная динамика системы хищник-жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // *Известия вузов. ПНД.* 2021. Т. 29, № 5. С. 751–764. DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764.
32. *Ha T. D., Tsybulin V. G., Zelenchuk P. A.* How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? // *Ecological Complexity.* 2022. Vol. 52. P. 101026. DOI: 10.1016/j.ecocom.2022.101026.
33. *Tyutyunov Yu. V., Govorukhin V. N., Tsybulin V. G.* Modeling study of factors determining efficacy of biological control of adventive weeds // *Mathematics.* 2024. Vol. 12, no. 1. P. 160. DOI: 10.3390/math12010160.

## References

1. Murray JD. *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications.* New York: Springer; 2003. 814 p. DOI: 10.1007/b98869.
2. Rubin A, Riznichenko G. *Mathematical Biophysics.* New York: Springer; 2014. 273 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-8702-9.
3. Malchow H, Petrovskii SV, Venturino E. *Spatio-temporal Patterns in Ecology and Epidemiology: Theory, Models, and Simulation.* New York: Chapman and Hall/CRC; 2008. 469 p.
4. Cantrell RS, Cosner C, Martínez S, Torres N. On a competitive system with ideal free dispersal. *Journal of Differential Equations.* 2018;265(8):3464–3493. DOI: 10.1016/j.jde.2018.05.008.
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. DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151.
6. Cantrell RS, Cosner C, Lewis MA, Lou Y. Evolution of dispersal in spatial population models with multiple timescales. *Journal of Mathematical Biology.* 2020;80:3–37. DOI: 10.1007/s00285-018-1302-2.
7. Avgar T, Betini GS, Fryxell JM. Habitat selection patterns are density dependent under the ideal free distribution. *Journal of Animal Ecology.* 2020;89(12):2777–2787. DOI: 10.1111/1365-2656.13352.
8. Epifanov AV, Tsybulin VG. Mathematical model of the ideal distribution of related species in a nonhomogeneous environment. *Vladikavkaz Math. J.* 2023;25(2):78–88 (in Russian). DOI: 10.46698/t4351-7190-0142-r.
9. Tsybulin V, Zelenchuk P. Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment. *Mathematics.* 2024;12(2):275. DOI: 10.3390/math12020275.
10. Feudel U. Complex dynamics in multistable systems. *Int. J. Bifurc. Chaos.* 2008;18(6):1607–1626. DOI: 10.1142/S0218127408021233.
11. Felk EV, Kuznetsov AP, Savin AV. Multistability and transition to chaos in the degenerate Hamiltonian system with weak nonlinear dissipative perturbation. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications.* 2014;410:561–557. DOI: 10.1016/j.physa.2014.05.066.
12. Pham VT, Vaidyanathan S, Volos C, Kapitaniak T, editors. *Nonlinear Dynamical Systems with Self-Excited and Hidden Attractors.* Cham: Springer; 2018. 497 p. DOI: 10.1007/978-3-319-71243-7.
13. Budyansky AV, Frischmuth K, Tsybulin VG. Cosymmetry approach and mathematical modeling of species coexistence in a heterogeneous habitat. *Discrete and Continuous Dynamical Systems–B.* 2019;24(2):547–561. DOI: 10.3934/dcdsb.2018196.
14. Govorukhin VN, Yudovich VI. Bifurcations and selection of equilibria in a simple cosymmetric model of filtrational convection. *Chaos.* 1999;9:403–412. DOI: 10.1063/1.166417.

15. Yudovich VI. Cosymmetry, degeneracy of the solutions of operator equations and the onset of filtrational convection. *Math. Notes*. 1991;49(5):540–545. DOI: 10.1007/BF01142654.
16. Yudovich VI. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry. *Doklady Physics*. 2004;49(9): 522–526. DOI: 10.1134/1.1810578.
17. Frischmuth K, Kovaleva ES, Tsybulin VG. Family of equilibria in a population kinetics model and its collapse. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011;12(1):146–155. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2010.06.004.
18. 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.
19. Ha TD, Tsybulin VG. Multistability for a mathematical model of the dynamics of predators and prey in a heterogeneous area. *J. Math. Sci.* 2024;282:417–428. DOI: 10.1007/s10958-024-07185-y.
20. Cantrell RS, Cosner C. *Spatial Ecology Via Reaction–Diffusion Equations*. Chichester: Wiley; 2003. 428 p. DOI: 10.1002/0470871296.
21. Nguyen BH, Ha TD, 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.
22. 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.
23. 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.
24. Chi C-W, Wu L-I, Hsu S-B. On the asymmetric May–Leonard model of three competing species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 1998;58(1):211–226. DOI: 10.1137/S0036139994272060.
25. Hou Z, Baigent S. Heteroclinic limit cycles in competitive Kolmogorov systems. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*. 2013;33(9):4071–4093. DOI: 10.3934/dcds.2013.33.4071.
26. Nguyen BH, Tsybulin VG. High order accuracy scheme for modeling the dynamics of predator and prey in heterogeneous environment. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2024;32(3): 294–304. DOI: 10.18500/0869-6632003105.
27. Nguyen BH, Ha TD, Tsybulin VG. Compact scheme for modelling competing dynamics of populations on a heterogeneous environment. *Computational Technologies*. 2024;29(5):30–42 (in Russian). DOI: 10.25743/ICT.2024.29.5.004.
28. Svirezhev YuM, Logofet DO. *Resilience of Biological Communities*. M.: Nauka; 1978. 352 p. (in Russian).
29. Tyutyunov YuV, Titova LI. From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions. *Biol. Bull. Rev.* 2020;10:167–185. DOI: 10.1134/S207908642003007X.
30. Manna K, Volpert V, Banerjee M. Pattern formation in a three-species cyclic competition model. *Bull. Math. Biol.* 2021;83:52. DOI: 10.1007/s11538-021-00886-4.
31. Tsybulin VG, Ha TD, Zelenchuk PA. Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2021;29(5):751–764 (in Russian). DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764.
32. Ha TD, Tsybulin VG, Zelenchuk PA. How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? *Ecological Complexity*. 2022;52:101026. DOI: 10.1016/j.ecocom.2022.101026.
33. Tyutyunov YuV, Govorukhin VN, Tsybulin VG. Modeling study of factors determining efficacy of biological control of adventive weeds. *Mathematics*. 2024;12(1):160. DOI: 10.3390/math12010160.



*Нгуен Хоанг Бьу* — родился в Куангнам, Вьетнам (1996). Окончил Санкт-Петербургский военно-морской институт (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@sfedu.ru  
ORCID: 0009-0001-1644-5800



*Цибулин Вячеслав Георгиевич* — родился в Ростове-на-Дону (1956). Окончил механико-математический факультет Ростовского государственного университета (1978). Доктор физико-математических наук (2011). Заведующий кафедрой теоретической и компьютерной гидроаэродинамики Института математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича Южного федерального университета. Занимается вычислительной гидродинамикой, задачами конвекции, популяционной динамики 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@sfedu.ru  
ORCID: 0000-0003-4812-278X  
AuthorID (eLibrary.Ru): 4304