

Сосуществование популяций в модели трофической цепи с учетом всеядности хищника и внутривидовой конкуренции жертв

Гиричева Е.Е.*

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. В работе рассматривается модель трофической цепи, состоящей из популяций ресурса, жертвы и хищника. Хищник предполагается всеядным, то есть источником пищи для него являются обе популяции, входящие в сообщество. Этот факт относит предложенную модель к классу IGP-моделей, учитывающих хищничество более чем на одном трофическом уровне. Трофические отношения в сообществе описываются функциями Холлинга типа II. В отличие от предыдущих работ, в представленной модели рост хищника в результате потребления ресурса и жертвы описывается разными функциями. Модель рассматривается без учета внутривидовой конкуренции жертв и с учетом этого фактора. Включение в модель самолимитирования жертв обусловлено неспособностью классических моделей демонстрировать адекватную наблюдениям динамику в среде с высокой плотностью ресурса. В работе получены условия существования и устойчивости неотрицательных равновесий, определяющих совместную динамику двух и трех популяций системы. Для сосуществования всех популяций в сообществе получены условия перехода от равновесной динамики к колебательному режиму. Для обоих вариантов модели в плоскости параметров, определяющих скорости потребления хищником обеих жертв, построены области существования и устойчивости граничных и внутреннего равновесий. Численные эксперименты показали, что включение в модель самолимитирования жертв увеличило область устойчивости равновесного сосуществования популяций. Бифуркационные диаграммы подтвердили стабилизирующий характер влияния внутривидовой конкуренции жертв на динамику системы в среде с высокой плотностью ресурса.

Ключевые слова: модель трофической цепи, всеядность хищника, внутривидовая конкуренция, сосуществование популяций, устойчивость равновесий.

ВВЕДЕНИЕ

Сосуществование видов в экосистеме долгое время является предметом обсуждения [1–4] как среди экологов, так и среди математиков. Классические экологические модели обычно описывают двухвидовые системы, состоящие из жертвы и хищника. Однако двухвидовые модели не могут описать все многообразие явлений, наблюдаемых в природе. Они генерируют лишь устойчивую равновесную динамику и предельные циклы. В последнее время получили развитие модели с тремя и более популяциями [5–8], которые демонстрируют более сложное поведение системы, включая хаотический режим [9].

Существуют различные варианты моделей трофической цепи, состоящей из трех популяций [8], в том числе учитывающие питание хищника более чем на одном трофическом уровне (intraguild predation – IGP) [10]. Такие системы включают ресурс,

*evg.giricheva@yandex.ru

жертву, потребляющую ресурс и хищника, рацион которого состоит из ресурса и жертвы. Подобной моделью можно описать взаимодействие между фитопланктоном, травоядным и хищным зоопланктоном.

Общее описание IGP-моделей было дано в работе [11] и имеет вид:

$$\begin{aligned}\dot{R} &= b_R(R) - f_{NR}(R, N)N - f_{PR}(R, P)P; \\ \dot{N} &= e_{NR}f_{NR}(R, N)N - f_{PN}(N, P)P - d_1(N); \\ \dot{P} &= e_{PR}f_{PR}(R, P)P + e_{PN}f_{PN}(N, P)P - d_2(P).\end{aligned}$$

Здесь R , N , P – плотности ресурса, жертвы и хищника, соответственно, b_R описывает рост ресурса в отсутствии жертвы и хищника, f_{NR} – потребление ресурса жертвой. Функции f_{PR} и f_{PN} описывают выедание ресурса и жертвы хищником, e_{NR} , e_{PR} и e_{PN} представляют доли потребленной пищи, которые пошли на рост жертвы и хищника, соответственно. Смертность жертвы и хищника описывается функциями d_1 и d_2 .

В работе [11] все взаимодействия между популяциями описываются линейными трофическими функциями f_{NR} , f_{PR} и f_{PN} . Такие же функциональные отклики жертвы и хищника рассматривались и во многих последующих работах [8, 10, 12-14]. За последнее время было разработано множество IGP-моделей, отличающихся функциями отклика, среди которых функции Холлинга типа II и III [13, 15-18], а также функция Беддингтона-ДеАнжелиса [19]. Однако, основываясь на результатах экспериментов, в работе [20] было предложено в IGP-моделях использовать функцию Холлинга типа II. Традиционно этот тип функционального отклика при описании потребления хищником двух видов жертв имеет вид

$$f_P = \frac{a_{PX}X}{1 + a_{PR}h_{PR}R + a_{PN}h_{PN}N},$$

где $X = R$ или $X = N$, a_{PX} – эффективность поиска жертвы X хищником P , h_{PX} – время, затрачиваемое хищником P на потребление жертвы X [21]. Описание потребления хищником ресурса и жертвы в виде одной функции оправдано тем, что хищник не может охотиться одновременно на обеих жертв [16]. Однако, некоторые хищники охотятся на разные виды жертв с использованием различных стратегий, требующих соответствующего математического описания. В работах [22, 13] для описания потребления хищником ресурса используется линейная трофическая функция, остальные функциональные отклики имеют форму Холлинга типа II или III. Различные функциональные отклики используются также при описании потребления жертв, обитающих в разных пространственных областях [23].

При исследовании IGP-моделей основная цель состоит в определении условий для устойчивого сосуществования популяций в системе. Однако классические модели с межвидовым хищничеством демонстрируют эффект, известный как «парадокс обогащения» [24]. Это свойство системы состоит в том, что в ответ на увеличение популяции ресурса происходит рост амплитуды колебаний жертвы, вызванный увеличением давления со стороны хищника. В этой ситуации повышается риск вымирания либо жертвы, либо хищника. Однако подобное поведение противоречит динамике реальных экосистем. Существуют различные способы стабилизировать систему, один из которых состоит в учете в модели внутривидовой конкуренции жертв или хищника.

Данная работа представляет модель системы трех трофических уровней с учетом самолимитирования жертв. Описание внутривидовой конкуренции жертв в виде плотностнозависимой смертности усложняет математическую структуру модели, не позволяя аналитически получить условия сосуществования популяций в системе.

Поэтому исследование модели начинается с варианта без самолимитирования, а затем анализируется влияние этого фактора на поведение системы.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Динамику сообщества, состоящего из популяций ресурса, жертвы и хищника, опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{\mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_2 RP}{K_2 + R}; \\ \frac{dN}{dt} &= \frac{\alpha_1 \mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_3 NP}{K_3 + N} - (m_1 + \delta N)N; \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{\alpha_2 \mu_2 RP}{K_2 + R} + \frac{\alpha_2 \mu_3 NP}{K_3 + N} - m_2 P. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь $R(t)$, $N(t)$, $P(t)$ – биомасса ресурса, жертвы и хищника в момент времени t , r – максимальная скорость роста ресурса, K – емкость его экологической ниши. Ресурс выедается жертвой со скоростью μ_1 , константа полунасыщения которого – K_1 , коэффициент усвоения пищи – α_1 , m_1 – коэффициент естественной смертности, δ – коэффициент внутривидовой конкуренции жертвы. Скорости потребления хищником ресурса и жертвы – μ_2 и μ_3 , константы полунасыщения хищника – K_2 и K_3 . Эффективность питания хищника – α_2 и α_3 , а его смертность – m_2 .

Подобное описание трофических отношений между ресурсом, жертвой и хищником без учета самолимитирования жертв было использовано в работе [25]. В частном случае, когда параметры модели удовлетворяют определенным ограничениям, авторы установили существование единственного положительного равновесия и устойчивого цикла вокруг него.

СУЩЕСТВОВАНИЕ РАВНОВЕСИЙ МОДЕЛИ БЕЗ УЧЕТА САМОЛИМИТИРОВАНИЯ ЖЕРТВЫ

Рассмотрим систему при $\delta = 0$. Точки равновесия системы (1) находим из системы:

$$\begin{aligned} rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{\mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_2 RP}{K_2 + R} &= 0; \\ \frac{\alpha_1 \mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_3 NP}{K_3 + N} - m_1 N &= 0; \\ \frac{\alpha_2 \mu_2 RP}{K_2 + R} + \frac{\alpha_2 \mu_3 NP}{K_3 + N} - m_2 P &= 0. \end{aligned} \quad (2)$$

Система (2) имеет следующие неотрицательные равновесия:

1. тривиальное равновесие $E_0 = (0, 0, 0)$,
2. полутривиальное равновесие $E_1 = (K, 0, 0)$,
3. граничное равновесие

$$E_2 = (R_2, N_2, 0) = \left(\frac{K_1 m_1}{\alpha_1 \mu_1 - m_1}, \frac{\alpha_1 K_1 r}{K(\alpha_1 \mu_1 - m_1)^2} [K(\alpha_1 \mu_1 - m_1) - K_1 m_1], 0 \right), \quad (3)$$

4. граничное равновесие

$$E_3 = (R_3, 0, P_3) = \left(\frac{K_2 m_2}{\alpha_2 \mu_2 - m_2}, 0, \frac{\alpha_2 K_2 r}{K(\alpha_2 \mu_2 - m_2)^2} [K(\alpha_2 \mu_2 - m_2) - K_2 m_2] \right), \quad (4)$$

5. внутреннее равновесие $E_4 = (R_4, N_4, P_4)$, где

$$N_4 = \frac{K_3(K_2 m_2 - R_4(\alpha_2 \mu_2 - m_2))}{R_4(\alpha_2 \mu_2 + \alpha_3 \mu_3 - m_2) + K_2(\alpha_3 \mu_3 - m_2)}, \quad (5)$$

$$P_4 = \frac{\alpha_3 K_3(K_2 + R_4)}{K_1 + R_4} \frac{R_4(\alpha_1 \mu_1 - m_1) - K_1 m_1}{R_4(\alpha_2 \mu_2 + \alpha_3 \mu_3 - m_2) + K_2(\alpha_3 \mu_3 - m_2)},$$

R_4 – положительный корень уравнения $G(R) = a_3 R^3 + a_2 R^2 + a_1 R + a_0$, где

$$\begin{aligned} a_3 &= -r(\alpha_2 \mu_2 + \alpha_3 \mu_3 - m_2), \\ a_2 &= r[(K - K_1 - K_2)(\alpha_3 \mu_3 - m_2) + \alpha_2 \mu_2(K - K_1)], \\ a_1 &= r(K_1 K + K_2 K - K_1 K_2)(\alpha_3 \mu_3 - m_2) + \alpha_2 \mu_2 [rK_1 K + K_3 K(\mu_1(1 - \alpha_1) + m_1)] - K_3 K \mu_1 m_2, \\ a_0 &= rK_1 K_2 K(\alpha_3 \mu_3 - m_2) + \alpha_3 \mu_2 K_1 K_3 K m_1 - K_2 K_3 K \mu_1 m_2. \end{aligned} \quad (6)$$

Утверждение 1. Равновесия E_0 и E_1 существуют при любых значениях параметров.

Равновесие E_2 существует, если $\mu_1 > \frac{m_1}{\alpha_1} \frac{K + K_1}{K}$. Равновесие E_3 существует, если

$$\mu_2 > \frac{m_2}{\alpha_2} \frac{K + K_2}{K}.$$

Далее исследуем существование равновесных точек E_4 . Пусть справедливы следующие гипотезы:

- (I) $K - K_1 - K_2 > 0$,
 (II) $\mu_3 > (m_2 - \alpha_2 \mu_2) / \alpha_3$.

Первая гипотеза означает, что емкости экологической ниши ресурса достаточно для того, чтобы обеспечить половину от максимального роста жертвы и хищника. Нарушение второй гипотезы приводит к отрицательному росту хищника.

Существование равновесных точек E_4 зависит от наличия положительных корней уравнения $G(R) = 0$. Введем следующие обозначения

$$\begin{aligned} R_{\min} &= \frac{-a_2 + \sqrt{a_2^2 - 3a_1 a_3}}{3a_3}, \quad R_{\max} = \frac{-a_2 - \sqrt{a_2^2 - 3a_1 a_3}}{3a_3}, \\ A_1 &= G(R_{\min}) - a_0 = \frac{1}{27a_3^2} \left(2a_2^3 - 9a_1 a_2 a_3 - 2(a_2^2 - 3a_1 a_3) \sqrt{a_2^2 - 3a_1 a_3} \right), \\ A_2 &= G(R_{\max}) - a_0 = \frac{1}{27a_3^2} \left(2a_2^3 - 9a_1 a_2 a_3 + 2(a_2^2 - 3a_1 a_3) \sqrt{a_2^2 - 3a_1 a_3} \right). \end{aligned} \quad (7)$$

Утверждение 2. Пусть $a_3 < 0$, тогда существование одного, двух или трех положительных решений уравнения $f(x) = a_3 x^3 + a_2 x^2 + a_1 x + a_0 = 0$ определяется условиями:

(а) Не существует положительных корней, если либо $a_0 < \min\{0, -A_2\}$; либо $a_0 = 0$, а $A_2 < 0$ или не существует.

(б) Существует один положительный корень, если выполняется одно из условий: (i) $(a_1, a_2) \in \bar{A}$ и $a_0 > -A_1$ или $0 < a_0 < -A_2$, (ii) $a_0 = -A_2 < 0$, (iii) $a_0 \geq 0$, $a_1 > 0$ или $a_0 = a_1 = 0$ и $a_2 > 0$.

(в) Существует два различных положительных корня, если выполняется одно из условий: (i) $(a_1, a_2) \in \bar{A}$ и $a_0 = -A_1$ или $a_0 = \max\{0, -A_2\}$, (ii) $-A_2 < a_0 < 0$, если A_2 существует.

(г) Существует три различных положительных корня, если $(a_1, a_2) \in \bar{A}$ и $\max\{0, -A_2\} < a_0 < -A_1$.

Здесь $\bar{A} = \{(a_1, a_2) \mid a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0, a_2 > 0\}$.

Доказательство. См. Приложение.

Применяя Утверждение 2 к уравнению $G(R) = a_3 R^3 + a_2 R^2 + a_1 R + a_0 = 0$, где a_i определены в (5), получаем следующую лемму.

Лемма 1. Пусть справедливы гипотезы (I) и (II). Тогда при $\mu_3 \geq \max\{N_0, N_1\}$ существует единственный положительный корень $G(R) = 0$. При $\mu_3 < N_0$, если $a_1 > a_2^2 / 3a_3$, то существует единственный положительный корень при условии $A_2 + a_0 = 0$, два корня при условии $A_2 + a_0 > 0$. При $N_0 < \mu_3 < N_1$ существует три корня, если $\max\{0, -A_2\} < a_0 < -A_1$ и $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$; два различных положительных корня, если $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$ и $a_0 = -A_1$ или $a_0 = \max\{0, -A_2\}$; при $a_1 \leq a_2^2 / 3a_3$ или $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$ вместе с одним из условий $a_0 > -A_1$ или $0 < a_0 < -A_2$ существует один положительный корень. При $\mu_3 = N_0 < N_1$ существует два различных положительных корня, если $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$ и $A_2 > 0$. Здесь

$$N_0 = \frac{m_2}{\alpha_3} \left(1 + \frac{\mu_1 K_3}{r K_1} \right) - \mu_2 \frac{m_1 K_3}{r K_2},$$

$$N_1 = \frac{m_2}{\alpha_3} \left(1 + \frac{\mu_1 K K_3}{r(K K_1 + K_2(K - K_1))} \right) - \mu_2 \frac{\alpha_2}{\alpha_3} \frac{r K K_1 + K K_3 (\mu_1 (1 - \alpha_1) + m_1)}{r(K K_1 + K_2(K - K_1))} \quad (8)$$

Доказательство. При выполнении гипотез (I) и (II) $a_3 < 0$, $a_2 > 0$. Заметим, что $a_0 < 0$ при $\mu_3 < N_0$, и $a_1 < 0$ при $\mu_3 < N_1$. Тогда в области $\mu_3 \geq \max\{N_0, N_1\}$ все коэффициенты уравнения $G(R) = 0$, кроме a_3 , положительны. А значит уравнение имеет один положительный корень. Если $\mu_3 < N_0$, то при $\mu_3 < N_1$ и $\mu_3 \geq N_1$ получаем аналогичные ситуации при условии $a_1 > a_2^2 / 3a_3$. А именно, существование двух различных положительных корней возможно лишь при условии $a_0 > -A_2$ (см. рис. 6); если же $a_0 = -A_2$, то уравнение имеет один положительный корень. В остальных случаях корней нет.

Пусть $N_0 < \mu_3 < N_1$, то есть $a_1 < 0$, $a_0 > 0$. Тогда при $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$ существует три различных положительных корня, если $\max\{0, -A_2\} < a_0 < -A_1$, два корня, если $a_0 = -A_1$ или $a_0 = \max\{0, -A_2\}$, один корень при условии $a_0 > -A_1$ или $0 < a_0 < -A_2$. Также один корень существует, если $a_1 \leq a_2^2 / 3a_3$.

Остался последний вариант $\mu_3 = N_0 < N_1$. Из рисунка 6 видно, что два различных положительных корня существуют только если $a_2^2 / 3a_3 < a_1 < 0$ и при этом $A_2 > 0$. Лемма доказана.

Перейдем к условиям существования внутреннего равновесия $E_4 = (R_4, N_4, P_4)$. Введем обозначение $\Omega = \max\{R_0, R_2\}$, где R_2 определено в (3), а $R_0 = -K_2(\alpha_3\mu_3 - m_2) / (\alpha_2\mu_2 + \alpha_3\mu_3 - m_2)$ – нуль знаменателя в N_4 .

Теорема 1. Для системы (1) при $\delta = 0$ справедливы следующие утверждения.

1) Пусть $0 < \mu_2 < m_2 / \alpha_2(1 + K_2 / K)$. Тогда при $\mu_3 > D_1$, если $R_2 < R_{\min}$, то существует столько равновесных точек E_4 , сколько положительных корней у уравнения $G(R) = 0$, иначе существует одно равновесие. При $\mu_3 < D_1$, если $\Omega < R_{\max}$, то система имеет столько же равновесных точек E_4 , сколько корней у уравнения $G(R) = 0$, иначе равновесий нет. При $\mu_3 = D_1$, если $R_2 \leq R_{\min}$, то количество равновесий на единицу меньше, чем положительных корней уравнения, если $R_{\min} < R_2 < R_{\max}$, то система имеет одно положительное равновесие.

2) Пусть $m_2 / \alpha_2(1 + K_2 / K) \leq \mu_2 < m_2 / \alpha_2(1 + K_2 / R_2)$. Тогда при $D_1 < \mu_3 < D_2$, если $R_2 < R_{\min} < R_{\max} < R_3$, то существует столько равновесных точек E_4 , сколько положительных корней имеет уравнение $G(R) = 0$, иначе одно положительное равновесие. При $D_2 < \mu_3 < D_1$ система имеет одно положительное равновесие. При $\mu_3 > \max\{D_1, D_2\}$ количество равновесий на единицу меньше, чем положительных корней уравнения, если $R_2 < R_{\min} < R_3$. При $\mu_3 < \min\{D_1, D_2\}$, если $\Omega < R_{\max} < R_3$, то при $\mu_3 \leq N_0$, существует столько же равновесий, сколько положительных корней имеет уравнение, а при $\mu_3 > N_0$, количество точек E_4 на единицу меньше количества корней.

Здесь R_3 определено в (4), и

$$D_1 = \frac{1+C}{\alpha_3} \left(m_2 - \alpha_2 \mu_2 \frac{R_2}{R_2 + K_2} \right), \quad D_2 = \frac{m_2}{\alpha_2} \frac{KK_3(R_3(\alpha_1\mu_1 - m_1) - K_1m_1)}{rR_3(K_1 + R_3)(K - R_3)} \quad (9)$$

$$C = \frac{\mu_1 KK_3}{r(K_1 + R_2)(K - R_2)}$$

Доказательство. Количество положительных равновесий системы зависит от числа различных положительных корней уравнения. Пусть R_4 является таким корнем, тогда E_4 существует, если $N_4(R_4) > 0$ и $P_4(R_4) > 0$. Эти условия равносильны следующим: $R_4 > \max\{R_0, R_2\}$ при всех μ_2 и $R_4 < R_3$ при $\mu_2 > m_2 / \alpha_2$. Заметим, что $R_2 - R_0 > 0$ при $\mu_3 > m_2 / \alpha_3 - \mu_2$ $\alpha_2 R_2 / \alpha_3(K_2 + R_2) = \mu'$. Кроме того, $G(R_2) = 0$, если $\mu_3 = D_1$. Тогда при $\mu_3 > D_1 > \mu' = D_1 / (1+C)$, $G(\Omega) = G(R_2) > 0$. Если $\mu' < \mu_3 < D_1$, то $G(\Omega) = G(R_2) < 0$. Если $(m_2 - \alpha_2\mu_2) / \alpha_3 < \mu_3 < \mu'$, то $R_2 < R_0$, и

$$G(\Omega) = G(R_0) = -\mu_1 KK_2 K_3 m_2 \left(1 - \frac{R_0}{R_3} \right) - \alpha_3 \mu_2 KK_1 K_3 m_1 \left(\frac{R_0}{R_2} - 1 \right)$$

При $\mu_2 < m_2 / \alpha_2$, $R_3 < 0$, а при $\mu_2 > m_2 / \alpha_2$, $0 < R_0 < R_3$. Следовательно, $G(\Omega) < 0$.

1) Пусть $0 < \mu_2 < m_2 / \alpha_2(1 + K_2 / K)$. Если $m_2 / \alpha_2 < \mu_2 < m_2 / \alpha_2(1 + K_2 / K)$, то $R_3 > K$. Из первого уравнения системы (1) следует, что $R' \leq rR(1 - R / K)$, а значит $\limsup_{t \rightarrow \infty} R(t) = K$, поэтому $R < R_3$. Следовательно, E_4 существует, если $R_4 > \Omega$. При $\mu_3 > D_1$, $\Omega = R_2$ и $G(R_2) > 0$. Так как $\lim_{R \rightarrow \infty} G(R) = -\infty$, то каждый корень уравнения $R_4 > R_2$ только если $R_2 < R_{\min}$. Если же $R_2 \geq R_{\min}$, то существует единственный корень R_4 такой, что $R_4 > R_2$. При $\mu_3 < D_1$, $G(\Omega) < 0$, а значит каждый корень уравнения $R_4 > \Omega$ только если $\Omega < R_{\max}$. В противном случае все корни находятся левее Ω . Случай $\mu_3 = D_1$ означает, что R_2 является корнем уравнения, а значит количество оставшихся корней, находящихся правее R_2 , на единицу меньше, если $R_2 \leq R_{\min}$. Если же $R_{\min} < R_2 < R_{\max}$, то существует единственный корень $R_4 > R_{\max} > R_2$.

2) Пусть $\mu_2 \geq m_2/\alpha_2(1 + K_2/K)$. Тогда число равновесных точек E_4 совпадает с числом корней уравнения, удовлетворяющих условию $\Omega < R_4 < R_3$. Для этого необходимо выполнение условия $\Omega < R_3$. Так как при $\mu_2 > m_2/\alpha_2$, $R_0 < R_3$, то необходимым является условие $R_2 < R_3$, которое выполняется при $\mu_2 < m_2/\alpha_2(1 + K_2/R_2)$. Это означает, что при $\mu_2 \geq m_2/\alpha_2(1 + K_2/R_2)$ положительных равновесий не существует. Кроме того, $G(R_3) = 0$, если $\mu_3 = D_2$. Тогда при $D_1 < \mu_3 < D_2$, означающего $G(R_2) > 0$, $G(R_3) < 0$, все положительные корни уравнения будут находиться между R_2 и R_3 если $R_2 < R_{\min} < R_{\max} < R_3$. Иначе существует только один $R_4 \in (R_2, R_3)$. При $D_2 < \mu_3 < D_1$, $G(R_2) < 0$, $G(R_0) < 0$, $G(R_3) > 0$, а значит между Ω и R_3 находится один корень. При $\mu_3 > \max\{D_1, D_2\}$, существует как минимум один корень уравнения $R_4 > R_3$. Это означает, что количество $R_4 \in (R_2, R_3)$ на единицу меньше общего количества положительных корней уравнения при выполнении условия $R_2 < R_{\min} < R_3$, иначе таких корней нет. При $\mu_3 < \min\{D_1, D_2\}$, если $\Omega < R_{\max} < R_3$, то при условии $a_0 \leq 0$ ($\mu_3 \leq N_0$) все положительные корни уравнения находятся между Ω и R_3 , если же $a_0 > 0$ ($\mu_3 > N_0$), то таких корней на единицу меньше. Теорема доказана.

Замечание. Система (1) при $\delta = 0$ имеет точно одно положительное равновесие, если скорости выедания хищника удовлетворяют условиям $m_2/\alpha_2(1 + K_2/K) \leq \mu_2 < m_2/\alpha_2(1 + K_2/R_2)$ и $D_2 < \mu_3 < D_1$. Существует как минимум одна точка E_4 , если $\mu_3 > D_1$ при всех $\mu_2 < m_2/\alpha_2(1 + K_2/R_2)$ и $\mu_3 < D_2$ при $m_2/\alpha_2(1 + K_2/K) \leq \mu_2 < m_2/\alpha_2(1 + K_2/R_2)$.

СУЩЕСТВОВАНИЕ РАВНОВЕСИЙ МОДЕЛИ С УЧЕТОМ САМОЛИМИТИРОВАНИЯ ЖЕРТВЫ

Пусть теперь δ отличен от нуля. Тогда система (1) имеет следующие неотрицательные равновесия: $E_0 = (0, 0, 0)$, $E_1 = (K, 0, 0)$, $E_3 = (R_3, 0, P_3)$, совпадающие с соответствующими равновесиями системы (2) и граничное равновесие $E_2 = (R_2, N_2, 0)$, где N_2 определяется как и в случае $\delta = 0$: $N_2 = \frac{r(K - R_2)(K_1 + R_2)}{\mu_1 K}$, а R_2 является

положительным корнем уравнения:

$$H(R) = \delta r R^3 - \delta r (K - 2K_1) R^2 + [\mu_1 K (\alpha_1 \mu_1 - m_1) - \delta r K_1 (2K - K_1)] R - K K_1 (\mu_1 m_1 + \delta r K_1) = 0.$$

Это уравнение имеет как минимум одно положительное решение. Два или три положительных корня существуют, если выполняются следующие условия:

$$K > 2K_1, \quad \delta < \frac{\mu_1 K (\alpha_1 \mu_1 - m_1)}{r K_1 (2K - K_1)}$$

Равновесие E_2 существует, если $R_2 < K$. Для этого достаточно, чтобы $H(K) > 0$, что аналогично условию $\mu_1 > \frac{m_1}{\alpha_1} \frac{K + K_1}{K}$, которое совпадает с условием существования равновесия E_2 при $\delta = 0$. Таким образом, это условие гарантирует существование хотя бы одной точки E_2 .

Рассмотрим вопрос существования положительного равновесия модели. Точка $E_4 = (R_4, N_4, P_4)$ определяется следующим образом:

$$N_4 = \frac{K_3 (K_2 m_2 - R_4 (\alpha_2 \mu_2 - m_2))}{R_4 (\alpha_2 \mu_2 + \alpha_3 \mu_3 - m_2) + K_2 (\alpha_3 \mu_3 - m_2)},$$

$$P_4 = \frac{(K_3 + N_4)}{\mu_1 (K_1 + R_4)} [R_4 (\alpha_1 \mu_1 - m_1) - K_1 m_1 - \delta N_4 (K_1 + R_4)],$$
(10)

а R_4 является положительным корнем уравнения

$$H_1(R) = r(K - R)(K_1 + R)(K_2 + R) - \mu_1 KN_4(K_2 + R) - \mu_2 KP_4(K_1 + R) = 0.$$

Уравнение $H_1(R) = 0$ может иметь от одного до пяти корней $R_4 > 0$. Тогда положительное равновесие существует, если

$$R_4 < \frac{K_2 m_2}{\alpha_2 \mu_2 - m_2} = R_3, \quad R_4 > R_0$$

$$N_4 < \frac{R_4(\alpha_1 \mu_1 - m_1) - K_1 m_1}{\delta(K_1 + R_4)}.$$

УСТОЙЧИВОСТЬ ГРАНИЧНЫХ И ВНУТРЕННЕГО РАВНОВЕСИЙ

Рассмотрим устойчивость равновесных точек E_2, E_3, E_4 в модели (1). Матрица Якоби системы (1) имеет вид

$$J(R, N, P) = (a_{ij}) = \begin{pmatrix} a_{11} & -\frac{\mu_1 R}{K_1 + R} & -\frac{\mu_2 R}{K_2 + R} \\ \frac{\alpha_1 \mu_1 K_1 N}{(K_1 + R)^2} & a_{22} & -\frac{\mu_3 N}{K_3 + N} \\ \frac{\alpha_2 \mu_2 K_2 P}{(K_2 + R)^2} & \frac{\alpha_3 \mu_3 K_3 P}{(K_3 + N)^2} & a_{33} \end{pmatrix}. \quad (11)$$

Здесь
$$a_{11} = r - \frac{2rR}{K} - \frac{\mu_1 K_1 N}{(K_1 + R)^2} - \frac{\mu_2 K_2 P}{(K_2 + R)^2}, \quad a_{22} = \frac{\alpha_1 \mu_1 R}{K_1 + R} - \frac{\mu_3 K_3 P}{(K_3 + N)^2} - m_1 - 2\delta N,$$

$$a_{33} = \frac{\alpha_2 \mu_2 R}{K_2 + R} + \frac{\alpha_3 \mu_3 N}{K_3 + N} - m_2.$$

Элементы Якобиана, вычисленного в точке E_2 имеют вид:
$$a_{11} = \frac{rR_2(K - 2R_2 - K_1)}{K(K_1 + R_2)},$$

$$a_{12} = -\frac{\mu_1 R_2}{K_1 + R_2}, \quad a_{13} = -\frac{\mu_2 R_2}{K_2 + R_2}, \quad a_{21} = \frac{\alpha_1 r K_1 (K - R_2)}{K(K_1 + R_2)}, \quad a_{22} = -\frac{\delta r (K - R_2)(K_1 + R_2)}{\mu_1 K},$$

$$a_{23} = -\frac{\mu_3 r (K - R_2)(K_1 + R_2)}{r(K - R_2)(K_1 + R_2) + KK_3 \mu_1}, \quad a_{31} = 0, \quad a_{32} = 0,$$

$$a_{33} = \frac{R_2(\alpha_2 \mu_2 - m_2) - K_2 m_2}{K_2 + R_2} + \frac{\alpha_3 \mu_3 r (K - R_2)(K_1 + R_2)}{r(K - R_2)(K_1 + R_2) + KK_3 \mu_1}.$$

Собственные значения $J = J(E_2)$:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(a_{11} + a_{22} \pm \sqrt{(a_{11} + a_{22})^2 - 4(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})} \right), \quad \lambda_3 = a_{33}. \quad (12)$$

Равновесие E_2 локально асимптотически устойчиво, если $a_{11} + a_{22} < 0$, $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$ и $a_{33} < 0$. При $\delta = 0$ эти условия аналогичны условиям $a_{11} < 0$ и $a_{33} < 0$ или

$$R_2 > \frac{K - K_1}{2}, \quad (13)$$

$$\mu_3 < D_1.$$

D_1 определено в (9). Заметим, что при $\delta \neq 0$ условия (13) являются достаточными для отрицательности всех собственных значений, а значит и для устойчивости E_2 .

Элементы Якобиана, вычисленного в точке E_3 имеют вид: $a_{11} = \frac{rR_3(K - 2R_3 - K_2)}{K(K_2 + R_3)}$,
 $a_{12} = -\frac{\mu_1 R_3}{K_1 + R_3}$, $a_{13} = -\frac{\mu_2 R_3}{K_2 + R_3}$, $a_{21} = 0$, $a_{22} = \frac{R_3(\alpha_1 \mu_1 - m_1) - K_1 m_1}{K_1 + R_3} - \frac{r\mu_3(K - R_3)(K_2 + R_3)}{KK_3\mu_2}$,
 $a_{23} = 0$, $a_{31} = \frac{r\alpha_2 K_2(K - R_3)}{K(K_2 + R_3)}$, $a_{32} = \frac{\alpha_3 \mu_3 r(K - R_3)(K_2 + R_3)}{\mu_2 KK_3}$, $a_{33} = 0$. Собственные значения $J = J(E_3)$:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(a_{11} \pm \sqrt{a_{11}^2 + 4a_{13}a_{31}} \right), \quad \lambda_3 = a_{22}. \quad (14)$$

Равновесие E_3 локально асимптотически устойчиво, если $a_{11} < 0$ и $a_{22} < 0$, то есть выполняются условия

$$R_3 > \frac{K - K_2}{2}, \quad (15)$$

$$\mu_3 > D_2.$$

D_2 определено в (9).

Якобиан в точке E_4 имеет вид (11), где $a_{33} = 0$. Соответствующее характеристическое уравнение имеет вид

$$\lambda^3 + p_2 \lambda^2 + p_1 \lambda + p_0 = 0,$$

$$p_2 = -(a_{11} + a_{22}),$$

$$p_1 = a_{11} a_{22} - a_{23} a_{32} - a_{12} a_{21} - a_{13} a_{31},$$

$$p_0 = a_{11} a_{23} a_{32} + a_{13} a_{22} a_{31} - a_{12} a_{23} a_{31} - a_{13} a_{21} a_{32}. \quad (16)$$

В соответствии с критерием Рауса – Гурвица равновесие E_4 локально асимптотически устойчиво, если выполняются условия: $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$. Далее исследуем возможность бифуркации Хопфа в окрестности положительного равновесия, рассматривая μ_2 как параметр бифуркации.

Теорема 2. Пусть $E_4 = (R_4, N_4, P_4)$ является положительным равновесием системы (1). Тогда, если существует $\mu_2 = \mu_2^c$ такое, что

$$p_1 \Big|_{\mu_2 = \mu_2^c} > 0,$$

$$(p_2 p_1 - p_0) \Big|_{\mu_2 = \mu_2^c} = 0,$$

$$\frac{d(p_2 p_1 - p_0)}{d\mu_2} \Big|_{\mu_2 = \mu_2^c} \neq 0,$$

то в окрестности E_4 возникает бифуркация Хопфа.

Доказательство. Система подвергается бифуркации Хопфа, если при некотором значении бифуркационного параметра собственное значение матрицы Якоби пересекает действительную ось. Пусть $\lambda(\mu_2) = u(\mu_2) + iv(\mu_2)$ является собственным значением матрицы (11). Подставляя это значение в характеристическое уравнение (16) и разделяя действительную и мнимую части, получаем

$$u^3 - 3uv^2 + p_2(u^2 - v^2) + p_1 u + p_0 = 0,$$

$$2u^2 v + u^2 - v^3 + 2p_2 uv + p_1 v = 0. \quad (17)$$

Пусть $\mu_2 = \mu_2^c$ такое значение параметра, что собственное значение становится чисто мнимым, т.е. $u(\mu_2^c) = 0$. Тогда (17) переписывается в виде:

$$\begin{aligned} -p_2 v^2 + p_0 &= 0, \\ -v^3 + p_1 v &= 0. \end{aligned}$$

Откуда получаем условия: $(p_2 p_1 - p_0)|_{\mu_2 = \mu_2^c} = 0$ и $v(\mu_2^c) = \sqrt{p_1(\mu_2^c)}$, что означает $\lambda_{1,2}(\mu_2^c) = \pm i\sqrt{p_1(\mu_2^c)}$. Тогда $\lambda_3(\mu_2^c) = -p_2(\mu_2^c)$. Собственное значение должно пересекать действительную ось с ненулевой скоростью. Дифференцируя (17) по μ_2 и учитывая, что $u(\mu_2^c) = 0$, получаем условие трансверсальности

$$\left. \frac{du}{d\mu_2} \right|_{\mu_2 = \mu_2^c} = -\frac{\frac{d}{d\mu_2}(p_2 p_1 - p_0)}{2p_1 + p_2^2} \neq 0.$$

Оно выполняется, если числитель отличен от нуля.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В подтверждение выводов, полученных в исследовании, для системы (1) были проведены численные эксперименты. Систему рассмотрим на примере планктонного сообщества, где в качестве ресурса рассматривается фитопланктон, а популяции жертвы и хищника параметризованы как микрозоопланктон и копеподы, соответственно. Значения параметров для компонентов модели выбирались из диапазонов, используемых в других работах со схожими моделями [26–32]. Для системы (1) зафиксируем следующие значения коэффициентов: $K = 1$; $K_1 = 0.3$; $K_2 = 0.4$; $K_3 = 0.5$, $\alpha_1 = 0.5$; $\alpha_2 = \alpha_3 = 0.7$; $m_1 = 0.2$; $m_2 = 0.2$, $r = 2$; $\mu_1 = 0.7$.

Существование равновесий модели (1) при $\delta = 0$ определяется в соответствии с Утверждением 1 и Теоремой 1. В плоскости параметров (μ_2, μ_3) построены области существования равновесий E_2 , E_3 , и E_4 (рис. 1). В случае $\delta = 0.1$, достаточное условие существования E_2 аналогично случаю $\delta = 0$: $\mu_1 > \frac{m_1 K + K_1}{\alpha_1 K} = 0.52$. Равновесие E_3 в обоих

вариантах существует при $\mu_2 > \frac{m_2 K + K_2}{\alpha_2 K} = 0.4$. Область существования равновесия E_4

определялась численно. На рисунке 1 область Ω_1 определяет существование только равновесной точки E_2 , в областях Ω_2 и Ω_3 существует по две точки: E_2, E_4 и E_2, E_3 , соответственно. В области Ω_4 существуют все три равновесия E_2, E_3 и E_4 . В случае $\delta = 0$, область Ω_5 определяет регион существования трех точек: E_2 и двух точек E_4 . В небольшой области Ω_6 существует 4 равновесных точки: E_2, E_3 и две точки E_4 .

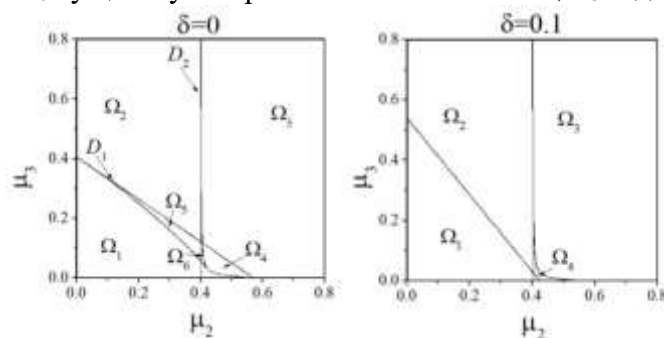


Рис. 1. Области существования равновесий E_2 , E_3 , и E_4 в системе (1) при $\delta = 0$ и $\delta = 0.1$.

На рисунке 2 представлены области устойчивости равновесий, кривые Hb_1 и Hb_2 соответствуют суперкритической и субкритической бифуркации Хопфа в окрестности равновесия E_4 . В случае $\delta = 0$, при малых значениях μ_3 устойчиво либо равновесие E_2 , либо E_3 , либо они оба. По мере возрастания этого параметра становится возможным устойчивое сосуществование всех трех популяций. С увеличением параметра μ_2 , система переходит от устойчивого E_2 к устойчивому E_4 . Есть небольшая область мультистабильности, в которой оба эти равновесия устойчивы. С ростом μ_2 равновесие E_4 теряет устойчивость через суперкритическую бифуркацию Хопфа. Однако, при $\mu_2 \approx 0.395$ E_4 вновь становится устойчивой через субкритическую бифуркацию Хопфа (кривая Hb_2). Однако небольшое изменение μ_2 приводит к вымиранию популяции жертвы, в результате устойчивым становится равновесие E_3 . Это равновесие теряет устойчивость при $\mu_2 = 2/3$ (условие (11)). Дальнейший рост μ_3 приводит к потере устойчивости равновесий E_2 и E_4 . Остается лишь область устойчивого равновесия E_3 .

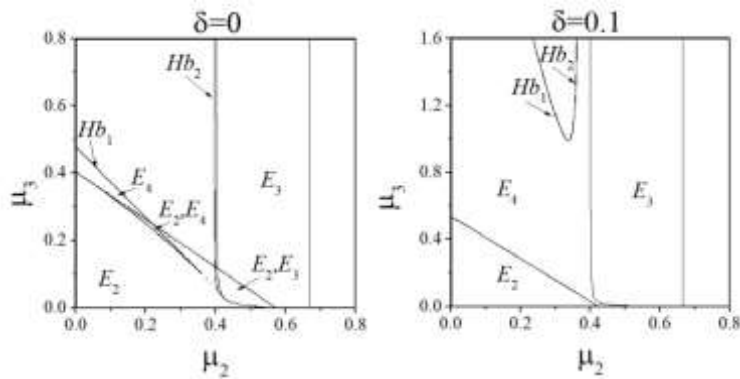


Рис. 2. Области устойчивости равновесий E_2 , E_3 , и E_4 в системе (1) при $\delta = 0$ и $\delta = 0.1$.

Учет в модели самолимитирования жертв сдвинул границу устойчивости равновесия E_2 . Но при этом увеличилась область устойчивости равновесия E_4 . Устойчивое сосуществование трех популяций возможно в большом диапазоне параметров μ_2 и μ_3 . При невысоких скоростях μ_3 увеличение скорости потребления хищником ресурса приводит к следующей смене динамических режимов: устойчивое сосуществование ресурса и жертвы сменяется устойчивостью E_4 , означающей выживаемость всех популяций в системе, а затем остается лишь хищник, потребляющий ресурс. При больших значениях μ_3 , с ростом μ_2 устойчивость E_4 теряется в результате бифуркации Хопфа; дальнейший рост скорости выедания ресурса приводит, как и в случае $\delta = 0$, к вымиранию популяции жертвы.

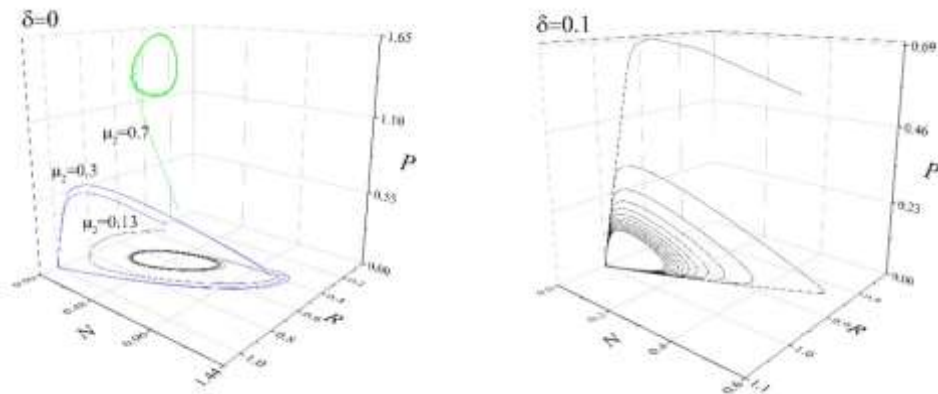


Рис. 3. Динамика системы при $\delta = 0$ и $\delta = 0.1$.

На рисунке 3 представлена динамика системы при значениях параметров, определяющих колебательный режим динамики системы. При $\delta = 0$ и $\mu_3 = 0.35$ система стремится к устойчивому циклу либо вокруг равновесия E_4 ($\mu_2 = 0.13, 0.3$), либо вокруг E_3 ($\mu_2 = 0.7$). При $\delta = 0.1$ и $\mu_3 = 1.3, \mu_2 = 0.3$ система демонстрирует колебания вокруг неустойчивой равновесной точки E_4 .

Основной недостаток моделей типа (1) без учета самолимитирования популяций состоит в том, что с увеличением биомассы ресурса система становится неустойчивой. Причем популяция жертв либо вымирает, либо система генерирует циклы с очень низкими минимальными значениями биомасс популяций и большой амплитудой. Для системы (1) построены бифуркационные диаграммы, где в качестве параметра рассматривалась скорость роста ресурса r . Рисунок 4 демонстрирует поведение системы с большой экологической емкостью ресурса ($K = 3$) при $\mu_3 = 0.35$ и $\mu_2 = 0.3$. В случае $\delta = 0$ система неустойчива при любой скорости роста ресурса, причем амплитуда циклов популяции жертвы увеличивается с ростом r . При $\delta = 0.1$ рост r также дестабилизирует систему, однако в этом случае циклы имеют гораздо меньшую амплитуду. Дальнейшее увеличение коэффициента самолимитирования стабилизирует систему. Проведены расчеты с $\delta = 0.2$ (не приведены в статье), которые демонстрируют устойчивость сосуществования всех трех популяций в рассматриваемом диапазоне параметров.

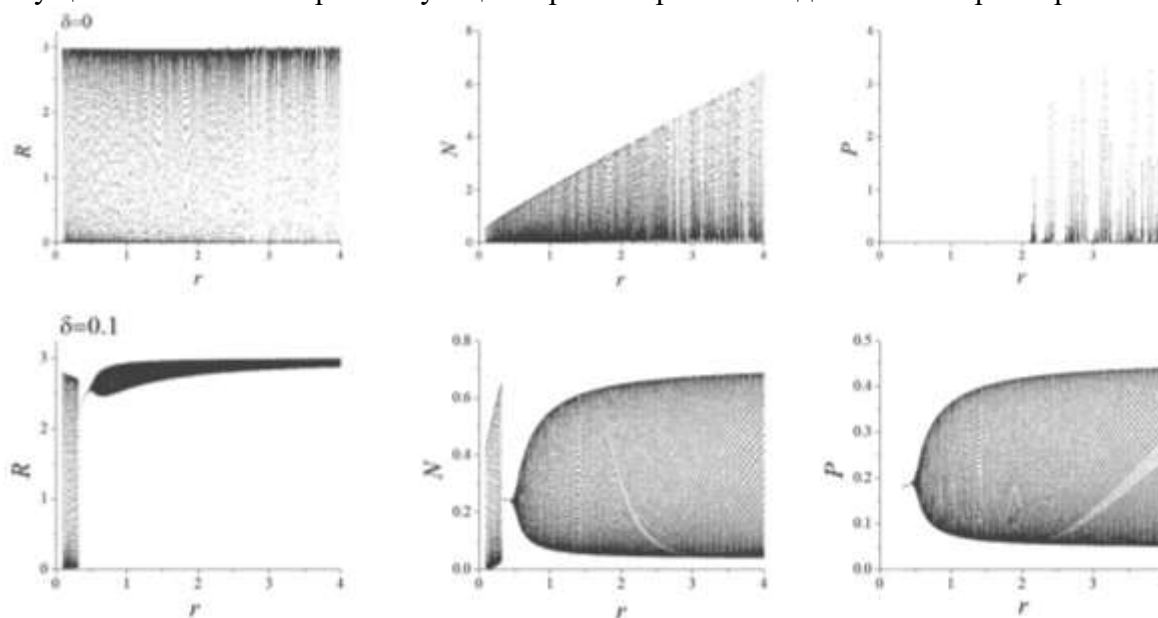


Рис. 4. Бифуркационные диаграммы по параметру r при $K = 3, \mu_3 = 0.35, \mu_2 = 0.3$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлена IGP-модель, описывающая взаимодействие популяций ресурса, жертвы и хищника, рацион которого состоит из ресурса и жертвы. При таком описании жертва является для хищника одновременно и пищей, и конкурентом за ресурс. Подобный тип взаимодействий в трофической цепи характерен для многих экологических сообществ [33, 34]. В предыдущих работах по исследованию IGP-моделей для описания взаимодействий популяций использовались различные трофические функции, в том числе и функция Холлинга второго типа. Однако, потребление хищника в этих работах описывается одной функцией, учитывающей оба источника пищи.

Представленная модель описывает рост хищника в результате потребления ресурса и жертвы разными функциями, которые имеют одинаковую форму, но различную параметризацию. Такое представление оправдано в ряде случаев, в том числе при

описании больших экосистем. В таких моделях популяция хищника может включать множество видов, имеющих разные пищевые стратегии, требующие соответствующего математического описания.

В работе рассматриваются два варианта функционирования системы: без внутривидовой конкуренции жертв и с ее учетом. Включение этого параметра в модель обусловлено тем, что в среде с большой плотностью ресурса модели генерируют циклы с нереальными амплитудами [16, 17, 24, 35]. Это связано с увеличением давления хищника на популяцию жертвы при увеличении его кормовой базы.

Для модели без учета самолимитирования жертв и с учетом этого фактора получены условия существования и устойчивости равновесий, определяющих выживаемость либо жертвы, либо хищника. В работе исследована возможность сосуществования всех трех популяций в виде устойчивого равновесного состояния, а также предельных циклов в случае потери устойчивости этого равновесия в результате бифуркации Хопфа.

Численные эксперименты показали, что включение в модель самолимитирования жертв сдвинуло границу области существования равновесия E_4 , однако область его устойчивости значительно увеличилась по сравнению с вариантом $\delta = 0$. В случае $\delta = 0.1$ равновесное сосуществование всех популяций системы сменяется колебательным при высоких скоростях потребления хищником жертвы. Но и в этом случае колебания имеют небольшую, по сравнению с предыдущим случаем, амплитуду.

Для определения влияния внутривидовой конкуренции жертв на динамику системы в среде с высокой плотностью ресурса построены бифуркационные диаграммы по параметру r . Результаты указывают на возрастание амплитуды колебаний жертвы с ростом r , если в модели не учитывать самолимитирование жертв. В то время как при $\delta = 0.1$ циклы достигают предельной сравнительно небольшой амплитуды, и далее практически не изменяются. Если же увеличивать этот параметр и дальше, то система демонстрирует устойчивую равновесную динамику всех популяций в ответ на увеличение биомассы ресурса.

ПРИЛОЖЕНИЕ.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО УТВЕРЖДЕНИЯ 2

Заметим, что корни полинома $f(x) = a_3x^3 + a_2x^2 + a_1x + a_0$ являются точками пересечения кривых $g_1(x) = a_3x^3 + a_2x^2$ и $g_2(x) = -a_1x - a_0$.

Рассмотрим случай $a_2 > 0$. Пусть $a_1 < 0$, тогда, если $g_2(x)$ лежит между двумя параллельными касательными к $g_1(x)$ с углом наклона $\varphi_1 = -a_1$ и при этом $a_0 < 0$, то существует три точки пересечения (рис. 5). Уравнение касательной к кривой $g_1(x)$ в точке ξ имеет следующий вид $g_0(x) = g_1(\xi) + g_1'(x - \xi) = \varphi_0 + \varphi_1x$, где $\varphi_0 = -2a_3\xi^3 - a_2\xi^2$, $\varphi_1 = 3a_3\xi^2 + 2a_2\xi$. Тогда существуют $\xi_1, \xi_2 \in (0, -2a_2/3a_3)$ такие, что $\varphi_1(\xi_1) = \varphi_1(\xi_2)$ и $\varphi_1 \in (0, -a_2^2/3a_3)$. Значения ξ_1, ξ_2 определим из уравнения $a_1 = -\varphi_1 = -(3a_3\xi^2 + 2a_2\xi)$:

$$\xi_1 = \frac{-a_2 + \sqrt{a_2^2 - 3a_1a_3}}{3a_3}, \quad \xi_2 = \frac{-a_2 - \sqrt{a_2^2 - 3a_1a_3}}{3a_3}.$$

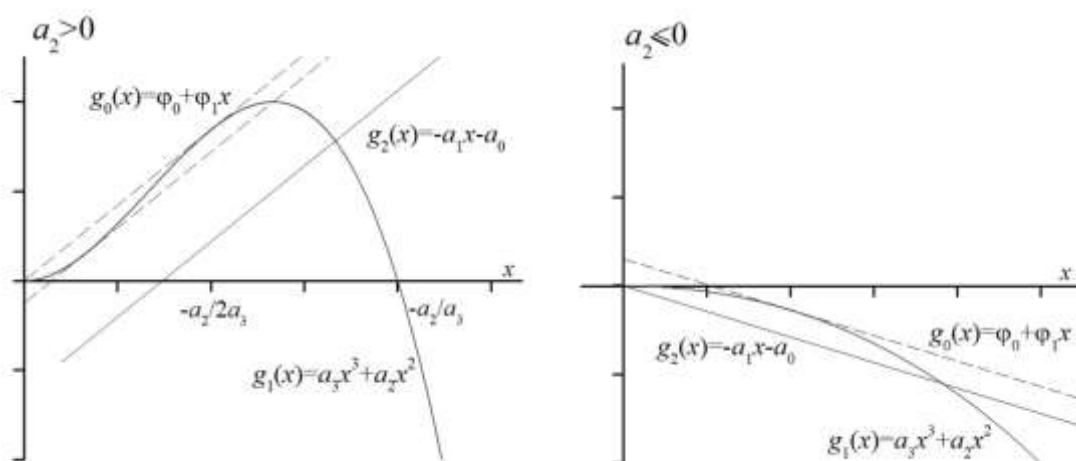


Рис. 5. Точки пересечения кривых $g_1(x) = a_3x^3 + a_2x^2$ и $g_2(x) = -a_1x - a_0$.

Тогда $\varphi_0(\xi_i) = (a_2\xi_i^2 + 2a_1\xi_i)/3$. Заметим, что $\varphi_0(\xi_i) = A_i$, где A_1 и A_2 определены в (7). Таким образом, если $a_1 \in (a_2^2/3a_3, 0)$ и $A_1 < -a_0 < \min\{0, A_2\}$, то существует три точки пересечения кривых $g_1(x)$ и $g_2(x)$ (рис. 5). Если $\min\{0, A_2\} \leq -a_0 < A_2$ или $-a_0 < A_2 < 0$ или $-a_0 = A_1$, то существует две точки пересечения. Существует одна точка пересечения кривых $g_1(x)$ и $g_2(x)$, если $-a_0 < A_1$ или $A_2 < -a_0 < 0$ или $0 < -a_0 = A_2$. Кривые не пересекаются, если $-a_0 > \max\{0, A_2\}$.

Пусть $a_1 \leq a_2^2/3a_3$, тогда A_1 и A_2 не определены, и число точек пересечения зависит только от знака a_0 (рис. 6). Следуя аналогичным рассуждениям, для случая $a_1 \geq 0$ имеем $\xi_1 \leq 0$, и число точек пересечения зависит от знака a_0 и его расположения относительно $-A_2$ (рис. 6).

Рассмотрим случай $a_2 \leq 0$, тогда для $-a_0 < 0$, не существует точек пересечения. Если $-a_0 = A_2$ или $a_0 = 0$ и $a_1 > 0$, то существует одна точка пересечения кривых. При $-a_0 \geq 0$

и $a_1 \geq 0$ или $-a_0 > A_2$ и $a_1 > 0$ есть одна точка пересечения. Существует две точки, если $0 < -a_0 < A_2$ и $a_1 > 0$ (рис. 5, 6). Утверждение доказано.

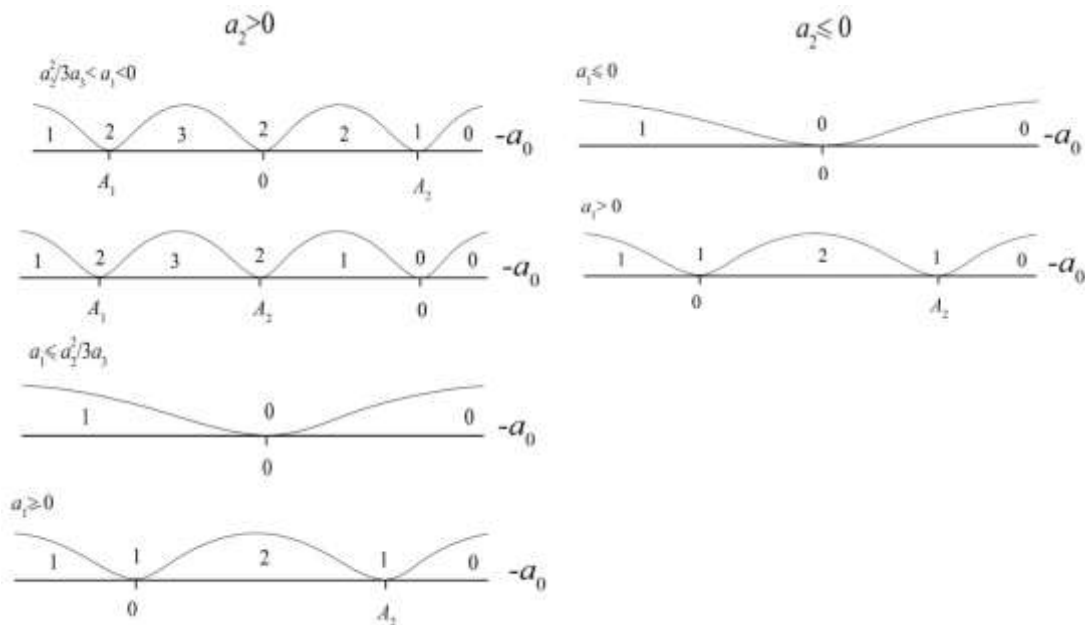


Рис. 6. Количество точек пересечения кривых $g_1(x) = ax^3 + a_2x^2$ и $g_2(x) = -a_1x - a_0$ в зависимости от a_0 .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. May R.M. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*. 1974. V. 186. № 4164. P. 645–647.
2. Hassel M.P. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton: Princeton University Press, 1978.
3. Anderson R.M., May R.M. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature*. 1979. V. 280. P. 361–367.
4. Turchin P. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
5. Freedman H.I., Waltman P. Persistence in models of three interacting predator-prey populations. *Math. Bioscience*. 1984. V. 68. № 2. P. 213–231.
6. Hastings A., Powell T. Chaos in a three-species food chain. *Ecology*. 1991. V. 72. № 3. P. 896–903.
7. Hsu S.B., Hubbell S.P., Waltman P. A contribution to the theory of competing predators. *Ecol. Monography*. 1978. V. 48. № 3. P. 337–349.
8. Krikorian N. The Volterra model for three species predator-prey systems: boundedness and stability. *J. Math. Biol.* 1979. V. 7. № 2. P. 117–132.
9. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 165 с.
10. Sze-Bi Hsu, Shigui Ruan, Ting-Hui Yang. Analysis of three species Lotka–Volterra food web models with omnivory. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. 2015. V. 426. № 2. P. 659–687.
11. Holt R.D., Polis G.A. A Theoretical Framework for Intraguild Predation. *American Naturalist*. 1997. V. 149. P. 745–764.
12. Namba T., Tanabe K. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*. 2008. V. 5. P. 73–85.

13. Kang Y., Wedekin L. Dynamics of a intraguild predation model with generalist or specialist predator. *Journal of Mathematical Biology*. 2013. V. 67. № 5. P. 1227–1259.
14. Tanabe K., Namba T. Omnivory Creates Chaos in Simple Food Web Models. *Ecology*. 2005. V. 86. № 12. P. 3411–3414.
15. Abrams P., Fung S.R. Prey persistence and abundance in systems with intraguild predation and type-2 functional responses. *Journal of Theoretical Biology*. 2010. V. 264. № 3. P. 1033–1042.
16. Kuijper L.D.J., Kooi B.W., Zonneveld C., Kooijman S.A.L.M. Omnivory and food web dynamics. *Ecological Modelling*. 2003. V. 163. P. 19–32.
17. Křivan V., Diehl S. Adaptive omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs. *Theor. Popul. Biol.* 2005. V. 67. P. 85–99.
18. Vandermeer J. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology*. 2006. V. 238. P. 497–504.
19. Zhang Guohong, Wang Xiaoli. Extinction and coexistence of species for a diffusive intraguild predation model with B-D functional response. *Discrete and Continuous Dynamical Systems – B*. 2018. V. 23. № 9. P. 3755–3786.
20. Sentis A., Hemptinne J. L., Brodeur J. How functional response and productivity modulate intraguild predation. *Ecosphere*. 2013. V. 4. № 4. 46.
21. Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 1965. V. 45. P. 5–60.
22. Sen D., Ghorai S., Banerjee M. Complex dynamics of a three species prey-predator model with intraguild predation. *Ecological Complexity*. 2018. V. 34. P. 9–22.
23. Křivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition. *Theoretical Population Biology*. 2006. V. 70. № 4. P. 421–430.
24. Mylius S.D., Klumpers K., de Roos A.M., Persson L. Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *American Naturalist*. 2001. V. 158. № 3. P. 259–276.
25. Castillo-Santos F.E., Rosa M.A.D., Loreto-Hernández I. Existence of a Limit Cycle in an Intraguild Food Web Model with Holling Type II and Logistic Growth for the Common Prey. *Applied Mathematics*. 2017. V. 8. P. 358–376.
26. Denman K.L., Pena M.A. The response of two coupled one-dimensional mixed layer/planktonic ecosystem models to climate change in the NE subarctic Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2002. V. 49. № 24–25. P. 5739–5757.
27. Morozov A., Arashkevich E., Nikishina A., Solovyev K. Nutrient-rich plankton community stabilized via predator-prey interactions: revisiting the role of vertical heterogeneity. *Math. Med. Biol.* 2011. V. 28. P. 185–215.
28. Edwards A.M., Brindley J. Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models. *Bull. Math. Biol.* 1999. V. 61. P. 303–339.
29. Kiørboe T. *A Mechanistic Approach to Plankton Ecology*. Princeton: Princeton University Press, 2008.
30. Saiz E., Calbet A. Copepod feeding in the ocean: scaling patterns, composition of their diet and the bias of estimates due to microzooplankton grazing during incubations. *Hydrobiologia*. 2011. V. 666. № 1. P. 181–196. doi: [10.1007/s10750-010-0421-6](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0421-6)
31. Franks P.J.S. Phytoplankton blooms in a fluctuating environment: the roles of plankton response time scales and grazing. *J. Plankton Res.* 2001. V. 23. P. 1433–1441.
32. Hansen B., Tande K.S., Berggreen U.C. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot). III. Functional responses in grazing demonstrated on juvenile stages of *Calanus finmarchicus* (Copepoda) fed diatoms and *Phaeocystis*. *J. Plankton Res.* 1990. V. 12. P. 1173–1187.

33. Hall R.J. Intraguild Predation in the Presence of a Shared Natural Enemy. *Ecology*. 2011. V. 92. № 2. P. 352–361.
34. Hickerson C.M. Edge effects and intraguild predation in native and introduced centipedes: evidence from the field and from laboratory microcosms. *Oecologia*. 2005. V. 146. № 1. P. 110–119.
35. Diehl S., Feissel M. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory, *Am. Nat.* 2000. V. 155. P. 200–218.

Рукопись поступила в редакцию 06.09.2021, переработанный вариант поступил 05.11.2021. Дата опубликования 09.11.2021.

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Coexistence of the Three Trophic Levels in a Model with Intraguild Predation and Intraspecific Competition of Prey

Evgeniya Giricheva

Institute of Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia

Abstract. The model of a three-trophic community with intraguild predation is considered. The system consists of three coupled ordinary differential equations describing the dynamics of resource, prey and predator. Models with intraguild predation are characterized by predators that feed on resource of its own prey. A number of similar models with different functional responses have been proposed. In contrast to previous works, in the present model, the predator functional response to the resource is differed from that to the prey. The model takes into account an intraspecific competition of prey to stabilize the system in resource-rich environment. Conditions of existence and local stability of non-negative solutions are established. The possibility of Hopf bifurcation around positive equilibrium with consumption rate as bifurcation parameter is studied. For the model, in the plane of the consumption and predation rates, the regions of existence and stability of boundary and internal equilibria are constructed. Numerical simulations show that the region of equilibrium coexistence of populations is increased due to the inclusion of prey self-limitation in the model. Bifurcation diagrams confirm the stabilizing effect of intraspecific competition of prey on the system dynamics in resource-rich environment.

Key words: *three-trophic model, intraguild predation, intraspecific competition, species coexistence, stability of equilibria.*