

УДК: 51-76+573.7

Влияние направленных перемещений хищника на формирование пространственных структур в модели трехвидового сообщества с учетом всеядности хищника

Е. Е. Гиричева

Институт автоматки и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

Получено 24.07.2023, после доработки — 29.09.2023.

Принято к публикации 04.10.2023.

Рассматривается модель, описывающая пространственно-временную динамику сообщества, состоящего из трех популяций, представляющих звенья трофической цепи. Локальные взаимодействия популяций строятся по типу «хищник – жертва», причем хищник потребляет не только жертву, но и ресурс, составляющий рацион жертвы. В предыдущей работе автором был проведен анализ модели без учета пространственной неоднородности. Данное исследование продолжает модельное изучение сообщества, учитывая диффузию особей, а также направленные перемещения хищника. Предполагается, что хищник реагирует на пространственное изменение ресурса и жертвы, занимая области с более высокой плотностью или избегая их. В модели такое поведение описывается адвективным членом со скоростью, пропорциональной градиенту плотности ресурса и жертвы. Система рассматривается в одномерной области в предположении нулевых потоков через границу. Динамика модели определяется устойчивостью системы в окрестности пространственно-однородного равновесия к малым пространственно-неоднородным возмущениям. В работе проведен анализ возможности возникновения в системе волновой неустойчивости, приводящей к возникновению автоволн и неустойчивости Тьюринга, в результате которой образуются стационарные структуры. Получены достаточные условия существования обоих видов неустойчивости, определяющие границы области значений коэффициентов таксиса, при которых система может потерять устойчивость. Анализ влияния параметров локальной кинетики модели на возможность образования пространственных структур показал, что при положительном таксисе на ресурс возможна лишь неустойчивость Тьюринга, а при отрицательном — оба вида неустойчивости. Для поиска численного решения системы использован метод линий с расщеплением разностного оператора по физическим процессам. Пространственно-временная динамика системы представлена в нескольких вариантах, реализующих один из типов неустойчивости. В случае положительного таксиса на жертву в областях меньшего размера возможно как реализация автоволнового режима, так и образование стационарных структур; с увеличением области тьюринговской структуры не образуются. Если же таксис на жертву отрицательный, то стационарные структуры возникают в областях любого размера, периодические структуры появляются только в более крупных областях.

Ключевые слова: модель трехвидового сообщества, неустойчивость, вызванная трофотаксисом, пространственные структуры

UDC: 51-76+573.7

Pattern formation of a three-species predator – prey model with prey-taxis and omnivorous predator

E. E. Giricheva

Institute of Automation and Control Processes FEB RAS,
5 Radio st., Vladivostok, 690014, Russia

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

*Received 24.07.2023, after completion – 29.09.2023.
Accepted for publication 04.10.2023.*

The spatiotemporal dynamics of a three-component model for food web is considered. The model describes the interactions among resource, prey and predator that consumes both species. In a previous work, the author analyzed the model without taking into account spatial heterogeneity. This study continues the model study of the community considering the diffusion of individuals, as well as directed movements of the predator. It is assumed that the predator responds to the spatial change in the resource and prey density by occupying areas where species density is higher or avoiding them. Directed predator movement is described by the advection term, where velocity is proportional to the gradient of resource and prey density. The system is considered on a one-dimensional domain with zero-flux conditions as boundary ones. The spatiotemporal dynamics produced by model is determined by the system stability in the vicinity of stationary homogeneous state with respect to small inhomogeneous perturbations. The paper analyzes the possibility of wave instability leading to the emergence of autowaves and Turing instability, as a result of which stationary patterns are formed. Sufficient conditions for the existence of both types of instability are obtained. The influence of local kinetic parameters on the spatial structure formation was analyzed. It was shown that only Turing instability is possible when taxis on the resource is positive, but with a negative taxis, both types of instability are possible. The numerical solution of the system was found by using method of lines (MOL) with the numerical integration of ODE system by means of splitting techniques. The spatiotemporal dynamics of the system is presented in several variants, realizing one of the instability types. In the case of a positive taxis on the prey, both autowave and stationary structures are formed in smaller regions, with an increase in the region size, Turing structures are not formed. For negative taxis on the prey, stationary patterns is observed in both regions, while periodic structures appear only in larger areas.

Keywords: tri-trophic food chain model, taxis-driven instability, spatiotemporal pattern formation

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2023, vol. 15, no. 6, pp. 1617–1634 (Russian).

Введение

Пространственные взаимоотношения между организмами лежат в основе экологических процессов [Nathan et al., 2008]. Необходимость учитывать пространственную организацию сообщества наряду с его трофической структурой признается в математической экологии [Gibert, Yeakel, 2019] и является предметом анализа при моделировании экологических систем на протяжении последних десятилетий. В случае непрерывного изменения временных и пространственных переменных экологическое сообщество описывается в терминах плотности популяций, динамика которых представима уравнениями в частных производных. Аналогия между движением молекул и случайными перемещениями организмов, предложенная Скелламом [Skellam, 1951], дала импульс использованию моделей типа «реакция – диффузия» в теоретической экологии.

При таком представлении перемещения организмов каждого вида определяются лишь плотностью данной популяции. Однако в сообществах типа «хищник – жертва» движение хищника может быть реакцией на пространственно неоднородное распределение жертв. Такие направленные перемещения организмов в теоретической биологии называют трофотаксисом. Трофотаксис может быть как положительным (движение в направлении увеличения биомассы жертвы), так и отрицательным (движение прочь от областей, занимаемых другими видами). Отрицательный таксис в моделях может описывать такие поведенческие стратегии, как избегание жертвой мест скопления хищника, либо хищником – областей скопления жертв, когда они способны защищаться [Guo, Wang, 2019], или представителей своего вида [Цибулин, Ха, Зеленчук, 2021].

Начиная с классической модели [Kareiva, Odell, 1987], с учетом трофотаксиса было разработано и исследовано множество моделей, описывающих систему, состоящую из жертвы и хищника, который движется в направлении градиента жертв [Turchin, 1998; Березовская, Карев, 1999; Wang, Song, Shao, 2017; Wang, Zhang, 2015]. В этих работах анализируется влияние таксиса на возможность образования пространственных структур в результате потери устойчивости пространственно однородным решением. В работе [Lee, Hillen, Lewis, 2009] проведен анализ влияния положительного таксиса на динамику такой системы. В модели учитывались различные варианты смертности хищника, роста жертвы и трофических функций, описывающих взаимоотношения хищника и жертвы. Авторы установили, что с увеличением коэффициента таксиса пространственные структуры исчезают и система стабилизируется. Однако не столь однозначна роль таксиса как стабилизирующего фактора. Ее изучение было продолжено на моделях, состоящих из трех популяций.

В работе [Pang, Wang, 2004] рассмотрена модель, описывающая систему из двух хищников и одной жертвы, причем трофические функции учитывают защитную стратегию жертвы, а один из хищников движется в направлении скопления второго хищника. Авторами получены условия возникновения стационарных неоднородных структур с ростом скорости таксиса. В работе [Wang, Wang, Yu, 2017] также моделируется система, в которой два хищника потребляют одну жертву, а таксис обоих хищников на жертву может быть как положительный, так и отрицательный. В работе отрицательный таксис трактуется как избегание хищником мест скопления популяции жертвы, которая может защищаться как группа при высокой плотности популяции (см. [Hamilton, 1971; Xiao, Ruan, 2001]). В работе установлено, что если таксис одного хищника положительный, а второго – отрицательный, то возможно образование стационарных и периодических структур.

В трехкомпонентных моделях система может подвергаться как неустойчивости Тьюринга, так и волновой неустойчивости, причем оба вида неустойчивости могут проявиться одновременно [Nicola, 2002; Yang, 2002; Борина, Полежаев, 2011; Гиричева, 2020]. Авторами [Борина, Полежаев, 2011] было показано, что бифуркации происходят в различных непересекающихся

диапазонах волновых чисел и масштаб, соответствующий тьюринговской неустойчивости, всегда меньше масштаба волновой неустойчивости. В работе [Кузнецов, 2019] показано, что взаимодействие данных неустойчивостей может приводить к самопроизвольному формированию стационарных диссипативных структур еще до прохождения бифуркации Тьюринга, а также в области только волновой неустойчивости при достаточно сильном возбуждении системы.

В трехкомпонентных моделях экологических сообществ взаимодействия между популяциями описываются по типу «хищник – жертва» (трофическая цепь) либо их отношения строятся на основе конкуренции или кооперации. Существует отдельный класс моделей трехкомпонентной системы, учитывающих питание хищника более чем на одном трофическом уровне (intraguild predation – IGP) [Hsu, Ruan, Yang, 2015]. Такие системы включают ресурс, жертву, потребляющую ресурс, и хищника, рацион которого состоит из ресурса и жертвы. Модель такой системы без учета пространственной неоднородности рассмотрена автором в работе [Гиричева, 2021]. Данное исследование продолжает анализ модели с учетом пространственных перемещений. Модель включает случайные перемещения популяций и таксис хищника на жертву и ресурс, который может быть как положительным, так и отрицательным.

Примером экологического сообщества, к моделированию которого применим данный подход, может быть трофическая цепь, состоящая из планктоноядных рыб, рацион которых включает растительный и животный планктон либо травоядный и хищный зоопланктон [Mortoja, Panja, Mondal, 2023; Kumari, Upadhyay, 2020]. Подобной моделью можно описать взаимодействие между фитопланктоном, микрозоопланктоном и мезозоопланктоном. Если рассматривать мезозоопланктон как агрегированную группу, включающую как растительные, так и хищные виды, то учет в модели таксиса на оба вида представляется уместным. Изменение знака таксиса можно трактовать как переключение хищника с одного вида на другой, вызванное снижением биомассы одного из видов [Fonda et al., 2005] либо стремлением получить полноценный с точки зрения питательных веществ рацион, что часто встречается у веслоногих моллюсков [Kleppel, 1993]. Для некоторых видов мезозоопланктона характерно переключение в питании с микрозоопланктона в дневное время на фитопланктон в ночные часы [Wu, Chiang, Liu, 2010].

В ряде работ [Wang, Wang, Yu, 2017; Guo, Wang, 2019; Han, Röst, 2023], направленных на изучение роли таксиса, утверждается о стабилизирующей роли этого фактора в случае положительных значений и возможности образования пространственных структур при отрицательных. Цель данного исследования состоит в определении влияния направленных перемещений хищника на пространственно-временную динамику системы, возможность одновременного появления неустойчивости Тьюринга и волновой неустойчивости.

Описание модели

Математическая модель системы, состоящей из ресурса, жертвы и хищника, плотности которых $R(x, t)$, $N(x, t)$ и $P(x, t)$, опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{\partial R}{\partial t} &= \frac{\partial q_1}{\partial x} + f_1(R, N, P), \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \frac{\partial q_2}{\partial x} + f_2(R, N, P), \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \frac{\partial q_3}{\partial x} + f_3(R, N, P).\end{aligned}\tag{1}$$

Здесь функции q_i представляют потоки и имеют вид

$$q_1 = D_1 \frac{\partial R}{\partial x}, \quad q_2 = D_2 \frac{\partial N}{\partial x}, \quad q_3 = D_3 \frac{\partial P}{\partial x} - P \frac{\partial}{\partial x} (\chi_R R + \chi_N N).$$

Популяции ресурса и жертвы диффундируют со скоростью D_1 и D_2 соответственно. Поток хищника включает диффузию с коэффициентом D_3 и движение в направлении градиента ресурса и жертвы, если скорости таксиса $\chi_R > 0$ и $\chi_N > 0$, или в обратном направлении в случае отрицательных коэффициентов. Система рассматривается на одномерной области $[0, X]$, потоки на границе обращаются в нуль:

$$\frac{\partial R(0, t)}{\partial x} = \frac{\partial R(X, t)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial N(0, t)}{\partial x} = \frac{\partial N(X, t)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial P(0, t)}{\partial x} = \frac{\partial P(X, t)}{\partial x} = 0. \quad (2)$$

Функции реакции описывают локальные взаимодействия популяций:

$$\begin{aligned} f_1 &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \frac{\mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_2 RP}{K_2 + R}, \\ f_2 &= \frac{\alpha_1 \mu_1 RN}{K_1 + R} - \frac{\mu_3 NP}{K_3 + N} - d_1(N), \\ f_3 &= \frac{\alpha_2 \mu_2 RP}{K_2 + R} + \frac{\alpha_3 \mu_3 NP}{K_3 + N} - d_2(P). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь 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 . 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 . Функции d_1 и d_2 описывают убыль жертвы и хищника:

$$d_1(N) = m_1 N + \delta_1 N^2, \quad d_2(P) = m_2 P + \delta_2 P^2,$$

где m_1, m_2 — коэффициенты естественной смертности, δ_1, δ_2 — коэффициенты внутривидовой конкуренции жертв и хищника соответственно.

Подобное описание трофических отношений между ресурсом, жертвой и хищником без учета самолимитирования жертв и хищника было использовано в пространственно однородной модели [Castillo-Santos et al., 2017]. Авторами при определенных ограничениях на параметры установлено существование единственного положительного равновесия и устойчивого цикла вокруг него. Данное исследование продолжает работы [Гиричева, 2021; Giricheva, 2023], в которых рассмотрена модель (1) без учета пространственной неоднородности. Автором получены условия существования и устойчивости неотрицательных равновесий и существования устойчивого цикла вокруг положительного равновесия.

Далее рассмотрим условия устойчивости системы (1) в окрестности положительного равновесия относительно малых пространственно неоднородных возмущений.

Исследование модели

Линейный анализ устойчивости системы

Пусть система пространственно однородной модели

$$\dot{W} = F, \quad W = (R, N, P)^T, \quad F = (f_1, f_2, f_3)^T \quad (4)$$

устойчива в окрестности положительного равновесия $E^* = (R^*, N^*, P^*)$. После линеаризации систему (1) можно представить в виде

$$\dot{\bar{W}} = Q\Delta\bar{W} + J\bar{W}. \quad (5)$$

Здесь $\bar{W} = (\bar{R}, \bar{N}, \bar{P})^T$ — вектор малых возмущений равновесия $E^* = (R^*, N^*, P^*)$. Якобиан $J = (a_{ij})$ системы (4) в точке E^* :

$$J(R^*, N^*, P^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & -\frac{\mu_1 R^*}{K_1 + R^*} & -\frac{\mu_2 R^*}{K_2 + R^*} \\ \frac{\alpha_1 \mu_1 K_1 N^*}{(K_1 + R^*)^2} & a_{22} & -\frac{\mu_3 N^*}{K_3 + N^*} \\ \frac{\alpha_2 \mu_2 K_2 P^*}{(K_2 + R^*)^2} & \frac{\alpha_3 \mu_3 K_3 P^*}{(K_3 + N^*)^2} & a_{33} \end{pmatrix}, \quad (6)$$

где $a_{11} = R^* \left(-\frac{r}{K_R} + \frac{\mu_1 N^*}{(K_1 + R^*)^2} + \frac{\mu_2 P^*}{(K_2 + R^*)^2} \right)$, $a_{22} = \frac{\mu_3 P^* N^*}{(K_3 + N^*)^2} - \delta_1 N^*$, $a_{33} = -\delta_2 P^*$. Матрица Q имеет вид

$$Q = \begin{pmatrix} D_1 & 0 & 0 \\ 0 & D_2 & 0 \\ -\chi_R P^* & -\chi_N P^* & D_3 \end{pmatrix}.$$

Решение системы (5) можно представить [Malchow, Petrovskii, Venturino, 2008] в виде рядов Фурье: $\bar{W} = \left(\sum_{k=0}^{\infty} R_k e^{i k x} \cos k x, \sum_{k=0}^{\infty} N_k e^{i k x} \cos k x, \sum_{k=0}^{\infty} P_k e^{i k x} \cos k x \right)^T$. Здесь $k = \frac{n\pi}{X}$ — волновое число для моды $n = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$, $W_k = (R_k, N_k, P_k)$ — амплитуды колебаний, λ — скорость роста решения. Заметим, что эти решения удовлетворяют и граничным условиям (2). Подставляя решения в систему (5), получим систему вида

$$M \cdot W_k^T = 0, \quad M = \lambda E + k^2 Q - J,$$

характеристическое уравнение которой

$$\begin{aligned} \phi(\lambda) &= \lambda^3 + r_2(k^2)\lambda^2 + r_1(k^2)\lambda + r_0(k^2), \\ r_2(k^2) &= s_{21}k^2 + p_2, \\ r_1(k^2) &= s_{12}(k^2)^2 + s_{11}k^2 + p_1, \\ r_0(k^2) &= s_{03}(k^2)^3 + s_{02}(k^2)^2 + s_{01}k^2 + p_0. \end{aligned} \quad (7)$$

Здесь p_2, p_1, p_0 — коэффициенты характеристического уравнения системы (4),

$$\begin{aligned} s_{21} &= D_1 + D_2 + D_3, \quad s_{12} = D_1 D_2 + D_1 D_3 + D_2 D_3, \quad s_{03} = D_1 D_2 D_3, \\ s_{11} &= -(D_1(a_{22} + a_{33}) + D_2(a_{11} + a_{33}) + D_3(a_{11} + a_{22}) + P^*(\chi_R a_{13} + \chi_N a_{23})), \\ s_{02} &= -(D_2 D_3 a_{11} + D_1 D_3 a_{22} + D_1 D_2 a_{33} + P^*(\chi_R D_2 a_{13} + \chi_N D_1 a_{23})), \\ s_{01} &= D_1(a_{22} a_{33} - a_{23} a_{32}) + D_2(a_{11} a_{33} - a_{13} a_{31}) + D_3(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) + \\ &+ P^*(\chi_R(a_{22} a_{13} - a_{12} a_{23}) + \chi_N(a_{11} a_{23} - a_{13} a_{21})). \end{aligned}$$

Так как $E^* = (R^*, N^*, P^*)$ — устойчивое равновесие системы (4), то $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$, а значит, и $r_2(k^2) > 0$. Для того чтобы равновесие E^* было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (7) должны быть отрицательны для всех k^2 . По критерию Рауса–Гурвица, для этого должны выполняться условия $r_2(k^2) > 0$, $r_0(k^2) > 0$, $r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) > 0$ для $k^2 > 0$. Нарушение одного из условий приводит к неустойчивости. Если один из вещественных корней уравнения становится положительным, то возникает неустойчивость Тьюринга. В случае когда действительная часть пары комплексно сопряженных корней меняет знак с минуса на плюс, система подвергается волновой

неустойчивости. В первом случае достаточным условием является существование такого $k^2 > 0$, при котором $r_0(k^2) < 0$. Для волновой неустойчивости необходимо, чтобы $r(k^2) = r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) < 0$ при каком-то положительном значении k^2 . Эти условия аналогичны следующим:

$$\begin{aligned} \text{(а)} \quad k_{\min}^T > 0, \quad r_0(k_{\min}^T) < 0, \\ \text{(б)} \quad k_{\min}^W > 0, \quad r(k_{\min}^W) < 0. \end{aligned} \quad (8)$$

Здесь k_{\min}^T и k_{\min}^W — минимальные значения функций $r_0(k^2)$ и $r(k^2)$.

Исследуем возможность потери системой устойчивости в окрестности пространственно однородного равновесия в предположении, что таксис на ресурс есть только при условии таксиса на жертву: $\chi_R = \gamma\chi_N$.

Теорема 1. 1. Если выполняется одно из условий:

- а) $\chi_N > 0$, причем $\chi_N > \max\{\chi_{T1}, \chi_{T2}\}$ и $\gamma < \gamma_2$ либо $\gamma > \gamma_1$ при $A_1 < 0$ или $\gamma < \gamma_1$ при $A_1 > 0$;
 б) $\chi_N < 0$, причем $\chi_N < \min\{\chi_{T1}, \chi_{T2}\}$ и $\gamma > \gamma_2$ либо $\gamma < \gamma_1$ при $A_1 < 0$ или $\gamma > \gamma_1$ при $A_1 > 0$,

то система (1) неустойчива по Тьюригу в окрестности равновесия $E^* = (R^*, N^*, P^*)$.

2. Если выполняется одно из условий:

- а) $\chi_N > 0$, причем $\chi_N > \max\{\chi_{W1}, \chi_{W2}\}$ и $\gamma < \gamma_4$ либо $\gamma > \gamma_3$ при $A_5 < 0$ или $\gamma < \gamma_3$ при $A_5 > 0$;
 б) $\chi_N < 0$, причем $\chi_N < \min\{\chi_{W1}, \chi_{W2}\}$ и $\gamma > \gamma_4$ либо $\gamma < \gamma_3$ при $A_5 < 0$ или $\gamma > \gamma_3$ при $A_5 > 0$,

то система (1) подвергается волновой неустойчивости в окрестности равновесия $E^* = (R^*, N^*, P^*)$. Здесь χ_{Ti} , χ_{Wi} , γ_j , A_k , $i = 1, 2$, $j = \overline{1, 4}$, $k = \overline{1, 8}$, определены в приложении.

Доказательство. См. приложение. □

Анализ влияния параметров системы на ее устойчивость

В работе [Giricheva, 2023] получены условия устойчивости неотрицательных равновесий пространственно однородной модели (4) и построены области устойчивости положительного равновесия при различных значениях функций смертности жертвы и хищника, δ_1 и δ_2 . Рассмотрим возможность образования пространственных структур при следующих значениях параметров $K_R = 1$, $K_1 = 0,3$, $K_2 = 0,4$, $K_3 = 0,5$, $\alpha_1 = 0,5$, $\alpha_2 = \alpha_3 = 0,7$, $m_1 = 0,2$, $m_2 = 0,2$, $r = 2$, $\mu_1 = 0,7$, $\mu_2 = 0,3$, $\mu_3 = 0,4$, $\delta_1 = \delta_2 = 0,05$. При выбранных значениях параметров равновесное значение системы $E^* = (0,954, 0,127, 0,094)$ устойчиво к пространственно однородным возмущениям. Определим возможности волновой неустойчивости и Тьюринга в окрестности этого равновесия при $D_1 = D_2 = D_3 = 10^{-3}$. В соответствии с теоремой достаточные условия возникновения неустойчивости Тьюринга следующие. При положительном таксисе: $\chi_N > \frac{0,01}{\gamma-2,8}$ при $\gamma > 2,8$ и $\chi_N > -\frac{0,09}{\gamma+0,02}$ при $\gamma < -0,02$. В случае отрицательного таксиса: $\chi_N < \min\left\{\frac{0,01}{\gamma-2,8}, -\frac{0,09}{\gamma+0,02}\right\}$ при любом γ . Таким образом, неустойчивость Тьюринга возможна при различных сочетаниях положительного и отрицательного таксиса на оба вида. Причем, если оба коэффициента положительны, система подвергается неустойчивости в случае многократного превышения коэффициента таксиса на ресурс над таксисом на жертву. Для возникновения волновой неустойчивости достаточно выполнения следующих условий: $\chi_N > \max\left\{-\frac{0,37}{\gamma+0,022}, -\frac{0,18}{\gamma-0,0046}\right\}$ при $\gamma < 0,0046$. В случае отрицательного таксиса: $\chi_N < \min\left\{-\frac{0,37}{\gamma+0,022}, -\frac{0,18}{\gamma-0,0046}\right\}$ при $\gamma > 0,0046$. Следовательно, волновая неустойчивость возможна, если таксис на ресурс отрицательный. При положительном таксисе она также может быть, но лишь при очень высоких скоростях таксиса на жертву и малых — на ресурс.

На рис. 1, а в плоскости параметров χ_N и γ представлены области устойчивости и неустойчивости, полученные численно в результате проверки условий (8). В области Ω_1 равновесие устойчиво к пространственно неоднородным возмущениям, Ω_2 соответствует параметрам, при которых система подвергается неустойчивости Тьюринга. В области Ω_3 выполняются оба условия (8), что означает возможность и неустойчивости Тьюринга, и волновой.

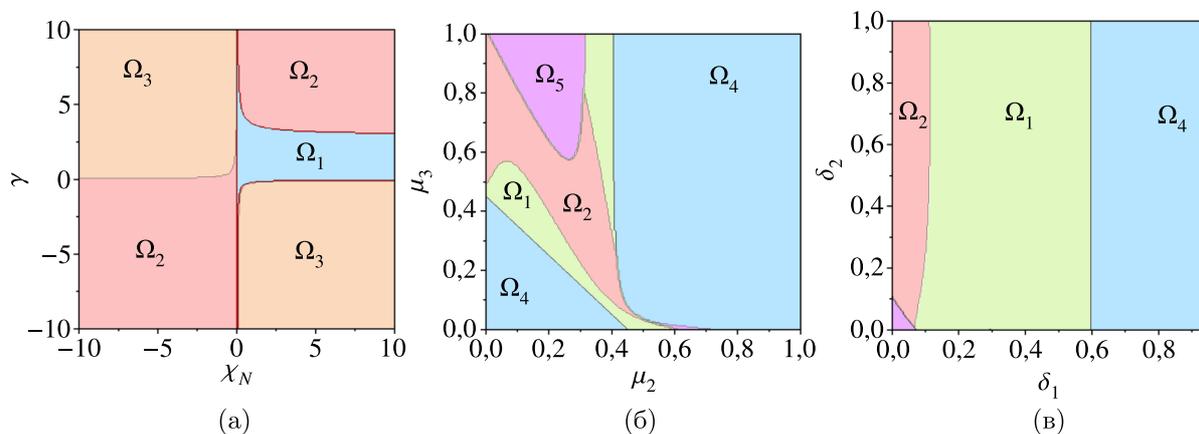


Рис. 1. Области устойчивости (Ω_1), неустойчивости Тьюринга (Ω_2), неустойчивости Тьюринга и волновой (Ω_3): а) $\mu_2 = 0,3$, $\mu_3 = 0,4$, $\delta_1 = \delta_2 = 0,05$; б), в) $\chi_N = 1$, $\gamma = 5$. Здесь в области Ω_4 не существует положительного равновесия, в области Ω_5 положительное равновесие неустойчиво к пространственно однородным возмущениям

Далее рассмотрим возможность возникновения пространственных структур при изменении следующих параметров: скорости потребления хищником ресурса (μ_2) и жертвы (μ_3) и коэффициентов самолимитирования жертвы и хищника (δ_1 , δ_2). В случае $\chi_N < 0$ или $\chi_N > 0$, $\gamma < 0$ на распределение областей неустойчивости данные параметры не оказывают существенного влияния. При положительном таксисе и на жертву, и на ресурс при достаточно больших значениях последнего возможна неустойчивость Тьюринга (рис. 1, б, в). Из рисунка видно, что стационарные пространственные структуры образуются при любом значении δ_2 , а увеличение δ_1 ведет к стабилизации системы и равномерному распределению популяций. При изменении скорости потребления хищником ресурса или жертвы система подвергается бифуркации Тьюринга. С увеличением скорости потребления однородное распределение популяций сменяется стационарными структурами, дальнейший рост параметра стабилизирует систему.

Численное решение системы

Для поиска численного решения системы (1) использовался метод линий (MOL), при котором дискретизация пространственных операторов и интегрирование по времени осуществляются отдельно. Это означает, что сначала в результате дискретной аппроксимации пространственных дифференциальных операторов получаем систему ОДУ, которую затем интегрируем по времени. Применение этого подхода оправдано возможностью использования метода расщепления по физическим процессам для решения ОДУ. Данный подход получил широкое применение в поиске решений задач, описывающих таксис; подробное описание и исследование приведенного ниже метода можно найти в [Gerisch et al., 2001; Hundsdorfer, Verwer, 2003].

Пространственная дискретизация. Для пространственной дискретизации используется равномерная сетка, при этом диффузионные члены аппроксимируются центральными разностями второго порядка:

$$\frac{dz_i}{dt} = \frac{D}{h^2}(z_{i+1} - 2z_i + z_{i-1}) + F_i,$$

где $z_j(t) = (R(x_j, t), N(x_j, t), P(x_j, t))$, $F_j = (f_1(z_j), f_2(z_j), f_3(z_j))$. Для аппроксимации адвекции используется противопотоковая схема первого порядка:

$$\frac{dz_i}{dt} = -\frac{1}{h}(Q_{i+1/2} - Q_{i-1/2}),$$

где $Q_{i+1/2} = z_i v_i$, если $v_i \leq 0$, и $Q_{i+1/2} = z_{i+1} v_i$, если $v_i > 0$, $v_i = \left(0, 0, \frac{S_i - S_{i-1}}{h}\right)$, $S_i = \chi_R R(x_i, t) + \chi_N N(x_i, t)$.

Схема расщепления. В результате пространственной дискретизации получаем задачу Коши для системы дифференциальных уравнений:

$$z'(t) = G(z(t)), \quad z(0) = z_0, \quad t \in [0, T]. \quad (9)$$

Здесь $G(z) = G_1(z) + G_2(z)$, где G_1 — вектор-функция, представляющая пространственную дискретизацию адвекционного члена, а G_2 — членов диффузии и реакции. Применение метода расщепления для приближенного интегрирования системы (9) оправдано тем, что система $z'(t) = G_2(z)$ является жесткой, и для ее решения целесообразно использовать неявную схему. Интегрирование же системы $z'(t) = G_1(z)$ более эффективно с использованием явной схемы. Тогда, если известно приближенное решение $y = z^n$ в момент времени t_n и шаг по времени τ , решение $\widehat{y} = z^{n+1}$ в момент времени t_{n+1} находим следующим образом:

$$\widehat{y} = \Gamma_1\left(\frac{\tau}{2}, t_n + \frac{\tau}{2}\right) \Gamma_2(\tau, t_n) \Gamma_1\left(\frac{\tau}{2}, t_n\right) y. \quad (10)$$

Здесь Γ_1 и Γ_2 — операторы, аппроксимирующие G_1 и G_2 . Таким образом, $\Gamma_1\left(\frac{\tau}{2}, t_n\right) y$ аппроксимирует решение задачи Коши $z' = G_1(z(t))$, $t \geq t_n$, $z(t_n) = y$, в результате получаем $\widehat{y}^{(1)}$. Эта задача решается методом Рунге–Кутты четвертого порядка. Затем получаем решение $\widehat{y}^{(2)} = \Gamma_2(\tau, t_n) \widehat{y}^{(1)}$, аппроксимирующее решение задачи Коши

$$z' = G_2(z(t)), \quad t \geq t_n, \quad z(t_n) = \widehat{y}^{(1)}. \quad (11)$$

Так как $G_2 = G_{2a} + G_{2b}$, где G_{2a} содержит члены, представляющие дискретизацию диффузии, а G_{2b} — дискретизация реакции, то для решения задачи (11) применяем метод расщепления, основанный на неявном методе трапеций. Этот метод включает решение двух линейных систем с матрицами J_{2a} , J_{2b} , представляющими якобианы G_{2a} и G_{2b} . Решение $\widehat{y}^{(2)}$ получаем следующим образом:

$$\begin{aligned} \widetilde{y}^{(1)} &= \widehat{y}^{(1)} + \frac{\tau}{2} G_{2a}(\widehat{y}^{(1)}), \\ \widetilde{y}^{(2)} &= \widehat{y}^{(1)} + \frac{\tau}{2} G_{2b}(\widehat{y}^{(1)}), \\ \widetilde{y}^{(3)} &= \widetilde{y}^{(2)} + \frac{\tau}{2} \left(I - \frac{\tau}{2} T_{2b}\right)^{-1} G_{2b}(\widetilde{y}^{(2)}), \\ \widehat{y}^{(2)} &= \widetilde{y}^{(3)} + \frac{\tau}{2} \left(I - \frac{\tau}{2} T_{2a}\right)^{-1} G_{2a}(\widetilde{y}^{(3)}). \end{aligned}$$

Здесь $T_{2a} = J_{2a}(\widetilde{y}^{(3)}) + O(\tau)$, $T_{2b} = J_{2b}(\widetilde{y}^{(2)}) + O(\tau)$ — аппроксимации якобианов. Решение \widehat{y} получаем, вновь применив оператор Γ_1 : $\widehat{y} = \Gamma_1\left(\frac{\tau}{2}, t_n + \frac{\tau}{2}\right) \widehat{y}^{(2)}$. Схема расщепления (10) для системы ОДУ (9) дает второй порядок точности по времени (см. [Gerisch et al., 2001]). Изложенный подход применен к численному решению системы (1) с шагом $h = 0,01$ по пространственной переменной и $\tau = 0,001$ по времени.

Результаты численных экспериментов

Для проведения численных экспериментов пространственная координата нормирована и поведение модели исследовалось на отрезке $[0, 1]$. Значения параметров локальной кинетики соответствуют значениям, выбранным для определения областей неустойчивости системы на рис. 1, *a*. Динамику системы рассмотрим при изменении коэффициентов таксиса, коэффициенты диффузии положим одинаковыми для всех популяций.

При положительном значении χ_N и отрицательном χ_R возможны оба вида неустойчивости. На рис. 2 представлены графики действительной части собственных значений в зависимости от волнового числа при $\chi_N = 1$ и $\chi_R < 0$. Остальные собственные значения отрицательны. Рис. 2, *a* соответствует $\chi_R = -0,3$; действительная часть комплексно сопряженных собственных чисел положительна при $k \in (1,2, 17,8)$. В этом случае реализуется режим стоячих волн, рис. 3 представляет динамику хищника (верхняя панель) и распределение всех видов в момент времени $t = 500$ (нижняя панель). При таком варианте хищник устремляется в места скопления жертвы, выедавая ее до тех пор, пока численность жертвы на соседней территории не вырастет из-за низкой плотности хищника. С увеличением отрицательного таксиса на ресурс возникает режим бегущих волн (рис. 3, *б*, стрелкой указано направление распространения волны). В этом случае поведенческая стратегия хищника основана на стремлении к территориям с высокой плотностью жертвы и низкой концентрацией ресурса. Дальнейшее увеличение абсолютного значения χ_R приводит к смене режима. В случае $\chi_R = -2$ $\text{Re}(\lambda) > 0$ при $k \in (0,4, 2,9)$ для комплексно сопряженных собственных чисел и $k \in (6,8, 193,4)$ для вещественного числа. Сильный отрицательный таксис на ресурс вынуждает хищника группироваться в местах его низкой плотности, в результате образуются стационарные структуры (рис. 3, *в*).

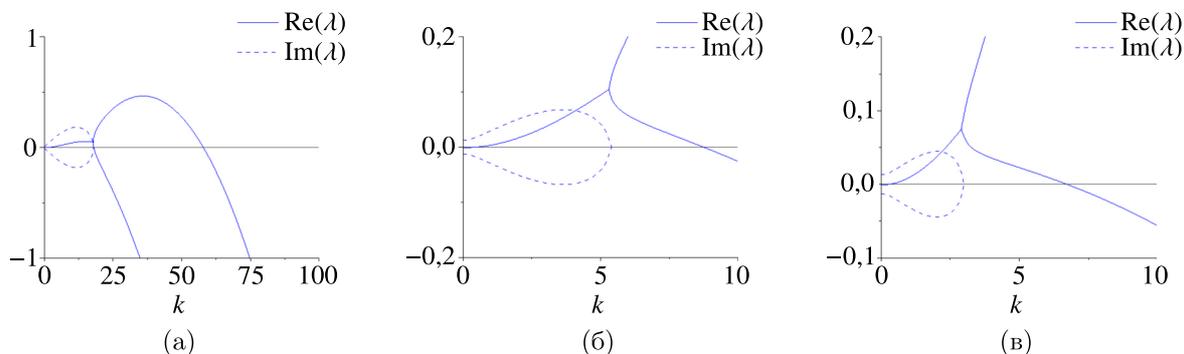


Рис. 2. График зависимости $\text{Re}(\lambda)$ от волнового числа k при $\chi_N = 1$: а) $\chi_R = -0,3$; б) $\chi_R = -1$; в) $\chi_R = -2$

При неотрицательных значениях $\chi_R < 4$ система устойчива при варьировании большинства параметров модели. Лишь в небольших диапазонах параметров μ_2, μ_3 и δ_1, δ_2 система может подвергнуться волновой неустойчивости. На рис. 4, *a* представлен график $\text{Re}(\lambda)$ при $\chi_N = 3, \chi_R = 0, \delta_1 = 0, \delta_2 = 0,3$. В этом случае образуется таксисная волна (рис. 5, *a*), для которой характерна низкая плотность хищника перед фронтом волны жертвы. С увеличением χ_R происходит бифуркация Тьюринга. На рис. 5, *a* представлены динамика хищника и распределение видов по пространству в случае $\chi_N = 1, \chi_R = 4$. После длительного колебательного режима популяция хищника сконцентрировалась в области высокой плотности ресурса.

В случае отрицательного таксиса на жертву также возможны оба вида неустойчивости. Если таксис на ресурс отсутствует, возникает стационарное неоднородное распределение видов с высокой концентрацией хищника в областях с низкой плотностью жертв (рис. 6). При положительных χ_R система подвергается неустойчивости Тьюринга (рис. 1, *a* при $\gamma < 0$). В случае $\chi_N = -1, \chi_R = 0,3, 2$ для вещественного собственного значения $\text{Re}(\lambda) > 0$ при $k \in (0,6, 11,9)$

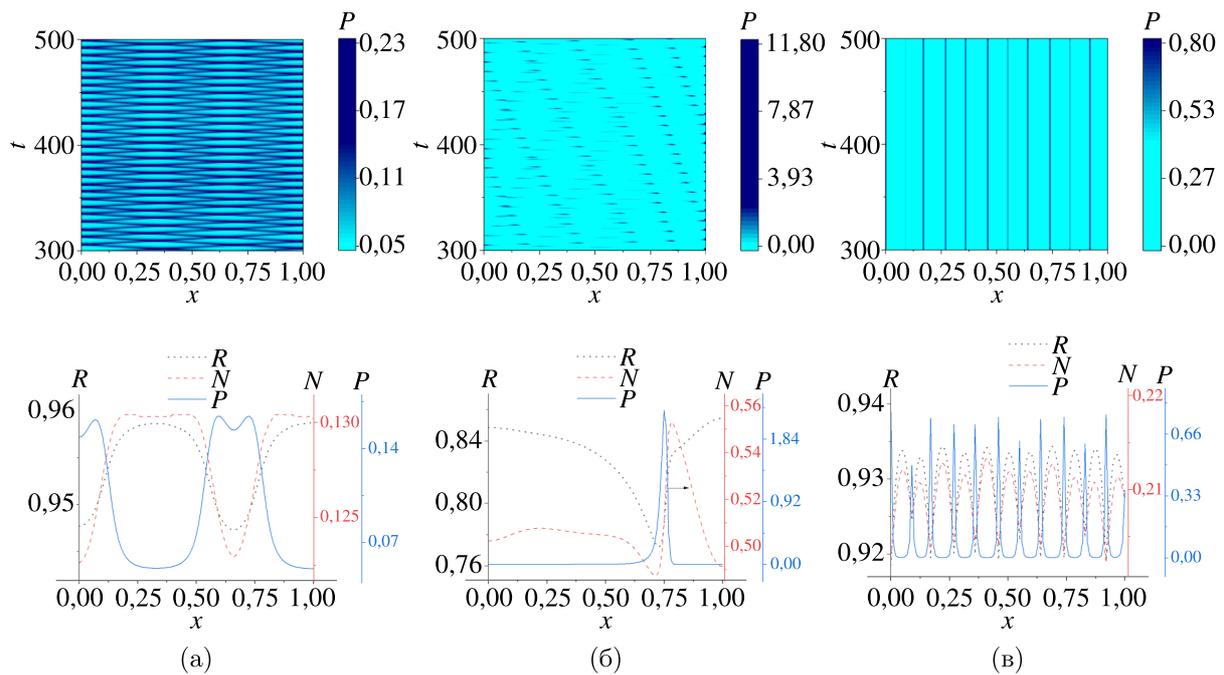


Рис. 3. Динамика хищника и распределение популяций в момент времени $t = 500$ при $\chi_N = 1, \chi_R < 0$. Значения параметров соответствуют вариантам рис. 2

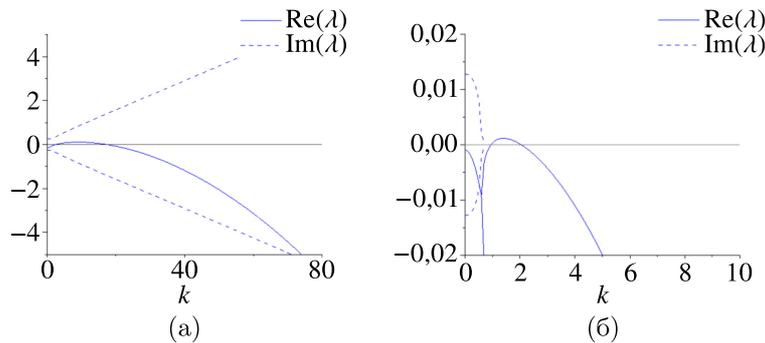


Рис. 4. График зависимости $\text{Re}(\lambda)$ от волнового числа k : а) $\chi_N = 3, \chi_R = 0$; б) $\chi_N = 1, \chi_R = 4$

и $k \in (0,6, 11,9)$ соответственно. Распределение видов в пространстве в этом случае демонстрирует рис. 6, б, в. Избегая областей с высокой концентрацией жертвы, хищник группируется вблизи пиков концентрации ресурса.

При отрицательном χ_R возможны оба вида неустойчивости. При $\chi_N = -1, \chi_R = -2$ для вещественного числа $\text{Re}(\lambda) > 0$ при $k \in (1, 195,7)$, в этом случае система подвергается неустойчивости Тьюринга. В результате образуются стационарные структуры с разной плотностью. При уменьшении коэффициентов диффузии, что можно интерпретировать как увеличение размеров области, система подвергается волновой неустойчивости (рис. 7). Динамика хищника и распределение видов для случая отрицательного таксиса на оба вида представлены на рис. 8.

Заключение

В работе рассмотрена модель пространственно-временной динамики сообщества трех популяций, учитывающая всеядность хищника. Направленные перемещения хищника определяются изменением плотности жертвы и ресурса, которые могут выступать как аттрактанты, так

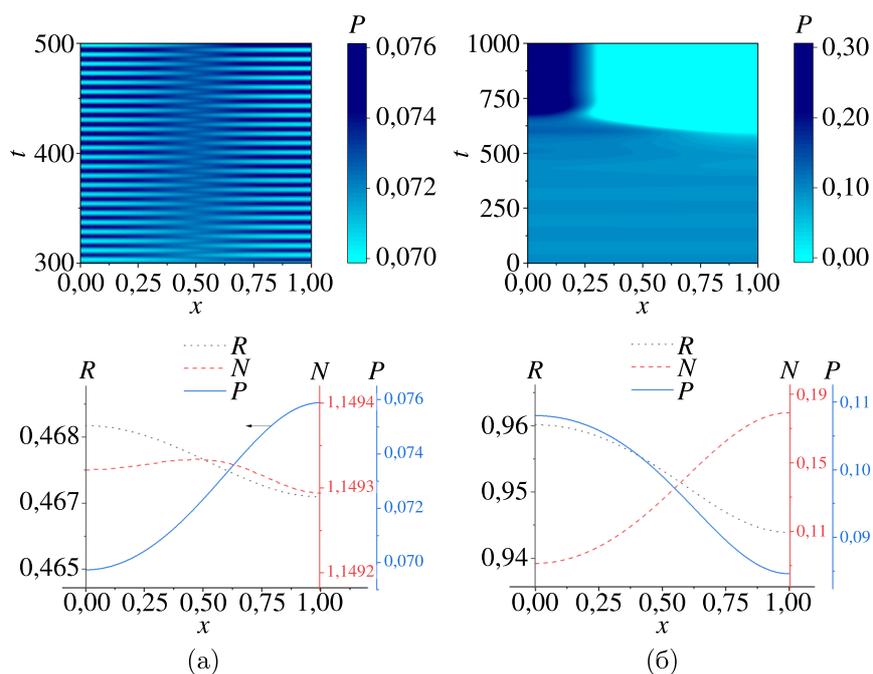


Рис. 5. Динамика хищника и распределение популяций в момент времени $t = 500$ при $\chi_N > 0$, $\chi_R \geq 0$. Значения параметров соответствуют вариантам рис. 4

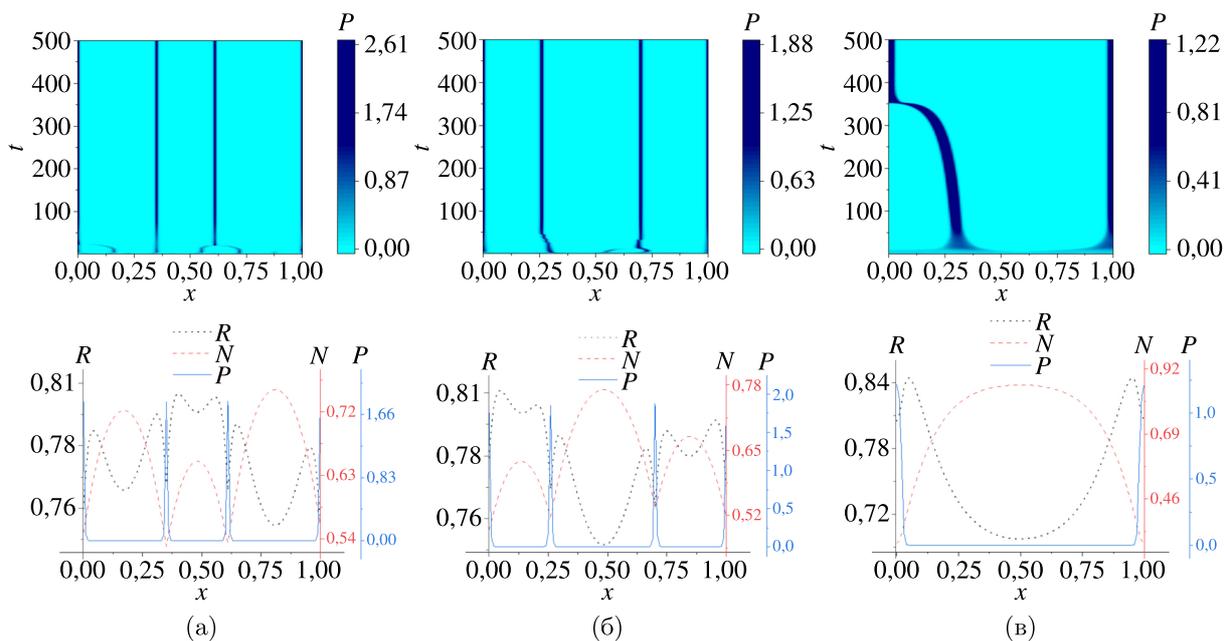


Рис. 6. Динамика хищника и распределение популяций в момент времени $t = 500$ при $\chi_N = -1$: а) $\chi_R = 0$; б) $\chi_R = 0,3$; в) $\chi_R = 2$

и репеленты. Проведен линейный анализ устойчивости системы к пространственно неоднородным возмущениям. Получены достаточные условия возникновения неустойчивости Тьюринга и волновой. Показано, что система может терять устойчивость с увеличением скорости таксиса. Анализ влияния параметров локальной кинетики популяций на динамику системы выявил следующие свойства системы. При положительном таксисе на ресурс возможна только неустой-

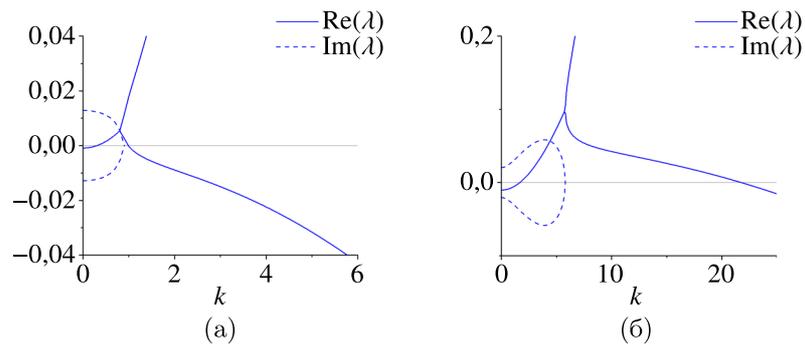


Рис. 7. График зависимости $\text{Re}(\lambda)$ от волнового числа k при $\chi_N < 0$: а) $\chi_N = -1, \chi_R = -2$; б) $\chi_N = -0,1, \chi_R = -0,5, D_i = 10^{-4}, \delta_1 = 0, \delta_2 = 0,3$

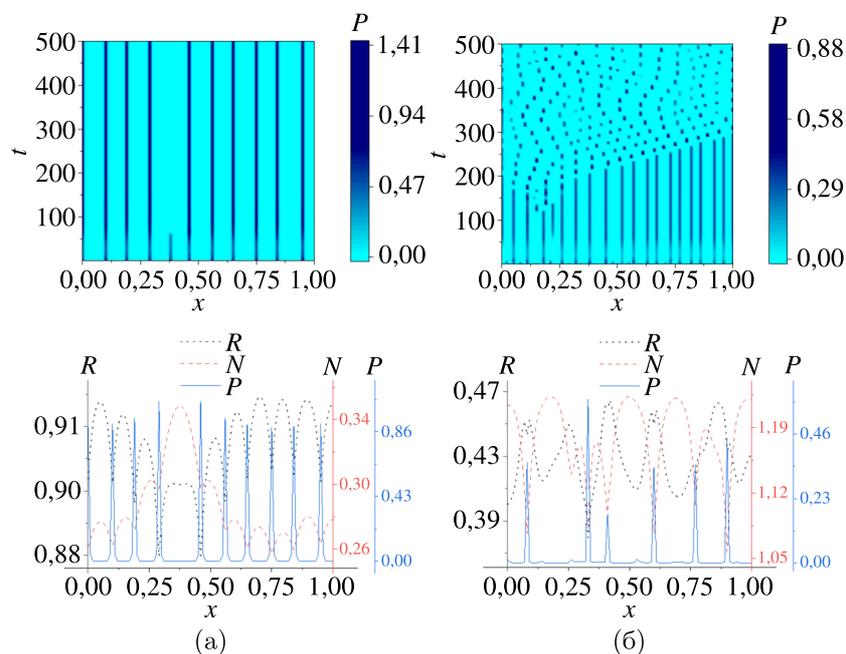


Рис. 8. Динамика хищника и распределение популяций в момент времени $t = 500$ при $\chi_N < 0, \chi_R < 0$. Значения параметров соответствуют вариантам рис. 7

чивость Тьюринга. В случае отрицательного таксиса система может подвергаться обоим типам неустойчивости. Изменение скорости потребления хищника и коэффициентов самолимитирования практически не влияет на расположение областей неустойчивости при любых скоростях таксиса, за исключением случая, когда таксис на жертву положительный, а на ресурс — неотрицательный. В этом случае система либо может быть устойчивой, либо может подвергаться неустойчивости Тьюринга при достаточно большой скорости таксиса на ресурс; при отсутствии таксиса на жертву может возникнуть волновая неустойчивость. Коэффициенты внутривидовой конкуренции жертвы и хищника, δ_1 и δ_2 , имеют различное влияние на смену динамических режимов. Увеличение самолимитирования жертвы стабилизирует систему, в то время как система остается неустойчивой при изменении δ_2 .

Анализ системы выявил, что при отрицательном таксисе на ресурс система подвергается обоим видам неустойчивости. В случае положительного таксиса на жертву могут инициироваться как стационарные структуры, так и стоячие либо бегущие волны. При отрицательном таксисе на жертву численные эксперименты проводились для различных вариантов коэффициентов диф-

фузии от $D_i = 10^{-3}$ до $D_i = 10^{-7}$, что можно интерпретировать как изменение размера области, так как пространственная координата нормирована. Структуры Тьюринга образуются и в малых, и в больших областях; периодические структуры появляются только при уменьшении коэффициентов диффузии, что соответствует увеличению области.

Результаты численных экспериментов демонстрируют разнообразную динамику системы, включая образование устойчивых и неустойчивых стационарных структур, волновой режим. В реальных сообществах подобная пространственная гетерогенность может быть вызвана различными причинами как физической, так и биологической природы. Неоднородность планктонных сообществ инициируется турбулентной адвекцией [Abraham, 1998] или поведением зоопланктона в ответ на присутствие в системе токсичного фитопланктона [Semplice, Venturino, 2013]. Распространение пространственных волн, вызванных таксисом, наблюдается в популяциях бактерий, реагирующих на изменение градиента аттрактанта или репеллента [Иваницкий, Медвинский, Цыганов, 1994]. Волновые решения демонстрируют модели, описывающие инвазию видов [Morozov, Petrovskii, Li, 2006] или инфекций [Bate, Hilker, 2019].

В представленной работе возникновение таксисной волны продемонстрировано для случая положительного таксиса на жертву при условии нулевого либо отрицательного таксиса на ресурс. Таксисные волны характеризуются пониженной плотностью хищника перед передним фронтом волны жертвы, подобные решения характерны для моделей «хищник – жертва» [Цыганов, Бикташев, 2009]. Отрицательный таксис можно трактовать как переключение в питании хищника с одного вида на другой, в том числе связанное с размером жертвы, или стремление избегать мест скопления жертв, использующих защитный механизм. В работе рассмотрен вариант отрицательного таксиса на оба вида; этот случай скорее демонстрирует свойства системы, чем поведение реального биологического сообщества, так как подтверждение подобной поведенческой стратегии хищника автором не найдено. Можно предположить, что в случае представления хищника как агрегированной группы, включающей разные виды либо возрастные классы, вариант с отрицательным таксисом на оба вида можно трактовать как стратегию разных подгрупп. Тогда результаты численных экспериментов, полученные в работе, можно сравнить с поведением модели, описывающей эту группу как разагрегированную. Динамика системы для одного из таких вариантов, представленная на рис. 8, демонстрирует ситуацию, когда хищник сначала растет в областях с низкой плотностью и жертвы, и ресурса. Но из-за недостатка пищи начинает смещаться в соседние области, где плотность ресурса и жертвы выше. Подобная динамика наблюдалась и в экоэпидемиологической модели [Bate, Hilker, 2019], учитывающей отрицательный таксис хищника на инфицированную или здоровую жертвы.

Приложение

Доказательство теоремы 1.

1. Проверим возможность неустойчивости Тьюринга. Так как $r_0(k^2 = 0) = p_0 > 0$ и $\lim_{k^2 \rightarrow \infty} r_0(k^2) = \infty$, то для того, чтобы существовало $k^2 > 0$ такое, что $r_0(k^2) < 0$, необходимо $s_{02} < 0$ или $s_{01} < 0$. В этом случае либо уравнение $r_0(k^2) = 0$ не имеет положительных корней, либо существуют такие $0 < k_1^2 < k_2^2$, что $r_0(k^2) < 0$ в интервале (k_1^2, k_2^2) . Перепишем s_{01} и s_{02} следующим образом:

$$\begin{aligned} s_{01} &= \bar{D}_1 + \chi_N P^* A_1 (\gamma - \gamma_1), \\ s_{02} &= -\bar{D}_2 - \chi_N P^* A_3 (\gamma - \gamma_2), \end{aligned}$$

где

$$\begin{aligned} \bar{D}_1 &= D_1(a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32}) + D_2(a_{11}a_{33} - a_{13}a_{31}) + D_3(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}), \\ \bar{D}_2 &= D_2D_3a_{11} + D_1D_3a_{22} + D_1D_2a_{33}, \\ A_1 &= a_{22}a_{13} - a_{12}a_{23}, \quad A_2 = a_{11}a_{23} - a_{13}a_{21}, \quad \gamma_1 = -\frac{A_2}{A_1}, \\ A_3 &= D_2a_{13} < 0, \quad A_4 = D_1a_{23} < 0, \quad \gamma_2 = -\frac{A_4}{A_3} > 0. \end{aligned}$$

Введем обозначения

$$\begin{aligned} \chi_{T1} &= -\frac{\bar{D}_1}{P^*A_1(\gamma - \gamma_1)}, \\ \chi_{T2} &= -\frac{\bar{D}_2}{P^*A_3(\gamma - \gamma_2)}. \end{aligned}$$

Для того чтобы $s_{01} < 0$, достаточно $\chi_N > \chi_{T1}$ при $\gamma < \gamma_1$ и $A_1 > 0$ или $\gamma > \gamma_1$ и $A_1 < 0$ либо $\chi_N < \chi_{T1}$ при $\gamma > \gamma_1$ и $A_1 > 0$ или $\gamma < \gamma_1$ и $A_1 < 0$. Условие $s_{02} < 0$ выполняется, если $\chi_N > \chi_{T2}$ при $\gamma < \gamma_2$ и $\chi_N < \chi_{T2}$ при $\gamma > \gamma_2$.

Рассмотрим следующий предел:

$$\lim_{\chi_N \rightarrow \pm\infty} \frac{r_0(k^2)}{\chi_N} = \pm P^* [-A_3(\gamma - \gamma_2)k^2 + A_1(\gamma - \gamma_1)]k^2 = \pm P^* R_1 k^2.$$

Тогда существуют такие $k^2 > 0$, что $R_1 < 0$, если $\gamma < \gamma_2$ либо $\gamma > \gamma_1$ и $A_1 < 0$ или $\gamma < \gamma_1$ при $A_1 > 0$. А значит, при достаточно больших положительных $\chi_N > \max\{\chi_{T1}, \chi_{T2}\}$ существует диапазон $k^2 > 0$, при которых $r_0(k^2) < 0$. Аналогично: если $\chi_N < 0$ и $\chi_N < \min\{\chi_{T1}, \chi_{T2}\}$, то $r_0(k^2) < 0$ при $\gamma > \gamma_2$ либо $\gamma > \gamma_1$ и $A_1 > 0$ или $\gamma < \gamma_1$ при $A_1 < 0$.

2. Для волновой неустойчивости должно существовать $k^2 > 0$ такое, что выполняется условие

$$r(k^2) = s_3(k^2)^3 + s_2(k^2)^2 + s_1k^2 + s_0 < 0,$$

где

$$s_3 = s_{21}s_{12} - s_{03}, \quad s_2 = s_{21}s_{11} + s_{12}p_2 - s_{02}, \quad s_1 = s_{21}p_1 + s_{11}p_2 - s_{01}, \quad s_0 = p_2p_1 - p_0.$$

Так как $r(k^2 = 0) = p_2p_1 - p_0 > 0$ и $\lim_{k^2 \rightarrow \infty} r(k^2) = \infty$, то для существования положительных корней $r(k^2) = 0$ необходимо выполнение одного из условий: $s_1 < 0$ или $s_2 < 0$.

$$\begin{aligned} s_1 &= \bar{D}_3 + \chi_N P^* A_5 (\gamma - \gamma_3), \\ s_2 &= -\bar{D}_4 - \chi_N P^* A_7 (\gamma - \gamma_4), \end{aligned}$$

где $\bar{D}_3 = -D_1 - (D_1(a_{22} + a_{33}) + D_2(a_{11} + a_{33}) + D_3(a_{11} + a_{22}))p_2 + (D_1 + D_2 + D_3)p_1$, $\bar{D}_4 = -(D_1 + D_2 + D_3)(D_1(a_{22} + a_{33}) + D_2(a_{11} + a_{33}) + D_3(a_{11} + a_{22})) + D_2D_3a_{11} + D_1D_3a_{22} + D_1D_2a_{33}$, $A_5 = a_{11}a_{13} + a_{13}a_{33} + a_{12}a_{23}$, $A_6 = a_{22}a_{23} + a_{23}a_{33} + a_{13}a_{21}$, $A_7 = (D_1 + D_3)a_{13} < 0$, $A_8 = (D_2 + D_3)a_{23} < 0$, $\gamma_3 = -\frac{A_6}{A_5}$, $\gamma_4 = -\frac{A_8}{A_7}$. Введем обозначения

$$\begin{aligned} \chi_{W1} &= -\frac{\bar{D}_3}{P^*A_5(\gamma - \gamma_3)}, \\ \chi_{W2} &= -\frac{\bar{D}_4}{P^*A_7(\gamma - \gamma_4)}. \end{aligned}$$

Для того чтобы $s_1 < 0$, достаточно $\chi_N > \chi_{W1}$ при $\gamma < \gamma_3$ и $A_5 > 0$ или $\gamma > \gamma_3$ и $A_5 < 0$ либо $\chi_N < \chi_{W1}$ при $\gamma > \gamma_3$ и $A_5 > 0$ или $\gamma < \gamma_3$ и $A_5 < 0$. $s_2 < 0$, если $\chi_N > \chi_{W2}$ при $\gamma < \gamma_4$ и $\chi_N < \chi_{W2}$ при $\gamma > \gamma_4$.

Рассмотрим следующий предел:

$$\lim_{\chi_N \rightarrow \pm\infty} \frac{r(k^2)}{\chi_N} = \pm P^* \left[-A_7(\gamma - \gamma_4)k^2 + A_5(\gamma - \gamma_3) \right] k^2 = \pm P^* R_2 k^2.$$

Тогда существуют такие $k^2 > 0$, что $R_2 < 0$, если либо $\gamma < \gamma_4$, либо $\gamma > \gamma_3$ и $A_5 < 0$ или $\gamma < \gamma_3$ при $A_5 > 0$. А значит, при достаточно больших положительных $\chi_N > \max\{\chi_{W1}, \chi_{W2}\}$ существует диапазон $k^2 > 0$, при которых $r(k^2) < 0$. Аналогично: если $\chi_N < 0$ и $\chi_N < \min\{\chi_{W1}, \chi_{W2}\}$, то $r(k^2) < 0$, если либо $\gamma > \gamma_4$, либо $\gamma < \gamma_3$ при $A_5 < 0$ или $\gamma > \gamma_3$ при $A_5 > 0$.

Список литературы (References)

- Березовская Ф. С., Карев Г. П.* Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физических наук. — 1999. — Т. 169, № 9. — С. 1011–1024.
Berezovskaya F. S., Karev G. P. Bifurcations of travelling waves in population taxis models // Phys. Uspekhi. — 1999. — Vol. 42, No. 9. — P. 917–929. (Original Russian paper: *Berezovskaya F. S., Karev G. P.* Bifurkacii begushchih voln v populyacionnyh modelyah s taksisom // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 1999. — Vol. 169, No. 9. — P. 1011–1024.)
- Борина М. Ю., Полежаев А. А.* Диффузионная неустойчивость в трехкомпонентной модели типа «реакция–диффузия» // Компьютерные исследования и моделирование. — 2011. — Т. 3, № 2. — С. 135–146.
Borina M. Yu., Polezhaev A. A. Diffuzionnaya neustojchivost' v trekhkomponentnoj modeli tipa "reakciya–diffuziya" [Diffusion instability in a three-component model of the reaction-diffusion type] // Computer research and modeling. — 2011. — Vol. 3, No. 2. — P. 135–146 (in Russian).
- Гиричева Е. Е.* Анализ неустойчивости системы «хищник–жертва», вызванной таксисом, на примере модели сообщества планктона // Компьютерные исследования и моделирование. — 2020. — Т. 12, № 1. — С. 185–199. — DOI: 10.20537/2076-7633-2020-12-1-185-199
Giricheva E. E. Analiz neustoichivosti sistemy "khishchnik–zhertva", vyzvannoi taksisom, na primere modeli soobshchestva planktona [Analysis of taxis-driven instability of a predator–prey system through the plankton community model] // Computer research and modeling. — 2020. — Vol. 12, No. 1. — P. 185–199 (in Russian).
- Гиричева Е. Е.* Сосуществование популяций в модели трофической цепи с учетом всеядности хищника и внутривидовой конкуренции жертв // Математическая биология и биоинформатика. — 2021. — Т. 16, № 2. — С. 394–410. — <https://doi.org/10.17537/2021.16.394>
Giricheva E. E. Sosushchestvovanie populyatsii v modeli troficheskoi tsepi s uchetom vseядности khishchnika i vnutrividovoi konkurentsii zhertv [Coexistence of the three trophic levels in a model with intraguild predation and intraspecific competition of prey] // Matematicheskaya biologiya i bioinformatika [Mathematical biology and bioinformatics]. — 2021. — Vol. 16, No. 2. — P. 394–410 (in Russian).
- Иваницкий Г. Р., Медвинский А. Б., Цыганов М. А.* От динамики популяционных автоволн, формируемых живыми клетками, к нейроинформатике // Успехи физических наук. — 1994. — Т. 164, № 10. — С. 1041–1072.
Ivanitsky G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A. From the dynamics of population autowaves generated by living cells to neuroinformatics // Phys. Uspekhi. — 1994. — Vol. 37, No. 10. — P. 961–989. (Original Russian paper: *Ivanitsky G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A.* Ot dinamiki populyacionnyh avtovoln, formiruemykh zhivymi kletkami, k neiroinformatike // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 1994. — Vol. 164, No. 10. — P. 1041–1072.)
- Кузнецов М. Б.* Исследование формирования структур Тьюринга под влиянием волновой неустойчивости // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 3. — С. 397–412.
Kuznetsov M. B. Issledovanie formirovaniya struktur Tyuringa pod vliyaniem volnovoi neustoichivosti [Investigation of Turing structures formation under the influence of wave instability] // Computer research and modeling. — 2019. — Vol. 11, No. 3. — P. 397–412 (in Russian).
- Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А.* Нелинейная динамика системы «хищник–жертва» на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2021. — Т. 29, № 5. — С. 751–764.

- Tsybulin V. G., Ha D. T., Zelenchuk P. A.* Nelineinaya dinamika sistemy “khishchnik – zhertva” na neodnorodnom areale i stsenarii lokal’nogo vzaimodeistviya vidov [Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species] // *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Prikladnaya nelineinaya dinamika* [Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics]. – 2021. – Vol. 29, No 5. – P. 751–764 (in Russian).
- Цыганов М. А., Бикташев В. Н.* Солитонное и полусолитонное взаимодействие волн в возбудимых системах с нелинейной кросс-диффузией // *Компьютерные исследования и моделирование*. – 2009. – Т. 1, № 1. – С. 109–115. – DOI: 10.20537/2076-7633-2009-1-1-109-115
- Tsyganov M., Biktashev V.* Solitonnoe i polusolitonnoe vzaimodejstvie voln v vozбудимых sistemah s nelinejnoy kross-diffuziej [Soliton and half-soliton interaction of solitary waves in excitable media with non-linear cross-diffusion] // *Computer Research and Modeling*. – 2009. – Vol. 1, No. 1. – P. 109–115 (in Russian).
- Abraham E. R.* The generation of plankton patchiness by turbulent stirring // *Nature*. – 1998. – Vol. 391, No. 6667. – P. 577–580.
- Bate A. M., Hilker F. M.* Prey taxis and travelling waves in an eco-epidemiological model // *Bulletin of mathematical biology*. – 2019. – Vol. 81. – P. 995–1030.
- Bell J., Haskell E. C.* Attraction–repulsion taxis mechanisms in a predator–prey model // *Partial Differential Equations and Applications*. – 2021. – Vol. 2. – P. 1–29.
- Castillo-Santos F. E. et al.* 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. – Vol. 8, No. 03. – P. 358.
- Fonda U. S. et al.* Relationships between microzooplankton and mesozooplankton: competition versus predation on natural assemblages of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea) // *Journal of Plankton Research*. – 2005. – Vol. 27, No. 10. – P. 973–973.
- Gerisch A. et al.* A positive splitting method for mixed hyperbolic-parabolic systems // *Numerical Methods for Partial Differential Equations: An International Journal*. – 2001. – Vol. 17, No. 2. – P. 152–168.
- Gibert J. P., Yeakel J. D.* Laplacian matrices and Turing bifurcations: Revisiting Levin 1974 and the consequences of spatial structure and movement for ecological dynamics // *Theoretical Ecology*. – 2019. – Vol. 12. – P. 265–281.
- Giricheva E.* Stability and bifurcation analysis of a tri-trophic food chain model with intraguild predation // *International Journal of Biomathematics*. – 2023. – Vol. 16, No. 2. – P. 2250073. – <https://doi.org/10.1142/S1793524522500735>
- Guo X., Wang J.* Dynamics and pattern formations in diffusive predator-prey models with two prey-taxis // *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. – 2019. – Vol. 42, No. 12. – P. 4197–4212.
- Hamilton W. D.* Geometry of the selfish herd // *Journal of Theoretical Biology*. – 1971. – Vol. 31, No. 2. – P. 295–311.
- Han R., Dai B., Chen Y.* Pattern formation in a diffusive intraguild predation model with nonlocal interaction effects // *AIP Advances*. – 2019. – Vol. 9, No. 3. – P. 035046.
- Han R., Röst G.* Stationary and oscillatory patterns of a food chain model with diffusion and predator-taxis // *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. – 2023.
- Hsu S. B., Ruan S., Yang T. H.* Analysis of three species Lotka–Volterra food web models with omnivory // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. – 2015. – Vol. 426, No. 2. – P. 659–687.
- Hundsdoerfer W. H., Verwer J. G.* Numerical solution of time-dependent advection–diffusion–reaction equations. – Berlin: Springer, 2003. – Vol. 33. – P. x+471.
- Jin H. Y., Wang Z. A., Wu L.* Global dynamics of a three-species spatial food chain model // *Journal of Differential Equations*. – 2022. – Vol. 333. – P. 144–183.
- Kareiva P., Odell G.* Swarms of predators exhibit “prey taxis” if individual predators use area restricted search // *American Naturalist*. – 1987. – Vol. 130. – P. 233–270.

- Kleppel G.S.* On the diets of calanoid copepods // *Marine Ecology-Progress Series*. — 1993. — Vol. 99. — P. 183–195.
- Kumari S., Upadhyay R.K.* Dynamics comparison between non-spatial and spatial systems of the plankton–fish interaction model // *Nonlinear Dynamics*. — 2020. — Vol. 99, No. 3. — P. 2479–2503.
- Lee J.M., Hillen T., Lewis M.A.* Pattern formation in prey-taxis systems // *Journal of biological dynamics*. — 2009. — Vol. 3, No. 6. — P. 551–573.
- Malchow H., Petrovskii S.V., Venturino E.* Spatiotemporal patterns in ecology and epidemiology: theory, models, and simulation. — CRC Press, 2007.
- Mishra P., Wrzosek D.* Repulsive chemotaxis and predator evasion in predator–prey models with diffusion and prey-taxis // *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*. — 2022. — Vol. 32, No. 01. — P. 1–42.
- Morozov A., Petrovskii S., Li B.L.* Spatiotemporal complexity of patchy invasion in a predator-prey system with the Allee effect // *Journal of theoretical Biology*. — 2006. — Vol. 238, No. 1. — P. 18–35.
- Mortoja S.G., Panja P., Mondal S.K.* Stability analysis of plankton–fish dynamics with cannibalism effect and proportionate harvesting on fish // *Mathematics*. — 2023.— Vol. 11, No. 13. — P. 3011.
- Nathan R. et al.* A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2008. — Vol. 105, No. 49. — P. 19052–19059.
- Nicola E.M.* Drifting pattern domains in a reaction-diffusion system with nonlocal coupling // *Physical Review E*. — 2002. — Vol. 65, No. 5. — P. 055101.
- Pang P.Y.H., Wang M.* Strategy and stationary pattern in a three-species predator–prey model // *Journal of Differential Equations*. — 2004. — Vol. 200, No. 2. — P. 245–273.
- Qiu S., Mu C., Tu X.* Dynamics for a three-species predator–prey model with density-dependent motilities // *Journal of Dynamics and Differential Equations*. — 2023. — Vol. 35, No. 1. — P. 709–733.
- Semplice M., Venturino E.* Travelling waves in plankton dynamics // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. — 2013. — Vol. 8, No. 6. — P. 64–79.
- Skellam J.G.* Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika*. — 1951. — Vol. 38, No. 1/2. — P. 196–218.
- Turchin P.* Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. — Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- Wang K., Wang Q., Yu F.* Stationary and time-periodic patterns of two-predator and one-prey systems with prey-taxis // *Discrete and Continuous Dynamical Systems*. — 2017. — Vol. 37, No. 1. — P. 505–543.
- Wang Q., Song Y., Shao L.* Nonconstant positive steady states and pattern formation of 1d prey-taxis systems // *Journal of Nonlinear Science*. — 2017. — Vol. 27, No. 1. — P. 71–97.
- Wang X., Wang W., Zhang G.* Global bifurcation of solutions for a predator–prey model with prey-taxis // *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. — 2015. — Vol. 38, No. 3. — P. 431–443.
- Wu C.J., Chiang K.P., Liu H.* Diel feeding pattern and prey selection of mesozooplankton on microplankton community // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2010. — Vol. 390, No. 2. — P. 134–142.
- Xiao D., Ruan S.* Codimension two bifurcations in a predator–prey system with group defense // *International Journal of Bifurcation and Chaos*. — 2001. — Vol. 11, No. 08. — P. 2123–2131.
- Yang L.A.* Pattern formation arising from interactions between Turing and wave instabilities // *The Journal of chemical physics*. — 2002. — Vol. 117, No. 15. — P. 7259–7265.