

ВЛИЯНИЕ СТРАХА НА СИСТЕМУ С ЗАДЕРЖКОЙ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» С УБЕЖИЩЕМ ДЛЯ ЖЕРТВЫ ПРИ НАЛИЧИИ ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ПИЩИ

© 2021 г. С. Мондал, Г.П. Саманта

Индийский Институт инженерных наук и технологий, Шибпур, Ховрах-711103, Индия

E-mail: sudeshnamondal43@gmail.com, gpsamanta@math.iests.ac.in

Поступила в редакцию 26.06.2020 г.

После доработки 08.07.2020 г.

Принята к публикации 25.07.2020 г.

В ходе полевых экспериментов на наземных позвоночных было замечено, что прямое нападение при взаимодействии хищника и жертвы может не только повлиять на динамику популяции, но и косвенно повлиять на страх хищника (ощущаемый жертвой) через химические и/или голосовые сигналы, может также снизить воспроизводство жертвы и изменить ее историю жизни. В настоящей работе исследовано влияние страха на жертву с помощью системы «хищник–жертва» Беддингтона–ДеАнгелиса, включающей убежище жертвы и наличие дополнительной пищи. Во-первых, обсуждена положительность и равномерная ограниченность решений, которые делают предлагаемую систему хорошо работающей. Вводятся критерии существования, анализ локальной и глобальной устойчивости всех состояний равновесия. Далее представлены условия возникновения транскритических бифуркаций. Кроме того, изучен устойчивый характер точки равновесия сосуществования для различных комбинаций факторов задержки; обнаружено, что непрерывное увеличение параметров задержки может переключить стабильность равновесия со стабильной спирали на стабильные колебания предельного цикла через сверхкритическую бифуркацию Хопфа. Для проверки аналитических результатов с помощью MATLAB было выполнено обширное численное моделирование. Численно влияние убежища добычи на выживание хищника было представлено с помощью введения дополнительной пищи.

Ключевые слова: убежище жертвы, эффект страха, дополнительная пища; локальные бифуркации, глобальная стабильность, временные задержки.

DOI: 10.31857/S0006302921030133

1. ВВЕДЕНИЕ

В экологии и эволюционной биологии одной из важных тем является взаимодействие хищника и жертвы, которое преобразует энергию с одного трофического уровня на более высокие трофические уровни. В целом размер популяции жертвы и структура сообщества могут регулироваться хищниками. Иногда влияние хищников на виды добычи может варьироваться в зависимости от различных ситуаций. Оно может быть прямым и смертельным, а может быть косвенным и не истребляющим. В случае прямого воздействия хищник съедает добычу [1], и это давняя точка зрения в модели «хищник–жертва». В случае косвенного воздействия страх перед хищником наводит на популяцию жертвы и, как следствие, влияет на уровень рождаемости и вызывает изменения в поведении жертвы [2].

В литературе есть много исследовательских работ по моделям «хищник–жертва» с функцио-

нальными реакциями Холлинга II типа (зависимыми только от жертвы) [3–5], функциональными реакциями Беддинга–ДеАнгелиса (зависимыми как от жертвы, так и от хищника, без сингулярности на низком уровне размера популяции) [6, 7] и функциональными реакциями, зависящими от соотношения хищников и жертв (зависимости как жертв, так и хищников с сингулярностью при малом размере популяции) [8]. Однако в этих исследованиях хищник убивает добычу напрямую. Но недавние полевые экспериментальные исследования показали, что косвенное воздействие (эффект страха) на виды-жертвы более эффективно, чем прямое воздействие на динамику популяций экологических систем [9, 10]. Страх перед хищником (ощущаемый добычей) создает психологический стресс для жертв, поскольку они всегда опасаются возможного нападения. В результате снижается скорость воспроизводства добычи и изменяется ее жизненный цикл. В подтверждение этого упоминается, что в

экосистеме Большого Йеллоустоуна волки (*Canis lupus*) влияют на репродуктивную физиологию лося (*Cervus elaphus*) [11]. Когда виды-жертвы распознают сигнал хищника (химический/голосовой), они тратят больше времени на то, чтобы внимательно следить за обнаружением опасности, а не на поиски пищи. Таким образом, рождаемость испуганной жертвы снижается, и она применяет некоторые механизмы выживания, такие как голодание [9, 12]. Например, некоторые птицы реагируют на звук хищника путем защиты от хищников [9, 12] и убегают из своих гнезд при первых признаках опасности [12]. Такое поведение против хищников может повлиять на выживание и воспроизводство птиц [12]. Экспериментально исследовано, что при отсутствии прямого умерщвления воспроизводство потомства певчих воробьев (*Melospiza melodia*) может быть уменьшено на 40% в результате воздействия чувства страха, создаваемого хищником [10]. Таким образом, это сокращение, вызванное антихищническим поведением, влияет на рождаемость и выживаемость потомства. Следовательно, цена страха (помимо прямого хищничества) должна быть внесена во взаимодействие хищник-жертва. В 2016 г. авторы работы [13] впервые предложили математическую модель взаимодействия хищника и жертвы, рассматривая страх хищника у видов-жертв, когда рождение жертв снижается из-за уровня страха (ощущаемого жертвой). В работе [14] авторы исследовали динамику модели с задержкой «хищник–жертва» с влиянием эффекта страха при наличии дополнительной пищи. В 2019 г. авторы работы [15] изучали влияние эффекта страха в системе хищник-жертва, включающей убежище для добычи. Недавно в работе [16] была проанализирована динамика модели с задержкой «хищник–жертва» с учетом нелинейной функции убежища жертвы под влиянием эффекта страха и дополнительной пищи.

В данной статье мы исследовали эффект страха в системе «хищник–жертва», включающей убежище жертвы с функциональной реакцией Беддингтона–ДеАнджелеса в присутствии дополнительной пищи. На самом деле добыче требуется некоторое время для оценки риска нападения хищников после улавливания химических и/или голосовых сигналов. Также хищник не может мгновенно переваривать пищу. Требуется некоторое время задержки, известное как задержка беременности. Итак, в предлагаемой модели мы включили временную задержку τ_1 в уменьшенную рождаемость жертвы из-за страха хищника и временную задержку τ_2 в член взаимодействия [17]. Обычно экологическая система дестабилизируется из-за запаздывания.

Система теряет свою устойчивость и претерпевает колебания предельного цикла через бифур-

кацию Хопфа выше критического значения задержки [18]. Следовательно, включение временных задержек делает нашу предлагаемую систему более реалистичной, чем система без задержки.

Данная работа организована следующим образом: Раздел «Конфигурация модели» посвящен формулировке предлагаемой системы на основе некоторых биологических допущений. В разделе «Положительность и равномерная ограниченность» мы доказали положительность и равномерную ограниченность решений системы. Условия равномерной непрерывности изучаются в разделе «Равномерная устойчивость». В следующем разделе («Критерии вымирания») мы обсудили критерии вымирания обеих популяций. Раздел «Точки равновесия и анализ их устойчивости» описывает критерии выполнимости и анализ локальной устойчивости всех положений равновесия вместе с анализом глобальной устойчивости каждого из положений равновесия и условиями возникновения локальных бифуркаций для каждого граничного равновесия. В разделе «Влияние дискретных временных задержек» мы проанализировали природу устойчивости и существование сверхкритической бифуркации Хопфа в точке равновесия сосуществования при различных комбинациях параметров запаздывания (τ_1 и τ_2). В следующем разделе («Численное моделирование») мы подтвердили аналитические выводы с помощью численных расчетов с использованием MATLAB. Наконец, в последнем разделе дается краткое заключение.

2. КОНФИГУРАЦИЯ МОДЕЛИ

При построении предлагаемой системы мы делаем следующие допущения.

1. Популяция добычи растет по логистической кривой в отсутствие хищника, что регулируется следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{dx}{dt} = rx - d_1x - a_1x^2, \quad (2.1)$$

где x представляет популяцию жертвы в момент времени t , r – коэффициент рождаемости добычи, d_1 – коэффициент естественной смертности жертвы, a_1 – коэффициент смертности из-за внутривидовой конкуренции между особями жертвы.

Пусть y – биомасса хищника.

Чтобы учесть эффект страха, мы умножаем монотонно убывающую функцию $\phi(k, y) = 1/(1 + ky)$ [29] на коэффициент рождаемости (r) популяции жертв, где k представляет собой уровень страха, снижающий рождаемость добычи. Функция $\phi(k, y)$ удовлетворяет следующим условиям :

$$(i)\phi(0, y) = 1,$$

- (ii) $\phi(k, 0) = 1$,
 (iii) $\lim_{k \rightarrow \infty} \phi(k, y) = 0$,
 (iv) $\lim_{y \rightarrow \infty} \phi(k, y) = 0$,
 (v) $\frac{\partial \phi(k, y)}{\partial k} < 0$,
 (vi) $\frac{\partial \phi(k, y)}{\partial y} < 0$.

Модифицируем дифференциальное уравнение (2.1):

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2.$$

2. Хищнику предоставляется дополнительный корм постоянной биомассы A , которая равномерно распределена в естественной среде. Количество встреч одного хищника с дополнительной пищей пропорционально биомассе дополнительной пищи. Константа пропорциональности характеризует способность хищника идентифицировать дополнительную пищу [19–21].

3. Убежище жертвы – это концепция, которая может защитить популяцию жертвы от хищников, путем укрытия в местах, где их нелегко найти или недоступных для хищников. Если количество m жертв не подвержено риску хищничества, где параметр убежища жертвы $m \in (0, 1)$, тогда хищнику доступно $x(1 - m)$ жертв для истребления [22].

4. Хищник потребляет и добычу, и дополнительную пищу в соответствии с функциональной реакцией Беддингтона–ДеАнгелиса [6, 7, 23, 24, 25].

На основе этих допущений можно сформулировать предлагаемую модель следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2 - \\ &\quad - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey}, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{ca_2\{(1-m)x + \eta A\}y}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - d_2. \end{aligned} \quad (2.2)$$

Начальные условия:

$$x(0) > 0, y(0) > 0. \quad (2.3)$$

Здесь d_2 – естественная смертность хищника, a_2 – максимальная скорость потребления хищником, b отражает время взаимодействия хищника с жертвой, c – коэффициент преобразования, член ηA обозначает эффективный уровень пищи, a представляет качество дополнительной пищи, а e интерпретирует взаимное вмешательство между хищниками.

Лемма 2.1 [26]. Предположим, что $a_1 > 0$ и $b_1 > 0$ при $x(0) > 0$, тогда (i) для дифференциального неравенства $\frac{dx}{dt} \leq x(t)(a_1 - b_1x(t))$, $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{a_1}{b_1}$ и (ii) для дифференциального неравенства $\frac{dx}{dt} \geq x(t)(a_1 - b_1x(t))$, $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \frac{a_1}{b_1}$.

3. ПОЛОЖИТЕЛЬНОСТЬ И РАВНОМЕРНАЯ ОГРАНИЧЕННОСТЬ

Теорема 3.1. Каждое решение системы (2.2) с (2.3) однозначно существует и положительно в $(0, \infty)$ для всех $t \geq 0$.

Доказательство. Решение $(x(t), y(t))$ уравнения (2.2) с начальными условиями (2.3) существует и единственно в $(0, \xi)$, где $0 < \xi \leq +\infty$ [27].

Из (2.2) и (2.3) следует:

$$\begin{aligned} x(t) &= x(0) \exp \left[\int_0^t \left\{ \frac{r}{1+ky(s)} - d_1 - a_1x(s) - \frac{a_2(1-m)y(s)}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x(s) + ey(s)} \right\} ds \right] > 0, \\ y(t) &= y(0) \exp \left[\int_0^t \left\{ \frac{ca_2\{(1-m)x(s) + \eta A\}}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x(s) + ey(s)} - d_2 \right\} ds \right] > 0. \end{aligned}$$

Следовательно, система (2.2) положительно инвариантна для всех $t \geq 0$.

Теорема 3.2. Все решения системы (2.2), которые начинаются внутри положительного квадранта (в двумерном пространстве), равномерно ограничены, если $d_2(1 + \alpha\eta A) > ca_2\eta A$.

Доказательство. Из (2.2) имеем:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &\leq \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2, \\ \frac{dx}{dt} &\leq rx - d_1x - a_1x^2, \\ \frac{dx}{dt} &\leq x[(r - d_1) - a_1x]. \end{aligned}$$

Используя лемму 2.1, получим:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{r - d_1}{a_1}.$$

Теперь имеем:

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{1}{c} \frac{dy}{dt}, \text{ где } W = x + \frac{y}{c}. \\ \therefore \frac{dW}{dt} &= \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} + \frac{a_2\{(1-m)x + \eta A\}y}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - \frac{d_2y}{c}, \\ &\Rightarrow \frac{dW}{dt} = \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2 + \frac{a_2\eta Ay}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - \frac{d_2y}{c}, \\ \frac{dW}{dt} &\leq rx - d_1x + \frac{a_2\eta Ay}{1+\alpha\eta A} - \frac{d_2y}{c}, \\ \frac{dW}{dt} &\leq rx - d_1x - \frac{y}{c} \left[d_2 - \frac{ca_2\eta A}{1+\alpha\eta A} \right]. \end{aligned}$$

Пусть $\xi = \min \left\{ d_1, \left(d_2 - \frac{ca_2\eta A}{1+\alpha\eta A} \right) \right\}$ при условии

$$\frac{dW}{dt} + \xi W \leq r \left(\frac{r - d_1}{a_1} \right)$$

$d_2(1 + \alpha\eta A) > ca_2\eta A$. Тогда (для большого времени t) имеем:

(поскольку $\frac{rx}{1+ky} \leq rx$ и $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{r - d_1}{a_1}$).

Используя неравенство Гронвалла, получим:

$$\begin{aligned} 0 < W(x(t), y(t)) &\leq r \left(\frac{r - d_1}{a_1 \xi} \right) (1 - e^{-\xi t}) + e^{-\xi t} W(x(0), y(0)). \\ \therefore 0 < W(x(t), y(t)) &\leq r \left(\frac{r - d_1}{a_1 \xi} \right), \text{ при } t \rightarrow \infty. \end{aligned}$$

Таким образом, все решения системы (2.2) входят в область:

$$B = \left\{ (x, y) : 0 < x(t) \leq \frac{r - d_1}{a_1}; 0 < W(x(t), y(t)) \leq r \left(\frac{r - d_1}{a_1 \xi} \right) \right\}. \quad (3.1)$$

Следовательно, система (2.2) равномерно ограничена при всех $t \geq 0$.

Теорема 4.1. Система (2.2) с (2.3) равномерно устойчива при условии

4. РАВНОМЕРНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ

В математической экологии постоянство означает долгосрочное выживание в будущем всех популяций, которые существуют изначально.

Определение: Система (2.2) называется равномерно устойчивой (постоянной или сильно устойчивой), если существует $\epsilon > 0$ такое что $(x(t), y(t))$ из (2.2) удовлетворяет условиям:

$$\begin{aligned} \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) &\geq \epsilon \text{ и } \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \epsilon \\ \text{при любом } x(0) &> 0, y(0) > 0. \end{aligned}$$

Сформулируем и докажем теорему о постоянстве системы (2.2).

$$\frac{r}{1 + kM_2} - d_1 - \frac{a_2(1-m)}{c} > 0$$

и $(ca_2 - bd_2)(1-m)k - d_2(1 + \alpha\eta A) + ca_2\eta A > 0$, где выражения для M_2 и k указаны в доказательстве.

Доказательство.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+b(1-m)x + ey + \alpha\eta A}, \\ \frac{dx}{dt} &> \frac{rx}{1+ky} - d_1x - a_1x^2 - \frac{a_2(1-m)x}{e}, \\ \frac{dx}{dt} &\geq \frac{rx}{1+kM_2} - d_1x - a_1x^2 - \frac{a_2(1-m)x}{e} \end{aligned}$$

(поскольку $y \leq M_2 = cr \left(\frac{r-d_1}{a_1 \xi} \right)$ при большом времени),

$$\frac{dx}{dt} = x \left[\left(\frac{r}{1+kM_2} - d_1 - \frac{a_2(1-m)}{e} \right) - a_1 x \right].$$

Предположим, что $\frac{r}{1+kM_2} - d_1 - \frac{a_2(1-m)}{e} > 0$.

Таким образом, согласно лемме 2.1, имеем:

$$\begin{aligned} \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) &> \frac{1}{a_1} \left[\frac{r}{1+kM_2} - d_1 - \frac{a_2(1-m)}{e} \right] = \kappa \text{ (предположим)} \\ \therefore x(t) &> \kappa \text{ (при большом времени } t). \\ \frac{dy}{dt} &= -d_2 y + \frac{ca_2 [(1-m)x + \eta A] y}{1 + \alpha \eta A + b(1-m)x + ey}, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{y}{1 + b(1-m)x + ey + \alpha \eta A} [ca_2(1-m)x + ca_2 \eta A - d_2 - bd_2(1-m)x - d_2 ey - \alpha \eta A d_2], \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{y}{1 + b(1-m)x + ey + \alpha \eta A} [(ca_2 - bd_2)(1-m)x - d_2 ey + ca_2 \eta A - d_2 - \alpha \eta A d_2], \\ \frac{dy}{dt} &\geq \frac{y}{1 + \sigma M + \alpha \eta A} [(ca_2 - bd_2)(1-m)\kappa + ca_2 \eta A - (1 + \alpha \eta A)d_2 - d_2 ey], \\ &\text{(где } \sigma = \max\{b(1-m), ce\} \text{ и } M = r \left(\frac{r-d_1}{a_1 \xi} \right)) \\ \therefore \frac{dy}{dt} &\geq y(L_1 - L_2 y), \\ \text{где } L_1 &= \frac{(ca_2 - bd_2)(1-m)\kappa - d_2(1 + \alpha \eta A) + ca_2 \eta A}{1 + \sigma M + \alpha \eta A}, \\ L_2 &= \frac{d_2 e}{1 + \sigma M + \alpha \eta A}. \end{aligned}$$

Используя лемму 2.1, получим: $\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \frac{L_1}{L_2}$
при условии $(ca_2 - bd_2)(1-m)\kappa - d_2(1 + \alpha \eta A) + ca_2 \eta A > 0$.

Выберем $\epsilon = \min \left\{ \kappa, \frac{L_1}{L_2} \right\} > 0$. Тогда $\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \epsilon$ и $\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \epsilon$.

Это завершает доказательство.

5. КРИТЕРИИ ВЫМИРАНИЯ

Теорема 5.1. Если $r < d_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

Доказательство. Имеем

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &\leq \frac{rx}{1+ky} - d_1 x \leq rx - d_1 x \Rightarrow x(t) \leq x(0) \exp \left[\int_0^t (r - d_1) ds \right] \\ \therefore \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) &= 0 \text{ при } r < d_1. \end{aligned}$$

Теорема 5.2. Если $\frac{ca_2}{1 + \alpha \eta A} \left\{ (1-m) \left(\frac{r-d_1}{a_1} \right) + \eta A \right\} < d_2$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$.

Доказательство. Имеем

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &\leq \frac{ca_2}{1 + \alpha\eta A} [(1 - m)x + \eta A]y - d_2y \\ \frac{dy}{dt} &\leq \frac{ca_2}{1 + \alpha\eta A} \left((1 - m) \left(\frac{r - d_1}{a_1} \right) + \eta A \right) y - d_2y \\ \Rightarrow y(t) &\leq y(0) \exp \left[\int_0^t \left\{ \frac{ca_2}{1 + \alpha\eta A} \left((1 - m) \left(\frac{r - d_1}{a_1} \right) + \eta A \right) - d_2 \right\} ds \right] \\ \therefore \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) &= 0, \text{ если } \frac{ca_2}{1 + \alpha\eta A} \left\{ (1 - m) \left(\frac{r - d_1}{a_1} \right) + \eta A \right\} < d_2. \end{aligned}$$

6. ТОЧКИ РАВНОВЕСИЯ И АНАЛИЗ ИХ УСТОЙЧИВОСТИ

Равновесие. Тривиальное равновесие: $E_0(0,0)$ существует всегда.

Осевое равновесие (без хищников): $E_1\left(\frac{r - d_1}{a_1}, 0\right)$ существует при условии $r > d_1$.

Осевое равновесие (без жертв): $E_2(0, \bar{y})$ существует, если $ca_2\eta A > d_2(1 + \alpha\eta A)$, где $\bar{y} = \frac{\eta A(ca_2 - \alpha d_2) - d_2}{ed_2}$.

Внутреннее равновесие: $E^*(x^*, y^*)$ может быть получено решением уравнений:

$$\frac{r}{1 + ky} - d_1 - a_1x - \frac{a_2(1 - m)y}{1 + \alpha\eta A + b(1 - m)x + ey} = 0, \quad (6.1)$$

$$\frac{ca_2((1 - m)x + \eta A)}{1 + \alpha\eta A + b(1 - m)x + ey} - d_2 = 0. \quad (6.2)$$

Из уравнения (6.2) получаем первую компоненту $E^*(x^*, y^*)$ в виде

$$x^* = \frac{d_2(1 + \alpha\eta A + ey^*) - ca_2\eta A}{(ca_2 - bd_2)(1 - m)},$$

где x^* существует, если $ca_2 > bd_2$ и $d_2(1 + \alpha\eta A + ey^*) > ca_2\eta A$ и y^* – единственный положительный корень уравнения $B_1y^3 + B_2y^2 + B_3y + B_4 = 0$.

Здесь

$$\begin{aligned} B_1 &= -a_1d_2ekp_6, \\ B_2 &= (-d_1p_1k - a_1p_2k)p_6 - p_5k - a_1d_2ek(p_3 + p_4) - a_1d_2ep_6, \\ B_3 &= [-d_1p_1k - a_1p_2k - a_1d_2e](p_3 + p_4) + rp_1p_6 - p_5 - (d_1p_1 + a_1p_2)p_6, \\ B_4 &= (rp_1 - d_1p_1 - a_1p_2)(p_3 + p_4), \end{aligned}$$

где

$$\begin{aligned} p_1 &= (ca_2 - bd_2)(1 - m), \\ p_2 &= d_2(1 + \alpha\eta A) - ca_2\eta A, \\ p_3 &= (1 + \alpha\eta A)p_1, \\ p_4 &= b(1 - m)p_2, \\ p_5 &= a_2(1 - m)p_1^2, \\ p_6 &= ep_1 + b(1 - m)d_2e. \end{aligned}$$

Анализ локальной устойчивости. Теперь обсудим анализ локальной устойчивости всех состоя-

ний равновесия. Матрица Якоби J_0 при $E_0(0, 0)$ имеет следующий вид:

$$J_0 = \begin{bmatrix} r - d_1 & 0 \\ 0 & \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A} - d_2 \end{bmatrix}.$$

Собственные значения J_0 : $r - d_1$ и $\frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A} - d_2$.

Теорема 6.1. E_0 локально асимптотически устойчиво, если $r < d_1$ и $ca_2\eta A < d_2\{1 + \alpha\eta A\}$ и неустойчиво, если либо $r > d_1$ или $ca_2\eta A > d_2\{1 + \alpha\eta A\}$.

Матрица Якоби J_1 при $E_1\left(\frac{r-d_1}{a_1}, 0\right)$ имеет вид:

$$J_1 = \begin{bmatrix} -r + d_1 - \frac{r-d_1}{a_1} \left\{ -rk - \frac{a_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \right\} & 0 \\ 0 & \frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} - d_2 \end{bmatrix}.$$

Мы видим, что одно собственное значение — это $r + d_1$ (и оно меньше нуля), а другое собствен-

ное значение — $\frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} - d_2$.

$\frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} < d_2$ и неустойчиво при $\frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} > d_2$.

Теорема 6.2. Свободное равновесие хищников E_1 локально асимптотически устойчиво, если

(Замечание: существование E_1 дестабилизирует E_0 .)

Матрица Якоби J_2 при $E_2(0, \bar{y})$ имеет вид:

$$J_2 = \begin{bmatrix} \frac{r}{1+k\bar{y}} - d_1 - \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}} & 0 \\ \frac{\bar{y}ca_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}} - \frac{ca_2\eta Ab(1-m)\bar{y}}{(1 + \alpha\eta A + e\bar{y})^2} & \frac{-ca_2\eta Ae\bar{y}}{(1 + \alpha\eta A + e\bar{y})^2} \end{bmatrix}.$$

Можно видеть, что одно собственное значение — это $\frac{r}{1+k\bar{y}} - d_1 - \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}}$, а другое — $\frac{-ca_2\eta Ae\bar{y}}{(1 + \alpha\eta A + e\bar{y})^2}$ (и оно меньше нуля).

Теорема 6.3. Точка свободного равновесия жертв E_2 локально асимптотически устойчива, если $\frac{r}{1+k\bar{y}} < d_1 + \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}}$, и неустойчива при $\frac{r}{1+k\bar{y}} > d_1 + \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}}$.

Оценим матрицу Якоби J^* при $E^*(x^*, y^*)$:

$$J^* = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix},$$

где

$$a_{11} = x^* \left\{ -a_1 + \frac{a_2 b (1-m)^2 y^*}{(1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*)^2} \right\},$$

$$a_{12} = x^* \left\{ \frac{-rk}{(1 + k y^*)^2} - \frac{a_2 (1-m)}{1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*} + \frac{a_2 (1-m) e y^*}{(1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*)^2} \right\},$$

$$a_{21} = y^* \left\{ \frac{c a_2 (1-m)}{(1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*)} - \frac{c a_2 [\eta A + (1-m)x^*] b(1-m)}{(1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*)^2} \right\},$$

$$a_{22} = \frac{-c a_2 y^* [\eta A + (1-m)x^*] e}{(1 + \alpha \eta A + b(1-m)x^* + e y^*)^2}.$$

Характеристическое уравнение, соответствующее J^* , имеет вид:

$$\lambda^2 + A_1 \lambda + A_2 = 0, \tag{6.3}$$

где $A_1 = -(a_{11} + a_{22})$ и $A_2 = a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}$.

Теорема 6.4. Точка E^* локально асимптотически устойчива, если $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$. Далее, точка E^* неустойчива при $A_1 < 0$ (независимо от знака A_2) или при $A_2 < 0$ (независимо от знака A_1).

Анализ глобальной устойчивости. *Теорема 6.5.*

Свободное равновесие хищника $E_1 \left(\frac{r-d_1}{a_1}, 0 \right)$ глобально асимптотически устойчиво при следующем условии:

$$d_2 - \frac{c a_2 \eta A}{1 + \alpha \eta A} - \frac{c a_2 (1-m)}{1 + \alpha \eta A} \left(\frac{r-d_1}{a_1} \right) > 0.$$

Доказательство:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx}{1+ky} - d_1 x - a_1 x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1 + \alpha \eta A + b(1-m)x + e y},$$

$$\frac{dx}{dt} \leq \frac{rx}{1+ky} - d_1 x - a_1 x^2,$$

$$\frac{dx}{dt} \leq rx - d_1 x - a_1 x^2,$$

$$\frac{dx}{dt} = (r-d_1)x \left(1 - \frac{x}{\frac{r-d_1}{a_1}} \right).$$

Следовательно, $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{r-d_1}{a_1}$ (используя

лемму 2.1). Теперь для больших t имеем

$$\frac{dy}{dt} = \frac{c a_2 \{(1-m)x + \eta A\} y}{1 + \alpha \eta A + b(1-m)x + e y} - d_2 y,$$

$$\frac{dy}{dt} \leq - \left\{ d_2 - \frac{c a_2 \eta A}{1 + \alpha \eta A} - \frac{c a_2 (1-m)x}{1 + \alpha \eta A} \right\} y,$$

$$\frac{dy}{dt} \leq - \left\{ d_2 - \frac{c a_2 \eta A}{1 + \alpha \eta A} - \frac{c a_2 (1-m)}{1 + \alpha \eta A} \left(\frac{r-d_1}{a_1} \right) \right\} y$$

$$\text{(поскольку } \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{r-d_1}{a_1}, \tag{6.5})$$

$$\frac{dy}{dt} < 0,$$

при условии

$$d_2 - \frac{c a_2 \eta A}{1 + \alpha \eta A} - \frac{c a_2 (1-m)}{1 + \alpha \eta A} \left(\frac{r-d_1}{a_1} \right) > 0,$$

$$\therefore \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0 \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{r-d_1}{a_1}.$$

Примечание: Точка $E_0(0, 0)$ глобально асимптотически устойчива на основании теорем 5.1, 5.2 и 6.1.

Теорема 6.6. Свободное равновесие жертв $E_2(0, y)$ глобально асимптотически устойчиво в следующей области:

$$\Phi = \{(x, y) : x > 0, 0 < y < \bar{y}, r < d_1, c a_2 \eta A > d_2 (1 + \alpha \eta A)\}.$$

Доказательство. Рассмотрим функцию Ляпунова в следующем виде:

$$V(x, y) = x + \frac{1}{c} \left\{ y - \bar{y} - \bar{y} \log \left(\frac{y}{\bar{y}} \right) \right\},$$

где $V(x, y)$ является положительно определенной функцией для всех $(x, y) \in \Phi$.

Теперь производная V по времени, вычисленная вдоль решений системы (2.2), определяется выражением:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \dot{x} + \frac{1}{c} (y - \bar{y}) \frac{\dot{y}}{y} \\ \Rightarrow \dot{V} &= \frac{rx}{1+ky} - d_1 x - a_1 x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} + \frac{1}{c} (y - \bar{y}) \left\{ \frac{ca_2 \{(1-m)x + \eta A\}}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - d_2 \right\} \\ &\Rightarrow \dot{V} \leq (r - d_1)x + \left\{ \frac{a_2\eta A}{1+\alpha\eta A} - \frac{d_2}{c} \right\} (y - \bar{y}). \end{aligned}$$

Таким образом, $\dot{V} < 0$ в области Φ и $\dot{V} = 0$ в E_2 . Поэтому согласно теореме Ляпунова [22] $E_2(0, \bar{y})$ глобально асимптотически устойчива в области Φ .

Теорема 6.7. Равновесие сосуществования $E^*(x^*, y^*)$ глобально асимптотически устойчиво в следующей области:

$$D = \{(x, y): x > 0, y > 0, b(1-m) - ce < 0\}.$$

Доказательство. Пусть $U(x, y) = \frac{1}{xy}$ — непрерывно дифференцируемая функция

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{rx}{1+ky} - d_1 - a_1 x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey}, \\ u_2 &= \frac{ca_2 \{(1-m)x + \eta A\} y}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - d_2 y. \end{aligned}$$

Ясно, что $U(x, y) > 0$ внутри положительного квадранта xy -плоскости.

Теперь

$$\begin{aligned} \Delta(x, y) &= \frac{\partial}{\partial x} (u_1 U) + \frac{\partial}{\partial y} (u_2 U), \\ \Delta(x, y) &= \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \left(\frac{r}{1+ky} - d_1 - a_1 x \right) \frac{1}{y} - \frac{a_2(1-m)}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} \right\} + \\ &+ \frac{\partial}{\partial y} \left\{ \frac{ca_2(1-m)}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} + \frac{ca_2\eta A}{x(1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey)} - \frac{d_2}{x} \right\}, \\ \Delta(x, y) &= \frac{-a_1}{y} + \frac{a_2(1-m)\{b(1-m) - ce\}}{(1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey)^2} - \frac{ca_2\eta Ae}{x(1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey)^2}. \end{aligned}$$

Следовательно, $\Delta(x, y) < 0$ всегда, если $b(1-m) - ce < 0$. По критерию Дюлака [28], предельного цикла в области D не существует. Таким образом, $E^*(x^*, y^*)$ в этой области глобально асимптотически устойчиво.

Локальные бифуркации. В этом подразделе мы вывели локальную бифуркацию размерности 1 вокруг точек равновесия, и для этого мы использовали теорему Сотомайора [28]. Чтобы применить теорему Сотомайора, одно из собственных значений матрицы Якоби в точке бифуркации должно быть равно нулю. Пусть $V = (v_1, v_2)^T$ и $W = (w_1, w_2)^T$ — собственные векторы матрицы J_i и $(J_i)^T$, соответственно отвечающие нулевому соб-

ственному значению точки равновесия E_i , где $i = 0, 1, 2$.

Пусть $F = (F_1, F_2)^T$, где

$$\begin{aligned} F_1 &= \frac{rx}{1+ky} - d_1 x - a_1 x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey}, \\ F_2 &= \frac{ca_2 \{(1-m)x + \eta A\} y}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey} - d_2 y. \end{aligned}$$

Теорема 6.8. Система (2.2) претерпевает транскритическую бифуркацию вокруг точки $E_0(0, 0)$,

если $d_1^{[TC]} = r$ и $\frac{ca_2\eta A}{b_1 + \alpha\eta A} - d_2 < 0$.

Доказательство. Имеем

$$J_0 = \begin{bmatrix} r - d_1 & 0 \\ 0 & \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A} - d_2 \end{bmatrix}.$$

Пусть $d_1^{[TC]}$ – критическое значение d_1 , такое, что J_0 имеет одно нулевое собственное значение. (Здесь $d_1^{[TC]} = r$.)

Значит, при $d_1^{[TC]}$:

$$J_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A} - d_2 \end{bmatrix}.$$

После некоторых вычислений: $V = (v_1, 0)^T$ и $W = (1, 0)^T$, где $v_1 \neq 0$.

Следовательно

$$\begin{aligned} \Delta_1 &= W^T \cdot F_{d_1}(0, 0; d_1^{[TC]}) = (1, 0) \cdot \begin{pmatrix} -x \\ 0 \end{pmatrix}_{E_0} = 0, \\ \Delta_2 &= W^T [DF_{d_1}(0, 0; d_1^{[TC]})V] = (1, 0) \cdot \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}_{E_0} \begin{pmatrix} v_1 \\ 0 \end{pmatrix} = -v_1 \neq 0, \\ \Delta_3 &= W^T \cdot [D^2F(0, 0; d_1^{[TC]})(V, V)] = (1, 0) \cdot D \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_1}{\partial y} v_2 \\ \frac{\partial F_2}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_2}{\partial y} v_2 \end{pmatrix}_{E_0} \begin{pmatrix} v_1 \\ 0 \end{pmatrix} = \\ &= (1, 0) \cdot \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 F_1}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \\ \frac{\partial^2 F_2}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \end{pmatrix}_{E_0} = -2a_1 v_1^2 \neq 0. \end{aligned}$$

По теореме Сотомайора система (2.2) претерпевает транскритическую бифуркацию при $d_1 = d_1^{[TC]} = r$ вокруг E_0 при условии $\frac{ca_2\eta A}{b_1 + \alpha\eta A} - d_2 < 0$.

Теорема 6.9. Транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) вокруг точки E_0 , если

$$d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A} \text{ и } r < d_1.$$

Доказательство. Имеем

$$J_0 = \begin{bmatrix} r - d_1 & 0 \\ 0 & \frac{ca_2\eta A}{b_1 + \alpha\eta A} - d_2 \end{bmatrix}.$$

Пусть $d_2^{[TC]}$ будет критическим значением d_2 таким, что J_1 имеет одно нулевое собственное значение. (Здесь $d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A}$.)

Таким образом, при $d_2^{[TC]}$:

$$J_0 = \begin{bmatrix} r - d_1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

После некоторых вычислений имеем: $V = (0, v_2)^T$ и $W = (0, 1)^T$, где $v_2 \neq 0$.

Следовательно,

$$\begin{aligned} \Delta_1 &= W^T \cdot F_{d_2}(0, 0; d_2^{[TC]}) = (0, 1) \cdot \begin{pmatrix} 0 \\ -y \end{pmatrix}_{E_0} = 0, \\ \Delta_2 &= W^T [DF_{d_2}(0, 0; d_2^{[TC]})V] = (0, 1) \cdot \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}_{E_0} \begin{pmatrix} 0 \\ v_2 \end{pmatrix} = -v_2 \neq 0, \\ \Delta_3 &= W^T \cdot [D^2F(0, 0; d_2^{[TC]})(V, V)] = (0, 1) \cdot D \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_1}{\partial y} v_2 \\ \frac{\partial F_2}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_2}{\partial y} v_2 \end{pmatrix}_{E_0} \begin{pmatrix} 0 \\ v_2 \end{pmatrix} = \\ &= (0, 1) \cdot \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 F_1}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \\ \frac{\partial^2 F_2}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \end{pmatrix}_{E_0} = \frac{-2ca_2\eta A}{(1 + \alpha\eta A)^2} v_2^2 \neq 0. \end{aligned}$$

По теореме Сотомайора транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) при $d_2 = d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\eta A}{1 + \alpha\eta A}$ вокруг E_0 при условии $r < d_1$.

Теорема 6.10. Транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) вокруг точки $E_1\left(\frac{r-d_1}{a_1}, 0\right)$,

$$\text{если } d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \text{ и } r > d_1.$$

Доказательство. Имеем

$$J_1 = \begin{bmatrix} -r + d_1 \frac{r-d_1}{a_1} \left\{ -rk - \frac{a_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \right\} \\ 0 \quad \frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} - d_2 \end{bmatrix}.$$

Пусть $d_2^{[TC]}$ будет критическим значением d_2 таким, что J_1 имеет одно нулевое собственное значение. Здесь $d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)}$.

Таким образом, при $d_2^{[TC]}$:

$$J_1 = \begin{bmatrix} -r + d_1 \frac{r-d_1}{a_1} \left\{ -rk - \frac{a_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \right\} \\ 0 \quad 0 \end{bmatrix}.$$

После некоторых вычислений имеем: $V = (v_1, v_2)^T$

и $W = (0, 1)^T$, где $v_1 = \frac{-x_{12}}{x_{11}} v_2, v_2 = 1, x_{11} = -r + d_1$ и

$$x_{12} = \frac{r-d_1}{a_1} \left\{ -rk - \frac{a_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \right\}.$$

Следовательно,

$$\Delta_1 = W^T \cdot F_{d_2}(0, 0; d_2^{[TC]}) = (0, 1) \cdot \begin{pmatrix} 0 \\ -y \end{pmatrix}_{E_1} = 0,$$

$$\Delta_2 = W^T [DF_{d_2}(E_1; d_2^{[TC]})V] = (0, 1) \cdot \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}_{E_1} \begin{pmatrix} v_1 \\ 1 \end{pmatrix} = -1 \neq 0,$$

$$\Delta_3 = W^T \cdot [D^2F(E_1; d_2^{[TC]})(V, V)] = (0, 1) \cdot D \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_1}{\partial y} v_2 \\ \frac{\partial F_2}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_2}{\partial y} v_2 \end{pmatrix}_{E_1} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} =$$

$$= (0, 1) \cdot \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 F_1}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \\ \frac{\partial^2 F_2}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \end{pmatrix}_{E_1} =$$

$$= 2 \left\{ \frac{-ca_2 e \left[(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A \right]}{\left\{ 1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) \right\}^2} + \frac{ca_2(1-m)(1 + \alpha\eta A - b\eta A) v_1}{\left\{ 1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) \right\}^2} \right\} \neq 0.$$

По теореме Сотомайора транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) при

$$d_2 = d_2^{[TC]} = \frac{ca_2\left((1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right) + \eta A\right)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)\left(\frac{r-d_1}{a_1}\right)} \text{ вокруг точки } E_1 \text{ при условии } r > d_1.$$

Теорема 6.11. Транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) вокруг точки $E_2(0, \bar{y})$,

$$\text{если } k^{[TC]} = \frac{1}{\bar{y}} \left\{ \frac{r}{d_1 + \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1 + \alpha\eta A + e\bar{y}}} - 1 \right\}.$$

Доказательство. Имеем

$$J_2 = \begin{bmatrix} \frac{r}{1+k\bar{y}} - d_1 - \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}} & 0 \\ \frac{\bar{y}ca_2(1-m)}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}} - \frac{ca_2\eta Ab(1-m)\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} & \frac{-ca_2\eta Ae\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} \end{bmatrix}.$$

Пусть $k^{[TC]}$ будет критическим значением k таким, что J_2 имеет одно нулевое собственное значение. Здесь $k^{[TC]} = \frac{1}{\bar{y}} \left\{ \frac{r}{d_1 + \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}}} - 1 \right\}$.

Таким образом, при $k^{[TC]}$:

$$J_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ \frac{\bar{y}ca_2(1-m)}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}} - \frac{ca_2\eta Ab(1-m)\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} & \frac{-ca_2\eta Ae\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} \end{bmatrix}.$$

После некоторых вычислений имеем:

$$V = (v_1, v_2)^T \text{ и } W = (1, 0)^T, \text{ где } v_2 = \frac{-y_{21}}{y_{22}} v_1, v_1 = 1 \text{ (допустим), } y_{21} = \frac{\bar{y}ca_2(1-m)}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}} - \frac{ca_2\eta Ab(1-m)\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} \text{ и}$$

$$y_{22} = \frac{-ca_2\eta Ae\bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2}.$$

Следовательно,

$$\Delta_1 = W^T \cdot F_k(E_2; k^{[TC]}) = (1, 0) \cdot \begin{pmatrix} -rkx \\ (1+ky)^2 \\ 0 \end{pmatrix}_{E_2} = 0,$$

$$\Delta_2 = W^T [DF_k(E_2; k^{[TC]})V] = (1, 0) \cdot \begin{bmatrix} -rk & 2rk^2x \\ (1+ky)^2 & (1+ky)^3 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}_{E_2} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \frac{-rk^{[TC]}}{(1+k^{[TC]}\bar{y})^2} \neq 0,$$

$$\Delta_3 = W^T \cdot [D^2F(E_2; k^{[TC]})(V, V)] = (1, 0) \cdot D \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_1}{\partial y} v_2 \\ \frac{\partial F_2}{\partial x} v_1 + \frac{\partial F_2}{\partial y} v_2 \end{pmatrix}_{E_2} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} =$$

$$= (1, 0) \cdot \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 F_1}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \\ \frac{\partial^2 F_2}{\partial x^2} v_1^2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y^2} v_2^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x \partial y} v_1 v_2 \end{pmatrix}_{E_2} =$$

$$= 2 \left\{ -a_1 + \frac{a_2 b (1-m)^2 \bar{y}}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} \right\} - 2 \left\{ \frac{rk^{[TC]}}{(1+k^{[TC]}\bar{y})^2} + \frac{a_2(1-m)(1+\alpha\eta A)}{(1+\alpha\eta A + e\bar{y})^2} \right\} v_2 =$$

$$= -2a_1 - 2 \frac{rk^{[TC]} v_2}{(1+k^{[TC]}\bar{y})^2} - 2 \frac{(1+\alpha\eta A - b\eta A) a_2 (1-m)^2}{e\eta A (1+\alpha\eta A + e\bar{y})} \neq 0.$$

По теореме Сотомайора транскритическая бифуркация возникает в системе (2.2) при

$$k = k^{[TC]} = \frac{1}{\bar{y}} \left\{ \frac{r}{d_1 + \frac{a_2(1-m)\bar{y}}{1+\alpha\eta A + e\bar{y}}} - 1 \right\} \text{ вокруг точки } E_2.$$

7. ВЛИЯНИЕ ДИСКРЕТНЫХ ВРЕМЕННЫХ ЗАДЕРЖЕК

1. Более реалистично предположить, что добыче требуется некоторое время для распознавания

риска нападения хищников после улавливания химических сигналов или голосовых сигналов. Таким образом, страх перед риском нападения хищников не влияет спонтанно на рождаемость популяции жертв, скорее, должна быть некоторая временная задержка, называемая дискретной временной задержкой (τ_1).

2. Мы учли, что после нападения хищнику требуется некоторое время, чтобы ассимилировать некоторое количество энергии из его пищи до уровня энергии хищника. Это не методы спонтанного преобразования, потому что для завершения этого механизма необходимо выполнить множество биоло-

гических процессов. Весь процесс трансформации занимает некоторое время, известное как задержка беременности (τ_2) [18, 29, 30, 31].

Итак, систему «хищник–жертва» (2.2) можно доработать следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{rx}{1+ky(t-\tau_1)} - d_1x - a_1x^2 - \frac{a_2(1-m)xy}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x + ey}, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{ca_2\{(1-m)x(t-\tau_2) + \eta A\}y(t-\tau_2)}{1+\alpha\eta A + b(1-m)x(t-\tau_2) + ey(t-\tau_2)} - d_2y. \end{aligned} \quad (7.1)$$

Начальные условия: $\psi(\phi) > 0$ ($i = 1, 2$), $\forall \phi \in [-\tau, 0]$, $\tau = \max\{\tau_1, \tau_2\}$, $x(\phi) = \psi_1(\phi)$, $y(\phi) = \psi_2(\phi)$.

Для биологической обоснованности $\psi_1(0) > 0$ и $\psi_2(0) > 0$.

Линеаризуем (7.1) вокруг точки $E^*(x^*, y^*)$ с помощью преобразований $X = x - x^*$ и $Y = y - y^*$:

$$\frac{dU}{dt} = P_1U(t) + P_2U(t - \tau_1) + P_3U(t - \tau_2), \quad (7.2)$$

где

$$\begin{aligned} U &= [X, Y]^T, P_1 = \begin{bmatrix} a_{11} & a'_{12} \\ 0 & -d_2 \end{bmatrix}, P_2 = \begin{bmatrix} 0 & a''_{12} \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \text{ и } P_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} + a'_{22} \end{bmatrix}, \\ a_{11} &= x^* \left\{ -a_1 + \frac{a_2b(1-m)^2 y^*}{(1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*)^2} \right\}, a''_{12} = \frac{-rky^*}{(1 + ky^*)^2}, \\ a'_{12} &= x^* \left\{ \frac{-a_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*} + \frac{a_2(1-m)ey^*}{(1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*)^2} \right\}, \\ a_{21} &= y^* \left\{ \frac{ca_2(1-m)}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*} - \frac{ca_2[\eta A + (1-m)x^*]b(1-m)}{(1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*)^2} \right\}, \\ a_{22} &= \frac{-ca_2y^*[\eta A + (1-m)x^*]e}{(1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*)^2}, a'_{22} = \frac{ca_2[\eta A + (1-m)x^*]}{1 + \alpha\eta A + b(1-m)x^* + ey^*}. \end{aligned}$$

Характеристическое уравнение, соответствующее системе (7.1), можно представить в виде:

$$\lambda^2 + X_1\lambda + X_2 + e^{-\lambda\tau_2}(X_3\lambda + X_4) + e^{-\lambda(\tau_1+\tau_2)}X_5 = 0,$$

где $X_1 = -a_{11} + d_2$, $X_2 = -a_{11}d_2$, $X_3 = -a_{22} - a'_{22}$, $X_4 = a_{11}a_{22} + a_{11}a'_{22} - a'_{12}a_{21}$, $X_5 = -a''_{12}a_{21}$.

Случай 1: $\tau_1 = \tau_2 = 0$.

В этой ситуации система (7.1) сводится к системе (2.2), а условия локальной устойчивости точки E^* уже обсуждались в разделе «Точки равновесия и анализ их устойчивости».

Случай 2: $\tau_1 = 0$, $\tau_2 > 0$.

Если принять $\tau_1 = 0$, уравнение (7.3) приобретает вид

$$\lambda^2 + X_1\lambda + X_2 + e^{-\lambda\tau_2}(X_3\lambda + X_6) = 0, \quad (7.4)$$

где $X_6 = X_4 + X_5$.

Пусть $\lambda = p + iq$ будет решением уравнения (7.4), поэтому, вставив его в уравнение (7.4), получим:

$$(p + iq)^2 + X_1(P + iq) + X_2 + e^{-(p+iq)\tau_2}(X_3(p + iq) + X_6) = 0. \quad (7.5)$$

Сравнивая действительную и мнимую части с обеих сторон уравнения (7.5), имеем:

$$p^2 - q^2 + X_1 p + X_2 + e^{-p\tau_2} (X_3 p + X_6) \cos(q\tau_2) + e^{-p\tau_2} X_3 q \sin(q\tau_2) = 0 \tag{7.6}$$

$$2pq + X_1 q + e^{-p\tau_2} X_3 q \cos(q\tau_2) - e^{-p\tau_2} (X_3 p + X_6) \sin(q\tau_2) = 0. \tag{7.7}$$

Необходимым условием изменения устойчивости точки E^* является то, что уравнение (7.4) должно иметь чисто мнимые корни. По этой причине, заменив $p = 0$ в уравнениях (7.6) и (7.7), имеем:

$$-q^2 + X_2 + X_6 \cos(q\tau_2) + X_3 q \sin(q\tau_2) = 0. \tag{7.8}$$

$$X_1 q + X_3 q \cos(q\tau_2) - X_6 \sin(q\tau_2) = 0. \tag{7.9}$$

Исключая τ_2 возведением в квадрат и добавлением уравнений (7.8) и (7.9), получим:

$$q^4 + q^2 (-2X_2 + X_1^2 - X_3^2) + (X_2^2 - X_6^2) = 0. \tag{7.10}$$

Подставляя $q^2 = \beta$ в уравнение (7.10), получим квадратное уравнение относительно β :

$$R(\beta) \equiv \beta^2 + R_1 \beta + R_2 = 0, \tag{7.11}$$

где $R_1 = -2X_2 + X_1^2 - X_3^2$ и $R_2 = X_2^2 - X_6^2$.

Было замечено, что $R(\infty) = \infty$. Поэтому уравнение (7.11) имеет положительный корень при $R(0) < 0$, т.е. при $X_2^2 < X_6^2$. Пусть β_1 будет положительным корнем уравнения (7.11), тогда $q = \sqrt{\beta_1}$.

Лемма 7.1 [31]. Рассмотрим:

$$P \equiv P(\lambda, e^{-\lambda\tau_1}, e^{-\lambda\tau_2}, \dots, e^{-\lambda\tau_m}) = \lambda^n + p_1^{(0)} \lambda^{n-1} + \dots + p_{n-1}^{(0)} \lambda + p_n^{(0)} = \\ = [p_1^{(1)} \lambda^{n-1} + \dots + p_{n-1}^{(1)} \lambda + p_n^{(1)}] e^{-\lambda\tau_1} + [p_1^{(m)} \lambda^{n-1} + \dots + p_{n-1}^{(m)} \lambda + p_n^{(m)}] e^{-\lambda\tau_m},$$

где $\tau_i \geq 0$ ($i = 1, 2, \dots, m$) и $p_j^{(i)}$ ($i = 0, 1, \dots, m$; $j = 1, 2, \dots, n$) – константы. Поскольку $(\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_m)$ изменяются, сумма нулевых порядков P в открытой полуплоскости может измениться только в том, случае, если нуль появляется на мнимой оси или пересекает ее.

Исследуем возникновение бифуркации Хопфа вокруг точки E^* , взяв τ_2 в качестве параметра бифуркации.

Теорема 7.2. Предположим, что равновесие существования E^* существует и локально асимптотически устойчиво при $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$ для системы (2.2) ($\tau_1 = \tau_2 = 0$). Также для $\tau_1 = 0$ и $\tau_2 > 0$, если $X_2^2 < X_6^2$, то существует пороговое значение τ_2^* для которого точка E^* системы (7.1) устойчива при $0 < \tau_2 < \tau_2^*$ и неустойчива при $\tau_2 > \tau_2^*$. С другой стороны, система (7.1) претерпевает сверхкритическую бифуркацию Хопфа вокруг точки E^* при $\tau_2 = \tau_2^*$ определяемую следующим образом:

$$\tau_2^* = \frac{\cos^{-1} \left(\frac{(X_6 - X_1 X_3) \beta_1 - X_2 X_6}{X_6^2 + X_3^2 \beta_1} \right)}{\sqrt{\beta_1}}$$

при условии $SV > UW$, где S, U, V и W определены в доказательстве.

Доказательство. Если $X_2^2 < X_6^2$, уравнение (7.11) имеет положительный корень, например, β_1 . Из уравнений (7.6) и (7.7) получим $\tau_2^{(j)}$ как функцию β_1 :

$$\tau_2^j = \frac{\cos^{-1} \left(\frac{(X_6 - X_1 X_3) \beta_1 - X_2 X_6}{X_6^2 + X_3^2 \beta_1} \right)}{\sqrt{\beta_1}} + \frac{2\pi j}{\sqrt{\beta_1}}, j = 0, 1, 2, 3, \dots$$

Следовательно, точка E^* локально асимптотически устойчива, если $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$ для $\tau_1 = \tau_2 = 0$. В случае $\tau_1 = 0$ и $\tau_2 > 0$ используем лемму Батлера [32]: точка E^* остается устойчивой при $0 < \tau_2 < \tau_2^*$, где $\tau_2^* = \min_{j \geq 0} \tau_2^j$.

Проверим условие трансверсальности:

$$\left[\frac{d}{d\tau_2} \operatorname{Re} \{ \lambda(\tau_2) \} \right]_{\tau_2 = \tau_2^*} > 0. \text{ (} \operatorname{Re} \lambda \text{ эквивалентно реальной части } \lambda \text{ и } \operatorname{Im} \lambda \text{ эквивалентно его мнимой части.)}$$

Дифференцируя уравнения (7.6) и (7.7) по отношению к τ_2 и задавая $p = 0$ и $\tau_2 < \tau_2^*$, получим:

$$S \left[\frac{d}{d\tau_2} \operatorname{Re} \{ \lambda(\tau_2) \} \right]_{\tau_2 = \tau_2^*} + U \left[\frac{d}{d\tau_2} \operatorname{Im} \{ \lambda(\tau_2) \} \right]_{\tau_2 = \tau_2^*} = V, \tag{7.12}$$

$$-U \left[\frac{d}{d\tau_2} \operatorname{Re} \{ \lambda(\tau_2) \} \right]_{\tau_2=\tau_2^*} + S \left[\frac{d}{d\tau_2} \operatorname{Im} \{ \lambda(\tau_2) \} \right]_{\tau_2=\tau_2^*} = W, \quad (7.13)$$

где

$$\begin{aligned} S &= \{ X_1 + X_3 \cos(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) - X_6 \tau_2^* \cos(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) - X_3 \sqrt{\beta_1} \tau_2^* \sin(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) \}, \\ U &= \{ -2\sqrt{\beta_1} + X_3 \sin(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) - X_6 \tau_2^* \sin(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) + X_3 \sqrt{\beta_1} \tau_2^* \cos(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) \}, \\ V &= \{ X_6 \sqrt{\beta_1} \sin(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) - X_3 \beta_1 \cos(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) \}, \\ W &= \{ X_6 \sqrt{\beta_1} \cos(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) + X_3 \beta_1 \sin(\sqrt{\beta_1} \tau_2^*) \}. \end{aligned}$$

Решаем уравнения (7.12) и (7.13):

$$\left[\frac{d[\operatorname{Re} \{ \lambda(\tau_2) \}]}{d\tau_2} \right]_{\tau_2=\tau_2^*} = \left[\frac{SV - UW}{S^2 + U^2} \right].$$

Теперь имеем $\left[\frac{d[\operatorname{Re} \{ \lambda(\tau_2) \}]}{d\tau_2} \right]_{\tau_2=\tau_2^*} > 0$, если

$SV > UW$. Таким образом, условие трансверсальности соблюдено. Значит, система (7.1) проявляет сверхкритическую бифуркацию Хопфа, когда τ_2 пересекает критическое значение τ_2^* .

Случай 3: $\tau_1 > 0, \tau_2 = 0$.

Подставив $\tau_2 = 0$ в уравнение (7.3), получим:

$$\lambda^2 + X_7 \lambda + X_8 + e^{-\lambda \tau_1} X_5 = 0,$$

где $X_7 = X_1 + X_3$ и $X_8 = X_2 + X_4$.

Теорема 7.3. Предположим, что точка E^* существует и локально асимптотически устойчива при $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$ для системы (2.2) ($\tau_1 = \tau_2 = 0$). Также для $\tau_1 > 0$ и $\tau_2 = 0$, если $X_8^2 < X_5^2$, существует пороговое значение τ_1^* , для которого точка E^* системы (7.1) устойчива при $0 < \tau_1 < \tau_1^*$ и неустойчива при $\tau_1 > \tau_1^*$. С другой стороны, система (7.1) проявляет сверхкритическую бифуркацию Хопфа вокруг точки E^* при $\tau_1 = \tau_1^* = \min_{j \geq 0} \tau_1^j$, определяемым следующим образом:

$$\tau_2^0 = \frac{\cos^{-1} \left(\frac{Q_1^2 + Q_2^2 + Q_3^2 + Q_4^2}{2\sqrt{(Q_1^2 + Q_2^2)(Q_3^2 + Q_4^2)}} \right)}{\gamma_1} + \frac{1}{\gamma_1} \left[\tan^{-1} \left(\frac{Q_1}{Q_2} \right) - \tan^{-1} \left(\frac{Q_3}{Q_4} \right) \right].$$

Доказательство. Считаем, что τ_1 фиксировано в $(0, \tau_1^*)$ и $\tau_2 > 0$. Пусть $\lambda = p' + iq'$ – собственное значение характеристического уравнения (7.3).

$$\tau_1^j = \frac{\cos^{-1} \left(\frac{\beta_2 - X_8}{X_5} \right)}{\sqrt{\beta_2}} + \frac{2\pi j}{\sqrt{\beta_2}}, \quad j = 0, 1, 2, 3, \dots$$

при условии $S'V' > U'W'$, где β_2 – положительный корень уравнения

$$R'(\beta') \equiv \beta'^2 + (X_7^2 - 2X_8)\beta' + (X_8^2 - X_5^2) = 0$$

и $S' = X_7 - X_5 \tau_1^* \cos(\sqrt{\beta_2} \tau_1^*)$,

$U' = -2\sqrt{\beta_2} - X_5 \tau_1^* \sin(\sqrt{\beta_2} \tau_1^*)$,

$V' = X_5 \sqrt{\beta_2} \sin(\sqrt{\beta_2} \tau_1^*)$, $W' = X_5 \sqrt{\beta_2} \cos(\sqrt{\beta_2} \tau_1^*)$.

Доказательство. Доказательство теоремы такое же, как и в случае 2.

Случай 4: $\tau_1 \in (0, \tau_1^*)$ и $\tau_2 > 0$.

Теорема 7.4. Предположим, что точка E^* существует и локально асимптотически устойчива при $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$ для системы (2.2) ($\tau_1 = \tau_2 = 0$). Также для $\tau_1 \in (0, \tau_1^*)$ (фиксировано) и $\tau_2 > 0$, если $X_2^2 < (X_4 + X_5)^2$, то существует пороговое значение τ_2^0 , для которого точка E^* системы (7.1) устойчива, когда $0 < \tau_2 < \tau_2^0$ и неустойчива при $\tau_2 > \tau_2^0$ при условии $KM > LN$. Более того, система (7.1) проявляет сверхкритическую бифуркацию Хопфа вокруг точки E^* при $\tau_2 = \tau_2^0$, выраженном, как:

Теперь, подставив λ в уравнение (7.3) и сравнивая реальную и мнимую части с обеих сторон, мы имеем:

$$p'^2 - q'^2 + X_1 p' + X_2 + (X_3 p' + X_4) e^{-p' \tau_2} \cos(q' \tau_2) + X_3 q' e^{-p' \tau_2} \sin(q' \tau_2) + X_5 e^{-p'(\tau_1 + \tau_2)} \cos(q'(\tau_1 + \tau_2)) = 0 \quad (7.14)$$

$$2p' q' + X_1 q' - (X_3 p' + X_4) e^{-p' \tau_2} \sin(q' \tau_2) + X_3 q' e^{-p' \tau_2} \cos(q' \tau_2) - X_5 e^{-p'(\tau_1 + \tau_2)} \sin(q'(\tau_1 + \tau_2)) = 0. \quad (7.15)$$

Необходимым условием для изменения устойчивости в точке E^* является то, что корень характеристического уравнения (7.3) должен быть чи-

сто мнимым. Итак, подставив $p' = 0$ в уравнения (7.14) и (7.15), получим:

$$-q'^2 + X_2 + X_4 \cos(q'\tau_2) + X_3 q' \sin(q'\tau_2) + X_5 \cos(q'(\tau_1 + \tau_2)) = 0, \tag{7.16}$$

$$X_1 q' - X_4 \sin(q'\tau_2) + X_3 q' \cos(q'\tau_2) - X_5 \sin(q'(\tau_1 + \tau_2)) = 0. \tag{7.17}$$

Возводя в квадрат и складывая уравнения (7.16) и (7.17), чтобы убрать τ_2 , мы получим трансцендентное уравнение:

$$R_1(\gamma) \equiv q'^4 + S_1 q'^2 + S_2 q' + S_3 = 0, \tag{7.18}$$

где $S_1 = -2X_2 + X_1^2 - X_2^3$, $S_2 = 2X_3 X_5 \sin(q'\tau_1)$, и $S_3 = X_2^2 - X_4^2 - X_5^2 - 2X_4 X_5 \cos(q'\tau_1)$.

Легко увидеть, что $S(\infty) = \infty$. Таким образом, уравнение (7.18) имеет один положительный корень при $S(0) < 0$, т.е. при $X_2^2 < (X_4 + X_5)^2$. Пусть

γ_1 – положительный корень уравнения (7.18). Таким образом, чисто мнимые корни характеристического уравнения (7.3) – это $\pm i\gamma_1$ для $\tau_1 \in (0, \tau_1^*)$. Следовательно, уравнения (7.16) и (7.17) можно представить в следующем виде:

$$Q_1 - Q_3 \cos(\gamma_1 \tau_2) - \sin(\gamma_1 \tau_2) = 0,$$

$$Q_2 - Q_3 \sin(\gamma_1 \tau_2) - \cos(\gamma_1 \tau_2) = 0.$$

где $Q_1 = \gamma_1^2 - X_2$, $Q_2 = -X_1 \gamma_1$, $Q_3 = X_4 + X_5 \cos(\gamma_1 \tau_1)$, $Q_4 = X_3 \gamma_1 - X_5 \sin(\gamma_1 \tau_1)$.

Имеем:

$$\tau_2^0 = \frac{\cos^{-1}\left(\frac{Q_1^2 + Q_2^2 + Q_3^2 + Q_4^2}{2\sqrt{(Q_1^2 + Q_2^2)(Q_3^2 + Q_4^2)}}\right)}{\gamma_1} + \frac{1}{\gamma_1} \left[\tan^{-1}\left(\frac{Q_1}{Q_2}\right) - \tan^{-1}\left(\frac{Q_3}{Q_4}\right) \right].$$

Вокруг точки E^* система (7.1) локально асимптотически устойчива при $\tau_1 = \tau_2 = 0$ и при соблюдении условий $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$. Согласно лемме Батлера точка E^* останется устойчивой

при $0 < \tau_2 < \tau_2^0$ для фиксированного $\tau_1 \in (0, \tau_1^*)$.

Дифференцируя уравнения (7.14) и (7.15) относительно τ_2 и задавая $p' = 0$, $q = \gamma_1$ и $\tau_2 = \tau_2^0$, получим:

$$K \left[\frac{d}{d\tau_2} [\operatorname{Re}\{\lambda(\tau_2)\}] \right]_{\tau_2=\tau_2^0} + L \left[\frac{d}{d\tau_2} [\operatorname{Im}\{\lambda(\tau_2)\}] \right]_{\tau_2=\tau_2^0} = M, \tag{7.19}$$

$$-L \left[\frac{d}{d\tau_2} [\operatorname{Re}\{\lambda(\tau_2)\}] \right]_{\tau_2=\tau_2^0} + K \left[\frac{d}{d\tau_2} [\operatorname{Im}\{\lambda(\tau_2)\}] \right]_{\tau_2=\tau_2^0} = N, \tag{7.20}$$

где

$$K = \left\{ X_1 + X_3 \cos(\gamma_1 \tau_2^0) - X_4 \tau_2^0 \cos(\gamma_1 \tau_2^0) - X_3 \gamma_1 \tau_2^0 \sin(\gamma_1 \tau_2^0) - X_5 (\tau_1 + \tau_2^0) \cos(\gamma_1 (\tau_1 + \tau_2^0)) \right\}_{\tau_1 \in (0, \tau_1^*)},$$

$$L = \left\{ -2\gamma_1 + X_3 \sin(\gamma_1 \tau_2^0) - X_4 \tau_2^0 \sin(\gamma_1 \tau_2^0) + X_3 \gamma_1 \tau_2^0 \cos(\gamma_1 \tau_2^0) - X_5 (\tau_1 + \tau_2^0) \sin(\gamma_1 (\tau_1 + \tau_2^0)) \right\}_{\tau_1 \in (0, \tau_1^*)},$$

$$M = \left\{ X_5 \gamma_1 \sin(\gamma_1 (\tau_1 + \tau_2^0)) - X_3 \gamma_1^2 \cos(\gamma_1 \tau_2^0) + X_4 \gamma_1 \sin(\gamma_1 \tau_2^0) \right\}_{\tau_1 \in (0, \tau_1^*)},$$

$$N = \left\{ X_5 \gamma_1 \sin(\gamma_1 (\tau_1 + \tau_2^0)) - X_3 \gamma_1^2 \sin(\gamma_1 \tau_2^0) + X_4 \gamma_1 \cos(\gamma_1 \tau_2^0) \right\}_{\tau_1 \in (0, \tau_1^*)}.$$

Решая уравнения (7.19) и (7.20), имеем:

$$\left[\frac{d[\operatorname{Re}\{\lambda(\tau_2)\}]}{d\tau_2} \right]_{\tau_2=\tau_2^0} = \left[\frac{KM - LN}{K^2 + L^2} \right].$$

Теперь имеем $\left[\frac{d[\operatorname{Re}\{\lambda(\tau_2)\}]}{d\tau_2} \right]_{\tau_2=\tau_2^0} > 0$ при

$KM > LN$. Тем самым условие трансверсальности доказано. Итак, система (7.1) демонстрирует сверхкритическую бифуркацию Хопфа, когда τ_2 достигает своего критического значения τ_2^0 и τ_1 фиксировано в области $(0, \tau_1^*)$.

Случай 5: $\tau_1 \in (0, \tau_2^*)$ и $\tau_1 > 0$.

Теорема 7.5. Пусть точка E^* существует и локально асимптотически устойчива при $A_1 > 0$ и $A_2 > 0$ для системы (2.2) ($\tau_1 = \tau_2 = 0$). Также для $\tau_2 \in (0, \tau_2^*)$ (фиксировано) и $\tau_1 > 0$, если $(X_2 + X_4)^2 < X_5^2$, то существует пороговое значение τ_1^0 такое, что точка E^* системы (7.1) устойчива при $0 < \tau_1 < \tau_1^0$ и неустойчива при $\tau_1 > \tau_1^0$ при условии $K'M' > L'N'$. Более того, система (7.1) проявляет сверхкритическую бифуркацию Хопфа вокруг точки E^* при $\tau_1 = \tau_1^0$, выраженном, как:

$$\tau_1^0 = \frac{\cos^{-1} \left(\frac{Q_1'^2 + Q_2'^2 + Q_3'^2 + Q_4'^2 - Q_5'^2 - Q_6'^2}{2\sqrt{(Q_1'^2 + Q_2'^2)(Q_3'^2 + Q_4'^2)}} \right)}{\gamma_2} + \frac{1}{\gamma_2} \left[\tan^{-1} \left(\frac{Q_1'}{Q_2'} \right) - \tan^{-1} \left(\frac{Q_3'}{Q_4'} \right) \right],$$

где τ_2 – положительный корень уравнения $R_1(\gamma) \equiv \gamma^4 + S_1\gamma^3 + S_2\gamma^2 + S_3\gamma + S_4 = 0$.

Здесь

$$\begin{aligned} S_1 &= \{-2X_3 \sin(\gamma\tau_2)\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ S_2 &= \{X_3^2 - 2X_2 + X_1^2 + 2X_1X_3 \cos(\gamma\tau_2) - 2X_4 \cos(\gamma\tau_2)\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ S_3 &= \{2X_2X_3 \sin(\gamma\tau_2) - 2X_1X_4 \sin(\gamma\tau_2)\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ S_4 &= \{X_2^2 + X_4^2 + 2X_2X_4 \cos(\gamma\tau_2) - X_5^2\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ Q_1 &= \gamma_2^2 - X_2, \quad Q_2 = -X_1\gamma_2, \\ Q_3 &= \{X_3 \cos(\gamma_2\tau_2)\}, \\ Q_4 &= \{-X_5 \sin(\gamma_2\tau_2)\}, \\ Q_5 &= X_4, \quad Q_6 = X_3\gamma_2, \\ K' &= \{X_1 + X_3 \cos(\gamma_2\tau_2) - X_4\tau_2 \cos(\gamma_2\tau_2) - X_3\gamma_2\tau_2 \sin(\gamma_2\tau_2) - X_5(\tau_1^0 + \tau_2) \cos(\gamma_2(\tau_1^0 + \tau_2))\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ L' &= \{-2\gamma_2 + X_3 \sin(\gamma_2\tau_2) - X_4\tau_2 \sin(\gamma_2\tau_2) + X_3\gamma_2\tau_2 \cos(\gamma_2\tau_2) - X_5(\tau_1^0 + \tau_2) \sin(\gamma_2(\tau_1^0 + \tau_2))\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ M' &= \{X_5\gamma_2 \sin(\gamma_2(\tau_1^0 + \tau_2))\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}, \\ N' &= \{X_5\gamma_2 \cos(\gamma_2(\tau_1^0 + \tau_2))\}_{\tau_2 \in (0, \tau_2^*)}. \end{aligned}$$

Доказательство. Доказательство теоремы такое же, как и в случае 4.

8. ЧИСЛЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

В этом разделе мы выполнили численное моделирование системы (2.2), чтобы проверить аналитические результаты. Во-первых, мы выбрали следующий набор значений параметров: $r = 5.5$,

$d_1 = 6.5$, $k = 0.2$, $d_2 = 15$, $a_1 = 2$, $a_2 = 0.3$, $b = 5$, $c = 0.7$, $A = 2$, $\alpha = 0.3$, $\eta = 0.2$, $e = 2$, $m = 0.1$.

Для этого параметрического набора тривиальное равновесие точки $E_0(0,0)$ является локально асимптотически устойчивым. На рис. 1 показано устойчивое поведение точки $E_0(0,0)$ во времени t . Эти параметрические значения показывают, что транскритическая бифуркация происходит во-

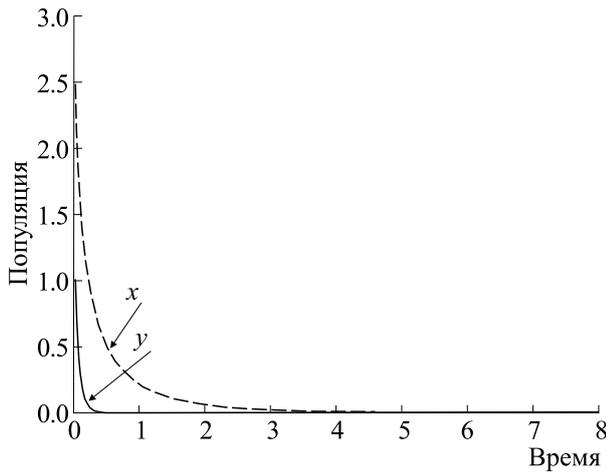


Рис. 1. Устойчивое поведение точки $E_0(0,0)$ для набора параметров: $r = 5.5, d_1 = 6.5, k = 0.2, d_2 = 15, a_1 = 2, a_2 = 0.3, b = 5, c = 0.7, A = 2, \alpha = 0.3, \eta = 0.2, e = 2, m = 0.1$.

круг $E_0(0,0)$ при $d_1 = d_1^{[TC]} = 5.5$ и тривиальное равновесие точки $E_0(0,0)$ теряет свою устойчивость, когда d_1 становится меньше $d_1^{[TC]}$ (см. рис. 2). К тому же для тех же параметрических значений, представленных на рис. 1, транскритическая бифуркация появляется при $d_2 = d_2^{[TC]} = 0.0750$ около точки $E_0(0,0)$, что показано на рис. 3 (BP означает точку бифуркации).

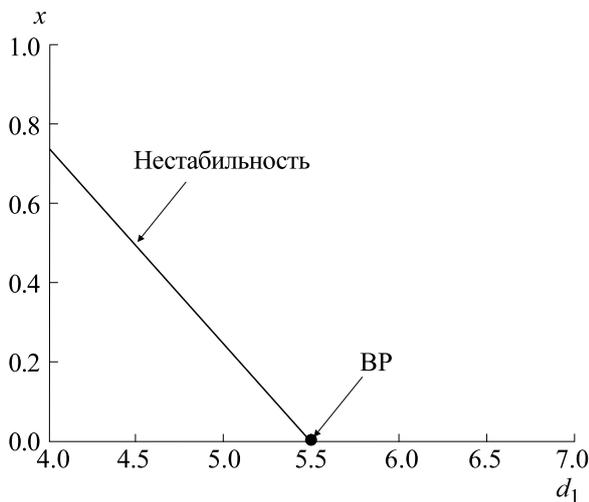


Рис. 2. Транскритическая бифуркация вокруг точки $E_0(0,0)$ с d_1 в качестве параметра бифуркации; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 1. Точка бифуркации (BP – bifurcation point) появляется при $d_1^{[TC]} = 5.5$.

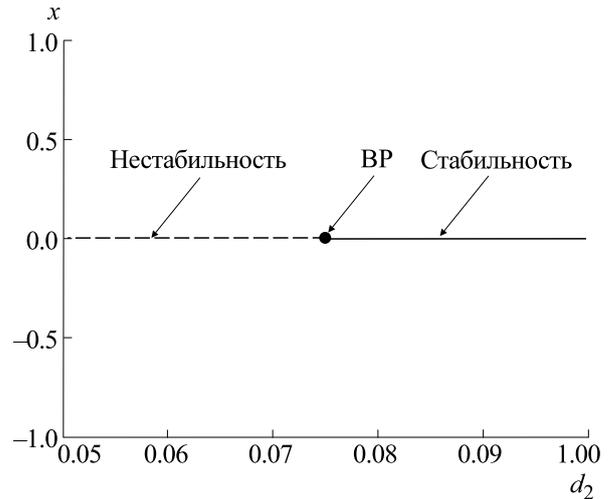


Рис. 3. Транскритическая бифуркация вокруг точки $E_0(0,0)$ с d_2 в качестве параметра бифуркации; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 1. Точка бифуркации (BP) появляется при $d_1^{[TC]} = 0.0750$.

Если мы возьмем $d_1 = 1.5 < r = 5.5$, а другие параметры не изменятся, как показано на рис. 1, то свободное от хищников равновесие $E_1\left(\frac{r-d_1}{a_1}, 0\right) \equiv E_1(2, 0)$ существует и является локально асимптотически устойчивым. Рис. 4 показывает устойчивый характер точки $E_1(2,0)$ во времени t . Из рис. 5 видно, что транскритическая бифуркация проявляется вокруг точки $E_1(2,0)$ при $d_2 = d_2^{[TC]} = 0.0457$ с параметром бифуркации d_2 .

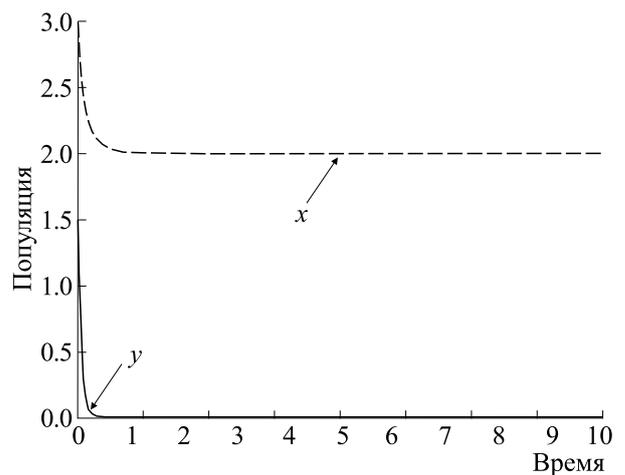


Рис. 4. Устойчивое поведение равновесия в точке $E_1(2, 0)$, свободной от хищников, при $d_1 = 1.5$; остальные параметры таких же, как в наборе данных для рис. 1.

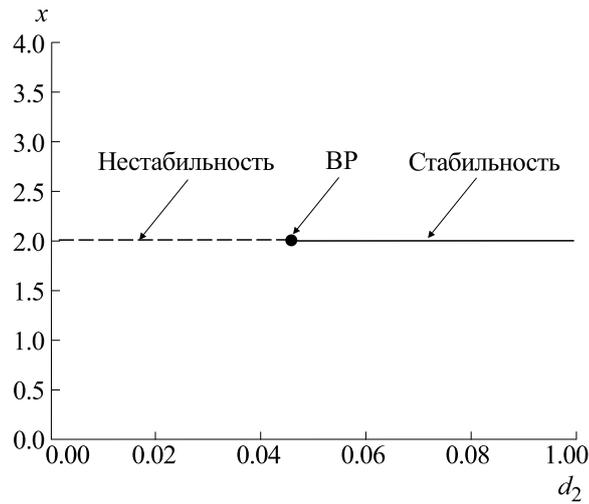


Рис. 5. Транскритическая бифуркация вокруг точки $E_1(2,0)$ с d_2 в качестве параметра бифуркации; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 4. Точка бифуркации (BP) появляется при $d_2^{[TC]} = 0.0457$.

Опять же, следует отметить, что если мы возьмем $d_2 = 0.04$ (уровень смертности хищников), а остальные параметры будут такими же, как на рис. 4, то осевое равновесие точки E_1 будет неустойчивым, но внутреннее равновесие точки $E^*(x^*, y^*) \equiv E^*(1.6628, 0.6771)$ существует и являет-

ся локально асимптотически устойчивым. На рис. 6 показан устойчивый характер точки $E^*(1.6628, 0.6771)$.

Теперь мы зафиксируем другой набор параметров:

$$r = 5.5, d_1 = 0.6, k = 0.2, d_2 = 0.1, a_1 = 0.6, a_2 = 0.98, b = 5, c = 0.9, A = 8.5, \alpha = 0.3, \eta = 0.2, e = 2, m = 0.1. \quad (8.1)$$

Для этих значений параметров все возможные точки равновесия E_0, E_1, E_2 и E^* существуют, но только внутреннее равновесие $E^*(x^*, y^*) \equiv E^*(1.6445, 9.5689)$ является локально асимпто-

тически устойчивым. Рис. 9 показывает устойчивый характер E^* во времени t . Более того, если взять $k = 0.7$ (уровень страха) и оставить остальные параметры, как в вышеперечисленном наборе данных, то свободное равновесие для жертвы

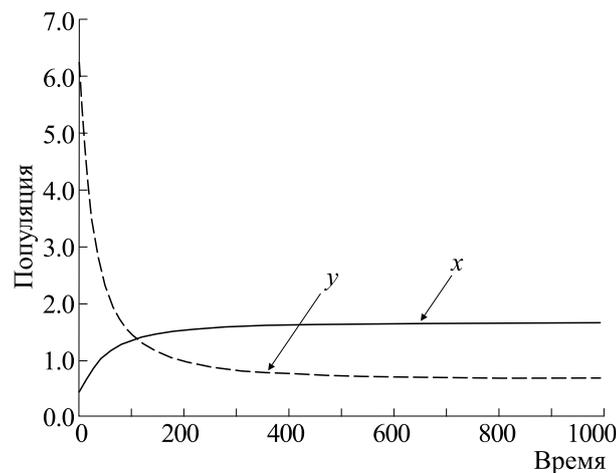


Рис. 6. Устойчивое поведение точки $E^*(1.6628, 0.6771)$ по времени t при $d_2 = 0.04$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 4.

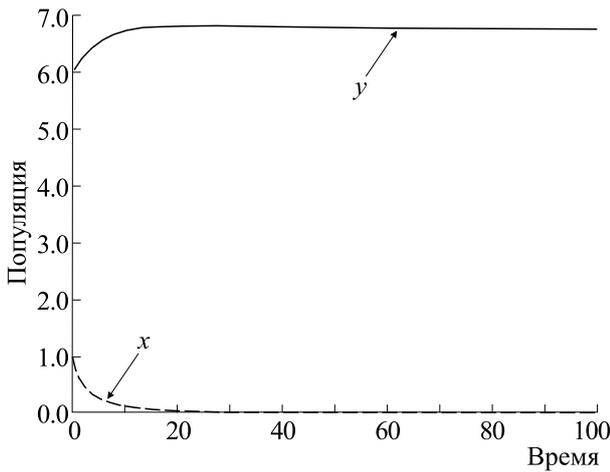


Рис. 7. Устойчивое поведение точки $E_2(0, 6.7420)$ для набора параметров: $r = 5.5, d_1 = 0.6, k = 0.7, d_2 = 0.1, a_1 = 0.6, a_2 = 0.98, b = 5, c = 0.9, A = 8.5, \alpha = 0.3, \eta = 0.2, e = 2, m = 0.1$.

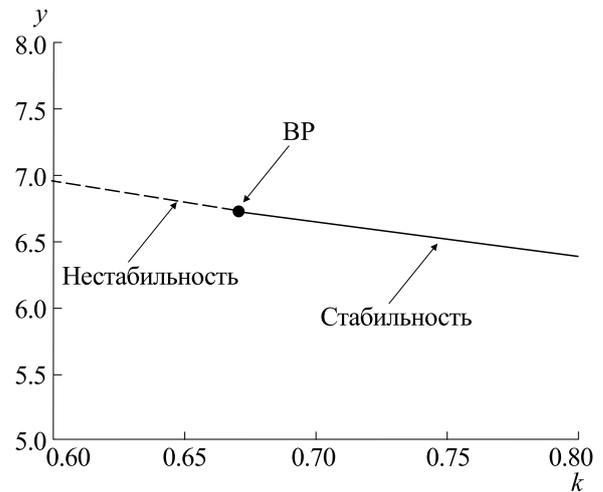


Рис. 8. Транскритическая бифуркация вокруг точки $E_2(0, 6.7420)$ с k в качестве параметра бифуркации; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 7. Точка бифуркации (BP) появляется при $k^{[TC]} = 0.6703$.

$E_2(0, \bar{y}) \equiv E_2(0, 6.7420)$ существует и является локально асимптотически устойчивым, что отражено на рис. 7. Если взять k (уровень страха) в качестве свободного параметра, то для тех же параметрических значений на рис. 7 транскритическая бифуркация проявляется вокруг точки $E_2(0, 6.7420)$ при $k = k^{[TC]} = 0.6703$ и $E_2(0, 6.7420)$ теряет критерий устойчивости, когда k становится меньше, чем $k^{[TC]}$ (рис. 8).

В отсутствие действия страха, т.е. при $k = 0.0$ и остальных параметрах таких же, как в вышеперечисленном наборе данных, точка $E^*(x^*, y^*) = E^*(7.7814, 20.1182)$ локально асимптотически

устойчива, ее критерий устойчивости отражен на рис. 11. Стоит заметить, что эффект страха может снизить значение точки внутреннего равновесия. Из рис. 10а можно сделать вывод, что повышение уровня страха (k) может не только снизить скорость роста популяции жертвы, но и уменьшить популяцию хищника при наличии дополнительной пищи. Кроме того, при отсутствии дополнительного питания ($A = 0$), как видно из рис. 10б, рост обоих видов монотонно убывает при непрерывном увеличении параметра k . Итак, изучение эффекта страха при взаимодействии хищника и жертвы очень важно независимо от

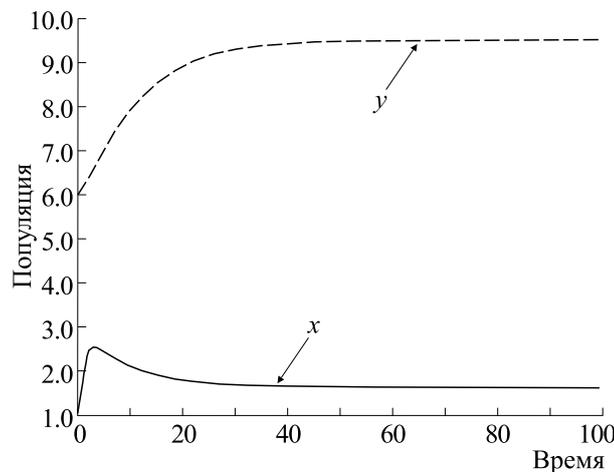


Рис. 9. Устойчивое поведение точки $E^*(1.6445, 9.5689)$ по времени t для $k = 0.2$ (уровень страха); остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 7.

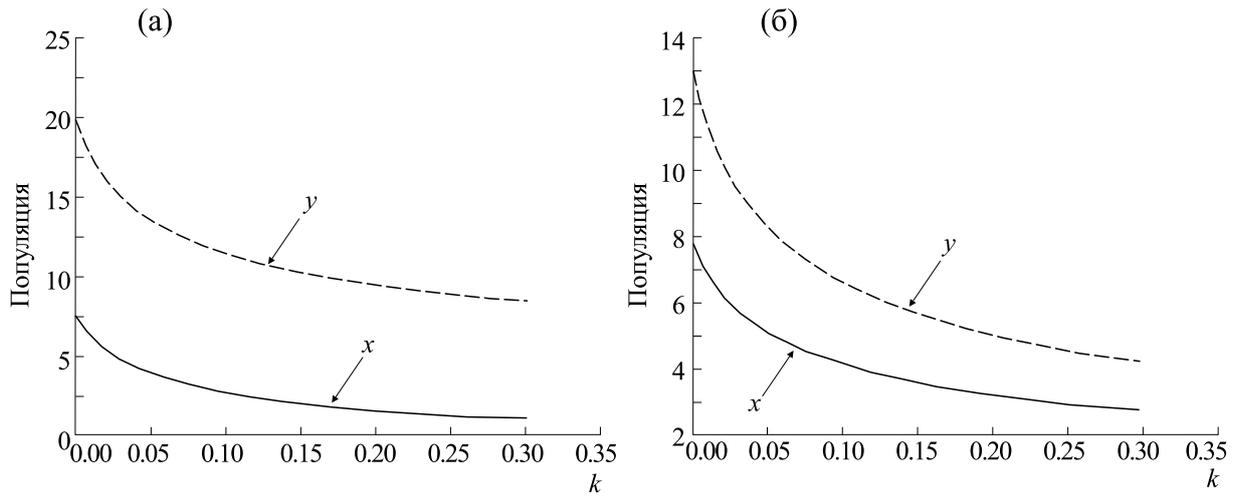


Рис. 10. Влияние параметра k (уровень страха) на характер устойчивого состояния точки E^* при $A = 8.5$ (а) и $A = 0.0$ (б). Здесь $k \in [0.0, 0.3]$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 9.

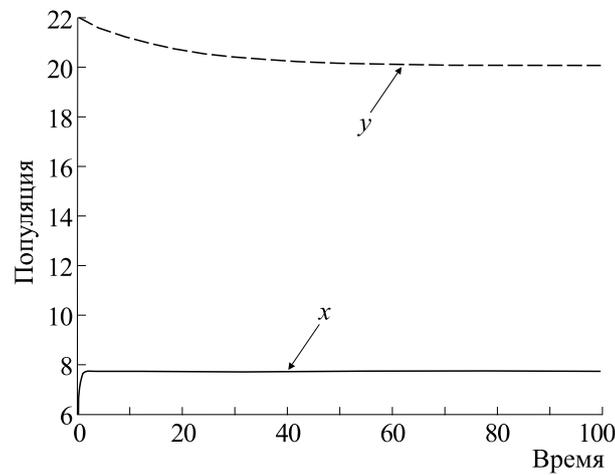


Рис. 11. Устойчивое поведение точки $E^*(7.7814, 20.1182)$ при $k = 0$ (без эффекта страха); остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 9.

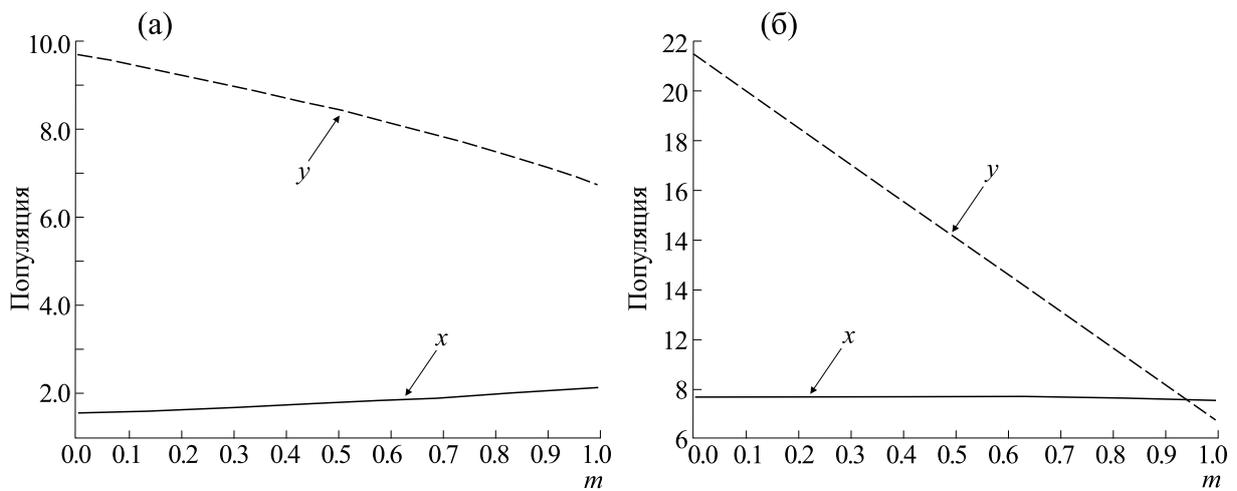


Рис. 12. Влияние параметра t на характер устойчивого состояния точки E^* при $k = 0.2$ (а) и $k = 0.0$ (б); остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 9.

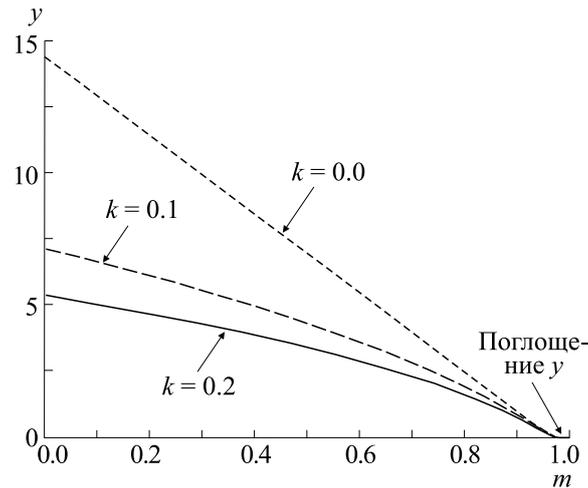


Рис. 13. Влияние параметра m на рост популяции хищников y для разных уровней страха при $A = 0$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 9.

дополнительной пищи и является биологически последовательным.

Влияние временных задержек. Для изучения численного моделирования системы (7.1) (с ис-

пользованием программного пакета MATLAB) на влияние задержек по времени возьмем следующий набор значений параметров:

$$r = 1.5, d_1 = 0.05, k = 0.2, d_2 = 0.1, a_1 = 0.1, a_2 = 2, b = 2, c = 0.35, A = 3, \alpha = 0.3, \eta = 0.4, e = 3, m = 0.1. \quad (8.2)$$

При $\tau_1 = \tau_2 = 0$ равновесие сосуществования точки $E^*(x^*, y^*) = E^*(2.0850, 5.4742)$ существует и устойчиво для перечисленного набора данных. Рис. 14 показывает устойчивый характер точки

$E^*(2.0850, 5.4742)$ для $\tau_1 = \tau_2 = 0$. Зафиксируем $\tau_1 = 0$ и будем постепенно увеличивать значение τ_2 . Путем некоторых расчетов получаем пороговое значение $\tau_2^* = 17.6726$, для которого точка

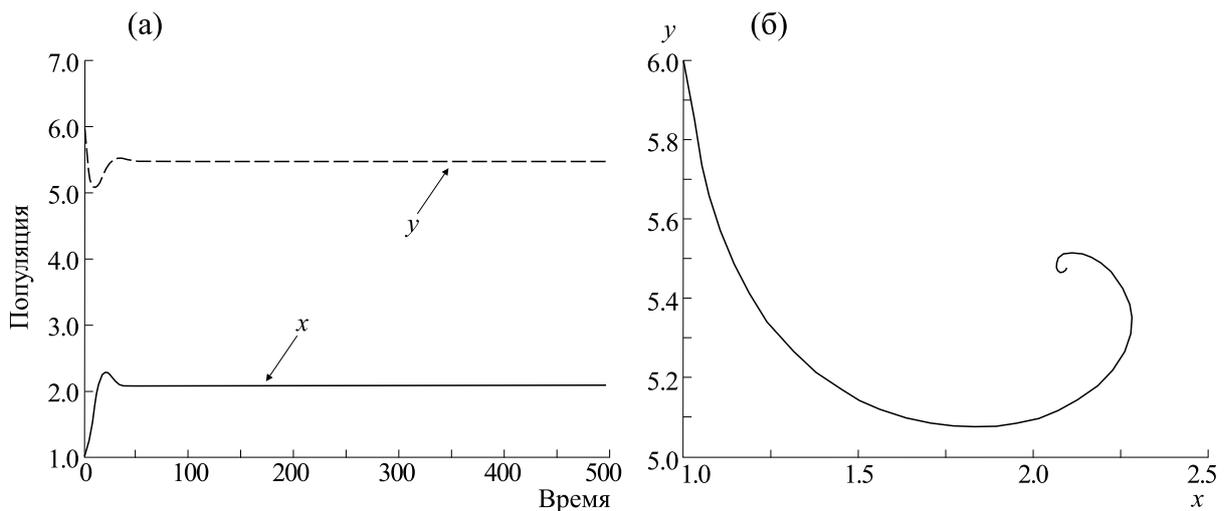


Рис. 14. Устойчивое поведение точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при $\tau_1 = \tau_2 = 0$ для набора параметров: $r = 1.5, d_1 = 0.05, k = 0.2, d_2 = 0.1, a_1 = 0.1, a_2 = 2, b = 2, c = 0.35, A = 3, \alpha = 0.3, \eta = 0.4, e = 3, m = 0.1$. (а) – Поведение во времени, (б) – фазовая диаграмма.

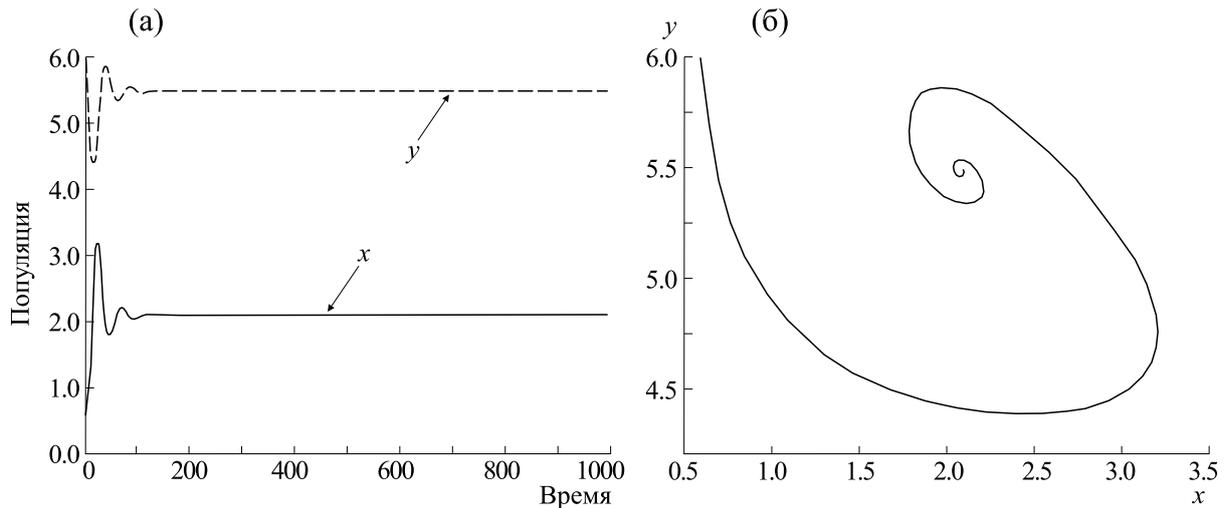


Рис. 15. Устойчивое поведение точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при $\tau_2 = 5.5 < \tau_2^* = 17.6726$ и $\tau_1 = 0$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – стабильная спираль.

$E^*(2.0850, 5.4742)$ устойчива при $0 < \tau_2 < \tau_2^*$ и неустойчива при $\tau_2 > \tau_2^*$, т.е. система (7.1) теряет устойчивость и совершает колебания предельного цикла за счет бифуркации Хопфа при $\tau_2^* = 17.6726$ вокруг $E^*(2.0850, 5.4742)$.

Рис. 15 показывает устойчивый характер точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при $\tau_2 = 5.5 < \tau_2^* = 17.6726$, тогда как рис. 16 представляет колебание предельного цикла для $\tau_2 = 30 > \tau_2^* = 17.6726$. Рис. 17 и 18 изобра-

жают бифуркационную диаграмму с τ_2 в качестве параметра бифуркации при $\tau_1 = 0$. Аналогично, точка $E^*(2.0850, 5.4742)$ асимптотически устойчива для $\tau_1 < \tau_1^* = 23.8002$ и неустойчива при $\tau_1 > \tau_1^* = 23.8002$ когда $\tau_2 = 0$, т.е. точка $E^*(2.0850, 5.4742)$ устойчива ниже порогового значения $\tau_1^* = 23.8002$, а выше его – неустойчива.

Рис. 19 отражает устойчивую природу точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ для $\tau_1 = 15.5 < \tau_1^* = 23.8002$ то-

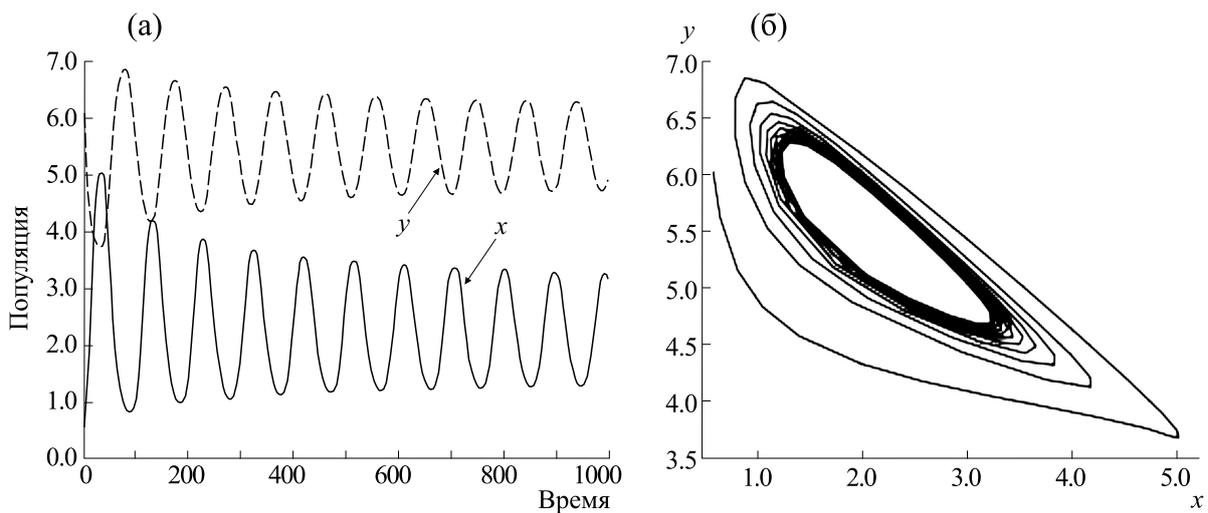


Рис. 16. Существование периодического решения вокруг точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ с временной задержкой $\tau_2 = 30 > \tau_2^* = 17.6726$ и $\tau_1 = 0$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – фазовая диаграмма (замкнутая орбита).

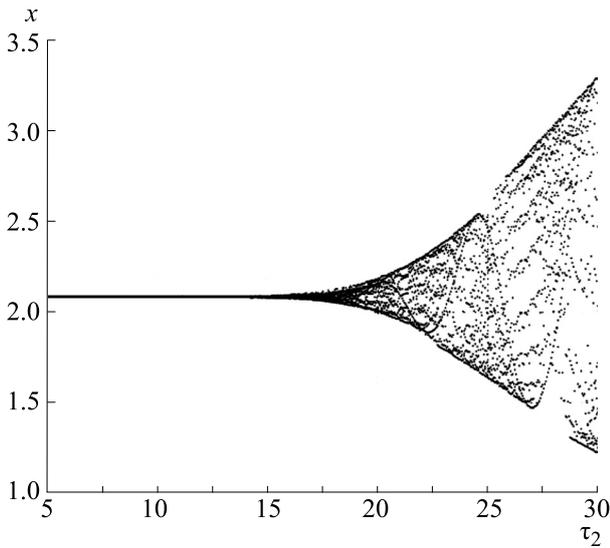


Рис. 17. Диаграмма бифуркации Хопфа для жертв (x) при τ_2 в качестве параметра бифуркации.

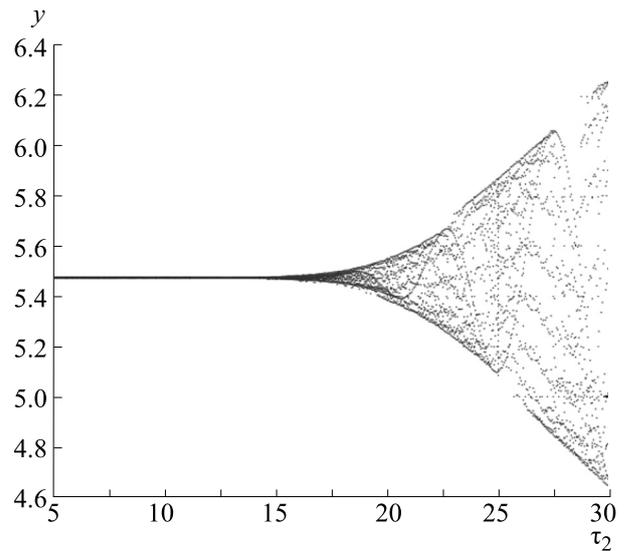


Рис. 18. Диаграмма бифуркации Хопфа для хищников (y) при τ_2 в качестве параметра бифуркации.

гда как рис. 20 изображает колебания предельного цикла для $\tau_1 = 45 > \tau_1^* = 23.8002$. Рис. 21 и 22 показывают, что система (7.1) проявляет сверхкритическую бифуркацию Хопфа при $\tau_1^* = 23.8002$, когда $\tau_2 = 0$. Пусть τ_1 фиксировано в $(0, \tau_1^* = 23.8002)$ и τ_2 постепенно увеличивается. Тогда получаем пороговое значение $\tau_2^0 = 11.8244$ такое, что $E^*(2.0850, 5.4742)$ устойчиво для $\tau_2 < \tau_2^0 = 11.8244$ и неустойчиво для $\tau_2 > \tau_2^0 = 11.8244$, т.е. система (7.1) теряет свой устойчи-

вый характер и совершает колебания предельного цикла через сверхкритическую бифуркацию Хопфа при $\tau_2^0 = 11.8244$ вокруг точки $E^*(2.0850, 5.4742)$, когда t_1 фиксировано в $(0, \tau_1^* = 23.8002)$.

Рис. 23 показывает устойчивый характер точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ для $\tau_2 = 2.5 < \tau_2^0 = 11.8244$, тогда как рис. 24 демонстрирует колебания предельного цикла при $\tau_2 = 25.5 > \tau_2^0 = 11.8244$, когда $\tau_1 = 5.5$ фиксировано в $(0, \tau_1^* = 23.8002)$. Рис. 25 и

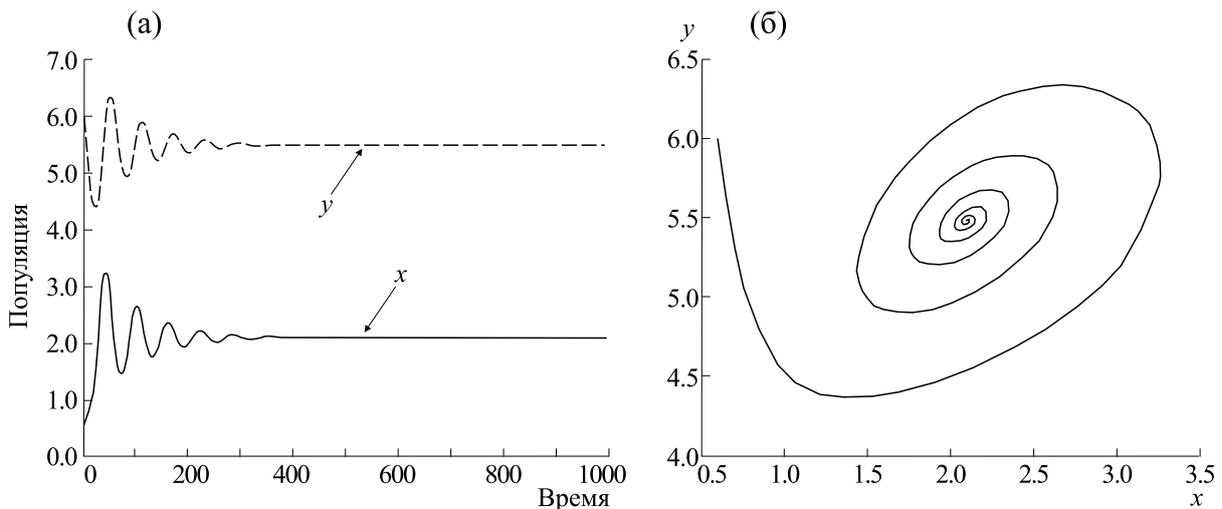


Рис. 19. Устойчивое поведение точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при временной задержке $\tau_1 = 15.5 < \tau_1^* = 23.8002$ и $\tau_2 = 0$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – устойчивая траектория.

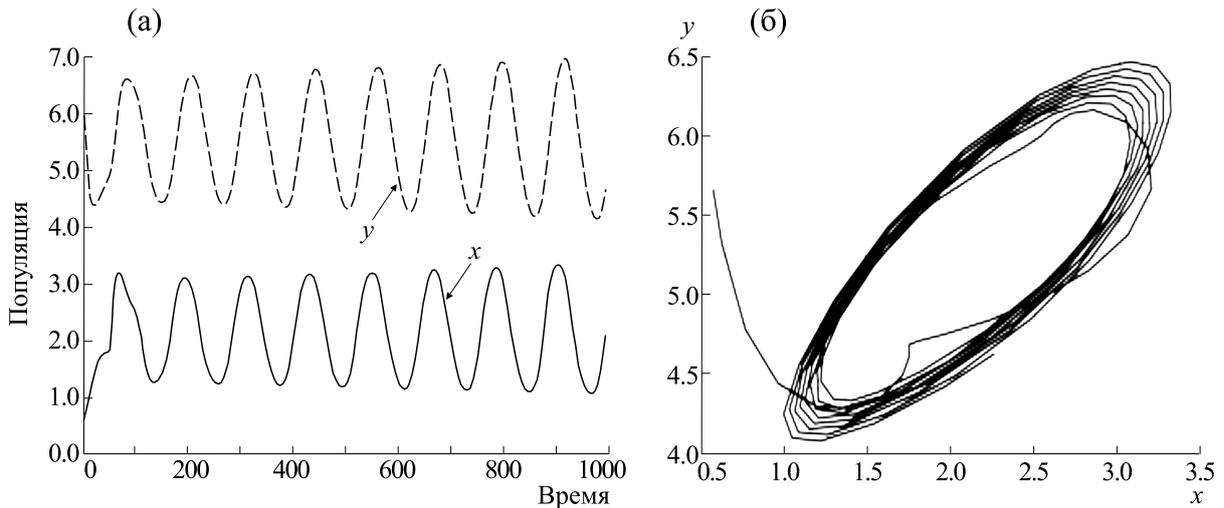


Рис. 20. Существование периодического решения вокруг точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ с временной задержкой $\tau_1 = 45 > \tau_1^* = 23.8002$ и $\tau_2 = 0$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – фазовая диаграмма (замкнутая орбита).

26 изображают бифуркационную диаграмму с τ_2 в качестве параметра бифуркации при фиксированном $\tau_1 = 5.5$. Таким же образом, принимая $\tau_2 = 2.5 \in (0, \tau_2^* = 17.6726)$, можно увидеть из рис. 27 и 28, что точка $E^*(2.0850, 5.4742)$ устойчива при $\tau_1 = 5.5 < \tau_1^0 = 18.8575$ и неустойчива при $\tau_1 = 35.5 > \tau_1^0 = 18.8575$, т.е. система (7.1) выполняет колебания предельного цикла от устойчивого характера при увеличении значения τ_1 через пороговое значение $\tau_1^0 = 18.8575$. Рис. 29 изобра-

жает бифуркационную диаграмму с учетом τ_1 в качестве бифуркационного параметра, когда τ_2 фиксировано в $(0, 17.6726)$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе для анализа воздействия страха на виды добычи была сформулирована система «хищник–жертва» Беддингтона–ДеАнгелеса в присутствии дополнительной пищи, включающая убежище для добычи. Наша цель – аналитически и численно исследовать влияние страха

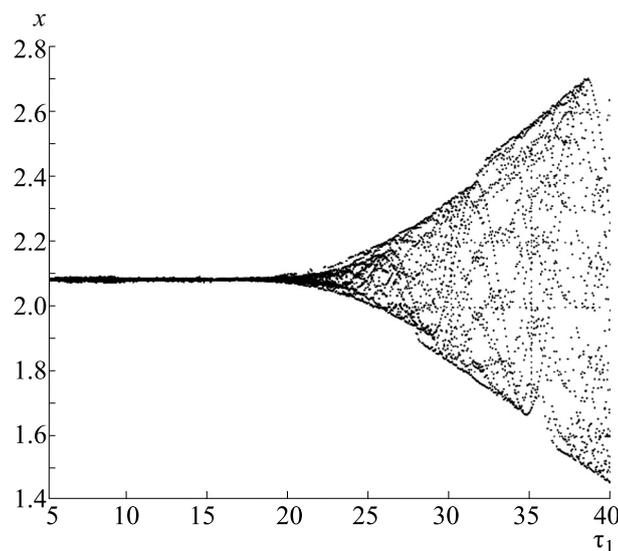


Рис. 21. Диаграмма бифуркации Хопфа для жертв (x) при τ_1 в качестве параметра бифуркации.

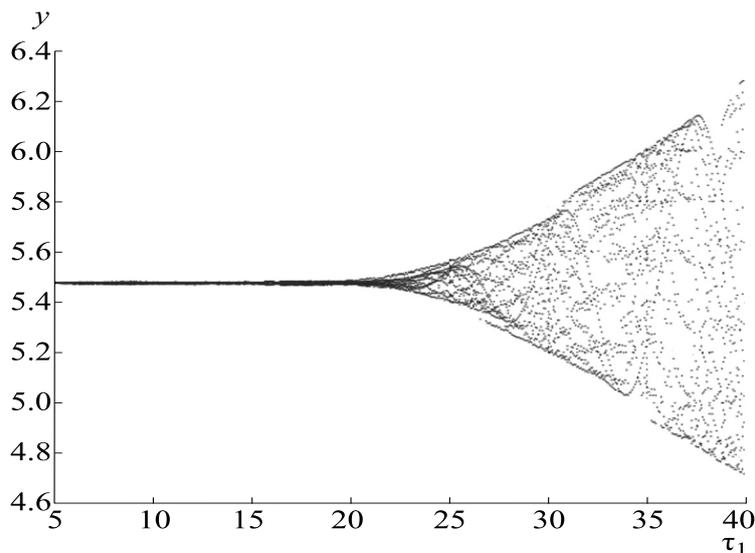


Рис. 22. Диаграмма бифуркации Хопфа для хищников (y) при τ_1 в качестве параметра бифуркации.

хищников на популяцию жертв. Математически мы вывели положительность и равномерную ограниченность решений. Обсуждены критерии вымирания обеих популяций. Были изучены математические свойства, такие как равномерное постоянство, анализ равновесия, локальный и глобальный анализ устойчивости предложенной системы. Мы также вывели достаточные условия возникновения транскритической бифуркации вокруг каждого граничного равновесия. Численно было показано, что эффект страха не только

влияет на популяцию жертвы, но также влияет на динамику предложенной системы следующим образом:

1. На рис. 9 и 11 стоит обратить внимание на то, что эффект страха на виды добычи может уменьшить значение компонентов x и y уникального положительного равновесия точки E^* : по мере увеличения уровня страха k прирост обеих популяций постепенно снижается независимо от дополнительной пищи (см. рис. 10).

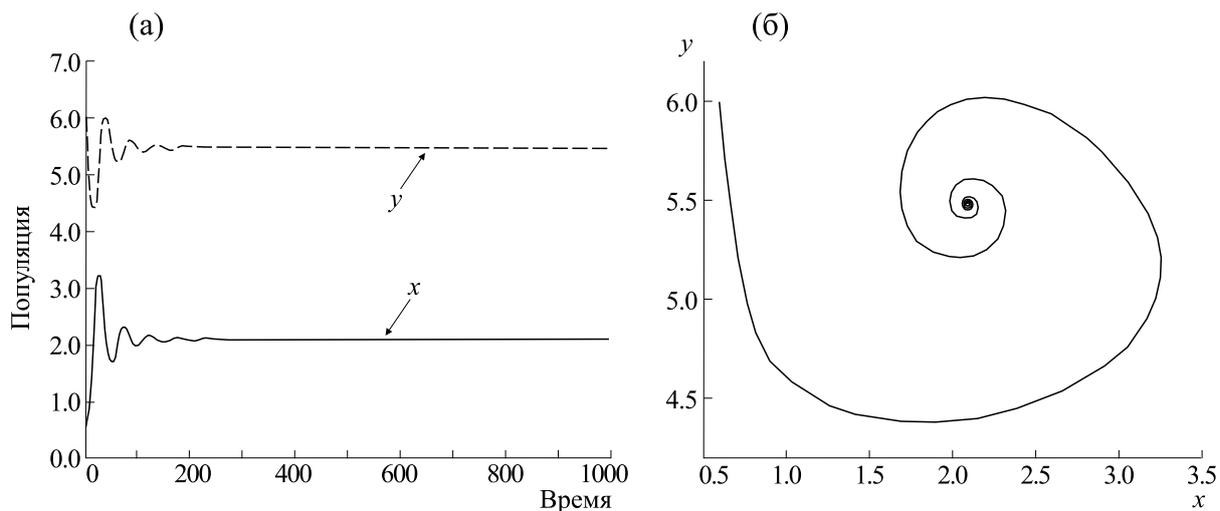


Рис. 23. Устойчивое поведение точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при временной задержке $\tau_1 = 5.5 \in (0, \tau_1^* = 23.8002)$ (фиксирована) и $\tau_2 = 2.5 < \tau_2^0 = 11.8244$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – устойчивая фазовая диаграмма.

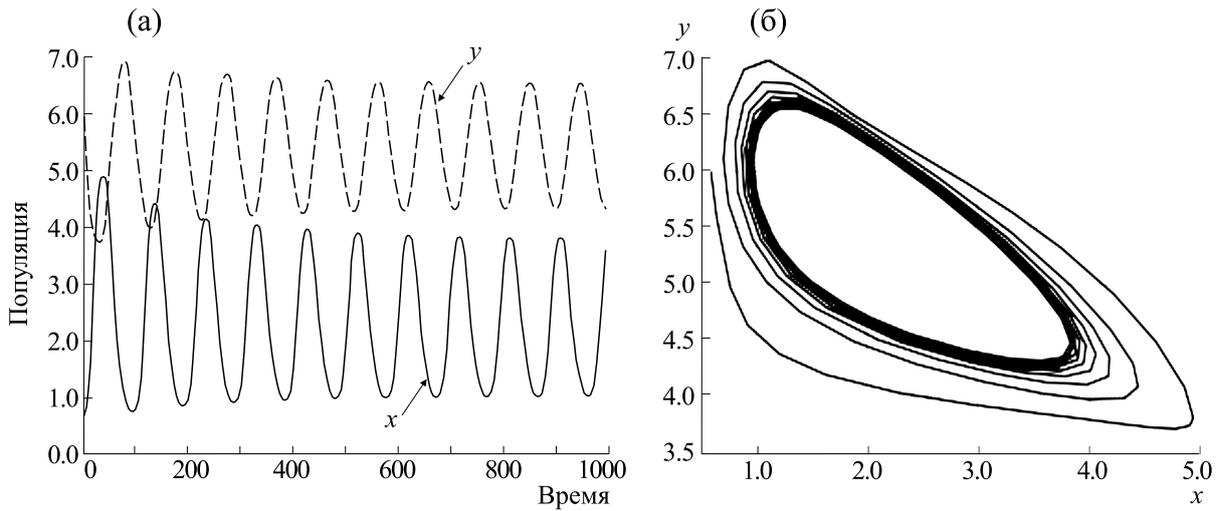


Рис. 24. Существование периодического решения вокруг точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ с временной задержкой $\tau_1 = 5.5 \in (0, \tau_1^* = 23.8002)$ (фиксирована) и $\tau_2 = 25.5 > \tau_2^0 = 11.8244$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – фазовая диаграмма (замкнутая орбита).

2. Убежище жертвы влияет на динамику популяции. Рис. 12 показывает, что с постепенным увеличением параметра убежища жертвы m значение y^* уменьшается, несмотря на эффект страха. Но популяция хищников не вымирает из-за предоставления дополнительных кормов. Отсюда можно сделать вывод, что дополнительная пища может контролировать популяцию хищников от вымирания, что является биологически устойчивым.

3. В отсутствие дополнительной пищи популяция хищников вымирает из-за различных уров-

ней страха, когда m достигает высокого значения (см. рис. 13).

Эти результаты показывают, что влияние страха и убежища жертвы очень значимо в присутствии дополнительной пищи, которая может обогатить динамику предлагаемой нами системы «хищник–жертва» (2.2).

Более того, эффект страха не снижает мгновенно рождаемость видов-жертв, но требуется некоторое время, чтобы повлиять на скорость рождаемости жертв. Также хищнику нужно время, чтобы переварить пищу. Итак, изучение фак-

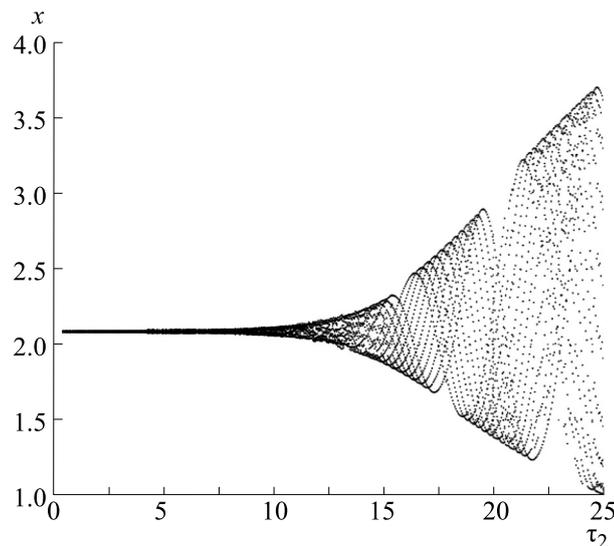


Рис. 25. Диаграмма бифуркации Хопфа для жертв (x) при τ_2 в качестве параметра бифуркации при τ_1 , фиксированном в области $(0, \tau_1^*)$.

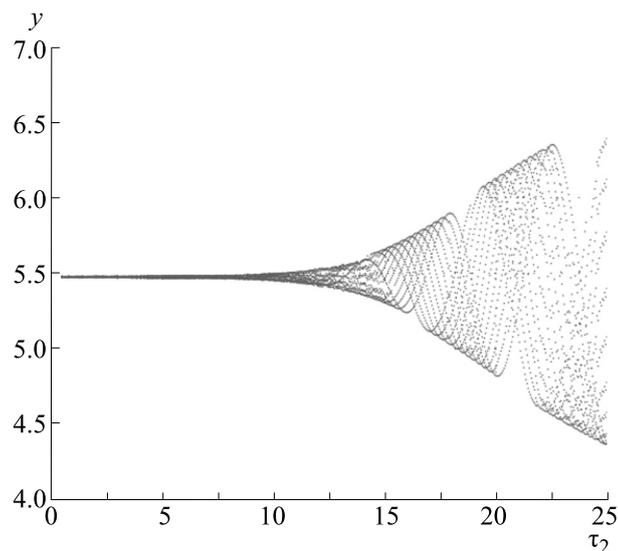


Рис. 26. Диаграмма бифуркации Хопфа для хищников (y) при τ_2 в качестве параметра бифуркации при τ_1 , фиксированном в области $(0, \tau_1^*)$.

торов задержки τ_1 и τ_2 делает систему (7.1) более реалистичной и сложной. Система с задержкой (7.1) демонстрирует все динамические свойства, которые могут обсуждаться относительно системы без задержки (2.2). В этой статье мы изучили влияние двух факторов запаздывания на внутреннюю точку равновесия. Обсуждены все возможные комбинации двух типов факторов задержки. Численно наблюдается, что предложенная система теряет свою устойчивость и выполняет колебания предельного цикла через сверхкритическую

бифуркацию Хопфа для непрерывного увеличения параметров задержки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны квалифицированному рецензенту и редактору за их внимательное чтение, ценные комментарии и полезные предложения, которые помогли значительно улучшить представление этой работы.

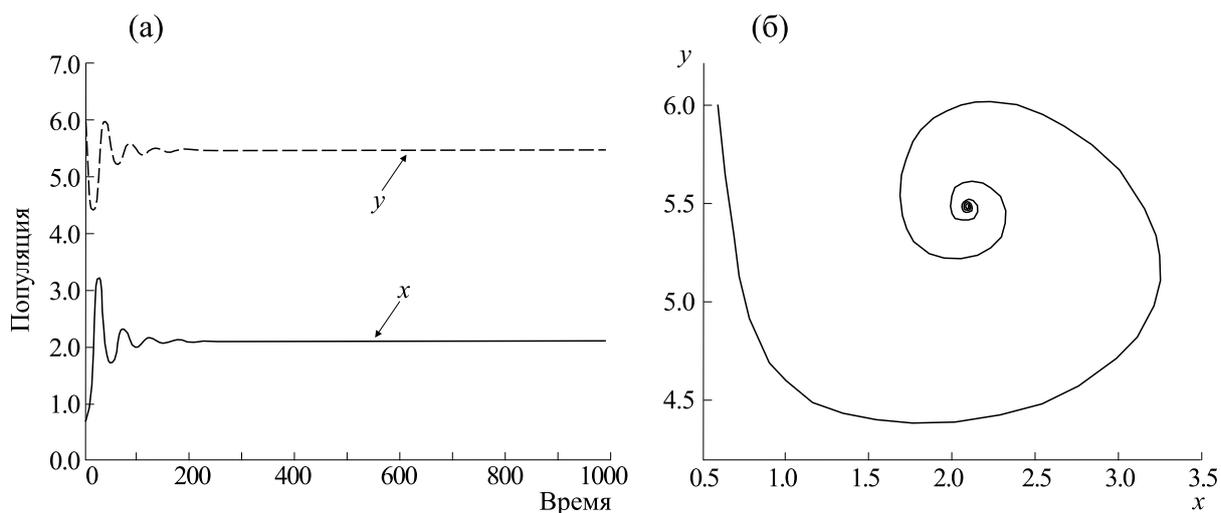


Рис. 27. Устойчивое поведение точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ при временной задержке $\tau_2 = 2.5 \in (0, \tau_2^* = 17.6726)$ (фиксирована) и $\tau_1 = 5.5 < \tau_1^0 = 18.8575$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – устойчивая траектория).

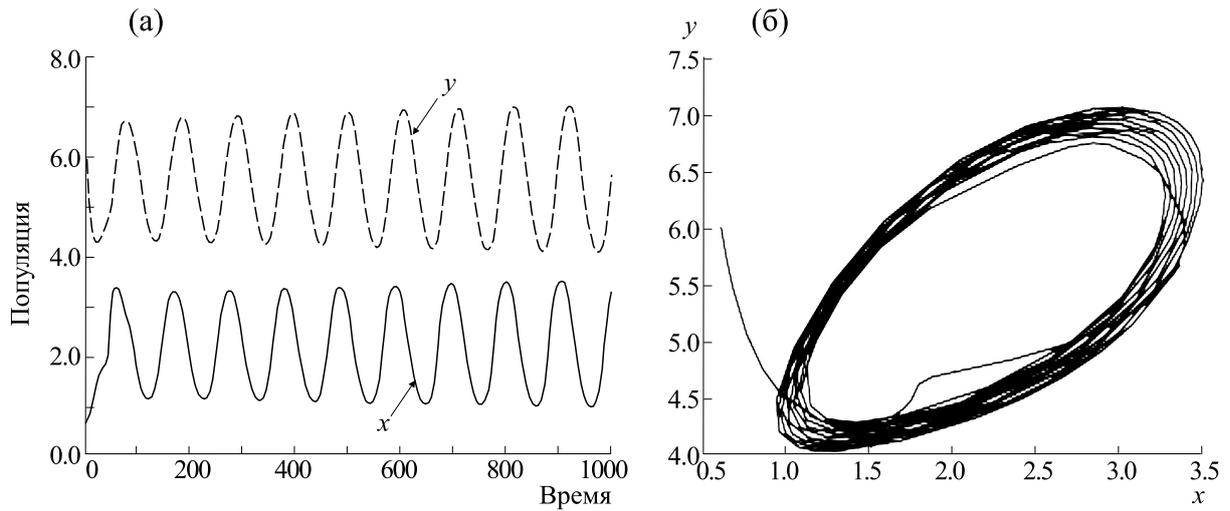


Рис. 28. Существование периодического решения вокруг точки $E^*(2.0850, 5.4742)$ с временной задержкой $\tau_2 = 2.5 \in (0, \tau_2^* = 17.6726)$ (фиксирована) и $\tau_1 = 35.5 > \tau_1^0 = 18.8575$; остальные параметры такие же, как в наборе данных для рис. 14. (а) – Поведение во времени, (б) – фазовая диаграмма (замкнутая орбита).

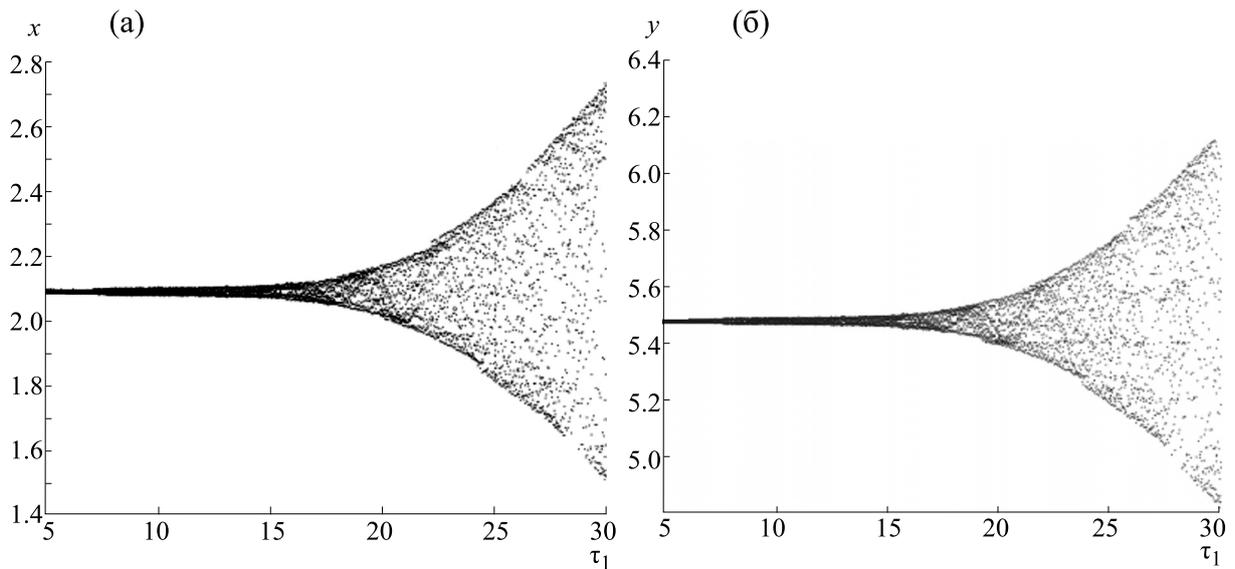


Рис. 29. Бифуркационные диаграммы Хопфа с τ_1 в качестве параметра бифуркации и τ_2 , фиксированном в области $(0, \tau_2^*)$: (а) – для жертв, (б) – для хищников.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. R. J. Taylor, *Predation* (Chapman & Hall, N. Y., 1984).
2. S. L. Lima and L. M. Dill, *Canadian J. Zool.* **68** (4), 619 (1990).
3. C. S. Holling, *The Canadian Entomologist* **91** (5), 293 (1959).
4. C. S. Holling, *The Canadian Entomologist* **91** (7), 385 (1959).
5. C. S. Holling, *Memoirs Entomol. Soc. of Canada* **97** (S45), 5 (1965).

6. J. R. Beddington, *J. Animal Ecol.* **44** (1), 331 (1975).
7. D. L. DeAngelis, R. A. Goldstein, and R. V. O'Neill, *Ecology* **56** (4), 881 (1975).
8. R. Arditi and L. R. Ginzburg, *J. Theor. Biol.* **139** (3), 311 (1989).
9. S. Creel and D. Christianson, *Trends Ecology & Evolution* **23** (4), 194 (2008).
10. L. Y. Zanette, M. C. Allen, A. F. White, and M. Clinchy, *Science* **334** (6061), 1398 (2011).
11. S. Creel, D. Christianson, S. Liley, and J. A. Winnie, *Science* **315** (5814), 960 (2007).
12. W. Cresswell, *J. Ornithol.* **152** (S1), 251 (2010).
13. X. Wang, L. Zanette, and X. Zou, *J. Math. Biol.* **73**, 1179 (2016).
14. S. Mondal, A. Maiti, and G. P. Samanta, *Biophys. Rev. Lett.* **13** (4), 157 (2018).
15. H. Zhang, Y. Cai, S. Fu, and W. Wang, *Appl. Math. Comput.* **356**, 328 (2019).
16. S. Mondal and G. P. Samanta, *J. Phys. A: Math. Theor.* **53** (29), 295601 (2020). DOI: 10.1088/1751-8121/ab81d8
17. P. J. Wangersky and W. J. Cunningham, *Ecology* **38** (1), 136 (1957).
18. E. Beretta and Y. Kuang, *J. Math. Anal. Appl.* **204**, 840 (1996).
19. P. D. N. Srinivasu, S. R. V. P. Bhuvanagiri, and M. Venkatesulu, *Theor. Popul. Biol.* **72**, 111 (2007).
20. P. D. N. Srinivasu and S. R. V. P. Bhuvanagiri, *Journal of Mathematical Biology* **60**, 591 (2010).д
21. P. D. N. Srinivasu and B. S. R. V. Prasad, *Bul. Math. Biol.* **73** (10), 2249 (2011).
22. T. K. Kar, *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation* **10** (6), 681 (2005).
23. R. S. Cantrell and C. Cosner, *J. Math. Analysis and Applications* **257** (1), 206 (2001).
24. A. Das and G. P. Samanta, *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* **538**, 122844 (2020).
25. J. P. Tripathi, S. Abbas, and M. Thakur, *Non-Linear Dynamics* **80**, 177 (2015).
26. G. Birkhoff and G. C. Rota, *Ordinary Differential Equations* (John Wiley and Sons, N. Y., 1989).
27. J. K. Hale, *Theory of Functional Differential Equations* (Springer-Verlag, N. Y., 1977).
28. L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems* (Springer, N. Y., 2001).
29. S. Mondal and G. P. Samanta, *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* **534**, 122301 (2019).
30. S. Mondal and G. P. Samanta, *Energy, Ecology and Environment* **5** (1), 12 (2020).
31. S. Ruan and J. Wei, *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems Series B: Applications and Algorithms* **10**, 863 (2003).
32. H. I. Freedman and V. S. H. Rao, *Bul. Math. Biol.* **45**, 991 (1983).

Impact of Fear Effect in a Delayed Predator-Prey System with Prey Refuge and Additional Food for Predators

S. Mondal and G.P. Samanta

Indian Institute of Engineering Science and Technology, Shibpur, Howrah-711103, India

Evidence from field experiments on terrestrial vertebrates shows that direct predation by predators on preys might not only affect the population dynamics but also have an indirect effect on the predator's fear (felt by prey) through chemical and/or vocal cues, reduce the prey reproduction and change the life-history of species. In the present work, the impact of the fear effect on the prey has been investigated in a Beddington–DeAngelis predator-prey system with prey refuge and additional food for predators. Firstly, we have discussed the properties of solutions such as positivity and uniform boundedness that enable the proposed system to work properly. Criteria for the existence of equilibrium points, local and global stability analysis of all equilibrium points are derived. Secondly, the conditions for the occurrence of transcritical bifurcations are presented. Furthermore, we have studied the local stability behavior of the coexistence equilibrium point for various combinations of the delay factors and found that continuous increment of the delay parameters can replace a stable equilibrium by the stable limit cycle oscillations through supercritical Hopf-bifurcation. Extensive numerical simulations are performed via MATLAB to validate our analytical findings. Numerical-ly, the impact of prey refuge on the survival of the predator in the presence of additional food is shown.

Keywords: prey refuge, fear effect, additional food, local bifurcations, global stability, time-delays