

УДК: 519.6

## Анализ динамической системы «жертва – хищник – суперхищник»: семейство равновесий и его разрушение

А. Алмасри<sup>а</sup>, В. Г. Цибулин<sup>б</sup>

Южный федеральный университет,  
Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, д. 8а

E-mail: <sup>а</sup> ahmal6398@gmail.com, <sup>б</sup> vgcibulin@sfedu.ru

Получено 13.07.2023, после доработки – 31.08.2023.

Принято к публикации 25.09.2023.

В работе исследуется динамика конечномерной модели, описывающей взаимодействие трех популяций: жертвы  $x(t)$ , потребляющего ее хищника  $y(t)$  и суперхищника  $z(t)$ , питающегося обоими видами. Математически задача записывается в виде системы нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка с правой частью  $[x(1-x)-(y+z)g; \eta_1 y g - d_1 f - \mu_1 y; \eta_2 z g + d_2 f - \mu_2 z]$ , где  $\eta_j, d_j, \mu_j$  ( $j = 1, 2$ ) – положительные коэффициенты. Рассматриваемая модель относится к классу косимметричных динамических систем при функциональном отклике Лотки – Вольтерры  $g = x, f = yz$  и дополнительных условиях на параметры:  $\mu_2 = d_2 \left(1 + \frac{\mu_1}{d_1}\right), \eta_2 = d_2 \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1}\right)$ . В этом случае формируется семейство равновесий в виде прямой в фазовом пространстве. Проанализирована устойчивость равновесий семейства и изолированных равновесий, построены карты существования стационарных решений и предельных циклов. Изучено разрушение семейства при нарушении условий косимметрии и использовании моделей Холлинга  $g(x) = \frac{x}{1+b_1 x}$  и Беддингтона – ДеАнгелиса  $f(y, z) = \frac{yz}{1+b_2 y + b_3 z}$ . Для этого применяется аппарат теории косимметрии В. И. Юдовича, включающий вычисление косимметрических дефектов и селективных функций. С использованием численного эксперимента проанализированы инвазивные сценарии: внедрение суперхищника в систему «хищник – жертва», выдавливание хищника или суперхищника.

Ключевые слова: математическая экология, теория косимметрии, жертва – хищник – суперхищник

Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФ, грант № 23-21-00221.

UDC: 519.6

## A dynamic analysis of a prey – predator – superpredator system: a family of equilibria and its destruction

A. Almasri<sup>a</sup>, V. G. Tsybulin<sup>b</sup>

Southern Federal University,  
8a Miltralkova st., Rostov on Don, 344090, Russia

E-mail: <sup>a</sup> ahmal6398@gmail.com, <sup>b</sup> vgcibulin@sfnu.ru

Received 13.07.2023, after completion – 31.08.2023.

Accepted for publication 25.09.2023.

The paper investigates the dynamics of a finite-dimensional model describing the interaction of three populations: prey  $x(t)$ , its consuming predator  $y(t)$ , and a superpredator  $z(t)$  that feeds on both species. Mathematically, the problem is formulated as a system of nonlinear first-order differential equations with the following right-hand side:  $[x(1-x) - (y+z)g; \eta_1 y g - d_1 f - \mu_1 y; \eta_2 z g + d_2 f - \mu_2 z]$ , where  $\eta_j, d_j, \mu_j$  ( $j = 1, 2$ ) are positive coefficients. The considered model belongs to the class of cosymmetric dynamical systems under the Lotka – Volterra functional response  $g = x, f = yz$ , and two parameter constraints:  $\mu_2 = d_2 \left(1 + \frac{\mu_1}{d_1}\right), \eta_2 = d_2 \left(1 + \frac{\eta_1}{d_1}\right)$ . In this case, a family of equilibria is being of a straight line in phase space. We have analyzed the stability of the equilibria from the family and isolated equilibria. Maps of stationary solutions and limit cycles have been constructed. The breakdown of the family is studied by violating the cosymmetry conditions and using the Holling model  $g(x) = \frac{x}{1+b_1 x}$  and the Beddington – DeAngelis model  $f(y, z) = \frac{yz}{1+b_2 y+b_3 z}$ . To achieve this, the apparatus of Yudovich's theory of cosymmetry is applied, including the computation of cosymmetric defects and selective functions. Through numerical experimentation, invasive scenarios have been analyzed, encompassing the introduction of a superpredator into the predator-prey system, the elimination of the predator, or the superpredator.

Keywords: mathematical ecology, cosymmetry theory, prey – predator – superpredator

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2023, vol. 15, no. 6, pp. 1601–1615 (Russian).

This work carried out at the Southern Federal University with the support of the Russian Science Foundation, grant No. 23-21-00221.

## Введение

Для описания и моделирования экологических проблем инвазии и взаимодействия видов активно используются математические методы [Ризниченко, Рубин, 2004; Братусь, Новожилов, Платонов, 2010; Фрисман и др., 2019]. В классических работах [Lotka, 1925; Volterra, 1931] предложена модель «жертва – хищник» (система Лотки – Вольтерры), которая объяснила колебательный характер некоторых экологических явлений. Существует большое число модификаций этой модели [Kolmogoroff, 1972; Holling, 1959] (см. обзор [Тютюнов, Титова, 2018]). Для систем, которые характеризуются одним видом потребления (травоядность, хищничество или паразитизм), часто ограничиваются исследованиями для двух видов. К настоящему времени динамика двухвидового сообщества хорошо изучена [Базыкин, 1985].

Модели пищевых сетей из трех видов являются фундаментальными блоками крупномасштабных систем экологического мониторинга. Существуют различные варианты моделей пищевой цепи, описывающие потребление хищника более чем на одном трофическом уровне. В [Freedman, Waltman, 1984] приведена классификация различных моделей пищевой сети Лотки – Вольтерры. Системы с тремя и более популяциями демонстрируют более сложное поведение [Базыкин, 2003].

Для прогнозирования краткосрочного и долгосрочного поведения экосистем используются модели, которые включают ресурс, жертву, потребляющую ресурс, и хищника, рацион которого состоит из ресурса и жертвы. Например, в качестве вида  $x$  выступает растение, вид  $y$  – травоядное, а вид  $z$  – суперхищник, который потребляет растения и травоядных. Такие модели рассматривались в работах [Holt, Polis, 1997; Namba, Tanabe, Maeda, 2008; Kang, Wedekin, 2013; Liu, Bai, 2016; Liu, Fan, 2017; Namba, Takeuchi, Banerjee, 2018; Wang, Zhang, Lai, 2018], в англоязычной литературе используются также термины trophic level omnivory, intraguild predation, higher order predation или hyperpredation. Охрана суперхищников для сохранения биоразнообразия является актуальной проблемой [Martone et al., 2020].

Для описания динамики системы с суперхищником применялись различные варианты функциональных откликов (см. обзор в [Гиричева, 2021]). В [Kang, Wedekin, 2013] проведено сравнение сценариев для моделей Холлинга I и Холлинга III. В [Mortaja et al., 2020] рассмотрен функциональный отклик, который зависит от плотностей добычи и хищников. В [Jana, Roy, 2023] представлена модель с суперхищником, разделенным на две стадии по возрасту. В [Mbava, Mugisha, Gonsalves, 2017] рассмотрена математическая модель, учитывающая влияние заболевания на суперхищника. В таких системах наблюдаются различные динамические сценарии, в частности формирование колебательных режимов (см. [Базыкин, 2003; Castillo-Santos, Dela Rosa, Hernández, 2017]). В [Namba, Takeuchi, Banerjee, 2018] использовались модели Базыкина и Холлинга для описания динамики хищников. В [Ji, Wang, 2022] функциональный отклик Беддингтона – ДеАнгелиса применялся с учетом всех трех видов. В [Thakur et al., 2020] разработана модель для планктона, рыб и суперхищника. В [Krishnadas, Saratchandran, Harikrishnan, 2020] обнаружен хаос в циклической трехвидовой системе «жертва – хищник – суперхищник». Однако в этих работах не рассматривалось сосуществование различных устойчивых сценариев взаимодействия видов, т. е. мультистабильность систем.

Для систем «хищник – жертва» мультистабильность изучалась в работах [Епифанов, Цибулин, 2016; Епифанов, Цибулин, 2017; Ха, Цибулин, 2020], для этого применялась теория косимметрии [Юдович, 1991]. Разрушение семейства равновесий при нарушении косимметрии задачи анализировалось при помощи аппарата селективной функции [Юдович, 2004]. Возникновение семейства колебательных режимов было установлено в [Епифанов, Цибулин, 2017; Ха, Цибулин, 2020; Нгуен, Ха, Цибулин, 2022].

Целью данной работы является исследование модели трех видов: жертвы, хищника и суперхищника, который питается и жертвой и хищником. Аналитически найдены условия, при

которых система имеет косимметрию и семейство равновесий. Для анализа сценариев разрушения семейства стационарных состояний применяются подход, предложенный в [Юдович, 2004], и вычислительный эксперимент в среде MATLAB.

## Математическая модель

Трофическая цепь описывает взаимосвязи между группами организмов, при которых происходит перенос вещества и энергии путем поедания одних особей другими. Рассмотрим трофическую цепь из трех популяций: жертва  $x(t)$ , хищник  $y(t)$  и суперхищник  $z(t)$ . Для случая, когда хищник и суперхищник охотятся на жертву индивидуально, соответствующая система автономных дифференциальных уравнений может быть записана в виде

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(1-x) - \frac{xy}{1+b_1x} - \frac{xz}{1+b_1x}, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\eta_1xy}{1+b_1x} - \frac{d_1yz}{1+b_2y+b_3z} - \mu_1y, \\ \frac{dz}{dt} &= \frac{\eta_2xz}{1+b_1x} + \frac{d_2yz}{1+b_2y+b_3z} - \mu_2z.\end{aligned}\tag{1}$$

Здесь  $\mu_1, \mu_2$  — коэффициенты естественной смертности хищника ( $y$ ) и суперхищника ( $z$ ),  $\eta_1, \eta_2$  — коэффициенты пищевой ценности,  $d_1, d_2$  — коэффициенты, описывающие контакты видов, параметры  $b_i$  ( $i = 1, 2, 3$ ) используются для моделирования эффектов Холлинга [Holling, 1959] и Беддингтона–ДеАнгелиса [Beddington, 1975]. Рост жертвы описывается логистическим законом. Насколько известно авторам, система (1) ранее не исследовалась. При  $b_i = 0$  ( $i = 1, 2, 3$ ) из (1) получается система, рассмотренная в [Базыкин, 2003], а при  $b_3 = 0$  — в работе [Гиричева, 2021]. В [Ji, Wang, 2022] знаменатели функции трофического отклика содержали слагаемые, зависящие от всех трех видов.

Система (1) имеет два простых изолированных стационарных решения. Равновесие  $E_0 = (0, 0, 0)$  соответствует отсутствию всех видов и является неустойчивым. Равновесие  $E_1 = (1, 0, 0)$  описывает ситуацию, когда в экосистеме выживает только жертва.

Для анализа мультистабильности рассмотрим систему (1) при  $b_i = 0$  ( $i = 1, 2, 3$ ):

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x[(1-x) - y - z], \\ \frac{dy}{dt} &= y[\eta_1x - d_1z - \mu_1], \\ \frac{dz}{dt} &= z[\eta_2x + d_2y - \mu_2].\end{aligned}\tag{2}$$

Система (2), помимо  $E_0$  и  $E_1$ , имеет также равновесие  $E_2 = \left(\frac{\mu_1}{\eta_1}, 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, 0\right)$  при  $\mu_1 < \eta_1$ , которое описывает сосуществование жертвы и хищника при отсутствии суперхищника. Сосуществованию жертвы и суперхищника отвечает равновесие  $E_3 = \left(\frac{\mu_2}{\eta_2}, 0, 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2}\right)$ , которое реализуется при  $\mu_2 < \eta_2$ . Выживанию трех видов соответствует равновесие  $E_4 = (x_4, y_4, z_4)$ :

$$\begin{aligned}x_4 &= \frac{1}{a}(-d_1d_2 + d_1\mu_2 - d_2\mu_1), \quad a = -d_1d_2 + d_1\eta_2 - d_2\eta_1, \\ y_4 &= \frac{1}{a}(-d_1\mu_2 + d_1\eta_2 + \mu_1\eta_2 - \mu_2\eta_1), \\ z_4 &= -\frac{1}{a}(-d_2\mu_1 + d_2\eta_1 + \mu_1\eta_2 - \mu_2\eta_1).\end{aligned}$$

Для анализа устойчивости равновесий проводится вычисление матрицы Якоби:

$$J = \begin{bmatrix} 1 - 2x - y - z & -x & -x \\ \eta_1 y & \eta_1 x - d_1 z - \mu_1 & -d_1 y \\ \eta_2 z & d_2 z & \eta_2 x + d_2 y - \mu_2 \end{bmatrix}. \quad (3)$$

Далее находятся матрицы линеаризации для равновесий, определяются коэффициенты характеристических многочленов и применяется критерий Рауса – Гурвица. Равновесие  $E_1$  является устойчивым, если выполнены неравенства  $\mu_1 > \eta_1$  и  $\mu_2 > \eta_2$ . Для равновесия  $E_2$  получается характеристический полином

$$P_2(\lambda) = \left[ \lambda - d_2 \left( 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) - \eta_2 \frac{\mu_1}{\eta_1} + \mu_2 \right] \left[ \lambda^2 + \frac{\mu_1}{\eta_1} \lambda + \frac{\mu_1}{\eta_1} (\eta_1 - \mu_1) \right] = 0.$$

Равновесие  $E_2$  будет устойчивым при выполнении следующих условий:

$$\eta_1 > \mu_1, \quad d_2 \left( 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) + \eta_2 \frac{\mu_1}{\eta_1} < \mu_2. \quad (4)$$

Для  $E_3$  характеристический полином имеет вид

$$P_3(\lambda) = \frac{\mu_2}{\eta_2} (\eta_2 - \mu_2) \left[ \lambda + d_1 \left( 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2} \right) - \eta_1 \frac{\mu_2}{\eta_2} + \mu_1 \right] = 0,$$

и равновесие  $E_3$  будет устойчиво при

$$\eta_2 > \mu_2, \quad -d_1 \left( 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2} \right) + \eta_1 \frac{\mu_2}{\eta_2} < \mu_1. \quad (5)$$

Для равновесия  $E_4$  характеристический многочлен задается формулой

$$P_4(\lambda) = \lambda^3 + x_4 \lambda^2 + (\eta_1 x_4 y_4 + d_1 d_2 y_4 z_4 + \eta_2 x_4 z_4) \lambda + (d_1 d_2 + \eta_1 d_2 - \eta_2 d_1) x_4 y_4 z_4 = 0,$$

и оно устойчиво при выполнении условий

$$d_1 d_2 + \eta_1 d_2 > \eta_2 d_1, \quad \eta_1 x_4 y_4 + \eta_2 x_4 z_4 > (\eta_1 d_2 - \eta_2 d_1) y_4 z_4.$$

Кроме изолированных равновесий, в системе (2) могут существовать предельные циклы, а также континуальное семейство стационарных решений. Мультистабильность связана с возникновением косимметрии при дополнительных условиях на параметры системы. На рис. 1, а приведена полученная с применением вычислительного эксперимента карта режимов на плоскости параметров  $\eta_2$  и  $\mu_2$ . Остальные параметры соответствовали значениям из [Базыкин, 2003], где дан пример предельного цикла (точка  $C_2$  на рис. 1, а). Буквами  $E_j$  ( $j = 2, 3, 4$ ) обозначены области параметров, для которых существуют устойчивые равновесия. Область бистабильности обозначена как  $E_{2,3}$ : в зависимости от начальных данных реализуется равновесия  $E_2$  или  $E_3$ . Буквой  $F$  обозначено семейство равновесий. Отметим, что точка  $F$  является общей для областей  $E_2, E_3, E_4, E_{2,3}$ . Для значений параметров  $\mu_2$  и  $\eta_2$  на отрезке  $AF$  была построена бифуркационная диаграмма, которая показала стандартный переход от устойчивого фокуса (между точками  $A$  и  $B$ ) к неустойчивому седло-фокусу (отрезок  $BA$ ) с комплексной парой в правой полуплоскости. Для значений параметров из области  $C$  получаются предельные циклы, несколько циклов приведены на рис. 1, б. В статье [Holt, Polis, 1997] схематически дана похожая на рис. 1, а карта, но без указания возможности появления семейства равновесий и бистабильности.

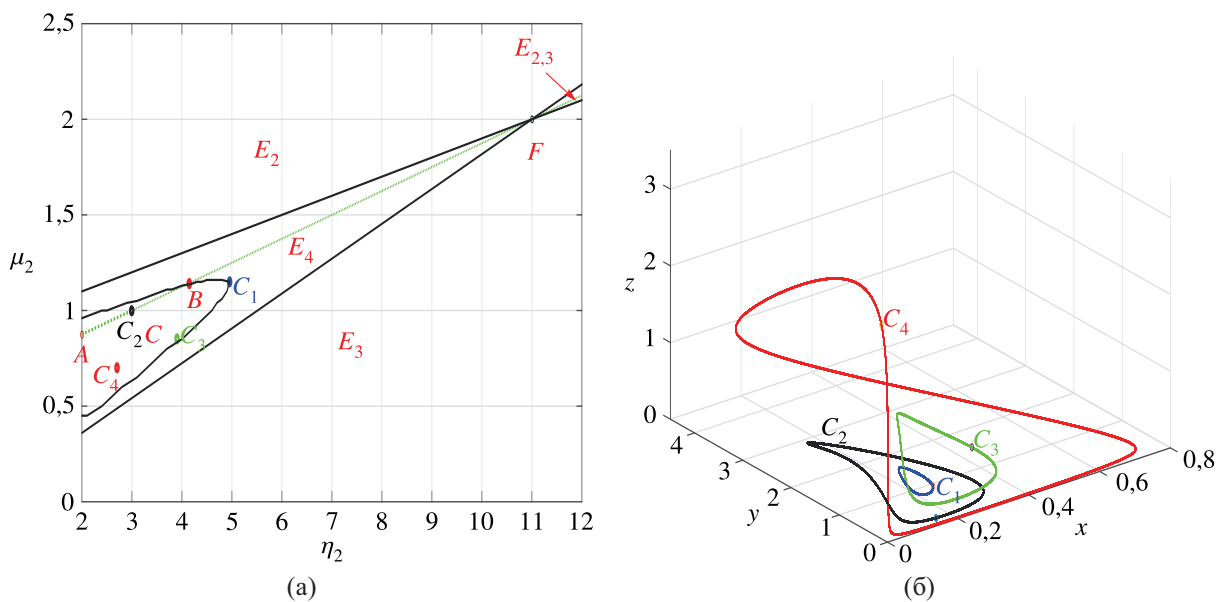


Рис. 1. а) Карта режимов на плоскости  $\mu_2$  и  $\eta_2$  для системы (2).  $E_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) – области устойчивости равновесий,  $E_{2,3}$  – область бистабильности,  $C$  – область предельных циклов, точка  $F$  соответствует семейство равновесий; б) фазовые портреты предельных циклов:  $C_1(\mu_2 = 1,15, \eta_2 = 4,95)$ ,  $C_2(1, 3)$ ,  $C_3(0,85, 3,9)$ ,  $C_4(0,7, 2,7)$ ;  $\mu_1 = 1, \eta_1 = 10, d_1 = 1, d_2 = 1$

### Косимметрия системы

Косимметрия – это векторное поле, ортогональное вектору правой части системы автономных дифференциальных уравнений первого порядка [Юдович, 1991]. Наличие нетривиальной косимметрии может являться причиной существования непрерывного семейства равновесий, которое отличается от орбиты действия группы симметрии тем, что спектр устойчивости равновесий меняется вдоль семейства. Само семейство может быть разделено на подмножества устойчивых и неустойчивых по линейному приближению равновесий. Устойчивость равновесия означает его асимптотическую устойчивость в трансверсальном к семейству подпространстве.

**Лемма 1.** При выполнении условий на параметры

$$\mu_2 = d_2 \left( 1 + \frac{\mu_1}{d_1} \right), \quad \eta_2 = d_2 \left( 1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) \tag{6}$$

система (2) имеет семейство равновесий

$$Q = \left\{ x \in \left[ \frac{\mu_1}{\eta_1}, \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right], y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \left( 1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) x, z = \frac{\eta_1 x - \mu_1}{d_1} \right\} \tag{7}$$

и косимметрию

$$L = \left[ yz, -\frac{1}{d_1}xz, \frac{1}{d_2}xy \right]^T. \tag{8}$$

*Доказательство.* Скалярное произведение вектора (8) и правой части системы (2) при условиях (6) дает  $\langle F, L \rangle = 0$ , т. е.  $L$  является косимметрией.

Система (2) с учетом (6) может быть записана в виде

$$\dot{x} = xp_1, \quad \dot{y} = yp_2, \quad \dot{z} = -zd_2p_1 + \frac{zd_2}{d_1}p_2, \tag{9}$$



где

$$p_1 = x + y + z - 1, \quad p_2 = \eta_1 x - d_1 z - \mu_1.$$

При обращении  $p_1$  и  $p_2$  в нуль получается семейство стационарных решений (7).  $\square$

Формулы (6) показывают, что мультистабильность получается при наложении двух условий на три параметра, характеризующих динамику суперхищника. Фактически важны отношения параметров  $\mu_2$  и  $\eta_2$  к коэффициенту  $d_2$ . Величина этих отношений влияет на реализацию того или иного сценария развития трофической цепи. Косимметрия (точка  $F$  на рис. 1,  $a$ ) означает минимальную границу между сценарием без суперхищника (область  $E_2$  на рис. 1,  $a$ ) и сценарием без хищника (область  $E_3$ ). Отметим, что левее точки  $F$  располагается зона решений с сосуществованием обоих хищников, а правее — область бистабильности.

Для системы (2) вопрос об устойчивости равновесий семейства решает следующая лемма.

**Лемма 2.** Семейство  $Q$  состоит из устойчивых равновесий.

*Доказательство.* Подставляя (7) в матрицу Якоби системы (9), получаем матрицу линеаризации для равновесия семейства с номером  $x$ :

$$J_Q = \begin{bmatrix} -x & -x & -x \\ -\eta_1 \frac{(x-1)d_1 + \eta_1 x - \mu_1}{d_1} & 0 & (x-1)d_1 + \eta_1 x - \mu_1 \\ \frac{(\eta_1 x - \mu_1)d_2(d_1 + \eta_1)}{d_1^2} & \frac{(\eta_1 x - \mu_1)d_2}{d_1} & 0 \end{bmatrix}. \quad (10)$$

Ее характеристический полином имеет вид

$$\sigma^3 + x\sigma^2 + B\sigma = 0,$$

где

$$B = xz \left( d_2 + \frac{d_2 \eta_1}{d_1} \right) + yz d_1 d_2 + \eta_1 xy.$$

Нулевой корень полинома  $\sigma_1 = 0$  отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Все семейство  $Q$  состоит из устойчивых равновесий, так как  $B > 0$ .  $\square$

Приведем пример установления к равновесиям семейства для двух наборов значений коэффициентов. Параметры  $\mu_1$ ,  $\eta_1$ ,  $d_1$ ,  $d_2$  задавались, а значения  $\mu_2$  и  $\eta_2$  определялись из условий косимметрии (6). На рис. 2 представлены траектории, демонстрирующие установление к равновесиям семейства (прямая  $AE_2$ ) для различных начальных точек. Из рис. 2,  $a$  видно, что выход траекторий на равновесия семейства происходит колебательным образом. Для сравнения на рис. 2,  $b$  приведено установление к равновесиям семейства при других значениях параметров. Вычислительные эксперименты в MATLAB показали, что при выполнении условий косимметрии реализуется семейство стационарных состояний, а при нарушении условий косимметрии семейство исчезает.

## Разрушение косимметрии

Следуя работе [Юдович, 2004], приведем определения косимметрического дефекта и селективной функции. Для дифференциального уравнения  $\dot{W} = F(W) + G(W, \varepsilon)$  в гильбертовом пространстве  $H$  косимметрический дефект определяется как  $D(W, \varepsilon) = \langle G(W, \varepsilon), L(W) \rangle$ , где  $L$  есть косимметрия векторного поля  $F$ , и возмущение дается оператором  $G(W, \varepsilon)$ , нарушающим косимметрию при  $\varepsilon \neq 0$  и обращающимся в нуль при  $\varepsilon = 0$ . В [Юдович, 2004] доказано, что невырожденное решение селективного уравнения означает существование ветви решений с параметром  $\varepsilon$ .

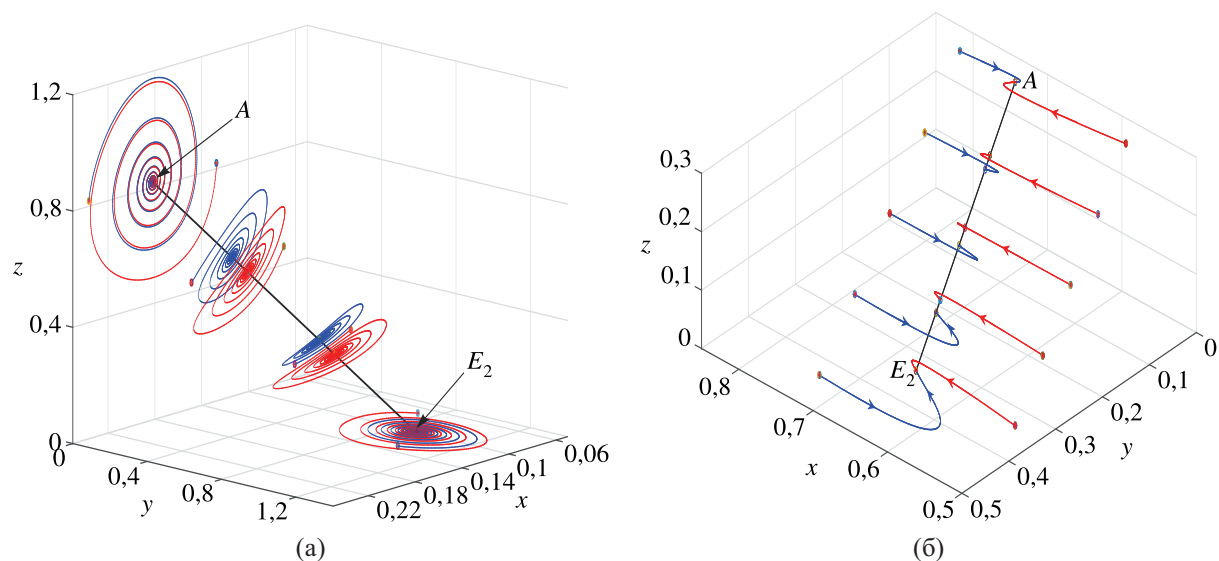


Рис. 2. Реализация равновесий семейства (черная прямая) для разных начальных условий (кружки) и при выполнении условий косимметрии (6): а)  $\mu_1 = 1, \eta_1 = 10, d_1 = 1, d_2 = 1$ ; б)  $\mu_1 = 0,2, \eta_1 = 0,3, d_1 = 0,09, d_2 = 0,1$

Вычислим косимметрический дефект для (1) с  $b_i \neq 0$  ( $i = 1, 2, 3$ ), а  $\mu_2$  и  $\eta_2$  удовлетворяют (6):

$$D = xyz \left[ \frac{b_1 x(y + z - x)}{1 + b_1 x} - \frac{(b_2 y + b_3 z)(y + z)}{1 + b_2 y + b_3 z} \right]. \quad (11)$$

Селективная функция получается в результате подстановки семейства (7) в (11):

$$S(x) = xyz \frac{q_2}{(1 + b_1 x)(1 + q_1)}. \quad (12)$$

Здесь  $y$  и  $z$  определены согласно (7) и

$$q_1 = b_2 \left( 1 + \frac{\mu_1}{\eta_1} \right) - \frac{b_3 \mu_1}{d_1} + \left[ \frac{b_3 \eta_1}{d_1} - b_2 \left( 1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right) \right] x, \\ q_2 = b_1 x(1 - 2x)(1 + p_1) - p_1(1 - x)(1 + b_1 x).$$

При  $b_2 = b_3 = 0$  (12) селективная функция зависит только от параметра  $b_1$ :

$$S(x) = \frac{b_1 x^2 y z (1 - 2x)}{1 + b_1 x}. \quad (13)$$

Нулям селективной функции отвечают следующие решения ( $x > 0$ ):

$$y = 0, \quad x = \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}, \quad z = \frac{\eta_1}{d_1} \left( \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1} \right) - \frac{\mu_1}{d_1}, \quad (14)$$

$$z = 0, \quad x = \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad y = 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad (15)$$

$$x = \frac{1}{2}, \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{1}{2} \left( 1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right), \quad z = \frac{\eta_1 - 2\mu_1}{2d_1}. \quad (16)$$



Из решения (14) заменой (6) получается равновесие  $E_3$ , решение (15) совпадает с равновесием  $E_2$ , а решение (16) отвечает выживанию трех видов и при малых  $b_1$  (параметр возмущения) достаточно близко к равновесию  $E_4$ .

Разрушение косимметрии получается также при  $b_j = 0$  и нарушении условий (6). Пусть

$$\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \varepsilon \cos \varphi, \quad \eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \varepsilon \sin \varphi, \tag{17}$$

где  $\varepsilon$  – параметр возмущения. Тогда косимметрический дефект для системы (2) записывается в виде

$$D = xyz \left[ 1 - x - \frac{\mu_2 - \eta_2 x}{d_2} - \frac{\eta_1 x - \mu_1}{d_1} + \frac{1}{d_2} \varepsilon (-\cos \varphi + x \sin \varphi) \right]. \tag{18}$$

Селективная функция получается в результате подстановки семейства решений (7) в (18):

$$S(x) = \frac{1}{d_2} xyz \varepsilon [-\cos \varphi + x \sin \varphi]. \tag{19}$$

Нулям функции (19) отвечают точки

$$y = 0, \quad x = \frac{d_1 + \mu_1}{d_1 + \eta_1}, \quad z = \frac{\eta_1 (d_1 + \mu_1)}{d_1 (d_1 + \eta_1)} - \frac{\mu_1}{d_1}, \tag{20}$$

$$z = 0, \quad x = \frac{\mu_1}{\eta_1}, \quad y = 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, \tag{21}$$

$$x = \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi}, \quad y = 1 + \frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\cos \varphi}{\sin \varphi} \left( 1 + \frac{\eta_1}{d_1} \right), \quad z = \frac{\eta_1 \cos \varphi}{d_1 \sin \varphi} - \frac{\mu_1}{d_1}. \tag{22}$$

Из решения (20) заменой (6) получается равновесие  $E_3$ , решение (21) дает равновесие  $E_2$ , а решение (22) отвечает выживанию трех видов и близко к равновесию  $E_4$ .

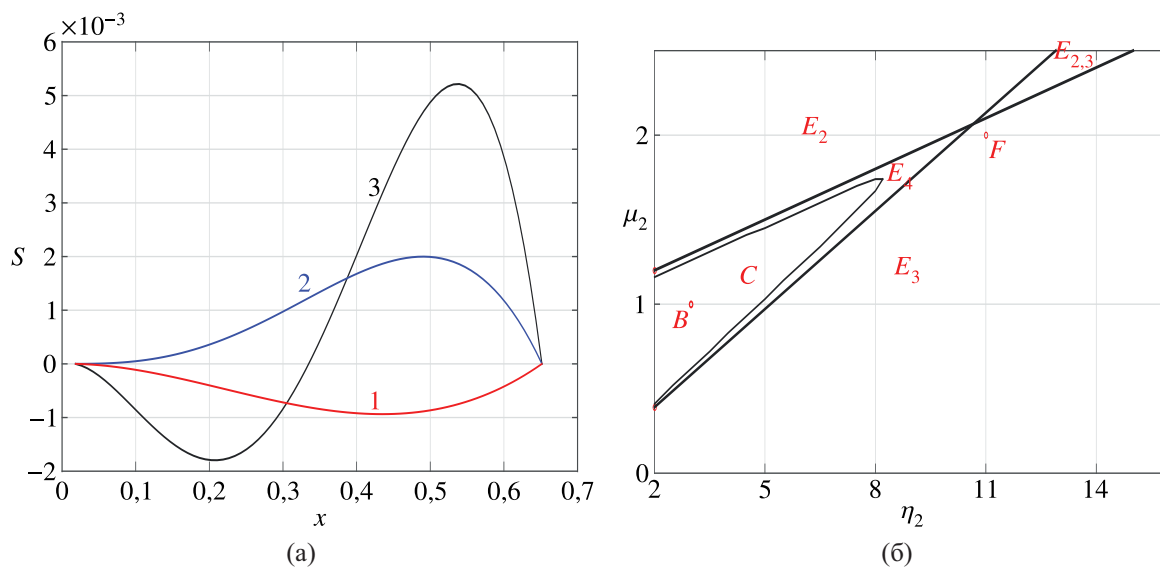


Рис. 3. а) Селективная функция для семейства равновесий (7): 1)  $b_1 = 0,5, b_2 = 0,1, b_3 = 0,1$ ; 2)  $b_1 = 0,5, b_2 = 0, b_3 = 0$ ; 3)  $\varepsilon = 1,1, b_j = 0 (j = 1, 2, 3); \mu_1 = 0,02, \eta_1 = 1,1, d_1 = 2, d_2 = 1,1$ . б) Карта режимов на плоскости  $\mu_2$  и  $\eta_2$  для системы (1) при  $b_1 = 1, E_j (j = 1, 2, 3)$  – области устойчивости равновесий,  $E_{23}$  – область бистабильности,  $C$  – область предельных циклов.  $\mu_1 = 1, \eta_1 = 10, d_1 = 1, d_2 = 1, b_1 = 1, b_2 = b_3 = 0, \mu_2 = 2, \eta_2 = 11$

На рис. 3, *a* изображены селективные функции для семейства равновесий (7) при различных значениях параметров. Видно, что функции (12) и (13) обращаются в ноль только в крайних точках семейства равновесий (7), а селективная функция (19) обращается в ноль в трех точках. Таким образом, при возмущении, нарушающем косимметрию, из семейства (7) остаются равновесия, соответствующие вымиранию хищника или суперхищника, а также выживанию всех трех видов.

Карта режимов при  $b_1 = 1$ ,  $b_2 = b_3 = 0$  дана на рис. 3, *б*, обозначения аналогичны приведенным на рис. 3, *a*. Видно, что область предельных циклов увеличилась и сохранилась область бистабильности. Семейство равновесий исчезает, символ  $F$  отмечает параметры, при которых семейство наблюдалось при  $b_i = 0$   $i = 1, 2, 3$ . Отметим, что точка  $F$  близка к зоне параметров, для которой малые изменения параметра смертности  $\mu_2$  и коэффициента пищевой ценности  $\eta_2$  способны привести к реализации различных сценариев: гибели хищника или суперхищника, их сосуществованию или бистабильности. Это иллюстрирует рис. 4, где приведены изменения по времени численности видов. Из одной и той же начальной точки (0,3637, 0,4463, 0,19) в зависимости от значения параметра  $\mu_2$  реализуется равновесие без суперхищника (рис. 4, *a*) или без хищника (рис. 4, *б*).

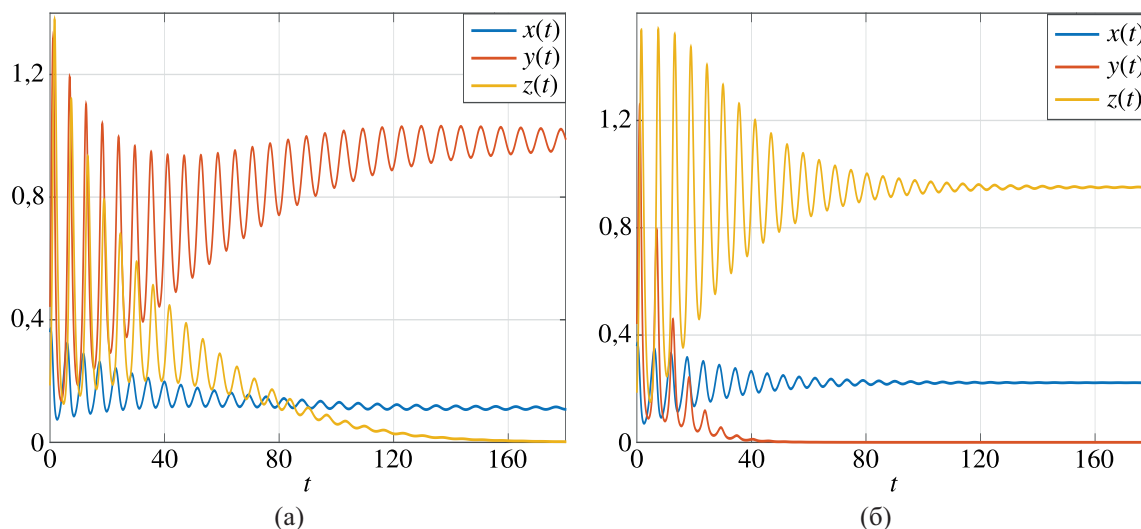


Рис. 4. Установление к равновесиям: без суперхищника,  $\mu_2 = 2$  (а) и без хищника,  $\mu_2 = 2,135$  (б). Начальная точка  $x_0 = 0,3637$ ,  $y_0 = 0,4463$ ,  $z_0 = 0,19$ ;  $\mu_1 = 1$ ,  $\eta_1 = 10$ ,  $d_1 = 1$ ,  $d_2 = 1$ ,  $b_1 = 1$ ,  $b_2 = b_3 = 0$ ,  $\eta_2 = 11$

На рис. 5 и 6 представлены результаты по разрушению косимметрии при следующих фиксированных параметрах:  $\mu_1 = 0,2$ ,  $\eta_1 = 0,3$ ,  $d_1 = 0,09$ ,  $d_2 = 0,1$ . Рассматривается система (2), когда  $\mu_2$  или  $\eta_2$  не удовлетворяют условиям косимметрии (6). На рис. 5, *a* приведено установление для случая, когда  $\mu_2 \neq \widehat{\mu}_2$ , а  $\eta_2 = \widehat{\eta}_2$ . Через  $\widehat{\mu}_2$  и  $\widehat{\eta}_2$  далее обозначены параметры, удовлетворяющие (6). При  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \delta$  (далее  $\delta = 0,02$ ) вымирает суперхищник и равновесие  $E_2 = \left(\frac{\mu_1}{\eta_1}, 1 - \frac{\mu_1}{\eta_1}, 0\right)$  устойчиво. Траектории (красные кривые), выпущенные из начальных точек, лежащих на прямой  $AE_2$  и соответствующих семейству (7), ведут к равновесию  $E_2$ . В случае  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \delta$  хищник вымирает, а равновесие  $E_3 = \left(\frac{\mu_2}{\eta_2}, 0, 1 - \frac{\mu_2}{\eta_2}\right)$  становится устойчивым. Траектории (синие кривые) ведут к равновесию  $E_3$  (см. рис. 5, *a*). При  $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \delta$  и  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2$  траектории (красные кривые) стремятся к равновесию  $E_3$ , т. е. хищник вымирает (см. рис. 5, *б*). При  $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 - \delta$  траектории (синие кривые) стремятся к равновесию  $E_2$ , т. е. вымирает суперхищник.

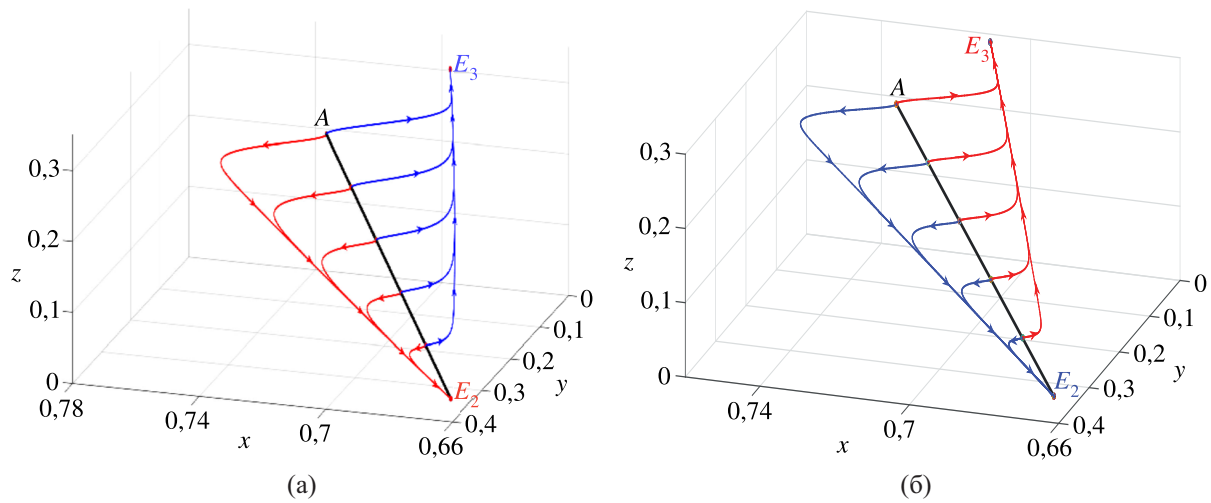


Рис. 5. Динамика системы (2) при разрушении семейства равновесий (черная прямая): а)  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \delta$  (красные траектории) и  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \delta$  (синие траектории); б)  $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \delta$  (синие траектории) и  $\eta_2 = \widehat{\eta}_2 - \delta$  (красные траектории);  $\mu_1 = 0,2, \eta_1 = 0,3, d_1 = 0,09, d_2 = 0,1$

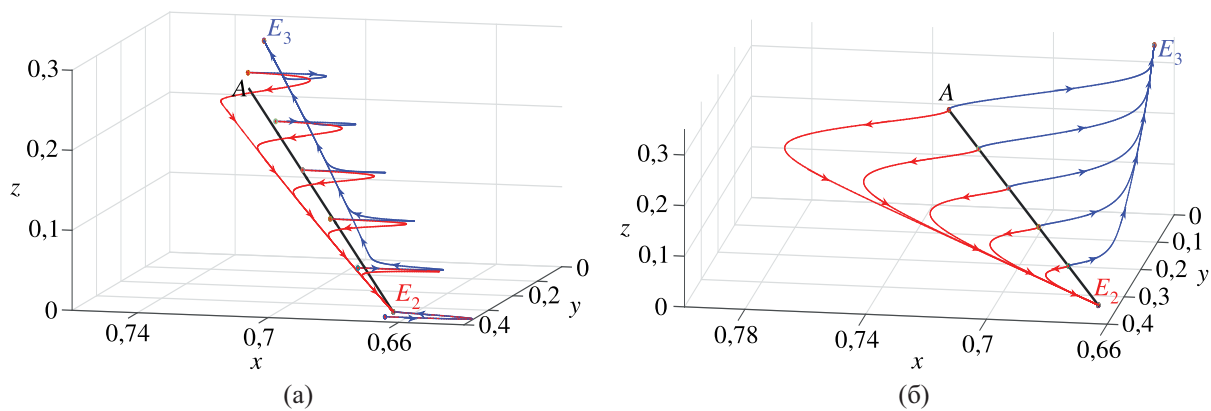


Рис. 6. Динамика системы (2) при разрушении семейства равновесий (черная прямая): а)  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \delta$  (красные траектории) и  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 - \delta$  (синие траектории); б)  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 - \delta$  (красные траектории) и  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 + \delta$  (синие траектории);  $\mu_1 = 0,2, \eta_1 = 0,3, d_1 = 0,09, d_2 = 0,1$

На рис. 6 представлены случаи, когда параметры  $\mu_2$  и  $\eta_2$  не удовлетворяют условиям косимметрии одновременно. На рис. 6, а начальные точки берутся около семейства, а на рис. 6, б соответствуют равновесиям исчезнувшего семейства (черная прямая  $AE_2$ ). При  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 + \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 \pm \delta$  траектории сходятся к точке  $E_2$ , а при  $\mu_2 = \widehat{\mu}_2 - \delta, \eta_2 = \widehat{\eta}_2 \pm \delta$  – к точке  $E_3$ . Отметим, что, когда  $\mu_2$  и  $\eta_2$  не удовлетворяют условиям косимметрии, сходимость к точкам  $E_2$  и  $E_3$  зависит только от значения параметра  $\mu_2$  (см. рис. 6).

Вычислительные эксперименты показали, что при возмущении, нарушающем косимметрию, динамику во многом определяет эффект памяти о существовании семейства равновесий для невозмущенной системы. В этом случае движение от прямой линии (семейство равновесий) можно условно разделить на две части. Вначале происходит удаление от исчезнувшего семейства, а потом реализуется стремление к устойчивому равновесию, которое остается после разрушения семейства.

На рис. 7 представлены результаты эксперимента для параметров  $\mu_2$  и  $\eta_2$ , удовлетворяющих формулам (17). В качестве начальных берутся точки, принадлежащие семейству равновесий

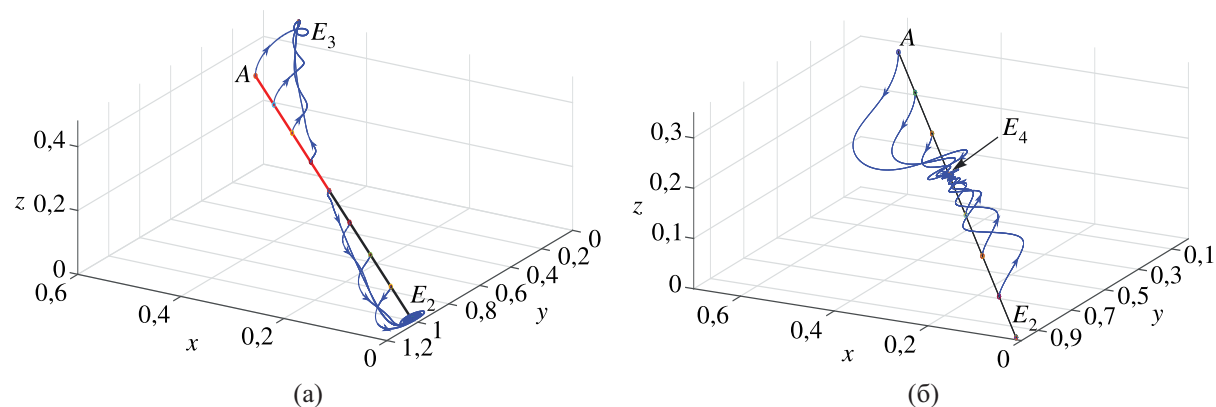


Рис. 7. Разрушение семейства равновесий (прямая  $AE_2$ ) для разных начальных условий (кружки) в случае  $\mu_2$  и  $\eta_2$ , удовлетворяющих (17): а)  $\varphi = 1,2476$ ; б)  $\varphi = \pi + 1,2476$ ;  $\mu_1 = 0,02$ ,  $\eta_1 = 1,1$ ,  $d_1 = 2$ ,  $d_2 = 1,1$ ,  $\varepsilon = 1,1$

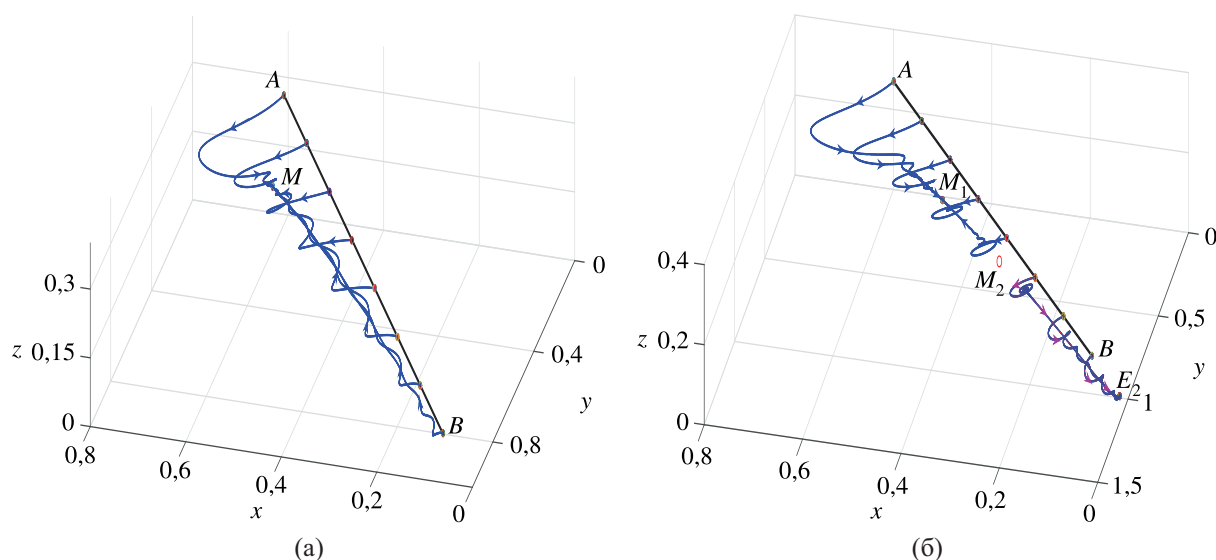


Рис. 8. Разрушение семейства равновесий (прямая  $AB$ ) для разных начальных условий в случае  $\mu_2$  и  $\eta_2$ , удовлетворяющих (6): а)  $b_1 = 0,5$ ,  $b_2 = 0$ ,  $b_3 = 0$ ; б)  $b_1 = 0,5$ ,  $b_2 = 0,1$ ,  $b_3 = 0,1$ ;  $\mu_1 = 0,02$ ,  $\eta_1 = 1,1$ ,  $d_1 = 2$ ,  $d_2 = 1,1$

при выполнении условий косимметрии ( $\varepsilon = 0$ ). Данные рисунки демонстрируют бистабильность: в зависимости от начальных данных реализуются равновесия, соответствующие вымиранию хищника или суперхищника. Равновесие, отвечающее сосуществованию трех видов, является неустойчивым. Аналитические выражения для равновесий даются формулами (19)–(21).

На рис. 8 представлены результаты по разрушению семейства (7) при  $b_j \neq 0$ . При  $b_1 = 0,5$ ,  $b_2 = 0$ ,  $b_3 = 0$  устойчиво равновесие с тремя ненулевыми видами (точка  $M$  на рис. 8, а). На рис. 8, б показано, что в результате разрушения семейства реализуется бистабильность: в зависимости от начальных данных может устанавливаться стационарное состояние с сосуществованием всех трех видов (точка  $M_1$ ) или равновесие без суперхищника (точка  $E_2$ ). Неустойчивое равновесие с тремя ненулевыми видами обозначено символом  $M_2$ . Отметим, что для начальных условий с тремя ненулевыми видами при различных возмущениях общим является достаточно долгое сосуществование хищника и суперхищника. Из разных начальных данных происходит выход на траекторию, отвечающую устойчивому усу реализующегося равновесия.

## Заключение

В данной работе исследована система, описывающая взаимодействие популяций: жертв, хищников и суперхищников. Для моделирования роста жертвы используется логистический закон, а ее потребление характеризуется функциональным откликом Холлинга второго рода, модель Беддингтона–ДеАнгелиса применяется для описания взаимодействия хищника и суперхищника. Система характеризуется девятью безразмерными параметрами. Для исследования возможных сценариев применяется подход, использующий аппарат теории косимметрии. Проведен анализ системы с шестью параметрами, для которой найдены косимметрия и семейство равновесий. Показано, что при нарушении условий косимметрии семейство разрушается и возникает конечное число изолированных равновесий. Система при этом сохраняет память об исчезнувшем семействе. При значениях параметров, близких к обеспечивающим косимметрию, в окрестности исчезнувшего семейства происходят медленные движения к различным изолированным равновесиям.

Проведено исследование динамических сценариев для параметров суперхищника (коэффициенты смертности и пищевой ценности) и установлено, что область значений параметров, при которых реализуются колебательные режимы, находится достаточно далеко от точки косимметрии. Информация о косимметрии позволяет предсказать направления изменения параметров суперхищника для реализации успешной инвазии.

Данная модель демонстрирует различные экологические сценарии и является базовой для предсказания поведения реальных систем, которые требуется исследовать с учетом сезонности факторов, гетерогенности среды и др. Примеры применения косимметрии для анализа пространственных эффектов даны в работах [Будянский, Цибулин, 2015; Frischmuth, Budyansky, Tsybulin, 2021].

## Список литературы (References)

- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985. — 165 с.  
*Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [Mathematical Biophysics of interacting populations]. — Moscow: Nauka, 1985. — 165 p. (in Russian).*
- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.  
*Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations. — Singapore: World Scientific, 1998. (Russ. ed.: Bazykin A. D. Nelineinaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsii. — Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)*
- Братусь А. С., Новожилов А. С., Платонов А. П. Динамические системы и модели биологии. — М.: Физматлит, 2010. — 400 с.  
*Bratus A. S., Novozhilov A. S., Platonov A. P. Dinamicheskiye sistemy i modeli biologii. — Moscow: Fizmatlit, 2010. — 400 p. (in Russian).*
- Будянский А. В., Цибулин В. Г. Влияние направленной миграции на формирование пространственных популяционных структур // Биофизика. — 2015. — Т. 60, № 4. — С. 758–768.  
*Budyanskiy A. V., Tsybulin V. G. The effect of directed migration on the formation of spatial population structures // Biophysics. — 2015. — Vol. 60, No. 4. — P. 622–631. (Original Russian paper: Budyanskiy A. V., Tsybulin V. G. Vliyaniye napravlennoy migratsii na formirovaniye prostranstvennykh populyatsionnykh struktur // Biofizika. — 2015. — Vol. 60, No. 4. — P. 758–768.)*
- 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.  
*Giricheva E. E. Sosushchestvovaniye populyatsiy v modeli troficheskoy tsepi s uchetom vseynosti khishchnika i vnutrividovoy konkurentsii zhertv // Matematicheskaya biologiya i bioinformatika. — 2021. — Vol. 16, No 2. — С. 394–410 (in Russian).*

- Епифанов А. В., Цибулин В. Г.* Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // *Биофизика*. — 2016. — Т. 61, № 4. — С. 823–832.  
*Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* Modeling of oscillatory scenarios of the coexistence of competing populations // *Biophysics*. — 2016. — Vol. 61, No. 4. — P. 696–704. (Original Russian paper: *Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* Modelirovaniye kolebaniy kolebaniy sosushchestvovaniya pogloshchayushchikh populyatsiy // *Biofizika*. — 2016. — Vol. 61, No. 4. — P. 823–832.)
- Епифанов А. В., Цибулин В. Г.* О динамике косимметричных систем хищников и жертв // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2017. — Т. 9, № 5. — С. 799–813.  
*Epifanov A. V., Tsybulin V. G.* O dinamike kosimmetrichnykh sistem khishchnikov i zhertv [Regarding the dynamics of cosymmetric predator–prey systems] // *Computer research and modeling*. — 2017. — Vol. 9, No. 5. — P. 799–813 (in Russian).
- Нгуен Б. Х., Ха Д., Цибулин В. Г.* Мультистабильность для системы трех конкурирующих видов // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2022. — Т. 14, № 6. — С. 1325–1342.  
*Nguyen B. Kh., Kha D., Tsybulin V. G.* Mul'tistabil'nost' dlya sistemy trekhkratnogo obnaruzheniya [Multistability for system of three competing species] // *Computer research and modeling*. — 2022. — Vol. 14, No. 6. — P. 1325–1342 (in Russian).
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Биофизическая динамика продукционных процессов. — М.–Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2004. — 464 с.  
*Riznichenko G. Yu., Rubin A. B.* Biofizicheskaya dinamika produktzionnykh protsessov [Biophysical dynamics of production processes]. — Moscow–Izhevsk: Institut komp'yuternykh tekhnologiy, 2004. — 464 p. (in Russian).
- Тютюнов Ю. В., Титова Л. И.* От Лотки–Вольтерры к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // *Журнал общей биологии*. — 2018. — Т. 79, № 6. — С. 428–448.  
*Tyutyunov Yu. V., Titova L. I.* Ot Lotki–Vol'terry k Arditi–Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsii [From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of the evolution of trophic functions] // *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of General Biology]. — 2018. — Vol. 79, No. 6. — P. 428–448 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П.* Основные направления и обзор современного состояния исследования динамики структурированных и взаимодействующих популяций // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.  
*Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P.* Osnovnye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeistvuyushchikh populyatsiy [The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // *Computer Research and Modeling*. — 2019. — Vol. 11, No. 1. — P. 119–151 (in Russian).
- Ха Д. Т., Цибулин В. Г.* Мультистабильные сценарии для дифференциальных уравнений, описывающих динамику системы хищников и жертв // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2020. — Т. 12, № 6. — С. 1451–1466.  
*Ha D. T., Tsybulin V. G.* Multistabilnyye stsenarii dlya differentsialnykh uravneniy, opisyyvayushchikh dinamiku sistemy khishchnikov i zhertv [Multistable scenarios for differential equations describing the dynamics of a system of predators and prey] // *Computer Research and Modeling*. — 2020. — Vol. 12, No. 6. — P. 1451–1466 (in Russian).
- Юдович В. И.* Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Мат. заметки*. — 1991. — Т. 49, № 5. — С. 142–148.  
*Yudovich V. I.* Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and onset of a filtration convection // *Mathematical Notes of the Academy of Sciences of the USSR*. — 1991. — Vol. 49, No. 5. — P. 540–545. (Original Russian paper: *Yudovich V. I.* Kosimmetriya, vyrozheniye resheniy operatornykh uravneniy, vzniknoveniye fil'tratsionnoy konveksii // *Mat. zametki*. — 1991. — Vol. 49, No. 5. — P. 142–148.)
- Юдович В. И.* О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Докл. РАН*. — 2004. — Т. 398, № 1. — С. 57–61.  
*Yudovich V. I.* Bifurcations under perturbations violating cosymmetry // *Doklady Physics*. — 2004. — Vol. 49, No. 9. — P. 522–526. (Original Russian paper: *Yudovich V. I.* O bifurkatsiyakh pri vozmushcheniyakh, narushayushchikh kosimmetriyu // *Dokl. RAN*. — 2004. — Vol. 398, No. 1. — P. 57–61.)
- Beddington J. R.* Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // *J. Anim. Ecol.* — 1975. — Vol. 44. — P. 331–340.
- Castillo-Santos F. E., Dela Rosa M. A., Hernández I. L.* Existence of a limit cycle in an intraguild FoodWeb model with Holling type II and LogisticGrowth for the common prey // *Applied Mathematics*. — 2017. — Vol. 8. — P. 358–376.
- Freedman H. I., Waltman P.* Persistence in models of three interacting predator–prey populations // *Math. Biosci.* — 1984. — Vol. 68, No. 2. — P. 213–231.



- Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // *Applied Mathematics and Computation*. — 2021. — Vol. 410. — Art. 126456.
- Holling C. S.* Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Can. Entomologist*. — 1959. — Vol. 91. — P. 385–398.
- Holt R. D., Polis G. A.* A theoretical framework for intraguild predation // *Am. Nat.* — 1997. — Vol. 149. — P. 745–764.
- Jana A., Roy S. K.* Fostering roles of super predator in a three-species food chain // *International Journal of Dynamics and Control*. — 2023. — Vol. 11. — P. 78–93.
- Ji J., Wang L.* Competitive exclusion and coexistence in an intraguild predation model with Beddington–DeAngelis functional response // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. — 2022. — Vol. 107. — Art. 106192.
- Kang Y., Wedekin L.* Dynamics of a intraguild predation model with generalist or specialist predator // *J. Mathematical Biology*. — 2013. — Vol. 67. — P. 1127–1259.
- Kolmogoroff A. N.* Qualitative study of mathematical models of population dynamics // *Problems of Cybernetics*. — Moscow: Nauka, 1972. — Iss. 25. — P. 101–106.
- Krishnadas M., Saratchandran P. P., Harikrishnan K. P.* Chaos in a cyclic three-species predator–prey system with a partial consumption of superpredator // *Pramana – Journal of Physics*. — 2020. — Vol. 94. — P. 75.
- Liu M., Bai P.* Dynamics of a stochastic one-prey two-predator model with Lévy jumps // *Applied Mathematics and Computation*. — 2016. — Vol. 284. — P. 308–321.
- Liu M., Fan M.* Stability in distribution of a three-species stochastic cascade predator–prey system with time delays // *IMA Journal of Applied Mathematics*. — 2017. — Vol. 82, No. 2. — P. 396–423.
- Lotka A. J.* *Elements of physical biology*. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
- Martone R. G., Naidoo R., Coyle T., Stelzer B., Chan K. M. A.* Characterizing tourism benefits associated with top-predator conservation in coastal British Columbia // *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* — 2020. — Vol. 30.— No. 6. — P. 1208–1219.
- Mbava W., Mugisha J. Y. T., Gonsalves J. W.* Prey, predator and super-predator model with disease in the super-predator // *Applied Mathematics and Computation*. — 2017. — Vol. 297. — P. 92–114.
- Mortaja S. G., Panja P., Paul A., Bhattacharya S., Mondal S. K.* Is the intermediate predator a key regulator of a tri-trophic food chain model?: an illustration through a new functional response // *Chaos, Solitons & Fractals*. — 2020. — Vol. 132. — Art. 109613.
- Namba T., Takeuchi Y., Banerjee M.* Stabilizing effect of intra-specific competition on prey–predator dynamics with intraguild predation // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. — 2018. — Vol. 13, No. 3. — 14 p.
- Namba T., Tanabe K., Maeda N.* Omnivory and stability of food webs // *Ecological Complexity*. — 2008. — Vol. 5, No. 2. — P. 73–85.
- Thakur N. K., Ojha A., Jana D., Upadhyay R. K.* Modeling the plankton–fish dynamics with top predator interference and multiple gestation delays // *Nonlinear Dynamics*. — 2020. — Vol. 100. — P. 4003–4029.
- Volterra V.* *Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*. — Paris: Gauthier-Villars et C., 1931. (Русский перевод: *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976. — 288 с.)
- Wang X., Zhang G., Lai J.* Dynamics of an intraguild predation model with an adaptive IGpredator // *Mathematical Biosciences*. — 2018. — Vol. 302. — P. 19–26.