

УДК 519.6

© *А. Алмасри, Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин***НЕПРЕРЫВНЫЕ СЕМЕЙСТВА РАВНОВЕСИЙ И ПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ В СИСТЕМЕ ЖЕРТВА–ХИЩНИК–СУПЕРХИЩНИК**

На основе модели Колмогорова «хищник–жертва» предложена система для описания динамики трех видов: жертвы  $x(t)$ , потребляющего её хищника  $y(t)$  и суперхищника  $z(t)$ , питающегося обоими видами. Учтена нелинейная зависимость от численности жертв коэффициентов роста всех трех видов, правая часть системы дифференциальных уравнений первого порядка содержит 10 вещественных коэффициентов. Аналитически найдены условия на параметры суперхищника, при которых система является косимметричной и возникает однопараметрическое семейство решений дифференциальных уравнений. Мультистабильность реализуется в виде семейств равновесий и периодических решений (предельных циклов). Каждое решение может быть получено из начальных данных, принадлежащих соответствующему бассейну. Наличие нуля в спектре устойчивости равновесий и близких к единице двух мультипликаторов для предельных циклов подтверждает теоретические выводы о существовании континуума решений. При нарушении соотношений на параметры системы происходит разрушение семейств решений и возникает конечное число изолированных равновесий и предельных циклов. В такой ситуации динамический процесс установления равновесия или выхода на изолированный предельный цикл может занимать много времени. При этом динамика происходит в окрестности семейства, исчезнувшего в результате разрушения косимметрии, то есть сохраняется память системы о семействе.

*Ключевые слова:* математическая экология, модель Колмогорова, косимметрия, мультистабильность, предельный цикл, жертва–хищник–суперхищник.

DOI: [10.35634/vm250301](https://doi.org/10.35634/vm250301)**Введение**

Модели пищевых сетей с небольшим числом взаимодействующих видов являются фундаментальными блоками крупномасштабных экосистем. Взаимодействие кооперативных и конкурентных двухвидовых систем хорошо изучено [1,2]. Системы с тремя видами позволяют описать большее количество популяционных сценариев и остаются объектом исследования [3–9]. Естественным развитием двухвидовых систем являются модели с двумя хищниками, конкурирующими за одну жертву, и одним хищником, охотящимся на двух жертв. Особый интерес представляет модель жертва–хищник–суперхищник, для обозначения которой в литературе используются термины «*trophic level omnivory*», «*intraguild predation*», «*higher-order predation*» или «*hyperpredation*» [10–13]. В биологических системах суперхищники играют важную роль в поддержании экологического баланса [14,15].

Для построения моделей применяются подходы, использующие различные трофические функции, см. например обзоры в [9,16]. В описании потребления жертвы хищником обычно вводится функция, зависящая только от численности жертвы. Эта же функция с некоторым множителем далее участвует в определении роста хищника. Модель Колмогорова [17,18] допускает использование различных вариантов моделирования этих двух процессов, поэтому представляется интересным при описании роста хищника учесть нелинейный характер зависимости от жертвы.

Изучение сосуществования видов и возможности множественных сценариев эволюции популяционных систем требуют анализа мультистабильности и ее влияния на динамические процессы [19–21]. Мультистабильность для моделей хищник–жертва изучалась

в [16, 22–24] с использованием теории косимметрии [25]. При этом были найдены непрерывные семейства стационарных состояний (экстремальная мультистабильность), изучены процессы разрушения семейств на основе подхода селективных функций [26]. В [23] было обнаружено появление семейства колебательных режимов. Для системы трех конкурирующих видов семейство из предельных циклов было получено в [27].

В данной работе рассматривается модель для трех видов: жертвы, хищника и суперхищника, который питается и жертвой, и хищником. Учтены нелинейные эффекты влияния популяции жертв на рост хищников и суперхищников. Аналитически найдены условия, при которых система имеет косимметрию и семейство равновесий, для исследования континуального семейства предельных циклов применяется вычислительный эксперимент. Для анализа сценариев разрушения семейства стационарных состояний используется подход, предложенный в [26], и вычислительный эксперимент в среде MATLAB.

### § 1. Математическая модель

Рассматривается трофическая цепь из трёх популяций: жертва  $R$  (resource), хищник  $C$  (consumer) и суперхищник  $P$  (predator). Для случая, когда хищник и суперхищник охотятся на жертву индивидуально, соответствующая модели Колмогорова [17] система автономных дифференциальных уравнений может быть записана в виде

$$\begin{aligned}\frac{dR}{d\tau} &= K_1(R) - L_1(R)C - L_2(R)P, \\ \frac{dC}{d\tau} &= K_2(R)C - M_1(C)P, \\ \frac{dP}{d\tau} &= K_3(R)P + M_2(C)P,\end{aligned}\tag{1.1}$$

где коэффициенты  $K_j$ ,  $L_j$ ,  $M_j$  могут являться функциями, зависящими от переменных системы. Коэффициенты  $K_2$ ,  $K_3$ , описывающие размножение хищников, и трофические функции  $L_1$ ,  $L_2$  (число истребляемых в единицу времени жертв одним хищником) не зависят от  $C$  и  $P$ . Предполагается, что функции  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $K_3$ ,  $L_1$ ,  $L_2$  непрерывны и определены на положительной полуоси  $R > 0$ . С ростом численности жертв функции размножения хищников и суперхищников возрастают, переходя от отрицательных значений (нечем питаться) к положительным:  $\frac{dK_2}{dR} > 0$ ,  $K_2(0) < 0 < K_2(\infty)$  и  $\frac{dK_3}{dR} > 0$ ,  $K_3(0) < 0 < K_3(\infty)$ . Трофические функции  $L_1$  и  $L_2$  положительны и  $L_1(0) = 0$ ,  $L_2(0) = 0$ .

Далее рассматриваются следующие выражения для коэффициентов  $K_i$  ( $i = 1, 2, 3$ ) и  $L_j$ ,  $M_j$  ( $j = 1, 2$ ) с неотрицательными параметрами  $a_5$ ,  $a_9$ ,  $m_0$ ,  $m_1$  ( $m_0 + m_1 > 0$ ), положительными  $k$  и остальными  $a_i$ :

$$\begin{aligned}K_1(R) &= R(m_0 + m_1 R) \left(1 - \frac{R}{k}\right), & L_1(R) &= a_1 R, & L_2(R) &= a_2 R, \\ K_2(R) &= -a_3 + a_4 a_1 R + a_5 R^2, & M_1(C) &= a_6 C, \\ K_3(R) &= -a_7 + a_8 a_2 R + a_9 R^2, & M_2(C) &= a_{10} C.\end{aligned}\tag{1.2}$$

При  $C = 0$  или  $P = 0$  получается модель взаимодействия типа хищник–жертва [17]. В (1.2) логистическому закону отвечают значения  $m_1 = 0$ ,  $m_0 \neq 0$ , а при  $m_0 = 0$ ,  $m_1 \neq 0$  получается гиперболический закон (слабый эффект Олли). В [28] применимость гиперболического закона обосновывалась тем, что при малых размерах популяции рост меньше, чем при развитой популяции. Функция  $K_1(R)$  позволяет описать «замедленный» рост при малых плотностях популяций жертв и остановку роста при достижении предельных ресурсных величин.

Отметим, что функции потребления жертвы хищником и суперхищником  $L_j$  ( $j = 1, 2$ ) являются линейными, а определяющие рост хищников функции  $K_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) имеют квадратичные добавки. Такая зависимость позволяет, учесть «экономичность» потребления при больших количествах жертвы. В то же время, функции  $M_j$  ( $j = 1, 2$ ) линейны, что соответствует предположению о достаточной разреженности распределений хищника и суперхищника. При моделировании популяционной динамики наблюдается большое разнообразие в используемых трофических функциях, описывающих взаимодействие между видами, см. [9]. При этом достаточно часто применяются простые линейные зависимости [3, 5, 10].

В результате замены переменных и введения безразмерных параметров

$$x = \frac{R}{k}, \quad y = a_1 C, \quad z = a_2 P, \quad \lambda_1 = a_3, \quad \alpha_1 = a_4 a_1 k, \quad \beta_1 = a_5 k^2, \quad \delta_1 = \frac{a_6}{a_2},$$

$$\lambda_2 = a_7, \quad \alpha_2 = a_8 a_2 k, \quad \beta_2 = a_9 k^2, \quad \delta_2 = \frac{a_{10}}{a_1}, \quad \mu_0 = m_0, \quad \mu_1 = m_1 k, \quad t = \tau,$$

система уравнений (1.1)–(1.2) переписывается следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x[(\mu_0 + \mu_1 x)(1 - x) - y - z] \equiv F_1, \\ \frac{dy}{dt} &= y[-\lambda_1 + \alpha_1 x + \beta_1 x^2 - \delta_1 z] \equiv F_2, \\ \frac{dz}{dt} &= z[-\lambda_2 + \alpha_2 x + \beta_2 x^2 + \delta_2 y] \equiv F_3. \end{aligned} \tag{1.3}$$

Здесь вектор правой части есть  $F = (F_1, F_2, F_3)$ , неизвестные формируют вектор  $W = (x, y, z)^T$ ,  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  — параметры естественной смертности хищников и суперхищников,  $\mu_0$  и  $\mu_1$  — параметры функции рождаемости жертв. Суперхищники могут питаться хищниками, это взаимодействие характеризуют коэффициенты  $\delta_1$  и  $\delta_2$ . Параметры  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  описывают пищевую ценность жертвы для хищника и суперхищника. Параметры  $\beta_1$  и  $\beta_2$  отражают нелинейные эффекты влияния численности популяции жертв на рост хищников и суперхищников соответственно. Положительные значения  $\beta_1$  и  $\beta_2$  указывают на усиление этого влияния при увеличении популяции жертв.

## § 2. Равновесия и их устойчивость

В данном параграфе находятся равновесия системы (1.3) и анализируются условия их существования и устойчивости. Особенно важны так называемые граничные равновесия, одна из координат которых нулевая. Система (1.3) имеет два граничных равновесия, которые при дополнительных условиях на параметры могут принадлежать однопараметрическому семейству равновесий.

Для анализа устойчивости стационарных решений находится матрица Якоби

$$J = \begin{bmatrix} x(\mu_1(2 - 3x) - 2\mu_0) - y - z + \mu_0 & -x & -x \\ y(2\beta_1 x + \alpha_1) & \beta_1 x^2 + \alpha_1 x - \delta_1 z - \lambda_1 & -\delta_1 y \\ z(2\beta_2 x + \alpha_2) & \delta_2 z & \beta_2 x^2 + \alpha_2 x + \delta_2 y - \lambda_2 \end{bmatrix}, \tag{2.1}$$

вычисляются матрицы линеаризации для равновесий, определяются коэффициенты характеристических многочленов и применяется критерий Рауса–Гурвица.

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, и поскольку  $\mu_0 + \mu_1 > 0$ , это равновесие устойчиво при

$$\alpha_1 + \beta_1 < \lambda_1, \quad \alpha_2 + \beta_2 < \lambda_2. \tag{2.2}$$

При  $\lambda_1 < \alpha_1 + \beta_1$  ( $\lambda_2 < \alpha_2 + \beta_2$ ) равновесие  $E_1$  становится неустойчивым и появляется устойчивое равновесие  $E_2 = (x_2, y_2, 0)$  ( $E_3 = (x_3, 0, z_3)$ ) с положительными значениями  $x_2, y_2$  ( $x_3, z_3$ ). Случай  $\lambda_1 = \alpha_1 + \beta_1$  ( $\lambda_2 = \alpha_2 + \beta_2$ ) отвечает бифуркации слияния равновесий  $E_1$  и  $E_2$  ( $E_1$  и  $E_3$ ), см. [1].

Равновесие  $E_2 = (x_2, y_2, 0)$ ,  $x_2 < 1$ , соответствует сосуществованию жертвы и хищника при отсутствии суперхищника:

$$x_2 = \frac{-\alpha_1 + \sqrt{\alpha_1^2 + 4\beta_1\lambda_1}}{2\beta_1}, \quad y_2 = (\mu_0 + \mu_1 x_2)(1 - x_2)$$

Для  $\beta_1 = 0$  получается  $x_2 = \lambda_1/\alpha_1$ , этот случай при  $\mu_0 = 1$  и  $\mu_1 = 0$  проанализирован в [16, Приложение 1]. Матрица линеаризации для равновесия  $E_2$  имеет вид

$$J_{E_2} = \begin{bmatrix} -x_2(2\mu_1 x_2 + \mu_0 - \mu_1) & -x_2 & -x_2 \\ y_2(2\beta_1 x_2 + \alpha_1) & 0 & -\delta_1 y_2 \\ 0 & 0 & \beta_2 x_2^2 + \alpha_2 x_2 + \delta_2 y_2 - \lambda_2 \end{bmatrix}.$$

Одно собственное значение  $J_{E_2}$  находится явно

$$\sigma_3(E_2) = \beta_2 x_2^2 + \alpha_2 x_2 + \delta_2 y_2 - \lambda_2,$$

а два других собственных значения являются корнями характеристического полинома для верхней левой подматрицы  $J_{E_2}$

$$P_2(\sigma) = \sigma^2 + x_2 \sigma (\mu_1(2x_2 - 1) + \mu_0) + x_2 y_2 (2\beta_1 x_2 + \alpha_1). \quad (2.3)$$

Поскольку свободный член зависит от неотрицательных параметров и положительных переменных, то для  $\mu_1 > 0$  равновесие  $E_2$  устойчиво при

$$x_2 > \frac{\mu_1 - \mu_0}{2\mu_1}, \quad \beta_2 x_2^2 + \alpha_2 x_2 + \delta_2 y_2 < \lambda_2, \quad \lambda_1 < \alpha_1 + \beta_1. \quad (2.4)$$

Для  $\mu_1 = 0$  коэффициенты при нулевой и первой степени  $\sigma$  в (2.3) положительны, поэтому в (2.4) остаются только второе и третье условия.

Равновесие  $E_3 = (x_3, 0, z_3)$ ,  $x_3 < 1$ , описывает сосуществование жертвы и суперхищника при отсутствии хищника:

$$x_3 = \frac{-\alpha_2 + \sqrt{\alpha_2^2 + 4\beta_2\lambda_2}}{2\beta_2}, \quad z_3 = (\mu_0 + \mu_1 x_3)(1 - x_3).$$

Для  $\beta_2 = 0$  получается  $x_3 = \lambda_2/\alpha_2$ , этот случай при  $\mu_0 = 1$  и  $\mu_1 = 0$  проанализирован в [16]. Для равновесия  $E_3$  с  $\mu_1 > 0$  устойчивость имеет место при

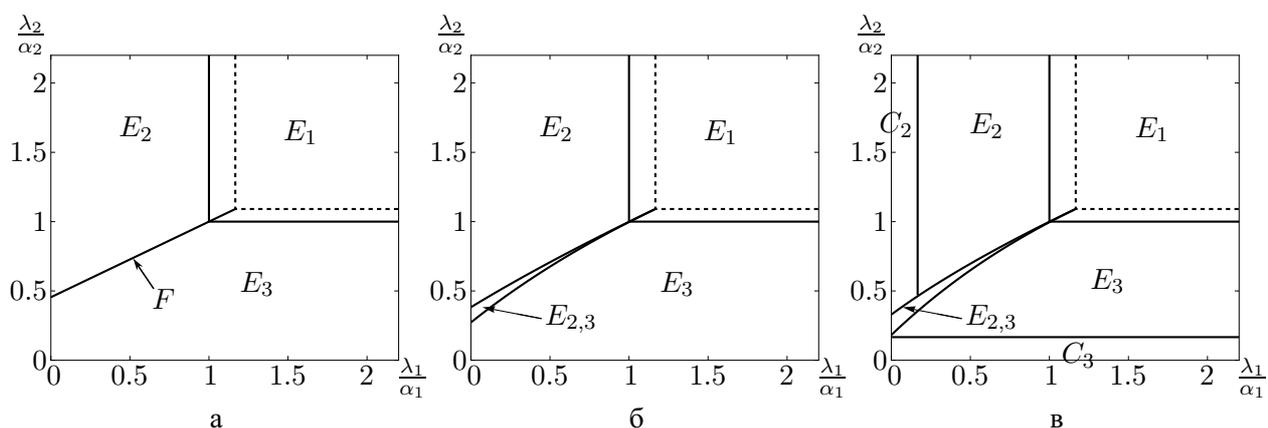
$$x_3 > \frac{\mu_1 - \mu_0}{2\mu_1}, \quad \beta_1 x_3^2 + \alpha_1 x_3 - \delta_1 z_3 < \lambda_1, \quad \lambda_2 < \alpha_2 + \beta_2. \quad (2.5)$$

В случае  $\mu_1 = 0$  коэффициенты при нулевой и первой степени  $\sigma$  положительны, поэтому в (2.5) остаются только второе и третье условия.

Равновесие  $E_4 = (x_4, y_4, z_4)$  соответствует выживанию трех видов:

$$x_4 = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}, \quad y_4 = \frac{\lambda_2 - \alpha_2 x_4 - \beta_2 x_4^2}{\delta_2}, \quad z_4 = \frac{-\lambda_1 + \alpha_1 x_4 + \beta_1 x_4^2}{\delta_1},$$

$$a = -\mu_1 + \frac{\beta_2}{\delta_2} - \frac{\beta_1}{\delta_1}, \quad b = \mu_1 - \mu_0 + \frac{\alpha_2}{\delta_2} - \frac{\alpha_1}{\delta_1}, \quad c = \mu_0 - \frac{\lambda_2}{\delta_2} + \frac{\lambda_1}{\delta_1}.$$



**Рис. 1.** Карта областей устойчивости равновесий  $E_i$ , ( $i = 1, 2, 3$ ) и предельных циклов  $C_j$ , ( $j = 2, 3$ ) при  $\beta_1 = \beta_2 = 0$  (границы даны сплошными линиями) и  $\beta_1 = \beta_2 = 0.2$  (штриховые линии): а)  $\mu_0 = 1, \mu_1 = 0$ ; б)  $\mu_0 = 0.6, \mu_1 = 0.4$ ; в)  $\mu_0 = 0.4, \mu_1 = 0.6$ ;  $\alpha_1 = 1.2, \alpha_2 = 2.2, \delta_1 = \delta_2 = 1$

Анализ условий существования равновесия  $E_4$  и его устойчивости громоздок и далее проводится для конкретных значений параметров.

На рис. 1 представлены области реализации устойчивых режимов на плоскости  $(\lambda_1/\alpha_1, \lambda_2/\alpha_2)$ , полученные аналитически и в вычислительном эксперименте для зафиксированных параметров  $\alpha_1 = 1.2, \alpha_2 = 2.2, \delta_1 = \delta_2 = 1$  и ряда значений  $\beta_1, \beta_2$  и  $\mu_0, \mu_1$ . Для случая  $\beta_1 = \beta_2 = 0$  и  $\mu_1 = 0$  использованы результаты работы [16]. Области устойчивости равновесий  $E_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) обозначены соответствующими буквами. Область бистабильности помечена как  $E_{2,3}$ , в зависимости от начальных данных реализуется равновесие  $E_2$  или  $E_3$ . Буквой  $F$  обозначена линия, соответствующая параметрам, при которых реализуется семейство равновесий, включающее  $E_2$  и  $E_3$ . При положительных значениях  $\beta_j$  ( $j = 1, 2$ ) область устойчивости равновесия  $E_1$  сокращается, см. штриховые границы на рис. 1. С ростом параметра  $\mu_1$  ( $\mu_0 > \mu_1$ ) появляется небольшая область бистабильности  $E_{2,3}$ , для значений параметров  $\lambda_j/\alpha_j$  ( $j = 1, 2$ ), при которых равновесия  $E_2$  и  $E_3$  устойчивы, см. рис. 1, б. При  $\mu_0 < \mu_1$  на карте появляются области значений, которым отвечают два предельных цикла: на плоскости  $z = 0$  — цикл  $C_2$ , а для  $y = 0$  — цикл  $C_3$ , см. рис. 1, в.

### § 3. Косимметрия системы

В работе [25] было показано, что возникновение непрерывного семейства равновесий с переменным спектром устойчивости вызывается существованием у системы свойства косимметрии. Согласно [25] косимметрия — это векторное поле, ортогональное вектору правой части системы автономных дифференциальных уравнений первого порядка. Непрерывное семейство равновесий связанное с косимметрией, отличается от орбиты действия группы симметрии тем, что спектр устойчивости равновесий меняется вдоль семейства. Само семейство может быть разделено на интервалы устойчивых и неустойчивых по линейному приближению равновесий. Устойчивость равновесия означает его асимптотическую устойчивость в трансверсальном к семейству многообразии (подпространстве).

Для поиска мультистабильности системы на основе теории косимметрии требуется найти вектор, ортогональный правой части системы дифференциальных уравнений, и проверить, что этот вектор (косимметрия) не аннулируется на некотором равновесии [25]. В этом случае равновесие принадлежит семейству. Часто оказывается, что существование косимметрии реализуется при дополнительных ограничениях на параметры системы.

**Лемма 3.1.** При выполнении условий на параметры:

$$\lambda_2 = \left( \frac{\lambda_1}{\delta_1} + \mu_0 \right) \delta_2, \quad \alpha_2 = \left( \frac{\alpha_1}{\delta_1} + \mu_0 - \mu_1 \right) \delta_2, \quad \beta_2 = \left( \frac{\beta_1}{\delta_1} + \mu_1 \right) \delta_2 \quad (3.1)$$

система (1.3) имеет косимметрию

$$L = \left[ yz, -\frac{1}{\delta_1}xz, \frac{1}{\delta_2}xy \right]^T, \quad (3.2)$$

и существует семейство равновесий

$$Q = \{x \in [x_1, x_2], \quad y = y_Q(x), \quad z = z_Q(x)\}, \quad (3.3)$$

где численность жертв  $x$  является параметром (континуальным номером) и границы интервала  $x_1, x_2$  находятся из условий  $y_Q(x) = 0$  и  $z_Q(x) = 0$ :

$$\begin{aligned} y_Q(x) &= -x^2 \left( \frac{\beta_1}{\delta_1} + \mu_1 \right) - x \left( \frac{\alpha_1}{\delta_1} + \mu_0 - \mu_1 \right) + \frac{\lambda_1}{\delta_1} + \mu_0, \\ z_Q(x) &= \frac{1}{\delta_1} (\beta_1 x^2 + \alpha_1 x - \lambda_1). \end{aligned} \quad (3.4)$$

**Доказательство.** Скалярное произведение вектора (3.2) и правой части системы (1.3) при условиях (3.1) дает  $\langle F, L \rangle = 0$ , то есть  $L$  является косимметрией. Прямой подстановкой (3.3) в (1.3) при условиях (3.1) получается нулевая правая часть, то есть производные по времени равны нулю.

Таким образом формулы (3.3)–(3.4) определяют семейство равновесий. Из условий неотрицательности компонент равновесий устанавливаются границы параметра  $x$ , при которых существует мультистабильность. Так как косимметрия не аннулируется на равновесии  $E_2$  ( $L|_{E_2} = [0, 0, \frac{1}{\delta_2}x_2y_2]^T$ ), то оно принадлежит семейству.  $\square$

Семейство  $Q$  может включать как устойчивые, так и неустойчивые равновесия [29]. Подставляя (3.3) в (2.1), получаем матрицу линеаризации для равновесия семейства с континуальным номером  $x$ :

$$J_Q(x) = \begin{bmatrix} -x(\mu_1(2x-1) + \mu_0) & -x & -x \\ y(2\beta_1x + \alpha_1) & 0 & -y\delta_1 \\ z(2\beta_2x + \alpha_2) & z\delta_2 & 0 \end{bmatrix}.$$

Её характеристический полином имеет вид:

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

где  $A = x(\mu_1(2x-1) + \mu_0)$ ,  $B = 2\beta_1x^2y + 2\beta_2x^2z + \delta_1\delta_2yz + \alpha_1xy + \alpha_2xz$ .

Нулевой корень полинома  $\sigma_1 = 0$  отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Поскольку коэффициент  $B$  вычисляется через положительные параметры и неотрицательные переменные, то устойчивость определяется по коэффициенту  $A$ . Устойчивы те равновесия, у которых  $x > \frac{1}{2} \left( 1 - \frac{\mu_0}{\mu_1} \right)$ .

Фазовое пространство системы (1.3) расслоено на области начальных данных, из которых реализуется то или иное равновесие. Так, плоскость  $z = 0$  является бассейном стационарного решения с отсутствующим суперхищником ( $E_2$ ) или ответвившегося от него предельного цикла. При  $x \in (x_1, x_2)$ , см. (3.3), выживают все три популяции.

Прямые вычисления показывают, что в системе (1.3) при  $0 < x < \frac{1}{2}(1 - \frac{\mu_0}{\mu_1})$  бифуркация Андронова–Хопфа приводит к ответвлению предельных циклов. В результате получается семейство предельных циклов. Если  $\mu_1 = 0$ , то все семейство  $Q$  состоит из устойчивых равновесий. В случае  $\mu_0 = 0$  равновесия семейства неустойчивы при  $x < \frac{1}{2}$ . Далее представлены численные результаты, иллюстрирующие устойчивость (и неустойчивость) равновесий семейства, определяемых аналитически.

#### § 4. Разрушение косимметрии

Для анализа разрушения семейства равновесий из-за нарушения условий (3.1) воспользуемся формулами косимметрического дефекта и селективной функции [25]. Пусть  $L(W)$  есть косимметрия векторного поля  $F(W)$ . Тогда для дифференциального уравнения

$$\dot{W} = F(W) + \varepsilon G(W),$$

где  $\varepsilon G(W)$  является возмущением, а  $\varepsilon \in \mathbb{R}$  — параметр возмущения, косимметрический дефект определяется как

$$D(W) = \langle G(W), L(W) \rangle. \tag{4.1}$$

Селективная функция  $S$  получается при подстановке семейства решений в (4.1). В [26] рассмотрены сценарии для возмущений систем, нарушающих косимметрию, и показано, что при этом непрерывные семейства или многообразия стационарных решений распадаются на конечное число равновесий и могут исчезнуть, породив медленные периодические движения. Доказано, что каждое невырожденное решение селективного уравнения  $S = 0$  означает существование ветви равновесий с параметром  $\varepsilon$ .

Этот подход позволяет определять, какие равновесия сохраняются из семейства при малых возмущениях параметров или при добавлении новых членов в трофические функции, например,  $\beta_1 xy$ . Отметим, что равновесия  $E_2$  и  $E_3$  входят в семейство (3.3), (3.4) и сохраняются при распаде семейства.

**Лемма 4.1.** Пусть

$$\lambda_2 = \widehat{\lambda}_2 + \varepsilon b_1, \quad \alpha_2 = \widehat{\alpha}_2 + \varepsilon b_2, \quad \beta_2 = \widehat{\beta}_2 + \varepsilon b_3, \tag{4.2}$$

где  $\varepsilon b_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) — возмущения, а  $\widehat{\lambda}_2$ ,  $\widehat{\alpha}_2$  и  $\widehat{\beta}_2$  удовлетворяют (3.1). Тогда семейство равновесий (3.3) разрушается, и существуют три решения, отвечающих сосуществованию: жертвы и суперхищника, жертвы и хищника, всех трех видов.

**Доказательство.** Вычислим косимметрический дефект для системы (1.3) при возмущении параметров (4.2). Вектор  $L$  определен формулой (3.2) и  $W = (x, y, z)^T$ . В силу косимметричности правой части  $F$ , то есть  $\langle F(W), L(W) \rangle = 0$ , из (4.1) с учетом (4.2) получаем

$$D(x, y, z) = \frac{xyz}{\delta_2} (b_3 x^2 + b_2 x - b_1). \tag{4.3}$$

Селективная функция находится в результате подстановки семейства решений (3.3) в косимметрический дефект (4.3):  $S(x) = D(x, y_Q(x), z_Q(x))$ . Нулям селективной функции отвечают четыре решения. При  $x = 0$  решение не имеет биологического смысла. Решение  $y_Q(x) = 0$  отвечает равновесию без хищника

$$\tilde{x} = \frac{-\widehat{\alpha}_2 - \varepsilon b_2 + \sqrt{(\widehat{\alpha}_2 + \varepsilon b_2)^2 + 4(\widehat{\beta}_2 + \varepsilon b_3)(\widehat{\lambda}_2 + \varepsilon b_1)}}{2(\widehat{\beta}_2 + \varepsilon b_3)}, \quad y = 0, \quad \tilde{z} = \frac{\beta_1 \tilde{x}^2 + \alpha_1 \tilde{x} - \lambda_1}{\delta_1},$$

которое стремится к  $E_3$  при  $\varepsilon \rightarrow 0$ .

В случае решения  $z_Q(x) = 0$  получается равновесие без суперхищника

$$\tilde{x} = \frac{\sqrt{\alpha_1^2 + 4\beta_1\lambda_1} - \alpha_1}{2\beta_1}, \quad \tilde{y} = \frac{(\hat{\beta}_2 + \varepsilon b_3)\tilde{x}^2 + (\hat{\alpha}_2 + \varepsilon b_2)\tilde{x} - (\hat{\lambda}_2 + \varepsilon b_1)}{\delta_2}, \quad z = 0,$$

которое стремится к  $E_2$  при  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Решение

$$\tilde{x} = \frac{\sqrt{b_2^2 + 4b_1b_3} - b_2}{2b_3}, \quad \tilde{y} = y_Q(\tilde{x}), \quad \tilde{z} = z_Q(\tilde{x})$$

соответствует выживанию трех видов. □

**Замечание 4.1.** При  $b_2 = b_3 = 0$  (4.2) и  $\varepsilon > 0$  нулям селективной функции отвечают три решения:  $x = 0$ ,  $z_Q(x) = 0$  (суперхищник отсутствует) и  $y_Q(x) = 0$  (хищник отсутствует).

Анализ также показывает, что при  $b_1 = b_3 = 0$ ,  $b_2 \neq 0$  или  $b_1 = b_2 = 0$ ,  $b_3 \neq 0$  семейство разрушается, и получается равновесие  $E_2$  или предельный цикл на плоскости  $z = 0$ . Таким образом, при возмущении (4.2) не добавляется никаких других равновесий.

**Замечание 4.2.** В случае линейности ( $\beta_j = 0$ ) трофических функций, описывающих рост функций хищников, получается равновесие с  $x = b_1/b_2$  и  $y, z$  находятся по формулам (3.4).

## § 5. Численный анализ

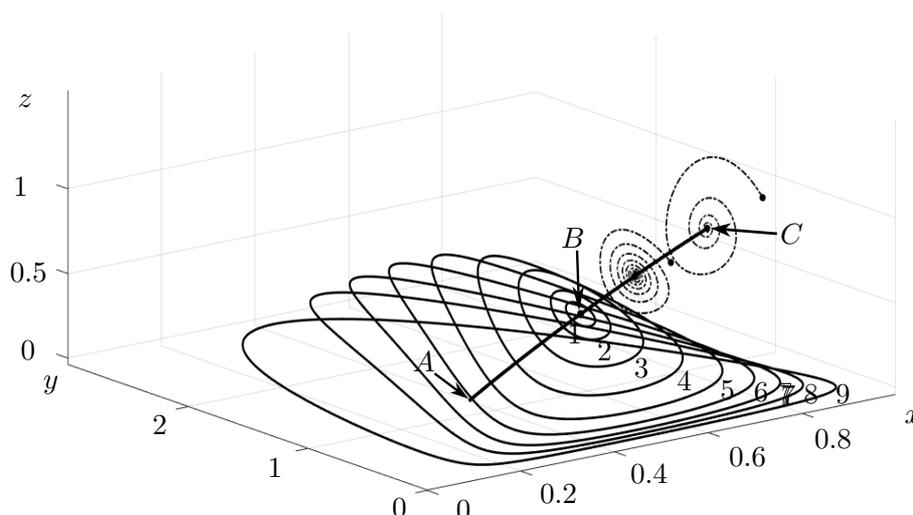
Для подтверждения выводов, сделанных в §§ 2–4, проведены численные эксперименты. Были зафиксированы параметры  $\lambda_1 = 2.2$ ,  $\alpha_1 = 5$ ,  $\beta_1 = 1$ ,  $\delta_1 = 1$ ,  $\delta_2 = 1$ ,  $\mu_1 = 4.9$ ,  $\mu_0 = 0$ , а значения  $\lambda_2$ ,  $\alpha_2$  и  $\beta_2$  варьировались. В частности, для демонстрации мультистабильности они определялись из условий косимметрии (3.1), а для анализа разрушения семейств находились по формулам (4.2).

На рис. 2 представлено семейство равновесий  $Q$  (3.3), см. лемму 3.1, несколько циклов из семейства периодических режимов и траектории установления к стационарным решениям. Семейство  $Q$  дано кривой  $AC$ , дуги  $AB$  и  $BC$  соответственно состоят из неустойчивых и устойчивых равновесий. Пунктиром обозначены траектории установления к устойчивым равновесиям семейства (кривая  $BC$ ) из разных начальных условий.

Для начальных точек из окрестности кривой семейства равновесий ( $AC$ ) при больших значениях жертвы  $x$  реализуются стационарные решения с преобладанием суперхищника  $z$  над хищником  $y$ . В частности, хищник может исчезнуть (равновесие  $E_3$ ). При умеренных и малых количествах жертвы происходит выход на колебательные режимы с периодическим изменением всех видов. При этом с уменьшением начальных значений  $x$  диапазон изменения хищников увеличивается по сравнению с диапазоном суперхищника.

На рис. 2 также приведены траектории различных циклов из семейства периодических решений, их периоды и значения мультипликаторов даны в таблице 1, метод расчета мультипликаторов описан в Приложении 2. Видно, что модули мультипликаторов  $\rho_1, \rho_2$  близки к единице. Это можно считать хорошим приближением для двукратной единицы, одна из которых отвечает направлению вдоль орбиты цикла, а другая — нейтральному направлению для континуального семейства. Модуль значения  $\rho_3$  всегда меньше единицы, так как все циклы семейства устойчивы.

На рис. 3, а представлены вещественные части мультипликаторов для стационарных и периодических решений системы (1.3), здесь  $x$  — континуальный номер члена семейства. Цифра 1 отвечает ненулевому значению из спектра устойчивости семейства стационарных решений, точнее, экспоненте с показателем  $\sigma$  (вещественная часть комплексной пары собственных значений). Сплошной кривой дан мультипликатор для устойчивых равновесий,



**Рис. 2.** Траектории в фазовом пространстве системы (1.3) для разных начальных условий (кружки) при выполнении условий косимметрии (3.1). Кривые  $AB$  и  $BC$  соответствуют неустойчивым и устойчивым равновесиям из семейства  $AC$

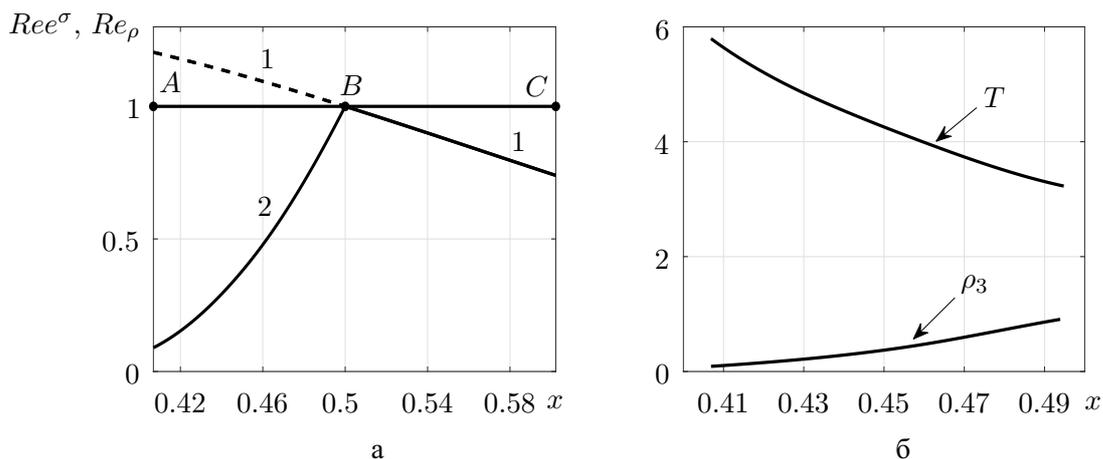
**Таблица 1.** Мультипликаторы и периоды предельных циклов из семейства периодических решений, см. рис. 2

	Точка цикла	$\rho_1, \rho_2$	$\rho_3$	Период
1	(0.4970, 0.7442, 0.6050)	1, 1	0.9941	3.1309
2	(0.4731, 0.7933, 0.6600)	$1 \pm 0.0001i$	0.9759	3.1541
3	(0.4713, 0.9953, 0.7425)	$1 \pm 0.0001i$	0.8991	3.2550
4	(0.3095, 0.6303, 0.5659)	$1 \pm 0.0001i$	0.7512	3.4694
5	(0.7545, 0.4870, 0.1264)	1.0001, 0.9999	0.5664	3.7924
6	(0.7404, 0.2767, 0.0497)	1.0002, 0.9998	0.4123	4.1437
7	(0.7744, 0.2163, 0.0241)	1.0001, 0.9999	0.2941	4.5095
8	(0.8701, 0.7735, 0.0430)	1.0002, 0.9998	0.1995	4.9253
9	(0.1281, 0.1839, 0.0003)	1, 1	0.0900	5.7888

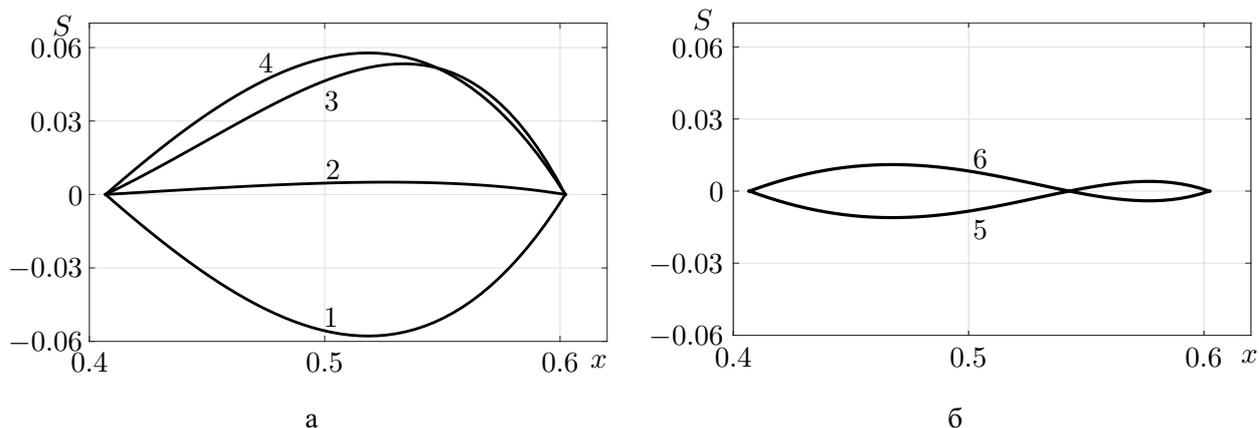
а пунктиром — для неустойчивых. На рис. 3, б приведены результаты расчета мультипликаторов предельных циклов (кривая 2), ответвляющихся от равновесий семейства равновесий. Видно, что с уменьшением периода цикла (кривая  $T$ ) величина  $\rho_3$  увеличивается.

На рис. 4 изображены селективные функции для семейства равновесий (3.3) при различных значениях параметров  $b_1, b_2, b_3$ , см. (4.2). Видно, что при одном ненулевом  $b_j$  ( $j = 1, 2, 3$ ) селективная функция  $S(x)$  обращается в ноль только в крайних точках семейства равновесий (3.3), см. рис. 4, а и рисунки 5 и 7. Для ненулевых  $b_j$  возможны три корня, см. рис. 4, б и рис. 6. Таким образом, при возмущении, нарушающем косимметрию, из семейства  $Q$  остаются равновесия, соответствующие вымиранию хищника или суперхищника, а также выживанию всех трёх видов (равновесие  $E_4$ ).

На рис. 5–7 представлены результаты по разрушению мультистабильности, когда  $\lambda_2, \alpha_2$  и  $\beta_2$  могут не удовлетворять условиям косимметрии (3.1). Пусть  $\hat{\lambda}_2, \hat{\alpha}_2$  и  $\hat{\beta}_2$  отвеча-



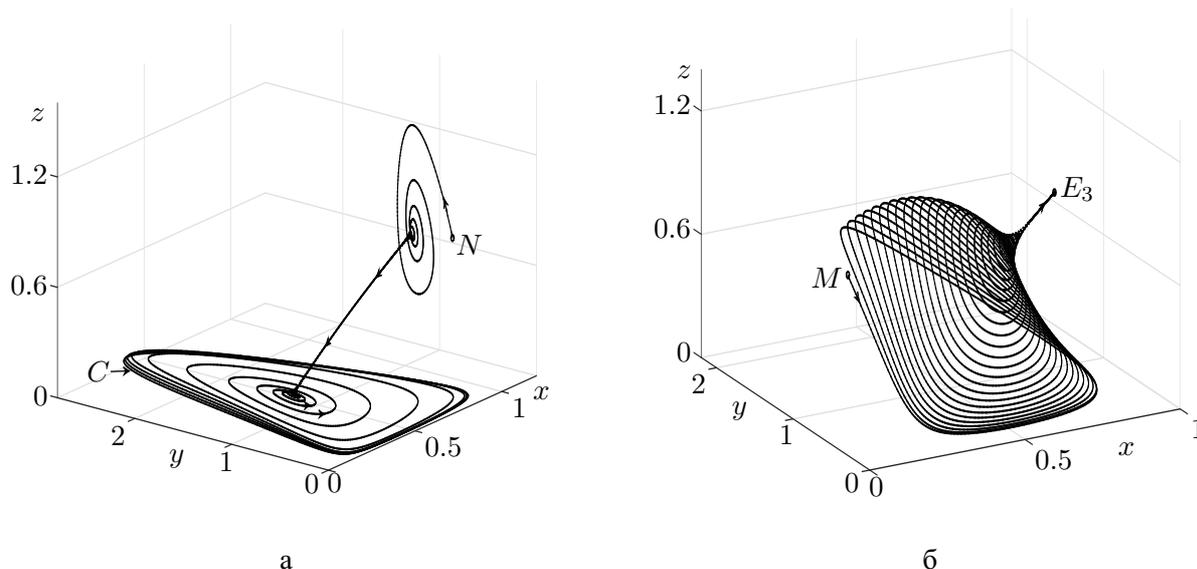
**Рис. 3.** а) Вещественные части мультипликаторов для стационарных и периодических решений системы (1.3): 1 — семейство равновесий; 2 — семейство предельных циклов. б) Изменение мультипликатора  $\rho_3$  и периода цикла  $T$  вдоль семейства



**Рис. 4.** Селективная функция для семейства равновесий (3.3) при однопараметрическом (а) и трехпараметрическом (б) нарушении условий косимметрии (4.2) и следующем выборе параметров  $(b_1, b_2, b_3)$ : 1)  $(3, 0, 0)$ ; 2)  $(0, 0.5, 0)$ ; 3)  $(0, 0, 10)$ ; 4)  $(-3, 0, 0)$ ; 5)  $(3, 0.1, 10)$ ; 6)  $(-3, -0.1, -10)$ ;  $\varepsilon = 0.1$

ют значениям параметров, при которых выполнены условия (3.1). На рис. 5, а приведено установление для  $\lambda_2 \neq \hat{\lambda}_2$ , а параметры  $\alpha_2$  и  $\beta_2$  удовлетворяют (3.1), см. лемму 4.1 и замечание 4.1. При  $\lambda_2 = \hat{\lambda}_2 + \varepsilon b_1$  ( $\varepsilon = 0.1$ ,  $b_1 = 0.3$ ) вымирает суперхищник и получается предельный цикл, лежащий в плоскости  $z = 0$ . Траектория, выпущенная из начальной точки  $N(0.7, 0.15, 0.9)$ , ведет к циклу  $C$  (см. рис. 5, а). В случае  $\lambda_2 = \hat{\lambda}_2 - \varepsilon b_1$  хищник вымирает, а равновесие  $E_3$  становится устойчивым. Траектория, выпущенная из начальной точки  $M(0.25, 1.3, 0.55)$ , ведет к равновесию  $E_3$  (см. рис. 5, б).

В случае разрушения мультистабильности проявляется память системы об исчезнувших семействах равновесий и циклов. Когда условия косимметрии нарушаются из-за увеличения коэффициента смертности суперхищника ( $\lambda_2$ ), то из начальной точки  $N$ , отвечающей сосуществованию трех видов, происходит колебательное движение вдоль кривой, соответствующей исчезнувшему семейству равновесий. Со временем дисбаланс, вызванный избыточной численностью хищников и снижением популяции суперхищников, приводит к пери-

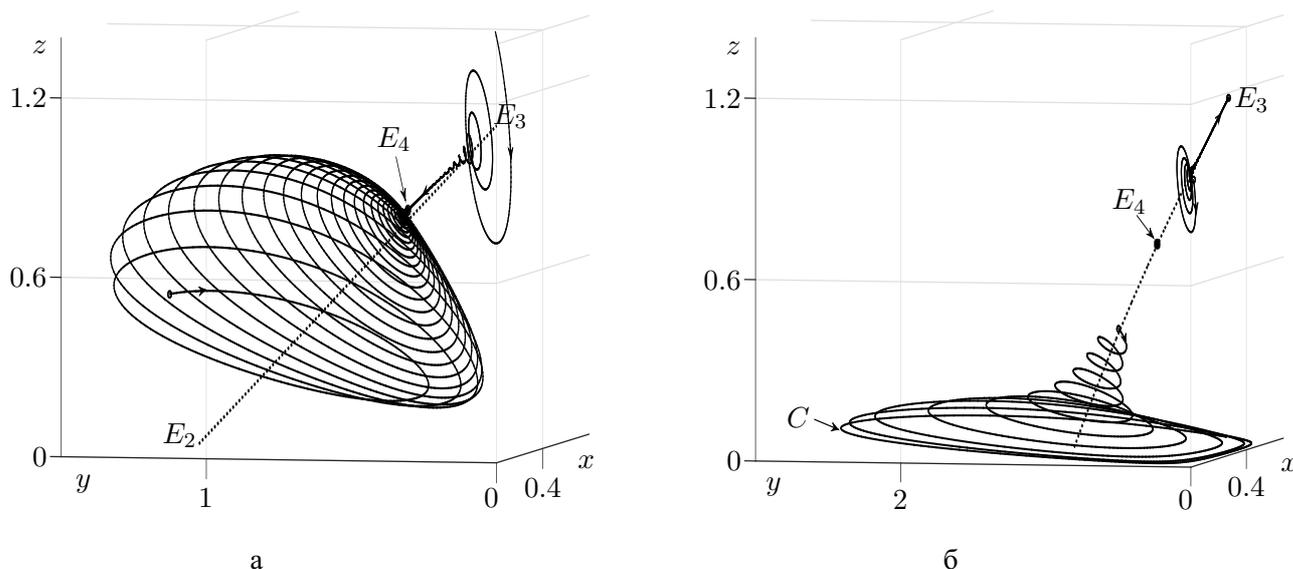


**Рис. 5.** Динамика системы (1.3) при разрушении семейства  $Q$  (3.3): а)  $\lambda_2 = \hat{\lambda}_2 + \varepsilon b_1$ ; б)  $\lambda_2 = \hat{\lambda}_2 - \varepsilon b_1$ ;  $b_2 = b_3 = 0$ ,  $b_1 = 0.3$ ,  $\varepsilon = 0.1$

одическим колебаниям, завершающимся предельным циклом хищника–жертва, см. рис. 5, а. При снижении коэффициента смертности суперхищника получается следующий сценарий. Из начальной точки  $M$  начинаются периодические колебания, свидетельствующие о нарушении баланса в экосистеме. Со временем за счёт увеличения численности суперхищника реализуется устойчивое стационарное решение с отсутствующим хищником, см. рис. 5, б.

На рис. 6 представлены фазовые портреты в случае трехпараметрического нарушения условий косимметрии (4.2). Пунктиром дана кривая исчезнувшего семейства равновесий, включая равновесия  $E_2$  и  $E_3$ . Рис. 6, а соответствует случаю, когда равновесия  $E_2$  и  $E_3$  являются неустойчивыми в направлении исчезнувшего семейства  $Q$ , при этом на подпространстве  $y = 0$  равновесие  $E_3$  является устойчивым фокусом, поэтому при малых значениях  $y$  траектории стремятся к  $E_3$ , затем вдоль кривой семейства уходят к устойчивому равновесию  $E_4$ . На подпространстве  $z = 0$  имеется предельный цикл, неустойчивый при ненулевых  $z$ . Здесь траектория располагается около «оболочки» из разрушенного семейства предельных циклов, см. рис. 2. На рис. 6, б точкой обозначено неустойчивое равновесие  $E_4$ , от которого в зависимости от начальных данных траектории уходят к устойчивым равновесиям  $E_2$  и  $E_3$  (бистабильность).

На рис. 7 представлены графики зависимости от времени переменных  $x$ ,  $y$ ,  $z$  при нарушении одного из условий косимметрии (3.1). В этом случае при разрушении семейства (3.3) остаются только равновесия  $E_2$  и  $E_3$ , см. лемму 4.1. Рис. 7, а получен при  $b_1 = b_3 = 0$ ,  $\varepsilon = 0.1$ , в случае  $b_2 = 1$  (сплошные кривые) реализуется предельный цикл, отвечающий колебаниям жертва–хищник. Равновесия  $E_2$  и  $E_3$  при этом неустойчивы. При  $b_2 = -1$ , равновесие  $E_2$  также неустойчиво, но в результате установления реализуется устойчивое равновесие без хищника  $E_3$ . Аналогично получается при  $b_1 = b_2 = 0$ ,  $\varepsilon = 0.1$ . Здесь в зависимости от знака  $b_3$  реализуется предельный цикл на плоскости  $z = 0$  или устойчивое равновесие  $E_3$ , см. рис. 7, б. Отметим, что в обоих случаях установление носит колебательный характер, но происходит быстрее, чем в случае рис. 7, а.



**Рис. 6.** Динамика системы (1.3) при разрушении семейства  $Q$  (3.3): а)  $\varepsilon = -0.1$ ; б)  $\varepsilon = 0.1$ ;  $b_1 = 3$ ,  $b_2 = 0.1$ ,  $b_3 = 10$

## § 6. Заключение

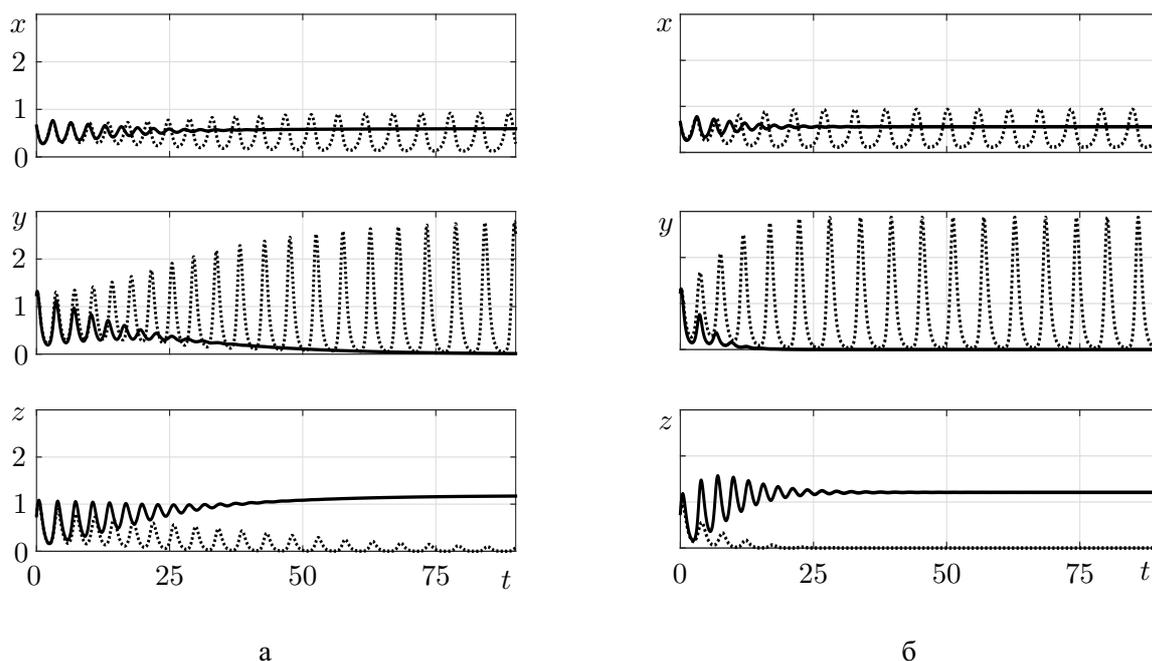
Для исследования мультистабильности и динамических сценариев трофической цепи жертва–хищник–суперхищник применяется модель Колмогорова и аппарат теории косимметрии. Проведен анализ системы дифференциальных уравнений и найдены соотношения на параметры, при которых получается однопараметрическое семейство равновесий. Показано, что семейство может состоять из устойчивых и неустойчивых равновесий, а в результате бифуркации Андронова–Хопфа ответвляются предельные циклы, образующие непрерывное семейство периодических режимов. Такой переход впервые обнаружен для системы со всеядным хищником. В известных авторам работах по моделированию динамики со всеядным хищником имеются только примеры изолированных предельных циклов. Непрерывное семейство периодических режимов для системы с двумя хищниками ранее получено в [22, 23].

При нарушении условий косимметрии семейства разрушаются и возникает конечное число изолированных равновесий и циклов. Система при этом сохраняет память об исчезнувших семействах. При значениях параметров, близких к обеспечивающим косимметрию, происходят движения в окрестности исчезнувшего семейства. В этом случае достигается достаточно долгое сосуществование трех видов — медленный популяционный дрейф.

## Приложение 1

Система уравнений (1.3) при  $\mu_1 = 0$ ,  $\beta_i = 0$ ,  $i = 1, 2$  в результате замены переменных и переопределения параметров:

$$t\mu_0 \rightarrow t, \quad \frac{y}{\mu_0} \rightarrow y, \quad \frac{z}{\mu_0} \rightarrow z, \quad \frac{\lambda_1}{\mu_0} \rightarrow \lambda_1, \quad \frac{\alpha_1}{\mu_0} \rightarrow \alpha_1, \quad \frac{\lambda_2}{\mu_0} \rightarrow \lambda_2, \quad \frac{\alpha_2}{\mu_0} \rightarrow \alpha_2,$$



**Рис. 7.** Динамика системы (1.3) при возмущении (4.2): а)  $b_2 = -1, b_1 = b_3 = 0$  (пунктир),  $b_2 = 1, b_1 = b_3 = 0$  (сплошная кривая); б)  $b_3 = -10, b_1 = b_2 = 0$  (пунктир),  $b_2 = 10, b_1 = b_2 = 0$  (сплошная кривая);  $\varepsilon = 0.1$

записывается в виде

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x[1 - x - y - z], \\ \frac{dy}{dt} &= y[-\lambda_1 + \alpha_1 x - \delta_1 z], \\ \frac{dz}{dt} &= z[-\lambda_2 + \alpha_2 x + \delta_2 y], \end{aligned}$$

и совпадает с рассмотренной в [16].

## Приложение 2

Система автономных дифференциальных уравнений (1.3) записывается в виде

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n, \quad u = (x, y, z), \quad n = 3. \quad (6.1)$$

Ее нетривиальное периодическое решение, имеющее период  $T > 0$ , удовлетворяет условию

$$u(t + T) = u(t). \quad (6.2)$$

Устойчивость периодического решения  $u(t)$  определяется собственными числами матрицы монодромии [30], у которой всегда существует единичное собственное значение  $\rho_1 = 1$ . Если остальные собственные числа лежат внутри единичной окружности, то периодическое решение устойчиво. Решение неустойчиво, если существует хотя бы одно собственное значение вне единичной окружности.

В расчетах асимптотически устойчивый периодический режим получался в результате установления, при этом оценивалась величина периода  $T$ . Для вычисления периодического

решения системы (6.1) в (6.2) полагали, что  $t = 0$ . Через  $U_t(x)$  далее обозначается оператор сдвига по траектории системы (6.1) из точки  $u(0) = x$  за время  $t$ .

Задача поиска предельного цикла сводилась к нахождению неподвижной точки оператора  $U_T(x)$ , то есть точки  $x$ , удовлетворяющей условию  $x = U_T(x)$ . Получающаяся система состояла из  $n$  уравнений с  $n + 1$  неизвестными (координаты точки  $x$  и период  $T$ ).

$$g(x) = x - U_T(x) = 0, \quad (6.3)$$

В расчетах фиксировалась одна из координат  $x$  ( $x_3 \equiv u_3$ ). Для решения уравнения (6.3) применялся метод Ньютона

$$x^{(m+1)} = x^{(m)} - M^{-1}(x^{(m)})g(x^{(m)}). \quad (6.4)$$

Здесь  $M$  — матрица Якоби системы (6.3). Вместе с решением задачи Коши для (6.1) решались задачи в вариациях, для которых начальными данными являлись орты фазового пространства:  $(1, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0)$ ,  $(0, 0, 1)$ . На каждом шаге метода Ньютона (6.4) решалась задача Коши для системы  $n(n + 1)$  обыкновенных дифференциальных уравнений. Для расчета предельных циклов использовались различные варианты метода Рунге–Кутты, реализованные в MATLAB (функции `ode45` и `ode89`), вычисления производились с контролем абсолютной и относительной точности.

**Финансирование.** Авторы благодарны рецензенту за полезные замечания и техническому редактору за помощь в подготовке графических материалов. Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РНФ, грант № 25–21–00419, <https://rscf.ru/project/25-21-00419/>.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. <https://zbmath.org/0605.92015>
2. Turchin P. Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis. Princeton: Princeton University Press, 2013. <https://doi.org/10.1515/9781400847280>
3. Krikorian N. The Volterra model for three species predator–prey systems: Boundedness and stability // Journal of Mathematical Biology. 1979. Vol. 7. Issue 2. P. 117–132. <https://doi.org/10.1007/BF00276925>
4. Freedman H. I., Waltman P. Persistence in models of three interacting predator–prey populations // Mathematical Biosciences. 1984. Vol. 68. Issue 2. P. 213–231. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(84\)90032-4](https://doi.org/10.1016/0025-5564(84)90032-4)
5. Holt R. D., Polis G. A. A theoretical framework for intraguild predation // The American Naturalist. 1997. Vol. 149. No. 4. P. 745–764. <https://doi.org/10.1086/286018>
6. 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. Article number: 29. <https://doi.org/10.1051/mmnp/2018033>
7. Wei Hsiu-Chuan. A mathematical model of intraguild predation with prey switching // Mathematics and Computers in Simulation. 2019. Vol. 165. P. 107–118. <https://doi.org/10.1016/j.matcom.2019.03.004>
8. Krishnadas M., Saratchandran P. P., Hari Krishnan K. P. Chaos in a cyclic three-species predator–prey system with a partial consumption of superpredator // Pramana. 2020. Vol. 94. No. 1. Article number: 75. <https://doi.org/10.1007/s12043-020-1942-9>
9. Гиричева Е. Е. Сосуществование популяций в модели трофической цепи с учетом всеядности хищника и внутривидовой конкуренции жертв // Математическая биология и биоинформатика. 2021. Т. 16. № 2. С. 394–410. <https://doi.org/10.17537/2021.16.394>

10. Hsu Sze-Bi, Ruan Shigui, Yang Ting-Hui. Analysis of three species Lotka–Volterra food web models with omnivory // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. 2015. Vol. 426. Issue 2. P. 659–687. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2015.01.035>
11. Blé G., Castellanos V., Dela-Rosa M. A. Bifurcation analysis of a Kolmogorov type tritrophic model // *Acta Applicandae Mathematicae*. 2022. Vol. 181. No. 1. Article number: 2. <https://doi.org/10.1007/s10440-022-00520-y>
12. Ji Juping, Wang Lin. Competitive exclusion and coexistence in an intraguild predation model with Beddington–DeAngelis functional response // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2022. Vol. 107. 106192. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2021.106192>
13. 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. Issue 1. P. 78–93. <https://doi.org/10.1007/s40435-022-00970-0>
14. Tunney T. D., McCann K. S., Lester N. P., Shuter B. J. Food web expansion and contraction in response to changing environmental conditions // *Nature Communications*. 2012. Vol. 3. Issue 1. Article number: 1105. <https://doi.org/10.1038/ncomms2098>
15. McCauley D. J., Gellner G., Martinez N. D., Williams R. J., Sandin S. A., Micheli F., Mumby P. J., McCann K. S. On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities // *Ecology Letters*. 2018. Vol. 21. No. 3. P. 439–454. <https://doi.org/10.1111/ele.12900>
16. Алмасри А., Цибулин В. Г. Анализ динамической системы «жертва–хищник–суперхищник»: семейство равновесий и его разрушение // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2023. Т. 15. № 6. С. 1601–1615. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2023-15-6-1601-1615>
17. Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // *Проблемы кибернетики*. Вып. 25. М.: Наука, 1972. С. 101–106. <https://zbmath.org/0265.92008>
18. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические модели в биологии и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов. М.: Юрайт, 2025.
19. Pisarchik A. N., Feudel U. Control of multistability // *Physics Reports*. 2014. Vol. 540. Issue 4. P. 167–218. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2014.02.007>
20. Bashkirtseva I., Pisarchik A. N., Ryashko L. Multistability and stochastic dynamics of Rulkov neurons coupled via a chemical synapse // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2023. Vol. 125. 107383. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2023.107383>
21. Неверова Г. П., Жданова О. Л. Сложные режимы динамики в простой модели сообщества «хищник–жертва»: бистабильность и мультистабильность // *Математическая биология и биоинформатика*. 2023. Т. 18. № 2. С. 308–322. <https://doi.org/10.17537/2023.18.308>
22. Епифанов А. В., Цибулин В. Г. Моделирование колебательных сценариев сосуществования конкурирующих популяций // *Биофизика*. 2016. Т. 61. № 4. С. 823–832. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26591330>
23. Ха Данг Тоан, 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. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2020-12-6-1451-1466>
24. Almasri A., Tsybulin V. G. Multistability and dynamic scenarios in the prey–predator–superpredator model // *Сибирские электронные математические известия*. 2024. Т. 21. Вып. 2. С. 771–788. <https://www.mathnet.ru/rus/semr1715>
25. Юдович В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Математические заметки*. 1991. Т. 49. Вып. 5. С. 142–148. <https://www.mathnet.ru/rus/mzm2970>
26. Юдович В. И. О бифуркациях при возмущениях, нарушающих косимметрию // *Доклады Академии наук*. 2004. Т. 398. № 1. С. 57–61. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17352857>
27. Нгуен Быу Хоанг, Цибулин В. Г. Математическая модель трех конкурирующих популяций и мультистабильность периодических режимов // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2023. Т. 31. Вып. 3. С. 316–333. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-003038>

28. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. <https://zbmath.org/0653.92017>
29. Kurakin L. G., Yudovich V. I. Bifurcations accompanying monotonic instability of an equilibrium of a cosymmetric dynamical system // Chaos. 2000. Vol. 10. No. 2. P. 311–330. <https://doi.org/10.1063/1.166497>
30. Понтрягин Л.С. Обыкновенные дифференциальные уравнения. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001.

Поступила в редакцию 23.04.2025

Принята к публикации 09.09.2025

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

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-0020-8839>

E-mail: [ahmal6398@gmail.com](mailto:ahmal6398@gmail.com)

Нгуен Быу Хоанг, аспирант, Южный федеральный университет, 344090, Россия, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8 а.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-1644-5800>

E-mail: [kng@sfedu.ru](mailto:kng@sfedu.ru)

Цибулин Вячеслав Георгиевич, д. ф.-м. н., профессор, кафедра теоретической и компьютерной гидроаэродинамики, Южный федеральный университет, 344090, Россия, г. Ростов-на-Дону, ул. Мильчакова, 8 а.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4812-278X>

E-mail: [vgcibulin@sfedu.ru](mailto:vgcibulin@sfedu.ru)

**Цитирование:** А. Алмасри, Б. Х. Нгуен, В. Г. Цибулин. Непрерывные семейства равновесий и периодических режимов в системе жертва–хищник–суперхищник // Вестник Удмуртского университета. Математика. Механика. Компьютерные науки. 2025. Т. 35. Вып. 3. С. 337–355.

*A. Almasri, B. H. Nguyen, V. G. Tsybulin*

**Continuous families of equilibria and periodic regimes in the prey–predator–superpredator system**

*Keywords:* mathematical ecology, Kolmogorov model, cosymmetry, multistability, limit cycle, prey–predator–superpredator.

MSC2020: 92D25

DOI: [10.35634/vm250301](https://doi.org/10.35634/vm250301)

Based on the Kolmogorov “predator–prey” model, a system is proposed for describing the dynamics of three species: the prey  $x(t)$ , the predator  $y(t)$  that consumes it, and the superpredator  $z(t)$  that feeds on both species. The nonlinear dependence of the growth rates of all three species on the number of prey is taken into account; the right-hand side of the first-order differential equation system contains 10 real coefficients. The conditions on the superpredator parameters under which the system is cosymmetric and a one-parameter family of solutions to the differential equations arises are analytically found. Multistability is realized in the form of families of equilibria and periodic solutions (limit cycles). Each solution can be obtained from the initial data belonging to the corresponding basin of attraction. The presence of zero in the stability spectrum of equilibria and two multipliers close to one for limit cycles confirms the theoretical conclusions about the existence of a continuum of solutions. When the relationships on the parameters of the system are violated, families of solutions are destroyed and a finite number of isolated equilibria and limit cycles arise. In such a situation, the dynamic process of establishing equilibrium or reaching an isolated limit cycle can take a long time. In this case, the dynamics occur in the vicinity of the family that disappeared as a result of the destruction of cosymmetry, i. e., the system’s memory of the family is preserved.

**Funding.** The authors are grateful to the reviewer for useful comments and to the technical editor for assistance in preparing graphic materials. This work was financially supported by the Russian Science Foundation, Project no. 25–21–00419, <https://rscf.ru/project/25-21-00419/>.

REFERENCES

1. Bazykin A. D. *Matematicheskaya biofizika vzaimodeistvuyushchikh populyatsii* (Mathematical biophysics of interacting populations), Moscow: Nauka, 1985. <https://zbmath.org/0605.92015>
2. Turchin P. *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*, Princeton: Princeton University Press, 2013. <https://doi.org/10.1515/9781400847280>
3. Krikorian N. The Volterra model for three species predator–prey systems: Boundedness and stability, *Journal of Mathematical Biology*, 1979, vol. 7, issue 2, pp. 117–132. <https://doi.org/10.1007/BF00276925>
4. Freedman H. I., Waltman P. Persistence in models of three interacting predator–prey populations, *Mathematical Biosciences*, 1984, vol. 68, issue 2, pp. 213–231. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(84\)90032-4](https://doi.org/10.1016/0025-5564(84)90032-4)
5. Holt R. D., Polis G. A. A theoretical framework for intraguild predation, *The American Naturalist*, 1997, vol. 149, no. 4, pp. 745–764. <https://doi.org/10.1086/286018>
6. 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, article number: 29. <https://doi.org/10.1051/mmnp/2018033>
7. Wei Hsiu-Chuan. A mathematical model of intraguild predation with prey switching, *Mathematics and Computers in Simulation*, 2019, vol. 165, pp. 107–118. <https://doi.org/10.1016/j.matcom.2019.03.004>
8. Krishnadas M., Saratchandran P. P., Harikrishnan K. P. Chaos in a cyclic three-species predator–prey system with a partial consumption of superpredator, *Pramana*, 2020, vol. 94, no. 1, article number: 75. <https://doi.org/10.1007/s12043-020-1942-9>

9. Giricheva E.E. Coexistence of the three trophic levels in a model with intraguild predation and intraspecific competition of prey, *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2021, vol. 16, no. 2, pp. 394–410 (in Russian). <https://doi.org/10.17537/2021.16.394>
10. Hsu Sze-Bi, Ruan Shigui, Yang Ting-Hui. Analysis of three species Lotka–Volterra food web models with omnivory, *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2015, vol. 426, issue 2, pp. 659–687. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2015.01.035>
11. Blé G., Castellanos V., Dela-Rosa M. A. Bifurcation analysis of a Kolmogorov type tritrophic model, *Acta Applicandae Mathematicae*, 2022, vol. 181, no. 1, article number: 2. <https://doi.org/10.1007/s10440-022-00520-y>
12. Ji Juping, Wang Lin. Competitive exclusion and coexistence in an intraguild predation model with Beddington–DeAngelis functional response, *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2022, vol. 107, 106192. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2021.106192>
13. 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, issue 1, pp. 78–93. <https://doi.org/10.1007/s40435-022-00970-0>
14. Tunney T.D., McCann K.S., Lester N.P., Shuter B.J. Food web expansion and contraction in response to changing environmental conditions, *Nature Communications*, 2012, vol. 3, issue 1, article number: 1105. <https://doi.org/10.1038/ncomms2098>
15. McCauley D.J., Gellner G., Martinez N.D., Williams R.J., Sandin S.A., Micheli F., Mumby P.J., McCann K.S. On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities, *Ecology Letters*, 2018, vol. 21, no. 3, pp. 439–454. <https://doi.org/10.1111/ele.12900>
16. Almasri A., Tsybulin V.G. A dynamic analysis of a prey–predator–superpredator system: a family of equilibria and its destruction, *Computer Research and Modeling*, 2023, vol. 15, no. 6, pp. 1601–1615 (in Russian). <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2023-15-6-1601-1615>
17. Kolmogorov A.N. Qualitative study of mathematical models of population dynamics, *Problemy kibernetiki. Vypusk 25*, Moscow: Nauka, 1972, pp. 101–106. <https://zbmath.org/0265.92008>
18. Riznichenko G.Yu., Rubin A.B. *Matematicheskiye modeli v biologii i ekologii. Biofizicheskaya dinamika produktsionnykh protsessov* (Mathematical models in biology and ecology. Biophysical dynamics of production processes), Moscow: Yurait, 2025.
19. Pisarchik A.N., Feudel U. Control of multistability, *Physics Reports*, 2014, vol. 540, issue 4, pp. 167–218. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2014.02.007>
20. Bashkirtseva I., Pisarchik A.N., Ryashko L. Multistability and stochastic dynamics of Rulkov neurons coupled via a chemical synapse, *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2023, vol. 125, 107383. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2023.107383>
21. Neverova G.P., Zhdanova O.L. Complex dynamics modes in a simple model of prey–predator community: bistability and multistability, *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2023, vol. 18, no. 2, pp. 308–322 (in Russian). <https://doi.org/10.17537/2023.18.308>
22. Epifanov A.V., Tsybulin V.G. Modeling of oscillatory scenarios of the coexistence of competing populations, *Biophysics*, 2016, vol. 61, issue 4, pp. 696–704. <https://doi.org/10.1134/S0006350916040072>
23. Ha Dang Toan, Tsybulin V.G. Multi-stable scenarios for differential equations describing the dynamics of a predators and preys system, *Computer Research and Modeling*, 2020, vol. 12, no. 6, pp. 1451–1466 (in Russian). <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2020-12-6-1451-1466>
24. Almasri A., Tsybulin V.G. Multistability and dynamic scenarios in the prey–predator–superpredator model, *Sibirskie Elektronnye Matematicheskie Izvestiya*, 2024, vol. 21, issue 2, pp. 771–788. <https://www.mathnet.ru/eng/semr1715>
25. 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, issue 5, pp. 540–545. <https://doi.org/10.1007/BF01142654>
26. Yudovich V.I. Bifurcations under perturbations violating cosymmetry, *Doklady Physics*, 2004, vol. 49, issue 9, pp. 522–526. <https://doi.org/10.1134/1.1810578>

27. Nguyen Buu Hoang, Tsybulin V.G. Mathematical model of three competing populations and multistability of periodic regimes, *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamic*, 2023, vol. 31, issue 3, pp. 316–333 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/0869-6632-003038>
28. Svirezhev Yu. M. *Nelineinye volny, dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii* (Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology), Moscow: Nauka, 1987.  
<https://zbmath.org/0653.92017>
29. Kurakin L. G., Yudovich V. I. Bifurcations accompanying monotonic instability of an equilibrium of a cosymmetric dynamical system, *Chaos*, 2000, vol. 10, no. 2, pp. 311–330.  
<https://doi.org/10.1063/1.166497>
30. Pontryagin L. S. *Obyknoennyye differentsial'nye uravneniya* (Ordinary differential equations), Izhevsk: Regular and Chaotic Dynamics, 2001.

Received 23.04.2025

Accepted 09.09.2025

Ahmad Almasri, Post-Graduate Student, Southern Federal University, ul. Milchakova, 8 a, Rostov-on-Don, 344090, Russia.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-0020-8839>

E-mail: [ahmal6398@gmail.com](mailto:ahmal6398@gmail.com)

Buu Hoang Nguyen, Post-Graduate Student, Southern Federal University, ul. Milchakova, 8 a, Rostov-on-Don, 344090, Russia.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-1644-5800>

E-mail: [kng@sfedu.ru](mailto:kng@sfedu.ru)

Vyacheslav Georgievich Tsybulin, Doctor of Physics and Mathematics, Professor, Department of Theoretical and Computer Hydroaerodynamics, Southern Federal University, ul. Milchakova, 8 a, Rostov-on-Don, 344090, Russia.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4812-278X>

E-mail: [vgcibulin@sfedu.ru](mailto:vgcibulin@sfedu.ru)

**Citation:** A. Almasri, B. H. Nguyen, V. G. Tsybulin. Continuous families of equilibria and periodic regimes in the prey–predator–superpredator system, *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Matematika. Mekhanika. Komp'yuternye Nauki*, 2025, vol. 35, issue 3, pp. 337–355.