

УДК: 519.6

Мультистабильность для математической модели тритрофической системы на неоднородном ареале

А. Алмасри^а, В. Г. Цибулин^б

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

E-mail: ^а ahmal6398@gmail.com, ^б vgcibulin@sfedu.ru

Получено 12.08.2025, после доработки — 06.10.2025.

Принято к публикации 07.10.2025.

Рассматривается пространственно-временная модель тритрофической системы, описывающая взаимодействие жертвы, хищника и суперхищника в среде с неоднородным распределением ресурса. Учитываются всеядность суперхищника (Intraguild Predation, IGP), диффузия и направленная миграция (таксис), который моделируется с помощью логарифмической функции от ресурса и плотности жертвы. Основное внимание уделено анализу мультистабильности системы и роли косимметрии в формировании континуальных семейств стационарных решений. С использованием численно-аналитического подхода изучаются пространственно-однородные и неоднородные стационарные решения. Установлено, что при выполнении дополнительных соотношений между параметрами, характеризующими локальное взаимодействие хищников, и коэффициентами диффузии система обладает косимметрией, что приводит к возникновению семейства устойчивых стационарных решений, пропорциональных функции ресурса. Показано, что косимметрия не зависит от функции ресурса в случае неоднородной среды. Проведено исследование устойчивости стационарных распределений с помощью спектрального метода. Нарушение условий косимметрии приводит к разрушению семейства и появлению изолированных стационарных состояний, а также к длительным переходным процессам, отражающим память системы об исчезнувшем семействе. В зависимости от начальных условий и параметров в системе реализуются переходы к режимам с одним хищником (выживание хищника или суперхищника) или к сосуществованию хищников. Численные эксперименты на основе метода прямых (разностная схема по пространственной переменной и метод Рунге–Кутты для интегрирования по времени) подтверждают мультистабильность системы и иллюстрируют исчезновение семейства решений при разрушении косимметрии.

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

UDC: 519.6

Multistability for a mathematical model of a tritrophic system in a heterogeneous habitat

A. Almasri^a, V. G. Tsybulin^b

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

E-mail: ^a ahmal6398@gmail.com, ^b vgcibulin@sfned.ru

Received 12.08.2025, after completion — 06.10.2025.

Accepted for publication 07.10.2025.

We consider a spatiotemporal model of a tritrophic system describing the interaction between prey, predator, and superpredator in an environment with nonuniform resource distribution. The model incorporates superpredator omnivory (Intraguild Predation, IGP), diffusion, and directed migration (taxis), the latter modeled using a logarithmic function of resource availability and prey density. The primary focus is on analyzing the multistability of the system and the role of cosymmetry in the formation of continuous families of steady-state solutions. Using a numerical-analytical approach, we study both spatially homogeneous and inhomogeneous steady-state solutions. It is established that under additional relations between the parameters governing local predator interactions and diffusion coefficients, the system exhibits cosymmetry, leading to the emergence of a family of stable steady-state solutions proportional to the resource function. We demonstrate that the cosymmetry is independent of the resource function in the case of a heterogeneous environment. The stability of stationary distributions is investigated using spectral methods. Violation of the cosymmetry conditions results in the breakdown of the solution family and the emergence of isolated equilibria, as well as prolonged transient dynamics reflecting the system's "memory" of the vanished states. Depending on initial conditions and parameters, the system exhibits transitions to single-predator regimes (survival of either the predator or superpredator) or predator coexistence. Numerical experiments based on the method of lines, which involves finite difference discretization in space and Runge–Kutta integration in time, confirm the system's multistability and illustrate the disappearance of solution families when cosymmetry is broken.

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

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2025, vol. 17, no. 5, pp. 923–939 (Russian).

Введение

Моделирование межвидовых взаимодействий в биологии и экологии является актуальной задачей [Murray, 2003; Базыкин, 2003; Ризниченко, Рубин, 2004; Ye et al., 2011]. Важным классом являются тритрофические системы с жертвой $x(t)$, потребляющим ее хищником $y(t)$ и суперхищником $z(t)$, питающимся обоими видами [Holt, Polis, 1997; Kang, Wedekin, 2013]. В природных сообществах всеядность суперхищника (внутригильдийное хищничество) встречается часто. Модели «жертва – хищник – суперхищник» известны под несколькими названиями: prey – predator – top-predator, trophic level omnivory, and three species food web [Гютюнов, Титова, 2018; Фрисман и др., 2019; Алмасри, Цибулин, 2023].

В последнее время изучение тритрофических систем с учетом пространственного распределения привлекает внимание исследователей, например, в [Lin, Yang, 2018] анализировалось существование решений типа бегущей волны. В [Han et al., 2018] рассмотрена диффузионная модель внутригильдийного хищничества с учетом временного запаздывания и функционального отклика Беддингтона – ДеАнджелеса. Было показано, что запаздывание не только вызывает периодические колебания, но также может спровоцировать возникновение нерегулярных пространственных решений, включая спирально-волновые и пространственно-временные хаотические распределения.

Эффекты таксиса при моделировании взаимодействия жертв и хищников исследовались в [Fuest, 2020; Wang et al., 2021; Гиричева, 2023; Giricheva, 2024; Volpert, Petrovskii, 2025]. В [Fuest, 2020] изучались глобальные решения и сходимости вблизи однородных стационарных состояний в пространственной модели с таксисом хищника и жертвы. В [Wang et al., 2021] проведено исследование пространственно-временных закономерностей с учетом направленной миграции видов. В [Guo, Wang, 2019; Han, Röst, 2023] установлено, что таксис может играть стабилизирующую роль и, возможно, структурообразование. В [Chu, Jin, 2025] рассматривалась глобальная динамика трехвидовой модели пищевой цепи с внутригильдийной конкуренцией хищников и механизмами таксиса. Аналитические методы и численное моделирование применялись для выявления влияния параметров миграции и взаимодействия на устойчивость и бифуркации системы. Показано, что направленная миграция (таксис) может как стабилизировать, так и дестабилизировать совместное существование видов в зависимости от внутригильдийной конкуренции.

Современные исследования в области экологии и математической биологии требуют анализа механизмов сосуществования видов и изучения множественных сценариев эволюции популяционных систем. Интерес представляет феномен мультистабильности, оказывающий существенное влияние на динамику и устойчивость биологических сообществ. Прогресс в понимании данного явления был достигнут благодаря междисциплинарным исследованиям на стыке физики, математического моделирования и теоретической биологии [Pisarchik, Feudel, 2014; Bashkirtseva et al., 2023]. В частности, новые результаты были получены при анализе мультистабильных режимов в популяционных системах [Frischmuth et al., 2021; Алмасри, Цибулин, 2023; Алмасри и др., 2025]. Мультистабильность, порождаемая косимметрией, проявляется в том, что начальное распределение популяций определяет, какое из многих возможных устойчивых состояний реализуется. Это явление можно интерпретировать как экологическую пластичность или вариативность структуры сообщества, которая сохраняется даже в идентичных внешних условиях.

Перспективным направлением исследования динамики нелинейных пространственных моделей является анализ систем, допускающих косимметрию [Юдович, 1991]. В таких задачах, как и в случае моделей с непрерывной симметрией, возможно возникновение семейств стационарных состояний. Характерной особенностью косимметричных систем является переменность

спектра устойчивости членов семейства. При нарушении косимметрии проявляется эффект памяти системы об исчезнувшем семействе: установление к изолированным состояниям происходит вдоль кривой, отвечающей семейству [Юдович, 2004].

Ключевой проблемой математической экологии остается объяснение вариабельности и пространственной гетерогенности распределений конкурирующих видов. Наблюдаемые в природе длительные периоды квазистабильности, за которыми следуют резкие переключения режимов (например, доминирование одного вида хищника над другим), также требуют теоретического описания. В данной работе предлагается подход, основанный на теории косимметрии, который позволяет объяснить эти явления через существование континуума состояний и его последующее разрушение. Рассматривается пространственно-временная модель тритрофической системы с неоднородным распределением ресурса и логарифмическими таксисными членами, что обеспечивает реалистичное описание миграционного поведения популяций. В отличие от предыдущих исследований, в том числе [Chu, Jin, 2025], предлагаемый подход позволяет выявить условия существования косимметрии, проследить сценарии ее разрушения и описать связанные с этим переходные режимы.

Математическая модель

Рассматривается взаимодействие жертвы $u(x, t)$, хищника $v(x, t)$ и суперхищника $w(x, t)$ в случае неоднородного одномерного ареала, $x \in [0, a]$. Математическая модель формулируется в виде системы уравнений

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -q'_1 + F_1, & q_1 &= -k_1 u' + \alpha_1 u \varphi'_1, & \varphi_1 &= \ln p, \\ \dot{v} &= -q'_2 + F_2, & q_2 &= -k_2 v' + \alpha_2 v \varphi'_2, & \varphi_2 &= \ln(p + \beta_2 u), \\ \dot{w} &= -q'_3 + F_3, & q_3 &= -k_3 w' + \alpha_3 w \varphi'_3, & \varphi_3 &= \ln(p + \beta_3 u). \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь q_i ($i = 1, 2, 3$) — потоки видов, k_i — коэффициенты диффузии, направленная миграция (таксис) определяется функциями φ_i ; α_i, β_i — миграционные коэффициенты, точкой и штрихом соответственно обозначено дифференцирование по времени t и по пространственной переменной x , $p = p(x)$ — функция ресурса. Члены F_i ($i = 1, 2, 3$) описывают локальное взаимодействие видов:

$$F_1 = u \left(1 - \frac{u + v + w}{p} \right), \quad F_2 = v \left(-\mu_2 + \eta_2 \frac{u}{p} - d_2 \frac{w}{p} \right), \quad F_3 = w \left(-\mu_3 + \eta_3 \frac{u}{p} + d_3 \frac{v}{p} \right), \quad (2)$$

где μ_2, μ_3 — коэффициенты смертности хищника (v) и суперхищника (w), η_2, η_3 — коэффициенты пищевой ценности, d_2, d_3 — коэффициенты, описывающие взаимодействие хищников.

В данной модели предполагается, что все виды (жертвы и хищники) демонстрируют направленное движение (таксис) в сторону областей с более высокой плотностью ресурса $p(x)$. Это упрощение позволяет анализировать систему в предельном случае слабого влияния неоднородности распределения хищников. Выбор логарифмической функции для таксиса $\varphi = \ln(p + \beta u)$ позволяет описать движение особей в направлении роста интегрального показателя пригодности местообитания. Для жертв это определяется доступным ресурсом $p(x)$, а для хищников — еще и плотностью жертвы. Логарифмическая функция, в отличие от линейной, обеспечивает эффект насыщения, предотвращая нереалистичные взрывные сценарии (blow-up) в случае значительных градиентов функции ресурса, и является биологически правдоподобной моделью поведения видов [Okubo, Levin, 2002]. Параметры таксиса α_i характеризуют интенсивность направленной миграции, а β_i — относительную значимость плотности жертвы по сравнению с базовым ресурсом. В частном случае, когда $p(x) = 1$ и коэффициенты β_i малы, можно приближенно считать, что $\alpha_i [\ln(p + \beta_i u)]' \approx \alpha_i \beta_i u'$.

Система (1)–(2) дополняется условиями периодичности при $x = 0$ ($x = a$):

$$\begin{aligned} u(0, t) &= u(a, t), & q_1(0, t) &= q_1(a, t), \\ v(0, t) &= v(a, t), & q_2(0, t) &= q_2(a, t), \\ w(0, t) &= w(a, t), & q_3(0, t) &= q_3(a, t). \end{aligned} \quad (3)$$

Начальные условия задаются для плотностей видов

$$u(x, 0) = u^0(x), \quad v(x, 0) = v^0(x), \quad w(x, 0) = w^0(x). \quad (4)$$

Косимметрия модели

В [Юдович, 1991] было показано, что возникновение непрерывного семейства равновесий (стационарных состояний) с переменным спектром устойчивости вызывается существованием у системы свойства косимметрии. В частности, косимметрия — это векторное поле, ортогональное вектору правой части системы автономных дифференциальных уравнений первого порядка. Непрерывное семейство стационарных решений, связанное с косимметрией, отличается от орбиты действия группы симметрии тем, что спектр устойчивости его членов может меняться вдоль семейства. 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 [Юдович, 2004]. В этом случае равновесие принадлежит семейству.

При $k_j = 0$, $\alpha_j = 0$ из (1)–(4) получается система обыкновенных дифференциальных уравнений, пространственная переменная x является параметром:

$$\dot{u} = F_1, \quad \dot{v} = F_2, \quad \dot{w} = F_3. \quad (5)$$

Для системы (5) в случае $p(x) = 1$ в работе [Алмасри, Цибулин, 2023] были найдены условия, при которых задача косимметрична, и получены явные формулы для однопараметрического семейства равновесий. Для $p(x) > 0$ справедлива

Лемма 1. При выполнении условий на параметры:

$$\eta_3 = \left(1 + \frac{\eta_2}{d_2}\right)d_3, \quad \mu_3 = \left(1 + \frac{\mu_2}{d_2}\right)d_3 \quad (6)$$

система обыкновенных дифференциальных уравнений (5), (2) имеет косимметрию

$$L = \left[vw, -\frac{1}{d_2}uw, \frac{1}{d_3}uv \right] \quad (7)$$

и существует семейство равновесий с континуальным номером s :

$$u_s = \gamma_1 p(x), \quad v_s = \gamma_2 p(x), \quad w_s = \gamma_3 p(x), \quad s \in \left[\frac{\mu_2}{\eta_2}, \frac{d_2 + \mu_2}{d_2 + \eta_2} \right], \quad (8)$$

$$\gamma_1 = s, \quad \gamma_2 = \left(1 + \frac{\mu_2}{d_2}\right) - \left(1 + \frac{\eta_2}{d_2}\right)s, \quad \gamma_3 = \frac{\eta_2 s - \mu_2}{d_2}. \quad (9)$$

Доказательство. Скалярное произведение вектора (7) и правой части системы (5) при условиях (6) дает $\langle F, L \rangle = 0$, т. е. L является косимметрией. Прямой подстановкой (8), (9) в (5) при условиях (6) получается нулевая правая часть, т. е. производные по времени равны нулю.

Таким образом, формулы (8), (9) определяют семейство равновесий, которое имеется для любых $x \in [0, a]$. Из условий неотрицательности компонент равновесий устанавливаются границы континуального номера s , при которых существует мультистабильность. \square

Отметим, что данная лемма не требует однородности функции ресурса $p(x)$. Если не учитывать миграционные процессы, то получается континуум задач, для каждой точки x имеется семейство равновесий.

Для анализа устойчивости равновесия с номером s из семейства (8) вычислим матрицу линеаризации:

$$J_s = \frac{1}{p(x)} \begin{pmatrix} -u_s & -u_s & -u_s \\ \eta_2 v_s & 0 & -d_2 v_s \\ \eta_3 w_s & d_3 w_s & 0 \end{pmatrix}. \quad (10)$$

Ее характеристический полином имеет вид

$$\lambda^3 + A\lambda^2 + B\lambda = 0, \quad A = u_s, \quad B = u_s(\eta_2 v_s + \eta_3 w_s) + d_2 d_3 v_s w_s. \quad (11)$$

Нулевой корень $\lambda_1 = 0$ отвечает нейтральной устойчивости вдоль семейства. Поскольку выражения в (11) содержат неотрицательные u_s, v_s, w_s , а параметры системы положительны, то $A, B > 0$. По критерию Стодольи это означает устойчивость равновесия. Таким образом, все семейство (8) состоит из устойчивых равновесий, причем спектр каждого равновесия индивидуален, так как явно зависит от континуального номера s .

Лемма 2. При $p = 1, k_j \neq 0, \varphi_j = 0$ ($j = 1, 2, 3$) и выполнении условий (6) имеется семейство устойчивых однородных стационарных решений (8), (9).

Доказательство. Подставим (8) в систему (1)–(4). С учетом условий (6) и однородности ресурса $p = 1$ получаем, что производные по x и t равны нулю и $F_j = 0$. Линеаризуем систему (1)–(4) в окрестности решения с номером s из семейства (8), (9):

$$\overline{\dot{W}} = J_s \overline{W} + K \overline{W}'', \quad (12)$$

где $\overline{W} = (\overline{u}, \overline{v}, \overline{w})^T$ — малые возмущения, J_s — матрица линеаризации и диагональная матрица K составлена из коэффициентов диффузии

$$J_s = \begin{pmatrix} -u_s & -u_s & -u_s \\ \eta_2 v_s & 0 & -d_2 v_s \\ \eta_3 w_s & d_3 w_s & 0 \end{pmatrix}, \quad K = \begin{pmatrix} k_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_2 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Решение линеаризованной системы (12) с условиями периодичности может быть представлено в виде

$$\overline{W} = \sum_{\chi=0}^{\infty} W_{\chi} e^{i\chi x}, \quad (14)$$

где W_{χ} — амплитуды колебаний, χ — волновое число и λ — скорость роста решения. Подставляя (14) в (12) и сокращая на $e^{i\chi x}$, получим систему вида

$$M \overline{W}^T = 0, \quad M = \begin{pmatrix} -u_s - k_1 \chi^2 - \lambda & -u_s & -u_s \\ \eta_2 v_s & -k_2 \chi^2 - \lambda & -d_2 v_s \\ \eta_3 w_s & d_3 w_s & -k_3 \chi^2 - \lambda \end{pmatrix}. \quad (15)$$

Ее характеристическое уравнение имеет вид

$$\lambda^3 + S_2(\chi^2)\lambda^2 + S_1(\chi^2)\lambda + S_0(\chi^2) = 0, \quad (16)$$

где

$$\begin{aligned} S_2(\chi^2) &= \chi^2(k_1 + k_2 + k_3) + u_s, \\ S_1(\chi^2) &= \chi^4(k_1k_2 + k_1k_3 + k_2k_3) + \chi^2(k_2u_s + k_3u_s) + u_s(\eta_2v_s + \eta_3w_s) + d_2d_3v_sw_s, \\ S_0(\chi^2) &= \chi^2k_1k_2k_3\left(\chi^4 + \chi^2\frac{u_s}{k_1}\right) + \chi^2(k_1d_2d_3v_sw_s + k_2\eta_3u_sw_s + k_3\eta_2u_sv_s). \end{aligned} \quad (17)$$

Для того чтобы семейство (8) было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (16) должны быть отрицательны для всех χ^2 . По критерию Рауса – Гурвица для этого должны выполняться условия

$$S_2(\chi^2) > 0, \quad S_0(\chi^2) > 0, \quad S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) > 0.$$

Случай $\chi^2 = 0$ отвечает однородной по пространству системе, для которой все семейство (8) состоит из устойчивых равновесий [Алмасри, Цибулин, 2023].

Выражение $S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2)$ можно переписать в виде

$$S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) = r_3(\chi^2) + r_2(\chi^2) + r_1(\chi^2) + r_0(\chi^2), \quad (18)$$

где

$$\begin{aligned} r_3(\chi^2) &= \chi^6(k_1^2k_2 + k_1^2k_3 + k_1k_2^2 + 2k_1k_2k_3 + k_1k_3^2 + k_2^2k_3 + k_2k_3^2), \\ r_2(\chi^2) &= \chi^4u_s(2k_1k_2 + 2k_1k_3 + k_2^2 + 2k_2k_3 + k_3^2), \\ r_1(\chi^2) &= \frac{\chi^2}{d_1}(d_1^2d_2k_2v_sw_s + d_1^2d_2k_3v_sw_s + d_1d_2k_1u_sw_s + d_1d_2k_3u_sw_s + \\ &\quad + d_1\eta_1k_1u_sv_s + d_1\eta_1k_2u_sv_s + d_2\eta_1k_1u_sw_s + d_2\eta_1k_3u_sw_s + d_1k_2u_s^2 + d_1k_3u_s^2), \\ r_0(\chi^2) &= d_1d_2u_sv_sw_s + d_2u_s^2w_s + \eta_1u_s^2v_s + \frac{d_2}{d_1}\eta_1u_s^2w_s. \end{aligned} \quad (19)$$

Видно, что $S_2(\chi^2)S_1(\chi^2) - S_0(\chi^2) > 0$ для любых $\chi^2 > 0$. Таким образом, семейство (8), (9) состоит из устойчивых стационарных решений. \square

В случае неоднородного ресурса для поиска условий, при которых система с диффузией мультистабильна, воспользуемся теорией косимметрического дефекта [Юдович, 2004]. Для системы двух конкурирующих популяций этот подход применялся в [Frischmuth et al., 2021].

Следующая лемма устанавливает существование косимметрии (7) для рассматриваемой системы при выполнении дополнительных соотношений между параметрами.

Лемма 3. В случае $\alpha_j = 0$, $p(x) > 0$, при выполнении условий на параметры (6) и

$$k_3 = \frac{d_3}{d_2}(k_2 - d_2k_1) \quad (20)$$

система (1)–(4) имеет косимметрию (7) на подпространстве

$$u = c_1p, \quad v = c_2p, \quad w = c_3p, \quad c_j \in R \quad (j = 1, 2, 3). \quad (21)$$

Доказательство. По определению косимметрии требуется ортогональность правой части системы (1)–(4) вектор-функции L . Вычислим косимметрический дефект

$$D = \int_0^a \sum_{j=1}^3 (-q'_j + F_j)L_j dx. \quad (22)$$

Так как $\langle F, L \rangle = 0$ согласно лемме 1, то

$$D = \int_0^a \left(k_1 u'' v w - \frac{k_2}{d_2} v'' u w + \frac{k_3}{d_3} w'' u v \right) dx. \quad (23)$$

В результате подстановки (21) и при выполнении условий (6), (20) получаем $D = 0$. \square

Лемма 4. При $\alpha_j = k_j$ ($j = 1, 2, 3$) и выполнении условий на параметры (6) система (1)–(4) имеет косимметрию (7) на подпространстве (21) и существует семейство стационарных решений (равновесий) (8), (9).

Доказательство. Вычислим косимметрический дефект (22):

$$D = \int_0^a \left((k_1 u' - \alpha_1 u \varphi_1')' v w - (k_2 v' - \alpha_2 v \varphi_2')' \frac{u w}{d_2} + (k_3 w' - \alpha_3 w \varphi_3')' \frac{u v}{d_3} \right) dx + \\ + \int_0^a u v w \left(1 - c_1 - c_2 - c_3 + \frac{\mu_2}{d_2} - \frac{\eta_2 c_1}{d_2} + c_3 - \frac{\mu_3}{d_3} + \frac{\eta_3 c_1}{d_3} + c_2 \right). \quad (24)$$

В силу условий (6) второй интеграл в (24) равен нулю. Используя интегрирование по частям и условия периодичности (3), получаем

$$D = \int_0^a \left(q_1 (v w)' - \frac{q_2}{d_2} (u w)' + \frac{q_3}{d_3} (u v)' \right) dx, \quad (25)$$

здесь с учетом $\alpha_j = k_j$

$$q_1 = -k_1 [u' - u(\ln p)'], \quad q_2 = -k_2 [v' - v(\ln(p + \beta_2 u))'], \quad q_3 = -k_3 [w' - w(\ln(p + \beta_3 u))'].$$

На подпространстве (21) получаем $q_1 = q_2 = q_3 = 0$, т. е. $D = 0$. Таким образом, вектор-функция (7) действительно является косимметрией модели (1)–(4) на подпространстве (21).

Подставляя решения (8), (9) в уравнения (1)–(4) и используя соотношения $\alpha_j = k_j$ ($j = 1, 2, 3$), получаем

$$0 = k_1 \gamma_1 [(p' - p)'] + \gamma_1 p \left(1 - \frac{(\gamma_1 + \gamma_2 + \gamma_3) p}{p} \right), \\ 0 = k_2 \gamma_2 [(p' - p)'] + \gamma_2 p \left(-\mu_2 + \frac{(\eta_2 \gamma_1 - d_2 \gamma_3) p}{p} \right), \\ 0 = k_3 \gamma_3 [(p' - p)'] + \gamma_3 p \left(-\mu_3 + \frac{(\eta_3 \gamma_1 + d_3 \gamma_2) p}{p} \right). \quad (26)$$

В силу определения γ_j ($j = 1, 2, 3$) (9) и выполнения условий (6) получаем, что правые части системы (26) тождественно равны нулю. Таким образом, формулы (8), (9) дают стационарные решения, составляющие континуальное семейство. \square

Разрушение косимметрии получается при нарушении условий леммы 4. Пусть

$$\alpha_2 = \widehat{\alpha}_2 + \varepsilon_2, \quad \alpha_3 = \widehat{\alpha}_3 + \varepsilon_3, \quad (27)$$

где $\varepsilon_2, \varepsilon_3$ — возмущения и $\widehat{\alpha}_2 = k_2, \widehat{\alpha}_3 = k_3$. Подстановка (8) в (24) дает селективную функцию

$$S(s) = 2s\gamma_2(s)\gamma_3(s) \left(\frac{\varepsilon_3}{d_3} - \frac{\varepsilon_2}{d_2} \right) \int_0^a p(p')^2 dx,$$

где s принадлежит интервалу, определенному формулой (8), и не равно нулю. Селективная функция обращается в нуль при

$$\gamma_3(s) = 0, \quad \gamma_2(s) = 0, \quad \frac{\varepsilon_3}{d_3} = \frac{\varepsilon_2}{d_2}.$$

Первые два решения соответствуют режимам без суперхищника или хищника. Третье решение отвечает выживанию трех видов. При $\varepsilon_2 = 0$ ($\varepsilon_3 = 0$) вымирает суперхищник (хищник), см. рис. 4.

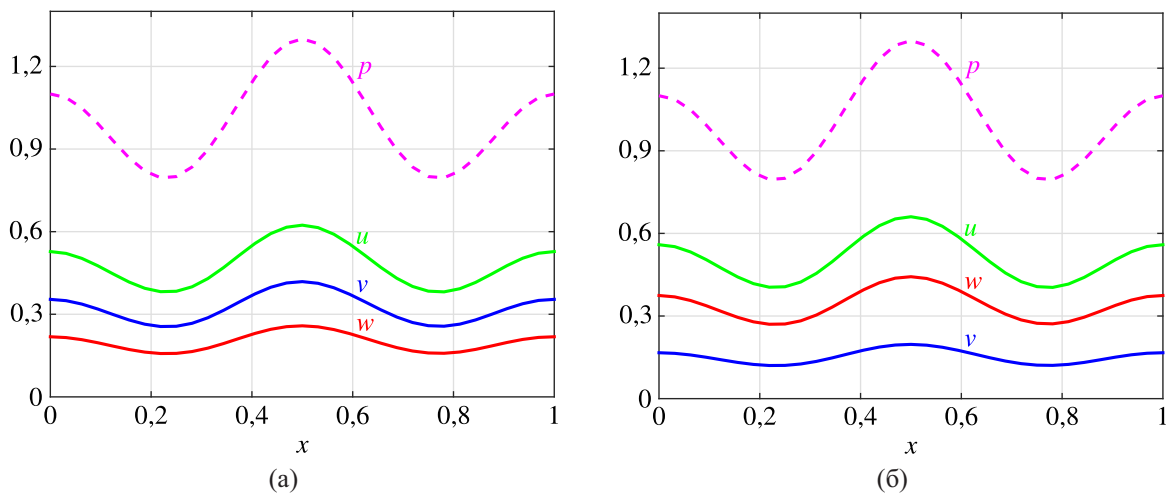


Рис. 1. Стационарные распределения жертвы $u(x)$ (зеленая кривая), хищника $v(x)$ (синяя) и суперхищника $w(x)$ (красная) для двух членов семейства с непрерывными номерами $s = 0,47$ (а) и $s = 0,51$ (б); $k_1 = \alpha_1 = 0,006, k_2 = \alpha_2 = 0,04, k_3 = \alpha_3 = 0,08, p(x)$ — распределение ресурса (пунктир)

Численные эксперименты

Для подтверждения аналитических результатов, изложенных в леммах 3, 4, были проведены вычисления стационарных решений из семейств (8), (9). Расчет осуществлялся методом прямых на основе конечно-разностной аппроксимации [Нгуен, Цибулин, 2024], при фиксированных значениях коэффициентов диффузии $k_1 = 0,006, k_2 = 0,04, k_3 = 0,08$ и миграции $\beta_2 = \beta_3 = 0,01$ для параметров локального взаимодействия $\mu_2 = 2,2, \eta_2 = 5, d_2 = d_3 = 1$. Распределение ресурса задавалось в виде

$$p(x) = 1 - 0,1 \cos(2\pi x) + 0,2 \cos(4\pi x). \quad (28)$$

Вычисления конкретных решений проводились для системы обыкновенных дифференциальных уравнений, полученных в результате дискретизации. Для интегрирования по времени применялся метод Рунге–Кутты. Использовалась равномерная пространственная сетка $x_r = rh, r = 1, \dots, n, h = \frac{a}{n}$, где n — число узлов. В случае неоднородного ресурса (28) расчеты показали, что достаточно сетки с $n = 32$. Для условий леммы 4 ($\alpha_j = k_j$) методом установления были рассчитаны стационарные распределения из следующих начальных данных:

$$u(x, 0) = (\gamma_1 + v)p(x), \quad v(x, 0) = (\gamma_2 + v)p(x), \quad w(x, 0) = (\gamma_3 + v)p(x). \quad (29)$$

При $\nu = 0$ получаются различные решения из семейства. Для $\nu \neq 0$ в результате установления происходит выход на одно из решений семейства.

На рис. 1, 2 представлены стационарные распределения трех видов, полученные при $\nu = 0,1$ для трех значений параметра $s = 0,47, 0,49, 0,51$. Найденные численные решения хорошо коррелируют с профилем функции ресурса $p(x)$. Из рис. 1 видно, что динамика численности хищников и суперхищников варьируется в зависимости от значения континуального номера решения s . В частности, при $s = 0,47$ плотность популяции хищников больше, чем суперхищников, тогда как при $s = 0,51$ наблюдается обратная картина. При промежуточном значении $s = 0,49$ распределения хищников и суперхищников демонстрируют близкие (рис. 2, а). Суммарная численность жертв, хищников и суперхищников соответствует доступному объему ресурса, т. е. $u + v + w = p(x)$. При этом отношение «хищник/суперхищник» является постоянным на всем ареале (см. рис. 2, б).

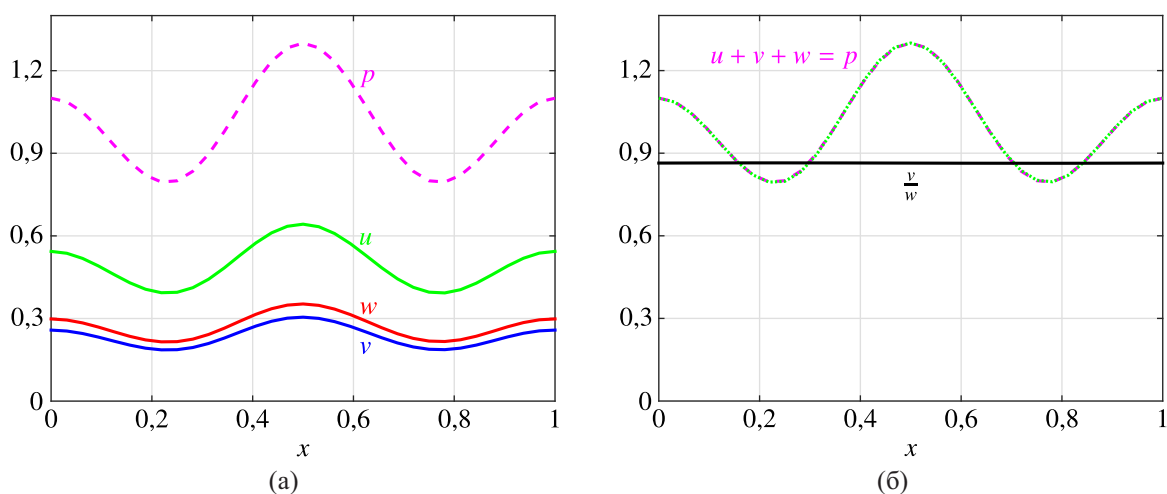


Рис. 2. (а) Стационарные распределения жертвы $u(x)$ (зеленая кривая), хищника $v(x)$ (синяя), суперхищника $w(x)$ (красная) и ресурс $p(x)$ (пунктир). (б) Отношение плотностей распределения хищников (сплошная линия) и сумма плотностей всех видов (штрихпунктир); континуальный номер $s = 0,49$, $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = \alpha_2 = 0,04$, $k_3 = \alpha_3 = 0,08$

На рис. 3, а представлено установление к одному из равновесий семейства для начальных данных (29) при $\nu = 0,1$. Видно, что достаточно быстро происходит выход на стационарное решение. Рассчитанный спектр устойчивости данного решения лежит в левой полуплоскости (см. рис. 3, б). В табл. 1 приведены главные собственные числа матриц линеаризации для трех значений континуального номера s . Видно, что вычисленные λ_1 получаются близкими к нулю. Этим значениям отвечает нейтральное направление вдоль прямой семейства (8), (9).

Таблица 1. Главные значения спектра устойчивости для трех стационарных решений; $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = \alpha_2 = 0,04$, $k_3 = \alpha_3 = 0,08$

s	λ_1	$\lambda_{2,3}$
0,47	$-1,4 \cdot 10^{-8}$	$-0,239 \pm 1,162i$
0,49	$-5,4 \cdot 10^{-7}$	$-0,247 \pm 1,177i$
0,51	$-9,3 \cdot 10^{-7}$	$-0,254 \pm 1,187i$

На рис. 4–6 представлены результаты расчетов при нарушении условий леммы 4 (параметры таксиса не равны коэффициентам диффузии), см. (27). В этом случае происходит разрушение

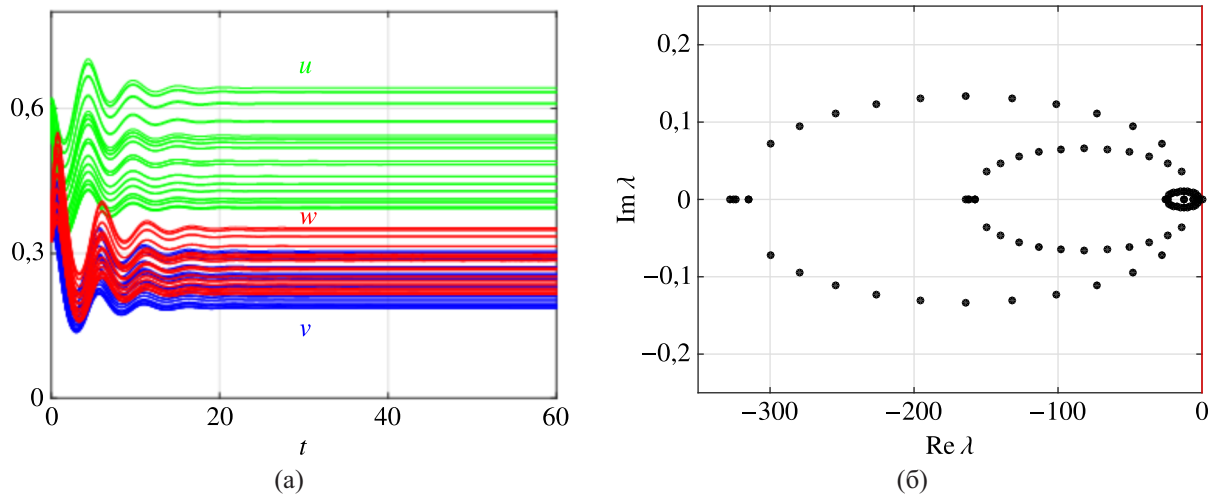


Рис. 3. Установление устойчивого стационарного решения системы (1)–(4): (а) изменение во времени узловых значений жертвы u (зеленые кривые), хищника v (синие) и суперхищника w (красные); (б) спектр устойчивости; непрерывный номер $s = 0,49$, $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = \alpha_2 = 0,04$, $k_3 = \alpha_3 = 0,08$

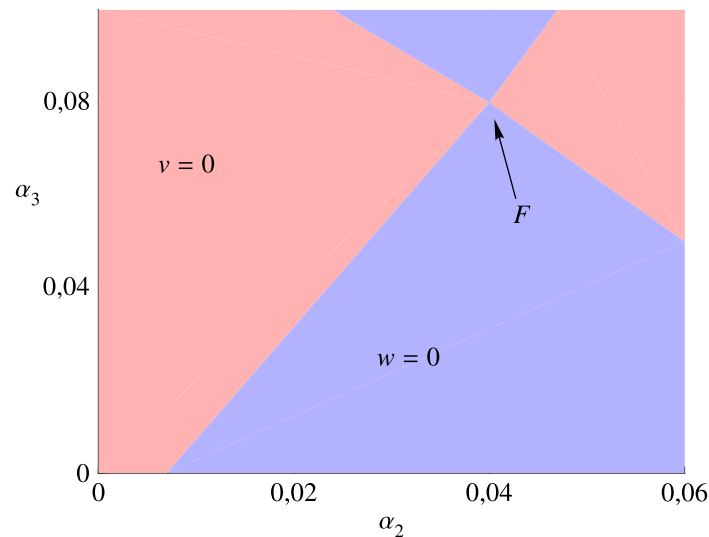


Рис. 4. Карта режимов на плоскости α_2, α_3 при нарушении условий леммы 4; $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = 0,04$, $k_3 = 0,08$, $s = 0,49$

семейства (8), (9), когда из континуума стационарных распределений остается их конечное число. На рис. 4 определены области соответствующих режимов: выживание хищника ($w = 0$) или суперхищника ($v = 0$). Буквой F обозначена точка со значениями параметров, отвечающими существованию семейства.

На рис. 5, 6 даны графики изменения по времени узловых переменных для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие) и суперхищника (красные). При $k_3 \neq \alpha_3$ достаточно медленно происходит установление к стационарному распределению без суперхищника (см. рис. 5 и 6, а). На рис. 5 представлены результаты расчета для начальных данных (29), соответствующих решениям из семейства при $s = 0,47, 0,49, 0,51$, $v = 0$. Видно, что для всех исходных распределений характерно очень медленное развитие переходного процесса. При $v = 0,1$ (начальные данные около семейства) установление к режиму без суперхищника происходит быстрее (см. рис. 6, а). На начальном этапе имеет место уменьшение популяций хищника и суперхищника, затем в резуль-

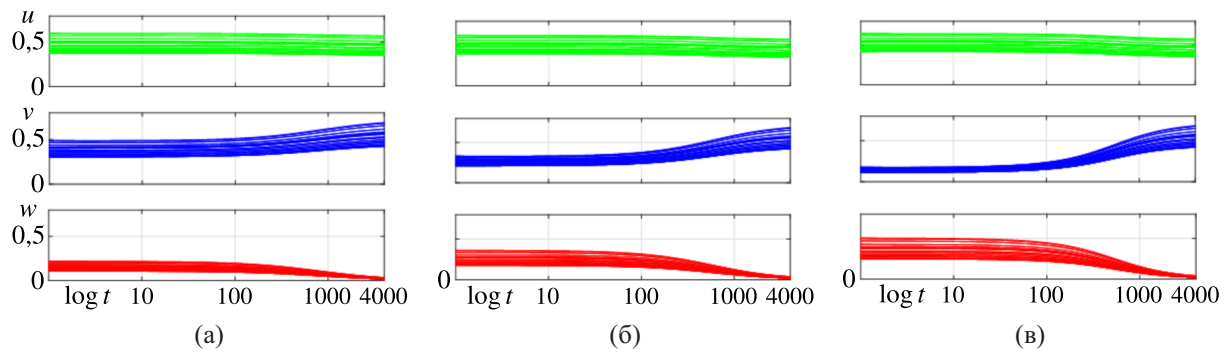


Рис. 5. Изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные), иллюстрирующее установление к решению без суперхищника при разрушении семейства из-за нарушения условия леммы 4 ($\alpha_3 = k_3 + 0,04$) для начальных данных (29): (а) $\gamma_1 = 0,47$; (б) $\gamma_1 = 0,49$; (в) $\gamma_1 = 0,51$; $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = \alpha_2 = 0,04$, $k_3 = 0,08$

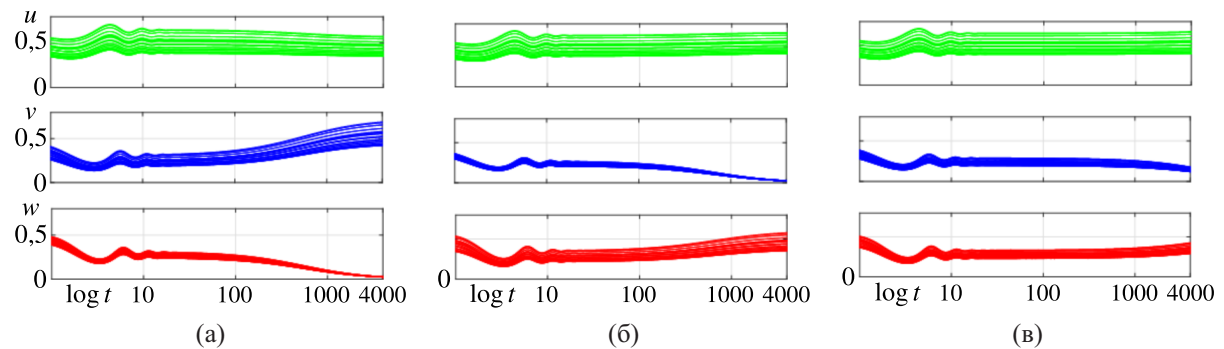


Рис. 6. Изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные), иллюстрирующее установление к стационарным решениям с одним хищником при нарушении условий леммы 4: (а) $\alpha_2 = 0,04$, $\alpha_3 = 0,04$; (б) $\alpha_2 = 0,02$, $\alpha_3 = 0,08$; (в) $\alpha_2 = 0,03$, $\alpha_3 = 0,06$. Расчет из начальных условий (29); $s = 0,49$, $\nu = 0,1$, $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = 0,04$, $k_3 = 0,08$

тате колебательного процесса наступает стабилизация всех видов, которая сменяется угасанием суперхищника. При нарушении косимметрии в случае $k_2 \neq \alpha_2$ происходит вымирание хищника (см. рис. 6, б). На рис. 6, в приведены результаты эксперимента, когда нарушены два условия для миграционных коэффициентов α_j .

При выполнении условий $\alpha_j = k_j$ и нарушении условия (6) также получено разрушение семейства. При этом в зависимости от соотношений между параметрами η_3 и μ_3 реализуются различные сценарии: сосуществование обоих хищников, вымирание одного из хищников, а также ситуация бистабильности, когда от начального распределения зависит, какой из сценариев с одним хищником реализуется. На рис. 7 приведены пространственно-временные картины такой динамики из различных начальных распределений, принадлежавших семейству (8), (9).

На рис. 8 представлены динамика узловых переменных (жертва, хищник, суперхищник) и пространственно-временные распределения хищников для системы (1)–(4) при нулевых коэффициентах таксиса $\alpha_j = 0$ ($j = 1, 2, 3$) и значении параметра k_3 , определенном по формуле (20), см. лемму 3. Результаты демонстрируют вымирание хищника при устойчивом сосуществовании жертвы и суперхищника. При этом теряется прямая пропорциональность распределений видов заданной функции ресурса.

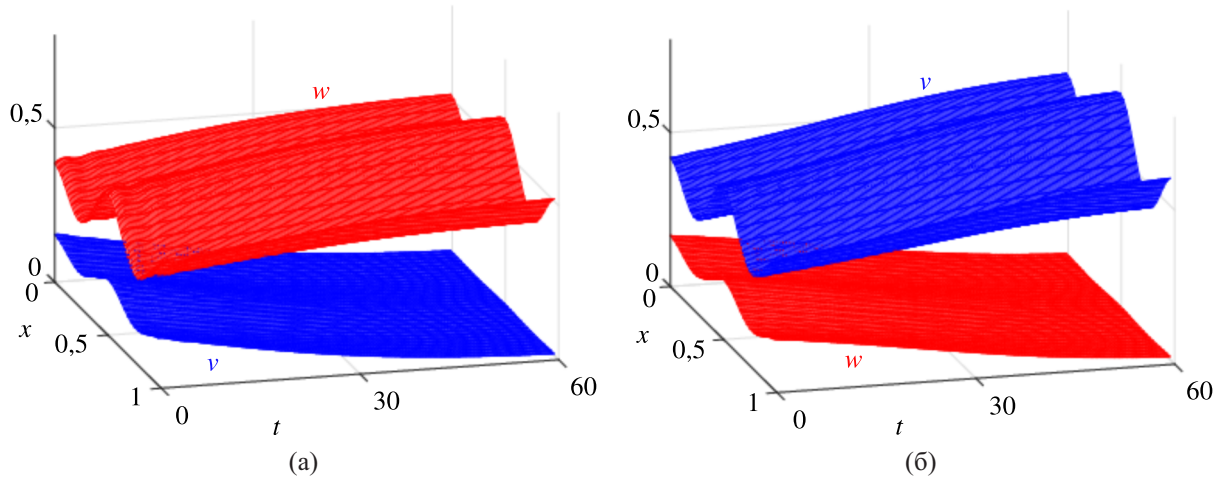


Рис. 7. Пространственно-временные распределения хищника (синие поверхности) и суперхищника (красные) при нарушении условий (б): (а) $s = 0,51$; (б) $s = 0,47$; $\mu_3 = 4$, $\eta_3 = 7,65$, $k_1 = \alpha_1 = 0,006$, $k_2 = \alpha_2 = 0,04$, $k_3 = \alpha_3 = 0,08$

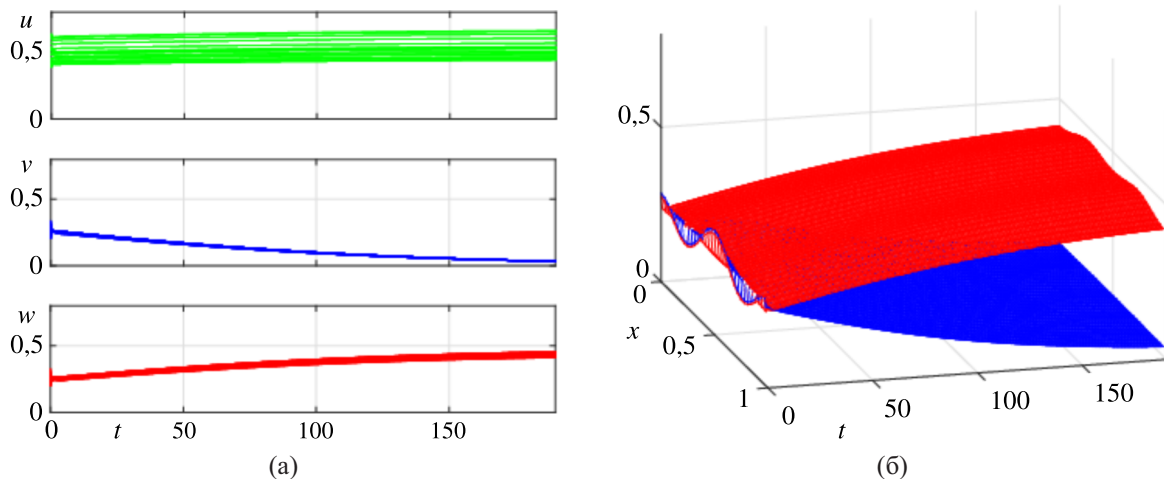


Рис. 8. Установление к решению без хищника при $\alpha_j = 0$: (а) изменение во времени узловых значений для жертвы (зеленые кривые), хищника (синие), суперхищника (красные); (б) пространственно-временные распределения; $s = 0,49$, $k_1 = 0,006$, $k_2 = 0,04$, $k_3 = 0,034$

Обсуждение результатов и заключение

Традиционные модели мультистабильности в экологии обычно связаны с наличием нескольких изолированных устойчивых состояний (например, бистабильность) [Murray, 2003; Petraitis, 2013]. В данной работе получены условия, при которых рассматриваемая математическая модель тритрофической системы на неоднородном ареале имеет косимметрию, порождающую континуальную мультистабильность пространственных сценариев распределения популяций. Это наблюдается при определенных балансах между параметрами взаимодействия видов и их пространственного перемещения. В биологическом плане это отражает способность экологического сообщества поддерживать множество устойчивых структур при одном и том же наборе условий среды обитания. Таким образом, косимметрия порождает континуум устойчивых распределений, каждое из которых соответствует некоторому балансу между хищником и суперхищником при сохранении общей пропорциональности ресурсу. Это явление можно рассматривать

как проявление высокой экологической вариативности (пластичности) системы, позволяющей ей адаптироваться к локальным вариациям среды без потери устойчивости [Schröder et al., 2005].

Впервые для пространственно-распределенной трехвидовой системы с таксисом описано возникновение непрерывного семейства устойчивых состояний, обусловленного не симметрией, а косимметрией. Такой тип мультистабильности позволяет объяснить, почему в сходных условиях могут формироваться различные, но устойчивые структуры сообществ и почему небольшие изменения в поведении видов (например, снижение или увеличение миграционной активности) могут приводить к качественным перестройкам — вплоть до вымирания одного из хищников [Okubo, Levin, 2002].

Биологическая интерпретация длительных переходных процессов, наблюдаемых при нарушении косимметрии, есть проявление памяти системы об утраченном семействе состояний [Hastings, Wysham, 2010]. Это дает новое объяснение таким экологическим феноменам, как гистерезис и зависимость от предыстории, и согласуется с имеющейся в экологии концепцией о влиянии истории сообщества на его состояние и динамику даже после изменения внешних условий [Scheffer et al., 2001; Beisner et al., 2003].

Таким образом, теория косимметрии предлагает аппарат для моделирования и объяснения фундаментальных экологических явлений: вариативности сообществ, их устойчивости к изменениям и процессам обеспечения биоразнообразия.

Приложение

Для дискретизации системы (1)–(4) по переменной x вводится равномерная сетка:

$$x_r = rh, \quad r = 1, \dots, n, \quad h = \frac{a}{n}. \quad (30)$$

Плотность распределения популяций u, v, w в узле x_r далее обозначается через u_r, v_r, w_r . При вычислении потоков используется вспомогательная сетка:

$$x_{r+1/2} = rh + \frac{h}{2}, \quad r = 1, \dots, n.$$

Для аппроксимации системы уравнений (1)–(2) по пространственной координате применяется метод баланса: уравнение (1) интегрируется по отрезку $[x_{r-1/2}, x_{r+1/2}]$, а для потоков q_i интегрирование проводится по отрезку $[x_r, x_{r+1}]$. Далее используются операторы разностной производной и вычисления среднего:

$$(dy)_r = \frac{y_{r+1/2} - y_{r-1/2}}{h}, \quad (\delta y)_r = \frac{y_{r+1/2} + y_{r-1/2}}{2} \quad (31)$$

и условия периодичности:

$$y_{n+1} = y_1, \quad y_{1/2} = y_{n+1/2}. \quad (32)$$

В результате выводится система обыкновенных дифференциальных уравнений для u_r, v_r, w_r . Из (1) получается

$$\dot{u}_r = [-dq_1 + F_1]_r, \quad r = 1, \dots, n, \quad (33)$$

$$\dot{v}_r = [-dq_2 + F_2]_r, \quad r = 1, \dots, n, \quad (34)$$

$$\dot{w}_r = [-dq_3 + F_2]_r, \quad r = 1, \dots, n. \quad (35)$$

Для локальных членов имеем

$$\begin{aligned} F_{1,r} &= u_r \left(1 - \frac{u_r}{p_r} - \frac{v_r + w_r}{p_r} \right), \\ F_{2,r} &= v_r \left(-\mu_2 + \frac{\eta_2 u_r - d_2 w_r}{p_r} \right), \\ F_{3,r} &= w_r \left(-\mu_3 + \frac{\eta_3 u_r + d_3 v_r}{p_r} \right). \end{aligned} \quad (36)$$

Дискретный аналог функции ресурса определяется следующей формулой:

$$P_r = \left[\frac{1}{h} \int_{x_{r-1/2}}^{x_{r+1/2}} \frac{dx}{p(x)} \right]^{-1}, \quad r = 1, \dots, n. \quad (37)$$

Выражения для потоков даются формулами

$$q_{1,r+1/2} = \left[-k_1 du + \alpha_1 \delta u \frac{dp}{p} \right]_{r+1/2}, \quad (38)$$

$$q_{2,r+1/2} = \left[-k_2 dv + \alpha_2 \delta v \frac{dp + \beta_2 du}{p + \beta_2 u} \right]_{r+1/2}, \quad (39)$$

$$q_{3,r+1/2} = \left[-k_3 dw + \alpha_3 \delta w \frac{dp + \beta_3 du}{p + \beta_3 u} \right]_{r+1/2}. \quad (40)$$

Построенная конечномерная модель (33)–(40) дополняется дискретными аналогами условий периодичности:

$$u_{n+1} = u_1, \quad q_{1,1/2} = q_{1,n+1/2}, \quad (41)$$

$$v_{n+1} = v_1, \quad q_{2,1/2} = q_{2,n+1/2}, \quad (42)$$

$$w_{n+1} = w_1, \quad q_{3,1/2} = q_{3,n+1/2} \quad (43)$$

и может быть записана в виде

$$\dot{Y} = \Phi(Y), \quad Y(0) = Y_0. \quad (44)$$

Здесь вектор значений переменных в узлах сетки определяется следующим образом:

$$Y = (u_1, \dots, u_n, v_1, \dots, v_n, w_1, \dots, w_n). \quad (45)$$

Начальные данные для системы (32)–(43) получаются из (4),

$$Y_0 = (u_1^0, \dots, u_n^0, v_1^0, \dots, v_n^0, w_1^0, \dots, w_n^0). \quad (46)$$

Для интегрирования системы (44) по времени используется метод Рунге–Кутты.

Список литературы (References)

- Алмасри А., Нгуен Б.Х., Цибулин В.Г. Непрерывные семейства равновесий и периодических режимов в системе «жертва – хищник – суперхищник» // Вестн. Удмуртск. ун-та. Сер. Матем. Мех. Компьют. науки. – 2025. – Т. 35, № 3. – С. 337–355.
- Almasri A., Nguyen B.H., Tsibulin V.G. Nepreryvnyye semeystva ravnovesiy i periodicheskikh rezhimov v sisteme “zhertva – khishchnik – superkhishchnik” [Continuous families of equilibria and periodic regimes in the prey – predator – superpredator system] // Vestn. Udmurtsk. Univ. Ser. Mat. Mekh. Komp. Nauki. – 2025. – Vol. 35, No. 3. – P. 337–355 (in Russian).

- 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.
Almasri A., Tsibulin V.G. Dinamicheskiy analiz sistemy “zhertva–khishchnik–superkhishchnik”: semeystvo ravnovesiy i yego razrusheniye [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. — P. 1601–1615 (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 vzaimodeistvuyushchikh populyatsii. — Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2003. — 368 p.)
- Гиричева Е. Е.* Влияние направленных перемещений хищника на формирование пространственных структур в модели трехвидового сообщества с учетом всеядности хищника // Компьютерные исследования и моделирование. — 2023. — Т. 15, № 6. — С. 1617–1634.
Giricheva E.E. Vliyaniye napravlennykh peremeshcheniy khishchnika na formirovaniye prostranstvennykh struktur v modeli trekhvidovogo soobshchestva s uchetom vseyadnosti khishchnika [Pattern formation of a three-species predator–prey model with prey-taxis and omnivorous predator] // Computer Research and Modeling. — 2023. — Vol. 15, No. 6. — P. 1617–1634 (in Russian).
- Нгуен Б. Х., Цибулин В. Г.* Схема повышенного порядка точности для моделирования динамики хищника и жертвы на неоднородном ареале // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. — 2024. — Т. 32, № 3. — С. 294–304.
Nguyen B. Kh., Tsibulin V.G. Skhema povyshennogo poryadka tochnosti dlya modelirovaniya dinamiki khishchnika i zhertvy na neodnorodnom areale [High order accuracy scheme for modeling the dynamics of predator and prey in heterogeneous environment] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2024. — Vol. 32, No. 3. — P. 294–304 (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 produktsionnykh 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 исследований 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. Osnovnyye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeistvuyushchikh populyatsii [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).
- 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.)
- 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. — Art. 107383.
- Beisner B.E., Haydon D.T., Cuddington K.* Alternative stable states in ecology // Frontiers in Ecology and the Environment. — 2003. — Vol. 1, No. 7. — P. 376–382.

- Chu J., Jin H. Y.* Global dynamics of a three-species Lotka–Volterra food chain model with intraguild predation and taxis mechanisms // *Journal of Nonlinear Science*. — 2025. — Vol. 25, No. 3. — P. 1–47.
- Frischmuth K., Budyansky A. V., Tsybulin V. G.* Modeling of invasion on a heterogeneous habitat: taxis and multistability // *Appl. Math. Comput.* — 2021. — Vol. 410. — Art. 126456.
- Fuest M.* Global solutions near homogeneous steady states in a multidimensional population model with both predator- and prey-taxis // *SIAM J. Math. Anal.* — 2020. — Vol. 52. — P. 5865–5891.
- Giricheva E.* Taxis-driven pattern formation in tri-trophic food chain model with omnivory // *Mathematics*. — 2024. — Vol. 12. — Art. 290.
- Guo X., Wang J.* Dynamics and pattern formations in diffusive predator–prey models with two prey-taxis // *Math. Methods Appl. Sci.* — 2019. — Vol. 42. — P. 4197–4212.
- Han R., Dai B., Wang L.* Delay-induced spatiotemporal patterns in a diffusive intraguild predation model with Beddington–DeAngelis functional response // *Math. Biosci. Eng.* — 2018. — Vol. 15. — P. 595–627.
- Han R., Röst G.* Stationary and oscillatory patterns of a food chain model with diffusion and predator-taxis // *Math. Methods Appl. Sci.* — 2023. — Vol. 46. — P. 9652–9675.
- Hastings A., Wysham D. B.* Regime shifts in ecological systems can occur with no warning // *Ecology Letters*. — 2010. — Vol. 13, No. 4. — P. 464–472.
- Holt R. D., Polis G. A.* A theoretical framework for intraguild predation // *Am. Nat.* — 1997. — Vol. 149. — P. 745–764.
- Kang Y., Wedekin L.* Dynamics of an intraguild predation model with generalist or specialist predator // *Journal of Mathematical Biology*. — 2013. — Vol. 67. — P. 1127–1259.
- Lin J. J., Yang T. H.* Travelling wave solutions for a diffusive three species intraguild predation model // *International Journal of Biomathematics*. — 2018. — Vol. 11. — Art. 1850022.
- Murray J. D.* *Mathematical biology II: Spatial models and biomedical applications*. — New York: Springer-Verlag, 2003. — 736 p.
- Okubo A., Levin S. A.* *Diffusion and ecological problems*. — Berlin: Springer, 2002.
- Petraitis P. S.* *Multiple stable states in natural ecosystems*. — Oxford: Oxford University Press, 2013.
- Pisarchik A. N., Feudel U.* Control of multistability // *Phys. Rep.* — 2014. — Vol. 540. — P. 167–218.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J. A., Folke C., Walker B.* Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature*. — 2001. — Vol. 413, No. 6856. — P. 591–596.
- Schröder A., Persson L., De Roos A. M.* Direct experimental evidence for alternative stable states: a review // *Oikos*. — 2005. — Vol. 110, No. 1. — P. 3–19.
- Volpert V., Petrovskii S.* Reaction–diffusion waves in biology: new trends, recent developments // *Physics of Life Reviews*. — 2025. — Vol. 52. — P. 1–20.
- Wang J. F., Wu S. N., Shi J. P.* Pattern formation in diffusive predator–prey systems with predator-taxis and prey-taxis // *Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series B*. — 2021. — Vol. 26. — P. 1273–1289.
- Ye Q. X., Li Z. Y., Wang M. X., Wu Y. P.* *Introduction to reaction–diffusion equations*. — 2nd ed. — Beijing: Science Press, 2011. — 312 p.