

УДК 519.977

ББК 22.1

## РАВНОВЕСИЕ И УПРАВЛЕНИЕ В ЗАДАЧЕ СОХРАНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА БИОСООБЩЕСТВА

Иванова А. С.<sup>1</sup>, Кириллов А. Н.<sup>2</sup>

(Институт прикладных математических исследований  
Карельского научного центра РАН, Петрозаводск)

*Предлагаются математические модели для задачи сохранения видового состава биосообщества. Построено равновесие для динамической модели саморегуляции присутствия популяций в ареале (местообитании). В модели с изменяющейся пищевой привлекательностью ареала найдено управление интенсивностями изъятия особей, позволяющее сохранить видовой состав.*

Ключевые слова: управление, динамика популяций, миграция, равновесие.

### **Введение**

В теории фуражирования предполагается, что пищевой ресурс, потребляемый популяцией, распределен по ареалам. Популяция, условно говоря, решает две задачи: выбора ареала и определения момента времени ухода из него (при недостатке пищи). Многочисленные работы посвящены этому направлению математической экологии [3, 5, 6, 9, 10]. В классической работе Э. Чарнова (E. Charnov) [5] была предложена статическая модель, дающая условия ухода популяции из ареала (теорема Чарнова) – так называемая теорема о маргинальных значениях. В настоящей работе предлагаются и исследуются динамические модели ухода

---

<sup>1</sup> Александра Сергеевна Иванова, аспирантка ([a\\_s\\_ivanova@bk.ru](mailto:a_s_ivanova@bk.ru)).

<sup>2</sup> Александр Николаевич Кириллов, доктор физико-математических наук, ведущий научный сотрудник ([kirillov@krc.karelia.ru](mailto:kirillov@krc.karelia.ru)).

популяции из ареала в случае его недостаточной пищевой привлекательности.

В статье предлагаются две динамические модели ухода популяции некоторого вида из ареала. Исследуется возможность сохранения видового состава ареала. Взаимодействие в пределах ареала описывается системой Лотки–Вольтерры. При этом в первой модели миграция учтена в уравнениях динамики хищник–жертва, а во второй, представляющей собой систему с переменной структурой, миграция задается отдельной системой. Для первой модели находится равновесие по Нэшу, отражающее саморегуляцию присутствия популяций в ареале. Во второй модели предполагается, что мигрировать может только хищник, и строится управление (в смысле интенсивности изъятия особей), позволяющее сохранить видовой состав ареала. Пищевая привлекательность ареала для хищника зависит от количества особей жертвы, приходящихся на одного хищника, и изменяется во времени. При этом модель позволяет описывать возврат хищника в ареал, т.е. может быть использована для решения задачи о выборе им ареала.

### **1. Равновесие в двухвидовой модели с миграцией**

Рассмотрим систему Лотки–Вольтерры с учетом миграции:

$$(1) \quad \dot{x}_1 = p_1 x_1 (a - b q_1 x_2) - \mu_1 p_2 x_1,$$

$$(2) \quad \dot{x}_2 = q_1 x_2 (k b p_1 x_1 - m) - \mu_2 q_2 x_2,$$

где  $x_1, x_2$  – количественные характеристики популяций жертвы и хищника соответственно;  $a$  – коэффициент роста популяции жертв;  $b$  – коэффициент, характеризующий интенсивность потребления жертв хищником за единицу времени;  $k$  – доля полученной с потребляемой хищником биомассой энергии, которая расходуется им на воспроизводство,  $0 < k < 1$ ;  $m$  – коэффициент смертности хищников;  $\mu_1, \mu_2$  – положительные коэффициенты миграции жертвы и хищника;  $p_1 x_1, q_1 x_2$  – доли популяций жертвы и хищника соответственно, участвующие во взаимодействии в пределах ареала;  $p_2 x_1, q_2 x_2$  – доли популяций жертвы и хищника соответственно, участвующие в процессе миграции из

ареала,  $p_1 + p_2 = 1, p_i \in [0, 1], q_1 + q_2 = 1, q_i \in [0, 1], i = 1, 2$ . Таким образом, каждая популяция разделяется на две части – участвующие во взаимодействии и мигрирующие.

Введем обозначения

$$H_1(p_1, q_1) = p_1(a - bq_1x_2) - \mu_1(1 - p_1) = Ap_1 - \mu_1,$$

$$H_2(p_1, q_1) = q_1(kbp_1x_1 - m) - \mu_2(1 - q_1) = Bq_1 - \mu_2,$$

где  $A = A(q_1, x_2) = a - bq_1x_2 + \mu_1, B = B(p_1, x_1) = kbp_1x_1 - m + \mu_2$ . Следуя [7, 8], будем полагать, что популяции, находящиеся в ареале, стремятся увеличить  $H_1, H_2$ . Тогда возникает игра с двумя участниками – популяциями хищника и жертвы – со стратегиями  $p_1, q_1$  и функциями выигрыша  $H_i, i = 1, 2$ . Для краткости назовем эту игру игрой ареал-миграция. Найдем равновесие по Нэшу в данной игре. Из условий

$$\frac{\partial H_1}{\partial p_1} = a - bq_1x_2 + \mu_1 = 0,$$

$$\frac{\partial H_2}{\partial q_1} = kbp_1x_1 - m + \mu_2 = 0,$$

получаем

$$p_1 = \frac{m - \mu_2}{kbx_1} = \tilde{p}_1, \quad q_1 = \frac{a + \mu_1}{bx_2} = \tilde{q}_1.$$

При этом если  $p_1, q_1$  принимают максимальные граничные значения, т.е.  $\tilde{p}_1 = 1, \tilde{q}_1 = 1$ , то

$$x_1 = \frac{m - \mu_2}{kb} = \tilde{x}_1, \quad x_2 = \frac{a + \mu_1}{b} = \tilde{x}_2.$$

Справедлив следующий результат.

**Теорема 1.** *Равновесие по Нэшу  $(p_1^*, q_1^*)$  в игре ареал-миграция имеет вид:*

если  $t > \mu_2$ , то

$$(p_1^*, q_1^*) = \begin{cases} (\tilde{p}_1, \tilde{q}_1), & \text{если } x_1 > \tilde{x}_1, x_2 > \tilde{x}_2; \\ (1, 1), & \text{если } x_1 > \tilde{x}_1, x_2 < \tilde{x}_2; \\ (1, 0), & \text{если } x_1 < \tilde{x}_1; \\ (1, q_1), \forall q_1 \in [0, \tilde{q}_1], & \text{если } x_1 = \tilde{x}_1, x_2 > \tilde{x}_2; \\ (1, q_1), \forall q_1 \in [0, 1], & \text{если } x_1 = \tilde{x}_1, x_2 \leq \tilde{x}_2; \\ (\tilde{p}_1, 1), & \text{если } x_1 > \tilde{x}_1, x_2 = \tilde{x}_2; \end{cases}$$

если  $t \leq \mu_2$ , то

$$(p_1^*, q_1^*) = \begin{cases} (1, 1), & \text{если } x_2 < \tilde{x}_2; \\ (0, 1), & \text{если } x_2 > \tilde{x}_2; \\ (p_1, 1), \forall p_1 \in [0, 1], & \text{если } x_2 = \tilde{x}_2, t < \mu_2; \\ (1, 1), & \text{если } x_2 = \tilde{x}_2, t = \mu_2. \end{cases}$$

**Доказательство.** Рассмотрим случай  $t > \mu_2$ ,  $x_1 > \tilde{x}_1$ ,  $x_2 > \tilde{x}_2$ . Поскольку  $(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1) \in (0, 1) \times (0, 1)$  и  $A(\tilde{q}_1, x_2) = 0$ ,  $B(\tilde{p}_1, x_1) = 0$ , то получаем

$$H_1(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1) = -\mu_1, \quad H_2(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1) = -\mu_2.$$

При этом

$$H_1(p_1, \tilde{q}_1) = A(\tilde{q}_1, x_2)p_1 - \mu_1 = H_1(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1),$$

$$H_2(\tilde{p}_1, q_1) = B(\tilde{p}_1, x_1)q_1 - \mu_2 = H_2(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1),$$

т.е.  $\tilde{p}_1, \tilde{q}_1$  – равновесие по Нэшу в рассматриваемом случае.

В остальных случаях положения точки  $(x_1, x_2)$  при  $t > \mu_2$  стратегия  $(\tilde{p}_1, \tilde{q}_1)$  не принадлежит внутренности квадрата  $[0, 1]^2$ . В силу линейности  $A(q_1, x_2)$ ,  $B(p_1, x_1)$  относительно  $q_1, p_1$ , хотя бы одна из компонент  $(q_1$  или  $p_1)$  равновесия по Нэшу принадлежит границе квадрата  $[0, 1]^2$ . Пусть, например,  $t > \mu_2$ ,  $x_1 > \tilde{x}_1$ ,  $x_2 < \tilde{x}_2$ . Тогда  $A(q_1, x_2) = a - bq_1x_2 + \mu_1 > a - bq_1\tilde{x}_2 + \mu_1 = (1 - q_1)(a + \mu_1) \geq 0$ , т.е.  $A(q_1, x_2) > 0$ . Отсюда получаем

$p_1^* = 1$ . Далее, в силу линейности  $H_2(1, q_1)$  по  $q_1$ , учитывая, что  $B(1, x_1) > 0$  при  $x_1 > \tilde{x}_1$ , получаем  $q_1^* = 1$ . Итак  $(1, 1)$  – равновесие по Нэшу в данном случае. Остальные случаи при  $m > \mu_2$  и  $m \leq \mu_2$  рассматриваются аналогично. ■

Отметим, что теоретико-игровые методы в теории фуражирования используются довольно активно (например, см. обзор [8]).

Рассмотрим динамику системы, порожденную найденным равновесием, и дадим ее экологическую интерпретацию.

Пусть  $m > \mu_2$ . При  $x_1 > \tilde{x}_1, x_2 > \tilde{x}_2$

$$\dot{x}_1 = -\mu_1 x_1, \quad \dot{x}_2 = -\mu_2 x_2.$$

Данная система описывает миграцию (уход из ареала) как хищника, так и жертвы. При этом  $\tilde{x}_1, \tilde{x}_2$  являются пороговыми значениями для начала миграции. Причем популяция жертвы мигрирует даже при малых значениях  $\tilde{x}_1$ , которые соответствуют достаточно близким значениям коэффициентов смертности ( $m$ ) и миграции ( $\mu_2$ ) хищника. Это, возможно, связано с тем, что рассматриваемая область характеризуется достаточно большим количеством  $x_2$  хищников, что вызывает миграцию популяции жертв. При  $x_1 > \tilde{x}_1, x_2 < \tilde{x}_2$

$$\dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \quad \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m).$$

Появление системы Лотки–Вольтерры объясняется наличием в данной области достаточного количества особей жертвы при малом количестве хищников, что не вызывает миграцию ни тех, ни других. При  $x_1 < \tilde{x}_1$

$$\dot{x}_1 = ax_1, \quad \dot{x}_2 = -\mu_2 x_2,$$

т.е. при малом количестве жертвы происходит интенсивная миграция хищника, что вызывает рост популяции жертв в течение ограниченного времени.

Прямые  $x_1 = \tilde{x}_1, x_2 = \tilde{x}_2$  являются границами областей с различной динамикой, и поэтому участки этих прямых либо про-

шиваются траекториями, либо на них возникает скользящий режим. Это зависит от взаимного положения векторов фазовых скоростей, соответствующих динамическим системам, определенным в областях с общей границей. Для того чтобы не загромождать статью техническими деталями, не будем находить участки скользяния и прошивания.

Пусть  $m \leq \mu_2$ . При  $x_2 < \tilde{x}_2$

$$\dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \quad \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m),$$

т.е. при достаточно малом количестве хищников в ареале популяция жертв не покидает его, и взаимодействие популяций задается системой Лотки–Вольтерры. При  $x_2 > \tilde{x}_2$

$$\dot{x}_1 = -\mu_1 x_1, \quad \dot{x}_2 = -m x_2.$$

В этом случае, наоборот, большое количество хищников в ареале приводит к уходу из него популяции жертв, что вызывает и уход хищников. Для случаев  $x_1 = \tilde{x}_1$  или  $x_2 = \tilde{x}_2$  появление скользящих режимов объяснено выше.

## **2. Модель с изменяющейся пищевой привлекательностью ареала**

### **2.1. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ**

В работе [1] предложено для описания пищевой привлекательности ареала в модели «хищник–жертва» с миграцией использовать функцию  $\tilde{n} = \tilde{n}(t)$  вида

$$(3) \quad \tilde{n}(t) = \tilde{n}(t_0) + \int_{t_0}^t x_2(\tau) \left( \frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} - \lambda \right) d\tau,$$

где  $t_0$  – момент времени появления популяции хищника в ареале;  $x_1 = x_1(t)$ ,  $x_2 = x_2(t)$  – численности популяций жертвы и хищника соответственно;  $0 < \lambda$  – заданная пороговая постоянная. Величина  $\tilde{n}$  характеризует накопление избытка (если  $\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} > \lambda$ ) или недостатка (если  $\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} < \lambda$ ) пищевого ресурса  $x_1$  для популяции

хищника  $x_2$ . Подробнее мотивация вида функции  $\tilde{n}$  представлена в [1].

Следует отметить, что на важность рассмотрения отношения жертва/хищник для описания динамики популяций обратил внимание Р. Ардити (R. Arditi) [4].

Из (3) получаем уравнение

$$(4) \quad \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2.$$

При этом  $\tilde{n}$  может как возрастать, так и убывать, в зависимости от избытка или недостатка пищевого ресурса  $x_1$  соответственно.

Пусть  $0 < \Lambda$  – пороговое значение пищевой привлекательности ареала. Тогда если  $\tilde{n} < \Lambda$ , то ареал непривлекательный и популяция хищника мигрирует, покидая ареал, а если  $\tilde{n} > \Lambda$ , то ареал привлекательный и популяция хищника остается в ареале и взаимодействует с жертвой, взаимодействие описывается системой Лотки–Вольтерры.

Для сохранения видового состава биосообщества предлагается производить изъятие особей жертвы и (или) хищника с интенсивностями  $u_1 \geq 0, u_2 \geq 0$  соответственно. В дальнейшем  $u_1, u_2$  считаем управляющими параметрами.

Рассмотрим модель «хищник-жертва» с миграцией, представляющую собой систему с переменной структурой, описывающую пять режимов:

если  $\tilde{n} > \Lambda$ , то

$$(5) \quad \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2 - u_1), \quad \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m - u_2), \quad \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2,$$

если  $\tilde{n} < \Lambda, x_2 > \varepsilon^*(x_1)$ , то

$$(6) \quad \dot{x}_1 = ax_1, \quad \dot{x}_2 = x_2(-m - m_1), \quad \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2,$$

если  $\tilde{n} < \Lambda, 0 < x_2 \leq \varepsilon^*(x_1)$ , то

$$(7) \quad \dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = -h, \quad \dot{\tilde{n}} = 0,$$

если  $\tilde{n} < \Lambda, x_2 = 0$ , то

$$(8) \quad \dot{x}_1 = ax_1, \quad \dot{x}_2 = 0, \quad \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2,$$

если  $\tilde{n} = \Lambda, x_2 < \varepsilon^*(x_1)$ , то

$$(9) \quad \dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = h, \quad \dot{\tilde{n}} = 0,$$

где  $a$  – коэффициент прироста жертв в отсутствие хищников;  $bx_1$  – количество жертв, потребляемых одним хищником за единицу времени;  $k$  – доля полученной с потребляемой хищником биомассой энергии, которая расходуется им на воспроизводство;  $m$  – коэффициент смертности хищников в отсутствие жертв;  $m_1$  – коэффициент интенсивности миграции, причем,  $a, b, k, m, m_1, h$  считаются положительными постоянными ( $k < 1$ );  $\varepsilon^*(x_1)$  имеет вид [1]

$$\varepsilon^*(x_1) = \begin{cases} \frac{x_1}{\lambda}, & 0 \leq x_1 < \varepsilon\lambda, \\ \varepsilon, & x_1 \geq \varepsilon\lambda; \end{cases}$$

где  $\varepsilon$  – положительная постоянная.

Система (5) описывает взаимодействие между хищником и жертвой (полный режим  $P_2$ ), (6) – миграцию хищника (переходный режим  $P_{21}$ ), (7) – исчезновение хищника из сообщества (минус-скачок  $P_-$ ), (8) – динамику жертвы в отсутствие хищника (нулевой режим  $P_1$ ), (9) – появление хищника в сообществе (плюс-скачок  $P_+$ ).

Таким образом, динамика популяций в ареале описывается разрывной динамической системой (5)–(9), функционирующей в пяти режимах. Переход от одного режима к другому происходит при попадании траектории на границы областей, соответствующих режимам.

Отметим, что уравнение (4) учитывает инерционность в принятии хищником решения о миграции. Действительно, «важное решение» о начале миграции не должно быть подвержено влиянию мгновенных значений фазовых переменных.

Далее рассмотрим модель «хищник-жертва» Лотки–Вольтерры, учитывающую изъятие особей:

$$(10) \quad \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2 - u_1), \quad \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m - u_2).$$

Уравнение фазовой траектории системы (10), проходящей через точку  $M_0(x_{10}, x_{20})$ , имеет вид (при  $u_1 = u_2 = 0$  см., например, [2])

$$(11) \quad (a - u_1) \ln x_2 - bx_2 + (m + u_2) \ln x_1 - kbx_1 - c = 0,$$

где

$$c = c(x_{10}, x_{20}, u_1, u_2) = (a - u_1) \ln x_{20} - bx_{20} + (m + u_2) \ln x_{10} - kbx_{10}.$$

Через  $f = f(x_1, x_2, x_{10}, x_{20}, u_1, u_2)$  обозначим левую часть уравнения (11). Нетрудно показать, что  $f = 0$  – выпуклая замкнутая кривая. Положение равновесия  $R$  системы (10) при постоянных  $u_1, u_2$  имеет координаты

$$x_1 = \frac{m + u_2}{bk}, \quad x_2 = \frac{a - u_1}{b}.$$

В силу того, что в правые части первых двух уравнений системы (5) не входит  $\tilde{n}$ , то в пространстве  $(x_1, x_2, \tilde{n})$  траектории этой системы будут располагаться на цилиндрах. При этом образующие цилиндров параллельны оси  $O\tilde{n}$ , направляющие – траектории системы (10). Из условий, при которых определена система (5), следует, что цилиндры располагаются в полупространстве  $\tilde{n} > \Lambda$ .

Для системы (5)–(9) множество

$$\{(x_1, x_2, \tilde{n}) : x_1 > 0, x_2 \geq 0\}$$

инвариантно, поэтому далее  $x_1 > 0, x_2 \geq 0$ .

## 2.2. ДИСКРИМИНАНТНАЯ ПЛОСКОСТЬ

В работе [1] плоскость

$$\pi = \{(x_1, x_2, \tilde{n}) : \tilde{n} = \Lambda\}$$

названа *дискриминантной* плоскостью. Дальнейшее поведение траекторий системы (5)–(9) зависит от того, в какой участок плоскости  $\pi$  они попадают. Для сокращения записи для точек  $(x_1, x_2, \Lambda)$  дискриминантной плоскости  $\pi$  будем использовать обозначение  $(x_1, x_2)$ .

Прямая  $l = \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 = 0\}$  делит плоскость  $\pi$  на две полуплоскости

$$\pi^+ = \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0\}, \pi^- = \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 < 0\}.$$

Отметим, что при  $\lambda = \frac{m}{ak}$  прямая  $l$  проходит через положение равновесия  $R(\frac{m}{bk}, \frac{a}{b})$  системы (10) при  $u_1 = u_2 = 0$ , при  $\lambda > \frac{m}{ak}$  прямая  $l$  лежит ниже точки  $R$ , а при  $\lambda < \frac{m}{ak}$  — выше точки  $R$ .

Ранее (см. (9)) было указано, что в точках множества

$$E = \{(x_1, x_2) : x_2 < \varepsilon^*(x_1)\}$$

система (5)–(9) функционирует в режиме плюс-скачка  $P_+$ .

Если  $M(x_1, x_2) \in \pi^+ \setminus E$ , то  $M$  — начальная точка режима  $P_2$ . Действительно, при этом  $\dot{n} = x_1 - \lambda x_2 > 0$ , т.е. вектор фазовой скорости в точке  $M$  направлен в сторону возрастания  $\tilde{n}$ , и система (5)–(9) функционирует в режиме  $P_2$ , для которого  $M$  — начальная точка.

Если  $M(x_1, x_2) \in \pi^-$ , то аналогично предыдущему можно показать, что  $M$  — начальная точка режима  $P_{21}$ .

### 2.3. УПРАВЛЕНИЕ, СОХРАНЯЮЩЕЕ СОСТАВ БИОСООБЩЕСТВА

Введем следующие два определения.

**Определение 1.** *Постоянные управляющие параметры  $u_1, u_2$  называются допустимыми, если выполнены неравенства*

$$\begin{aligned} 0 &\leq u_1 < a, \\ u_2 &\geq 0. \end{aligned}$$

**Определение 2.** *Если траектория системы (5)–(9), начавшаяся в  $M(x_1, x_2)$ , содержится в полупространстве  $\tilde{n} \geq \Lambda$ , то точка  $M$  называется точкой сохранения состава биосообщества.*

Постановка задачи: найти допустимые  $u_1, u_2$ , сохраняющие состав биосообщества.

Введем следующие множества:

$$\Pi = \begin{cases} \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 \geq \frac{m}{bk}, \varepsilon \leq x_2 \leq \frac{a}{b}\}, \\ \text{если } 0 < \varepsilon \leq \frac{a}{b}; \\ \emptyset, \\ \text{если } \varepsilon > \frac{a}{b}; \end{cases}$$

$$K_1 = \begin{cases} \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 \geq \frac{m}{bk}, x_2 > \frac{a}{b}\}, \\ \text{если } 0 < \varepsilon \leq \frac{a}{b}; \\ \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 \geq \frac{m}{bk}, x_2 \geq \varepsilon\}, \\ \text{если } \varepsilon > \frac{a}{b}; \end{cases}$$

$$K_2 = \begin{cases} \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 < \frac{m}{bk}, \varepsilon \leq x_2 \leq \frac{a}{b}\}, \\ \text{если или } 0 < \varepsilon \leq \frac{a}{b} \text{ при } \lambda < \frac{m}{ak}, \text{ или } 0 < \varepsilon < \frac{a}{b} \text{ при } \lambda = \frac{m}{ak}, \\ \text{или } 0 < \varepsilon < \frac{m}{bk\lambda} \text{ при } \lambda > \frac{m}{ak}; \\ \emptyset, \\ \text{если или } \varepsilon > \frac{a}{b} \text{ при } \lambda < \frac{m}{ak}, \text{ или } \varepsilon \geq \frac{a}{b} \text{ при } \lambda = \frac{m}{ak}, \\ \text{или } \varepsilon \geq \frac{m}{bk\lambda} \text{ при } \lambda > \frac{m}{ak}; \end{cases}$$

$$K_3 = \begin{cases} \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 < \frac{m}{bk}, x_2 > \frac{a}{b}\}, \\ \text{если } 0 < \varepsilon \leq \frac{a}{b} \text{ при } \lambda < \frac{m}{ak}; \\ \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0, x_1 < \frac{m}{bk}, x_2 \geq \varepsilon\}, \\ \text{если } \frac{a}{b} < \varepsilon < \frac{m}{bk\lambda} \text{ при } \lambda < \frac{m}{ak}; \\ \emptyset, \\ \text{если } \lambda \geq \frac{m}{ak} \text{ или } \varepsilon \geq \frac{m}{bk\lambda} \text{ при } \lambda < \frac{m}{ak}. \end{cases}$$

Введенным множествам соответствуют различные способы управления, позволяющие сохранить состав биосообщества. Так, введение множеств  $K_1, K_2, K_3$  обусловлено тем, что положение равновесия системы (10) при допустимых  $u_1, u_2$  может принадлежать только  $\Pi$ , что позволяет построить простое управление для начальных точек из  $\Pi$  (теорема 2). Если же начальная точка принадлежит  $K_1$  или  $K_2$ , то способ управления усложняется (теоремы 3–6). Построение управления для множества  $K_3$  составит предмет дальнейшего исследования.

Таким образом, получаем дизъюнктивное разбиение дискриминантной плоскости

$$\pi = \pi^- \cup l \cup E \cup \Pi \cup K_1 \cup K_2 \cup K_3$$

(см. рис. 1, 2, 3).

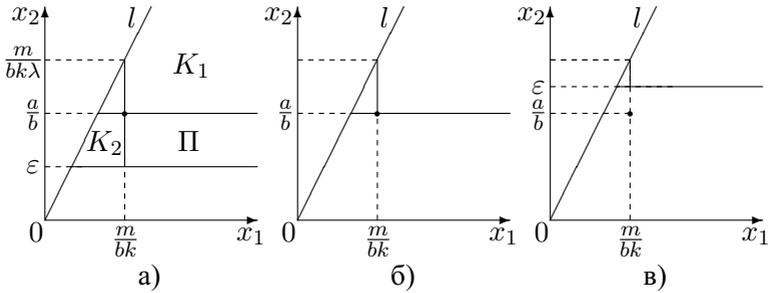


Рис. 1. Разбиение плоскости  $\pi$  в случае  $\lambda < \frac{m}{ak}$  :

$$а) \varepsilon < \frac{a}{b} \quad б) \varepsilon = \frac{a}{b} \quad в) \varepsilon > \frac{a}{b}$$

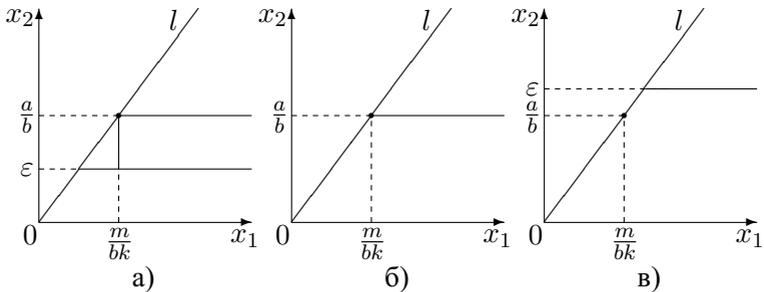


Рис. 2. Разбиение плоскости  $\pi$  в случае  $\lambda = \frac{m}{ak}$  :

$$а) \varepsilon < \frac{a}{b} \quad б) \varepsilon = \frac{a}{b} \quad в) \varepsilon > \frac{a}{b}$$

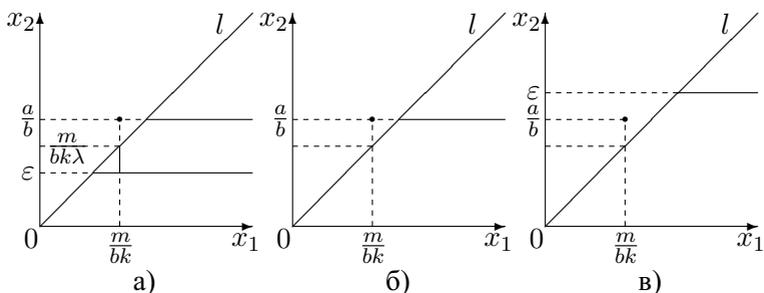


Рис. 3. Разбиение плоскости  $\pi$  в случае  $\lambda > \frac{m}{ak}$  :

а)  $\varepsilon < \frac{a}{b}$     б)  $\varepsilon = \frac{a}{b}$     в)  $\varepsilon > \frac{a}{b}$

**Теорема 2.** Пусть  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in \Pi$ . Тогда если

$$(12) \quad \begin{aligned} u_1 &= a - bx_{20}, \\ u_2 &= b k x_{10} - m, \end{aligned}$$

то  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества.

**Доказательство.** Так как  $M_0 \in \Pi$ , то  $u_1, u_2$  (см. (12)) допустимы. Из (12) выразим координаты точки  $M_0$ :

$$x_{10} = \frac{m + u_2}{bk}, \quad x_{20} = \frac{a - u_1}{b}.$$

Они совпадают с координатами положения равновесия системы (10). Это значит, что в точке  $M_0$  при всех  $t$

$$\dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = 0.$$

Поскольку  $M_0 \in \Pi$ , то

$$\dot{\tilde{n}}|_{M_0} = x_{10} - \lambda x_{20} > 0$$

(см. (4)). Таким образом, после попадания траектории системы (5)–(9) в точку  $M_0$

$$x_1(t) = x_{10}, \quad x_2(t) = x_{20},$$

а  $\tilde{n}(t)$  растет с постоянной скоростью. Следовательно, траектория системы (5)–(9) после попадания в точку  $M_0$  – это луч

$$M_0q = \{(x_1, x_2, \tilde{n}) : x_1 = x_{10}, x_2 = x_{20}, \tilde{n} \geq \Lambda\}.$$

Это значит, что  $M_0$  – точка сохранения состава биосообщества.



**Теорема 3.** Пусть  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in K_1$ . Тогда если  $u_1, u_2$  такие, что

$$(13) \quad \begin{aligned} u_1 &= a - bx_{20} - \lambda \frac{x_{20}}{x_{10}} (kbx_{10} - m - u_2), \\ kbx_{10} - m + \frac{1}{\lambda} \frac{x_{10}}{x_{20}} (bx_{20} - a) &\leq u_2 < kbx_{10} - m + \frac{bx_{10}}{\lambda}, \end{aligned}$$

то  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества.

**Доказательство.** Так как  $M_0 \in K_1$ , то  $u_1, u_2$  (см. (13)) допустимы. Из (5) получим

$$(14) \quad \frac{dx_2}{dx_1} = \frac{x_2(kbx_1 - m - u_2)}{x_1(a - bx_2 - u_1)}.$$

Тогда

$$\left. \frac{dx_2}{dx_1} \right|_{M_0} = \frac{x_{20}(kbx_{10} - m - u_2)}{x_{10}(a - bx_{20} - a + bx_{20} + \lambda \frac{x_{20}}{x_{10}}(kbx_{10} - m - u_2))} = \frac{1}{\lambda}.$$

Если через  $l'$  обозначим касательную в точке  $M_0$  к траектории системы (10), проходящей через точку  $M_0$ , то из последнего равенства следует, что  $l'$  параллельна  $l$ . Уравнение  $l'$  имеет вид

$$x_1 - \lambda x_2 - x_{10} + \lambda x_{20} = 0.$$

Прямая  $l'$  образует две полуплоскости

$$\begin{aligned} \pi_{l'}^+ &= \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 - x_{10} + \lambda x_{20} > 0\}, \\ \pi_{l'}^- &= \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 - x_{10} + \lambda x_{20} < 0\}. \end{aligned}$$

Из (13) следует, что координаты положения равновесия  $R$  системы (10) удовлетворяют условиям

$$\frac{m + u_2}{bk} > x_{10}, \quad \frac{a - u_1}{b} \leq \frac{a}{b} < x_{20}.$$

Тогда  $R \in \pi_{l'}^+$ . Следовательно, в силу выпуклости траекторий системы (10), траектория, проходящая через точку  $M_0$ , содержится в  $Cl(\pi_{l'}^+)$  ( $Cl A$  – замыкание  $A$ ), т.е. во всех точках траектории

$$x_1 - \lambda x_2 \geq x_{10} - \lambda x_{20} > 0.$$

Значит, во всех точках траектории системы (10)  $\tilde{n}$  растет (см. (4)). Таким образом, траектория системы (5)–(9), начавшаяся

в точке  $M_0$ , по цилиндрической поверхности уходит в бесконечность, т.е.  $M_0$  – точка сохранения состава биосообщества. ■

Из теоремы 3 следует, что наименьшее  $u_2$ , при котором  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества, достигается при  $u_1 = 0$  и имеет вид

$$u_2 = kbx_{10} - m + \frac{1}{\lambda} \frac{x_{10}}{x_{20}} (bx_{20} - a).$$

Далее естественно поставить задачу минимизации изъятия хищника в случае  $u_1 = 0$ , т.е. когда нет изъятия жертвы. Решение такой задачи позволит сохранить состав биосообщества с наименьшим антропогенным воздействием на окружающую среду.

Справедлива теорема.

**Теорема 4.** Пусть  $\lambda \geq \frac{m}{ak}$ ,  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in K_1$ . Тогда в случае  $u_1 = 0$  существует минимальное допустимое значение  $u_2 = u_2^*$ , при котором  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества.

**Доказательство.** Так как  $\lambda \geq \frac{m}{ak}$ ,  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in K_1$ , то допустим параметр  $u_2 \in [u_{20}, u_{21}]$ , где

$$\begin{aligned} u_{20} &= ak\lambda - m, \\ u_{21} &= kbx_{10} - m + \frac{1}{\lambda} \frac{x_{10}}{x_{20}} (bx_{20} - a). \end{aligned}$$

Условие коллинеарности вектора скорости системы (10) и прямой  $l$  имеет вид

$$\frac{x_2(kbx_1 - m - u_2)}{x_1(a - bx_2)} = \frac{1}{\lambda}.$$

Точки  $(x_1, x_2)$  траектории системы (10), проходящей через  $M_0$ , в которых вектор скорости коллинеарен прямой  $l$ , удовлетворяют системе уравнений

$$\begin{cases} \frac{x_2(kbx_1 - m - u_2)}{x_1(a - bx_2)} = \frac{1}{\lambda}, \\ a \ln x_2 - bx_2 + (m + u_2) \ln x_1 - kbx_1 - c = 0; \end{cases}$$

или равносильной ей:

$$(15) \quad \begin{cases} kb\lambda x_1 x_2 - (m + u_2)\lambda x_2 - ax_1 + bx_1 x_2 = 0, \\ a \ln x_2 - bx_2 + (m + u_2) \ln x_1 - kbx_1 - c = 0; \end{cases}$$

где  $c = c(x_{10}, x_{20}, u_2) = a \ln x_{20} - bx_{20} + (m + u_2) \ln x_{10} - kbx_{10}$ .

Пусть  $F_1(x_1, x_2, u_2), F_2(x_1, x_2, u_2)$  – соответственно левые части первого и второго уравнений системы (15). В силу свойств траекторий системы (10), система (15) при любом  $u_2 \in [u_{20}, u_{21}]$  имеет решение  $(\tilde{x}_1(u_2), \tilde{x}_2(u_2))$ , где  $\tilde{x}_2(u_2) > \frac{a}{b}$ .

Далее рассмотрим прямую  $\tilde{l}$ , перпендикулярную  $l$ . Точку  $O'$  пересечения  $\tilde{l}$  с  $l$  примем за начало отсчета, а луч, находящийся в  $\pi^-$  – за положительную полуось. Таким образом, получим ось координат  $\tilde{l}$ . Определим функцию

$$(16) \quad d(u_2) = \begin{cases} \frac{|\tilde{x}_1(u_2) - \lambda \tilde{x}_2(u_2)|}{\sqrt{1 + \lambda^2}}, & \text{если } (\tilde{x}_1(u_2), \tilde{x}_2(u_2)) \in \pi^-, \\ -\frac{|\tilde{x}_1(u_2) - \lambda \tilde{x}_2(u_2)|}{\sqrt{1 + \lambda^2}}, & \text{если } (\tilde{x}_1(u_2), \tilde{x}_2(u_2)) \in \pi^+. \end{cases}$$

Из (16) и из непрерывности функций  $F_1, F_2$  по  $u_2$  (см. (15)) следует, что  $d(u_2)$  – непрерывная функция. При  $u_2 = u_{20}$ , в силу свойств траекторий системы (10), решение системы (15) находится в  $\pi^-$ , следовательно,  $d(u_{20}) > 0$ . А при  $u_2 = u_{21}$ , т.е. при  $u_1 = 0, u_2 = u_{21}$ , решением системы (15) является точка  $M_0 \in \pi^+$  (см. доказательство теоремы 3), следовательно,  $d(u_{21}) < 0$ . Из непрерывности  $d(u_2)$ , в силу теоремы о промежуточных значениях функции непрерывной на отрезке, следует, что существует такое  $u_2 \in (u_{20}, u_{21})$ , что  $d(u_2) = 0$ . Пусть  $u_2^*$  наименьшее из решений последнего уравнения. Это значит, что траектория системы (10), проходящая через  $M_0$ , при  $u_1 = 0, u_2 = u_2^*$  касается прямой  $l$ . Тогда так как положение равновесия системы (10)  $R\left(\frac{m+u_2^*}{bk}, \frac{a}{b}\right) \in \pi^+$ , то в любой точке траектории:

$$\dot{n} = x_1 - \lambda x_2 \geq 0,$$

т.е. траектория системы (5)–(9), начавшаяся в точке  $M_0$ , по цилиндрической поверхности уходит в бесконечность, т.е.

$M_0$  – точка сохранения состава биосообщества. ■

Аналогичным образом доказываются следующие результаты.

**Теорема 5.** Пусть  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in K_2$ . Тогда если

$$\varepsilon > \frac{m}{b(1+k\lambda)}$$

и  $u_1, u_2$  такие, что

$$(17) \quad \begin{aligned} u_1 &= a - bx_{20} - \lambda \frac{x_{20}}{x_{10}} (kbx_{10} - m - u_2), \\ 0 &\leq u_2 < kbx_{10} - m + \frac{bx_{10}}{\lambda}, \end{aligned}$$

то  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества.

Из теоремы 5 следует, что наименьшее  $u_1$ , при котором  $M_0$  – точка сохранения состава биосообщества, достигается при  $u_2 = 0$  и имеет вид

$$u_1 = a - bx_{20} - \lambda \frac{x_{20}}{x_{10}} (kbx_{10} - m).$$

Решение задачи минимизации изъятия жертвы в случае  $u_2 = 0$  дается теоремой.

**Теорема 6.** Пусть  $\lambda \geq \frac{m}{ak}$ ,  $M_0(x_{10}, x_{20}) \in K_2$ . Тогда в случае  $u_2 = 0$  существует минимальное допустимое значение  $u_1 = u_1^*$ , при котором  $M_0$  является точкой сохранения состава биосообщества.

**Замечание 1.** В теоремах 4, 6 рассмотрен случай  $\lambda \geq \frac{m}{ak}$ , что означает, что хищнику для удовлетворения его биологических потребностей требуется достаточно большое количество жертвы. Случай  $\lambda < \frac{m}{ak}$  требует отдельного рассмотрения, что будет сделано в дальнейших исследованиях.

### 3. Заключение

В статье предложены и исследованы две динамические системы, описывающие взаимодействие популяций и условия их ухода из ареала. На основе теоретико-игрового подхода решается задача саморегулирования видового состава в модели, комбинирующей взаимодействие хищник-жертва и миграцию в одной системе уравнений (первая модель). Для модели с переменной структурой и с изменяющейся пищевой привлекательностью

(вторая модель) найдено управление, имеющее смысл интенсивности изъятия особей, обеспечивающее сохранение видового состава ареала. Таким образом, рассмотрены системы с внутренним и внешним регулированием биосостава.

Следует отметить, что в первой модели, в отличие от второй, не заложен полный уход хотя бы одной из популяций из местообитания. Это можно сделать, введя достаточно малые окрестности координатных осей  $x_1 = 0$ ,  $x_2 = 0$ , после попадания в которые динамика задавалась бы системой типа (7). Тогда саморегулирование обеспечит сохранение биосостава не для всех начальных значений  $x_1$ ,  $x_2$ , хотя в первой модели достаточно малые значения  $x_1$ ,  $x_2$  можно интерпретировать как признак отсутствия соответствующей популяции в ареале. В дальнейших исследованиях будет дано развитие второй модели, в которой заложена возможность возвращения в ареал (система (9)), для решения задачи выбора популяциями местообитания. Также представляет интерес сочетание обеих моделей таким образом, чтобы в комбинированной модели учитывались возможности как саморегулирования на основе равновесия по Нэшу, так и внешнего регулирования за счет изъятия особей.

### Литература

1. КИРИЛЛОВ А.Н. *Экологические системы с переменной размерностью* // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 1999. – Т. 6. – Вып. 2. – С. 318–336.
2. ЛЕОНОВ Г.А. *Введение в теорию управления*. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. – 218 с.
3. АТЕНОРТУА А.М., ЛАДИНО Л.М., ВАЛВЕРДЕ J.C. *Population dynamics of a two-stage migratory species with predation and capture* // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. – 2014. – Vol. 16. – P. 27–39.
4. АРДИТИ R., ГИНЗБУРГ L.R. *Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence* // *Journal of Theoretical Biology*. – 1989. – Vol. 139. – P. 311–326.

5. CHARNOV E.L. *Optimal foraging, the marginal value theorem* // Theoretical population biology. — 1976. — Vol. 9, №2. — P. 129–136.
6. CHARNOV E.L. *Life history invariants*. — Oxford University Press, 1993. — 167 p.
7. KRIVAN V. *The Lotka-Volterra predator-prey model with foraging-predation risk trade-offs* // The American Naturalist. — 2007. — Vol. 170, №5. — P. 771–782.
8. KRIVAN V., CRESSMAN R., SCHNEIDER C. *The ideal free distribution: a review and synthesis of the game theoretic perspective* // Theoretical Population Biology. — 2008. — Vol. 73. — P. 403–427.
9. NONACS P. *State dependent behavior and the marginal value theorem* // Behavioral Ecology. — 2001. — Vol. 12, №1. — P. 71–83.
10. STEPHENS D.W., KREBS J.R. *Foraging theory*. — Princeton University Press. Princeton, 1986. — 247 p.

## **EQUILIBRIUM AND CONTROL IN THE PROBLEM OF SPECIES COMPOSITION PROTECTION IN BIOCOMMUNITY**

**Alexandra Ivanova**, Institute of applied mathematical research of the Karelian research centre RAS, Petrozavodsk, post-graduate student (a\_s\_ivanova@bk.ru).

**Alexander Kirillov**, Institute of applied mathematical research of the Karelian research centre RAS, Petrozavodsk, Doctor of Science, Leading Research Associate (kirillov@krc.karelia.ru).

*Abstract: The mathematical models are proposed for the problem of a biological community species composition protection. The equilibrium is constructed for the dynamical model, describing the self regulation of the populations presence in a patch. For the model with varying food attractiveness we find species removal limits, which allow preserving the species composition.*

**Keywords:** control, population dynamics, migration, equilibrium.

*Статья представлена к публикации членом редакционной коллегии Д.А. Новиковым*

*Поступила в редакцию 06.02.2015.*

*Дата опубликования 31.05.2015.*