

УДК 519.977

ББК 22.1

РАВНОВЕСИЕ И УПРАВЛЕНИЕ В ЗАДАЧЕ СОХРАНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА БИОСООБЩЕСТВА

Иванова А. С.¹, Кириллов А. Н.²

(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

¹ Александра Сергеевна Иванова, аспирантка (a_s_ivanova@bk.ru).

² Александр Николаевич Кириллов, доктор физико-математических наук, ведущий научный сотрудник (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; μ_1, μ_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 (μ_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 ε – 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 π они попадают. Для сокращения записи для точек (x_1, x_2, Λ) дискриминантной плоскости π будем использовать обозначение (x_1, x_2) .

Прямая $l = \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 = 0\}$ делит плоскость π 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 $\dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2 > 0$, 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 Π , что позволяет построить простое управление для начальных точек из Π (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).

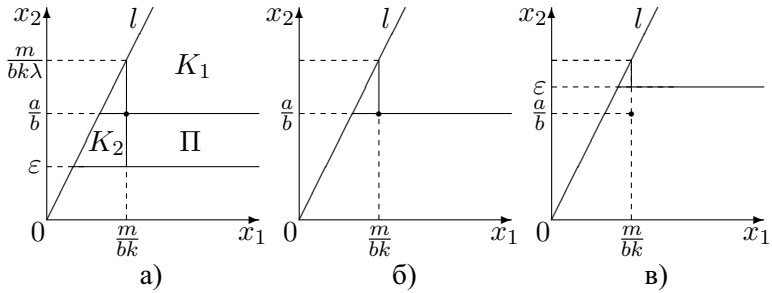


Рис. 1. Разбиение плоскости π в случае $\lambda < \frac{m}{ak}$:

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

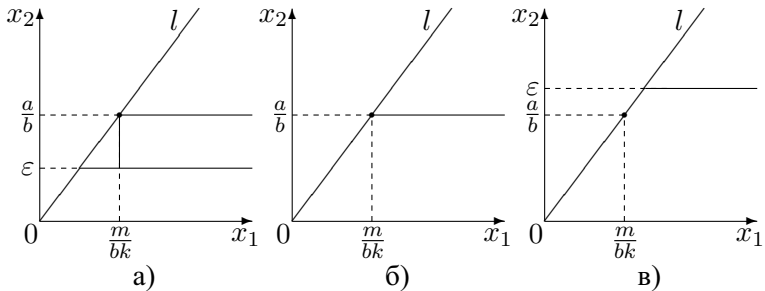


Рис. 2. Разбиение плоскости π в случае $\lambda = \frac{m}{ak}$:

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

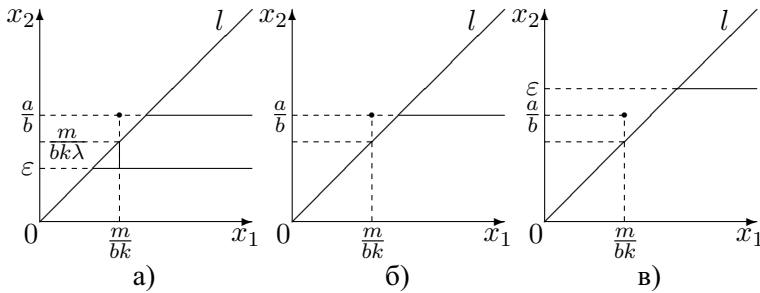


Рис. 3. Разбиение плоскости π в случае $\lambda > \frac{m}{ak}$:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

или равносильной ей:

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

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 π^- – 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 π^- , 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:

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

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., LADINO L.M., VALVERDE 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. ARDITI R., GINZBURG 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.