УДК 517.977, 519.83

ДИНАМИКА ОПТИМАЛЬНОЙ МИГРАЦИИ ПОПУЛЯЦИИ МЕЖДУ ДВУМЯ УЧАСТКАМИ ОБИТАНИЯ

А.М. Сазонов

Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН

Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская ул., 11

E-mail: sazon-tb@mail.ru

Ключевые слова: динамика популяций, внутривидовая конкуренция, миграция, равновесие по Нэшу.

Аннотация: Рассматривается задача динамики популяций в игровой постановке, а именно, задачи выбора популяцией жертвы между двумя участками обитания, и нахождения условий перехода из одного в другой. Динамика взаимодействия хищника и жертвы задается модификацией системы Лотки-Вольтерры, в которой учитывается внутривидовая конкуренция особей жертвы. Решается задача нахождения оптимальных с точки зрения равновесия по Нэшу долей остающихся на участке особей. Получено разбиение фазового пространства системы на области с различным поведением популяций, в зависимости от оптимальных долей.

1. Введение

В докладе рассматривается задача теории оптимального фуражирования [1], а именно, задача выбора наиболее пригодного участка и условия ухода из него. Под участком понимается ограниченная территория, содержащая ресурсы питания (энергетические ресурсы). Основным результатом в решении задачи об уходе популяции из участка, является классическая теорема Э. Чарнова [2] о маргинальных значениях, согласно которой уход популяции из участка происходит при снижении мгновенной скорости потребления до средней скорости потребления. Данная теория была развита В. Криваном, который предложил концепцию идеального свободного распределения [3], предполагающую, что популяция обладает точной информацией о качестве каждого участка и распределяется между участками, максимизируя скорость потребления энергии. Однако критики данного подхода утверждают, что в реальных условиях популяция не имеет точной информации о качестве участков [4]. В работах [5,6] предложено развитие концепции В. Кривана, учитывающее критику, представленную в [4]. Согласно предложенному подоходу, в качестве принципа оптимальности при выборе участка используется равновесие по Нэшу. При этом, в отличие от Кривана, оптимальная стратегия строится только по отношению к некоторому участку, а не определяется оптимальное распределение популяции по всем участкам. Решается задача поиска оптимальной доли популяции, остающейся на участке.

В данном докладе представлено развитие исследований [5, 6], в котором рассматривается миграция жертв между двумя участками с учетом внутривидовой конкуренции жертв на каждом из участков. Ставится задача определения оптимальных в смысле равновесия по Нэшу долей популяции, остающихся на каждом из участков. При этом оставшаяся часть особей мигрирует на другой участок.

2. Задача оптимального поведения жертв

2.1. Постановка задачи

Рассмотрим следующую динамическую систему, описывающую динамику взаимодействующих на участках популяций хищника и жертвы, учитывающую миграцию жертв между участками

$$
\begin{cases}
\dot{x}_1 = x_1(a_1p_1 - b_1p_1^2x_1 - \mu_1(1-p_1)) - c_1p_1x_1y_1 + \mu_2(1-p_2)x_2,\\
\dot{y}_1 = y_1(k_1c_1p_1x_1 - m_1),\\
\dot{x}_2 = x_2(a_2p_2 - b_2p_2^2x_2 - \mu_2(1-p_2)) - c_2p_2x_2y_2 + \mu_1(1-p_1)x_1,\\
\dot{y}_2 = y_2(k_2c_2p_2x_2 - m_2),
\end{cases}
\tag{1}
$$

где $x_i(t), y_i(t) > 0$ – количественные характеристики популяций жертв и хищников на участке i, соответственно, $p_i \in [0,1]$ – доли жертв, остающихся на участке i, $a_i > 0$ – коэффициент прироста жертв в отсутствии хищников, $b_i > 0$ описывает внутривидовую конкуренцию жертв на участке i, $c_i > 0$ – коэффициент истребления хищником жертв на участке i, $\mu_i > 0$ – коэффициент миграции жертв из участка i за единицу времени, $m_i > 0$ – коэффициент естественной смертности хищников на участке i, $k_i \in (0,1)$ – доля полученной с потребляемой хищником биомассой энергии, которая расходуется им на воспроизводство на участке i, $i = 1,2$. Естественно считать фазовым пространством системы (1) множество $\mathbb{R}^4_+ = \{(x_1,x_2,y_1,y_2) \in \mathbb{R}^4 : x_i > 0, y_i > 0, i = 1,2\}$.

Поставим задачу нахождения долей p_1, p_2, максимизирующих мгновенные скорости роста популяций жертв $\dot{x}_1, \dot{x}_2$. Соответствующие доли характеризуют оптимальное поведение популяций жертв на каждом из участков.

Таким образом, получаем игровую задачу с двумя участниками – популяциями жертв, где p_1, p_2 – стратегии популяций жертв на каждом из участков. Будем называть такую игру «миграция жертв». В качестве принципа оптимальности будем рассматривать равновесие по Нэшу $(p_1^*, p_2^*) \in [0,1]^2$, где $H_1(p_1^*, p_2^*) = \max_{p_1} H_1(p_1, p_2^*)$, $H_2(p_1^*, p_2^*) = \max_{p_2} H_2(p_1^*, p_2)$, $H_i(p_1,p_2) = \dot{x}_i$.

2.2. Равновесие по Нэшу

Теорема 1. *Равновесие по Нэшу (p_1^*, p_2^*) в игре «миграция жертв» имеет вид*

$$(p_1^*, p_2^*) = \begin{cases} (0,0), z \in D_1, \\ (\hat{p}_1, 0), z \in D_2, \\ (0, \hat{p}_2), z \in D_3, \\ (\hat{p}_1, \hat{p}_2), z \in D_4, \\ (1,0), z \in D_5, \\ (1, \hat{p}_2), z \in D_6, \\ (0,1), z \in D_7, \\ (\hat{p}_1, 1), z \in D_8, \\ (1,1), z \in D_9, \end{cases} \tag{2}$$

где $z = (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4$,

$$\hat{p}_i = \frac{a_i + \mu_i - c_i y_i}{2 b_i x_i}, i = 1, 2, \tag{3}$$

$$D_1 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, y_2 \geqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_2 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1} \leqslant y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, y_2 \geqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_3 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \leqslant y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_4 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1} \leqslant y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, \ \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \leqslant y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_5 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1}, y_2 \geqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_6 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1}, \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \leqslant y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_7 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_8 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1} \leqslant y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1}{c_1}, y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \right\}.$$
$$D_9 = \left\{ (x_1, x_2, y_1, y_2) \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \leqslant \tfrac{a_1+\mu_1-2b_1x_1}{c_1}, y_2 \leqslant \tfrac{a_2+\mu_2-2b_2x_2}{c_2} \right\}.$$

Согласно теореме 1, на выбор стратегии жертв влияют численность популяций жертв (x_i), определяющая внутривидовую конкуренцию, и численность хищников (y_i), определяющая потребление хищниками жертв. Пороговые значения этих величин определяются прямыми $y_i = \frac{a_i+\mu_i}{c_i}$ и $y_i = \frac{a_i+\mu_i-2b_ix_i}{c_i}$, $i = 1, 2$. Если численность хищника y_i на участке i выше порогового значения $\frac{a_i+\mu_i}{c_i}$, то все жертвы покидают участок вследствие слишком интенсивного истребления хищниками. Если же численность хищника y_i на участке i ниже порогового значения $\frac{a_i+\mu_i-2b_ix_i}{c_i}$, то все жертвы остаются на участке, поскольку при таких численностях x_i жертв и y_i хишников обеспечивается достаточная выиваемость жертв на участке i. В случае $\frac{a_i+\mu_i-2b_ix_i}{c_i} \leqslant y_i \leqslant \frac{a_i+\mu_i}{c_i}$ происходит частичная миграция жертв вследствие совместного влияния истребления хищниками и внутривидовой конкуренции. При этом, доля остающихся на участке жертв задается выражением (3).

Итак, согласно теореме 1, фазовое пространство $\mathbb{R}_+^4$ системы (1) разбивается на области $D_i, i = 1, \ldots, 9$ в зависимости от значений p_1^*, p_2^*, в которых правые части системы (1) различны. Таким образом, получаем гибридную систему. В докладе будет качественно исследована динамика этой системы.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23–21–00092, https://rscf.ru/project/23-21-00092/.

Список литературы

1. Kagan E., Ben–Gal I. Search and foraging. Individual motion and swarm dynamics. New York: Chapman and Hall/CRC, 2015.
2. Charnov E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theoretical Population Biology. 1976. Vol. 9, No. 2. P. 129–136.
3. Cressman R., Krivan V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable state in density-dependent population games // Oikos. 2010. Vol. 119, No. 8. P. 1231–1242.
4. Matsumura S., Arlinghaus R., Dieckmann U. Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution // Oikos. 2010. Vol. 119, No. 9. P. 1469–1483.
5. Ivanova A. S., Kirillov A. N. Equilibrium and control in the biocommunity species composition preservation problem // Automation and Remote Control. 2017. Vol. 78, No. 8. P. 1500–1511.
6. Данилова И.В., Кириллов А.Н. Динамика оптимального поведения двухвидового сообщества с учетом внутривидовой конкуренции и миграции // Вестник Удмуртского университета. Математика. Механика. Компьютерные науки. 2019. Т. 19, Вып. 4. С. 518–531.