

УДК 519.977

ОЦЕНИВАНИЕ ВРЕМЕНИ УХОДА ПОПУЛЯЦИИ С УЧАСТКА

А. Н. Кириллов, А. С. Иванова*

*Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН,
ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *a_s_ivanova@bk.ru*

Проведен анализ классического результата теории оптимального фуражирования – теоремы о предельном значении (the Marginal Value Theorem (MVT)) Э. Чарнова (E. Charnov), согласно которому популяция покидает участок, содержащий питательный ресурс, в такой момент времени, при котором средняя скорость потребления энергии максимальна. Как показывают наблюдения, реальное время, проведенное популяцией на участке, чаще существенно отличается от прогнозируемого в соответствии с MVT. В предлагаемой модели учитывается состояние пищевых ресурсов участка, что позволяет сформулировать новый подход для оценивания момента времени ухода популяции. При этом используется понятие пищевой привлекательности участка, ранее введенное одним из авторов. Показано наличие запаздывания по времени ухода популяции с участка по сравнению с уходом, получаемым на основе MVT, что согласуется с реальными наблюдениями.

Ключевые слова: теорема о предельном значении; пищевая привлекательность участка; динамическая система

Для цитирования: Кириллов А. Н., Иванова А. С. Оценивание времени ухода популяции с участка // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 4. С. 37–44. doi: 10.17076/mat1564

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН).

A. N. Kirillov, A. S. Ivanova*. ESTIMATING THE TIME WHEN THE POPULATION LEAVES THE PATCH

*Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *a_s_ivanova@bk.ru*

The article analyzes a classical result of the optimal foraging theory – E. Charnov’s Marginal Value Theorem (MVT), according to which the population leaves the patch containing a food resource at the time instant when the average rate of energy consumption is maximum. Observations show that the real time spent by the population in the patch often differs significantly from the

time predicted according to MVT. The proposed model takes into account the state of food resources in the patch, permitting to formulate a new approach to estimating the time when the population will leave the patch. In doing so, we use the concept of food attractiveness of the patch introduced previously by one of the authors. It is shown that the time of the population's departure from the patch lags behind the departure time estimated by MVT, which is consistent with real-life observations.

Key words: Marginal Value Theorem; food attractiveness of the patch; dynamical system

For citation: Kirillov A. N., Ivanova A. S. Estimating the time when the population leaves the patch. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;4:37–44. doi: 10.17076/mat1564

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research Centre RAS).

ВВЕДЕНИЕ

Рассматривается участок, биологическое сообщество которого состоит из двух видов – стадного вида хищников и жертв. Причем предполагается, что популяция жертв не покидает участок, а популяция хищников полностью мигрирует с участка. В работе рассматривается два подхода к уходу популяции хищников с участка. Первый основан на теореме о предельном значении Э. Чарнова, которую далее для краткости будем называть принципом Э. Чарнова. Согласно принципу Э. Чарнова [8], популяция хищников покидает участок в такой момент времени, при котором средняя скорость потребления энергии максимальна. Согласно второму подходу, основанному на понятии пищевой привлекательности участка, уход популяции хищников с участка происходит в результате накопления недостатка пищевого ресурса на участке. В настоящей работе проводится сравнение упомянутых подходов.

ПРИНЦИП Э. ЧАРНОВА

В работе [8] рассматривается местообитание хищников, состоящее из участков k типов. Предполагается, что пищевой ресурс распределен по участкам и популяция хищников мигрирует между участками. В описанной ситуации перед популяцией хищников возникают два вопроса: участки каких типов ей посетить и в какой момент времени участки покидать? В классической работе Э. Чарнова [8] дается ответ на второй вопрос.

В [8] предполагается, что пока хищники находятся на участке, скорость потребления пищи для этого участка уменьшается с течением времени, проведенного на участке. Также в [8] предполагается, что популяция хищников по-

кидает участок в тот момент времени, при котором средняя скорость потребления энергии максимальна.

В настоящей работе рассмотрим частный случай. Предположим, что местообитание хищников состоит из n участков одного типа и области, находящейся между этими участками (рис. 1).

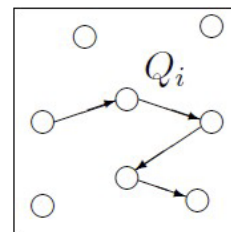


Рис. 1. Местообитание популяции хищников, где Q_i – участок местообитания ($i = 1, \dots, n$)

Fig. 1. Habitat of the predator population, where Q_i is the habitat patch ($i = 1, \dots, n$)

Следуя [8], введем обозначения:

T – время, проведенное популяцией хищников на участке Q_i ;

P – доля участков, которую посетила популяция хищников;

t' – время, проведенное популяцией вне участков;

E_t – энергия, которую расходует популяция хищников в единицу времени при перемещении между участками;

$h(T)$ – энергия, усвоенная хищниками от потребления пищевого ресурса на участке Q_i за время T без учета энергии, затраченной на поиск пищевого ресурса, причем по предположению $h'(T) = dh/dT$ убывает при всех T ;

E_s – энергия, которую расходуют хищники в единицу времени на поиск пищевого ресурса на участке Q_i ;

$g(T) = h(T) - E_s \cdot T$ – усвоенная энергия на участке Q_i за время T с учетом энергии, затраченной хищниками на поиск пищевого ресурса на участке Q_i .

Пусть E_n – средняя скорость потребления энергии. Справедлива формула

$$E_n = \frac{P \cdot g(T) - t' \cdot E_t}{t' + P \cdot T}.$$

Через E_n^* обозначим максимальную среднюю скорость потребления энергии.

Теорема (Принцип Э. Чарнова [8]). Хищники покидают участок Q_i в момент времени T , при котором выполнено равенство

$$\frac{\partial g(T)}{\partial T} = E_n^*. \quad (1)$$

Обоснование теоремы [8].

Оптимальное значение T , т. е. значение, при котором E_n максимальна, найдем, решая уравнение

$$\frac{\partial E_n}{\partial T} = 0$$

или

$$\frac{Pg'(T)(t' + PT) - (Pg(T) - t'E_t)P}{(t' + PT)^2} = 0.$$

После умножения на $(t' + PT)^2 > 0$ получим уравнение

$$Pg'(T)(t' + PT) - (Pg(T) - t'E_t)P = 0,$$

которое может быть записано в виде

$$Pg'(T)(t' + PT) - E_n P(t' + PT) = 0$$

или

$$g'(T) = E_n.$$

Далее, так как $g(0) = 0$ и $g''(T) < 0$ при $T \geq 0$ (следует из убывания $h'(T)$ при $T \geq 0$), то существует $T = T^*$, которое удовлетворяет (1), причем T^* – точка максимума, потому что матрица Гессе в точке T^* отрицательно определенная [12]. Итак, T оптимально, если $g'(T) = E_n^*$.

Таким образом, Э. Чарнов получил общее для всех систем условие мгновенного ухода популяции с участка. Чаще реальное время, проведенное популяцией на участке, существенно отличается от прогнозируемого по Э. Чарнову. Действительно, хищникам в непредсказуемой среде, возможно, потребуется дополнительное время на отлов жертв, что затрудняет определение времени, проведенного популяцией хищников на участке [11]. Принцип

Э. Чарнова является разумной отправной точкой. Стоит отметить, что при нахождении времени ухода популяции с участка важно учитывать естественную сложность системы. В связи с этим возникает задача моделирования процесса ухода популяции с участка с учетом реальных процессов в системе.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Общий подход

Далее будем рассматривать один участок, биологическое сообщество которого состоит из k популяций, причем численность i -й популяции на участке в момент времени t обозначим через $x_i = x_i(t)$, где $i = 1, \dots, k$. Следуя Ю. Одуму [6], в правую часть дифференциального уравнения, описывающего динамику x_i , будем вводить положительные, отрицательные и нулевые члены в зависимости от воздействия, оказываемого популяциями биообщества на i -ю популяцию, $i = 1, \dots, k$. Следовательно, система дифференциальных уравнений роста популяций на участке примет вид

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, \dots, x_k), i = 1, \dots, k. \quad (2)$$

Время жизни популяции на участке связано со структурной переменной, формальное определение которой введено в работах [3–5]. Далее структурную переменную будем называть пищевой привлекательностью. Пищевая привлекательность участка для i -й популяции характеризует накопление избытка или недостатка пищевого ресурса для данной популяции и определяется выражением вида

$$n_i = n_i(t) = \Lambda_i + \int_0^t h_i(x_1, \dots, x_k) d\tau, \quad (3)$$

где $\Lambda_i = n_i(0)$ – постоянное положительное пороговое значение, $h_i(x_1, \dots, x_k)$ – мгновенная скорость изменения пищевой привлекательности, $i = 1, \dots, k$. За счет интеграла в выражении для пищевой привлекательности решение об уходе принимается с учетом предыстории. Действительно, чтобы популяция ушла с участка из-за нехватки пищевого ресурса, она должна испытывать недостаток пищи в течение некоторого времени. Естественно считать, что n_i является критерием, по которому определяется присутствие или отсутствие i -й популяции на участке. Будем считать, что при $n_i > \Lambda_i$ i -я популяция находится на участке, при $n_i < \Lambda_i$ – вне участка, $i = 1, \dots, k$.

За счет интеграла в выражении для n_i происходит накопление избытка (недостатка) пищевого ресурса, и когда накопление достигает порогового значения Λ_i , популяция покидает участок. Таким образом, решение об уходе популяции с участка принимается с учетом предыстории развития системы, в отличие от подхода Э. Чарнова.

Далее, продифференцировав (3), получим систему дифференциальных уравнений

$$\dot{n}_i = h_i(x_1, \dots, x_k), i = 1, \dots, k. \quad (4)$$

Итак, объединяя (2) и (4), получим систему дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= f_i(x_1, \dots, x_k), \\ \dot{n}_i &= h_i(x_1, \dots, x_k), \end{aligned} \quad (5)$$

$i = 1, \dots, k$.

Реализация общего подхода для двух популяций – хищников и жертв

В работе рассматривается участок, биологическое сообщество которого состоит из двух популяций – жертв и хищников. Причем популяция жертв не покидает участок, а популяция хищников мигрирует с участка, если на нем недостаточное количество питательного ресурса (жертв).

Для описания динамики взаимодействующих популяций будем использовать классическую систему Лотки–Вольтерры

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \\ \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m), \end{cases} \quad (6)$$

где $x_1 = x_1(t)$, $x_2 = x_2(t)$ – численность жертв и хищников в момент времени t соответственно; a – коэффициент прироста жертв в отсутствие хищников; b – коэффициент истребления хищником жертв; k – доля полученной с потребляемой хищником биомассой энергии, которая расходуется им на воспроизводство; m – коэффициент естественной смертности хищников; причем a , b , k , m считаются положительными постоянными ($k < 1$).

Уравнение фазовой траектории системы (6), проходящей через точку $M_0(x_{10}, x_{20})$, имеет вид (см., например, [10]):

$$a \ln x_2 - bx_2 + m \ln x_1 - kbx_1 - c = 0,$$

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

Пусть $t = 0$ – момент времени появления популяции хищников на участке. Поскольку

жертвы не покидают участок, то будем считать, что пищевая привлекательность участка для популяции жертв постоянна, т. е.

$$n_1(t) = C, \forall t \geq 0,$$

где C – положительная постоянная. Далее введем понятие пищевой привлекательности участка для популяции хищников.

Следуя идее Р. Ардити (R. Arditi) и Л. Гинзбурга (L. Ginzburg), изложенной в [7], рассмотрим функцию

$$w(t) = \frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda,$$

т. е. отклонение относительной величины обеспеченности хищника ресурсом от некоторого порога $\lambda > 0$. Будем полагать, что при $w(t) < 0$ появляется тенденция популяции хищников к миграции. Естественно считать, что мгновенное значение $w(t^*) = 0$ не является определяющим для начала миграции в момент времени $t = t^*$ при условии, что $w(t) > 0$ при $t \in [0, t^*)$. Для начала миграции недостаток пищевого ресурса при $w(t) < 0$ должен накапливаться в течение некоторого времени, что приводит к рассмотрению величины $\int_0^t \left(\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} - \lambda \right) d\tau$. Следуя принципу «стада себялюбцев», предложенному У. Гамильтоном (W. Hamilton) в работе [9] для объяснения одновременности миграции особей популяции, введем величину $\int_0^t x_2(\tau) \left(\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} - \lambda \right) d\tau$, учитывающую объем популяции хищников.

Определение 1. Пищевой привлекательностью участка для популяции хищников $n_2(t)$ [5] называется сумма:

$$n_2(t) = \Lambda + \int_0^t x_2(\tau) \left(\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} - \lambda \right) d\tau, \quad (7)$$

где $\Lambda = n_2(0)$ – постоянное положительное пороговое значение.

Будем полагать, что при $n_2(t) > \Lambda$ популяция хищников находится на участке, а при $n_2(t) < \Lambda$ – вне участка. Таким образом, критерием ухода популяции хищников с участка в данной работе является пищевая привлекательность. Отметим, что необходимость учета пороговых эффектов в моделях поведения популяций отмечена в [1, 2].

Итак, для $n_2(t)$ будем использовать выражение (7), предлагаемое на основе концепций

Р. Ардити, Л. Гинзбурга и У. Гамильтона. За счет интеграла в выражении для пищевой привлекательности решение об уходе принимается с учетом предыстории. Действительно, чтобы популяция ушла с участка из-за нехватки пищевого ресурса, она должна испытывать недостаток пищи в течение некоторого времени. Другими словами, происходит накопление недостатка пищевого ресурса, и когда накопление достигает порогового значения, популяция покидает участок. Таким образом, уход популяции носит инерционный характер.

Замечание 1. В общем случае пищевую привлекательность можно ввести в виде

$$n_2(t) = \int_0^t \tilde{f}(x_2(\tau)) \tilde{g} \left(\frac{x_1(\tau)}{x_2(\tau)} \right) d\tau.$$

В данной работе функции \tilde{f} и \tilde{g} линейны (см. (7)).

Равенство (7) эквивалентно дифференциальному уравнению

$$\dot{n}_2 = x_1 - \lambda x_2. \quad (8)$$

Так как $n_1(t) = C$, то в дальнейшем будем рассматривать и исследовать систему трех дифференциальных уравнений относительно $x_1(t), x_2(t), n_2(t)$. Объединяя систему (6) и уравнение (8) и обозначая $n_2(t)$ через $\tilde{n}(t)$, получим систему

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \\ \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m), \\ \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2. \end{cases} \quad (9)$$

В силу того, что в правые части первых двух уравнений системы (9) не входит \tilde{n} , в пространстве $\{(x_1, x_2, \tilde{n}) : x_1 \in \mathbf{R}, x_2 \in \mathbf{R}, \tilde{n} \in \mathbf{R}\}$ траектории этой системы располагаются на цилиндрических поверхностях, образующие которых параллельны оси $O\tilde{n}$, направляющие – траектории системы (6).

Решение системы (9) обозначим через

$$r(t, M_0) = (x_1(t, M_0), x_2(t, M_0), \tilde{n}(t, M_0)),$$

причем $r(0, M_0) = M_0$, где $M_0 = (x_{10}, x_{20}, \Lambda)$, $x_{10} = x_1(0), x_{20} = x_2(0), \Lambda = \tilde{n}(0)$.

Замечание 2. Для плоскости $\{(x_1, x_2, \tilde{n}) : x_1 \in \mathbf{R}, x_2 \in \mathbf{R}, \tilde{n} = 0\}$ будем использовать обозначение (x_1, x_2) . Вместо исследования поведения траекторий системы (9) достаточно исследовать поведение проекций траекторий системы (9) на плоскость (x_1, x_2) . Причем,

так как проекцией траектории системы (9) на (x_1, x_2) является траектория системы Лотки – Вольтерры (6), достаточно исследовать поведение траекторий системы (6) на координатной плоскости (x_1, x_2) . Проекцию точки $M_0(x_{10}, x_{20}, \Lambda)$ на плоскость (x_1, x_2) обозначим через $M_0(x_{10}, x_{20})$.

СРАВНЕНИЕ ПОДХОДОВ

Получим условие на оптимальное время ухода популяции хищников с участка, используя понятие пищевой привлекательности. Вывод условия проведем аналогично тому, который проводил Э. Чарнов в работе [8]. Рассмотрим два случая.

1. Функция $g(T)$ не учитывает объем популяции хищников и имеет вид

$$g(T) = \int_0^T \left(\frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda \right) dt,$$

где $T = T(M_0)$ – время, проведенное хищниками на участке, $x_1(t) = x_1(t, M_0), x_2(t) = x_2(t, M_0)$ – численность жертв и хищников в момент времени t соответственно, λ – постоянная положительная величина. Будем считать, что $x_1(t)/x_2(t)$ – энергия, усваиваемая хищником в единицу времени от потребления пищевого ресурса на участке без учета энергии, затраченной на поиск пищевого ресурса, λ – энергия, которую расходует хищник в единицу времени на поиск пищевого ресурса на участке. Таким образом, по смыслу $g(T)$ – это энергия, усвоенная хищником на участке за время T , с учетом энергии, затраченной на поиск пищевого ресурса на участке.

В дальнейшем полагаем, что $M_0 \in \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0\}$.

Средняя скорость потребления энергии $E_n(T) = E_n(T, M_0)$ вычисляется по формуле

$$E_n(T) = \frac{\int_0^T \left(\frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda \right) dt}{T}.$$

Оптимальное значение T , т. е. значение, при котором $E_n(T)$ максимальна, найдем, решая уравнение

$$E'_n(T) = 0$$

или

$$\frac{\left(\frac{x_1(T)}{x_2(T)} - \lambda \right) T - \int_0^T \left(\frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda \right) dt}{T^2} = 0.$$

После умножения на $T^2 > 0$ получим уравнение

$$\left(\frac{x_1(T)}{x_2(T)} - \lambda\right) T - \int_0^T \left(\frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda\right) dt = 0,$$

которое после деления на $T > 0$ запишем в виде

$$\frac{x_1(T)}{x_2(T)} - \lambda - E_n(T) = 0.$$

Далее, обозначив через E_n^* максимальное значение средней энергии, получим условие на T , при выполнении которого $E_n(T) = E_n^*$. Оно имеет вид

$$\frac{x_1(T)}{x_2(T)} = \lambda + E_n^*$$

или

$$x_1(T) - (\lambda + E_n^*)x_2(T) = 0,$$

где $E_n^* \geq 0$.

Таким образом, хищники покидают участок при $t = T$, где T – решение уравнения

$$x_1(T) - (\lambda + E_n^*)x_2(T) = 0.$$

Рассмотрим точку M_0 (рис. 2). По Э. Чарнову, оптимальному моменту ухода соответствует точка M_1 (см. рис. 2). В настоящей работе предполагается, что уход хищников происходит в момент времени t такой, что $\tilde{n}(t) = \Lambda$ и $\dot{\tilde{n}}(t) = x_1(t) - \lambda x_2(t) < 0$, которому соответствует, например, точка M_2 (см. рис. 2). Итак, для данной точки M_0 уход хищников с участка, основанный на понятии пищевой привлекательности, происходит позже, чем уход, прогнозируемый по принципу Э. Чарнова.

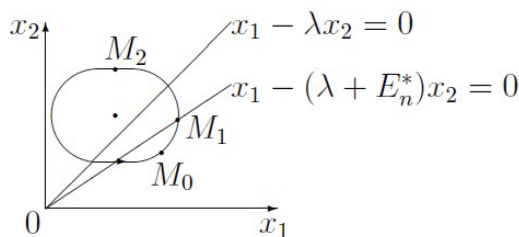


Рис. 2. В точке M_1 происходит уход по принципу Э. Чарнова, в точке M_2 – уход, основанный на понятии пищевой привлекательности

Fig. 2. At point M_1 there is a leaving based on the Charnov's principle, at point M_2 there is a leaving based on the concept of food attractiveness

2. Функция $g(T)$ с учетом объема популяции хищников x_2 примет вид

$$g(T) = \int_0^T x_2(t) \left(\frac{x_1(t)}{x_2(t)} - \lambda\right) dt$$

или

$$g(T) = \int_0^T (x_1(t) - \lambda x_2(t)) dt.$$

По смыслу $g(T)$ – это энергия, усвоенная популяцией хищников на участке за время T , с учетом энергии, затраченной хищниками на поиск пищевого ресурса на участке.

Средняя скорость потребления энергии $E_n(T) = E_n(T, M_0)$ вычисляется по формуле

$$E_n(T) = \frac{\int_0^T (x_1(t) - \lambda x_2(t)) dt}{T}.$$

Оптимальное значение T , т. е. значение, при котором $E_n(T)$ максимальна, найдем, решая уравнение

$$E_n'(T) = 0$$

или

$$\frac{(x_1(T) - \lambda x_2(T))T - \int_0^T (x_1(t) - \lambda x_2(t)) dt}{T^2} = 0.$$

После умножения на $T^2 > 0$ получим уравнение

$$(x_1(T) - \lambda x_2(T))T - \int_0^T (x_1(t) - \lambda x_2(t)) dt = 0,$$

которое после деления на $T > 0$ может быть записано в виде

$$x_1(T) - \lambda x_2(T) - E_n(T) = 0.$$

Далее, обозначив через E_n^* максимальное значение средней энергии, получим условие на T , при выполнении которого $E_n(T) = E_n^*$. Оно имеет вид

$$x_1(T) - \lambda x_2(T) = E_n^*.$$

Таким образом, хищники уходят с участка при $t = T$, где T – решение уравнения

$$x_1(T) - \lambda x_2(T) = E_n^* \geq 0.$$

Рассмотрим точку M_0 (рис. 3). Оптимальному моменту ухода по Э. Чарнову соответствует точка M_1 (см. рис. 3). В данной работе предполагается, что уход хищников происходит в момент времени t такой, что $\tilde{n}(t) = \Lambda$ и $\dot{\tilde{n}}(t) = x_1(t) - \lambda x_2(t) < 0$, которому соответствует, например, точка M_2 (см. рис. 3).

Итак, для данной точки M_0 уход хищников с участка, основанный на понятии пищевой привлекательности, происходит позже, чем уход, прогнозируемый с помощью принципа Э. Чарнова.

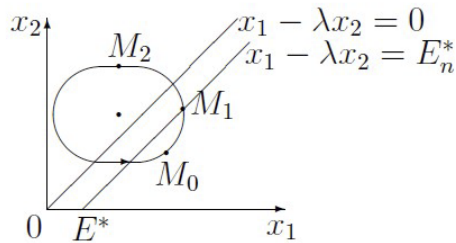


Рис. 3. В точке M_1 происходит уход по принципу Э. Чарнова, в точке M_2 – уход, основанный на понятии пищевой привлекательности

Fig. 3. At point M_1 there is a leaving based on the Charnov's principle, at point M_2 there is a leaving based on the concept of food attractiveness

Таким образом, где бы ни находилась точка M_0 , при условии, что $M_0 \in \{(x_1, x_2) : x_1 - \lambda x_2 > 0\}$, прямая, соответствующая принципу Э. Чарнова, лежит ниже модельной $x_1 - \lambda x_2 = 0$. Следовательно, уход по принципу Э. Чарнова происходит раньше, чем уход, основанный на понятии пищевой привлекательности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен подход к оцениванию момента времени ухода популяции с участка, содержащего питательный ресурс. В отличие от подхода Э. Чарнова, учитывается состояние участка, динамически изменяющееся во времени. Показано, что время пребывания популяции мигрирующего хищника на участке превышает величину, найденную на основе подхода Э. Чарнова. Следовательно, момент ухода популяции с участка, получаемый с помощью предложенного подхода, более согласуется с реальными наблюдениями [11].

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
3. Кириллов А. Н. Динамические системы с переменной структурой и размерностью // Известия вузов. Приборостроение. 2009. Т. 52, № 3. С. 23–28.

4. Кириллов А. Н. Системы с переменным фазовым пространством в моделировании процессов биологической очистки // Всероссийская школа-коллоквиум «Математические проблемы экологии»: Тезисы докладов. Душанбе, 1991. С. 44.

5. Кириллов А. Н. Экологические системы с переменной размерностью // Обозрение прикладной и промышленной математики. 1999. Т. 6, вып. 2. С. 318–336.

6. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 746 с.

7. Arditi R., Ginzburg L. Coupling in predator-prey dynamics: Ratio-Dependence // Journal of Theoretical Biology. 1989. Vol. 139. P. 311–326.

8. Charnov E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theoretical population biology. 1976. Vol. 9, no. 2. P. 129–136.

9. Hamilton W. Geometry for the selfish herd // Journal of Theoretical Biology. 1971. Vol. 31. P. 295–311.

10. Leonov G. A. Mathematical problems of control theory: an introduction. World Scientific, 2001. 172 p.

11. Nonacs P. State dependent behavior and the Marginal Value Theorem // Behavioral Ecology. 2001. Vol. 12, no. 1. P. 71–83.

12. Taha H. A. Operations Research. New York: Macmillan, 1971. 703 p.

REFERENCES

1. Begon M., Harper J., Townsend C. Ecology. Individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Scientific Publ.; 1986. 876 p.
2. Begon M., Harper J., Townsend C. Ecology. Individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Scientific Publ.; 1986. 876 p.
3. Kirillov A. N. Dynamical systems with varying structure and dimensions. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Priboroostroenie = Journal of Instrument Engineering*. 2009;52(3):23–28. (In Russ.)
4. Kirillov A. N. Systems with varying phase space in the modeling of biological purification processes. *Vserossiiskaya shkola-kollokvium. Matematicheskie problemy ekologii = All-Russian School and Colloquium. Mathematical problems in ecology*. Dushanbe; 1991. P. 44. (In Russ.)
5. Kirillov A. N. Ecological systems with varying dimensionality. *Obozrenie prikladnoi i promyshlennoi matematiki = Surveys in Applied and Industrial Mathematics*. 1999;6(2):318–336. (In Russ.)
6. Odum E. P. Fundamentals of ecology. Third Edition, Philadelphia: W. B. Saunders Co.; 1971. 574 p.

7. *Arditi R., Ginzburg L.* Coupling in predator-prey dynamics: Ratio-Dependence. *Journal of Theoretical Biology.* 1989;139:311–326.
8. *Charnov E. L.* Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology.* 1976;9(2):129–136.
9. *Hamilton W.* Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology.* 1971;31:295–311.
10. *Leonov G. A.* Mathematical problems of control theory: An introduction. World Scientific; 2001. 172 p.
11. *Nonacs P.* State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behavioral Ecology.* 2001; 12(1):71–83.
12. *Taha H. A.* Operations Research. New York: Macmillan; 1971. 703 p.

Поступила в редакцию / received: 05.04.2022; принята к публикации / accepted: 20.05.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кириллов Александр Николаевич
д-р физ.-мат. наук, доцент, ведущий научный сотрудник

e-mail: krlv1812@yandex.ru

Иванова Александра Сергеевна
канд. физ.-мат. наук, младший научный сотрудник

e-mail: a_s_ivanova@bk.ru

CONTRIBUTORS:

Kirillov, Alexander
Dr. Sci. (Phys.-Math.), Associate Professor, Leading Researcher

Ivanova, Alexandra
Cand. Sci. (Phys.-Math.), Junior Researcher