

УДК 517.91

## ДИНАМИКА ОПТИМАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ДВУХВИДОВОГО БИОСООБЩЕСТВА С ДВУМЯ УЧАСТКАМИ ОБИТАНИЯ С УЧЕТОМ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ И МИГРАЦИИ

А. М. Сазонов

*Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН,  
ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910)  
Институт математики и информационных технологий,  
Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910)*

В статье рассматривается задача теории оптимального фуражирования, а именно, задача выбора популяцией наиболее пригодного участка обитания и нахождения условий ухода из него. Динамика взаимодействия популяций хищника и жертвы описывается модифицированной системой Лотки – Вольтерры с внутривидовой конкуренцией жертв. Предполагается, что жертвы имеют возможность мигрировать между участками обитания. В работе развивается подход Чарнова – Кривана, учитывая критику касательно невозможности для популяции обладания точной информацией о качестве всех участков. Для этого ставится задача нахождения оптимальных с точки зрения равновесия по Нэшу долей остающихся на участке жертв. Таким образом, оптимальная стратегия поведения определяется только для текущего участка обитания популяции. Исследуется полученная на основе равновесия по Нэшу гибридная система. Получены достаточные условия инвариантности одной из областей фазового пространства гибридной системы и устойчивости положения равновесия в данной области.

Ключевые слова: динамические системы; теория оптимального фуражирования; гибридные системы; равновесие по Нэшу

Для цитирования: Сазонов А. М. Динамика оптимального поведения двухвидового биосообщества с двумя участками обитания с учетом внутривидовой конкуренции и миграции // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 4. С. 60–64. doi: 10.17076/mat2094

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

# A. M. Sazonov. DYNAMICS OF THE OPTIMAL BEHAVIOUR OF A TWO-SPECIES BIOCOMMUNITY WITH TWO PATCHES TAKING INTO ACCOUNT INTRASPECIFIC COMPETITION AND MIGRATION

*Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)  
Institute of Mathematics and Information Technologies, Petrozavodsk State University (33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)*

The paper examines a problem of the optimal foraging theory, namely, the problem of choosing the most suitable patch by a population and finding the conditions for leaving it. The dynamics of the interaction between the predators and the preys is described by a modified Lotka–Volterra system taking into account the intraspecific competition among the prey and the feasibility of migration for the predator and the prey. Prey are assumed to have the possibility to migrate between patches. The paper furthers the approach of Charnov–Krivan taking into account the criticism concerning the impossibility for the population to have full information on the quality of all patches. This is done by posing the problem of finding optimal in the sense of the Nash equilibrium shares of the prey staying in the patch. Thus, the optimal behavior strategy is determined only for the patch currently occupied by the population. The hybrid system based on the Nash equilibrium is studied. The sufficient conditions for the invariance of a domain of the hybrid system's phase space and stability of the equilibrium in this domain are determined.

**Keywords:** dynamical systems; optimal foraging theory; hybrid systems; Nash equilibrium

**For citation:** Sazonov A. M. Dynamics of the optimal behaviour of a two-species biocommunity with two patches taking into account intraspecific competition and migration. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 4. P. 60–64. doi: 10.17076/mat2094

**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

В статье рассматривается задача теории оптимального фуражирования, а именно, задача выбора наиболее пригодного участка обитания 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 [3] 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 [4], 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 [6]. В работах [1, 5] предложено развитие концепции В. Кривана, учитывающее критику, представленную в [6]. Согласно предложенному подходу, в качестве принципа оптимальности при выборе участка используется равновесие по Нэшу. При этом, в отличие от подхода 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.

Настоящая работа развивает исследование [1, 5], в которых рассматривается миграция 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.

## ЗАДАЧА ОПТИМАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖЕРТВ

### Постановка задачи

Рассмотрим следующие динамические системы, описывающие динамику взаимодействующих на участках популяций хищника и жертвы, учитывающую миграцию жертв между участками:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 p_1 - b_1 p_1^2 x_1 - \mu_1(1 - p_1)) \\ - c_1 p_1 x_1 y_1 + \mu_2(1 - p_2)x_2 \\ = f_1(x_1, x_2, y_1, p_1, p_2), \\ \dot{y}_1 = y_1(k_1 c_1 p_1 x_1 - m_1) = g_1(x_1, y_1), \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 p_2 - b_2 p_2^2 x_2 - \mu_2(1 - p_2)) \\ - c_2 p_2 x_2 y_2 + \mu_1(1 - p_1)x_1 \\ = f_2(x_1, x_2, y_2, p_1, p_2), \\ \dot{y}_2 = y_2(k_2 c_2 p_2 x_2 - m_2) = g_2(x_2, y_2), \end{cases} \quad (1)$$

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 отсутствие 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  $\dot{x}_1, \dot{x}_2$ , то есть  $f_1, f_2$ . 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  $f_1(p_1^*, p_2^*) = \max_{p_1} f_1(p_1, p_2^*)$ ,  $f_2(p_1^*, p_2^*) = \max_{p_2} f_2(p_1^*, p_2)$ .

### Равновесие по Нэшу

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

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

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

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

$$D_1 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geq y_1^+, y_2 \geq y_2^+\},$$

$$D_2 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1^- \leq y_1 < y_1^+, y_2 \geq y_2^+\},$$

$$D_3 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geq y_1^+, y_2^- \leq y_2 < y_2^+\},$$

$$D_4 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1^- \leq y_1 < y_1^+, y_2^- \leq y_2 < y_2^+\},$$

$$D_5 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 < y_1^-, y_2 \geq y_2^+\},$$

$$D_6 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 < y_1^-, y_2^- \leq y_2 < y_2^+\},$$

$$D_7 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 \geq y_1^+, y_2 < y_2^-\},$$

$$D_8 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1^- \leq y_1 < y_1^+, y_2 < y_2^-\},$$

$$D_9 = \{z \in \mathbb{R}_+^4 : y_1 < y_1^-, y_2 < y_2^-\},$$

где  $y_i^+ = \frac{a_i + \mu_i}{c_i}$ ,  $y_i^- = \frac{a_i + \mu_i - 2b_i x_i}{c_i}$ ,  $i = 1, 2$ .

*Доказательство.* Рассмотрим уравнение

$$\frac{\partial f_1(p_1, p_2)}{\partial p_1} = a_1 x_1 - 2b_1 p_1 x_1^2 + \mu_1 x_1 - c_1 x_1 y_1 = 0.$$

Поскольку  $x_1 > 0$ , получим  $p_1 = \frac{a_1 + \mu_1 - c_1 y_1}{2b_1 x_1} = \hat{p}_1$ . Условие  $p_2 \leq 1$  равносильно  $y_1 \geq \frac{a_1 + \mu_1 - 2b_1 x_1}{c_1}$ . Ясно, что если  $y_1 \leq \frac{a_1 + \mu_1 - 2b_1 x_1}{c_1}$ , то  $p_1 = 1$ . Если  $z \in D_1 \cup D_2$ , то есть  $p_1 < 0$ , очевидно, следует полагать  $p_1 = 0$ .

Подставив  $p_1 = \hat{p}_1$  и  $p_1 = 0$  в  $f_2(x_1, x_2, y_2, p_1, p_2)$ , в обоих случаях получим

$$\frac{\partial f_2(p_1, p_2)}{\partial p_2} = a_2 x_2 - 2b_2 p_2 x_2^2 + \mu_2 x_2 - c_2 x_2 y_2.$$

Отсюда получим  $p_2 = \frac{a_2 + \mu_2 - c_2 y_2}{2b_2 x_2} = \hat{p}_2$ . Условие  $p_2 \leq 1$  равносильно  $y_2 \geq \frac{a_2 + \mu_2 - 2b_2 x_2}{c_2}$ . Ясно, что если  $y_2 \leq \frac{a_2 + \mu_2 - 2b_2 x_2}{c_2}$ , то  $p_2 = 1$ . Если  $z \in D_1 \cup D_3$ , то есть  $p_2 < 0$ , очевидно, следует полагать  $p_2 = 0$ .  $\square$

**Замечание 1.** 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.

Система с переменной структурой

Рассмотрим систему (1) при полученных в теореме 1 равновесных по Нэшу стратегиях  $(p_1^*, p_2^*)$ . Получим следующую гибридную систему, имеющую вид системы с переменной структурой, описывающую оптимальное миграционное поведение популяций:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -\mu_1 x_1 + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = -m_1 y_1, \\ \dot{x}_2 = -\mu_2 x_2 + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = -m_2 y_2, \end{cases} \quad z \in D_1. \quad (2)$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \frac{(a_1 + \mu_1 - c_1 y_1)^2}{4b_1} - \mu_1 x_1 + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = k_1 c_1 y_1 \left( \frac{a_1 + \mu_1 - c_1 y_1}{2b_1} - \frac{m_1}{k_1 c_1} \right), \\ \dot{x}_2 = -\mu_2 x_2 + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = -m_2 y_2, \end{cases} \quad z \in D_2. \quad (3)$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -\mu_1 x_1 + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = -m_1 y_1, \\ \dot{x}_2 = \frac{(a_2 + \mu_2 - c_2 y_2)^2}{4b_2} - \mu_2 x_2 + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = k_2 c_2 y_2 \left( \frac{a_2 + \mu_2 - c_2 y_2}{2b_2} - \frac{m_2}{k_2 c_2} \right), \end{cases} \quad z \in D_3. \quad (4)$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \frac{(a_1 + \mu_1 - c_1 y_1)^2}{4b_1} - \mu_1 x_1 + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = k_1 c_1 y_1 \left( \frac{a_1 + \mu_1 - c_1 y_1}{2b_1} - \frac{m_1}{k_1 c_1} \right), \\ \dot{x}_2 = \frac{(a_2 + \mu_2 - c_2 y_2)^2}{4b_2} - \mu_2 x_2 + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = k_2 c_2 y_2 \left( \frac{a_2 + \mu_2 - c_2 y_2}{2b_2} - \frac{m_2}{k_2 c_2} \right), \end{cases} \quad z \in D_4.$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_1 x_1 - c_1 y_1) + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = y_1(k_1 c_1 x_1 - m_1), \\ \dot{x}_2 = -\mu_2 x_2, \\ \dot{y}_2 = -m_2 y_2, \end{cases} \quad z \in D_5. \quad (5)$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_1 x_1 - c_1 y_1) + \mu_2 x_2, \\ \dot{y}_1 = y_1(k_1 c_1 x_1 - m_1), \\ \dot{x}_2 = \frac{(a_2 + \mu_2 - c_2 y_2)^2}{4b_2} - \mu_2 x_2 + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = k_2 c_2 y_2 \left( \frac{a_2 + \mu_2 - c_2 y_2}{2b_2} - \frac{m_2}{k_2 c_2} \right), \end{cases} \quad z \in D_6.$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -\mu_1 x_1, \\ \dot{y}_1 = -m_1 y_1, \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_2 x_2 - c_2 y_2) + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = y_2(k_2 c_2 x_2 - m_2), \end{cases} \quad z \in D_7. \quad (6)$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \frac{(a_1 + \mu_1 - c_1 y_1)^2}{4b_1} - \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_1 = k_1 c_1 y_1 \left( \frac{a_1 + \mu_1 - c_1 y_1}{2b_1} - \frac{m_1}{k_1 c_1} \right), \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_2 x_2 - c_2 y_2) + \mu_1 x_1, \\ \dot{y}_2 = y_2(k_2 c_2 x_2 - m_2), \end{cases} \quad z \in D_8.$$

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_1 x_1 - c_1 y_1), \\ \dot{y}_1 = y_1(k_1 c_1 x_1 - m_1), \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_2 x_2 - c_2 y_2), \\ \dot{y}_2 = y_2(k_2 c_2 x_2 - m_2), \end{cases} \quad z \in D_9. \quad (7)$$

**Теорема 2.** Положения равновесия  $P_i \notin D_i$ ,  $i = 1, 2, 3, 5, 7$ , положительные полутраектории соответствующих подсистем (2)–(6) покидают области  $D_i$ ,  $i = 1, 2, 3, 5, 7$ .

Множество  $D_9$  инвариантно, положение равновесия  $P_9 \in D_9$  устойчиво, если  $b_i < k_i c_i < \frac{2b_i(\mu_i - m_i)}{a_i + \mu_i}$ ,  $a_i k_i c_i > m_i b_i$ ,  $2m_i < \mu_i - a_i$ ,  $\max(a_i, m_i) < \mu_i$ ,  $i = 1, 2$ .

*Доказательство.* Очевидно, положение равновесия  $P_i = (x_1^{(i)}, y_1^{(i)}, x_2^{(i)}, y_2^{(i)}) \notin D_i$ ,  $i = 1, 2, 3, 5, 7$ , поскольку для любого из указанных  $P_i$  существует  $y_j^{(i)} = 0$ ,  $j \in \{1, 2\}$ , а минимально возможные значения переменных  $y_j$  в областях  $D_i$ :  $\frac{a_j + \mu_j}{c_j} > 0$ ,  $j = 1, 2$ .

Отметим, что для каждой из систем (2)–(6) существует  $p_j^* = 0$ ,  $j \in \{1, 2\}$ . Тогда для  $p_j^* = 0$  при любом  $R \geq \frac{a_j + \mu_j}{c_j}$  имеем  $\dot{y}_j < 0$  при  $y_j = R$ . Следовательно, положительные полутраектории системы пересекают любую гиперплоскость  $y_j = R$ , где  $R \geq \frac{a_j + \mu_j}{c_j}$  (включая граничную), в направлении убывания  $y_j$ . Отсюда получаем, что положительные полутраектории соответствующих подсистем (2)–(6) покидают области  $D_i$ ,  $i = 1, 2, 3, 5, 7$ , через граничную гиперплоскость  $y_j = \frac{a_j + \mu_j}{c_j}$ , где  $p_j^* = 0$ ,  $j \in \{1, 2\}$ .

Найдем теперь достаточные условия инвариантности области  $D_9$ . Ясно, что действующая в этой области система (7) представляет собой совокупность двух независимых двумерных систем (первые два и вторые два уравнения системы (7) соответственно). Следовательно, можно проводить качественный анализ каждой из подсистем отдельно. Рассмотрим систему, состоящую из первых двух уравнений системы (7). Скалярное произведение правых частей этой системы на нормаль  $\tau_1 = (2b_1, c_1)$  к границе  $y_1 = \frac{a_1 + \mu_1 - 2b_1 x_1}{c_1}$  соответствующей области имеет вид

$$2b_1 \dot{x}_1 + c_1 \dot{y}_1 = 2b_1(b_1 - k_1 c_1)x_1^2 + (k_1 c_1(a_1 + \mu_1) + 2b_1(m_1 - \mu_1))x_1 - m_1(a_1 + \mu_1). \quad (8)$$

Ясно, что выражение (8) отрицательно при всех  $x_1 \geq 0$ , если  $b_1 < k_1 c_1$ ,  $k_1 c_1 < \frac{2b_1(\mu_1 - m_1)}{a_1 + \mu_1}$ , что требует  $m_1 < \mu_1$ . Условие  $b_1 < \frac{2b_1(\mu_1 - m_1)}{a_1 + \mu_1}$  равносильно  $2m_1 < \mu_1 - a_1$ , что требует  $a_1 < \mu_1$ . Очевидно, для границы  $y_2 = \frac{a_2 + \mu_2 - 2b_2 x_2}{c_2}$

области, соответствующей системе из двух последних уравнений (7), рассуждение полностью аналогично. Таким образом, поскольку  $\mathbb{R}_+^4$  инвариантно для системы (7), получаем, что приведенные выше условия достаточны для инвариантности  $D_9$ .

Согласно [2] положение равновесия  $P_9$  устойчиво для системы (7). Таким образом, из инвариантности  $D_9$  следует утверждение об устойчивости  $P_9$ .  $\square$

**Замечание 2.** Следует отметить, что приведенные в теореме 2 результаты с точки зрения предметной области означают, что полная миграция с любого из участков ( $p_j^* = 0$ ,  $j \in \{1, 2\}$ ) возможна только в течение конечного времени, поскольку положительные полутраектории соответствующих подсистем покидают свои области фазового пространства за конечное время. Полученные в теореме 2 достаточные условия инвариантности области  $D_9$  и устойчивости положения равновесия  $P_9$  с точки зрения предметной области являются условиями постоянного отсутствия миграции между участками для начальных значений численностей популяций хищников и жертв, принадлежащих  $D_9$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе рассмотрения поставленной задачи получены оптимальные с точки зрения равновесия по Нэшу доли остающихся на участке жертв. Исследована полученная на основе равновесия по Нэшу гибридная система. Согласно результатам анализа, полная миграция с любого из участков возможна только в течение конечного времени. Получены достаточные условия инвариантности области фазового пространства гибридной системы, соответствующей случаю отсутствия миграции, и устойчивости положения равновесия в данной области.

## ЛИТЕРАТУРА

1. 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. 29, вып. 4. С. 518–531. doi: 10.18255/1818-1015-2018-3-268-275

Поступила в редакцию / received: 24.04.2025; принята к публикации / accepted: 23.05.2025.  
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Сазонов Александр Михайлович  
канд. физ.-мат. наук, младший научный сотрудник  
e-mail: sazon-tb@mail.ru

2. Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М., 1978. 352 с.

3. Charnov E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Popul. Biol. 1976. Vol. 9, no. 2. P. 129–136.

4. Cressman R., Krivan V. Two-patch population models with adaptive dispersal: the effects of varying dispersal speeds // J. Math. Biol. 2013. Vol. 67, no. 2. P. 329–358. doi: 10.1007/s00285-012-0548-3

5. Ivanova A. S., Kirillov A. N. Equilibrium and control in the biocommunity species composition preservation problem // Autom. Remote Control. 2017. Vol. 78, no. 8. P. 1500–1511. doi: 10.1134/S0005117917080100

6. Matsumura S., Arlinghaus R., Dieckmann U. Foraging on spatially distributed resources with suboptimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution // Oikos. 2010. Vol. 119, no. 9. P. 1469–1483. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18196.x

## REFERENCES

1. Danilova I. V., Kirillov A. N. Optimal behavior dynamics of the two-species community with intraspecific competition and migration. *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Matematika. Mekhanika. Komp'yuternye Nauki = The Bulletin of Udmurt University. Mathematics. Mechanics. Computer Science*. 2019;29(4):518–531. (In Russ.)

2. Svirizhev Yu. M., Logofet D. O. Stability of biological communities. Moscow: Nauka; 1978. 352 p. (In Russ.)

3. Charnov E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 1976;9(2):129–136.

4. Cressman R., Krivan V. Two-patch population models with adaptive dispersal: the effects of varying dispersal speeds. *J. Math. Biol.* 2013;67(2):329–358. doi: 10.1007/s00285-012-0548-3

5. Ivanova A. S., Kirillov A. N. Equilibrium and control in the biocommunity species composition preservation problem. *Autom. Remote Control*. 2017; 78(8):1500–1511. doi: 10.1134/S0005117917080100

6. Matsumura S., Arlinghaus R., Dieckmann U. Foraging on spatially distributed resources with suboptimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution. *Oikos*. 2010;119(9):1469–1483. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18196.x

## CONTRIBUTOR:

Sazonov, Alexander  
Cand. Sci. (Phys.-Math.), Junior Researcher