

Модели пространственно распределенных сообществ растений: подход, основанный на использовании интегро-дифференциальных уравнений

Введение

Сообщества растений — центральное звено в структуре практически любого биоценоза. Они не только основные источники органического вещества, но и структурные компоненты экосистем, целиком определяющие их облик и строение. Наиболее существенная особенность многих фитоценозов заключается в более или менее выраженной пространственной неоднородности: большинство видов растений, как правило, заполняют места обитания весьма неравномерно, образуя скопления и пустоты, что далеко не всегда удается убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды. Наиболее ярким примером может служить выраженная пятнистость тундровых фитоценозов. Эта особенность, по-видимому, определяется характером взаимодействия растений, расположенных вблизи друг от друга, которое обуславливает как увеличение биомассы (новая поросль), так и ограничение ее роста, вызванное конкуренцией за ресурсы жизнедеятельности (в первую очередь за свет).

Продемонстрируем это путем построения и исследования соответствующей модели пространственно-временной динамики изолированной популяции какого-либо вида растений, размножающихся вегетативно, например, используя корневые отростки. Действительно, поскольку способ размножения не имеет принципиального значения, выбираем дающий лучшее представление о методе моделирования.

Вывод уравнения динамики.

Пусть рассматриваемая популяция обитает на некотором физическом пространстве M . Наиболее естественно считать это пространство двухмерным, однако часть результатов более наглядна на одномерном пространстве; воспользуемся этим, несмотря на экзотичность ситуации. Будем считать пространство однородным, координаты (x, y) точек его для одномерного случая - числами, для случая большего числа измерений - векторами. Пусть $u(x)$ - плотность биомассы в точке x .

Выведем уравнения динамики плотности биомассы, воспользовавшись аналогией с выводом логистического уравнения на основе баланса между процессами рождаемости и смертности. Условно можно считать, что в каждой точке пространства x происходят два процесса: прирост биомассы со скоростью $B(x)$ и деградация биомассы со скоростью $D(x)$. Уравнение для приращения плотности биомассы в точке x за время Δt имеет следующий вид:

$$\Delta u(t, x) = B(x) \Delta t - D(x) \Delta t. \quad (1)$$

Рассмотрим процесс роста растений. Будем считать, что растения в точке y растут со скоростью, пропорциональной их плотности $u(t,y)$ (т.е. полный прирост биомассы за время Δt составляет $\delta_l^0 = au(t,y)\Delta t$, где a - коэффициент пропорциональности, эквивалентный репродуктивному потенциалу популяции), но при этом они одновременно дают отростки в соседние точки, причем чем дальше от y эта точка, тем меньше биомассы в нее прорастает. Обозначим через $\alpha_0(x,y)$ долю биомассы из точки y , прорастающую в точку x . Таким образом, если в точке y растение увеличивает свою биомассу на величину δ_l^0 , то при этом в точку x прорастает биомасса в количестве

$$\delta_l = \alpha_0(x,y)\delta_l^0 = \alpha_0(x,y) \cdot au(y,t)\Delta t.$$

Чтобы получить полный прирост биомассы в точке x , просуммируем приросты биомассы в точку x от всех растений, т.е. проинтегрируем по M . В результате получим:

$$B(x)\Delta t = \left(\int_M \alpha(x,y)u(t,y)dy \right) \Delta t, \quad (2)$$

где $\alpha(x,y) = a \cdot \alpha_0(x,y)$.

Рост популяции сдерживается недостатком каких-либо лимитирующих факторов (солнечного света, жизненного пространства, минеральных ресурсов и др.). Это формализуется как процесс деградации биомассы - $D(x)\Delta t$. Будем считать, что угнетение биомассы растений в точке x вызвано конкурентными воздействиями растений, расположенных в соседних точках. Предположим, в соответствии с концепцией действующих масс, что растения в точке y вызывают конкурентное подавление роста биомассы в точке x со скоростью, пропорциональной произведению плотностей эффективных («действующих») биомасс в этих точках. Таким образом, за время Δt рост биомассы в точке x оказывается подавлен на величину $\delta_2 = b \cdot \beta_0(x,y)u^*(x,t)u^*(y,t)\Delta t$, где β_0 отражает (как выше α_0) уменьшение влияния точки y с увеличением расстояния до нее, $u^*(x,t)$ и $u^*(y,t)$ - эффективные плотности подавляемой и подавляющей биомасс, b - коэффициент пропорциональности.

Величины $u^*(x,t)$ и $u^*(y,t)$ - функции соответствующих плотностей, т.е. $u^*(x,t) = \varphi(u(x,t))$ и $u^*(y,t) = \psi(u(y,t))$. По аналогии с моделью Пела-Томлинсона [9] выберем $\varphi(u)$ и $\psi(u)$ в виде степенных функций $\varphi(u) = u^\gamma$ и $\psi(u) = u^\rho$ ($\gamma > 0$, $\rho > 0$). Параметр γ характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию. При γ порядка 1 степень лимитирования пропорциональна плотности подавляемой биомассы. Уменьшение γ усиливает роль пространственной конкуренции, поскольку ее влияние оказывается значительно при малых плотностях ($u(x,t) < 1$). Параметр ρ отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы: при $\rho < 1$ основное подавление происходит при малых плотностях ($u(y,t) < 1$), а при $\rho > 1$ - при больших ($u(y,t) > 1$).

Таким образом, уменьшение биомассы в точке x за счет ее угнетения расположенными в точке y растениями будет:

$$\delta_2 = b \cdot \beta_0(x, y) u^\gamma(x, t) u^\rho(y, t) \Delta t.$$

Полное уменьшение биомассы в точке x за время Δt , вызванное конкуренцией растений за ресурсы жизнедеятельности, можно получить, суммируя вклад всех точек:

$$D(x) \Delta t = (u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy) \Delta t, \quad (3)$$

где $\beta(x, y) = b \cdot m \cdot \beta_0(x, y)$.

Подставляя (2) и (3) в (1), деля на Δt и переходя к пределу, получим искомое уравнение динамики:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy \quad (4)$$

Замечание. Можно предложить и другие виды функций $\varphi(u)$ и $\psi(u)$. Ограничимся одним примером для $\varphi(u(x, t))$. Можно считать, что при малых значениях $u(x, t)$ эффективная и наличествующая плотность подавляемой биомассы практически совпадают. Однако если в точке, x плотность биомассы достаточно велика, то уменьшение биомассы за счет ее угнетения растениями, расположенными в соседних точках, определяется, в основном, величиной биомасс этих растений и слабо зависит от $u(x, t)$. Следовательно, при достаточно больших $u(x, t)$ $\varphi(u)$ должна выходить на режим насыщения, т.е. стремиться к константе. Как показал А.Д.Базыкин [1], описанными свойствами обладает функция $\varphi(u) = tu/(m+u)$ (действительно, при $u \ll m$, u в знаменателе можно пренебречь, и $\varphi(u) \sim u$, а при $u \gg m$ пренебречь можно уже m и $\varphi(u) \sim m$). Если выбрать эту формализацию $\varphi(u)$, то уравнение динамики можно записать в виде:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - \frac{u(x, y)}{m + u(x, y)} \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy. \quad (5)$$

Заметим далее, что процессы роста могут зависеть от u не линейно, а более сложным образом, тогда $B(x)$ будет зависеть не от u , а от некоторой функции $f(u)$. Кроме того, можно вообще не конкретизировать вид функций $\varphi(u)$ и $\psi(u)$. Тогда уравнение динамики можно представить в более общем виде:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y) f(u(y, t)) dy - \varphi(u(x)) \int_M \beta(x, y) \psi(u(y)) dy. \quad (6)$$

В уравнение динамики входят ядра $\alpha(x, y)$, $\beta(x, y)$. В случае, когда пространство изотропно и однородно, ядра $\alpha(x, y)$ и $\beta(x, y)$ зависят только от расстояния ($\|x-y\|$) между точками x и y . Естественным видом ядра в этом случае является гауссовская кривая

$$\alpha(x, y) = s_\alpha \exp(-\|x-y\|^2/q_\alpha),$$

где s_α определяет высоту, а q_α - полуширину ядра.

Однако в реальности растения не могут оказывать свое влияние в очень далеких от них точках, всегда можно указать такое r_α что при $\|x-y\| > r_\alpha$ будет $\alpha(x,y)=0$. Поэтому при численном моделировании уравнений (4) и (5) ядра задаются в виде

$$\alpha(x, y) = \begin{cases} s_\alpha \exp(-\|x-y\|^2 / q_\alpha), & \|x-y\| \leq r_\alpha \\ 0, & \|x-y\| > r_\alpha \end{cases}$$

и

$$\beta(x, y) = \begin{cases} s_\beta \exp(-\|x-y\|^2 / q_\beta), & \|x-y\| \leq r_\beta \\ 0, & \|x-y\| > r_\beta. \end{cases}$$

Мозаичная структура биологического разнообразия, как следствие динамической неустойчивости

Рассмотрим как базовый вариант предлагаемой модели [2 - 6]:

$$\dot{u}_i(x, t) = \int_M \alpha_i(x, y) u_i(y, t) dy - u_i^{\gamma_i}(x, t) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x, y) u_j^{\rho_j}(y, t) dy, \quad (7)$$

где $u_i(x, t)$ - плотность биомассы i -го вида в точке x в момент времени t , M - физическое пространство, ареал обитания сообщества. Параметр γ_i характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию, параметр ρ_j отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы. Ядра $\alpha_i(x, y)$ характеризуют «прорастание» биомассы i -го вида из точки y в точку x , ядра $\beta_{ij}(x, y)$ характеризуют интенсивность конкурентного подавления биомассы i -го вида в точке x биомассой j -го вида, расположенного в точке y . Эти ядра ($\alpha_i(x, y)$ и $\beta_{ij}(x, y)$) зависят только от расстояния между точками x и y

В случае одновидового сообщества имеем одно уравнение динамики:

$$\dot{u}(x, t) = \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy \quad (8)$$

В случае двух видов систему (7) можно записать в виде (двувидовое сообщество конкурирующих видов):

$$\begin{cases} \dot{u}_1(x, t) = \int_M \alpha_1(x, y) u_1(y, t) dy - u_1^{\gamma_1}(x, t) \int_M (\beta_{11}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{12}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy \\ \dot{u}_2(x, t) = \int_M \alpha_2(x, y) u_2(y, t) dy - u_2^{\gamma_2}(x, t) \int_M (\beta_{21}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{22}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy \end{cases} \quad (9)$$

Результаты исследования одновидовой модели

Перед работой с моделью конкурирующих видов рассмотрим динамическое поведение одновидовой модели (8) Из однородности пространства следует независимость величин $\alpha^* = \int_M \alpha(x, y) dy$ и $\beta^* = \int_M \beta(x, y) dy$ от x . Поэтому распределенной модели (8) естественным образом соответствует локальная модель (модель, в которой плотность биомассы во всех точках пространства полагается одинаковой):

$$\dot{u}(t) = \alpha^* u(t) - \beta^* u^\gamma(t) u^\rho(t) \quad (10)$$

Уравнение (10) (при $\gamma + \rho > 1$) имеет единственное ненулевое асимптотически устойчивое стационарное решение $u(t) = \bar{u}$. Это означает, что из любого начального состояния $u(0) > 0$ величина $u(t)$ стремится к \bar{u} .

Соответственно, для распределенной модели (8) существует стационарное во времени и однородное по пространству решение - $u(t, x) = \bar{u}$. Однако это решение может не быть устойчивым. Возможность потери устойчивости однородного решения в модели (8) обусловлена наличием интегрального конкурентного подавления. Так, при достаточно больших значениях параметра γ (и фиксированных значениях других параметров), стационарное во времени и однородное по пространству решение $u(t, x) = \bar{u}$ модели (8) является асимптотически устойчивым. Из любого не нулевого начального состояния ($u(0, x) > 0$ хотя бы для каких-нибудь x) величина $u(t, x)$ стремится со временем к \bar{u} для всех x . Таким образом, при больших γ популяция растений заполняет все пространство своего места обитания, покрывая его равномерным "ковром", и устойчиво сохраняет такую пространственную структуру во времени.

Уменьшение параметра γ (которое можно интерпретировать, как усиление интенсивности конкурентного подавления при низких плотностях подавляемой биомассы) приводит к возникновению бифуркации динамического поведения модели (8), связанной с потерей устойчивости пространственно однородного решения и появлением неоднородных предельных распределений. При достаточно малых значениях параметра γ популяция уже не стремится к однородному распределению, и располагается так, что в одних точках пространства плотность растений оказывается существенно большей, чем в других.

Рассмотрим более подробно частный случай при $\rho = 0$. Приведем результаты исследования уравнения вида

$$\dot{u}(x, t) = \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u(y, t) dy \quad (11)$$

со следующими условиями нормировки $\int_M \alpha(x, y) dy \equiv \int_M \beta(x, y) dy \equiv 1$. Однородное стационарное решение этого уравнения $u(x) \equiv 1$ устойчиво, когда собственные числа

оператора, полученного путем линеаризации (11) в окрестности стационарного решения отрицательны. Применяя к одновидовой модели результаты предыдущих исследований [4], получаем, что собственные числа имеют вид

$$\lambda_i = a_i - b_i - \gamma, \quad (12)$$

где a_i и b_i – собственные числа интегральных операторов порождаемых ядрами $\alpha(x,y)$ и $\beta(x,y)$, соответственно. Формула показывает, что пространственный прирост биомассы (вегетативное размножение) стабилизирует пространственно однородное решение ($1 = a_0 > |a_i|$ для $i > 0$). Возникновение пространственно неоднородного решения оказывается также невозможно при высокой чувствительности конкурентных процессов к плотности биомассы (при высоких значениях γ). Появление неоднородных решений невозможно еще и при совпадении структуры пространственного роста со структурой пространственной конкуренции (при $a(x,y) = b(x,y)$ получаем $\lambda_i = -\gamma$, следовательно, однородное решение устойчиво). Рассмотрим наиболее простой вид ядер: $\alpha(x,y) = A$ при $|x-y| \leq r_1$, $\alpha(x,y) = 0$ при $|x-y| > r_1$; $\beta(x,y) = B$ при $|x-y| \leq r_2$, $\beta(x,y) = 0$ при $|x-y| > r_2$. Условие нормировки $2Ar_1 = 2Br_2 = 1$. На рис. 1 приведена диаграмма потери устойчивости однородного решения в координатах $\gamma - \ln r_2/r_1$ при значении r_1 равном 0.01 (абсолютное значение r_1 несущественно, вид диаграммы инвариантен к конкретной величине r_1 при $r_1 \ll 1$)

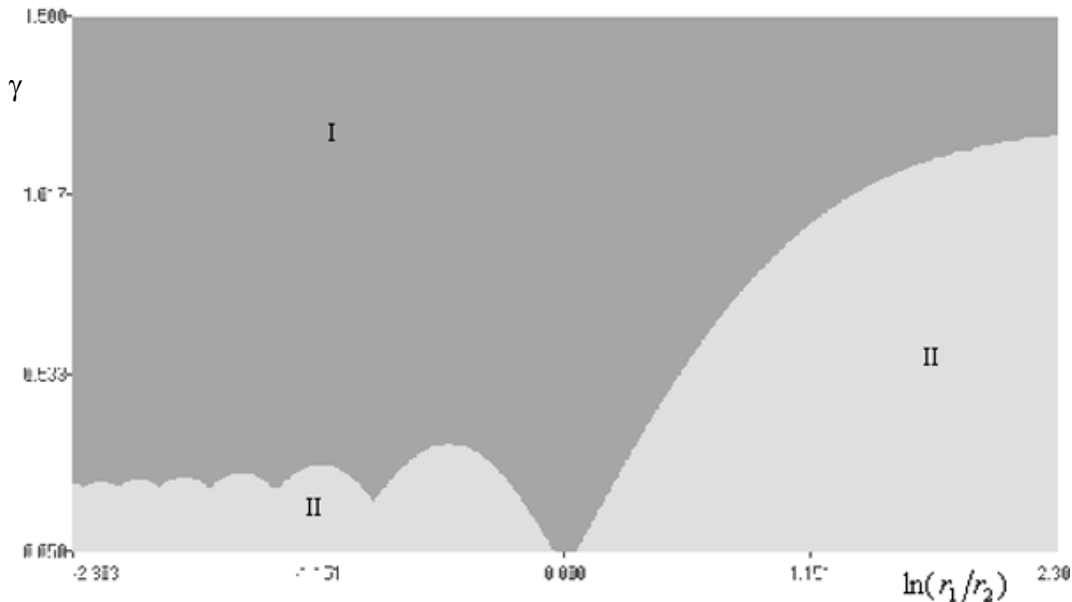


Рис.1. Бифуркационная диаграмма потери устойчивости пространственно однородного решения. В области 1 однородное решение устойчиво, в области 2 - неустойчиво. На границе областей происходит бифуркация с образованием устойчивого стационарного пространственно неоднородного решения.

При потере устойчивости однородного пространственного распределения происходит бифуркация с образованием устойчивого неоднородного решения. Степень неоднородности вблизи точки бифуркации пропорциональна удалению параметра от этой точки.

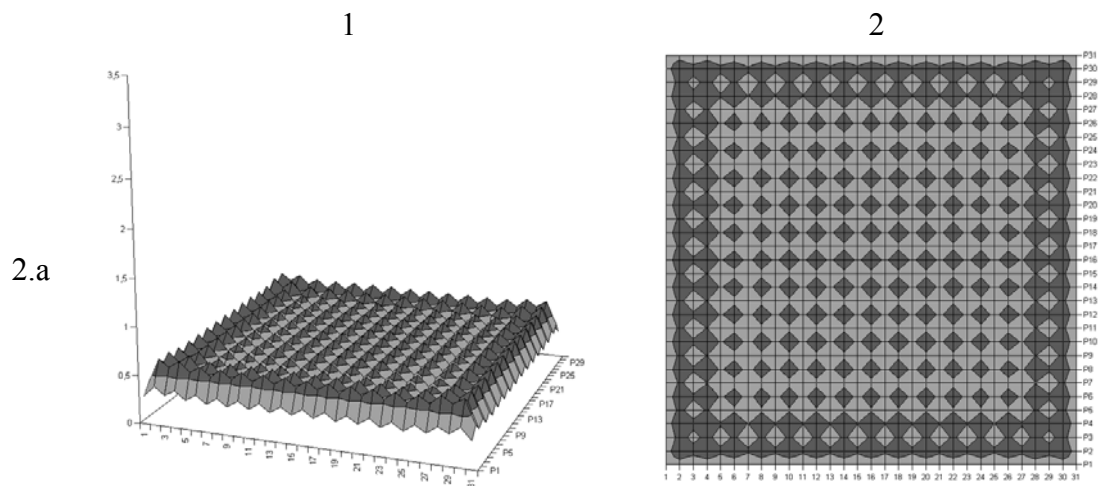
Далее было проведено численное исследование формы предельных неоднородных пространственных распределений решений уравнения (8) вдали от точки бифуркации в случае, когда ядра $\alpha(x,y)$ и $\beta(x,y)$ имеют вид усеченных гауссовских кривых

$$\alpha(x,y) = \begin{cases} S_\alpha \exp\left(-\frac{2\|x-y\|}{r_\alpha}\right), & \|x-y\| \leq r_\alpha \\ 0, & \|x-y\| \geq r_\alpha \end{cases} \quad (13)$$

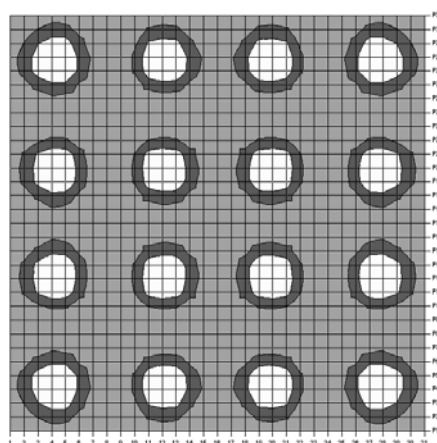
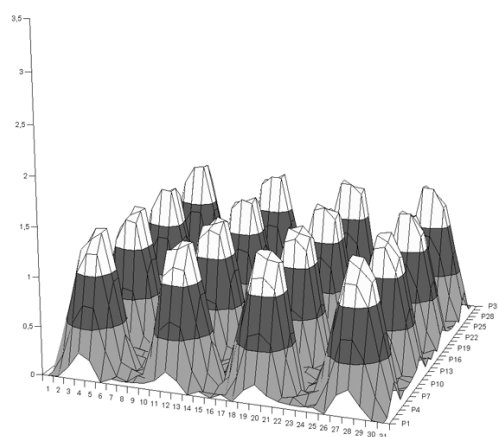
$$\beta(x,y) = \begin{cases} S_\beta \exp\left(-\frac{2\|x-y\|}{r_\beta}\right), & \|x-y\| \leq r_\beta \\ 0, & \|x-y\| \geq r_\beta \end{cases}$$

Оказалось, что решения уравнений оказываются сильно неоднородными по пространству и представляют собой ряд дискретных пиков ненулевой плотности, отделенных друг от друга свободным пространством. Такое неоднородное распределение может быть как устойчивым, так и неустойчивым.

Пример устойчивого неоднородного распределения для одновидового сообщества, описываемого уравнением (8) на квадратном ареале со стороной a ($a=30$). Начальное распределение биомассы по пространству задано однородным: $u(x,0) = 0,3$ при всех x . Для того, чтобы получить неоднородное пространственное распределение, параметр γ был взят



2.б



2.в

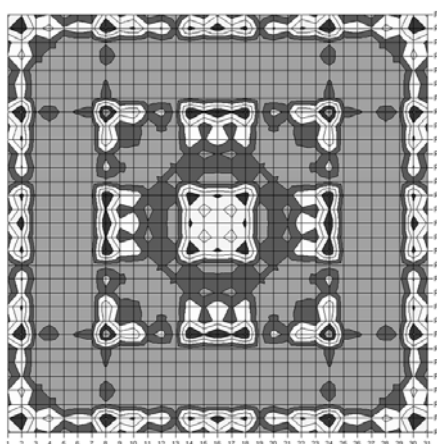
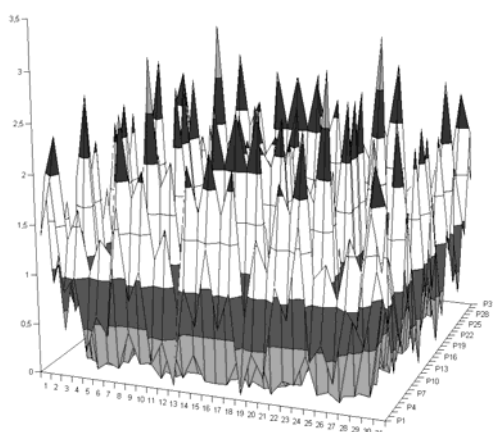
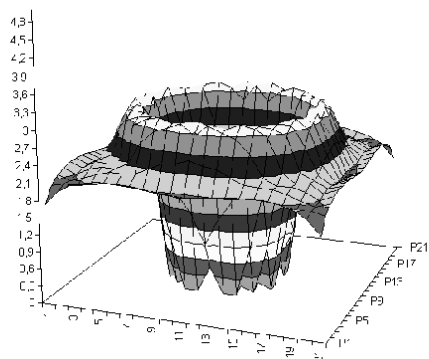


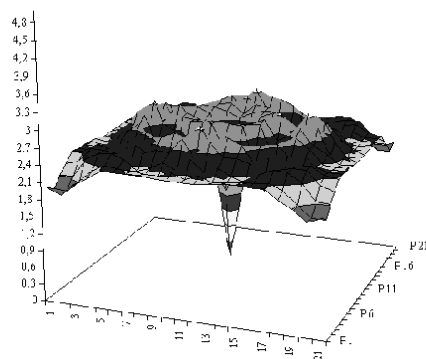
Рис.2. Примеры устойчивых пространственно неоднородных решений (1 – «вид сбоку», 2 – «вид сверху»)

достаточно малым ($\gamma = 0,1$), а параметр ρ - больше 1 ($\rho = 3,9$), радиус ядра конкурентного воздействия больше радиуса ядра прорастания $r_\beta < r_\alpha$: $r_\alpha = 1, r_\beta = 5.9$. Через некоторое время получено неоднородное распределение (рис.2.а). При этом плотность биомассы распределена следующим образом: по краям области M значение $u(x,t)$ оказывается наименьшим, затем по периметру идет ряд пиков «через один» с наибольшим значением $u(x,t)$, затем полоса «впадин», снова полоса пиков, и т.д. Высота пиков в центре меньше, чем по краям. Всего 15 пиков по каждой координате. Если теперь увеличивать значение параметра r_α , то неоднородность распределения будет увеличиваться: сначала число пиков уменьшится, между ними появятся точки, в которых биомасса равна нулю, амплитуда пиков возрастет (в этих точках биомасса будет почти в три раза больше начальной), их число станет равным 4 по каждой координате (рис. 2.б). Затем, если взять $r_\alpha > r_\beta$, то распределение станет крайне неоднородным (рис. 2.в), с большим числом пиков и большой их амплитудой ($\max u(x,t)$ больше $u(x,0)$ в 10 раз), между пиками останутся точки с нулевой плотностью, но их станет значительно меньше по сравнению с предыдущими результатами.

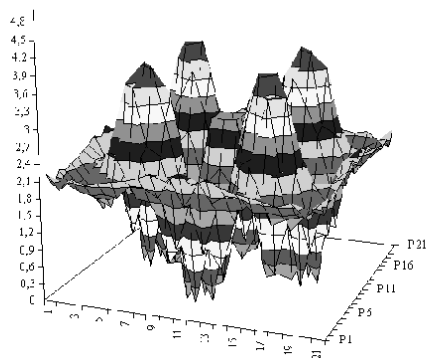
Приведенные рисунки показывают, что в пространстве возникает регулярная решетка плотностей биомассы. Аналоги такой решетки часто можно увидеть в естественных растительных сообществах.



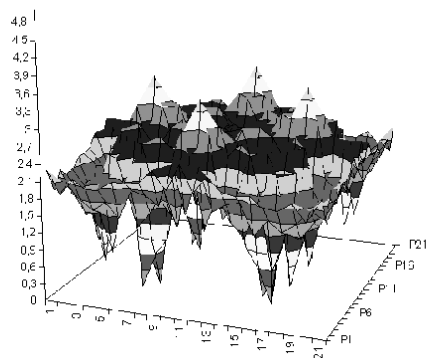
3.a



3.б



3.в



3.г

Рис.3. Неоднородные распределения плотностей в различные моменты времени.

Пример неустойчивого неоднородного распределения. Начальное распределение биомассы задано неоднородным $u(X,0) = 0,5$ для $X = (x_1, x_2) : x_1^2 + x_2^2 \leq (a/10)^2$ и $u(X,0) = 0$ для остальных $X \in M$, параметры - $S_\alpha = 1.2$, $r_\alpha = 5$, $S_\beta = 1.2$, $r_\beta = 1$, $\gamma = 0.3$ и $\rho = 3$. При таких параметрах биомасса с течением времени не приходит к какому-либо стационарному распределению в пространстве. Сначала, в месте, где была сосредоточена начальная плотность, появляется глубокая впадина и одновременно происходит достаточно интенсивный рост биомассы (от $u_0 = 0.5$ до $u_t = 2.1 \div 2.4$) по кольцу - периферии начального распределения (рис.3.a), а затем и по краям квадрата. Плотность биомассы на краях постепенно выравнивается с общим распределением, однако в центре остается сильная неоднородность (рис.3.б). Затем появляются новые пики и впадины (рис.3.в), уменьшающие со временем свою амплитуду (рис.3.г). Полученная картина весьма напоминает развитие грибницы в естественных условиях.

Увеличение параметра γ или уменьшение параметра ρ при малой внутривидовой конкуренции приводит к тому, что из любого начального распределения популяция со временем распространяется по всему пространству с одинаковой плотностью в центре области M . При этом наблюдается опушечный эффект, заключающийся в том, что если внутривидовая конкуренция мала, то плотность биомасса в центре пространства больше, чем по краям, а в случае сильной конкуренции большая плотность наблюдается по краям области.

Результаты исследования модели динамики двувидового сообщества

Перейдем к анализу динамического поведения модели сообщества из конкурирующих видов. Исследуем вначале частный случай модели (9), который запишем в форме

$$\dot{u}_i(t, x) = G_i(t, u(t, \bullet))[x] = \int_M \alpha_i(x, y) u_i(t, y) dy - u_i(t, x)^{\gamma_i} \int_M \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}(x, y) u_j(t, y) dy \quad (14)$$

где $i=1,2$ ($\rho=0$). В качестве условий нормировки примем, что $G_i(t, 1) \equiv 0$, $\int_M \alpha_i(x, y) dy = \alpha_i^0$,

$$\int_M \beta_{ij}(x, y) dy = \beta_{ij}^0$$

Распределенной модели (14) естественным образом соответствует локальная модель

$$\dot{u}_i(t) = G_i(t, u) = \alpha_i^0 u_i - u_i(t, x)^{\gamma_i} \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}^0 u_j(t). \quad (15)$$

Динамическое поведение локальной модели (15) хорошо известно и мы не будем на нем останавливаться. Нас интересует, какие дополнительные динамические режимы возникают в распределенной модели. Выпишем условия устойчивости нетривиального по обоим компонентам однородного решения $u_i(x) \equiv 1$ ($i=1,2$).

$$tr_i = \sum_{j=1}^2 \alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0 < 0, \quad (16)$$

$$\det_i = \prod_{j=1}^2 (\alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0) - \beta_{12}^i \beta_{21}^i > 0. \quad (17)$$

Начнем с рассмотрения потери устойчивости однородным нетривиальным по обоим компонентам стационарным решением (ПОСР) для двух одинаковых конкурирующих видов. В этом случае условия потери устойчивости (16), (17) переходят в

$$tr_i = \alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0 < 0, \quad (18)$$

$$\det_i = (\alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0)^2 - (\beta_{12}^i)^2 > 0. \quad (19)$$

Формула (19) показывает, что для двух одинаковых видов (точнее для видов с одинаковой структурой пространственной межвидовой конкуренции) невозможна бифуркация с образованием нестационарного во времени решения (неравенство (19) всегда будет нарушаться ранее неравенства (18)). В то же время неравенство (18) аналогично выражению (12), следовательно, для двух конкурирующих (одинаковых) видов диаграмма потери устойчивости (и свойства неоднородного решения в окрестности точки бифуркации) аналогичны одновидовой модели. Если в модели (14) отсутствует пространственно распределенная внутривидовая конкуренция (ядра β_{ij} являются дельта функциями) то

$$tr_i = \sum_{j=1}^2 \alpha_j^i - \beta_{jj}^0 - h_j \alpha_j^o < \sum_{j=1}^2 \alpha_j^0 - \beta_{jj}^0 - h_j \alpha_j^o ,$$

следовательно, невозможно нарушение неравенства (16) если устойчиво решение локальной модели. Как легко видеть, то же верно для неравенства (17). Таким образом, для видов с одинаковой структурой пространственной межвидовой конкуренции оказывается невозможно образование пространственно неоднородных структур только за счет пространственной межвидовой конкуренции.

Положим: $\alpha_i(x,y)=A$ при $|x-y| \leq r_i$, $\alpha_i(x,y)=0$ при $|x-y| > r_i$, где r_i – радиус вегетативного размножения соответствующего вида, $\beta_{ij}(x,y)=B$ при $|x-y| \leq r_{ij}$, $\beta_{ij}(x,y)=0$ при $|x-y| > r_{ij}$, где r_{ij} – радиус пространственной внутривидовой ($i=j$) или межвидовой (i и j различны) конкуренции. Рассмотрим вначале ситуацию, когда различия между видами сводятся к различиям в параметрах γ_i , причем внутривидовая и межвидовая конкуренции одинаковы ($r_i=r_1$; $r_{ij}=r_2$). На рис.4 приведены диаграммы потери устойчивости ПОСР для этого случая в координатах $\gamma_1 - \gamma_2$ при различных соотношениях между радиусами вегетативного размножения и пространственной конкуренции. Диаграмма показывает, что чем больше радиус пространственной конкуренции относительно радиуса вегетативного размножения, тем обширнее область неустойчивости ПОСР. Точнее при большом радиусе пространственной конкуренции (относительно вегетативного размножения) неоднородное решение наблюдается при более сильной зависимости процесса диссимиляции биомассы от плотности. Вместе с тем, как легко видеть из графиков, фактически существуют предельные значения интенсивности конкуренции (величины γ_i) при превышении которого ПОСР становится устойчивым.

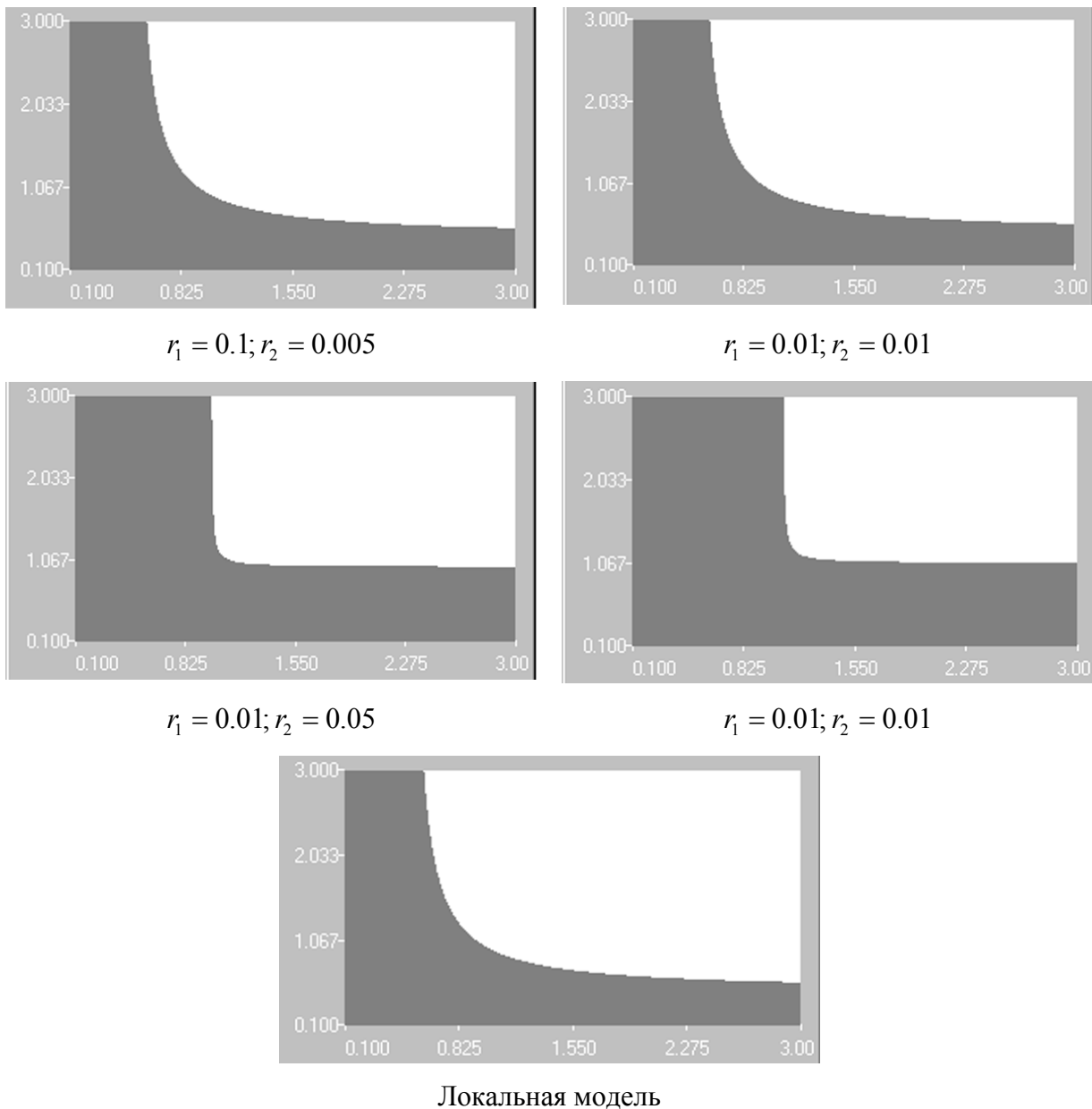
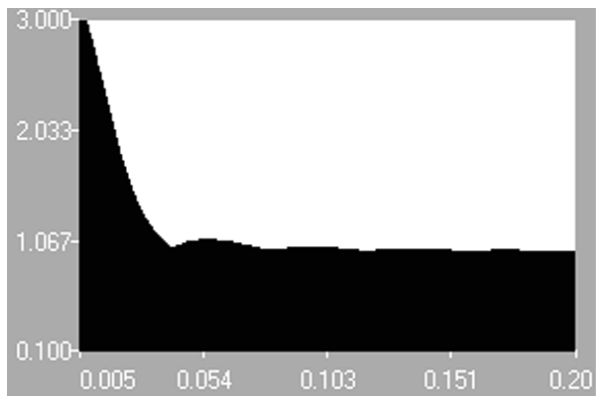
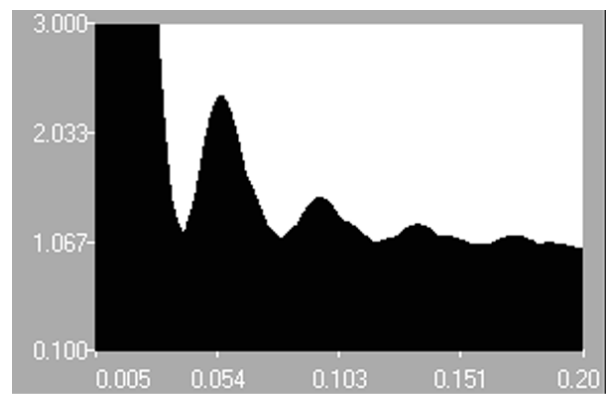


Рис.4. Диаграмма потери устойчивости ПОСР модели (14) в координатах $\gamma_1 - \gamma_2$. Темно-серая - область неустойчивости ПОСР, белая - область устойчивости. Отдельно приводится диаграмма потери устойчивости для локальной модели. Здесь r_1 – радиус вегетативного размножения (одинаковый для обоих видов), r_2 – радиус пространственной внутривидовой (межвидовой конкуренции) (одинаковый для обоих видов).

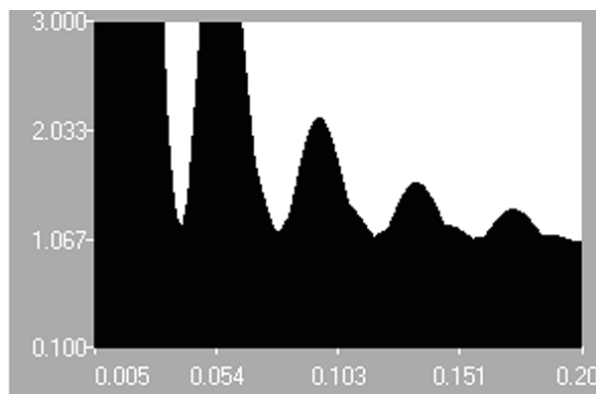
Теперь рассмотрим ситуацию, когда внутривидовая и межвидовая конкуренции различны. На рис.5 приведены диаграммы потери устойчивости ПОСР модели (14) в координатах $\gamma_1 - r_{12}$ при $r_1=0.1, r_{11}=r_{22}=0.05$ и $r_{21}=r_{12}$. Диаграммы иллюстрируют наличие



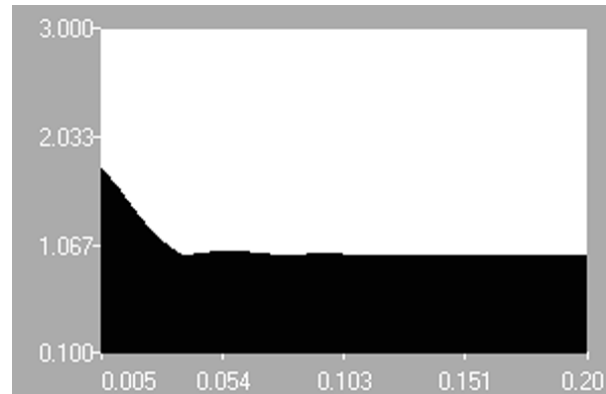
$$\gamma_1 = 1.1$$



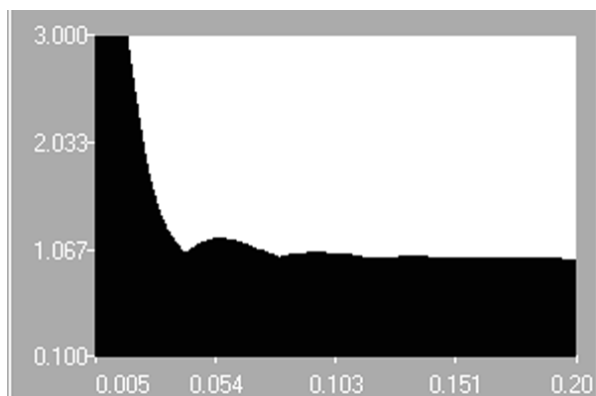
$$\gamma_1 = 1.0$$



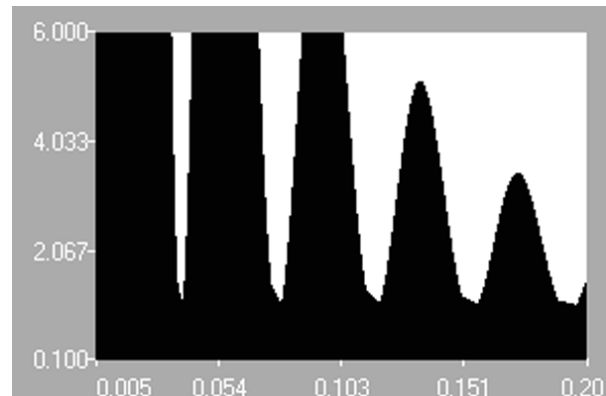
$$\gamma_1 = 0.995$$



$$\gamma_1 = 1.3$$



$$\gamma_1 = 1.05$$



$$\gamma_1 = 0.992$$

Рис.5. Диаграмма потери устойчивости ПОСР модели (14) в координатах γ_1 - $r_{12}=r_{21}$, где r_{12} (r_{21}) – радиусы межвидовой конкуренции от ядер β_{12} (β_{21}). Черным цветом показана область неустойчивости ПОСР, белым - область устойчивости.

“резонансов” между радиусами внутривидовой и межвидовой конкуренции, приводящих к возникновению неоднородных решений при определенной чувствительности смертности к плотности биомассы. Отметим, что характерные пики потери устойчивости ПОСР наблюдаются в очень узком диапазоне значений чувствительности (фактически область «резонансных» пиков имеет место в пределах 0.01 значений γ_i). Тем не менее, рис. 5 показывает, что определенные соотношения между радиусами внутри и межвидовой

пространственной конкуренции приводят к существенному расширению области неустойчивости ПОСР.

При возникновении пространственно неоднородного решения большой интерес представляет его структура. В частности, возникает вопрос – совпадают ли максимумы плотности обоих видов или максимумы плотности одного вида приходятся на минимумы плотности другого. Сочетание аналитических и численных методов [4] позволило построить следующие бифуркационные диаграммы (рис.6), дающие ответ на этот вопрос для сообщества двух видов с одинаковой структурой пространственной конкуренции. На диаграммах обозначены области значений параметров, при которых ПОСР оказывается устойчивым, а также границы областей, на которых наблюдается синхронное распределение плотности обоих видов, и границы, на которых плотности видов находятся в противофазе. Эти диаграммы показывают, что в пространстве параметров области, в которых плотности одинаково конкурирующих видов совпадают или находятся в противофазе, имеют «одинаковую» площадь.

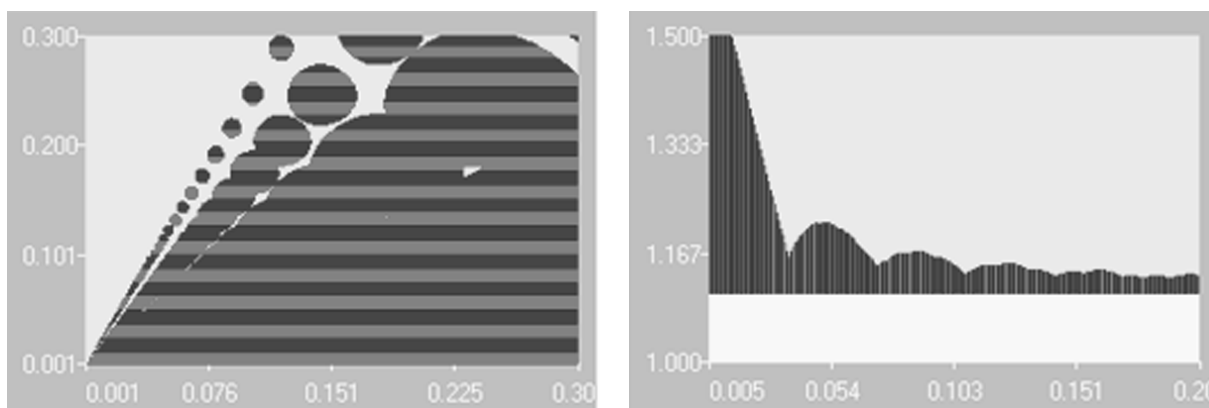
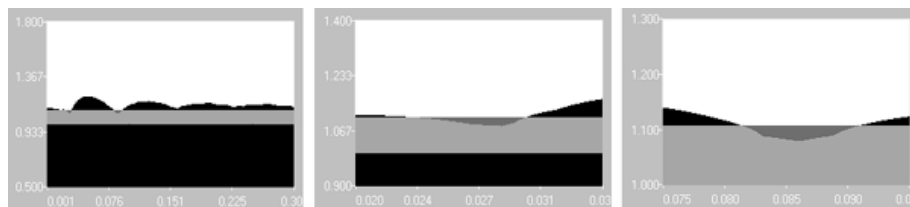


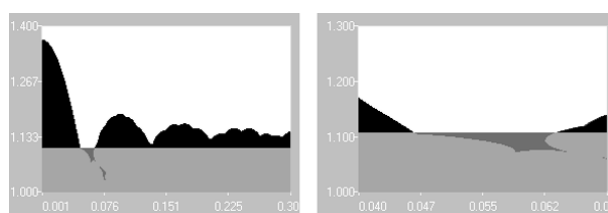
Рис 6. Диаграмма показывает распределение двух конкурирующих видов в ситуации когда максимумы плотности одного вида приходятся на минимумы плотности другого и когда плотности видов синхронны. На диаграмме потери устойчивости (справа) светлосерым цветом обозначена область устойчивости ПОСР, темносерый цвет показывает границу на которой наблюдается синхронное распределение плотности обоих видов для неоднородного стационарного решения, серый – граница области на которой плотности видов находятся в противофазе. Левая диаграмма приводится в координатах радиус внутривидовой пространственной конкуренции – радиус межвидовой пространственной конкуренции. Правая диаграмма: чувствительность смертности к плотности биомассы – радиус межвидовой пространственной конкуренции.

Как отмечалось выше, для двух одинаковых конкурирующих видов невозможна потеря устойчивости ПОСР с образованием нестационарного решения. Однако для не одинаковых видов появление нестационарных решений возможно, хотя в пространстве параметров нестационарные решения занимают небольшие области. В этом можно убедиться из диаграмм приведенных на рис. 7. На этих диаграммах в пространстве параметров γ_1 - r_{12} (при $\gamma_1 = \gamma_2$.) показаны области устойчивости ПОСР, области неустойчивости ПОСР, в которых

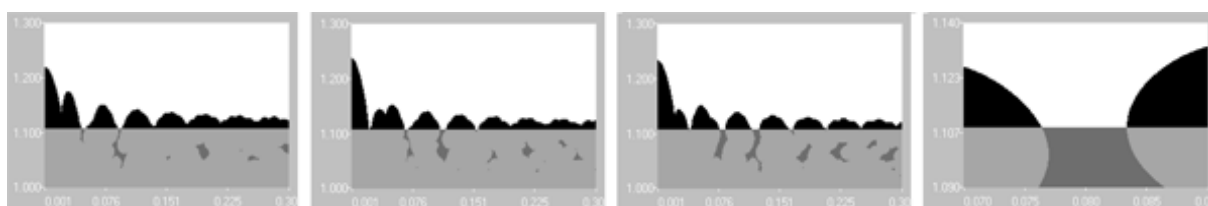
существуют стационарные пространственно неоднородные решения, и области, на границе с которыми (при переходе из областей устойчивости ПОСР) происходит бифуркация Хопфа с образованием нестационарного во времени и неоднородного в пространстве решения. Легко видеть, что значения параметров, при которых происходит бифуркация Хопфа, невелики их, практически, нельзя обнаружить при прямом имитационном моделировании.



$$\gamma_1 = \gamma_2; r_{12} = r_{21} = 0.05$$



$$\gamma_1 = \gamma_2; r_{12} = r_{21} = 0.03$$



$$r_{12} = r_{21} = 0.07$$

$$r_{12} = r_{21} = 0.09$$

$$r_{12} = r_{21} = 0.01$$

$$\gamma_1 = \gamma_2; r_{11} = r_{22} = 0.03$$

Рис.7. Диаграмма потери устойчивости ПОСР модели (8), иллюстрирующая возникновение нестационарных во времени решений. Черным цветом показана область неустойчивости ПОСР с образованием стационарного пространственно неоднородного решения, белым - область устойчивости ПОСР, темносерым цветом показана область на границе которой (с областью устойчивости ПОСР) происходит бифуркация Хопфа с образованием нестационарного во времени и неоднородного в пространстве решения. Легко видеть, что значения параметров, при которых происходит бифуркация Хопфа, невелики, их практически нельзя обнаружить при прямом имитационном моделировании.

Таким образом, в случае двувидового сообщества, описываемого уравнением (9), все различие в распределении биомассы характеризуются соотношением параметров внутривидовой и межвидовой конкуренции. На рис.8 приведены устойчивые неоднородные предельное пространственное распределение, получаемое в (9) при ядрах, задаваемых равенствами (13). Параметры подобраны таким образом, что максимумы плотности биомассы одного конкурирующего вида совпадают с максимумами плотности другого. Если межвидовая конкуренция для обоих видов больше внутривидовой, то совместное локальное

сосуществование видов оказывается невозможно. При этом, если начальное распределение плотностей биомасс неоднородно, то происходит разделение пространства на зоны обитания – области, из которых один из видов вытесняет своего конкурента (рис. 9).

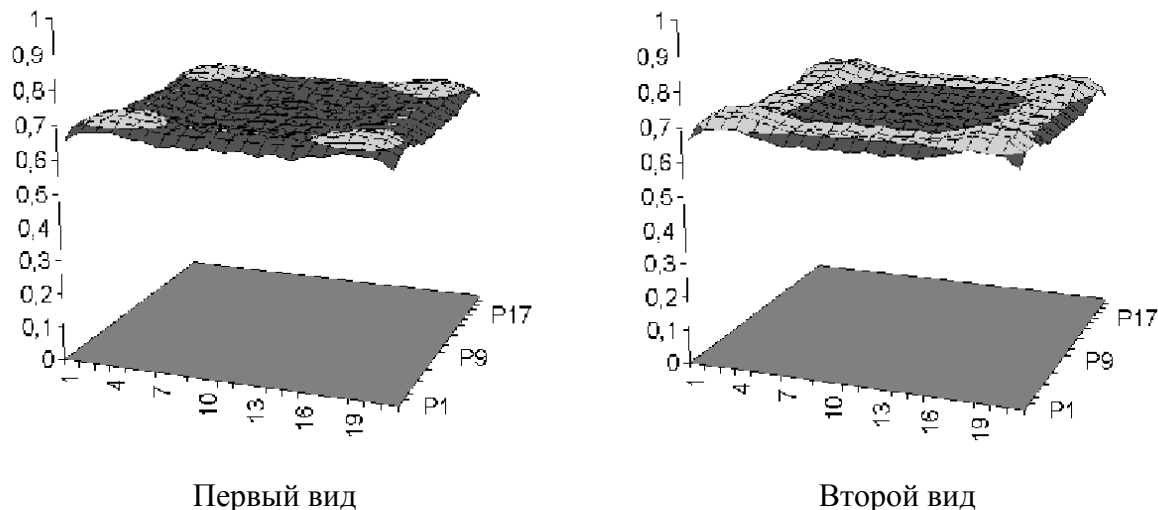


Рис.8. Пример распределения биомасс двух видов с совпадающими максимумами.

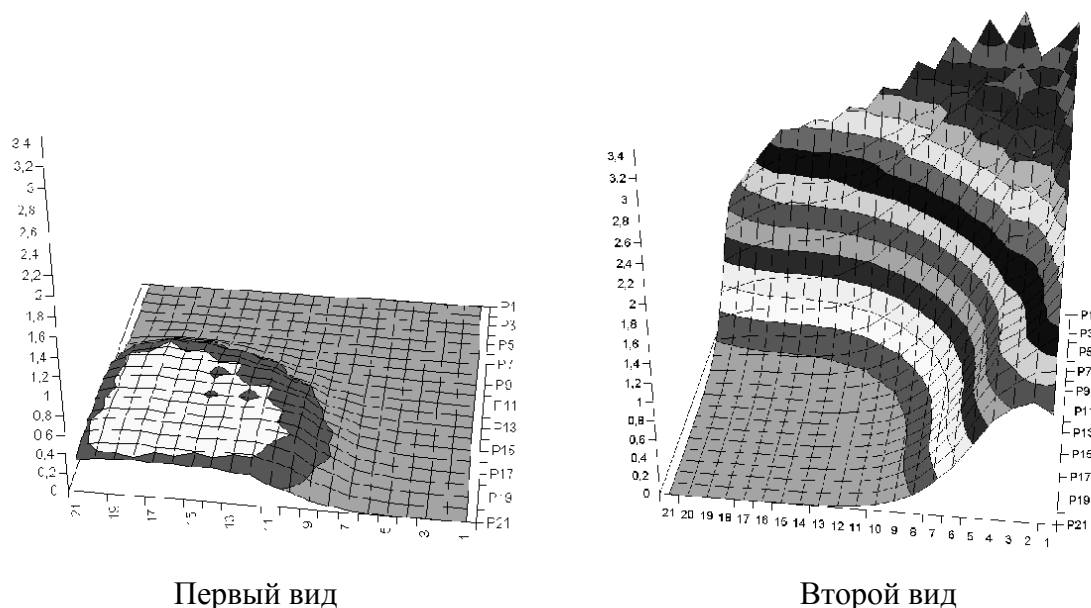


Рис.9. Пример разделения пространства двумя видами на зоны обитания.

Анализ структуры куртин на участке Дальневосточной тайги

Результаты моделирования проиллюстрируем анализом структуры куртин (групп деревьев с перекрывающимися кронами) на опытном участке заповедной тайги, расположенного на севере Хабаровского края. Изучался участок размером 400 на 1200 метров, площадью около 48 га. Данные о деревьях, включающие номер, вид, диаметр, высоту, качество древесины, возраст и координаты каждого дерева, были собраны

сотрудниками Уссурийского государственного сельскохозяйственного университета. На участке произрастает более 4500 деревьев следующих видов: Акатник (Ак), Берёза белая (Бб), Берёза желтая (Бж), Берёза хабаровская (Бх), Дуб (Д), Ель (Еа), Ильм долинный (Илд), Ильм горный (Илг), Кедр корейский (Кк), Клен маньжурский (Клм), Клен (Клз), Липа (Лпа), Липа тихоокеанская (Лпт), Макия(М), Орешник(Ор), Пихта(П), Рябина(Ряб), Трескун(Тр), Яблоня(Яб), Ясень(Яс). По численности деревьев преобладают хвойные. На основании этих данных подсчитывались диаметры крон и сумма площадей крон всех деревьев каждого вида, запас древесины каждого дерева. На основании вычисленных значений диаметров крон определялись куртины, вычислялась площадь каждой куртины, вычислялись средний возраст, высота, диаметр деревьев каждого вида в каждой куртине, оценивались запас древесины и все коэффициенты корреляции, наконец, рисовалась карта участка, на которой обозначались все куртины (рис. 10).

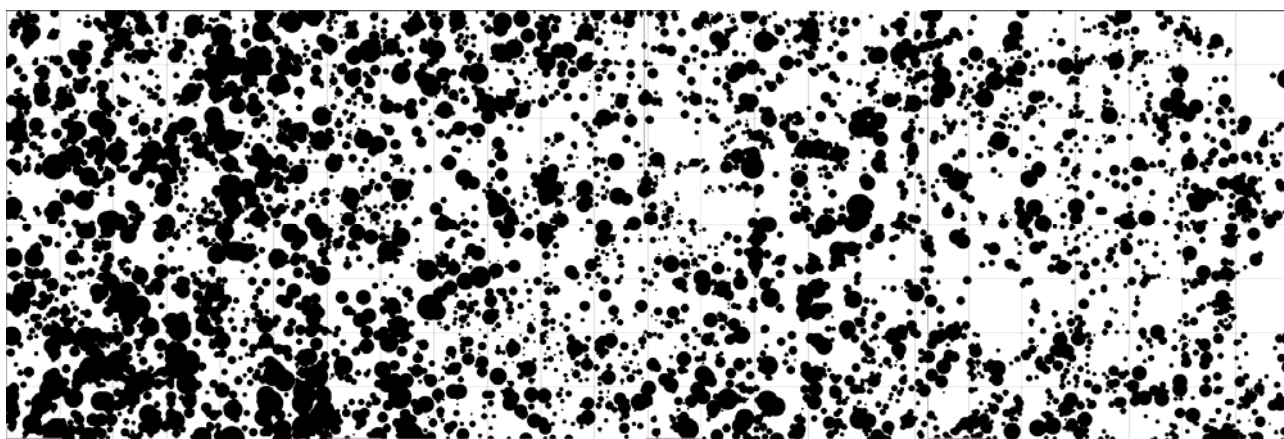


Рис. 10 Карта куртин экспериментального участка.

Всего на участке было выделено 532 куртины (отдельно стоящее дерево тоже считается куртиной) из них 250 куртин имеет 2 и более деревьев, из этих 250 только 60 имеют более 10 деревьев. В этих шестидесяти куртинах находится 3632 дерева. Общая площадь всех куртин 215 000 кв. м., 274 куртины имеют площадь более 50 кв. м.(каждая) с общей площадью – 207 000 кв. м., из них 173 имеют площадь более 100 кв. м. с общей площадью – 201 000, таким образом, всего несколько куртин занимают основную площадь участка.

Наибольший интерес для нас представляли данные по кедру. Оказалось, что кедр лучше всего коррелирует (коэффициент корреляции больше 0.9) со следующими деревьями. По запасу древесины - с берёзой белой, дубом, ильмом горным, кленом маньжурским, кленом, липой тихоокеанской, макией, орешником, пихтой; по диаметру - с берёзой белой, дубом, ильмом горным, кленом маньжурским, кленом, липой тихоокеанской, макией, орешником, пихтой; по высоте - с берёзой белой, дубом, ильмом горным, кленом маньжурским, кленом, липой тихоокеанской, макией, орешником, пихтой.

На основе данных с экспериментального участка и вычисленной по этим данным статистике строился прогноз, использующий модель (7). Коэффициенты внутривидовой и межвидовой конкуренции определялись как величины, зависящие от коэффициентов корреляции средней высоты и среднего диаметра крон. Было рассмотрено много различных вариантов выбора параметров, на рис.11 представлен наиболее правдоподобный сценарий динамики основных видов на данном участке леса.

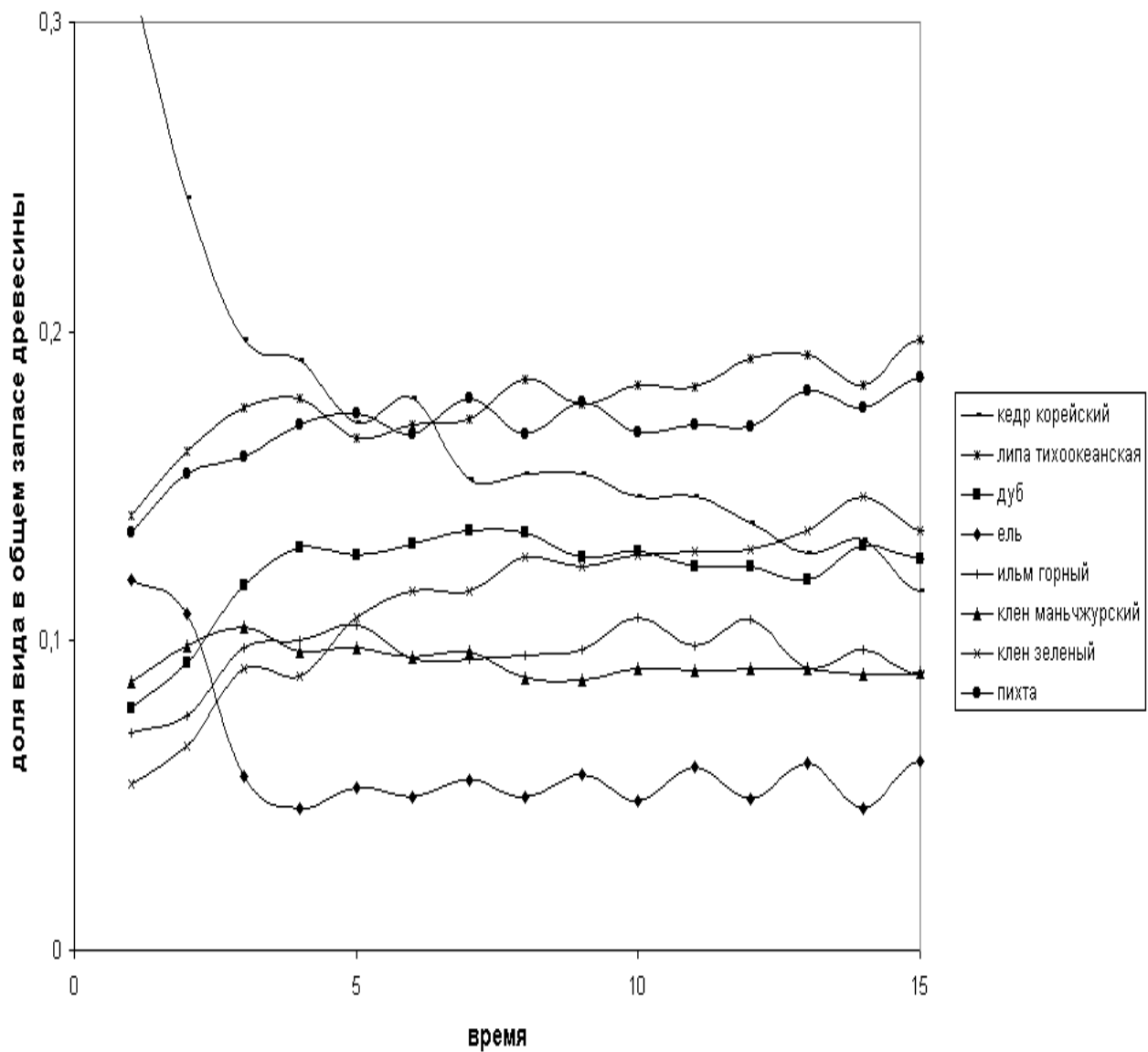


Рис.11 Наиболее правдоподобный сценарий динамики основных видов на рассматриваемом участке леса.

Прогноз по этому сценарию предполагает постепенное замещение кедра другими преимущественно лиственными породами и переход от стабильной динамики к колебаниям запасов отдельных видов во времени.

Заключение

В настоящей работе построена модель пространственно-временной динамики двувидового сообщества растений учитывающая нелокальные взаимодействия между ними, в частности, нелокальную конкуренцию за ресурсы и вегетативное (или семенное) размножение. В зависимости от механизмов, лежащих в основе модели, изучены условия возникновения пятнистости пространственного распределения растений. Проведен анализ структуры пространственно неоднородных решений. Показано, что учет пространственных взаимодействий приводит к появлению пятнистости (диссипативных структур) как стационарных, так и нестационарных (периодических в окрестности точки бифуркации). Наличие в модели только межвидовой нелокальной конкуренции не приводит к образованию пятнистости. Наоборот, в отличие от модели типа хищник-жертва, где распределенное потребление способствует пятнистости, здесь нелокальная конкуренция между видами сдвигает "пространственную" часть спектра влево "стабилизируя" однородное решение (для двух одинаковых видов). Для возникновения пятнистости необходимо присутствие в системе внутривидовой нелокальной конкуренции. Вместе с тем именно нелокальная межвидовая конкуренция ответственна за образование нестационарных во времени решений. Вместе с тем, область в пространстве параметров, для которой при бифуркации возникает нестационарное во времени решение, очень мала. Пространственная структура межвидовой конкуренции определяет взаимное расположение максимумов плотности неоднородных пространственных решений для конкурирующих видов (приходятся ли максимумы плотности одного вида на минимумы плотности второго, или максимумы плотности одного вида совпадают с максимумами второго). Фактически, в пространстве параметров оба режима занимают приметно одинаковую площадь и при изменении радиуса межвидовой конкуренции структура неоднородных решений периодически перестраивается.

В заключение отметим еще одно отличие распределенной модели от локальной. Когда межвидовая конкуренция становится больше межвидовой, то в локальной модели ненулевое по обеим компонентам решение теряет устойчивость. Аналогично, в распределенной модели соответствующее пространственно однородное решение также теряет устойчивость. Но если в локальной модели один из видов в этом случае вымирает, то в распределенной виды делят между собой пространство на среды обитания, в которых один вид вытесняет другой (в зависимости от начальных условий). В типичном случае при этом общая биомасса каждого из видов оказывается отлична от нуля [4].

Литература

1. *Базыкин А. Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 182с.
2. *Тузинкевич А.В.* Исследование нетрадиционной модели динамики растительного сообщества. Владивосток: ИАПУ ДВНЦ АН СССР, 1987. 45 с. /Препринт.
3. *Тузинкевич А.В.* Об одной типичной бифуркации в интегральных моделях экосистем // Прикладные вопросы статистического анализа. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 48-68.
4. *Тузинкевич А.В.* Исследование поведения интегральных моделей динамики биомассы. Кибернетика. 1990, N 4, стр. 108-113.
5. *Тузинкевич А.В., Фрисман Е.Я* Диссипативные структуры и пятнистость пространственного распределения организмов. Биофизика, 1988. № 33, Т. 2, С.333-337.
6. *Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya.* Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants. Ecological Modelling, 1990. № 52, P. 207-223.
7. *Фрисман Е.Я.* Изменение характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу // Вести. ДВО РАН. 1995. № 4. P.97-106.
8. *Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Вести. ДВО РАН. 1994. № 5/6. С.97—106.
9. *Pella J., Tomlinson P.* A generalized stock production model // *Araer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 1969. № 13. P.421 - 496.