

Механизмы сосуществования стационарных биологических сообществ в пространствах разных размерностей

Антон Сергеевич Савостьянов

.

Руководитель: Никитин Алексей Антонович,
доцент, к.ф.-м.н

Выпускная Квалификационная Работа
студента бакалавриата Факультета Компьютерных Наук
НИУ "Высшая Школа Экономики"

Оглавление

1 Введение	1
2 Модель самоструктурирующихся сообществ Ульфа Дикмана	5
2.1 Пространственные моменты	5
2.2 События динамики модели	7
2.2.1 Рождение нового индивида	7
2.2.2 Гибель индивида	8
2.3 Динамика моментов	8
2.4 Замыкания пространственных моментов	10
2.4.1 Необходимые требования на замыкания	11
2.4.2 Достаточное требование на замыкания	11
3 Постановка задачи	14
4 Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^2 and \mathbb{R}^3	18
4.1 Ускорение вычислений в двумерном случае	18
4.2 Ускорение вычислений в трехмерном случае	19
5 Результаты и заключение	21
5.1 Механизмы сосуществования в пространствах различных размерностей	21
5.1.1 Competition-colonization trade-off	21
5.1.2 Heteromyopia	22
5.1.3 Дальнейшее исследование	26
Литература	31
Список иллюстраций	35

1. Введение

В 1916 году в [1] Альберт Эйнштейн (Albert Einstein) предложил концепцию вынужденного излучения (stimulated emission) — возникновения колебаний возбужденных электронов, индуцированное существующей световой волной: согласно предложенной теории, данный процесс создает набор разнофазовых эквиамплитудных волн, в стационарном положении порождающий равномерно колеблющуюся волну, также известную как *лазерное излучение* [2]. Описанный эффект есть ничто иное как *конкурентная самоорганизация мультиагентных процессов* в естественных системах.

Подобные явления подробно изучались в случае химических систем: в 1896 Рафаэлем Лизегангом (Raphael E. Liesegang) был рассмотрен процесс формирования структур, являющихся следствием выпадения в осадок вещества, получившегося в результате химической реакции, (кольца Лизеганга) [3]. Другими широко известными феноменами являются реакция Белоусова–Жаботинского [4] и ячейки Релея–Бенара [5]. Аналогичные процессы можно наблюдать в колониях микробактерий *Escherichia coli*, которые образуют слоистую пространственную структуру в целях увеличения эффективности роста популяции [6], или *Dictostelium discoideum*, колонии которых под воздействием внешней среды могут порождать сложные многоклеточные конструкции [7]. Более существенным практическим примером подобных явлений стоит считать процесс формирования очагов и динамику распространения заболеваний, что является классической задачей эпидемиологии; первоочередную роль здесь играет точность предсказания скорости передачи инфекции [8]. Похожим образом подобные явления возникают в неврологии при описании активности мозга и анализе поведения как возникающих отдельно стоящих структур задействованной нейронной сети, а также моделировании развития дегенеративных нейрозаболеваний, способствующих очаговому разрушению нейронных цепочек [9]. Стоит отдельно отметить, что в обеих описанных выше областях аналитическая работа ведется в большинстве случаев без учета пространственно–неоднородного характера взаимодействий классическими методами логистических моделей.

Приведенные примеры пространственной самоорганизации привели к необходимости создания аналитического аппарата, т.е. набора математических моделей, априори заточенных на возможное самоструктурирование изучаемой системы.

Необходимо отметить, что широко известные к середине XX-го века модели конкурирующих популяций, такие как модель Ферхюльста [10] и модель Лотки-Вольтерры [11], исходящие из общей концепции теории самосогласованного поля (mean-field theory), не рассматривают влияние пространственной структуры сообщества, возникающей во процессе существования популяции, на динамику ее развития; в то же время, компьютерное моделирование системы как набора стохастических объектов, где каждое событие носит вероятностный характер, [12, 13, 14], позволяет исследовать зависимость эволюции популяции относительно ее пространственной структуры. Полярность описанных подходов, условно, чисто аналитического и чисто симуляционного, осложняется так же набором очевидных недостатков для каждого метода: в случае аналитических моделей, неспособность обрабатывать самоструктурирование сообщества как существенный фактор его развития (явления, с достаточной степенью достоверности показанные при помощи компьютерных симуляций в [15, 16, 17, 18, 19, 20]); в случае симуляционного подхода мультиагентность рассматриваемого случайного процесса делает невозможной указание существенного доверительного интервала на получающийся набор статистик (плотность популяции, корреляционные функции индивидов и т.п.), вследствие чего методы следует считать малорезультативными из-за невозможности отличить значимый паттерн от случайного шума.

Ввиду описанных выше причин модели теоретической экологии прошли существенную эволюцию с середины второй половины XX века, конечной целью которой является создание приемлемой для аналитической работы модели, результаты которой не будут противоречить явлениям, описанным стохастическими симуляциями, классическим подходом к которым принято считать вероятностные клеточные автоматы [21, 22]; более подробно процесс развития данных моделей описан в [23].

Одной из первых попыток моделирования самоорганизации индивидов в пространстве был набор моделей [24], исходящих из предположения о том, что центральным триггером структуризации является неравномерность распределения общего ресурса; анализ таких подходов, проведенный в [24] показал необходимость построения полностью дискретной модели, учитывающей события, происходящие с каждым индивидом в отдельности (individual-based models). Аналогичным образом был рассмотрен подход парных корреляционных функций (pair correlation densities) [25, 26], как расширения общих моделей mean-field theory с образующим репродуктивным фактором. Также

подробно изучался вопрос о промежуточной индивидуализации модели, при которой рассматривается конкурентное взаимодействие кластеров индивидов, образующих прото-агента популяции; конкуренция внутри кластера при этом не рассматривается [27, 28, 29, 30].

Генеральным предположением, на котором базируются описываемые модели, является гипотеза о том, что несмотря на значительное число степеней свободы популяции, где исследуются события для каждого индивида, количество естественных степеней, влияющих на стационарное или квази-стационарное положение, можно существенно сократить [31]; таким образом, возникает вопрос о корректном выборе пространства состояний системы, изучавшийся в [32, 33, 34]. Изучаемая в настоящей работе общая модель, предложенная в [35] как продолжение и формализация модели [36], рассматривает пространство состояний системы в виде набора пространственных моментов, средних ожидаемых плотностей пространственных структур различных порядков; подобный подход позволяет построить естественное пространственное обобщение логистической модели [10] как систему интегро-дифференциальных уравнений, описывающую динамику модели. Возникающая в процессе выбора пространства состояний модели счетная иерархия рассматриваемых статистик разрешается с помощью аппроксимации (замыкания) пространственных структур старшего порядка через младшие; данный подход изучался в случаях дискретного пространства [37, 38, 39] и непрерывного пространства [35, 40]. В работе [41] было показано, что в случаях, когда классическое логистическое уравнение противоречит результатам компьютерных стохастических симуляций, предложенная в [35] модель работает корректно.

Концепция двухвидовых сообществ, в которых пространственные параметры взаимодействий между индивидами одного и разных видов (конкуренция и рождение) существенно влияют на стационарное положение системы, предложенная в [41], была подробнее исследована в работах [42, 22]; в частности, изучаются ограничения на пространственные и однородные параметры системы, приводящие к нетривиальным стационарным положениям системы (*механизмы сосуществования*).

В настоящей работе исследуются механизмы сосуществования, предложенные в [42], при помощи модели [35] с выбранным в [41] замыканием пространственных моментов; главной целью исследования является изучение влияния размерности пространства на стационарные положения в случае описанных механизмов, а также усиление эффектов данных механизмов. Существенное влияние размерности пространства обитания показано в [43] в случае тропических лесов, где при помощи анализа собранных данных было установлено, что размерность пространства сказывается не только на количественных

показателях стационарных положений, но и на характере роста популяции к данному положению.

Первая часть данной дипломной работы вводит изучаемую модель биологических сообществ, описывающую динамику пространственно-неоднородной популяции, состоящей из двух конкурирующих видов; вторая часть содержит постановку задачи и вывод системы нелинейных интегральных уравнений, описывающих стационарные положения этой системы; в третьей части описан численный метод с экспоненциальной скоростью сходимости, разработанный для решения полученной системы нелинейных интегральных уравнений; в частности, приведен ряд математических эвристик, позволяющих свести вычислительную сложность дву- и трехмерных случаев к одномерному случаю; в четвертой части работы содержатся результаты работы численного метода в случае описанных в [42] механизмов сосуществования; проведен сравнительный анализ данных методов относительно размерности пространства обитания индивидов.

2. Модель самоструктурирующихся сообществ Ульфа Дикмана

В данной части работы будет обсуждаться модель, учитывающая пространственную структуру сообщества, предложенную в [1, 2] в случае двухвидовых популяций. Здесь мы намеренно не станем затрагивать вопрос о формализации некоторых переходов и величин, используемых нами, поскольку это было проведено в работе [22] и, как было доказано, не сказывается на итоговых уравнениях системы.

2.1 Пространственные моменты

Наша модель будет рассматривать события, происходящие с каждым индивидом, находящимся в конкретной точке пространства. Договоримся считать, что вся популяция у нас ограничена на конечной области пространства, обозначаемой A . Длина, площадь или объем этой области в зависимости от ее размерности будем обозначать $|A|$.

Определение 1. Распределение особей в области A в конкретный момент будем называть паттерном $p(x)$. Пусть в популяции участвует n различных видов. Тогда

$$p(x) = (p_1(x), p_2(x), \dots, p_n(x)),$$

где $p_i(x)$ — паттерн i -го вида, равный

$$p_i(x) = \sum_{x_o \in X} \delta(x - x_o),$$

где $\delta(x)$ — дельта-функция Дирака, а X — множество точек, в которых присутствует особь i -го вида. Здесь и далее зависимость величины от $p(x)$ предлагается читать как фразу «в конкретный момент».

Такое введение пространственного паттерна позволяет довольно просто выразить среднюю плотность индивидов i -го вида в области:

$$N_i(p) = \frac{1}{|A|} \int_A p_i(x) dx$$

Определение 2. Первым моментом (плотностью индивидов) i -го вида называется математическое ожидание средних плотностей $N_i(p)$ по всему пространству паттернов:

$$N_i(t) = \mathbb{E}_p N_i(p)$$

Как уже говорилось выше, вопрос корректности, меры в данном пространстве и правомерности последующей работы с данной величиной доказан в [22].

Аналогично можно ввести корреляционную функцию, то есть число пар индивидов определенных видов i и j , находящихся на расстоянии ξ :

$$C_{ij}(\xi, p) = \frac{1}{|A|} \int_A p_i(x) [p_j(x + \xi) - \delta_{ij} \delta_x(x + \xi)] dx$$

Определение 3. Вторым пространственным моментом (плотностью пар) особей видов i и j таких, что особь вида i находится на расстоянии ξ от особи вида j , будем называть

$$C_{ij}(\xi, t) = \mathbb{E}_p C_{ij}(\xi, p)$$

Замечание 4. Важно отметить следующий момент: в рамках нашей модели будем полагать, что взаимодействия между индивидами наблюдаются только на сравнительно малых расстояниях (явление, широкоизвестное как plant's eye view). Поэтому на достаточно больших расстояниях можно считать, что пространственная структура отсутствует, т.е.

$$\lim_{\xi \rightarrow \infty} C_{ij}(\xi, t) = N_i(t) N_j(t)$$

Аналогично, можно определить плотность и более общих пространственных структур:

$$C_{i_1 \dots i_m}(\xi_1, \dots, \xi_{m-1}, p) = \frac{1}{|A|} \int_A p_i(x) \prod_{j=2}^m p_{j_j}(x + \xi_{j-1}) dx$$

$$C_{i_1 \dots i_m}(\xi_1, \dots, \xi_{m-1}, t) = \mathbb{E}_p C_{i_1 \dots i_m}(\xi_1, \dots, \xi_{m-1}, p),$$

договорившись, что ξ_j есть расстояние (в многомерном случае вектор) между индивидом вида i_1 и i_{j+1} .

В нашей работе ограничимся только введением моментов третьего порядка $T_{ijk}(\xi, \xi', t)$ — плотности троек индивидов.

Замечание 5. Как указано выше, после взятия математического ожидания возникает зависимость от времени. Стоит понимать, что от времени зависит вероятность реализации паттерна (так, например, равновесные паттерны более вероятны через длительное время).

2.2 События динамики модели

Будем рассматривать 3 вида событий, который могут произойти с индивидом в рамках нашей модели, — рождение, гибель и перемещение.

Замечание 6. В настоящей работе положим, что все движение индивидов реализуется за счет рождения. Это может быть интерпретировано как изучение стационарных сообществ, например, сообществ растений; технически же введение движения означает корректировку одной конкретной функции, что существенно не влияет на дальнейшую задачу, но существенно осложняет формулировку механизмов сосуществования, что является конечной целью данной работы.

2.2.1 Рождение нового индивида

Вероятность рождения потомка вида i в точке ξ' от родителя, находящегося в точке ξ будем обозначать

$$B_i(\xi, \xi') = m_i(\xi' - \xi),$$

где функцию $m_i(x)$ будем называть ядром рождения (dispersal kernel).

$\int_{\mathbb{R}^n} m_i(x) dx = b_i$ — темп рождаемости, $0 < b_i < 1$. В данной работе будем считать, что $\frac{1}{b_i} m_i(x)$ распределено нормально с нулевым матожиданием ($m_i \sim N(0, \sigma_i^m)$); также положим m_i радиально-симметричной ($m_i(x) = m_i(|x|)$) из биологических соображений.

Заметим, что введенные ядра рождения — это первые функции, которые несут на себе пространственную структуру.

2.2.2 Гибель индивида

Вероятность смерти конкретного индивида i -го вида, находящегося в точке ξ , очевидно зависит от того, как расположены оставшиеся особи в сообществе и как сильно они конкурируют с данным индивидом. Данную вероятность будем обозначать

$$D_i(\xi, p) = d_i + \sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi - \xi') [p_j(\xi') - \delta_{ij} \delta_x(\xi')] d\xi',$$

где d_i — вероятность смерти от влияния окружающей среды (полагаем его пространственно постоянным), $0 < d_i < 1$; $w_{ij}(x)$ — ядро конкуренции — плотность вероятности смерти индивида i -го вида от конкуренции с индивидом j -го вида, находящимся на расстоянии x , $\int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(x) dx = d'_{ij}$ — сила конкуренции, $0 < d'_{ij} < 1$. В данной работе будем считать, что $\frac{1}{d'_{ij}} w_{ij}(x)$ распределено нормально с нулевым матожиданием ($w_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^w)$); также положим w_{ij} радиально-симметричной ($w_{ij}(x) = w_{ij}(|x|)$) из биологических соображений.

2.3 Динамика моментов

Теперь несложно установить, как связаны описанные выше события рождения и динамика моментов: чтобы перейти из одного паттерна в другой, нужно, чтобы произошел некоторый набор описанных событий. Устремляя время на данный переход к 0, получим производную плотности вероятности того, что мы перейдем из одного паттерна в другой, а поскольку время сколь угодно мало, то путем ровно одного события «рождение-гибель».

Чтобы не повторять технический вывод, проведенный в [2], выпишем сразу результат для первых двух моментов:

$$\frac{d}{dt}N_i = (b_i - d_i)N_i - \sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)d\xi$$

Несложно заметить, что все слагаемые в правой части имеют простую биологическую интерпретацию:

- $b_i N_i$ — суммарная вероятность рождения нового индивида от всех родителей;
- $d_i N_i$ — суммарная вероятность смерти индивида под влиянием окружающей среды;
- $\sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)d\xi$ — для каждого вида j суммарная вероятность смерти от конкуренции с учетом того, как часто встречаются пары вида $i - j$.

Аналогично выпишем динамику второго момента:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}C_{ij}(\xi) = & \delta_{ij}m_i(-\xi)N_i + \int_{\mathbb{R}^n} m_i(\xi')C_{ij}(\xi + \xi')d\xi' - d_i C_{ij}(\xi) - \\ & - \sum_k \int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi')T_{ijk}(\xi, \xi')d\xi - w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi) + \langle i, j, \xi \rightarrow j, i, -\xi \rangle \end{aligned}$$

Здесь так же можно охарактеризовать каждое слагаемое:

- $\delta_{ij}m_i(-\xi)N_i$ — в случае пары одного вида, новая такая же пара может появиться, если условно «первая» особь в паре создаст потомка на расстоянии $-\xi$ (тогда новую пару образует потомок и родитель);
- $\int_{\mathbb{R}^n} m_i(\xi')C_{ij}(\xi + \xi')d\xi'$ — также новая пара может возникнуть, если «первая» особь в паре создаст потомка на расстоянии ξ от любой особи вида j (тогда новую пару создадут потомок и особь вида j);
- $d_i C_{ij}(\xi)$ — пара может исчезнуть, если погибнет «первая» особь в паре из-за воздействия среды;
- $w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)$ — пара может исчезнуть, если погибнет «первая» особь из-за конкуренции внутри пары;
- $\sum_k \int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi')T_{ijk}(\xi, \xi')d\xi - w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)$ — или же пара может исчезнуть, если погибнет «первая» особь в паре из-за конкуренции со всеми оставшимися особями в сообществе с учетом пространственной структуры (структуры троек, T_{ijk});

- слагаемое $\langle i, j, \xi \rightarrow j, i, -\xi \rangle$ означает, что далее следует повторить рассуждения, но теперь уже для «второй» особи из пары с поправкой на изменение ориентации расстояния.

2.4 Замыкания пространственных моментов

Как можно заметить из вышеизложенных уравнений динамики, динамика момента i -го порядка зависит от момента $(i + 1)$ -го порядка.

Замечание 7. Динамика момента порядка m всегда зависит от момента старшего порядка, поскольку включает в себя пространственно-неоднородную конкурентную смерть, т.е. перебор всех возможных структур из $(m + 1)$ особи.

Таким образом уравнения динамики пространственных моментов порождают иерархию зависимостей, приводящую к счетной системе интегро-дифференциальных уравнений. Для разрешения подобной иерархии зависимостей предлагается использовать классическую (в математической физике и биологии) идею замыканий.

Определение 8. Замыканием пространственных моментов называется выражение момента порядка m через моменты не превосходящего порядка. По сути своей, замыкание есть аппроксимация количества более сложных пространственных структур через более простые.

Предложение 9. (Дикман) В [1, 2] было предложено использовать замыкания третьих моментов через моменты первого и второго порядка, $T_{ijk} = F(C, N)$. Утверждается, что подобная схема замыканий достаточна для получения пространственно неоднородной популяции и не пренебрегает значимыми эффектами, которые могли бы появиться при рассмотрении моментов более высоких порядков.

Несложно заметить, что с аналитической точки зрения разумно замыкать моменты как можно меньшего порядка, однако здесь есть опасность потери пространственной структуры сообщества. Например, замыкания вида

$$C_{ij}(\xi, t) = N_i(t)N_j(t)$$

$$C_{ij}(\xi, t) = N_i(t)N_j(t)(1 + \varphi(\xi))$$

Приводят к обобщенной модели Лотки-Вольтерра, которая, как уже обсуждалось во вступлении к данной работе, имеет тенденцию к потере пространственных эффектов.

2.4.1 Необходимые требования на замыкания

В то же время ясно, что не любую функцию можно считать замыканием. Более подробно процесс выбора кандидатов для замыканий описан в [4]; здесь мы коснемся основных утверждений, позволяющих сформировать некоторые необходимые требования к замыканию.

1. $T_{ijk}(\xi, \xi') \geq 0$;
2. $T_{ijk}(\xi, \xi') = T_{jik}(-\xi, \xi' - \xi) = T_{kij}(-\xi', \xi - \xi')$ — фактически, это правило треугольника, в котором мы переставляем вершины;
3. если $C_{ij} = N_i N_j$, то $T_{ijk} = N_i N_j N_k$, т.е. если отсутствует пространственная структура на уровне пар, то сообщество так же однородно с точки зрения троек;
4. $\lim_{\xi \rightarrow \infty} T_{ijk}(\xi, \xi') = N_i C_{jk}(\xi' - \xi)$ — удаленная точка уничтожает пространственную структуру у двух сторон треугольника из трех;
5. аналогично $\lim_{\xi' \rightarrow \infty} T_{ijk}(\xi, \xi') = C_{ij}(\xi) N_k$
6. $\frac{1}{|A|} \int_{\mathbb{R}^n} T_{ijk}(\xi, \xi') d\xi' = C_{ij}(\xi) N_k$ — суммарное количество троек есть количество пар на плотность оставшегося вида.

Как видно, все эти требования исходят из того, что в случае, если исчезнет пространственная структура в следствие самоструктурирования сообщества или увеличения расстояния, замыкание должно продолжать оставаться верным.

2.4.2 Достаточное требование на замыкания

В то время как удастся найти довольно много различных необходимых требований на замыкания, конечный выбор используемого определяется ровно одним крайне не аналитическим утверждением:

Определение 10. Замыкание считается корректным, если оно удовлетворяет всем необходимым требованиям и позволяет хорошо приблизить результаты компьютерных симуляций.

С результатами вычислений в [2] сравнивалось несколько кандидатов:

$$T_{ijk}(\xi, \xi') \approx C_{ij}(\xi)N_k + C_{ik}(\xi')N_j + C_{jk}(\xi - \xi')N_i - 2N_iN_jN_k;$$

$$T_{ijk}(\xi, \xi') \approx \frac{1}{2} \left[\frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i} + \frac{C_{ij}(\xi)C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_j} + \frac{C_{ik}(\xi')C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_k} - N_iN_jN_k \right];$$

$$T_{ijk}(\xi, \xi') \approx \frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i};$$

$$T_{ijk}(\xi, \xi') \approx \frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_iN_jN_k}.$$

На рисунке [fig:compclos] приводятся результат сравнения кандидатов в замыкания с компьютерными симуляциями на фазовых портретах в пространстве $[N_1; N_2]$. Как несложно заметить, наиболее точно под симуляции подходит замыкание [eq:cl3], названное асимметричным или независимым (по аналогии с вероятностью независимых величин).

Однако как было показано в [23], использование данного замыкания в случае одного вида приводит к необходимому $d_1 \neq 0$, то есть отсутствию влияния внешней среды. Данный результат был использован в работе [24], где было получено, что в случае двухвидовой популяции использование замыкания [eq:cl3] влечет $d_1 = d_2 = d'_{11} = d'_{22} = d'_{12} = d'_{21} = 0$, что биологически несостоятельно, поскольку требует полного отсутствия межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Также в [24] было предложено использовать замыкание [eq:cl2] для третьих моментов, замкнутых на отдельный вид, т.е. $T_{iii}(\xi, \xi')$, что привело к разрешимой системе, однако в ней не обнаружилось предсказанных симуляциями пространственных эффектов, т.е. подобная схема замыканий не удовлетворяла достаточному требованию.

В [3] было исследовано параметрическое семейство замыканий:

$$T_{ijk}(\xi, \xi') = \frac{\alpha}{2} \left(\frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i} + \frac{C_{ij}(\xi)C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_j} + \frac{C_{ik}(\xi')C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_k} - 1 \right) + (1 - \alpha) \frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i}, \quad (2.1)$$

которое удовлетворяет всем необходимым требованиям и является комбинацией замыканий [eq:cl2] и [eq:cl3]. Как видно из рисунка [fig:compclos-1], лучше всего под симуляции подходит параметрическое замыкание с $\alpha = \frac{4}{5}$. В то же время по своей структуре оно во многом схоже с замыканием [eq:cl2], а значит, как следует из [24], приведет к численно разрешимой системе нелинейных интегральных уравнений. Основываясь на данных результатах для работы было выбрано данное замыкание.

3. Постановка задачи

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}C_{12}(\xi) = & [m_1 * C_{12}](\xi) - d_1 C_{12}(\xi) - (d'_{11} \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + d'_{12} \int w_{22}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi' - \\ & - w_{12}(\xi) C_{12}(\xi) + [m_2 * C_{21}](-\xi) - d_2 C_{21}(-\xi) - \\ & - (d'_{21} \int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + d'_{22} \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' - w_{21}(-\xi) C_{21}(-\xi) \end{aligned} \quad (3.1)$$

According to normal distribution $m(-\xi) = m(\xi)$ and $C_{21}(-\xi) = C_{12}(\xi)$. Then

$$[m_2 * C_{21}](-\xi) = \int_{-\infty}^{+\infty} m_2(\xi') C_{21}(\xi' - \xi) d\xi' = \int_{-\infty}^{+\infty} m_2(\xi') C_{12}(\xi - \xi') d\xi' = [m_2 * C_{12}](\xi)$$

Thus

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}C_{12}(\xi) = & [(m_1 + m_2) * C_{12}](\xi) - (d_1 + d_2 + w_{12}(\xi) + w_{21}(\xi)) C_{12}(\xi) - \\ & - \left(\int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' + \right. \\ & \left. + \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + \int w_{12}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi' \right) \end{aligned}$$

Normalised:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}C_{12}(\xi) = & [(m_1 + m_2) * C_{12}](\xi) - (d_1 + d_2 + w_{12}(\xi) + w_{21}(\xi)) C_{12}(\xi) - \\ & - (N_1 \int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' + \\ & + N_1 \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{12}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi') \end{aligned}$$

Overseen closure is:

$$T_{ijk}(\xi, \xi') = \frac{\alpha}{2}(C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi') + C_{ij}(\xi)C_{jk}(\xi - \xi') + C_{ik}(\xi')C_{jk}(\xi - \xi') - 1) + (1 - \alpha)C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')$$

First moments:

$$\begin{cases} b_1 - d_1 = N_1 y_{11} + N_2 y_{12} \\ b_2 - d_2 = N_1 y_{21} + N_2 y_{22} \end{cases}$$

$$\begin{aligned} & N_1 \int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' + \\ & + N_1 \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{12}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi' |_{C(\xi)C(\xi')} = \\ = & N_1 C_{12} y_{21} + N_2 C_{12} y_{22} + N_1 C_{12} y_{11} + N_2 C_{12} y_{12} = (b_1 + b_2 - d_1 - d_2) C_{12}(\xi) = \\ & = (b_1 + b_2 - d_1 - d_2) D_{12}(\xi) + (b_1 + b_2 - d_1 - d_2) \times (1 - \frac{\alpha}{2}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & N_1 \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{12}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi' + \\ & + N_1 \int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' |_{C(\xi)C(\xi - \xi')} = \\ = & N_1 C_{12} [w_{11} * C_{21}] + N_2 C_{12} [w_{12} * C_{22}] + N_1 C_{12} [w_{21} * C_{11}] + N_2 C_{12} [w_{22} * C_{12}] = \\ = & (D_{12} + 1)(N_1 [w_{11} * D_{21}] + N_2 [w_{12} * D_{22}] + N_1 [w_{21} * D_{11}] + N_2 [w_{22} * D_{12}] + \\ & + N_2 d'_{22} + N_1 d'_{21} + N_2 d'_{22} + N_1 d'_{11}) \times \frac{\alpha}{2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & N_1 \int w_{21}(\xi') T_{211}(-\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{22}(\xi') T_{212}(-\xi, \xi') d\xi' \\ & + N_1 \int w_{11}(\xi') T_{121}(\xi, \xi') d\xi' + N_2 \int w_{12}(\xi') T_{122}(\xi, \xi') d\xi' |_{C(\xi')C(\xi - \xi')} = \\ = & N_1 [w_{21} C_{12} * C_{11}] + N_2 [w_{22} C_{12} * C_{12}] + N_1 [w_{11} C_{11} * C_{12}] + N_2 [w_{12} C_{12} * C_{22}] = \\ & = \{N_1 [(w_{12} D_{12} + w_{12}) * (D_{22} + 1)]\} = \\ & = N_1 [w_{21} D_{12} * D_{11}] + N_1 [w_{21} * D_{11}] + N_1 y_{21} + \\ & + N_2 [w_{22} D_{22} * D_{12}] + N_2 [w_{22} * D_{12}] + N_2 y_{22} + \\ & + N_1 [w_{11} D_{11} * D_{12}] + N_1 [w_{11} * D_{12}] + N_1 y_{11} + \\ & + N_2 [w_{12} D_{12} * D_{22}] + N_2 [w_{12} * D_{22}] + N_2 y_{12} = \\ = & N_1 [w_{21} D_{12} * D_{11}] + N_2 [w_{22} D_{22} * D_{12}] + N_1 [w_{11} D_{11} * D_{12}] + N_2 [w_{12} D_{12} * D_{22}] + \\ & + N_1 [w_{21} * D_{11}] + N_2 [w_{22} * D_{12}] + N_1 [w_{11} * D_{12}] + N_2 [w_{12} * D_{22}] + \end{aligned}$$

$$+N_1d'_{21} + N_2d'_{22} + N_1d'_{11} + N_2d'_{12} + \\ +b_1 + b_2 - d_1 - d_2 \times \frac{\alpha}{2}$$

To sum it all up:

$$\begin{aligned} ((1 - \frac{\alpha}{2})(b_1 + b_2) + \frac{\alpha}{2}(d_1 + d_2) + w_{12} + w_{21})D_{12} = & [(m_1 + m_2) * D_{12}] - w_{12} - w_{21} \\ & - \frac{\alpha}{2}(D_{12}(N_1[w_{11} * D_{21}] + N_2[w_{12} * D_{22}] + N_1[w_{21} * D_{11}] + \\ & N_2[w_{22} * D_{12}] + N_2d'_{12} + N_1d'_{21} + N_2d'_{22} + N_1d'_{11}) + \\ & + 2N_1[w_{11} * D_{21}] + 2N_2[w_{12} * D_{22}] + 2N_1[w_{21} * D_{11}] + 2N_2[w_{22} * D_{12}] + \\ & + N_1[w_{21}D_{12} * D_{11}] + N_2[w_{22}D_{22} * D_{12}] + N_1[w_{11}D_{11} * D_{12}] + N_2[w_{12}D_{12} * D_{22}]) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} ((1 - \frac{\alpha}{2})(b_1 + b_2) + \frac{\alpha}{2}(d_1 + d_2 + d'_{11}N_1 + d'_{12}N_2 + d'_{21}N_1 + d'_{22}N_2) + w_{12} + w_{21})D_{12} = \\ [(m_1 + m_2) * D_{12}] - w_{12} - w_{21} - \\ - \frac{\alpha}{2}N_1((D_{12} + 2)([w_{11} * D_{12}] + [w_{21} * D_{11}]) + [w_{21}D_{12} * D_{11}] + [w_{11}D_{11} * D_{12}]) - \\ - \frac{\alpha}{2}N_2((D_{12} + 2)([w_{12} * D_{22}] + [w_{22} * D_{12}]) + [w_{22}D_{22} * D_{12}] + [w_{12}D_{12} * D_{22}]) \end{aligned}$$

Other equations are:

$$\begin{aligned} ((1 - \frac{\alpha}{2})b_1 + \frac{\alpha}{2}(d_1 + N_1d'_{11} + N_2d'_{12}) + w_{11})D_{11} = \frac{m_1}{N_1} + [m_1 * D_{11}] - w_{11} - \\ - \frac{\alpha}{2}N_1((D_{11} + 2)[w_{11} * D_{11}] + [w_{11}D_{11} * D_{11}]) - \\ - \frac{\alpha}{2}N_2((D_{11} + 2)[w_{12} * D_{12}] + [w_{12}D_{12} * D_{12}]) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} ((1 - \frac{\alpha}{2})b_2 + \frac{\alpha}{2}(d_2 + N_1d'_{21} + N_2d'_{22}) + w_{22})D_{22} = \frac{m_2}{N_2} + [m_2 * D_{22}] - w_{22} - \\ - \frac{\alpha}{2}N_2((D_{22} + 2)[w_{22} * D_{22}] + [w_{22}D_{22} * D_{22}]) - \\ - \frac{\alpha}{2}N_1((D_{22} + 2)[w_{21} * D_{12}] + [w_{21}D_{12} * D_{12}]) \end{aligned}$$

Useful N_1 and N_2 :

$$N_1 = \frac{(b_1 - d_1)y_{22} - (b_2 - d_2)y_{12}}{y_{11}y_{22} - y_{12}y_{21}}$$

$$N_2 = \frac{(b_2 - d_2)y_{11} - (b_1 - d_1)y_{21}}{y_{11}y_{22} - y_{12}y_{21}}$$

4. Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^2 and \mathbb{R}^3

4.1 Ускорение вычислений в двумерном случае

Далее обратимся к изучению двумерного случая. Наиболее сложным с вычислительной точки зрения вопросом является работа с двумерной сверткой. Для нее верно свойство преобразования Фурье:

$$[f * g]_{\mathbb{R}^2} = \hat{F}[F[f] \cdot F[g]].$$

После дискретизации на квадратной сетке размера $K \times K$ прямое и обратное преобразования выглядят следующим образом:

$$G_{uv} = \frac{1}{K^2} \sum_{n=1}^{K-1} \sum_{m=1}^{K-1} x_{mn} e^{-\frac{2i\pi}{K}(mu+nv)},$$

$$x_{nm} = \sum_{n=1}^{K-1} \sum_{m=1}^{K-1} G_{uv} e^{\frac{2i\pi}{K}(mu+nv)}.$$

Эти преобразования могут быть ускорены за счет применения одномерного быстрого преобразования Фурье:

$$G_{uv} = \frac{1}{K} \sum_{n=1}^{K-1} \left[\frac{1}{K} \sum_{m=1}^{K-1} x_{mn} e^{-\frac{2i\pi}{K}nv} \right] e^{-\frac{2i\pi}{K}mu},$$

что дает алгоритмическую сложность $O(K^3 \log(K))$, поскольку необходимо вычислить быстрое преобразование Фурье ($K \log(K)$) в каждом узле сетки. Данную асимптотику можно улучшить, применив преобразование Ханкеля CITE.

Перейдем в преобразовании Фурье к полярным координатам:

$$F[f](\omega_x, \omega_y) = \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} f(x, y) e^{-i(\omega_x x + \omega_y y)} dx dy = \int_0^{+\infty} \int_{-\pi}^{\pi} f(r, \theta) e^{-ir\rho \cos(\psi - \theta)} r dr d\theta.$$

Пользуясь тем, что исследуемые функции радиально-симметричны, получаем соотношение

$$F[f](\rho, \psi) = \int_0^{+\infty} r f(r) dr \int_{-\pi}^{\pi} e^{-ir\rho \cos(\psi - \theta)} d\theta = 2\pi \int_0^{+\infty} r f(r) J_0(r\rho) dr,$$

которое известно как **преобразование Ханкеля 0-го порядка**, где $J_0(x) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{\pi} e^{-ix \cos \tau} d\tau$ — *функция Бесселя нулевого порядка*. Если же теперь дополнительно сделать экспоненциальную замену переменных $r = r_0 e^x$, $\rho = \rho_0 e^y$,

$$H_0[f](\rho) = \int_0^{+\infty} r f(r) J_0(\rho r) dr = \frac{1}{e^{y/4}} [(f(e^{x/4}) \cdot e^{x/4}) * J_0(e^{x/4})](y)|_{x=\ln r, y=\ln \rho}.$$

то вместо преобразования Фурье получим свертку двух функций, алгоритмическая сложность которой $O(K \cdot \log(K))$, т.е. было произведено ускорение в K^2 раз.

4.2 Ускорение вычислений в трехмерном случае

Аналогичным образом проведем рассуждение в случае трехмерной свертки. Для нее верно свойство преобразования Фурье:

$$[f * g]_{\mathbb{R}^2} = \hat{F}[F[f] \cdot F[g]].$$

Пользуясь соображениями выше, легко понять, что ее вычислительная сложность есть не что иное, как быстрое преобразование Фурье, запущенное в каждой точке пространства, т.е. $O(K^3 \cdot K \log K) = O(K \cdot \log K)$. Улучшим вычислительную сложность нашего метода за счет перехода в класс радиально симметричных функций, как и ранее. Для этого сделаем дополнительное построение: вспомним задачу Лапласа с граничным условием

на шаре:

$$\begin{cases} \Delta u = 0 \\ 0 < \rho < a, \quad 0 < \theta < \pi, \quad 0 < \phi < 2\pi \\ u(a, \theta, \phi) = f_0(\theta, \phi) \equiv 0 \end{cases}$$

Строго говоря, мы необязаны привязывать наши рассуждения к конкретному виду начальных условий, поэтому для удобства положим, что задача дана с условиями Дирихле, как приведено выше. Полагая по методу Фурье $u(\rho, \theta, \phi) = \sum_{n=0}^{+\infty} \sum_{k=-n}^n R_n^k(\rho) Y_n^k(\theta, \phi)$, получаем:

$$Y_n^k(\theta, \phi) = \sqrt{\frac{(2n+1)(n-k)!}{4\pi(n+k)!}} P_n^k(\cos \phi) e^{ik\theta},$$

где $P_n^k(x)$ — *присоединенные полиномы Лежандра*, известные своей ортогональностью в L_2 :

$$P_n^k(x) = \frac{(-1)^n}{n!2^n} (1-x^2)^{k/2} \frac{d^{n+k}}{dx^{n+k}} [(1-x^2)^n]$$

Воспользуемся разложением ядра Фурье через Y_n^k :

$$e^{i(\vec{w}, \vec{r})} = 4\pi \sum_{n=0}^{+\infty} \sum_{k=-n}^n (-1)^n \sqrt{\frac{\pi}{2r\rho}} J_{n+1/2}(\rho r) \overline{Y_n^k(\phi, \psi)} Y_n^k(\theta, \eta)$$

Подставляя полученное выражение в теорему о свертке:

$$\begin{aligned} [f * * * g] &= F^{-1}[F[f] \cdot F[g]] = \int_{\mathbb{R}^3} \left[\left(\int_{\mathbb{R}^3} f(r) e^{i(\vec{w}, \vec{r})} r^2 \sin \phi dr d\phi \right) \cdot \right. \\ &\quad \left. \cdot \left(\int_{\mathbb{R}^3} g(r) e^{i(\vec{w}, \vec{r})} r^2 \sin \phi dr d\phi \right) \right] e^{-i(\vec{w}, \vec{r})} \rho^2 \sin \theta d\rho d\theta d\eta \end{aligned}$$

и меняя порядок суммирования с учетом ортогональности полиномов Лежандра, получаем:

$$[f * * * g](\vec{r}) = 4\pi[(r \cdot f) * g](r)$$

5. Результаты и заключение

5.1 Механизмы сосуществования в пространствах различных размерностей

В рамках нашего исследования предложено исследовать равновесные положения популяции в пространстве параметров модели, описанном выше, с ограничениями на некоторое подмножество параметров, которые приводит к нетривиальным стационарным точкам системы; такие ограничения также известны как *механизмы сосуществования*, поскольку отсутствие нулевых стационарных решений есть выживание всех видов популяции.

5.1.1 Competition-colonization trade-off

В данной части работы мы приведем более точные иллюстрации для наблюдаемой реализации широко известного механизма **competition-colonization trade-off**; биологическое соображение, описывающее данный механизм, заключается в том, что сосуществование двух видов возможно, если один из видов сильнее конкурирует, а второй распространяется на большие расстояния, что в нашем пространстве можно наблюдать в пространстве $[\sigma_{m2}; d'_{12}]$. Несложно заметить, что данное соображение описывает равновесные устойчивые положения модели «хищник–жертва».

Главной целью нашего исследования являются эффекты увеличения размерности геометрического пространства, в котором обитают особи. Рисунки [fig:cctod1], [fig:cctod2] and [fig:cctod3] иллюстрируют случаи \mathbb{R}^1 , \mathbb{R}^2 и \mathbb{R}^3 соответственно. В рамках выполнения работы нами был разработан численный метод, позволяющий считать решения системы точнее, чем ранее известные методы за счет экспоненциальной скорости сходимости и уменьшения выполняемых арифметических операций, что не позволяет ошибке накапли-

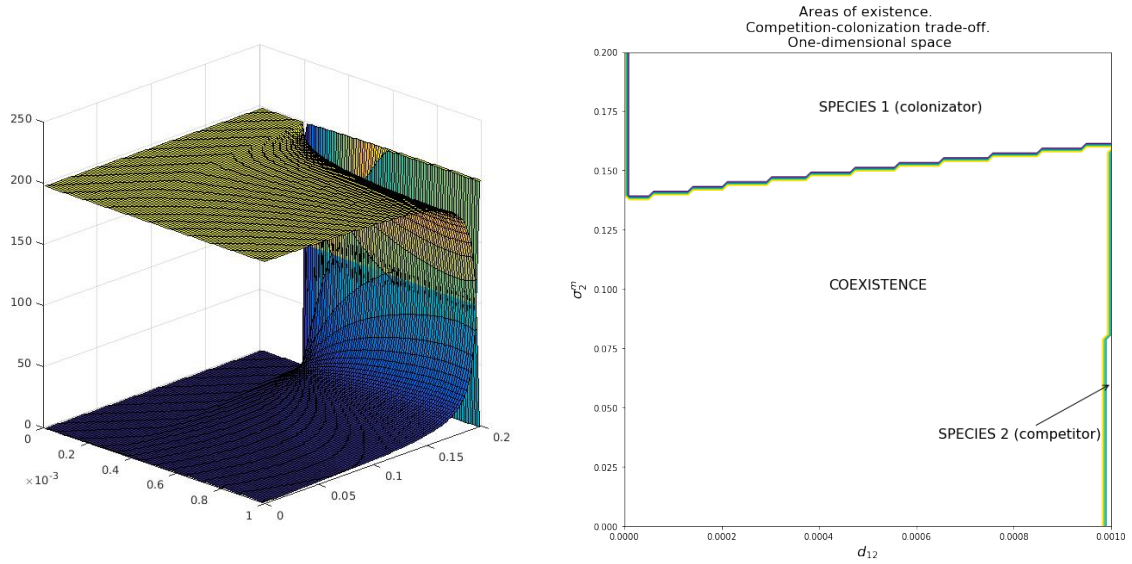
ваться. Для каждого случая приведены два графика: поверхности плотностей индивидов (первых моментов) для каждой пары параметров $(\sigma_2^m; d'_{12})$ и области в пространстве параметров, которые индуцируют сосуществование или существование только одного из видов (номер выживающего вида подписан на рисунке).

Исходя из полученных результатов, необходимо сделать следующий набор выводов и подчеркнуть следующие особенности:

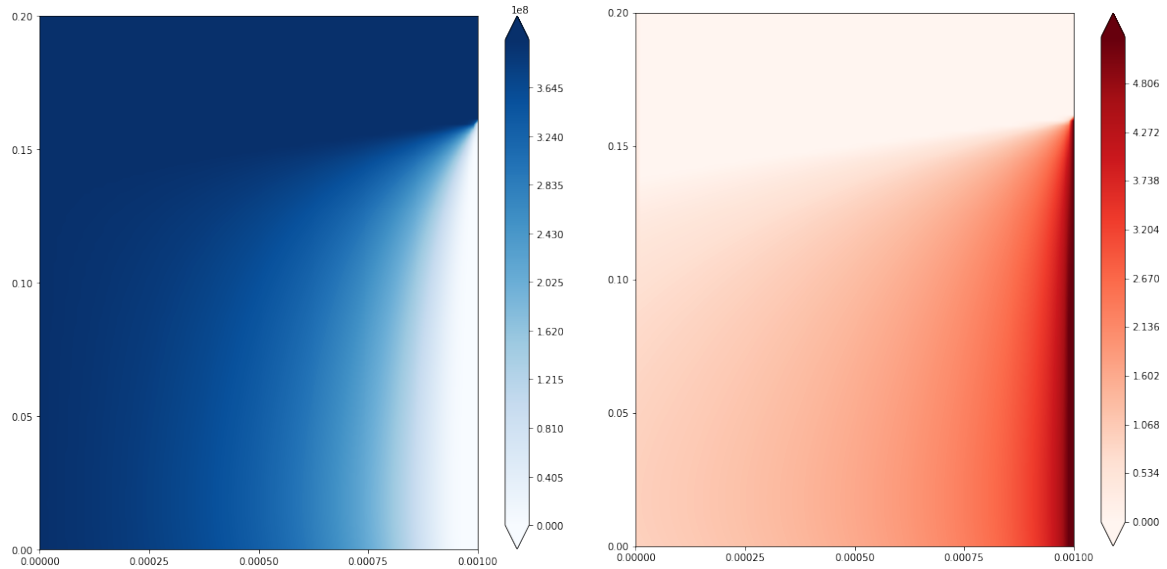
- интервал, выбранный для d'_{12} должен быть увеличен для получения более значимой области доминанции более сильного вида;
- общая идея механизма competition-colonization trade-off наблюдается во всех трех размерностях; при этом механизм нельзя воспринимать, как правило, необходимо требующее для сосуществования двух видов овердисперсии второго; как показано на наших рисунках, увеличение σ_2^m ведет к вымиранию сильного вида;
- с ростом размерности геометрического пространства вид-колонизатор вытесняет более сильный вид и даже приводит к его вымиранию: общий тренд заключается в увеличении области выживания исключительно первого вида, в то время как область сосуществования двигается (двумерный случай) и уменьшается (трехмерный случай);
- в трехмерном случае вид-колонизатор фактически приводит к вымиранию более сильного вида при всех рассмотренных наборах параметров модели; выделенная область сосуществования, несмотря на то, что оба вида там выживают, приводит к фактическому вымиранию более сильного вида, с резким ростом к границе области, где сильный вид выигрывает;
- как видно из рисунков [fig:cctod2:sub2] и [fig:cctod3:sub2] разработанный численный метод имеет несколько численных артефактов, которые можно устранить увеличением вычислительной точности нашего метода.

5.1.2 Heteromyopia

В данной части работы мы рассмотрим другой механизм сосуществования, который был предложен в [25], *heteromyopia*: драйвером сосуществования в рамках данного механизма считается принцип о том, что межвидовая конкуренция индивидов проходит на меньшем расстоянии, чем внутривидовая. В нашей модели мы нашли данный механизм в пространстве параметров $[\sigma_{ii}^w; \sigma_{ij}^w]$.

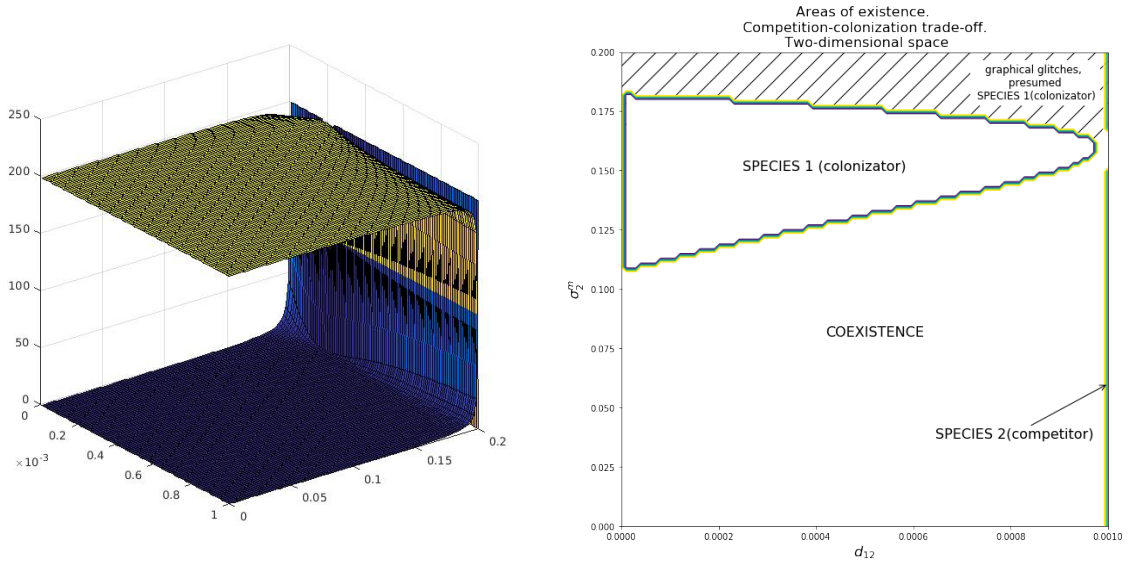


(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (b) Areas of coexistence in described parameter space

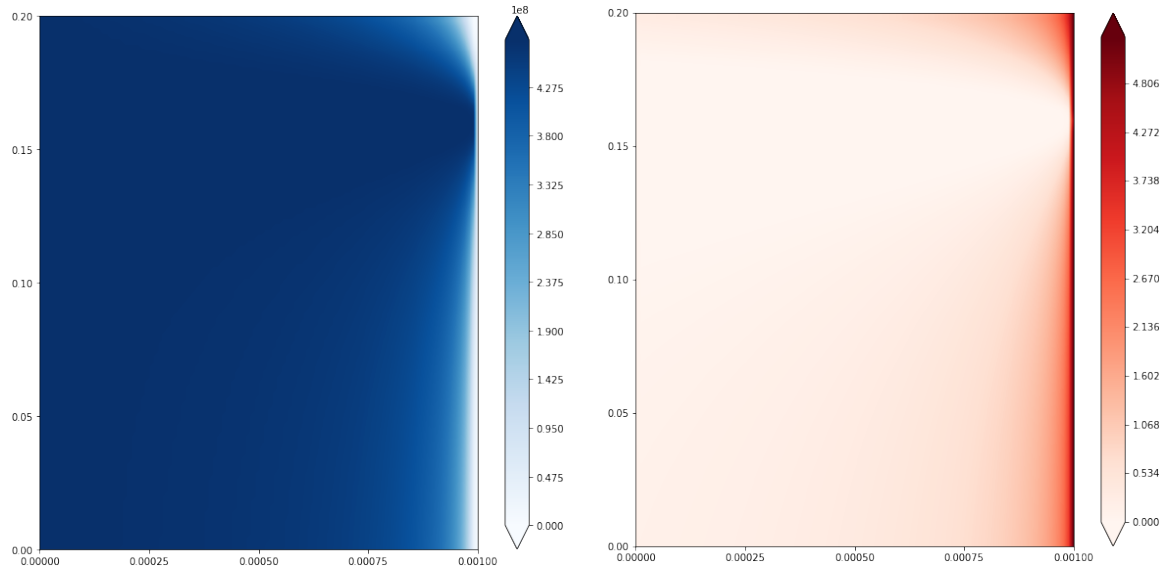


(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (d) Areas of coexistence in described parameter space

Рис. 5.1: Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d_{12}' parameter space in case of *one-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d_{11}' = d_{22}' = d_{21}' = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

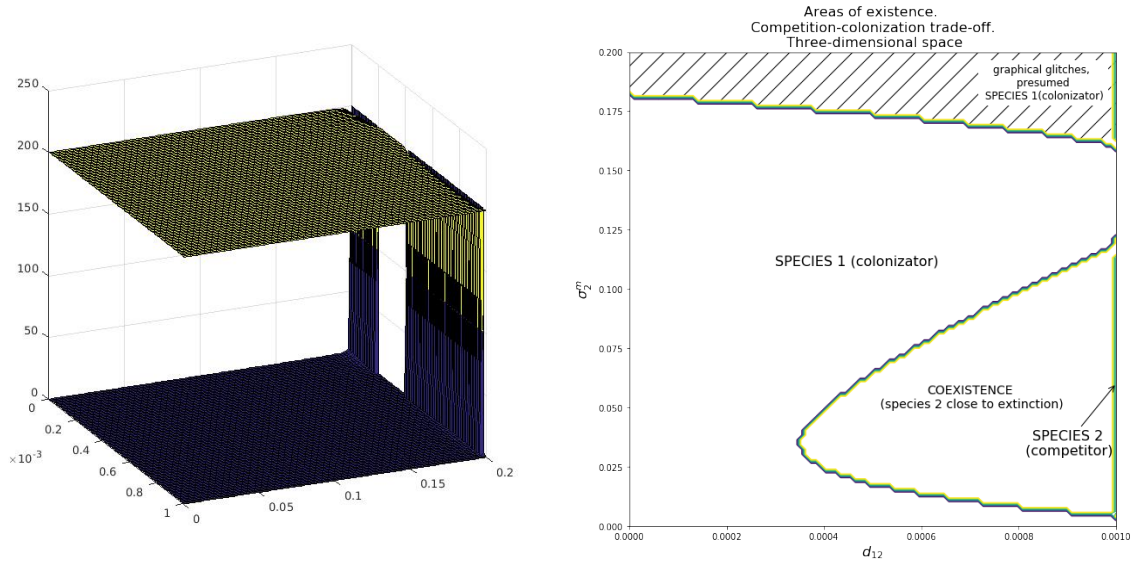


(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (b) Areas of coexistence in described parameter space

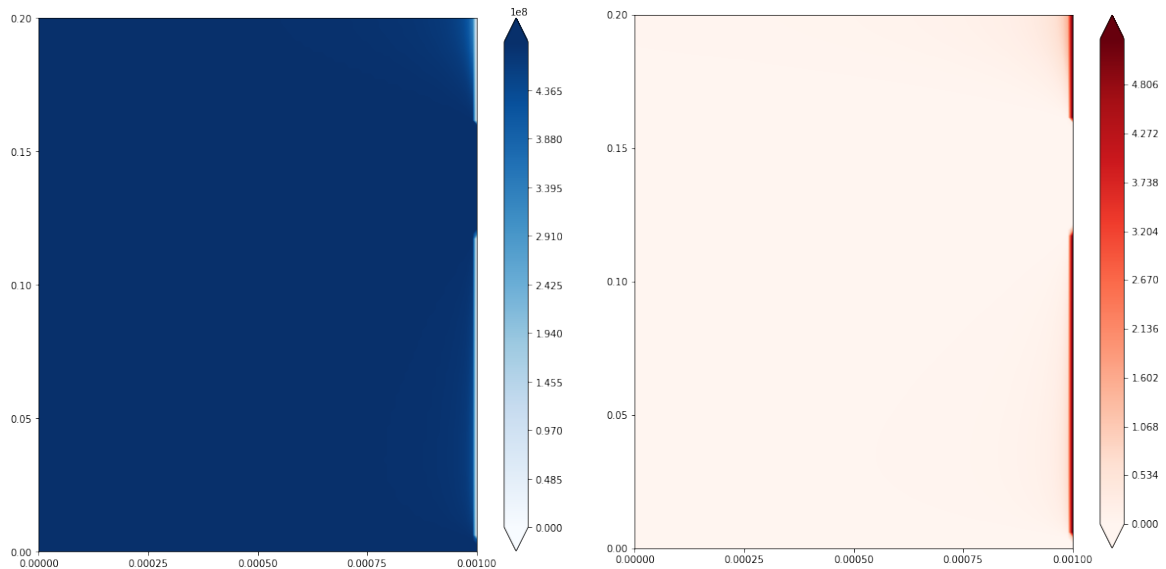


(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (d) Areas of coexistence in described parameter space

Рис. 5.2: Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d'_{12} parameter space in case of *two-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$



(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (b) Areas of coexistence in described parameter space



(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (d) Areas of coexistence in described parameter space

Рис. 5.3: Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d'_{12} parameter space in case of *three-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

Главной целью нашего исследования являются эффекты увеличения размерности геометрического пространства, в котором обитают особи. Рисунки [fig:cctod1], [fig:cctod2] and [fig:cctod3] иллюстрируют случаи \mathbb{R}^1 , \mathbb{R}^2 и \mathbb{R}^3 соответственно. В рамках выполнения работы нами был разработан численный метод, позволяющий считать решения системы точнее, чем ранее известные методы за счет экспоненциальной скорости сходимости и уменьшения выполняемых арифметических операций, что не позволяет ошибке накапливаться. Для каждого случая приведены два графика: поверхности плотностей индивидов (первых моментов) для каждой пары параметров $[\sigma_{ii}^w; \sigma_{ij}^w]$ и области в пространстве параметров, которые индуцируют сосуществование или существование только одного из видов (номер выживающего вида подписан на рисунке).

Исходя из полученных результатов, необходимо сделать следующий набор выводов и подчеркнуть следующие особенности:

- в целом, корректность предложенного механизма была подтверждена в случае одномерного и двумерного пространства обитания; стоит также отметить, что предложенная в оригинальной статье линейность зависимости между радиусом интравидовой и интервидовой конкуренции является неплохим, но не самым лучшим первым приближением;
- описанный механизм отсутствует в случае двумерной среды обитания, что ставит вопросы о его значимости и корректности;
- согласно рисункам [fig:hmd1:sub2], [fig:hmd2:sub2] и [fig:hmd3:sub2] разработанный численный метод, как и в случае рисунков для competition-colonization trade-off выше, содержит набор численных артефактов.

5.1.3 Дальнейшее исследование

Помимо полученных выше выводов и указанных дальнейших шагов по их преодолению, хотелось бы отдельно указать еще несколько этапов и целей для дальнейшей работы:

1. Проведение биологических симуляций (часть из них уже была сделана, результаты могут быть обнаружены в том же репозитории, что и головной код численного метода) для получения тестовой выборки, на которой можно будет проверить корректность аппроксимации третьего момента и улучшить ее;

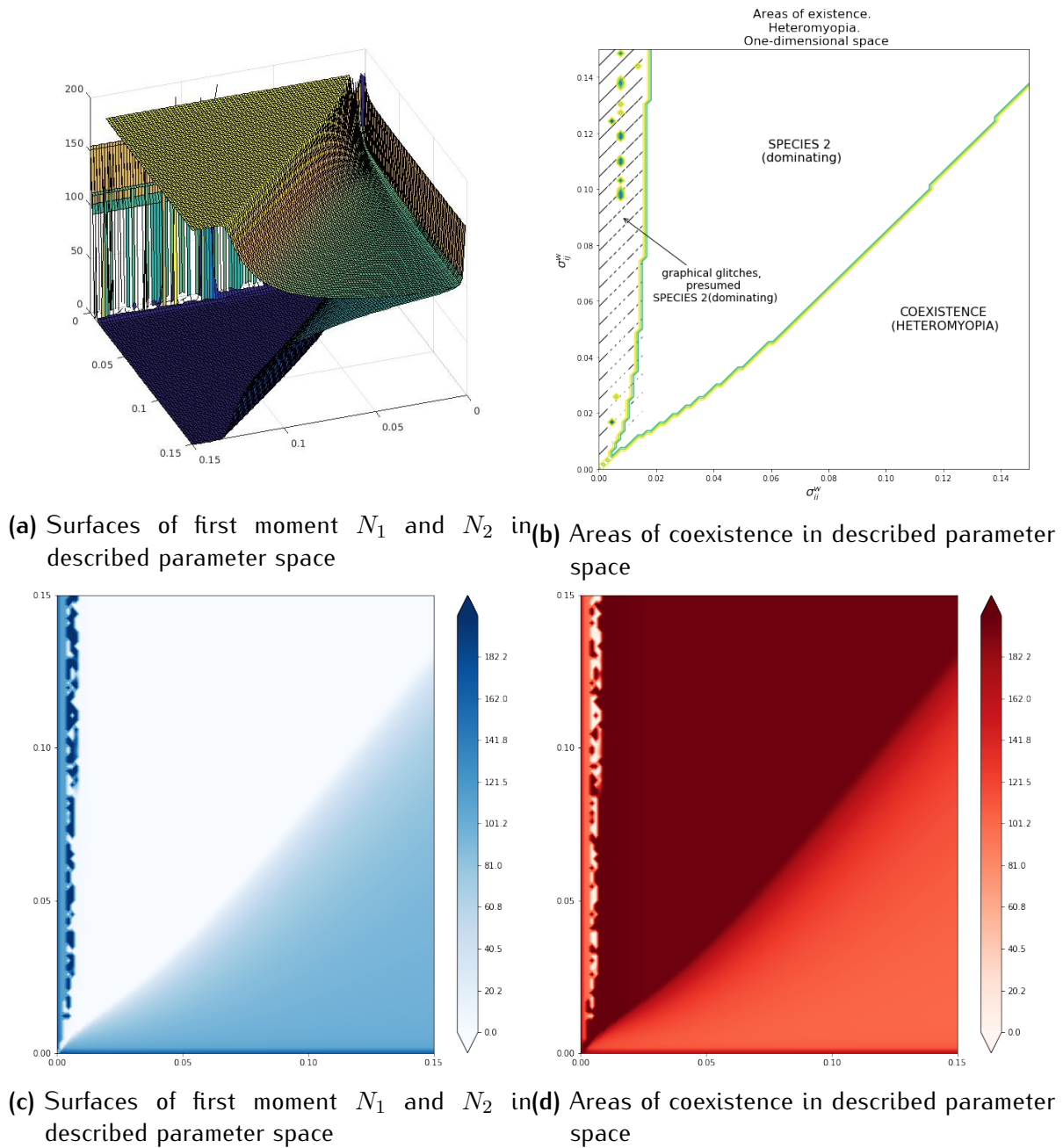


Рис. 5.4: Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *one-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

- Изучение случаев больших размерностей; несмотря на кажущуюся математичность и неприменимость подобных сред обитания в реальной жизни, необходимо отметить, что более чем трехмерные пространства — это классический подход моделирования биоценозов тропических лесов;

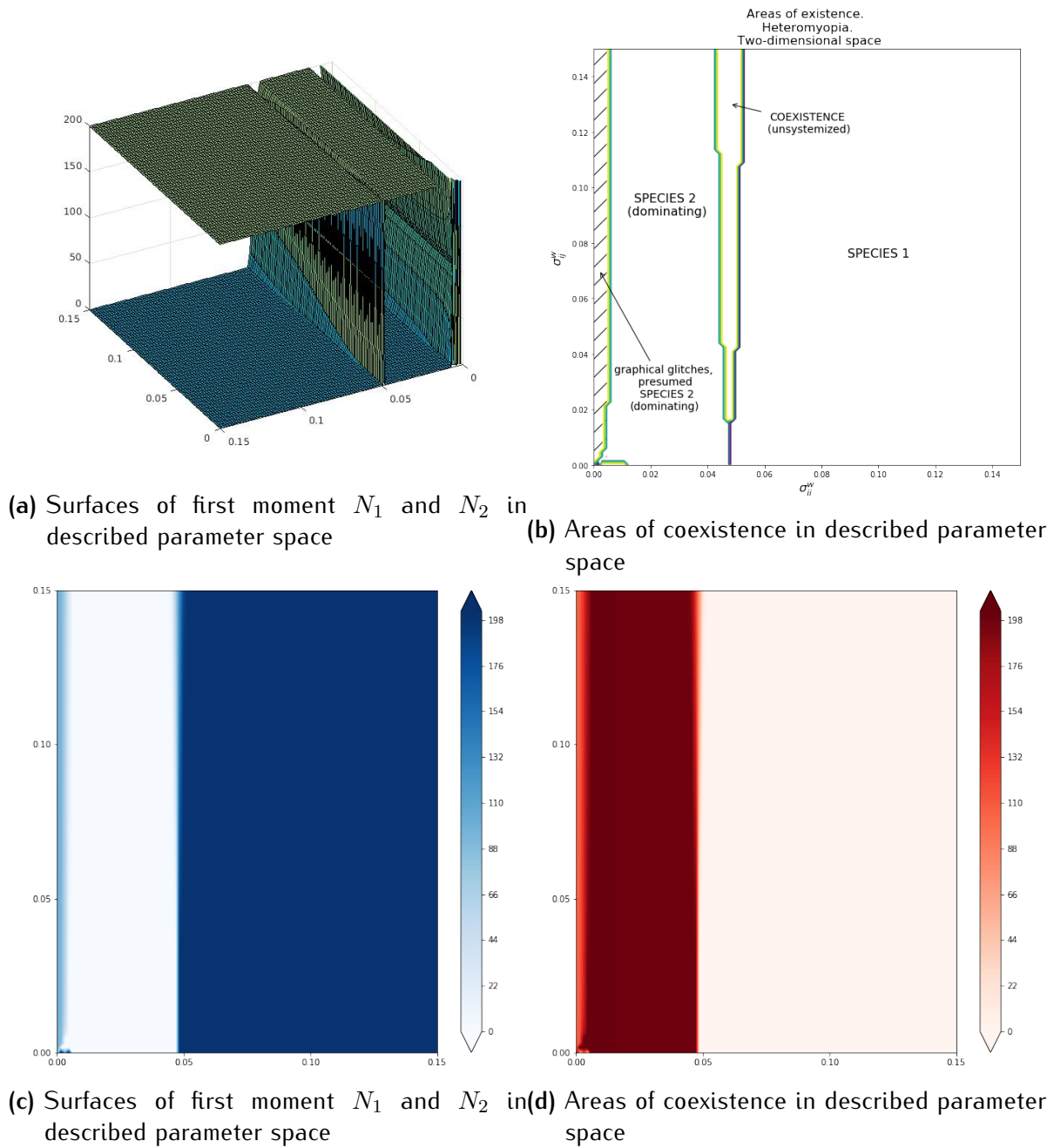
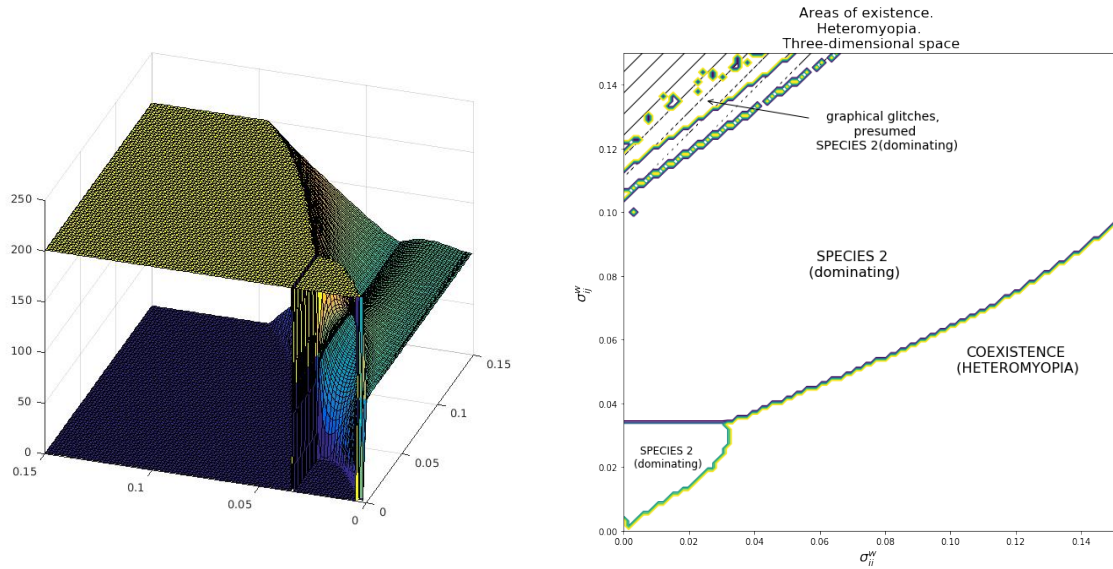
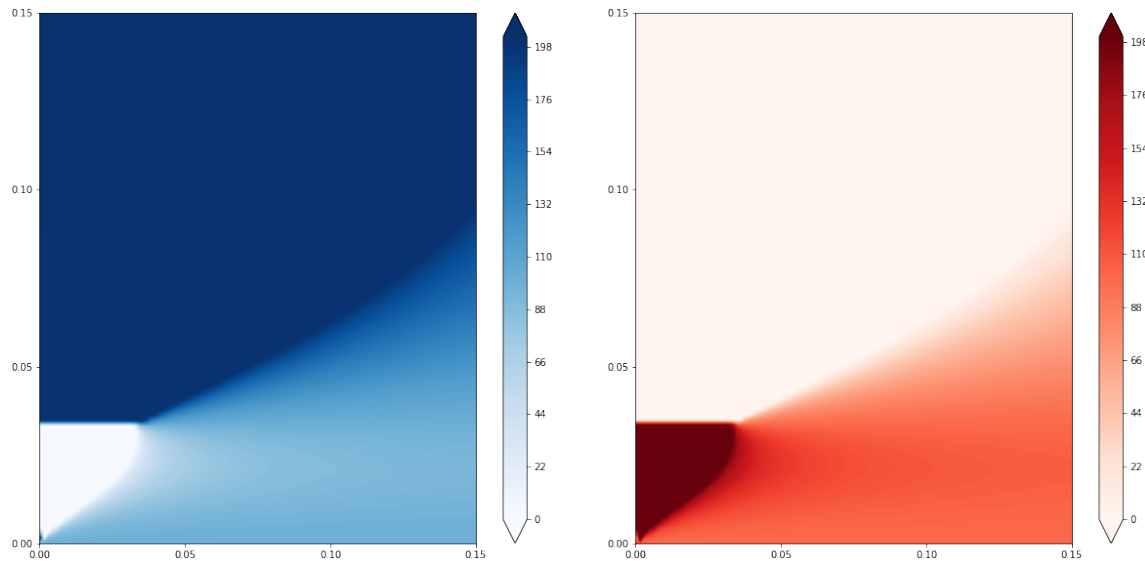


Рис. 5.5: Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *two-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

- Изучение работы численного метода и зависимости результатов от ядер другого вида; в частности, рассмотрение ядер конкуренции с сингулярностью в 0, что позволяет моделировать размер индивида, и ядер дисперсии с 0 в 0, что является более корректным биологическим случаем;



(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (b) Areas of coexistence in described parameter space



(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (d) Areas of coexistence in described parameter space

Рис. 5.6: Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *three-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

- Получение корректных ядер взаимодействия в модели, согласно имеющимся данным о распределении планктона в течениях; центральная сложность данной задачи заключается в том, что получение корректной выборочной функции распределения

затруднена наличием градиентов течения и кислорода, влияние которых должно быть учтено при моделировании;

5. Изучение поведения симбионтов (т.е. видов в отрицательной константой конкуренции) с учетом пространственной структуры и наличием внутривидовой конкуренции.

Литература

- [1] A. Einstein. Strahlungs-Emission und bsorption nach der Quantentheorie. *Deutsche Physikalische Gesellschaft*, 18, 1916.
- [2] W.M. Steen. 'light' industry: an introduction to laser processing and its industrial applications. In J. Lawrence, , J. Pou, , D.K.Y. Low, , and E. Toyserkani, editors, *Advances in Laser Materials Processing*, Woodhead Publishing Series in Welding and Other Joining Technologies, pages 3 – 19. Woodhead Publishing, 2010.
- [3] R. E. Liesegang. Naturwiss. *Wochenschr*, 11:353, 1896.
- [4] Б. П. Белоусов. Периодически действующая реакция и её механизм. *Автоволновые процессы в системах с диффузией*, page 76, 1951.
- [5] A. V. Getling. Rayleigh-bénard convection: Structures and dynamics. *Advanced Series in Nonlinear Dynamics*, 11.
- [6] Katie Brenner and Frances H. Arnold. Self-organization, layered structure, and aggregation enhance persistence of a synthetic biofilm consortium. *PLOS ONE*, 6(2):1–7, 02 2011.
- [7] Thomas Höfer, Jonathan A. Sherratt, and Philip K. Maini. Dictyostelium discoideum: Cellular self-organization in an excitable biological medium. *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1356):249–257, 1995.
- [8] A. Huppert and G. Katriel. Mathematical modelling and prediction in infectious disease epidemiology. *Clinical Microbiology and Infection*, 19(11):999 – 1005, 2013.
- [9] M. I. Rabinovich and M. K. Muezzinoglu. Nonlinear dynamics of the brain: emotion and cognition. *Usp. Fiz. Nauk*, 180(4):371–387, 2010.
- [10] P. F. Verhulst. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique*, pages 113 – 121, 1838.

-
- [11] Alfred James Lotka. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins Company, Baltimore, 1925.
- [12] Michael Huston, Donald DeAngelis, and Wilfred Post. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, 38(10):682–691, 1988.
- [13] Olivia P. Judson. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(1):9 – 14, 1994.
- [14] Adam Lomnicki. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecological Modelling*, 115(2):191 – 198, 1999.
- [15] Simon A. Levin. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist*, 108(960):207–228, 1974.
- [16] Simon A. Levin. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7:287–310, 1976.
- [17] Kent E. Holsinger and Jonathan Roughgarden. A model for the dynamics of an annual plant population. *Theoretical Population Biology*, 28(3):288 – 313, 1985.
- [18] Stephen W. Pacala. Neighborhood models of plant population dynamics. 4. single-species and multispecies models of annuals with dormant seeds. *The American Naturalist*, 128(6):859–878, 1986.
- [19] Jacob Weiner. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology*, 63(5):1237–1241, 1982.
- [20] Jacob Weiner and Paul T. Conte. Dispersal and neighborhood effects in an annual plant competition model. *Ecological Modelling*, 13(3):131 – 147, 1981.
- [21] P. Hogeweg. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Applied Mathematics and Computation*, 27(1):81 – 100, 1988.
- [22] Jorge Velázquez, Juan P. Garrahan, and Markus P. Eichhorn. Spatial complementarity and the coexistence of species. *PLOS ONE*, 9(12):1–20, 12 2014.
- [23] Michael J. Plank and Richard Law. Spatial point processes and moment dynamics in the life sciences: A parsimonious derivation and some extensions. *Bulletin of Mathematical Biology*, 77(4):586–613, 2015.
- [24] R. Durrett and S. Levin. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46(3):363 – 394, 1994.

- [25] Roberts A. J. & Stuhne G. Young, W. R. *Nature*, (412):328 – 331, 2001.
- [26] J.A.N. Filipe and G.J. Gibson. Comparing approximations to spatio-temporal models for epidemics with local spread. *Bulletin of Mathematical Biology*, 63(4):603 – 624, 2001.
- [27] Rampal S. Etienne, Cajo J.F. ter Braak, and Claire C. Vos. 5 – application of stochastic patch occupancy models to real metapopulations. In Ilkka Hanski and Oscar E. Gaggiotti, editors, *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*, pages 105 – 132. Academic Press, Burlington, 2004.
- [28] J. A. Metz and M. Gyllenberg. How should we define fitness in structured metapopulation models? including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies. *Proc Biol Sci*, (268):499 – 508, 2001.
- [29] F. Rousset. *Genetic Structure and Selection in Subdivided Populations (MPB-40)*. Princeton University Press, Princeton, 2013.
- [30] Claire Cadet, Régis Ferrière, Johan A J Metz, and Minus Van Baalen. The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *American Naturalist*, 162(4):427–441, 10 2003.
- [31] D. A. Rand and H. B. Wilson. Using spatio-temporal chaos and intermediate-scale determinism to quantify spatially extended ecosystems. *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1355):111–117, 1995.
- [32] John A. Wiens, Nils Chr. Stenseth, Beatrice Van Horne, and Rolf Anker Ims. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66(3):369–380, 1993.
- [33] Alan Hastings. *Conservation and Spatial Structure: Theoretical Approaches*, pages 494–503. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 1994.
- [34] Simon A. Levin, Bryan Grenfell, Alan Hastings, and Alan S. Perelson. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science. *Science*, 275(5298):334–343, 1997.
- [35] Richard Law and Ulf Dieckmann. *Moment Approximations of Individual-based Models*, page 252–270. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, 2000.
- [36] Benjamin Bolker and Stephen W Pacala. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical*

- Population Biology*, 52(3):179 – 197, 1997.
- [37] Ogita N. Sasaki A. Matsuda, H. and Sato K. Statistical mechanics of population. *Progress in Theoretical Physics*, 88:1035 – 1049, 1992.
- [38] D. A. Rand. *Correlation Equations and Pair Approximations for Spatial Ecologies*. Blackwell Publishing Ltd., 1999.
- [39] Minus van Baalen. *Pair Approximations for Different Spatial Geometries*, page 359–387. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, 2000.
- [40] J.A.N. Filipe and M.M. Maule. Analytical methods for predicting the behaviour of population models with general spatial interactions. *Mathematical Biosciences*, 183(1):15 – 35, 2003.
- [41] Richard Law, David J. Murrell, and Ulf Dieckmann. Population growth in space and time: Spatial logistic equations. *Ecology*, 84(1):252–262, 2003.
- [42] David J. Murrell and Richard Law. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters*, 6(1):48–59, 2003.
- [43] Samraat Pawar and Anthony I. Dell. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature*, 486(7404):485–489, May 2012.

Список иллюстраций

- 5.1 Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d'_{12} parameter space in case of *one-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$ 23
- 5.2 Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d'_{12} parameter space in case of *two-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$ 24
- 5.3 Realization of Competition-Colonization Trade-Off mechanisms in σ_2^m and d'_{12} parameter space in case of *three-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$ 25
- 5.4 Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *one-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$ 27
- 5.5 Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *two-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$ 28
- 5.6 Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *three-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$ 29