

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	3
2.1	Пространственные моменты	3
2.2	События динамики модели	5
2.2.1	Рождение нового индивида	5
2.2.2	Гибель индивида	6
2.3	Динамика моментов	6
2.4	Замыкания пространственных моментов	8
2.4.1	Необходимые требования на замыкания	9
2.4.2	Достаточное требование на замыкания	9
3	Постановка задачи	13
4	Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^2 and \mathbb{R}^3	17
4.1	Ускорение вычислений в двумерном случае	17
4.2	Ускорение вычислений в трехмерном случае	18
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	26
5.1.3	Дальнейшее исследование	27
	Литература	31
	Список иллюстраций	33

Глава 1

Введение

В 1916 году в [1] Альберт Эйнштейн (Albert Einstein) предложил концепцию вынужденного излучения (stimulated emission) — возникновения колебаний возбужденных электронов, индуцированного существующей световой волной: согласно предложенной теории, данный процесс порождает набор разнофазовых эквиамплитудных волн, *конкурентная самоорганизация* которых в стационарном положении образует равномерно колеблющуюся волну, явление, также известное как *лазерное излучение* [4].

Самоорганизация мультиагентных естественных процессов подробно изучалась 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 широкоизвестными феноменами являются реакция Белоусова-Жаботинского [5] и ячейки Релея-Бенара [2].

Глава 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 матожидания 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 движение 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.

Глава 3

Постановка задачи

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

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:

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

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

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

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

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

To sum it all up:

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

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

Other equations are:

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

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

Useful N_1 and N_2 :

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

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

Глава 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:

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

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 $r = r_0 e^x$, $\rho = \rho_0 e^y$,

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

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:

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

Глава 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

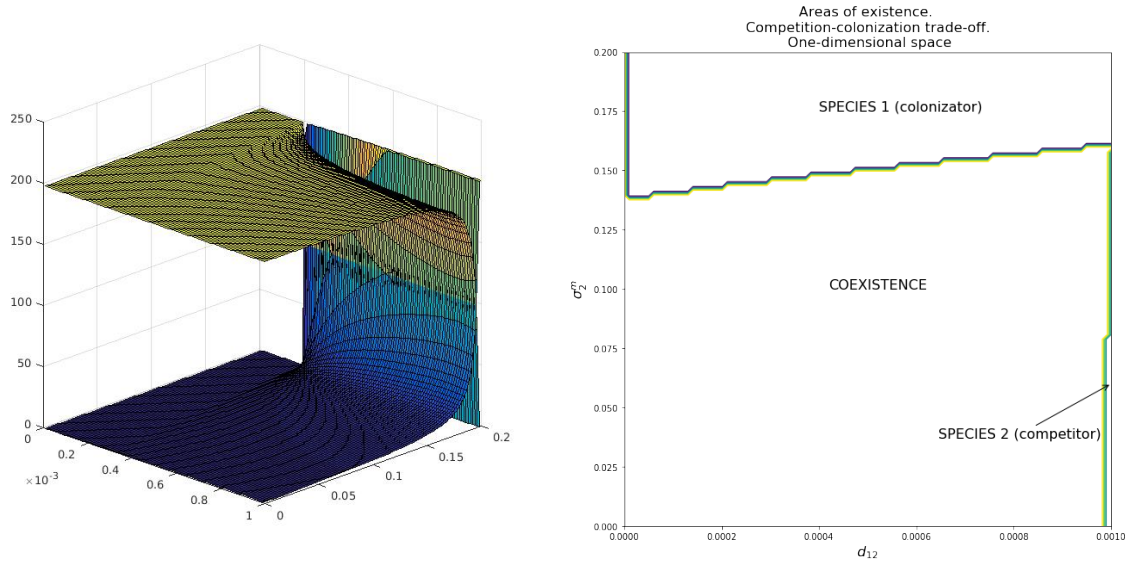
В данной части работы мы приведем более точные иллюстрации для наблюдаемой реализации широко известного механизма **competition-colonization trade-off**; биологическое соображение, описывающее данный механизм, заключается в том, что сосуществование двух видов возможно, если один из видов сильнее конкурирует, 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

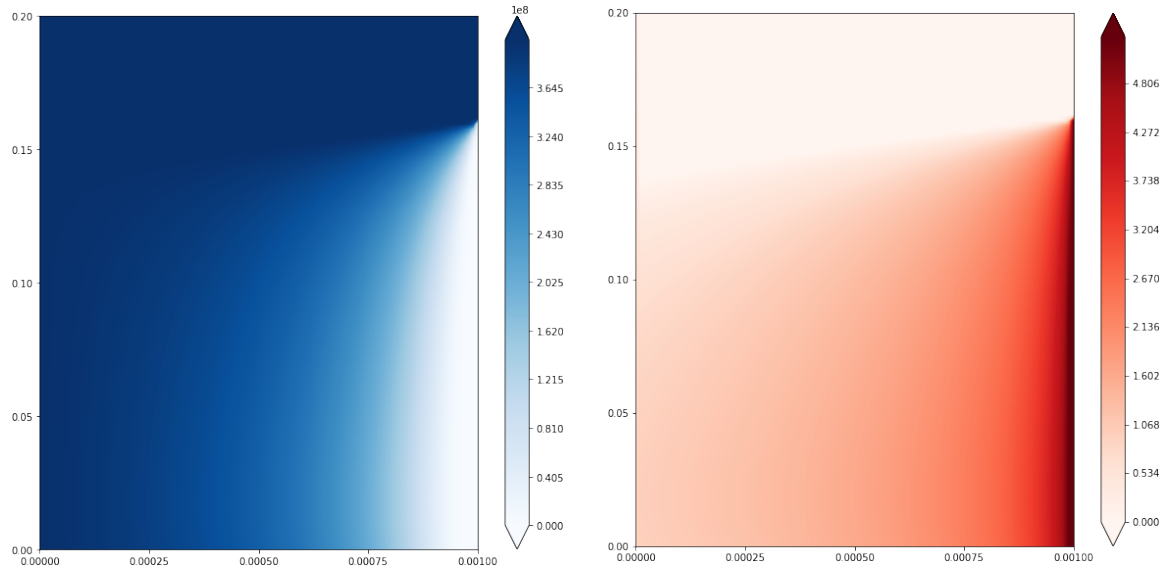
работы нами был разработан численный метод, позволяющий считать решения системы точнее, чем ранее известные методы за счет экспоненциальной скорости сходимости и уменьшения выполняемых арифметических операций, что не позволяет ошибке накапливаться. Для каждого случая приведены два графика: поверхности 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.

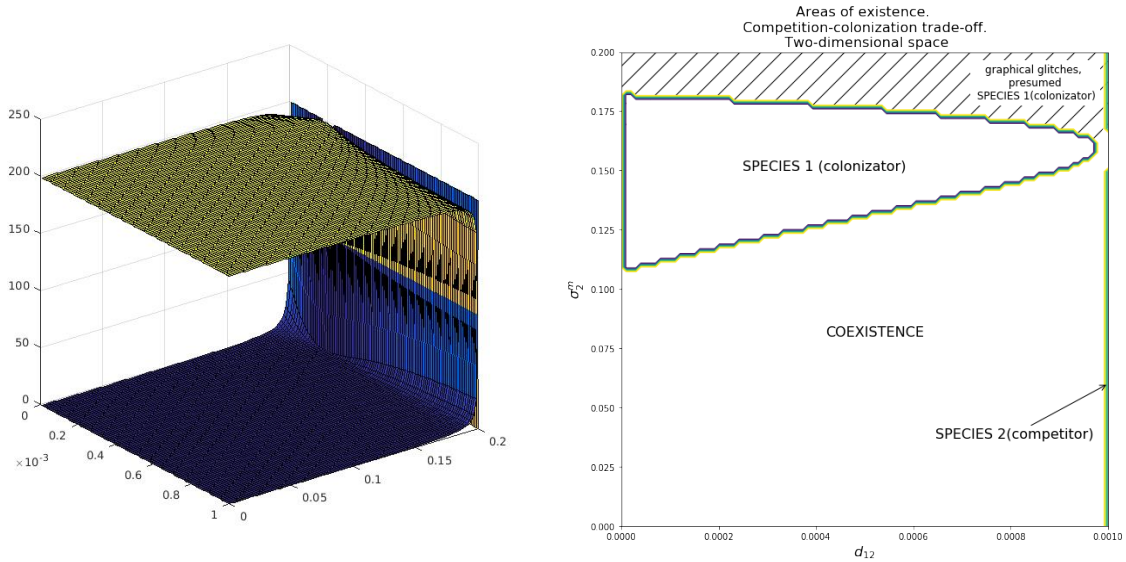


(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space

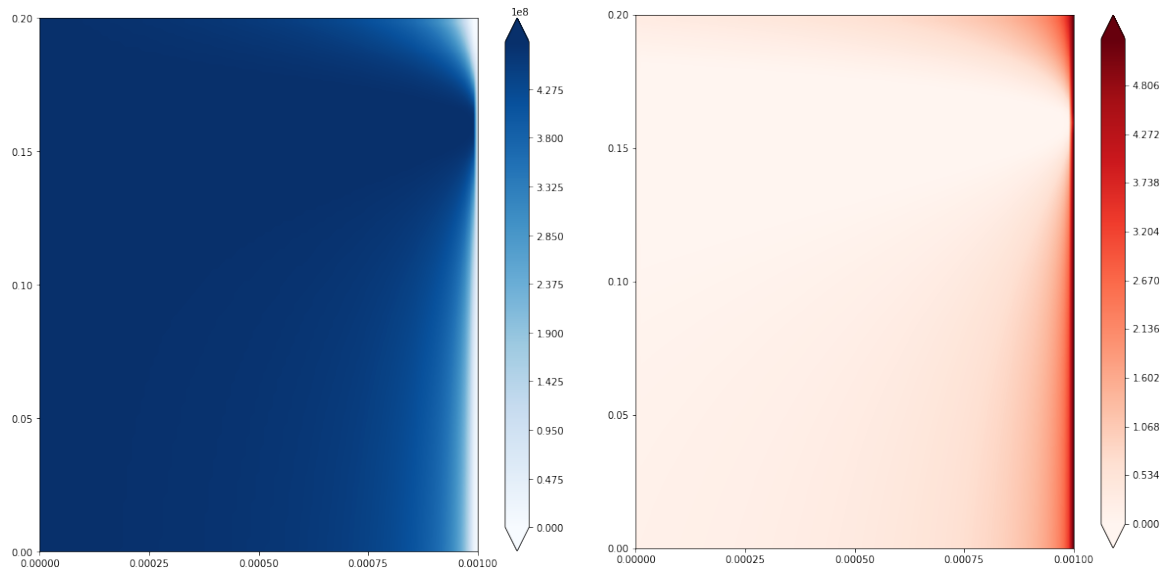


(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space

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: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d_{11}' = d_{22}' = d_{21}' = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

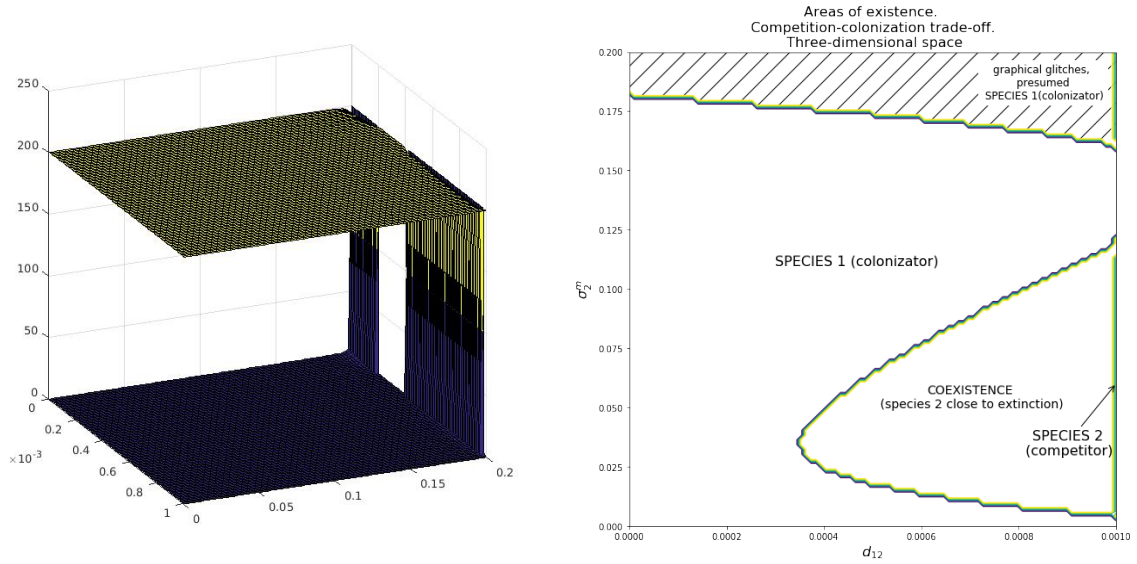


(a) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (b) Areas of coexistence in described parameter space

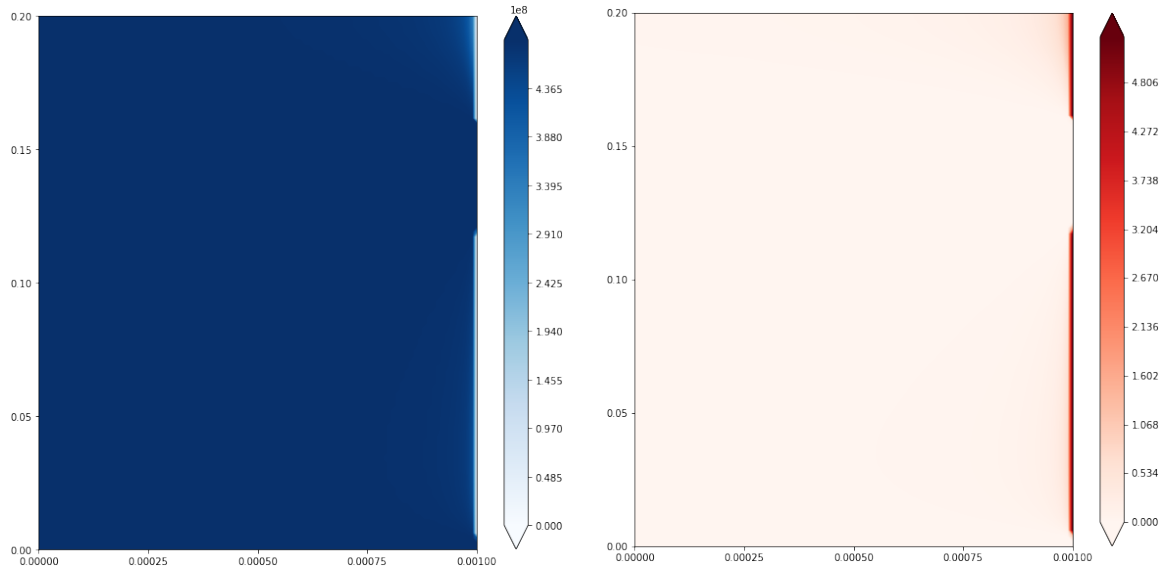


(c) Surfaces of first moment N_1 and N_2 in described parameter space (d) Areas of coexistence in described parameter space

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: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

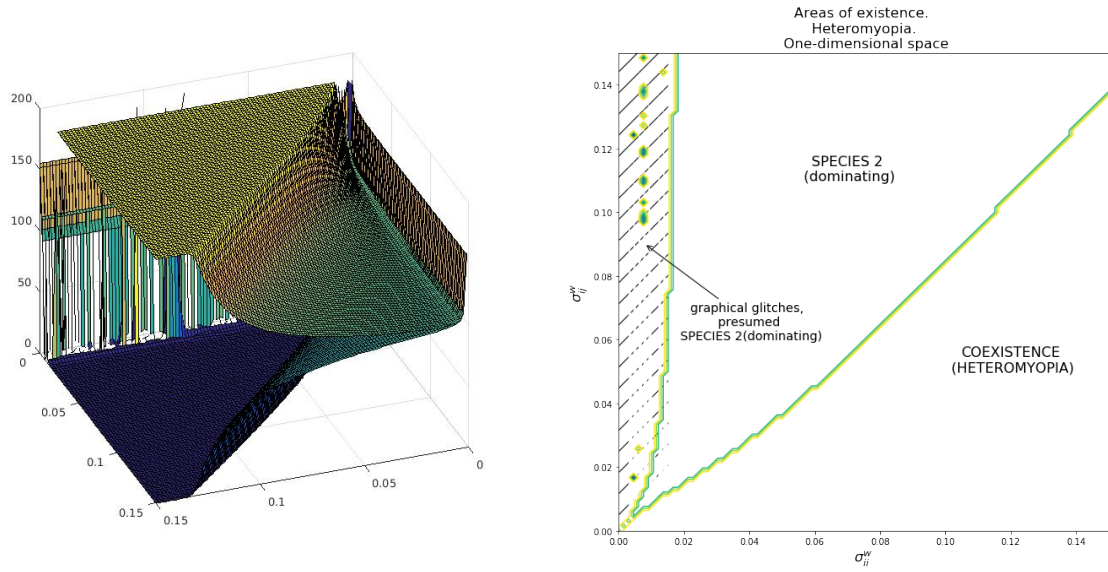
5.1.2 Heteromyopia

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 $[\sigma_{ii}^w; \sigma_{ij}^w]$.

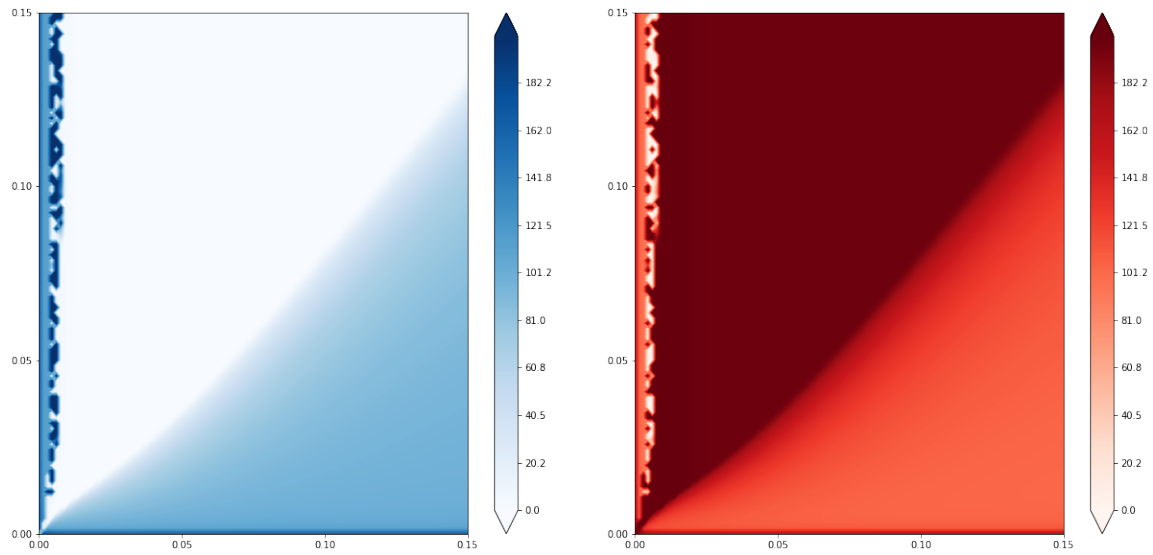
Главной целью нашего исследования являются эффекты увеличения размерности геометрического пространства, в котором обитают особи. Рисунки [fig:cctod1], [fig:cctod2] and [fig:cctod3] иллюстрируют случаи \mathbb{R}^1 , \mathbb{R}^2 и \mathbb{R}^3 соответственно. В рамках выполнения работы нами был разработан 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.



(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. 5.4: 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: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001$, $\sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

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:

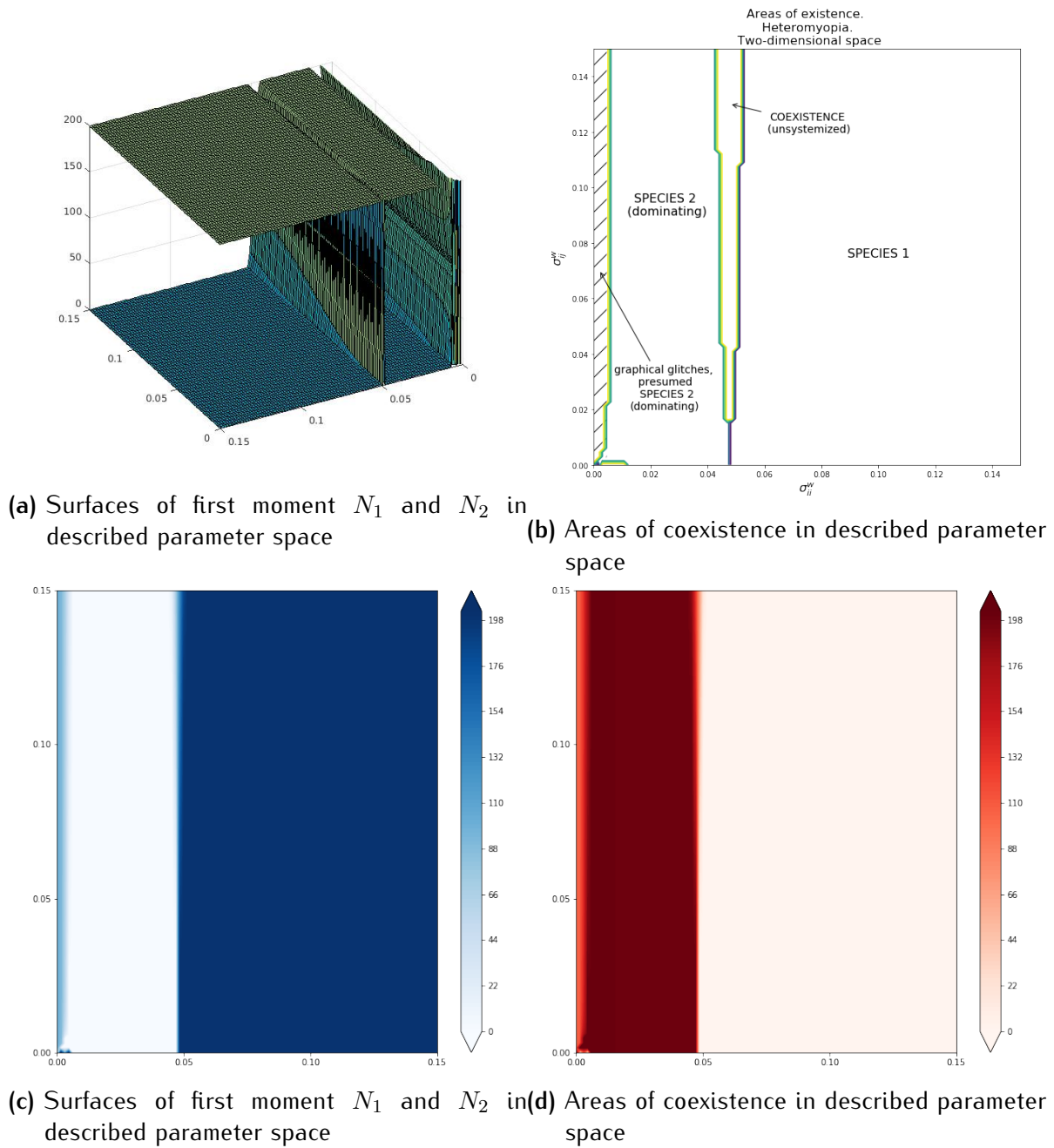
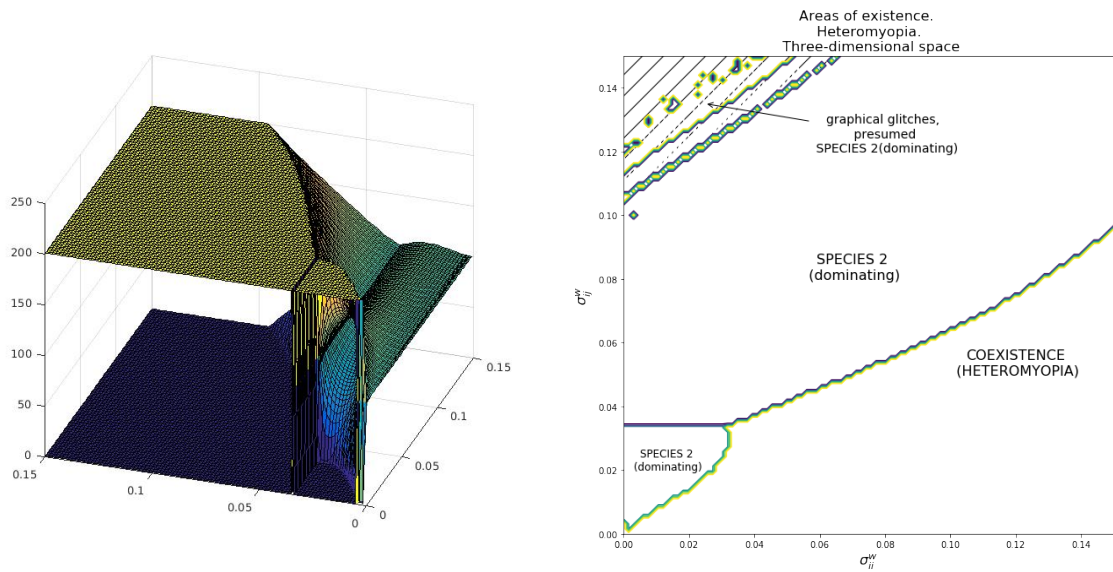
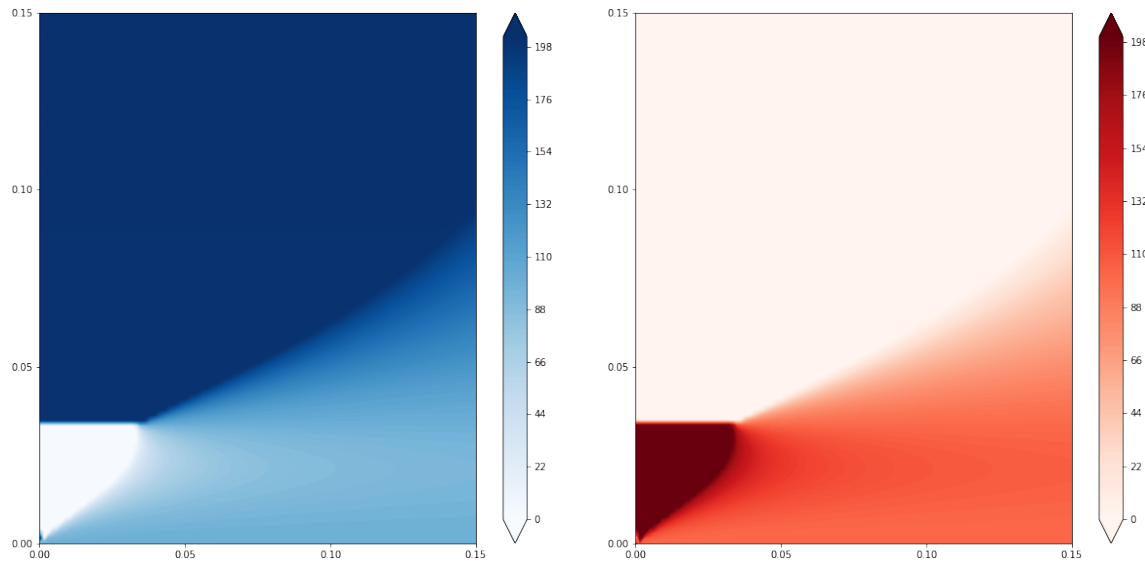


Рис. 5.5: Realization of Heteromyopia mechanisms in $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ and $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ parameter space in case of *two-dimensional habitat*. Other parameters are chosen as follows: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m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

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;



(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: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

- 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;

3. 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;
4. 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 с 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] A. V. Getling. Rayleigh-bénard convection: Structures and dynamics. *Advanced Series in Nonlinear Dynamics*, 11.
- [3] R. E. Liesegang. Naturwiss. *Wochenschr*, 11:353, 1896.
- [4] W. Steen. 'light' industry: an introduction to laser processing and its industrial applications. In J. Lawrence, , J. Pou, , D. 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.
- [5] Б. П. Белоусов. Периодически действующая реакция и её механизм. *Автоволновые процессы в системах с диффузией*, page 76, 1951.

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