

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«Национальный исследовательский университет
«Высшая школа экономики»

Факультет компьютерных наук
Основная образовательная программа
Прикладная математика и информатика

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА БАКАЛАВРА

на тему

**Механизмы сосуществования стационарных
биологических сообществ в пространствах разных
размерностей**

Выполнил студент группы 6ПМИ132, 4 курса
Савостьянов Антон Сергеевич

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

Оглавление

1	Введение	1
2	Модель самоструктурирующихся сообществ Ульфа Дикмана	5
2.1	Пространственные моменты как набор статистик для описания популяции	5
2.2	События динамики модели	8
2.2.1	Рождение нового индивида	8
2.2.2	Гибель индивида	9
2.3	Динамика пространственных моментов	9
2.4	Замыкания пространственных моментов	11
2.4.1	Требования на замыкания	12
2.4.2	Достаточное требование на замыкания	13
3	Постановка задачи	16
3.1	Результирующая система	17
4	Численный метод в пространствах разной размерностей	21
4.1	Численный метод для решения системы	21
4.2	Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^2	23
4.3	Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^3	24
5	Результаты: механизмы сосуществования	28
5.1	Механизмы сосуществования в пространствах различных размерностей . .	28
5.1.1	Competition-colonization trade-off	28
5.1.2	Heteromyopia	29
6	Заключение	37
	Литература	39
	Авторские публикации по теме работы	44
	Список иллюстраций	46

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 в 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 [10, 11] 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, т.е. процесса, учитывающего вероятностный характер всех событий для каждого индивида популяции, число которых меняется по времени, 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 показа-

но 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 двумерных 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 настоящей работы вводится модель самоструктурирующихся в пространстве сообществ, предложенная Ульфом Дикманом (Ulf Dieckmann) и Ричардом Лоу (Richard Law) в [35, 41]; вводится предлагаемое пространство состояний системы, описываемой набором статистик, отвечающих за естественные степени свободы популяции; описывается пространство параметров системы и динамика предложенный статистик относительно данного пространства параметров; обсуждается техника аппроксимаций (замыканий) набора статистик высшего порядка при помощи статистик младших порядков.

Отдельно необходимо отметить, что предлагаемое описание модели основано на работе [35] и не ставит перед собой цель формального построения всех используемых выкладок; вопрос формализации используемой модели обсуждался в [44], где было показано, что подобная формализация может быть выполнена без потери корректности итоговых интегро-дифференциальных уравнений динамики.

2.1 Пространственные моменты как набор статистик для описания популяции

Положим, что рассматриваемая популяция заселяет некоторую конечную область пространства, которую будем обозначать $A \subset \mathbb{R}^d$, где $d = 1, 2, 3$; соответственно объем (или меру) данной области, в общем его понимании, будем обозначать $|A|$. Также допустим, что число различных видов в популяции конечно и равно n ; для удобства пронумеруем сами виды и далее будем обращаться к ним только по нумерации. Также положим X_t^i — множество точек, в которых присутствует индивид i -го вида в момент времени t (в рам-

ках нашей модели договоримся считать особи безразмерными; вопрос о моделировании размера особи может быть решен в рамках нашей модели, как будет указано позже).

Определение 1. Паттерном $p(x)$ будем называть следующую вектор-функцию

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

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

$$p_i(x) = \sum_{x' \in X_t^i} \delta(x - x'),$$

где $\delta(x)$ — дельта-функция Дирака. Как следует из определения паттерна, он описывает распределение особей и структуру всего сообщества в *конкретный момент времени*. Поэтому зависимость некоторой величины от паттерна стоит понимать как "при конкретном распределении". Более того, ясно если рассмотреть пространство всех паттернов, то в зависимости от параметров системы тот или иной паттерн более вероятен в определенный момент времени, т.е. на пространстве паттернов можно задать вероятностную меру, зависящую от времени (формализация подобного подхода описана в [44]).

Пользуясь известным свойством функции Дирака, не составляет труда выразить среднюю плотность индивидов i -го вида в области через пространственный паттерн:

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

Определение 2. Первым моментом (средней ожидаемой плотностью индивидов) i -го вида будем называть математическое ожидание средних плотностей $N_i(p)$ в момент времени t по всему пространству паттернов для фиксированного времени:

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

Аналогично введем функцию, возвращающую число пар индивидов данных видов i и j , находящихся на расстоянии ξ (функцию парной корреляции):

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

Определение 3. Вторым пространственным моментом (средней ожидаемой плотностью пар) особей видов i и j таких, что $\vec{x}_j = \vec{x}_i + \vec{\xi}$, где \vec{x}_i, \vec{x}_j — расположение особей i -го и j -го вида соответственно, назовем математическое ожидание:

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

В рамках нашей модели будем считать, что все взаимодействия между индивидами мелкомасштабны. Таким образом, наличие пространственной структуры между достаточно удаленными особями не является существенным; более того, из этого следует, что особи, "унесенные" на бесконечность, теряют пространственную структуру, т.е. корреляционная функция вырождается до произведения средних плотностей:

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

Аналогично, можно доопределить плотность и более общих пространственных структур:

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

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

где вектора ξ_l определяются аналогично парной корреляционной функции как вектор между расположением особи вида i_1 и i_{l+1} . В рамках нашего исследования существенное значение будут иметь только пространственные моменты третьего порядка $T_{ijk}(\xi, \xi', t)$ — плотности троек индивидов.

Предложение 1. Описанная система пространственных моментов, согласно исследуемой модели, есть набор статистик для описания естественных степеней свободы системы; более того, как будет показано далее, для исследования пространственной структуры мы будем ограничиваться первыми двумя моментами и аппроксимацией на корреляционную функцию троек.

2.2 События динамики модели

Как было указано выше, рассматриваемая модель опирается на описание событий для каждого индивида популяции, причем события допустимы трех следующих видов — рождение нового индивида, гибель индивида и перемещение индивида в геометрическом пространстве.

В рамках нашего исследования ограничимся стационарными моделями, т.е. сообществами, в которых движение реализовано исключительно за счет рождения новой особи; например, будем считать, что рассматриваются только растительные сообщества. Данная договоренность введена в целях упрощения выявления существенных эффектов пространственной неоднородности, что было бы сложнее сделать в сильно диффузирующих популяциях.

2.2.1 Рождение нового индивида

Вероятность рождения потомка вида i , которая будет зависеть от расстояния, на котором рождается потомок, в точке ξ' от родителя, находящегося в точке ξ будем обозначать

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

где функцию $m_i(x)$ есть ядро рождения (ядро распространения, dispersal kernel). $\int_{\mathbb{R}^n} m_i(x) dx = b_i$ — темп рождаемости, $0 < b_i < 1$, привычная константа, описывающая темп рождаемости в логистической модели.

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. В то же время следует отметить, выбор нормального распределения, обусловленный центральной предельной теоремой, не является единственным подходящим; в целях моделирования ненулевого размера индивида ядра распространения может быть выбрано с плато в окрестности 0:

$$m(\xi) = \hat{b}_m \xi^4 \cdot e^{\frac{-\xi^2}{1 + \sigma_m^2 \xi^4}}$$

2.2.2 Гибель индивида

Вероятность гибели конкретного индивида в данной точке ξ очевидным образом определяется не только влиянием среды (параметр логистической модели), но также и расположением всех остальных индивидов в популяции, причем не только их количеством, но и пространственной структурой:

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

где d_i — экзогенная вероятность смерти, т.е. смерти от влияния окружающей среды (полагаем его пространственно постоянным; несложно заметить, что введения некоего пространственного градиента у данной величины существенной не усложнит модель и получающиеся уравнения), $0 < d_i < 1$; $w_{ij}(x)$ — ядро конкуренции (competition kernel) — плотность вероятности смерти индивида i -го вида от конкуренции с индивидом j -го вида, находящимся на расстоянии x , $\int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(x) dx = d'_{ij}$ — агрегированная сила конкуренции, $0 < d'_{ij} < 1$.

В данной работе будем считать, что $\frac{1}{d'_{ij}} w_{ij}(x)$ распределено нормально с нулевым математическим ожиданием ($w_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^w)$); также положим w_{ij} радиально-симметричной ($w_{ij}(x) = w_{ij}(|x|)$) из биологических соображений. Здесь также можно отметить, что биологически более разумным возможно было бы использование ядра с сингулярностью вокруг 0.

2.3 Динамика пространственных моментов

Предложение 2. Заметим, что переход из одного паттерна в другой есть цепочка описанных выше событий. Допустим теперь, что для данного паттерна p_0 мы посчитали плотность вероятности перехода во все остальные паттерны за время τ . Устремляя теперь $\tau \rightarrow 0$, мы получаем с одной стороны производную плотности вероятности перехода, а с другой — переход в паттерн, удаленный ровно на одно событие из описанных выше (из-за бескончно малого промежутка времени). Данное соображение позволяет в частности выписать уравнения динамики пространственных моментов.

Полный вывод данных уравнений приведен в [35], мы же воспользуемся полученным результатом:

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

Аналогично случаю логистической модели, каждое слагаемое в приведенной уравнении может быть проинтерпретировано с биологической точки зрения:

- $b_i N_i$ — математическое ожидание количества новых рожденных индивидов от всех родителей в популяции;
- $d_i N_i$ — математическое ожидание количества смертей индивидов от воздействия окружающей среды;
- $\sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi$ — математическое ожидание особей, умерших от конкуренции; функция парной корреляции здесь представляет ничто иное как *весовую функцию конкуренции*.

Подобное уравнение динамики можно составить и для парной корреляции:

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

где слагаемое $\langle i, j, \xi \rightarrow j, i, -\xi \rangle$ следует читать как повторение всех предыдущих членов с точностью до описанной замены; это объясняется тем, что ранее мы рассматривали вероятности исключительно для особи i -го вида в паре.

Здесь так же можно охарактеризовать каждое слагаемое:

- $\delta_{ij}m_i(-\xi)N_i$ — если мы рассматриваем случай интравидовой корреляции, то новая пара может возникнуть, если от потомка до родителя будет вектор $-\xi$ (ясно, что в случае $i \neq j$ нужны исключительно пары с положительным знаком);
- $\int_{\mathbb{R}^n} m_i(\xi')C_{ij}(\xi + \xi')d\xi'$ — искомая пара возникает, если первая особь в паре (вида i) создаст потомка таким образом, что потомок и вторая особь в паре окажутся на расстоянии ξ ;
- $d_iC_{ij}(\xi)$ — пара может быть разрушена из-за экзогенной смерти особи i -го вида в паре;

- $w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)$ — также пара может быть разрушена в следствие конкуренции внутри пары (данное слагаемое приходится учитывать, поскольку из-за задания пространственных моментов через дельта функции все пространственной структуры приняты в общем положении);
- $\sum_k \int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi')T_{ijk}(\xi, \xi')d\xi - w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)$ — также существует вероятность смерти особи вида i из-за конкуренции с остальными особями в популяции, т.е. весовая функция такой конкуренции — это структура троек T_{ijk} с одним фиксированным расстоянием ξ .

2.4 Замыкания пространственных моментов

Замечание 1. Приведенный биологический смысл динамики пространственных моментов позволяет сделать следующее наблюдение: динамика пространственного момента всегда должна включать слагаемое, отвечающее за гибель одной из особей этой пространственной структуры вследствие конкуренции с оставшимися особями в популяции. Весовая функция данной конкуренции есть пространственный момент более высокого порядка, поскольку это и есть плотность более сложной пространственной структуры.

В результате динамика пространственного момента k -го порядка зависит от пространственного момента $k+1$ -го порядка, что порождает счетную иерархию зависимостей и делает невозможным численный и аналитический анализ системы. Для сведения получающейся счетной системы интегро-дифференциальных уравнений к конечной системе используется техника замыканий, широко применяемая в статистической физике и физике плазмы.

Определение 4. Замыканием (аппроксимацией) пространственных моментов называется выражение момента порядка k через моменты строго меньшего порядка.

Предложение 3. В [35, 45] было предложено исключить из рассмотрения замыкания моментов старше третьего порядка; моменты же третьего порядка следует замыкать через моменты первого и второго порядка, $T_{ijk} = F(C_{ab}, N_c)$, где $a, b, c \in \{i, j, k\}$. По предположению, выдвинутому в данных работах, эффекты моментов высших порядков на итоговую численность сообщества и его пространственную структуры пренебрежимо малы; корректность данного предположения будет обсуждаться ниже.

Дополнительным интересным аспектом изучаемой модели является то, что исследование замыканий моментов второго порядка, например

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

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

приводят в первом случае к логистической модели, а во втором — к обобщенной логистической модели Лотки-Вольтерры, которая не является качественным инструментом для изучения самоструктурирующихся в пространстве сообществ, как уже обсуждалось во введении к данной работе.

2.4.1 Требования на замыкания

Введенное определение не накладывает никаких ограничений на функцию $F(C_{ab}, N_c)$ ($T_{ijk} = F(C_{ab}, N_c)$, где $a, b, c \in \{i, j, k\}$); однако ясно, что существует набор требований, которые должны выполняться, из-за биологического смысла величины T_{ijk} как плотности троек индивидов.

Более подробно данный вопрос освещен в [45]; здесь же мы опишем некоторые базовые ограничения, базовая идея которых заключается в том, что условие отсутствия пространственной структуры для больших расстояний должно сохраняться:

1. $T_{ijk}(\xi, \xi') \geq 0$ — плотность всегда неотрицательна;
2. $T_{ijk}(\xi, \xi') = T_{jik}(-\xi, \xi' - \xi) = T_{kij}(-\xi', \xi - \xi')$ — исходя из определения, ξ и ξ' — это вектора конкретно между i - j -ой и i - k -ой особью; поэтому перестановка вершин должна влиять на векторные аргументы;
3. если $C_{ij} = N_i N_j$, то $T_{ijk} = N_i N_j N_k$, т.е. отсутствие пространственной структуры на более низком уровне должно запрещать ее и на более высоком;
4. $\lim_{\xi \rightarrow \infty} T_{ijk}(\xi, \xi') = N_i C_{jk}(\xi' - \xi)$ — благодаря меломасштабности, унесенная на бесконечность точка разрушает пространственную структуру (в то же время она остается между двумя нетронутыми); аналогично $\lim_{\xi' \rightarrow \infty} T_{ijk}(\xi, \xi') = C_{ij}(\xi) N_k$;
5. $\frac{1}{|A|} \int_{\mathbb{R}^n} T_{ijk}(\xi, \xi') d\xi' = C_{ij}(\xi) N_k$ — суммарное количество троек есть количество пар на плотность оставшегося вида.

2.4.2 Достаточное требование на замыкания

Приведенные ограничения не позволяют установить качество выбранного замыкания, а только указывают на то, может ли в принципе выбранная функция являться им. Для проверки корректности замыкания (аппроксимации) используется техника сравнения результатов работы динамики модели (посчитанная при помощи классического метода решения дифференциальных уравнений Рунге-Кутты) с результатами работы individual-based стохастических компьютерных симуляций.

С результатами вычислений в [35] сравнивалось несколько кандидатов:

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

Результаты сравнения корректности работы каждого из кандидатов в замыкания представлены на рисунке 2.1: в случае двухвидовой популяции производится сравнение фазовых портретов в фазовом пространстве $[N_1; N_2]$ (рис. 2.1a); для одновидовой популяции приведен график $N(t)$ (рис. 2.1b). Приведенные графики показывают наиболее подходящее из приведенных замыкание:

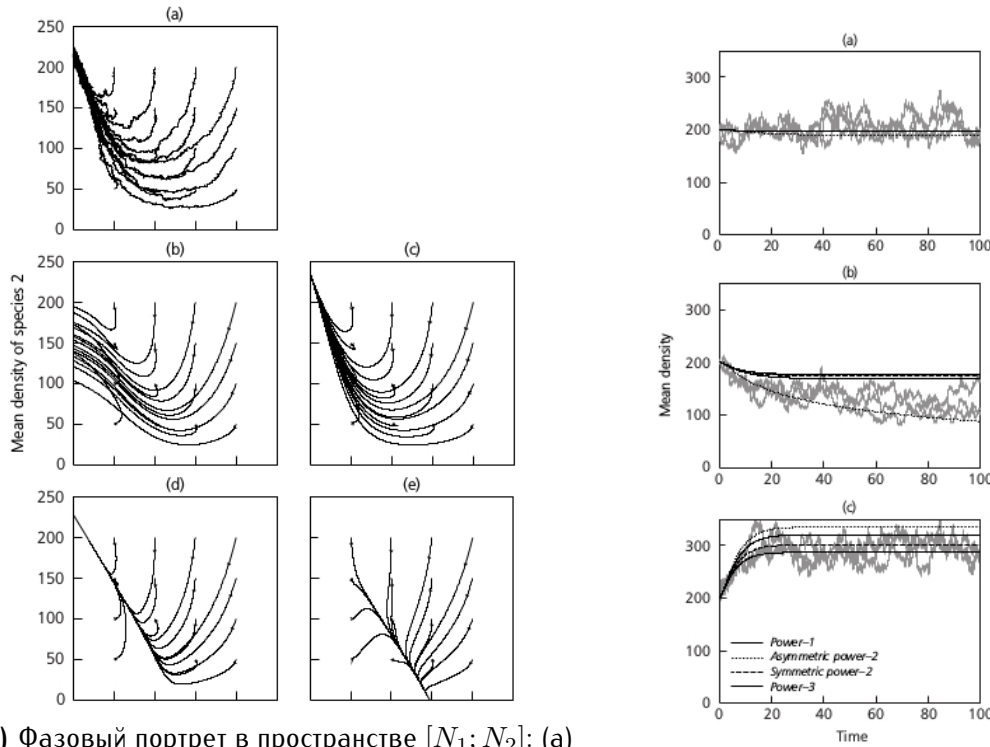
$$T_{ijk}(\xi, \xi') \approx \frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i}$$

Однако в работах автора [46, 47] было показано, что использование указанного замыкания в случае двухвидовой популяции приводит к одновидовым уравнениям, изученным в [48], которые имеют решения только в случае $d = 0$; для двухвидовой модели это означает $d'_{12} = d'_{21}$ и $d_1 = d_2$, т.е. отсутствует не только экзогенная смертность, но и межвидовая конкуренция, что биологически невозможно.

Предложенная в [47] квадратичная регуляризация интравидовых третьих моментов:

$$T_{iii}(\xi, \xi') \approx \frac{1}{2} \left[\frac{C_{ii}(\xi)C_{ii}(\xi')}{N_i} + \frac{C_{ii}(\xi)C_{ii}(\xi' - \xi)}{N_i} + \frac{C_{ii}(\xi')C_{ii}(\xi' - \xi)}{N_i} - N_i^3 \right]$$

приводит к системе, которая имеет нетривиальные решения. Однако эти решения напрямую противоречат найденным методами стохастических компьютерных симуляций механизмам сосуществования, предложенным в [42].



(a) Фазовый портрет в пространстве $[N_1; N_2]$: (a) — для компьютерных симуляций; (b) – (e) соответствуют решениям динамики по методу Рунге-Кутты для замыканий (1) – (4) соответственно

(b) Динамика первого момента $N(t)$ в случае одновидовой модели в сравнении с несколькими усредненными запусками симуляций

Рис. 2.1: Сравнение работы кандидатов в замыкания (1) – (4) для одновидовых и двухвидовых симуляций

В то же время в [45] было предложено и 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 является линейной комбинацией замыканий (2) и (3).

Согласно результатам проверки на корректность различных представителей семейства предложенного замыкания в случае одновидовой системы, представленным на рис. 2.2, наиболее подходящее под симуляции замыкание достигается при $\alpha = \frac{2}{5}$. Данное

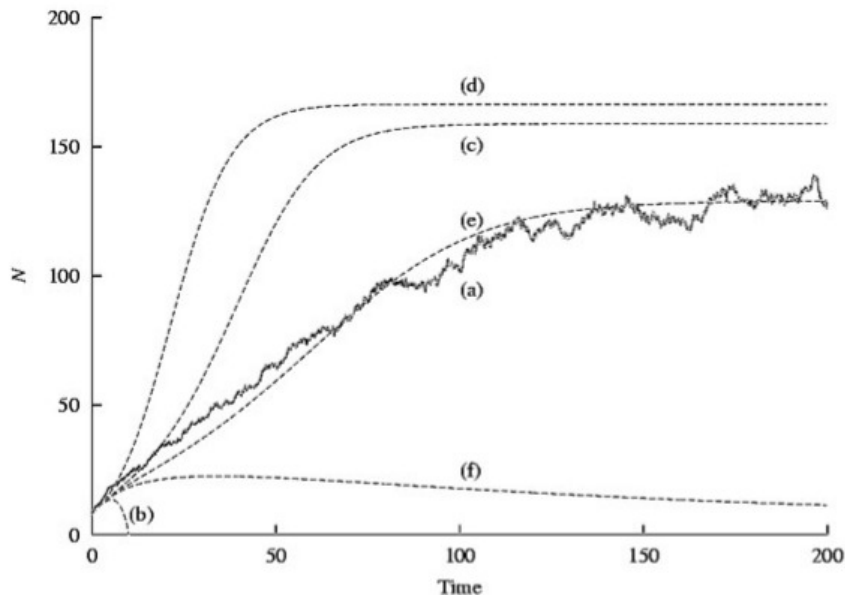


Рис. 2.2: Сравнение работы различных представителей параметрического семейства замыканий с компьютерными симуляциями (a): (b) $\alpha = 1$; (c) $\alpha = 0$; (d) $\alpha = 1/4$; (e) $\alpha = 2/5$

замыкание структурно достаточно близко к предложенной в [47] регуляризации, что приводит к совместной системе интегро-дифференциальных уравнений, в то время как предложенное замыкание работает более корректно; при всем этом стоит отдельно отметить, что используемое замыкание необязательно является наиболее подходящим и задача о поиске наиболее оптимального замыкания, не ограничиваясь выбранным семейством, является в известной мере одной из самых актуальных.

3. Постановка задачи

После введение модели стационарных сообществ Чльфа Дикмана сформулируем условие поставленной перед нами задачи:

Задача. Найти стационарную точку системы:

$$\forall i, j = 1, 2 : \quad \begin{cases} \frac{dN_i(t)}{dt} = 0, \\ \vdots \\ \frac{dC_{ij}(\xi, t)}{dt} = 0 \end{cases}$$

при условии, что

- $i, j = 1, 2 \forall i, j$ функция $C_{ij}(\xi, t)$ радиально-симметрична;
- ядра рождаемости $m_i(\xi)$ и конкуренции $w_{ij}(\xi)$ распределены нормально с нулевым математическим ожиданием;
- для разрешения иерархии зависимостей использовать замыкание 2.1 с $\alpha = 2/5$

$$T_{ijk}(\xi, \xi') = \frac{1}{5} \left(\frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i} + \frac{C_{ij}(\xi)C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_j} + \frac{C_{ik}(\xi')C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_k} - 1 \right) + \frac{3}{5} \cdot \frac{C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')}{N_i};$$

С учетом того, что динамика системы описывается уравнениями:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}N_i &= (b_i - d_i)N_i - \sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi)d\xi \\ \frac{d}{dt}C_{ij}(\xi) &= \delta_{ij}m_i(-\xi)N_i + \int_{\mathbb{R}^n} m_i(\xi')C_{ij}(\xi + \xi')d\xi' - d_iC_{ij}(\xi) - \end{aligned}$$

$$- \sum_k \int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi') T_{ijk}(\xi, \xi') d\xi - w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) + \langle i, j, \xi \rightarrow j, i, -\xi \rangle$$

3.1 Результирующая система

Прежде чем обратиться к выведению получающейся системы, введем несколько дополнительных обозначений и договоренностей:

- поскольку изучается стационарное состояние системы, будем опускать зависимость функций-пространственных моментов от времени для удобства записи;
- для приведения системы уравнений к виду, удобному для решения численным методом переобозначим искомые функции следующим образом, нормируя и центрируя на пределы:

$$C_{ij}(\xi) = \frac{C_{ij}(\xi)}{N_i N_j}, \quad T_{ijk}(\xi, \xi') = \frac{T_{ijk}(\xi, \xi')}{N_i N_j N_k}$$

$$D_{ij}(\xi) = C_{ij}(\xi) - 1$$

Таким образом, $\lim_{\xi \rightarrow \infty} C_{ij}(\xi) = 1$, $\lim_{\xi \rightarrow \infty} D_{ij}(\xi) = 0$;

- свертку двух функций будем обозначать $\int_{\mathbb{R}^n} f(y)g(x+y)dx = [f * g](x)$;
- введем упрощающее обозначение $y_{ij} = \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi$ — агрегированный кон-
курентный фон с учетом пространственной структуры.

Пользуясь радиальной симметричностью функций-ядер и тем фактом, что $C_{21}(\xi) = C_{12}(-\xi)$, получаем:

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

Запишем уравнение на $C_{12}(\xi)$, раскрывая знаки суммирования:

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

$$- w_{12}(\xi)C_{12}(\xi) + [m_2 * C_{21}](-\xi) - d_2C_{21}(-\xi) - \\ - \left(d'_{21} \int w_{21}(\xi')T_{211}(-\xi, \xi')d\xi' + d'_{22} \int w_{22}(\xi')T_{212}(-\xi, \xi')d\xi' \right) - w_{21}(-\xi)C_{21}(-\xi)$$

Применим полученное отношение на свертки функций с разным знаком:

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

В нормированном виде

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

Необходимо подставить нормированное замыкание, которые принимает следующий вид:

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

В итоге получаем (для удобства чтения, в каждой строке сгруппированы слагаемые с одним и тем же параметрическим множителем, который указан в правом нижнем углу):

$$N_1 \int w_{21}(\xi')T_{211}(-\xi, \xi')d\xi' + N_2 \int w_{22}(\xi')T_{212}(-\xi, \xi')d\xi' + \\ + N_1 \int w_{11}(\xi')T_{121}(\xi, \xi')d\xi' + N_2 \int w_{12}(\xi')T_{122}(\xi, \xi')d\xi' |_{C(\xi)C(\xi')} = \\ = N_1C_{12}y_{21} + N_2C_{12}y_{22} + N_1C_{12}y_{11} + N_2C_{12}y_{12} \quad \times (1 - \frac{\alpha}{2})$$

где подстановка $T_{ijk}(\xi, \xi') = C_{ij}(\xi)C_{ik}(\xi')$ обозначена как $|_{C(\xi)C(\xi')}$.

Воспользуемся уравнениями на первые моменты:

$$\begin{cases} N_1y_{11} + N_2y_{12} = b_1 - d_1 \\ N_1y_{21} + N_2y_{22} = b_2 - d_2 \end{cases}$$

Получаем:

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

По линейности интеграла, подставим замыкание и раскроем получающееся выражение:

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

Аналогично поступим для оставшегося блока, также воспользовавшись уравнениями для динамики первых моментов:

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

Просуммируем три получившихся блока:

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

И приведем к итоговому виду:

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

Аналогичным образом преобразуем два оставшихся уравнения:

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

И решим линейную систему на N_1 и N_2 :

$$\begin{aligned} N_1 = & \frac{(b_1 - d_1)y_{22} - (b_2 - d_2)y_{12}}{y_{11}y_{22} - y_{12}y_{21}} \\ N_2 = & \frac{(b_2 - d_2)y_{11} - (b_1 - d_1)y_{21}}{y_{11}y_{22} - y_{12}y_{21}} \end{aligned}$$

Получившаяся система из пяти нелинейных интегральных уравнений описывает стационарное положение рассматриваемой популяции в пространстве.

4. Численный метод в пространствах разной размерностей

4.1 Численный метод для решения системы

Перепишем полученную систему в операторном виде для дальнейшей работы:

$$\begin{cases} N_1 = L_1(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22}) \\ N_2 = L_2(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22}) \\ D_{11} = K_{11}(N_1, N_2, D_{11}, D_{12}) \\ D_{12} = K_{12}(N_1, N_2, D_{11}, D_{12}, D_{22}) \\ D_{22} = K_{22}(N_1, N_2, D_{21}, D_{22}) \end{cases}$$

где L_i — линейные интегральные операторы, включающие $\int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi$, а K_{ij} — интегральные операторы с нелинейностями вида $\int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi) D_{ik}(\xi) d\xi$, $D_{ik}(\xi) \cdot [w_{ik} * D_{ik}](\xi)$ и $[(w_{ik} \cdot D_{ik}) * D_{ik}](\xi)$.

Дискретизация полученных уравнений приведет к системе алгебраических уравнений второго порядка; для решения этой системы применим *метод рядов Неймана (метод последовательных приближений)*, который сойдется при условии сжатия по норме во всех итеративных точках.

Опишем принцип работы данного метода. Пусть дано уравнение вида

$$\vec{f} = \vec{g} + K\vec{f},$$

где K — некоторый оператор, \vec{g} — известная функция, а \vec{f} — искомая.

Теорема 1. Ряд

$$\vec{g} + K\vec{g} + K^2\vec{g} + \dots + K^n\vec{g} + \dots$$

в случае своей сходимости сходится к решению уравнения выше.

Доказательство. Действительно, $\vec{g} + K\vec{f} = \vec{g} + K(\vec{g} + K\vec{g} + K^2\vec{g} + \dots + K^n\vec{g} + \dots) = \vec{g} + K\vec{g} + K^2\vec{g} + \dots + K^n\vec{g} + \dots = \vec{f}$, что и требовалось доказать.

Теорема 2. Если оператор K — сжимающий, т.е.

$$\exists \alpha, 0 < \alpha < 1 : \forall \vec{x}, \vec{y} \Rightarrow \rho(K\vec{x}, K\vec{y}) < \alpha \cdot \rho(\vec{x}, \vec{y}),$$

то ряд $\vec{g} + K\vec{g} + K^2\vec{g} + \dots + K^n\vec{g} + \dots$ сходится.

Доказательство. По теореме Банаха у сжимающего отображения в полном метрическом пространстве существует неподвижная точка, при том только одна. Значит, ряд сходится.

Далее приведем алгоритм работы численного метода:

1. Инициализируем процесс $N_1 = N_2 = 0, D_{11} = D_{12} = D_{22} = 0$; формально говоря, в большинстве запусков в рамках данной работы инициализация будет проводится не нулевыми значениями, а известной стационарной точкой для близких параметров системы;
2. Пересчитаем последовательно $D_{12} = K_{12}(N_1, N_2, D_{11}, D_{12}, D_{21})$;
3. Зная новый D_{12} , пересчитаем:

$$N_1 = L_1(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22})$$

$$N_2 = L_2(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22})$$

4. Пересчитаем

$$D_{11} = K_{11}(N_1, N_2, D_{11}, D_{12})$$

$$D_{22} = K_{22}(N_1, N_2, D_{21}, D_{22})$$

5. Итеративно повторим, пока суммарная относительная ошибка всех неизвестных величин не станет меньше выбранной величины; для дальнейших вычислений выбиралась метрика \mathbb{L}_1 для сравнения функциональных погрешностей и $\varepsilon = 10^{-8}$.

4.2 Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^2

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

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

где $\hat{F}[h]$ — обратное преобразование Фурье. 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 [49]. Данную асимптотику можно улучшить, применив преобразование Ханкеля [50].

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.

4.3 Эвристики численного метода в случаях \mathbb{R}^3

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

$$[f * g]_{\mathbb{R}^3} = \hat{F}[F[f] \cdot F[g]],$$

где $\hat{F}[h]$ — обратное преобразование Фурье. 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:

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

Строго говоря, мы не обязаны привязывать наши рассуждения к конкретному виду начальных условий, поэтому для удобства положим, что задача дана с условиями Дирихле, как приведено выше. Перепишем:

$$\begin{cases} \frac{1}{r^2} \frac{\partial}{\partial r} \left(r^2 \frac{\partial u}{\partial r} \right) + \frac{1}{r^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial u}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{r^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 u}{\partial \phi^2} = 0 \\ 0 < \rho < a, 0 < \theta < \pi, 0 < \phi < 2\pi \\ u(a, \theta, \phi) = f_0(\theta, \phi) \end{cases}$$

Положим $u = R(r)Y(\theta, \phi)$. Тогда:

$$Y \frac{d}{dr}(r^2 R') + R \left[\frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial Y}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{\sin^2 \theta} \frac{\partial^2 Y}{\partial \phi^2} \right] = 0$$

Откуда получаем по классической схеме постоянной разделения:

$$\begin{aligned} r^2 R'' + 2r R' - \lambda R &= 0 \\ \frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial Y}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{\sin^2 \theta} \frac{\partial^2 Y}{\partial \phi^2} + \lambda Y &= 0 \end{aligned}$$

Так же, как и выше, для второго уравнения разделим переменные $Y(\theta, \phi) = F(\theta)G(\phi)$:

$$G \frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} (\theta F') + \frac{1}{\sin^2 \theta} F G'' + \lambda F G = 0$$

Откуда аналогичным разделением переменных получаем:

$$\begin{aligned} G'' + \mu G &= 0 \\ \frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} (\theta F') + \left(\lambda - \frac{\mu}{\sin^2 \theta} \right) F &= 0 \end{aligned}$$

Из первого уравнения, зная собственные числа оператора второй производной, получаем, что $\mu = n^2$. Во втором уравнении сделаем, замену $t = \cos \theta$:

$$\begin{aligned} G' &= G'_t (-\sin \theta) \\ G'' &= G''_{tt} \sin^2 \theta - G'_t \cos \theta \end{aligned}$$

Тогда мы получаем классическое уравнение:

$$(1 - t^2) G''_{tt} - 2t G'_t + \left(\lambda - \frac{n^2}{1 - t^2} \right) G = 0$$

где собственный базис есть $P_n^k(t)$ — *присоединенные полиномы Лежандра*, известные своей ортогональностью в L_2 :

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

т.е.

$$G(t) = \sum_0^{\infty} A_n \frac{(-1)^n}{n! 2^n} (1-t^2)^{k/2} \frac{d^{n+k}}{dt^{n+k}} [(1-t^2)^n]$$

Возвращаясь к неизвестной функции и меняя порядок суммирования, чтобы привести к виду метода Фурье $u(\rho, \theta, \phi) = \sum_{n=0}^{+\infty} \sum_{k=-n}^n R_n^k(\rho) Y_n^k(\theta, \phi)$ для решения дифференциальных уравнений в частных производных, получаем:

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

Воспользуемся разложением ядра Фурье через Y_n^k [51]:

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

Подставляя полученное выражение в теорему о свертке:

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

и меняя порядок суммирования с учетом ортогональности полиномов Лежандра, получаем ненулевым только первое слагаемое с обычной полярной заменой координат:

$$\begin{aligned} [f * * * g] &= F^{-1}[F[f] \cdot F[g]] = \\ &= \int_{\mathbb{R}^3} \left[\int_{\mathbb{R}^3 \times \mathbb{R}^3} f(r) 4\pi \sum_{n=0}^{+\infty} \sum_{k=-n}^n (-1)^n \sqrt{\frac{\pi}{2r\rho}} J_{n+1/2}(\rho r) \overline{Y_n^k(\phi, \psi)} Y_n^k(\theta, \eta) r^2 \sin \phi dr d\phi \cdot \right. \\ &\quad \left. \cdot g(r) 4\pi \sum_{n=0}^{+\infty} \sum_{k=-n}^n (-1)^n \sqrt{\frac{\pi}{2r\rho}} J_{n+1/2}(\rho r) \overline{Y_n^k(\phi, \psi)} Y_n^k(\theta, \eta) e^{i(\vec{w}, \vec{r})} r^2 \sin \phi dr d\phi \right] e^{-i(\vec{w}, \vec{r})} \rho^2 \sin \theta d\rho d\theta d\eta \end{aligned}$$

Что в итоге сворачивается к следующей формуле, позволяющей также, как и в двумерном случае, свести вычислительную сложность к сложности одномерной задачи:

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

5. Результаты: механизмы сосуществования

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 $[\sigma_{m2}; d'_{12}]$, где σ_{m2} есть дисперсия ядра рождения второго вида (т.е. его радиус распространения), а d'_{12} — агрегированная сила конкуренции со стороны 1-го вида на 2-ой. 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 5.1, 5.2 and 5.3

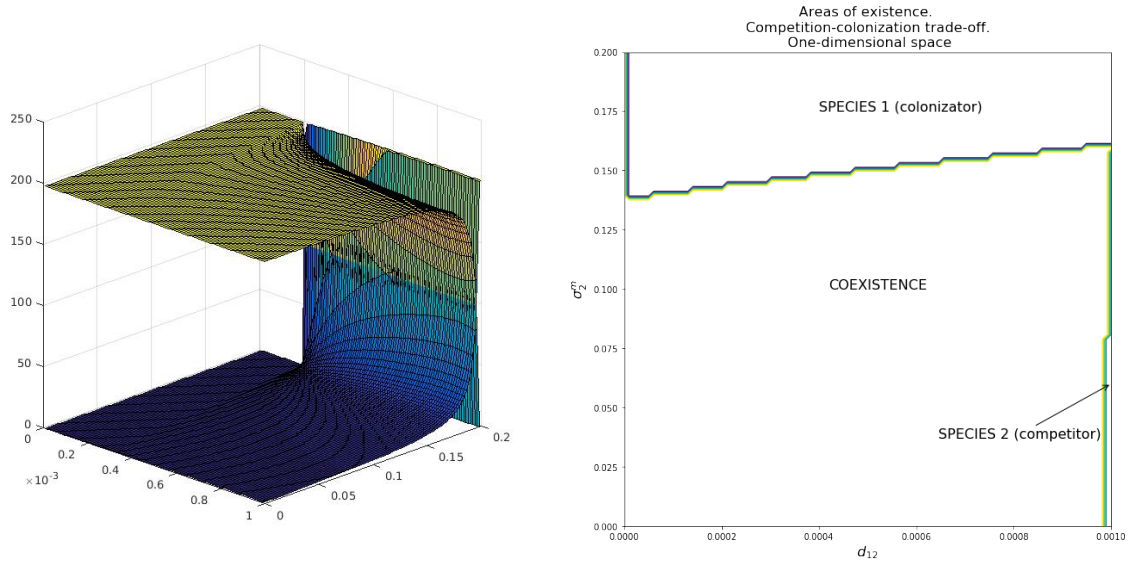
иллюстрируют случаи \mathbb{R}^1 , \mathbb{R}^2 и \mathbb{R}^3 соответственно. В рамках выполнения работы нами был разработан численный метод, позволяющий считать решения системы точнее, чем ранее известные методы за счет экспоненциальной скорости сходимости и уменьшения выполняемых арифметических операций, 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:

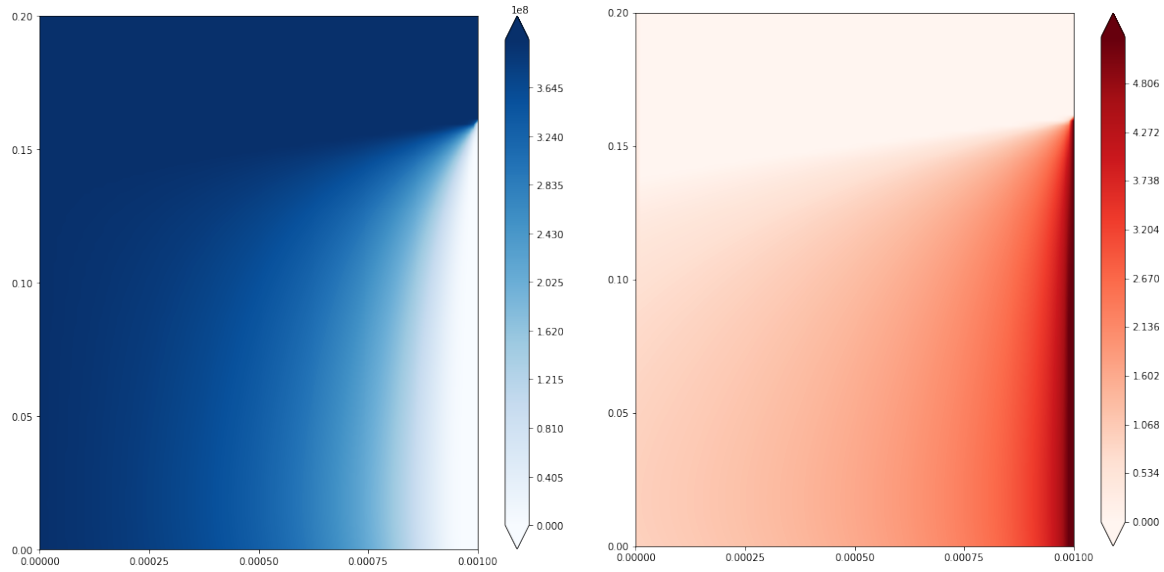
- общая идея механизма competition-colonization trade-off наблюдается во всех трех размерностях; при этом механизм нельзя воспринимать, как правило, необходимо требующее для сосуществования двух видов перераспределения второго; как показано на наших рисунках, увеличение σ_2^m ведет к вымиранию сильного 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 (рис. 5.3c, 5.3d);
- как видно из рисунков 5.2b и 5.3b 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 [42], *heteromyopia*: драйвером сосуществования в рамках данного механизма считается принцип о том, что межвидовая конкуренция индивидов проходит на

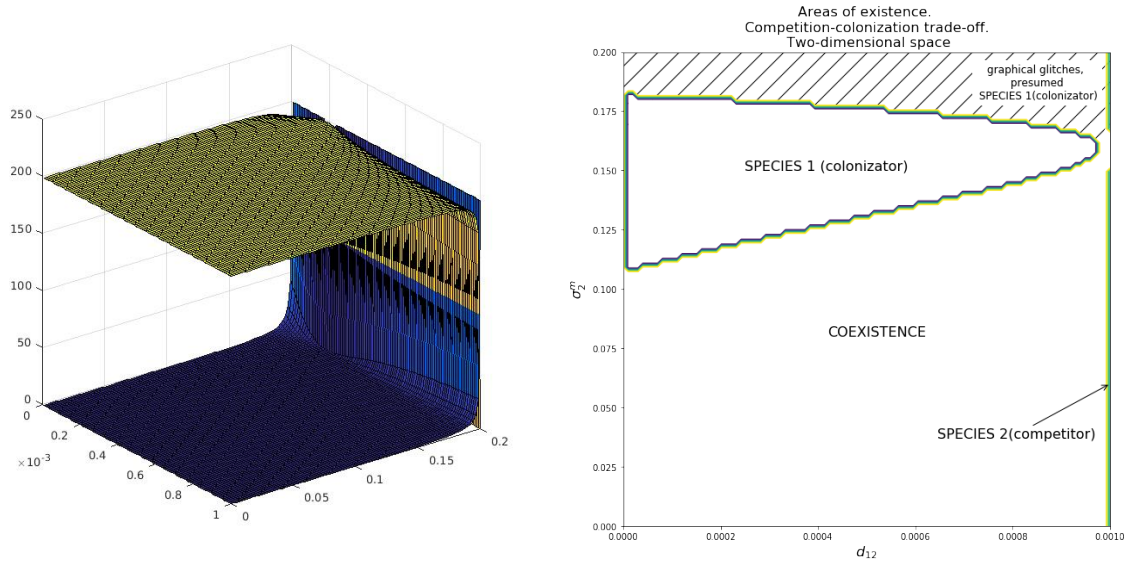


(a) Поверхности первых моментов N_1 и N_2 в описанном пространстве параметров (b) Области сосуществования в описанном пространстве параметров

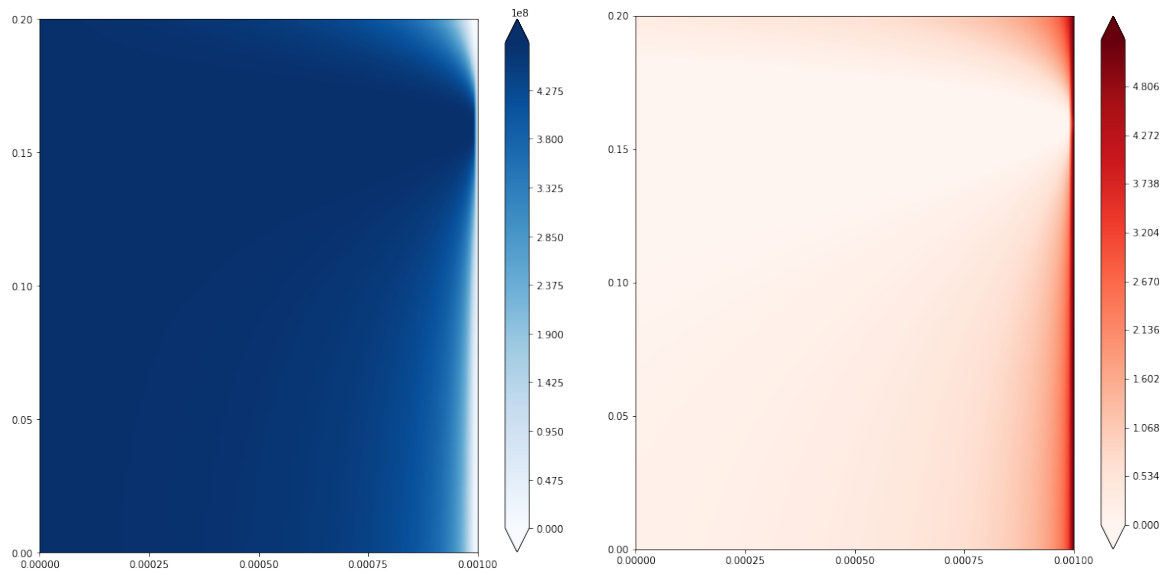


(c) Heat map численности первого вида (colonizator) в описанном пространстве параметров (d) Heat map численности первого вида (competitor) в описанном пространстве параметров

Рис. 5.1: Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае *одномерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

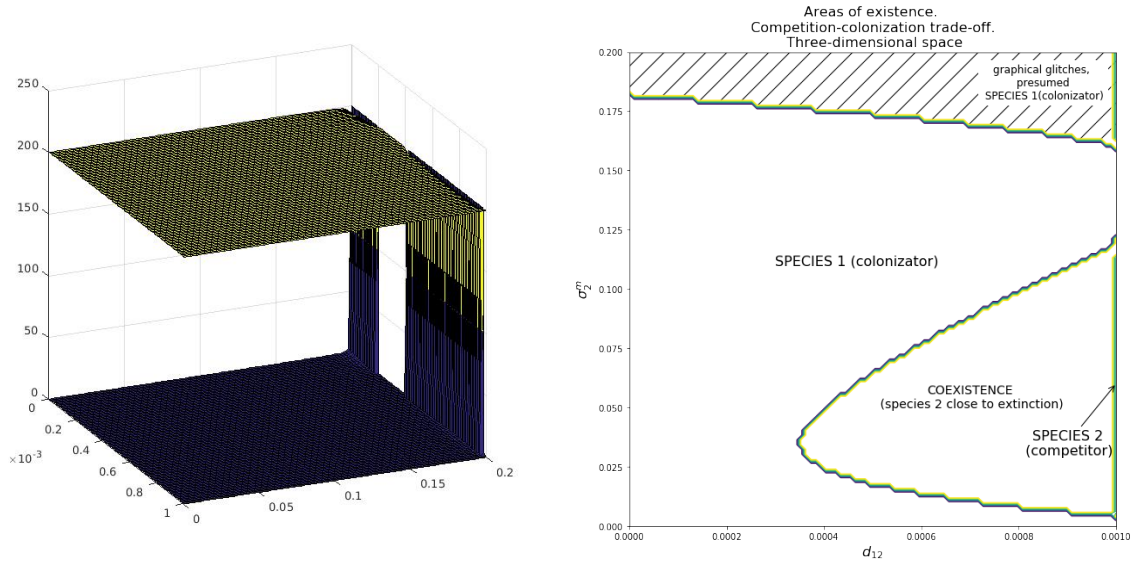


(a) Поверхности первых моментов N_1 и N_2 в описанном пространстве параметров (b) Области сосуществования в описанном пространстве параметров

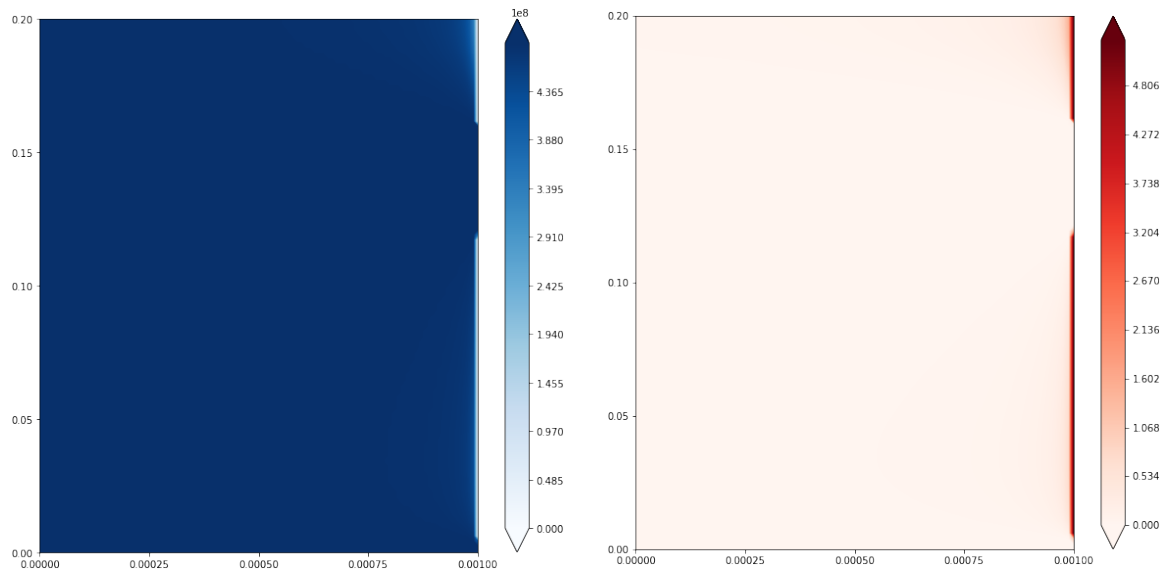


(c) Heat map численности первого вида (colonizator) в описанном пространстве параметров (d) Heat map численности первого вида (competitor) в описанном пространстве параметров

Рис. 5.2: Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае двумерной области обитания. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 0.2$, $d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001$, $\sigma_1^m = 0.04$, $\sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$



(a) Поверхности первых моментов N_1 и N_2 в описанном пространстве параметров (b) Области сосуществования в описанном пространстве параметров



(c) Heat map численности первого вида (colonizer) в описанном пространстве параметров (d) Heat map численности первого вида (competitor) в описанном пространстве параметров

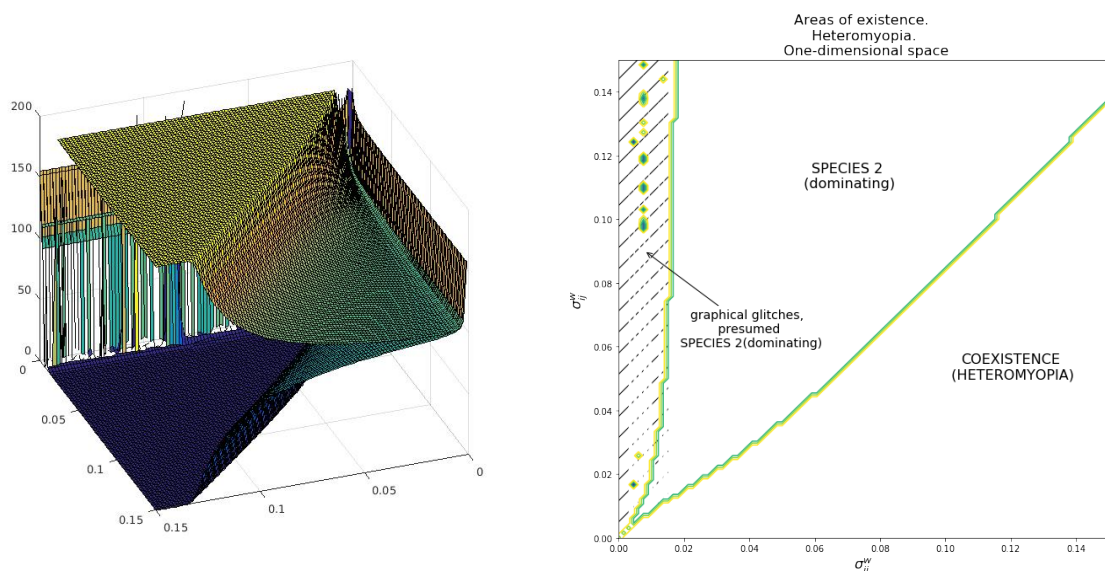
Рис. 5.3: Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае *трехмерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$

меньшем расстоянии, чем внутривидовая. В нашей модели мы нашли данный механизм в пространстве параметров $[\sigma_{ii}^w; \sigma_{ij}^w]$ (т.е. в пространстве дисперсий ядер конкуренции).

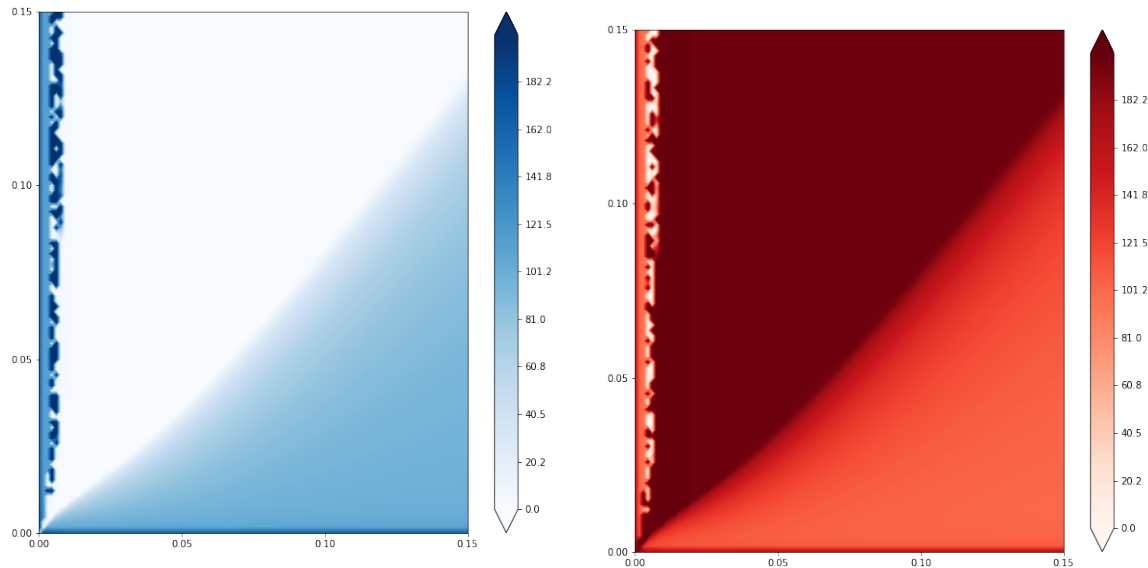
Главной целью нашего исследования являются эффекты увеличения размерности геометрического пространства, в котором обитают особи. Рисунки 5.4, 5.5 и 5.6 иллюстрируют случаи \mathbb{R}^1 , \mathbb{R}^2 и \mathbb{R}^3 соответственно. В рамках выполнения работы нами был разработан численный метод, позволяющий 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 трехмерного 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 5.4b, 5.5b и 5.6b разработанный численный метод, как и в случае рисунков для competition-colonization trade-off выше, содержит набор численных артефактов.



(a) Поверхности первых моментов N_1 и N_2 в описанном пространстве параметров (b) Области сосуществования в описанном пространстве параметров



(c) Heat map численности первого вида (более сильно распространяющегося) в описанном пространстве параметров (d) Heat map численности первого вида в описанном пространстве параметров

Рис. 5.4: Реализация механизма Heteromyopia в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае *одномерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

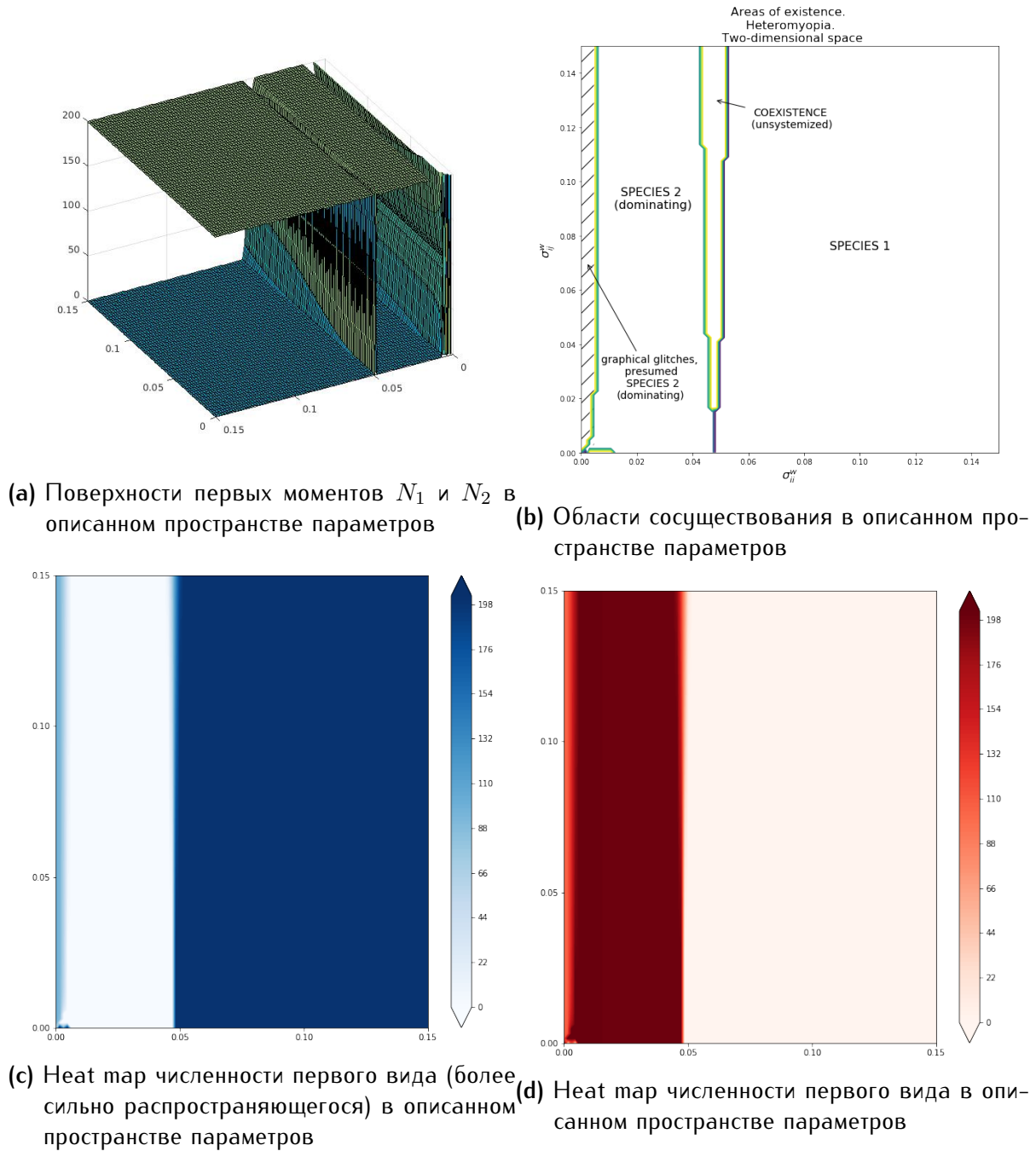
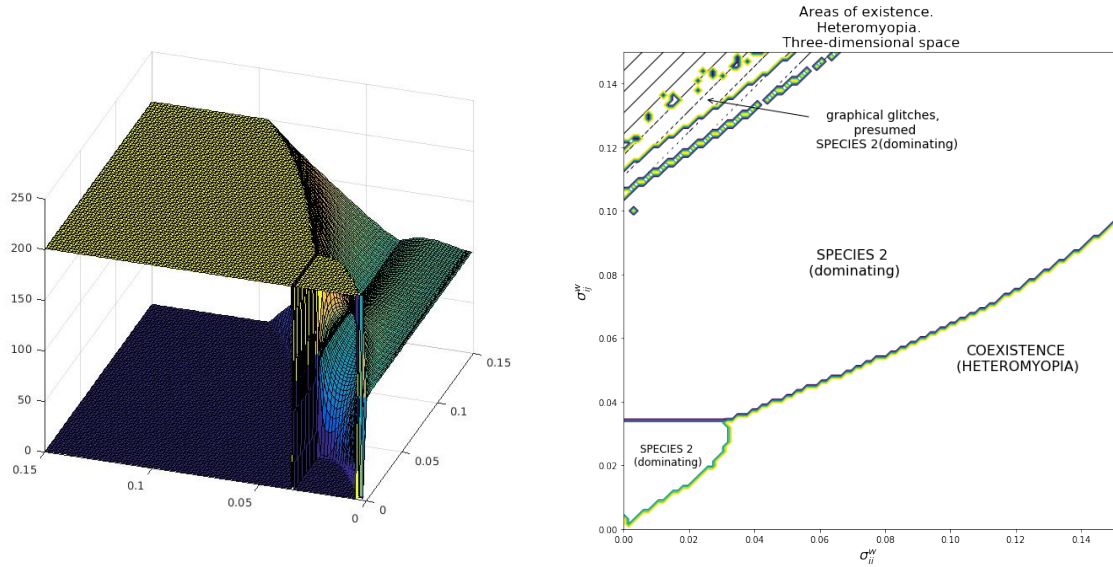
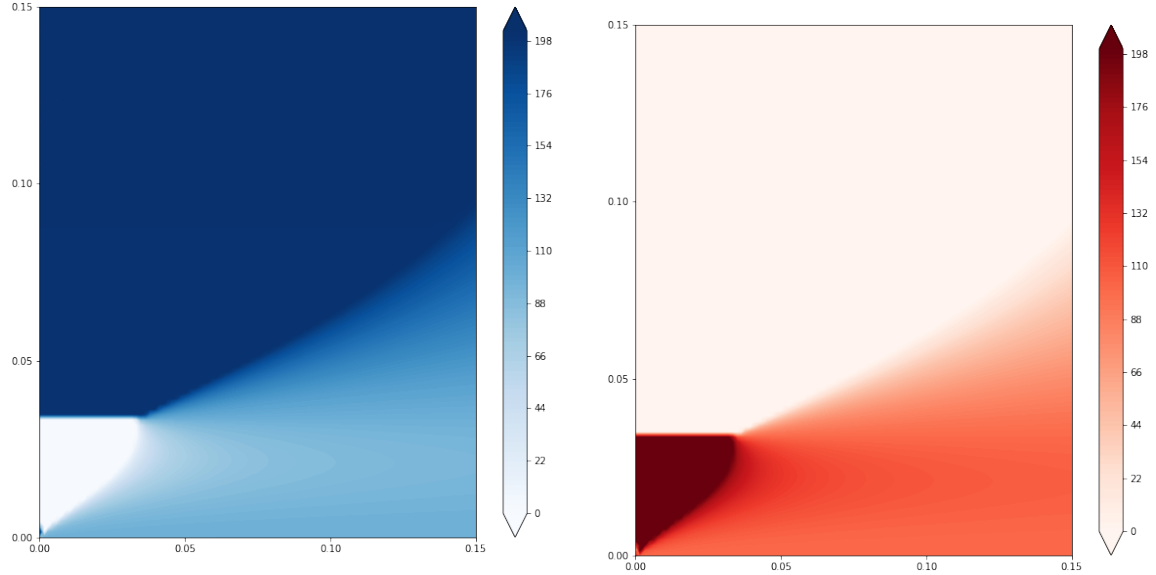


Рис. 5.5: Реализация механизма Heteromyopia в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае *двумерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.



(a) Поверхности первых моментов N_1 и N_2 в описанном пространстве параметров (b) Области сосуществования в описанном пространстве параметров



(c) Heat map численности первого вида (более сильно распространяющегося) в описанном пространстве параметров (d) Heat map численности первого вида в описанном пространстве параметров

Рис. 5.6: Реализация механизма Heteromyopia в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае *трехмерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$.

6. Заключение

Подводя итог по всему выше написанному, в рамках данной выпускной квалификационной работы:

- была изучена модель стационарных пространственно неоднородных сообществ;
- была выведена система нелинейных интегральных уравнений, описывающая стационарное положение системы для широкого семейства замыканий;
- на основе метода рядов Неймана был разработан численный метод для решения возникшей системы с экспоненциальной скоростью сходимости;
- для многомерных случаев был разработан математический аппарат, позволяющий свести вычислительную сложность задачи в пространствах больших размерностей к одномерной задаче; в двумерном случае при помощи преобразования Ханкеля; в трехмерном случае при помощи задачи Лапласа на шаре и присоединенных полиномов Лежандра;
- разработанный численный метод был применен к изучению влияния размерности внешней среды обитания на предложенные механизмы сосуществования: competition-colonization trade-off и heteromyopia;
- было показано соблюдение принципов механизма competition-colonization trade-off во всех пространствах, с генеральной тенденцией на увеличение численности и конкурентоспособности более дисперсного вида;
- было показано соблюдения принципов механизма heteromyopia в двумерном случае; в остальных пространствах механизм соблюдается.

Также необходимо указать перечень задач, представляющих интерес для дальнейшего исследования:

1. Проведение биологических симуляций для получения тестовой выборки, на которой можно будет проверить корректность аппроксимации третьего момента и улучшить ее;
2. 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 дата-сетам 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 поведение симбионтов (т.е. видов в отрицательной константой конкуренции) с учетом пространственной структуры и наличием внутривидовой конкуренции.

В конце настоящей работы приведем список авторских публикаций, затрагивающих тематику данной работы (без учета курсовых работ) [S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7].

Литература

- [1] Einstein A. Strahlungs-Emission und bsorption nach der Quantentheorie // Deutsche Physikalische Gesellschaft. 1916. Т. 18.
- [2] Steen W.M. 'Light' industry: an introduction to laser processing and its industrial applications // Advances in Laser Materials Processing / под ред. J. Lawrence, , J. Pou [и др.]. Woodhead Publishing Series in Welding and Other Joining Technologies. Woodhead Publishing, 2010. С. 3 – 19. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9781845694746500007>.
- [3] Liesegang R. E. Naturwiss // Wochenschr. 1896. Т. 11. С. 353.
- [4] Белоусов Б. П. Периодически действующая реакция и её механизм // Автоволновые процессы в системах с диффузией. 1951. С. 76.
- [5] Getling A. V. Rayleigh-Bénard Convection: Structures and Dynamics // Advanced Series in Nonlinear Dynamics. Т. 11.
- [6] Brenner Katie, Arnold Frances H. Self-Organization, Layered Structure, and Aggregation Enhance Persistence of a Synthetic Biofilm Consortium // PLOS ONE. 2011. 02. Т. 6, № 2. С. 1–7. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016791>.
- [7] Höfer Thomas, Sherratt Jonathan A., Maini Philip K. Dictyostelium discoideum: Cellular Self-Organization in an Excitable Biological Medium // Proceedings: Biological Sciences. 1995. Т. 259, № 1356. С. 249–257. URL: <http://www.jstor.org/stable/50003>.
- [8] Huppert A., Katriel G. Mathematical modelling and prediction in infectious disease epidemiology // Clinical Microbiology and Infection. 2013. Т. 19, № 11. С. 999 – 1005. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1198743X14630019>.
- [9] Rabinovich M. I., Muezzinoglu M. K. Nonlinear dynamics of the brain: emotion and cognition // Usp. Fiz. Nauk. 2010. Т. 180, № 4. С. 371–387. URL:

<http://ufn.ru/ru/articles/2010/4/b/>.

- [10] Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement // Correspondance mathématique et physique. 1838. C. 113 – 121.
- [11] Lotka Alfred James. Elements of physical biology. Baltimore: Williams & Wilkins Company, 1925. C. 460. URL: <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/529141>.
- [12] Huston Michael, DeAngelis Donald, Post Wilfred. New Computer Models Unify Ecological Theory // BioScience. 1988. T. 38, № 10. C. 682–691. URL: <http://www.jstor.org/stable/1310870>.
- [13] Judson Olivia P. The rise of the individual-based model in ecology // Trends in Ecology & Evolution. 1994. T. 9, № 1. C. 9 – 14. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0169534794902259>.
- [14] Lomnicki Adam. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology // Ecological Modelling. 1999. T. 115, № 2. C. 191 – 198. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380098001926>.
- [15] Levin Simon A. Dispersion and Population Interactions // The American Naturalist. 1974. T. 108, № 960. C. 207–228. URL: <http://www.jstor.org/stable/2459851>.
- [16] Levin Simon A. Population Dynamic Models in Heterogeneous Environments // Annual Review of Ecology and Systematics. 1976. T. 7. C. 287–310. URL: <http://www.jstor.org/stable/2096869>.
- [17] Holsinger Kent E., Roughgarden Jonathan. A model for the dynamics of an annual plant population // Theoretical Population Biology. 1985. T. 28, № 3. C. 288 – 313. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0040580985900310>.
- [18] Pacala Stephen W. Neighborhood Models of Plant Population Dynamics. 4. Single-Species and Multispecies Models of Annuals with Dormant Seeds // The American Naturalist. 1986. T. 128, № 6. C. 859–878. URL: <http://www.jstor.org/stable/2461768>.
- [19] Weiner Jacob. A Neighborhood Model of Annual-Plant Interference // Ecology. 1982. T. 63, № 5. C. 1237–1241. URL: <http://www.jstor.org/stable/1938849>.
- [20] Weiner Jacob, Conte Paul T. Dispersal and neighborhood effects in an annual plant competition model // Ecological Modelling. 1981. T. 13, № 3. C. 131 – 147. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/030438008190048X>.

- [21] Hogeweg P. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling // *Applied Mathematics and Computation*. 1988. Т. 27, № 1. С. 81 – 100. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0096300388901002>.
- [22] Velázquez Jorge, Garrahan Juan P., Eichhorn Markus P. Spatial Complementarity and the Coexistence of Species // *PLOS ONE*. 2014. 12. Т. 9, № 12. С. 1–20. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114979>.
- [23] Plank Michael J., Law Richard. Spatial Point Processes and Moment Dynamics in the Life Sciences: A Parsimonious Derivation and Some Extensions // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2015. Т. 77, № 4. С. 586–613. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s11538-014-0018-8>.
- [24] Durrett R., Levin S. The Importance of Being Discrete (and Spatial) // *Theoretical Population Biology*. 1994. Т. 46, № 3. С. 363 – 394. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S004058098471032X>.
- [25] Young W. R. Roberts A. J. & Stuhne G. // *Nature*. 2001. № 412. С. 328 – 331.
- [26] Filipe J.A.N., Gibson G.J. Comparing Approximations to Spatio-temporal Models for Epidemics with Local Spread // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2001. Т. 63, № 4. С. 603 – 624. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0092824001902344>.
- [27] Etienne Rampal S., ter Braak Cajo J.F., Vos Claire C. 5 - Application of Stochastic Patch Occupancy Models to Real Metapopulations // *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations* / под ред. Ilkka Hanski, Oscar E. Gaggiotti. Burlington: Academic Press, 2004. С. 105 – 132. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123234483500076>.
- [28] Metz J. A., Gyllenberg M. How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies // *Proc Biol Sci*. 2001. № 268. С. 499 – 508.
- [29] Rousset F. Genetic Structure and Selection in Subdivided Populations (MPB-40). Princeton: Princeton University Press, 2013.
- [30] The Evolution of Dispersal under Demographic Stochasticity / Claire Cadet, Régis Ferrière, Johan A J Metz [и др.] // *American Naturalist*. 2003. 10. Т. 162, № 4. С. 427–441.

- [31] Rand D. A., Wilson H. B. Using Spatio-Temporal Chaos and Intermediate-Scale Determinism to Quantify Spatially Extended Ecosystems // *Proceedings: Biological Sciences*. 1995. Т. 259, № 1355. С. 111–117. URL: <http://www.jstor.org/stable/50143>.
- [32] Ecological Mechanisms and Landscape Ecology / John A. Wiens, Nils Chr. Stenseth, Beatrice Van Horne [и др.] // *Oikos*. 1993. Т. 66, № 3. С. 369–380. URL: <http://www.jstor.org/stable/3544931>.
- [33] Hastings Alan. Conservation and Spatial Structure: Theoretical Approaches // *Frontiers in Mathematical Biology* / под ред. Simon A. Levin. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1994. С. 494–503.
- [34] Mathematical and Computational Challenges in Population Biology and Ecosystems Science / Simon A. Levin, Bryan Grenfell, Alan Hastings [и др.] // *Science*. 1997. Т. 275, № 5298. С. 334–343. URL: <http://science.sciencemag.org/content/275/5298/334>.
- [35] Law Richard, Dieckmann Ulf. Moment Approximations of Individual-based Models // *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* / под ред. Ulf Dieckmann, Richard Law, Johan A. J.Editors Metz. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, 2000. С. 252–270.
- [36] Bolker Benjamin, Pacala Stephen W. Using Moment Equations to Understand Stochastically Driven Spatial Pattern Formation in Ecological Systems // *Theoretical Population Biology*. 1997. Т. 52, № 3. С. 179 – 197. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040580997913319>.
- [37] Matsuda H. Ogita N. Sasaki A., K. Sato. Statistical mechanics of population // *Progress in Theoretical Physics*. 1992. Т. 88. С. 1035 – 1049.
- [38] Rand D. A. Correlation Equations and Pair Approximations for Spatial Ecologies // *Advanced Ecological Theory: Principles and Applications* / под ред. J. McGlade. Blackwell Publishing Ltd., 1999.
- [39] Baalen Minus van. Pair Approximations for Different Spatial Geometries // *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* / под ред. Ulf Dieckmann, Richard Law, Johan A. J.Editors Metz. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, 2000. С. 359–387.
- [40] Filipe J.A.N., Maule M.M. Analytical methods for predicting the behaviour of population models with general spatial interactions // *Mathematical Biosciences*. 2003. Т. 183, № 1. С. 15 – 35. URL:

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025556402002249>.

- [41] Law Richard, Murrell David J., Dieckmann Ulf. Population Growth in Space and Time: Spatial Logistic Equations // *Ecology*. 2003. Т. 84, № 1. С. 252–262. URL: <http://www.jstor.org/stable/3108013>.
- [42] Murrell David J., Law Richard. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors // *Ecology Letters*. 2003. Т. 6, № 1. С. 48–59. URL: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00397.x>.
- [43] Pawar Samraat, Dell Anthony I. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths // *Nature*. 2012. May. Т. 486, № 7404. С. 485–489. URL: <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature11131>.
- [44] Галкин Е. Г. Пространственный подход в популяционной динамике растительных сообществ // Выпускная квалификационная работа. 2016.
- [45] Murrell D. J. Dieckmann U. Law R. On moment closures for population dynamics in continuous space // *Journal of Theoretical Biology*. 2004. Т. 229. С. 421–432.
- [46] Савостьянов А. С. Исследование интегро-дифференциальных уравнений, возникающих в модели стационарных сообществ // Курсовая работа. 2015.
- [47] Савостьянов А. С. Исследование двухвидовой модели популяции стационарных сообществ // Курсовая работа. 2016.
- [48] Давыдов А.А. Данченко В.И. Никитин А.А. Об интегральном уравнении для стационарных распределений биологических сообществ. 2009. Т. 3. С. 15 – 29.
- [49] Numerical Recipes in Fortran 77: the Art of Scientific Computing. Second Edition / William H. Press, Saul a. Teukolsky, William T. Vetterling [и др.]. 1996. Т. 1.
- [50] Baddour Natalie. Operational and convolution properties of two-dimensional Fourier transforms in polar coordinates // *J. Opt. Soc. Am. A*. 2009. Aug. Т. 26, № 8. С. 1767–1777. URL: <http://josaa.osa.org/abstract.cfm?URI=josaa-26-8-1767>.
- [51] Baddour Natalie. Operational and convolution properties of three-dimensional Fourier transforms in spherical polar coordinates // *J. Opt. Soc. Am. A*. 2010. Oct. Т. 27, № 10. С. 2144–2155. URL: <http://josaa.osa.org/abstract.cfm?URI=josaa-27-10-2144>.

Авторские публикации по теме работы

- [S1] Никитин А. А., Савостьянов А. С. Нетривиальные стационарные точки двухвидовых самоструктурирующихся сообществ // Вестник Московского университета. Серия 15: Вычислительная математика и кибернетика. М., 2017. № 3. С. 1–12.
- [S2] Савостьянов А. С., Никитин А. А., Нестеренко А. М. Механизмы сосуществования двухвидовых популяций в пространствах разных размерностей // Тезисы конференции Математика. Компьютер. Образование 2017. Биофизика сложных систем. Москва, 2017. С. 90–90.
- [S3] Савостьянов А. С. Положение равновесия двухвидовой системы стационарных сообществ // Современные методы теории краевых задач: материалы международной конференции Понтрягинские чтения – XXVI. Воронеж: ВГУ, 2015. С. 178–178.
- [S4] Савостьянов А. С. Механизмы сосуществования двухвидовых популяций, задаваемые стационарными точками системы нелинейных интегральных уравнений // Современные методы теории краевых задач: материалы международной конференции Понтрягинские чтения – XXVII. Воронеж: ВГУ, 2016. С. 245–247.
- [S5] Савостьянов А. С. Изучение интегро-дифференциальных уравнений, возникающих при поиске положения равновесия двухвидовой стационарной системы // Сборник тезисов XXII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Ломоносов-2015, секция Вычислительная математика и кибернетика. Москва: ВМК МГУ, 2015. С. 86–88.
- [S6] Савостьянов А. С. Изучение нелинейных интегральных уравнений, описывающих стационарные точки и механизмы сосуществования двухвидовых самоструктурирующихся популяций // Сборник тезисов XXIII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Ломоносов-2015, секция Вычислительная

математика и кибернетика. Москва: ВМК МГУ, 2016. С. 109–111.

- [S7] Савостьянов А. С. Влияние размерности среды на стационарные точки в пространственной модели стохастических сообществ // Сборник тезисов XXIV Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Ломоносов-2015, секция Вычислительная математика и кибернетика. Москва: ВМК МГУ, 2017. С. 46–48.

Список иллюстраций

2.1	Сравнение работы кандидатов в замыкания (1) – (4) для одновидовых и двувидовых симуляций	14
2.2	Сравнение работы различных представителей параметрического семейства замыканий с компьютерными симуляциями (a): (b) $\alpha = 1$; (c) $\alpha = 0$; (d) $\alpha = 1/4$; (e) $\alpha = 2/5$	15
5.1	Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае <i>одномерной области обитания</i> . Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$	30
5.2	Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае <i>двумерной области обитания</i> . Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$	31
5.3	Реализация механизма Competition-Colonization Trade-Off в пространстве параметров σ_2^m и d'_{12} в случае <i>трехмерной области обитания</i> . Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = 0.001, \sigma_1^m = 0.04, \sigma_{11}^w = \sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w = \sigma_{22}^w = 0.04$	32
5.4	Реализация механизма Heteromyoria в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае <i>одномерной области обитания</i> . Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$	34
5.5	Реализация механизма Heteromyoria в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае <i>двумерной области обитания</i> . Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$	35

- 5.6 Реализация механизма Heteromyoria в пространстве параметров $\sigma_{11}^w = \sigma_{22}^w$ и $\sigma_{12}^w = \sigma_{21}^w$ в случае *трехмерной области обитания*. Оставшиеся параметры выбраны следующим образом: $b_1 = b_2 = 0.4, d_1 = d_2 = 0.2, d'_{11} = d'_{22} = d'_{21} = d'_{12} = 0.001, \sigma_1^m = \sigma_2^m = 0.06$ 36