

УДК: 51-76+574.38+57.038

Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе

Е. Е. Гиричева^{1,2,a}, А. И. Абакумов^{1,2,b}

¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

²Дальневосточный федеральный университет,
Россия, 690950, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8

E-mail: ^a evg.giricheva@yandex.ru, ^b abakumov@iacp.dvo.ru

Получено 03.07.2017.

Принято к публикации 29.09.2017.

Проблема видового разнообразия является предметом постоянного внимания со стороны биологов и экологов. Она исследуется и в моделях сообществ. Принцип конкурентного исключения имеет прямое отношение к этой проблеме. Он означает невозможность сосуществования в сообществе видов, когда их количество превосходит число влияющих взаимно независимых факторов. Известный советский микробиолог Г. Ф. Гаузе высказал и экспериментально обосновал схожий принцип о том, что каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу и никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу. Если под влияющими факторами понимать плотностнозависимые контролирующие рост факторы и экологическую нишу описывать с помощью этих факторов, то принцип Гаузе и принцип конкурентного исключения, по сути, идентичны. К настоящему времени известны многие примеры нарушения этого принципа в природных системах. Одним из таких примеров является сообщество видов планктона, сосуществующих на ограниченном пространстве с небольшим числом влияющих факторов. В современной экологии данный парадокс известен как парадокс планктона или парадокс Хатчинсона. Объяснения этому варьируют от неточного выявления набора факторов до различных видов пространственной и временной неоднородностей. Для двухвидового сообщества с одним фактором влияния с нелинейными функциями роста и смертности доказана возможность устойчивого сосуществования видов. В этой работе рассматриваются ситуации нелинейности и пространственной неоднородности в двухвидовом сообществе с одним фактором влияния. Показано, что при нелинейных зависимостях от плотности популяции устойчивое стационарное сосуществование видов возможно в широком диапазоне изменения параметров. Пространственная неоднородность способствует нарушению принципа конкурентного исключения и в случаях неустойчивости стационарного состояния по Тьюрингу. В соответствии с общей теорией возникают квазистационарные устойчивые структуры сосуществования двух видов при одном влияющем факторе. В работе показано, что неустойчивость по Тьюрингу возможна, если хотя бы один из видов оказывает положительное влияние на фактор. Нелинейность модели по фазовым переменным и ее пространственная распределенность порождают нарушения принципа конкурентного исключения (и принципа Гаузе) как в виде устойчивых пространственно-однородных состояний, так и в виде квазиустойчивых пространственно-неоднородных структур при неустойчивом стационарном состоянии сообщества.

Ключевые слова: сообщество, видовая структура, математическая модель, фактор, неустойчивость по Тьюрингу

UDC: 51-76+574.5

Spatiotemporal dynamics and the principle of competitive exclusion in community

E. E. Giricheva^{1,2,a}, A. I. Abakumov^{1,2,b}

¹ Institute of Automation and Control Processes,
Radio st. 5, Vladivostok, 690041, Russia

² Far Eastern Federal University,
Sukhanov st. 8, Vladivostok, 690950, Russia

E-mail: ^a evg.giricheva@yandex.ru, ^b abakumov@iacp.dvo.ru

Received 03.07.2017.

Accepted for publication 29.09.2017.

Execution or violation of the principle of competitive exclusion in communities is the subject of many studies. The principle of competitive exclusion means that coexistence of species in community is impossible if the number of species exceeds the number of controlling mutually independent factors. At that time there are many examples displaying the violations of this principle in the natural systems. The explanations for this paradox vary from inexact identification of the set of factors to various types of spatial and temporal heterogeneities. One of the factors breaking the principle of competitive exclusion is intraspecific competition. This study holds the model of community with two species and one influencing factor with density-dependent mortality and spatial heterogeneity. For such models possibility of the existence of stable equilibrium is proved in case of spatial homogeneity and negative effect of the species on the factor. Our purpose is analysis of possible variants of dynamics of the system with spatial heterogeneity under the various directions of the species effect on the influencing factor. Numerical analysis showed that there is stable coexistence of the species agreed with homogenous spatial distributions of the species if the species effects on the influencing factor are negative. Density-dependent mortality and spatial heterogeneity lead to violation of the principle of competitive exclusion when equilibriums are Turing unstable. In this case stable spatial heterogeneous patterns can arise. It is shown that Turing instability is possible if at least one of the species effects is positive. Model nonlinearity and spatial heterogeneity cause violation of the principle of competitive exclusion in terms of both stable spatial homogenous states and quasi-stable spatial heterogeneous patterns.

Keywords: community, species composition, mathematical model, factor, Turing instability

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 5, pp. 815–824 (Russian).

1. Введение

Проблема видового разнообразия сообщества и контролирующих его жизнедеятельность факторов является одной из основных при изучении биологических систем. Структурное устройство сообществ, степень их зависимости от внешних факторов, изолированности, замкнутости тесно связаны с количеством и качеством контролирующих факторов. Известный принцип конкурентного исключения указывает на невозможность длительного сосуществования видов, когда их число превосходит число влияющих (контролирующих) факторов. В последнее время речь чаще всего идет о плотностнозависимых контролирующих рост факторах (ПКРФ) [Degermendzhi, 2010].

В свою очередь, Г. Ф. Гаузе высказал тезис о том, что каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу и никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу [Gause, 1934]. Этот принцип Гаузе оказывается тем же принципом конкурентного исключения, так как приводит к положению, что число видов в сообществе не может быть больше числа различных экологических ниш, в которых обитает сообщество.

Исследователи регулярно критикуют принцип конкурентного исключения, приводят опровергающие примеры. В современном представлении для сообществ экологическая ниша конкретизируется через множество плотностнозависимых контролирующих рост факторов. Тогда принцип Гаузе (конкурентного исключения) означает, что число стационарно сосуществующих на одном трофическом уровне видов ограничено числом доступных плотностнозависимых контролирующих рост факторов. Однако во многих природных экосистемах количество сосуществующих видов многократно превышает число наблюдаемых ПКРФ. Известным примером является сообщество видов планктона, сосуществующих на ограниченном пространстве с небольшим числом ПКРФ. Число видов может достигать нескольких сотен, многократно превышая число влияющих факторов. В современной экологии данный парадокс известен как парадокс планктона или парадокс Хатчинсона [Hutchinson, 1961]. В то же время существуют трактовки парадокса планктона, согласующие его с принципом конкурентного исключения. Они базируются на двух подходах к решению парадокса. Первый основан на предложении о неравновесной динамике как причине сосуществования видов. В работе [Harris, 1986] показано, что изменения в окружающей среде происходят так часто, что популяции не успевают достигнуть равновесия, а значит, не происходит конкурентного исключения. К колебаниям и даже хаосу также могут привести нелинейные взаимодействия видов [Armstrong, McGehee, 1976, 1980; Huisman, Weissing, 1999].

Второй подход связан с наличием некоторых неучтенных лимитирующих факторов, регулирующих динамику популяций. Среди них как внешние факторы, такие как турбулентные изменения, вызванные погодой [Huisman et al., 2006], так и пространственно-временная неоднородность, генерируемая самоорганизацией видов [Hassel et al., 1994; Petrovskii et al., 2003].

Другим важным фактором, нарушающим принцип конкурентного исключения, является внутривидовая конкуренция. Для моделей, описывающих конкуренцию двух и более видов за один ресурс, с учетом этого фактора, была доказана возможность существования устойчивого равновесия. При этом внутривидовая конкуренция либо учитывалась в виде трофической функции [Grognard et al., 2007; Lobry, Harmand, 2006], либо описывалась плотностнозависимой смертностью [Kuang et al., 2003]. Но во всех этих работах влияние видов на ресурс было отрицательным. Однако возможны варианты и положительного влияния. Например, если в качестве ресурса рассматриваются продукты метаболизма видов.

В представленной работе рассматривается сообщество двух видов при одном ПКРФ с учетом плотностнозависимой смертности видов и пространственной неоднородности. Наша цель состоит в исследовании возможности сосуществования видов с учетом этих факторов, а также анализе пространственных эффектов в зависимости от направления и силы влияния видов на ПКРФ.

2. Описание и исследование модели

Один из вариантов общей модели для случая факторов типа ПКРФ может быть представлен в виде [Armstrong, McGehee, 1980; Дегерменджи, 1981]

$$\begin{aligned}\frac{dy_i}{dt} &= y_i \cdot g_i(s), \\ (i &= 1, \dots, m, \quad j = 1, \dots, n). \\ \frac{ds_j}{dt} &= h_j(s, y)\end{aligned}\quad (1)$$

Здесь $y = (y_1, \dots, y_m)$ — вектор обилия (плотности) видов, $s = (s_1, \dots, s_n)$ — вектор ПКРФ. Описываются динамика обилия видов и динамика величин (например, концентраций) факторов во времени t . Под факторами понимаются питательные вещества, продукты метаболизма и иные характеристики среды, величины которых зависят от обилия видов.

Одна из конкретизаций этой модели для хемостата имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dy_i}{dt} &= y_i(\mu_i(s) - D), \\ \frac{ds_j}{dt} &= D(s_j^{(0)} - s_j) + \sum_{i=1}^m a_{ij}\mu_i(s)y_i.\end{aligned}\quad (2)$$

Через D обозначена удельная объемная скорость протока, функции $\mu_i(s)$ определяют удельную скорость роста обилия вида. Параметры a_{ij} определяют направление и силу влияния вида на ПКРФ. Для стационарных состояний в модели (2) принцип конкурентного исключения строго доказан [Адамович и др., 1987].

Рассмотрим следующую модификацию модели (1) в виде распределенной по пространству модели с учетом диффузионных процессов:

$$\begin{cases} \frac{\partial y_1}{\partial t} = k_1 \frac{\partial^2 y_1}{\partial x^2} + f_1(s, y_1), \\ \frac{\partial y_2}{\partial t} = k_2 \frac{\partial^2 y_2}{\partial x^2} + f_2(s, y_2), \\ \frac{\partial s}{\partial t} = k_s \frac{\partial^2 s}{\partial x^2} + a_1 f_1(s, y) + a_2 f_2(s, y) + g(s). \end{cases}\quad (3)$$

Пространственная переменная x изменяется на множестве $G = [0, 1] \subset R$ одномерного пространства. Идея описания факторов сохранена в форме, аналогичной модели (1).

Для поиска пространственно-неоднородного стационарного решения проведем аналитическое исследование свойств решений модели (3). Пространственно-однородное стационарное решение (в дальнейшем будем называть его равновесием) $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ получаем в точечном аналоге модели (3) из системы

$$\begin{cases} f_i(s, y_i) = 0, \quad i = 1, 2, \\ a_1 f_1(s, y_1) + a_2 f_2(s, y_2) + g(s) = 0. \end{cases}$$

Якобиан точечного аналога системы (3) имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} f_{11} & 0 & f_{13} \\ 0 & f_{22} & f_{23} \\ a_1 f_{11} & a_2 f_{22} & a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g' \end{pmatrix},$$

где $f_{ii} = \frac{\partial f_i}{\partial y_i} \Big|_{E^*}$, $f_{i3} = \frac{\partial f_i}{\partial s} \Big|_{E^*}$, $i=1,2$. Характеристическое уравнение $\lambda^3 + p_2\lambda^2 + p_1\lambda + p_0 = 0$ имеет следующие коэффициенты:

$$\begin{aligned} p_2 &= -(f_{11} + f_{22} + a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g'), \\ p_1 &= f_{11} f_{22} + a_1 f_{13} f_{22} + a_2 f_{11} f_{23} + f_{11} g' + f_{22} g', \\ p_0 &= -f_{11} f_{22} g'. \end{aligned}$$

В соответствии с критерием Рауса–Гурвица равновесие $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ устойчиво, если $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$.

Рассмотрим вопрос устойчивости равновесия $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ относительно пространственно-неоднородных возмущений. Линеаризуем систему (3) в окрестности равновесия $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$:

$$\begin{cases} \frac{\partial \bar{y}_1}{\partial t} = k_1 \frac{\partial^2 \bar{y}_1}{\partial x^2} + f_{11} \bar{y}_1 + f_{13} \bar{s}, \\ \frac{\partial \bar{y}_2}{\partial t} = k_2 \frac{\partial^2 \bar{y}_2}{\partial x^2} + f_{22} \bar{y}_2 + f_{23} \bar{s}, \\ \frac{\partial \bar{s}}{\partial t} = k_s \frac{\partial^2 \bar{s}}{\partial x^2} + a_1 f_{11} \bar{y}_1 + a_2 f_{22} \bar{y}_2 + (a_1 f_{13} + a_2 f_{23}) \bar{s} + g' \bar{s}. \end{cases} \quad (4)$$

Здесь \bar{y}_1 , \bar{y}_2 , \bar{s} — малые возмущения равновесия $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$. Решение системы (4) представим в виде суперпозиции волн вида

$$\bar{y}_1(t, x) = y_1^\sigma e^{\lambda t} \cos \sigma x, \quad \bar{y}_2(t, x) = y_2^\sigma e^{\lambda t} \cos \sigma x, \quad \bar{s}(t, x) = s^\sigma e^{\lambda t} \cos \sigma x. \quad (5)$$

Подставляя (5) в (4) и сокращая на $e^{\lambda t} \cos \sigma x$, получим систему вида

$$\begin{aligned} M \cdot (y_1^\sigma, y_2^\sigma, s^\sigma)^T &= 0, \\ M &= \begin{pmatrix} \lambda + k_1 \sigma^2 - f_{11} & 0 & -f_{13} \\ 0 & \lambda + k_2 \sigma^2 - f_{22} & -f_{23} \\ -a_1 f_{11} & -a_2 f_{22} & \lambda + k_s \sigma^2 - (a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g') \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Характеристическое уравнение системы

$$\phi(\lambda) = \lambda^3 + r_2(\sigma^2)\lambda^2 + r_1(\sigma^2)\lambda + r_0(\sigma^2) = 0 \quad (6)$$

имеет следующие коэффициенты:

$$\begin{aligned} r_2(\sigma^2) &= \sigma^2(k_1 + k_2 + k_s) + p_2, \\ r_1(\sigma^2) &= \sigma^4(k_1 k_2 + k_1 k_s + k_2 k_s) - \sigma^2(k_1(f_{22} + a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g') + \\ &\quad + k_2(f_{11} + a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g') + k_3(f_{11} + f_{22})) + p_1, \\ r_0(\sigma^2) &= \sigma^6 k_1 k_2 k_s - \sigma^4[k_1 k_2(a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g') + k_1 k_s f_{22} + k_2 k_s f_{11}] + \\ &\quad + \sigma^2[k_1 f_{22}(a_1 f_{13} + g') + k_2 f_{11}(a_2 f_{23} + g') + k_s f_{11} f_{22}] + p_0. \end{aligned}$$

Для того чтобы равновесие $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (6) должны быть отрицательны

для всех σ . По критерию Рауса–Гурвица для этого должны выполняться условия $r_2(\sigma^2) > 0$, $r_0(\sigma^2) > 0$, $r_2(\sigma^2)r_1(\sigma^2) - r_0(\sigma^2) > 0 \quad \forall \sigma^2 > 0$ (при $\sigma^2 = 0$ условия выполняются). Если $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ — устойчивое равновесие в однородной среде, то $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$, а значит, $r_2(\sigma^2) > 0$.

Признаком неустойчивости Тьюринга [Васильев и др., 1987] является отрицательность свободного члена уравнения (6). Перепишем свободный член в виде

$$r_0(\sigma^2) = q_3(\sigma^2)^3 + q_2(\sigma^2)^2 + q_1(\sigma^2) + p_0, \quad (7)$$

где

$$\begin{aligned} q_3 &= k_1 k_2 k_s, \\ q_2 &= -(k_1 k_2 (a_1 f_{13} + a_2 f_{23} + g') + k_1 k_s f_{22} + k_2 k_s f_{11}), \\ q_1 &= k_1 f_{22} (a_1 f_{13} + g') + k_2 f_{11} (a_2 f_{23} + g') + k_s f_{11} f_{22}. \end{aligned}$$

Условие $r_0(\sigma^2) < 0$ выполнится для некоторого $\sigma^2 > 0$, если существует локальный минимум $(\sigma^2)_{\min} > 0$: $r_0((\sigma^2)_{\min}) < 0$. Экстремум найдем из условия $\frac{d(r_0(\sigma^2))}{d(\sigma^2)} = 0$:

$$(\sigma^2)_{\min} = \frac{-q_2 \pm \sqrt{q_2^2 - 3q_1 q_3}}{3q_3}.$$

Если же $r_2(\sigma^2)r_1(\sigma^2) - r_0(\sigma^2) < 0$ для некоторого $\sigma^2 > 0$, то равновесие $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ является колебательно-неустойчивым.

Используя обнаруженные условия пространственной неустойчивости равновесия, ниже построим пример пространственно-неоднородного решения с сосуществованием двух видов при одном факторе влияния.

3. Численная реализация

Расчеты проведены для следующих вариантов функций:

$$\begin{aligned} f_i &= \mu_i(s)y_i - \beta_i y_i^2, \quad \mu_i(s) = \frac{\mu_i^0 s}{m_i + s}, \\ g(s) &= s^0 - \gamma s. \end{aligned}$$

Эти функции переключаются с «хемостатным» описанием в модели (2), но вместо протока здесь предложена удельная смертность в квадратичном представлении. Этим мы приближаемся к моделям конкурентного сообщества, родственными модели Вольтерры для сообщества видов [Вольтерра, 1976].

Начальное условие выбирается в виде положительных констант. Граничные условия — $\frac{\partial y_1}{\partial x} = \frac{\partial y_2}{\partial x} = \frac{\partial s}{\partial x} = 0$ для $x = 0, x = 1$.

Тогда $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*) = (\mu_1(s^*)/\beta_1, \mu_2(s^*)/\beta_2, s^*)$, $s^* = s^0/\gamma$. На рис. 1 представлены бифуркационные диаграммы в плоскости параметров a_1 и a_2 , демонстрирующие режимы функционирования системы при увеличении скорости роста первого (б) или второго вида (а). Области на графиках соответствуют диапазонам значений параметров, определяющих устойчивость равновесия $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ к пространственным возмущениям и варианты неустойчивости. Расчеты проведены при следующих значениях параметров: $k_1 = 10^{-4}$, $k_2 = 10^{-6}$, $k_s = 10^{-6}$, $s^0 = 1$, $\gamma = 0.3$,

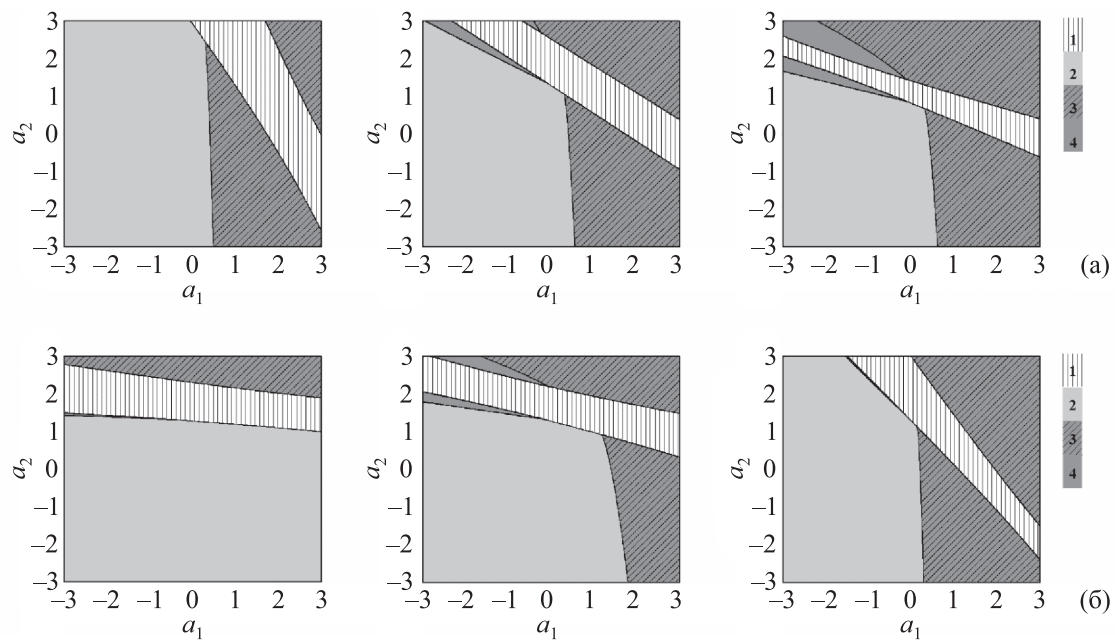


Рис. 1. Области параметров a_1 и a_2 , при которых равновесие $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$ является: 1 — локально неустойчивым, 2 — устойчивым к пространственным возмущениям, 3 — неустойчивым по Тьюрингу, 4 — колебательно-неустойчивым. Значения параметров: а) $\mu_1^0 = 2$, слева направо $\mu_2^0 = 1, 2, 3$; б) $\mu_2^0 = 2$, слева направо $\mu_1^0 = 0.5, 1, 3$

$m_1 = 0.5$, $m_2 = 0.3$, $\beta_1 = 0.1$, $\beta_2 = 0.05$, определяющих первого потребителя как вид с более высокой смертностью, чем второй вид.

При отрицательных значениях параметров a_1 и a_2 равновесия являются устойчивыми к пространственным возмущениям при всех рассмотренных вариантах скоростей роста видов. Если же один из видов оказывает положительное влияние на фактор, возможны как устойчивость системы, так и варианты неустойчивости к пространственным возмущениям. Положительный вклад в ПКРФ второго вида обеспечивает устойчивость равновесия в случае малой скорости роста этого вида. С увеличением скорости роста второго вида область устойчивости постепенно замещается областями локальной и пространственной неустойчивости системы (рис. 1, а). Увеличение же скорости роста первого вида в этой ситуации приводит к обратному эффекту. При больших значениях μ_1^0 система устойчива практически при любых $a_2 > 0$ и $a_1 < -1$. В случае положительного влияния на факторы первого вида и его малой скорости роста картина аналогична случаю $a_2 > 0$, $a_1 < 0$ (рис. 1, б). С ростом μ_1^0 система становится неустойчивой по Тьюрингу практически во всей области $a_2 < 0$, $a_1 > 0$, за исключением области локальной неустойчивости равновесия и устойчивости при малых положительных значениях a_1 (рис. 1, б, последний график). В случае когда оба вида оказывают положительное влияние на ПКРФ, устойчивость возможна при больших значениях a_i , если скорость роста i -го вида невелика. С увеличением скоростей роста видов область устойчивости сжимается до небольшого сектора, соответствующего малым значениям a_1 и a_2 . Остальная область параметров соответствует либо локальной неустойчивости равновесия, либо неустойчивости по Тьюрингу.

Для параметров из областей неустойчивости системы в окрестности равновесия к небольшим пространственным возмущениям проведены следующие варианты расчетов. Рис. 2 представляет пространственно-временную динамику системы в двух вариантах, различающихся скоростью роста второго вида. Первый вариант (рис. 2, а) соответствует значению $\mu_2^0 = 1$, второй — $\mu_2^0 = 2$ (рис. 2, б). В обоих вариантах скорость роста первого вида $\mu_1^0 = 2$, значения

$a_1 = 1$, $a_2 = -1$ выбирались из области неустойчивости локального равновесия по Тьюрингу. Изменение пространственного распределения видов в случае параметров из области колебательной неустойчивости ($\mu_1^0 = 2$, $\mu_2^0 = 2$, $a_1 = -1$, $a_2 = 1.9$) демонстрирует рис. 3. В качестве начальных условий выбирались небольшие возмущения локального равновесия $E^* = (y_1^*, y_2^*, s^*)$.

Из рис. 2 видно, что в обоих вариантах образуются стационарные во времени и неоднородные по пространству структуры. Увеличение скорости роста второго вида приводит лишь к росту его равновесного значения, картины пространственного распределения видов в этих вариантах схожи.

В случае выбора параметров из области колебательной неустойчивости система находится в режиме иррегулярных пространственно-временных осцилляций (рис. 3).

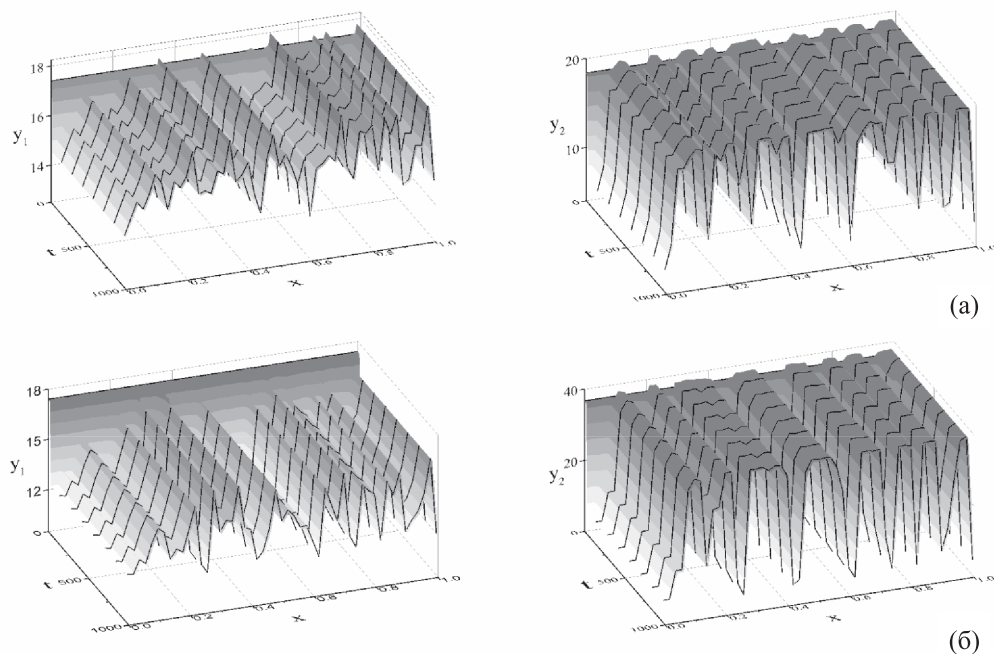


Рис. 2. Динамика пространственного распределения видов, соответствующая значениям параметров из области неустойчивости равновесия по Тьюрингу для двух вариантов значений скоростей роста второго вида: а) $\mu_2^0 = 1$; б) $\mu_2^0 = 2$

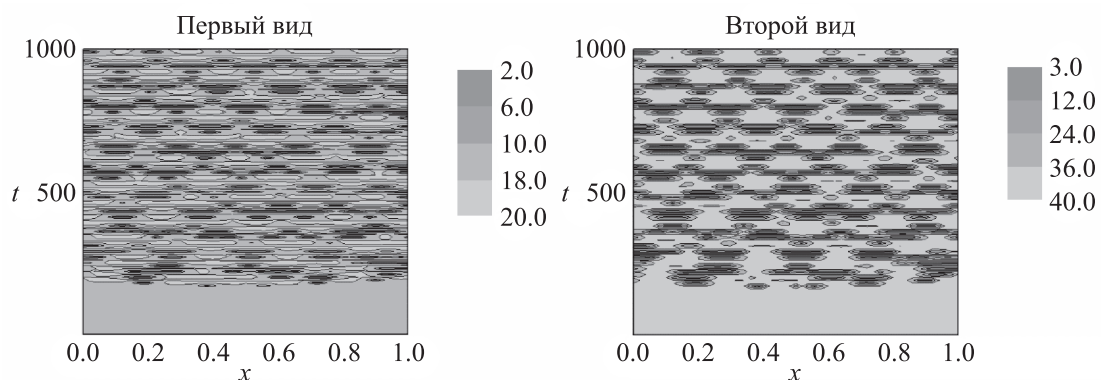


Рис. 3. Динамика пространственного распределения видов, соответствующая значениям параметров из области колебательной неустойчивости равновесия. Обилие вида указано насыщенностью черного цвета

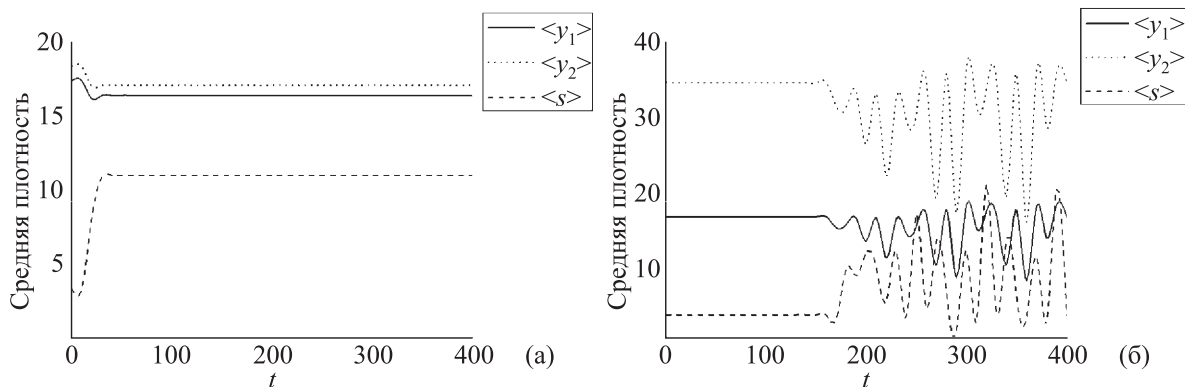


Рис. 4. Динамика средней по пространству плотности первого вида $\langle y_1 \rangle$, второго вида $\langle y_2 \rangle$ и ПКРФ $\langle s \rangle$: а) вариант, соответствующий рис. 2, а; б) вариант, соответствующий рис. 3

На рис. 4 представлена динамика средней по пространству плотности первого вида $\langle y_1 \rangle$, второго вида $\langle y_2 \rangle$ и фактора $\langle s \rangle$. Рис. 4, а, соответствующий пространственному распределению, представленному на рис. 2, а, демонстрирует стационарную динамику. Рис. 4, б, демонстрирующий иррегулярную динамику системы, соответствует распределению на рис. 3.

4. Заключение

За счет нелинейности в зависимости смертности от обилия видов возникают широкие возможности сосуществования видов при одном влияющем факторе. Это сосуществование возможно в виде стационарного устойчивого пространственно-однородного (рис. 1) состояния. Также возможны варианты пространственно-неоднородных распределений, которые находятся в состоянии либо иррегулярных колебаний (рис. 3), либо квазистационарного почти стационарного режима (рис. 2). В последнем случае система является неустойчивой по Тьюрингу в окрестности равновесия. Именно неустойчивость пространственно-однородного равновесия по Тьюрингу обеспечивает возникновение квазистационарной пространственно-неоднородной структуры. Таким образом, и нелинейность модели, и ее пространственная распределенность приводят к нарушениям принципа конкурентного исключения.

В моделях «ресурс–потребитель» ресурс выступает как фактор, влияющий на скорость роста потребителя. При этом обратная связь обычно отрицательна. В ряде работ [Holland, DeAngelis, 2009; Wang, DeAngelis, 2011] рассмотрены переходы типов взаимодействий ресурса и потребителя от хищничества (+, –) через комменсализм (+, 0) к мутуализму (+, +) при изменении параметров. В таких однонаправленных взаимодействиях один из видов действует как потребитель, а второй может выступать и в качестве ресурса, и в качестве потребителя. В этих работах исследовано изменение временной динамики популяций в этих взаимодействиях. В нашей модели знаки параметров a_1 и a_2 определяют роль, в которой выступает фактор по отношению к данному виду. Известно, что для отрицательных значений этих параметров в точечной модели с плотностнозависимой смертностью возможно существование устойчивого равновесия. Наша цель состояла в анализе возможных вариантов динамики системы при различных направлениях влияния видов на контролирующий фактор с учетом пространственной неоднородности. Численный анализ показал, что при отрицательном влиянии видов на фактор в наших вариантах расчетов возможно лишь устойчивое сосуществование видов, определяемое их однородным пространственным распределением. При положительном влиянии на фактор вида с более высокой смертностью увеличение скорости роста этого вида приводит к неустойчивости системы по Тьюрингу, а значит, и к возможности возникновения стационарных пространственных структур. Если же оба вида оказывают положительное влияние, этот тип неустойчивости возможен лишь при слабом влиянии первого вида и сильном влиянии вида с меньшей скоростью убывания.

Список литературы (References)

- Адамович В. А., Терсков И. А., Дегерменджи А. Г. Эффект аутостабилизации контролирующего роста факторов и взаимодействия в сообществе // ДАН. — 1987. — Т. 295, № 5. — С. 1236–1239.
- Adamovich V. A., Terskov I. A., Degermendzhy A. G. Effekt autostabilizatsii kontroliruyushchih rost faktorov i vzaimodeistviya v soobshchestve // Doklady Akademii nauk. — 1987. — Vol. 295, no. 5. — P. 1236–1239 (in Russian).*
- Васильев В. А., Романовский Ю. М., Яхно В. Г. Автоволновые процессы / под ред. В. С. Чернавского. — М.: Наука, 1987.
- Vasilyev V. A., Romanovskii Y. M., Yakhno V. G. Avtovolnovye processy / pod red. V. S. Chernavskogo. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).*
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.
- Volterra V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together / Animal Ecology, ed. R. N. Chapman. — New York: McGraw-Hill, 1926. (Russ. ed.: Volterra V. Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovanie. — Moscow: Nauka, 1976.)*
- Дегерменджи А. Г. Смешанные проточные культуры микроорганизмов / под ред. Н. С. Печуркина. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. — С. 26–106.
- Degermendzhy A. G. Smeshannye protochnye kul'tury mikroorganizmov / pod red. N. S. Pechurkina. — Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otделение, 1981. — P. 26–106 (in Russian).*
- Armstrong R. A. Prey species replacement along a gradient of nutrition enrichment: a graphical approach // Ecology. — 1979. — Vol. 60. — P. 76–84.
- Armstrong R. A., McGehee R. Competitive exclusion // The American Naturalist. — 1980. — Vol. 115. — P. 151–170.
- Degermendzhi A. Coexistence of microbial populations and autostabilization of regulating factors in continuous culture: theory and experiments // Aquatic Ecology. — 2010. — Vol. 44. — P. 541–560.
- Gause G. F. The Struggle for Existence. — Baltimore: William and Wilkins, 1934.
- Grognard F., Mazenc F., Rapaport A. Polytopic Lyapunov functions for persistence analysis of competing species // Discrete and Continuous Dynamical Systems. Series B 8 (1). — 2007. — P. 73–93.
- Harris G. P. Phytoplankton ecology: Structure, Function and Fluctuation. — London, 1986.
- Hassel M. P., Comins H. N., May R. M. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics // Hydrobiologia. — 1994. — Vol. 344. — P. 87–102.
- Holland J. N., DeAngelis D. L. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecies interactions // Ecol. Lett. — 2009. — Vol. 12. — P. 1357–1366.
- Huisman J., Pham Thi N. N., Karl D. M., Sommeijer B. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum // Nature. — 2006. — Vol. 439. — P. 322–325.
- Huisman J., Weissing F. J. Biodiversity of plankton by species oscillation and chaos // Nature. — 1999. — Vol. 402. — P. 407–410.
- Hutchinson G. E. The paradox of the plankton // The American Naturalist. — 1961. — Vol. 95, no. 882. — P. 137–145.
- Kuang Y., Fagan W. F., Loladze I. Biodiversity, habitat area, resource growth rate and interference competition // Bull. Math. Biol. — 2003. — Vol. 65. — P. 497–518.
- Lobry C., Harmand J. A new hypothesis to explain the coexistence of n species in the presence of a single resource, C. R. Biologies. — 2006. — Vol. 329. — P. 40–46.
- Petrovskii S. V., Li B.-L., Malchow H. Quantification of the spatial aspect of chaotic dynamics in biological and chemical systems // Bulletin of Mathematical Biology. — 2003. — Vol. 65. — P. 425–446.
- Wang Y., DeAngelis D. L., Holland J. N. Uni-directional consumer-resource theory characterizing transitions of interaction outcomes // Ecological Complexity. — 2011. — Vol. 8. — P. 249–257.