

КВАДРАТИЧНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ И НЕКВАДРАТИЧНЫЕ ОБОБЩЕНИЯ ВОЛЬТЕРРОВСКИХ СИСТЕМ

Аннотация. На основе классической вольтеровской модели конкуренции построены различные типы квадратичных моделей внутривидовой динамики взаимодействия нескольких субпопуляций как с отдельными нишами, так и с общей нишей. Опираясь на известное логистическое отображение, построена новая неквадратичная модель конкуренции, учитывающая энергетические аспекты (в некотором смысле) этой конкуренции. Предложено новое обобщение вольтеровской модели, пригодное для описания систем с распределенными параметрами.

Ключевые слова: вольтеровские системы, логистическое отображение, структурная устойчивость, экологическая ниша, экоморф, биоценоз,

1. Квадратичные модели внутривидовой динамики

Известные модели вольтеровского типа традиционно применяются для описания межвидовых взаимодействий [1-3]. В их основу положено представление о генетической изолированности взаимодействующих объектов, о невозможности перехода отдельных особей (или их потомков) из одной популяции в другую. Хотя иногда, в случае значительного расхождения подвидов некоторого вида, их можно рассматривать как изолированные популяции и описывать внутривидовую динамику уравнениями вольтеровского типа, однако, как правило, для описания взаимодействия внутри одной популяции они непригодны, так как субпопуляции (выделяемые либо по месту обитания, либо по генетическим или фенотипическим принципам) могут обмениваться особями.

В то же время интерес к изучению внутривидовой динамики постоянно растет [4-9], поскольку антропогенное давление приводит не только к глобальному ухудшению экологических условий, но также к общей нестабильности, значительной вариативности условий обитания как во времени, так и в пространстве, что, в свою очередь, приводит к генетической неоднородности видов. Это обстоятельство необходимо учитывать при планировании природо-

охранных мероприятий, при проведении экологического мониторинга, при прогнозировании тенденций развития и будущего состояния хозяйственно важных или редких видов.

Если математические модели межпопуляционного взаимодействия развиты очень глубоко [7,8], то внутривидовые процессы, связанные с их генетической и фенотипической неоднородностью, пока недостаточно изучены [9]. В то же время использование математических моделей динамики гетерогенных популяций, компьютерная имитация на их основе позволяет эффективно, с минимальными затратами времени и материальных ресурсов выявлять общие тенденции в развитии субпопуляций, прогнозировать состояние экологических систем и возможные последствия искусственного вмешательства в природные процессы [9, 10].

В настоящей работе рассматривается один из подходов к описанию популяций, состоящих из экологически неравноценных и относительно изолированных субпопуляций, которые могут интерпретироваться как различные экоморфы в рамках одного вида, что часто наблюдается, например, в лесных биогеоценозах степной зоны Украины [10]. На основе использования дифференциальных моделей будет рассмотрено несколько разновидностей математических моделей субпопуляций. Так, например, в одном случае считается, что каждая из субпопуляций имеет собственную нишу, и эти ниши почти не перекрываются. В другом случае субпопуляции, отличаясь скоростью роста и вероятностями перехода в другие субпопуляции, занимают общую экологическую нишу.

Случаи могут отличаться также характером лимитирования скорости роста отдельных субпопуляций (либо в зависимости от общей численности общей популяции, либо изолированно), но в любом случае мы считаем, что имеется определенная вероятность перехода особей между субпопуляциями.

В общем виде соответствующую математическую модель можно записать:

$$\dot{x}_j = \sum_{i=1}^n A_{ji} \cdot f_i(x), \quad j = \overline{1, n}, \quad (1)$$

где x_j – численность j -й субпопуляции, $f_i(x)$ – функция, описывающая характер репродуктивной динамики i -й субпопуляции, а A_{ji} – часть потомков i -й субпопуляции, которая пополняет j -ю субпопуляцию. Полагаем, что $\sum_j A_{ij} = 1$ при любом i .

Отдельные формы модели будут отличаться функциями $f_i(x)$, описывающими репродуктивную динамику отдельных популяций. Как правило, будем считать, что эти функции задают некоторый логистический закон [106]:

$$f_i(x) = b_i \left(1 - \sum_{l=1}^n c_l x_l \right) x_i. \quad (2)$$

Согласно (2) скорость роста субпопуляции стремится к нулю либо при приближении к нулю ее численности, либо если общая численность всех субпопуляций стремится к максимально возможной экологической емкости среды K .

Появление определенной субпопуляции не связано напрямую с ее присутствием (хотя бы в угнетенном состоянии) в популяции. Она может (и должна) появляться с некоторой вероятностью в ходе развития других фенотипических групп [8-10].

Возможность возникновения отдельных субпопуляций «из ничего» (за счет поступления особей из других субпопуляций), что заложено в модели типа (1), создает известные методологические сложности, в частности, во многих случаях траектории могут покидать первый ортант, что не может быть корректным с экологической точки зрения. Однако в определенных областях фазового пространства они ведут себя вполне корректно, области же некорректности характерны и для классических вольтеровских моделей.

2. Модель популяции с несколькими экологическими нишами

Рассмотрим модель, описывающую динамику популяции, состоящей из нескольких субпопуляций, каждая из которых имеет собственную экологическую нишу или ниши субпопуляций мало перекрываются, т.е. каждая из субпопуляций характеризуется своей предельной численностью K_j . В этом случае в соотношении (2) логистические функции $f_i(x)$ имеют вид:

$$f_i(x) = b_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) x_i. \quad (3)$$

Скорость роста численности субпопуляции стремится к нулю (т.е. субпопуляция стремится к равновесию) при приближении ее численности либо к нулю, либо к экологически максимально возможному для нее значению (емкости ниши). Модель внутривидовой динамики в этом случае принимает вид [3]

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \left(1 - \frac{x_j}{K_j} \right), \quad i=1,2,\dots,n. \quad (4)$$

Каждая из субпопуляций характеризуется своей текущей численностью $x_j(t)$, равновесной численностью K_j и репродуктивным потенциалом $\sum_{i=1}^n a_{ij}$. Величины a_{ij} (равные $A_{ij}b_j$) – коэффициенты репродуктивного воздействия j -й субпопуляции на i -ю (интенсивность возможного перехода особи (или ее потомства) из i -й в j -ю субпопуляцию); $i, j=1, \dots, n$.

Подобные модели, обобщающие известные модели Лотки–Вольтерры на случай возможного перераспределения биомассы между отдельными субпопуляциями, известны в теории популяционной динамики растительных группировок [6-10]. Можно считать, что субпопуляции обитают в разных, но смежных ареалах, и могут обмениваться особями. Подобная ситуация может иметь место, например, при проживании вида на границе биоценозов или же в условиях мозаичного местообитания [3, 5].

Величина a_{ij} оценивает часть репродуктивного потенциала j -й субпопуляции, которая идет на поддержание i -й субпопуляции. Будем считать, исходя из биологического смысла коэффициентов, что $a_{ij} \geq 0$, хотя при качественном анализе системы для полноты картины иногда будут упомянуты и другие возможности. Как правило, $a_{ii} \gg a_{ij}$, $j \neq i$, т.е. внутренний репродуктивный потенциал субпопуляций значительно важнее для поддержания ее существования, чем миграция извне. Однако это не обязательное требование; некоторые субпопуляции, обитающие на границе ареала, в биотопах, далеких от экологического оптимума, могут существовать и за счет соседних субпопуляций.

3. Модели популяции с единой экологической нишей

В данном случае популяция считается состоящей из n субпопуляций, которые близки экологически, но существенно разнятся генетически. В то же время они не полностью изолированы репродуктивно, и имеется определенная вероятность перехода потомков особей i -й субпопуляции в j -ю субпопуляцию.

Логистические функции $f_i(x)$ в этом случае имеют структуру:

$$f_i(x) = B_i \left(K - \sum_{l=1}^n x_l \right) x_i. \quad (5)$$

В отличие от модели (4), в модели (5) скорость роста каждой субпопуляции определяется не столько ее собственной, сколько общей численностью. Эта скорость равна нулю либо при нулевой общей численности, либо при общей численности, совпадающей с максимально возможной экологической емкостью среды K . Общий вид соответствующей модели:

$$\dot{x}_i = \left(K - \sum_{l=1}^n x_l \right) \sum_{j=1}^n A_{ij} B_j x_j. \quad (6)$$

Субпопуляции могут отличаться друг от друга коэффициентами роста B_i , коэффициентами перехода A_{ij} и начальной численностью.

В случае $n=2$ систему (6) можно записать в виде

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right) (a_{11}x_1 + a_{12}x_2), \\ \dot{x}_2 = \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right) (a_{21}x_1 + a_{22}x_2). \end{cases} \quad (7)$$

Примером модели с другим характером разделения общей ниши и другим типом квадратичности может служить модель динамики гетерогенной популяции с известными долями ниши, равновесно занимаемыми субпопуляциями:

$$\begin{cases} \dot{x}_0 = R x_0 \left(K - \sum_{j=1}^{n-1} x_j \right), \\ \dot{x}_i = \sum_{j=1}^{n-1} A_{ij} B_j x_j (\lambda_j x_0 - x_j), \quad i = \overline{1, n-1}, \end{cases} \quad (8)$$

где B_j – скорость роста j -й субпопуляции, R – скорость роста всей популяции ($R = \sum_i B_i / (n-1)$), K – ее равновесная численность, λ_j – равновесная доля представленности в популяции j -й субпопуляции ($0 \leq \lambda_j \leq 1$, $\sum \lambda_j = 1$), A_{ij} – интенсивность возможного перехода особей i -й субпопуляции или их потомков в j -ю субпопуляцию (напомним, что $\sum_j A_{ij} = 1$).

Приведенный подход в известной мере развивает подход, предложенный в работе [8, 9], которая посвящена анализу обобщенных дифференциальных моделей. В этой статье автор предлагает, с целью учета внутренней структуры популяций, отдельно описывать субпопуляционные единицы, а к уравнениям классической модели добавить интегральный член, объединяющий биомассы этих субпопуляций.

В трехмерном случае модель (8) можно записать в виде

$$\begin{cases} \dot{x}_0 = R x_0 (K - x_1 - x_2), \\ \dot{x}_1 = c_{11} x_1 (\lambda x_0 - x_1) + c_{12} x_2 ((1 - \lambda) x_0 - x_2), \\ \dot{x}_2 = c_{21} x_1 (\lambda x_0 - x_1) + c_{22} x_2 ((1 - \lambda) x_0 - x_2). \end{cases} \quad (9)$$

По экологическому смыслу модель (8) близка к модели (4), хотя по математической форме она скорее напоминает модель (6).

На рис. 1 – 4 изображены фазовые портреты системы (9), сходные с портретами для двумерного случая системы (4) с согласованными коэффициентами (рис. 1-4, случаи A_{1b} , A_{1c} , A_{2b} и A_{3b} соответственно). Связь между коэффициентами двумерной модели (4) и трехмерной модели (9) может быть задана формулами:

$$\lambda = \frac{K_1}{K_1 + K_2}; \quad K = K_1 + K_2; \quad R = \frac{1}{2} \sum_{i,j} a_{ij}; \quad c_{ij} = \frac{a_{ij}}{K_j}, \quad i, j = \overline{1,2}.$$

Значения коэффициентов модели (9) приведены в подписях к рисункам. Остальные коэффициенты во всех случаях были выбраны следующими: $K=4$; $\lambda = 0,5$; $c_{11} = 0,5$. Качественное сходство динамики систем (9) и (4) очевидно, хотя, естественно, богатство сценариев у трехмерной модели значительно выше, в частности, для нее более свойственны колебательные режимы.

Особенности динамики систем (4), (6) и (8) существенно дополняют возможности классических вольтеровских систем и позволяют объяснять ряд явлений, которые невозможно описать посредством классических моделей. (В частности, трехмерные модели могут объяснить появление хаотической динамики, которую невозможно было описать с помощью двумерных моделей.)

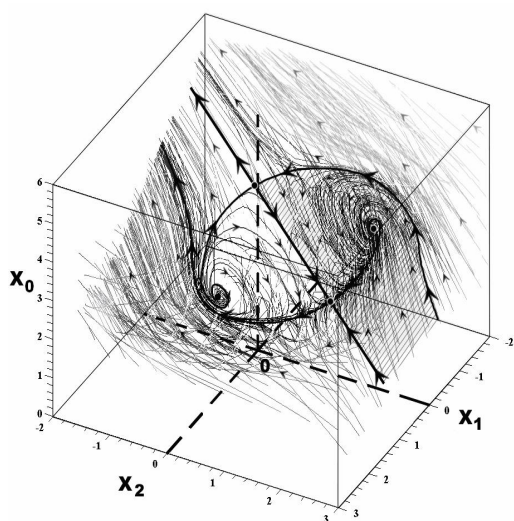


Рисунок 1 - Фазовый портрет
трехмерной модели (9)
при коэффициентах
 $R = 4$; $c_{12} = 1$; $c_{21} = 1,5$; $c_{22} = 1$

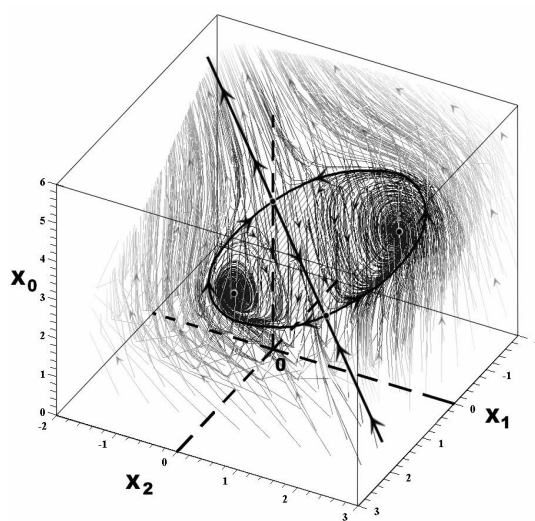


Рисунок 2 - Фазовый портрет
трехмерной модели (9)
при коэффициентах
 $R = 3$; $c_{12} = 1$; $c_{21} = 1$; $c_{22} = 0,5$

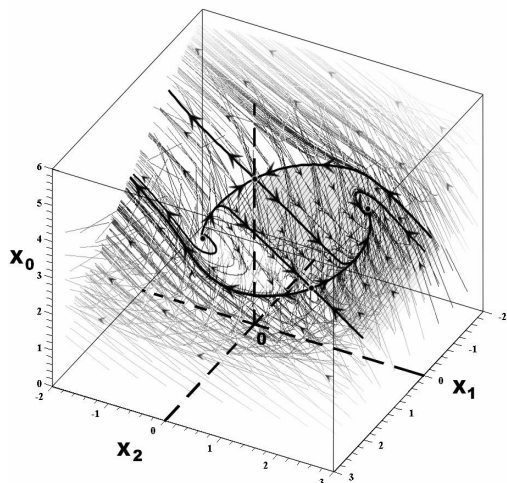


Рисунок 3 - Фазовый портрет
трехмерной модели (9)
при коэффициентах
 $R = 3.5; c_{12} = 0,5; c_{21} = 1,5; c_{22} = 1$

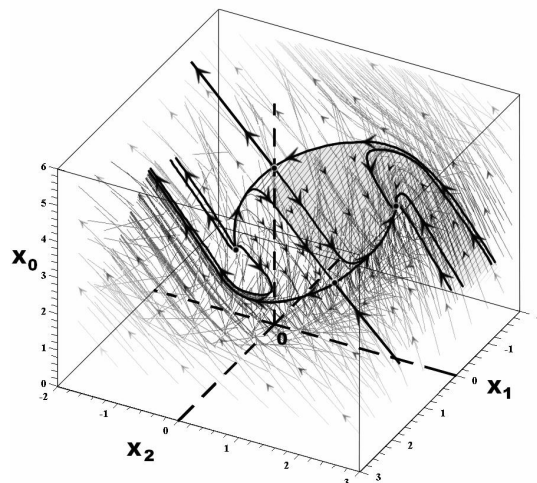


Рисунок 4 - Фазовый портрет
трехмерной модели (9)
при коэффициентах
 $R = 3.5; c_{12} = 1; c_{11} = 1; c_{11} = 1,5$

4. Обобщенная энергетическая модель конкуренции

Рассмотренные выше модели внутривидовых взаимодействий описывают в некоторой степени конкуренцию субпопуляций (которая проявляется в переходе особей между ними). Другой классической возможностью описания подобных процессов является использование вольтерровской модели конкуренции. Однако в обоих случаях квадратичные модели не позволяют описать некоторые важные особенности процесса. В настоящем подразделе предлагается модель, которая построена на основе энергетического подхода к описанию динамики популяций [5, 6, 11, 12].

Одним из эффектов, не учитываемых в классической модели, является фиксированность характера конкуренции вне зависимости от конкурентной ситуации, а также определенная «унификация» популяций, реакция которых на конкуренцию считается однотипной. В реальной природе популяции значительно различаются по конкурентному поведению и, кроме того, могут изменять свою «стратегию» [6, 8] (в частности, конкурентную) как путем изменения поведения особей («быстрая реакция»), так и путем изменения представленности в популяции различных генотипов («среднесрочная реакция») [7,8]. Иначе говоря, популяции могут проявлять экологическую «пластичность» [8,9,12].

В настоящем подразделе предлагается модель, которая учитывает (до некоторой степени) названные факторы. Считается, что каждая из популяций характеризуется определенной «мощностью», т.е. количеством энергии, которой

она располагает для реализации своих экологических функций. В рамках модели конкуренции предполагаем, что популяция выполняет две такие функции: обеспечивает свое собственное развитие (размножение, наращивание биомассы и т.п.) и конкурирует с экологически близкими видами (непосредственно угнетает популяции-конкуренты, например, путем выделения фитонцидов; наращивает отдельные органы, позволяющие превзойти конкурента, например, глубокие корни для преимущественного потребления воды или высокие ветви для перехвата солнечной энергии и т.п.).

Мощность популяции, в зависимости от ее численности, будем оценивать в соответствии с логистическим законом:

$$P_x = r_x \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right). \quad (10)$$

Здесь, как и ранее, r_x – коэффициент Мальтуса, оценивающий способность популяции к росту, а K_x – равновесная численность, которой популяция может достигнуть в данном местообитании.

Естественно, что энергетические возможности популяции как целого отсутствуют при ее нулевой численности. Также они равны нулю при равновесной численности K_x , когда мощности отдельных особей полностью поглощаются внутрипопуляционной конкуренцией. Легко показать, что максимальная мощность соответствует численности $K_x/2$, составляющей половину равновесной («плотности полунасыщения») [6,7]. К недостаткам формулы (10) следует отнести возможность отрицательности мощности при численностях, превышающих равновесную. Модель при таких численностях не будет адекватно описывать динамику популяции.

Будем считать параметры r_x и K_x основными для экологической характеристики популяции в данном местообитании (ниже они будут дополнены параметром L_x – интенсивностью вовлеченности популяции в конкуренцию).

Классическая модель (3) соответствует предположению, что все энергетические ресурсы популяций направлены на развитие, наличие же конкуренции вносит в этот процесс помехи, что снижает скорость развития (делая ее иногда даже отрицательной) [3, 8]. Используем иное представление – энергетические ресурсы, которые ограничены и определяются соотношением (10), делятся популяцией между двумя процессами: развитием и конкуренцией. Часть, идущая на конкуренцию, определяется численностями популяций-конкурентов аналогично модели (3) (при нулевой численности одной из них эта доля также будет нулевой), а также параметром L_x , отражающим степень

нацеленности популяции на конкуренцию. При $L_x = 0$ популяция не угнетает конкурента, направляя все ресурсы на собственное развитие (хотя, возможно, страдает от угнетения конкурентом). При неограниченном росте L_x популяция направляет все больше энергии на конкуренцию, доля которой в общем энергетическом балансе приближается к единице.

Приращение биомассы каждой из популяций должно определяться как разность между количествами энергии, используемой на собственное развитие и на подавление популяции-конкурента. Легко показать, что простейшей функцией, задающей долю затрат на конкуренцию и удовлетворяющей названным условиям, будет функция:

$$\lambda_x = \frac{L_x xy}{1 + L_x xy}. \quad (11)$$

Очевидно, что $0 < \lambda_x < 1$. Соответственно, часть ресурсов, используемая для развития, равна

$$\mu_x = \frac{1}{1 + L_x xy}. \quad (12)$$

Базируясь на логистической модели и используя соотношения (11) и (12), получим вместо (3) следующую модель конкуренции:

$$\begin{cases} \dot{x} = r_x \frac{1}{1 + L_x xy} x \left(1 - \frac{x}{K_x}\right) - r_y \frac{L_y xy}{1 + L_y xy} y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right); \\ \dot{y} = r_y \frac{1}{1 + L_y xy} y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) - r_x \frac{L_x xy}{1 + L_x xy} x \left(1 - \frac{x}{K_x}\right). \end{cases} \quad (13)$$

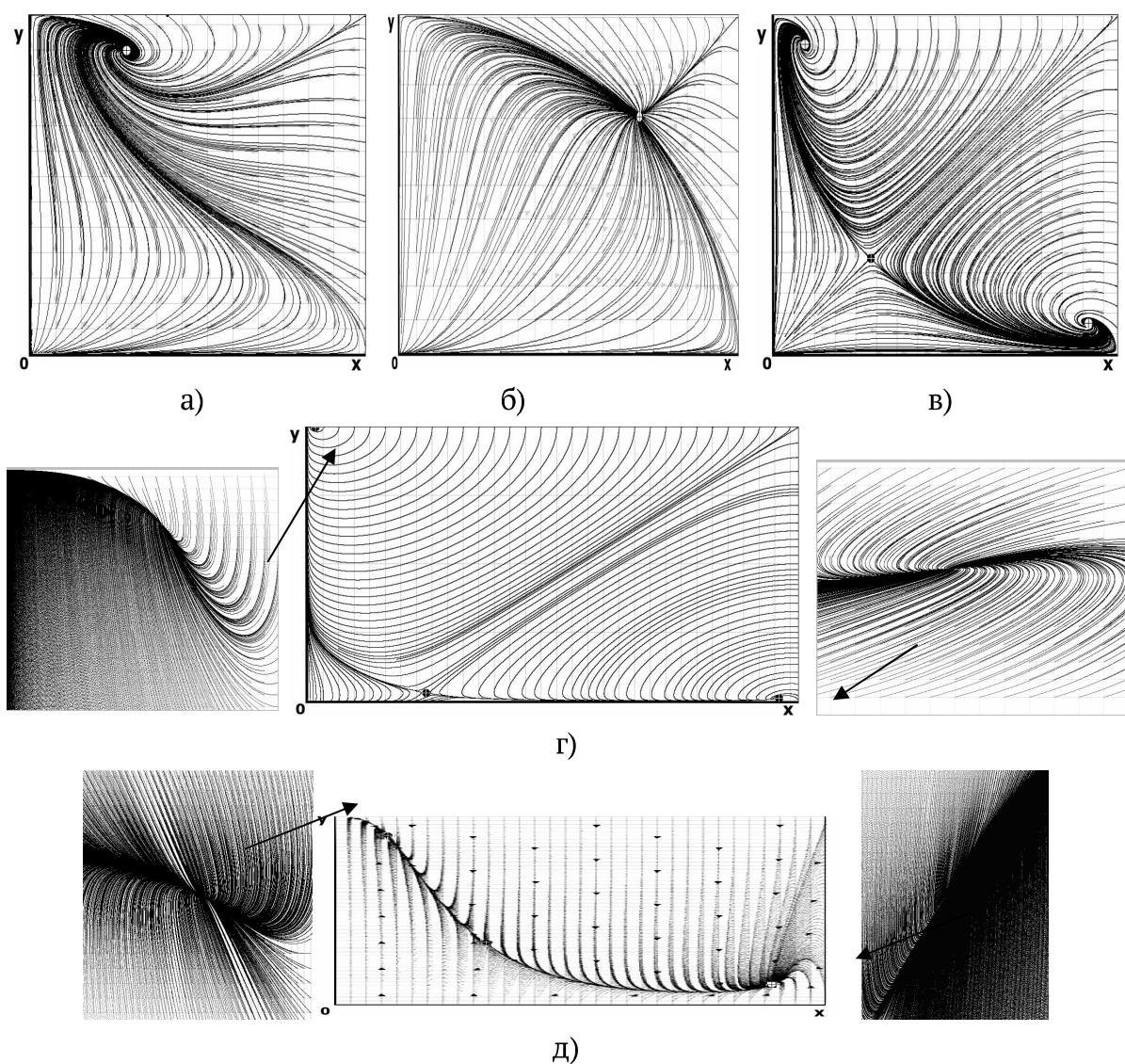
Будем называть эту систему обобщенной, или энергетической, моделью конкуренции. Отметим, что предложенная модель в ходе тестирования показала себя достаточно хорошо – она прекрасно ложится на биологические теории, получаемые фазовые портреты весьма разнообразны и интересны биологически. Динамика популяций в модели (13) является более схожей с реально наблюдаемой, чем в классической модели (3), особенно при моделировании растительных сообществ.

На рис. 5 приведены типичные фазовые портреты для всех восьми топологически различных случаев а), б), ..., з) динамики системы (13), которые могут иметь место в так называемом регулярном случае. (Этот случай имеет место тогда, когда параметры уравнений (13) не принимают бифуркационных значений.) Отметим, что все особые точки являются или седлами или неустойчивыми узлами. Координаты первых четырех положений равновесия постоянны и

определяются из приравнивания нулю правых частей уравнений (13). Координаты двух оставшихся положений равновесия определяются из дополнительных соотношений.

Кроме регулярного случая в системе (13) возможны также сингулярные ситуации, которые порождают структурно неустойчивый фазовый портрет, соответствующий случаю равенства нулю одного из топологических инвариантов [11,12]. Такие ситуации в настоящей работе не рассматриваются.

Таким образом, найдены все топологически неэквивалентные фазовые портреты модели (13) в регулярном случае. Они демонстрируют большое потенциальное разнообразие сценариев экологической конкуренции.



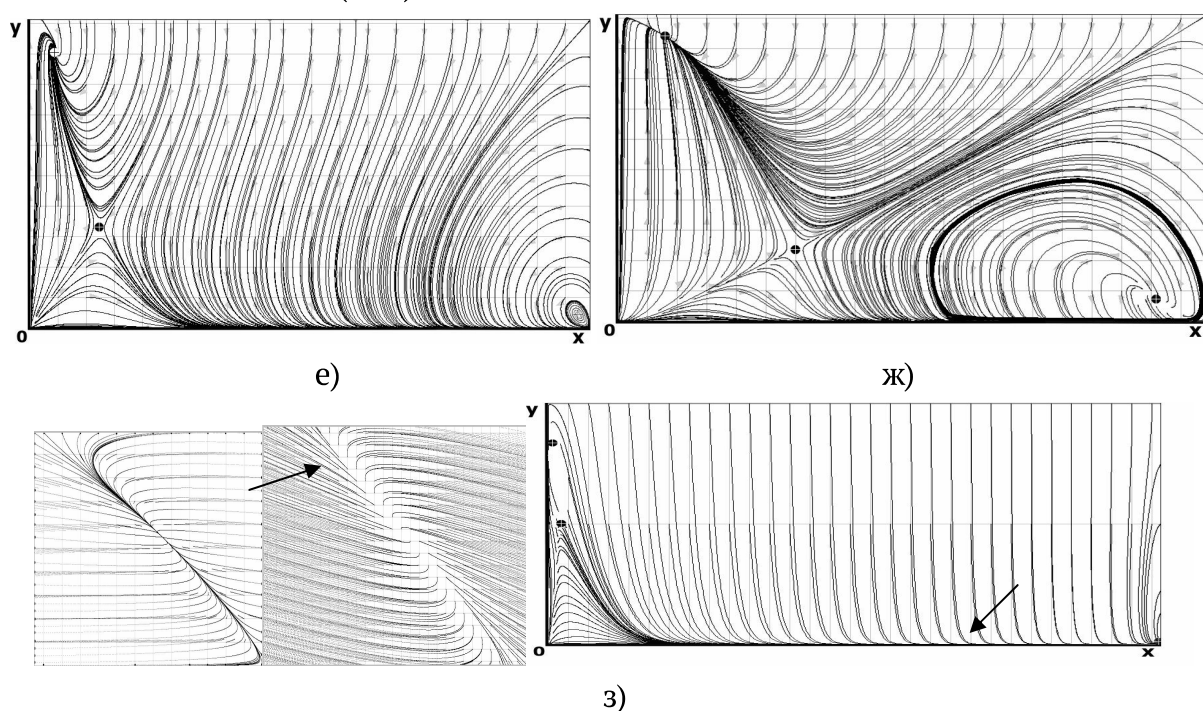


Рисунок 5 - Все типы регулярных фазовых портретов модели (13)

5. Модели конкуренции с распределенными параметрами

Модели, предложенные в подразделах 2–4, можно назвать точечными [1, 3, 9], так как коэффициенты в них считались константами и не зависели от пространственных или каких-то других внешних параметров. В то же время для реальных экологических систем зависимость показателей популяций (и параметров межпопуляционных взаимодействий) является очень существенной. Многие реальные эффекты, которые наблюдаются в природе и должны учитываться при планировании природоохранных мероприятий, связаны именно с неоднородностью мест обитаний и порожденной ею пространственной неоднородностью популяций.

Это особенно справедливо для растительных сообществ, на описание которых и ориентированы в первую очередь предлагаемые модели.

Коэффициенты r и K и, что особенно важно, характер их зависимости от факторов среды, значительно варьируют в зависимости от типа экоморф. Можно сказать, что классификация экоморф является отражением разного характера зависимости коэффициентов популяции от факторов среды. Скорость роста популяции и ее максимальная плотность на рассматриваемом участке зависит от особенностей ее адаптации к климату, освещенности, продолжительности солнцестояния, температуре окружающей среды, характеру почвы,

влажности и прочим факторам, классифицированным в схеме А.Л. Бельгарда [10].

Если описывать популяцию с помощью логистической модели, то можно рассматривать коэффициенты r и K как функции от факторов среды β : $r(\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n)$ и $K(\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n)$. Например, рассматривая зависимость коэффициента роста r от одного из экологических факторов (например, коэффициента увлажнения), можно воспользоваться функцией

$$r(\beta) = b_r - \frac{\alpha_r}{\sqrt{\alpha_r^2 (\beta - \beta_r^*)^2 + 1}} \quad (14)$$

где коэффициент b_r задает максимальное значение функции, α_r – степень «сглаженности» функции (чем меньше α_r , тем быстрее функция приближается к своим асимптотам), коэффициент β_r^* определяет оптимальное для популяции значение параметра среды β (ее экологический оптимум). Графический вид функции (14) представлен на рис. 6.

Область определения параметра r не ограничивается ни слева, ни справа и при удалении от точки оптимума равномерно убывает (рис. 6).

Аналогичные соотношения, описывающие зависимость от параметров среды, будут предложены ниже и для величины K – емкости экологической ниши.

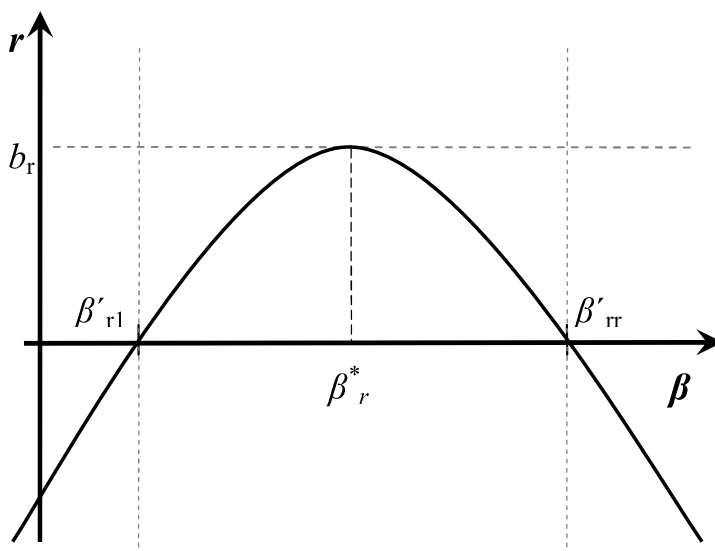


Рисунок 6 - Зависимость коэффициента роста r популяции от некоторого фактора среды β

Рассмотрение параметров системы как функций от экологических факторов позволяет комплексно рассматривать динамику экологической системы при различных условиях. Тенденции развития системы могут рассматриваться в пространстве параметров; также могут строиться параметрические диаграммы,

которые позволяют оценить возможность сосуществования популяций и субпопуляций в различных условиях. Основываясь на результатах качественного исследования точечных моделей, могут быть получены бифуркационные значения параметров. С помощью моделей конкуренции могут быть уточнены границы зоны выживания вида, которые могут отличаться от границ этой области (см. рис. 6) в отсутствие конкуренции.

Другой разновидностью распределенной системы, рассматриваемой в данной работе, является интегро-дифференциальная пространственная модель конкуренции, в которой учитывается пространственная неоднородность конкурирующих популяций и возможность медленного процесса миграции особей по ареалу.

Ситуация соответствует реальным процессам конкуренции растительных группировок за ресурсы. В зависимости от параметров места обитания в тех или иных условиях побеждает та или иная группировка; в пограничных условиях среды имеет место либо плавный переход в представленности фитоценозов, либо резкий переход – пространственно представленная бифуркация [6 -- 8]. Такая ситуация типична для таких объектов, как отдельные лесные биогеоценозы в степной зоне, где лесные группировки существуют в условиях непрерывной конкуренции с постоянно внедряющимися представителями степной флоры. Для такого рода «химерных» экосистем, содержащих антагонистические растительные группировки, А. Л. Бельгард предложил термин «амфиценоз» [10]. Соответственно, предлагаемую модель можно назвать моделью амфиценоза.

Для описания пространственных эффектов в динамике биологических популяций традиционно используются различные модификации классического уравнения диффузии [6], однако этот тип моделей в большей степени ориентирован на описание популяций подвижных организмов, а не неподвижных растений. Использование же интегральных величин по пространственным координатам позволяет описывать также постепенное распространение популяции по ареалу, например, за счет расселения потомков. В [6] была предложена интегро-дифференциальная модель, пригодная для описания пространственной конкуренции растительных группировок с учетом процесса их расселения, которую можно назвать моделью амфиценоза. Если обозначить пространственные координаты как ξ и η , а плотность биомассы i -й популяции на единицу площади в точке (ξ, η) в момент времени t как $x_i(t, \xi, \eta)$, модель можно записать в виде:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = r_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) \cdot \int_{\xi-\Delta\xi}^{\xi+\Delta\xi} \int_{\eta-\Delta\eta}^{\eta+\Delta\eta} x_1(t, \xi, \eta) d\eta d\xi - L_2(\xi, \eta) \frac{x_1}{K_1} x_2, \\ \dot{x}_2 = r_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} \right) \cdot \int_{\xi-\Delta\xi}^{\xi+\Delta\xi} \int_{\eta-\Delta\eta}^{\eta+\Delta\eta} x_2(t, \xi, \eta) d\eta d\xi - L_1(\xi, \eta) \frac{x_2}{K_2} x_1. \end{cases} \quad (15)$$

Здесь коэффициенты r_i , K_i , L_i имеют тот же биологический смысл, что и для вольтерровской модели конкуренции (3). Область, по которой берется интегральная локальная численность, считается прямоугольной и симметричной. Ее размер составляет $2\Delta\xi \times 2\Delta\eta$ и не зависит от пространственных координат.

В дальнейшем авторы предполагают исследовать модель (15). Будет сделана попытка показать ее локальную близость к вольтерровской модели (3) и применимость для описания реальных амфиценозов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белова Н.А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины / Белова Н.А. – Д.: Изд-во Днепропетровского университета, 1997. – 264 с.
2. Лаврик В.І. Методи математичного моделювання в екології / Лаврик В. І. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 132 с.
3. Шилов И.А. Экология / Шилов И. А. – М.: Высш. школа., 2001. – 512 с.
4. Овсянников Л.Л. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организма / Овсянников Л.Л., Пасеков В.П. // Журн. общ. биол.– 1990. – Т. 51, № 5. – С. 709–718.
5. Чернышенко В.С. / Чернышенко В.С. О математическом моделировании экоморф проф. А.Л. Бельгарда / Чернышенко В.С. // Экологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 1–2. – С. 122–130.
6. Чернышенко В.С. Нелинейные методы анализа динамики лесных биоценозов. / Чернышенко В.С. – Д.: Изд-во Днепропетровского университета, 2005. – 512 с.
7. Renshaw E. Modelling biological populations in space and time / Renshaw E. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. – 403 p.
8. Takeuchi Y. Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems / Takeuchi Y. – Singapore–London: World Scientific, 1996. – 302 p.
9. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование / Вольтерра В. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
10. Бельгард А.Л. Степное лесоразведение / Бельгард А. Л. – М.: Лесн. промышленность, 1971. – 336 с.

11. Белозеров В. Е. Полная топологическая классификация одной модели экологической конкуренции в регулярном случае // Динамические системы / Белозеров В. Е., Чернышенко В. С. – Симферополь, 2006. -- Вып. 21. – С. 21–42.

12. Белозеров В.Е. Топологическая классификация сценариев динамики одной модели экологической конкуренции в сингулярном случае // Питання прикладної математики і математичного моделювання / Белозеров В. Е., Чернышенко В. С. – Д., 2008. – С. 25–37.

REFERENCES

1. Belova N. A. Ecology, micromorphology, anthropogenesis of forest soils of the steppe zone of Ukraine / Belova N. A. - Dnipro: Publishing House of Dnipropetrovsk University, 1997. - 264 p.

2. Lavrik V. I. Methods of mathematical modeling in ecology / Lavrik V. I. - K.: Phytosociocentre, 1998. - 132 p.

3. Shilov, I. A. Ecology / Shilov, I. A. - Moscow: Higher school, 2001. - 512 p.

4. Ovsyannikov L. L. Energetics and evolutionary optimality of the characteristics of an organism / Ovsyannikov L. L., Pasekov V.P. // Journal Generic Biol. – 1990.– Т. 51, No. 5.– P. 709–718.

5. Chernyshenko V. S./ Chernyshenko V.S. About mathematical modeling ekomorf prof. A.L. Belgarda / Chernyshenko V.S. // Ecology and noospherology. - 2005. - Vol. 16, No. 1–2. - P. 122–130.

6. Chernyshenko V. S. Nonlinear methods for analyzing the dynamics of forest biocenoses. / Chernyshenko V. S. – Dnipro: Publishing House of Dnipropetrovsk University, 2005. - 512 p.

7. Renshaw E. Modeling biological populations in space and time / Renshaw E. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. - 403 p.

8. Takeuchi Y. Global Dynamic Properties of Lotka-Volterra Systems / Takeuchi Y. - Singapore – London: World Scientific, 1996. - 302 p.

9. Volterra V. Mathematical theory of the struggle for existence / Volterra V. - M.: Nauka, 1976. - 286 p.

10. Belgard A.L. Steppe afforestation/Belgard A.L. -M.: Lesnaya industry, 1971.-336p.

11. Belozyorov V. E. Complete topological classification of a model of environmental competition in the regular case // Dynamic systems / Belozyorov V.E., Chernyshenko V.S. - Simferopol, 2006. - Vol. 21. – P. 21–42.

12. Belozyorov V.E. Topological classification of scenarios for the dynamics of a single model of ecological competition in the singular case // Problems of Applied Mathematics and Mathematical Modeling / Belozyorov V.E., Chernyshenko V.S. - D., 2008. - P. 25–37.