

УДК 581.524.1

Математическое моделирование пространственно-временной динамики возрастной структуры популяции растений

Ю.М. Апонин, Е.А. Апонина, Ю.А. Кузнецов

*Институт математических проблем биологии РАН
Россия, 142290, г. Пущино, Московская обл.*

Рассматривается распределённая по ареалу популяция растений, размножающихся семенами. Построена математическая модель динамики численности такой популяции с учётом её возрастной структуры. Учитываются также процессы производства, рассеяния, гибели и прорастания семян. Модель имеет вид нелинейной системы трёх дифференциальных уравнений с частными производными типа реакция – диффузия. Переменные системы – численность растений младшего возрастного класса (подроста), численность растений старшего возрастного класса и численность опавших семян. Диффузионный член модели соответствует всем процессам рассеяния семян по пространству и имеет феноменологический характер.

Решены две основные задачи аналитического исследования модели: а) дано исчерпывающее описание методом фазовых портретов множества стационарных решений системы; б) проведено качественное исследование локальной модели, описывающей динамику популяции растений, размещённых на ареале в среднем равномерно.

Предложенная модель может быть использована в вычислительных экспериментах при исследовании динамики отклика распределённой по ареалу популяции растений в ответ на внешние воздействия (пожары, вырубки, лесопосадки) и с учётом географических факторов, перемены климата, изменчивости почвенных условий. При этом удельная скорость роста растений, плодовитость, смертность и другие параметры модели рассматриваются как функции пространственных координат и времени.

1. Введение

Моделирование популяционной динамики растений с учётом изменчивости возрастной структуры и неоднородности распределения популяции по ареалу является одной из важнейших задач математической экологии. Известно, что состояние современных лесов характеризуется существенной нестационарностью, вызванной как случайными, так и запланированными возмущениями: ветровалами, лесными пожарами, вспышками численности вредителей – фитофагов, вырубками, лесопосадками и другими воздействиями, вызывающими “мгновенные” изменения пространственного распределения популяции растений. В промежутках между этими воздействиями протекают сравнительно более медленные процессы деградации (когда границы леса отступают) или лесовозобновительные процессы (например, на пройденных пожаром территориях). Аналитическое и численное исследование математических моделей растительных сообществ способствует более глубокому пониманию закономерностей отклика лесных экосистем в ответ на антропогенные воздействия и с учётом климатических изменений.

Упрощённые математические модели пространственно-временной динамики популяции растений построены и исследованы в работах [1–3]. Эти модели принадлежат к классу нелинейных дифференциальных уравнений с частными производными типа

кинетика – диффузия. Первая модель такого рода предложена в работе [1] и имеет следующий вид*:

$$\begin{cases} \partial u / \partial t = \rho v - g(v)u + \partial^2 u / \partial x^2 \\ \partial v / \partial t = u - hv. \end{cases} \quad (1)$$

Модель (1) описывает пространственно-временную динамику возрастной структуры популяции растений (например, одного из видов деревьев леса). При этом учитывается только два возрастных класса – “молодые” и “старые” особи популяции. Здесь x и t – пространственная и временная координаты, $u = u(x, t)$ и $v = v(x, t)$ – плотности популяций “молодых” и “старых” растений, параметры ρ и h характеризуют воспроизводство “молодых” и смертность “старых” растений.

Нелинейная функция

$$g(v) = (v - 1)^2 + s \quad (2)$$

определяет зависимость от v смертность особей младшего возрастного класса и скорость их перехода в старший класс. Обоснование такого выбора функции $g(v)$ дано в более ранних работах [4,5]. Параметрическая идентификация локальной части модели (1) на имеющихся данных для бальзамических пихтовых лесов Канады проведена в работе [6].

Диффузионный член $\partial^2 u / \partial x^2$ в системе (1) феноменологически описывает процессы распространения подроста за счет прорастания корней и образования поросли “молодых” деревьев. Пространственно-временные эффекты, связанные с процессами размножения растений семенами, учитываются в другой более сложной модели, предложенной в работе [3]:

$$\begin{cases} \partial u / \partial t = r\omega - g(v)u \\ \partial v / \partial t = u - hv \\ \partial \omega / \partial t = v - \beta\omega + \partial^2 \omega / \partial x^2. \end{cases} \quad (3)$$

Здесь $\omega = \omega(x, t)$ – плотность популяции семян, а переменные u и v имеют тот же смысл, что и в модели (1). Коэффициенты β , r характеризуют процессы опадения, порчи и прорастания семян, рассеяние которых описывается диффузионным членом $\partial^2 \omega / \partial x^2$.

В работе [3] проведено исследование укороченной двухкомпонентной модели

$$\begin{cases} \partial u / \partial t = \rho v - g(v)u + \partial^2 v / \partial x^2 \\ \partial v / \partial t = u - hv, \end{cases} \quad (4)$$

которая выводится из (3) в рамках определённых асимптотических приближений. Заметим, что в системе (4), в отличие от (1), процессы распространения подроста описываются “кросс-диффузионным” членом. Вопрос о применимости “кросс-диффузионных” моделей обсуждался ранее в работе [7].

Анализ моделей (1) и (4), проведенный в работах [1 – 3], показывает неожиданное сходство некоторых свойств этих двух концептуально различных моделей. Например, полные наборы качественных портретов стационарных решений у этих двух систем совпадают. Совпадают и условия существования стационарного решения, имеющего форму перепада и интерпретируемого как неподвижная граница леса. С одной стороны от этой границы устанавливается стационарное состояние с однородным по пространству распределением деревьев, а по другую сторону от нее плотности популяций “молодых” и “старых” деревьев монотонно убывают и стремятся к нулю.

* В данном введении все модели приводятся в безразмерном виде. Процедура обезразмеривания рассматривается в следующем разделе.

Подчеркнём, что модели (1), (3) и (4) относятся к классу так называемых эволюционных уравнений. Численные методы решения таких уравнений позволяют проследить динамику отклика лесной системы в ответ на те или иные внешние воздействия, например вырубки или лесопосадки. Однако при исследовании стационарных решений, а также решений, однородных по пространственной переменной x , важную роль играют аналитические методы. Численно-аналитическое исследование стационарных решений, возможных в двухкомпонентных системах (1) и (4), проведено в работах [1–3]. В настоящей статье аналитический подход применяется для исследования трёхкомпонентной модели (3).

Работа устроена следующим образом. В разделе 2 даётся исходная размерная версия модели (3) и приводятся формулы для безразмерных параметров r, s, h, β . Качественное исследование локальной части модели (3) проводится в разделе 3. В разделе 4 на основе установленной там механической аналогии исследуются стационарные, то есть не зависящие от времени, решения системы (3). Частный случай стационарного решения – стоячая граница растительного сообщества рассматривается в разделе 5. Там же выводятся аналитические формулы для таких решений. В разделе 6 проводится сравнение некоторых свойств моделей (1), (3), (4) и обсуждаются вопросы интерпретации результатов проведённого исследования.

2. Обоснование модели

У целого ряда растений, например, у хвойных деревьев, семена являются единственным средством распространения вида. Лишь немногие семена, попав вскоре после опадения в благоприятные условия, тут же прорастают. Большинство семян проводит зиму или засушливый период года в состоянии покоя и прорастают лишь при наступлении следующего вегетационного периода.

Семена, находящиеся в состоянии покоя, живые; в них происходит обмен веществ, хотя интенсивность его чрезвычайно низка. Способность к прорастанию опавших семян у некоторых видов растений может сохраняться в течение нескольких лет и даже десятилетий, при этом они постоянно мигрируют по поверхности за счёт действия различных внешних факторов, главными из которых являются ветер, животные и вода [8].

Сделаем некоторые, отчасти вытекающие из предыдущего, упрощающие допущения, позволяющие учесть в модели процессы созревания, рассеяния, гибели и прорастания семян. В основе наших допущений будет лежать представление о существовании распределённого по поверхности рассматриваемой территории подвижного, постоянно мигрирующего пула жизнеспособных, но не проросших семян. Плотность численности таких семян, то есть число жизнеспособных семян, приходящееся на единицу площади территории в момент времени T в окрестности точки с координатами X и Y , обозначим через $W(X, Y, T)$. Это стелющееся по поверхности “пятно” семян непрерывно рассеивается (например, под действием ветра), изреживается (порча, гибель или прорастание семян) и пополняется в результате опадения вновь созревших семян.

В качестве наиболее простой модели, учитывающей баланс указанных процессов, примем следующее уравнение:

$$\frac{\partial W}{\partial T} = D \left(\frac{\partial^2 W}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 W}{\partial Y^2} \right) - (B + R)W + AV. \quad (5)$$

Первый член в правой части этого уравнения характеризует процессы рассеяния семян по поверхности территории с коэффициентом диффузии D , второй член описывает процессы гибели и прорастания семян с константами B и R соответственно. Последний член в правой части уравнения (5) представляет собой скорость производства семян, которая предполагается пропорциональной поверхностной плотности численности

популяции взрослых особей $V = V(X, Y, T)$. При этом A – коэффициент производства семян, характеризующий плодовитость растений.

Далее для простоты мы будем оперировать только с двумя возрастными классами популяции растений. Поверхностную плотность численности популяции младшего класса обозначим через $U = U(X, Y, T)$, а старший возрастной класс отождествим с популяцией взрослых плодоносящих особей, плотность численности которой обозначена ранее через V .

Наиболее простые уравнения, описывающие динамику изменения переменных U и V , имеют следующий вид:

$$\frac{\partial U}{\partial T} = RW - FU - GU, \quad (6)$$

$$\frac{\partial V}{\partial T} = FU - HV, \quad (7)$$

где F – удельная скорость старения популяции “молодых” растений, характеризующая интенсивность перехода особей из младшего в старший возрастной класс, G и H – смертности особей в этих классах [4]. Первый член в правой части уравнения (6) представляет собой скорость возникновения “молодых” растений за счёт прорастания семян.

Сделаем, наконец, последние допущения. Следуя работе [4], предположим, что смертность “молодых” особей G зависит от плотности численности популяции “старых” растений V , причем существует некоторое оптимальное значение плотности $V = V_0$, при которой смертность “молодых” особей минимальна. Принимая во внимание качественный характер модели можно выбрать

$$G = G(V) = P \left(\frac{V}{V_0} - 1 \right)^2 + Q, \quad (8)$$

где P, Q, V_0 – параметры функции смертности $G(V)$, которые далее предполагаются положительными. Обсуждение обоснованности этих допущений см. в работах [4, 5].

В результате мы получили замкнутую систему дифференциальных уравнений (5)-(7), описывающую пространственно-временную динамику двухвозрастного растительного сообщества с учётом процессов производства, рассеяния, гибели и прорастания семян.

Далее для простоты мы считаем, что все параметры этой модели одинаковы в каждой пространственной точке (допущение об “однородности” среды). При этом мы ограничимся исследованием решений системы (5) – (7), однородных по пространственной координате Y , то есть решений, зависящих только от X и T .

Введём безразмерные переменные

$$u = \frac{FU}{PV_0}, \quad v = \frac{V}{V_0}, \quad \omega = \frac{PW}{AV_0}, \quad (9)$$

а также безразмерные время t и пространственную координату x :

$$t = PT, \quad x = X \sqrt{\frac{P}{D}}. \quad (10)$$

Тогда, как нетрудно проверить, система (5) – (7) сводится к системе (3). При этом безразмерные параметры r, s, h, β следующим образом выражаются через размерные коэффициенты исходной системы (5) – (7):

$$r = \frac{AFR}{P^3}, \quad s = \frac{F+Q}{P}, \quad h = \frac{H}{P}, \quad \beta = \frac{B+R}{P}. \quad (11)$$

Перейдём к исследованию безразмерной системы (3).

3. Исследование локальной модели

Анализ модели (3) естественно начать с исследования её пространственно-однородных решений, то есть решений следующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{u} = r\omega - su - (v-1)^2 u \\ \dot{v} = u - hv \\ \dot{\omega} = v - \beta\omega, \end{cases} \quad (12)$$

где точкой обозначено дифференцирование по времени t . При этом вещественные параметры r, s, h, β всюду в дальнейшем будут считаться положительными:

$$r, s, h, \beta \in \mathbb{R}_+. \quad (13)$$

Здесь и далее используются следующие обозначения:

$$\mathbb{R}_\pm = \{\lambda \in \mathbb{R} \mid \pm \lambda > 0\}, \quad (14a)$$

$$\mathbb{C}_\pm = \{\lambda \in \mathbb{C} \mid \pm \operatorname{Re} \lambda > 0\}. \quad (14b)$$

При этом замыкания множеств \mathbb{R}_\pm и \mathbb{C}_\pm (в естественной топологии) мы обозначаем через $\bar{\mathbb{R}}_\pm$ и $\bar{\mathbb{C}}_\pm$. Тогда $\bar{\mathbb{R}}_+^3$ есть множество имеющих физический смысл “неотрицательных” состояний системы (12).

Отыскание положений равновесия системы (12) сводится к решению следующей системы алгебраических уравнений:

$$u = hv, \quad \omega = v/\beta, \quad (15a)$$

$$v[(v-1)^2 - \sigma] = 0, \quad (15b)$$

где

$$\sigma = \frac{r}{\beta h} - s. \quad (16)$$

Нетрудно убедиться, что система (15) имеет три решения:

$$E_k: \quad u = u_k, \quad v = v_k, \quad \omega = \omega_k, \quad k = 0, 1, 2, \quad (17)$$

где $u_0 = v_0 = \omega_0 = 0$,

$$u_1 = h(1 - \sqrt{\sigma}), \quad v_1 = 1 - \sqrt{\sigma}, \quad \omega_1 = (1 - \sqrt{\sigma})/\beta, \quad (18)$$

$$u_2 = h(1 + \sqrt{\sigma}), \quad v_2 = 1 + \sqrt{\sigma}, \quad \omega_2 = (1 + \sqrt{\sigma})/\beta. \quad (19)$$

Таким образом, в локальной модели (12) всегда имеется тривиальное положение равновесия E_0 , расположенное в начале координат u, v, ω фазового пространства \mathbb{R}^3 . Могут существовать также нетривиальные равновесия, совпадающие с точками E_1 и E_2 при условии, что эти точки лежат в вещественной области.

Из формул (18) и (19) следует, что число положений равновесия системы (12) и их проекции на ось v зависят только от параметра σ . При этом возможны следующие пять случаев:

1. $\sigma < 0$. В этом случае точки E_1, E_2 лежат в комплексной области. Следовательно, в системе (12) имеется лишь тривиальное положение равновесия E_0 .
2. $\sigma = 0$. Это бифуркационное значение параметра σ , при котором точки E_1, E_2 переходят из комплексной области в вещественную. При $\sigma = 0$ в системе (12) наряду с тривиальным равновесием E_0 существует кратное равновесие $E_1 = E_2$ с положительными координатами: $u = h, v = 1, \omega = 1/\beta$.
3. $0 < \sigma < 1$. В этом случае $E_1, E_2 \in \mathbb{R}_+^3$, то есть система (12) имеет три положения равновесия: E_0, E_1, E_2 .

4. $\sigma = 1$. Это бифуркационное значение параметра σ , при котором происходит слияние равновесий E_0 и E_1 . При $\sigma = 1$ в системе (12) существует ровно два положения равновесия: равновесие $E_2 \in \mathbb{R}_+^3$ и кратное равновесие $E_0 = E_1$.
5. $1 < \sigma$. В этом случае $E_1 \in \mathbb{R}_-^3$, $E_2 \in \mathbb{R}_+^3$. Следовательно, в области $\bar{\mathbb{R}}_+^3$ существует ровно два положения равновесия системы (12): E_0 и E_2 .

Перейдём теперь к исследованию устойчивости положений равновесия локальной модели. Выпишем матрицу Якоби системы (12):

$$\begin{pmatrix} -g(v) & -2u(v-1) & r \\ 1 & -h & 0 \\ 0 & 1 & -\beta \end{pmatrix}. \quad (20)$$

Здесь $g(v)$ – функция, определённая согласно (2). Собственные значения матрицы (20) находятся из кубического уравнения относительно λ :

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0, \quad (21)$$

где

$$\begin{cases} a_1 = g(v) + h + \beta \\ a_2 = g(v)(h + \beta) + h\beta + 2u(v - 1) \\ a_3 = g(v)h\beta + 2\beta u(v - 1) - r. \end{cases} \quad (22)$$

Обозначим через $a_1(E_k)$, $a_2(E_k)$, $a_3(E_k)$ значения коэффициентов уравнения (21) для матрицы Якоби (20), вычисленной в точке E_k ($k = 0, 1, 2$). Корни уравнения (21) обозначим через $\lambda_1(E_k)$, $\lambda_2(E_k)$, $\lambda_3(E_k)$, причем будем считать, что нумерация этих корней согласована с условием: $\text{Re}\lambda_1(E_k) \leq \text{Re}\lambda_2(E_k) \leq \text{Re}\lambda_3(E_k)$.

Полагая $u = v = \omega = 0$ в формулах (22), получим:

$$\begin{cases} a_1(E_0) = 1 + s + h + \beta \\ a_2(E_0) = (1 + s)(h + \beta) + h\beta \\ a_3(E_0) = h\beta(1 + s) - r = h\beta(1 - \sigma). \end{cases} \quad (23)$$

Аналогично, подставляя в формулы (22) вычисленные ранее координаты $u = u_k$, $v = v_k$, $\omega = \omega_k$ точки E_k , см. (18) – (19), легко находим:

$$\begin{cases} a_1(E_k) = r / \beta h + h + \beta \\ a_2(E_k) = r(\beta + h) / \beta h + \beta h + 2h[\sigma + (-1)^k \sqrt{\sigma}] \\ a_3(E_k) = 2\beta h[\sigma + (-1)^k \sqrt{\sigma}] \end{cases} \quad (24)$$

при $k = 1, 2$.

Далее будет использоваться следующая

Лемма 1. Пусть коэффициенты уравнения (21) вещественны, причём $a_1 > 0$ и $a_3 < 0$. Тогда один из корней уравнения (21) лежит в \mathbb{R}_+ , а два другие его корня лежат в \mathbb{C}_- .

Доказательство. В самом деле, независимо от значения параметра a_2 существует ровно одна переменная знака в последовательности 1, a_1 , a_2 , a_3 . Следовательно, согласно правилу Декарта уравнение (21) имеет в \mathbb{R}_+ единственный корень. Обозначим этот корень через λ_3 , а два другие корня обозначим через λ_1 , λ_2 . Тогда будем иметь $\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 = -a_1 < 0$, $\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3 = -a_3 > 0$. Отсюда и из $\lambda_3 \in \mathbb{R}_+$ следует $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}_-$.

Напомним теперь, что согласно критерию Вышнеградского (см [9]) необходимые и достаточные условия устойчивости кубического многочлена (21) с вещественными коэффициентами записываются так:

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1 a_2 > a_3. \quad (25)$$

Применяя этот критерий устойчивости и лемму 1 к системе (12), получим следующий результат:

Лемма 2. Пусть $k \in \{0, 1, 2\}$ и точка E_k вещественна, то есть лежит в \mathbb{R}^3 . Тогда справедливы следующие утверждения:

(а) если $a_3(E_k) < 0$, то

$$\lambda_1(E_k), \lambda_2(E_k) \in \mathbb{C}_-, \quad \lambda_3(E_k) \in \mathbb{R}_+; \quad (26)$$

(в) если $a_3(E_k) > 0$, то

$$\lambda_1(E_k), \lambda_2(E_k), \lambda_3(E_k) \in \mathbb{C}_-; \quad (27)$$

(с) если $a_3(E_k) = 0$, то

$$\lambda_1(E_k), \lambda_2(E_k) \in \mathbb{C}_-, \quad \lambda_3(E_k) = 0. \quad (28)$$

Доказательство. Из (23) и (24) получаем

$$a_1(E_k) > 0, \quad k = 0, 1, 2. \quad (29)$$

Поэтому утверждение (а) вытекает из леммы 1.

Предположим теперь, что $a_3(E_k) > 0$. Тогда из (23) получим: $a_3(E_0) < h\beta a_1(E_0) < a_2(E_0)a_1(E_0)$. Кроме того, если $k \in \{1, 2\}$ и $E_k \in \mathbb{R}^3$, то $\sigma \geq 0$, $a_2(E_k) > 0$ и равенства (24) дают: $a_3(E_k) < \beta a_2(E_k) < a_1(E_k) a_2(E_k)$. Таким образом, справедливы неравенства:

$$a_3(E_k) < a_1(E_k) a_2(E_k), \quad k = 0, 1, 2. \quad (30)$$

Из (29), (30) и критерия Вышнеградского (25) следует утверждение (27).

Наконец, если $a_3(E_k) = 0$, то $\sigma \in \{0, 1\}$. Поэтому формулы (23), (24) влекут $a_1(E_k) > 0$, $a_2(E_k) > 0$. В этом случае один из корней уравнения (21) нулевой, а два другие корня удовлетворяют квадратному уравнению с положительными коэффициентами и, следовательно, лежат в \mathbb{C}_- .

Используя лемму 2, полученные ранее результаты о существовании положений равновесия системы (12) легко дополнить соответствующими утверждениями об их устойчивости. Проведённое исследование подытожим в виде следующих трёх предложений:

Предложение 1. Пусть $\sigma < 0$. Тогда в \mathbb{R}^3 существует только тривиальное положение равновесия E_0 системы (12). При этом истинны утверждения:

$$\lambda_\alpha(E_0) \in \mathbb{C}_-, \quad \alpha = 1, 2, 3, \quad (31)$$

и, следовательно, равновесие E_0 асимптотически устойчиво.

Предложение 2. Пусть $\sigma \in (0, 1)$. Тогда в \mathbb{R}^3 существует три положения равновесия системы (12): E_0, E_1 и E_2 , причём $E_1, E_2 \in \mathbb{R}_+^3$ и истинны следующие утверждения:

$$\lambda_\alpha(E_0), \lambda_\alpha(E_2) \in \mathbb{C}_-, \quad \alpha = 1, 2, 3; \quad (32)$$

$$\lambda_1(E_1), \lambda_2(E_1) \in \mathbb{C}_-, \quad \lambda_3(E_1) \in \mathbb{R}_+. \quad (33)$$

Следовательно, равновесие E_0 и E_2 асимптотически устойчивы, а равновесие E_1 неустойчиво. При этом на концах рассматриваемого интервала значений параметра σ происходит слияние положений равновесия E_1, E_2 (при $\sigma = 0$) и E_0, E_1 (при $\sigma = 1$), причём характеристическое уравнение в соответствующем кратном равновесии имеет один нулевой корень и два корня в \mathbb{C}_- .

Предложение 3. Пусть $\sigma > 1$. Тогда в \mathbb{R}^3 существует три положения равновесия системы (12): E_0, E_1 и E_2 . При этом $E_1 \in \mathbb{R}_-^3$, $E_2 \in \mathbb{R}_+^3$, следовательно, в области $\bar{\mathbb{R}}_+^3$ существует только два равновесия: E_0 и E_2 . Кроме того, истинны следующие утверждения:

$$\lambda_\alpha(E_1), \lambda_\alpha(E_2) \in \mathbb{C}_-, \quad \alpha = 1, 2, 3; \quad (34)$$

$$\lambda_1(E_0), \lambda_2(E_0) \in \mathbb{C}_-, \quad \lambda_3(E_0) \in \mathbb{R}_+. \quad (35)$$

Следовательно, равновесия E_1, E_2 асимптотически устойчивы, а равновесие E_0 неустойчиво.

Подчеркнём, что утверждения (31) – (35) непосредственно следуют из леммы 2, так как по заданному значению параметра σ последние равенства из (23) и (24) позволяют определить знак величины $a_3(E_k)$.

4. Пространственно-неоднородные стационарные решения распределённой модели

Нетрудно убедиться, что стационарные решения системы (3) определяются системой уравнений (36) – (37):

$$d^2\omega/dx^2 = \beta\omega - \nu, \quad (36a)$$

$$\omega = f(\nu), \quad (36b)$$

$$u = h\nu, \quad (37)$$

где

$$f(\nu) = \frac{h\nu}{r} g(\nu) = \frac{h\nu}{r} [(\nu-1)^2 + s]. \quad (38)$$

При этом относительно переменных ν, ω получается замкнутая алгебро-дифференциальная система (36). Для любого решения $\nu(x), \omega(x)$ этой системы соответствующее стационарное распределение по пространству плотности численности “молодых” растений $u(x)$ находится явно из уравнения (37).

Исследование системы (36) существенно упрощается, если

$$s > 1/3. \quad (39)$$

В этом случае производная функции $f(\nu)$:

$$f'(\nu) = \frac{h}{r} (3\nu^2 - 4\nu + s + 1) \quad (40)$$

положительна при всех $\nu \in \mathbb{R}$ и, следовательно, функция $f(\nu)$ строго возрастает. Поэтому равенство (36b) однозначно определяет обратную аналитическую функцию $\nu = \nu(\omega)$. Подставляя эту функцию в (36a), получим уравнение второго порядка относительно переменной ω , которое запишем в следующем виде:

$$d^2\omega/dx^2 = -d\Pi/d\omega, \quad (41)$$

где $\Pi = \Pi(\omega)$ – первообразная правой части уравнения (36a):

$$\Pi(\omega) = \int [\nu(\omega) - \beta\omega]d\omega = -\frac{\beta\omega^2}{2} + \int \nu(\omega)d\omega. \quad (42)$$

Последний интеграл можно вычислить интегрированием по частям. Определяя постоянную интегрирования из условия $\Pi(0) = 0$, получим

$$\Pi(\omega) = \nu\omega - \frac{\beta\omega^2}{2} - \frac{h}{r} \left[\frac{(\nu-1)^4}{4} + \frac{(\nu-1)^3}{3} + \frac{s\nu^2}{2} + \frac{1}{12} \right], \quad (43)$$

где $\nu = \nu(\omega)$ – обратная функции $\omega = f(\nu)$.

Таким образом, при условии (39) система (36) сводится к уравнению второго порядка (41), которое аналогично уравнению механики движения материальной точки в потенциальном поле. В самом деле, рассматривая формально переменную x как время, а ω – как пространственную координату, равенство (41) можно интерпретировать как аналог уравнения Ньютона, описывающего движение частицы единичной массы в потенциальном поле $\Pi = \Pi(\omega)$. Используя эту механическую аналогию, находим первый интеграл (полную энергию частицы) для уравнения (41):

$$\mathcal{H}(\omega, z) = z^2/2 + \Pi(\omega), \quad (44)$$

где $z = d\omega/dx$ – аналог скорости движения частицы. При этом уравнение (41) можно переписать в гамильтоновой форме:

$$d\omega/dx = \partial \mathcal{H}(\omega, z) / \partial z, \quad dz/dx = - \partial \mathcal{H}(\omega, z) / \partial \omega. \quad (45)$$

Заметим теперь, что гамильтониан системы (45) содержит функцию $v = v(\omega)$, которая входит в формулу (43) для “потенциальной энергии” $\Pi(\omega)$. Однако у нас нет простого явного аналитического выражения для функции $v = v(\omega)$. С другой стороны, обратная функция $\omega = \omega(v)$ имеет простой вид, см. (36b) и (38). Поэтому удобно перейти в системе (45) от переменных (ω, z) к переменным (v, z) .

Введём функцию H :

$$H(v, z) = \mathcal{H}(f(v), z). \quad (46)$$

Тогда, принимая во внимание связь (36b) между переменными v и ω , получаем

$$\partial H(v, z) / \partial z = \partial \mathcal{H}(\omega, z) / \partial z, \quad \partial H(v, z) / \partial v = f'(v) \partial \mathcal{H}(\omega, z) / \partial \omega, \quad (47)$$

$$d\omega/dx = f'(v) dv/dx. \quad (48)$$

Таким образом, замена переменной $\omega = f(v)$ приводит гамильтонову систему (45) к следующему виду:

$$f'(v) dv/dx = \partial H(v, z) / \partial z, \quad f'(v) dz/dx = - \partial H(v, z) / \partial v. \quad (49)$$

Используя (43), (44) и (46), легко находим явное выражение для функции H :

$$H(v, z) = \frac{z^2 + \Phi(v)}{2}, \quad (50)$$

где

$$\Phi(v) = 2\Pi(f(v)) = \frac{hv^2}{r} \left(\frac{3}{2} v^2 - \frac{8}{3} v + 1 + s \right) - \beta f^2(v). \quad (51)$$

Запишем систему (49) в явном виде:

$$\begin{cases} \frac{h}{r} \frac{dv}{dx} = \frac{z}{3v^2 - 4v + 1 + s} \\ \frac{dz}{dx} = \beta f(v) - v. \end{cases} \quad (52)$$

Функция $H(v, z)$ является первым интегралом системы (52). Следовательно, множество интегральных кривых системы (52) на плоскости (v, z) совпадает с C -параметрическим семейством алгебраических кривых, определяемых уравнением

$$z = \pm \sqrt{C - \Phi(v)}, \quad C \in \mathbb{R}, \quad (53)$$

где параметр C имеет смысл удвоенной “энергии” системы на соответствующей траектории.

Установленная выше механическая аналогия позволяет провести полное качественное исследование системы (52). Эта задача сводится к исследованию “потенциальной” функции $\Phi(v)$. Точкам минимума функции $\Phi(v)$ соответствуют устойчивые положения равновесия системы (52). Окрестности этих равновесий заполнены замкнутыми траекториями. Точкам максимума функции $\Phi(v)$ соответствуют неустойчивые положения равновесия, которые в случае общего положения являются седлами.

Нетрудно убедиться, что при $s > 1/3$ качественный фазовый портрет системы (52) на плоскости (v, z) однозначно определяется значением единственного параметра σ , см. (16). Полный набор фазовых портретов представлен на рис. 1.

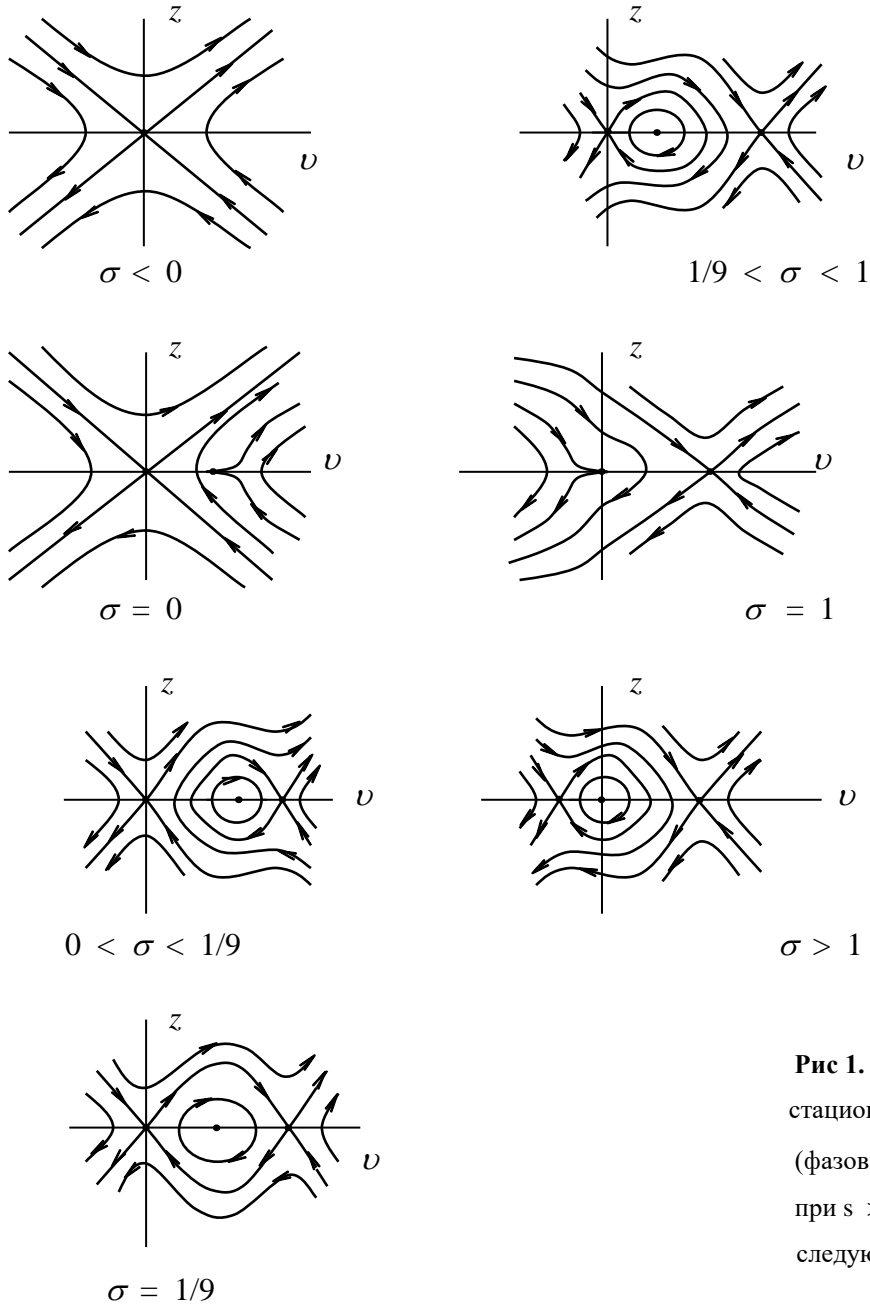


Рис 1. Полный набор портретов стационарных решений системы (3) (фазовых портретов системы (52)) при $s > 1/3$. переменная z имеет следующий смысл: $z = d\omega/dx$.

Заметим, что начало координат $E_0 (v = 0, z = 0)$ является особой точкой системы (52) при любых значениях её параметров*. При $\sigma > 0$ в системе (52) имеется ещё две особые точки $E_k (v = v_k, z = 0)$, $k = 1, 2$, где v_1 и v_2 определены в (18) – (19).

Представленные на рис.1 фазовые портреты дают полное качественное описание возможных при $s > 1/3$ типов поведения функции $v = v(x)$, то есть типов стационарных распределений по пространству плотности численности “взрослых” растений. Соответствующие пространственные профили двух других переменных модели (3) $u = u(x)$ и $\omega = \omega(x)$ определяются по $v(x)$ уравнениями (36b) и (37).

Отметим еще раз, что мы исследовали только следующую область в пространстве параметров модели (3):

$$\{(s, r, h, \beta) \mid s > 1/3, r > 0, h > 0, \beta > 0\}. \quad (54)$$

* Ввиду очевидного соответствия между особыми точками системы (52) и положениями равновесия локальной модели (12) для них используются общие обозначения: E_0, E_1 и E_2 .

Область (54) разбивается ровно на семь множеств по типу соответствующих им портретов стационарных решений системы (3), см. рис.1. Эти множества определяются единственной функцией на параметрическом пространстве $\sigma = \sigma(s, r, h, \beta)$, биологическая интерпретация которой обсуждается в разделе 6.

5. Стоячая граница растительного сообщества

При изучении установившихся режимов функционирования растительных сообществ особый интерес представляет исследование стационарных решений системы (3), изображённых сепаратрисами на фазовом портрете системы (52). Рассмотрим, например, сепаратрису Γ_{02} , идущую из седла E_0 в седло E_2 , которая является изображением на плоскости (v, z) стационарного решения, имеющего форму неподвижного фронта, см. рис. 2. Этот фронт описывает установившийся пространственный переход от равновесного состояния растительного сообщества, представленного в локальной модели (12) устойчивым равновесием E_2 , к состоянию коллапса E_0 , которое характеризуется отсутствием растений.

Аналогичные решения систем (1), (4) изучались в работах [1, 3] и рассматривались там как простейшие математические образы стационарной границы растительного сообщества.

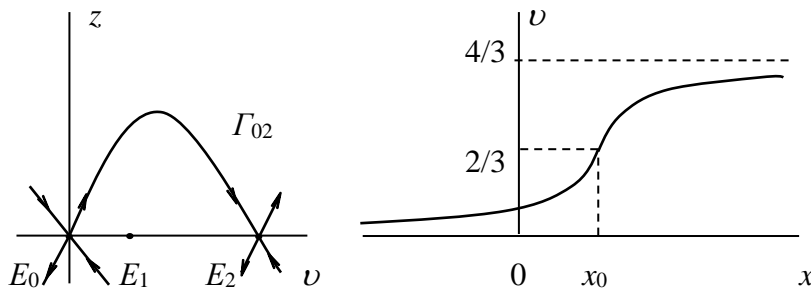


Рис. 2. Сепаратриса Γ_{02} системы (52) и соответствующий ей гладкий пространственный профиль $v = v(x)$ установившейся границы растительного сообщества. Переменные ω и u на этой границе определяются по формулам (36b) и (37).

Как видно из рис. 1, условие существования сепаратрисы Γ_{02} , идущей из седла E_0 в седло E_2 , имеет следующий вид:

$$\sigma(s, r, h, \beta) = 1/9. \quad (55)$$

При этом из (19) получаем следующее значение переменной v в равновесии E_2 : $v_2 = 4/3$. Ясно также, что сепаратриса Γ_{02} лежит на линии уровня $H(v, z) = 0$ функции H . Следовательно, уравнение сепаратрисы Γ_{02} можно записать так:

$$z = \sqrt{-\Phi(v)}, \quad v \in (0, 4/3). \quad (56)$$

Кроме того, при условии (55) из формулы (51) получаем следующее выражение для “потенциальной” функции:

$$\Phi(v) = -\frac{\beta \left(\frac{h}{r}\right)^2}{3} v^2 \left(\frac{4}{3} - v\right)^2 \left[3v^2 - 4v + \frac{3}{2}(1+s) \right]. \quad (57)$$

Подставляя вместо z его выражение из (56) в правую часть первого уравнения системы (52), находим дифференциальное уравнение для определения пространственного профиля $v = v(x)$ стационарной границы растительного сообщества:

$$\frac{dv}{dx} = \frac{r}{h} \frac{\sqrt{-\Phi(v)}}{3v^2 - 4v + 1 + s}. \quad (58)$$

При этом начальное условие $v(0)$ можно выбрать произвольно в интервале $(0, v_2)$.

Интегрируя уравнение (58), находим зависимость $x = x(v)$ в явном виде:

$$x = x(v) = x_0 + \frac{3}{\sqrt{\beta}} F\left(\frac{3v-2}{3a}, a\right), \quad v \in \left(0, \frac{4}{3}\right), \quad (59)$$

где x_0 – постоянная интегрирования,

$$F(v, a) = \ln(\sqrt{1+v^2} - v) + \frac{1}{2} \sqrt{a^2 + \frac{4}{9}} \ln \frac{2\varphi(v) + 3av}{2\varphi(v) - 3av}. \quad (60)$$

Здесь используются следующие обозначения:

$$a = \sqrt{\frac{r}{2\beta h}}, \quad (61)$$

$$\varphi(v) = \sqrt{\frac{1+v^2}{1+v_0^2}}, \quad v_0 = \frac{2}{3a}. \quad (62)$$

Функция $x = x(v)$, определённая формулой (59), строго возрастает в интервале $(0, 4/3)$. Обратная ей функция $v = v(x)$ и представляет собой стационарное распределение переменной v по пространству, соответствующее сепаратрисе Γ_{02} .

Подставляя $v = 2/3$ в формулу (59), получим $x(2/3) = x_0$. Следовательно, определяемая равенством (59) функция $v = v(x)$ достигает в точке $x = x_0$ половины своего максимального значения: $v(x_0) = 2/3$.

Подчеркнём, что из (59) нельзя получить явное аналитическое выражение для функции $v = v(x)$. Однако можно вывести простую приближённую формулу для этой функции при больших значениях параметра a .

В самом деле, легко доказать истинность следующей равномерной оценки для функции F :

$$\left| F(v, a) - \frac{1}{2} \sqrt{a^2 + \frac{4}{9}} \ln \frac{2+3av}{2-3av} \right| < \frac{14}{9a} \quad (63)$$

при всех $a > 2/3$, $v \in (-2/3a, 2/3a)$. Из этой оценки следует, что при

$$a \gg 14/9 \quad (64)$$

после отбрасывания малых членов порядка $\sim 14/9a$ формула (59) принимает следующий вид:

$$\frac{\sqrt{\beta}}{3} (x - x_0) = \frac{1}{2} \sqrt{a^2 + \frac{4}{9}} \ln \frac{3v}{4 - 3v}. \quad (65)$$

Решая это уравнение относительно v , получим явную формулу для пространственного профиля $v = v(x)$ стационарной границы растительного сообщества:

$$v(x) = \frac{4/3}{1 + \exp \left[\sqrt{\frac{4\beta}{9a^2 + 4}} (x_0 - x) \right]}. \quad (66)$$

Подчеркнём, что эта формула аналогична выведенной в работе [3] формуле для профиля $v = v(x)$ “стоячей границы леса” в рамках “кросс-диффузионной” модели (4).

6. Обсуждение

Математические модели (1) и (3) описывают функционирование двух различных механизмов размножения и расселения растений по ареалу. В первой из них предполагается, что расселение растений происходит путём прорастания корней и образования поросли. Вторая модель построена с учётом процессов размножения растений семенами.

Стоит, однако, отметить, что эти две концептуально различные модели имеют одинаковую нелинейность, которая характеризуется функцией $g(v)$. При этом и причина нелинейности одна и та же – существование оптимального значения плотности популяции “взрослых” растений $V = V_0$, при которой достигается минимальная смертность “молодых” особей, см. (8).

Одинаковый характер нелинейности моделей (1) и (3) порождает сходство некоторых их важных свойств. Прежде всего, это проявляется в том, что модель (1) в своей локальной части совпадает с моделью (4), которая выводится из (3) с помощью асимптотической процедуры (см. [3]). Однако и исходная неукороченная модель (3) в своей локальной части имеет те же типы динамического поведения, что и локальная часть модели (1). Более того, условия, при которых реализуются эти типы поведения, в обеих моделях выражаются одинаковым образом в виде неравенств на значения единого параметра $\sigma = (\rho/h) - s$ (при этом для модели (3) следует принять: $\rho = r/\beta$).

В частности, при $0 < \sigma < 1$ обе локальные модели проявляют триггерное (бистабильное) поведение: в зависимости от начального возрастного состава популяция растений либо приходит к стационарному состоянию с некоторыми постоянными численностями “старых” и “молодых” особей рассматриваемого вида, либо она коллапсирует и растительная экосистема переходит в другое состояние, в котором растения данного вида отсутствуют.

Подчеркнём, что параметр σ естественно интерпретировать как меру приспособленности популяции растений к заданным условиям однородной по пространству среды обитания. Возможна также и другая интерпретация, когда σ рассматривается как мера “комфортабельности” однородной территории для популяции растений заданного вида. Тогда при $\sigma < 0$ условия обитания следует признать неблагоприятными, так как в локальной модели существует только тривиальное положение равновесия E_0 . Напротив, при $\sigma > 1$ условия ареала считаются благоприятными: в локальной модели устанавливается глобально устойчивое нетривиальное равновесие E_2 , причём равновесная плотность популяции растений растёт с ростом σ как $\sqrt{\sigma}$ (см. формулы (19)). В промежуточном случае, $0 < \sigma < 1$, система, как отмечалось выше, проявляет триггерное поведение.

Одним из способов усложнения рассматриваемых моделей является введение промежуточных возрастных классов. Существенно отметить, что такое усложнение неизбежно приведёт к появлению новых типов динамического поведения. В самом деле, как следует из результатов работы [4], это заведомо так для моделей (1) и (4): при усложнении любой из этих моделей введением лишь одного промежуточного возрастного класса в новой модели окажется возможной бифуркация Андронова – Хопфа, связанная с потерей устойчивости равновесия E_2 и рождением из него предельного цикла. Аналогичное утверждение истинно и для модели (3), поскольку она “содержит в себе” модель (4), как одно из возможных своих укорачиваний в рамках определённых асимптотических приближений (см. [3]).

Заметим, что полученная в разделе 5 формула для стоячей границы популяции растений при $r = \rho^2$, $\beta = \rho$ и больших ρ совпадает с соответствующей формулой, выведенной на основании модели (4) в работе [3]. В самом деле, при указанных здесь условиях* имеет место $a = \sqrt{\rho/2h}$. Поэтому при

* Подчеркнём, что именно при этих условиях в работе [3] модель (4) выводится из модели (3) с использованием асимптотической процедуры.

$$\sqrt{\frac{\rho}{2h}} \gg \frac{14}{9} \quad (67)$$

будет выполнено неравенство (64), гарантирующее применимость формулы (66), из которой получаем:

$$v(x) = \frac{4/3}{1 + \exp\left[\frac{4}{3}\sqrt{\frac{h}{2}}(x_0 - x)\right]}, \quad (68)$$

что совпадает с формулой для стоячей границы популяции растений, полученной в работе [3]. Таким образом, неравенство (67), по-видимому, можно рассматривать как критерий применимости асимптотической процедуры, использованной в работе [3] при обосновании “кросс-диффузионной” модели (4).

Исследование характера устойчивости положений равновесия локальной части модели (3) проводилось в разделе 3 по линейному приближению, то есть путём анализа расположения корней характеристического уравнения на комплексной плоскости. Приятной особенностью рассматриваемых моделей является то, что они допускают эффективное исследование и вторым методом Ляпунова. При этом удаётся получить более сильные результаты для соответствующих локальных моделей и, в частности, доказать отсутствие в них сепаратрисных контуров и отличных от положений равновесия замкнутых траекторий. Как отмечалось выше, аналогичные утверждения для соответствующих моделей с тремя и более возрастными классами уже не имеют места.

Таким образом, системы (1), (3) и (4) относятся к простейшим математическим моделям динамики возрастной структуры популяции растений, ещё допускающим полное качественное исследование однородных по пространству решений аналитическими методами. Применению второго метода Ляпунова для исследования моделей (1) и (3) будет посвящена отдельная работа.

Сделаем теперь некоторые замечания относительно неоднородных по пространству стационарных решений системы (3). При $s > 1/3$ достаточно полное представление о возможных в системе (3) стационарных решениях дают фазовые портреты системы (52), см. рис.1. Заметим, однако, что эти фазовые портреты указывают на необходимость расширенного толкования понятия стационарного решения, в котором не требуется гладкая зависимость переменных u , v , w от координаты x .

В самом деле, если не отказаться от условия гладкости, то теряют смысл фазовые портреты, на которых все отличные от равновесий траектории не ограничены и, следовательно, не имеют биологической интерпретации отвечающие им стационарные решения системы (3). С другой стороны, ограниченные непрерывные кусочно-аналитические функции $u(x)$, $v(x)$, $w(x)$, удовлетворяющие системе (36) – (37) при всех $x \in \mathbb{R}$ за исключением, быть может, лишь конечного множества точек недифференцируемости, естественно рассматривать как простейшие математические образы стационарного растительного сообщества.

Напомним, что z есть производная по x плотности распределения семян $w = w(x)$. Функция $z(x)$ может иметь скачки в точках разрыва производной кусочно-аналитического решения системы (36) – (37). Поэтому, изображаемая в плоскости (v, z) траектория любого такого решения будет представлять собой непрерывную кривую, составленную из кусков траекторий системы (52) и отрезков, параллельных оси z . Обратно, любая такая кривая определяет соответствующее непрерывное кусочно-аналитическое решение системы (36) – (37) с точностью до сдвига независимой переменной x .

Таким образом, представленные на рис. 1 фазовые портреты дают исчерпывающее качественное описание (при $s > 1/3$) непрерывных кусочно-аналитических стационарных решений системы (3).

На рис.3 качественно показаны траектории в плоскости (v, z) двух кусочно-аналитических стационарных решений системы (3) и соответствующие им графики функции $v = v(x)$. Оба решения финитны и соответствуют стационарной лесной полосе в случае благоприятных ($\sigma > 1$) и неблагоприятных ($\sigma < 0$) условий среды обитания. Исследование устойчивости кусочно-аналитических стационарных решений системы (3) будет предметом отдельной статьи.

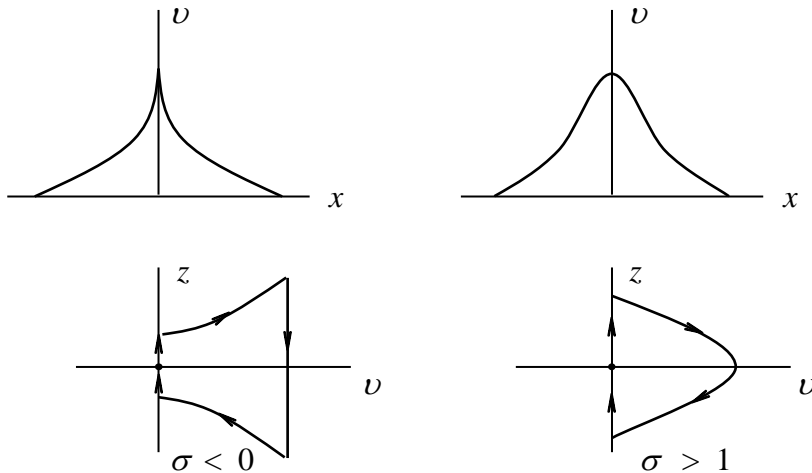


Рис. 3. Пространственные профили $v = v(x)$ двух кусочно-аналитических стационарных решений системы (3) и соответствующие им траектории в плоскости (v, z) . Эти профили соответствуют симметричным решениям с тремя ($\sigma < 0$) и двумя ($\sigma > 1$) точками недифференцируемости.

Рассмотрим теперь гладкие стационарные положительные решения системы (3), определённые при всех $x \in \mathbb{R}$. Видно, см. рис. 1, что неоднородные по пространству решения такого рода существуют только в области бистабильности, то есть при $\sigma \in (0,1)$. При этом существует континуальное семейство периодических по пространству решений, которым отвечают замкнутые траектории в плоскости (v, z) . Соответствующие им пространственные профили $u(x)$, $v(x)$, $\omega(x)$ колеблются около значений u_1 , v_1 , ω_1 координат равновесия E_1 локальной модели (12).

Кроме того, существуют исключительные решения, отвечающие сепаратрисам, идущим из седла в седло. При этом петлям сепаратрис сёдел E_0 и E_2 соответствуют стационарные “горбы” и “впадины” в распределении растений каждого возрастного класса по пространственной координате x . Однако в отличие от примеров рис.3 эти распределения не обращаются в ноль ни при каких $x \in \mathbb{R}$. Сепаратрисам, идущим из седла E_0 в седло E_2 (или из E_2 в E_0), отвечают рассмотренные в разделе 5 решения системы (3) в виде постоянного по времени перепада.

Существенно отметить, что при $s > 1/3$ полный набор качественно различных фазовых портретов стационарных решений системы (3) аналогичен соответствующему набору для модели (1), см. [1]. Однако это сходство имеет место только при $s > 1/3$. В случае $s \leq 1/3$ система (3) обладает более богатым множеством различных типов стационарных решений, причём полное описание и классификацию этих решений можно провести, используя лишь аналитические методы исследования.

В заключение заметим, что системы (1), (3) и (4) являются крайне упрощёнными моделями динамики растительных сообществ. Однако возможность полного численно-аналитического исследования этих моделей позволяет рассматривать их как весьма

полезные упрощения более сложных моделей, из которых они могут быть выведены в рамках определённых асимптотических приближений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта INTAS 97 – 30804.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Antonovsky M. Ya., Aponina E. A., Kuznetsov Yu. A. 1989. *Spatial-temporal structure of mixed-age forest boundary: the simplest mathematical model*. WP-89-54. IIASA. Laxenburg. Austria.
2. Antonovsky M. Ya., Aponina E. A., Kuznetsov Yu. A. 1991. *On the stability analysis of the standing forest boundary*. WP-91-010. IIASA. Laxenburg. Austria.
3. Kuznetsov Yu. A., Antonovsky M. Ya., Viktashv V. N., Aponina E. A. 1994. A cross-diffusion model of forest boundary dynamics. *J. Math. Biol.* **32**. 219 – 232.
4. Корзухин М. Д. 1980. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдификаторами. В кн.: *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л. Гидрометеоиздат. **3**. с. 162 – 178.
5. Antonovsky M. Ya., Corzukhin M. D. 1983. Mathematical modelling of economic and ecological-economic processes. In: *Integrated Global Monitoring of Environmental Pollution*. Proc. 2nd International Symp. Tbilisi. USSR. L. Gidrometeoizdat. pp. 353 – 358.
6. Антоновский М. Я., Кузнецов Ю. А., Флеминг Р. А. 1988. Реакция хвойного леса на вторжение вредителя: простейшая динамическая модель. В кн.: *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л. Гидрометеоиздат. **11**. с. 160 – 168.
7. Samarskaya E. A. 1989. *Forest-pest interaction dynamics in temporal and spatial domains*. WP-89-16. IIASA. Laxenburg. Austria.
8. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. 1993. *Биология*. **3**. М.: Мир. 374 с.
9. Постников М. М. 1981. *Устойчивые многочлены*. М.: Наука. 176 с.

Материал поступил в редакцию 20 марта 2006 г., опубликован 29 апреля 2006 г.