Российская академия наук
Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова
Лаборатория математической экологии

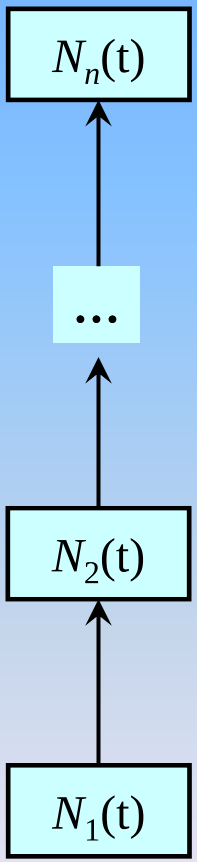
Н.Н. Завалишин

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-НЕОДНОРОДНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЕЙ ТИПА «РЕСУРС-ПОТРЕБИТЕЛЬ»

XV конференция «Современные проблемы математического моделирования», Дюрсо, 16-21 сентября 2013

Основные походы к моделированию динамики трофических цепей

Трофическая (пищевая) цепь (***ТЦ***) (биологическое сообщество с вертикальной структурой) – сообщество видов или их групп, последовательно связанных отношением «хищник-жертва».

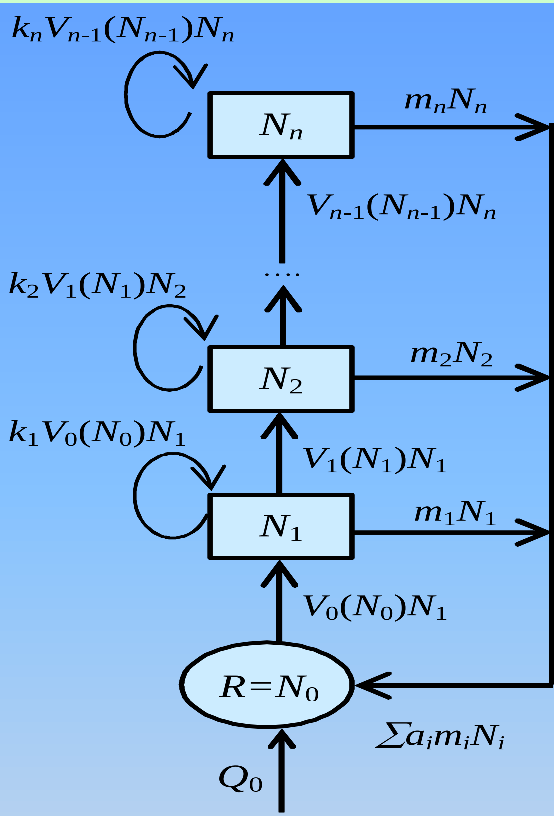


Основные подходы

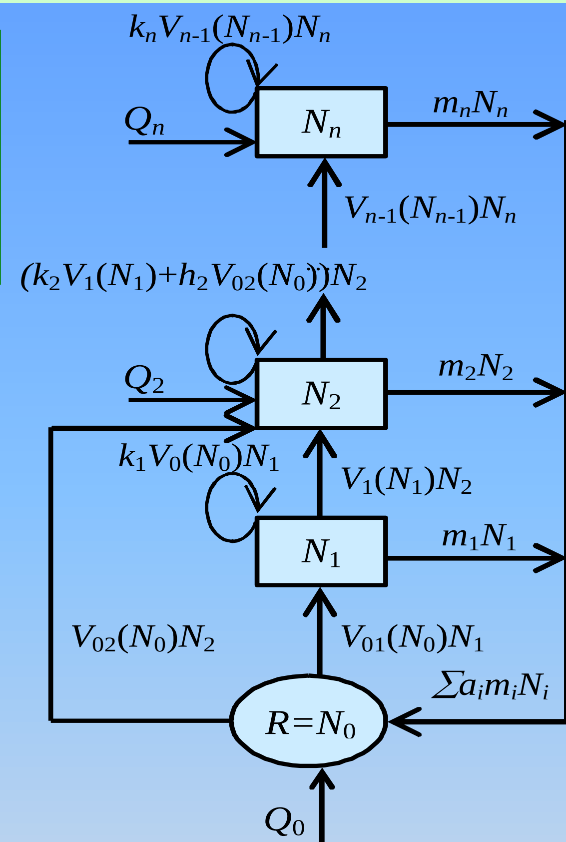
На основе уравнений популяционной экологии для численностей видов и отношений между ними

На основе баланса биомассы или энергии с явным описанием поступающего на вход ресурса

Типы трофических цепей типа «ресурс-потребитель»



Замкнутая ($a_i = 1$), частично замкнутая ($0<a_i<1$) и открытая ($a_i = 0$) трофические цепи (Логофет, Свирежев, 1978; Свирежев, 1987)



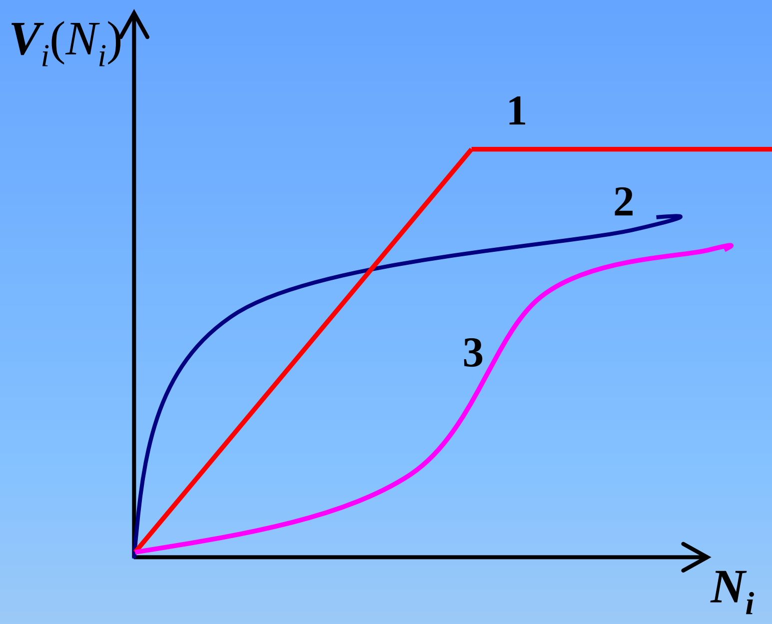
Частично замкнутая трофическая цепь длины n с ресурсом R, поступающим с постоянной скоростью Q_0 из внешней среды.

Переменные, коэффициенты и функции на *i*–ом уровне:
N_i –биомасса, V_i (N_i)– функциональный отклик, m_i – естественная смертность и интенсивность промысла, a_i – коэффициент возобновления ресурса, $\boldsymbol{k_i}$ **–** коэффициент утилизации ресурса

Частично замкнутая трофическая цепь длины n с ресурсом R, поступающим с интенсивностью Q_0 на нулевой и Q_i на i-й уровни трофической цепи.

Переменные, коэффициенты и функции на *i*–ом уровне:
N_i – биомасса, V_1 (N_1)… $V_{n\text{-}1}$ ($N_{n\text{-}1}$)– функциональные отклики стандартных уровней, m_i – естественная смертность и интенсивность промысла, $V_{01}(N_0)$, $V_{02}(N_0)$ – функциональные отклики всеядности, h_2 –коэффициент утилизации

Типы трофических откликов и общая форма динамических моделей



Трофический отклик в виде монотонной функции :

1) $V_i(N_i) = \alpha_i N_i$ при $N_i < N_i^{max}$ - Лотка-Вольтерра

2) $V_i(N_i) = \dfrac{\alpha_i N_i}{L_i + N_i}$ - тип-II по Холлингу

3) $V_i(N_i) = \dfrac{\alpha_i N_i}{(L_i + N_i)(M_i + N_{i+1})}$ - тип-III по Холлингу

Динамические уравнения частично замкнутой цепи без всеядности: $i = 1, \ldots n,\ N_{n+1} \equiv 0$

$$\frac{dN_0}{dt} = Q_0 - V_0(N_0)N_1 + \sum_{i=1}^{n} a_i m_i N_i;$$

$$\frac{dN_i}{dt} = -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}$$

Динамические уравнения частично замкнутой цепи с эффектом всеядности:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q_0 - V_{01}(N_0)N_1 - V_{02}(N_0)N_2 + \sum_{i=1}^{n} a_i m_i N_i,$$

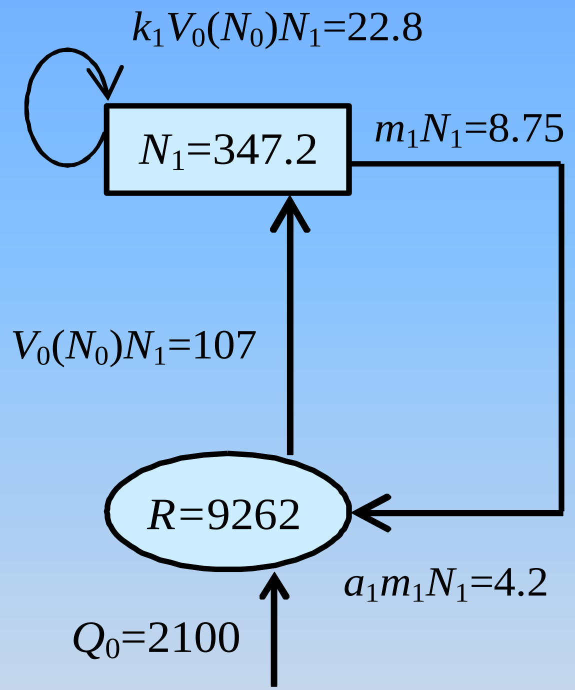
$$\frac{dN_2}{dt} = k_2 V_1(N_1)N_2 + h_2 V_{02}(N_0)N_2 - m_2 N_2 - V_2(N_2)N_3,$$

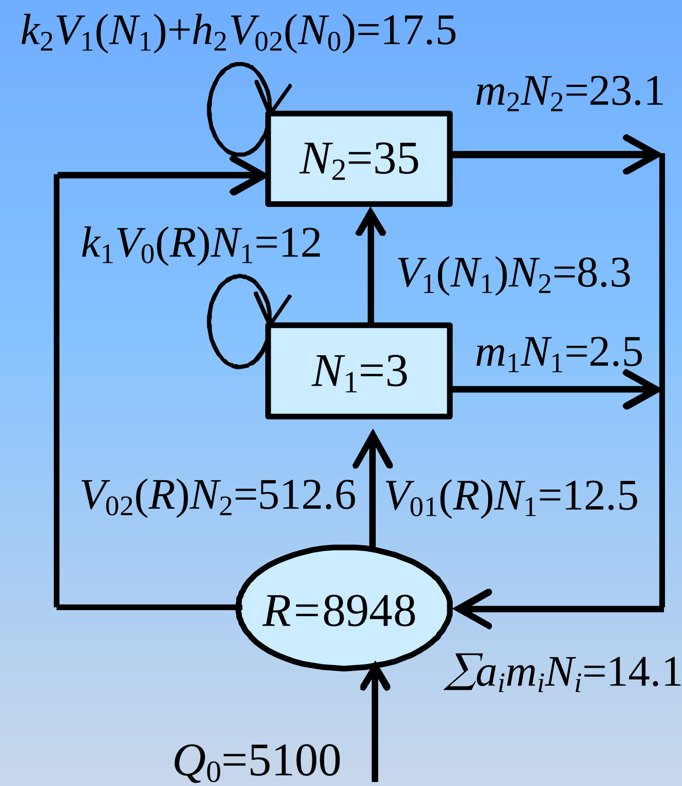
$$\frac{dN_i}{dt} = k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1} - m_i N_i, \qquad i = 1,3,\ldots n,\ N_{n+1} \equiv 0$$

Одно- и двухуровневые ТЦ типа «ресурс-потребитель»

Одноуровневая агрегированная ТЦ пелагиали Охотского моря

Двухуровневая агрегированная нектонная ТЦ эпипелагиали Охотского моря с эффектом всеядности





R – фито- и зоопланктон,
N_1 – моллюски, рыбы и млекопитающие

R – зоо- и бактериопланктон и молодь рыб,
N_1 – кальмары (головоногие моллюски), N_2 – рыбы

Запасы в млн. т, потоки – млн.т/год

Данные из работ (Шунтов и Дулепова, 1997; Дулепова, 2002)

Модель одноуровневой пространственно-неоднородной ТЦ

Пространственные факторы:

-диффузия по ареалу : $D_i \Delta N_i$

- кросс-диффузия : $\nabla(\Phi(N_0, N_i)\nabla N_0)$

- адвекция : $\nabla(N_i \Psi(N_i))$

$\Phi(N_0, N_i)=P(N_0)S_i(N_i)$ – функция таксиса по ресурсу,

$\Psi(N_i)$ – функция переноса

Одномерная модель одноуровневой ТЦ с кросс-диффузией по ресурсу:

$$\frac{\partial R}{dt} = D_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2} Q_0(x) - V_0(R) N_1 + a_1 m_1 N_1 - \boldsymbol{A_0 \partial R/\partial x}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = D_1 \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} - m_1 N_1 + k_1 V_0(R) N_1 - \frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{\partial R}{\partial x} P(R) S(N_1)\right) - \boldsymbol{\partial N_1/\partial x (A_1^0 + 2A_1^1 N_1)} \qquad (1)$$

Начальные и граничные условия на отрезке Ω=[0, L]:

$$\begin{cases} R(x,0) = R_0(x) \\ N_1(x,0) = N_1^0(x) \end{cases} \qquad \begin{cases} R\big|_{\partial\Omega} = R^* \\ N_1\big|_{\partial\Omega} = N_1^* \end{cases} \text{ - Дирихле} \qquad \begin{cases} \left.\dfrac{\partial R}{\partial x}\right|_{\partial\Omega} = 0 \\ \left.\dfrac{\partial N_1}{\partial x}\right|_{\partial\Omega} = 0 \end{cases} \text{ - Нейман}$$

Устойчивость пространственно-однородного стационарного решения

Пусть $\Psi \equiv 0$ – нет переноса

Пространственно-однородное стационарное решение модели одноуровневой ТЦ типа «ресурс-потребитель»: $[R^{(1)}; N^{(1)}] = [V_0^{-1}(m_1/k_1); \dfrac{Q}{m_1(1/k_1 - a_1)}]$

Матрицы Якоби для линеаризации $r = R\text{-}R^{(1)}$, $u_1 = N_1\text{-}N_1^{(1)}$:

$$J_L = \begin{pmatrix} -N^{(1)} \left.\dfrac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}} & a_1 m_1 - V_0(R) \\ k_1 N_1^{(1)} \left.\dfrac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}} & k_1 V_0(R^{(1)}) - m_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ d & e \end{pmatrix}; \qquad J_M = J_L - \mu^2 \begin{pmatrix} D_R & 0 \\ P(R^{(1)})S(N_1^{(1)}) & D_1 \end{pmatrix}$$

при решениях вида: $[c_1\ c_2]^T e^{\lambda t} e^{i\mu x}$

Устойчивость равновесия в локальной системе: $det\ J_L > 0$, $tr\ J_L < 0$ - выполнено

Условие неустойчивости Тьюринга равновесия в неоднородной системе: $det\ J_M < 0$

$$D_R D_1 \mu^4 + \mu^2 [bP(R^{(1)})S(N_1^{(1)}) - aD_1 - eD_R] + \det J_L < 0$$

Условие неустойчивости Тьюринга имеет вид:

$$\frac{Q_0}{D_R} \left.\frac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}} + 2(1/k_1 - a_1)\sqrt{\frac{Q_0}{D_1 D_R} k_1 \left.\frac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}}} < m_1 (1/k_1 - a_1)^2 \frac{P(R^{(1)})S(N_1^{(1)})}{D_1 D_R} \qquad (T_1)$$

Неустойчивость Тьюринга в одно- и двухуровневых ТЦ

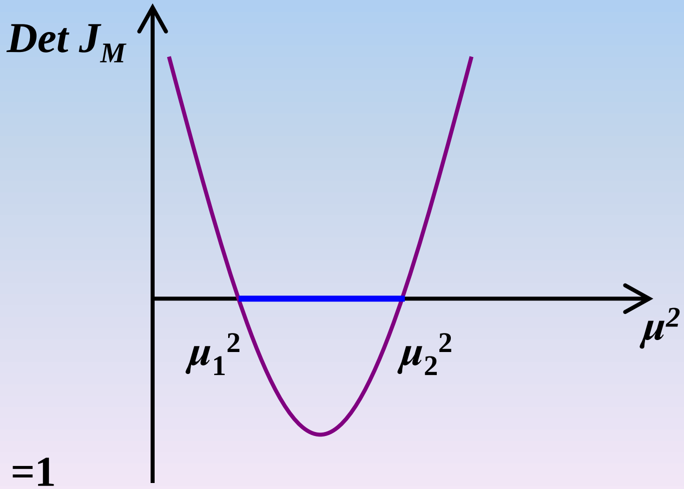
Из условия неустойчивости Тьюринга следует, что при P ≡ S ≡ 0 (без кросс-диффузии), устойчивость однородного решения не теряется, а диссипативная структура может появиться именно благодаря таксису.

<u>Теорема.</u>

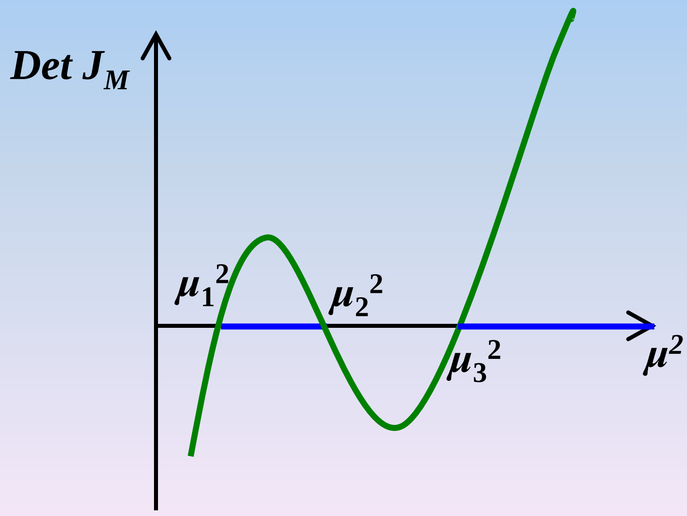
Стационарное однородное решение задачи (1) с краевыми условиями Неймана, устойчивое для локальной системы ОДУ, неустойчиво, если выполнено условие (T_1) и среди собственных чисел оператора $-\Delta$ с условиями Неймана $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \ldots$ найдется хотя бы одно, попадающее в интервал (μ_1, μ_2), где

$$\mu_{1,2}^2 = \frac{1}{2D_R}\left[m_1(1/k_1 - a_1)\frac{P(R^{(1)})S(N_1^{(1)})}{D_1} - \frac{Q_0}{m_1(1/k_1 - a_1)}\left.\frac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}} \pm \frac{\sqrt{D}}{D_1}\right],\ \text{а}$$

$$D = \left[m_1(1/k_1 - a_1)P(R^{(1)})S(N_1^{(1)}) + \frac{D_1 Q_0}{m_1(1/k_1 - a_1)}\right]^2 - 4D_R D_1 k_1 Q_0 \left.\frac{dV_0}{dR}\right|_{R^{(1)}}$$



n =1



n =2

Выводы

1**) Уравнения реакции-диффузии с кросс-диффузией по ресурсу пригодны для моделирования трофических цепей типа «ресурс-потребитель» с таксисом, неоднородных по пространству;**

2) В одноуровневой цепи благодаря кросс-диффузии может происходить потеря устойчивости по Тьюрингу однородного стационарного состояния с возможным образованием пространственно-неоднородного стационарного режима – диссипативной структуры;

3) В двухуровневой цепи множественные равновесия могут терять устойчивость тьюринговским методом.

Благодарю за внимание !