

Першина Юлия Валериевна

Технологический институт федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Южный федеральный университет» в г. Таганроге.

E-mail: yuliapershina@mail.ru.

347928, г. Таганрог, пер. Некрасовский, 44.

Тел.: 8(8634)371-606; 8(904)347-17-78.

Кафедра высшей математики; студентка.

Pershina Julia Valerievna

Taganrog Institute of Technology – Federal State-Owned Educational Establishment of Higher Vocational Education “Southern Federal University”.

E-mail: yuliapershina@mail.ru.

44, Nekrasovskiy, Taganrog, 347928, Russia.

Phone: 8(8634)371-606; 8(904)347-17-78

The Department of Higher Mathematics; student.

УДК 518.5.001.57

И.А. Кажарова

**МОЗАИЧНАЯ СТРУКТУРА РАСПРЕДЕЛЕННОГО СООБЩЕСТВА
ТРАНСГЕННОЙ КУКУРУЗЫ**

Цель данной работы: построение модели пространственно-временной динамики двухвидового сообщества кукурузы (обычной и трансгенной), учитывающую нелокальные взаимодействия между ними; в зависимости от механизмов, лежащих в основе модели, изучить условия возникновения пятнистости пространственного распределения кукурузы. Был проведен анализ структуры пространственно неоднородных решений. Показано, что учет пространственных взаимодействий приводит к появлению пятнистости (диссипативных структур) как стационарных, так и нестационарных (периодических в окрестности точки бифуркации).

Трансгенная кукуруза; плотность биомассы; динамическая устойчивость (неустойчивость); вегетативное размножение.

I.A. Kazharova

**MOSAIC STRUCTURE OF THE DISTRIBUTED TRANSGENE CORN
COMMUNITY**

In the given work the model of existential dynamics of two-specific community of corn (usual and transgene), considering not local interactions between them is under construction. Depending on the mechanisms underlying model, occurrence conditions пятнистости spatial distribution of corn are studied. The analysis of structure of spatially non-uniform decisions is carried out. It is shown, that the account of spatial interactions leads to occurrence spotted both stationary, and non-stationary.

Transgene corn; biomass density; dynamic stability (instability); vegetative reproduction.

Введение

Кукуруза входит в число лидеров мирового земледелия, занимая по урожайности (36,5 ц/га) первое место в мире. Эта культура имеет большое значение для нашей страны. За последние годы в России наблюдается снижение урожайности кукурузы, в том числе из-за дефицита высококачественных семян. Стимулируется репродукция многих опасных вредителей и возбудителей грибных, бактериальных

и вирусных болезней. Поэтому для стабилизации объемов производства зерна и силоса и дальнейшего их увеличения необходимо расширение удельного веса площадей, занимаемых устойчивыми к вредным организмам гибридами. В частности, выращивание новых ГМ – сортов кукурузы, содержащих ген почвенной бактерии, называемых *трансгенными* [1].

Многие существующие сегодня двухуровневые демогенетические модели позволяют исследовать поведение и динамику численности конкретного вида вредителя под воздействием трансгенного растения. Однако они не учитывают особенности многих фитоценозов, заключающейся в более или менее выраженной пространственной неоднородности: большинство видов растений, как правило, заполняют места обитания весьма неравномерно, образуя скопления и пустоты, что далеко не всегда удается убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды. Эта особенность, по-видимому, определяется характером взаимодействия растений, расположенных вблизи друг от друга, которое обуславливает как увеличение биомассы (новая поросль в случае обычной нетрансгенной кукурузы), так и ограничение ее роста, вызванное конкуренцией за ресурсы жизнедеятельности (в первую очередь за свет). Наиболее остро этот вопрос стоит относительно взаимодействия трансгенных и обычных видов растений.

Уравнение динамики

Пусть рассматриваемая популяция трансгенной кукурузы произрастает на некотором физическом пространстве M (участок поля). Наиболее естественно считать это пространство двухмерным, однако часть результатов более наглядна на одномерном пространстве; воспользуемся этим. Будем считать пространство однородным, координаты (x, y) точек его для одномерного случая – числами, для случая большего числа измерений – векторами. Пусть $R(x)$ – плотность биомассы в точке x .

Выведем уравнение динамики плотности биомассы, воспользовавшись аналогией с выводом логистического уравнения на основе баланса между процессами рождаемости и смертности. Предположим, что в каждой точке пространства x происходят два процесса: прирост биомассы со скоростью $\mu(x)$ и отмирание биомассы со скоростью $D(x)$. Уравнение для приращения плотности биомассы в точке x за время Δt имеет следующий вид:

$$\Delta R(t,x) = \mu(x) \Delta t - D(x)\Delta t. \quad (1)$$

Будем считать, что кукуруза в точке y растет со скоростью, пропорциональной ее плотности $R(t,y)$ (т.е. полный прирост биомассы за время Δt составляет $\delta_{10} = a\mu(t,y)\Delta t$, где a – коэффициент пропорциональности, эквивалентный репродуктивному потенциалу популяции), но при этом они одновременно дают отростки в соседние точки, причем, чем дальше от y эта точка, тем меньше биомассы в нее прорастает. Обозначим через $\alpha_0(x,y)$ долю биомассы из точки y , прорастающую в точку x . Таким образом, если в точке y растение увеличивает свою биомассу на величину δ_{10} , то при этом в точку x прорастает биомасса в количестве

$$\delta_1 = \alpha_0(x,y)\delta_{10} = \alpha_0(x,y) * aR(y,t)\Delta t.$$

Чтобы получить полный прирост биомассы в точке x , просуммируем приросты биомассы в точку x от всех растений, т.е. проинтегрируем по M . В результате получим

$$\mu(x)\Delta t = \left(\int_M \alpha(x, y)R(t, y)dy \right) \Delta t, \quad (2)$$

где $\alpha(x, y) = a \cdot \alpha_0(x, y)$.

Рост популяции сдерживается недостатком каких-либо лимитирующих факторов (солнечного света, жизненного пространства, минеральных ресурсов и др.). Это формализуется как процесс деградации биомассы $-D(x)\Delta t$ [2]. Будем считать, что угнетение биомассы кукурузы в точке x вызвано конкурентными воздействиями внутри вида, т.е. растений, расположенных в соседних точках. Положим, что растения в точке y вызывают конкурентное подавление роста биомассы в точке x со скоростью, пропорциональной произведению плотностей эффективных биомасс в этих точках. Таким образом, за время Δt рост биомассы в точке x оказывается подавлен на величину $\delta_2 = b \cdot \beta_0(x, y)u^*(x, t)u^*(y, t)\Delta t$, где β_0 отражает (как выше α_0) уменьшение влияния точки y с увеличением расстояния до нее, $u^*(x, t)$ и $u^*(y, t)$ – эффективные плотности подавляемой и подавляющей биомасс, b – коэффициент пропорциональности.

Величины $u^*(x, t)$ и $u^*(y, t)$ – функции соответствующих плотностей, т.е. $u^*(x, t) = \varphi(u(x, t))$ и $u^*(y, t) = \psi(u(y, t))$. Выберем $\varphi(u)$ и $\psi(u)$ в виде степенных функций $\varphi(u) = \gamma u$ и $\psi(u) = \rho u$ ($\gamma > 0$, $\rho > 0$). Параметр γ характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию. При γ порядка 1 степень лимитирования пропорциональна плотности подавляемой биомассы. Уменьшение γ усиливает роль пространственной конкуренции, поскольку ее влияние оказывается значительно при малых плотностях ($u(x, t) < 1$). Параметр ρ отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы: при $\rho < 1$ основное подавление происходит при малых плотностях ($u(y, t) < 1$), а при $\rho > 1$ – при больших ($u(y, t) > 1$).

Таким образом, уменьшение биомассы в точке x за счет ее угнетения расположенными в точке y растениями будет:

$$\delta_2 = b \cdot \beta_0(x, y)u^\gamma(x, t)u^\rho(y, t)\Delta t.$$

Полное уменьшение биомассы в точке x за время Δt , вызванное конкуренцией растений за ресурсы жизнедеятельности, можно получить, суммируя вклад всех точек:

$$D(x)\Delta t = (u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y)u^\rho(y, t)dy)\Delta t, \quad (3)$$

где $\beta(x, y) = b \cdot m \cdot \beta_0(x, y)$.

Подставляя (2) и (3) в (1), деля на Δt и переходя к пределу, получим искомое уравнение динамики:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y)u(y, t)dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y)u^\rho(y, t)dy. \quad (4)$$

Рассмотрим как базовый вариант предлагаемой модели [2 - 4]:

$$\begin{aligned} \dot{u}_i(x, t) = & \int_M \alpha_i(x, y)u_i(y, t)dy - \\ & - u_i^{\gamma_i}(x, t) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x, y)u_j^{\rho_j}(y, t)dy, \end{aligned} \quad (5)$$

где $u_i(x, t)$ – плотность биомассы i -го вида в точке x в момент времени t , M – физическое пространство, ареал обитания сообщества. Параметр γ характеризует чувствительность подавляемой биомассы к конкурентному воздействию, параметр ρ_j отражает нелинейность зависимости степени конкурентного лимитирования от плотности подавляющей биомассы. Ядра $\alpha_i(x, y)$ характеризуют «прорастание» биомассы i -го вида из точки y в точку x , ядра $\beta_{ij}(x, y)$ характеризуют интенсивность конкурентного подавления биомассы i -го вида в точке x биомассой j -го вида, расположенного в точке y . Эти ядра ($\alpha_i(x, y)$ и $\beta_{ij}(x, y)$) зависят только от расстояния между точками x и y .

В случае одновидового сообщества имеем одно уравнение динамики

$$\begin{aligned} \dot{u}(x, t) = & \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - \\ & - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy \end{aligned} \quad (6)$$

В случае двух видов систему (5) можно записать в виде (двувидовое сообщество конкурирующих видов):

$$\begin{cases} \dot{u}_1(x, t) = \int_M \alpha_1(x, y) u_1(y, t) dy - \\ \quad - u_1^{\gamma_1}(x, t) \int_M (\beta_{11}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{12}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy \\ \dot{u}_2(x, t) = \int_M \alpha_2(x, y) u_2(y, t) dy - \\ \quad - u_2^{\gamma_2}(x, t) \int_M (\beta_{21}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{22}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy \end{cases} \quad (7)$$

Перед работой с моделью конкурирующих видов рассмотрим динамическое поведение одновидовой модели (6). Из однородности пространства следует независимость величин $\alpha^* = \int_M \alpha(x, y) dy$ и $\beta^* = \int_M \beta(x, y) dy$ от x . Поэтому распределенной модели (6) естественным образом соответствует локальная модель (модель, в которой плотность биомассы во всех точках пространства полагается одинаковой):

$$\dot{u}(t) = \alpha^* u(t) - \beta^* u^\gamma(t) u^\rho(t) \quad (8)$$

Уравнение (8) (при $\gamma + \rho > 1$) имеет единственное ненулевое асимптотически устойчивое стационарное решение $u(t) = \bar{u}$. Это означает, что из любого начального состояния $u(0) > 0$ величина $u(t)$ стремится к \bar{u} .

Соответственно, для распределенной модели (4) существует стационарное во времени и однородное по пространству решение – $u(t, x) = \bar{u}$. Однако это решение может не быть устойчивым. Возможность потери устойчивости однородного ре-

шения в модели (6) обусловлена наличием интегрального конкурентного подавления. Так, при достаточно больших значениях параметра γ (и фиксированных значениях других параметров), стационарное во времени и однородное по пространству решение $u(t,x) = \bar{u}$ модели (6) является асимптотически устойчивым. Из любого не нулевого начального состояния ($u(0,x) > 0$ хотя бы для каких-нибудь x) величина $u(t,x)$ стремится со временем к \bar{u} для всех x . Таким образом, при больших γ популяция растений заполняет все пространство своего места обитания, покрывая его равномерно и устойчиво сохраняет такую пространственную структуру во времени.

Уменьшение параметра γ (которое можно интерпретировать, как усиление интенсивности конкурентного подавления при низких плотностях подавляемой биомассы) приводит к возникновению бифуркации динамического поведения модели (6), связанной с потерей устойчивости пространственно однородного решения и появлением неоднородных предельных распределений. При достаточно малых значениях параметра γ популяция уже не стремится к однородному распределению, и располагается так, что в одних точках пространства плотность растений оказывается существенно большей, чем в других [2].

Рассмотрим более подробно частный случай при $\rho = 0$. Приведем результаты исследования уравнения вида

$$\begin{aligned} \dot{u}(x,t) = & \int_M \alpha(x,y)u(y,t)dy - \\ & -u^\gamma(x,t) \int_M \beta(x,y)u(y,t)dy \end{aligned} \quad (9)$$

со следующими условиями нормировки $\int_M \alpha(x,y)dy \equiv \int_M \beta(x,y)dy \equiv 1$. Однородное стационарное решение этого уравнения $u(x) \equiv 1$ устойчиво, когда собственные числа оператора, полученного путем линеаризации (9) в окрестности стационарного решения отрицательны. Применяя к одновидовой модели результаты предыдущих исследований [3], получаем, что собственные числа имеют вид

$$\lambda_i = a_i - b_i - \gamma, \quad (10)$$

где a_i и b_i – собственные числа интегральных операторов порождаемых ядрами $\alpha(x,y)$ и $\beta(x,y)$ соответственно. Формула показывает, что пространственный прирост биомассы (вегетативное размножение) стабилизирует пространственно однородное решение ($1 = a_0 > |a_i|$ для $i > 0$). Возникновение пространственно неоднородного решения оказывается также невозможно при высокой чувствительности конкурентных процессов к плотности биомассы (при высоких значениях γ). Появление неоднородных решений невозможно еще и при совпадении структуры пространственного роста со структурой пространственной конкуренции (при $a(x,y) = b(x,y)$ получаем $\lambda_i = -\gamma$ следовательно, однородное решение устойчиво).

Фрисман показал [4], что при потере устойчивости однородного пространственного распределения происходит бифуркация с образованием устойчивого неоднородного решения. Степень неоднородности вблизи точки бифуркации пропорциональна удалению параметра от этой точки.

Решения уравнений оказываются сильно неоднородными по пространству. Такое неоднородное распределение может быть как устойчивым, так и неустойчивым.

Увеличение параметра γ или уменьшение параметра ρ при малой внутривидовой конкуренции приводит к тому, что из любого начального распределения популяция со временем распространяется по всему пространству с одинаковой плотностью в центре области M [3]. При этом если внутривидовая конкуренция мала, то плотность биомассы в центре пространства больше, чем по краям, а в случае сильной конкуренции большая плотность наблюдается по краям области.

Исследование модели динамики двувидового сообщества

Перейдем к анализу динамического поведения модели сообщества из обычной и трансгенной кукурузы. Исследуем вначале частный случай модели (7), который запишем в форме

$$\dot{u}_i(t, x) = \int_M \alpha_i(x, y) u_i(t, y) dy - u_i(t, x)^{\gamma_i} \int_M \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}(x, y) u_j(t, y) dy, \quad (12)$$

где $i=1,2$ ($\rho=0$). В качестве условий нормировки примем, что $G_i(t, 1) \equiv 0$, $\int_M \alpha_i(x, y) dy = \alpha_i^0$, $\int_M \beta_{ij}(x, y) dy = \beta_{ij}^0$.

Распределенной модели (12) естественным образом соответствует локальная модель

$$\dot{u}_i(t) = \alpha_i^0 u_i - u_i(t, x)^{\gamma_i} \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}^0 u_j(t). \quad (13)$$

Нас интересует, какие дополнительные динамические режимы возникают в распределенной модели. Выпишем условия устойчивости нетривиального по обоим компонентам однородного решения $u_i(x) \equiv 1$ ($i=1,2$).

$$tr_i = \sum_{j=1}^2 \alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0 < 0, \quad (14)$$

$$\det_i = \prod_{j=1}^2 (\alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0) - \beta_{12}^i \beta_{21}^i > 0. \quad (15)$$

Начнем с рассмотрения потери устойчивости однородным нетривиальным по обоим компонентам стационарным решением для двух одинаковых конкурирующих видов. В этом случае условия потери устойчивости (14), (15) переходят в

$$tr_i = \alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0 < 0, \quad (16)$$

$$\det_i = (\alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0)^2 - (\beta_{12}^i)^2 > 0. \quad (17)$$

Для видов с одинаковой структурой пространственной межвидовой конкуренции оказывается невозможно образование пространственно неоднородных структур только за счет пространственной межвидовой конкуренции [4].

При возникновении пространственно неоднородного решения большой интерес представляет его структура. В частности, возникает вопрос – совпадают ли максимумы плотности обоих видов или максимумы плотности одного вида приходятся на минимумы плотности другого.

В случае двувидового сообщества, описываемого уравнением (7), все различие в распределении биомассы характеризуются соотношением параметров внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Заключение

В настоящей работе построена модель пространственно-временной динамики двувидового сообщества растений на примере трансгенной и обычной кукурузы, учитывающая нелокальные взаимодействия между ними, в частности, нелокальную конкуренцию за ресурсы и вегетативное размножение. В зависимости от механизмов, лежащих в основе модели, изучены условия возникновения пятнистости пространственного распределения растений. Проведен анализ структуры пространственно неоднородных решений. Показано, что учет пространственных взаимодействий приводит к появлению пятнистости (диссипативных структур) как стационарных, так и нестационарных (периодических в окрестности точки бифуркации). Наличие в модели только межвидовой нелокальной конкуренции не приводит к образованию пятнистости. Наоборот, в отличие от модели типа хищник-жертва, где распределенное потребление способствует пятнистости, здесь нелокальная конкуренция между видами сдвигает "пространственную" часть спектра влево, "стабилизируя" однородное решение (для двух одинаковых видов). Для возникновения пятнистости необходимо присутствие в системе внутривидовой нелокальной конкуренции. Когда межвидовая конкуренция становится больше межвидовой, то в локальной модели ненулевое по обеим компонентам решение теряет устойчивость. Если в локальной модели один из видов в этом случае вымирает, то в распределенной виды делят между собой пространство на среды обитания, в которых один вид вытесняет другой (в зависимости от начальных условий). В типичном случае при этом общая биомасса каждого из видов оказывается отлична от нуля [4].

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Сухинов А.И., Кажарова И.А.* Структура пространственного распределения кукурузы, как следствие процессов динамической самоорганизации. Международный Российско-Азербайджанский симпозиум "Уравнения смешанного типа и родственные проблемы анализа и информатики". – Нальчик – Эльбрус, 2008.
2. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 182 с.
3. *Тузинкевич А.В., Фрисман Е.Я.* Диссипативные структуры и пятнистость пространственного распределения организмов. *Биофизика*, 1988. № 33. Т. 2. – С. 333-337.
4. *Фрисман Е.Я.* Изменение характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу // *Вести. ДВО РАН*. 1995. – № 4. – Р.97-106.

Кажарова Ирина Артуровна

Технологический институт федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Южный федеральный университет» в г. Таганроге.

E-mail: setchan2009@gmail.com.

г. Таганрог, ул. Чехова, 22/11.

Тел.: +7-903-431-992-6.

Кафедра высшей математики; аспирант и ассистент.

Kazharova Irina Arturovna

Taganrog Institute of Technology – Federal State-Owned Educational Establishment of Higher Vocational Education “Southern Federal University”.

E-mail: setchan2009@gmail.com.

22/11, Chekhov's street, Taganrog, Russia.

Phone: +7-903-431-99-26.

The Department of Higher Mathematics; post-graduate student and assistant.