

УДК 519.6:577.95

ЯВНАЯ МОДЕЛЬ ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНИКА

© 2002 г. Ю. В. Тютюнов^{1,2}, Н. Ю. Сапухина^{1,2,3}, И. Н. Сенина^{1,2}, Р. Ардити³

¹ НИИ механики и прикладной математики Ростовского государственного университета
344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1

e-mails: tyutyun@math.rsu.ru, natas@math.rsu.ru, senina@math.rsu.ru

² Механико-математический факультет Ростовского государственного университета
344090 Ростов-на-Дону, ул. Зорге, 5

³ Ecologie des populations et communautés, Institut national agronomique Paris-Grignon,
16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05, France

e-mail: ardit@inapg.inra.fr

Поступила в редакцию 30.01.2001 г.

Предлагается явный способ моделирования пространственной динамики сообщества хищник – жертва, основанный на модели реакция-адвекция-диффузия. Поисковое поведение хищника описывается согласно предположению, что ускорение движения хищника в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв. С помощью линейного анализа и численных методов исследовано влияние поисковой активности хищника на динамику сообщества, в частности на возникновение пространственной неоднородности. Модель позволяет воспроизвести наблюдаемую в природных экосистемах ситуацию: стабильное сосуществование популяций хищника и жертвы на низком уровне плотности жертв. Показано, что получение такого режима не требует использования сложных трофических функций.

Необходимым условием работоспособности математических моделей любых экосистем, как водных, так и наземных, является адекватность описания динамики образующих их трофических сообществ. Общепринятые теоретические модели хищник – жертва не принимают во внимание неоднородность распределения популяций и факторов, приводящих к ней. Как известно, такой упрощенный подход к описанию трофических сообществ приводит к тому, что модельные прогнозы противоречат наблюдениям за природными экосистемами, не позволяя качественно объяснить динамику сосуществующих видов (см., например, Rozenzweig, 1971; Luck, 1990; Kareiva, 1990). В настоящей работе мы рассматриваем модель хищник – жертва, учитывающую поисковое поведение хищника как фактор, обуславливающий пространственную неоднородную динамику популяций. В связи с этим предлагается способ моделирования направленного движения хищника, который позволяет исследовать влияние поисковой активности хищника на динамику трофического сообщества и, как будет показано, обеспечивает реализацию адекватных динамических режимов системы хищник – жертва даже при использовании простых классических моделей трофического взаимодействия видов.

ЛОКАЛЬНЫЕ ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВИДОВ

Основой всех моделей динамики трофических сообществ является понятие трофической функ-

ции, описывающей индивидуальный рацион хищника. По определению, индивидуальный рацион есть количество жертв, потребляемых хищником за единицу времени. Классической формой трофической функции является зависимость индивидуального рациона хищника g только от плотности популяции жертв N , т.е. $g = g(N)$. В дальнейшем зависимости такого рода будем называть PD (prey-dependent) трофическими функциями. Простейшим случаем PD трофической функции является классическая линейная зависимость $g(N) = aN$ Лотки-Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1931). Линейность является идеализированным представлением случайных столкновений хищников с жертвами в однородно распределенном сообществе. Несмотря на корректность такого приближения при моделировании взаимодействий видов в однородных экосистемах (Haydon, Lloyd, 1999), свойства точечной модели Лотки-Вольтерры противоречат наблюдениям за природными сообществами. Прежде всего трофическая функция $g(N) = aN$ не учитывает насыщения рациона хищника при увеличении плотности популяции жертв.

Наиболее известная PD-модель, описывающая этот эффект, была предложена Холлингом (Holling, 1959): $g(N) = \frac{aN}{1 + ahN}$. Здесь a – коэффициент эффективности поиска жертв хищником, количественно характеризующий интенсивность его атак, h – величина, обратная максимальному индивидуальному рациону. Эффект насыщения

индивидуального рациона эмпирически установлен для многих видов. Проведя множество лабораторных экспериментов с различными видами гидробионтов, В.С. Ивлев (1955) предложил иную зависимость $g(N) = R(1 - e^{-sN})$, в которой R – максимальный индивидуальный рацион, s – эмпирическая константа. Трофическая функция В.С. Ивлева была успешно идентифицирована как для некоторых рыб, так и для многих ракообразных с различными типами пищевого поведения (Сушня, 1975). При малых значениях переменной N формула Ивлева эквивалентна функции Холлинга, и обе зависимости насыщаются с ростом плотности жертв. Однако учет насыщения индивидуального рациона не устраняет всех несоответствий натурных данных прогнозам моделей, основанных на использовании PD трофической функций.

Рассмотрим точечную модель динамики системы хищник – жертва с логистическим воспроизводством жертв и трофической функцией Холлинга:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{aNP}{1 + ahN}; \\ \frac{dP}{dt} &= e \frac{aNP}{1 + ahN} - mP. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь P – плотность популяции хищников; r – темп естественного прироста популяции жертв; K – максимальная плотность популяции, достигаемая жертвами при отсутствии хищника (емкость среды, характеризующая первичную продуктивность трофической системы); e – коэффициент эффективности хищничества, определяемый как отношение удельной скорости прироста популяции хищника к его индивидуальному рациону; m – коэффициент смертности хищника.

Помимо тривиального равновесия $N_0^* = 0$, $P_0^* = 0$, соответствующего вымиранию обоих видов, и равновесия $N_1^* = 0$, $P_1^* = 0$, описывающего вымирание хищника, при выполнении условия

$$a > \frac{m}{K(e - mh)} > 0 \quad (2)$$

в системе (1) существует нетривиальное равновесие:

$$N_2^* = \frac{m}{a(e - mh)}; \quad P_2^* = er \frac{a(e - mh) - m/K}{a^2(e - mh)^2}. \quad (3)$$

Известно, что с ростом значения параметра емкости среды K , изначально устойчивый узел (3) становится устойчивым фокусом. Дальнейший рост значения параметра K приводит к бифуркации Пуанкаре-Андронova-Хопфа (Хэссард и др., 1985): равновесие (3) теряет устойчивость, что сопровождается рождением в его окрестности устойчивого предельного цикла. Амплитуда и период

цикла быстро возрастают с увеличением значения параметра емкости среды. Колебания численностей хищников и жертв, возникающие при увеличении продуктивности популяции нижнего трофического уровня сообщества, наблюдаются в лабораторных условиях, другими словами, динамика искусственных трофических систем может быть достаточно адекватно описана при помощи точечных PD-моделей (Gause, 1935; Luckinbill, 1973; Bohannan, Lenski, 1997, 1999; Kaunzinger, Morin, 1998). Однако крупномасштабные экосистемы не обладают этим свойством: увеличение первичной продукции повышает стабильность природных сообществ (определение экологической стабильности см.: Свиричев, Логофет, 1978, с. 15). Это несоответствие динамических свойств PD-моделей наблюдениям за природными трофическими сообществами получило название *парадокса эвтрофикации* (paradox of enrichment) (Rozenzweig, 1971). Аналогичная последовательность бифуркационных переходов и возникновение устойчивого предельного цикла с быстро растущей амплитудой наблюдается при увеличении прожорливости хищника a или его эффективности e . С помощью других PD-моделей также нельзя получить одновременно низкое и устойчивое равновесие численности жертв. Это привело к так называемому *парадоксу биоконтроля* (biocontrol paradox), заключающемуся в невозможности смоделировать ситуацию успешного биоконтроля, при котором использование эффективного хищника или паразита позволяет контролировать популяцию вредителя на низком уровне численности (Luck, 1990; Arditi, Berryman, 1991; Berryman, 1999).

Разрешение этих противоречий и необходимость согласования модельных свойств с натурными наблюдениями привели к развитию теории динамики трофических сообществ и появлению большого количества работ, описывающих различные поведенческие механизмы, включение которых в модели позволяет стабилизировать взаимодействия хищник – жертва. В качестве ключевых факторов стабилизации трофических систем называются пространственная неоднородность и агрегация хищников в местах скопления жертв (Hassell, May, 1973, 1974; Hassell, 1976, 1978; May, 1978; Chesson, Murdoch, 1986). Также предлагается учитывать наличие убежищ для жертв (Beddington et al., 1975, 1978; Hawkins et al., 1993; Lynch et al., 1998), мутуализм и псевдо-интерференцию хищников (Rosenzweig, 1971; Hassell, Verley, 1969; Beddington et al., 1975; De Angelis et al., 1975; Free et al., 1977). Различные способы моделирования факторов, повышающих стабильность трофических сообществ, обсуждаются в работах Карейвы и Хастингса (Kareiva, 1990; Hastings, 1990). Одним из методов является модификация трофической функции: включение в нее плотности популяции хищника $g = g(N, P)$ позво-

ляет неявно учесть последствия пространственных взаимодействий популяций в рамках точечных моделей. В дальнейшем такие модели, не описывающие явно пространственную динамику, будем называть *неявными*.

Наиболее простой вид трофической функции, зависящей от плотности хищника, был предложен Ардити и Гинзбургом (Arditi, Ginzburg, 1989). Они предположили, что пространственная неоднородность приводит к зависимости индивидуального рациона хищника не просто от численности жертв и хищников, а от их отношения: $g = g(N/P)$ (Arditi, Saiah, 1992; Аксакаева et al., 1995). Для краткости модели с такими трофическими функциями обозначим RD (ratio-dependent). Авторы RD-модели сделали вывод, что наличие или отсутствие пространственной неоднородности обуславливает использование либо RD, либо PD трофической функции для неявного описания агрегированной динамики сообществ.

RD модели хищник – жертва разрешают как парадокс биоконтроля, так и парадокс эвтрофирования, позволяя без детального моделирования поведенческих механизмов описать сосуществование жертвы и хищника при низком уровне численности жертв (Arditi, Berryman, 1991; Berryman, 1999). Модель хищник – жертва с трофической функцией Ардити – Гинзбурга – Холлинга (Arditi, Ginzburg, 1989) позволяет получить периодические колебания плотностей популяций и вымирание обоих видов (Jost et al., 1999).

ЯВНОЕ ОПИСАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ

Несомненным достоинством неявных моделей является их простота. Однако они учитывают только следствия процессов, стабилизирующих динамику сообщества, игнорируя их механистическое описание. В настоящей работе мы представляем метод явного моделирования взаимодействий хищник – жертва, который позволяет учесть комплекс взаимосвязанных феноменов: поисковая активность → агрегация → локальное вымирание → пространственная неоднородность → частичные убежища → интерференция хищников. По сути они являются различными сторонами одного и того же явления – поискового поведения видов в неоднородной среде.

Предлагаемый способ описания поискового поведения хищника основан на использовании систем дифференциальных уравнений с частными производными типа реакция-адвекция-диффузия. В теоретической биологии использование систем такого типа получило распространение благодаря работам А.Н. Колмогорова и др. (1937) и Фишера (Fisher, 1937), давшим импульс развитию

моделей пространственно-временной динамики популяций и сообществ (Keller, Segel, 1971; Levin, Segel, 1976; Levin, 1977; Mimura, Murray, 1978; Свиричев, Логофет, 1978; Mimura, Kawasaki, 1980; Okubo, 1980; Mimura, Yamaguti, 1982; Свиричев, 1987; Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1993; Czárán, 1998; Turchin, 1998). В общепринятых моделях таксиса направленные перемещения хищника описываются адвективной компонентой скорости, которая в каждой точке пространства пропорциональна градиенту плотности популяции жертв (Czárán 1998; Turchin 1998; Березовская, Карев, 1999; Березовская и др., 1999).

Наш подход отличается гипотезой относительно моделирования таксиса: мы предполагаем, что поисковое поведение хищника определяется не скоростью как таковой, а ускорением, которое в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв, а в общем случае – градиенту некоторого миграционного стимула (см. Говорухин и др., 1999, 2000). Это предположение основано на результатах исследований кинематических характеристик движения животных.

Окубо с коллегами (Okubo, Chiang 1974; Okubo et al., 1977) анализировал траекторию движения мошек, образующих рой. Оказалось, что ускорение направленного движения каждого насекомого равно нулю в центре роя, где плотность мошек максимальна, а градиент плотности близок нулю, и возрастает с увеличением расстояния от центра роя, достигая своего максимума на границе, где плотность минимальна, а градиент максимален. Похожая пространственная ориентация по градиенту собственной плотности обнаружена у рыб, образующих косяки (Parrish, Turchin, 1997): в центре стаи, где градиент плотности рыб равен нулю, движение особей также теряет направленную компоненту, приобретая случайный характер. Наблюдения за стайными рыбами позволили определить, что вероятность изменения направления движения (вариации скорости) каждой особи зависит от разницы между текущей и предпочитаемой температурой (Flierl et al., 1999). Анализ движения растительноядных насекомых также показывает, что они изменяют свою скорость перемещения, т.е. ускоряются в зависимости от качества и близости кормового пятна (Kareiva, 1982). Такая зависимость ускорения от градиента стимула легла в основу ряда моделей, описывающих пространственное поведение отдельных особей (Kareiva, 1982; Turchin, 1998; Flierl et al., 1999).

Модель хищник – жертва типа реакция-адвекция-диффузия, основанная на гипотезе пропорциональности ускорения перемещения хищников градиенту плотности жертв, позволяет получать пространственно-неоднородные режимы даже для случая отсутствия воспроизводства и смертности

хищников (Говорухин и др., 1999, 2000). Иными словами, такая модель способна описать пятнистость распределения сообщества, вызываемую пространственным поведением хищника (Сапухина, Тютюнов, 2000; Тютюнов и др., 2001), а не демографическими процессами. Напомним, что возникновение неоднородных режимов в моделях хищник – жертва, описывающих пространственную динамику диффузией и таксисом, обуславливается наличием предельных циклов в соответствующих точечных моделях или существенной нелинейностью трофических функций (Mimura, Kawasaki, 1980; Czárán, 1998; Березовская, Карев, 1999).

В настоящей работе мы покажем, что предложенный способ явного описания поискового поведения видов позволяет воспроизвести наблюдаемую в природных экосистемах ситуацию: стабильное сосуществование популяций хищника и жертвы с малыми флуктуациями численностей на низком уровне плотности жертв. В отличие от неясных моделей наш подход дает возможность расчитать хищничество на независимые процессы: поиск жертвы и ее потребление, что позволяет описывать локальную динамику видов простой РД трофической функцией. Таким образом, мы сможем исследовать, как поисковая активность хищника влияет на динамику сообщества, в частности, на возникновение пространственной неоднородности.

МОДЕЛЬ ДВУХУРОВНЕВОГО ТРОФИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

Рассмотрим сообщество хищник – жертва на одномерном ареале $[0, L]$. Хищник характеризуется способностью разыскивать места скопления жертв. Поисковое поведение хищника моделируется в соответствии с предположением о пропорциональности ускорения перемещений хищника градиенту плотности жертв:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \kappa \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \quad (4)$$

где $N(x, t)$ – плотность популяции жертв в точке $x \in [0, L]$ в момент времени t ; $v(x, t)$ – скорость хищников; κ – коэффициент поисковой активности хищника, характеризующий его чувствительность к неоднородности распределения плотности жертв; δ_v – коэффициент диффузии скорости. Диффузионный член в (4) интерпретируется как результат социального поведения особей: стайные эффекты выравнивают величины и направления скоростей находящихся рядом хищников (Flierl et al., 1999).

Модель сообщества представляет собой систему уравнений в частных производных типа реакция-адвекция-диффузия. Локальная кинетика:

воспроизводство видов, выедание жертв и смертность хищников, моделируются как процессы, происходящие в небольших и, следовательно, однородных элементарных участках рассматриваемого ареала. Поэтому, следуя предположению Ардити и Гинзбурга (Arditi, Ginzburg, 1989) о соответствии РД трофических функций однородности распределения сообщества, локальное взаимодействие популяций будем описывать функцией Холлинга (Holling, 1959). Пространственная модель сообщества имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN P}{1 + ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= e \frac{aN P}{1 + ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \kappa \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \end{aligned} \quad (5)$$

где $P(x, t)$ – плотность популяции хищника; δ_N, δ_P – коэффициенты диффузии жертвы и хищника соответственно. Все параметры в системе (5) являются положительными константами.

Границы местообитания сообщества предполагаются непроницаемыми, т.е. как диффузионные, так и адекватные потоки особей через границы отсутствуют:

$$v|_{x=0, L} = \frac{\partial N}{\partial x}|_{x=0, L} = \frac{\partial P}{\partial x}|_{x=0, L} = 0. \quad (6)$$

Такая постановка граничных условий допускает естественную экологическую интерпретацию, а именно пространственную изолированность трофического сообщества.

Для упрощения дальнейших выкладок избавимся от некоторых параметров в модели. Обезразмерим систему (5), (6): перейдем к переменным $\tilde{x} = \sqrt{r}x$, $\tilde{t} = rt$, $\tilde{N} = \frac{N}{K}$, $\tilde{P} = \frac{P}{eK}$, $\tilde{v} = \frac{v}{\sqrt{r}}$ и параметрам $\tilde{a} = \frac{aeK}{r}$, $\tilde{h} = \frac{rh}{e}$, $\tilde{m} = \frac{m}{r}$, $\tilde{\kappa} = \frac{K\kappa}{r}$,

$\tilde{L} = \sqrt{r}L$ и для простоты записи опустим тильды:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= N(1 - N) - \frac{aN P}{1 + ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \frac{aN P}{1 + ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \kappa \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (7)$$

Краевые условия обезразмеренной модели по-прежнему будут иметь вид (6).

Так как системы (7), (6) и (5), (6) отличаются лишь масштабом переменных, их динамические свойства качественно эквивалентны.

Для того чтобы определить, как влияет поисковая активность хищника на динамику взаимодействий хищник – жертва, рассмотрим пространственно-однородные режимы модели (7), (6), которые соответствуют точечной модели:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(1 - N) - \frac{aNP}{1 + ahN}; \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{aNP}{1 + ahN} - mP, \end{aligned} \quad (8)$$

и исследуем влияние параметра k на их устойчивость.

Устойчивость однородного равновесия

В модели (7), (6) существуют три пространственно-однородных равновесия:

$$N_0^* \equiv 0, \quad P_0^* \equiv 0, \quad v_0^* \equiv 0 \quad (9)$$

соответствует вымиранию обеих популяций;

$$N_1^* \equiv 1, \quad P_1^* \equiv 0, \quad v_1^* \equiv 0 \quad (10)$$

описывает вымирание популяции хищника;

$$\begin{aligned} N_2^* &= \frac{m}{a(1 - mh)}, \quad P_2^* = \frac{a(1 - mh) - m}{a^2(1 - mh)^2}, \\ v_2^* &\equiv 0, \end{aligned} \quad (11)$$

которое является положительным при $a > \frac{m}{1 - mh} > 0$ и соответствует сосуществованию обеих популяций. Пространственно-однородные равновесия модели (7), (6) соответствуют равновесиям модели (8): тривиальное равновесие (9) является седлом, а (10) устойчиво при $a \leq \frac{m}{1 - mh}$.

Исследуем устойчивость однородного нетривиального равновесия (11). Линеаризуем систему (7) в окрестности равновесия (N_2^*, P_2^*, v_2^*) :

$$\begin{aligned} n_t &= a_{11}n + a_{12}p + \delta_N n_{xx}; \\ p_t &= a_{21}n - P^*v_x + \delta_P p_{xx}; \\ v_t &= \kappa n_x + \delta_v v_{xx}, \end{aligned} \quad (12)$$

где $n(x, t), p(x, t), v(x, t)$ – малые возмущения равновесия (11), a_{ij} – элементы Якобиана системы (8),

вычисленного в точке равновесия:

$$J|_{N_2^*, P_2^*} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} mh - \frac{m(1 + mh)}{a(1 - mh)} & -m \\ 1 - mh - \frac{m}{h} & 0 \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Будем искать решения линейной системы (12) в виде рядов Фурье вида

$$\begin{aligned} n(x, t) &= \sum_k n_k e^{\lambda t} \cos kx; \\ p(x, t) &= \sum_k p_k e^{\lambda t} \cos kx; \\ v(x, t) &= \sum_k v_k e^{\lambda t} \sin kx, \end{aligned} \quad (14)$$

где $k = \frac{n\pi}{L}$ – волновое число, соответствующее моде с номером $n, n = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$. Очевидно, любое решение системы (12) вида (14) автоматически удовлетворяет краевым условиям (6). Подставив (14) в (12) и сократив $e^{\lambda t}$, находим собственные значения $\lambda(k)$ как корни характеристического многочлена:

$$\lambda^3 + p(k^2)\lambda^2 + q(k^2)\lambda + r(k^2) = 0, \quad (15)$$

коэффициенты которого вычисляются следующим образом:

$$\begin{aligned} p(k^2) &= k^2(\delta_N + \delta_P + \delta_v) - a_{11}, \\ q(k^2) &= k^4(\delta_v \delta_N + \delta_P \delta_N + \delta_v \delta_P) - \\ &\quad - k^2 a_{11}(\delta_P - \delta_v) + a_{21}m, \\ r(k^2) &= k^4 \delta_v \delta_P (k^2 \delta_N - a_{11}) + mk^2(a_{21} \delta_v + P^* \kappa). \end{aligned} \quad (16)$$

Рассмотрим условие устойчивости равновесия (11) при отсутствии пространственных эффектов: $\text{Re} \lambda(k^2 = 0) < 0$. Собственные значения, соответствующие случаю $k = 0$, вычисляются как корни характеристического многочлена:

$$\lambda^2 - a_{11}\lambda + a_{21}m = 0. \quad (17)$$

$\text{Re} \lambda(k^2 = 0) < 0$, т.е. равновесие (11) устойчиво, если

$$\begin{cases} a_{11} < 0, \\ a_{21} > 0 \end{cases}, \text{ или} \quad \frac{m}{1 - mh} < a < \frac{1 + mh}{h(1 - mh)}. \quad (18)$$

В противном случае равновесие теряет устойчивость: при меньших значениях a устойчивым ста-

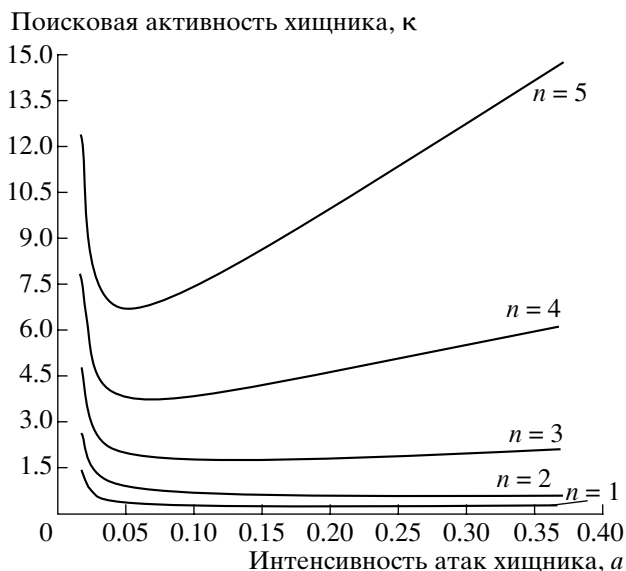


Рис. 1. Критические кривые устойчивости первых пяти мод однородного равновесия (11) при $\delta_p = 0.6$. Согласно условию (18), параметр a изменяется от 0.01 до 0.37. Значения остальных параметров модели приведены в тексте.

новится равновесие (10), а при больших – возникает однородный периодический режим.

Для того чтобы однородное решение (11) было устойчивым относительно малых пространственных возмущений, необходимо и достаточно, чтобы для всех $k \neq 0$ выполнялось неравенство $\text{Re}\lambda(k^2) < 0$. Действительная часть собственных чисел отрицательна тогда и только тогда, когда выполняются условия Рауса – Гурвица:

$$\begin{cases} p(k^2) > 0, \\ r(k^2) > 0, \\ p(k^2)q(k^2) - r(k^2) > 0. \end{cases} \quad (19)$$

Заметим, что $p(k^2)$ и $r(k^2)$ положительны, если a удовлетворяет условию (18). Следовательно, отрицательность $\text{Re}\lambda(k^2)$ гарантируется неравенством $p(k^2)q(k^2) - r(k^2) > 0$ для любого $k \neq 0$. Таким образом, условие устойчивости однородного решения (11) к малому пространственному возмущению, соответствующему волновому числу $k \neq 0$, имеем вид

$$b_1 k^6 + b_2 k^4 + b_3 k^2 + b_4 > 0, \quad (20)$$

где

$$\begin{aligned} b_1 &= (\delta_v + \delta_p)(\delta_N + \delta_v)(\delta_N + \delta_p), \\ b_2 &= a_{11}(\delta_v + \delta_p)(2\delta_N + \delta_v + \delta_p), \\ b_3 &= na_{21}(\delta_v + \delta_p) + a_{11}^2(\delta_p + \delta_v) - P^*mk, \\ b_4 &= -ma_{21}a_{11}. \end{aligned} \quad (21)$$

Если $\kappa = 0$, т.е. процесс хищничества является случайным, то однородное равновесие (11) устойчиво при любых допустимых значениях параметров, т.к. условие (20) удовлетворяется. Когда процесс хищничества включает в себя направленный поиск, т.е. $\kappa > 0$, для любого набора параметров существует такое критическое значение поисковой активности κ^* , при превышении которого неравенство (20) не выполняется. В этом случае происходит колебательная потеря устойчивости равновесия (N_2^*, P_2^*, v_2^*) , и возникает пространственно-неоднородное решение. Очевидно, установление неоднородных режимов в модели зависит от баланса между направленными и случайными перемещениями хищника.

Зафиксируем значения параметров модели: $L = 5, h = 2.857, m = 0.01, \delta_N = 0.01, \delta_p = 0.6, \delta_v = 0.001$. На рис. 1 изображены критические кривые

$$b_1 \left(\frac{n\pi}{L}\right)^6 + b_2 \left(\frac{n\pi}{L}\right)^4 + b_3 \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 + b_4 = 0, \quad (22)$$

$$n = \pm 1, \pm 2, \pm 3, \dots,$$

построенные при этих значениях параметров на плоскости κ, a . Будем рассматривать диапазон значений параметра a (18), для которого равновесие (11) устойчиво при отсутствии пространственных эффектов. Для любой моды значения параметров κ и a , лежащие ниже критической кривой (22), соответствуют устойчивости однородного равновесия (11) относительно возмущения с волновым числом $k = n\pi/L$. Точки, расположенные выше критической кривой, образуют область неустойчивости соответствующей моды. При $\kappa = 0$ однородное равновесие (11) устойчиво относительно любого пространственного возмущения для всех рассматриваемых значений параметра a . Зафиксируем значение параметра a и будем постепенно увеличивать κ . Легко видеть, первой теряет устойчивость мода $n = 1$, что соответствует колебательной неустойчивости однородного равновесия. Моды высоко порядка последовательно становятся неустойчивыми с дальнейшим ростом поисковой активности хищника.

Рассмотрим критические кривые (22) на рис. 2, построенные для тех же значений параметров, за исключением диффузии хищника, которую положим $\delta_p = 0.01$. Уменьшение диффузионных параметров приводит к уменьшению значения κ^* . Кроме того, при малых диффузиях изменяется порядок потери устойчивости мод. Однородное равновесие становится неустойчивым при возбуждении моды более высокой пространственной частоты, чем в предыдущем случае. Потеря устойчивости моды высокого порядка приводит к возникновению более сложного динамического режима: неоднородность распределения сообще-

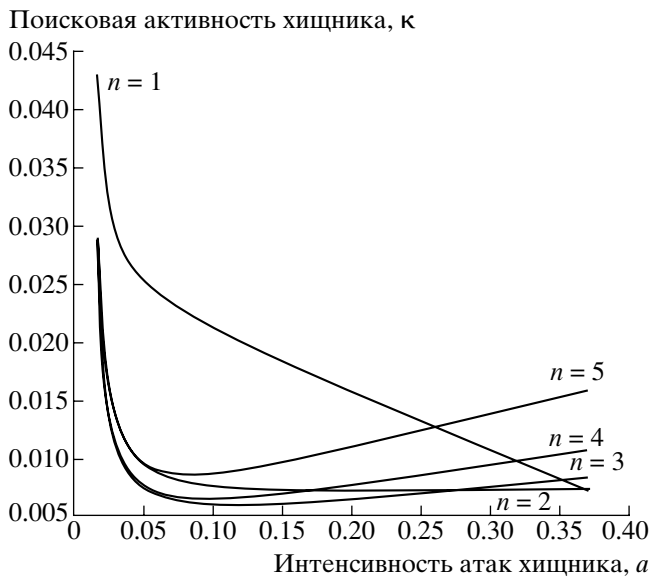


Рис. 2. Критические кривые устойчивости первых пяти мод однородного равновесия (11) при $\delta_p = 0.01$.

ства становится более выраженной, характерный масштаб пятен уменьшается.

Интересно, что аналогичная бифуркация потери устойчивости однородного равновесия имеет место и при использовании в модели (7), (6) PD трофической функции Лотки-Вольтерры (случай $h = 0$ в модели Холлинга). Подставив в коэффициенты (21) элементы матрицы Якоби соответствующей точечной модели с функцией Лотки-Вольтерры:

$$J|_{N^*, P^*} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{m}{a} & -m \\ 1 - \frac{m}{a} & 0 \end{pmatrix}, \quad (23)$$

можно получить условие устойчивости однородного равновесия $(N^*, P^*, v^*) = (m/a, (1 - m)/a^2, 0)$, эквивалентное условию (20). Расположение критических кривых устойчивости однородного равновесия в этом случае также зависит от малости диффузионных коэффициентов.

В модели (7), (6) как с функцией Холлинга, так и с функцией Лотки-Вольтерры рост поисковой активности хищника приводит к адвективной неустойчивости: рождению неоднородного периодического режима в окрестности однородного равновесия. Неоднородный режим усложняется с увеличением значения параметра k : цикл \rightarrow сложный цикл \rightarrow тор \rightarrow хаос.

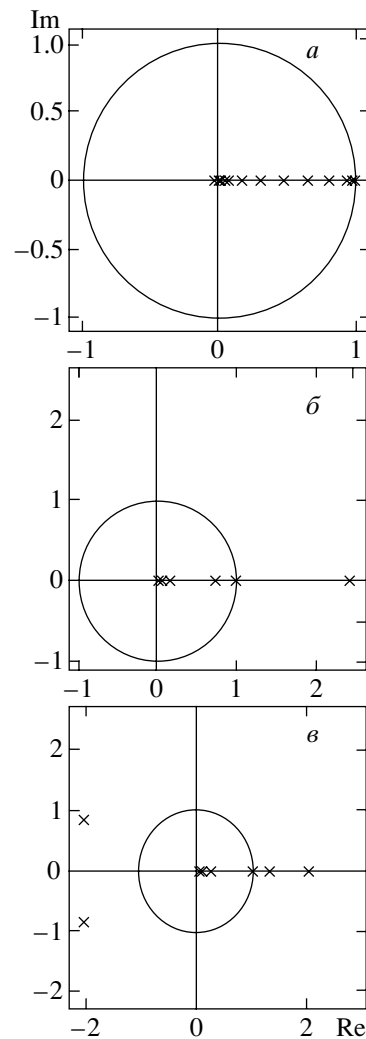


Рис. 3. Положение мультипликаторов однородного периодического режима C_0 на комплексной плоскости при разных значениях параметра поисковой активности хищника: а - $k = 0$; б - $k = 0.07$; в - $k = 1$. Остальные параметры модели: $L = 5, a = 0.7, h = 2.857, m = 0.01, \delta_N = 0.01, \delta_p = 0.6, \delta_v = 0.001$.

Устойчивость однородного автоколебательного режима

Как было сказано, превышение параметром прожорливости критического значения

$$a > \frac{1 + mh}{h(1 - mh)} > 0 \quad (24)$$

ведет к рождению однородного автоколебательного режима. При высоких значениях a численность жертв периодически достигает значения, близкого емкости среды. Именно наличие такого режима в классических PD-моделях и послужило причиной возникновения таких проблем, как парадоксы эвтрофирования и биоконтроля.

Исследуем влияние поисковой активности хищника на устойчивость однородного периодическо-

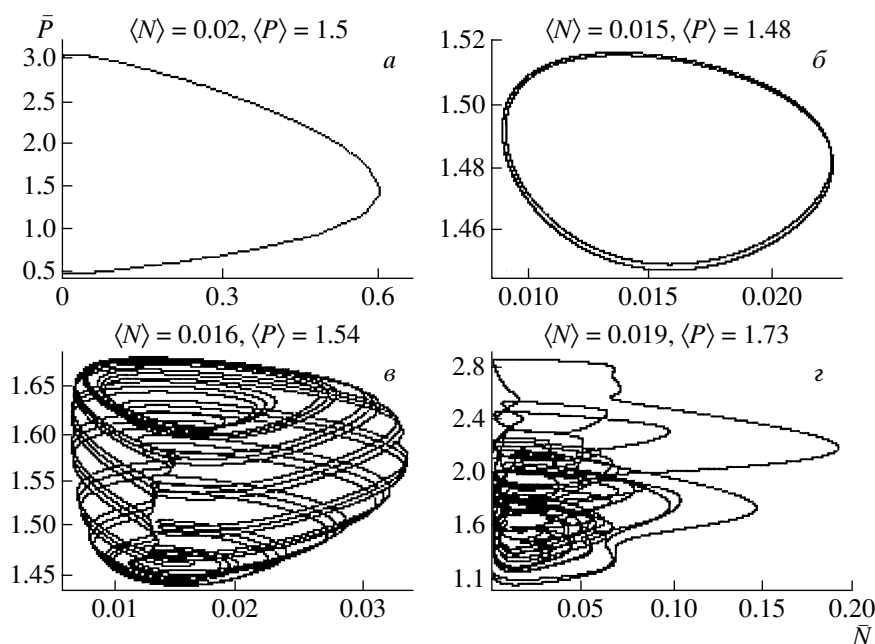


Рис. 4. Динамические режимы модели (7), (6): $\kappa = 0$ – однородный периодический режим (а); $\kappa = 0.5$ – неоднородный периодический режим (б); $\kappa = 1$ – неоднородный квазипериодический режим (в); $\kappa = 1.5$ – неоднородный хаотический режим (г). Значения параметров модели: $L = 5$, $a = 0.7$, $h = 2.857$, $m = 0.01$, $\sigma_N = 0.01$, $\delta_p = 0.6$, $\delta_v = 0.001$. При этих значениях неустойчивое однородное равновесие (11): $N^* = 0.015$, $P^* = 1.45$.

го режима C_0 модели (7), (6) к малым пространственным возмущениям. Метод заключается в изучении перестроек семейств фазовых кривых в окрестности замкнутой фазовой кривой C_0 в зависимости от параметров модели (см., Арнольд, 1978). Характеристикой происходящих бифуркаций является положение собственных значений (мультипликаторов) оператора монодромии на комплексной плоскости. При устойчивости предельного цикла все мультипликаторы лежат внутри единичной окружности, кроме одного, значение которого равно 1. Изменение значения бифуркационного параметра, приводящее к вырождению цикла, сопровождается выходом одного или нескольких мультипликаторов на единичную окружность. По тому, как это происходит: выход на единичную окружность мультипликатора 1, либо -1 , либо пары комплексно-сопряженных мультипликаторов, делается вывод о характере вырождения. Первый случай соответствует монотонной потере устойчивости цикла, второй – его удвоению, а третий – рождению тора.

Положение мультипликаторов, характеризующих устойчивость цикла C_0 в зависимости от значения параметра поисковой активности κ , исследовалось численно. Когда имеет место только диффузионное распространение хищника, $\kappa = 0$, все мультипликаторы расположены внутри единичной окружности (рис. 3, а). При превышении некоторого бифуркационного значения $\tilde{\kappa}$ один из мультипликаторов выходит за пределы единич-

ной окружности через значение 1 (рис. 3, б), что соответствует монотонной потере устойчивости однородного режима C_0 . В силу свойства симметрии модели (7), (6) в окрестности C_0 рождается пара симметричных друг другу неоднородных колебательных режимов. В зависимости от начального распределения реализуется один из этих режимов. Если $\kappa \gg \tilde{\kappa}$, то несколько мультипликаторов лежат вне единичной окружности (рис. 3, в). При росте κ , как показали численные расчеты, возникший пространственно неоднородный режим усложняется, удаляясь от режима C_0 . На рис. 4 в осях осредненных по пространству плотностей популяций, $\bar{N} = \frac{1}{L} \int_0^L N(x, t) dx$, $\bar{P} = \frac{1}{L} \int_0^L P(x, t) dx$

изображены проекции фазовых траекторий модели, полученные для разных значений параметра κ . Для каждого κ приведены осредненные по времени и по пространству плотности популяций $\langle N \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \bar{N} dt$, $\langle P \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \bar{P} dt$. Заметим, что амплитуды колебаний неоднородных режимов значительно меньше амплитуды однородного цикла C_0 .

Пусть R – устойчивый пространственно неоднородный режим, реализующийся в модели (7), (6) при $\kappa \gg \tilde{\kappa}$ (см. рис. 4, в). Бифуркации этого режима при последовательном уменьшении значения параметра a исследовались численно, соответствующие качественные переходы схематически

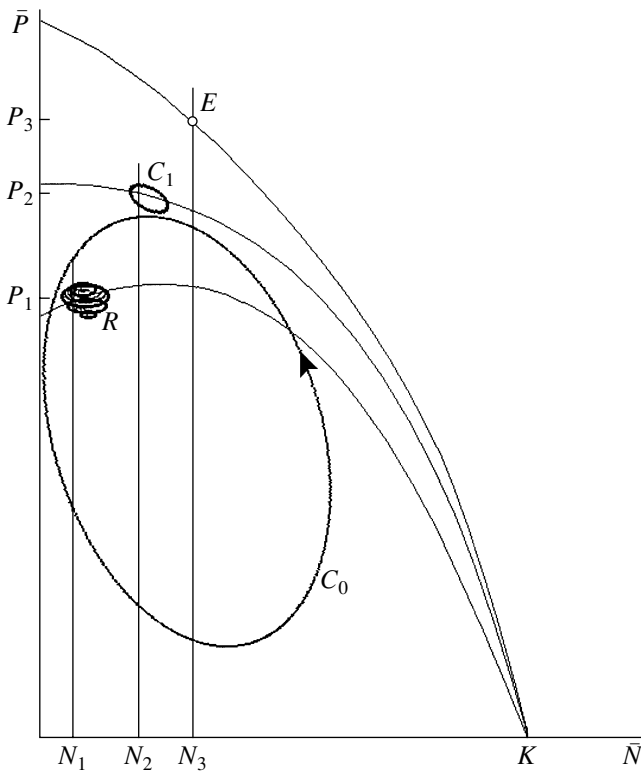


Рис. 5. Схема бифуркаций динамических режимов модели (7), (6), происходящих при изменении значения параметра a .

изображены на рис. 5. При заданных значениях параметров одновременно существуют следующие решения: неустойчивое равновесие N_1, P_1 , неустойчивый однородный цикл C_0 и устойчивый неоднородный режим R . При уменьшении a до некоторого значения, удовлетворяющего условию (18), режим R эволюционирует в пространственно неоднородный периодический режим C_1 , рожденный в результате колебательной потери устойчивости однородного равновесия N_2, P_2 . Дальнейшее уменьшение параметра a приводит к переходу режима C_1 в устойчивое пространственно однородное равновесие $E(N_3, P_3)$. Тем самым показано, что режим R фактически является результатом развития пространственно неоднородного режима C_E , который возникает вследствие колебательной потери устойчивости однородного равновесия E при $\kappa = 1$. Напомним E , что режим C_E рождается в бесконечно малой окрестности равновесия E , что косвенно объясняет наблюдаемую в численных экспериментах малую амплитуду режима R (см. рис. 4, в).

Обнаруженная связь пространственно неоднородного режима R с устойчивым однородным равновесием E позволяет предположить, что неоднородный режим, реализующийся в системе (7), (6) при высоких значениях параметров интенсивности атак a и поисковой активности хищника κ , ма-

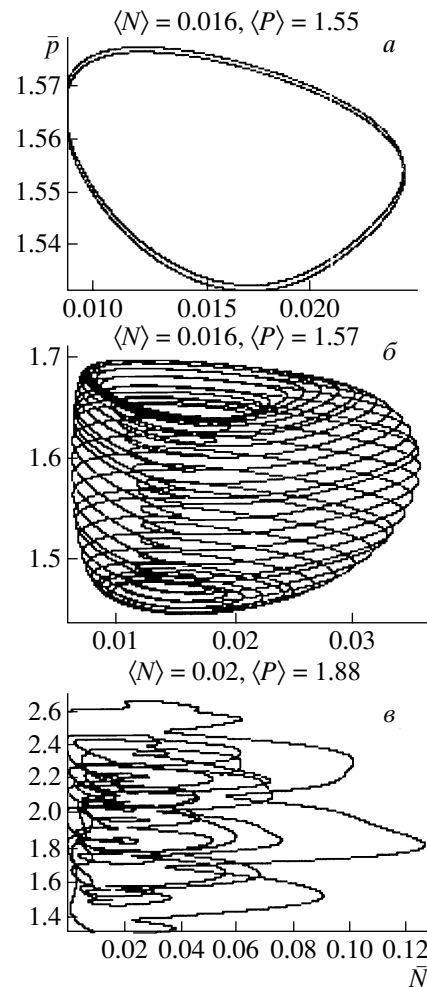


Рис. 6. Пространственно-неоднородные динамические режимы модели (7), (6) с трофической функцией Лотки-Вольтерры: $\kappa = 2.25$ – неоднородный периодический режим (а); $\kappa = 2.35$ – неоднородный квазипериодический режим (б) $\kappa = 6$ – неоднородный хаотический режим (в). Значения параметров модели: $L = 5, a = 0.7, m = 0.01, \delta_N = 0.01, \delta_P = 0.6, \delta_V = 0.001$. При этих значениях неустойчивое однородное равновесие модели: $N^* = 0.014, P^* = 1.41$.

ло зависит от вида трофической функции. Определяющим фактором для возникновения такого режима является не нелинейность трофической функции Холлинга, а колебательная потеря устойчивости однородного нетривиального равновесия. Численные эксперименты подтвердили эту гипотезу: при использовании в модели (7), (6) трофической функции Лотки-Вольтерры, качественное поведение модели сохраняется при высоких значениях прожорливости хищника (рис. 6). Это объясняется тем, что при высоких a неоднородный режим характеризуется низкой плотностью популяции жертв, а при малых N трофическая функция Холлинга $aN/(1 + ahN)$ практически совпадает с функцией Лотки-Вольтерры aN .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная модель описывает динамику сообщества хищник – жертва на одномерном изолированном ареале. Одномерность пространства допущена нами лишь для упрощения выкладок и представления результатов. Модели типа (7), (6), рассмотренные как на одномерном, так и на двумерном (прямоугольном) ареале, исследованы в ряде работ (Говорухин и др., 1999; Говорухин и др., 2000; Arditi et al., 2001). Показано, что в двумерном случае высокие значения поисковой активности также генерируют пространственную неоднородность распределения сообщества, таким образом, выводы сделанные для одномерной модели (7), (6) имеют достаточно общий характер.

Предложенный подход к моделированию поискового поведения хищника позволяет описать пространственную динамику трофического сообщества как непрерывное движение пятен плотности взаимодействующих популяций. Согласно уравнению (4), хищник реагирует на неоднородность распределения популяции жертв, изменяя скорость своего движения в направлении градиента их плотности, что и описывает агрегированное поведение хищника. Достигнув точки максимальной плотности жертв, хищник замедляет свое движение, так как его ускорение меняет направление на противоположное. Агрегирование хищников приводит к локальному вымиранию жертв, в то время как в пятнах с низкой плотностью хищников образуются локальные убежища, где происходит рост плотности популяции жертв и, согласно предположению (4), хищник ускоряется в направлении вновь образовавшихся скоплений. Тем самым модель, основанная на гипотезе (4), явно описывает комплекс взаимосвязанных факторов, необходимых и достаточных для стабильности взаимодействий хищник – жертва. Благодаря этому модель (7), (6) способна воспроизвести реальную ситуацию сосуществования хищника и жертвы на низком уровне плотности популяции жертвы.

Напомним, что в классе неявных точечных моделей парадоксы биоконтроля и эвтрофирования разрешаются, в частности, с помощью RD трофической функции (Arditi, Berghman, 1991), применение которой обуславливается влияние пространственной неоднородности на динамику сообщества. В нашей модели пространственная неоднородность не задана априори, а генерируется поисковым поведением хищника, что позволяет использовать даже самые простые RD-функции для описания локальных трофических взаимодействий. Ранее было показано, что динамика агрегированных по пространству переменных модели типа (7), (6) с трофической функцией Лотки-Вольтерры демонстрирует свойства характерные для точечной RD-модели (Тютюнов, Сенина, 1998, Arditi et al., 2001).

Возможность варьировать значение поисковой активности хищника позволяет исследовать ее влияние на динамику сообщества. В частности, высокая поисковая активность является механизмом, позволяющим популяции хищника адаптироваться к дефициту жертв. С увеличением k в модели (7), (6) $\langle N \rangle$, $\langle P \rangle$ и амплитуды колебаний численностей популяций монотонно возрастают (см. рис. 4, 6). Таким образом, активно мигрирующий вид способен повысить запас пищевого ресурса и, как следствие, увеличить свой рацион (см. также Говорухин и др., 1999; Говорухин и др., 2000; Сапухина, Тютюнов, 2000; Тютюнов и др., 2001). Чрезмерно высокие k приводят к установлению хаотической динамики с нерегулярными всплесками численности жертв (см. рис. 4, 2, 6, в). Фактически это означает, что хищник, обладающий слишком высокой поисковой активностью, не способен эффективно регулировать численность жертв.

Исследование проводилось при поддержке РФФИ (гранты № 98-01-00908, 00-01-00725) и U.S. CRDF (грант № REC-004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Наука, 1978. 304 с.
- Березовская Ф.С., Исаев А.С., Карев Г.П., Хлебопрос Р.Г. Роль таксиса в динамике численности лесных насекомых // ДАН. 1999. Т. 365. № 3. С. 416–419.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физ. наук. 1999. Т. 169. № 9. С. 1011–1024.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Сенина И.Н., Тютюнов Ю.В. Моделирование активных миграций пространственно-распределенной популяции // Обозрение прикладной и промышленной математики. Научное изд-во "ТВП". 1999. Т. 6. Вып. 2. С. 271–295.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В. Медленный таксис в модели хищник – жертва // ДАН. 2000. Т. 372. № 6. С. 730–732.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 272 с.
- Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. А. 1937. № 6. С. 1–26.
- Сапухина Н.Ю., Тютюнов Ю.В. Влияние миграций насекомых на регулярную роль энтомофага при биологическом контроле популяции вредителя // Компьютерное Моделирование. Экология / Под ред. Угольницкого Г.А. М.: Вузовская книга, 2000. С. 36–57.
- Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

- Суценыя Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
- Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н. Трофическая функция как результат активного пространственного поведения хищника // Проблемы проектирования и управления экономическими системами: инвестиционный аспект. Ростов-на-Дону: РГЭА, 1998. С. 132–135.
- Тютюнов Ю.В., Санухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н. Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. № 3. С. 253–262.
- Хэссард Б., Казаринов Н., Вэн И. Теория и приложения бифуркации рождения цикла. М.: Мир, 1985. 280 с.
- Ақсақая Н.Р., Arditi R., Ginzburg L.R. Ration-dependent predation: an abstraction that works // Ecology. 1995. V. 76. P. 995–1004.
- Arditi R., Berryman A.A. The biological control paradox // Trends in Ecology and Evolution. 1991. V. 6. P. 32.
- Arditi R., Ginzburg L.R. Coupling on predator-prey dynamics: ratio-dependence // J. Theor. Biology. 1989. V. 139. P. 311–326.
- Arditi R., Saïah H.R. Empirical evidence of the role of heterogeneity in ratio-dependent consumption // Ecology. 1992. V. 73. P. 1544–1551.
- Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // Theor. Popul. Biol. 2001. V. 59. P. 207–221.
- Beddington J.R., Free C.A., Lawton J.H. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equation // Nature. 1975. V. 225. P. 58–60.
- Beddington J.R., Free C.A., Lawton J.H. Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insect pest // Nature. 1978. V. 273. P. 513–519.
- Berryman A.A. The theoretical foundations of biological control // Eds Hawkins A., Cornell H.V. Theoretical Approaches to Biological Control. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. P. 3–21.
- Bohannan B.J.M., Lenski R.E. Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage // Ecology. 1997. V. 78. P. 2303–2315.
- Bohannan B.J.M., Lenski R.E. Effect of prey heterogeneity on the response of a model food chain to resource enrichment // Amer. Nat. 1999. V. 153. P. 73–82.
- Chesson P.I., Murdoch W.W. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models // Amer. Nat. 1986. V. 127. P. 696–715.
- Czárán T. Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1998. 284 p.
- DeAngeli D.L., Goldstein R.A., O'Neill R.V. A model for trophic interaction // Ecology. 1975. V. 56. P. 881–892.
- Edelstein-Keshet L. Mathematical Models in Biology. N. Y.: Random House, 1988. 586 p.
- Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugenics. 1937. V. 7. P. 355–369.
- Flierl G., Grünbaum D., Levin S., Olson D. From individuals to aggregations: the interplay between behaviour and physics // J. Theor. Biol. 1999. V. 196. P. 397–454.
- Free C.A., Beddington J.R., Lawton J.H. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation // J. Anim. Ecol. 1977. V. 36. P. 375–389.
- Gause G.F. Experimental demonstrations of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals // Brit. J. Exp. Biol. 1935. V. 12. P. 44–48.
- Hassell M.P. The Dynamics of Competition and Predation. L.: Edward Arnold, 1976. 68 p.
- Hassell M.P. The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton: Princeton Univ. Press, 1978. 237 p.
- Hassell M.P., May R.M. Stability in insect host-parasite models // J. Anim. Ecol. 1973. V. 42. P. 693–726.
- Hassell M.P., May R.M. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability // J. Anim. Ecol. 1974. V. 43. P. 567–594.
- Hassell M.P., Varley G.C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control // Nature. 1969. V. 223. P. 1133–1137.
- Hastings A. Spatial heterogeneity and ecological models // Ecology. 1990. V. 71. P. 426–428.
- Haydon D.T., Lloyd A.L. On the origins of the Lotka-Volterra equations // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1999. V. 3. P. 205–206.
- Hawkins B.A., Thomas M.B., Hochberg M.E. Refuge theory and biological control // Science. 1993. V. 262. P. 1429–1432.
- Holling C.S. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly // Can. Ent. 1959. V. 91. P. 293–320.
- Jost C., Arino O., Arditi R. About deterministic extinction in ratio-dependent predator-prey models // Bull. Math. Biol. 1999. V. 61. P. 19–32.
- Kareiva P. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination // Ecological Monographs. 1982. V. 52. P. 261–282.
- Kareiva P. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data // Philos. Trans. R. Soc. London. 1990. V. B330. P. 175–190.
- Kaunzinger C.M.K., Morin P.J. Productivity controls food chain properties in microbial communities // Nature. 1998. V. 395. P. 495–497.
- Keller E., Segel L.A. Travelling bands of chemotactic bacteria: a theoretical analysis // J. Theor. Biol. 1971. V. 30. P. 235–248.
- Levin S.A. A more functional response to predator-prey stability // Amer. Nat. 1977. V. 108. P. 207–228.
- Levin S.A., Segel L.A. Hypothesis for origin of planktonic patchiness // Nature. 1976. V. 259. P. 659.
- Lotka A.J. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams & Wilkins, 1925. 465 p.
- Luck R.F. Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach // Trends in Ecology and Evolution. 1990. V. 5. P. 196–199.
- Luckinbill L.S. Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum* // Ecology. 1973. V. 54. P. 1320–1327.
- Lynch L.D., Bowers R.C., Begon M., Thompson D.J. A dynamics refuge model and population regulation by insect parasitoids // J. Anim. Ecol. 1998. V. 67. P. 270–279.

- May R.M. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model // *J. Anim. Ecol.* 1978. V. 7. P. 833–844.
- Mimura M., Kawasaki K. Spatial segregation in competitive interaction-diffusion equations // *J. Math. Biol.* 1980. V. 9. P. 49–64.
- Mimura M., Murray J.D. On a diffusive prey-predator model which exhibits patchiness // *J. Theor. Biol.* 1978. V. 75. P. 249–252.
- Mimura M., Yamaguti M. Pattern formation in interacting and diffusive systems in population biology // *Adv. Biophys.* 1982. V. 15. P. 19–65.
- Murray J.D. *Mathematical Biology*. B.: Springer-Verlag, 1993. 767 p.
- Okubo A. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. B.: Springer-Verlag, 1980. 254 p.
- Okubo A., Chiang H.C. An analysis of the kinematics of swarming of *Anarete pritchardi* Kim (Diptera: Cecidomyiidae) // *Res. Popul. Ecol.* 1974. V. 16. P. 1–42.
- Okubo A., Chiang H.C., Ebbesmeyer C.C. Acceleration field of individual midges, *Anarete pritchardi* (Diptera: Cecidomyiidae), within a swarm // *Can. Entom.* 1977. V. 109. P. 149–156.
- Parrish J.K., Turchin P. Individual directions, traffic rules, and emergent pattern: a Lagrangian analysis // Eds Parrish J.K., Hamner W.M., Prewitt C.T. *Animal Aggregations: Three-Dimensional Measurement and Modeling*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. P. 126–142.
- Rosenzweig M.L. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time // *Science*. 1971. V. 171. P. 385–387.
- Turchin P. *Quantitative Analysis of Movement*. Sunderland: Sinauer, 1998. 406 p.
- Volterra V. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthier-Villars, 1931. 214 p.

Explicit Model for Searching Behavior of Predator

Yu. V. Tyutyunov^{1,2}, N. Yu. Sapoukhina^{1,2,3}, I. N. Senina^{1,2}, R. Arditi³

¹ *Department of Mathematical Ecology, Institute of Mechanics & Applied Mathematics, Rostov State University, Stachki ul. 200/1, Rostov-na-Donu 344090, Russia*
e-mail: tyutyun@math.rsu.ru, natas@math.rsu.ru, senina@math.rsu.ru

² *Mechanical and Mathematical Faculty, Rostov State University, Zorge ul. 5, Rostov-na-Donu 344090, Russia*

³ *Ecologie des populations et communautés, Institut national agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05, France*
e-mail: arditi@inapg@inra.fr

The authors present an approach for explicit modeling of spatio-temporal dynamics of predator-prey community. This approach is based on a reaction-diffusion-advection PDE system. Local kinetics of population is determined by logistic reproduction function of prey, constant natural mortality of predator and Holling trophic function. Searching behavior of predator is described by the advective term in predator balance equation assuming the predator acceleration to be proportional to the prey density gradient. The model was studied with zero-flux boundary conditions. The influence of predator searching activity on the community dynamics, in particular, on the emergence of spatial heterogeneity, has been investigated by linear analysis and numerical simulations. It has been shown how searching activity may effect the persistence of species, stabilizing predator-prey interactions at very low level of pest density. It has been demonstrated that obtaining of such dynamic regimes does not require the use of complex trophic functions.