

УДК 591.52(517.946)

МОДЕЛИРОВАНИЕ СТАЕОБРАЗОВАНИЯ КАК СЛЕДСТВИЯ АВТОТАКСИСА

© 2002 г. И. Н. Сенина, Ю. В. Тютюнов

НИИ механики и прикладной математики Ростовского государственного университета

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1

e-mails: senina@math.rsu.ru, ytyutyun@math.rsu.ru

Поступила в редакцию 13.02.2002 г.

На основе результатов наблюдений за стаеобразованием рыб и роением летающих насекомых построена и исследована простая математическая модель, описывающая агрегирование особей в результате автотаксиса – ориентации по градиенту собственной плотности популяции. Поскольку образование устойчивых скоплений такого рода происходит намного быстрее процессов воспроизводства и смертности, нет необходимости учитывать их в модели. Таким образом, общая численность популяции предполагается постоянной. Модель представляет собой систему двух дифференциальных уравнений с частными производными типа адвекция–диффузия. Несмотря на свою простоту, она демонстрирует возникновение пространственно-неоднородных структур, интерпретируемых как устойчивые стационарные скопления особей.

Пространственные перемещения животных обуславливаются различными факторами и связаны с определенными этапами жизненного цикла. В частности, миграции стайных рыб происходят в связи с наступлением периода нереста, образованием зимовальных скоплений, нагулом (Никольский, 1974). Во многих случаях миграции животных есть реакция на изменение и неоднородность факторов внешней среды и сопровождаются образованием временных скоплений особей: стай, косяков, роев и пр. Например, известно, что во время зимовки популяция азовской тюльки образуют скопления в наиболее теплых районах, но не агрегируется в условиях гомотермии (Луц, 1986). Л.Н. Доманевским (1971) отмечено, что самые плотные скопления марокканской сардины приурочены к районам с более заметными градиентами температуры, солености и большим содержанием кислорода. Аналогичным образом неоднородность среды влияет и на миграционное поведение речного угря (Овчинников и др., 1971).

Стаеобразование является одной из важнейших форм взаимоотношений животных, имеющее защитное, кормовое (поисковое) и приспособительное значения (Никольский, 1974), и характеризуется способностью особей к таксису – направленным перемещениям, интенсивность и направление которых определяются неоднородностью пространственного распределения некоторого стимула. В качестве последнего могут выступать как факторы внешней среды (температура, соленость, освещенность, корм, звук и т.д.), так и плотность самой популяции. В настоящей работе при построении математической модели стаеобразования именно

плотность популяции рассматривается в качестве стимула этого явления.

ЯВНЫЙ ПОДХОД К МОДЕЛИРОВАНИЮ НАПРАВЛЕННЫХ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ

В рамках эйлеровского подхода построим модель направленных пространственных перемещений особей, основанную на использовании дифференциальных уравнений с частными производными типа реакция – диффузия – адвекция (Колмогоров и др., 1937; Fisher, 1937; Turing, 1952; Keller, Segel, 1971; Levin, Segel, 1976; Levin, 1977; Mimura, Murray, 1978; Свирежев, Логофет, 1978; Okubo, 1980; Марри, 1983; Свирежев, 1987; Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1993; Czárán, 1998; Turchin, 1998). В общепринятых моделях таксиса направленные перемещения особей описываются адвективной компонентой скорости, которая в каждой точке пространства пропорциональна градиенту миграционного стимула (см. примеры: Czárán, 1998; Turchin, 1998; Березовская, Карев, 1999; Березовская и др., 1999). Механизмы потери устойчивости однородных по пространству распределений и возникновения неоднородных динамических режимов и стационарных пространственных структур в классических диффузионных системах и моделях таксиса хорошо изучены (см., например, Марри, 1983; Murray, 1993; Свирежев, 1987; Саранча, 1995; Березовская, Карев, 1999). Пространственно-неоднородные решения, как стационарные, так и динамические, возникают в таких моделях в результате взаимодействия локальной популяционной кинетики (воспроизводства и смертности) и пространственной динамики (адвекции и/или диф-

фузии). При этом необходимыми условиями существования пространственной неоднородности являются наличие в модели по крайней мере двух популяций (например, хищника и жертвы) и существенная нелинейность функций, описывающих локальные взаимодействия видов (см. примеры пространственных моделей сообществ: Марри, 1983; Czárán, 1998). Однако очевидно, что стаеобразование – процесс, протекающий намного быстрее размножения и гибели, а потому адекватная модель должна демонстрировать пространственно-неоднородные режимы и без учета локальной кинетики, т.е. как результат только пространственного поведения особей. Кроме того, чтобы описать процесс образования скоплений особей в результате ориентации лишь по градиенту собственной плотности (автотаксиса), следует рассматривать изолированную популяцию, предполагая постоянство значений факторов среды. Таким образом, общепринятая концепция представления таксиса не позволяет смоделировать процесс формирования скоплений в вышеизложенных условиях, следовательно, необходимо описывать таксис иначе.

Основываясь на результатах исследований кинематических характеристик движения животных (Okubo, Chiang, 1974; Okubo et al., 1977; Parrish, Turchin, 1997), будем предполагать, что таксис обуславливается не скоростью как таковой, а ускорением, которое в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв, а в общем случае – градиенту некоторого стимула (см. Говорухин и др., 1999, 2000; Тютюнов и др., 2001). Например, Окубо с соавт. (Okubo, Chiang, 1974; Okubo et al., 1977), анализируя снятые на киноплёнку траектории движения роящихся мошек, определили, что ускорение движения каждого насекомого равно нулю в центре роя (где плотность мошек максимальна, а градиент плотности равен нулю) и возрастает с удалением от центра, достигая своего максимума на границе (где плотность минимальна, а градиент максимален). Зависимость ускорения особей от расстояния до центра роя изображена на рис. 1. Похожая пространственная ориентация по градиенту собственной плотности обнаружена у рыб, образующих косяки (Parrish, Turchin, 1997). Ускорение рыб в описываемых случаях направлено в центр стаи, где движения особей также теряет направленную компоненту, приобретая случайный характер, поскольку градиент плотности рыб в центре равен нулю. На границе стаи притяжение особей к центру имеет самое высокое значение. Такой кинематический анализ может служить основой представления пространственного поведения особей в лагранжевых моделях, описывающих перемещения каждой отдельно взятой особи, ускорение которой пропорционально градиенту стимула движения (Kareiva, 1982; Turchin, 1998; Flierl et al., 1999). Тем

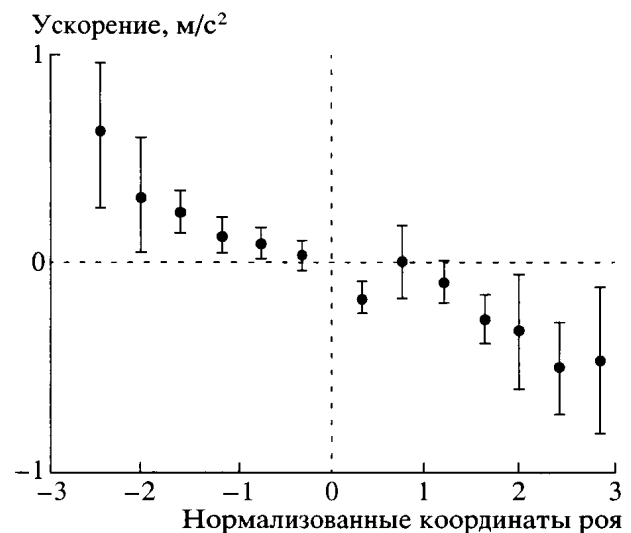


Рис. 1. Средние значения ускорения мошек в зависимости от расстояния до центра роя (Turchin, 1998). Нулевая нормализованная координата совпадает с центром скопления, одно деление по оси абсцисс соответствует стандартному отклонению положений особей относительно центра роя. Отрезки вокруг среднего показывают 90%-ные доверительные интервалы.

не менее нет никаких препятствий для использования результатов этого анализа и в рамках эйлеровых моделей. Одним из примеров удачного использования диффузионных моделей является работа (Seno, Nakai, 1995), авторы которой описывают стаеобразование молодежи цихлид в оз. Танганика, основываясь на экспериментальных данных.

Гипотеза о пропорциональности ускорения градиенту стимула была ранее использована нами и соавторами (Говорухин и др., 1999, 2000) при описании поисковой активности хищника в системе хищник – жертва. Такой подход позволяет даже при отсутствии в модели воспроизводства и смертности хищников получать пространственно-неоднородные режимы: пятнистость распределения сообщества генерируется исключительно пространственным поведением хищника (Сапухина, Тютюнов, 2000; Тютюнов и др., 2001; 2002; Arditi et al., 2001). Для сравнения напомним, что при использовании общепринятого подхода к описанию таксиса возникновение неоднородных режимов в диффузионных моделях обуславливается наличием предельных циклов в соответствующих точечных моделях или существенной нелинейностью трофических функций (Mimura, Kawasaki, 1980; Mimura, Yamaguti, 1982; Czárán, 1998; Березовская, Карев, 1999).

Итак, в рамках предложенной гипотезы моделирования таксиса рассмотрим систему уравнений адвекция – диффузия, в которой ускорение перемещения особей изолированной популяции определяется градиентом собственной плотности. Не учитывая никакие процессы, кроме направленного движения, проанализируем условия, при которых

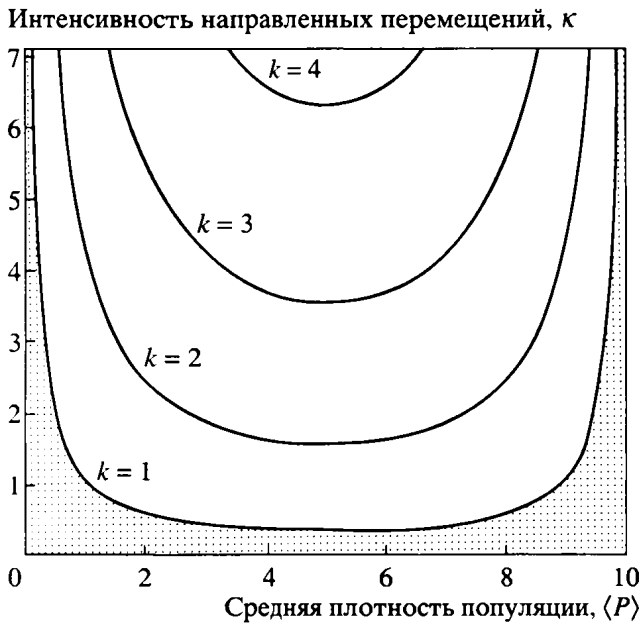


Рис. 2. Критические кривые устойчивости первых четырех мод однородного равновесия (4) при $\delta_v = 0.05$, $\delta_p = 0.5$ и $P_{\max} = 10$. Заштрихованная область соответствует устойчивости однородного равновесия (4) относительно возмущения с любым волновым числом k .

однородное распределение теряет устойчивость и возникают стационарные пространственно-неоднородные решения, которые можно интерпретировать как устойчивые скопления особей.

МОДЕЛЬ И ЛИНЕЙНЫЙ АНАЛИЗ

Опишем состояние популяции скалярным полем плотности $P = P(x, t)$ и векторным полем скоростей направленных перемещений особей $\mathbf{v} = \mathbf{v}(x, t)$, где \mathbf{x} – вектор пространственных координат, а t – время. Пространственно-временную динамику будем моделировать следующей системой уравнений

$$\frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} = \kappa \nabla P \left(1 - \frac{P}{P_{\max}} \right) + \delta_v \Delta \mathbf{v}; \quad (1)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} + \operatorname{div}(P\mathbf{v}) = \delta_p \Delta P, \quad (2)$$

где κ – показатель интенсивности активных направленных перемещений особей, δ_v , δ_p – диффузионные коэффициенты. Локальные вариации численности популяции в системе (1), (2) происходят лишь вследствие диффузионных и адвективных переносов. Диффузионный член в уравнении баланса популяционной плотности (2) описывает ненаправленные (случайные) перемещения особей, адвективный – направленные. Изменение скорости адвекции задается уравнением (1), отражающим зависимость ускорения движения особей от градиента плотности ∇P . Диффузия в этом уравнении ин-

терпретируется как выравнивание скоростей в результате стайных эффектов. Параметр P_{\max} определяет критическое значение плотности, превышение которого приводит к смене агрегирования особей отталкиванием, т.е. при $P > P_{\max}$ движение животных по градиенту собственной плотности заменяется движением против градиента.

Граничные условия, в значительной мере определяющие вид решения, зададим таким образом, чтобы граница рассматриваемого местообитания была непроницаема:

$$\mathbf{n} \cdot \mathbf{v}|_{\mathbf{x} \in \partial\Omega} = \mathbf{n} \nabla P|_{\mathbf{x} \in \partial\Omega} = 0, \quad (3)$$

где $\partial\Omega$ – граница ареала Ω , а \mathbf{n} – вектор нормали.

Согласно модели (1–3), среднее значение плотности особей не меняется со временем:

$$\langle P \rangle = [\operatorname{Vol}(\Omega)]^{-1} \int_{\Omega} P(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} = \operatorname{const}.$$

Приведем результаты аналитического исследования одномерного случая модели (1–3) на отрезке $[0, L]$. Модель имеет однородное по пространству равновесие

$$(v^* = 0, P^* = \langle P \rangle). \quad (4)$$

Линейный анализ (см. описание метода, например: Марри, 1983) заключается в исследовании устойчивости равновесия (4) относительно малого возмущения. Для этого решения системы, линеаризованной в окрестности равновесия (4), удовлетворяющей граничным условиям (3), будем искать в виде ряда:

$$(v, p) = \sum_{k=1}^{\infty} \left(v_k \sin \frac{\pi k}{L} x, p_k \cos \frac{\pi k}{L} x \right) \exp \lambda_k t,$$

где $k = 1, 2, \dots$ – пространственные частоты возмущений равновесия (4). Анализ показывает, что при $\kappa = 0$ однородное равновесие (4) устойчиво, так как $\operatorname{Re} \lambda_k < 0$ для всех k , и монотонно теряет свою устойчивость относительно малого возмущения с пространственной частотой k (т.е. $\operatorname{Re} \lambda_k > 0$ хотя бы для одного k и $\operatorname{Im} \lambda_k = 0$), если выполняется условие:

$$\kappa P^* (1 - P^*/P_{\max}) > \delta_v \delta_p (\pi k/L)^2. \quad (5)$$

Критические кривые устойчивости первых четырех мод однородного равновесия (4) изображены на рис. 2 на плоскости (P^*, κ) . При увеличении параметра активности направленных перемещений κ пересечение критической кривой на плоскости означает потерю устойчивости однородного равновесия для моды, соответствующей пространственной частоте k . Очевидно, необходимым условием выполнения неравенства (5) является $P^* < P_{\max}$.

Аналогичный механизм структурообразования описан в книге И. Пригожина и И. Стенгерс (2001). Образование устойчивого скопления ли-

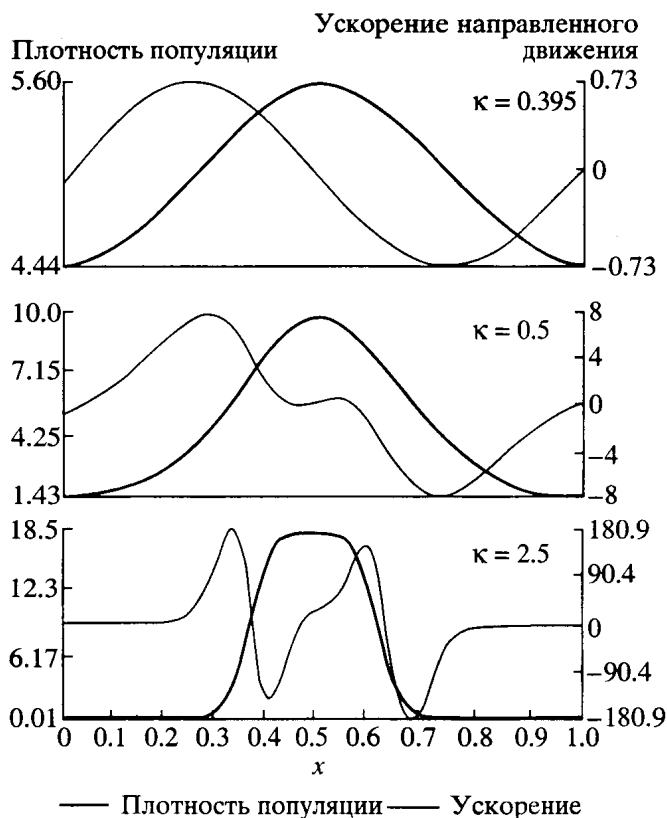


Рис. 3. Результаты численного решения одномерного случая системы (1–3). Установление неоднородных стационарных распределений с увеличением параметра активности пространственных перемещений κ . Параметры модели: $\delta_v = 0.05$, $\delta_p = 0.5$, $L = 1$, $P_{\max} = 10$, $P^* = 5$.

чинок жука *Dendroctonus micans* Scol происходит вследствие взаимодействия случайного движения личинок и их реакции на градиент синтезируемого ими феромона. В результате при достаточно большой плотности скопления возникает и быстро растет в центре экспериментальной установки. При очень малых плотностях устойчивое скопление не образуется. Данный эксперимент хорошо согласуется с неравенством (5) (см. также рис. 2): при плотности особей, близкой к нулю, однородное распределение устойчиво.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выводы аналитического исследования были подтверждены и дополнены численными расчетами. Эксперименты с одномерной и двумерной сеточными аппроксимациями модели (1–3) показали, что при превышении параметром κ критических значений, определяемых неравенством (5), наблюдается образование устойчивого стационарного скопления особей (см. рис. 3), или, другими словами, неоднородного по пространству решения, не зависящего от времени. На рис. 3 изображены установившиеся пространственные распределения плотности и

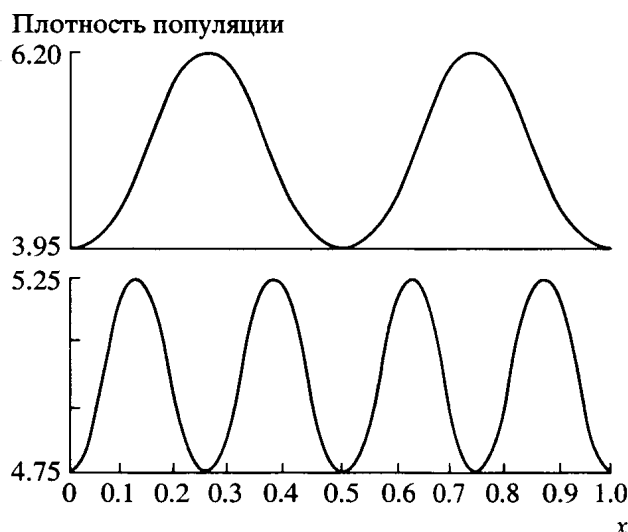


Рис. 4. Возникновение более сложных пространственных распределений особей, соответствующих высоким значениям κ : $\kappa = 1.6$ (верхний график), $\kappa = 6.3$ (нижний график).

ускорения направленных перемещений для надкритических значений (P^* , κ). Заметим, что распределение ускорения особей внутри скопления, рассчитанное по формуле $\kappa \nabla P(1 - P/P_{\max})$, качественно подобно реальной ситуации, наблюдаемой при роевании мошек (см. рис. 1). При сопоставлении рис. 3 и 2 видно, что даже при пересечении критической кривой, соответствующей $k = 2$, вид пространственно неоднородного распределения плотности популяции качественно не меняется. Очевидно, вид решения системы (1–3) зависит от начального возмущения. Так, стартуя с другого распределения, при значениях коэффициента активности направленных перемещений κ , соответствующих пространственной частоте $k = 2$ и выше, наблюдается установление высокочастотных распределений: неоднородность распределения популяции становится более выраженной при уменьшении характерных размеров пятен (см. рис. 4).

Важно отметить, что предложенный метод описания стаеобразования позволяет избежать усложнения модели, связанного с необходимостью включения в нее других процессов, обуславливающих динамику популяции и, как правило, происходящих на более медленной временной шкале, для того, чтобы получить пространственно-неоднородные решения. Например, аналогичная модель с классическим представлением таксиса, т.е. краевая задача (2), (3), в которой не ускорение, а скорость v определяется градиентом плотности популяции: $v = \kappa \nabla P(1 - P/P_{\max})$, не имеет устойчивых неоднородных по пространству решений.

Итак, модель, использующая гипотезу о пропорциональности ускорения градиенту собственной плотности, демонстрирует решения, имеющие оче-

видную биологическую интерпретацию – образование устойчивых скоплений особей. В природе встречается множество различных механизмов структурообразования, и нами рассмотрен один из самых простых механизмов стаеобразования в результате автотаксиса, который присущ организмам, способным агрегироваться, изменяя направление и скорость движения в зависимости от степени неоднородности распределения стимула. Несмотря на то, что в модели не учитываются ни морфологические особенности агрегирующихся особей, ни наличие внешнего воздействия, ни тем более сложные формы социального поведения, феноменологическая гипотеза, положенная в основу модели, представляется довольно общей, позволяя, например, рассмотреть в качестве стимула к агрегированию и некий внешний фактор. Подобный подход при моделировании формирования рыбного косяка использован Сено и Накаи (Seno, Nakai, 1995), предположивших, что на каждую рыбу в стаде одновременно действуют противоположные силы, вызывающие агрегирование и рассеивание особей. Однако модель Сено и Накаи требует явного определения “потенциала среды” – функционала, задающего центростремительные силы, который достигает своего минимума в центре стада.

Дальнейшее развитие предложенной модели может заключаться в рассмотрении нескольких независимых стимулов таксиса, определяющих образование пространственных скоплений активно перемещающихся в пространстве животных. Предложенный подход может быть полезным, в частности, при построении моделей, предназначенных для оценки величин и размеров косяков промысловых рыб (см., например, Niwa, 1996).

Выполнение работы частично финансировалось грантами РФФИ (№ 00-01-00725) и U.S. CRDF (REC-004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физ. наук. 1999. Т. 169. № 9. С. 1011–1024.
- 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.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В. Медленный таксис в модели хищник – жертва // ДАН. 2000. Т. 372. № 6. С. 730–732.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Сенина И.Н., Тютюнов Ю.В. Моделирование активных миграций пространственно-распределенной популяции // Обозрение прикладной и промышленной математики. М.: Научное изд-во “ТВП”. 1999. Т. 6. Вып. 2. С. 271–295.
- Доманевский Л.Н. К вопросу о реакции на искусственный свет некоторых видов рыб у западного побережья Африки // Вопросы поведения рыб: Труды АтлантНИРО. Вып. XXXVI / Под ред. Овчинникова В.В. Калининград, 1971. С. 29–36.
- 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.
- Луц Г.И. Экология и промысел азовской тюльки: Рекомендации. Ростов н/Д: Кн. изд-во, 1986. 88 с.
- Марри Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии: Лекции о моделях. М.: Мир, 1983. 397 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.
- Овчинников В.В., Галактионов Г.З., Полонников Р.И., Еришов Л.А. Исследование ориентации европейского речного угря (*Anguilla anguilla* L.) в миграционный период // Вопросы поведения рыб: Труды АтлантНИРО. Вып. XXXVI / Под ред. Овчинникова В.В. Калининград, 1971. С. 11–24.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой / Пер. с англ. Данилова Ю.А. 3-е изд. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 312 с.
- Сапухина Н.Ю., Тютюнов Ю.В. Влияние миграций насекомых на регуляторную роль энтомофага при биологическом контроле популяции вредителя // Компьютерное моделирование. Экология / Под ред. Угольницкого Г.А. М.: Вузовская книга, 2000. С. 36–57.
- Саранча Д.А. Биомоделирование. М.: Изд-во ВЦ РАН, 1995. 102 с.
- 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.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина 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.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 2. С. 137–148.
- 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.
- Czárán T. Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1998. 284 p.
- 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.
- Kareiva P. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination // Ecol. Monographs. 1982. V. 52. P. 261–282.
- 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 pathiness // *Nature*. 1976. V. 259. P. 659.
- 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.
- Niwa H.-S. Mathematical model for the size distribution of fish shoals // *Computers Math. Applic.* 1996. V. 32. P. 79–88.
- 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 // *Animal Aggregations: Three-Dimensional Measurement and Modeling* / Eds Parrish J.K., Hamner W.M., Prewitt C.T. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. P. 126–142.
- Seno H., Nakai K. Mathematical analysis on fish shoaling by a density-dependent diffusion model // *Ecological Modelling*. 1995. V. 79. P. 149–157.
- Turchin P. Quantitative analysis of movement: Measuring and modeling population distribution in animals and plants. Sanderland: Sinauer, 1998. 406 p.
- Turing A.M. On the chemical basis of morphogenesis // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1952. V. B237. P. 37–72.

Modeling of School and Swarm Formation as a Consequence of Autotaxis

I. N. Senina, Yu. V. Tyutyunov

Department of Mathematical Methods in Economics and Ecology, Institute of Mechanics & Applied Mathematics, Rostov State University, Stachki st. 200/1, Rostov-on-Don 344090, Russia
e-mail: senina@math.rsu.ru, tyutyun@math.rsu.ru

The simple model of school and swarm formation is proposed within the frameworks of Eulerian space models (reaction-diffusion-advection system). Assuming that the schooling and the processes of birth-and-death act on different time scales, we have excluded the local kinetics of species (the reaction term) from the model. The spatial dynamics of animals is circumscribed by scalar field of density and vector field of velocity. The basis of animal aggregation in space is the ability of animals to move in certain direction, i.e. taxis. As an example of swarming strategy the behavior of midges is taken: we presume that individuals accelerate towards higher swarm density but change direction when the density exceeds some maximum. In other words, acceleration of movement is assumed to be proportional (with density-dependent coefficient of proportionality) to the gradient of species density. This statement poses the equation for species velocity. Thus, our model adds the differential equation for velocity of autotaxis to the standard advection-diffusion model. The linear analysis of 1D problem with zero-flux boundary conditions has showed that homogeneous nonzero equilibrium loses its stability when the movement rate of animals (coefficient of proportionality in velocity equation) overpasses some bifurcation value. The numerical experiments have confirmed analytical results, displaying stationary spatially heterogeneous solution (standing waves) for the detected supercritical value of the movement rate.