

УДК 519.6:577.95

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ АКТИВНЫХ МИГРАЦИЙ КАК СТРАТЕГИИ ПИТАНИЯ В ТРОФИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВАХ

© 2001 г. Ю. В. Тютюнов^{1,2}, Н. Ю. Сапухина^{1,2},
А. Б. Моргулис², В. Н. Говорухин²

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

² Механико-математический факультет РГУ
344090 Ростов-на-Дону, ул. Зорге, 5

e-mail: ytyutyun@math.rsu.ru

Поступила в редакцию 27.01.2000 г.

Предлагается схема явного описания активных направленных миграций популяций для моделей типа хищник – жертва. Основное предположение состоит в том, что ускорение направленного перемещения популяции хищника пропорционально градиенту плотности популяции жертвы. Построены и численно исследованы модели динамики пространственно распределенных двух- и трехуровневых сообществ. Устойчивость равновесий модели двух трофических уровней исследована аналитически. Показано, что в случае замкнутого ареала высокая миграционная активность хищника обеспечивает устойчивость сложных пространственно неоднородных режимов даже при постоянной численности популяции хищника. При этом как суммарное потребление жертв хищниками, так и общее количество жертв значительно превышает значения, соответствующие равновесному однородному режиму, реализующемуся при неспособности хищников к направленным перемещениям. В трехуровневой трофической системе растительный ресурс–вредитель–хищник увеличение миграционной активности хищника может привести к одновременному возрастанию как его собственной численности, так и численности вредителя при снижении биомассы ресурса. Этот результат интерпретируется как пример неэффективности биологического контроля при использовании хищников с высокой поисковой способностью.

Являясь важнейшим поведенческим механизмом, пространственные миграции животных играют значительную роль в популяционной динамике, обеспечивая возможность расселения популяций, реколонизации локально вымерших местообитаний и поиска оптимальных условий среды (Бигон и др., 1989; Марти, 1980; Мак-Фарленд, 1988). Естественным образом различают случайные и направленные миграции (таксис). При математическом описании эти два типа миграций интерпретируются как адвективный (направленный) и диффузионный потоки особей. Соответствующие модели представляют собой системы дифференциальных уравнений в частных производных типа реакция–диффузия–адвекция, в которых под реакцией понимается вся совокупность локальных внутри- и межпопуляционных отношений в моделируемом сообществе (Марри, 1983; Мургау, 1993; Домбровский, Маркман, 1983; Свирежев, 1987). Исторический приоритет использования моделей такого рода принадлежит А.Н. Колмогорову с соавт. (1937) и Фишеру (Fisher, 1937), независимо друг от друга предложившими модель реакция – диффузия для описания пространственно-временной динамики популяции. Необходимость моделирования направленных миграций привела к ус-

ложению диффузионного члена, позволяющему учесть анизотропию случайных перемещений организмов (модели кросс-диффузии) (Кергер, 1959; Жорне, 1977), а затем к появлению моделей, непосредственно учитывающих адвекцию и скорость активных миграций (Czárán, 1998). Такие модели лучше отражают суть таксиса: движение организмов в определенном направлении, обусловленном внешними стимулами. Стимулами могут являться как привлекающие факторы (например, пятно с высокой концентрацией корма), так и отталкивающие (например, возможность оказаться жертвой) (Менджел, Кларк, 1992). В каждой точке ареала направление миграции определяется характером стимула, а интенсивность миграции – неоднородностью его пространственного распределения. Распространенный способ учета таксиса – представление скорости направленного перемещения v взвешенной суммой градиентов различных миграционных стимулов S :

$$v = \sum_i k_i \nabla S_i. \quad (1)$$

В недавних исследованиях моделей, основанных на предположении типа (1), обнаружены существенно неоднородные режимы – периодические

бегущие волны (Березовская и др., 1999; Березовская, Караев, 1999). Эти волны, однако, существуют лишь при нелинейной зависимости коэффициентов k_i от S_i и от плотности популяции мигранта. Отметим также, что вопрос об устойчивости таких режимов остается открытым.

Мы предполагаем, что не скорость сама по себе, а ускорение активного перемещения мигрантов зависит от градиента стимула:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \phi(\nabla S_i).$$

Результаты анализа зависимости ускорения от градиента стимула приведены в монографии Турчина (Turchin, 1998). Им обобщены результаты наблюдений за процессами стаеобразования рыб (Parrish, Turchin, 1997) и формирования роя летающих насекомых (Osubo et al., 1977). В этих случаях ускорение движения особей направлено к центру собственных скоплений и зависит от их плотности. Абсолютное значение ускорения равно нулю в центре образуемого скопления, где градиент плотности близок к нулю, возрастает при удалении от центра и достигает максимума на границе, где градиент плотности максимален.

Предположим, что изменения величины скорости и направления миграции популяции определяются единственным стимулом – пространственным распределением пищевого ресурса. В этом случае в каждой точке ареала ускорение $\frac{\partial v}{\partial t}$ будет сонаправлено к градиенту плотности пищи ∇S . Зависимость абсолютной величины ускорения от абсолютной величины градиента предполагается монотонно возрастающей функцией. Рассмотрим в качестве $\phi(\nabla S)$ простую линейную зависимость: в каждой точке ареала ускорение направленного движения популяции прямо пропорционально значению градиента пространственного распределения пищи:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \nabla S. \quad (2)$$

Параметр k характеризует миграционную активность моделируемой популяции. Заметим, что при однородном распределении стимула (т.е. при $\nabla S = 0$) ускорение равно нулю в каждой точке ареала. В этом случае движение особей равномерно и прямолинейно, а изменение скорости возможно лишь под действием внешних сил. Например, сопротивление среды движению особей можно учесть, переписав уравнение (2) в виде

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \nabla S - lv, \quad (3)$$

где l – коэффициент сопротивления среды. В частном случае, при стремлении к бесконечности параметров k и l , так что $k/l \sim 1$, уравнение (3)

переходит в уравнение (1), в котором $i = 1$. При описании скорости таксиса соотношением (1) движение особей безынерционно, т.е. скорость миграции мгновенно адаптируется к изменению распределения стимула. В связи с этим модели, в которых пространственное поведение популяций описывается по схеме (1), назовем моделями *быстрого таксиса*, а модели, основанные на гипотезе (3), – моделями *медленного таксиса*. В дальнейшем, для простоты, мы будем предполагать l пренебрежимо малым.

Модель активного преследования жертв хищником, в которой миграции популяций описываются уравнениями типа (3), была сформулирована К.Э. Плехотниковым (1981, 1993). Однако она осталась неисследованной, так как автор сразу перешел к ее аппроксимации моделью быстрого таксиса.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ МОДЕЛЬ ЖЕРТВА–АКТИВНЫЙ ХИЩНИК

Рассмотрим сообщество хищник–жертва, распределенное на отрезке $[0, L]$. Предположение одномерности местообитания упрощает формулировку модели и изложение материала, не ограничивая общности выводов, в двумерном и трехмерном случаях результаты аналогичны. Плотности популяций хищника и жертвы в точке $x \in [0, L]$ в момент времени t описываются переменными $P = P(x, t)$ и $N = N(x, t)$ соответственно. Для скорости и ускорения хищника мы будем использовать скалярные величины $v(x, t)$ и $\frac{\partial v(x, t)}{\partial t}$. Жертвы предполагаются неспособными к направленным пространственным перемещениям. Помимо активных миграций хищники, как и жертвы, совершают случайные перемещения, которые будем описывать диффузионными членами соответствующих балансовых уравнений. Предполагается, что воспроизводство жертв подчиняется логистическому закону, а индивидуальный рацион хищника, в соответствии с моделью Лотки–Вольтерра линейно зависит от плотности жертв. Таким образом, пространственная модель динамики сообщества жертва – активный хищник представляет собой систему дифференциальных уравнений в частных производных:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= rN(1 - N/K) - \gamma NP + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= -\frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{aligned} \right\}. \quad (4)$$

Здесь r – коэффициент воспроизводства; K – емкость среды; γ – скорость выедания жертв; k – миграционная активность хищника; $\delta_N, \delta_P, \delta_v$ – диффузионные коэффициенты. Диффузия скорости δ_v интерпретируется как выравнивание скоростей мигрирующих особей, находящихся вблизи друг от друга, обусловленное стайными эффектами и конкуренцией за пространство. Все параметры в (4) являются положительными константами.

Прежде всего нас интересует влияние активных миграций на динамику сообщества, поэтому уравнение для популяции хищника не учитывает процессы воспроизводства и смертности. Иными словами, мы допускаем, что эти процессы протекают значительно медленнее, чем воспроизводство жертв, хищничество и миграции. Такая ситуация характерна для сезонно размножающихся, долго живущих видов. Ареал сообщества предполагается замкнутым, т.е. адвективные и диффузионные потоки особей через границу местообитания отсутствуют:

$$v|_{x=0,L} = \frac{\partial N}{\partial x}|_{x=0,L} = \frac{\partial P}{\partial x}|_{x=0,L} = 0. \quad (5)$$

В силу (4, 5) средняя плотность популяции хищника

$$\bar{P} = \frac{1}{L} \int_0^L P(x, t) dx$$

есть величина постоянная, т.е. со временем может изменяться лишь пространственное распределение популяции.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ НЕОДНОРОДНЫХ РЕЖИМОВ

Рассмотрим качественные изменения динамики модели (4), (5), происходящие вследствие вариации значения средней плотности популяции хищников \bar{P} , которую в силу свойства консервативности следует рассматривать как параметр. Коэффициенты $\gamma, K, r, \delta_N, \delta_P, \delta_v, k$ будем считать фиксированными.

Начнем с устойчивости однородных равновесий $(N^*, P^*, 0)$ системы (4). Помимо семейства тривиальных равновесий с нулевым значением плотности жертв $(0, \bar{P}, 0)$ существует семейство однородных решений вида $(K(1 - \gamma\bar{P}/r), \bar{P}, 0)$. И нулевые, и ненулевые однородные равновесия системы (4) соответствуют равновесиям точечной модели

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - N/K) - \gamma N\bar{P}. \quad (6)$$

Равновесие модели (6) $N^* = K(1 - \bar{P}/r)$ является положительным и устойчивым для любого значения плотности популяции хищника $\bar{P} \in [0, r/\gamma)$. С уве-

личением \bar{P} плотность популяции жертв убывает линейно, достигая нуля при $\bar{P} = r/\gamma$. При этом становится устойчивым однородное нулевое равновесие $N^* = 0$, сохраняющее устойчивость для всех $\bar{P} \geq r/\gamma$.

Иную картину демонстрирует модель (4), (5). Оказывается, что возникновение нетривиального, пространственного неоднородного режима происходит при потере устойчивости положительного $(N^* \neq 0)$ однородного равновесия. Устойчивость этого равновесия относительно малых возмущений удалось исследовать аналитически. Было показано, что для любых фиксированных $\gamma, K, r, \delta_N, \delta_P, \delta_v$ найдется такое k_* , что если $k < k_*$, то положительное однородное равновесие устойчиво при всех $\bar{P} \in (0, r/\gamma)$. Если $k > k_*$, то существуют такие $\bar{P}_k^1, \bar{P}_k^2 \in (0, r/\gamma)$, причем $\bar{P}_k^1 < \bar{P}_k^2$, что положительное однородное равновесие устойчиво при $\bar{P} \in (0; \bar{P}_k^1) \cup (\bar{P}_k^2; r/\gamma)$ и неустойчиво при $\bar{P} \in (\bar{P}_k^1; \bar{P}_k^2)$. Нижнее критическое значение \bar{P}_k^1 тем меньше, а верхнее \bar{P}_k^2 тем больше, чем более выражено преобладание направленных миграций над диффузионными пространственными перемещениями.

При $\bar{P} = \bar{P}_k^1$ (как и при $\bar{P} = \bar{P}_k^2$) существует нейтральное малое возмущение однородного равновесия $(N^*, \bar{P}, 0)$ вида

$$(\hat{N}, \hat{P}, \hat{v}) = e^{\lambda t} (N_\lambda \cos x, P_\lambda \cos x, v_\lambda \sin x) + \dots,$$

где $\text{Re} \lambda = 0, \text{Im} \lambda > 0, N_\lambda, P_\lambda, v_\lambda$ – комплексные числа, а многоточие обозначает комплексно сопряженное выражение. Это нейтральное возмущение превращается в возрастающее ($\text{Re} \lambda > 0$), когда параметр \bar{P} , увеличиваясь, проходит через критическое значение \bar{P}_k^1 . Хорошо известно (см., например, Марсен, Мак-Кракен, 1980), что такой переход сопровождается потерей устойчивости основного режима и возникновением малых автоколебаний, так называемой бифуркацией Пуанкаре–Андронов–Хопфа. Из теории этой бифуркации следует, что при околочитических значениях \bar{P} малая окрестность положительного $(N^* \neq 0)$ однородного равновесия в фазовом пространстве системы (4), (5) содержит предельный цикл. Этому предельному циклу соответствуют волны плотностей популяций максимальной длины.

Продолжение периодического режима в область $\bar{P} > \bar{P}_k^1$, а также качественный анализ дальнейших переходов выполнялись численно. Оказалось, что неоднородные устойчивые режимы существуют не только в интервале $(\bar{P}_k^1; \bar{P}_k^2)$, где

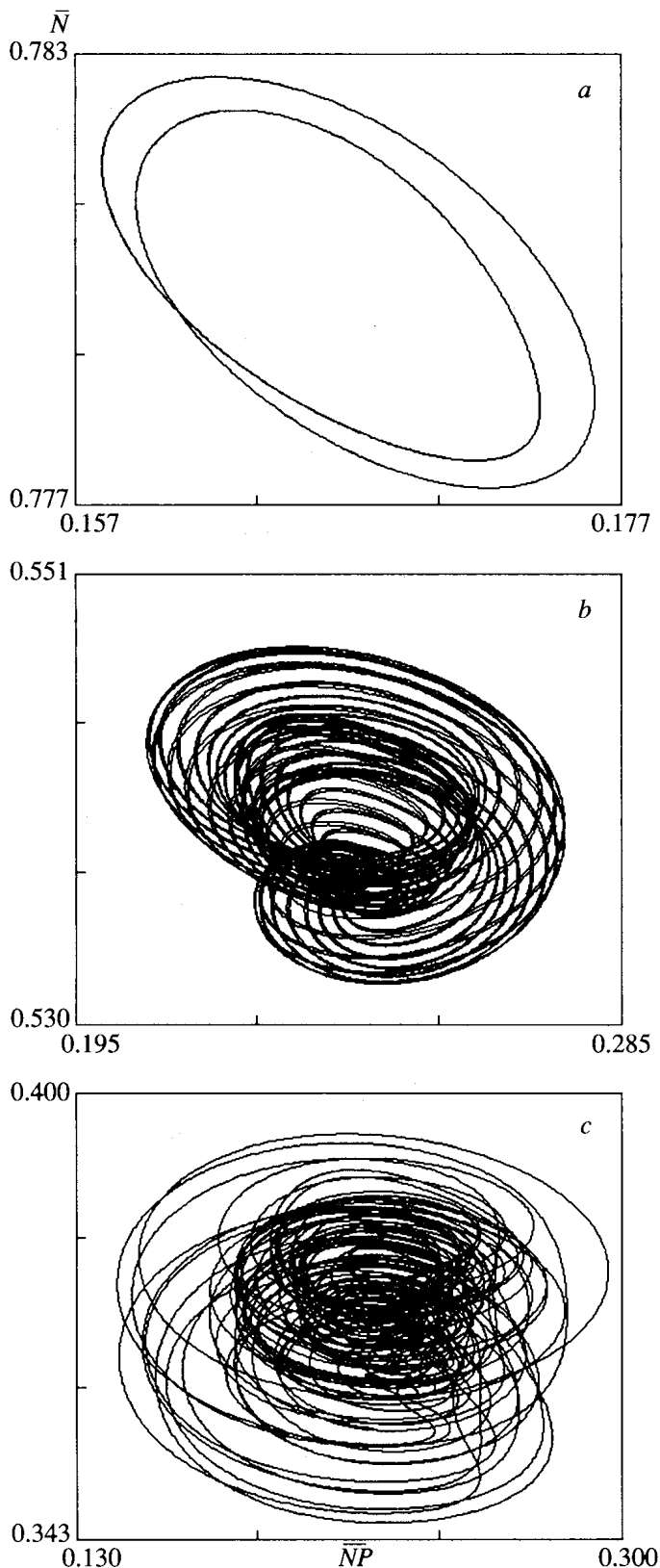


Рис. 1. Проекция фазовой траектории модели (4), (5) на плоскость (NP, \bar{N}) . Значения параметров: $L = \pi$; $k = 6.0$; $\delta_v = 0.00001$; $\delta_p = 0.2$; $\delta_N = 0.005$; $r = 1$; $K = 1$; $\gamma = 1$. Удвоенный устойчивый периодический режим достигается при $\bar{P} = 0.22$ (a), квазипериодический режим при $\bar{P} = 0.47$ (b) и хаотический режим при $\bar{P} = 0.65$ (c).

однородные равновесия неустойчивы, но и сосуществуют с устойчивым однородным равновесием при не слишком больших значениях $\bar{P} > \bar{P}_k^2$ (в том числе при $\bar{P} > r/\gamma$, см. результаты численных экспериментов ниже). Более того, траектории притягиваются к неоднородному режиму даже при весьма малых начальных неоднородностях. Сложность наблюдаемых бифуркационных сценариев возрастала с ростом отношения миграционной активности к диффузии. Возможные варианты пространственно неоднородных динамических режимов модели (4), (5) включают в себя автоколебания, торы и хаос (см. рис. 1). Наиболее сложным сценарием был следующий: равновесный однородный режим с ненулевым значением плотности жертв \rightarrow периодический режим \rightarrow периодический режим удвоенного периода \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow хаотический режим \rightarrow квазипериодический режим \rightarrow периодический режим \rightarrow однородное распределение хищника при отсутствии жертв. Отметим, что при использовании сеточных и галеркинских аппроксимаций исходной системы (4), (5) были получены идентичные результаты.

Обратим внимание на то, что для $k < k_*$ одно из однородных равновесий модели является устойчивым при любых значениях \bar{P} и, судя по численным экспериментам, притягивает все траектории, независимо от малости начального возмущения. По сути, динамика системы с хищником, миграционная активность которого не превышает некоторого порога, не отличается от поведения системы, учитывающей только случайные перемещения особей.

Для конечных областей возможность образования устойчивых пятнистых структур в двухкомпонентных химических и биологических системах хорошо изучена (Turing, 1952; Марри, 1983; Fife, 1976), в том числе и для систем хищник – жертва (Mimura, Murray, 1978; Murray, 1993). Условия возникновения подобных структур в диффузионных моделях хищник – жертва требуют, как минимум, использования в модели существенных нелинейностей. Как было показано, предложенная модель медленного таксиса (4), (5) позволяет легко описать сложные пространственно неоднородные режимы даже для консервативной численности популяции хищника и простых линейных трофических функций. Заметим, что в модели, отличающейся от (4), (5) лишь гипотезой быстрого таксиса (1), хотя бы одно из однородных равновесий устойчиво при любых значениях параметров k и \bar{P} . Последнее обстоятельство, по-видимому, сужает область применения моделей быстрого таксиса до описания динамики популяций хищников с относительно интенсивным воспроизводством.

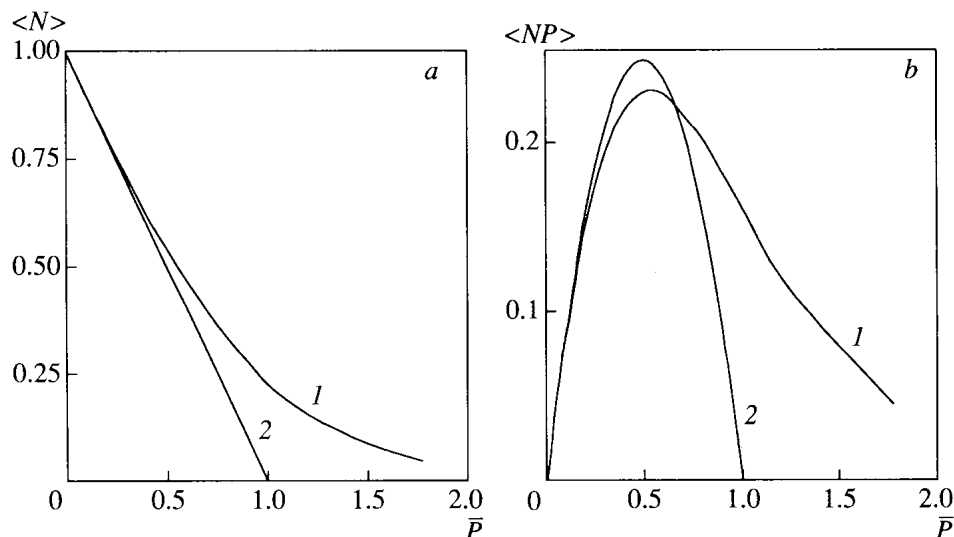


Рис. 2. Зависимость осредненных по пространству и времени величин плотности популяции жертв $\langle N \rangle$ (a) и суммарных рационов хищников $\langle NP \rangle$ (b) от средней плотности популяции хищника \bar{P} . Линия 1 соответствует модели медленного таксиса (4), (5), линия 2 – точечной модели (6).

ЧИСЛЕННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Представляется важным не только сам факт существования устойчивых пространственно неоднородных режимов, но и исследование возникающих при этом качественных изменений межпопуляционных отношений. Сравним некоторые характеристики модели медленного таксиса (4), (5) и точечной модели (6). Такое сравнение позволяет выделить те особенности динамики системы, которые проявляются благодаря присутствию в модели (4), (5) явного описания активного пространственного поведения популяций.

Рассмотрим плотность популяции жертв $N(x, t)$ и суммарный рацион хищников $N(x, t)P(x, t)$, осредненные по пространству и времени:

$$\langle N \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \left(\frac{1}{L} \int_0^L N(x, t) dx \right) dt, \quad (7)$$

$$\langle NP \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \left(\frac{1}{L} \int_0^L N(x, t) P(x, t) dx \right) dt, \quad (8)$$

Для равновесия N^* точечной модели (6) и соответственно для однородных по пространству динамических режимов модели (4), (5) величины (7), (8) вычисляются как

$$\langle N \rangle = N^* = \begin{cases} K(1 - \gamma \bar{P}/r); & \bar{P} < r/\gamma \\ 0; & \bar{P} \geq r/\gamma \end{cases}, \quad (9)$$

$$\langle NP \rangle = N^* \bar{P} = \begin{cases} K \bar{P} (1 - \gamma \bar{P}/r); & \bar{P} < r/\gamma \\ 0; & \bar{P} \geq r/\gamma \end{cases}. \quad (10)$$

Проследим за изменениями этих осредненных величин в сравниваемых моделях при увеличении

параметра \bar{P} . Значения остальных параметров: $L = \pi, k = 2, \delta_p = 0.05, \delta_N = 0.05, \delta_v = 0.00001, r = 1, K = 1, \gamma = 1$. Сопоставление зависимостей $\langle N \rangle$ и $\langle NP \rangle$ от параметра \bar{P} представлено на рис. 2. После того как однородное распределение теряет устойчивость при превышении \bar{P} бифуркационного значения \bar{P}_k^1 , кривые модели (4), (5) отклоняются от кривых модели (6). Проанализируем, как меняются характеристики рассматриваемых моделей с ростом дефицита жертв в сообществе. С увеличением средней численности популяции хищников \bar{P} количество съедаемых жертв $\langle NP \rangle$ и плотность популяции жертв $\langle N \rangle$ в пространственной модели превышают аналогичные показатели, рассчитанные по точечной модели. Более того, сосуществование хищников и жертв в модели (4), (5) наблюдается даже при $\bar{P} \geq r/\gamma$, т.е. при таких значениях плотности хищника, когда в модели (6) устойчивым является состояние нулевого равновесия $N^* = 0$.

Таким образом, модель медленного таксиса демонстрирует адаптацию популяции хищника к дефициту жертв. Эффект проявляется при установлении пространственно неоднородного распределения популяций и является результатом высокой поисковой способности хищника. Активное поведение позволяет хищникам рационализировать потребление пищевого ресурса в системе: увеличить и запас жертв, и свой рацион.

ДИНАМИКА ТРЕХУРОВНЕВОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Рассмотрим взаимоотношения популяций, образующих трехуровневое трофическое сообще-

ство. Типичный пример такого сообщества – система растительный ресурс – вредитель – хищник, возникающая при интродукции в агросистему популяции, являющейся естественным врагом вредителя. Изучение пространственных аспектов динамики такой системы требует моделирования миграционного поведения как популяции вредителя, так и популяции хищника. Активные направленные миграции обеих популяций будем описывать с помощью модели медленного таксиса. Предположим, что сообщество распределено

в одномерном ареале. Воспроизводство ресурса подчиняется логистическому закону, способность растений захватывать близлежащее пространство с приростом биомассы интерпретируется как диффузия. В отличие от модели (4), (5) для популяций вредителя и хищника учитываются процессы воспроизводства и естественной смертности. Воспроизводство этих популяций описывается линейной трофической функцией Лотки – Вольтерра. В итоге пространственная модель сообщества представляет собой систему уравнений.

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= rR(1 - R/N) - \gamma_N RN + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \alpha_N \gamma_N RN - \frac{\partial(Nv_N)}{\partial x} - \gamma_P NP - m_N N + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \alpha_P \gamma_P PN - \frac{\partial(Pv_P)}{\partial x} - m_P P + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial v_N}{\partial t} &= k_N \frac{\partial R}{\partial x} + \delta_{v_N} \frac{\partial^2 v_N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial v_P}{\partial t} &= k_P \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_{v_P} \frac{\partial^2 v_P}{\partial x^2}, \end{aligned} \right\} \quad (11)$$

где $r, K, \alpha_N, \alpha_P, \gamma_N, \gamma_P, m_N, m_P, k_N, k_P, \delta_R, \delta_N, \delta_P, \delta_{v_N}, \delta_{v_P}$ – параметры; $R(x, t), N(x, t), P(x, t)$ – плотности популяций ресурса, вредителя и хищника соответственно; $v_N(x, t)$ и $v_P(x, t)$ – скорости направленных миграций вредителя и хищника. Как и в модели (4), (5), $x \in [0, L]$ – пространственная, а $t \geq 0$ – временная координаты.

Замкнутость ареала выражается краевыми условиями, аналогичными (5):

$$\begin{aligned} v_N|_{x=0, L} &= v_P|_{x=0, L} = \\ &= \frac{\partial R}{\partial x}|_{x=0, L} = \frac{\partial N}{\partial x}|_{x=0, L} = \frac{\partial P}{\partial x}|_{x=0, L} = 0. \end{aligned} \quad (12)$$

Наиболее интересным является влияние миграционной активности хищника на его способность регулировать численность популяции вредителя. Имитационные эксперименты проводили при следующих значениях параметров модели: $L = 5.0$; $K = 7.0$; $r = 0.8$; $\delta_R = 0.01$; $\delta_N = 0.0002$; $\alpha_N = 12150.0$; $m_N = 1.1$; $k_N = 0.9$; $\delta_{v_N} = 0.001$; $\gamma_P = 2.1$; $\alpha_P = 0.048$; $m_P = 0.97$; $\delta_P = 0.8$; $\delta_{v_P} = 0.001$. В системе обнаружены устойчивые пространственно неоднородные режимы: периодические, квазипериодические аттракторы и хаос. Динамика сообщества усложняется с ростом значения па-

раметра миграционной активности k_P . Начиная от нулевого и до некоторого значения параметра k_P , устойчивым является однородное распределение популяций сообщества. Дальнейший рост миграционной активности хищника приводит к потере устойчивости этого равновесия и рождению устойчивой периодической волны малой амплитуды. Рис. 3 иллюстрирует эволюцию динамики системы при увеличении значения параметра k_P . Изменение положения устойчивого предельного цикла показано в фазовых плоскостях агрегированных по пространству переменных:

$$\begin{aligned} \bar{P} &= \frac{1}{L} \int_0^L P(x, t) dx, & \bar{N} &= \frac{1}{L} \int_0^L N(x, t) dx, \\ \bar{R} &= \frac{1}{L} \int_0^L R(x, t) dx. \end{aligned}$$

Хорошо видно, что рост миграционной активности хищника приводит к возрастанию численности популяций хищника и вредителя, в то время как биомасса растительного ресурса убывает. Таким образом, с ростом поисковой способности хищника эффективность биоконтроля снижается.

Полученный результат подкрепляется и практикой биологической борьбы. Выпуск популяции

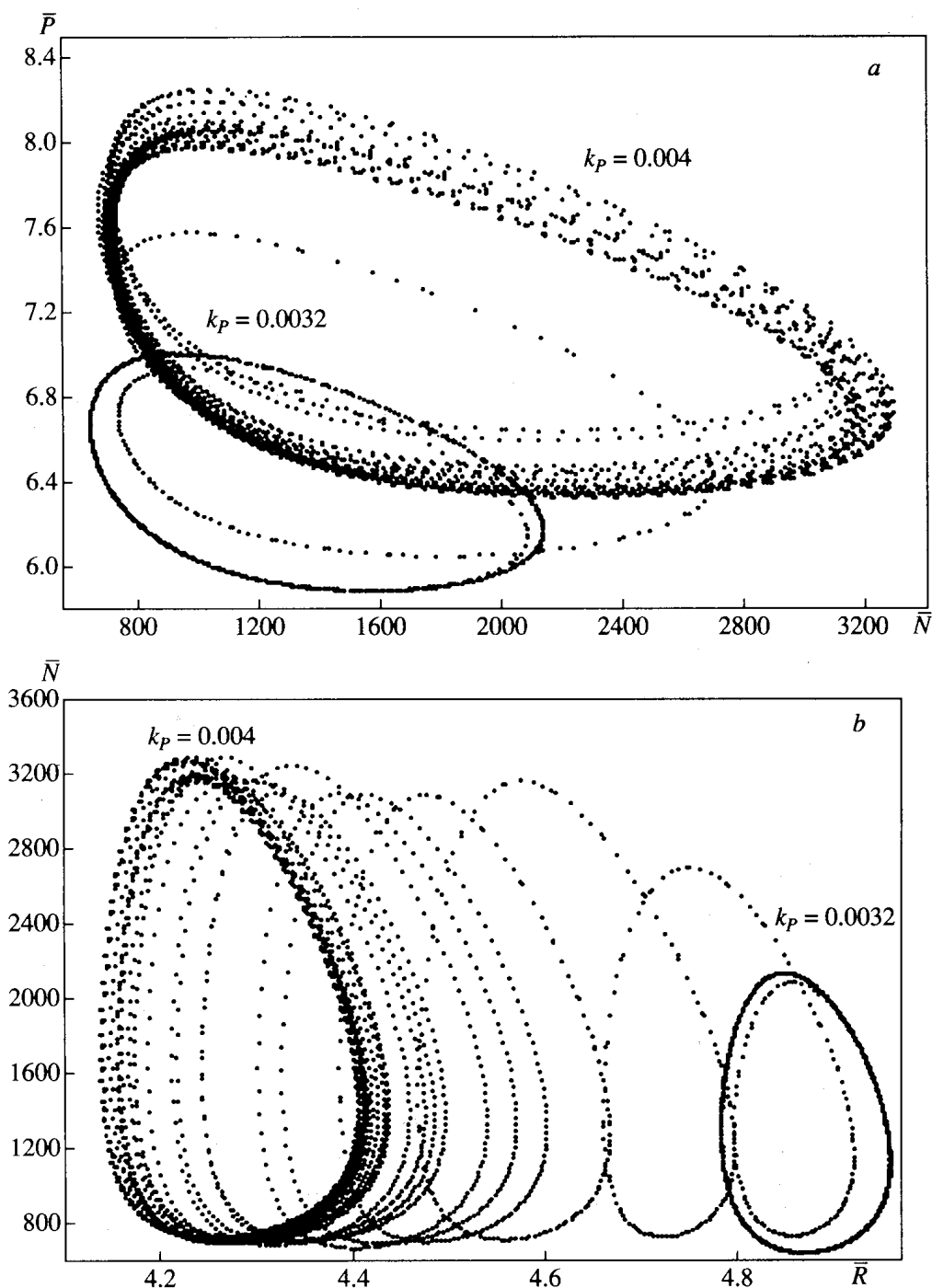


Рис. 3. Изменение положения устойчивого предельного цикла при увеличении значения параметра миграционной активности хищника k_p с 0.0032 до 0.004. Возрастают как средние значения плотностей популяций хищника \bar{P} и вредителя \bar{N} , так и амплитуда колебаний этих переменных (а). При этом с ростом k_p средняя плотность ресурса монотонно снижается (б).

хищника проводят в расчете на ее дальнейшее самостоятельное развитие. В связи с этим предвзительно оцениваются поведенческие свойства вида, и одним из самых нежелательных является высокая миграционная активность (Ижевский, 1990). Для успешного контроля численности вредителя на растениях важно добиться, чтобы хищник оставался в колонии вредителя до ее возможно бо-

лее полного истребления (Бондаренко, Асякин, 1975). Будучи же активным мигрантом, хищник легко оставляет участки с низкой концентрацией вредителей (Гурьянова, 1984). В результате вредитель оказывается относительно или полностью защищенным от выедания по сравнению с ситуацией, когда при интродукции используется менее активный хищник.

Заметим, что показанную на рис. 3 циклическую динамику агрегированных по пространству переменных нельзя получить при помощи точечной модели:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR(1 - R/K) - \gamma_N RN; \\ \frac{dN}{dt} &= \alpha_N \gamma_N RN - \gamma_P NP - m_N N; \\ \frac{dP}{dt} &= \alpha_P \gamma_P PN - m_P P, \end{aligned} \right\}, \quad (13)$$

соответствующей локальной кинетике системы (11). Пространственная (11), (12) и точечная (13) модели дают качественно различные прогнозы. В частности, в модели (13) нет ни одного параметра, увеличение которого приводило бы к одновременному росту равновесных значений переменных N и P . В моделях с трофическими функциями, зависящими только от плотности жертв (*prey-dependent functional response*), рост численности популяции хищника всегда сопровождается падением численности популяции вредителя и увеличением биомассы ресурса (Arditi, Ginzburg, 1989). Использование моделей такого рода без явного описания пространственного поведения видов может привести к неверным прогнозам о реакции трофического сообщества на внедрение в него нового вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Помимо систем дифференциальных уравнений в частных производных для теоретических исследований феноменов пространственного распределения и поведения популяций используются модели с менее детальной пространственной дискретизацией. Активно применяются клеточные автоматы (см., например, Czárán, 1998; Fryxell, Lundberg, 1997; Sharov, Liebhold, 1998) и камерные модели, основанные на представлении экосистемы в виде совокупности однородных местообитаний/камер, связанных между собой миграционными потоками. Количество и взаиморасположение камер априорно задает пространственную структуру моделируемой экосистемы. Используя такой подход для двухкамерной системы, Мотолыгин с соавт. (1999) также показали, что направленные миграции приводят к увеличению численности популяции и расширению области значений параметров, при которых она выживает. Модель основана на предположении глобальной информированности мигрантов и их способности полностью оценивать последствия миграционного акта. Заметим, что схема медленного таксиса не требует такой гипотезы: направление миграций определяется хищником на основе оценки величины градиента миграционного стимула в текущей точке, однако эта локальная оценка обуславливает глобальные перестройки динамики сообщества.

Выявление связи локальных и глобальных эффектов популяционной динамики существенным образом зависит как от пространственных, так и от временных масштабов изучаемых явлений. В рассмотренных пространственных моделях динамика переменных определялась процессами хищничества и активными миграциями. Относительно изменений глобальных характеристик агрегированной системы эти явления следует рассматривать как мелкомасштабные процессы, соответствующие быстрой временной шкале. В модели (4), (5) хищничество, а в модели (11), (12) и хищничество, и воспроизводство популяции хищника описываются линейными трофическими функциями. Как показали численные эксперименты, взаимодействие хищничества и направленных миграций приводит к тому, что, во-первых, в системе возникает пространственная неоднородность, а во-вторых, медленная динамика агрегированной системы усложняется настолько, что для ее адекватного приближения точечной моделью при описании трофических отношений следует использовать нелинейные функции.

Обнаруженный эффект соответствует теоретическим положениям (Arditi, Ginzburg, 1989) о том, что функция Лотки – Вольтерра может использоваться для описания однородных систем, в то время как наличие пространственно-временной неоднородности требует использования нелинейных трофических функций, зависящих как от плотности популяции жертвы, так и от плотности популяции хищника. Процесс хищничества можно представить как локальный контакт видов, происходящий внутри элементарного однородного объема, поэтому использование функции Лотки – Вольтерра в пространственной модели вполне обосновано. Описание активных миграций потребителя по схеме медленного таксиса обуславливает нелинейную трансформацию динамики агрегированной системы.

Нелинейность трофических функций, используемых в теоретической экологии, чаще всего объясняется косвенным учетом поведенческих механизмов, в первую очередь миграционных, и пространственной неоднородности распределения популяций сообщества. Именно так вводятся в рассмотрение как разнообразные трофические функции (Ивлев, 1955; Базыкин, 1985; Бигон и др., 1989; Holling, 1959; Hassell, Varley, 1969; DeAngelis, 1975; Arditi, Ginzburg, 1989), так и немонотонно зависящий от плотности популяции коэффициент размножения, описывающий эффект Олли (Alle et al., 1949; Березовская и др., 1999).

Другим феноменом, связанным с установлением пространственной неоднородности в исследованных моделях, является повышение выживаемости всех взаимодействующих видов по сравнению со случаем однородного распределения популя-

ций. Пятнистость распределения видов возникает не как результат неоднородности среды их обитания, а как следствие высокой миграционной активности потребителя ресурса, являющегося структурообразующим видом ('structural' species) (Huston, 1994). При этом случайные диффузионные миграции и таксис играют совершенно противоположную роль в обеспечении выживаемости распределенных популяционных систем. Известно, что при наличии крупномасштабной неоднородности внешних воздействий значение диффузионных миграций как фактора, снижающего риск вымирания распределенной популяционной системы, чрезвычайно высоко (Бигон и др., 1989). Случайные перемещения особей повышают вероятность реколонизации локально вымерших местообитаний благодаря так называемому спасательному эффекту (rescue effect), что неоднократно обсуждалось в экологической литературе (Gilpin, Hanski, 1991; Burgman et al., 1992; Домбровский, Тютюнов, 1987). В случае относительно малого биотопа, где среду можно считать однородной, при наличии дефицита корма диффузионное расселение, напротив, уменьшает шансы сообщества на выживание, способствуя гомогенизации системы. В противовес диффузионным направленным миграциям достаточно высокой интенсивности способствуют образованию и устойчивости пространственной неоднородности. В рассмотренных моделях медленного таксиса этому явлению соответствует потеря устойчивости однородного распределения популяций и возникновение автоколебаний. Модели быстрого таксиса не позволяют описать подобную смену динамических режимов без принятия дополнительных гипотез о нелинейности локальной трофической функции.

Численные эксперименты с моделями (4), (5) и (11), (12) показали, что, обладая достаточной активностью, мигрирующий вид способен повысить запас пищевого ресурса и, как следствие, увеличить свой рацион, а в модели (11), (12) и свое воспроизводство. В однородных условиях саванн и тундр возможность совершать кормовые миграции имеет критическое значение для травоядных видов, обеспечивая им не просто поиск, но рациональное потребление растительности, постоянно возобновляемой на периодически посещаемых территориях. Расчленение таких однородных биотопов препятствует направленным миграциям и может привести к возникновению дефицита корма и массовой гибели популяций. Так, попытка создания изолированных заповедников для африканских слонов, являющихся важным структурообразующим видом открытых саванн, имела самые драматические последствия для лесов, находящихся на территории заповедника: лишённые возможности мигрировать слоны фактически уничтожили все деревья, подорвав основу своей кормовой базы (Eltringham, 1979).

Интересным представляется результат имитации динамики трехуровневой трофической системы растительный ресурс–вредитель–хищник, демонстрирующий повышение численности обоих верхних трофических уровней при увеличении миграционной активности хищника. Данный эксперимент может объяснить некоторые случаи неэффективности использования активных хищников в качестве агентов биологического контроля. Лишь на первый взгляд "интересы" энтомофага совпадают с интересами использующего его агронома: менее всего хищник преследует цель полного уничтожения своего пищевого ресурса. Одним из результатов активной охоты может быть снижение биомассы "защищаемого" растительного ресурса, находящегося на нижнем уровне моделируемой трофической цепи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 98-01-00908, 00-01-00725) и CRDF (грант № REC-004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 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.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Бондаренко Н.В., Асякин Б.П. Поведение хищной галлицы (*Aphidoletes aphidimyza* Rond.) и других афидофагов в зависимости от плотности популяции жертвы // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев: Наук. думка, 1975. С. 8–15.
- Гурьянова Т.М. Поведенческие механизмы взаимоотношений паразитов-энтомофагов с хозяевами и регуляция численности насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 42–48.
- Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1983. 118 с.
- Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Структура ареала, подвижность особей и живучесть популяций // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 4. С. 493–498.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 272 с.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 221 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.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология, эволюция. М.: Мир, 1988. 520 с.

- Марри Дж.* Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. М.: Мир, 1983. 397 с.
- Марсен Дж., Мак-Кракен М.* Бифуркация рождения цикла и ее приложения. М.: Мир, 1980. 367 с.
- Марти Ю.Ю.* Миграции морских рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 248 с.
- Менджел М., Кларк К.* Динамические модели в экологии поведения. М.: Мир, 1992. 300 с.
- Мотольгин С.А., Садовский М.Г., Чуков Д.А.* Модель популяции, особи которой совершают оптимальные миграции // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 4. С. 450–458.
- Плохотников К.Э.* Математическое моделирование миграций в экосистемах с отношениями между видами типа хищник – жертва // Проблемы биосферы. Вып. 2. М.: Наука, 1981. С. 115–126.
- Плохотников К.Э.* Математическое моделирование. Экзистенциальный аспект. М.: Изд-во МГУ, 1993. 224 с.
- Свиричев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 386 с.
- Alle W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P.* Principles of Animal Ecology. Philadelphia: Saunders, 1949. 837 p.
- Arditi R., Ginzburg L.R.* Coupling on predator-prey dynamics: ratio-dependence // J. Theor. Biol. 1989. V. 139. P. 311–326.
- Burgman M.A., Ferson S., Akcakaya H.R.* Risk Assessment in Conservation Biology. L.: Chapman & Hall, 1992. 314 p.
- Czárán T.* Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1998. 284 p.
- DeAngelis D.L., Golstein R.A., O'Neill R.V.* A model for trophic interaction // Ecology. 1975. V. 56. P. 881–892.
- Eltringham S.K.* The Ecology and Conservation of Large African Mammals. L.: Macmillan, 1979. 286 p.
- Fife P.C.* Pattern formation in reacting and diffusing systems // J. Chem. Phys. 1976. V. 64. P. 554–564.
- Fisher R.A.* The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugen. Lond. 1937. V. 7. P. 355–369.
- Fryxell J., Lundberg P.* Individual Behaviour and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1997. 224 p.
- 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.
- Huston M.A.* Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 681 p.
- Holling C.S.* The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly // Canadian Entomologist. 1959. V. 91. P. 293–320.
- Gilpin M.E., Hanski I.* (eds). Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. Acad. Press, 1991. 336 p.
- Jorné J.* The diffusive Lotka – Volterra oscillating system // J. Theor. Biol. 1977. V. 65. P. 133–139.
- Kerner E.H.* Further considerations on the statistical mechanics of biological associations // Bull. Math. Biophys. 1959. V. 21. P. 217–255.
- Mimura M., Murray J.D.* On a diffusive prey–predator model which exhibits patchiness // J. Theor. Biol. 1978. V. 75. P. 249–252.
- Murray J.D.* Mathematical Biology. B.: Springer-Verlag, 1993. 767 p.
- Ocubo A., Chiang H.C., Ebbesmeyer C.C.* Acceleration field of individual midges, *Anarete pritchardi* Kim (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.
- Sharov A.A., Liebhold A.M.* Model of slowing the spread of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) with a barrier zone // Ecol. Appl. 1998. V. 8. P. 1170–1179.
- Turchin P.* Quantitative Analysis of Movement. Sunderland: Sinauer, 1998. 406 p.
- Turing A.M.* On the chemical basis of morphogenesis // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1952. V. B 237. P. 37–72.

Mathematical Model of Active Migrations as Feeding Strategy in Trophic Communities

Yu. V. Tyutyunov^{1,2}, N. Yu. Sapukhina^{1,2}, A. B. Morgulis², V. N. Govorukhin²

¹*Institute of Mechanics and Applied Mathematics, Rostov State University, prospekt Stachki 200/1, Rostov-na-Donu 344090, Russia*

²*Faculty of Mechanics and Mathematics, Rostov State University, ul. Zorge 5, Rostov-na-Donu 344090, Russia*

e-mail: tyutyun@math.rsu.ru

Models of spatial and temporal dynamics of trophic communities are considered and numerically investigated. Stability of equilibriums of two trophic levels models is analytically studied. Active migrations are described on the bases of idea that acceleration of directed migration of predators is pro-rate the density gradient of prey populations. High migration activity of predators ensures the stability of complex non-uniform spatial regimes even when the abundance of predators is constant. In this case both summarized consumption of preys by predators and total number of preys considerably exceed equilibrium meanings of homogeneous regime, that takes place when predators are not able to migrate directionally. In three levels trophic system plant resource – pest – predator the increase in migration activity of predator leads to the increase of its abundance and the abundance of pest while the biomass of the resource decreases. This result is interpreted as an example of non-effective biological control when predators with hing searching ability are used.