

Секция «Математические методы экологии»

ТЮТЮНОВ Ю. В., САПУХИНА Н. Ю.,
СЕНИНА И. Н., АРДИТИ Р.

ТАКСИС КАК ФАКТОР, СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ТРОФИЧЕСКУЮ СИСТЕМУ*

Обсуждается способ явного моделирования пространственной динамики системы хищник–жертва, основанный на использовании модели типа таксис–диффузия–реакция. Таксис хищника описывается согласно предположению, что ускорение движения хищника в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв. При помощи линейного анализа однородных равновесных и колебательных режимов модели и численных экспериментов исследовано влияние таксиса хищника на динамику системы, в частности, на возникновение пространственной неоднородности. Благодаря предложенному методу описания таксиса хищника, модель позволяет воспроизвести наблюдаемую в природных экосистемах ситуацию: сосуществование популяций хищника и жертвы при ограниченности амплитуд колебаний их численностей на низком уровне плотности жертв. Показано, что получение таких режимов не требует использования сложных трофических функций.

1. Введение. Основой моделей трофических сообществ является трофическая функция, описывающая скорость потребления жертв одним хищником. Использование в точечных моделях классических функций, предполагающих зависимость индивидуального рациона хищника от плотности популяции жертв $g = g(N)$, приводит к противоречию, известному как парадокс биоконтроля [1]. Его суть сводится к невозможности смоделировать наблюдаемое в природе стабильное взаимодействие хищника и жертвы, характеризующееся малыми флуктуациями численностей на низком уровне плотности популяции жертвы. Критерием адекватности моделей является уровень плотности популяции жертвы, равный 2,5% от максимальной плотности, достигаемой в отсутствие хищника [2]. Факторами, стабилизирующими трофические сообщества, являются пространственная неоднородность и агрегация хищников в местах скопления жертв, наличие убежищ для жертв и мутуализм хищников [3]. Один из способов их учета, разрешающий парадокс в рамках точечных моделей, — использование трофической функции вида $g = g(N/P)$, неявно включающей в себя следствия этих факторов без их детального описания [4, 5]. Однако, чтобы продемонстрировать стабилизирующее воздействие пространственных феноменов, необходимо явно моделировать пространственную динамику трофического сообщества, разделяя хищничество на два независимых процесса: поиск и потребление жертв.

2. Модель. Эффективный способ описания пространственной динамики системы хищник–жертва — использование уравнений таксис–диффузия–реакция [6, 7]. Таксисом называют направленные перемещения, обусловленные неоднородностью

пространственного распределения некоторого стимула. В зависимости от природы стимула различают термотаксис, галинотаксис, фототаксис и др. В данной работе будем рассматривать *трофотаксис* — направленные перемещения хищника, обусловленные неоднородностью распределения жертв.

Предлагаемый подход отличается гипотезой относительно моделирования таксиса: не скорость, а ускорение в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв [8, 9, 10]. Покажем, что такая модель способна разрешить парадокс биоконтроля даже при использовании простых функций вида $g = g(N)$ для описания локальных трофических отношений (см. также [11]).

Обезразмеренная модель хищник-жертва с трофической функцией Холлинга $g(N) = aN/(1 + ahN)$ в области $\{(x, t): x \in D, t > 0\}$, где $D \subset \mathbb{R}^2$ есть прямоугольник со сторонами $[0, 1] \times [0, L]$, $L \geq 1$, имеет вид:

$$\begin{aligned} \partial_t N &= N(1 - N) - aNP/(1 + ahN) + \delta_N \Delta N, \\ \partial_t P + \operatorname{div}(Pv) &= aNP/(1 + ahN) - mP + \delta_P \Delta P, \\ \partial_t v &= k \nabla N + \delta_v \Delta v, \quad nv = n \nabla N = n \nabla P = 0, \quad x \in \partial D, \end{aligned} \quad (1)$$

где $N(x, t)$ и $P(x, t)$ — плотности популяций; $v(x, t)$ — скорость хищников; k — коэффициент трофотаксиса; $\delta_N, \delta_P, \delta_v$ — коэффициенты диффузии; a — эффективность поиска хищника; h — время обработки хищником одной жертвы; m — смертность хищника; n — вектор нормали к границе ∂D . Все параметры в (1) — положительные константы.

3. Результаты. Рассмотрим однородный по пространству нетривиальный стационарный режим модели (1):

$$N^* = m/(a(1 - mh)), \quad P^* = (a(1 - mh) - m)/(a^2(1 - mh)^2), \quad v^* = 0, \quad (2)$$

устойчивый в отсутствие пространственных эффектов при $0 < m/(1 - mh) < a < (1 + mh)/(h(1 - mh))$. Исследуем влияние таксиса хищника на устойчивость этого режима к пространственным возмущениям.

Линейный анализ системы (1) в окрестности равновесия (2) показал, что если $k = 0$, т. е. процесс хищничества является случайным, то однородный режим (2) устойчив при любых допустимых значениях параметров. Когда хищничество включает в себя направленный поиск, т. е. $k > 0$, для любого набора параметров существует критическое значение коэффициента таксиса $k^* > 0$, превышение которого приводит к колебательной потере устойчивости режима (2) и возникновению пространственно неоднородных решений.

На рис. 1 изображены критические кривые устойчивости однородного стационарного режима (N^*, P^*, v^*) на плоскости a, k . Точки, лежащие ниже критической кривой моды возмущения с волновым вектором $s_{nk} = (n\pi/L, k\pi)$, соответствуют устойчивости режима (2), выше — неустойчивости.

Как видно на рис. 1, потеря устойчивости режима (2) может сопровождаться возбуждением как квазиодномерной ($n = 0$ или $k = 0$), так и истинно двумерной моды ($n, k \neq 0$). Важную роль в определении порядка возбуждения мод играет параметр L . Заметим, что аналогичная колебательная потеря устойчивости однородного стационарного режима имеет место даже при использовании в (1) трофической функции Лотки-Вольтерра $g(N) = aN$ [11].

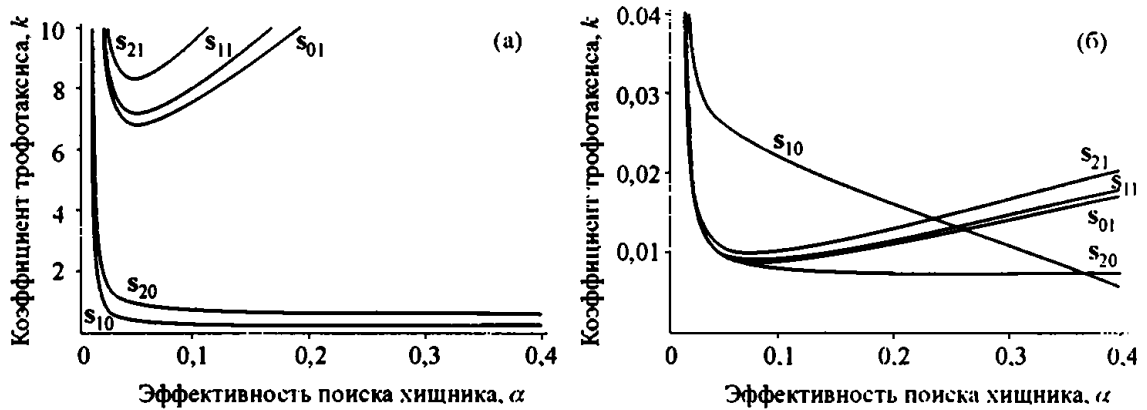


Рис. 1. Критические кривые устойчивости первых пяти мод однородного стационарного режима (2) для $L = 5$, $h = 2,9$, $m = 0,01$, $\delta_N = 0,01$, $\delta_v = 0,001$. При $\delta_P = 0,6$ (а) моды упорядочены по возрастанию длины волнового вектора s_{nk} ; при $\delta_P = 0,01$ (б) последовательность порядка возбуждения мод меняется

В модели (1) при $a > (1 + mh)/(h(1 - mh))$ существует однородный автоколебательный режим C_0 . Влияние k на устойчивость C_0 к малым пространственным возмущениям исследовано численно путем определения положения мультипликаторов оператора монодромии на комплексной плоскости [12]. При $k = 0$ все мультипликаторы лежат внутри единичной окружности, кроме одного, равного 1. При превышении некоторого бифуркационного значения k_C один из мультипликаторов выходит за пределы единичной окружности через значение 1, что соответствует монотонной потере устойчивости режима C_0 . При $k = k_C$ в модели (1) имеет место бифуркация потери симметрии: в окрестности C_0 рождается пара симметричных друг другу неоднородных колебательных режимов. Симметричность бифуркации обусловлена симметрией области D . В общем случае, являясь однородным по пространству, C_0 определен для любого значения k и любой пространственной области. Поэтому при малом возмущении прямоугольника D , устраняющем дискретную симметрию системы (1), пара несимметричных неоднородных колебательных режимов рождается так же мягко, как и в невозмущенной системе. Однако при достаточно сильной деформации прямоугольной области D рост k может привести к транскритической бифуркации, в результате которой однородный цикл C_0 жестко теряет устойчивость.

В связи с проблемой адекватности моделирования трофических сообществ интерес представляет не характер бифуркации, а динамика системы при надкритических значениях k . Численные эксперименты показали, что с ростом k пространственно неоднородный режим усложняется, удаляясь от C_0 . Для разрешения парадокса биоконтроля наиболее важным является то, что при достаточно высоких k амплитуды колебаний неоднородных режимов значительно меньше амплитуды однородного цикла C_0 (рис. 2). Более того, наблюдения за локальными флуктуациями популяционных плотностей показали, что амплитуды колебаний в каждой точке пространства также малы. Однако заметим что, чрезмерное увеличение k приводит к росту $\langle\langle N \rangle\rangle$, $\langle\langle P \rangle\rangle$ и амплитуд колебаний $\langle N \rangle$, $\langle P \rangle$ и дальнейшему переходу к хаотической динамике с нерегулярными вспышками численности жертв. Это означает, что хищник, обладающий слишком высокой подвижностью, не способен эффективно регулировать численность жертв. Интересно, что и для случая трофической функции Лотки-Вольтерра наблюдается аналогичная последовательность бифуркаций неоднородных режимов (см. рис. 2).

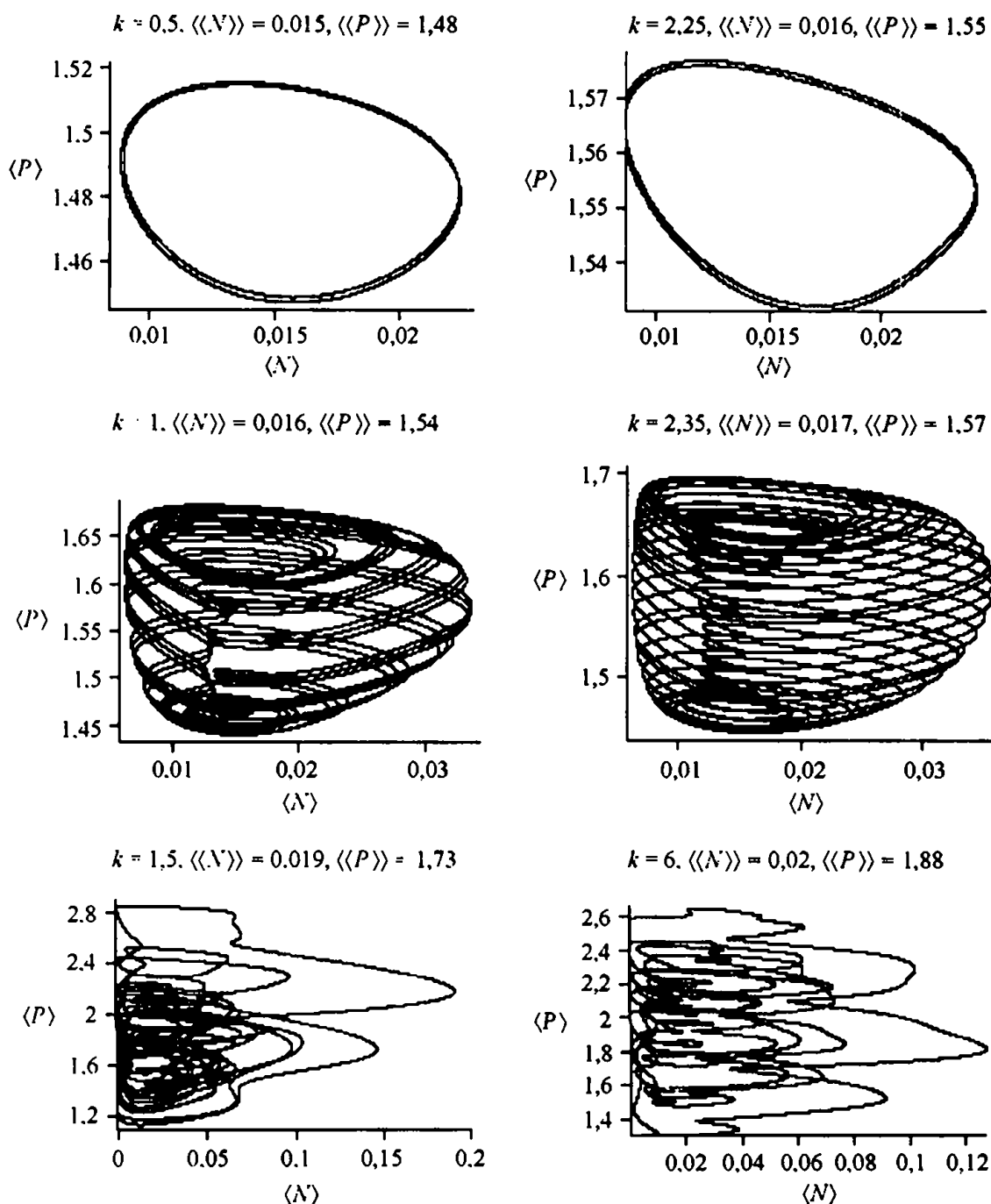


Рис. 2. Проекция фазовых траекторий осредненных по пространству плотностей популяций $\langle N \rangle = L^{-1} \int_D N(x, t) dx$, $\langle P \rangle = L^{-1} \int_D P(x, t) dx$ для модели (1) с трофическими функциями Холлинга (слева) и Лотки-Вольтерра (справа) на плоскости. При $L = 5$, $a = 0,7$, $h = 2,9$, $m = 0,01$, $\delta_N = 0,01$, $\delta_v = 0,001$, $\delta_p = 0,6$ и различных значениях k устанавливаются периодические, квазипериодические и хаотические режимы, для каждого из которых приведены средние значения $\langle\langle N \rangle\rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} T^{-1} \int_0^T \langle N \rangle dt$, $\langle\langle P \rangle\rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} T^{-1} \int_0^T \langle P \rangle dt$. Диапазон изменений переменных однородного режима C_0 : $\langle N \rangle \in [10^{-5}, 0,62]$, $\langle P \rangle \in [0,51, 3,06]$

4. Заключение. Итак, рост интенсивности трофотаксиса приводит к неустойчивости как равновесных, так и автоколебательных однородных режимов модели (1) и возникновению пространственно неоднородных решений. Обуславливая обра-

зование пространственных диссипативных структур [13], таксис хищника стабилизирует динамику сообщества и позволяет сосуществовать видам на низком уровне плотности жертв (ниже 2,5% от емкости среды, равной 1).

Известно, что при отсутствии таксиса ($k = 0$) однородный цикл C_0 в (1) колебательно неустойчив при малых коэффициентах диффузии, десинхронизирующих колебания популяционных плотностей в различных точках пространства [14]. Аналогичный результат получен и для моделей с запаздыванием [15]. Однако реализующиеся при этом пространственно неоднородные режимы не удовлетворяют критерию адекватности, сформулированному в [2]. В то же время, предложенный нами способ моделирования таксиса позволяет разрешить парадокс биоконтроля.

Исследование частично поддержано РФФИ (гранты 98-01-00908, 00-01-00725), U. S. CRDF (грант REC-004) и Министерством сельского хозяйства Франции (Soutien à la thèse en cotutelle du Ministère de l'Agriculture).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Luck R. F. Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach. — Trends in Ecology and Evolution, 1990, v. 5, p. 96–199.
2. 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.
3. Hassell M. P. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1978, 237 p.
4. Arditi R., Berryman A. A. The biological control paradox. — Trends in Ecology and Evolution, 1991, v. 6, p. 32.
5. Arditi R., Ginzburg L. R. Coupling on predator-prey dynamics: ratio-dependence. — J. Theor. Biology, 1989, v. 139, p. 311–326.
6. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. — Бюлл. МГУ, сер. А, 1937, № 6, с. 1–26.
7. Czárán T. Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. L.: Chapman & Hall, 1998, 284 p.
8. Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Сенина И. Н., Тютюнов Ю. В. Моделирование активных миграций пространственно-распределенной популяции. — Обзорение прикл. и промышл. матем., 1999, т. 6, в. 2, с. 271–295.
9. Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Тютюнов Ю. В. Медленный таксис в модели хищник-жертва. — Докл. АН, 2000, т. 372, № 6, с. 730–732.
10. 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.
11. Тютюнов Ю. В., Сапугина Н. Ю., Сенина И. Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника. — Ж. общей биологии, 2002, т. 63, № 2, с. 137–148.
12. Арнольд В. И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Физматлит, 1978, 304 с.
13. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М.: Эдиториал УРСС, 2001, 312 с.
14. Petrowskii S. V., Malchow H. A minimal model of pattern formation in a prey-predator system. — Mathematical and Computer Modelling, 1999, v. 29, p. 49–63.
15. Захаров А. А., Колесов Ю. С. Пространственно неоднородные режимы в задаче хищник-жертва. — В сб.: Нелинейные колебания в экологии. Ярославль: Яросл. гос. ун-т., 1984, с. 3–15.

Поступила в редакцию
19.V.2004