

МИКРОМАСШТАБНАЯ ПЯТНИСТОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕСЛОНОГИХ РАЧКОВ КАК РЕЗУЛЬТАТ ТРОФИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫХ МИГРАЦИЙ

© 2009 г. Ю.В. Тютюнов, А.Д. Загребнева, Ф.А. Сурков, А.И. Азовский*

Научно-исследовательский институт механики и прикладной математики им. И.И. Воровича
Южного Федерального Университета, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Стачки, 200/1;

E-mails: tyutyunov@sfnu.ru; agov@math.sfnu.ru; sur@gis.sfnu.ru

*Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119899,
Москва, Воробьевы Горы

E-mail: aiazovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.08 г.

После доработки 29.01.09 г.

На примере взаимодействий в системе гарпактициды–диатомовые микроводоросли построена минимальная концептуальная модель, позволяющая объяснить наблюдаемую пятнистость популяционного распределения. Предложены альтернативные модели трофотаксиса в системе хищник–жертва, в которых стимулом движения хищников являются соответственно: а) локальная плотность популяции жертвы, б) выделяемый жертвой аттрактант-экзосметаболит, в) сытость хищников. Показано, что для описания динамики системы гарпактициды–микроводоросли наилучшим образом подходит модель, в которой таксис хищников определяется их сытостью.

Ключевые слова: модель хищник–жертва, таксис, трофотаксис, реакция-диффузия-таксис, структурообразование в популяциях, пространственно-временная неоднородность.

Распределение популяции веслоногих рачков, гарпактицид (Harpacticoida: Copepoda), одного из основных представителей морского бентоса, является ярким примером пространственно-временной неоднородности природных трофических сообществ. Размер скоплений гарпактицид может варьировать от микроагрегаций площадью 0,5–1 см² до крупных пятен площадью в несколько квадратных метров [1–6]. Микропространственная структура сообщества весьма непостоянна. В течение суток расположение микропятен может значительно меняться, хотя средний размер агрегации практически неизменен [2,5]. Мезомасштабное распределение в пределах десятков и сотен метров, связанное с мозаикой отдельных биотопов, относительно стабильно. Однако причины, обуславливающие мелкомасштабную неоднородность, наблюдаемую даже в весьма однородных биотопах, остаются неясными. Большинство исследователей сходятся в том, что в масштабе сантиметров действуют в первую очередь биотические факторы, такие как распределение пищевых объектов, размножение и конкуренция [7–11].

Основу рациона гарпактицид составляют бактерии и одноклеточные водоросли, в основ-

ном диатомовые, при этом существует выраженная размерная селективность – потребляются лишь водоросли определенного размера. По имеющимся данным, в сутки гарпактициды способны потреблять от нескольких процентов до 2/3 общей биомассы водорослей [12–14], однако с учетом пищевой селективности уровень потребления (и, соответственно, степень пищевого лимитирования) может оказаться существенно выше [15]. Исходя из этого, была высказана гипотеза о том, что миграции гарпактицид обусловлены их пищевым поведением, а устойчивое существование сообщества со столь напряженными локальными трофическими взаимодействиями оказывается возможным именно благодаря такой высокой пространственно-временной гетерогенности [15,16].

Настоящее исследование преследует следующие цели:

1) на примере сообщества веслоногих рачков и микроводорослей построить минимальную концептуальную модель пространственно-временной динамики системы хищник–жертва;

2) рассмотреть альтернативные механизмы, которые могут являться причиной образования динамических структур в пространственном

распределении подобных сообществ, и выделить среди них те, которые наиболее адекватно способны описать кластеризацию системы гарпактициды–диатомовые микроводоросли.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ ГАРПАКТИЦИДЫ–ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Модель распространения популяции гарпактицид и диатомовых водорослей в замкнутом ареале обитания является моделью системы хищник–жертва:

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - aRN + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(-\chi(S)N \frac{\partial S}{\partial x} + \mu(S) \frac{\partial N}{\partial x} \right), \end{cases} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial x} \Big|_{x=0,L} &= 0, \\ J_N \Big|_{x=0,L} &= \left(-\chi(S)N \frac{\partial S}{\partial x} + \mu(S) \frac{\partial N}{\partial x} \right) \Big|_{x=0,L} = 0, \end{aligned} \quad (2)$$

где $R(x,t)$ и $N(x,t)$ – плотности популяции жертвы (водорослей) и хищников (гарпактицид); r – коэффициент прироста популяции жертвы; K – емкость среды; a – коэффициент эффективности поиска жертв хищником; $\chi(S)$ – коэффициент таксиса; $S(x,t)$ – концентрация стимула; δ_R , $\mu(S)$ – коэффициенты диффузии плотности жертвы и хищников. Перемещения хищников описываются потоком Пэтлока–Келлер–Сегеля J_N [17,18], обоснование его применимости и вывод для популяции гарпактицид представлен нами в [19–21]. Поскольку плотность микроводорослей предпочитаемого раками размера невелика [15] и насыщения рациона гарпактицид не происходит, то трофическая функция хищников аппроксимирована функцией Лотки–Вольтерра aR . Такая аппроксимация является типичной для многих ракообразных [22], в том числе для гарпактицид [23]. Модель не включает члены, описывающие процессы рождения и гибели хищников, поскольку демографические процессы в популяции хищника протекают намного медленнее, чем в популяции жертвы.

В модели (1), (2) средняя (по пространству) плотность хищников не зависит от времени и является параметром системы:

$$\langle N \rangle = \frac{1}{L} \int_0^L N(x,t) dx = \text{const},$$

$$\frac{d\langle N \rangle}{dt} = \frac{1}{L} \left(-\chi(S)N \frac{dS}{dx} + \mu(S) \frac{dN}{dx} \right) \Big|_{x=0,L} = 0.$$

В работах [19–21] обоснована взаимосвязь между коэффициентами диффузии $\mu(S)$, таксиса $\chi(S)$ и частотой выхода гарпактицид в воду $f(S)$:

$$\mu(S) = \bar{l}^2 \tau / 2f(S), \quad (3)$$

$$\chi(S) = -d\mu(S)/dS.$$

Здесь τ – промежуток времени, задающий минимальное временное разрешение модели; \bar{l}^2 – среднее значение квадрата длины перемещения, совершенное особью в течение τ . Принимая во внимание эту взаимосвязь, сформулируем гипотезы относительно $\mu(S)$, $\chi(S)$, которые обеспечивают положительный хемотаксисный ответ: а) $\mu(S) > 0$ для любых $S \geq 0$; б) $\mu(S)$ убывает с возрастанием концентрации стимула, $d\mu(S)/dS < 0$, а $\chi(S) > 0$ для любых $S > 0$. Отсюда $\chi(S) \xrightarrow{S \rightarrow 0} 0$, что хорошо согласуется с законом Вебера–Фехнера.

Поскольку $\mu(S) > 0$ и мы рассматриваем замкнутый ареал обитания, $\partial S / \partial x \Big|_{x=0,L} = 0$, то граничные условия (2) равносильны условиям:

$$\frac{\partial R}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = \frac{\partial N}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = 0. \quad (4)$$

ПРИРОДА СТИМУЛА ТАКСИСА ГАРПАКТИЦИД

Перейдем к основной цели нашего исследования – проверим, при каких гипотезах о природе стимула в системе (1), (4) реализуется неоднородный динамический режим.

Стимул – плотность жертвы. Рассмотрим случай, когда стимулом таксиса является плотность жертвы: $S(x,t) = R(x,t)$. Тогда модель (1), (4) будет выглядеть следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - aRN + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left(\chi(R)N \frac{\partial R}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\mu(R) \frac{\partial N}{\partial x} \right), \end{cases} \quad (5)$$

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

Система уравнений (5), (6) имеет два равновесия. Первое из этих равновесий – тривиальное, соответствующее полному выеданию диатомовых водорослей раками, – является биологически неинтересным, поскольку его неоднородное возмущение с необходимостью захватывает область отрицательных значений плотности жертв. Линейный анализ устойчивости относительно неоднородных по пространству возмущений второго равновесия – соответствующего сосуществованию хищников и жертвы – показал, что в случае положительности оно всегда является локально устойчивым. Это означает, что при любых допустимых значениях параметров неоднородные режимы в модели (5), (6) не возникают. Такое свойство модели представляется неправдоподобным, поскольку оно не соответствует наблюдаемой в природе мозаичности распределения гарпактицид. Таким образом, мы приходим к выводу, что в качестве стимула следует рассматривать нечто отличное от популяционной плотности диатомовых водорослей.

Стимул – экзометаболит, аттрактант. Рассмотрим случай, когда стимулом таксиса является концентрация некоторого выделяемого жертвой химического вещества $S(x,t)$, являющегося аттрактантом для хищников. Модель (1), (4) принимает следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - aRN + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left(\chi(S)N \frac{\partial S}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\mu(S) \frac{\partial N}{\partial x} \right), \\ \frac{\partial S}{\partial t} = \kappa R - \nu S + \delta_S \frac{\partial^2 S}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (7)$$

$$\frac{\partial R}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = \frac{\partial N}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = \frac{\partial S}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = 0, \quad (8)$$

где κ – коэффициент, характеризующий интенсивность выделения химического вещества жертвой; ν – коэффициент распада химического вещества; δ_S – коэффициент диффузии.

Модель (7), (8) можно интерпретировать следующим образом. Жертва выделяет экзометаболит, аттрактант, который распадается с коэффициентом ν , и распространяется в среде с коэффициентом диффузии δ_S . Реакция хищников на уровень концентрации S описывается функциями $\mu(S)$ и $\chi(S)$, зависящими от частоты выхода особей в воду по формуле (3). Коэф-

фициент $\mu(S)$ отвечает за случайные перемещения, а коэффициент $\chi(S)$ – за перемещения по градиенту концентрации стимула S .

Замена переменных и параметров $\tilde{x} = x/L$, $\tilde{t} = rt$, $\tilde{R} = R/K$, $\tilde{N} = aN/r$, $\tilde{S} = S/\kappa K$, $\tilde{\chi}(\tilde{R}) = \kappa K \chi(\kappa K \tilde{S}/r)/rL^2$, $\tilde{\mu}(\tilde{R}) = \mu(\kappa K \tilde{S}/r)/rL^2$, $\tilde{\delta}_R = \delta_R/rL^2$, $\tilde{\delta}_S = \delta_S/rL^2$, $\tilde{\nu} = \nu/r$ приводит систему (7), (8) к безразмерному виду:

$$\begin{cases} \frac{\partial \tilde{R}}{\partial \tilde{t}} = \tilde{R}(1 - \tilde{R}) - \tilde{R}\tilde{N} + \tilde{\delta}_R \frac{\partial^2 \tilde{R}}{\partial \tilde{x}^2}, \\ \frac{\partial \tilde{N}}{\partial \tilde{t}} = -\frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left(\tilde{\chi}(\tilde{S})\tilde{N} \frac{\partial \tilde{S}}{\partial \tilde{x}} \right) + \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left(\tilde{\mu}(\tilde{S}) \frac{\partial \tilde{N}}{\partial \tilde{x}} \right), \\ \frac{\partial \tilde{S}}{\partial \tilde{t}} = \tilde{R} - \tilde{\nu}\tilde{S} + \tilde{\delta}_S \frac{\partial^2 \tilde{S}}{\partial \tilde{x}^2}, \end{cases} \quad (9)$$

$$\frac{\partial \tilde{R}}{\partial \tilde{x}} \Big|_{\tilde{x}=0,1} = \frac{\partial \tilde{N}}{\partial \tilde{x}} \Big|_{\tilde{x}=0,1} = \frac{\partial \tilde{S}}{\partial \tilde{x}} \Big|_{\tilde{x}=0,1} = 0. \quad (10)$$

Опустим знак тильды в дальнейших выкладках.

Система уравнений (9), (10) имеет два однородных стационарных режима:

$$(R_1^*, N_1^*, S_1^*) = (0, \langle N \rangle, 0), (R_2^*, N_2^*, S_2^*) = \left(1 - \langle N \rangle, \langle N \rangle, \frac{1 - \langle N \rangle}{\nu} \right).$$

Как и в предыдущем случае, мы не будем рассматривать тривиальное равновесие (R_1^*, N_1^*, S_1^*) . Равновесие (R_2^*, N_2^*, S_2^*) устойчиво относительно малых однородных по пространству возмущений при $\langle N \rangle < 1$ и неустойчиво при $\langle N \rangle > 1$. В области устойчивости при $0 < \langle N \rangle < 1$ исследуем равновесие (R_2^*, N_2^*, S_2^*) на устойчивость к малым неоднородным по пространству возмущениям. Посредством линеаризации системы уравнений (9), (10) на равновесии (R_2^*, N_2^*, S_2^*) получим систему уравнений, описывающих динамику неоднородных пространственных возмущений:

$$\begin{cases} \frac{\partial r}{\partial t} = (1 - 2R_2^* - N_2^*)r - R_2^*n + \delta_R \frac{\partial^2 r}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial n}{\partial t} = -N_2^* \chi(S_2^*) \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} + \mu(S_2^*) \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial S}{\partial t} = r - \nu S + \delta_S \frac{\partial^2 S}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (11)$$

$$\frac{\partial r}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = \frac{\partial n}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = \frac{\partial s}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = 0, \quad (12)$$

где $r(x,t)$, $n(x,t)$, $s(x,t)$ – малые отклонения от положения равновесия. Будем искать решение линеаризации (11), (12) в виде ряда Фурье:

$$\begin{aligned} r(x,t) &= \sum_{k=1}^{\infty} r_k \cos(k\pi x) e^{\lambda_k t}, \\ n(x,t) &= \sum_{k=1}^{\infty} n_k \cos(k\pi x) e^{\lambda_k t}, \\ s(x,t) &= \sum_{k=1}^{\infty} s_k \cos(k\pi x) e^{\lambda_k t}. \end{aligned} \quad (13)$$

Подстановка (13) в линеаризованную систему уравнений (11) дает задачу на собственные значения для k -й моды ($k = 1, 2, \dots$):

$$\begin{aligned} \mathbf{A}_k \mathbf{u}_k &= \lambda_k \mathbf{u}_k, \\ \mathbf{u}_k &= \begin{pmatrix} r_k \\ n_k \\ s_k \end{pmatrix}, \\ \mathbf{A}_k &= \begin{pmatrix} R_2^* - \delta_R (k\pi)^2 & -R_2^* & 0 \\ 0 & -\mu(S_2^*) (k\pi)^2 & \langle N \rangle \chi(S_2^*) (k\pi)^2 \\ 1 & 0 & -v - \delta_S (k\pi)^2 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Собственные значения λ_k являются решениями уравнения:

$$(\lambda_k)^3 + a_1 (\lambda_k)^2 + a_2 \lambda_k + a_3 = 0, \quad (14)$$

$$a_1 = R_2^* + v + (k\pi)^2 (\delta_R + \delta_S + \mu(S_2^*)),$$

$$a_2 = (k\pi)^4 (\mu(S_2^*) (\delta_R + \delta_S) + \delta_R \delta_S) + (k\pi)^2 (\delta_R v + \mu(S_2^*) v + \delta_S R_2^* + \mu(S_2^*) R_2^*) + v R_2^*,$$

$$a_3 = (k\pi)^6 \delta_R \delta_S \mu(S_2^*) + (k\pi)^4 \mu(S_2^*) (\delta_S R_2^* + \delta_R v) + (k\pi)^2 (v R_2^* \mu(S_2^*) + R_2^* \langle N \rangle \chi(S_2^*)).$$

По теореме Ляпунова равновесие (R_2^*, N_2^*, S_2^*) устойчиво относительно неоднородных по пространству возмущений, когда вещественные части собственных значений для любой моды отрицательны, $\forall k \operatorname{Re}(\lambda_k) < 0$. Согласно критерию Льенара–Шипара [24] все корни (14) имеют отрицательную действительную часть, если положителен четный минор

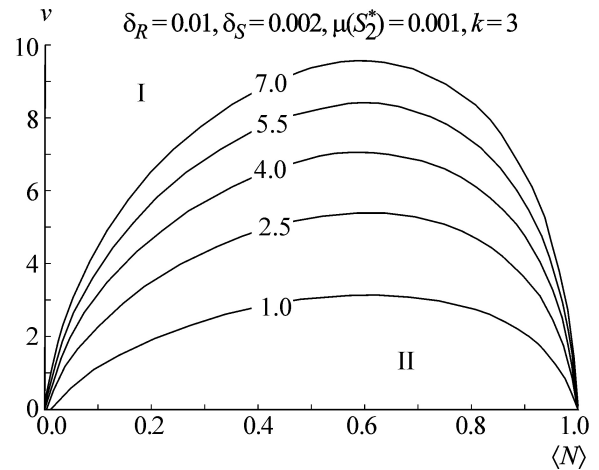


Рис. 1. Линии уровня $T_2 = 0$ третьей моды, $k = 3$, соответствующие различным (указанным на линиях) значениям коэффициента таксиса $\chi(S_2^*)$. I – область положительности T_2 , в которой мода $k = 3$ затухает, II – область отрицательности T_2 , в которой мода $k = 3$ возбуждена.

$$T_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix} > 0. \quad (15)$$

Таким образом, равновесие (R_2^*, N_2^*, S_2^*) неустойчиво относительно неоднородных по пространству возмущений, если коэффициент хемотаксиса больше критического значения X :

$$\chi(S_2^*) > X(\langle N \rangle, v, k, \delta_R, \mu(S_2^*), \delta_S) > 0, \quad (16)$$

$$\begin{aligned} X(\langle N \rangle, v, k, \delta_R, \mu(S_2^*), \delta_S) &= (\langle N \rangle R_2^*)^{-1} [(k\pi)^4 (\delta_R + \delta_S) \times \\ &\times (\delta_R \mu(S_2^*) + \delta_S \mu(S_2^*) + \delta_R \delta_S + \mu^2(S_2^*)) + \\ &+ (k\pi)^2 ((R_2^* + v) (\mu^2(S_2^*) + 2\mu(S_2^*) (\delta_R + \delta_S) + \delta_R \delta_S) + \\ &+ (\delta_R + \delta_S) (\delta_S R_2^* + \delta_R v)) + ((R_2^* + v)^2 \mu(S_2^*) + \\ &+ (R_2^* + v) (\delta_S R_2^* + \delta_R v) + (\delta_R + \delta_S) R_2^* v] + \\ &+ \langle N \rangle^{-1} (k\pi)^{-2} (R_2^* + v) v. \end{aligned}$$

На рис. 1 показано, как изменяется граница между областью устойчивости I и неустойчивости II равновесия для 3-й моды при изменении $\chi(S_2^*)$.

По правилу знаков уравнение (14) не имеет положительных вещественных корней λ_k при $T_2 > 0$. Таким образом, при переходе из области положительности T_2 в область отрицательности T_2 , мнимая ось пересекается парой комплексно-сопряженных корней $\lambda_k, \bar{\lambda}_k$, переходящих из левой в правую полуплоскость. При этом имеет место бифуркация Пуанкаре–Андрунова–Хоп-

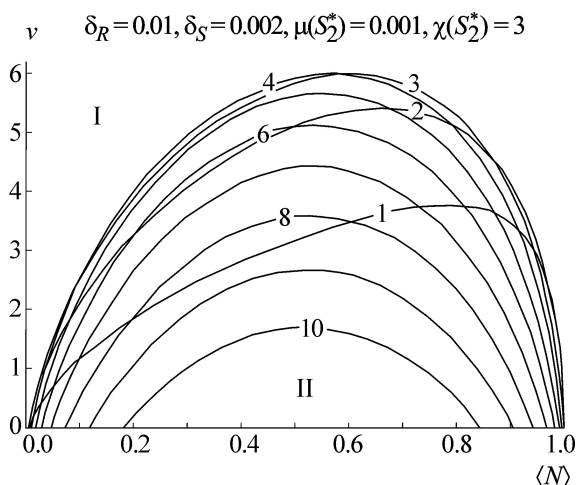


Рис. 2. Линии уровня $T_2 = 0$ построенные для различных мод k . I – область положительности T_2 , в которой k -я мода затухает, II – область отрицательности T_2 , в которой k -я мода возбуждена.

фа: в окрестности колебательно теряющего устойчивости стационарного однородного режима (R_2^*, N_2^*, S_2^*) рождается пространственно-неоднородный волновой режим. Возникающий режим может быть довольно сложным, если первой теряет устойчивость мелкомасштабная мода (например, $k = 2, 3$ или 4 на рис. 2).

Рассмотрим важный, асимптотический случай – бесконечно больших значений коэффициентов диффузии $\delta_R, \mu(S_2^*), \delta_S$. В этом случае условие (16) не выполняется и в системе неоднородные по пространству режимы не возникают. Такая ситуация (δ_S принимает большие значения) может возникнуть, если аттрактант распространяется достаточно быстро. А поскольку мы можем предположить, что в водной среде это происходит именно так, то гипотеза, что стимулом положительного таксиса гарпактицид является некоторый экзометаболит, выделяемый водорослями, представляется нам также неправдоподобной, несмотря на то, что модель (7), (8) теоретически позволяет получить пространственно-неоднородные решения.

Стимул – насыщение хищников. Модель (7), (8) допускает несколько иную интерпретацию. А именно, предположим, что частота выхода рака в воду $f(S)$ и, соответственно, коэффициенты $\mu(S)$ и $\chi(S)$ зависят от его сытости, которая определяется средней наполненностью желудка хищника $S(x, t)$. Тогда динамика системы хищник–жертва описывается моделью:

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - aRN + \delta_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left(\chi(S) N \frac{\partial S}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\mu(S) \frac{\partial N}{\partial x} \right), \\ \frac{\partial S}{\partial t} = eaR - \nu S, \end{cases} \quad (17)$$

$$\frac{\partial R}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = \frac{\partial N}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = \frac{\partial S}{\partial x} \Big|_{x=0,L} = 0. \quad (18)$$

Здесь e – коэффициент «усвоения» пищи хищником; eaR – количество пищи, которое в единицу времени в среднем попадает в желудок хищника; ν – коэффициент переваривания; νS – количество перевариваемой в единицу времени пищи. В отличие от (7), (8) в данной модели имеет смысл положить $\delta_S = 0$, поскольку количество пищи в желудке хищника в точке x не зависит от сытости хищников в соседних точках.

Так как система уравнений (17), (18) эквивалентна системе (7), (8) при $k = ea$ и $\delta_S = 0$, то для нее справедливы результаты линейного анализа, представленные в предыдущем разделе. Таким образом, когда выполняется условие (16), $\delta_S = 0$, в безразмерной системе в результате бифуркации Пуанкаре–Андропова–Хопфа возникают сложные пространственно-неоднородные режимы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нами представлена популяционная модель хищник–жертва, описывающая взаимодействия в системе гарпактициды–диатомовые микроводоросли. Подвижность гарпактицид определяется частотой выхода особей в воду, которая локально зависит от концентрации стимула. В качестве стимула мы рассмотрели плотность диатомовых водорослей (5), (6), концентрацию экзометаболита-аттрактанта (7), (8), сытость особей (17), (18). Для каждой из этих трех моделей проведен линейный анализ нетривиального однородного режима.

Рассматривать в качестве стимула плотность жертвы (модель (5), (6)) бесперспективно, поскольку, в данном случае, однородный режим является локально устойчивым при любых имеющих биологический смысл параметрах и сложные пространственно-неоднородные режимы, соответствующие наблюдаемому в природе мозаичному распределению гарпактицид, не возникают. Модели (7), (8) и (17), (18) учитывают инерционность реакции хищника на изменения плотности жертв: хищники реагируют

на изменение концентрации стимула, который изменяется в зависимости от плотности жертв. Именно благодаря этой задержке реакции хищника на градиент распределения жертв в системах при определенных условиях (16) возникают пространственно-неоднородные режимы. Сравнивая между собой модели (7), (8) и (17), (18), заключаем, что для описания динамики изучаемой системы наилучшим образом подходит модель (17), (18), в которой таксис хищников определяется их сытостью. Этот вывод следует из того, что реальные значения коэффициента диффузии экзометаболита σ_s в модели (7), (8) (принимая во внимание небольшой масштаб моделируемых явлений и то, что химическое вещество в водной среде распространяется довольно быстро) должны быть достаточно большими, что не позволяет с ее помощью объяснить микромасштабные неоднородные режимы.

Интересно, что при малых надкритичностях модель (17), (18) оказывается эквивалентной более простой модели трофотаксиса [25–28], в которой также реализуется механизм преодоления дефицита жертв, наблюдаемый у гарпактицид [15,16].

Насколько нам известно, данных полевых наблюдений, непосредственно связывающих степень сытости гарпактицид с их подвижностью, нет. Однако существуют косвенные свидетельства, подтверждающие наши предположения о связи интенсивности миграций с пищевыми условиями. Так, частота и дистанция скачков рака падают с увеличением концентрации пищи [29]. Ведущая роль активных миграций в формировании бентосных сообществ показана Керном [30]: уже через несколько часов численность большей части видов в контейнерах с высокой концентрацией пищи была в несколько раз выше, чем в бедных пищей контейнерах, что автор объясняет различиями в скорости активной эмиграции из контейнеров. Результаты наших полевых экспериментов также показывают, что скорость миграции гарпактицид из грунта без пищевых объектов приблизительно вчетверо выше, чем из грунта с культурой диатомовых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. D. R. Woods and J. H. Tjijten, *Marine Geology* **68**, 233 (1985).
2. J. W. Fleeger and E. B. Moser, *Marine Ecology* **11** (3), 227 (1990).
3. B. Sun and J. W. Fleeger, *Marine Ecology Progress Series* **71** (1), 1 (1991).
4. G. Sach and H. Bernem, *Senchenberg. Mar.* **26** (3/6), 96 (1996).
5. А. И. Азовский и Е. С. Чертопруд, *Океанология* **43** (1), 109 (2003).
6. A. I. Azovsky, E. S. Chertoprood, M. A. Saburova, and I. G. Polikarpov, *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**, 663 (2004).
7. G. R. Hicks and B. C. Coull, *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **21**, 67 (1983).
8. J. W. Fleeger and A. W. Decho, *Stygologia* **3** (1), 35 (1987).
9. A. W. Decho and J. W. Fleeger, *J. Exp. Marine Biology and Ecology* **118** (3), 229 (1988).
10. G. F. Blanchard, *Marine Ecology Progress Series* **68** (1-2), 101 (1990).
11. B. Sun, J. W. Fleeger, and R. S. Carney, *J. Exp. Marine Biology and Ecology* **167** (1), 73 (1993).
12. G. F. Blanchard, *J. Exp. Marine Biology and Ecology* **147**, 37 (1991).
13. P. A. Montagna, *Vie Melieu* **45**, 1 (1995).
14. K. R. Carman, J. W. Fleeger, and S. M. Pomarico, *Limnol. Oceanogr.* **42**, 561 (1997).
15. A. I. Azovsky, E. S. Chertoprood, M. A. Saburova, and I. G. Polikarpov, *Marine Biology* (2005).
16. A. I. Azovsky, M. A. Saburova, E. S. Chertoprood, and I. G. Polikarpov, in *Proc. of the X European Ecological Congress, Kusadasi, Turkey, 2005* (Izmir, META Press, 2005), p. 96.
17. E. F. Keller and L. A. Segel, *Theor. Biology* **30**, 225 (1971).
18. C. S. Patlak, *Bull. Mathematical Biophys.* **15**, 311 (1953).
19. А. Д. Загребнева, Ю. В. Тютюнов, Ф. А. Сурков и А. И. Азовский, в сб. *Материалы XXXV школы-семинара «Математическое Моделирование в проблемах рационального природопользования»: ЭКОЛОГИЯ. ЭКОНОМИКА. ИНФОРМАТИКА, Абрау-Дюрсо, Россия, 2007* (СКНЦ ВШ, Ростов-на-Дону, 2007), с. 20.
20. А. Д. Загребнева, Ю. В. Тютюнов, Ф. А. Сурков и А. И. Азовский, в сб. *Материалы международной научной конференции «Современные проблемы морской инженерной экологии (изыскания, ОВОС, экспертиза)», Ростов-на-Дону, Россия, 2008* (ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, 2008), с. 96.
21. Ю. В. Тютюнов, А. Д. Загребнева, Ф. А. Сурков и А. И. Азовский, *Океанология* (в печати).
22. J. M. Jeschke, M. Kopp, and R. Tollrian, *Biol. Rev.* **79**, 337 (2004).
23. M. De Troch, M. Grego, V.A. Chepurnov, and M. Vincx, *J. Exp. Marine Biology and Ecology* **343**, 210 (2007).
24. Г. Корн и Т. Корн, *Справочник по математике для научных работников и инженеров*. 5-е. изд. (Наука, Главная редакция физ.-мат. литературы, Москва, 1984).
25. R. Arditi, et al., *Theor. Population Biol.* **59**, 207 (2001).
26. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис и Ю. В. Тютюнов, *Докл. РАН* **372** (6), 730 (2000).
27. Ю. В. Тютюнов, Н. Ю. Сапухина, А. Б. Моргулис и В. Н. Говорухин, *Журн. общ. биологии* **62** (3), 253 (2001).
28. Ю. В. Тютюнов, Н. Ю. Сапухина, И. Н. Сенина и Р. Ардити, *Журн. общ. биологии* **63** (2), 137 (2002).
29. A. W. Leising and P.J.S. Franks, *Hydrobiologia* **480**, 193 (2002).
30. J. C. Kern, *Marine Ecology Progress Series* **60**, 211 (1990).

Microscale Patchiness of the Distribution of Harpacticoida as a Result of Trophotaxis

Yu.V. Tyutyunov*, A.D. Zagrebneva*, F.A. Surkov*, and A.I. Azovsky**

**Vorovich Research Institute of Mechanics and Applied Mathematics, Southern Federal University, ul. Stachki 200/1,
Rostov-on-Don, 344090 Russia*

***Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Vorob'evy Gory, Moscow, 119899 Russia*

A minimal conceptual model capable of explaining the microscale heterogeneity observed in the benthic trophic system harpacticoids–diatoms algae has been constructed. Alternative models of trophotaxis in predator–prey systems have been built in which a stimulus for predator movement is, correspondingly: (a) prey density, (b) attractant secreted by the prey, and (c) predator satiation. The analytical study demonstrated that the model in which predator taxis is determined by predator satiation is best suited for the description of population dynamics in system harpacticoids–diatoms algae.

Key words: predator–prey model, taxis, trophotaxis, reaction-diffusion-taxis, pattern formation, spatio-temporal heterogeneity