

УДК 519.6:574.5

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТОКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ ОРГАНИЗМОВ С ПЕРИОДИЧЕСКИМИ МИГРАЦИЯМИ

© 2010 г. Ю. В. Тютюнов<sup>1</sup>, А. Д. Загребнева<sup>1</sup>, Ф. А. Сурков<sup>1</sup>, А. И. Азовский<sup>2</sup><sup>1</sup> Научно-исследовательский институт механики и прикладной математики им. И.И. Воровича Южного федерального университета, Ростов-на-Дону

e-mail: tyutyunov@sfedu.ru

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

e-mail: aiazovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 09.05.2008 г.

На базе гипотез относительно способа передвижения донных организмов с периодическим выходом в толщу воды, отличных от предположений, сделанных в работах [12, 14, 15], выводится уравнение потока популяционной плотности Пэтлака-Келлер-Сегеля. На основе этих гипотез построена дискретная по времени и непрерывная по пространству индивидуум-ориентированная модель распространения популяции в среде со стационарным распределением стимула. С помощью построенной модели мы проиллюстрировали, что рассмотренный механизм таксиса — т.е. убывание частоты выхода особи в воду при возрастании концентрации стимула приводит к агрегированию организмов в местах с повышенной концентрацией стимула. Динамика численности популяции хорошо аппроксимируется непрерывной моделью, в которой используется полученное уравнение потока. Численное моделирование показало, что вид зависимости частоты выхода особей в воду от концентрации стимула (гиперболическая, экспоненциальная, линейная, сигмоидальная) незначительно влияет на распределение особей.

### 1. ВВЕДЕНИЕ

Ярким примером пространственно-временной неоднородности живых систем является распределение веслоногих раков — гарпактицид (*Harpacticoida: Copepoda*) — одного из основных компонентов морского бентоса на рыхлых грунтах. Для большинства гарпактицид характерно выраженное пятнистое (агрегированное) распределение, причем размер скоплений может варьировать от микроагрегаций площадью 0.5–1 см<sup>2</sup> до крупных пятен площадью несколько метров [1, 9, 16–18]. В целом преобладает микромасштабная неоднородность, наблюдаемая даже в весьма однородных биотопах; однако причины, ее обуславливающие, остаются неясными [8, 16].

Данная статья является первой из серии работ по изучению структурообразования в системе гарпактициды — диатомовые водоросли на популяционном уровне. Динамику системы опишем с помощью популяционной модели типа таксисдиффузия-реакция. Обычно в таких моделях используется классическое уравнение популяционного потока Пэтлака-Келлер-Сегеля, основанное на предположении, что особи находятся в постоянном движении, и характер перемещений определяется частотой тамблинга (tumbling), т.е. частотой с которой особь меняет направление движения при различной концентрации стимула. Это уравнение потока не описывает случай, когда особь может

какое-то время находится в относительном покое, для гарпактицид — это периоды, когда особь находится в грунте. Таким образом, строго говоря, использование уравнение потока Пэтлака-Келлер-Сегеля при моделировании организмов с подобным типом перемещения нуждается в дополнительном обосновании. Учитывая опыт построения моделей таксиса, описанных в работах [12, 14, 15], мы представляем вывод уравнения потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями. Предполагалось, что движение особи состоит из двух событий: выхода в придонный слой воды и совершения пространственного перемещения. Разделение этих событий позволило построить уравнение потока популяционной плотности, неявно учитывающее периоды относительного покоя, когда особь находится в толще грунта.

### 2. ОПИСАНИЕ БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА И ОСНОВНЫЕ ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

Для гарпактицид характерны вертикальные миграции, связанные с суточными и приливо-отливными циклами. Одни виды в прилив перемещаются в глубокие слои песка, другие, напротив, выходят в толщу воды и способны перемещаться в ней на расстояния в десятки метров, как с токами воды, так и активно плавая [5, 7, 10, 11]. При

этом в придонный слой воды выходит до 50% особей [6]. Миграции могут осуществляться и во время отлива (в толще грунта), однако происходят с намного меньшей интенсивностью и на меньшие расстояния [5]. В то же время миграции гарпактицид с выходом в водную толщу отмечаются и в отсутствие явно выраженных приливов и отливов. Подобные периодические миграции с выходом в толщу воды характерны и для некоторых других групп мейо- и макрофауны [6, 7]. Таким образом, если пренебречь перемещениями в толще грунта, горизонтальное передвижение таких организмов можно представить как чередование периодов, когда особи находятся в толще грунта и периодов перемещения на новую пространственную позицию.

Перечислим основные гипотезы и идеализации, которых мы будем придерживаться при построении математической модели:

1) Мы не будем явно учитывать время прилива и отлива, считая, что особь, выходя на поверхность грунта, оказывается в водной среде;

2) Будем считать, что когда рак выходит в воду, то он обязательно совершает перемещение, при этом все направления перемещения равновероятны;

3) Мы предполагаем, что время нахождения рака в толще грунта определяется частотой выхода особи в воду, которая, в свою очередь, зависит от локальной концентрации в среде некоторого стимула, влияющего на пространственную активность раков, определяя интенсивность вертикальных миграций индивидуумов. При этом природа стимула заранее не уточняется (возможные варианты будут кратко рассмотрены в Обсуждении).

### 3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОТОКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ ГАРПАКТИЦИД

Рассмотрим перемещения особи в течение конечного интервала времени  $(t - \tau, t)$ . Будем предполагать, что параметр  $\tau$  настолько мал,  $\tau \ll 1$ , что вероятность того, что в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  рак несколько раз выйдет в воду, фактически равна нулю. Величина  $\tau$  задает минимальное пространственное разрешение модели. Все события, имеющие характерный временной масштаб меньший, чем  $\tau$ , считаются “микроскопическими” и данной моделью не учитываются.

Состояние окружающей среды в точке  $x$  в момент времени  $t$  характеризуется концентрацией некоторого стимула  $S(x, t)$ , уровень которого влияет на интенсивность вертикальных миграций индивидуумов. Пусть  $P(S(x, t))$  – вероятность того, что особь, находящаяся в точке с координатой  $x$ , в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  выйдет в воду, зависящая от осредненного по интервалу

времени  $(t - \tau, t)$  значения концентрации стимула в точке  $x$ :

$$\overline{S(x, t)} = \frac{1}{\tau} \int_{t-\tau}^t S(x, s) ds.$$

Если известно, что особь вышла в воду, то функции  $P^+(r, \tau)$  и  $P^-(r, \tau)$  описывают ее пространственные перемещения. А именно,  $P^+(r, \tau)$  и  $P^-(r, \tau)$  – вероятности того, что особь переместится вправо или влево на расстояние, большее,  $r$  в течение периода времени  $\tau$ . Поскольку предполагается, что перемещения особи вправо и влево равновероятны, то  $P^+(r, \tau) = P^-(r, \tau)$ . Таким образом, движение особи фактически обусловлено двумя событиями: 1) выходом в воду; 2) перемещением на определенное расстояние.

Поток плотности популяции гарпактицид в точке  $x$  в момент времени  $t$ ,  $J_N(x, t)$ , представляет собой разность между числом особей, совершивших в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  перемещение в положительном направлении (первое слагаемое), и числом особей, переместившихся за тот же интервал времени в отрицательном направлении (второе слагаемое):

$$J_N(x, t) = \int_0^{\infty} \overline{N(x-r, t)} P(\overline{S(x-r, t)}) P^+(r, \tau) dr - \int_0^{\infty} \overline{N(x+r, t)} P(\overline{S(x+r, t)}) P^-(r, \tau) dr. \quad (3.1)$$

Здесь множители  $\overline{N(x, t)}$  и  $\overline{S(x, t)}$  – осредненные по интервалу времени  $(t - \tau, t)$  значения плотности популяции и концентрации стимула в точке  $x$ . Произведение  $\overline{N(x-r, t)} P(\overline{S(x-r, t)})$  – ожидаемое число особей, которые в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  покинут точку  $x - r$ . Произведения  $\overline{N(x-r, t)} \times P(\overline{S(x-r, t)}) P^+(r, \tau)$  и  $\overline{N(x+r, t)} P(\overline{S(x+r, t)}) \times P^-(r, \tau)$  – ожидаемое число особей, которые в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  покинут точки  $x - r$  и  $x + r$  и совершат перемещение вправо или влево на расстояние, большее, чем  $r$  (рис. 1).

Будем предполагать, что функции  $N(x, t)$  и  $S(x, t)$  достаточно гладкие по времени, а вероятность  $P(S)$  – по  $S$ . Тогда, поскольку  $\tau \ll 1$ , то средние значения  $P(\overline{S(x, t)})$ ,  $\overline{N(x, t)}$ ,  $\overline{S(x, t)}$  за промежуток времени  $(t - \tau, t)$  практически совпадают со зна-

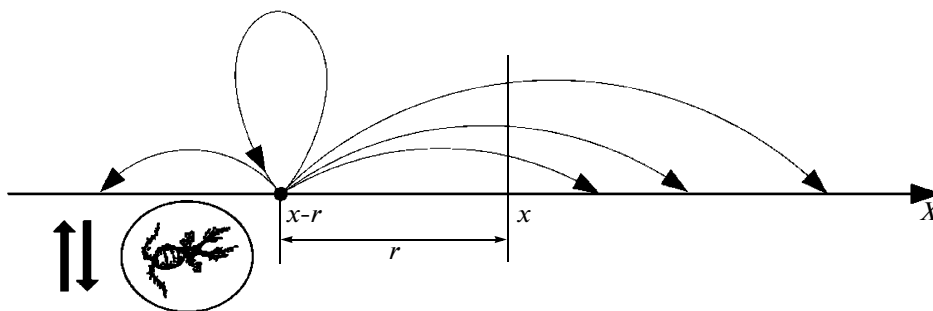


Рис. 1. Поведение гарпактициды во время прилива: особь с некоторой вероятностью выходит в воду и совершает перемещение в горизонтальном направлении.

чениями  $P(S(x, t))$ ,  $N(x, t)$ ,  $S(x, t)$ , и уравнение потока (3.1) можно представить следующим образом:

$$J_N(x, t) = \int_0^{\infty} N(x-r, t) P(S(x-r, t)) P^+(r, \tau) dr - \int_0^{\infty} N(x+r, t) P(S(x+r, t)) P^-(r, \tau) dr. \quad (3.2)$$

Рассмотрим перемещения, которые совершает рак при выходе в воду. Пусть случайная величина  $\xi(\tau)$  обозначает расстояние, на которое переместилась особь в течение периода времени  $\tau$ . Вероятности  $P^+(r, \tau)$  и  $P^-(r, \tau)$  выразим через плотность распределения вероятности случайной величины  $\xi(\tau)$ ,  $\rho(\xi(\tau))$ :

$$P^-(r, \tau) = \int_{-r}^0 \rho(\xi(\tau)) d\xi, \quad P^+(r, \tau) = \int_r^{\infty} \rho(\xi(\tau)) d\xi.$$

Будем считать, что перемещение особи на новую пространственную позицию зависит от большого числа случайных факторов. Тогда, согласно центральной предельной теореме теории вероятностей,  $\xi(\tau)$  подчиняется нормальному закону распределения с нулевым математическим ожиданием и дисперсией, зависящей от продолжительности временного интервала, на котором рассматривается перемещение,  $\xi(\tau) \in M(0, \sigma(\tau))$ . Поскольку зафиксированный период времени  $\tau$  предполагается малым,  $\tau \ll 1$ , то и значение дисперсии также будем считать малым:  $\sigma^2(\tau) = \sigma_\tau^2 \ll 1$ .

В силу того, что  $\xi(\tau)$  подчиняется нормальному закону распределения,  $\xi(\tau) \in N(0, \sigma_\tau)$ , справедлива следующая оценка:

$$\forall \varepsilon > 0 \exists c = \text{const}: \forall r > c\sigma_\tau \quad P^+(r, \tau) = \left| \int_r^{\infty} \rho(\xi(\tau)) d\xi \right| < \varepsilon. \quad (3.3)$$

Использование оценки (3.3) и равенство вероятностей  $P^+(r, \tau)$  и  $P^-(r, \tau)$  позволяет перейти в уравнении потока  $J_N(x, t)$  (3.2) к интегрированию по конечной области:

$$J_N(x, t) = \int_0^{c\sigma_\tau} [N(x-r, t) P(S(x-r, t)) - N(x+r, t) P(S(x+r, t))] P^+(r, \tau) dr. \quad (3.4)$$

Из свойств нормального распределения следует, что наиболее вероятные перемещения сосредоточены в достаточно узкой окрестности вблизи математического ожидания. Например, согласно правилу трех сигм, для  $\varepsilon = 0.003$  оценка (3.3) выполняется при  $c = 3$ , а для  $\varepsilon = 6 \times 10^{-8}$  — при  $c = 5$ . Поскольку на практике высокая точность вычисления не требуется и  $\sigma_\tau \ll 1$ , можно считать, что значение  $c\sigma_\tau$  также значительно меньше единицы, и к каждому из двух слагаемых в правой части выражения (3.4) можно применить формулу Тейлора вблизи точки  $x$ :

$$N(x \mp r, t) P(S(x \mp r, t)) = N(x, t) P(S(x, t)) \mp r \left( \frac{\partial N(x, t)}{\partial x} P(S(x, t)) + N(x, t) \frac{dP(S)}{dS} \frac{\partial S(x, t)}{\partial x} \right) + o(r).$$

После отбрасывания остаточного члена уравнение потока (3.4) приобретает следующий вид:

$$J_N = - \left[ \int_0^{c\sigma_\tau} r P^+(r, \tau) dr \right] \left( P(S) \frac{\partial N}{\partial x} + \frac{dP(S)}{dS} N(x, t) \frac{\partial S}{\partial x} \right). \quad (3.5)$$

Вычислив интеграл в (3.5) с помощью перестановки пределов интегрирования и оценки (3.3)

$$\begin{aligned} \int_0^{c\sigma_\tau} r P^+(r, \tau) dr &= \int_0^{c\sigma_\tau} \int_0^\infty r \rho(\xi, \tau) d\xi dr = \\ &= \int_0^{c\sigma_\tau} \rho(\xi, \tau) \int_0^\xi r dr d\xi + \int_{c\sigma_\tau}^\infty \rho(\xi, \tau) \int_0^{c\sigma_\tau} r dr d\xi \approx \\ &\approx \int_0^{c\sigma_\tau} \frac{\xi^2}{2} \rho(\xi, \tau) d\xi = \frac{\bar{l}^2}{2} \end{aligned}$$

(поскольку

$$\int_{c\sigma_\tau}^\infty \rho(\xi, \tau) d\xi \int_0^{c\sigma_\tau} r dr = \frac{c^2 \sigma_\tau^2}{2} \int_{c\sigma_\tau}^\infty \rho(\xi, \tau) d\xi < \frac{c^2 \sigma_\tau^2}{2} \varepsilon \approx 0),$$

уравнение потока (3.5) можно представить в следующем виде:

$$J_N = -\mu(S) \frac{\partial N}{\partial x} + \chi(S) N \frac{\partial S}{\partial x}, \quad (3.6)$$

$$\mu(S) = \frac{\bar{l}^2}{2} P(S), \quad \chi(S) = -\frac{\bar{l}^2}{2} \frac{dP(S)}{dS},$$

где  $\mu(S)$  – коэффициент диффузии,  $\chi(S)$  – коэффициент таксиса,  $\bar{l}^2$  – среднее значение квадрата длины перемещения, которое совпадает с дисперсией  $\sigma_\tau^2$ .

Таким образом, мы получили уравнение потока Пэтлака-Келлер-Сегеля, исходя из предположений, отличающихся от сделанных в работах [12, 14, 15].

### 3.1. Частота выхода особей в воду $f(S)$

**3.1.1. Выход особи в воду – случайный пуассоновский процесс.** Рассмотрим вертикальные передвижения гарпактицид. Последовательность выходов животных в воду является потоком событий, удовлетворяющим следующим условиям:

1) В каждой точке пространства для любых двух непересекающихся интервалов времени, количество вертикальных миграций, т.е. выходов в воду, в течение одного интервала не зависит от количества выходов в течение другого интервала;

2) Вероятность того, что в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  особь выйдет в воду больше, чем один раз, является бесконечно малой величиной высшего порядка по сравнению с  $\tau$  и может считаться равной нулю.

Выполнение этих условий означает, что рассматриваемый поток событий является ординарным потоком без последствия и может быть классифицирован как простейший пуассоновский поток с переменным параметром [2–4]. Таким образом, вероятность того, что в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  произойдет  $k$  событий выхода особи в воду, можно вычислить, пользуясь распределением Пуассона:

$$p_{x,k}(t - \tau, t) = \frac{\varphi_x^k}{k!} e^{-\varphi_x \tau},$$

$$\varphi_x = \int_{t-\tau}^t \lambda(x, u) du = \int_{t-\tau}^t f(S(x, u)) du, \quad (3.7)$$

где  $\varphi_x$  – среднее число событий, происходящих за промежуток времени  $(t - \tau, t)$  в пространственной точке  $x$ ,  $\lambda(x, t)$  – мгновенное значение параметра распределения Пуассона. Поскольку данный поток является простейшим, то параметр  $\lambda(x, u)$  одновременно является средним числом событий, происходящих в момент времени  $t$  в точке пространства  $x$ , или мгновенной интенсивностью потока [4]. В случае гарпактицид, мы считаем, что  $\lambda(x, t) = f(S(x, t))$ , где  $f(S)$  – частота выхода рака в воду.

Поскольку мы предполагаем, что  $S$  и функция  $f(S)$  достаточно гладкие и  $\tau \ll 1$ , то можно считать, что для любых значений  $u \in (t - \tau, t)$ ,  $f(S(x, u)) \approx f(S(x, t))$ . Тогда, согласно (3.7), среднее число событий  $\varphi_x = f(S(x, t))\tau$ . Таким образом, вероятность того, что в точке  $x$  в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$   $k$  раз произойдет выход особи в воду, выражается формулой:

$$p_{x,k}(t - \tau, t) = \frac{[f(S(x, t))\tau]^k}{k!} e^{-f(S(x, t))\tau}.$$

**3.1.2. Связь коэффициентов диффузии  $\mu(S)$  и таксиса  $\chi(S)$  с частотой выхода особи в воду  $f(S)$ .** Найдем соотношение между вероятностью того, что особь, находящаяся в точке  $x$ , выйдет в воду в течение временного интервала  $(t - \tau, t)$ ,  $P(S(x, t))$  и частотой этого события  $f(S(x, t))$ . Рассмотрим случайную величину:

$$\zeta_x(t - \tau, t) = \begin{cases} 1, & \text{особь в точке } x \text{ выходит в} \\ & \text{воду в течение } (t - \tau, t); \\ 0, & \text{особь в точке } x \text{ находится в} \\ & \text{грунте в течение } (t - \tau, t). \end{cases}$$

Вероятности того, что  $\zeta_x(t - \tau, t) = 1$  и  $\zeta_x(t - \tau, t) = 0$ , выразим через вероятность того, что особь, находящаяся в точке  $x$ , выйдет в воду  $k$  раз в течение ин-

тервала времени  $(t - \tau, t)$ ,  $p_{x,k}(t - \tau, t)$ , следующим образом:

$$P(\zeta_x(t - \tau, t) = 1) = \sum_{k=1}^{\infty} p_{x,k}(t - \tau, t) = 1 - e^{-f(S(x,t))\tau}, \quad (3.8)$$

$$P(\zeta_x(t - \tau, t) = 0) = p_{x,0}(t - \tau, t) = e^{-f(S(x,t))\tau}.$$

Малость интервала времени  $\tau$  позволяет нам воспользоваться формулой Тейлора, представив правую часть выражения (3.8) в виде:

$$P(\zeta_x(t - \tau, t) = 1) = 1 - (1 - f(S(x,t))\tau + o(\tau)) \approx f(S(x,t))\tau. \quad (3.9)$$

Таким образом, вероятность того, что особь, находящаяся в точке с координатой  $x$ , выйдет в воду в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$ , связана с частотой выхода особи в воду следующим соотношением:

$$P(S(x,t)) = f(S(x,t))\tau. \quad (3.10)$$

При этом коэффициенты диффузии  $\mu(S)$  и коэффициент таксиса  $\chi(S)$  есть:

$$\mu(S) = \frac{\bar{l}^2 \tau}{2} f(S), \quad \chi(S) = -\frac{\bar{l}^2 \tau}{2} \frac{df(S)}{dS} = -\frac{d\mu(S)}{dS}. \quad (3.11)$$

**3.1.3. Вероятность совершить перемещение на расстояние большее, чем  $r$ , и частота выхода особи в воду  $f(S)$ .** Рассмотрим пространственные передвижения особей. Пусть  $\eta_{x,r}(t - \tau, t)$  — случайная величина, характеризующая процесс перемещения особи в горизонтальном направлении на расстояние  $l$ , большее фиксированной длины  $r$ :

$$\eta_{x,r}(t - \tau, t) = \begin{cases} 1, & \text{особь совершила} \\ & \text{перемещение из } x \text{ на} \\ & l > r, \text{ в течение } (t - \tau, t); \\ 0, & \text{особь не совершила} \\ & \text{перемещение из } x \text{ на} \\ & l > r, \text{ в течение } (t - \tau, t). \end{cases}$$

Вычислим вероятность того, что в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  особь не совершит перемещение из точки  $x$  на расстояние, большее чем  $r$ . Эта вероятность равняется сумме вероятностей того, что в точке  $x$  выход особи в воду произойдет

$k$  раз, но при этом особь совершит перемещения на расстояния меньшие, чем  $r$ :

$$\begin{aligned} P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 0) &= \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} P \left\{ \begin{array}{l} k \text{ раз произойдет выход} \\ \text{особи в воду в точке } x \\ \text{в течение } (t - \tau, t) \end{array} \right\} (1 - P^+(r, \tau))^k = \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} p_{x,k}(t - \tau, t) (1 - P^+(r, \tau))^k = \\ &= e^{-f(S(x,t))\tau} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{((1 - P^+(r, \tau))f(S(x,t))\tau)^k}{k!} = \\ &= e^{-f(S(x,t))\tau + (1 - P^+(r, \tau))f(S(x,t))\tau} = \\ &= e^{-P^+(r, \tau)f(S(x,t))\tau}. \end{aligned}$$

Таким образом, вероятность того, что в течение интервала времени  $(t - \tau, t)$  особь совершит из точки  $x$  перемещение на расстояние большее, чем  $r$ , выражается формулой:

$$\begin{aligned} P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 1) &= 1 - P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 0) = \\ &= 1 - e^{-P^+(r, \tau)f(S(x,t))\tau}. \end{aligned}$$

Поскольку  $\tau \ll 1$ , воспользуемся формулой Тейлора и, отбросив остаточный член, получим:

$$\begin{aligned} P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 1) &= \\ &= 1 - (1 - f(S(x,t))P^+(r, \tau)\tau + o(\tau)) \approx \\ &\approx f(S(x,t))P^+(r, \tau)\tau. \end{aligned} \quad (3.12)$$

При построении потока плотности популяции вероятность  $P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 1)$  находилась следующим образом:

$$P(\eta_{x,r}(t - \tau, t) = 1) = P(S(x,t))P^+(r, \tau). \quad (3.13)$$

Сравнивая формулы (3.12) и (3.13) приходим к выводу, что:

$$P(S(x,t))P^+(r, \tau) = f(S(x,t))P^+(r, \tau)\tau.$$

Заметим, что это соотношение можно получить формальной подстановкой (3.10) в (3.13), то есть предположение о том, что выход особи в воду является случайным пуассоновским процессом, не противоречит основным гипотезам модели.

#### 4. ИНДИВИДУУМ-ОРИЕНТИРОВАННАЯ МОДЕЛЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ГАРПАКТИЦИД

Проиллюстрируем с помощью индивидуум-ориентированной модели, как будут распределяться особи в среде со стационарным распределением стимула. Модель является дискретной по времени с временным шагом  $\tau$  и непрерывной по пространству. В основе модели лежат предполо-

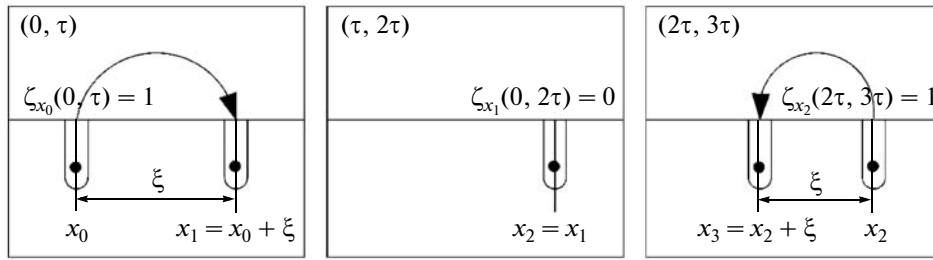


Рис. 2. Перемещения гарпактициды (3 итерации имитационной модели): 1, 3 – периоды, в течение которых особь выходит в воду и совершает перемещения, 2 – период, в течение которого особь находится в толщу грунта.

жения, использовавшиеся при выводе уравнения потока.

Несколько переформулируем их:

1. Движение особи на каждом временном шаге определяется двумя событиями: выходом в воду и перемещением;

2. В течение шага имитационной модели, интервала времени  $(t - \tau, t)$ , особь успевает выйти в воду и совершить перемещение не более одного раза;

3. Выйдет ли рак, находящийся в точке  $x$ , в воду, зависит от величины стимула в этой точке  $S(x)$ ;

4. Когда рак выходит в воду, то он обязательно совершает перемещение и снова возвращается в грунт;

5. Случайная величина описывающая перемещения особи, подчиняется нормальному закону распределения,  $\xi \in N(0, \sigma)$ .

Координата местонахождения рака на  $i + 1$  шаге имитации выражается формулой:

$$x_{i+1} = x_i + \zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1)\xi,$$

где  $x_i$  – местонахождение особи на  $i$ -ом шаге,  $\zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1)$  – случайная величина, описывающая процесс выхода в воду в течении  $i + 1$ -го шага:  $\zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1) = 0$  – рак находится в грунте;  $\zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1) = 1$  – рак выходит в воду, случайная величина  $\xi$  задает направление и расстояние перемещения особи за период времени  $\tau$ ,  $\xi \in N(0, \sigma)$  (рис. 2). Случайную величину  $\zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1)$  мы формируем так, чтобы выполнялось равенство (3.9), т.е.  $P(\zeta_{x_i}(t_{i+1} - \tau, t_i + 1) = 1) = f(S(x_i))\tau$ , где  $f(S)$  – зависимость частоты выхода рака в воду от значения стимула.

Предполагалось, что частота выхода рака в воду убывает с ростом величины стимула. Чем лучше условия, тем больше времени особь проводит в данной точке. В неблагоприятных условиях, в среде с пониженным уровнем стимула, животные часто выходят в воду и совершают перемещения. В качестве механизмов реакции особей на стимул были рассмотрены четыре вида зависимости  $f(S)$ , удовлетворяющие этому предположению: гиперболическая, экспоненциальная, линейная и сигмоидальная.

Модель передвижения гарпактицид была реализована для случаев одномерного и двумерного пространства в среде разработки MATLAB. На рис. 3 и 4 показаны примеры распределения популяции в средах с различными стационарными распределениями стимула для экспоненциальной зависимости  $f(S) = \exp(-S/2)$ .

### 5. НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ГЕРПАКТИЦИД

В соответствии с широко распространенным Эйлеровым подходом [13, 14] распространение популяции герпактицид опишем с помощью следующего дифференциального уравнения:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = f_N - \frac{\partial}{\partial x} J_N, \tag{5.1}$$

где  $N(x, t)$  – плотность популяции,  $f_N$  – функция, описывающая процессы рождения и гибели особей,  $J_N$  – поток плотности популяции. Как и при построении индивидуум-ориентированной модели, будем предполагать, что в течение рассматриваемого промежутка времени демографические процессы проходят достаточно медленно и существенно не влияют на общую численность популяции,  $f_N = 0$ . В качестве  $J_N$  возьмем полученное выше уравнение потока Пэтлака–Келлер–Сегеля (3.6), (3.11). В этом случае уравнение (5.1) примет следующий вид:

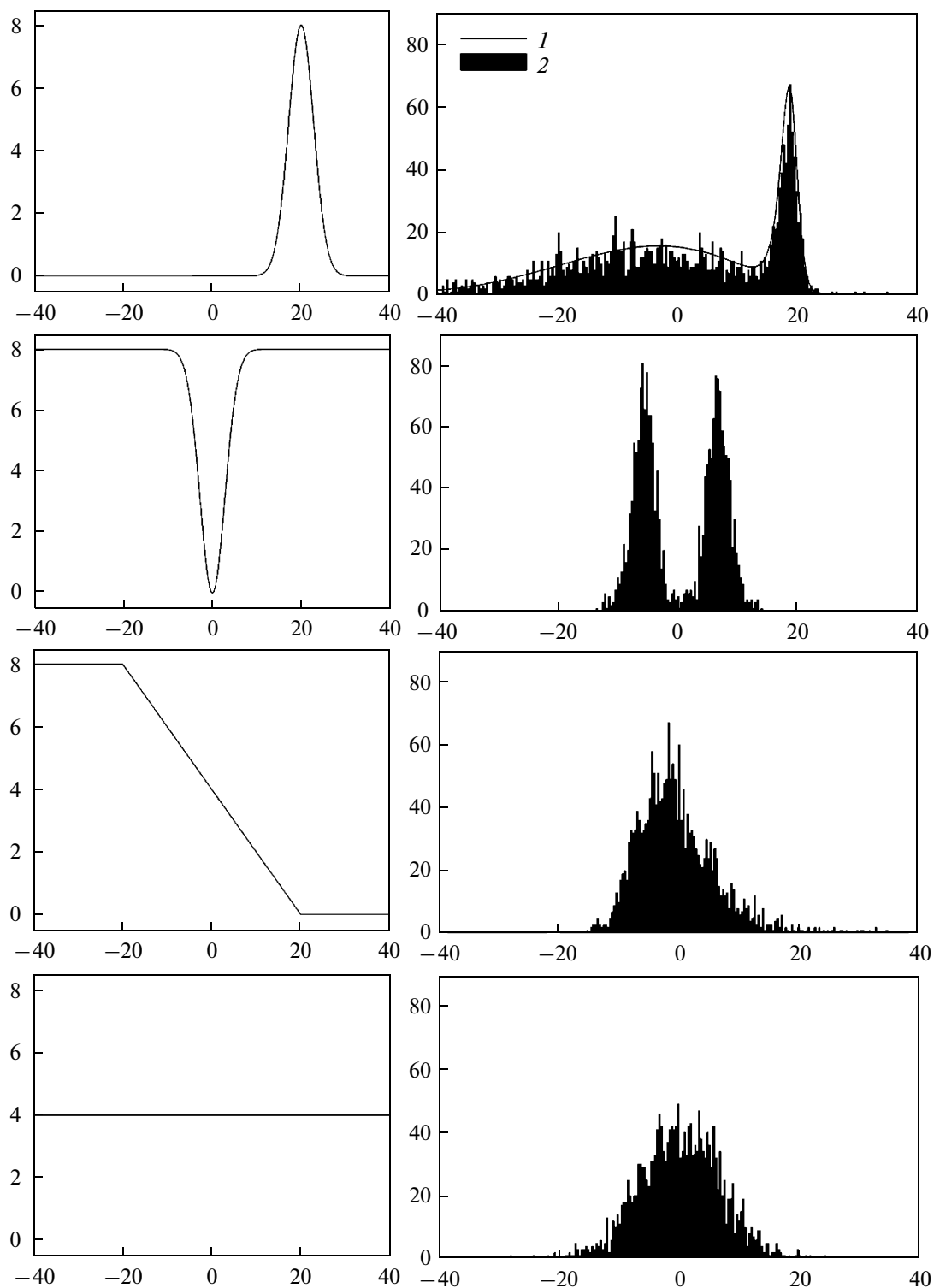
$$\frac{\partial N}{\partial t} = a_0 N + a_1 \frac{\partial N}{\partial x} + a_2 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \tag{5.2}$$

$$a_0 = \frac{\bar{l}^2 \tau}{2} \left( \frac{d^2 f(S)}{dS^2} \left( \frac{dS}{dx} \right)^2 + \frac{df(S)}{dS} \frac{d^2 S}{dx^2} \right), \tag{5.3}$$

$$a_1 = \bar{l}^2 \tau \frac{df(S)}{dS} \frac{dS}{dx}, \quad a_2 = \frac{\bar{l}^2 \tau}{2} f(S).$$

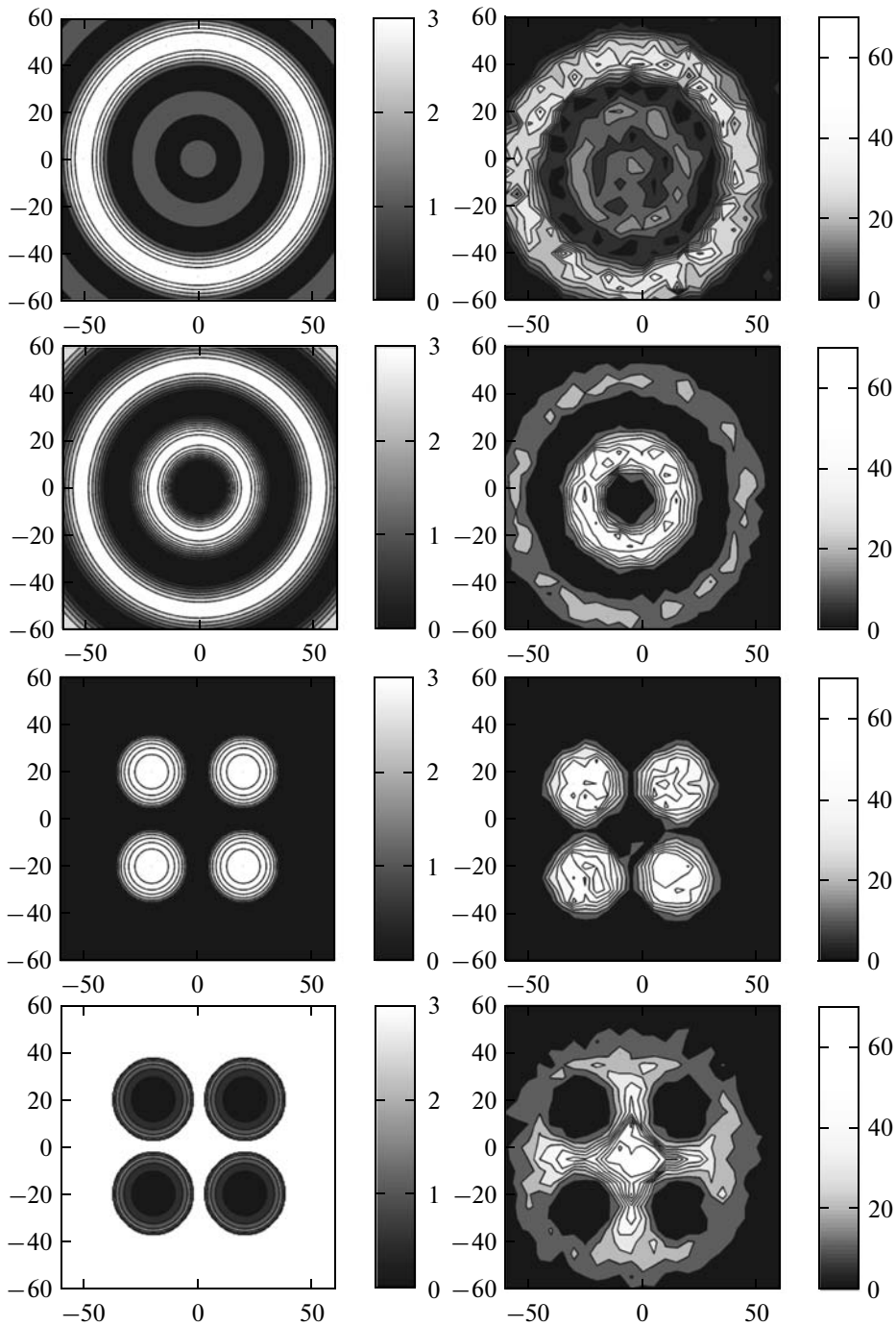
$$N|_{x=a, b} = 0. \tag{5.4}$$

Данное уравнение сводилось методом сеток с помощью центральной разностной схемы к системе обыкновенных дифференциальных уравнений,



**Рис. 3.** 1D распределение популяции гарпактицид (справа) в средах со стационарным распределением стимула (слева) при  $t = 325$ . Ось абсцисс — горизонтальная координата, ось ординат — концентрация стимула (слева) и обилие особей (справа), усл. единицы.

1 — получено с помощью непрерывной модели, 2 — получено с помощью индивидуум-ориентированной модели. Параметры: частота выхода в воду  $f(S) = \exp(-S/2)$ , период времени  $\tau = 1$ , количество шагов  $T = 325$ , количество особей  $M = 2000$ , среднее значение квадрата длины перемещения  $\bar{l}^2 = \sigma_\tau^2 = 1$ , распределение стимула в случае непрерывной модели  $S(x) = 8\exp(-(x - 20)^2/16)$ . В начальный момент времени все особи находились в точке начала координат.



**Рис. 4.** 2D распределение популяции гарпактицид (справа) в средах со стационарным распределением стимула (слева). Параметры: частота выхода в воду  $f(S) = \exp(-S/2)$ , шаг по времени  $\tau = 1$ , количество шагов  $T = 5000$ , количество особей  $M = 10000$ , дисперсия  $\sigma_\tau^2 = 1$ . В начальный момент времени все особи находились в точке начала координат. Оси – пространственные координаты, заливкой показана концентрация стимула (слева) и обилие особей (справа), усл. единицы.

которая затем решалась методом Рунге-Кутты пятого порядка с контролем точности на шаге.

В правом верхнем углу на рис. 3 представлено распределение популяции гарпактицид, полученное с помощью индивидуум-ориентированной модели, и решение уравнения (5.2)–(5.4). Значения

$a, b$  для различных значений параметров определялись каждый раз заново: сначала мы наблюдали, как будут распределяться особи в индивидуум-ориентированной модели, затем отрезок  $[a, b]$  выбирали так, чтобы он был достаточно широким и включал весь диапазон значений координат



нат особей. Для перечисленных выше значений параметров  $[a, b] = [-200, 200]$ .

Совпадение картины распределения гарпактицид, полученной с помощью индивидуум-ориентированной модели, с решением дифференциального уравнения (5.2)–(5.4) свидетельствует о том, что выдвинутые нами гипотезы относительно способа передвижения гарпактицид верны и позволяют описать агрегирование особей в местах с повышенной концентрацией стимула. Кроме того, показано, что при высокой численности индивидуумов динамика численности популяции хорошо аппроксимируется дифференциальным уравнением (5.2), (5.3).

## 6. ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В данной работе на примере гарпактицид, обитающих в придонном слое, рассмотрена динамика движения периодически мигрирующих организмов в среде с пространственно-неоднородным распределением стимула. На основе гипотез относительно движения особей, отличных от предположений, сделанных в работах [12, 14, 15], дано обоснование уравнения потока популяционной плотности Пэтлака–Келлер–Сегеля. Полученный результат подтверждает универсальность модели Пэтлака–Келлер–Сегеля и ее применимость к описанию феномена таксиса в самых различных ситуациях. Отметим, что принятые гипотезы представляются достаточно естественными, а рассматриваемые в них распределения – нормальное и пуассоновское, в виду своей экстремальности по показателю энтропии, часто встречаются в биологических системах.

Таксистый ответ организмов на изменения концентрации стимула заключался в изменении частоты выхода особи в воду при варьировании величины стимула. Мы предположили, что в благоприятной среде с повышенной концентрацией стимула, особь практически все время находится в толще грунта, редко выходит в воду и совершает перемещения. Попав в место с плохими условиями, с пониженным уровнем стимула, особь стремится покинуть его, чаще выходит в воду и, таким образом, активнее совершает случайные ненаправленные перемещения.

На основе гипотез, использованных при выходе уравнения потока популяции, нами была построена индивидуум-ориентированная модель распространения гарпактицид в среде со стационарным распределением стимула. С помощью полученной модели мы проиллюстрировали тот факт, что рассмотренный механизм таксиса, т.е. убывание частоты выхода рака в воду при возрастании концентрации стимула, приводит к агрегированию организмов в местах с повышенной концентрацией стимула. При высоких численностях индивидуумов динамика системы хорошо аппроксимируется

непрерывной моделью типа реакция-диффузия-таксис (5.2)–(5.4). Численное моделирование показало, что вид зависимости частоты выхода раков в воду от концентрации стимула (гиперболическая, экспоненциальная, линейная, сигмоидальная) в значительной степени не влияет на то, как будут распределяться особи.

Представленная имитационная модель может быть использована и для описания распространения популяции организмов, чей способ передвижения существенно отличается от способа передвижения гарпактицид. Например, вместо вероятности выхода в воду можно рассмотреть вероятность того, что особь совершит перемещение в случайном направлении. Однако использованная нами для иллюстрации феномена таксиса индивидуум-ориентированная модель построена в предположении, что распределение стимула стационарно. В реальности, разумеется, это не так. Более того, даже при стационарном распределении стимула на бесконечном масштабе на бесконечных временах, распределение особей после временного агрегирования в благоприятных участках будет медленно стремиться к однородному.

Полученное уравнение потока естественным образом включается в уравнение баланса популяционной плотности гарпактицид. Для того, чтобы замкнуть модельную систему, необходимо также задать уравнение, описывающее динамику стимула таксиса. Отметим, что здесь мы не оговариваем, что именно понимается под стимулом, обеспечивающим направленные перемещения и возникновение динамических пространственных структур в системе гарпактициды – диатомовые водоросли. В качестве возможных “кандидатов” на эту роль могут быть рассмотрены различные факторы и механизмы, например, плотность популяции пищевых объектов (микроводорослей), концентрация выделяемых микроводорослями экзометаболитов, степень обеспеченности потребителей пищей, и др. Корректная модель пространственно-временной динамики гарпактицид, на наш взгляд, должна воспроизводить устойчивые пространственно-неоднородные режимы при минимальных предположениях относительно пространственного и пищевого поведения раков. Исследования и сравнение динамических свойств соответствующих альтернативных моделей типа “хищник–жертва” будет являться предметом наших дальнейших исследований.

Исследование выполнено при финансово поддержке РФФИ (проект № 06-04-48106) и внутреннего гранта ЮФУ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовский А.И., Чертопруд Е.С. Пространственно-временная изменчивость сообщества *Naupastiscoida* литорали Белого моря // Океанология. 2003. Т. 43. № 1. С. 109–117.

2. Карлин С. Основы теории случайных процессов. М.: Мир, 1971. 536 с.
3. Пугачев В.С. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Наука, 1979. 496 с.
4. Хинчин А.Я. Работы по математической теории массового обслуживания. М.: Государственное издательство физико-математической литературы, 1963. 96 с.
5. Чертопруд Е.С., Азовский А.И., Сапожников Ф.В. Колонизация литоральными гарпактицидами (Harpacticoida: Copepoda) безжизненных грунтов различного гранулометрического состава // Океанология. 2005. Т. 45. № 5. С. 737–746.
6. Armonies W. Meiofauna emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planktonic biomass in shallow water // Marine Ecology Progress Series. 1989. V. 43. P. 29–43.
7. Armonies W. Short-term changes of meiofaunal abundance in intertidal sediments // Helgol. Meeresunters. 1990. V. 44. № 3. P. 375–386.
8. Azovsky A.I., Chertoprud E.S., Sadurova M.A., Polikarpov G.E. Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in a White Sea intertidal sandflat // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2004. V. 60. P. 663–671.
9. Fleeger J.W., Moser E.B. On the scale of aggregation of meiobenthic copepods on a tidal mudflat // Marine Ecology. 1990. V. 11. № 3. P. 227–237.
10. Hauspie R., Polk P.H. Swimming behaviour patterns in certain benthic harpacticoids (Copepoda) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1974. V. 76. P. 95–103.
11. Hicks G.R.F., Coull B.C. The ecology of marine meiobenthic copepod // Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. 1983. V. 21. P. 67–175.
12. Keller E.F., Segel L.A. Model for Chemotaxis // Theoretical Biology. 1971. V. 30. P. 225–234.
13. Murray J.D. Mathematical Biology. New York: Springer-Verlag, 2002. V. 1. P. 576.
14. Okubo A., Levin S. Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives. New York: Springer-Verlag, 2001. 467 p.
15. Patlak C.S. Random walk with persistence and external bias // Bull. Math. Biophys. 1953. V. 15 P. 311–338.
16. Sach G., Bernem H. Spatial patterns of Harpacticoida copepods on tidal flats // Senchenberg. Mar. 1996. V. 26. № 3. P. 96–106.
17. Sun B., Fleeger J.W. Spatial and temporal patterns of dispersion in meiobenthic copepods // Marine Ecology Progress Series. 1991. V. 71. № 1. P. 1–11.
18. Woods D.R., Tijssen J.H. Horizontal and vertical distribution of meiofauna in the Venezuela Basin // Marine Geology. 1985. V. 68. P. 223–241.

## Derivation of Density Flux Equation for Intermittently Migrating Population

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

The Patlak-Keller-Segel flux equation for the population density was derived based on hypotheses concerning intermittent mode of movement (e.g., for tidal migration of benthic harpacticoid copepods), that differ from the commonly used assumption of permanent movements [12, 14, 15]. On the basis of these hypotheses, discrete on time and continuous on space individual-based model of harpacticoid expansion in the environment with stationary distribution of stimulus was build. We demonstrated that the assumed individual's response (as decrease of migration frequency at increase of stimulus concentration) leads to aggregation of the organisms in places with high concentration of stimulus. Population dynamics is well approximated by continuous model in which the obtained Patlak-Keller-Segel flux equation is used. Numerical modelling has shown that the form of response function (hyperbolic, exponential, linear or sigmoid) only slightly influences on the resulted pattern of individuals distribution.