

УДК 57.087:573

ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ КОЛОВРАТОК-ФИТОФАГОВ (ROTATORIA). ЭКСПЕРИМЕНТ И МОДЕЛИРОВАНИЕ

© 2010 г. Ю. В. Тютюнов¹, Л. И. Титова¹, Ф. А. Сурков¹, Е. Н. Бакаева²

¹Научно-исследовательский институт механики и прикладной математики им. Воровича И.И.

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

²Южный отдел Института водных проблем РАН
344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 198

e-mail: tyutyunov@srfedu.ru

Поступила в редакцию 12.02.2009 г.

Экспериментальные оценки индивидуального рациона двух видов коловраток-фитофагов (*Brachionus calyciflorus* и *Philodina acuticornis*) в лабораторных монокультурах микроводорослей (*Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocystis* sp.) были использованы для идентификации трех моделей трофической функции, учитывающих эффект плотностной зависимости рациона (интерференции хищников). Наилучшие результаты получены для предложенной зависимости, которая обобщает трофическую функцию Ардити–Гинзбурга, при низких популяционных плотностях приближаясь к классической модели Холлинга типа II. Вместе с тем показано, что при описании трофических взаимодействий в системе коловратки – микроводоросли может быть эффективно использована оригинальная (ratio-dependent) функция Ардити–Гинзбурга, поскольку индивидуальный рацион коловраток определяется их пищевой обеспеченностью – количеством корма, приходящимся на одного потребителя.

Трофическая функция, количественно характеризующая зависимость среднего рациона хищника от плотности взаимодействующих популяций хищников (P) и их жертв (N), является фундаментальным понятием теории трофических систем (Свирижев, Логофет, 1978). При фиксированных условиях значение трофической функции $g(N, P)$ (называемой также “функциональным откликом” – functional response) задает среднее количество жертв, потребляемых одним хищником в единицу времени. В классических вольтерровских и других нелинейных моделях предполагается, что эта величина определяется лишь плотностью (количеством) жертв, $g = g(N)$, и данная гипотеза подтверждается наблюдениями за небольшими пространственно однородными системами, в которых перемещения индивидуумов носят преимущественно случайный характер (Gause, 1935; Holling, 1959; Luckinbill, 1973; Veilleux, 1979; Arditi, Saïah, 1992; Bohannan, Lenski, 1997; Haydon, Lloyd, 1999; Arditi et al., 2001; Jeschke et al., 2004; Tully et al., 2005). Наибольшую известность и распространение получила модель трофической функции Холлинга типа II – монотонная зависимость, описывающая насыщение рациона хищника с увеличением количества до-

ступных жертв (Holling, 1959) выпуклой вверх гиперболой:

$$g(N) = \frac{aN}{1 + ahN}. \quad (1)$$

В этой формуле параметр a – коэффициент эффективности поиска, определяющий среднюю площадь (объем), обследуемую хищником в поисках жертв в единицу времени; h – ожидаемое время “обработки” хищником одной жертвы, которое в общем случае включает в себя время, затрачиваемое хищником на поиск жертвы, на ее преследование, поимку, удержание, умерщвление, поглощение и переваривание. В определенной таким образом трофической функции под N следует понимать плотность жертв, осредненную по некоторой области, в точечных моделях – по всему пространству. Это обстоятельство, разумеется, не препятствует использованию функции (1) и для описания локального взаимодействия видов в пространственных моделях.

Время обработки жертвы определяет максимальную величину индивидуального рациона хищника. Согласно формуле (1), значение трофической функции Холлинга типа II монотонно возрастает с увеличением средней плотности

популяции жертв, достигая насыщения на уровне $\lim_{N \rightarrow \infty} g(N) = 1/h$, и при этом никак не зависит от плотности хищников.

Однако еще Вольтерра (Volterra, 1931) задавался вопросом, не может ли рацион хищников зависеть от плотности их популяции. За последние десятилетия накоплен значительный объем как экспериментальных, так и натурных данных, позволяющих дать утвердительный ответ на этот вопрос. В качестве основных причин возникновения эффекта интерференции хищников называются пространственная неоднородность распределения взаимодействующих популяций (см., например, Bergström et al., 2006), а также пространственное поведение хищников (Cosner et al., 1999). Целенаправленный поиск, тенденция хищников агрегироваться в местах высокой концентрации жертв, их способность к активным пространственным перемещениям (в частности, трофотаксис), агрегирование жертв и групповая охота хищников – наиболее важные поведенческие механизмы, которые индуцируют пространственную неоднородность и способны вызвать зависимость рациона хищников от их численности (Free et al., 1977; May, 1978; Sutherland, 1983; Chesson, Murdoch, 1986; Arditi, Ginzburg, 1989; Arditi, Akçakaya, 1990; Hassell, 2000; Arditi et al., 2001; Vucetich et al., 2002; Tyutyunov et al., 2008). Интерес к данному эффекту выходит за рамки чисто теоретической проблемы – трофические отношения являются одним из основных типов межпопуляционных связей, а использование того или иного вида трофической функции в моделях трофических систем способно полностью изменить их динамические свойства (Svirezhev, 2008), а стало быть, – и прогноз реакции экосистемы на управляющие воздействия.

Более того, пространственно независимые (точечные) модели, основанные на классических, не учитывающих интерференции хищников зависимостях вида $g(N)$, оказываются неспособными описать агрегированную динамику крупномасштабных трофических систем, ведя ко множеству несоответствий между модельными прогнозами и натурными наблюдениями (Arditi, Ginzburg, 1989; Arditi, Akçakaya, 1990). Хорошо известными примерами таких несоответствий являются противоречия, возникающие при попытках практического регулирования трофического каскада “сверху” (top-down) и “снизу” (bottom-up), так называемые парадоксы биологического контроля и эвтрофирования, которые не могут быть объяснены классической теорией (Rosenzweig, 1971; Oksanen et al., 1981; Luck, 1990; Arditi, Berryman,

1991; Berryman, 1999; Skalski, Gilliam, 2001). Одним из эффективных способов приведения в соответствие свойств математических моделей и моделируемых природных систем является модифицирование трофических функций путем включения в них зависимости от плотности популяции хищников (Arditi, Berryman, 1991; Berryman, 1999). В работе (Arditi, Ginzburg, 1989) такие функции предложено называть “predator-dependent” в противоположность игнорирующим интерференцию – “prey-dependent” – моделям с $g = g(N)$.

Несмотря на то что сам факт возникновения интерференции хищников сегодня практически никем всерьез не оспаривается, в научной литературе идут горячие споры о том, какова должна быть общая форма такой плотностной зависимости $g(N, P)$. Известно достаточно большое количество теоретических моделей, авторы которых предлагают различные способы учета интерференции хищников, основанные на обобщениях классической схемы Холлинга (1): модель Беддингтона – ДеАнжелеса, Ардити – Гинзбурга, Ардити – Акчакайи, Хассела – Варлей – Холлинга и др. (см. табл. 1). Заметим, что в большинстве теоретических работ, посвященных интерференции, предполагается, что функция $g(N, P)$ убывает с увеличением численности хищников P . Таким образом, под интерференцией традиционно понимаются отношения именно конкурентного типа. Хотя поведение животных, в том числе пространственное поведение, может иметь и кооперативные эффекты, проявляющиеся в виде немонотонной зависимости трофической функции от численности хищников (см., например, Tyutyunov et al., 2008), в настоящей работе мы также ограничимся рассмотрением исключительно конкурентного типа взаимодействия хищников.

Графическое представление трофических функций в виде линий уровня $g(N, P) = \text{const}$ на плоскости значений переменных (N, P) – назовем их *изотрофами* – позволяет определить характерные свойства каждой из моделей и качественные отличия между ними (см. рис. 1). Заметим, что сильная зависимость трофической функции от численности популяции хищника соответствует почти горизонтальному расположению изотроф, в то время когда их приближение к вертикали можно интерпретировать как ослабление интерференции.

В последние годы стала преобладать компромиссная точка зрения о том, что обобщенная трофическая функция может проявлять плотностную зависимость лишь при определенных

Таблица 1. Примеры функциональных форм трофической функции, с учетом и без учета интерференции хищников

Название	Выражение	Источник
Лотки – Вольтерры (LV)	$g(N) = aN$	Lotka, 1925;
Холлинга типа II	$g(N) = aN/(1 + ahN)$	Volterra, 1926
Ивлева	$g(N) = g_{\max}(1 - e^{-sN})$	Holling, 1959
Хассела – Варлей (HV)	$g(N, P) = \alpha N/P^m$	Ивлев, 1955; Ivlev, 1961
Хассела – Варлей – Холлинга (HVH)	$g(N, P) = \frac{\alpha N/P^m}{1 + \alpha hN/P^m}$	Hassell, Varley, 1969
Беддингтона – ДеАнжелиса (BDA)	$g(N, P) = aN/(1 + awP + ahN)$	Sutherland, 1983;
Ардити – Гинзбурга (RD, 'ratio-dependent' зависимость)	$g(N, P) = \frac{\alpha N/P}{1 + \alpha hN/P}$	Arditi, Akçakaya, 1990
Гибридная модель “дележа жертв” Трана	$g(N, P) = \frac{N}{P} \left[1 - (1 - \varepsilon\tau)^{\frac{P}{\tau}} \right]$	Beddington, 1975;
Гибридная модель “выедания жертв” Трана	$g(N, P) = \frac{N}{P} (1 - e^{-\varepsilon P})$	DeAngelis et al., 1975
Обобщенная RD-зависимость (GRD)	$g(N, P) = \frac{aN}{P/P_0 + \exp(-P/P_0) + ahN}$	Arditi, Ginzburg, 1989

соотношениях популяционных плотностей хищников и жертв (Abrams, Ginzburg, 2000; Ginzburg, Jensen, 2008). В частности, при малой плотности популяции хищников, когда вероятность столкновения хищников между собой мала, адекватная модель трофической функции не должна показывать высокую интерференцию. Относительное снижение плотности жертв также должно нивелировать эффекты интерференции, играющей второстепенную роль в лимитировании рациона хищника при недостатке жертв. Соответственно изотрофы должны быть почти вертикальными при малых N и P (см. рис. 2). Строго говоря, ни одна из представленных на рис. 1 обобщенных моделей трофических функций (BDA, HVH, RD) не удовлетворяет данному критерию. В табл. 1 приведены предложенные в работе (Trân, 2008) гибридные модели трофической функции, обобщающие линейную зависимость Лотки – Вольтерры $g(N) = aN$ и “линейную” RD-функцию $g(N/P) = aN/P$. Позволяя описать переключение между отсутствием и наличием интерференции в системе хищник – жертва, зависимости Трана не насыщаются с увеличением количества доступных жертв. Ю.В. Тютюновым с соавт. (Tyutyunov et al., 2008) предложена трофическая функция с насыщением (см. табл. 1), объединяющая зависимости Холлинга типа II и RD-функцию Ардити – Гинзбурга (Arditi, Ginzburg, 1989). Изотрофы

этой функции изображены на рис. 2. При низких значениях популяционных плотностей изотрофы GRD-функции практически вертикальны, как у зависимости Холлинга типа II, но при увеличении популяционных плотностей GRD-функция приближается к RD-функции, изотрофы которой представляют собой радиальные лучи, выходящие из начала координат.

Объективным методом выбора и верификации модели трофической функции является сопоставление теоретической зависимости с данными лабораторных и полевых наблюдений за трофическими системами (Ивлев, 1955; Hassell, Varley, 1969; Arditi, Akçakaya, 1990; Arditi, Saïah, 1992; Jost, Ellner, 2000; Skalski, Gilliam, 2001; Tully et al., 2005; Jost, Arditi, 2000; Jost et al., 2005). Заметим, что непосредственное измерение рационов хищников чрезвычайно сложно и трудоемко, так как требует сохранения постоянства условий функционирования трофической системы в течение достаточно долгого периода, по которому производится осреднение результатов измерений.

При одинаковом качестве приближения предпочтение следует отдавать функциям, идентификация которых требует оценки наименьшего количества параметров (Ginzburg, Jensen, 2004). В этом плане особый интерес представляет модель трофической функции Ардити–Гинзбурга

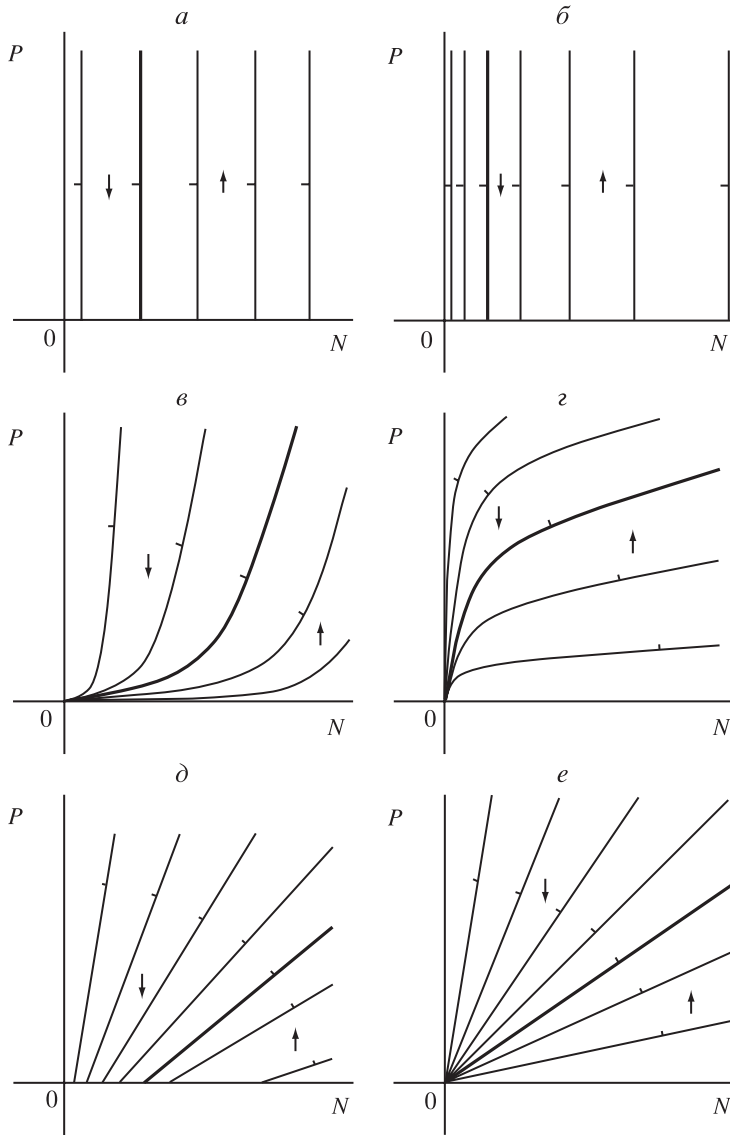


Рис. 1. Характерное расположение изотроф $g(N, P) = \text{const}$ на плоскости значений плотности популяций жертвы (N) и хищника (P) для моделей трофической функции: а) Лотки – Вольтерры, б) Холлинга типа II, в), з) Хассела – Варлей – Холлинга при коэффициенте интерференции и соответственно, $0 < m < 1$ и $m > 1$, д) Беддингтона – ДеАнжелиса, е) Ардити – Гинзбурга. Одна из изотроф (жирная линия) является нулевой изоклиной уравнения хищника в модели хищник – жертва Гаузе – Колмогорова вида: $dN/dt = Nf(N) - Pg(N, P)$; $dP/dt = ePg(N, P) - \mu P$, и разделяет области возрастания и убывания плотности популяции хищника (показаны стрелками). Бергштрихи показывают направления понижения значений функций.

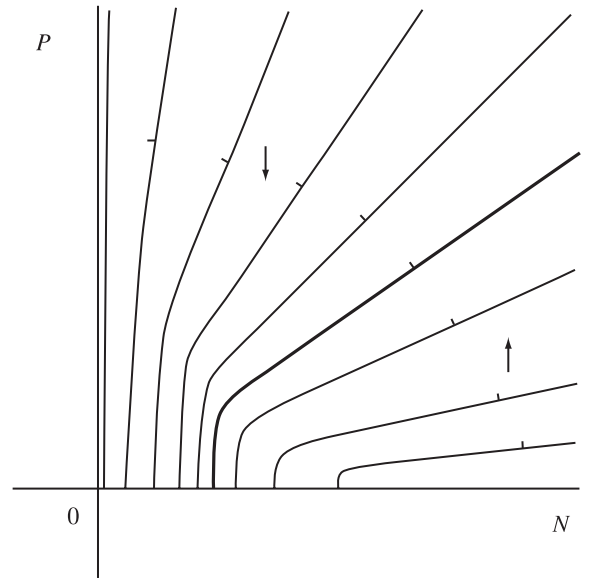


Рис. 2. То же, что на рис. 1, для обобщенной зависимости GRD (см. табл. 1).

(RD, ratio-dependent), которая, имея лишь два параметра, обеспечивает разнообразие динамических режимов модели хищник – жертва вплоть до детерминированного вымирания обеих популяций (Kuang, Beretta, 1998; Berezovskaya et al., 2001; Hsu et al., 2001) и позволяет разрешить упомянутые выше теоретические “парадоксы” (Arditi, Ginzburg, 1989; Arditi, Berghman, 1991; Akçakaya et al., 1995). Заметим, что в RD-функции коэффициент эффективности поиска a (объем пространства, обследуемый одним хищником в единицу времени) предполагается обратно пропорциональным плотности хищников, $a = \alpha/P$. Однако при такой параметризации нарушается размерность коэффициента и более корректной является формула $a = \alpha(P_0/P)$, где P_0 – плотность “популяции”, состоящей из одного-единственного хищника (Arditi et al., 2004). Таким образом,

формально, трофическая RD-функция Ардити – Гинзбурга имеет не два, а три параметра, но за счет выбора единиц измерения плотности всегда можно положить $P_0 = 1$. Главные недостатки модели Ардити – Гинзбурга – неопределенность RD-функции в точке нулевых значений популяционных плотностей и некорректность ее использования при малых значениях P – устраняются в обобщенной GRD-функции, представленной в табл. 1, или в функции

$$g(N, P) = \frac{aN}{P/P_0 + 1/(1 + P/P_0) + ahN},$$

которую мы также предлагаем использовать в качестве обобщения RD-зависимости на случай низких популяционных плотностей. Параметр P_0 можно интерпретировать как некоторое “порого-

вое” значение, при снижении плотности хищников ниже которого интерференция ослабляется.

В настоящей работе представлены результаты идентификации ряда трофических функций с зависимостью от плотности хищника, а именно – BDA, RD и GRD для данных, полученных в лабораторных экспериментах по изучению питания в трофической системе “микроводоросли – коловратки” (Бакаева, 1999). Сравнение результатов показывает, что наилучшее приближение обеспечивается обобщенной GRD-зависимостью, но оригинальная RD-функция Ардити – Гинзбурга также может быть эффективно использована при описании трофических взаимодействий популяций в данной системе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Коловратки-фитофаги являются чрезвычайно удобным объектом лабораторного изучения закономерностей плотностной зависимости рациона потребителя при варьировании соотношения потребителя и корма, прежде всего, в монокультуре (Peters, Downing, 1984; Галковская, 1987; Бакаева, 1999).

При получении данных о зависимости трофической функции от соотношения плотности популяций потребителя и пищевого ресурса были использованы два вида коловраток (брахионус *Brachionus calyciflorus* [о. Ploimida] и филодина *Philodina acuticornis* [о. Bdelloida]) и три вида микроводорослей: синезеленая *Synechocistis* sp. и протококковые *Chlorella vulgaris* Beyer, *Scenedesmus quadricauda* Græv. Средние размеры клеток хлореллы составляли 5 мкм, а синехоцистиса – 1.5 мкм. Сценедесмус был представлен отдельными ценобиями размером 4–8 мкм.

Эксперименты проводили в емкостях объемом 2–3 мл при естественной освещенности, температуре 22 ± 2 °С. В течение экспериментов сосуды находились в покое, среда не перемешивалась. Экспозиция опытов соответствовала периоду времени, необходимому для однократного наполнения кишечника коловраток. По данным Г.А. Галковской с И. Эйсмонт-Карабин (1981) это время при 23 °С составляет 30 мин. Кратковременность экспериментов позволяет определить истинные показатели скорости осветления среды (СОС, clearance rate) и скорости потребления пищи (СПП) коловратками в условиях, когда не успевает проявиться ингибирующее воздействие водорослевых метаболитов на коловраток (Эрман, 1956) и не происходит гибели животных (Бакаева, 1999). Особое внимание при проведении экспери-

ментов уделялось варьированию и поддержанию условий равной пищевой обеспеченности (ПО) каждой особи (Галковская, 1987). Определенных значений ПО можно достигнуть, во-первых, изменяя концентрацию водорослей в среде, оставляя при этом неизменной плотность коловраток, во-вторых, оставляя неизменной концентрацию водорослей, но меняя плотность животных. Варьируя одновременно и концентрацию водорослей, и плотность коловраток, можно получить значения одинаковой ПО для коловраток.

Индивидуальный рацион коловраток g (скорость потребления пищи, СПП) оценивался (подробности см.: Бакаева, 1999) как произведение облавливаемого коловратками объема (скорости осветления среды, СОС, $\text{мкл}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$) на среднюю за время опыта τ концентрацию водорослей \bar{N} ($\text{млн. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$). Подсчет клеток водорослей проводился в камере Горяева в 10 больших квадратах. Каждый вариант эксперимента проводился в трех повторностях. В каждой повторности подсчет осуществлялся трехкратно с последующим осреднением, относительная ошибка определения среднего не превышала 20%. Количество коловраток в экспериментах определялось точно. Расчеты проводились по следующим формулам

$$\text{СОС} = \nu \ln(N_0/N_\tau)/\tau, \quad (2)$$

$$\bar{N} = (N_0 - N_\tau)/\ln(N_0/N_\tau), \quad (3)$$

$$g = \text{СПП} = \text{СОС} \cdot \bar{N}, \quad (4)$$

где ν – объем взвеси, приходящийся на особь, мл; N_0 и N_τ – концентрация водорослей в начале и в конце эксперимента; τ – время опыта, ч. При непродолжительной экспозиции соотношение (3) обеспечивает достаточную точность оценки среднего, поскольку убывание концентрации микроводорослей можно считать близким к экспоненциальному, $N(t) = N_0 e^{-kt}$ ($k > 0$).

Заметим, что используемые нами обозначения плотностей коловраток (P) и микроводорослей (N), являющиеся общепринятыми при описании моделей хищник – жертва, отличаются от привычных для гидробиологов обозначений плотности коловраток и концентрации водорослей переменными N и C .

Полученные зависимости значений индивидуальных рационов от комбинаций плотностей коловраток и микроводорослей аппроксимировались теоретическими функциями BDA, RD и GRD. Для каждого набора экспериментальных данных наилучшие значения параметров моделей трофической функции определялись как решение

задачи минимизации суммы квадратов отклонений между модельными и наблюдаемыми значениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные экспериментов по изучению функциональных показателей питания коловраток представлены в табл. 2–4. Результаты идентификации рассмотренных моделей трофической функции сведены в табл. 5. Для каждой из трех трофических систем приведены значения параметров, соответствующих наилучшему приближению данных нелинейными BDA-, RD- и GRD-зависимостями, а также итоговые величины критериев качества приближения: суммы квадратов отклонений S , коэффициента множественной регрессии R и процента объясненных моделью вариаций зна-

чений индивидуального рациона коловраток V .

На рис. 3 изображен трехмерный график зависимости значений трофической GRD-функции от концентрации сценедесмуса (N) и плотности популяции филодины (P), а на рис. 4 приведены изотрофы $g(N, P) = \text{const}$ GRD-зависимости для популяции брахионуса в монокультуре хлореллы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ данных по питанию коловраток-фитофагов (Бакаева, 1999) убедительно свидетельствует о наличии существенного уровня интерференции в рассмотренных трофических системах. Анализ соотношения пересчитанных на одну особь функциональных показателей лабораторных популяций и их плотности показывает (см. табл. 2–4),

Таблица 2. Зависимость скорости осветления среды (СОС) и индивидуального рациона коловраток (скорости потребления пищи, СПП) от плотностей популяций для экспериментальной популяции брахионуса в монокультуре хлореллы

№	Плотность микродорослей, млн. кл·мл ⁻¹	Плотность коловраток, экз·мл ⁻¹	СОС±S _x , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	СПП, 10 ³ кл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹
1	5	5	0.79±0.07	3.76±0.64
2	5	10	0.26±0.03	1.25±0.30
3	5	20	0.19±0.008	0.91±0.11
4	10	5	0.53±0.02	4.84±0.79
5	10	10	0.26±0.013	2.43±0.32
6	10	20	0.14±0.004	1.23±0.24
7	20	5	0.2±0.008	4.89±0.77
8	20	10	0.016±0.003	3.26±0.63
9	20	20	0.013±0.004	2.64±0.39

Таблица 3. То же для экспериментальной популяции филодины в монокультуре сценедесмуса

№	Плотность микродорослей, млн. кл·мл ⁻¹	Плотность коловраток, экз·мл ⁻¹	СОС±S _x , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	СПП, 10 ³ кл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹
1	25	4	0.960±0.113	21.46±5.37
2	25	10	0.816±0.042	16.52±4.98
3	25	20	0.444±0.01	8.82±2.55
4	25	40	0.348±0.005	4.19±4.69
5	25	50	0.174±0.006	3.14±1.42
6	25	80	0.10±0.004	1.87±1.38
7	50	4	0.702±0.12	30.72±9.41
8	50	10	0.648±0.015	24.46±8.69
9	50	20	0.378±0.004	13.31±5.83
10	50	40	0.264±0.003	9.06±4.41
11	50	50	0.0144±0.006	5.78±1.76
12	50	80	0.073±0.003	3.06±0.84

Таблица 4. То же для экспериментальной популяции филодины в монокультуре синехоцистиса

№	Плотность микроводорослей, млн. кл·мл ⁻¹	Плотность коловраток, экз·мл ⁻¹	СОС±S _x , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	СПП, 10 ³ кл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹
1	10	4	2.13±0.074	16.51±5.6
2	10	10	0.52±0.034	4.58±1.02
3	10	20	0.25±0.008	2.29±0.33
4	10	40	0.14±0.01	1.21±0.38
5	10	50	0.09±0.008	0.86±0.16
6	10	80	0.028±0.004	0.27±0.10
7	20	4	2.26±0.088	30.3±16.7
8	20	10	0.78±0.078	12.18±5.0
9	20	20	0.38±0.01	6.00±1.90
10	20	40	0.19±0.009	3.00±0.99
11	20	50	0.13±0.008	2.08±0.68
12	20	80	0.05±0.001	0.92±0.12
13	40	4	2.87±0.09	71.15±43.1
14	40	20	0.47±0.008	13.04±6.25
15	40	40	0.28±0.009	7.03±4.6

Таблица 5. Результаты идентификации моделей трофической функции для трех наборов экспериментальных данных

Данные	Параметры	Модели трофической функции		
		BDA	RD	GRD
Брахионус в монокультуре хлореллы (табл. 2)	a , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	3.25	4.38	10.9
	h , 10 ⁻³ ч·кл ⁻¹	0.1	0.14	0.14
	w , 10 ⁻³ ч·экз ⁻¹	0.375	–	–
	P_0 , экз·мл ⁻¹	–	–	0.4
	S , сумма квадр. откл.	7.2	2.88	2.88
	R , множ. корреляция	0.89	0.96	0.96
	V , объясн. вариация	79.9%	91.99%	91.99%
Филодина в монокультуре сценедесмуса (табл. 3)	a , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	2.82	8.6	2.15
	h , 10 ⁻³ ч·кл ⁻¹	0.015	0.022	0.019
	w , 10 ⁻³ ч·экз ⁻¹	0.109	–	–
	P_0 , экз·мл ⁻¹	–	–	3.82
	S , сумма квадр. откл.	30.08	19.51	15.49
	R , множ. корреляция	0.99	0.994	0.995
	V , объясн. вариация	98.1%	98.7%	99.0%
Филодина в монокультуре синехоцистиса (табл. 4)	a , мкл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	7.26	6.83	20.93
	h , 10 ⁻³ ч·кл ⁻¹	3·10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	10 ⁻⁸
	w , 10 ⁻³ ч·экз ⁻¹	0.117	–	–
	P_0 , экз·мл ⁻¹	–	–	0.326
	S , сумма квадр. откл.	79.01	34.73	34.73
	R , множ. корреляция	0.99	0.997	0.997
	V , объясн. вариация	98.5%	99.3%	99.3%

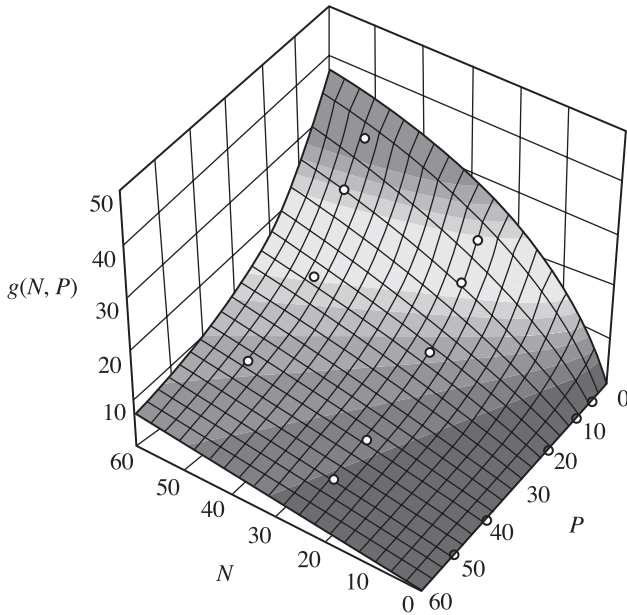


Рис. 3. Результат аппроксимации индивидуального рациона коловраток в лабораторной системе филодина – сценедесмус обобщенной трофической функцией GRD. Кружками отмечены данные наблюдений.

что в пределах концентрации всех исследуемых видов водорослей с увеличением плотности коловраток происходит уменьшение как СОС, так и СПП. Результаты подтверждают сделанный ранее вывод о непосредственном влиянии ПО на индивидуальный рацион у обоих видов коловраток (Галковская, 1987; Бакаева, 1999) и обосновывают использование при моделировании динамики системы коловратки – микроводоросли трофических функций, учитывающих интерференцию потребителей. Выявление конкретных механизмов, которые ведут к возникновению интерференции в данной системе, выходит за рамки настоящего исследования, но можно высказать предположение, что они, по-видимому, связаны с наблюдаемым как в природных экосистемах, так и в лабораторных микрокосмах феноменом агрегирования хищников, неоднородности их пространственного распределения (Бакаева, Никаноров, 2006). Напомним, что большинство коловраток-микрофагов обладает специфическим типом питания – вертикацией (от “vortex” – водоворот), который связан с гидродинамическим способом плавания в результате образования потока жидкости, создаваемого коловращательными движениями ресничного аппарата (Wulfert, 1956; Кутикова, 1970). Имеются данные о связи интенсивности специфических “кормовых движений” брахионуса с концентрацией в воде корма (Hirata, Yamasaki, 1987), которая, возможно, способна регулировать интенсивность

пространственных перемещений коловраток в зависимости от их обеспеченности пищей. При малых концентрациях корма фильтровальный аппарат работает с максимальной интенсивностью. На популяционном уровне такое индивидуальное поведение может проявляться как таксис (трофотаксис) – один из ключевых механизмов образования пространственной неоднородности в трофической системе (Тютюнов и др., 2002). Отметим, что если брахионус относится к группе истинно планктонных коловраток, то филодина, являясь планктобентосным видом, сочетает два способа локомоции: в толще воды плавает с помощью коловращательного аппарата, а по субстрату передвигается пиявкообразно и имеет близкий к вертикационному способ захвата пищи (Кутикова, 1970). Мы полагаем, что именно трофотаксис вызывает агрегацию коловраток в местах скопления пищи, а агрегация в свою очередь обуславливает усиление конкуренции коловраток за пространство в результате перекрытия облавливаемых каждой особью объемов. Данный механизм возникновения интерференции исследован при помощи имитационной индивидуально-ориентированной модели в работе Ю.В. Тютюнова и др. (Tyutyunov et al., 2008).

Позволяя учесть в моделях хищник – жертва интерференцию хищников, рассмотренные функции либо близки к критериям адекватности трофических функций, предложенным Гинзбургом и Дженсеном (Ginzburg, Jensen, 2008), как зависимости BDA (Beddington, 1975; DeAngelis et al., 1975)

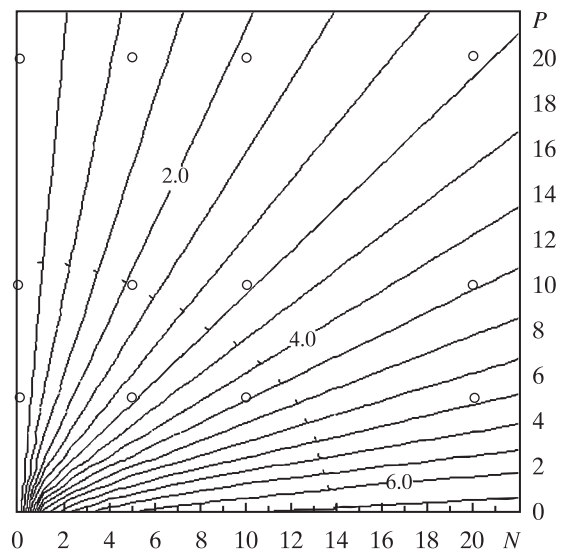


Рис. 4. Расположение изотроф $g(N, P) = \text{const}$ на плоскости (N, P) для GRD-зависимости в системе брахионус – хлорелла. Точки наблюдений отмечены кружками.

и RD (Arditi, Ginzburg, 1989), либо удовлетворяют им, как GRD-зависимость (Tyutyunov et al., 2008).

Как видно из табл. 5, все три использованные нами трофические функции обеспечивают хорошее приближение для всех наборов данных, но функция BDA оказывается менее эффективной. Использование обобщенной GRD-зависимости лишь незначительно повышает качество приближения экспериментальных данных по сравнению с более простой RD-функцией, обе зависимости RD и GRD обеспечивают практически одинаковое приближение. Действительно, рисунок 4 показывает, что изотрофы GRD-функции на плоскости (N, P) для популяции брахионуса в монокультуре хлореллы фактически неотличимы от выходящих из точки начала координат прямых линий, характерных для RD-зависимости (см. рис. 1). Это означает, что для рассматриваемых видов индивидуальный рацион коловраток непосредственно зависит от ПО, а их интерференция является существенным фактором динамики трофической системы даже при низких значениях плотности коловраток и концентрации микроводорослей, так как идентифицированное значение параметра P_0 оказывается небольшим. Таким образом, по крайней мере для условий лабораторных микрокосмов, плотность популяций в которых, как правило, превышает плотность популяций в природных экосистемах (Бакаева, 1999), для описания динамики системы коловратки–микроводоросли может быть эффективно использована трофическая функция Ардити – Гинзбурга (Arditi, Ginzburg, 1989), имеющая всего два параметра.

Отметим также почти нулевые значения времени обработки жертвы h , полученные для всех трех моделей трофической функции при аппроксимации зависимости $g(N, P)$ в системе филодина – синехоцистис. Объяснение этого результата, на наш взгляд, заключается в отличии размеров трех объектов питания: клетки синехоцистиса в несколько раз меньше клеток хлореллы и ценобий сценедесмуса. Мелкие водоросли потребляются быстрее. Это объяснение косвенно подтверждает адекватность выбранных моделей трофических функций для изучаемой системы. Заметим, что при малом P_0 и близком к нулю значении времени обработки, RD- и GRD-зависимости для системы филодина – синехоцистис фактически становятся эквивалентными, превращаясь в “линейную” RD-функцию $g(N/P) = aN/P$.

Авторы выражают глубокую благодарность профессору Д.О. Логофету и анонимному рецензенту за конструктивные замечания и рекоменда-

ции, которые позволили значительно улучшить рукопись. Работа частично поддержана внутренним грантом Южного федерального университета “Развитие учебно-научно-инновационного комплекса (Департамента) математики, механики и компьютерных наук как центра образования и науки мирового уровня”, подпроект 7 “Образовательная и научная среда – Математическое моделирование в экологии и экономике, финансовая математика, методы оптимизации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаева Е.Н., 1999. Эколого-биологические основы жизнедеятельности коловраток в культуре. Ростов н/Д: Изд-во Северо-Кавказского науч. центра высш. шк. 51 с.
- Бакаева Е.Н., Никаноров А.М., 2006. Гидробионты в оценке качества вод суши. М.: Наука. 239 с.
- Галковская Г.А., 1987. Обеспеченность пищей как регулятор скорости питания и продуцирования коловраток. Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 165. С. 157–173.
- Галковская Г.А., Эйсмонт-Карабин И., 1981. О метаболическом отношении O/N у коловраток // ДАН БССР. Т. 25. № 5. С. 472–474.
- Ивлев В.С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 272 с.
- Кутикова Л.А., 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р., 2002. Явная модель поискового поведения хищника // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 137–148.
- Эрман Л.А., 1956. О количественной стороне питания коловраток // Зоол. журн. Т. 35. № 7. С. 965–971.
- Abrams P.A., Ginzburg L.R., 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? // Trends Ecol. Evol. V. 15. № 8. P. 337–341.
- Akçakaya H.R., Arditi R., Ginzburg L.R., 1995. Ration-dependent predation: an abstraction that works // Ecology. V. 76. № 3. P. 995–1004.
- Arditi R., Akçakaya H.R., 1990. Underestimation of mutual interference of predators // Oecologia. V. 83. № 3. P. 358–361.
- Arditi R., Berryman A.A., 1991. The biological control paradox // Trends Ecol. Evol. V. 6. № 1. P. 32.
- Arditi R., Callois J.-M., Tyutyunov Yu., Jost C., 2004. Does mutual interference always stabilize predator-prey dynamics? A comparison of models // Comptes Rendus Biologies V. 327. P. 1037–1057.

- Arditi R., Ginzburg L.R., 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence // *J. Theor. Biol.* V. 139. № 3. P. 311–326.
- Arditi R., Saïah H., 1992. Empirical evidence of the role of heterogeneity in ratio-dependent consumption // *Ecology*. V. 73. № 5. P. 1544–1551.
- Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I., 2001. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // *Theor. Popul. Biol.* V. 59. № 3. P. 207–221.
- Beddington J.R., 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // *J. Anim. Ecol.* V. 44. № 1. P. 331–340.
- Berezovskaya F., Karev G., Arditi R., 2001. Parametric analysis of the ratio-dependent predator-prey model // *J. Math. Biol.* V. 43. № 3. P. 221–246.
- Bergström U., Englund G., Leonardsson K., 2006. Plugging space into predator-prey models: an empirical approach // *Am. Nat.* V. 167. № 2. P. 246–259.
- Berryman A.A., 1999. The theoretical foundations of biological control // *Theoretical Approaches to Biological Control* / Eds Hawkins B.A., Cornell H.V. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 3–21.
- Bohannan B.J.M., Lenski R.E., 1997. Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage // *Ecology*. V. 78. № 8. P. 2303–2315.
- Chesson P.L., Murdoch W.W., 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models // *Am. Nat.* V. 127. № 5. P. 696–715.
- Cosner C., DeAngelis D.L., Ault J.S., Olson D.B., 1999. Effects of spatial grouping on the functional response of predators // *Theor. Popul. Biol.* V. 56. № 1. P. 65–75.
- DeAngelis D.L., Goldstein R.A., O'Neill R.V., 1975. A model for trophic interaction // *Ecology*. V. 56. № 4. P. 881–892.
- Free C.A., Beddington J.R., Lawton J.H., 1977. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation // *J. Anim. Ecol.* V. 46. № 2. P. 543–554.
- Gause G.F., 1935. Experimental demonstrations of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals // *J. Exp. Biol.* V. 12. № 1. P. 44–48.
- Ginzburg L.R., Jensen C.-X.-J., 2004. Rules of thumb for judging ecological theories // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. № 3. P. 121–126.
- Ginzburg L., Jensen C.-X.-L., 2008. From controversy to consensus: the indirect interference functional response // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* V. 30. Pt 2. P. 297–301.
- Hassell M.P., 2000. The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. Oxford: Oxford Univ. Press. 200 p.
- Hassell M.P., Varley G.C., 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control // *Nature*. V. 223. P. 1133–1137.
- Haydon D.T., Lloyd A.L., 1999. On the origins of the Lotka-Volterra equations // *Bull. Ecol. Soc. Am.* V. 80. № 3. P. 205–206.
- Hirata H., Yamasaki S., 1987. Effect of feeding on the respiration rate of the rotifer *Brachionus plicatilis* // *Hydrobiol.* V. 147. P. 283–288.
- Holling C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly // *Can. Entomol.* V. 91 № 5. P. 293–320.
- Hsu S.-B., Hwang T.-W., Kuang Y., 2001. Global analysis of the Michaelis–Menten-type ratio-dependent predator-prey system // *J. Math. Biol.* V. 42. № 6. P. 489–506.
- Ivlev V.S., 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. New Haven, CT: Yale Univ. Press. 302 p.
- Jeschke J.M., Kopp M., Tollrian R., 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders // *Biol. Rev.* V. 79. № 2. P. 337–349.
- Jost C., Arditi R., 2000. Identifying predator-prey processes from time series // *Theor. Popul. Biol.* V. 57. № 4. P. 325–337.
- Jost C., Devulder G., Vucetich J.A., Peterson R.O., Arditi R., 2005. The wolves of Isle Royale display scale-invariant satiation and ratio-dependent predation on moose // *J. Anim. Ecol.* V. 74. № 5. P. 809–816.
- Jost C., Ellner S.P., 2000. Testing for predator dependence in predator-prey dynamics: a non-parametric approach // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 267. P. 1611–1620.
- Kuang Y., Beretta E., 1998. Global qualitative analysis of a ratio-dependent predator-prey system // *J. Math. Biol.* V. 36. № 4. P. 389–406.
- Lotka A.J., 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p.
- Luck R.F., 1990. Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach // *Trends Ecol. Evol.* V. 5. № 4. P. 196–199.
- Luckinbill L.S., 1973. Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum* // *Ecology*. V. 54. № 6. P. 1320–1327.
- May R.M., 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model // *J. Anim. Ecol.* V. 47. № 3. P. 833–844.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J., Niemela P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity // *Am. Nat.* V. 118. P. 240–261.
- Peters R.H., Downing J.A., 1984. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates // *Limnol. and Oceanogr.* V. 29. № 4. P. 763–784.
- Rosenzweig M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystem in ecological time // *Science*. V. 171. № 3969. P. 385–387.

- Skalski G.T., Gilliam J.F., 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling Type II model // *Ecology*. V. 82. № 11. P. 3083–3092.
- Sutherland W.J., 1983. Aggregation and the 'ideal free distribution' // *J. Anim. Ecol.* V. 52. № 3. P. 821–828.
- Svirezhev Yu.M., 2008. Nonlinearities in mathematical ecology: Phenomena and models. Would we live in Volterra's world? // *Ecological Modelling*. V. 216. P. 89–101.
- Trân J.K., 2008. A predator-prey functional response incorporating indirect interference and depletion // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* V. 30. Pt 2. P. 302–305.
- Tully T., Cassey P., Ferrière R., 2005. Functional response: rigorous estimation and sensitivity to genetic variation in prey // *OIKOS*. V. 111. № 3. P. 479–487.
- Tyutyunov Yu., Titova L., Arditi R., 2008. Predator interference emerging from trophotaxis in predator-prey systems: an individual-based approach // *Ecological Complexity*. V. 5. № 1. P. 48–58.
- Veilleux B.G., 1979. An analysis of the predatory interaction between *Paramecium* and *Didinium* // *J. Anim. Ecol.* V. 48. № 3. P. 787–803.
- Volterra V., 1926. Fluctuations in the abundance of species considered mathematically // *Nature*. V. 118. P. 558–560.
- Volterra V., 1931. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. P.: Gauthier-Villars and Co. 214 p.
- Vucetich J.A., Peterson R.O., Schaefer C.L., 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation // *Ecology*. V. 83. № 11. P. 3003–3013.
- Wulfert K., 1956. Die Rädertiere des Teufelssees bei Friedrichshagen // *Arch. Hydrobiol.* V. 51. № 4. P. 457–495.

Trophic function of phytophagous rotifers (Rotatoria). Experiment and modelling

Yu.V. Tyutyunov¹, L.I. Titova¹, F.A. Surkov¹, E.N. Bakaeva²

¹ Vorovich Research Institute of Mechanics and Applied Mathematics
Southern Federal University

344090 Rostov-on-Don, pr. Stachki, 200/1

² Southern Department of Institute of Water Problems of the Russian Academy of Sciences

344090 Rostov-on-Don, Stachki, 198

e-mail: tyutyunov@sfn.ru

Three predator-dependent trophic functions have been fitted to experimental data on individual ration of two phytophagous rotifers (*Brachionus calyciflorus* and *Philodina acuticornis*) in laboratory monocultures of microalgae (*Chlorella vulgaris* Beyer, *Scenedesmus quadricauda* Brev. and *Synechocystis* sp.). The best fit was obtained with theoretical dependence proposed in that generalises the Arditi – Ginzburg ratio-dependent trophic function, approaching the Holling type II expression when either predator or prey density becomes low. At the same time the obtained results suggest that the original ratio-dependent function of Arditi – Ginzburg can be effectively used for modelling trophic interactions in the considered systems, because individual ration of rotifers is determined by the ratio of microalgae to consumer abundances.