

## **Лекция 20**

### **ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ**

*Волна бегства и погони. Экологические диссипативные структуры. Пространственный хаос в моделях хищник-жертва. Модели типа реакция-диффузия – адвекция. Направленное движение, вызванное стимулом (таксис). Стимул определяет не скорость, а ускорение. Разрешение парадокса биологического контроля*

Структура и климатические условия ареалов, в которых обитают животные и растения разных видов, играет первостепенную роль в динамике численности и географическом распространении этих видов. Не менее важную роль играют типы взаимодействий между видами и характер подвижности особей. Часто можно полагать перемещения особей случайными – типа броуновского движения, и описывать их с помощью уравнений диффузии. При этом предполагается, что скорость перемещения особей определенного вида пропорциональна градиенту концентрации особей этого вида (закон Фика, лекция 13). Однако, как правило, кроме случайных перемещений, присутствует направленное движение – положительный или отрицательный *таксис*. Скорость перемещения в этом случае определяется не только концентрацией данного вида, но и градиентом важного для данного вида фактора – например, пищи или света. Для системы хищник-жертва в роли пищи выступают особи вида-жертвы. В большом количестве случаев справедливо предположение о том, что скорость перемещения одного вида-хищника определяется градиентом концентрации другого вида-жертвы. Это означает, что коэффициент диффузии одной переменной системы зависит от концентрации другой переменной. В этом случае говорят о *кросс-диффузии*. Часто перемещения связаны с направленным движением среды, в которой находятся особи того или иного вида – например, приливами или течениями, если речь идет о водной среде. Еще одна возможность – зависимость не скорости, а ускорения движения хищников от градиента плотности жертв. Такая зависимость проявляется, когда движение определяется поведенческими реакциями, и формирование скоплений особей происходит на значительно более коротких временах, чем характерное время воспроизводства популяции. Все эти явления могут быть описаны с помощью уравнений в частных производных. В данной лекции мы рассмотрим модели некоторых из этих процессов.

### **Волна бегства и погони**

Рассмотрим простейшую вольтерровскую модель хищник–жертва (лекции 5, 9). Для простоты будем считать, что миграция как хищников, так и жертв носит характер случайных блужданий (типа диффузии). Тогда поведение системы можно описать при помощи дифференциальных уравнений параболического типа:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_1}{\partial t} &= c_1 x_1 - a_{12} x_1 x_2 + \frac{D_1 \partial^2 x_1}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial x_2}{\partial t} &= a_{21} x_{21} x_2 - c_2 x_2 + \frac{D_2 \partial^2 x_2}{\partial r^2}. \end{aligned} \tag{20.1}$$

Здесь  $x_1, x_2$  – плотность популяций жертв и хищников,  $D_1, D_2$  – соответствующие коэффициенты “диффузии”. Поведение переменных в каждой точке пространства определяется двумя типами процессов: взаимодействием компонентов и их пространственным перемещением.

Периодические и асимптотические решения системы (20.1) были изучены Чоу и Тамом (Chow and Tam, 1976). Рассмотрение колебаний малой амплитуды и колебаний вблизи стационарного состояния без ограничений амплитуды показало, что система уравнений Вольтерра хищник–жертва для двух популяций в ограниченном ареале имеет периодические пространственно однородные решения, т.е. в такой замкнутой системе наличие миграции не приводит к качественно новым эффектам. Если же ареал не является ограниченным, в системе могут возникать решения в виде движущихся волн.

Решение задачи упрощается, если считать, что задача одномерна, и принять  $D_1 = 0$  (т.е. миграция жертв отсутствует). Этот случай реально соответствует ситуации, когда подвижность жертв существенно меньше подвижности хищников.

Введя новые переменные

$$\varphi_1 = \frac{-c_2 x_1}{a_{21}}, \quad \varphi_2 = \frac{c_1 x_2}{a_{12}}, \quad (20.2)$$

уравнения (20.1) можно записать в виде

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} = c_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2), \quad (20.3)$$

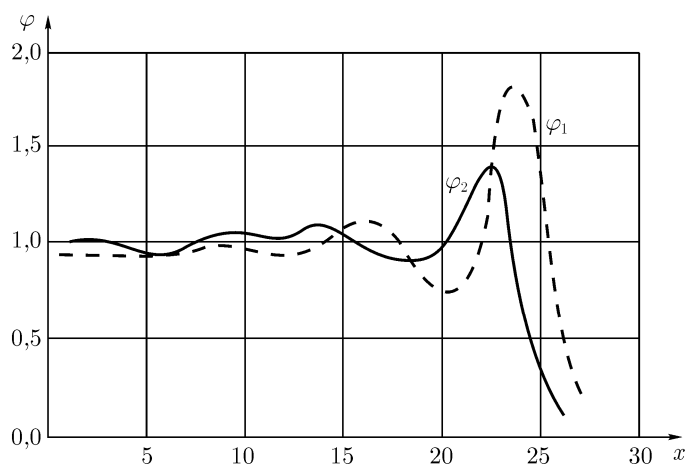
$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} = \frac{D_2 \partial^2 \varphi_2}{\partial r^2} + c_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1). \quad (20.4)$$

Здесь  $r$  – пространственная переменная. Интегрируя уравнение (20.3), находим

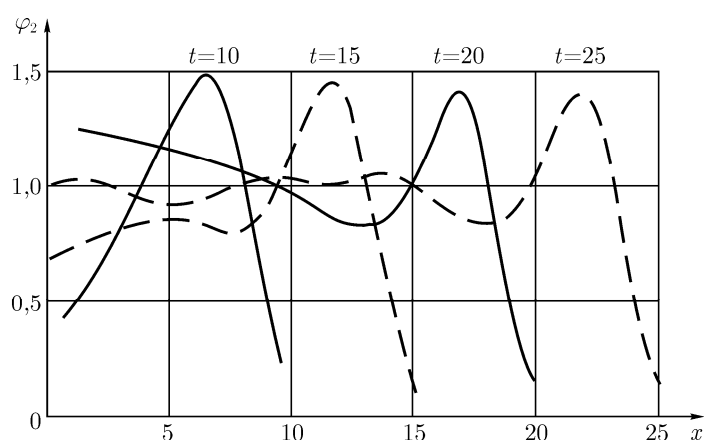
$$\varphi_1(t, r) = f_1(r) \exp \left\{ c_1 t - c_1 \int_0^t \varphi_2(\tau, r) d\tau \right\}, \quad (20.5)$$

где  $f_1(r)$  – начальное распределение жертв.

Можно найти асимптотическое решение системы уравнений (20.3), (20.4) в виде волны, распространяющейся со скоростью  $v$ , введя автомодельную переменную, как это было сделано в лекции 15. Точное решение получено при помощи численного эксперимента. На рис. 20.1 представлено распределение плотностей популяции жертв  $\varphi_1$  и хищников  $\varphi_2$  в фиксированный момент времени – “волну погони и бегства”, как называли ее Чоу и Там. Рис. 20.2 иллюстрирует формирование волн хищника в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв.



**Рис. 20.1.** Распределение плотности популяции хищников ( $\varphi_2$ ) и жертв ( $\varphi_1$ ) в пространстве (переменная  $x$ ) (Chow and Tam, 1976)



**Рис. 20.2.** Распределение плотности популяции хищников ( $\varphi_2$ ) в пространстве ( $x$ ) в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв – волна погони (Chow and Tam, 1976)

### Экологические диссипативные структуры

Особое внимание в математической экологии привлекают стационарные пространственно неоднородные распределения – диссипативные структуры, которые можно сопоставить с “пятнами жизни” в природе. Рассмотрим возникновение диссипативных структур – пространственно неоднородных стационарных распределений численности в системе хищник–жертва в случае, когда подвижность хищников значительно превосходит подвижность жертв.

Это предположение соответствует условию возникновения диссипативных структур в двухкомпонентных системах типа реакция-диффузия, когда коэффициенты диффузии сильно отличаются. Для двух уравнений общего вида в системе с линейной диффузией это условие было получено в пионерской работе Тьюринга (Turing, 1952, лекция 16). Для уравнений популяционной динамики впервые эти условия сформулированы в работе (Segel and Jackson, 1972).



**Белотелов Николай Вадимович** – профессор Московского физико-технического института, специалист в области математического моделирования в экологии, глобального моделирования.

Линейный анализ устойчивости гомогенного стационарного состояния для системы двух взаимодействующих видов с диффузией проведен в работе (Белотелов и Саранча, 1985). Рассматривается система уравнений, в которых взаимодействие видов в каждой точке пространства описывается уравнениями типа:

$$\begin{aligned}\frac{\partial z_1}{\partial t} &= f(z_1) - F(z_1, z_2) + \frac{D_1 \partial^2 z}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial z^2}{\partial t} &= \Phi(z_1, z_2) + \frac{D_2 \partial^2 z}{\partial r^2}\end{aligned}\tag{20.12}$$

на одномерном отрезке длины  $l$  с граничными условиями непроницаемости на торцах – (замкнутость системы) и постоянства концентраций обоих видов. Получены условия сохранения и потери устойчивости стационарного однородного решения, а также зависимость от параметров вида решения, возникающего после потери устойчивости. Исследование проведено для классов экологических моделей, которые учитывают различные типы взаимодействия между видами: конкуренция, мутуализм, хищник–жертва.

Рассмотрим вопрос о том, к каким пространственным неоднородностям может привести учет подвижности особей в системах, представляющих частный случай системы (20.12). В первую очередь нас будет интересовать вопрос о связи между автоколебательными режимами в локальных системах и стационарными диссипативными структурами в распределительных системах. Следуя Базыкину и Маркману (1980), рассмотрим одну из простейших модификаций системы Вольтерра, имеющую предельный цикл, компоненты которой (жертва и хищник) могут мигрировать (по типу диффузии) вдоль координаты  $r$ :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax^2 \frac{k-x}{k} - bxy + \frac{D_x \partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy + \frac{D_y \partial^2 y}{\partial r^2}.\end{aligned}\tag{20.13}$$

В этой модели сохранены все предпосылки классической системы Вольтерра, за исключением тех, которые относятся к члену, описывающему динамику жертвы в отсутствие хищника. Структура этого члена в модели (20.13) отражает два обстоятельства:

1) при малых плотностях популяции для видов, размножающихся половым путем, скорость роста пропорциональна частоте контактов между особями, т.е. квадрату плотности популяции;

2) существует устойчивая стационарная плотность популяции жертв в отсутствие хищника, определяемая уровнем доступных ресурсов.

Сделаем замену переменных:

$$x = \frac{cu}{d}, \quad y = \frac{acv}{bd}, \quad t = \frac{d\tau}{ac}.$$

и введем обозначения  $\beta = \frac{c}{dk}$ ,  $\gamma = \frac{d}{c}$ .

При этом система (20.13) будет приведена к виду

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= u^2(1 - \beta u) - uv + \frac{D_u \partial^2 u}{\partial r^2}, \\ \frac{dv}{dt} &= -\gamma v(1 - u) + \frac{D_v \partial^2 v}{\partial r_2^2}. \end{aligned} \tag{20.14}$$

Система (20.14) имеет три гомогенных стационарных состояния:

$$\begin{aligned} A. \quad & u = v = 0; \\ B. \quad & u = \frac{1}{\beta}, \quad v = 0; \\ C. \quad & u = 1, \quad v = 1 - \beta. \end{aligned} \tag{20.15}$$

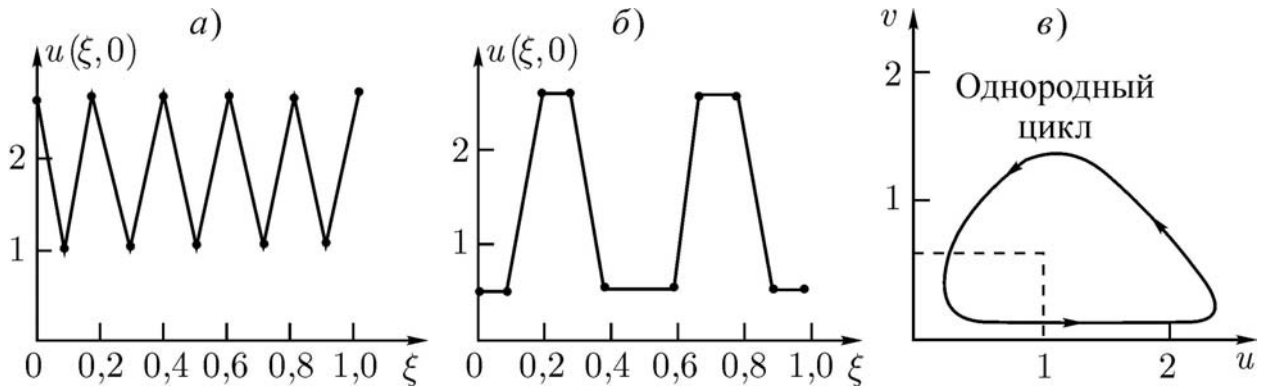
Нетрудно показать, что состояние равновесия  $A$  – всегда седло,  $B$  – устойчивый узел при  $\beta > 1$  и седло при  $\beta < 1$ . Состояние  $C$  находится в первом квадранте лишь при  $\beta < 1$ , причем устойчиво при  $\beta > 1/2$  и неустойчиво при  $\beta < 1/2$ . В этом случае в точечной системе имеется предельный цикл (автоколебательный режим).

Если кинетические уравнения локальной системы имеют решением устойчивый автоколебательный режим, то в соответствующей распределенной системе в случае сильно различающихся коэффициентов диффузии (что соответствует практически полному перемешиванию системы в целом по одной компоненте и слабой диффузии по другой) может возникать устойчивое стационарное периодическое по пространству распределение концентраций (диссипативная структура).

Система (20.14) была исследована в численном эксперименте при значениях параметров:  $\gamma = 1$ ,  $\beta = 0.4$  (что соответствует устойчивым автоколебаниям в точечной

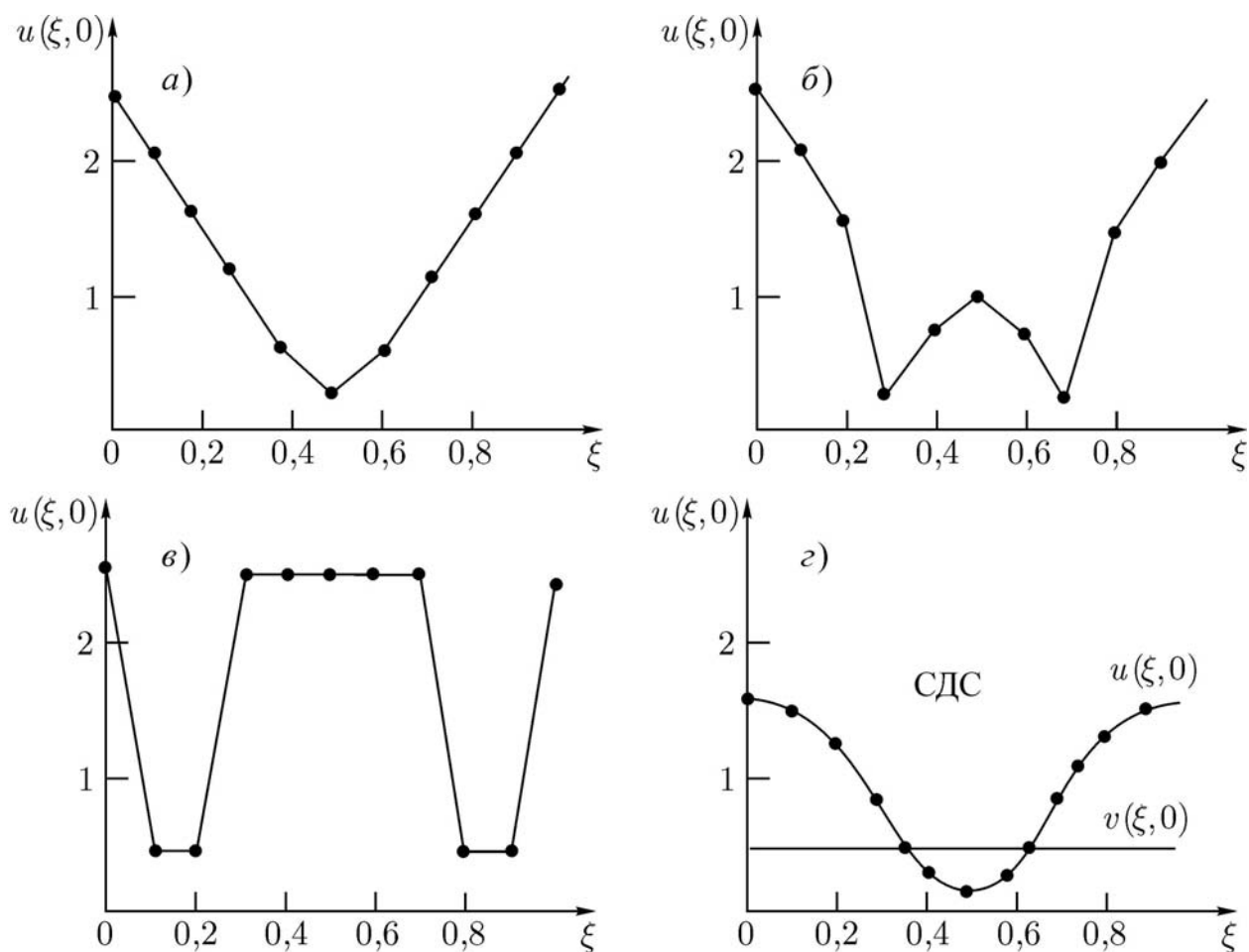
системе):  $D_u = 0.01$ ,  $D_v = 10$ . Поведение системы исследовали на кольце единичной длины. Природными аналогами кольцевых ареалов могут служить береговые линии прудов и озер, уровни постоянной высоты вокруг горных систем и отдельных гор, полярные области и т.п. Были обнаружены два класса начальных условий.

При начальных условиях первого класса в системе устанавливался однородный по пространству, автоколебательный по времени режим, соответствующий устойчивому предельному циклу точечной системы (рис. 20.3).



**Рис. 20.3.** Некоторые начальные распределения плотности популяции жертвы (а, б), приводящие к синхронным однородным колебаниям по всему кольцевому ареалу (в) (Базыкин и Маркман, 1980)

При начальных условиях второго класса в системе со временем устанавливалась диссипативная структура, т.е. устойчивое во времени и периодическое распределение концентраций (рис. 20.4).



**Рис. 20.4.** Некоторые из начальных распределений плотности популяции жертв (а, б, в), приводящие к установлению стационарной диссипативной структуры (г)

Концентрация медленно мигрирующих жертв  $u$  в разных точках пространства отличается более чем на порядок. В то же время пространственное распределение быстро мигрирующей компоненты (хищника  $v$ ) близко к однородному. Действительно, при коэффициенте диффузии  $D_v = 0$  кольцо единичной длины “с точки зрения хищника” является почти точечной системой, в которой непрерывно происходит полное перемешивание. Значения концентрации  $v$  в распределенной системе при этом близки к значениям концентраций в точке неустойчивого равновесия локальной системы. Таким образом, здесь можно говорить о диффузионной стабилизации неустойчивого равновесия.

Полученные результаты могут иметь следующую биологическую интерпретацию. Пусть имеется “однородный лес”, в котором живут “волки” и “зайцы”. Если лес маленький (и волки и зайцы за жизнь успевают избегать его вдоль и поперек), то они могут сосуществовать лишь в автоколебательном режиме.

Рассмотрим теперь пространственно однородный лес (ленточный бор), в котором условия существования те же, что и ранее, за исключением того, что зайцы ленивые и живут довольно оседло, тогда как волки рыщут по всему лесу. Оказывается, что в такой



ситуации возможны два исхода: либо по-прежнему происходят синхронные колебания численности по всему лесу, либо численность волков стабилизируется и одинакова по всему лесу, а зайцев на одном конце постоянно очень много (примерно столько, сколько их бывает на пике численности в колебательном режиме); а на другом конце леса всегда очень мало, хотя условия обитания по всему лесу одинаковы. Такая картина есть утрированная форма реально наблюдаемого пятнистого заселения однородной территории.

### **Пространственный хаос в моделях хищник-жертва**

Рассмотрение пространственных моделей показывает, что в системах с двумя переменными и достаточно простой локальной кинетикой возникают сложные пространственно-временные режимы, при этом локальные элементы начинают демонстрировать сложное поведение, в том числе квазистохастическое.

Из теории динамических систем известно, что в двухкомпонентных системах возможны аттракторы двух типов: устойчивые особые точки (стационарные концентрации) и предельные циклы (колебания переменных с постоянной амплитудой и периодом). Стохастические аттракторы возникают в системах, размерность которых не менее трех (лекция 10). Если же рассматривать систему в пространстве, то уже в двухкомпонентной системе могут наблюдаться квазистохастические режимы и другие сложные типы поведения.

Введение в рассмотрение пространственного распределения ведет к усложнению паттернов динамического поведения. Причина этого с математической точки зрения заключается в том, что рассмотрение системы в частных производных эквивалентно рассмотрению бесконечномерной системы обыкновенных дифференциальных уравнений.

При переходе к распределенной системе усложняется и удлиняется переходный процесс, включая в себя «квазистационарные стадии». Для моделей популяционной динамики такой переходной процесс иногда длится в течение сотен и тысяч поколений (Ризниченко и Рубин, 2004). В этом случае при оценке адекватности модели следует оценивать соответствие с поведением натуральных популяций модельного переходного процесса, а не стационарного режима. Действительно, когда речь идет о временах в тысячу поколений, трудно говорить о том, что мы действительно наблюдаем стационарный режим (если речь не идет о микробных популяциях в биореакторе). В течение такого длительного периода параметры системы наверняка претерпят изменения.

Одним из наиболее интересных результатов исследования пространственно распределенных моделей типа хищник-жертва является рождение квазистохастических

пространственно-неоднородных режимов в системах из двух уравнений с нелинейной динамикой (Petrovskii and Malchow, 1999).

Выше мы рассмотрели возникновение диссипативных структур в системе, когда подвижность жертв и хищников сильно различается. Очевидно, что о сильно отличающихся подвижностях можно говорить, например, когда жертвами (пищей) являются растения, а хищниками – животные. В случае, когда и хищники и жертвы – животные (например, классические зайцы и волки), трудно обосновать тезис об их сильно отличающейся подвижности. Для описания неоднородных в пространстве структур в этом случае авторы обычно прибегают к усложнению модели: либо к введению дополнительных переменных, либо к введению нелинейной диффузии, т.е. зависимости подвижности особей от плотности популяции, либо к другим предположениям.

Исследование системы хищник-жертва из двух уравнений с линейной диффузией, описывающих взаимодействие зоопланктона и фитопланктона, однако, показывает, что в такой системе возможно возникновение «пространственного хаоса» – то есть неперiodических по пространству стабильных во времени распределений, так же как и нерегулярных колебаний.

Рассмотрим уравнения, описывающие в общем виде взаимодействие двух видов с учетом возможности перемещения каждого из видов вдоль координаты  $r$  (одномерный случай):

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_v \frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + g(u, v). \end{aligned} \quad (20.16.)$$

Здесь  $v, u$  – плотности жертвы и хищника в  $1 - D$  пространстве с координатой  $r$  в момент времени  $t$ . Функции  $f(u, v)$  и  $g(u, v)$  описывают локальную кинетику взаимодействия двух видов.

Функции локальных взаимодействий рассмотрим в той форме, как это было предложено Колмогоровым, Розенцвейгом и МакАртуром (формулы 9.12, 9.15):

$$\begin{aligned} f(u, v) &= P(u) - E(u, v), \\ g(u, v) &= kE(u, v) - \mu v. \end{aligned} \quad (20.17)$$

Для описания роста жертвы в отсутствие хищника выбрана логистическая функция:

$$P(u) = \left( \frac{a}{K_1} \right) u (K_1 - u), \quad (20.18)$$

Здесь  $K_1$  – емкость экологической ниши,  $a$  – собственная скорость роста популяции жертв.

При описании взаимодействия хищник-жертва предполагается, что имеет место насыщение по субстрату (концентрации жертв). Функция  $E(u, v)$  может быть выражена в виде формулы Моно (лекция 11, см. также формулу 9.17):

$$E(u, v) = \gamma \frac{u}{u + h} v, \quad (20.19)$$

где  $\gamma$  – константа скорости роста хищников,  $h$  – плотность жертв, при которой плотность хищников равна половине насыщающей величины  $K_1$ .

Второй, часто применяемый вид формулы, описывающий насыщение – формула Иевлева:

$$E(u, v) = \gamma_1 (1 - \exp\{-\alpha v\}), \quad (20.20)$$

где  $\gamma_1, \alpha$  – константы.



**Малхов Хорст** (Malchow Horst, род. 1953) – немецкий ученый, профессор Университета Оснабрюкке, специалист в области процессов самоорганизации в химических, биологических, экологических системах.

Следуя результатам (Petrovskii and Malchow, 1999), здесь мы остановимся на рассмотрении случая, когда подвижности (коэффициенты диффузии) обоих видов равны. Следовательно, условия неустойчивости Тьюринга не имеют места. В безразмерных переменных система уравнений (20.17-20.19.) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1-u) - \frac{u}{u+H} v, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + k \frac{u}{u+H} v - mv, \end{aligned} \quad (20.21)$$

где безразмерные переменные:  $t' = ta$ ,  $x' = x(a/D)^{1/2}$ ,  $u' = u/K_1$ ,  $v' = v\gamma/(K_1 a)$ . Штрихи у новых безразмерных переменных в (20.21) опущены.  $k = k\gamma/a$ ,  $m = \mu/a$ ,  $H = h/K_1$  – безразмерные параметры.

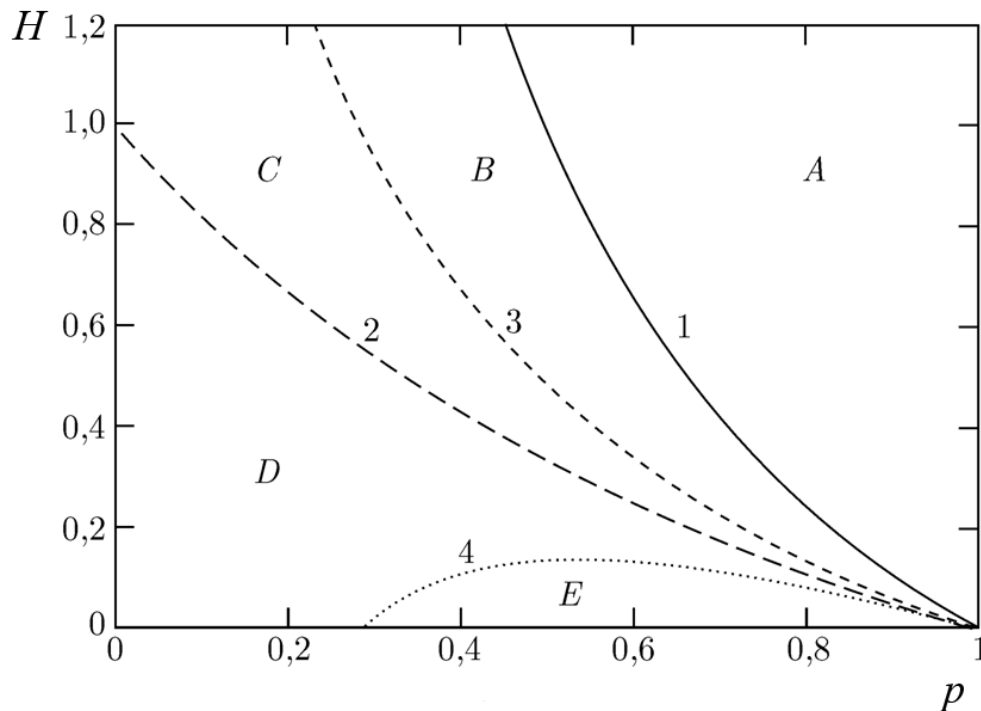
В первую очередь рассмотрим свойства локальной системы, не содержащей диффузионных членов. Как частный случай рассмотренной нами в лекции 9 модели Колмогорова, система имеет три стационарных решения:

$$\begin{aligned}\bar{u}_1 &= 0, & \bar{v}_1 &= 0, \\ \bar{u}_2 &= 1, & \bar{v}_2 &= 0, \\ \bar{u}_3 &= \frac{pH}{1-p}, & \bar{v}_3 &= (1-\bar{u}_3)(H+\bar{u}_3),\end{aligned}$$

здесь  $p = m/k$ .

Точка  $(0, 0)$  всегда представляет собой седло. Точка  $(1, 0)$  является седлом для  $H < (1-p)/p$ , или устойчивым фокусом. В первом случае третье нетривиальное стационарное решение лежит в положительном квадранте.

Вид фазового портрета определяется, в основном параметрами  $H$  (плотность жертв, при которой плотность хищников составляет половину от насыщающей) и  $p = m/k$  (отношение коэффициента смертности хищника к его собственной константе скорости роста).



**Рис. 20.5.** Бифуркационная диаграмма для системы (20.21) на плоскости параметров  $(p, H)$  (Petrovskii and Malchow, 1999)

На рис. 20.5. представлен параметрический портрет системы. Область  $A$  соответствует фазовому портрету, приведенному на рис. 20.3в. Здесь единственным аттрактором является узел  $(1, 0)$ . В области  $B$  нетривиальное стационарное решение

представляет собой устойчивый узел (рис.20.3г), в области  $C$  – это устойчивый фокус (рис.9.6а). Области  $D$  и  $E$  соответствуют случаям, когда особая точка  $(\bar{u}_3, \bar{v}_3)$  представляет собой неустойчивый фокус или неустойчивый узел, окруженный предельным циклом (рис.9.6б, лекция 9), который рождается в результате бифуркации Хопфа при пересечении системой линии 2 на параметрической диаграмме рис. 20.3.

Расчеты показывают, что положение кривых 1 и 2 не зависит от значений параметра  $k$ . Для представления функции взаимодействия хищника и жертвы в форме Иевлева (20.20) параметрическая диаграмма имеет сходный характер.

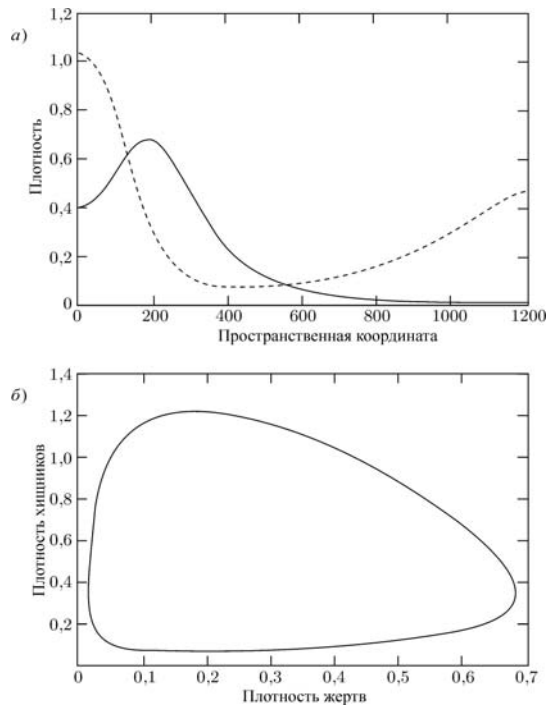
Рассмотрим теперь распределенную систему (20.21). Для определенности выбраны граничные условия непроницаемости границ (нулевых потоков на границах). Пусть в начальный момент времени виды распределены по ареалу гомогенно и их значения близки к стационарному нетривиальному значению  $(\bar{u}_3, \bar{v}_3)$  в области значений параметров, соответствующей неустойчивой особой точке. Аттрактором локальной системы при этих значениях параметров является предельный цикл. Таким образом, гомогенное решение представляет собой синхронные колебания численностей по всему ареалу.

Зададим линейные возмущения:

$$\begin{aligned} u(x, t) &= u_3, \\ v(x, 0) &= v_3 + [\varepsilon(x - x_0) + \delta] \end{aligned} \tag{20.22}$$

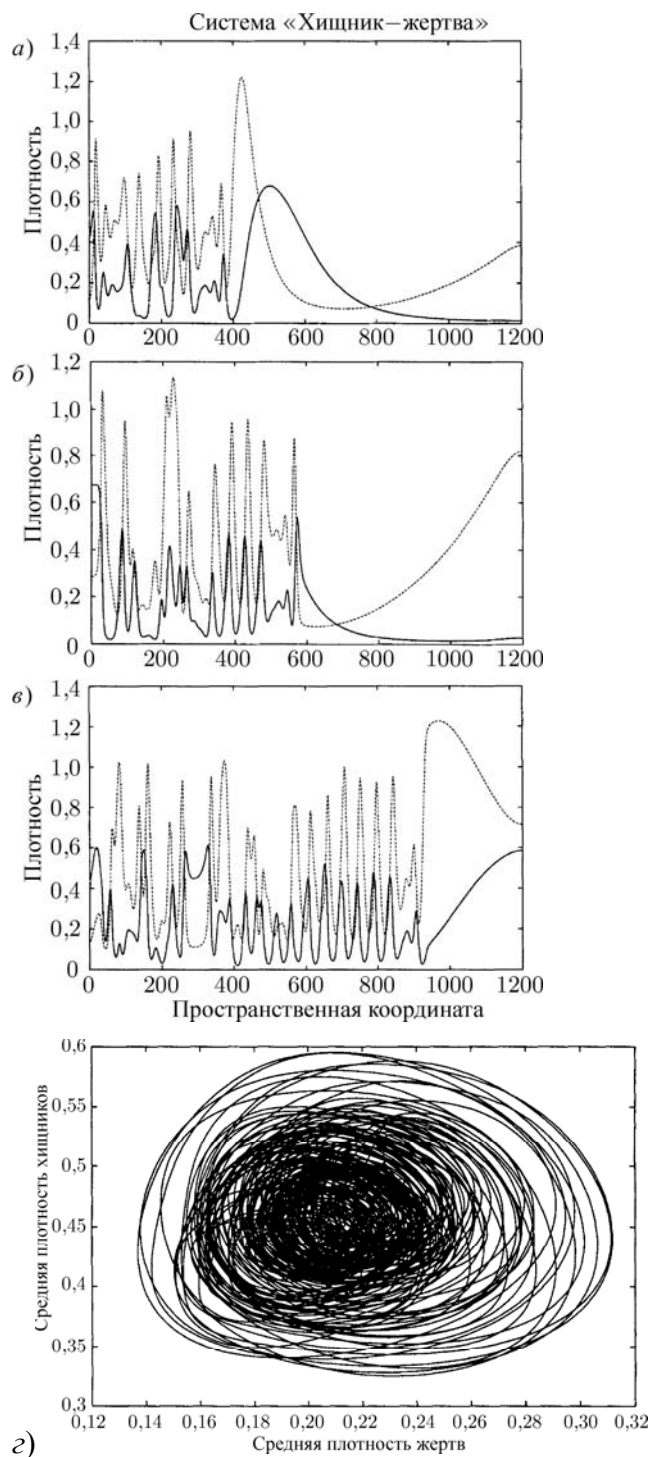
Очевидно, что при  $\varepsilon > 0$  начальное возмущение в разных точках ареала оказывается различным.

Численный анализ показывает, то динамика системы существенно зависит от типа возмущений (значений параметров в формуле 20.22). Так для значений параметров возмущений  $\delta = 0.01$ ,  $\varepsilon = 0.0004$ ,  $x_0 = 0$  наблюдаются колебательные изменения переменных в каждой точке (что соответствует фазовому портрету локальной системы) и бегущие по пространству волны (рис. 20.6). При этом, очевидно, амплитуда колебаний переменной в каждой точке разная.



**Рис. 20.6.** Динамика системы (20.21) в пространстве и во времени при малом возмущении системы. Параметры начального возмущения:  $\delta = 0.01$ ,  $\varepsilon = 0.0004$ ,  $x_0 = 0$ . *a* - пространственное распределение плотности жертвы (сплошная линия) и хищника (пунктир) для момента времени  $t = 800$ . *б* - фазовый портрет системы для точки  $x = 800$ . Значения параметров:  $k = 2.0$ ,  $m = 0.6$ ,  $H = 0.4$ , что соответствует координатам неустойчивой особой точки ( $\bar{u}_3 = 0.171$ ,  $\bar{v}_3 = 0.473$ ) (Petrovskii and Malchow, 1999)

Иная ситуация складывается, если внутри рассматриваемого ареала имеется точка, в которой локальная система оказывается непосредственно в неустойчивой особой точке:  $v(x^*, 0) = v_3$ . Эта точка является источником хаотических изменений численности. На рис. 20.7а,б,в показано развитие процесса в пространстве для значений параметров начального возмущения:  $\delta = 0$ ,  $\varepsilon = 0.004$ ,  $x_0 = 200$ . Общая длина системы – 1200. Рис. 20.7а демонстрирует пространственное распределение жертвы (сплошная линия) и хищника (пунктир) в момент времени  $t = 500$ , рис. б – при  $t = 1000$ , рис. в – при  $t = 2000$ . Хаотические изменения возникают в окрестности неустойчивой точки  $x_0 = 200$ , а затем охватывают все пространство.



**Рис. 20.7.** Эволюция пространственного распределения видов жертвы – фитопланктона (сплошная линия) и хищника – зоопланктона (пунктир) для системы (20.21). Значения параметров системы те же, что на рис. 20.4. Параметры возмущения:  $\delta = 0$ ,  $\varepsilon = 0.004$ ,  $x_0 = 200$ .  $a - t = 500$ ,  $b - t = 1000$ ,  $c - t = 2000$ .  $г$  – Фазовый портрет системы в точке  $x = 480$  после того, как квазистохастическое поведение охватило весь ареал (Petrovskii and Malchow, 1999)

Существует резкая граница между областью с регулярными локальными колебаниями и плавными изменениями численности по пространству и резкими негомогенными хаотическими изменениями численностей. Развитие динамики происходит таким образом, что эта граница движется от точки неустойчивости и

постепенно «хаос» охватывает весь ареал обитания. Движение границы достаточно медленное, и весь процесс выглядит как фазовый переход между «регулярной» и «хаотической» фазами динамического поведения. Фазовый портрет локальной системы в точке  $x = 480$  после того, как эта точка «захвачена» хаотической кинетикой, представлена на рис. 20.7г.

Анализ спектра локальных изменений численности подтверждает, что в регулярной зоне локальные элементы имеют колебательную динамику, в хаотической – квазистохастическую. Четкие критерии для системы как целого в качестве «регулярной» и «хаотической» в настоящее время еще не выработаны. Один из способов – представление на фазовой плоскости средней по пространству численности взаимодействующих видов.

В приведенных выше модельных расчетах «хаос» со временем захватывал всю территорию. Однако и обратный процесс перехода к регулярному поведению возможен, если увеличить коэффициенты диффузии, то есть ввести в систему интенсивное перемешивание. Еще один важный вывод – хаотизация пространственно-временной динамики возможна лишь в случае, когда размер системы больше некоего предельного, связанного с величиной коэффициента диффузии (подвижности).

Биологическое значение колебаний и хаоса в системах хищник-жертва является предметом дискуссии биологов и экологов по крайней мере последние сто лет. Математические модели дают возможность описать эти процессы при достаточно простых предположениях и показывают, что внутренние механизмы взаимодействия видов в экосистеме способны обеспечить наблюдаемую в природе сложную пространственно-временную динамику.

### **Модели типа реакция-диффузия-адвекция**

Выше мы рассмотрели пространственно-временные типы поведения системы, которые можно описать с помощью представления о случайном перемещении особей в пространстве, подобном броуновскому движению частиц – диффузии. Такое представление перенесено из статистической физики. Для реальных живых систем наряду со случайным перемещением свойственно направленное движение, которое может определяться внешними силами, например, воздушными или водными потоками, или воздействием некоторого положительного или отрицательного стимула (таксис). Направленная компонента распространения популяции называется *адвекцией*. С учетом этой компоненты распространение плотности популяции  $p(x, t)$ , где  $x$  – пространственная координата,  $t$  – время, описывается уравнением:



$$\frac{\partial P}{\partial t} = F(P) - \operatorname{div}(\mathbf{v}P) + \delta \Delta P. \quad (20.22)$$

Здесь  $F(P)$  – член, описывающий локальные процессы рождения-гибели,  $\delta \Delta P$  – случайные миграции (диффузия), адвективный член  $\operatorname{div}(\mathbf{v}P)$  описывает направленный поток плотности популяции со скоростью  $\mathbf{v}$ . Если популяция находится в движущейся среде (воздух, вода), особи естественно двигаются вместе с этой средой. В общем случае скорость не постоянна и определяется как движением среды, так и процессами таксиса – собственного движения особей популяции в направлении положительного стимула или в направлении, противоположном отрицательному стимулу. Как правило, используется предположение о пропорциональности скорости направленного движения градиенту химического стимула. Это предположение впервые применили Келлер и Сегель в своей модели в частных производных для описания хемотаксиса бактерий (Keller and Segel, 1971).

В трофических отношениях стимулом направленного перемещения популяции хищника может быть скопление особей-жертв. Движение популяции хищника в направлении градиента пространственного распределения численности популяции жертвы называется *трофотаксисом* (preytaxis). Большинство моделей предполагает, что жертвы перемещаются случайным образом, а хищники способны как к случайным перемещениям (диффузия), так и к направленному движению (адвекция). Соответствующие уравнения принимают вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= F(N, P) + \delta_N \Delta N, \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= G(N, P) - \operatorname{div}(\mathbf{v}P) + \delta_P \Delta P, \\ \mathbf{v} &= \psi \nabla N \end{aligned} \quad 20.23$$

Здесь  $N, P$  – плотности популяций жертв и хищников, соответственно,  $F(N, P), G(N, P)$  – функции взаимодействия видов,  $\delta_N, \delta_P$  – коэффициенты диффузии; адвективная скорость  $\mathbf{v}$  собственного перемещения хищника в каждой точке пространства пропорциональна градиенту плотности популяции жертв. Такого типа уравнения использованы в работах (Kareiva and Odell, 1987; Turchin, 1998; Березовская и Карев, 1999) и других.

Исследование автономных моделей типа (20.23) показало, что возникновение неоднородных пространственно-временных режимов в них обусловлено наличием в локальных системах периодических режимов, связанных с существенной нелинейностью трофических функций, или нелинейной зависимостью потока таксиса от плотности популяции. Это означает, что характерное время формирования пространственно неоднородных структур сравнимо с характерным временем процессов рождения-гибели.

Между тем, часто агрегирование хищников в местах скопления жертв является поведенческой реакцией, которая происходит на гораздо более быстрых временах, чем процессы воспроизводства и гибели.

### Описание тропотаксиса адвективным ускорением

В работах Ардити и Тютюнова с соавторами (Тютюнов и др., 2001; Arditi et al., 2001) при моделировании систем типа реакция-диффузия-таксис использовано предположение о том, что таксис определяется не скоростью, а адвективным ускорением. Таким образом, учитывается инерция перемещения, которая игнорируется в моделях таксиса вида (20.21), предполагающих мгновенную адаптацию скорости таксиса к градиенту стимула. Это означает, что не скорость, а ускорение перемещения плотности хищника определяется градиентом плотности жертв. Ясна аналогия с механикой: не скорость, а ускорение перемещения тела пропорционально действующей силе.

Наблюдения за стайными животными показывают, что изменение их скорости движения зависит от величины градиента стимула. Растительоядные насекомые изменяют свою скорость перемещения (ускоряются) в зависимости от качества и близости кормового пятна. Стайные рыбы меняют направление движения в зависимости от разницы между текущей и предпочитаемой температурой. Зависимость ускорения движения от градиента стимула легла в основу моделей, описывающих поведение отдельных особей (Kareiva, 1982; Turchin, 1998; Flierl et. al., 1999). Рассмотренные ниже модели представляют собой обобщение индивидуального поведения на популяционный уровень.

Пусть адвективное ускорение в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения жертв:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \nabla N, \quad k > 0, \quad (20.24)$$

В популяционных моделях с адвективным ускорением предполагается, что в стае хищников происходит выравнивание величины и направления скоростей отдельных особей. Этот эффект описывают членом «диффузии скоростей». Уравнение для изменения скорости (адвективного ускорения) принимает вид:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \quad (20.25)$$

где  $N(x, t)$ - плотность популяции в точке  $x \in \{0, L\}$  в момент времени  $t$ ;  $v(x, t)$  – мгновенная скорость перемещения плотности хищников;  $k$  – коэффициент таксиса, характеризующий чувствительность хищника к неоднородности распределения жертв;  $\delta_v$  - коэффициент диффузии скорости.



**Тютюнов Юрий Владимирович** – доцент Южного федерального университета (Ростов-на-Дону), специалист в области моделирования пространственно-временной динамики трофических взаимодействий и оптимизации промысла.

В работах Тютюнова с сотр. (Тютюнов и др., 2002; Tyutyunov et al., 2004) подробно проанализирована модель хищник-жертва с адвективным ускорением, в которой локальные взаимодействия описаны той же классической моделью, что и в системе (2.21). В безразмерных переменных модель имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{\partial N}{\partial t} &= N(1-N) - \frac{aNP}{1+ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \frac{aNP}{1+ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}.\end{aligned}\tag{20.26}$$

Задача решалась для непроницаемых границ обитания – нулевых потоков на границах:

$$v|_{x=0,L} = \frac{\partial N}{\partial x}|_{x=0,L} = \frac{\partial P}{\partial x}|_{x=0,L} = 0\tag{20.27}$$

Биологический смысл граничных условий (3.9.6) – изолированность рассматриваемого трофического сообщества хищник-жертва.

Модель имеет пространственно однородные решения, соответствующие стационарным состояниям локальной системы (20.26). Их три: нулевое для обоих видов, соответствующее деградации системы, нулевое для хищников, и соответствующее ненулевым численностям обеих популяций:

$$\bar{N}, \bar{P}, \bar{v} = \left( \frac{m}{a(1-mh)}, \frac{a(1-mh)-m}{a^2(1-mh)^2}, 0 \right).\tag{20.28}$$

Пространственно однородный режим (20.28) устойчив к малым возмущениям, если величина параметра  $a$  – коэффициента эффективности поиска жертв, заключена в интервале:

$$\frac{m}{1-mh} < a < \frac{1+mh}{h(1-mh)}.\tag{20.29}$$

Для меньших значений  $a$  величина  $\bar{P}$  в формуле (20.28) становится отрицательной. Для больших значений  $a$  в окрестности состояния (20.28) возникает пространственно

однородный периодический режим  $C_0$ , соответствующий предельному циклу точечной модели, подобный изображенному на рис. 20.4.

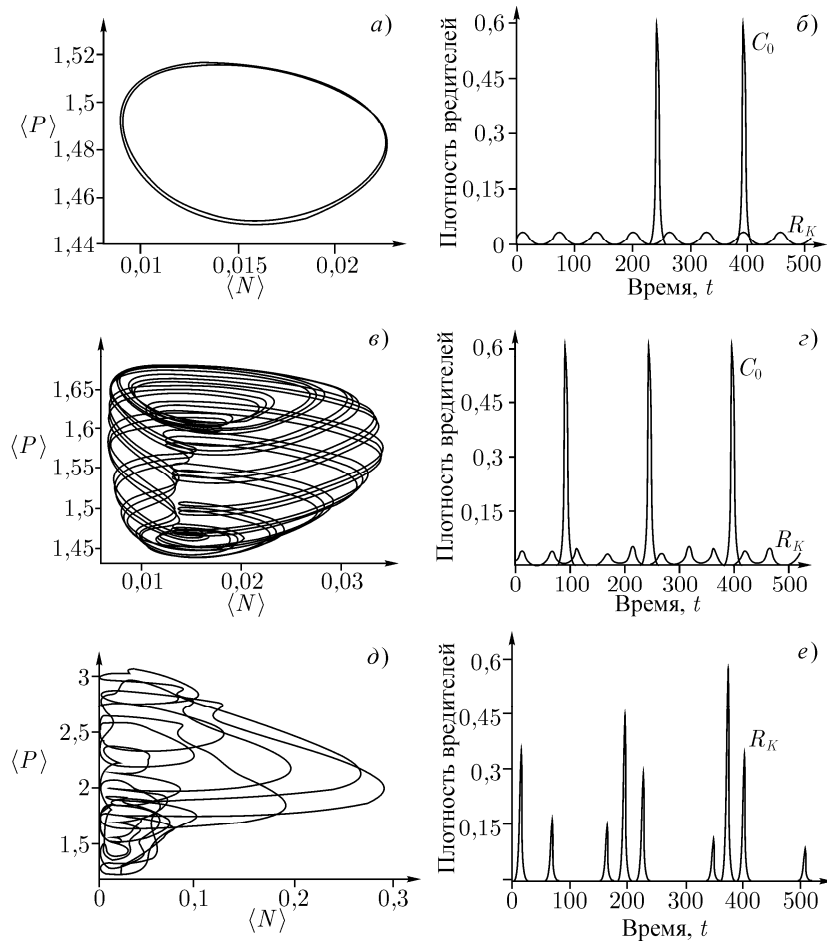
Анализ модели (20.26) показывает, каким образом поисковая активность хищника, выражающаяся в ненулевом значении коэффициента таксиса  $k$ , вызывает возникновение пространственно неоднородных структур из первоначально устойчивых однородного периодического режима и периодического режима  $C_0$ . При росте  $k$  однородное стационарное состояние теряет свою устойчивость, и в его окрестности рождается неоднородный по пространству периодический режим, который усложняется при дальнейшем росте коэффициента таксиса  $k$ , претерпевает каскад удвоений периода и в дальнейшем становится аperiodическим. Вариации средних численностей хищника и жертвы в пространственно неоднородном режиме гораздо меньше, чем в однородном режиме для довольно широкого диапазона  $k$ .

### **Разрешение парадокса биологического контроля**

Модель трофотаксиса с адвективным ускорением (20.26) обладает свойствами, позволяющими разрешить парадокс биологического контроля. Мы уже говорили о том, что при больших значениях параметра  $a$  – коэффициента эффективности хищничества – устанавливаются колебания численностей обоих видов с большой амплитудой (рис. 20.7). Численность жертв периодически достигает значений, близких к значениям емкости среды. Именно этот факт является причиной возникновения парадокса биоконтроля, который заключается в том, что традиционные модели популяционной динамики не способны описать одновременно и стационарную (устойчивую по Лагранжу) динамику системы хищник–вредитель, и низкую численность популяции вредителя (Arditi and Berghman, 1991). Действительно, в известных моделях, являющихся модификациями модели Колмогорова, Розенцвейга-МакАртура, Базыкина (см. лекцию 10) взаимодействия хищник-жертва стабилизируются в виде устойчивых автоколебаний за счет роста равновесной и средней численности популяции вредителя.

Пространственная модель (20.26) удовлетворяет требованиям, предъявляемым к моделям биологического контроля. В случае высокой прожорливости хищников и в случае отсутствия направленного таксиса (присутствуют только случайные перемещения особей – диффузия) в модели существует низкий по численности жертв, но неустойчивый стационарный режим и устойчивый однородный периодический режим  $C_0$  с высокой амплитудой. Для достаточно высоких значений коэффициента таксиса  $k$  колебательный режим  $C_0$  становится неустойчивым, и возникает устойчивая неоднородная динамическая структура  $R_k$ , в которой амплитуда колебаний средних по ареалу численностей популяций

значительно меньше амплитуды пространственно однородного периодического режима  $C_0$  (рис. 20.6). Таким образом, система хищник-жертва стабилизируется на низкой численности популяции жертвы.



**Рис. 20.8.** Фазовые траектории и локальная динамика режимов модели 20.26. Значения параметров модели:  $L = 5$ ,  $h = 10$ ,  $m = 0.01$ ,  $\delta_N = 0.01$ ,  $\delta_P = 0.6$ ,  $\delta_v = 0.001$ .  $a$ ,  $б$  –  $k = 0.5$  – неоднородный периодический режим.  $в$ ,  $з$  –  $k = 1.5$  – неоднородный квазипериодический режим.  $д$ ,  $е$  –  $k = 1.5$  – неоднородный хаотический режим. При  $k = 0$  устойчив пространственно однородный периодический режим (Tyutyunov et al., 2004)

На рис. 20.8 изображены фазовые траектории для осредненных по пространству переменных и локальная динамика, соответствующая режимам  $R_k$  и  $C_0$  при различных значениях параметра таксиса  $k$ . С ростом этого параметра колебания в области пространственно неоднородного аттрактора  $R_k$  теряют регулярность. Чем выше значения  $k$ , тем более выраженной является неоднородность пространственных решений (степень пятнистости). Дальнейшее увеличение коэффициента таксиса ведет к росту как средних значений численностей обоих видов, так и к росту амплитуды их колебаний. Возникает пространственно-временная хаотическая динамика с непериодическими вспышками численности вредителя. Таким образом, существует оптимальная интенсивность таксиса, обеспечивающая сравнительно стабильную низкую численность вредителя.

Учет адвективного ускорения в моделях позволил описать динамику трофического сообщества как непрерывное движение пятен плотности взаимодействующих популяций. Хищник реагирует на неоднородность распределения жертв, изменяя скорость своего движения в направлении градиента их плотности, происходит агрегация популяции хищника. Достигнув точки максимальной плотности жертв, хищник замедляет свое движение, так как его ускорение меняет направление на противоположное. Агрегация хищников приводит к локальному вымиранию жертв, в то время как в пятнах с низкой плотностью хищников образуются локальные убежища, где происходит рост популяции жертв, и хищник устремляется в направлении вновь образовавшихся скоплений.

Пространственная модель с адвективным ускорением в отличие от классических локальных моделей и моделей типа реакция-диффузия описывает ситуацию биологического контроля – снижение численности популяции вредителя до низкого устойчивого уровня. Высокая пространственная активность хищников оказывается фактором, позволяющим хищнику адаптироваться к дефициту жертв. С увеличением значения коэффициента таксиса в модели средние значения численностей и амплитуда их колебаний монотонно возрастает. Однако чрезмерно высокая активность хищника приводит к установлению хаотической динамики с нерегулярными вспышками численности жертв. Таким образом, слишком активный хищник не способен эффективно регулировать численность. С точки зрения биологического контроля полученные результаты означают, что существует оптимальный интервал интенсивности направленного движения хищника, а слишком малые и слишком высокие значения коэффициента таксиса ослабляют эффективность хищника при подавлении численности жертв.

## Литература

- Arditi R. and Berriman A.A. The biological control paradox. *Trends Ecol. Evol.* **6**(1): 32-41, 1991
- Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models. *Theor. Popul. Biol.* **59**: 207-221, 2001
- Chow P.L. and Tam W.C. Periodic and traveling wave solutions to Volterra-Lotka equations with diffusion. *Bull. Math. Biology* **38**(6):643-658, 1976
- Flierl G., Grunbaum D., Levin S., Olson D. From individuals to aggregation: The interplay between behavior and physics. *J. Theor. Biol.* **196**: 397-454, 1999
- Karieva P. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: Quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Monogr.* **52**: 261-282, 1982
- Karieva P. and Odell G. Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use area-restricted search. *Am. Nat.* **130**: 233-270, 1987

- Keller E.F. and Segel L.A. Travelling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis. *J. Theor. Biol.* 30(2): 235-248, 1971
- Malchow H., Petrovskii S.V., Venturino E. Spatiotemporal patterns in ecology and epidemiology: Theory, models, simulations. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC Press, 2008
- Petrovskii S.V. and Malchow H. A minimal model of pattern formation in prey-predator system. *Math. Comput. Modelling* 29: 49-63, 1999
- Segel L.F. and Jackson J.L. Dissipative structure. An explanation and an ecological example. *J. Theor. Biol.* 37: 345-359, 1972
- Sherratt J.F., Lewis M.A., Fowler A.C. Ecological chaos in the wake of invasion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2524-2528, 1995
- Turing A.M. The chemical basis of the morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 237: 37-71, 1952
- Turchin P. Quantitative analysis of movement: Measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sunderland, MA, Sinauer Associates, 1998
- Tyutyunov Yu., Senina I., Jost C., Arditi R. Clustering due to acceleration in the response to population gradient: A simple self-organization model. *Am. Nat.* 164: 722-735, 2004
- Базыкин А.Д. и Маркман Г.С. О диссипативных структурах в экологических системах. В: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике, с. 135-148. Пушино, ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980
- Белотелов Н.В. и Саранча Д.А. Линейный анализ устойчивости двухуровневых систем с диффузией. В: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л., 1985
- Березовская Ф.С. и Карев Г.П. Модель динамики популяций с неподвижным аттрактантом: Решения типа «бегущие волны». В: «Математика. Компьютер. Образование. Сборник тезисов», вып.6, с. 444-449. М.-Ижевск, ИКИ-РХД, 1999
- Ризниченко Г.Ю. и Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. М.-Ижевск, ИКИ-РХД, 2004
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н. Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах. *Ж. Общ. Биол.* 62(3): 253-262, 2001
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника. *Ж. Общ. Биол.* 63(2): 137-148, 2002