МЕЛКОМАСШТАБНАЯ ПЯТНИСТОСТЬ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОДЕЛИ ТРОФИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ДИАТОМОВЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ – ГАРПАКТИКОИДЫ

Ю.В. Тютюнов¹, А.Д. Загребнева², А.И. Азовский^{3,4}

¹Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону, Россия

²Донской государственный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия

³Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

⁴Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва, Россия
yuri.tyutyunov@yandex.ru; anna.zagrebneva@gmail.com; aiazovsky@mail.ru

Аннотация. Построена и исследована модель системы хищник–жертва, имитирующая пространственно-временную динамику литоральных трофических сообществ, образованных популяциями диатомовых микроводорослей и бентосных рачков гарпактикоид (Harpacticoida: Copepoda). Модель представляет собой систему трёх дифференциальных уравнений с частными производными типа таксис–диффузия–реакция с краевыми условиями нулевого потока через границы прямоугольной пространственной области. Перемещения плотности хищников (копепод) описываются при помощи классического выражения потока Пэтлака – Келлера – Сегеля, включающего таксисную и диффузионную компоненту. Использована гипотеза опосредованного трофотаксиса, стимулируемого сытостью/голодом потребителя: коэффициент диффузии является убывающей функцией сытости хищника. Поскольку воспроизводство и смертность хищников являются относительно медленными процессами, соответствующие им члены в уравнении баланса популяционной плотности хищников отсутствуют. В силу граничных условий это обеспечивает постоянство средней плотности хищников в системе. Представлено аналитическое условие колебательной потери устойчивости однородного стационарного режима, который соответствует сосуществованию микроводорослей и гарпактикоид. Показано, что пространственно-неоднородные режимы не возникают, если хищник неспособен к направленным пищевым миграциям. Вычисления с параметрами, идентифицированными на базе полевых наблюдений, воспроизводят хаотическую динамику с характерными для изучаемой системы размерами и временем жизни пятен плотности рачков гарпактикоид. При этом в неоднородном режиме, как плотность диатомовых водорослей, так и потребление водорослей копеподами превышают значения, наблюдаемые в системе без пищевых миграций. Так как сложные пространственно-временные режимы в предложенной модели обусловлены исключительно трофотаксисом, она может рассматриваться в качестве минимальной модели, которая объясняет мелкомасштабную пятнистость распределения бентосных копепод и демонстрирует эволюционную устойчивость их пищевого поведения.

Ключевые слова: хищник–жертва, опосредованный трофотаксис, кросс–диффузия, пространственно-временной хаос

Математическая модель

Причина образования мелкомасштабных (от нескольких сантиметров до нескольких метров) агрегаций бентосных гарпактикоидных копепод (Harpacticoida: Copepoda) пока не ясна. Данный феномен может объясняться пищевым поведением рачков [1, 2]. Математическое моделирование позволяет проверить эту гипотезу. Имитационные эксперименты с клеточным автоматом, описывающим систему диатомовые микроводоросли – гарпактикоиды, подтверждают возможность получения близкой к наблюдениям пространственно-временной динамики при использовании реалистичных параметров [3]. Нами, на основе ранее предложенного подхода к описанию пищевых миграций гарпактицид при помощи дифференциальных уравнений

с частными производными [4], построена альтернативная модель этой же трофической системы, результаты исследования которой подробно представлено в работе [5]. Модель – система таксис–диффузий–реакция:

$$\frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - aRN + \delta\Delta R \quad (1)$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\nabla \cdot (\chi(S)N\nabla S) - \mu(S)\nabla N \quad (2)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -\varepsilon aR - \eta S \quad (3)$$

дополненная краевыми условиями нулевого потока на границах прямоугольного местообитания $\Omega = [0, L_x] \times [0, L_y]$:

$$(\mathbf{n} \cdot \nabla R)|_{((x,y) \in \partial\Omega)} = (\mathbf{n} \cdot \nabla N)|_{((x,y) \in \partial\Omega)} = (\mathbf{n} \cdot \nabla S)|_{((x,y) \in \partial\Omega)} = 0 \quad (4)$$

и неотрицательными начальными распределениями

$$R|_{t=t_0} = \varphi_R; N|_{t=t_0} = \varphi_N; S|_{t=t_0} = \varphi_S. \quad (5)$$

Переменные $R \equiv R(x, y, t)$ и $N \equiv N(x, y, t)$ представляют плотности жертвы (ресурс – микроводоросли) и хищника (потребители – гарпактикоиды), $S \equiv S(x, y, t)$ – сытость потребителя (среднее количество пищи в желудке копеподы в точке $\mathbf{x} = (x, y)$ в момент t). Параметры имеют следующий смысл: r – коэффициент естественного прироста диатомовых микроводорослей, K – ёмкость среды; a – эффективность поиска водорослей гарпактицидами; ε и η – коэффициенты усвоения и переваривания; δ и μ – коэффициенты диффузии водорослей и копепод соответственно.

Перемещения плотности потребителей в уравнении (2) моделируются с использованием выражения потока Пэтлака – Келлера – Сегеля (ПКС) [6, 7], включающего таксисную и диффузионную компоненту: $\mathbf{J} = \chi(S)N\nabla S - \mu(S)\nabla N$. В работе [8] обоснована применимость модели ПКС к описанию спорадически мигрирующих организмов, частота случайных индивидуальных перемещений которых зависит от локального значения некоторого стимула, $f(S)$. Для гарпактицид таким стимулом может являться их обеспеченность пищей. Согласно наблюдениям [9], сытые особи больше времени проводят в грунте, питаясь микроводорослями. Голодные индивидуумы чаще выходят из грунта в толщу воды, где совершают случайные горизонтальные перемещения. На популяционном уровне такое пищевое поведение приводит к трофотаксису – направленному перемещению плотности популяции в направлении градиента стимула (см. [8]). При этом коэффициенты диффузии и таксиса хищника связаны следующим образом:

$$\mu(S) = \bar{r}^2 \tau f(S)/2; \quad \chi(S) = -d\mu(S)/dS, \quad (6)$$

где $\bar{r}^2$ – среднее значение квадрата расстояния перемещения особи в течение времени τ . В случае положительного таксиса частота $f(S)$ должна быть убывающей функцией стимула S . Нами рассмотрена зависимость

$$f(S) = k_1/(1+k_2 S^2), \quad (7)$$

где k_1 и k_2 – положительные константы. Таким образом,

$$\mu(S) = \frac{\bar{r}^2 k_1}{2(1+k_2 S^2)}; \quad \chi(S) = \frac{\bar{r}^2 k_1 k_2 S}{(1+k_2 S^2)^2}. \quad (8)$$

Поскольку воспроизводство и смертность хищников являются относительно медленными процессами, соответствующие им члены в уравнении баланса популяционной плотности хищников (2) отсутствуют. Следовательно, в силу граничных условий (4) осреднённая по пространству плот-

ность копепод постоянна, и может рассматриваться в качестве параметра модели: $\langle N \rangle \equiv \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} N d\mathbf{x} = \text{const}$. Чтобы уменьшить количество параметров, система (1)–(3) может быть обезразмерена путём соответствующего масштабирования переменных и параметров исходной модели (см. детали в [5]):

$$\frac{\partial R}{\partial t} = R(1-R) - RN + \delta \Delta R \quad (9)$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\nabla \cdot (\chi(S)N\nabla S - \mu(S)\nabla N) \quad (10)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -R - \eta S \quad (11)$$

Одна из сторон прямоугольной области Ω при обезразмеривании также приводится к единице: $\Omega = [0, 1] \times [0, L]$. Вид граничных и начальных условий (4) и (5) при этом не меняется.

Результаты аналитического и численного исследования модели

Начально-краевая задача (9)–(11), (4), (5) имеет два пространственно-однородных стационарных решения:

$$(R_1, N_1, S_1) = (0, \langle N \rangle, 0); \\ (R_2, N_2, S_2) = (1 - \langle N \rangle, \langle N \rangle, \frac{1 - \partial R}{\partial t}), \quad (12)$$

первое из которых соответствует полному выеданию микроводорослей гарпактицидами, второе – равносуществованию ресурса и потребителей. Показано, что для локальной устойчивости однородного стационарного режима к малым неоднородным возмущениям необходимо и достаточно выполнение неравенства

$$T_2(km_p^2, \langle N \rangle, \delta, \mu(S_2), \chi(S_2), \eta) = km_p^6 \delta \mu(S_2)(\delta + \mu(S_2)) + \\ + km_p^4 (\eta(\mu(S_2) + \delta)^2 + \mu(S_2) R_2 (\mu(S_2) + 2R_2)) + \\ + km^2 ((R_2 + \eta)^2 \mu(S_2) + \delta \eta (\delta + 2R_2) - \\ - R_2 \langle N \rangle \chi(S_2)) (R_2 + \eta) R_2 \eta > 0 \quad (13)$$

для всех волновых чисел k_{mp} , определённых как

$$km_p^2 = \pi^2 (m^2 + \frac{p^2}{L^2}) \quad (m, p = 0, \pm 1, \pm 2, \dots).$$

Нарушение условия (13) хотя бы для одного волнового числа k_{mp} ведёт к колебательной потере устойчивости (R_2, N_2, S_2) при возникновении сложного пространственно-неоднородного режима в результате бифуркации Пуанкаре – Андронова – Хопфа [4]. Заметим, что в силу положительности параметров модели, необходимым условием нарушения неравенства (13) является наличие у хищника способности к трофотаксису.

Для проведения имитационных экспериментов параметры модели были идентифицированы на базе данных полевых наблюдений за моделируемой тро-

фической системой и знаний об экологии изучаемых видов. Значения параметров представлены в Таблице 1.

Таблица 1 – Идентифицированные значения параметров модели

Параметр	Размерная модель	Безразмерная модель
	0.001	1
	200	1
	200	1
	1×10^7	1
	4.5×10^{-5}	1
	7.4089×10^{-4}	1
	1.667×10^{-4}	0.1667
	1×10^{-3}	2.5×10^{-5}
	20	0.9

Начальное распределение плотности диатомовых водорослей в имитационных экспериментах было принято случайным. А именно, для обезразмеренной системы (9)–(11) начальные условия для R определялись функцией $\phi_R = R_2 + 0.001\zeta$, где ζ – случайное число, равномерно распределённое на $[-1, 1]$. Популяция гарпактицид в начальный момент была распределена равномерно, $\phi_N = N_2$, с одинаковой обеспеченностью пищей во всех точках местообитания, $\phi_S = S_2$. Коэффициенты функции (7), определяющей зависимость частоты индивидуальных перемещений от сытости рачков, $k_1 = 0.0066$, $k_2 = 1.4057 \times 10^{-4}$.

Результаты моделирования пространственно-временной динамики диатомовых микроводорослей и гарпактикоид представлены на Рисунке 1.

Рис. 1. Пространственное распределение диатомовых микроводорослей (клеток на кв. см), копепоид (инд. на кв. см) и сытости (клеток на инд. на кв. см.) в указанные моменты времени

Выполненные расчёты показывают, что предложенная модель позволяет получить реалистичную динамику, качественно и количественно соответствующую полевым наблюдениям. Популяция гарпактицид в имитационном эксперименте (N на Рис. 1) отличается высокой неоднородностью. Размер скоплений и их плотность варьируют: наблюдаются пятна площадью от нескольких квадратных сантиметров до нескольких квадратных дециметров. Средняя плот-

ность гарпактицид в местах скоплений превышает 30 особей на кв. см. Формируясь в местах с высокой плотностью водорослей в течение трёх-семи дней, пятна плотности быстро эволюционируют. Время жизни скоплений рачков в среднем составляет 8 суток. Изменениям в распределении плотности копепоид предшествуют изменения распределения стимула трофотаксиса. Однако предсказать в каком месте соберутся рачки через несколько дней практически невоз-

можно – наблюдаемый режим является хаотическим. На Рисунке 2 показана проекция фазовой траектории модели на плоскость осреднённых по пространству

значений плотности микроводорослей и сытости гарпактицид. Представленная траектория соответствует установившимся хаотическим осцилляциям.

Рис. 2. Фазовая траектория модели на плоскости осреднённых по пространству значений. Точка соответствует неустойчивому однородному стационарному режиму модели

Чрезвычайно интересным и важным является тот факт, что оба значения, и осреднённой по пространству плотности пищевого ресурса, и среднего значения наполненности желудка копеподы $\langle S \rangle$, в пространственно-неоднородном режиме превышают значения R_2 и S_2 , которые соответствуют пространственно-однородному стационарному режиму. Данный результат выполненных имитационных вычислений позволяет сделать вывод о том, что индивидуальные признаки потребителя, связан-

ные с его активным пищевым поведением, которое на популяционном уровне обеспечивает направленные перемещения популяционной плотности по градиенту сытости, обладают эволюционной устойчивостью.

Публикация подготовлена в ходе реализации ГЗ ФИЦ ЮНЦ РАН, проект № 01201363188 (Тютюнов), и проектов РФФИ № 18-01-00453 А (Тютюнов, Загребнева) и 18-04-00206 А (Азовский).

Список литературы

1. Azovsky A.I., Chertoprud E.S., 2003. Spatio-temporal dynamics of the White Sea littoral Harpacticoid community // *Oceanology*. Vol. 43. pp. 103–111.
2. Fleecer J.W., Palmer M.A., Moser E.B., 1990. On the scale of aggregation of meio-benthic copepods on a tidal mudflat // *Mar. Ecol.* Vol. 11. pp. 227–237. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1990.tb00241.x>
3. Smirnova E.A., Azovsky A.I., 2020. Modelling of spatially distributed predator-prey system with periodically migrating predator (Case study of the White Sea intertidal harpacticoids and benthic microalgae) // *Oceanology*. Vol. 60. pp. 89–97. <https://doi.org/10.1134/S000143702001021X>
4. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Surkov F.A., Azovsky A.I., 2009. Microscale patchiness of the distribution of copepods (Harpacticoida) as a result of trophotaxis // *Biophysics*. Vol. 54. pp. 355–360. <https://doi.org/10.1134/S000635090903018X>
5. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Azovsky A.I., 2020. Spatiotemporal pattern formation in a prey-predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans // *Mathematics*. Vol. 8. 1065. <https://doi.org/10.3390/math8071065>
6. Keller E.F., Segel L.A., 1971. Model for Chemotaxis // *J. Theor. Biol.* Vol. 30. pp. 225–234. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90050-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90050-6)
7. Patlak, C.S., 1953. Random walk with persistence and external bias // *Bull. Math. Biophys.* Vol. 15. pp. 311–338. <https://doi.org/10.1007/BF02476407>
8. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Surkov F.A., Azovsky A.I., 2010. Derivation of density flux equation for intermittently migrating population // *Oceanology*. Vol. 50. pp. 67–76. <https://doi.org/10.1134/S000143701001008X>
9. Kern J.C., 1990. Active and passive aspects of meiobenthic copepod dispersal at two sites near Mustang Island, Texas // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 60. pp. 211–223.

SMALL-SCALE PATTERNS IN SPATIAL MODEL OF TROPHIC SYSTEM DIATOM MICROALGAE – HARPACTICOID COPEPODS

Yu.V. Tyutyunov¹, A.D. Zagrebneva², A.I. Azovsky^{3,4}

¹ Federal Research Centre The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (SSC RAS), Rostov-on-Don, Russia

² Don State Technical University (DSTU), Rostov-on-Don, Russia

³ Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (MSU, Moscow, Russia

⁴ Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences Moscow, Russia

yuri.tyutyunov@yandex.ru; anna.zagrebneva@gmail.com; aiazovsky@mail.ru

Abstract. A predator–prey model that describes littoral trophic communities consisting of diatom microalgae and benthic copepod crustaceans (order Harpacticoida) was built and investigated. The model is a system of three partial differential equations of the taxis–diffusion–reaction type. The Neumann boundary condition specifies zero-flux through the borders of a rectangular habitat. The movements of copepods is described by the classical Patlak – Keller – Segel flux expression, which includes both taxis and diffusion. The feeding migrations of consumers are modelled as indirect prey–taxis stimulated by harpacticoid satiety, i.e. with the diffusion coefficient being a decreasing function of individual satiety. Inasmuch as demographic processes in the predator population occur at slow time scale, the model includes no birth/death terms for predator. Hence, taking into account the boundary condition, the average density of predators remains constant. The analytical condition for the oscillatory instability of the homogeneous stationary state of species coexistence reveals the crucial role of the indirect prey–taxis for emergence of spatiotemporal patterns in the system. The proposed model can be viewed as the minimal model capable of explaining heterogeneity of the harpacticoid density. With parameters identified on the basis of field observation data, the model simulates small-scale spatial patterns with characteristic size and the expected lifetime of density patches typical for the considered community of benthic organisms. In spatially-heterogeneous dynamics both density of microalgae and individual consumption of harpacticoid copepods exceed equilibrium values observed without feeding migrations. This suggests that prey–taxis behavior is an evolutionary advantageous strategy.

Keywords: predator–prey; indirect prey–taxis; cross-diffusion; spatiotemporal chaos

References

1. Azovsky A.I., Chertoprud E.S., 2003. Spatio-temporal dynamics of the White Sea littoral Harpacticoid community // *Oceanology*. Vol. 43. pp. 103–111.
2. Fleecer J.W., Palmer M.A., Moser E.B., 1990. On the scale of aggregation of meio-benthic copepodes on a tidal mudflat // *Mar. Ecol. Vol. 11*. pp. 227–237. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1990.tb00241.x>
3. Smirnova E.A., Azovsky A.I., 2020. Modelling of spatially distributed predator–prey system with periodically migrating predator (Case study of the White Sea intertidal harpacticoids and benthic microalgae) // *Oceanology*. Vol. 60. pp. 89–97. <https://doi.org/10.1134/S000143702001021X>
4. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Surkov F.A., Azovsky A.I., 2009. Microscale patchiness of the distribution of copepods (Harpacticoida) as a result of trophotaxis // *Biophysics*. Vol. 54. pp. 355–360. <https://doi.org/10.1134/S000635090903018X>
5. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Azovsky A.I., 2020. Spatiotemporal pattern formation in a prey–predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans // *Mathematics*. Vol. 8. 1065. <https://doi.org/10.3390/math8071065>
6. Keller E.F., Segel L.A., 1971. Model for Chemotaxis // *J. Theor. Biol.* Vol. 30. pp. 225–234. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90050-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90050-6)
7. Patlak C.S., 1953. Random walk with persistence and external bias // *Bull. Math. Biophys.* Vol. 15. pp. 311–338. <https://doi.org/10.1007/BF02476407>
8. Tyutyunov Yu.V., Zagrebneva A.D., Surkov F.A., Azovsky A.I., 2010. Derivation of density flux equation for intermittently migrating population // *Oceanology*. Vol. 50. pp. 67–76. <https://doi.org/10.1134/S000143701001008X>
9. Kern J.C., 1990. Active and passive aspects of meiobenthic copepod dispersal at two sites near Mustang Island, Texas // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 60. pp. 211–223.