

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ РЫБНОГО СООБЩЕСТВА: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ НА ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ

Гоник М. М., Бобырев А. Е., Бурменский В. А.,
Криксунов Е. А., Медвинский А. Б.

(Россия, Пущино, Москва)

В работе проводится сравнительный анализ решений двух концептуальных моделей рыбного сообщества, одна из которых предполагает пространственную неоднородность среды обитания [1], в то время как другая эту неоднородность не учитывает. Целью работы является исследование влияния, привносимого неоднородностью окружающей среды, на динамику рыбного сообщества, включающего популяции хищника и жертвы.

Введение. В данной работе мы проводим анализ решений математической модели динамики рыбного сообщества в однородной по пространству среде обитания. Модель представляет собой модификацию математической модели, представленной в работе [1], где исследовалась динамика рыбного сообщества в неоднородной среде обитания, а именно – в двух соседствующих биотопах: пелагиали и прибрежной зоне. Целью настоящей работы является сравнение результатов анализа решений этих двух моделей, что позволяет выделить динамические эффекты, привносимые пространственной неоднородностью среды обитания. Показано, в частности, что в однородной среде не возникают осцилляции плотности рыбы, которые могут реализовываться в том случае, если среда неоднородна (два взаимодействующих биотопа, как в работе [1]). Кроме того, показано, что в однородной среде исчезает немонотонная зависимость стационарных зна-

чений плотности популяций хищника и жертвы от скорости размножения хищника, которая имеет место [1] в случае неоднородной среды.

Модель. В данной работе мы представляем однородную модель динамики биотической системы, которая является модификацией неоднородной модели [1]. Модель включает описание процессов размножения хищника и жертвы, процессов перехода рыб из одной возрастной категории (молодь) в другую (взрослые) и трофические взаимодействия между рыбами.

Данная однородная модель предполагает наличие только одной пространственной зоны, в отличие от неоднородной модели [1]. В ней протекают все описываемые моделью [1] популяционные процессы. Динамика популяций в однородной среде обитания описывается следующими разностными уравнениями:

$$\left\{ \begin{array}{l} X_{1,t+1} = \frac{\alpha X_{2,t}}{1 + \frac{\alpha-1}{K_a} X_{2,t}} - l_a X_{1,t} - \frac{\varepsilon_1 X_{1,t}}{\lambda_1 + X_{1,t}} X_{3,t} + X_{1,t} \quad (1) \\ X_{2,t+1} = l_a X_{1,t} - \nu X_{2,t} - \frac{\varepsilon_2 X_{2,t}}{\lambda_2 + X_{2,t}} X_{3,t} + X_{2,t} \quad (2) \\ X_{3,t+1} = \frac{R_0 X_{3,t}}{1 + \frac{R_0-1}{K} X_{3,t}} - C X_{3,t} + X_{3,t} \quad (3) \\ K = r_0 (X_{1,t} + X_{2,t}) \quad (4) \end{array} \right.$$

Популяция жертвы представлена двумя возрастными категориями: молодью и взрослыми особями. Плотность молоди и взрослых особей обозначена переменными $X_{1,t}$ и $X_{2,t}$ соответственно. Переменная $X_{3,t}$ отображает численность популяции хищника. Шаг модели — 1 год (t — дискретное время).

Уравнение (1) описывает изменение плотности молоди популяции жертвы $X_{1,t}$. Из уравнения (1) следует, что плотность молоди в момент времени $t+1$, $X_{1,t+1}$, зависит от ее плотности в предшествующий момент t , т.е. от величины $X_{1,t}$, от плотности хищника, $X_{3,t}$, а также – от плотности $X_{2,t}$ популяции родителей. Размножение популяции жертвы $X_{1,t}$ описывается функцией Бивертон–Холта $f(X_{2,t})$, задаваемой первым слагаемым в правой части уравнения (1); при этом первая производная $f'(K_a) = \alpha^{-1}$, где K_a – емкость среды обитания жертвы (предельная плотность пополнения популяции нарождающимися особями). Взросление описывается вторым слагаемым уравнения (1). Третье слагаемое описывает убыль молодняка в результате хищничества, которое задается функцией Холлинга второго типа [2 – 5].

Уравнение (2) описывает динамику плотности популяции взрослых (половозрелых) жертв. Здесь ν – коэффициент физиологической (не зависящей от хищничества) смертности, а само хищничество, как и в уравнении (1), описывается функцией Холлинга второго типа.

Уравнение (3) описывает динамику численности хищника. Размножение хищника (первое слагаемое в правой части этого уравнения) описывается модифицированной функцией Бивертон–Холта. Предложенная нами модификация состоит в том, что емкость среды обитания хищника не является константой, а, в соответствии с уравнением (4), зависит от величины плотности популяции жертвы. Естественная смертность хищника задается коэффициентом C (второе слагаемое уравнения (3)).

Параметризация модели (1) – (8) производилась, как и в работе [1], на основании обобщенных оценок, полученных в ходе предшествующих исследований, объектом которых являлись как отдельные популяции [6,7], так и сообщество Сямозера в целом [6,8,9]. Численные значения параметров функций Бивертон–Холта в уравнениях (1), (3) и (8) подобраны таким образом, чтобы

численные решения системы, представляющие собой плотность популяций, были неотрицательными. Оценки смертности хищника и жертвы получены на основании анализа возрастного состава уловов сямозерских судака и ряпушки. Параметры трофических функций определены с учетом оценок общего потребления хищников, полученных в ходе балансового исследования сообщества [10]. При этом предполагалось, что: (а) жертва представляет собой единственный кормовой объект для хищника, (б) уязвимость жертв снижается с возрастом. Параметры модели представлены в табл. 1.

Таблица 1. Численные значения параметров модели (1) – (8)

α	l_a	ε_1	ε_2	ν	R_0
10	0.415	0.8	0.5	0.405	26
r_0	C	K_a	λ_1	λ_2	
0.0678	0.1	11000	$0.3X_{1,0}$	$0.3X_{2,0}$	

Начальные значения динамических переменных:

$$X_{1,0} = 10000 \text{ км}^{-2}, \quad X_{2,0} = 7000 \text{ км}^{-2}, \quad X_{3,0} = 1000 \text{ км}^{-2}.$$

Результаты. Рис. 1 демонстрирует затухающую динамику численности популяций хищника и жертвы (молоди и взрослых особей) в однородной среде обитания при скорости размножения жертвы $\alpha = 10$. Стационарность является единственным типом динамики, который демонстрирует система в условиях однородной окружающей среды.

Рис. 2 демонстрирует зависимость величины стационарных значений плотностей популяций от скорости размножения жертв

вы α . Видно, что увеличение α приводит к монотонному росту стационарных значений плотности популяций жертвы и хищника.

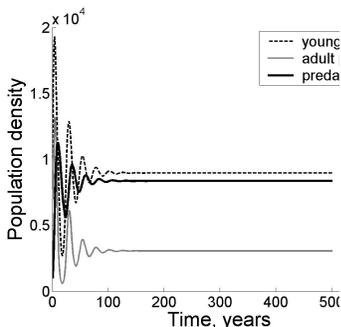


Рис.1. Изменение плотности популяций во времени

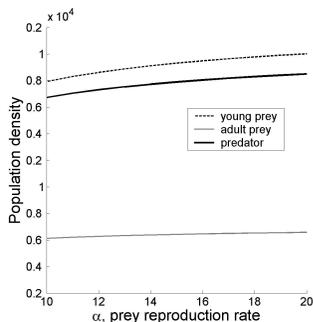


Рис.2. Зависимость плотности популяций от скорости размножения жертвы

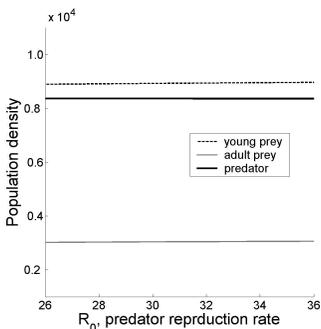


Рис.3. Зависимость плотности популяций от скорости размножения хищника

Рис. 3 показывает, что изменение скорости размножения хищника R_0 не оказывает заметного влияния на установление стационарных значений как хищника, так и жертвы. Стационарные значения плотностей популяций остаются неизменными вне зависимости, увеличивается или падает скорость размножения хищника.

Увеличение емкости среды обитания молоди жертвы (параметр K_a в (1)) обуславливает равномерный рост плотности популяций жертвы и хищника (рис. 4).

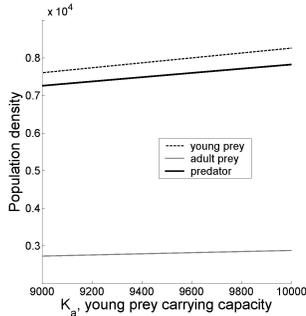


Рис.4. Зависимость плотности популяций от емкости среды обитания молоди жертвы

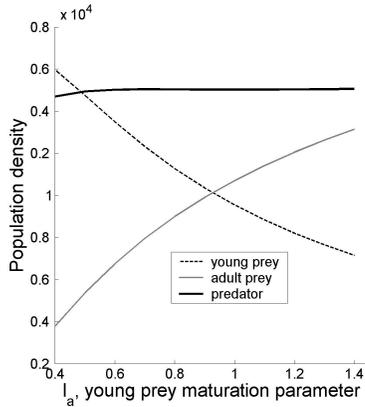


Рис.5. Зависимость плотности популяций от темпов взросления жертвы

Ускоренные темпы взросления жертвы (параметр l_a в уравнении (1),(2)) приводят к резкому возрастанию плотности взрослой части популяции жертвы (рис. 5) и понижению плотности

популяции молоди. В то время как плотность популяции хищника практически не меняется.

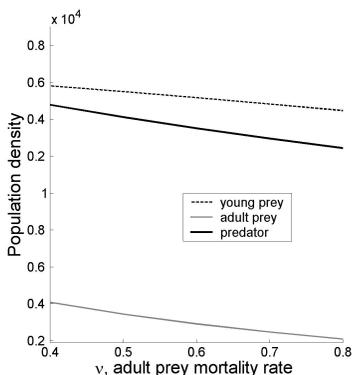


Рис.6. Зависимость плотности популяций от смертности жертвы

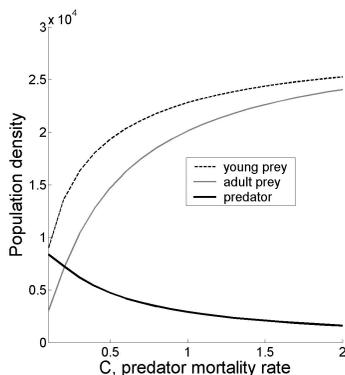


Рис. 7. Зависимость плотности популяций от смертности хищника

Возрастание смертности взрослой части популяции жертвы (параметр v в уравнении (2)) приводит к монотонному снижению численности как жертвы, так и хищника (рис. 6). Наконец, увеличение смертности хищника (параметр C в уравнении (3)) приводит к росту численности жертвы и снижению плотности популяции хищника (рис. 7).

Обсуждение. В настоящей работе сравниваются результаты, полученные при анализе решений математической модели, описывающей динамику рыбного сообщества в неоднородных условиях среды обитания [1], и модифицированной модели, предполагающей однородность окружающей среды.

Показано, что в однородной окружающей среде, в отличие от неоднородной среды обитания (см. [1]), плотности популяций не испытывают долговременных регулярных колебаний и по окончании некоторого переходного периода принимают стационарные значения (рис.1). Этот эффект имеет место независимо от величины параметра α .

Кроме того, в однородной окружающей среде полностью отсутствует эффект от изменения параметра R_0 , отвечающего за скорость размножения хищника (рис.3). Вне зависимости от высокой или низкой скорости размножения хищника, данная модель демонстрирует одинаковый уровень стационарных значений плотности рыбного населения озера. В отличие от этого, в неоднородной среде обитания плотность рыбы немонотонно зависит от параметра R_0 [1]. Отсутствие заметной зависимости плотности рыбного населения от скорости размножения хищника в нашей модели обуславливается тем, что $K \gg (R_0 - 1)X_3$ (см. уравнение (3)) при заданном значении параметра r_0 (см. табл.), которое соответствует данным полевым наблюдений [1].

Имеются и менее значимые различия. В частности, в однородной модели по сравнению с неоднородной моделью, исследованной в работе [1], формируются более низкие стационарные значения плотностей популяций. Кроме того, увеличение параметра α приводит к более заметному росту плотности популяций, а увеличение емкости среды обитания молоди жертвы K_a приводит к более низким (по сравнению с полученными в работе [1]) стационарным значениям плотностей популяций. В то же время увеличение параметра l_a оставляет практически неизменной плотность хищника (рис.5), в отличие от результатов, полученных в [1]. Еще одно различие между полученными здесь результатами и результатами работы [1] заключается в том, что при увеличении смертности жертвы ν в однородной среде обитания имеет место более пологий спад стационарных значений плотности популяций, а при изменении величины смертности хищника C стационарные значения плотности популяций оказываются немного ниже, чем те, что получены в [1].

В целом мы показываем, что отсутствие пространственной неоднородности окружающей среды может существенно обеднять картину функционирования рыбных сообществ.

Работа поддержана РФФИ

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Медвинский А.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Гоник М.М., Ли Б.-Л., Стерлигова О.П. Концептуальная модель динамики озерного сообщества оз. Сямозеро// Биофизика, 2006. — Т. 51. — В. 2. — С. 358–366.
2. Holling C.S. // Canadian Entomologist. — 1959. — V. 91. — P. 293–320.
3. Holling C.S. // Canadian Entomologist. — 1959. — V. 91. — P. 385–398.
4. Holling C.S. // Memoirs of the Entomological Society of Canada. — 1965. — V. 45. — P. 1–60.
5. Holling C.S. // Memoirs of the Entomological Society of Canada. — 1966. — V. 47. — P. 3–86.
6. Экосистема Сямозера. Биологический режим и использование / О.П. Стерлигова, В.Н. Павлов, Н.В. Ильмаст, С.А. Павловский, С.Ф. Ко-мулайнен, Я.А. Кучко — Петрозаводск: КНЦ РАН, 2002. —117 с.
7. Павлов В.Н. Изучение динамики промысловой ихтиофауны озера мезотрофного типа методами математического моделирования. — Москва: Московский государственный университет, 1995. — 269 с.
8. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера / Д.Г. Вебер, Е.С. Кожина, О.И. Потапова, В.Ф. Титова // Труды Сямозер-ской комплексной экспедиции. — 1961. — Т. 2. — С. 82–113.
9. Григорьев С.В., Грицевская Г.Л. Каталог озер Карелии. — М., Л.: Издательство АН СССР, 1959. —240 с.
10. Криксунов Е.А., Куга Т.И., Бурменский В.А., Бобырев А.Е. // VIII съезд гидробиологического общества РАН. — Калининград, 2001. — Т. 1. — С. 16–18.

MATHEMATICAL MODELING OF FISH COMMUNITY
DYNAMICS: COMPARATIVE ANALYSIS OF THE IMPACT OF
SPATIAL HETEROGENEOUS ENVIRONMENT ON THE FISH
POPULATION DENSITY

**Gonik M. M., Bobyrev A. E., Burmensky V. A., Kriksunov E. A.,
Medvinsky A. B.**

(Russia, Pushchino, Moscow)

Comparative analysis of the solutions of two conceptual fish community is carried out. One of the models, which has been presented in [1], assumes spatial heterogeneity of the environment, while another one describes the fish community dynamics in a homogeneous environment. The aim of the work is to investigate the impact of the environment heterogeneity on dynamics of the predator – prey fish community.