

ЭФФЕКТЫ РЕГУЛЯЦИИ ВО ВРЕМЕННОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Е. А. Криксунов

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова

А. Е. Бобырев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН

Проблема динамики популяций животных настолько многогранна, что было бы неосмотрительно в рамках небольшой статьи пытаться дать более или менее исчерпывающую характеристику развитию исследований в этой области знаний. Интерес к данной проблеме породил большое многообразие подходов и моделей, которое отчасти отражает высокое разнообразие биологических свойств различных объектов, отчасти множественность факторов и механизмов, контролирующих изучаемые процессы. По этой причине мы ограничиваем круг рассматриваемых объектов рыбами, а подходов – такими, которые либо прямо исходят из присущих популяциям свойств саморегуляции, либо позволяют раскрыть эти свойства как результат внутрипопуляционных взаимодействий.

Необходимость регулирования рыбных промыслов с целью максимизации объемов добычи породила большое число работ, связанных с изучением динамики промысловых популяций рыб и разработкой методологической базы для оценивания состояния рыбных запасов. Определенными вехами на пути развития теории динамики промыслового стада рыб явились труды видных российских ученых Ф. И. Баранова (1918, 1925), А. Н. Державина (1922), Г. Н. Монастырского (1952), В. С. Ивлева (1959), Г. В. Никольского (1965), А. В. Засосова (1976) и др.

На уровне и характере теоретических разработок, положенных в основу современных методов регулирования рыболовства, существенным образом отразилось наличие столь мощного и постоянного фактора воздействия на популяции рыб, как коммерческий промысел. На фоне масштабных промысловых воздействий, изменения популяций под действием других причин представлялись уже не столь значимыми. Неудивительно, что многие общие свойства популяционных систем часто рассматривались сквозь призму задач, связанных с расчетом оптимальных норм промысловой эксплуатации. Наглядным примером является известное положение о наличии бесконечного множества равновесных состояний промысловой

популяции рыб, которые неизбежно достигаются при постоянстве условий жизни и интенсивности промысла (Beverton and Holt, 1957).

Несмотря на небольшую прогностическую ценность, модели рыбного промысла тем не менее сыграли важную роль в развитии популяционных исследований. Дело в том, что их использование потребовало развития процедур, необходимых для более или менее точного измерения популяционных систем. Несмотря на погрешности оценивания численности, темпов роста и смертности, популяционной плодовитости и других демографических показателей, сама возможность их независимых измерений позволила пролить свет на многие важные процессы, контролирующие динамику популяций рыб. Это создало предпосылки для разработки и использования иных подходов, в том числе таких, которые базируются на концептуальной модели саморегулирующейся популяции.

В 1954 г. была опубликована пионерская работа У. Рикера «Запас и пополнение» (Ricker, 1954), интерпретирующая возникновение автоколебаний численности в популяциях рыб вследствие саморегуляции. Подход Рикера исходит из наличия связи между скоростью отмирания рыб и плотностью популяции, приводящей к торможению роста численности популяции при переуплотнении. В качестве инструмента анализа популяционной динамики рыб У. Рикер предложил использовать т.н. «кривые воспроизводства», отображающие рекуррентную связь между каждым последующим и предшествующим состояниями популяции. На простых примерах автор показал, что при куполообразной зависимости численности дочернего стада от численности родительской популяции характер эндогенной ритмики будет определяться главным образом наклоном кривой в точке ее пересечения с биссектрисой координатного угла. В этой же работе была сделана попытка аналитического обоснования вида зависимости между обилием родителей и продуцируемого ими потомства, базирующаяся на определенных представлениях о характере связи между плотностью молоди рыб и темпами их отмирания. У. Рикер рассматривал в качестве основного механизма образования подобных связей хищничество (или каннибализм).

Впоследствии было установлено, что механизмы торможения популяционного роста могут существенно отличаться у разных групп организмов. Применительно к позвоночным, в том числе рыбам (Никольский, 1965; Шварц, 1969), обычно рассматриваются три гипотетических механизма торможения роста численности. Во-первых, при возрастании плотности популяции, а следовательно, и частоты контактов между особями может увеличиваться вероятность стрессового состояния, что в свою очередь приводит к резкому сокращению рождаемости и возрастанию смертности. Во-вторых, при возрастании плотности популяции может усиливаться миграция особей из основного местообитания в краевые, менее

благоприятные, где смертность в силу самых разных причин гораздо выше. В-третьих, при переуплотнении могут происходить изменения генетического состава популяции, в частности, замена быстро размножающихся генотипов менее эффективными или склонными к миграциям. Не исключено, что в процессе регуляции численности одной популяции могут участвовать, взаимодополняя друг друга, разные механизмы, так же как не исключено, что отдельные виды и даже популяции могут ограничиваться разными способами (Гиляров, 1990).

Каждый из перечисленных механизмов самоограничения численности срабатывает с определенной задержкой, что накладывает свой отпечаток на параметры автоколебаний, позволяя интерпретировать некоторые из разнообразных циклов, распознаваемых в многолетней статистике промысла ряда видов (Wyatt *et al.*, 1994; Cass and Wood, 1994).

Таким образом, реальную динамику численности и биомассы популяций можно рассматривать как результат наложения внешних, вынуждающих сил на автоколебательный ритм самой популяции (Kaitala *et al.*, 1996; Stenseth *et al.*, 1999).

Сложная временная организация процессов воспроизводства у большинства видов рыб не позволяет использовать для анализа автоколебательной ритмики простые аналитические методы. Применение конечно-разностных имитационных моделей приемлемо, хотя и усложняется противоречивостью классических уравнений, интерпретирующих процессы формирования связей в системе «родители-потомки», а также трудностями параметризации.

Особенности динамики популяций рыб традиционно увязываются с различными характеристиками возрастной структуры стада (общее число возрастных групп, возрастной состав половозрелой части популяции, возрастной состав пополнения и т.п.), отражающими особенности временной организации воспроизводства. Следуя традиции, попытаемся проанализировать характер эндогенной динамики у популяций рыб, различающихся возрастной структурой. Для этого обратимся к результатам модельного анализа популяций, результаты промыслового и биологического мониторинга которых позволяют провести параметризацию моделей. В качестве объектов анализа выбраны промысловые популяции морских и пресноводных рыб, включающих различное число возрастных групп; от 1–2 у снетка и до 20–25 у баренцевоморской трески и печорского сига.

Особенность исследования заключается в использовании сходных по структуре дискретно-возрастных имитационных моделей, опирающихся на известные уравнения теории динамического запаса (Beverton and Holt, 1957) и дополненных описаниями контролируемых плотностью процессов смертности и роста молоди, имеющих место в начальные фазы жизни продолжительностью T суток. В период T взаимосвязанные про-

цессы отмирания и роста происходят согласно следующим уравнениям (Криксунов и Снетков, 1985):

$$N_T(E) = E \cdot e^{-(\alpha \cdot E + \beta)T}, \quad (1)$$

$$W_T(E) = \delta \cdot T + \frac{\delta}{\alpha \cdot E + \beta} \cdot \ln \left[\frac{\gamma + \delta \cdot E \cdot e^{-(\alpha \cdot E + \beta)T}}{\gamma + \delta \cdot E} \right] + W_0, \quad (2)$$

где E – численность выметанной икры, α – параметр, связывающий смертность молоди с ее общей численностью, β – не зависящая от плотности смертность молоди, γ – параметр, имеющий смысл ресурса, обеспечивающего рост молоди в период T , δ – величина, характеризующая максимальную скорость роста рыб, W_0 – начальная масса особей.

Вне компенсационной фазы темпы убыли и роста рыб считаются постоянными. Возрастные изменения численности и средней массы в этот период жизни описываются традиционными уравнениями вида:

$$N_t = N_T \cdot e^{-Mt}, \quad (3)$$

$$W_t = W_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)})^3, \quad (4)$$

где M , W_∞ , k , t_0 – параметры. Темпы полового созревания и плодовитость рыб считаются зависящими от роста.

Независимая параметризация модели осуществлена стандартными регрессионными методами на основе данных многолетней статистики промысла. Ретроспективное восстановление общей численности родительского стада и соответствующей ей величины пополнения, необходимые для параметризации уравнения (1), произведено с использованием известных процедур виртуального популяционного анализа (Васильев, 2000).

Результаты модельных исследований показывают, что быстрое затухание автоколебаний, как правило, характерно для популяций, включающих небольшое число возрастных групп. Такие свойства демонстрируют модели снетка и ряпушки Псковско-Чудского озера, наваги и сельди Белого моря, балтийской салаки и ряда других видов (рис. 1). Медленное затухание автоколебаний свойственно популяциям печорского сига и омуля, балтийской трески (рис. 2). Продолжительность перехода к стационарному уровню здесь существенно выше, чем у короткоцикловых популяций первого типа. Кроме того, можно выделить группу популяций, для которых свойственны незатухающие автоколебания, имеющие вид гармоник с различными амплитудой и периодом.

Нельзя не отметить, что большой разброс эмпирических точек обуславливает наличие случайных погрешностей в расчетных оценках мо-

дельных параметров. Это заставляет обращать внимание на те особенности поведения модельных популяций, которые определяются изменчивостью демографических характеристик популяций, в том числе параметров уравнений, описывающих соотношения в системе «родители-потомки».

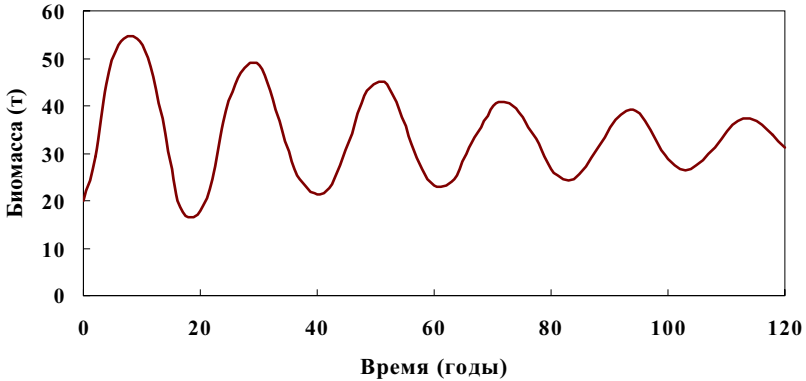


Рис. 1. Затухание автоколебаний биомассы в популяциях короткоциклового вида при постоянстве условий жизни

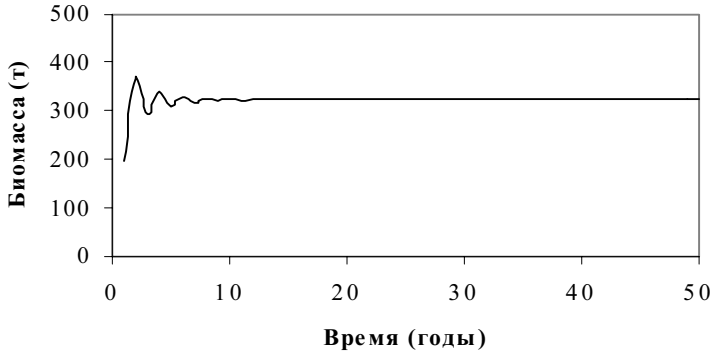


Рис. 2. Автоколебательная ритмика в динамике популяций рыб со средней продолжительностью жизни

Анализ показывает, что улучшение условий выживания молоди в популяциях рикеровского типа (снижение величины, не зависящей от плотности смертности молоди – параметр β уравнения 1) приводит к появлению отчетливых осцилляций. Модификации параметра компенсационной смертности (параметр α уравнения 1), отражающего изменения емкости среды, влекут за собой изменения амплитуды автоколебаний, не затрагивая существенно иных характеристик автономных процессов.

Для выяснения влияния иных параметров рассмотрим функцию последования, описывающую связь общего числа икринок, продуцируемых дочерним стадом (E_{t+t_p}), от общего числа икринок, продуцируемых родительским стадом (E_t). В качестве временного интервала будем рассматривать период, необходимый для массового созревания дочерней генерации (t_p). Приблизительный вид соответствующей функции:

$$E_{t+t_p} = E_t \cdot e^{-(\alpha E_t T + \beta T + t_p \cdot M)} \cdot P \cdot n \cdot Q \cdot D, \quad (5)$$

где T – продолжительность компенсационной фазы, M – параметр, характеризующий смертность взрослых рыб, P – средняя индивидуальная плодовитость, D – доля половозрелых особей, участвующих в нересте, Q – доля самок в нерестовом стаде, n – число возрастных групп в нерестовом стаде, α , β – параметры компенсационной и депенсационной смертности соответственно.

Графиком уравнения (5) является куполообразная кривая, пересекающая биссектрису координатного угла (точка равновесия) при

$$E_t = \frac{\ln(P \cdot n \cdot Q \cdot D) - \beta \cdot T - t_p \cdot M}{\alpha \cdot T}. \quad (6)$$

Производная имеет вид

$$(E_{t+t_p})' = P \cdot n \cdot Q \cdot D \cdot e^{-(\alpha E_t T + \beta T + t_p \cdot M)} \cdot (1 - \alpha \cdot E_t \cdot T). \quad (7)$$

Соответственно наклон кривой в точке равновесия:

$$tg(a) = 1 - \ln(P \cdot n \cdot Q \cdot D) - \beta \cdot T - t_p \cdot M. \quad (8)$$

Как видно, характер поведения системы в окрестностях равновесной точки определяется действием целого ряда факторов, отражающих специфические особенности популяции и среды ее обитания. Так, увеличение продолжительности жизни средних размеров рыб и их индивидуальной плодовитости должно приводить к возрастанию наклона кривой в точке замещающего уровня, порождая тем самым возникновение автоколебаний численности и биомассы популяций. Это хорошо согласуется с результатами модельного изучения динамики таких представителей длинноплодных рыб, как баренцевоморская треска, сямозерский лещ и некоторых других. Учитывая, однако, что параметры возрастного состава и плодовитости присутствуют в логарифмической форме, следует сделать вывод, что их изменения оказывают на поведение популяций меньшее влияние, чем изменения величины смертности, в первую очередь смертности молоди. В целом стабилизация величины запаса должна происходить по мере возрастания темпов отмирания, поскольку высокая смертность сводит на нет проявления компенсаторных эффектов, возникающих

при появлении обильных генераций (Gonzalez-Andujar and Perry, 1997). Так как интенсивность смертности во многом связана с внешними условиями, популяции, обладающие сходным возрастным составом, в различных ситуациях могут демонстрировать различное поведение. Так, например, ряпушке Чудского озера, особи которой редко доживают до 6 летнего возраста, свойственно стремление к быстрой стабилизации численности, тогда как для печорской ряпушки, темпы убыли которой не столь велики, характерно наличие регулярных автоколебаний.

Известная связь между смертностью и продолжительностью жизни рыб позволяет считать, что для рыб с простой возрастной структурой общим правилом является стремление к быстрой стабилизации численности. Высокая скорость популяционных реакций, малая продолжительность переходных процессов во многом обеспечивает им возможность быстрой адаптации к меняющимся условиям жизни, в первую очередь к изменениям величины кормовых ресурсов. Легко отыскать примеры резких, «катастрофических» спадов численности короткоциклового рыб и столь же быстрых ее подъемов (анчоус, мойва, сетки и др.).

Вряд ли можно утверждать однозначно, что усложнение возрастной структуры неизбежно приводит к появлению осцилляций, как это просматривается в серии полученных результатов. Общим для разновозрастных популяций является не тип стационарного состояния, а характер поведения популяций при его нарушениях. С усложнением состава популяции значительно возрастает продолжительность ее реакций на внешние воздействия. При этом сам переходный процесс, как правило, приобретает вид затухающих автоколебаний.

Именно особенностями перехода к стационарному уровню обуславливаются основные различия в поведении популяций с разной возрастной структурой. Как показывает исследование моделей, порог воздействия внешних факторов (возмущений модельных параметров), выводящий из состояния равновесия популяции короткоциклового рыб, ниже, чем у длиннотциклового, а продолжительность реакций – короче. В силу этого в сходных экологических условиях короткоциклового популяции чаще отклоняются от равновесного уровня. Их динамика практически повторяет изменения внешних условий и связанных с ними изменений параметров, контролирующими процессы формирования пополнения (параметров выживания и роста молодежи). Внешние стохастические компоненты играют в такой динамике доминирующую роль в силу наличия у популяции определенных автоколебательных свойств, порождаемых системой плотностной регуляции.

Усложнение популяционной структуры имеет следствием изменения характера откликов популяции на внешние возмущающие воздействия. Выход разновозрастной популяции из стационарного состояния происхо-

дит лишь при значительных пульсациях внешних условий и поэтому происходит реже, чем у короткоцикловых рыб. В известном смысле поведение таких популяций подобно поведению маятника, помещенного на подвижной платформе. Любой толчок платформы вызывает движение маятника, зависящее от его собственной частоты (Бобырев и Криксунов, 1996).

Вряд ли имеются данные, которые могут указать на частоту подобных «толчков». Они могут происходить чаще или реже, но из общих соображений, принимающих во внимание периодичность изменений солнечной активности и климата, можно предположить, что интервалы между ними исчисляются первыми десятками лет. Следует учитывать, что циклы климатических изменений порождают множество экологических процессов, которые также способны развиваться с присущей им периодичностью (Клиге, 2000; Wyatt *et al.*, 1994). Это значит, что в реальных условиях интервалы между возмущениями внешних факторов могут оказаться существенно короче продолжительности переходных процессов, сопровождающих каждый выход популяции из стационарного состояния. Таким образом, реальная динамика многовозрастных популяций может представлять собой не что иное, как нерегулярную (или квазирегулярную) последовательность фрагментов переходных процессов.

Для наглядности обратимся к результатам эксперимента, воспроизводящего динамику популяций различной структуры в ответ на случайные импульсные возмущения параметров, контролирующих выживание молоди рыб (рис. 3). Верхняя часть графика передает межгодовые пульсации смертности молоди, нижняя – ответы на них популяций, включающих малое и большое число возрастных групп.

Высокое разнообразие популяций по типам возрастной структуры и характеру механизмов, регулирующих воспроизводство, приводит к самым разнообразным сочетаниям рассмотренных выше свойств в реальных картинах популяционной динамики разных видов рыб. Сложное поведение популяций, обуславливаемое наличием автодинамических свойств, порождаемых присущими им механизмами регуляции, практически лишает смысла исследования, основанные на сопоставлениях численности популяций с факторами среды, в поисках объяснений природы популяционной динамики.

* * *

Большинство математических моделей в экологии, начиная от простых уравнений популяционного роста и кончая комплексными описаниями функционирования экосистем, объединяют множество индивидуумов и предполагают, что это множество может быть описано единственной переменной, такой, например, как численность популяции. Рассмотренный выше подход оперирует аналогичными допущениями.

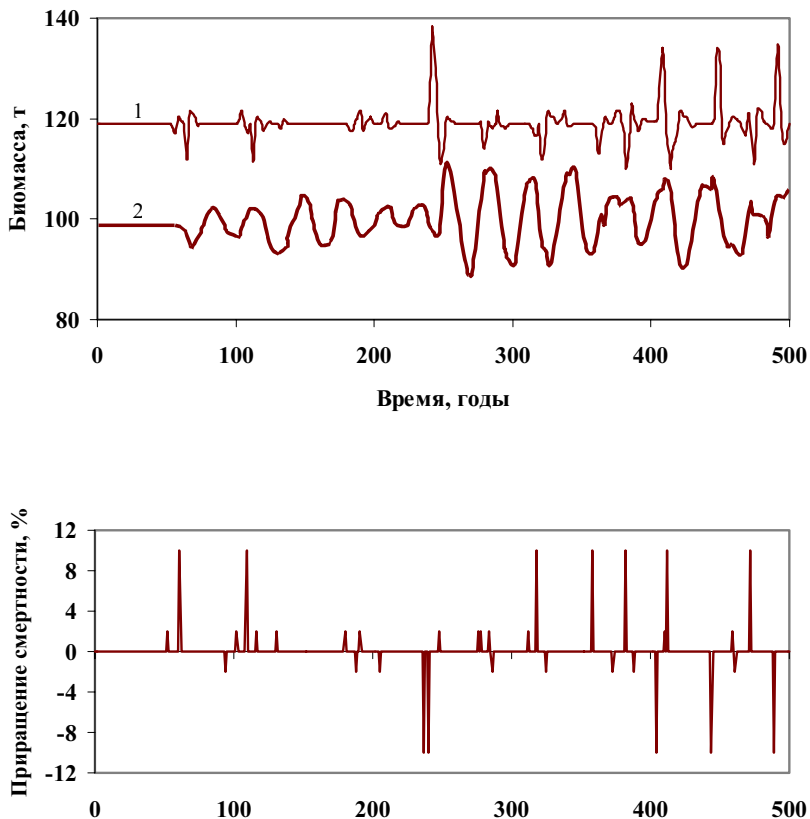


Рис. 3. Импульсные изменения не зависящей от плотности смертности молоди (верхняя панель) и вызываемые ими популяционные реакции у короткоцикловых (1, нижняя панель) и длиннотцикловых (2) видов рыб

Очевидно, что его применимость ограничена исследованием лишь тех процессов, для которых не имеет значение индивидуальная разнокачественность особей. Хорошо известно, что поведение и физиология отдельных индивидов могут сильно различаться, поскольку порождаются уникальной комбинацией генетических и средовых факторов. Кроме того, в моделях, подобных рассмотренной, не делается различий между пространственным положением организмов, а интерпретация регуляторных процессов исходит из предположения, что каждый индивидум оказывает равное воздействие на все другие. Взаимодействия локального характера

не рассматриваются, хотя им может принадлежать существенная роль в формировании регуляторных реакций.

Способом отображения изменчивости организмов в точечных моделях, направленным на повышение адекватности описания свойств моделируемых объектов, является учет распределений индивидуальных характеристик внутри популяций или ее отдельных подгрупп (Lomnicki, 1988; Решетников и др., 1990; Uchmański, 2004). Такой подход, конечно, обогащает спектр воспроизводимых траекторий, но не приближает к пониманию механизмов, которые лежат в основе индивидуальных взаимодействий и порождаемых ими регуляторных реакций. Сравнительно недавно появились модели, основанные на описаниях индивидуальных свойств организмов в явном виде. Отдельный индивидуум стал логической базовой единицей для моделирования экологических явлений. Важно, что это позволило исследовать процессы, которые практически невозможно воспроизводить в рамках интегрированного подхода.

Считается, что индивидуально ориентированные модели уместно применять там, где остро ощущается или проявляется связь между крупно- и мелкомасштабными процессами, там, где имеет место появление иерархии. Традиционно каждый уровень организации выделяется в особое направление, например: физиологическая экология, экология поведения, аутоэкология, популяционная экология сообществ, экосистем. Каждая область имеет свой круг явлений, которые пытаются объяснить, и большинство из этих направлений располагает собственными типами моделей. Индивидуально ориентированные модели демонстрируют, что все уровни этой иерархии могут быть познаны в контексте взаимодействия индивидуумов между собой как прямых, так и опосредованных.

Особый интерес представляет анализ соотношений индивидуального и группового уровня, так как именно здесь формируются системообразующие свойства, отчетливо проявляющиеся, например, в пространственной динамике популяционных объектов. С анализом механизмов пространственной динамики тесно связан вопрос о структурообразовании в гомогенных системах.

Каким образом системы способны самоорганизоваться, не используя других источников информации, кроме как информации о локальных взаимодействиях между единичными объектами? Из исследования обычных моделей типа «диффузия-реакция» вытекает, что в изотропной среде неоднородности могут формироваться только за счет разности скоростей диффузии (Медвинский и др., 2002). Применительно к водной среде это положение существенно ограничивает число путей формирования пространственных структур. Более того, на его основе невозможно объяснить тот факт, например, что пятнистость в распределении зоопланктона бывает заметно выше, чем у фитопланктона. В этих случаях необходимо об-

ращаться к более детальному анализу индивидуальных ответов на физические и биологические факторы.

Левин (Levin, 1994), имеющий дело с наземными позвоночными, приводит несколько примеров подобного анализа. В частности, ему удается с помощью одномерной модели движения стада антилоп-гну объяснить конфигурацию его фронтальной линии. Простейшим механизмом, управляющим поведением модели, является коррекция скорости движения индивидуума на скорость движения ближайших соседей. Другой пример, т.н. задача о голубях и ястребах (Durrett and Levin, 1994), демонстрирует, что возможность сосуществования двух гипотетических видов обеспечивается пространственно-временной мозаичностью их распределения. Мозаичность, в свою очередь, воспроизводится только на основе индивидуально-ориентированного подхода, учитывающего квантовую природу взаимодействий дискретных объектов.

Факторы пространственного распределения организмов могут играть важную роль в динамике системы потребитель-ресурс (Hassel *et al.*, 1994; Dolman and Sutherland, 1997; van der Meer and Ens, 1997). При одной и той же средней концентрации локальные плотности, как правило, существенно различаются, предопределяя исход биотических взаимоотношений для системы в целом. И наоборот, при равномерном (без наличия существенных локальных различий) исходном распределении популяций взаимодействие между ними может приводить к возникновению упорядоченных структур (Ruxton and Rohani, 1996; Johansen, 1996; Wilson, 1998).

Рассмотрим некоторые механизмы формирования пространственного размещения в системе потребитель-ресурс, представленной двумя популяциями типа рыба – зоопланктон. Для этого обратимся к модели, в явном виде учитывающей характер пространственного распределения организмов.

Сценарии модельных экспериментов разыгрываются на плоскости размерностью 200×200 ячеек с периодическими граничными условиями. Будем считать, что внутри популяции потребителя индивидуальные различия отсутствуют, а пространственное положение его особей в начальный момент времени случайно.

В качестве мотивации поведения потребителя зададим требование максимизации скорости потребления корма, что соответствует основным положениям теории оптимального добывания пищи (Begon *et al.*, 1990). Потребитель обладает способностью с заданной точностью оценивать плотность кормовых организмов в пределах круговой области. Размеры этой области ограничены дистанцией сенсорного реагирования и представляют собой фиксированный параметр. Перемещения хищника организованы таким образом, что выбор направления движения определяется градиентом плотности корма. Дистанция перемещения потребителя за

один временной интервал соответствует расстоянию между смежными ячейками моделируемого пространства. При столкновении потребителя с кормовой частицей происходит ее поглощение.

Считается, что все кормовые организмы характеризуются одинаковыми размерами и уязвимостью для хищника. Смертность корма происходит только за счёт выедания. Весовой и линейный рост отсутствует. Начальное распределение корма задается как однородное.

На возобновление кормовых организмов наложены пространственные ограничения. На каждом временном шаге фиксированное количество ячеек пространства (их координаты выбираются случайно) приобретает статус «репродуктивных». Прирост происходит только в незанятых ячейках пространства, рядом с которыми находятся «размножающиеся» особи. Таким образом, имеет место анизотропный рост популяции, его темп невязным образом связан с локальной плотностью.

Предполагается, что время, затрачиваемое потребителем на анализ окружения и поглощение корма, пренебрежимо мало по сравнению со временем, необходимым на перемещение.

Характерной особенностью поведения такой модели является формирование устойчивых упорядоченных структур в исходно гомогенном пространственном распределении корма. Конечное распределение корма характеризуется наличием регулярно перемежающихся зон низкой и высокой концентрации кормовых организмов (рис. 4).

Переходной процесс занимает достаточно длительное время (тысячи временных шагов), в течение которого качественное состояние системы претерпевает ряд последовательных изменений. На начальной стадии имитационного эксперимента траектории движения консументов носят псевдослучайный характер, при отсутствии выраженного приоритетного направления движения (рис. 4А). В дальнейшем в результате поглощения консументами и возобновления пищевых частиц в распределении корма образуются области (узлы, препаттерны) пониженной концентрации корма. С течением времени узлы соединяются между собой, формируя сетчатую структуру (рис. 4С), дальнейшая эволюция которой приводит к образованию стабильного пространственного паттерна, представленного чередующимися полосами (рис. 4D). Стабилизация пространственной структуры сопровождается стабилизацией плотности кормовых организмов и среднего рациона потребителей.

Из общих соображений можно заключить, что процесс возникновения структуры определяется соотношением количества хищников (их суммарным пищевым рационом) и скоростью воспроизводства популяции кормовых организмов. При малом количестве хищников и быстром заполнении свободного пространства кормовыми частичками структура не возникает. При фиксированных параметрах воспроизводства корма увеличе-

ние числа потребителей имеет следствием образование структуры, причем скорость ее образования тем выше, чем больше число потребителей.

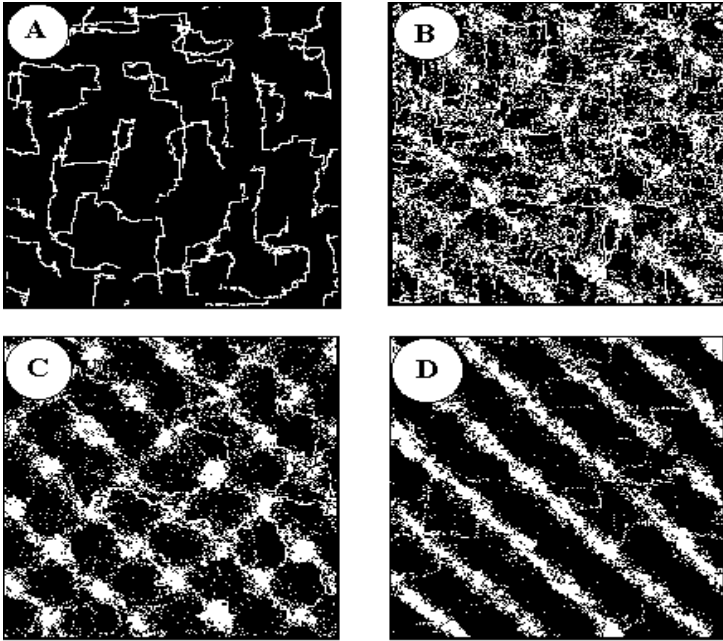


Рис. 4. Эволюция пространственного размещения корма (темная область) и потребителей (светлая область). А – 250 временных шагов, В – 2000, С – 7000, D – 15000

Устойчивость формирующейся зональности в размещении кормовых организмов обеспечивается принятой в модели системой ориентации консументов. Её следствием является стремление потребителя избегать участков пространства, содержащих следы предшествующей деятельности, как собственной, так и других потребителей (в пределах области реагирования). Это приводит к тому, что в распределении ресурса образуются области «разрежения» (узлы), отделенные друг от друга расстоянием, приблизительно равным дистанции сенсорного реагирования.

Можно было бы ожидать, что именно эти узлы и будут представлять собой устойчивый аттрактор пространственного распределения потребителей. В действительности, подобная ситуация наблюдается лишь при достаточно большой ошибке определения концентрации корма. В этом случае формирующиеся узлы имеют размеры, достаточные для того, чтобы компенсировать некоторую начальную нерегулярность их пространственного

положения. При малой ошибке определения концентрации корма эта нерегулярность оказывается фактором, инициирующим перемещение консументов, причем перемещения из узла в узел будет происходить по кратчайшему расстоянию. Перемещение консументов в одной области и, как следствие, изменение пространственной структуры распределения корма, стимулирует аналогичные перемещения в смежных областях. Процесс развивается по типу цепной реакции, что в конечном итоге приводит к формированию ортогональной сетки. Дальнейшее вырождение этой сетки в структуру, состоящую из параллельных полос, определяется соотношением потребителей, случайно оказавшихся в той или иной диагонали. Легко убедиться, что особь, находясь внутри полосы пониженной концентрации корма и приближаясь время от времени к ее краям, оказывается в условиях, когда градиент плотности вынуждает ее возвращаться внутрь и перемещаться вдоль полосы, не выходя за ее пределы.

Стохастические компоненты поведения (ошибочное определение плотности комовых частиц, случайные изменения направления движений и т.п.) в целом замедляя процессы формирования структур, качественно не меняют поведение модели.

Заметим, что отождествление присутствующих в модели консументов с рыбами не является принципиальным. Результаты исследования скорее демонстрируют возможность пространственной самоорганизации системы «потребитель-ресурс», связь между элементами которой подчиняется простейшим правилам.

Примечательно, что полученным в модели картинам пространственной организации можно отыскать природные аналоги. Одним из них является пространственное распределение растений в т.н. «тигровых бушах» Австралии (Lefever and Lejeune, 1997). И там и тут картина распределения организмов представлена регулярно чередующимися параллельными зонами в высокой плотности, отделенными друг от друга узкими полосками свободного пространства. Причину возникновения такого размещения растений буша усматривают в отношениях типа конкуренции и кооперации в условиях дефицита влаги. Их результатом является определенная пространственная разобщенность, но не отдельных растений, а ассоциаций. Ассоциации более эффективно удерживают почвенную влагу, создавая тем самым зоны с благоприятными условиями для размножения. Они-то и имеют вид чередующихся полос, хотя математическое исследование показывает, что возможны и другие схемы расселения.

В рассмотренной модели не задана в явном виде какая-либо конкуренция, но сама система ориентации порождает разделение пространства консументами и определенную регулярность их положения. Несмотря на отсутствие какой-либо борьбы за ресурс, в её поведении легко распознаются элементы, характерные для конкурентных взаимодействий типа экс-

плуатации. В этом смысле, механизмы формирующие структуры в буше и в рассмотренной модели можно считать аналогичными.

* * *

Несмотря на бурное развитие математических исследований в приложении к решению экологических проблем, в частности проблемы популяционной динамики, используемый в настоящее время математический аппарат остается все еще недостаточно пригодным для воспроизведения и истолкования биологических и экологических явлений. Крайне выраженная изменчивость и пластичность объектов живой природы делает малоэффективными математические методы, заимствованные из физики и разработанные в представлении об устойчивости и постоянстве окружающего мира (Свирижев, 1987). Как правило, оказывается, что поведение моделей хорошо согласуется с поведением реальных популяционных систем лишь в том диапазоне параметров, на котором была проведена верификация модели. Появление новых данных о системе в большинстве случаев ведет к утрате такой согласованности. В целом нынешний период развития модельного подхода в экологии можно охарактеризовать как период «наивного моделирования», выражающегося в разработке все более сложных моделей с привлечением все более детальных данных при отсутствии достаточных теоретических обоснований моделей и средств проверки их адекватности (Hauhs et al., 1996).

Ограниченность имеющегося арсенала математических методов накладывает определенный отпечаток на само видение проблемы популяционной динамики. Иными словами, «когда под рукой нет другого орудия, кроме молотка, все проблемы представляются в виде гвоздей». Характерным примером различия взглядов на закономерности и механизмы популяционных колебаний, проистекающего не столько из объективных знаний о природе популяционных изменений, сколько из описательных возможностей используемых математических построений, являются попытки объяснения хаотического поведения популяционных систем. Хаотические режимы популяционной динамики могут быть воспроизведены как средствами нелинейных детерминированных моделей, так и средствами стохастических моделей, в которые случайные компоненты входят линейно (Свирижев, 1987; Рубин, Ризниченко, 1988). В рамках первого подхода «случайные» колебания численности популяций трактуются как полностью детерминированные, порожденные простыми, единичными механизмами популяционной регуляции типа плотностной зависимости рождаемости и смертности (Шапиро, Луппов, 1983; Фрисман, 1995; Bernardes et al., 1998). В рамках второго подхода стохастической компоненте динамики, порождаемой, например, нерегулярными флуктуациями внеш-

них факторов, придается гораздо большее значение, чем детерминированной (Решетников и др., 1990).

Мы рассмотрели две модели, первая из которых – детерминированная – интерпретирует роль регуляторных механизмов в поведении популяции во времени, а вторая – стохастическая – формирование механизмов регуляции как итога элементарных индивидуальных взаимодействий в системе «потребитель-ресурс». Исследование индивидуально-ориентированной модели приводит к выводу, что эффективность использования кормовых ресурсов популяциями-потребителями существенным образом зависит от характера пространственного размещения взаимодействующих популяций и поведения индивидуумов. В то же время само пространственное размещение является итогом индивидуальных взаимодействий. Дальнейшие исследования подобной модели показывают, что с характером пространственного размещения кормового ресурса непосредственно связана эффективность различных стратегий пищедобывательного поведения (Михеев и др., 1997) и ряд других особенностей, которыми, в конечном счете определяются темпы роста и смертности в популяции консументов (Bobyrev and Kriksunov, 1998), т.е. переменные, ответственные за характер временной динамики популяций, воспроизводимой интегрированными моделями.

Концепция саморегуляции является в настоящее время, пожалуй, наиболее перспективной с точки зрения анализа природы популяционных изменений. Однако механизмы, которые лежат в основе плотностной регуляции, остаются не до конца раскрытыми. Это порождает неоднозначность и противоречивость в интерпретации процессов формирования популяции у рыб, препятствует созданию достаточно надежной прогностической модели этого процесса (Iles, 1994; Mertz and Myers, 1995; Myers and Barrowman, 1996). Попытки раскрыть закономерности, присущие формированию системы отношений плотностной регуляции у рыб, с использованием индивидуально-ориентированных подходов пока не увенчались успехом. Однако есть основания полагать, что решение проблемы возможно именно на этом пути.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований и Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Литература

1. Баранов Ф.И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. Изв. отдела рыбоводства и науч.-промысл. исследований, 1(1): 84–128.

2. Баранов Ф.И. 1925. К вопросу о динамике рыбного промысла. Бюлл. рыбн. хоз-ва, 8: 26–38.
3. Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. 1996. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. М., Наука, 131 с.
4. Васильев Д.А. 2000. Актуальные проблемы анализа параметров систем запас-промысел. М., Изд-во ВНИРО, 256 с.
5. Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. Изд-во МГУ, 191 с.
6. Державин А.Н. 1922. Севрюга. Биологический очерк. Баку, 393 с.
7. Засосов А.В. 1976. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 311 с.
8. Ивлев В.С. 1959. Математический анализ динамики численности рыб. Вестник Ленинградского университета, Сер. Биол, 9(2).
9. Клиге Р.К. 2000. Глобальные изменения в гидросфере. *Стр.* 171–182 *в кн.* Глобальные изменения природной среды. М. Научный мир.
10. Криксунов Е.А., Снетков М.А. 1985. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб. *Стр.* 46-55 *в кн.* Теория формирования численности стад промысловых рыб. М., Наука.
11. Медвинский А.Б., Тихонова И.А., Петровский С.В., Мальхе Х., Вентурино Э. 2002. Хаос и порядок в динамике планктона. Сложное поведение простой модели. Ж. общ. биологии, 63: 149–158.
12. Михеев В.Н., Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Михеев А.В. 1997. Стратегии поиска корма молодько рыб: исследование на математической модели. *Вопр. Ихтиологии*, 37: 242–247.
13. Монастырский Г.Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. *Тр. ВНИРО*, 21: 3–162.
14. Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 379 с.
15. Решетников Ю.С., Суханов В.В., Стерлигов А.В. 1990. Математическая модель питомника молоди сиговых рыб. М.: Наука, 148 с.
16. Рубин А.Б., Ризниченко Г.Ю. 1988. Математические модели в экологии. *Итоги науки и техники, Мат. биол. и мед.*, 2: 113–172.
17. Свиричев Ю.М. 1987. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 366 с.
18. Фрисман Е.Я. 1995. Изменения характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу. *Вестн. Дальневосточного Отд. РАН*, 4: 92–03.
19. Шапиро А.П., Луппов С.П. 1983. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 133 с.
20. Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных. *Тр. Ин-та экологии растений и животных*, М.: Изд-во МГУ, Вып. 69, 199 с.
21. Begon M., Harper J.L., and C.R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

22. Bernardes A.T., Moreira J.-G., and A. Castro-e-Silva. 1998. Simulation of chaotic behaviour in population dynamics. *Eur. Phys. J. B*, 1:393–396.
23. Beverton R.J.H., and S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. II Mar. Fish. G.B. Minist. Agric. Fish. Food* 19, 533 p.
24. Bobyrev A.E. and E.A. Kriksunov. 1998. A spatially explicit individual-based model of larval fish feeding, growth and mortality. *Russian J. Aquat. Ecol.*, 7: 29–39.
25. Cass A.J., and C.C. Wood. 1994. Evaluation of the depensatory fishing hypothesis as an explanation for population cycles in Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1839–1854.
26. Dolman P.M. and W.J. Sutherland. 1997. Spatial patterns of depletion imposed by foraging vertebrates: theory, review and meta-analysis. *J. Anim. Ecol.*, 66: 481–494.
27. Hassell M.P., Comins H.N., and R.M. May. 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature*, 370: 290–292.
28. Hauhs M., Neal C., Hooper R., Christophersen N. 1996. Summary of a workshop on ecosystem modeling: The end of an era? *Sci. Total Environ.*, 183: 1–5.
29. Gonzalez-Andujar J.L. and J.N. Perry. 1997. Mortality can produce predictable dynamics in chaotic populations. *Ecol. Res.*, 12: 301–303.
30. Iles T.C. 1994. A review of stock-recruitment relationships with reference to flatfish populations. *Neth. J. Sea Res.*, 32: 399–420.
31. Johansen A. 1996. A simple model of recurrent epidemics. *J. Theor. Biol.*, 178: 45–51.
32. Kaitala V., Ranta E., and J. Lindström. 1996. Cyclic population dynamics and random perturbations. *J. Anim. Ecol.*, 65: 249–251.
33. Lefever R. and O. Lejeune. 1997. On the origin of tiger bush. *Bull. Math. Biol.*, 59: 263–294.
34. Levin S.A. 1994. Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 343: 99–103.
35. Lomnicki A. 1988. Population ecology of individuals. *Monographs in population biology*, 25. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 223 p.
36. Mertz G., and R.A. Myers. 1995. Estimating the predictability of recruitment. *Fish. Bull.*, 93: 657–665.
37. Myers R.A., and N.J. Barrowman. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull.*, 94: 707–724.
38. Ricker W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11:559–623.

39. Ruxton G.D. and P. Rohani. 1996. The consequences of stochasticity for self-organized spatial dynamics, persistence and coexistence in spatially extended host-parasitoid communities. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 625-631.
40. Stenseth N.C., Bjørnstad O.N., Falck W., Fromentin J.-M., Gjøsæter J., and J.S. Gray. 1999. Dynamics of coastal cod populations: intra- and intercohort density dependence and stochastic processes. *Proc. Roy. Soc. London B*, 266: 1645–1654.
41. Uchmański J. 2004. From individuals to populations: individual-based approach in ecology. *Biol. Internat.*, 44: 25–35.
42. van der Meer J. and B.J. Ens. 1997. Models of interference and their consequences for the spatial distribution of ideal and free predators. *J. Anim. Ecol.*, 66: 846–858.
43. Wilson W.G. 1998. Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *Amer. Natur.*, 151: 116–134.
44. Wyatt T., Currie R.G., and F. Saborido-Rey. 1994. Deterministic signals in Norwegian cod records. *ICES Mar. Sci. Symp.*, 198: 49–55.