

ОБЗОРЫ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ

**Формирование пространственно-временных структур,
фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях
на примере динамики взаимодействующих популяций
планктона и рыбы**

А.Б. Медвинский, С.В. Петровский, И.А. Тихонова, Д.А. Тихонов,
Б.-Л. Ли, Э. Вентурино, Х. Мальхё, Г.Р. Иваницкий

Конец XX – начало XXI века характеризуется интенсивным освоением биопродуктов Мирового океана и одновременно необходимостью принятия мер, направленных на сохранение его экологической устойчивости. Это требует всестороннего изучения биофизических процессов, происходящих в водных экосистемах, и разработки методов контроля динамики их состояния. Хотя математическое описание водных и наземных экосистем имеет много общего, каждая из этих систем имеет существенные особенности. К примеру, подвижность планктона в основном определяется диффузионными процессами в океане, в то время как подвижность наземных организмов, естественно, определяется совсем другими закономерностями. Статья посвящена процессам, лежащим в основе динамики пространственно неоднородных планктонных сообществ. Показано, что концептуальные математические модели типа "реакция – диффузия" могут эффективно использоваться в процессах поиска и познания базисных механизмов как сложной пространственно-временной динамики планктона, так и фрактальных свойств блужданий косяков питающейся планктом рыбой.

PACS numbers: 05.45.–а, 92.10.–с, 92.20.Rb

Содержание

1. Введение (31).
 - 1.1. Почему погиб Вавилон? 1.2. Структуры в нелинейных неравновесных системах. 1.3. Планктон и модели динамики планктона.
2. Сложные структуры в простой "минимальной" модели динамики планктона (36).
 - 2.1. Математическая модель. 2.2. Одномерные модели. 2.3. Пространственно-временной хаос. 2.4. Формирование структур в двумерном случае.

А.Б. Медвинский, И.А. Тихонова, Д.А. Тихонов, Г.Р. Иваницкий.

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
142290 Пущино, Московская обл., Российская Федерация
Тел. (095) 923-96-68; (095) 923-74-67 (доб. 243)
Факс (0967) 79-05-53

E-mail: medvinsky@venus.iteb.serpukhov.ru

С.В. Петровский. Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
117218 Москва, Нахимовский просп. 36, Российская Федерация

Б.-Л. Ли (B.-L. Li). Department of Biology, University of New Mexico,
Albuquerque, NM 87131-1091, USA

Э. Вентурино (E. Venturino). Dipartimento di Matematica, Politecnico di
Torino, corso Duca degli Abruzzi 24, 10129 Torino, Italy

Х. Мальхё (H. Malchow). Institute for Environmental Systems Research,
Osnabrueck University, Artilleriestr. 34, Osnabrueck, 49069 Germany

Статья поступила 26 марта 2001 г.,
после доработки 23 апреля 2001 г.

3. Взаимосвязь между формированием пространственно-временных планктонных структур и плаванием косяков питающейся планктом рыбы (43).
 - 3.1. О чем этот раздел. 3.2. Модель системы "питательный субстрат – планктон – рыба". 3.3. Формирование пространственно структур планктона в результате движения рыбного косяка. 3.4. Случайные блуждания рыбного косяка как результат взаимодействия рыбы и планктона.
4. Неоднородность морской среды (53).
5. Хаотическая и регулярная динамика планктона в пространственно структурированных сообществах рыбы и планктона (55).
 - 5.1. Постановка задачи. 5.2. Модель. 5.3. Динамика экосистемы, состоящей из двух областей. 5.4. Динамика экосистемы, состоящей из трех областей.
6. Краткое резюме (62).

Список литературы (63).

Природа болела человеком. Человек не умел видеть землю как живое страдающее существо.

Д. Гранин "Зубр"

1. Введение

1.1. Почему погиб Вавилон?

Локальные катастрофы при взаимодействии человека и природы возникали давно. Однако в последнее время тревогой охвачены все слои общества, а пресса наполнена статьями на эту тему.

С одной стороны, развитие промышленности приводит к выпадению кислотных дождей, уничтожающих растительность, к выбросам в атмосферу вредных веществ, способствующих резкому увеличению площади озоновых дыр, повышению уровня солнечной радиации, а следовательно, к возможному росту генетических и онкологических заболеваний. Широкое использование химических удобрений и ядохимикатов в сельском хозяйстве стало причиной ухудшения качества продуктов питания, привело к загрязнению рек, что грозит уменьшением запасов питьевой воды. Загрязнение воздуха вызывает рост больных бронхитом, астмой и другими заболеваниями. После Чернобыльской трагедии особое беспокойство связано с надежностью атомной энергетики. Число омрачающих нашу жизнь примеров нарушения экологического равновесия велико, буйный интенсивного экономического развития бьет по здоровью людей.

С другой стороны, недавно было отмечено рождение 6-миллиардного жителя планеты. В последней четверти XX века для расселения людей потребовалось еще три тысячи новых городов по миллиону жителей в каждом. Успехи науки привели к тому, что в целом продолжительность жизни людей возросла. Было ослаблено влияние инфекционных заболеваний; развитие техники и медицины заставило по-новому взглянуть на проблемы, связанные с рождением и смертью. Если раньше велось обсуждение исключительно жизнеспособности человека, то сегодня всерьез рассматривается вопрос, имеет ли человек право на смерть.

Такова реальность. Как совместить рост народонаселения, необходимость развития экономики с сохранением природы как естественной среды обитания человека? Где выход из этой противоречивой ситуации? Не попало ли человечество в ловушку, из которой невозможно выбраться ценой небольших потерь? Не приближается ли "час X", когда под непомерной антропогенной нагрузкой рухнет современная экосистема нашей планеты?

Обратимся к примеру из далекого прошлого. Историк и географ Л.Н. Гумилев в своей книге "Этногенез и биосфера Земли" рассказывает, почему на месте некогда цветущего города Вавилона ("Баб-элон" — врата бога) остались одни развалины. Сразу оговоримся: далеко не все специалисты разделяют гипотезу Л.Н. Гумилева.

Несмотря на некоторые отмеченные историками ошибки, книга Л.Н. Гумилева кажется нам интересной. Специалистам, исследующим сложное поведение пространственно распределенных нелинейных систем, понятна мысль автора книги, касающаяся взаимоотношений природы и человека: с одной стороны, природа прямо или опосредованно воздействует на социальные процессы, а с другой — возрастает роль антропогенных воздействий на окружающую нас природу.

Итак, одна из версий, почему погиб Вавилон. Хозяйство Вавилонии — древнего государства, располагавшегося в южной части Месопотамии, на территории современного Ирака, — базировалось на орошаемом земледелии. Использовались воды рек Тигр и Евфрат. Скорость течения в каналах была достаточной для того, чтобы не происходило засоления плодородной почвы и чтобы они не засорялись гравием и песком, уносимым с Армянского нагорья.

В 582 г. до н.э. правитель Вавилона Навуходоносор скрепил мир с Египтом женитьбой на царевне Нитокрис. Вместе с царевной в Вавилон прибыла свита египетских советников. Нитокрис предложила мужу, очевидно, не без консультации со своими приближенными, построить новый канал и увеличить орошающую площадь. Царь принял проект, и в 60-х годах VI века до н.э. был сооружен канал Паллукат, начинавшийся выше Вавилона и оросивший крупные массивы земель за пределами речных пойм. Все это дало большую экономическую выгоду. Однако, что из этого вышло дальше? Здесь мнения специалистов расходятся: одни говорят, что канал продлил жизнь Вавилону, другие (в том числе и Л.Н. Гумилев) утверждают, что именно он его погубил.

Евфрат из-за того, что значительная часть его стока отбиралась в канал, стал течь медленнее. Взвеси оседали в каналах. Затраты на поддержание оросительной сети приходилось увеличивать. Воды из Паллуката, протекавшие через засушливые территории, вызвали засоление почв. Земледелие вскоре перестало быть рентабельным. В 324 г. до н.э. Вавилон еще был крупным и красивым городом. Александр Македонский даже хотел сделать его своей столицей. Однако ошибки, допущенные при создании мелиорационных каналов, уже сказывались, население сокращалось, и к началу новой эры от Вавилона остались руины. Некогда цветущий город с миллионным населением превратился в небольшой поселок. Затем исчез и он. Осталась лишь легенда о богатой и могучей Вавилонии.

Утверждение, что засоление земель, связанное с постройкой канала, стало единственной (или главной) причиной гибели Вавилона, можно считать преувеличением. Однако не исключено, что эта постройка была существенной ошибкой, которая привела к падению экономической мощи государства, сделала его уязвимым перед лицом многочисленных агрессоров. Экологический кризис в истории Месопотамии длился на протяжении нескольких столетий. На фоне этого медленно развивавшегося кризиса разыгрывались другие, более быстрые социальные процессы, которые, конечно, находились в тесной взаимосвязи с изменениями в окружающей среде. (Об этой весьма поучительной истории развития взаимных отношений человека и природы на территории древнего Ирака можно прочитать, в частности, в статье А.Ю. Морста "Древнее и современное опустынивание в Ираке", журнал "Проблемы освоения пустынь", № 2, 1984.)

История гибели Вавилона — это притча для нас, потомков. Времена меняются, и цена расплаты за ошибки возрастает. Возможно, что сокращаются и сроки платежа. В контексте данной статьи важна следующая постановка вопроса: как осуществлять мониторинг окружающей среды и иметь возможность предсказать надвигающуюся катастрофу? Если в почвоведении уже существует развитая система тестов состояния наземных экосистем, то для диагностики Мирового океана такую систему еще предстоит создать. Ввиду опасности экспериментов с окружающей средой основой такой диагностической системы, по-видимому, должен стать набор математических моделей, адекватно описывающих пространственно-временную динамику среды на разных пространственных и временных масштабах. В этом смысле картину динамики Мирового океана и связан-

ных с ним экосистем необходимо связать с новыми образами (хаос, бифуркации, фракталы, катастрофы), основывающимися как на общих закономерностях теории нелинейных неравновесных систем, так и на специфике функционирования водных биологических сообществ.

1.2. Структуры в нелинейных неравновесных системах

Проблема выявления механизмов структурообразования в сложных нелинейных системах занимает одно из центральных мест в естественных, гуманитарных и технических науках [1–3]. Факты устойчивых множественных состояний и переходов из одного состояния в другое в результате критических флуктуаций, феномены возбудимости, осцилляций, волн и в общем случае возникновения макроскопического порядка в результате микроскопических взаимодействий в различных нелинейных неравновесных природных и общественных системах вызвали к жизни многие теоретические и экспериментальные работы, направленные на исследование этих феноменов.

Классический подход к решению проблемы идентификации источника появления пространственных структур был впервые развит Тьюрингом [4], а затем разработан его последователями (некоторые ссылки на их работы можно найти в [5]). Результаты, полученные в ходе этих исследований, показывают, что изначально однородное распределение реагирующих компонент может быть неустойчивым. По мере того как эта неустойчивость развивается, возникает пространственно неоднородное распределение активаторов реакции и ее ингибиторов (пространственная структура). Структурообразование по Тьюрингу базируется на связи линейной диффузии и локальной нелинейной кинетики реакции в условиях, когда диффузионность активатора меньше, чем диффузионность ингибитора. Сравнительно недавние экспериментальные исследования де Кеппера и его коллег [6] продемонстрировали возможность возникновения тьюринговых структур в контексте химических взаимодействий (обсуждение результатов, касающихся других типов пространственных структур, выходит за рамки данной работы; см., например, [7, 8]).

Основная нерешенная проблема в рамках тьюрингова подхода состоит в том, что четкая идентификация активаторов и ингибиторов, которые могли бы принимать участие в формировании самых разных по своей природе структур (физико-химических, биологических или социальных), в большинстве случаев до сих пор отсутствует и, по всей видимости, едва ли может быть реализована. Сегодня получают развитие более реалистичные подходы к теории структурообразования. Эти подходы рассматривают сложную пространственно-временную динамику открытых пространственно ограниченных систем как результат взаимодействия внутренней динамики таких систем и внешних воздействий, обусловленных влиянием окружающей среды. В экологии такое взаимодействие может включать как физико-химические, так и биологические факторы. В данной работе мы концентрируем внимание на биологических факторах, оказывающих влияние на динамику водных сообществ. Исследуется роль вторжения хищников, плаваний питающейся планктоном рыбы и взаимодействия соседствующих друг с другом биотопов в формировании широко распространенных в океане сложных изменчива-

ых пространственно-временных структур, формируемых планктоном.

1.3. Планктон и модели динамики планктона

Планктон представляет собой плавающие организмы, принадлежащие ко многим типам и живущие в верхних слоях моря, в пресноводных водоемах или в крупнейших реках. Эти организмы в значительной степени подвержены движениям водных масс [9–11]. Их функциональная классификация основывается на их месте в трофической цепи, на их размере и распространении в природе. Автотрофы, т.е. первичные продуценты, составляют фитопланктон, в то время как гетеротрофы, т.е. консументы, включают бактериопланктон и зоопланктон. Разделение по классам в зависимости от размера связано с удержанием этих организмов планктонными сетями и фильтрами с разными размерами ячеек. Различают *нанопланктон* размером менее 2 мкм, *нанопланктон* размером 0,2–2 мм, *макропланктон* размером 2–20 мм и *мегапланктон* размером более 20 мм [11, 12].

В 17-м столетии основатель микроскопии голландский исследователь Антон ван Левенгук был, возможно, первым человеком, которому удалось увидеть в воде, взятой из пруда, крошечные создания, названные им *анималкулами* [13]. Немецкий исследователь Виктор Гензен, организовавший в 1889 г. первую большую германскую океанографическую экспедицию [14, 15], ввел в обиход термин *планктон* (от греческого слова *planktos*, что означает "предназначенный для блужданий").

Фитопланктон — это микроскопические растения, определяющие в значительной степени развитие всех морских сообществ и жизнь внутри них. В связи с тем, что рост фитопланктона обусловлен фотосинтезом, мировые запасы фитопланктона производят половину того количества кислорода, которое необходимо человечеству для поддержания его существования, и поглощают половину того количества углерода, которое могло бы инициировать глобальное потепление. Наряду с кислородом и углеродом имеются и другие вещества и газы, которые восстанавливаются посредством фитопланктона; к ним относятся фосфорные, азотные и серные соединения [16–18]. Таким образом, фитопланктон представляет собой один из основных факторов контроля будущего развития климата на Земле, и имеется огромная литература в поддержку этой точки зрения (см., например, [19, 20]).

Зоопланктон — это планктонные животные. В морском зоопланктоне можно встретить как травоядных, так и хищников; при этом травоядные питаются фитопланкtonом и являются пищей для зоопланктонных хищников. В комплексе фито- и зоопланктон являются основой всех трофических цепей и сетей в океане. В свою очередь воспроизводство формирующих планктон видов определяется многими факторами окружающей среды, такими, как температура, соленость, интенсивность солнечного света, доступность биогенных элементов и т.п. [9, 12]. Изменчивость во времени видового состава планктона вызывается сезонными изменениями и (в соответствии с концепцией, восходящей к работам Лотки [21] и Вольтерра [22]) обуславливается трофическими взаимодействиями типа "хищник – жертва" между зоопланктоном и фитопланктоном.

Ввиду очевидной важности динамика планктонных систем непрестанно исследовалась в течение более чем

ста лет. Необходимо отметить, что практически с самого начала регулярные исследования планктона включали полевые наблюдения, лабораторные эксперименты и математическое моделирование. В XIX веке рыболовство стимулировало интерес к динамике планктона ввиду обнаруженной тогда сильной зависимости между запасами зоопланктона и рыбы. Вышеупомянутая германская планктонная экспедиция 1889 г. была как раз в основном инициирована интересами рыболовства. В это же время начал развиваться научный подход к развитию рыбного промысла. В начале 20-го столетия были предложены первые математические модели, нацеленные на то, чтобы понять и научиться предсказывать динамику рыбных стай и корреляцию этой динамики с биологическими и физическими факторами, а также с человеческим вмешательством в природу (см., например, [23–25]).

Начало современному математическому моделированию процессов, лежащих в основе продуктивности фитопланктона, было положено в работах [26–29], а также в ряде других. Обзор этих исследований был сделан Друпом [30]. Коллекция наиболее часто используемых моделей недавно была представлена Беренфельдом и Фальковским [31].

Флеминг [26] впервые использовал обыкновенные дифференциальные уравнения, описывающие динамику биомассы фитопланктона, для моделирования контроля резкого возрастания плотности фитопланктона (цветения водяных) со стороны зоопланктона. Были развиты и другие подходы, такие, как построение функций с использованием данных, полученных в ходе наблюдений [32], а также приложение классических уравнений Лотки–Вольтерра с целью описания взаимоотношений "хищник–жертва" между зоопланктом и фитопланктом [33–36]. Более реалистическое описание процесса потребления фитопланктона зоопланктомон, учитывающее функциональную зависимость этого потребления от плотности фитопланктона, было предложено Ивлевым [27], а затем несколько модифицировано в работах Мэйзода и Пуле [37]. Помимо этого для описания функциональной реакции планктона часто используются математические выражения, хорошо известные из моделей с насыщением Моно и Микаэлиса–Ментен, предназначенные для исследования ферментативной кинетики (см., например, [41–48]). При этом наблюдаемые изменения во времени сводятся к хорошо известным для системы "хищник–жертва" устойчивым осцилляциям, а также к осцилляторной или монотонной релаксации к одному из многих возможных устойчивых состояний. Возбудимые системы в связи с этим представляют особый интерес, поскольку характерные для них долгие периоды релаксации к устойчивому состоянию после надkritического внешнего возмущения (такого, как внезапное увеличение температуры или плотности поступающего питательного субстрата) хорошо подходят для моделирования так называемых *красных* или *коричневых* *приливов* [47–50].

В связи с изменениями во времени численности составляющих планктон видов особый интерес представляют ограничения на предсказуемость таких изменений. На начальном этапе исследований в основе развития математических моделей морских экосистем лежала идея о том, что предсказательная сила модели тем больше, чем больше видов явным образом включено в

данную модель. В результате появилось значительное число многовидовых моделей, учитывающих детальную структуру пищевых цепей того или иного сообщества (см., например, [51–53]). Однако реальные предсказательные возможности этого класса моделей не очень высоки и редко превышают срок в несколько недель. Более того, увеличение числа учитываемых моделью деталей иногда даже ухудшает ее. Такой очевидный парадокс находит свое объяснение в терминах динамического хаоса [54]. В связи с этим имеет смысл заметить, что хотя строгое доказательство хаотического поведения природных популяций до сих пор отсутствует, появляется все больше сильных указаний в пользу его существования [45, 55–57]. Хаотическая динамика популяций существенно изменяет указанный выше подход к предсказуемости систем (см., например, [55]) и делает концептуальные модели, т.е. модели, учитывающие взаимодействие немногих видов, полезными в той же мере, что и многовидовые модели. Более того, *модели взаимодействия немногих видов иногда оказываются даже более полезными, поскольку они принимают во внимание только принципиальные характерные особенности функционирования того или иного сообщества* (см., например, [58–60]).

Другой интересной проблемой является динамика систем, возмущаемых извне. Такое идеально периодическое возмущение появляется вполне естественным образом и связано с суточными, сезонными и годовыми циклами ответственной за фотосинтез солнечной радиации, температуры, доступности пищи и тому подобных факторов [61–64]. Разумеется, в естественных условиях на эти возмущения накладывается некоторый внешний шум. К настоящему времени исследованы некоторые модели полных трофических цепей или их частей, начиная от питательных субстратов, фитопланктона и зоопланктона и кончая питающейся планкtonом рыбой, и выявлены разнообразные маршруты перехода к хаотической динамике [45, 65–72].

Плотность планктона не только подвержена изменениям во времени, но и зависит от пространственных координат. Многочисленные полевые наблюдения выявили отчетливую пространственную гетерогенность в распределении планктона (известную также как " пятинистость") [73–77]. Это явление имеет место на всех пространственных масштабах, начиная от сантиметров и кончая километрами. Для его объяснения привлекались различные предположения, в частности, связывающие возникновение таких планктонных структур с турбулентностью моря [78] или с неоднородностью полей температуры в океане [79]. Хорошо исследованные планктонные структуры в виде полос обусловливаются захватом плавающих микроорганизмов ячейками циркуляции Лэнгмюра [80, 81]. Были опубликованы и другие физические механизмы резких градиентов плотности в распределении планктона, связанные с аппеллингом питательных веществ [223], локальной разницей температур, турбулентным перемешиванием и внутренними волнами [82–84].

Кроме того, на малых пространственных шкалах в несколько десятков сантиметров и при относительно однородных физических условиях разница в "диффузионной" подвижности отдельных организмов и их способности к локомоции может приводить к возникновению более мелкомасштабных пространственных агре-

гатов, обусловленных, например, биоконвекцией и гиротаксисом [85–88]. К настоящему моменту хотя и не для планктона, а для некоторых бактерий, колонии которых способны формировать так называемые вязкие пальцы [90, 91], был предложен и экспериментально обоснован механизм пространственной агрегации, ограниченной диффузией [89].

Таким образом, математические модели популяционной динамики планктона должны принимать во внимание не только рост и взаимодействие, но также пространственные процессы, такие, как случайные или направленные, совместные или друг относительно друга движения отдельных видов, а также изменчивость окружающей среды. Широко распространена точка зрения, в соответствии с которой именно взаимодействие фитопланктона и зоопланктона наряду с переносом организмов порождает все разнообразие пространственно-временных планктонных структур, в частности пятнистость планктона (см., например, [73, 92]). Для математического моделирования этих феноменов необходимо использовать уравнения типа "реакция–диффузия" и, возможно, уравнения адвекции. Неплохой вводный обзор этой области исследований был сделан Холмсом и др. [93].

После появления классической работы Тьюринга [4] о роли неравновесных реакционно-диффузионных структур в морфогенезе диссипативные механизмы спонтанного возникновения пространственных и пространственно-временных структур в однородной среде постоянно находились в центре внимания исследователей в области теоретической биологии и экологии. Тьюринг показал, что нелинейное взаимодействие по крайней мере двух реагентов с существенно различными коэффициентами диффузии может приводить к возникновению пространственной структуры. Сегель и Джексон [33] были первыми, кто использовал идеи Тьюринга в популяционной динамике, исследуя диссипативную неустойчивость во взаимодействиях типа "хищник–жертва" на примере взаимоотношений питающихся водорослями раков (с более высокой по сравнению с водорослями подвижностью) и фитопланктона. Левин и Сегель [35] предложили этот сценарий формирования пространственных структур как возможный источник пятнистости в распределении планктона. Недавно с помощью минимальной модели взаимодействия фитопланктона и зоопланктона (предложенной Шеффером [44] для исследования влияния питательных субстратов и питающейся планкtonом рыбы на альтернативные типы локального равновесия в динамике планктонных сообществ) было обнаружено, что в такой модели могут реализовываться такие режимы, как локальная бистабильность, предельный цикл (осцилляции в системе "хищник–жертва"), распространение планктонных фронтов, а также образование и дрейф планктонных тьюринговых пятен [46, 94].

В работах [95], а также [96] Каирстид и Слободкин, представляя модель, которая сегодня называется KISS-моделью и которая характеризуется взаимосвязью экспоненциального роста и диффузии внутри одиночной популяции, возможно, впервые выдвинули проблему критического размера планктонных пятен. В их модели пятна очевидным образом неустойчивы ввиду того, что взаимосвязь экспоненциального роста и диффузии приводит к взрывному росту первоначальной области,

занятой планктонными организмами, причем скорость диффузионного фронта неожиданно оказывается равной асимптотической скорости растущей популяции, подчиняющейся логистическому закону роста [97–99].

Популяции, характеризующиеся эффектом Олли [100, 101] (т.е. такие популяции, для которых существование критической численности вида порождает два устойчивых состояния, которые сопровождаются вымиранием или выживанием при заданной насыщающей способности популяции), также демонстрируют эффект критического пространственного размера [102–107]. Пространственно ограниченные популяции размером больше критического выживают, а размером меньше критического — вымирают. Однако бистабильность и появление критического пространственного размера не обязательно связаны с эффектом Олли; два устойчивых состояния и связанные с ними петли гистерезиса могут возникать также в системе "хищник–жертва", где рост жертвы происходит по логистическому закону, а функциональный ответ хищника на плотность популяции жертвы относится ко II или III типу (см., например, [108, 109]).

Рассмотрение динамики системы "хищник–жертва" приводит к целому спектру пространственных и пространственно-временных структур, таких, как регулярные и иррегулярные колебания, распространяющиеся фронты, концентрические и спиральные волны, пульсации, а также стационарные пространственные структуры. Многие из этих структур вначале получили известность в результате исследования колебательных химических реакций (см., например, [108]), но никогда не наблюдались в реальных планктонных популяциях. Спиральные волны, однако, были обнаружены в океане в виде вращательного движения пятен планктона в километровом диапазоне [111]. Более того, было обнаружено, что такие волны играют важную роль в системе "паразитоид–хозяин" [112]. Для других подвижных микроорганизмов было показано, что стационарные структуры и движущиеся волны, подобные концентрическим окружностям или спиралям, могут возникать в колониях различных бактерий и в популяциях слизевика *Dictyostelium discoideum* [113–135]. Эти клетки представляют собой хемотаксисные штаммы, т.е. они способны активно двигаться вверх по градиенту химического аттрактанта. *Хемотаксис* — это разновидность зависящей от плотности кросс-диффузии; при этом остается открытый интересный вопрос: существует ли в популяциях планктона таксис на жертву?

Важным является то обстоятельство, что учет пространственной протяженности в функционировании планктонного сообщества приводит к новым сценариям перехода к хаотической динамике. Появление индуцированного диффузией пространственно-временного хаоса вдоль линейного градиента питательного субстрата было описано в работе Паскуаль [58]. Хаотические осцилляции, возникающие позади распространяющихся диффузионных фронтов, найдены в модели "хищник–жертва" (см., например, [136, 137]); аналогичное явление наблюдалось в математически сходной модели химического реактора [138, 139]. Недавно было показано, что появление хаотических пространственно-временных осцилляций в системе "хищник–жертва" представляет собой в некотором смысле более общее явление и не обязательно связано с распространением фронта или с неоднородностью параметров окружающей среды [59, 60].

В работах Мальхё [141, 142] были приведены примеры возникающих в модели Шеффера структур, а также выведены условия появления трехмерных пространственных и пространственно-временных структур в пространственно однородных популяциях в результате неустойчивостей, индуцированных дифференциальным потоком [140]. Неустойчивости в пространственно однородном распределении могут возникать при том условии, что фитопланктон и зоопланктон движутся с различными скоростями независимо от того, какая из этих скоростей больше. Такой механизм генерации пятнистых структур является более общим по сравнению с механизмом Тьюринга, накладывающим сильные ограничения на коэффициенты диффузии, и, следовательно, можно ожидать, что область его приложений в популяционной динамике достаточно широка.

Таким образом, динамика планктона сообществ, в частности, процессы структурообразования, интенсивно исследовались на протяжении последних десятилетий. В результате был достигнут существенный прогресс в понимании принципиальных отличительных особенностей функционирования планктона систем. Тем не менее многие механизмы пространственно-временной вариабельности планктона популяций все еще остаются неизвестными. Протекание биологических процессов часто в значительной мере определяется такими ярко выраженным физическими структурами, как термоклины, апвеллинг, фронты и вихри (более детальное рассмотрение см. в разделе 4). Однако и в сравнительно однородных физических условиях изменчивость во времени и пространственно-временная вариабельность могут являться следствием взаимосвязи нелинейных биологических процессов и нелинейной физико-химической динамики [35, 42, 43]. Дейли и Смит [143] пришли к выводу, "...что в структурирующихся биологических сообществах биологические процессы, возможно, более существенны на малых масштабах, где поведение, такое, например, как вертикальная миграция и хищничество, может определять продукцию планктона, тогда как физические процессы могут быть существенны на больших шкалах...". Для того чтобы иметь возможность различать области параметров с преобладанием биологических и физических процессов, О'Брайен и Вроблевски [144] ввели безразмерный параметр, зависящий от характерной скорости воды и максимальной видовой скорости биологического роста (см. также [145, 146]).

Физические и биологические процессы могут существенно различаться не только в пространственных, но и во временных масштабах. В частности, на модели Шеффера с применением разделения биологических и физических процессов по разным временным шкалам было продемонстрировано влияние внешних гидродинамических воздействий на появление и устойчивость неравновесных пространственно-временных планктона структур [147]. При этом модельной гидродинамической системой служило действие прилива в канале с относительно большим временем удержания биомассы. Были приведены примеры явлений, характеризующихся разными временными масштабами: простой физический перенос и деформация изначально неоднородного пространственного распределения планктона, а также определяемое биологическими процессами формирование пространственно локализованного максимума биомассы фитопланктона.

Формирование планктона структур в значительной степени зависит от взаимодействия различных физических (свет, температура, гидродинамика) и биологических (запас питательных веществ, хищничество) факторов (см., например, [73, 78, 79]). В природных условиях направление движения планктона пятен не всегда совпадает с направлением водного потока [111, 148], и по мере того как характерный пространственный размер начинает превышать величину около 100 м, поведение фитопланктона все менее напоминает поведение простого пассивного вещества, пространственное распределение которого определяется турбулентностью [149, 150]. Подобным же образом на шкалах менее десятков километров изменения в пространственном распределении зоопланктона существенно отличаются от пространственных изменений факторов окружающей среды [151]. Это указывает на то, что биологические факторы играют существенную роль в возникновении пятнистости планктона [41]. Возникает вопрос: могут ли биологические факторы, такие, как рост и взаимодействия в системе "хищник – жертва", быть причиной формирования планктона структур без каких бы то ни было гидродинамических воздействий?

В данной работе мы представляем концептуальные модели с небольшим числом трофических звеньев с целью продемонстрировать тот факт, что взаимодействия типа "хищник – жертва" могут порождать сложную пространственно-временную динамику как планктона сообществ, так и сообществ, объединяющих планктон и рыбу.

2. Сложные структуры в простой "минимальной" модели динамики планктона

2.1. Математическая модель

В данном разделе пространственно-временная динамика водного сообщества рассматривается в терминах двухвидовой системы типа "хищник – жертва" (т.е. "зоопланктон – фитопланктон"). Мы показываем, что такая простая модель действительно способна описать формирование пятнистого распределения видов в пространстве.

В соответствии с широко распространенным подходом [152, 153] функционирование сообщества типа "хищник – жертва" может быть описано с помощью следующей системы уравнений "реакция – диффузия":

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + f(u, v), \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D \Delta v + g(u, v). \quad (2.2)$$

Здесь $u(\mathbf{r}, t)$ и $v(\mathbf{r}, t)$ суть плотности жертвы и хищника соответственно, \mathbf{r} — локализация, t — время, а D — коэффициент диффузии, Δ — оператор Лапласа. Способность к диффузии одного и другого вида предполагается равными, что обычно имеет место в планктонах сообществах, где процессы перемещивания в основном обусловлены турбулентностью морской среды. Вид функций $f(u, v)$ и $g(u, v)$ определяется локальными биологическими процессами внутри данного сообщества и в

соответствии с биологическими предпосылками может быть описан следующим образом:

$$f(u, v) = P(u) - E(u, v),$$

$$g(u, v) = k^* E(u, v) - \mu v.$$

Функция $P(u)$ описывает локальный рост и естественную смертность жертвы, в то время как $E(u, v)$ описывает трофическое взаимодействие между видами, т.е. хищничество. Множитель μ — скорость вымирания хищника, а k^* — коэффициент, описывающий эффективность утилизации пищи.

Выбор тех или иных функций $P(u)$ и $E(u, v)$ в уравнениях (2.1), (2.2) может быть самым разным в зависимости от типа популяции жертвы и типа функционального ответа хищника на плотность жертвы. В соответствии с результатами полевых и лабораторных наблюдений за функционированием планктонных систем [12, 73] мы предполагаем, что локальный рост популяции жертвы является логистическим, а функциональный ответ хищников принадлежит ко II холлинговому типу. В таком случае, выбирая самые простые математические выражения для функций $P(u)$ и $E(u, v)$ [152], мы получаем следующие уравнения:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + \frac{\alpha}{b} u(b - u) - \gamma \frac{u}{u + H} v, \quad (2.3)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D \Delta v + k^* \gamma \frac{u}{u + H} v - \mu v, \quad (2.4)$$

где α, b, H и γ — константы; α определяет максимальную скорость роста жертвы, b суть насыщающая способность популяции жертвы, H — плотность, равная половине максимальной плотности популяции жертвы. Заметим, что в такой схематичной, описывающей взаимодействия небольшого числа видов модели, какой является модель (2.1), (2.2), едва ли имеет смысл проводить более детальную параметризацию. Полагая

$$\tilde{u} = \frac{u}{b}, \quad \tilde{v} = \frac{v\gamma}{\alpha b}, \quad \tilde{t} = \alpha t, \quad \tilde{\mathbf{r}} = \mathbf{r} \left(\frac{\alpha}{D} \right)^{1/2} \quad (2.5)$$

и вводя новые безразмерные параметры $h = H/b$, $m = \mu/\alpha$ и $k = k^*\gamma/\alpha$, из (2.3), (2.4) мы получаем следующие уравнения, содержащие только безразмерные величины:

$$\frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = \Delta \tilde{u} + \tilde{u}(1 - \tilde{u}) - \frac{\tilde{u}}{\tilde{u} + h} \tilde{v}, \quad (2.6)$$

$$\frac{\partial \tilde{v}}{\partial \tilde{t}} = \Delta \tilde{v} + k \frac{\tilde{u}}{\tilde{u} + h} \tilde{v} - m \tilde{v} \quad (2.7)$$

(значки "тильда" здесь и в дальнейших выкладках опущены). Некоторые комментарии и более детальное рассмотрение выбора безразмерных переменных в системе (2.3), (2.4) можно найти в работе [60].

Прежде чем перейти к исследованию формирования пространственно-временных структур, очевидно, имеет смысл рассмотреть локальную динамику системы, т.е. свойства уравнений (2.6), (2.7) в отсутствие диффузионных членов. С помощью линейного анализа устойчиво-

сти легко показать, что система

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= u(1 - u) - \frac{u}{u + h} v, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= k \frac{u}{u + h} v - m v \end{aligned} \quad (2.8)$$

имеет три стационарных состояния: $(0, 0)$, т.е. полное вымирание; $(1, 0)$, т.е. вымирание хищника; (u_*, v_*) , т.е. сосуществование жертвы и хищника, где

$$u_* = \frac{rh}{1 - r}, \quad v_* = (1 - u_*)(h + u_*), \quad (2.9)$$

$r = m/k$. Легко видеть, что для всех неотрицательных значений k, m и h точка $(0, 0)$ является седловой. Стационарная точка $(1, 0)$ является седловой, если нетри-виальная точка (u_*, v_*) лежит в значимой с биологической точки зрения области $u > 0, v > 0$; в противном случае эта стационарная точка является устойчивым узлом. Стационарная точка (u_*, v_*) может относиться к любому типу.

Отметим, что состояние (u_*, v_*) , в котором виды сосуществуют, сдвигается в биологически значимую область $u > 0, v > 0$, когда

$$h < \frac{1 - r}{r}, \quad (2.10)$$

и становится неустойчивым при

$$h < \frac{1 - r}{1 + r}. \quad (2.11)$$

В последнем случае устойчивое состояние окружено предельным циклом и кинетика системы является колебательной.

Эти результаты дают полезную информацию для выбора значений параметров для численного интегрирования уравнений (2.6), (2.7). В случае существования устойчивой стационарной точки на фазовом портрете системы (т.е. когда выполняется условие (2.10), а условие (2.11) нарушается) динамика системы обычно редуцируется к релаксации в направлении устойчивого пространственно однородного состояния (u_*, v_*) . Детали этого процесса зависят от типа начальных условий, например, для пространственно ограниченного начального распределения видов релаксация обычно достигается после прохождения диффузионных фронтов [152, 154–156]. В дальнейшем нас будут в основном интересовать короткоживущие пространственно-временные структуры и область параметров, удовлетворяющая условию (2.11).

2.2. Одномерные модели

Пространственно-временная динамика систем типа "реакция–диффузия" в значительной мере зависит от выбора начальных условий. В природных сообществах детали начального распределения видов могут обуславливаться вполне конкретными причинами. Простейшей формой пространственного начального распределения можно считать пространственно однородные начальные условия. В этом случае, однако, распределение

ние видов остается однородным в любой момент времени и какие бы то ни было пространственные структуры появиться не могут. Для того чтобы получить нетривиальную пространственно-временную динамику, необходимо внести возмущение в изначально однородное распределение.

В этом разделе мы сосредоточимся на одномерной динамике системы (2.6), (2.7). Будут рассмотрены несколько различных форм возмущенных начальных условий. Начнем с распределения, характеризующегося постоянным градиентом:

$$u(x, 0) = u_*, \quad (2.12)$$

$$v(x, 0) = \varphi_1(x) = v_* + \varepsilon x + \delta, \quad (2.13)$$

где ε и δ суть некоторые параметры.

Результаты проведенного нами компьютерного моделирования показывают, что тип динамики системы определяется величинами ε и δ . В случае когда ε мал, начальные условия (2.12), (2.13) приводят к гладкому неоднородному пространственному распределению видов [59]. Подобные пространственные распределения со временем постепенно изменяются, при этом локальные изменения во времени переменных u и v представляют собой соответствующие предельные циклы системы с однородным распределением. Такой режим не является самоподдерживающимся, и гладкая пространственная структура, формирующаяся в этом случае, медленно релаксирует к пространственно однородному распределению видов [60].

Однако для другого набора параметров (т.е. в том случае, когда величина градиента превышает некоторое критическое значение, $\varepsilon \geq \varepsilon_{\text{cr}}$, где ε_{cr} зависит от δ) свойства пространственного распределения видов изменяются существенным образом (ср. [59]). Рисунок 1 показывает такое пространственное распределение в момент $t = 640$ (а) и $t = 2640$ (б), полученное при $k = 2$, $r = 0.4$, $h = 0.3$, $\varepsilon = 10^{-6}$ и $\delta = -1.5 \times 10^{-3}$. В этом случае начальное распределение (2.12), (2.13) приводит к формированию внутри некоторой подобласти этой системы очень иррегулярных, резко выраженных, изменяющихся со временем структур (рис. 1а). Площадь, занимаемая такой структурой, со временем растет, и в конце концов иррегулярные пространственно-временные осцилляции становятся преобладающими во всей области (рис. 1б). Важно то, что этот режим является персистентным. Длительные вычисления показывают, что после того как иррегулярные пространственно-временные осцилляции захватывают всю область, динамика системы не претерпевает дальнейших изменений.

При этом изменения во времени концентраций u и v существенно меняются. Рисунок 2а демонстрирует "локальную" фазовую плоскость системы, полученную в фиксированной точке $\bar{x} = 480$ внутри области, захваченной иррегулярными пространственно-временными осцилляциями. Теперь траектории заполняют почти всю область внутри предельного цикла (такой предельный цикл характеризует формирование гладких структур). Ниже мы покажем, что такой режим динамики этой системы соответствует пространственно-временному хаосу (см. [59]).

Существенным свойством такой динамики системы является то, что иррегулярная структура распространяется

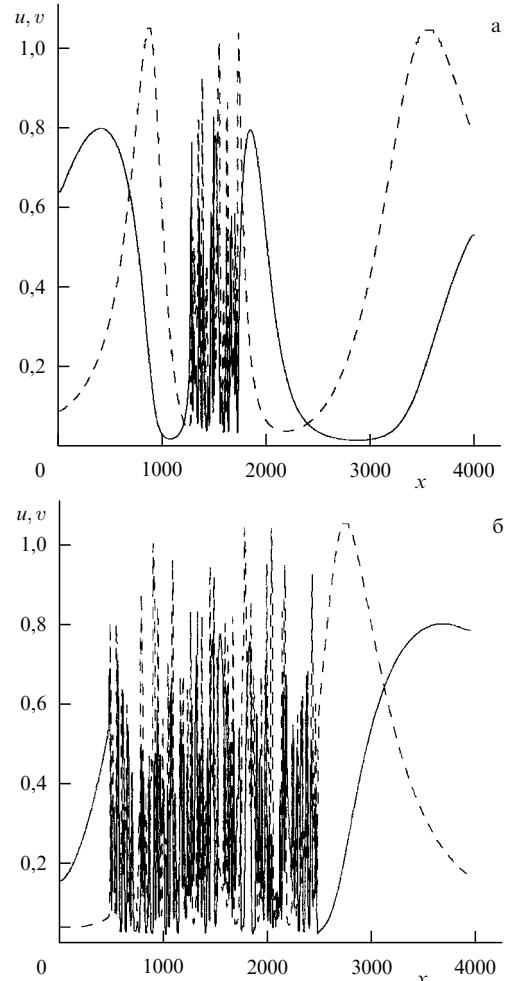


Рис. 1. Пространственное распределение популяций (сплошная линия — жертва, штриховая — хищник), вычисленное для случая, когда "регулярная фаза" постепенно замещается "хаотической фазой"; (а) $t = 640$, (б) $t = 2640$.

няется на всю область, так что в любой момент времени существуют границы, разделяющие области с различными динамическими режимами, т.е. области формирования резких иррегулярных структур и области с гладкими регулярными структурами. Результаты наших численных экспериментов показывают, что эти границы разделяются с примерно постоянной скоростью в противоположных направлениях, так что размер области хаотической динамики всегда возрастает. Этот феномен является существенно пространственно-временным: хаос существует в результате "вытеснения" регулярного режима хаотическим. Такая динамика этой системы, по-видимому, сходна с фазовым переходом между регулярной и хаотической "фазами".

Поскольку пространственное распределение видов существенно неоднородно, очевидно, наиболее информативным является подход, в рамках которого рассматриваются специально введенные величины, принимающие во внимание как временну́ю динамику, так и пространственную протяженность системы. Наиболее простым примером такой величины является пространственно усредненная плотность организмов (другие примеры будут рассмотрены ниже). Рисунок 2б представляет динамические изменения в фазовом пространстве

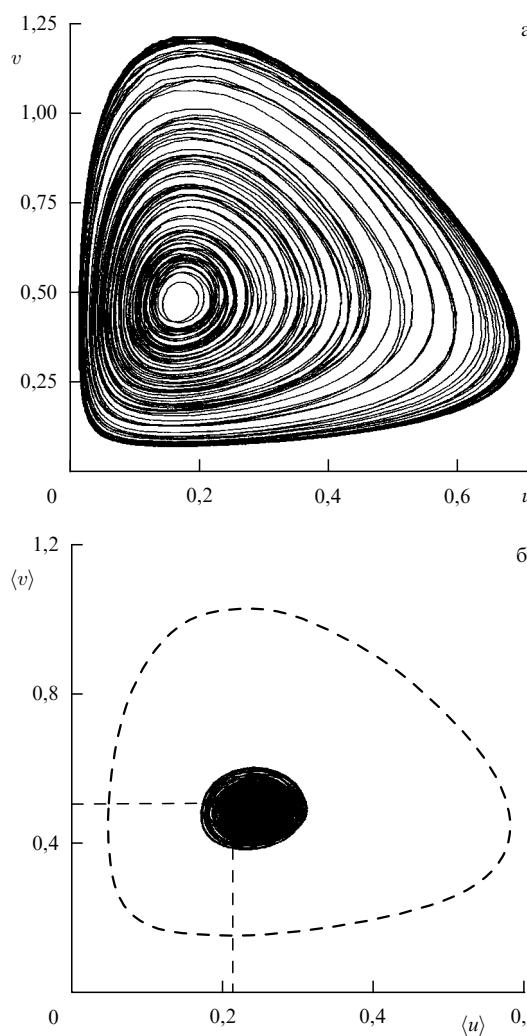


Рис. 2. Фазовые портреты системы, полученной в фиксированной точке внутри области, занятой иррегулярными пространственно-временными осцилляциями (а), и изменений пространственно усредненных плотностей жертвы и хищника, вычисленный для случая иррегулярной динамики системы (б); параметры приведены в тексте. Штриховая линия (б) отмечает предельный цикл пространственно однородной системы; прямые линии указывают локализацию устойчивого состояния.

$(\langle u \rangle, \langle v \rangle)$ при следующих значениях параметров:

$$k = 2,0, \quad r = 0,33, \quad h = 0,43.$$

В то время как траектория, соответствующая гладкой структуре (не показанная на этом рисунке), медленно приближается к предельному циклу (штриховая кризая), для режима, в котором возникает резко выраженная пространственная структура, траектория остается вблизи устойчивого состояния $\langle u \rangle = u_*$, $\langle v \rangle = v_*$, тесно заполняя область внутри некоторого домена, диаметр которого заметно меньше диаметра предельного цикла. Это означает, что амплитуда изменений во времени усредненной по пространству численности видов существенно меньше в случае гладких регулярных пространственных структур.

Необходимо отметить, что описанная выше "двуфазная" динамика системы (2.6), (2.7) не связана со специфическим выбором начальных условий в форме

(2.12), (2.13). В частности, например, для начальных условий

$$u(x, 0) = u_*, \quad (2.14)$$

$$v(x, 0) = v_* \text{ для } x \leq x_0 \text{ или } x \geq x_0 + S, \quad (2.15)$$

$$v(x, 0) = v_* + A \sin\left(\frac{2\pi(x - x_0)}{S}\right) \text{ для } x_0 \leq x \leq x_0 + S$$

пространственно однородное распределение (с периодическими изменениями во времени, характерными для предельного цикла) "выживает" только при очень малых значениях амплитуды A и/или при малых величинах возмущения S (см. [60] для более детального анализа). Для несколько больших, но все еще малых значений A и S начальное распределение (2.14), (2.15) эволюционирует, превращаясь в резко выраженные иррегулярные пространственно-временные структуры. "Зародыш хаотической фазы" первоначально появляется в окрестности начального конечного возмущения однородного стационарного состояния. При этом движущаяся поверхность раздела ограничивает домен, занятый иррегулярными пространственно-временными осцилляциями, и область с однородным пространственным распределением. Скорость распространения поверхности раздела может быть выражена в аналитическом виде [60].

Отметим, что при несколько более сложных, например, немонотонных начальных условиях динамика системы может иметь более сложный характер, а именно характеризоваться так называемой перемежаемостью; при этом домены, занятые регулярной и хаотической фазами, чередуются в пространстве (рис. 3). В данном случае мы рассматриваем следующие начальные условия:

$$u(x, 0) = u_* + \varepsilon(x - x_1)(x - x_2), \quad (2.16)$$

$$v(x, 0) = v_*. \quad (2.17)$$

При этом небольшое возмущение начальных условий приводит к формированию сложной пространственной структуры, в которой два домена, занятые резко выра-

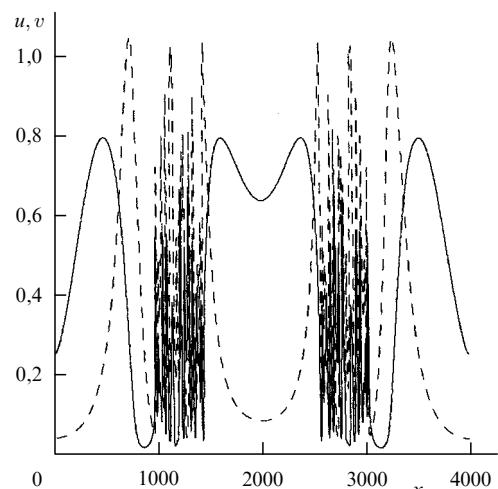


Рис. 3. "Перемежающаяся" пространственная структура, возникающая из немонотонных начальных условий (2.16), (2.17); параметры даны в тексте. Сплошная линия — жертва, штриховая — хищник.

женными структурами, разделяют области, занятые гладкими структурами. Рисунок 3 показывает распределение видов в момент $t = 600$, вычисленное для $\varepsilon = 10^{-8}$, $x_1 = 1200$, $x_2 = 2800$ (значения других параметров те же, что на рис. 1). Как и в предыдущем случае, размер хаотических доменов устойчиво растет, так что в конце концов они вытесняют регулярную фазу и занимают все пространство.

Результаты наших численных экспериментов, выполненных для различных типов начальных условий и различных значений параметров, показывают, что формирование резко выраженной структуры обычно начинается в окрестности точки/точек x_{cr} , где $u(x_{\text{cr}}, 0) = u_*$, $v(x_{\text{cr}}, 0) = v_*$. В том случае, когда начальные условия не содержат "критическую точку", факторы, определяющие положение "зародыша", остаются невыясненными.

Описанный выше сценарий формирования структур, по-видимому, существенно отличается от уже известных сценариев структурообразования в двухкомпонентных системах "реакция – диффузия" [4, 33, 58, 94, 136, 140, 147]. Отметим, что математическая модель (2.6), (2.7), описывающая формирование резко выраженных структур, является в некотором смысле минимальной, поскольку она не содержит обычных предположений и ограничений, например, относительно подвижности взаимодействующих видов или какой бы то ни было гетерогенности окружающей среды. В последующих разделах этой части обзора мы подробно рассматриваем этот новый механизм структурообразования. Вначале будут приведены свидетельства в пользу хаотической природы описанных выше иррегулярных пространственно-временных осцилляций. Затем для того, чтобы оценить, насколько соответствует этот механизм динамике экологических сообществ, будет проведено расширение полученных результатов на случай двумерных распределений.

2.3. Пространственно-временной хаос

В этом разделе мы покажем, что процесс формирования резко выраженных меняющихся во времени пятен в распределении видов соответствует пространственно-временному хаосу. Нужно заметить, что термин "хаос" имеет специальный смысл, и видимая нерегулярность в поведении системы, каким бы сложным оно ни было, не обязательно означает хаотическую динамику. В соответствии с определением хаос означает чувствительность к начальным условиям, когда малые изменения в начальном распределении видов приводят в последующем к большим изменениям в их распределении. Было показано, что эта характерная особенность хаоса неотъемлема от некоторых других свойств динамики таких систем, например от специфической "плоской" формы спектров Фурье динамических переменных и экспоненциального уменьшения автокорреляционной функции [158]. Таким образом, для выявления хаоса могут быть использованы самые разные методы.

Заметим, что концепция хаоса появилась вначале в связи с динамикой пространственно однородных систем. Между тем учет пространственной протяженности системы может сделать ее динамику гораздо более сложной, привести к появлению хаоса даже тогда, когда это невозможно в других случаях. А именно, в двухкомпонентных системах появление хаоса является прямым следствием формирования пространственных структур.

Это именно пространственно-временное явление, и, следовательно, для того, чтобы отличать его от "чисто" временной хаотической динамики однородных систем, по-видимому, более корректно использовать термин "пространственно-временной" хаос.

Хаотичность динамики формирования резко выраженных и меняющихся во времени структур подтверждается фактом чувствительности этой динамики по отношению к начальным условиям (подробнее см. в [264]). В результате небольшие изменения начальных условий спустя некоторое время T приводят к формированию совершенно различных пространственных распределений. Этот результат не зависит от способа численной оценки разницы между возмущенным и невозмущенным решениями. Соответствующее такому хаотическому поведению значение доминантной экспоненты Ляпунова является положительной величиной, и по оценке $\lambda \cong 0,001$.

Еще один способ демонстрации хаотической природы иррегулярных пространственно-временных осцилляций численности видов состоит в вычислении автокорреляционной функции. Состояние сообщества "хищник – жертва" естественным образом описывается двумя динамическими переменными u и v , т.е. плотностями жертвы и хищника соответственно. Поэтому в общем случае необходимо рассмотреть две автокорреляционные функции, а также кросс-корреляции. В данной работе мы ограничиваемся результатами, полученными для численности жертвы. Автокорреляционная функция для хищника демонстрирует качественно сходное поведение.

Необходимо отметить, что непосредственное использование стандартного определения автокорреляционной функции приводит к некоторым трудностям. В рамках обычного подхода в случае, когда динамическая переменная ψ является функцией переменной τ , которая может иметь смысл времени или положения в пространстве или какой-либо другой смысл, автокорреляционная функция определяется следующим выражением:

$$F(\xi) = \lim_{Z \rightarrow \infty} \frac{1}{Z} \int_0^Z \psi(\tau + \xi) \psi(\tau) d\tau. \quad (2.18)$$

В рассматриваемом нами случае плотность жертвы зависит от двух переменных, определяющих положение в пространстве и время. Следовательно, попытка использовать определение (2.18) для того, чтобы охарактеризовать пространственную структуру системы, приводит к следующему выражению:

$$\bar{F}(\xi, t) = \lim_{Z \rightarrow \infty} \frac{1}{Z} \int_0^Z u(x + \xi, t) u(x, t) dx. \quad (2.19)$$

Выражение (2.19) имеет ряд очевидных недостатков. Во-первых, автокорреляционная функция, вычисленная по формуле (2.19), зависит не только от расстояния ξ , но также от времени. Ситуация, когда свойства $\bar{F}(\xi)$ зависят и от времени, является довольно экзотической и затрудняет интерпретацию результатов. С другой стороны, поскольку исследуемые структуры изменяются во времени, подходящее к нашему случаю определение автокорреляционной функции, по-видимому, должно учитывать как пространственные, так и временные аспекты поведения системы. Еще одна проблема состоит в том, что для получения в ходе компьютерного моделирования разумных результатов величина Z в уравнении (2.19)

должна быть выбрана очень большой. Практически это означает, что вычислительная сетка должна состоять по крайней мере из нескольких десятков тысяч узлов, что вряд ли возможно.

С целью преодоления этих трудностей мы рассматриваем модифицированное определение автокорреляционной функции, в рамках которого усреднение по пространству заменяется усреднением по времени:

$$K(\xi) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T u(x_0 + \xi, t) u(x_0, t) dt. \quad (2.20)$$

Заметим, что уравнение (2.20) включает обычное определение как частный случай, если система является эргодической. Отметим также, что хотя величина K формально зависит от параметра x_0 , результаты численного моделирования, проведенного при различных значениях x_0 , не выявляют какой бы то ни было зависимости от x_0 .

Автокорреляционная функция $K(\xi)$, вычисленная в соответствии с (2.20), показана на рис. 4. Вычисления проводились при следующих значениях параметров: $k = 2,0$, $r = 0,2$, $H = 0,3$, $x_0 = 100$, на интервале от $t = 4000$ до $t = 12000$; сплошная линия соответствует случаю иррегулярной динамики (формированию резко выраженных структур), штриховая соответствует регулярной динамике (гладким пространственным структурам).

Таким образом, можно видеть, что в случае регулярной динамики пространственно-временное поведение системы хорошо скоррелировано по всей области. Более того, поскольку режим, характеризующийся возникновением гладких пространственных структур, представляет собой медленную релаксацию к однородному пространственному распределению, автокорреляционная функция постепенно изменяется во времени таким образом, что корреляции изменений во времени между различными точками пространства возрастают. В пределе бесконечного времени временные осцилляции во всей системе становятся синхронными и $K(\xi) \equiv 1$.

В противоположность этому показанное на рис. 4 поведение автокорреляционной функции в случае фор-

мирования резко выраженных пространственных структур является типичным для хаотической динамики (ср. [158]). Отметим, что иррегулярные осцилляции $K(\xi)$ конечной (ненулевой) амплитуды (см. рис. 4) являются следствием конечности интервала усреднения T ; результаты наших численных экспериментов показывают, что их амплитуда стремится к нулю по мере того как увеличивается T . Поскольку модифицированное нами определение (2.20) автокорреляционной функции принимает во внимание как пространственные, так и временные аспекты динамики популяций, динамический режим, соответствующий формированию резко выраженных пространственных структур, может быть классифицирован как пространственно-временной хаос. Этот вывод находится в соответствии с недавними результатами, полученными Петровским и Мальхё; см. работу [59], где пространственно-временной хаос в системе "хищник – жертва" описан в терминах изменений во времени плотностей популяций, усредненных по пространству.

2.4. Формирование структур в двумерном случае

Теперь мы распространим результаты, полученные выше, на случай двух измерений. В этом случае уравнения (2.6), (2.7) принимают следующий вид:

$$\frac{\partial u(x, y, t)}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} + u(1 - u) - \frac{u}{u + h} v, \quad (2.21)$$

$$\frac{\partial v(x, y, t)}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + k \frac{u}{u + h} v - mv. \quad (2.22)$$

В уравнениях (2.21), (2.22) $0 < x < L_x$, $0 < y < L_y$. Уравнения (2.21), (2.22) описывают динамику водного сообщества в горизонтальном слое; вертикальное распределение видов в пределах этого слоя предполагается однородным.

Уравнения (2.21), (2.22) решались численно. При этом в разных компьютерных экспериментах выбор длины L_x и ширины L_y области может меняться. Для демонстрируемых ниже результатов $L_x = 900$, $L_y = 300$. Границные условия выбирались таким образом, чтобы обеспечить нулевой поток через границу. Как и в рассмотренных выше случаях, тип динамики системы в некоторой мере зависел от выбора начальных условий. Для абсолютно однородного начального распределения видов система остается однородной в любой момент времени и никакие пространственные структуры при этом не возникают. В случае слабого возмущения однородных начальных условий (формы возмущений при этом могут быть различными; ср. (2.12), (2.13) и (2.14), (2.15)) возникают гладкие пространственные структуры, которые не являются устойчивыми и постепенно трансформируются в однородное пространственное распределение. Однако для несколько более сильных возмущений однородных начальных распределений в системе возникают резко выраженные иррегулярные пространственные структуры, которые не исчезают со временем.

В данной работе мы представляем результаты двух компьютерных экспериментов, отличающихся по начальным условиям. В первом случае начальное распределение видов задавалось двумерным обобщением формул (2.16), (2.17). А именно,

$$u(x, y, 0) = u_* - \varepsilon_1(x - 0,1y - 225)(x - 0,1y - 675), \quad (2.23)$$

$$v(x, y, 0) = v_* - \varepsilon_2(x - 450) - \varepsilon_3(y - 150), \quad (2.24)$$

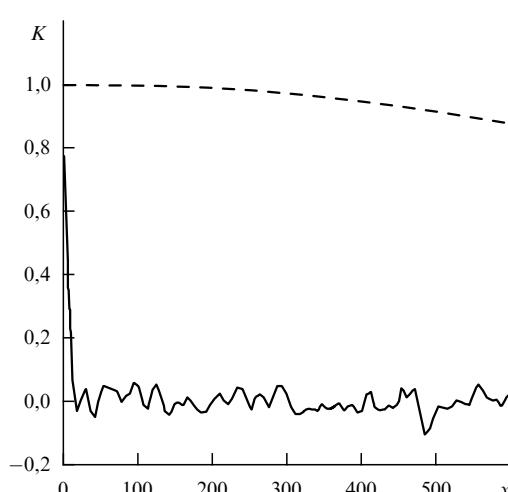


Рис. 4. Автокорреляционная функция $K(\xi)$, вычисленная для режимов, когда происходит формирование резко выраженных структур (сплошная линия) и когда формируются гладкие структуры (штриховая линия).

где $\varepsilon_1 = 2 \times 10^{-7}$, $\varepsilon_2 = 3 \times 10^{-5}$ и $\varepsilon_3 = 1,2 \times 10^{-4}$ (отметим, что начальные условия умышленно задавались несимметричными для того, чтобы сделать более выраженным возможное влияние углов области, в пределах которой проводилось интегрирование). Величины параметров в уравнениях (2.21), (2.22) задавались следующим образом: $k = 2,0$, $r = 0,3$, $h = 0,4$.

На рисунке 5 показаны примеры мгновенных пространственных распределений видов в различные моменты времени: (а) $t = 0$, (б) $t = 150$, (в) $t = 200$, (г) $t = 300$, (д) $t = 400$ и (е) $t = 1000$. Поскольку оба вида демонстрируют качественно сходное поведение (за исключением ранних стадий процесса, когда существенно сказываются начальные условия), показаны только распределения жертвы (фитопланктона).

Таким образом, для двумерной системы (2.21), (2.22) формированию иррегулярной пятнистой структуры (рис. 5е) может предшествовать эволюция спиральной пространственной структуры. Центр каждой спирали располагается в некоторой критической точке, т.е. в

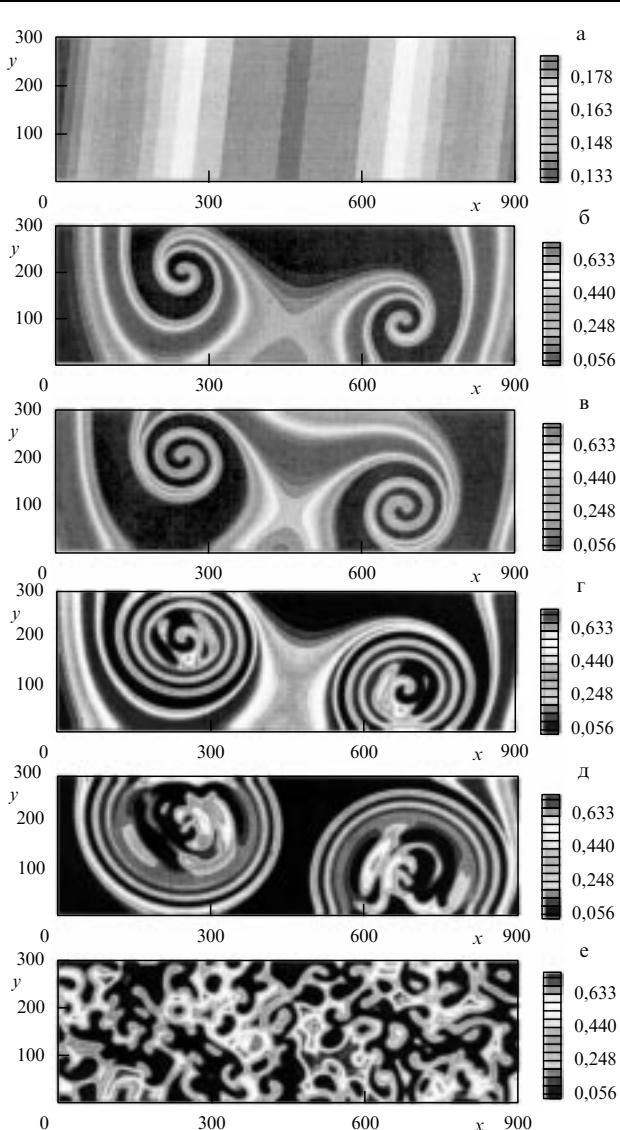


Рис. 5. Пространственное распределение жертвы (фитопланктон) в моменты (а) $t = 0$, (б) $t = 150$, (в) $t = 200$, (г) $t = 300$, (д) $t = 400$ и (е) $t = 1000$; параметры приведены в тексте. Иррегулярная пятнистая структура возникает в результате разрушения спиралей.

такой точке $(x_{\text{cr}}, y_{\text{cr}})$, где $u(x_{\text{cr}}, y_{\text{cr}}) = u_*$, $v(x_{\text{cr}}, y_{\text{cr}}) = v_*$. Легко увидеть, что распределение (2.23), (2.24) содержит только две таких точки; для других начальных условий число спиралей может быть другим. После формирования (рис. 5б) спирали постепенно, в течение некоторого времени, увеличиваются в размере, их пространственная структура становится более отчетливой (ср. рис. 5б и 5в). Развал спиралей начинается в их центре (рис. 5г). Зародившись, "эмбрион" пятнистой структуры демонстрирует устойчивый рост (ср. рис. 5г и 5д), и в конце концов пятнистая пространственная структура начинает превалировать во всей области интегрирования.

Во втором случае начальные условия описывают пятно фитопланктона (жертвы), помещенное в область, заполненную зоопланктоном (хищником), распределение которого характеризуется постоянным градиентом плотности:

$$u(x, y, 0) = u_* - \varepsilon_1(x - 180)(x - 720) - \varepsilon_2(y - 90)(y - 210), \quad (2.25)$$

$$v(x, y, 0) = v_* - \varepsilon_3(x - 450) - \varepsilon_4(y - 135), \quad (2.26)$$

где $\varepsilon_1 = 2 \times 10^{-7}$, $\varepsilon_2 = 6 \times 10^{-7}$, $\varepsilon_3 = 3 \times 10^{-5}$, $\varepsilon_4 = 6 \times 10^{-5}$.

Рисунок 6 показывает мгновенное распределение планктона, полученное при (а) $t = 0$, (б) $t = 120$, (в) $t = 160$, (г) $t = 300$, (д) $t = 400$ и (е) $t = 1200$ для следующих значений параметров: $k = 2,0$, $r = 0,3$, $h = 0,4$. Хотя при этих начальных условиях динамика системы, предшествующая формированию пятнистой пространственной структуры, отличается несколько меньшей регулярностью, она, видимо, развивается по тому же сценарию. Сначала, как и раньше, появляются спирали, центры которых располагаются в критических точках (ср. рис. 6б и 6в), хотя форма спиралей не так совершенна, как в предыдущем случае. Развал спиралей приводит к формированию двух растущих зародышей пятнистой пространственной структуры (ср. рис. 6г и 6д) и, наконец, к образованию иррегулярного пятнистого распределения во всей области интегрирования.

Необходимо отметить, что формирование спиральной структуры в пространственном распределении планктона может пролить новый свет на некоторые хорошо известные проблемы. Широко известно существование диполь-подобных структур в распределении планктона в океане, которое обычно связывается с так называемой грибоподобной структурой поля advективных течений [159]. Здесь мы показали, что структура такого типа может появляться в результате трофических взаимодействий типа "хищник–жертва" в водных сообществах и не обязательно должна быть связана с гидродинамикой океана.

Таким образом, можно видеть, что, хотя на "промежуточных" временах динамика системы может быть достаточно регулярной (ср. рис. 5б и 5в), на больших временах эволюция пространственного распределения видов приводит к формированию иррегулярной пятнистой структуры (ср. рис. 5е и 6е). Эти пространственные структуры видимым образом согласуются с данными полевых наблюдений над жизнедеятельностью планктонных систем (ср. [76, 79, 151, 153]). Для оценки соответствия рассмотренного здесь механизма структурообразования и пятнистого пространственного распре-

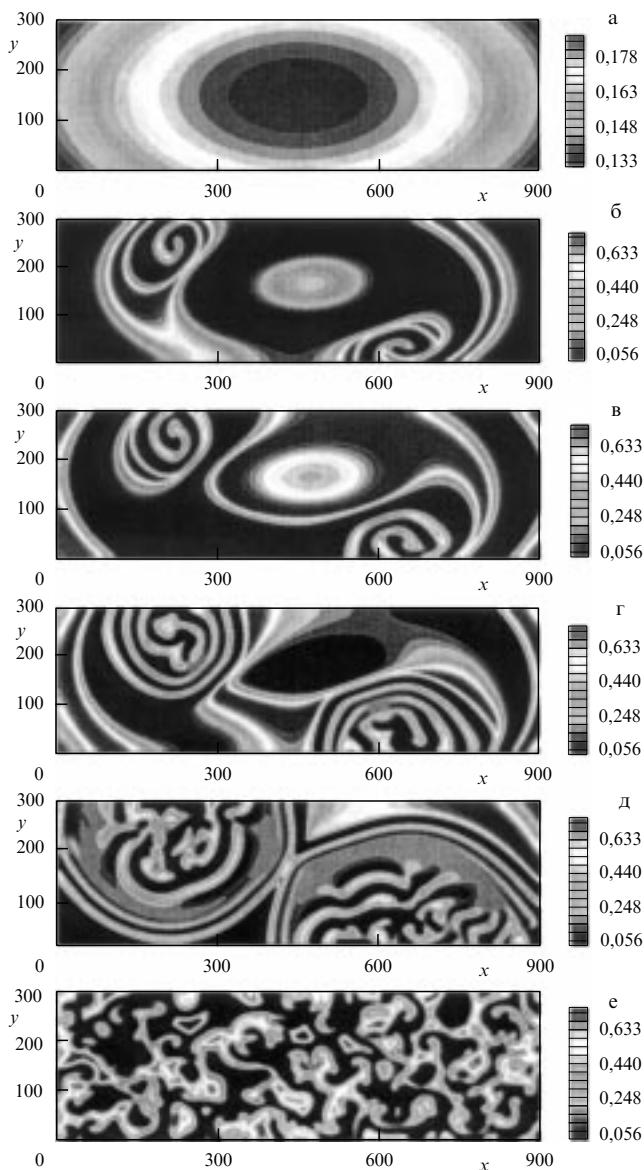


Рис. 6. Пространственное распределение жертвы (фитопланктон) в моменты (а) $t = 0$, (б) $t = 120$, (в) $t = 160$, (г) $t = 300$, (д) $t = 400$ и (е) $t = 1200$; параметры приведены в тексте.

деления планктона в морской среде необходимо поднять вопрос о характерном размере формирующихся пространственных структур. Анализ результатов, представленных на рис. 5е и бе, а также поведение автокорреляционной функции $K(\zeta)$ (ср. рис. 4) указывают на то, что существует характерный существенный размер этих пространственных структур, и оценки его величины дают область между 10 и 25 безразмерными единицами. В соответствии с уравнениями (2.5) значение этой величины в размерных единицах зависит от максимальной скорости роста фитопланктона и коэффициента турбулентной диффузии. Величина максимальной скорости роста α зависит от времени года и для сезона цветения ее оценки дают значения от 4×10^{-5} до 10^{-5} (что соответствует значениям времени удвоения биомассы фитопланктона в пределах от 6 ч до 48 ч). Ситуация с турбулентной диффузией несколько сложнее. В открытом море интенсивность турбулентного перемешивания обычно отчетливо зависит от

характерного размера изучаемого явления [92, 160, 161]. В частности, для диффузии одиночного пятна планктона это означает, что коэффициент диффузии может увеличиваться со временем [162]. Однако это свойство турбулентного перемешивания в гораздо меньшей степени проявляется в прибрежных областях, т.е. в бухтах, заливах и т.п. В этом случае так называемой турбулентности на малых шкалах оценки коэффициента турбулентной диффузии дают значение $D = 10^3 \text{ см}^2 \text{ с}^{-1}$ [160, 163]. Итак, принимая во внимание оценки для D и α , а также уравнение (2.5), мы получаем, что безразмерная единица длины соответствует примерно 50–100 м в исходных размерных единицах. Это дает в качестве характерной длины пространственной структуры величину порядка 1 км, что согласуется с характерным размером пространственных структур планктона, полученным в результате полевых наблюдений [73, 74, 77].

3. Взаимосвязь между формированием пространственно-временных планктонных структур и плаванием косяков питающейся планктоном рыбы

3.1. О чем этот раздел

В предыдущем разделе была продемонстрирована эффективность "классических" непрерывных моделей поведения двух взаимодействующих видов для описания процессов структурообразования в планктонном сообществе. Однако такое непрерывное описание, базирующееся на обычных дифференциальных уравнениях или на дифференциальных уравнениях в частных производных, часто не дает возможности рассматривать индивидуальное целенаправленное поведение моделируемых видов в окружающей их среде, а также их взаимную адаптацию. Начатая Голландом [164] и продолжающаяся сегодня разработка концепции сложных адаптивных систем вместе с развитием моделирования стратегий индивидуального поведения частично снимают эту проблему. Обычно реализуемый при этом подход состоит в том, что несколько так называемых "агентов" ведут себя в соответствии с весьма ограниченным набором определенных правил, которые задают рост, взаимодействие и движение этих агентов, а также их взаимодействие с окружающей средой. Набор этих правил, определенный на некоторой микроскале, может обуславливать возникновение временных, пространственных, пространственно-временных или функциональных макроструктур.

В этом разделе эта концепция будет использована для исследования динамики системы взаимодействующих популяций рыбы и планктона. В рамках такого подхода представлена гибридная модель, в которой осуществляется взаимный контроль пространственно-временной непрерывной динамики двух взаимодействующих и пространственно распределенных популяций (фитопланктон и зоопланктон) и задаваемого правилами поведения дискретного агента (рыбного косяка). Подобная техника гибридного моделирования ранее уже использовалась для описания процессов морфогенеза в образуемых клетками тканях [166].

Процесс агрегации отдельных рыб и сохранения косяков под давлением окружающей среды или социаль-

ных факторов ранее исследовался многими авторами [23, 25, 167–178] и здесь рассматриваться не будет.

Важно отметить, что взаимодействия хищника и жертвы являются базисными в любой трофической цепи. Однако такого рода взаимодействия использовались также для моделирования классовой борьбы в ее марксистском понимании; при этом скорость изменения занятости играла роль жертвы, в то время как доля затрат на заработную плату выступала в роли хищника (см. [180]). Кроме того, связь экологических и экономических систем хорошо известна, например, в приложении к рыбному промыслу [181].

3.2. Модель системы

"питательный субстрат – планктон – рыба"

3.2.1. Непрерывная динамика планктона. Мы рассматриваем четырехкомпонентную модель "питательный субстрат – фитопланктон – зоопланктон – рыба", в рамках которой динамика популяций фитопланктона $P(X, Y, \tau)$ и питающегося фитопланктом зоопланктона $H(X, Y, \tau)$ в любой точке (X, Y) и в момент τ задается следующими уравнениями типа реакция – диффузия:

$$\frac{\partial P}{\partial \tau} = RP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - \frac{AC_1 P}{C_2 + P} H + D_P \Delta P, \quad (3.1)$$

$$\frac{\partial H}{\partial \tau} = \frac{C_1 P}{C_2 + P} H - MH - F \frac{H^2}{C_3^2 + H^2} + D_H \Delta H. \quad (3.2)$$

Параметры R , K , M и $1/A$ определяют соответственно собственную скорость роста и ограничение на прирост биомассы фитопланктона, скорость гибели зоопланктона и эффективность ассимиляции им пищи. Константы C_1 , C_2 и C_3 задают ограничения на прирост биомассы зоопланктона; F — скорость потребления зоопланктона рыбой; D_P и D_H — коэффициенты диффузии фито- и зоопланктона соответственно; Δ — двумерный лапласиан. Изменение массы фитопланктона в результате его потребления зоопланкtonом описывается функциональной реакцией II типа, в то время как потребление зоопланктона рыбой описывается сигмоидальной функциональной реакцией III типа, что соответствует предположениям, заложенным в модель Шеффера [44].

Локальная кинетика модели, т.е. кинетика в предположении $D_P = D_H = 0$, детально исследовалась в работах [41, 44]. В отсутствие зоопланктона насыщающееся значение плотности фитопланктона равно K . Полагая вначале зоопланктон нединамическим хищником, т.е. при условии $\partial H / \partial \tau = 0$, легко показать возможность существования двух стационарных значений плотности фитопланктона при условии, что плотность зоопланктона не очень велика; высокая плотность зоопланктона ведет к единственному стационарному низкому значению плотности фитопланктона, и наоборот. Динамический зоопланктон может индуцировать типичные для системы "хищник – жертва" осцилляции, порождаемые предельным циклом, а добавление эффектов, связанных с питающейся зоопланктом рыбой и учитываемых последним кинетическим слагаемым в уравнении (3.2), восстанавливает возможность существования бистабильного состояния. В отсутствие внешнего или внутреннего шума начальное состояние системы определяет, какое из двух стационарных со-

стояний будет реализовано. Флуктуации, которые могут быть связаны с естественными шумами, равно как возможные экстремальные события, могут индуцировать переходы от одного стационарного состояния к другому.

Поведение локальной модели под воздействием сезонных изменений исследовалось также в работах [45, 71, 72]. Эти сезонные воздействия обусловливаются естественной вариабельностью температуры, освещенности и запасов пищи. При этом локальные предельные циклы, характерные для системы "хищник – жертва", могут трансформироваться в квазипериодические и хаотичные осцилляции, а локально стационарные состояния просто будут осциллировать с частотой, задаваемой внешним воздействием.

Учет диффузии позволяет выявить возможность возникновения индуцированных ею неоднородных распределений планктона, которые оказываются устойчивыми даже при наличии слабых сезонных воздействий [46], однако возникновение таких пространственных структур обязательно связано с различием в значениях коэффициентов диффузии хищника и жертвы [4, 33]. При равных коэффициентах диффузии изменяющееся во времени распределение пятен может иметь место, когда неустойчивость однородного распределения планктона обусловлена процессами роста, взаимодействиями между популяциями, диффузией и адвекцией [141] или когда имеется пространственный градиент некоторых параметров, например концентрации питательного субстрата [58].

Гидродинамические силы и индуцированные ими пространственно-временные распределения потоков часто управляют или накладывают ограничения на структуры, формируемые дрейфующими и плавающими веществами. Гидродинамические процессы обычно протекают более быстро по сравнению с биологическими процессами, характерными для планктона, что позволяет применять технику разделения переменных [147], обсуждение которой выходит за рамки этого раздела. В данном разделе рассматриваются физически однородные отрезки времени и пространства.

Модель (3.1), (3.2) для удобства упрощается путем введения безразмерных переменных. Как и в работе Паскуаль [58], в данной работе вводятся безразмерные плотности $p = P/K$ и $h = AH/K$. Пространственная шкала задается характерной длиной L/k , которая равна общей длине L рассматриваемой области, деленной на целое число k , определяющее масштаб моделируемых пространственных структур. Время масштабируется характерным значением скорости роста фитопланктона R_0 . Таким образом,

$$x = \frac{kX}{L}, \quad y = \frac{kY}{L}, \quad t = \tau R_0.$$

В этом случае уравнения (3.1), (3.2) преобразуются к следующему виду:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = rp(1 - p) - \frac{ap}{1 + bp} h + d_p \Delta p, \quad (3.3)$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = \frac{ap}{1 + bp} h - mh - f \frac{gh^2}{1 + g^2 h^2} + d_h \Delta h, \quad (3.4)$$

где новые параметры суть

$$\begin{aligned} r &= \frac{R}{R_0}, & a &= \frac{C_1 K}{C_2 R_0}, & b &= \frac{K}{C_2}, & m &= \frac{M}{R_0}, \\ f &= \frac{F}{C_3 R_0}, & g &= \frac{K}{C_3 A}, & d_p &= \frac{k^2 D_p}{L^2 R_0}, & d_h &= \frac{k^2 D_H}{L^2 R_0}. \end{aligned}$$

Представленные в данной работе результаты базируются на численном моделировании при наборе параметров $r = 2$, $a = 5$, $b = 5$, $m = 0,6$, $g = 2,5$, выбранном таким образом, чтобы динамика планктона в каждой точке при $f = 0$ описывалась предельным циклом.

Часто предполагается, что в естественных условиях скорость диффузии планктона определяется турбулентной диффузией. Принимая во внимание это обстоятельство, мы рассматриваем как фито-, так и зоопланктон как пассивные примеси, движение которых задается турбулентными потоками воды [182–185]. В этом случае $d_p = d_h = d$. Используя соотношение между турбулентной диффузией и характерным для океана пространственным масштабом исследуемого явления [92, 161], можно показать, что при характерной скорости роста $R_0 = 10^{-5} \text{ с}^{-1}$ (что составляет одно деление в день — величину, типичную для роста фитопланктона) и для характерного пространственного масштаба $L/k = 1 \text{ км}$ (типичного для пространственных структур, формируемых планктом) d составляет около 5×10^{-2} .

Для численного интегрирования уравнений (3.3), (3.4) мы использовали простую разностную схему. Двумерное пространство покрывалось прямоугольной сеткой 64×64 финитных квадратных элементов единичной длины. Шаг по времени составлял 0,01. Повторы процесса интегрирования при меньшем шаге продемонстрировали независимость численных результатов от его значения, тем самым подтверждив достаточную точность, которая обеспечивается выбранным шагом по времени. Границные условия были выбраны периодическими по обоим направлениям в пространстве.

3.2.2. Дискретная динамика рыбного косяка. Обычно предполагается, что в моделях взаимодействия планктона и рыбы скорость потребления планктона рыбой является константой (параметром модели) [44, 55, 72]. Это означает, что рыба в любой момент времени распределена в пространстве однородно. Но хорошо известно, что рыба может формировать подвижные косяки. Для таких рыбных косяков, занимающих пространственно ограниченные области, f является не константой, а функцией плотности зоопланктона h , времени t и пространства (x, y) , т.е. в уравнении (3.2) $f = f(h, t, x, y)$. Функция f описывает зависящее от плотности планктона движение рыбного косяка в более богатые пищей области. Такое движение может быть промоделировано самыми разными способами [167, 186].

В данной работе мы предполагаем, что поведение рыбного косяка подчиняется правилам, предложенными Эбенхохом [187]. А именно, локализованный в пространстве рыбный косяк перемещается в поисках пищи в ближайшую область с наиболее богатым содержанием пищи при условии, что плотность зоопланктона в районе нахождения косяка уменьшена в процессе его потребления рыбой до (или ниже) некоторого порогового уровня h_{th} , в результате чего градиент плотности зоопланктона на границе этого района становится выше

определенной пороговой величины δh_{th} , но не ранее некоторого времени ожидания τ_{th} .

Правила Эбенхоха соответствуют наблюдениям движения рыбных косяков в естественных условиях [167, 187–189]. Однако с целью упрощения этих правил предполагается, что рыбные косяки движутся независимо от других рыб и что их специфические характеристики (такие, как размер, скорость и время ожидания) сохраняются неизменными. Модель (3.3), (3.4) с функцией f , описывающей движение рыбного косяка в соответствии с автоматными правилами Эбенхоха, сочетает в себе характерные свойства клеточного автомата и модели на базе уравнений в частных производных.

Расчет движений рыбы проводился с учетом правил Эбенхоха. Скорость потребления зоопланктона рыбой $f_{ij}^{(n)}$ при этом равна f_0 , если на временному шаге $n \delta t$ рыбный косяк находится в положении (i, j) , в противном случае эта скорость равна нулю. Возникающий в ходе потребления зоопланктона градиент его плотности численно определялся в соответствии с формулой

$$(\xi \nabla h)_{ij}^{(n)} = |\xi_x| h_{i+\text{sign}(\xi_x), j}^{(n)} + |\xi_y| h_{i, j+\text{sign}(\xi_y)}^{(n)} - h_{ij}^{(n)}. \quad (3.5)$$

3.3. Формирование пространственных структур планктона в результате движения рыбного косяка

Рисунок 7 демонстрирует пространственные структуры фитопланктона и зоопланктона, которые возникают в результате взаимодействия планктона с рыбным косяком. Видно, что плотность фитопланктона ниже там, где плотность зоопланктона выше, и наоборот. Во многих ранних работах наблюдатели отмечали такую обратную взаимосвязь фито- и зоопланктона [73]. Очевидно, она обусловлена потреблением фитопланктона зоопланктом. В результате блокируется проникновение фитопланктона в районы, занятые пятнами зоопланктона.

На рисунке 7 видны спиральные волны, формируемые фитопланктом и зоопланктом. Двух- и трехмерные спиральные волны возникают в физических, химических и биологических возбудимых средах [190–194]. Такие волны, к примеру, играют существенную роль в нарушениях сердечного ритма и в биологическом морфогенезе. В океане они могут выглядеть как циркуляторные движения пятен планктона в километровом диапазоне [111]. Процесс формирования подобных волн подробно рассмотрен в работах [181, 264]. Показано, что такие спирали являются устойчивыми на протяжении 10^6 итераций, что соответствует более чем 50 годам реального времени. Однако они оказались чувствительными к физическим возмущениям, таким, как сдвиговые течения [195] и градиенты питательных субстратов [182].

Интересно, что при малых значениях скорости f потребления рыбой зоопланктона подвижность рыбного косяка резко падает и спиральные волны не формируются. В этом случае возникают точечные источники (рис. 8).

Формирование как спиральных волн (см. рис. 7), так и точечных источников (см. рис. 8) сопровождается резким уменьшением осцилляций усредненных по пространству значений плотности планктона

$$\langle p \rangle = \frac{1}{S} \int_{(S)} p(x, y, t) dx dy, \quad \langle h \rangle = \frac{1}{S} \int_{(S)} h(x, y, t) dx dy, \quad (3.6)$$

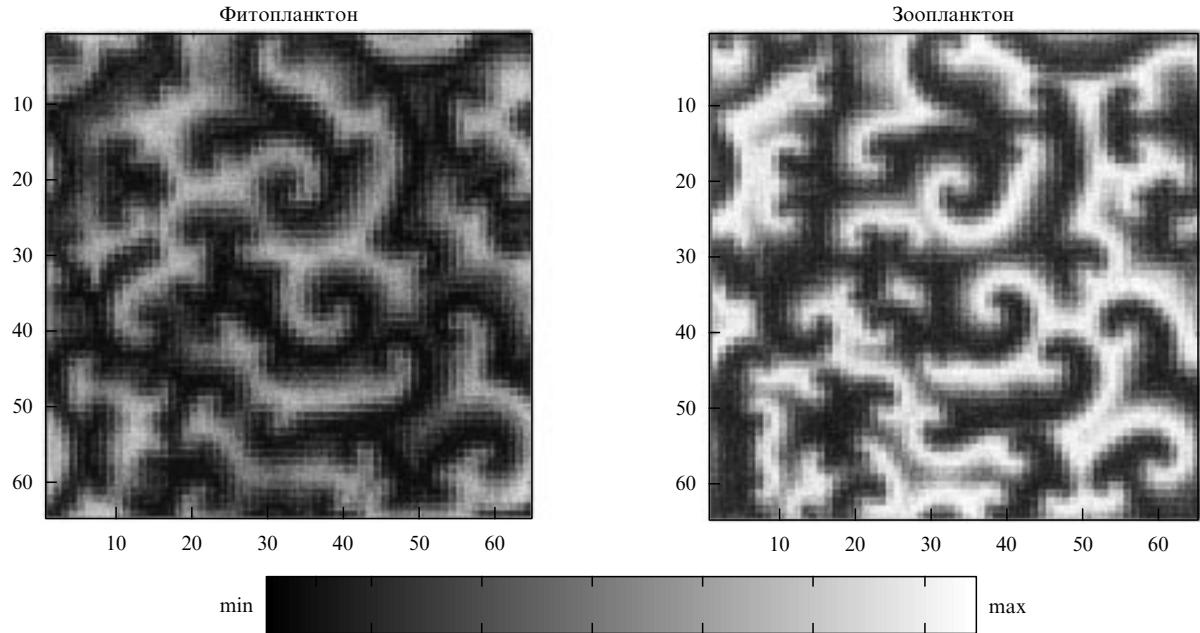


Рис. 7. Пространственные распределения фитопланктона и зоопланктона, полученные с применением модели (3.3), (3.4). Шкала плотностей приведена в нижней части рисунка; $f = 2$.

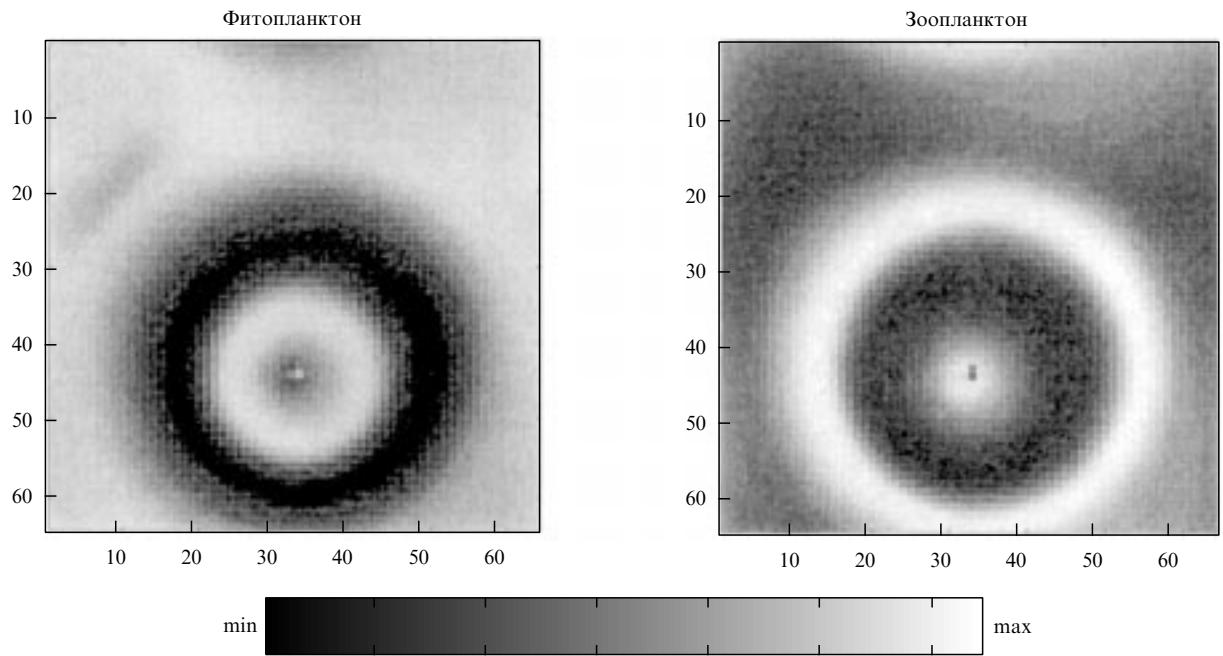


Рис. 8. Волны планктона, испускаемые точечным источником при $f = 1$. Шкала плотности приведена в нижней части рисунка.

где $S = k^2$, $k = 64$. Оказывается, что в отличие от осцилляций плотности планктона при $f = 2$ колебания этой плотности при $f = 1$ характеризуются апериодическими всплесками, возникающими в моменты резких изменений локализации рыбного косяка (рис. 9).

Таким образом, динамика планктона может зависеть от движения рыбного косяка [183]. Следовательно, анализ этого движения представляет особый интерес для исследования взаимодействий в системе "планктон–рыба".

3.4. Случайные блуждания рыбного косяка

как результат взаимодействия рыбы и планктона

3.4.1. Регулярность иррегулярных блужданий. Движение рыбных косяков контролируется различными биотическими и абиотическими факторами окружающей среды, такими, как свет, температура, соленость, запас питательных субстратов (например, планктона) и т.д. [167, 186]. С другой стороны, показано, что движения рыбного косяка, существенно зависящие от взаимодействий в системе "планктон–рыба" [167, 183, 187, 189], в свою

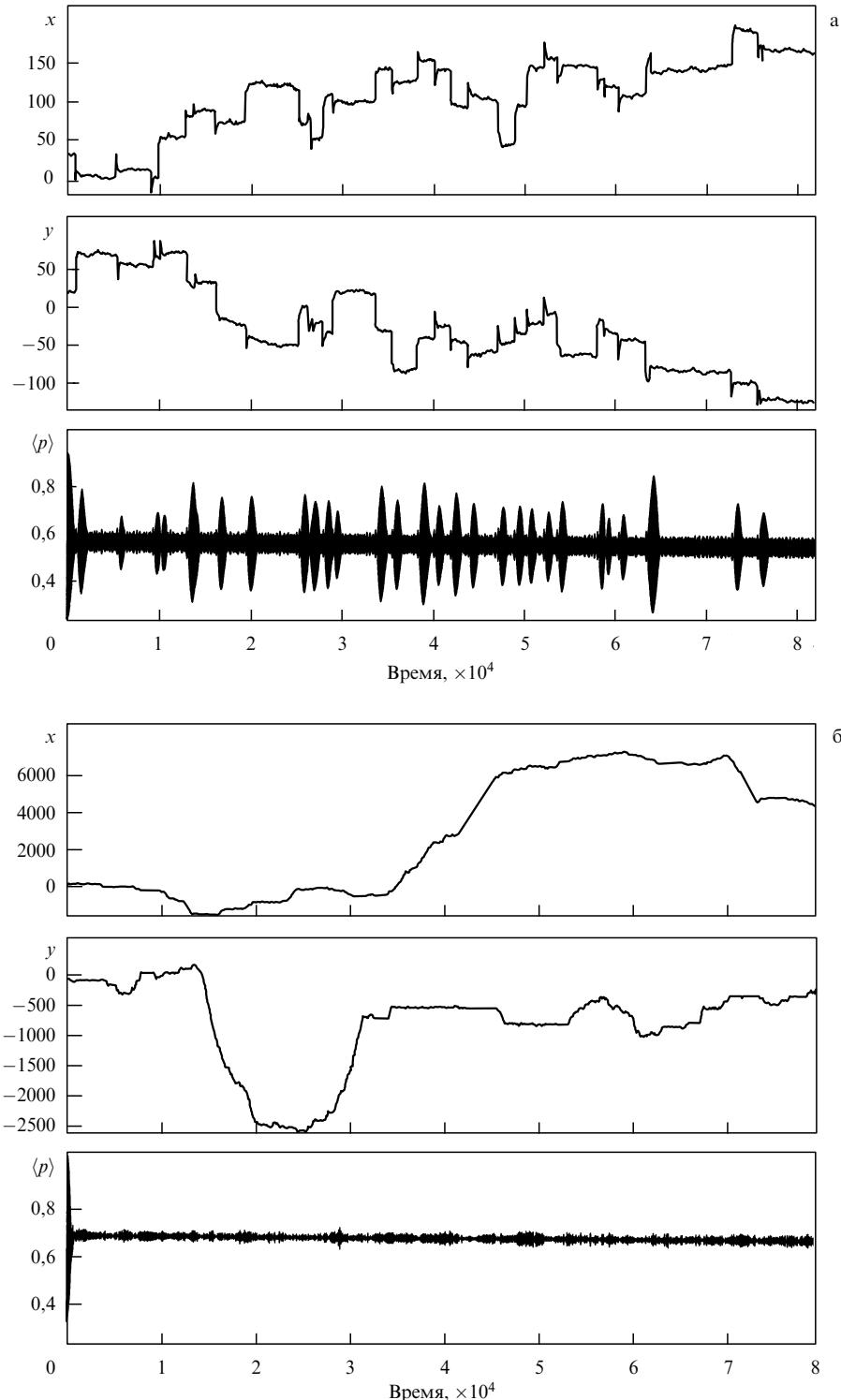


Рис. 9. (а) Проекции движения рыбного косяка на оси x и y и осцилляции усредненной плотности фитопланктона $\langle p \rangle$ при $f = 1$. (б) Проекции движения рыбного косяка на оси x и y и осцилляции усредненной плотности фитопланктона $\langle p \rangle$ при $f = 2$. Колебания усредненной плотности зоопланктона $\langle h \rangle$ (не показаны) сдвинуты по фазе и качественно сходны с колебаниями усредненной плотности фитопланктона.

очередь влияют на динамику планктона [183]. Неудивительно поэтому, что движение рыбного косяка, определяемое взаимодействием рыб и их окружения, может быть в высшей степени неупорядоченным [183, 184].

Неупорядоченное поведение характеризуется иррегулярностью и описывается иррегулярными функциями. Иррегулярные функции могут проявлять как 1) свойства самоаффинности, так и 2) мультиаффинные свойства.

Если такая функция (F) представляет собой некоторый стохастический процесс, она может быть задана следующим образом [196–199]:

$$\langle |F(x + l) - F(x)| \rangle \sim l^H \quad (3.7)$$

(где $\langle \dots \rangle$ означает усреднение) для случая 1) и

$$|F(x + l) - F(x)| \sim l^{h(x)} \quad (3.8)$$

для случая 2). Показатель степени H в уравнении (3.7) называется *экспонентой Хёрста*. Отметим, что, если $H < 1$, F суть недифференцируемая функция, и чем меньше показатель степени H , тем более сингулярна функция F . Таким образом, экспонента Хёрста характеризует степень глобальной иррегулярности функции F . Показатель степени $h(x)$ в уравнении (3.8) называется *экспонентой Хёльдера*. Он является мерой иррегулярности функции F в точке x . Чем больше экспонента Хёльдера, тем более регулярной является функция F . Самоподобные функции при этом квалифицируются как фрактальные, в то время как мультиаффинные функции квалифицируются как мультифрактальные [198–200]. Мультифрактальные функции могут характеризоваться мультифрактальным спектром $D(h)$, который описывает распределение хёльдеровских экспонент и является хаусдорфовой размерностью такого подмножества, для которого экспонента Хёльдера равна h :

$$D(h) = \dim_H [x | h(x) = h], \quad (3.9)$$

где в общем случае h может принимать как положительные, так и отрицательные значения [198, 200, 201].

Мультифрактальные процессы могут также характеризоваться спектром сингулярности $f(\alpha)$, который ассоциирует хаусдорфову размерность $f(\alpha)$ с подмножеством — носителем меры μ с показателем сингулярности α :

$$f(\alpha) = \dim_H [x | \mu(B_x(\varepsilon))] , \quad (3.10)$$

где $B_x(\varepsilon)$ — куб со стороной ε и центром в точке x , а

$$\mu(B_x(\varepsilon)) \sim \varepsilon^{f(\alpha)} . \quad (3.11)$$

Гомогенная мера характеризуется спектром сингулярности, задаваемым единственной точкой $(\alpha_0, f(\alpha_0))$. Другими словами, такой мере присущ только один тип сингулярности. Мультифрактальные меры включают сингулярности с несколькими показателями. Вообще

говоря, подход, базирующийся на спектре сингулярных мер $f(\alpha)$, имеет тот же статус, что и подход, базирующийся на спектре хёльдеровских экспонент $D(h)$ [201].

Возникает вопрос: можно ли описать движение рыбного косяка простыми уравнениями (3.7) или (3.8), и если такое описание возможно, какое из этих двух уравнений более соответствует движению косяка?

3.4.2. Траектории рыбного косяка. В соответствии с правилами Эбенхоха рыбный косяк движется в те области, где концентрация зоопланктона является наивысшей. Так как распределение планктона изменяется со временем, блуждания рыбного косяка оказываются в значительной мере хаотичными. Рисунок 10 демонстрирует типичные траектории рыбного косяка — как высокоперсистентные (при $f_0 = 1$), так и слабоперсистентные (при $f_0 = 15$). В обоих случаях $h_{th} = 0,35$, $\delta h_{th} = 0,01$ и $\tau_{th} = 0,08$.

Видно, что переход от низких к высоким значениям скорости потребления зоопланктона рыбой сопровождается заметным уменьшением персистентности движения рыбного косяка; действительно, при $f_0 = 1$ рыбный косяк очень долго сохраняет направление своего движения по сравнению с движением при $f_0 = 15$. Более утонченный анализ движений рыбного косяка позволяет выявить характерные особенности обоих типов его поведения.

3.4.3. Мультифрактальный анализ блужданий рыбного косяка. Недавно нами было показано, что блуждания рыбного косяка могут рассматриваться как фрактальное броуновское движение с экспонентой Хёрста H , зависящей как от скорости роста фитопланктона, так и от скорости потребления рыбой зоопланктона [183, 185]. Использование экспоненты Хёрста для анализа броуновских сигналов требует, однако, некоторой осторожности, так как такой подход может приводить к неверным оценкам H в тех случаях, когда интересующая нас фрактальная функция не является однородной по пространству фрактальной функцией с одной и той же описываемой экспонентой H степенью "шероховатости" [202].

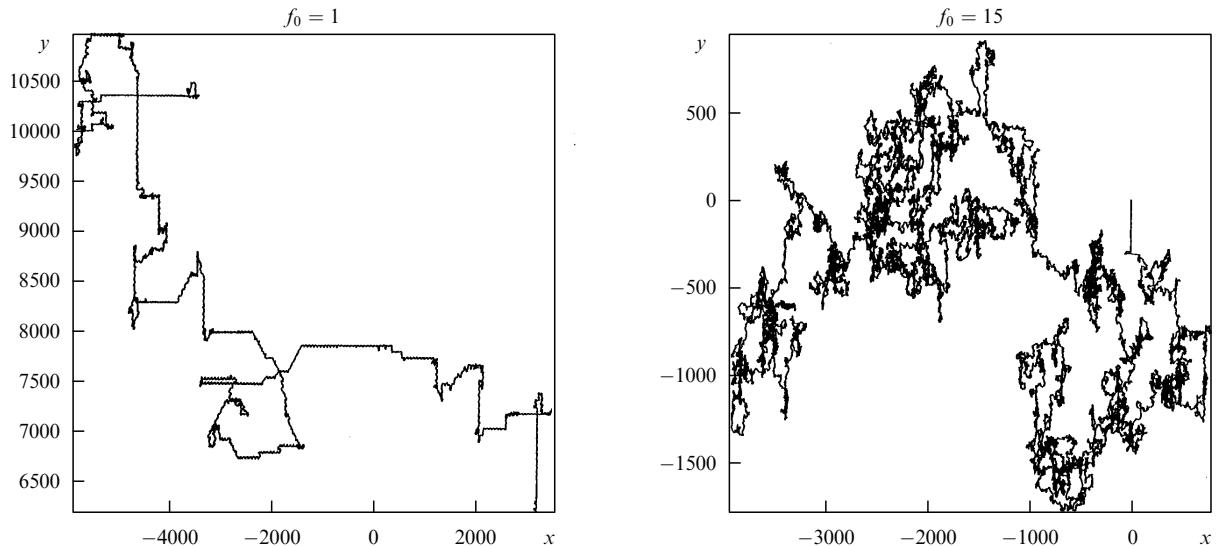


Рис. 10. Блуждания рыбного косяка при различных значениях f_0 (показанных над каждой из траекторий), для которых пространственные распределения планктона, показанные на рис. 7, взяты как начальные. Со временем эти распределения не претерпевают качественных изменений (более детальная информация приведена в работе [181]).

В данном разделе мы не предполагаем *a priori*, что траектория рыбного косяка представима в виде однородной по пространству фрактальной функции, и проводим мультифрактальный анализ блужданий рыбных косяков (ср. [184]). Мы используем стратегию, которая практически дает возможность определять спектры сингулярности $D(h)$ (3.9) и $f(\alpha)$ (3.10) прямо из анализа любого экспериментального сигнала [201, 203, 204]. Этот подход существенным образом базируется на использовании преобразований, используемых в "теории вейвлетов (всплесков)" [205–208, 266–268]. Он представляет собой анализ зависимости сигналов от пространственного масштаба и заключается в разложении сигналов по так называемым всплескам, которые посредством трансляций и растяжений строятся из некоторой одиночной функции, называемой *анализирующим всплеском* ψ . Непрерывное всплеск-преобразование действительной функции F определяется как

$$W_\psi[F](b, a) = \frac{1}{a} \int_{-\infty}^{+\infty} F(x) \psi\left(\frac{x-b}{a}\right) dx, \quad (3.12)$$

где b — параметр, определяющий сдвиг в пространстве, а a — параметр, задающий пространственный масштаб. Анализирующий всплеск ψ обычно предполагается локализованным как в пространстве, так и по частотным характеристикам. Основное преимущество использования всплеск-преобразования при анализе регулярности функции F состоит в том, что это преобразование при подходящем выборе анализирующего всплеска ψ "не замечает" сигнал, описываемый полиномиальной функцией. В этом разделе мы будем использовать анализирующий всплеск, который ввиду его специфической формы носит название *мексиканская шляпа*.

Самый быстрый путь оценки поведения функций $D(h)$ (3.9) и $f(\alpha)$ (3.10) предполагает анализ изменения зависимости функции распределения $Z(q, a)$ от модуля максимумов всплеск-преобразования при изменении пространственного масштаба [203]:

$$Z = \sum_{i=1}^{N(a)} (\omega_i(a))^q, \quad (3.13)$$

где $i = 1, \dots, N(a)$; $N(a)$ — число локальных максимумов преобразования $W_\psi[F](b, a)$ для каждого масштаба a , рассматриваемое как функция x , а функция $\omega_i(a)$ может быть определена в терминах коэффициентов всплеск-преобразования [201, 203] как

$$\omega_i(a) = \max_{(x, a') \in l_i, a' \leq a} |W_\psi[F](x, a')|, \quad (3.14)$$

$l_i \in L(a)$; $L(a)$ — набор таких линий, связывающих максимумы коэффициентов всплеск-преобразования, которые достигают или пересекают уровень, соответствующий масштабу a .

В пределе $a \rightarrow 0^+$ функция распределения $Z(q, a)$ ведет себя в соответствии со степенным законом

$$Z(q, a) \sim a^{\tau(q)}. \quad (3.15)$$

Спектр $f(\alpha)$ (3.10) может быть получен с помощью преобразования Лежандра, т.е.

$$f(\alpha) = \min_q (q\alpha - \tau(q)). \quad (3.16)$$

Так как функция $\tau(q)$ обычно является дифференцируемой и $\tau''(q) \leq 0$, мы получаем, что

$$\alpha(q) = \frac{d\tau(q)}{dq}, \quad (3.17)$$

$$f(q) = q\alpha(q) - \tau(q). \quad (3.18)$$

К сожалению, вычисление преобразования Лежандра имеет некоторые недостатки (связанные, например, с локальным нарушением неравенства $\tau''(q) \leq 0$). Это может приводить к разного рода ошибкам [209]. Поэтому для вычисления спектров сингулярности был развит другой подход в духе так называемого канонического метода [209]. Он состоит в использовании следующих двух функций:

$$h(a, q) = \frac{1}{Z(a, q)} \frac{\partial Z(a, q)}{\partial q}, \quad (3.19)$$

где

$$\frac{\partial Z}{\partial q} = \sum_{i=1}^{N(a)} \omega_i(a)^q \ln \omega_i(a), \quad (3.20)$$

и, по аналогии с уравнением (3.18),

$$D(a, q) = qh(a, q) - \ln Z(a, q). \quad (3.21)$$

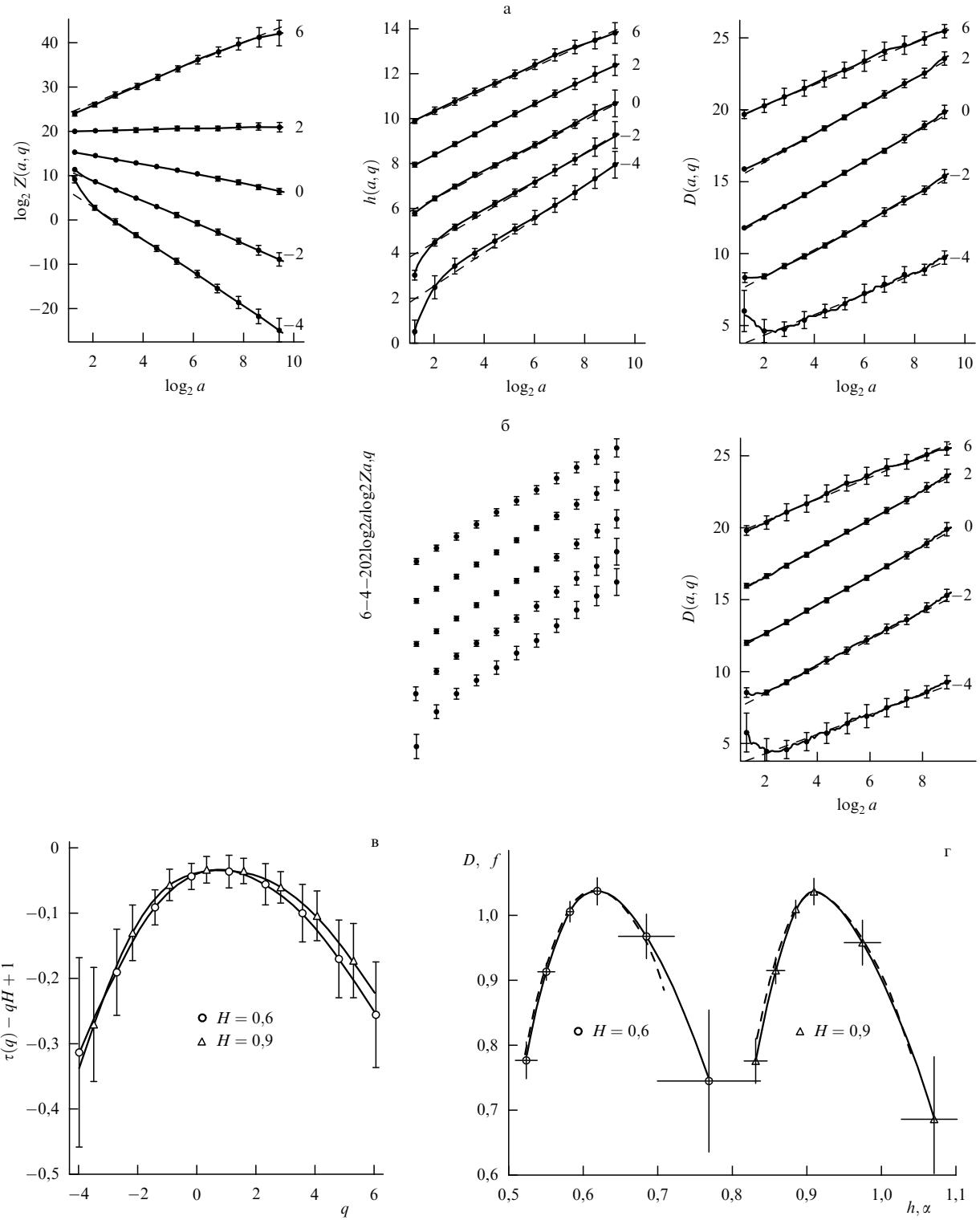
Спектры $D(q)$ и $h(q)$ определяются следующим образом [204]:

$$D(q) = \lim_{a \rightarrow 0} \frac{D(a, q)}{\ln a}, \quad (3.22)$$

$$h(q) = \lim_{a \rightarrow 0} \frac{h(a, q)}{\ln a}. \quad (3.23)$$

Из уравнений (3.22) и (3.23) можно вычислить спектр сингулярности $D(h)$. В отличие от использования преобразования Лежандра (3.17), (3.18) такой подход позволяет избежать любых неустойчивостей, связанных с численным дифференцированием и сопутствующими ему ошибками. С другой стороны, канонический метод позволяет по вариациям наклона линейных аппроксимаций (3.22) и (3.23) оценивать ошибки при вычислении $D(q)$ и $h(q)$.

Рисунок 11 демонстрирует, как работают оба подхода в приложении к модельной реализации фрактального броуновского движения. Видно, что все функции: $\log_2 Z(a, q)$ от $\log_2 a$, $h(a, q)$ от $\log_2 a$, $D(a, q)$ от $\log_2 a$, существенно линейны, что согласуется с уравнениями (3.15), (3.23) и (3.22) соответственно. Заметим (рис. 11в), что разница между величинами $\tau(q)$, полученными численно и теоретически, практически не зависит от H и остается близкой к нулю в достаточно широкой области значений q . Эта область расширяется при увеличении времени реализации броуновского движения. Ошибка нарастает при увеличении $|q|$. Так как разность между численно полученной и теоретической величинами τ остается отличной от нуля для любых конечных реализаций, то как фрактальный спектр $D(h)$, так и фрактальный спектр $f(\alpha)$ являются не точечными, а образуют колоколообразные функции, полуширина которых достаточно мала по сравнению с той, которая характеристика для любого мультифрактального процесса.



Сходные узкие фракталоподобные спектры типичны для перемещений рыбного косяка при скорости поедания рыбой планктона $f_0 = 15$ (рис. 12а(3)). Видно, что $h \approx 0,6$ соответствует максимуму D . Следовательно, эти перемещения могут рассматриваться как фрактальное броуновское движение, характеризующееся экспонентой Хёр-

ста $H \approx 0,6$, что хорошо согласуется с результатами, полученными в работе [183]. При уменьшении f_0 спектры сингулярности существенно изменяются.

Рисунок 12а(2) демонстрирует спектры сингулярности, полученные для мелкомасштабных и среднемасштабных перемещений рыбного косяка при $f_0 = 4$. Эти

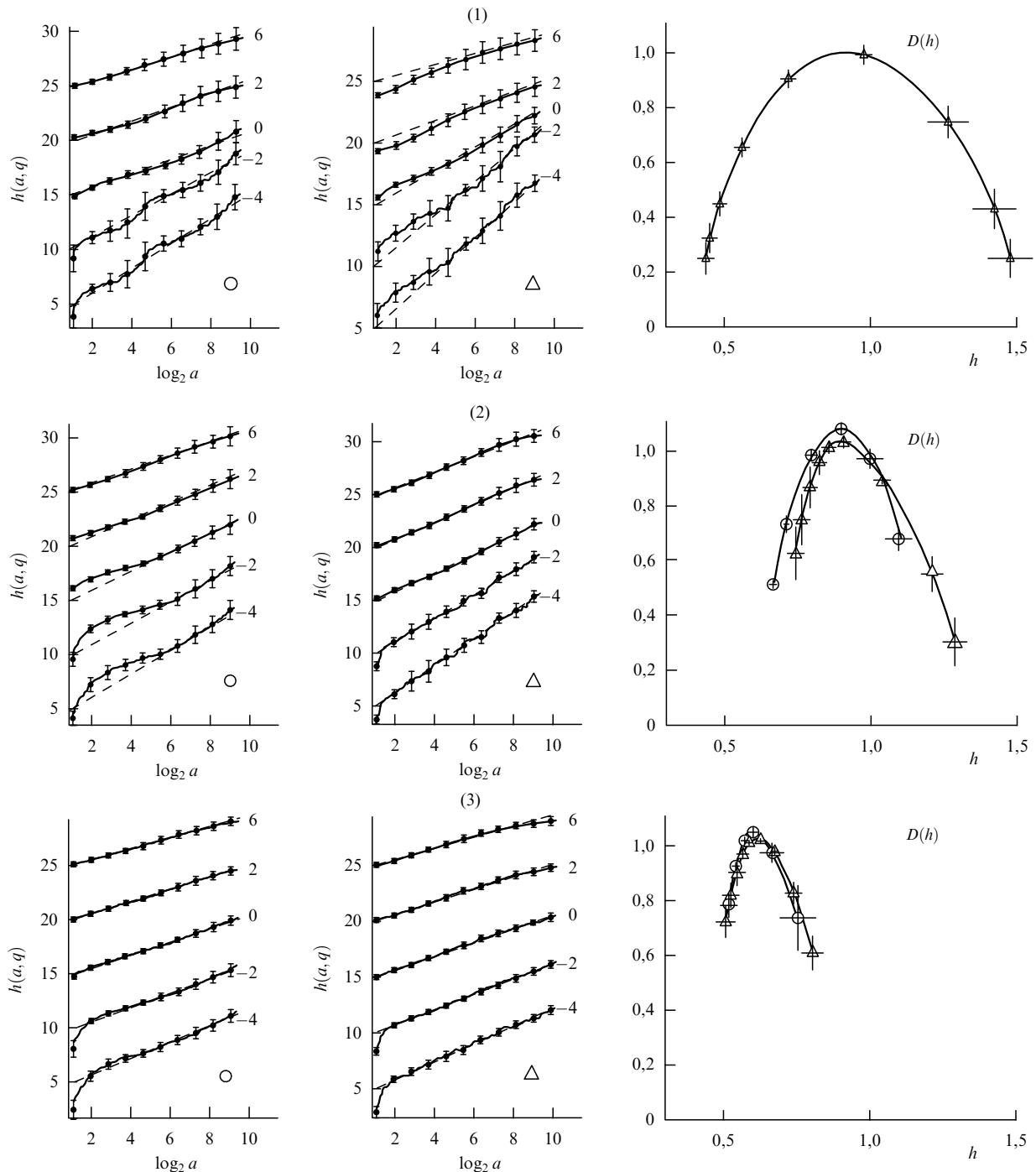


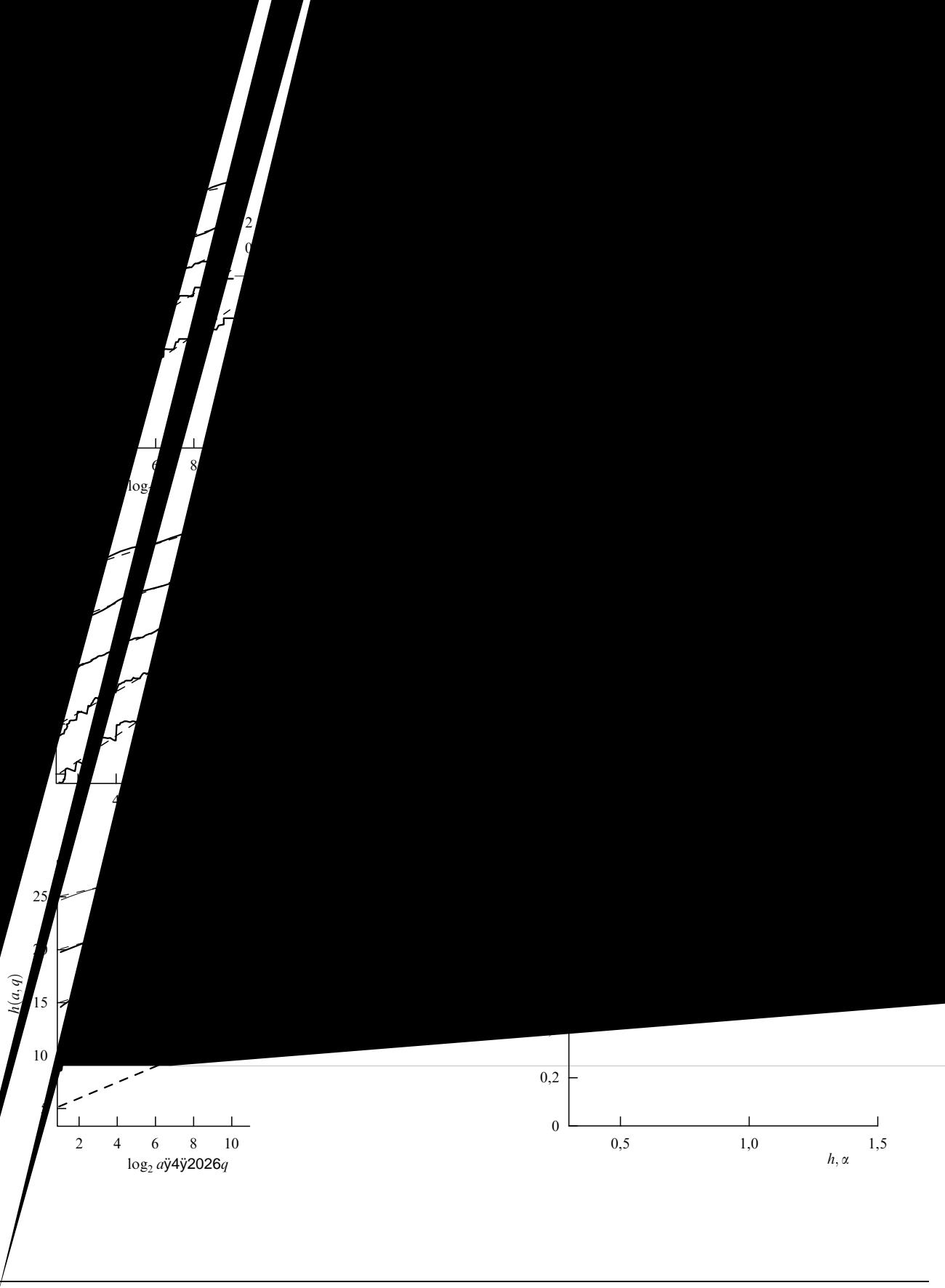
Рис. 12а. Мультифрактальный анализ маломасштабных (○), среднемасштабных (△) и крупномасштабных перемещений рыбного косяка для различных значений скорости потребления зоопланктона рыбой: (1) $f_0 = 1$, (2) $f_0 = 4$ и (3) $f_0 = 15$. Маломасштабные и среднемасштабные перемещения были получены путем расщепления траекторий движения рыбного косяка (подобных тем, что показаны на рис. 10) на участки длиной 2^3 и 2^5 соответственно. Для каждого из значений f_0 приведены как функции $h(a, q)$ от $\log_2 a$ (значения q приведены при каждом графике), так и спектры $D(h)$.

спектры шире, чем спектры, показанные на рис. 12а(3), и имеют форму, сходную с той, которая типична для мультифрактальных спектров [201–204].

Рисунок 12а(1) демонстрирует некоторые результаты мультифрактального анализа для мелкомасштабных и среднемасштабных перемещений рыбного косяка при $f_0 = 1$. Можно видеть, что мелкомасштабные перемещения характеризуются существенно нелинейными зависимостями $h(\log_2 a)$. В результате спектры сингулярности получены быть не могут. Здесь же показан спектр

среднемасштабных перемещений рыбного косяка. Он мультифрактальный.

Наконец, рис. 12б демонстрирует результаты мультифрактального анализа крупномасштабных перемещений рыбного косяка. Видно, что функция $\tau(q)$ для фрактального движения (рис. 12б(3)) практически линейна, тогда как переход к мультифрактальным спектрам $D(h)$ и $f(\alpha)$ сопровождается ростом нелинейности функции $\tau(q)$. Такая нелинейность типична для мультифрактальных структур и процессов [198].



3.4.4. Заключительные замечания. В этом разделе представлена гибридная модель непрерывной пространственно-временной динамики фитопланктона и зоопланктона и дискретной динамики питающейся планктоном рыбы, а также исследовано формирование планктонных пятен, которые, как известно, наблюдаются в естественных условиях [52, 167, 186]. Динамика рыбы и динамика планктона непрерывно адаптируются друг к другу. Траектории рыбных косяков оказываются существенно зависящими от скорости f потребления рыбой планк-

тона (см. рис. 10). Уменьшение f приводит к переходу от слабоперсистентного к высокоперсистентному движению рыбного косяка. Слабоперсистентное движение демонстрирует фрактальные свойства в то время как высокоперсистентные передвижения отчетливо проявляют мультифрактальные свойства на больших масштабах. В этой связи особый интерес представляет проблема изменений спектров $D(h)$ и $f(\alpha)$ при смене времен года. Можно ожидать, что будущие эксперименты и полевые наблюдения дадут возможность показать,

может ли таким образом характеризоваться движение рыбных косяков.

Отметим в заключение, что данные результаты демонстрируют эффективность довольно простой концептуальной минимальной модели (3.3), (3.4), которая может описывать значительное разнообразие передвижений рыбных косяков и возникновение сложных пространственно-временных структур планктона в результате диффузионных процессов и взаимодействий типа "хищник – жертва".

4. Неоднородность морской среды

В предыдущем разделе динамика планктонной системы рассматривалась в основном в предположении, что свойства окружающей среды не зависят от времени и положения в пространстве. Строго говоря, в отношении реальной морской среды это неверно. Большинство гидрофизических факторов, например, температура, соленость, интенсивность турбулентного перемешивания, контролирующих функционирование того или иного биологического сообщества, являются функциями t и r . Это обуславливает возможность появления в водном сообществе пространственных структур, индуцированных гетерогенностью гидрофизических и гидрохимических полей. Для лучшего понимания динамики водного сообщества в реальных условиях важно различать структуры, "внутренне присущие" данному сообществу, т.е. связанные с трофическими взаимодействиями внутри этого сообщества (подобными тем, что были описаны выше), и структуры, "навязанные", индуцированные неоднородностью окружающей среды. Физическая природа такой неоднородности и, следовательно, величина дисперсии изменяющихся в пространстве величин и характерных временных и пространственных масштабов может существенно меняться от случая к случаю. Для того чтобы иметь возможность оценить адекватность рассмотренных выше "однородных" моделей, а также с целью получения информации, необходимой для их развития в сторону более реалистического подхода, принимающего во внимание неоднородность окружающей среды, мы приводим здесь краткое описание основных типов пространственных неоднородностей, которые имеют место в океане. Отметим, что это краткое и довольно схематичное описание должно рассматриваться скорее как введение в предмет, чем как полновесный обзор. Для читателей, заинтересованных в более детальном обзоре, имеется обширная специализированная литература, касающаяся этой и близкой к ней тематике науки о море. Здесь мы касаемся этой темы только в том объеме, который необходим для целей данной работы.

Перед тем как приступить к рассмотрению конкретных случаев гидрофизической гетерогенности, полезно очертить круг тех процессов, которые могли бы представлять первоочередной интерес. Прежде всего, примем во внимание то обстоятельство, что океан представляет собой сильно стратифицированную систему, для которой характерна заметная асимметрия между вертикальным и горизонтальным направлениями. Поскольку мы здесь в основном интересуемся явлениями, возникающими в результате взаимосвязи физических и биологических процессов, результаты, представляемые в данном разделе, связаны с динамикой верхнего "продуктивного"

слоя океана. Оценки толщины этого слоя, зависящей от большого числа факторов (таких, как географическое положение региона и время года), дают значения от десятков до нескольких сотен метров. Поскольку биологические пространственные структуры, рассмотренные в предыдущих разделах, обычно имеют масштабы от сотен метров до нескольких километров, они, по-видимому, скорее всего связаны с горизонтальной динамикой того или иного водного сообщества. Это означает, что в данной работе для нас в основном представляет интерес горизонтальная пространственная структура моря.

Еще один важный момент связан с тем, что обычное время эволюции той или иной неоднородности не должно быть слишком коротким. Океан представляет собой мульти尺度ную систему, и адекватность предположения о ее постоянстве и/или однородности зависит от масштаба интересующего нас процесса. Время, характерное для планктонной системы, обычно определяется как период удвоения биомассы. По грубым оценкам, его значение изменяется в пределах от нескольких часов до нескольких дней для фитопланктона и от нескольких дней до нескольких недель для различных видов зоопланктона. Следовательно, можно ожидать, что индуцированная внешним окружением заметная пространственная структура в системе морского планктона может вызываться неоднородностями окружающей среды с типичным временем жизни не менее чем один месяц.

В соответствии с одним из определений *планктон* — это общее наименование для тех морских видов, которые слабо приспособлены к самостоятельному движению. Это означает, что первой очевидной причиной формирования пространственных структур в планктонных системах является движение водных масс. Имеется обширная литература, посвященная полям скоростей такого движения в океане (см., например, [210–212], а также ссылки в данной работе); в более широком смысле эта тема является главным предметом всей физической океанографии. Природа гетерогенности поля скоростей зависит от масштаба того или иного процесса. Например, на малых шкалах (от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров) эта неоднородность в основном обуславливается турбулентностью и проявляется себя в виде стохастических турбулентных пульсаций. На больших масштабах (сотни километров и более) гетерогенность поля скоростей проявляется в виде океанических течений и вызывается процессами, действующими в масштабе всей планеты, например, взаимосвязью процессов, связанных с существованием различных климатических зон, и процессов, обусловленных вращением Земли [213]. На промежуточных масштабах (от километров до десятков километров) неоднородность поля скоростей обычно обуславливается взаимодействием самых разных факторов, при этом одним из самых существенных является влияние ветра. Гетерогенность полей (горизонтальных) адвективных течений определенно приводит к формированию пространственных структур в планктонных сообществах [214–218], некоторые примеры которых могут быть найдены также в работе [12]. Детальное рассмотрение результатов, относящихся к этой проблеме, однако, выходит за рамки данной статьи, поскольку в центре нашего внимания находятся структуры, формируемые благодаря биологическим взаимодействиям и не связанные с гидродинамикой океана.

В ряде статей рассматривалось влияние турбулентности океана на жизнедеятельность водного сообщества благодаря его воздействию на скорости питания и роста [219–221]. С другой стороны, неоднородность турбулентного перемешивания в океане ("перемежаемость", "турбулентные пятна", "разрывы" и т.п.) принадлежит к часто наблюдаемым в океане явлениям [222, 223]. Естественно ожидать, что подобная неоднородность также может вносить свой вклад в формирование пространственных и пространственно-временных структур в таком сообществе. Это, однако, не столь очевидно, как может показаться. Дело в том, что интенсивность турбулентного перемешивания в океане не только изменяется в пространстве, но и быстро меняется во времени. Известны, в частности, теоретические результаты, из которых следует, что одиночная турбулентная область со временем стремится к распаду [224, 225], и оценки времени распада дают величины, которые обычно меньше, чем характерные времена жизнедеятельности водного сообщества. Таким образом, перемежаемость океанической турбулентности затрагивает склонность динамику этого сообщества в терминах пространственно однородных усредненных во времени величин [226], чем формирование инициируемых окружающей средой пространственных структур.

В настоящее время основной интерес вызывает возможность формирования пространственных структур не индуцируемых непосредственно движением водных масс. Имеется значительное число разных факторов, оказывающих влияние на динамику водного сообщества в результате их воздействия на скорость роста, смертность, скорость потребления пищи и т.п. В этом кратком обзоре основное внимание будет уделено полю температур. Причина этого состоит в том, что, с одной стороны, температура считается одним из основных параметров, контролирующих богатство водных видов [12, 227, 228]. В частности, во многих работах отмечалось наличие сильной корреляции между температурой поверхности моря и концентрацией хлорофилла (см., например, [79, 229, 230]). С другой стороны, в связи с достигнутым в последнее время прогрессом в развитии технологии аэрокосмического дистанционного зондирования свойства пространственного температурного поля океана исследованы лучше, чем свойства других полей [231].

Пространственная неоднородность распределения температур в океане является результатом многих процессов. Как уже указывалось выше, характерное время различных аномалий температурного поля обычно зависит от пространственной шкалы процессов, ответственных за формирование таких аномалий. Для процессов, действующих в глобальных масштабах, характерное время может составлять десятки или сотни лет. В частности, разница в температуре различных климатических зон обуславливает существование устойчивого горизонтального температурного градиента, величина которого в среднем оказывается порядка $0,01^{\circ}\text{C km}^{-1}$ [232]. Величина усредненного по пространству климатического градиента задает естественный масштаб для измерения "интенсивности" различных температурных аномалий.

Наименьший пространственный масштаб поля температур задается турбулентностью. Обычно при этом горизонтальное и вертикальное направления существенно разнятся ввиду влияния гравитации и стратифика-

ции. В то время как в вертикальном направлении пространственные неоднородности связаны с турбулентными пульсациями и, по всем оценкам, не превышают "озмидовскую длину" L_{oz} [160, 226], причем величина L_{oz} обычно лежит в пределах от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров, латеральное турбулентное перемешивание обычно имеет несколько более сложное происхождение и может зависеть от характерного масштаба явления, лежащего в основе такого перемешивания [160, 161, 223]. Пространственная неоднородность температуры, индуцированная турбулентными пульсациями, вряд ли может, однако, продуцировать какие бы то ни было устойчивые пространственные структуры в водных сообществах ввиду того, что амплитуда таких температурных флюктуаций невелика, будучи порядка $0,1^{\circ}\text{C}$ [233]. Кроме того, периоды флюктуаций обычно не превышают нескольких минут [233], что много меньше временных масштабов, типичных для жизнедеятельности водного сообщества.

Другой механизм формирования неоднородного температурного поля связан с вертикальной конвекцией. Хотя в некоторых случаях процессы, лежащие в основе этого явления, не вполне понятны, широко распространена гипотеза, состоящая в том, что свободная вертикальная конвекция является результатом гидродинамической неустойчивости в условиях, когда плотность воды в верхних слоях океана из-за испарения или охлаждения становится выше, чем плотность воды в подповерхностном слое. Развитие этой неустойчивости может приводить к формированию клеточной структуры на поверхности моря с перемежающимися холодными и теплыми пятнами, каждое из которых соответствует нисходящим или восходящим потокам воды [235, 236]. Типичный размер этих пятен в океане, по оценкам, составляет от 10 до 100 м, а характерное время эволюции такой структуры — от нескольких десятков минут до нескольких часов при том, что разница температур между холодными и теплыми пятнами редко превышает 1°C [159]. Отметим, что, вообще говоря, вертикальная конвекция, будучи ответственной за сезонные нарушения термоклин и подъем теплой воды с высокой концентрацией биогенов, сильно влияет на динамику пелагического сообщества. Однако ввиду характерных для нее малого пространственного масштаба и нестационарной природы свободная вертикальная конвекция едва ли может обусловить формирование заметной долгоживущей горизонтальной пространственной структуры в пелагическом сообществе.

В качестве примера устойчивой долгоживущей пространственной структуры в поле температур можно привести океанские фронты. Термин "оceanский фронт" обычно используется для обозначения областей океана, где величина градиента некоторого параметра (например, температуры, солености и/или плотности) заметно выше, чем его значения, характерные для данной части Мирового океана [237]. Для температуры такое типичное значение задается усредненным климатическим градиентом. На практике считается, что фронт в поле температур в океане существует, если $|\nabla T| \geq 0,5\text{--}1,0^{\circ}\text{C km}^{-1}$. В специальной литературе дается огромное разнообразие примеров океанских фронтов, различающихся по их особенностям, поведению и физическим механизмам, лежащим в их основе. Краткий обзор их свойств, который может быть важен в контексте данной работы,

показывает, что разность температур при переходе через фронт варьируется в пределах от менее чем 1 °C до 5–6 °C. Ширина фронта (т.е. его характерный размер вдоль температурного градиента) обычно лежит между несколькими сотнями метров и несколькими километрами, в то время как его длина (размер вдоль фронта) меняется от нескольких десятков до нескольких сотен километров. Касаясь внутренней пространственной структуры фронтов, отметим, что в большинстве случаев они могут быть или скачкообразными (иногда состоящими из нескольких скачков), когда фронт разделяет области с холодной и теплой водой, или перемежающимися, когда области с холодной водой чередуются с областями, содержащими теплую воду (возможны также случаи с более сложной геометрией).

Отличительным свойством океанских фронтов является их обычно сравнительно долгое время жизни, которое составляет от нескольких месяцев (сезонные фронты) до многих лет (например, фронты, создаваемые крупномасштабными океанскими течениями), т.е. оно многое больше, чем время, характерное для жизнедеятельности планктонной системы. Кроме того, разница температур в несколько градусов Цельсия, обычна для фронта, часто оказывается существенной для заметного изменения скорости роста различных видов фитопланктона [12]. Еще одним важным обстоятельством является то, что вода по разные стороны фронта часто имеет разные источники и может существенно различаться по концентрации биогенов (например, в случае фронтов апвеллинга). Можно думать, что комбинация этих двух факторов способна приводить к формированию "навязанной извне" пространственной структуры в пелагическом сообществе [238, 239]. Действительно, результаты некоторых исследований показывают, что как скорость роста фитопланктона, так и биомасса пелагического сообщества могут несколько отличаться по обе стороны фронта [229, 239].

Океанские фронты представляют собой достаточно часто встречающийся, но не единственный пример долгоживущих неоднородностей в океаническом поле температур. Другое широко распространенное явление, обеспечивающее существование относительно устойчивых пространственных структур, — это мезомасштабные (синоптические) вихри, или "кольца" [240]. Эти вихри обычно имеют горизонтальный размер от нескольких десятков до 250–350 км и толщину от нескольких сотен метров до немногим более одного километра, время их существования варьируется от нескольких недель до нескольких месяцев. Механизмы возникновения вихрей могут меняться от одного гидографического региона к другому (см., например, [241–244]). Вихри могут быть или "теплыми" (когда температура воды внутри кольца выше, чем снаружи), или "холодными" (при этом максимальная разность температур может достигать 10–12 °C). Помимо температуры, значения других факторов (например, соленость и концентрация питательных субстратов) внутри и снаружи кольца также могут существенно различаться.

Важным обстоятельством является то, что независимо от их происхождения и деталей гидрофизической структуры практически все кольца характеризуются аномальной "биологической активностью" [245], т.е. более высокой плотностью разных видов планктона и более высокими скоростями роста фитопланктона;

кроме того, планктонное сообщество внутри кольца может быть пространственно структурировано [246–248]. Некоторые авторы также указывали на высокую плотность некоторых видов рыбы, обитающих внутри кольца [249]. Еще одно биологически важное обстоятельство связано с высокой мобильностью, присущей таким кольцам. В то время как океанские фронты обычно локализованы внутри некоторого района, синоптические кольца могут проходить многие сотни миль. В некоторых случаях это может приводить к крупномасштабному биологическому вторжению, когда большие массы воды, содержащей пелагическое сообщество, захваченное в месте формирования кольца, переносятся в другое место, заселенное совершенно другим сообществом [250].

Следует упомянуть тот факт, что существует также специфический тип синоптических вихрей, известных как вращающиеся линзоподобные вихри, которые в северо-восточной Атлантике известны также под именем meddies [251–253]. В отличие от "обычного" синоптического кольца, содержащего некоторый объем вращающейся воды, примыкающей к поверхности, линзы целиком локализованы в глубине океана. Обычно линзы не оставляют никаких видимых следов на поверхности океана, что создает дополнительные трудности в их изучении. Очевидно, это объясняет, почему имеющаяся информация о биологических феноменах, связанных с вращающимися линзами, довольно бедна. Тем не менее, поскольку эти линзы существуют как изолированные объемы воды со свойствами, отличными от свойств их окружения, они представляют собой удачный пример долгоживущих неоднородностей океанических гидрофизических и гидрохимических полей. Можно надеяться, что последующие исследования дадут больше результатов относительно биологических аномалий, связанных с этим феноменом [254].

Таким образом, наше краткое рассмотрение гетерогенных океанических полей (в особенности полей температуры воды) указывает на присутствие устойчивых пространственных структур (фронтов и вихрей), существующих в течение времени, существенно превышающего типичное время динамики планктонных систем. Имеются многочисленные свидетельства в пользу влияния этих существующих в окружающей среде пространственных структур на жизнедеятельность морских экосистем. Это создает основу для построения моделей, принимающих во внимание существование в водных сообществах пространственных структур, вызванных внешними факторами. Пример такого рода модели будет рассмотрен в следующем разделе.

5. Хаотическая и регулярная динамика планктона в пространственно структурированных сообществах рыбы и планктона

5.1. Постановка задачи

Краткая ревизия основных структур, свойственных океанической окружающей среде (см. раздел 4), показывает, что пространственно-временная динамика водных сообществ в значительной степени определяется существованием устойчивых мезомасштабных структур. Отметим, что временная динамика сообщества

может существенно зависеть от пространственной структуры его окружения [255, 256]. В этом разделе мы сосредоточимся на динамике популяции планктона, обитающего в неоднородной окружающей среде. Будет рассмотрена минимальная одномерная модель типа "реакция–диффузия", описывающая планктонную динамику внутри некоторой области в предположении, что некоторые области обитания планктона богаты рыбой, в то время как в других она отсутствует. Исследуется временное поведение пространственно усредненных плотностей фитопланктона и зоопланктона, зависящих от таких экологически важных параметров, как скорость потребления планктона рыбой и расстояние между отдельными областями. Мы показываем, что диффузионное взаимодействие между различными биотопами в неоднородной морской окружающей среде, в некоторых из которых рыба водится, а в других нет, может вызывать формирование пространственных структур в планктоне. Мы также показываем, что пространственно усредненная динамика планктона, зависящая от скорости потребления планктона рыбой и от расстояния между заселенными рыбой биотопами, может быть как хаотичной, так и регулярной. Хаотичная планктонная динамика имеет место в широкой области параметров.

5.2. Модель

Мы рассматриваем базисную четырехкомпонентную модель морской трофической цепи, описываемую уравнениями (3.3), (3.4). Для численного интегрирования этих уравнений используется простая разностная схема. Одномерное пространство делится решеткой из 64 конечноразностных ячеек единичной длины. Граница между биотопами делит все пространство на две области. Шаг по времени выбран равным 10^{-2} . Повторение интегрирования с меньшими значениями шага показало неизменность численных результатов, что свидетельствует о достаточной точности, обеспечивающей выбранным шагом. Динамика исследовалась в предположении о непроницаемости границ среды. Начальное распределение h и p в уравнениях (3.3), (3.4) полагалось однородным и одним и тем же для каждого из биотопов.

Диффузионные члены в уравнениях (3.3), (3.4) часто описывают пространственное перемешивание видов, обусловленное активным движением отдельных особей [96, 169]. Предполагается, однако, что в условиях океана именно турбулентная диффузия определяет процессы перемещивания планктона [92, 146]. Принимая во внимание это обстоятельство, мы рассматриваем как фитопланктон, так и зоопланктон в качестве пассивных примесей, увлекаемых турбулентным движением воды. В таком случае в уравнениях (3.3), (3.4) $d_p = d_h = d$. Используя соотношение между турбулентной диффузией и масштабом явления [92, 160, 161] и то, что минимальная скорость роста фитопланктона R_0 равна 10^{-6} с^{-1} [52], а характерная длина L/k (см. раздел 3), типичная для пятен планктона, составляет около 2 км, можно показать, что d равно приблизительно 5×10^{-2} .

5.3. Динамика экосистемы, состоящей из двух областей

Рисунок 13 показывает диаграмму решений системы (3.3), (3.4), т.е. зависимость стационарных решений от

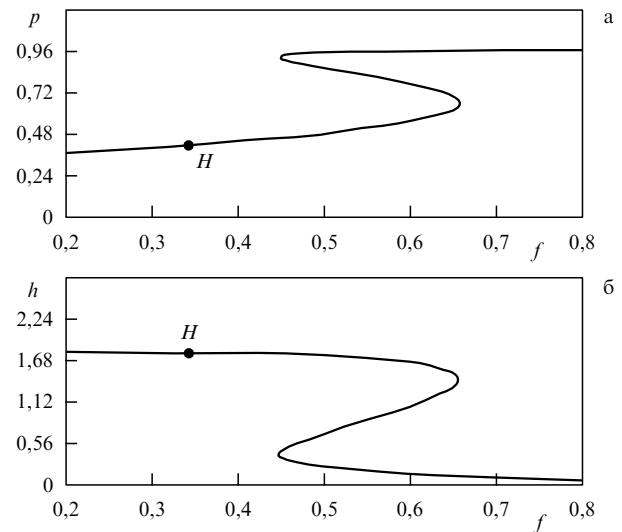


Рис. 13. Диаграмма решений модели (3.3), (3.4) для следующего набора параметров: $r = 5$, $a = b = 5$, $m = 0,6$, $n = 0,4$. Кривые показывают стационарные состояния системы для различных значений f ; H отмечает бифуркацию Хопфа.

скорости потребления зоопланктона рыбой. Видно, что стационарные состояния, в которых преобладает фитопланктон, типичны для больших значений скорости потребления зоопланктона рыбой f . При уменьшении f появляются неустойчивое, а также еще одно устойчивое состояние, обуславливающие бистабильность системы. При дальнейшем понижении f стационарное состояние, характеризующееся доминированием фитопланктона, и неустойчивое состояние исчезают в результате бифуркации седло – узел. Для еще более низких значений f в точке H происходит бифуркация Хопфа, дестабилизирующая стационарное состояние с преобладанием зоопланктона, в результате чего возникает устойчивый предельный цикл. Это означает, в частности, что в отсутствие рыбы ($f = 0$) локальная кинетика системы является колебательной (для тех параметров, которые соответствуют диаграмме решений, показанной на рис. 13). Более углубленный анализ локальных свойств моделей, сходных с моделью (3.3), (3.4), был проведен в работах [44, 71, 147, 257].

Рассмотрим простейший пример пространственно структурированной экосистемы, состоящей только из двух областей. Динамика в обеих этих областях описывается уравнениями (3.3), (3.4), но в одной из них $f = 0$, т.е. плотность рыбы пренебрежимо мала (например, вследствие локальных изменений температуры или солености). Рисунок 14 показывает три набора одномерных планктонных пространственных структур, которые возникли из начальных (при $t = 0$) однородных распределений планктона в результате диффузионного взаимодействия заселенного рыбой биотопа (при $x \leq 32$) с $f = 0,05$ (рис. 14а), $f = 0,18$ (рис. 14б) и $f = 0,395$ (рис. 14в), и биотопа ($x > 32$), в котором рыба отсутствует ($f = 0$). Из рассмотрения зависимости стационарных решений системы (3.3), (3.4) от скорости потребления зоопланктона рыбой (см. рис. 13) отчетливо видно, что величины $f = 0,05$ и $f = 0,18$ соответствуют осцилляторной кинетике планктона, в то время как $f = 0,395$ соответствует стационарному состоянию, при котором доминирует зоопланктон. Можно видеть, что увеличе-

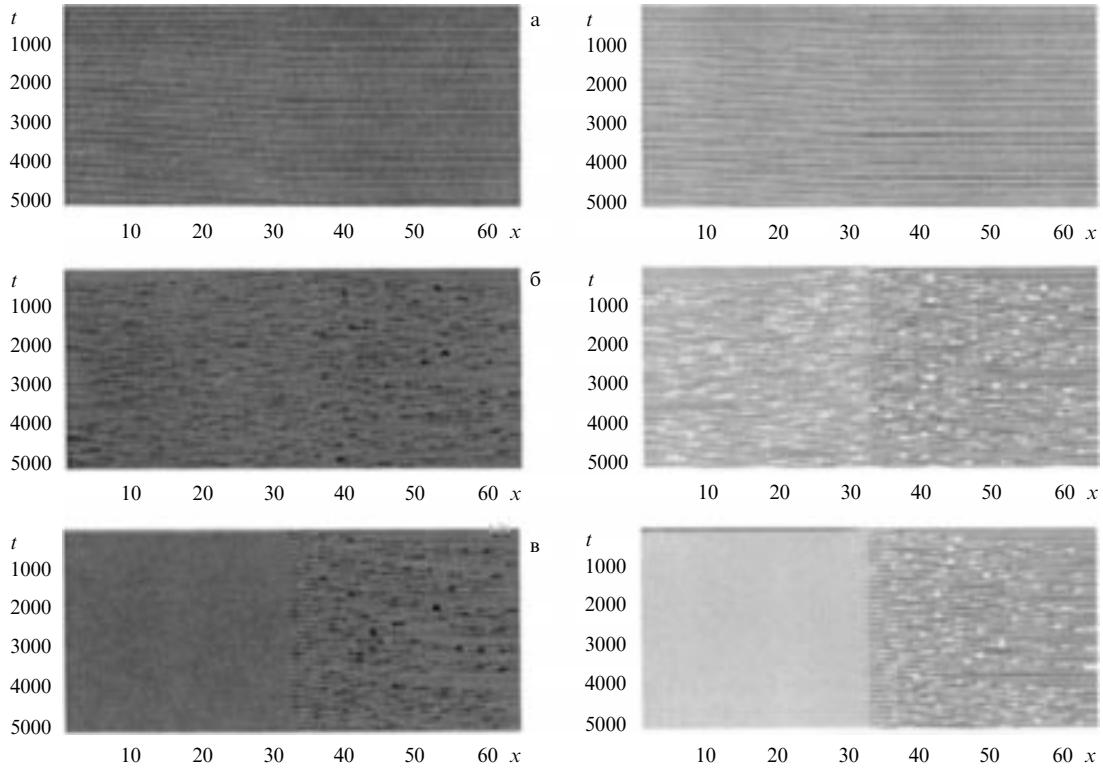


Рис. 14. Пространственно-временные планктонные структуры (фитопланктон — левая колонка, зоопланктон — правая колонка), возникшие из изначально однородных распределений планктона в системе, состоящей из двух биотопов: для (а) $f = 0,05$, (б) $f = 0,18$ и (в) $f = 0,395$; x — пространственная координата, t — время.

ние скорости потребления зоопланктона рыбой приводит к переходу от довольно регулярных планктонных структур (см. рис. 14 при $f = 0,05$) к иррегулярным структурам (см. рис. 14 при $f = 0,18$), а затем к практически неструктурированным распределениям планктона (см. рис. 14 при $f = 0,395$) в заселенном рыбой биотопе и от регулярных структур (рис. 14а) к иррегулярным (рис. 14б, в) в биотопе, где рыба отсутствует. Отметим, что взаимодействие между биотопами является существенным условием возмущения изначально однородных распределений; если такого взаимодействия нет, структуры не формируются.

Для того чтобы более детально продемонстрировать зависимость пространственных структур планктона от скорости потребления зоопланктона рыбой, мы строим бифуркационную диаграмму структур. Рисунок 15 показывает плотность планктона как функцию координаты x (горизонтальная ось), вычисленную в момент $t = 5000$ для разных значений f (вертикальная ось) от 0 до 0,395. Видно, что для заселенных рыбой биотопов структуры с большим внутренним масштабом, характерные для меньших значений f , трансформируются в маломасштабные иррегулярные структуры по мере того как f увеличивается, а затем, как только система проходит через бифуркацию Хопфа, — в почти однородные распределения планктона (см. рис. 13). В отличие от этого, в тех биотопах, где рыба отсутствует, бифуркация Хопфа не сопровождается существенными изменениями планктонных структур (см. рис. 15). Видно также, что плотность фитопланктона ниже в тех областях, где плотность зоопланктона выше, и наоборот. Такое обратное соответствие между фито- и зоопланктоном отмечалось уже во

многих ранних работах. Оно является очевидным следствием выедания фитопланктона зоопланктоном [73].

Несмотря на то, что различия между показанными на рис. 14 тремя типами планктонных структур кажутся вполне очевидными, желательно характеризовать это различие количественно, присвоив каждой из структур некоторую числовую характеристику. По-видимому, важно также более детально рассмотреть трансформацию одного типа структур в другой, т.е. понять, как изменяются свойства структур при малых вариациях f . С этой целью мы переводим пространственно-временные

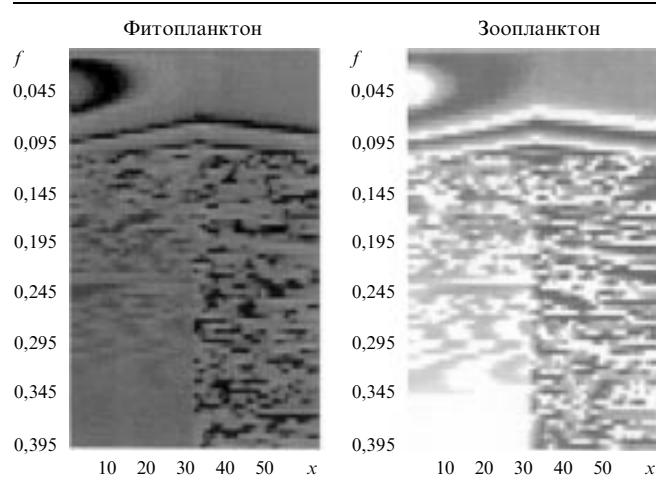


Рис. 15. Бифуркационная диаграмма структур фитопланктона и зоопланктона, полученная после 500000 итераций; x — пространственная координата, f — скорость потребления рыбой зоопланктона.

планктонные структуры (подобные тем, что показаны на рис. 14) в двухуровневые структуры, для которых значения плотностей планктона ниже некоторой пороговой величины принимаются равными нулю, в то время как плотности, превышающие пороговое значение, — равными 1. Величина порога была выбрана равной минимальному значению пространственно усредненной плотности планктона, достигнутой в ходе формирования пространственной структуры. Отметим, что с целью выявления существенных особенностей пространственно-временной динамики системы мы не делаем различия между пространством и временем.

Для того чтобы охарактеризовать "интегральные" свойства "двумерных" пространственно-временных планктонных структур, нами используется фрактальная размерность (D) описанных выше двухуровневых планктонных структур и исследуется зависимость D от скорости f потребления зоопланктона рыбой. Необходимо отметить, что малые изменения как порога, так и интервала t не влияют существенно на результаты анализа динамики планктона; в этом смысле эти результаты являются грубыми.

Рисунок 16 демонстрирует функции $D(f)$, полученные для структур зоопланктона — как для заселенного рыбой (рис. 16а), так и для лишенного ее (рис. 16б) биотопов.

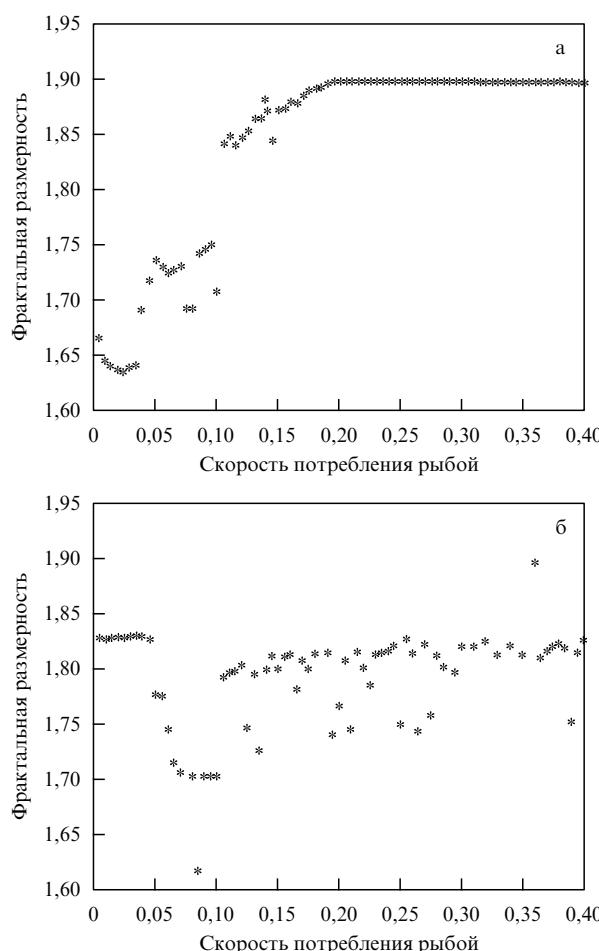


Рис. 16. Зависимость фрактальной размерности пространственно-временных структур, формируемых зоопланктоном, от скорости потребления зоопланктона рыбой для заселенного рыбой (а) и лишенного ее (б) биотопов.

(Ввиду инверсного соотношения между распределениями плотности фитопланктона и зоопланктона структуры фитопланктона характеризуются качественно сходными функциями.) Сравнение рис. 15 и рис. 16 показывает, что каждое плато $D(f)$ соответствует более регулярным распределениям планктона. Эта тенденция более выражена при малых значениях f в заселенном рыбой биотопе и при больших f в биотопе, лишенном рыбы. Функции $D(f)$ выявляют некоторые новые детали планктонных структур. А именно, видно, что плавные изменения D , свойственные заселенному рыбой биотопу, сопровождаются резкими изменениями фрактальной размерности в биотопе, лишенном рыбы (ср. рис. 16а и 16б). Таким образом, пространственно-временная планктонная динамика в лишенном рыбы биотопе, по-видимому, менее устойчива по сравнению с динамикой биотопа, заселенного рыбой, относительно изменений скорости потребления зоопланктона рыбой.

Для того чтобы исследовать временную динамику планктона, мы используем как $|\mathbf{p}_i(t)|$ и $|\mathbf{h}_i(t)|$, т.е. длины таких векторов, которые характеризуют распределение плотности фитопланктона и зоопланктона в каждом из биотопов:

$$\mathbf{p}_i(t) = (p_{i1}(t), p_{i2}(t), \dots, p_{ik/2}(t)), \quad (5.1)$$

$$\mathbf{h}_i(t) = (h_{i1}(t), h_{i2}(t), \dots, h_{ik/2}(t)), \quad (5.2)$$

так и плотности фитопланктона и зоопланктона, пространственно усредненные в пределах каждого из этих биотопов:

$$\langle \mathbf{p} \rangle_i(t) = \frac{1}{S_i} \int_{S_i} p(x, y, t) dx dy, \quad (5.3)$$

$$\langle \mathbf{h} \rangle_i(t) = \frac{1}{S_i} \int_{S_i} h(x, y, t) dx dy, \quad (5.4)$$

где S_i — площадь i -го биотопа; $i = 1$ соответствует заселенному рыбой биотопу, $i = 2$ — биотопу, лишенному рыбы; $S_1 = S_2 = k^2/2$, $k = 64$. Оба этих подхода дают качественно сходные результаты.

Функции (5.1), (5.2), равно как и (5.3), (5.4), оказались существенно зависящими от скорости f потребления зоопланктона рыбой. В качестве примера на рис. 17а и 17б показана динамика усредненной по пространству плотности зоопланктона $\langle \mathbf{h} \rangle_i$ соответственно для биотопа, заселенного рыбой, и свободного от нее. Имеются три основных типа этой динамики: регулярные осцилляции (когда величина f мала); иррегулярные осцилляции как в биотопе, заселенном рыбой, так и в биотопе, свободном от нее (при увеличении f); практическая постоянная плотность планктона в заселенном рыбой биотопе, в то время как внутри биотопа, свободного от рыбы, появляются иррегулярные осцилляции (когда f претерпевает дальнейшее увеличение и становится больше, чем критическое значение, характерное для бифуркации Хопфа; см. рис. 13). Эти же три типа динамики имеют место для $|\mathbf{h}_i(t)|$.

Временное поведение фитопланктона сходно с поведением зоопланктона.

Отметим отчетливое соответствие между тремя типами поведения усредненных плотностей (см. рис. 17) и пространственно-временными структурами, показанными на рис. 14. А именно, регулярные и иррегулярные структуры обусловливают соответственно регулярные и

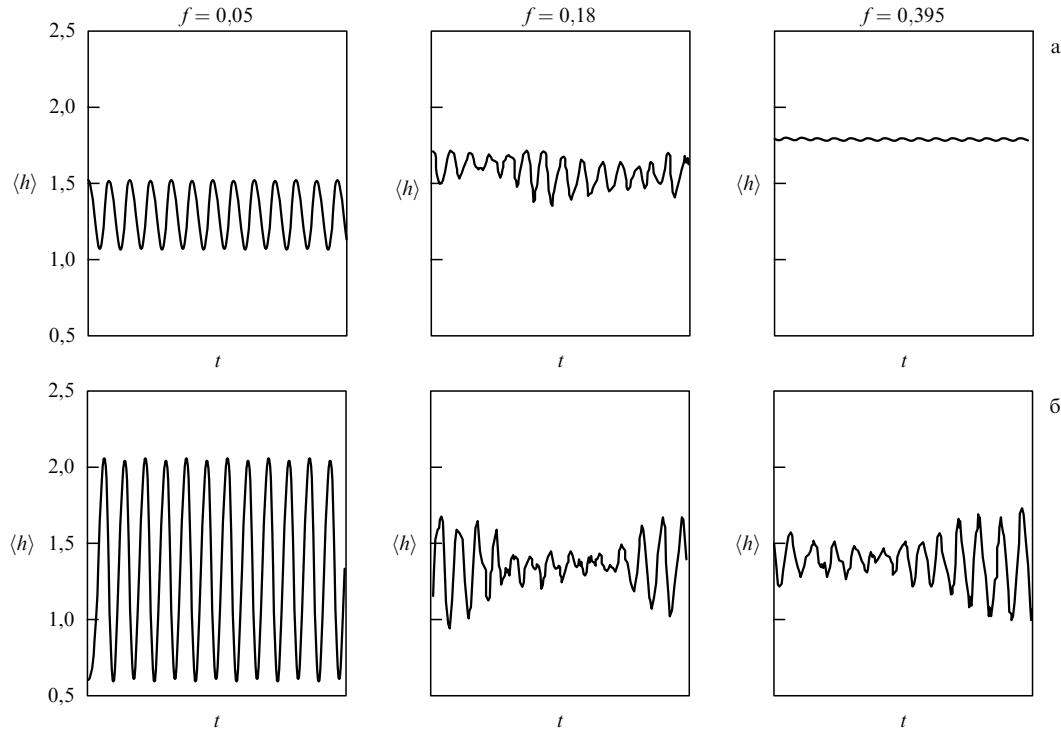


Рис. 17. Три основных типа осцилляций усредненной по пространству плотности зоопланктона в зависимости от f : (а) при $x \leq 32$ (заселенный рыбой биотоп); (б) при $x > 32$ (лишенный рыбы биотоп).

иррегулярные осцилляции как $\langle p_i \rangle$ и $\langle h_i \rangle$, так и $|p_i(t)|$ и $|h_i(t)|$, в то время как почти однородные распределения приводят к практически постоянной плотности планктона.

Примечательно, что для иррегулярных режимов, в отличие от регулярных, характерна чувствительность к начальным условиям (рис. 18); подобная зависимость характерна для хаотической динамики. Для того чтобы исследовать, насколько общим является такое хаотическое поведение системы, состоящей из двух областей, мы строим бифуркационные диаграммы как для био-

топа, заселенного рыбой, так и для биотопа, свободного от нее.

Рисунок 19 демонстрирует бифуркационные диаграммы для (а) биотопа, заселенного рыбой, и (б) свободного от нее. На этих диаграммах отмечены последовательные локальные максимумы зависящих от времени пространственно усредненных плотностей планктона для соответствующих значений скорости потребления зоопланктона рыбой в области значений f , которая покрывает все типы динамики (см. рис. 17). Регулярные осцилляции продуцируют одну или небольшое число точек, тогда как последовательные максимумы иррегулярных изменений плотности планктона покрывают довольно широкую область значений. Диаграммы получены по завершении всех переходных процессов, когда влияние начальных условий становится несущественным и тот или иной тип динамики планктона полностью проявляет себя. Отметим существование качественно различных областей на представленных диаграммах. Для больших значений скорости потребления зоопланктона рыбой динамика планктона в заселенном рыбой биотопе является регулярной (рис. 19а), в то время как в свободном от рыбы биотопе динамика иррегулярна (рис. 19б; пример такой динамики показан на рис. 17 при $f = 0,395$). Для меньших значений f регулярность в заселенном рыбой биотопе нарушается, и максимумы покрывают целую полосу значений, за исключением очень узкой щели в окрестности $f = 0,2$, где динамика планктона в этом биотопе опять становится регулярной (рис. 19а). Пример, показанный на рис. 17 при $f = 0,18$, демонстрирует иррегулярную динамику в обоих биотопах. При $f < 0,1$ планктонная динамика как в биотопе, заселенном рыбой, так и в биотопе, свободном от нее, является регулярной (ср. рис. 19а и 19б;

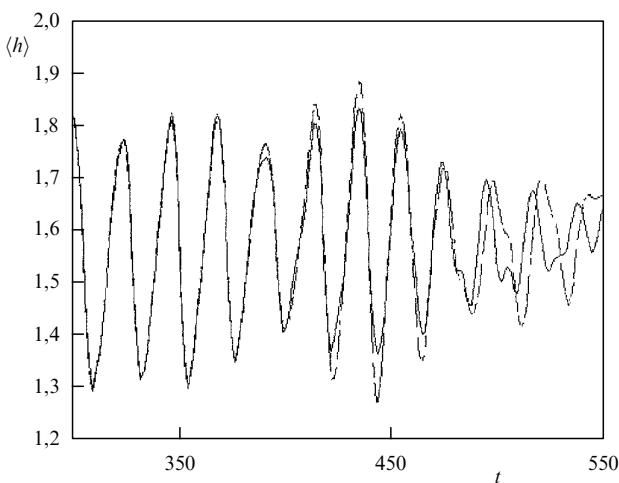


Рис. 18. Чувствительность к начальным условиям. Временные осцилляции $\langle h \rangle$ расходятся при малом изменении начальных условий. Траектории $\langle h \rangle$ показаны для двух начальных условий, различающихся на 0,001; $f = 0,18$.

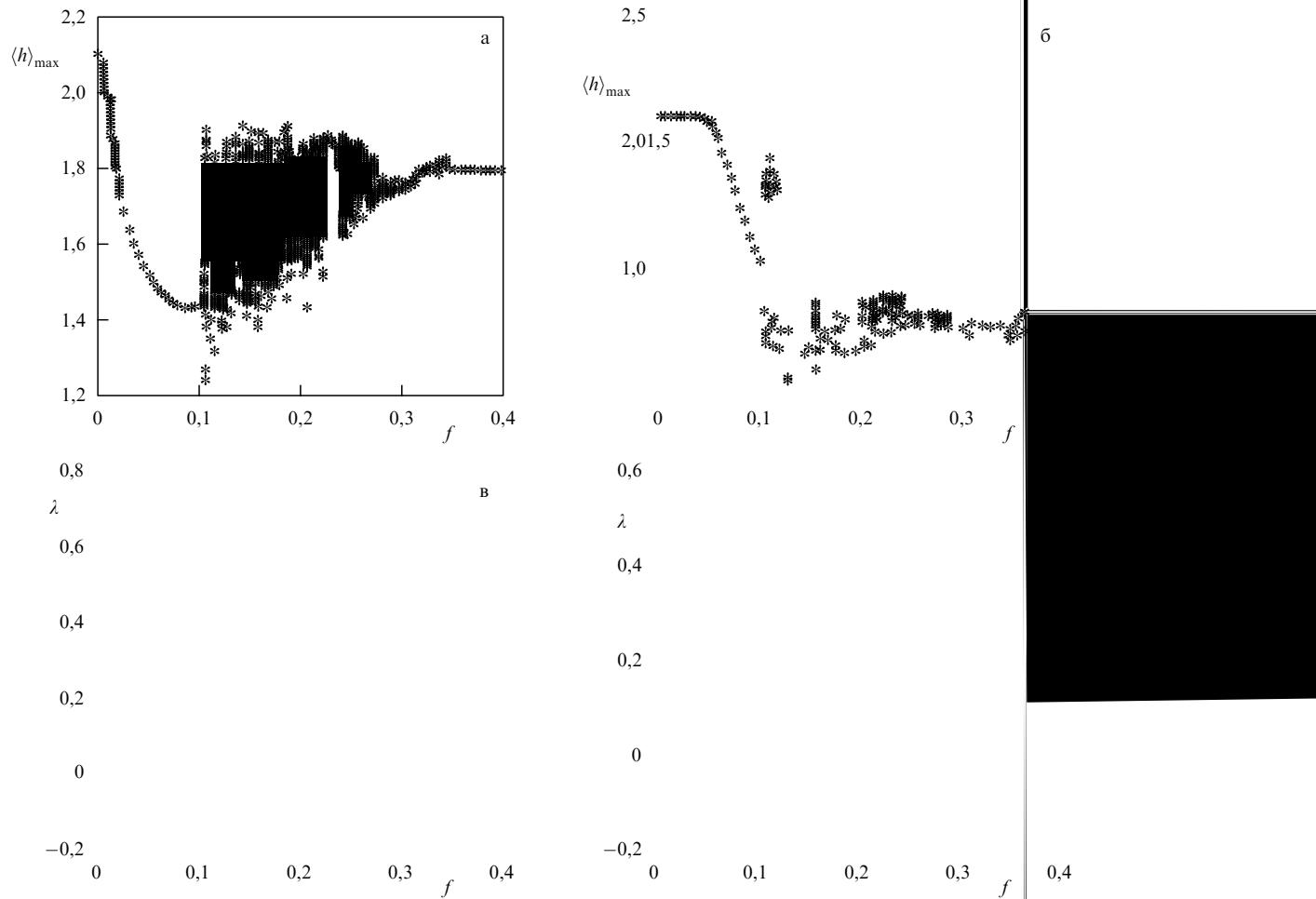


Рис. 19. Бифуркационные диаграммы и главные показатели Ляпунова для различных значений скорости f потребления зоопланктона рыбой: (а) бифуркационная диаграмма для заселенного рыбой биотопа; (б) бифуркационная диаграмма для биотопа, в котором плотность рыбы пренебрежимо мала; (в) главный показатель Ляпунова для заселенного рыбой биотопа; (г) главный показатель Ляпунова для биотопа, лишенного рыбы. Все вычисления проводились во временному интервале $2000 \leq t \leq 5000$.

пример такой динамики при $f = 0,05$ дан на рис. 17). Для того чтобы обеспечить представление о природе временной динамики усредненных плотностей, опирающиеся на численные оценки, мы также вычисляли доминантный показатель Ляпунова (λ). Результаты, полученные для различных значений скорости потребления зоопланктона рыбой для заселенного рыбой биотопа (рис. 19в) и биотопа, свободного от рыбы (рис. 19г), хорошо соответствуют бифуркационным диаграммам (рис. 19а, б) и с очевидностью демонстрируют хаотическую природу иррегулярной динамики планктона. Действительно, сравнение рис. 19а, в, а также рис. 19б, г показывает, что значения $\lambda > 0$ и хаос всегда имеют место при значениях f , для которых регулярность планктонной динамики нарушается. Наши вычисления показали, что для иррегулярных осцилляций по крайней мере четыре первых экспонента Ляпунова положительны. Это означает, что иррегулярная динамика планктона может характеризоваться как высокоразмерный хаос.

Примечательно, что зависимость динамики планктона от начальных условий не исчерпывается той, что показана на рис. 18. Другой тип зависимости динамики планктона от начальных условий показан на рис. 20. На этом рисунке представлены два аттрактора, получен-

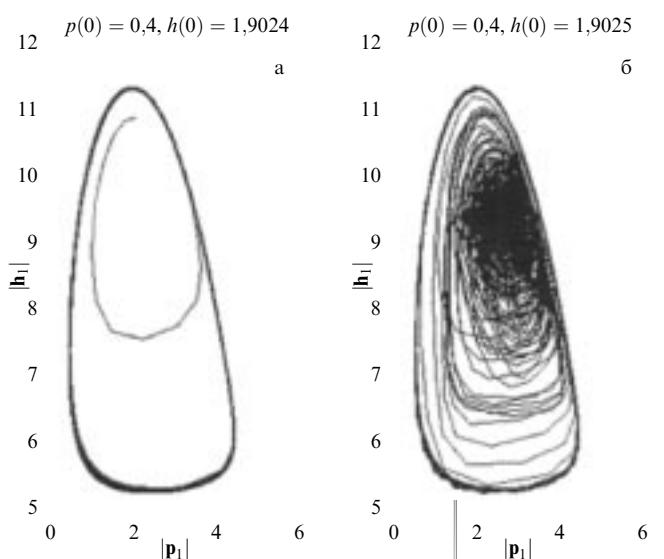


Рис. 20. Чувствительность к начальным условиям. Устойчивый предельный цикл (а) и хаотический аттрактор (б) получены при нескольких различных начальных значениях плотности зоопланктона; эти значения отличаются между собой на 0,0001; $f = 0,18$.



Рис. 21. Фрактальная структура бассейнов притяжения. Начальные условия, которые приводят к хаотическому аттрактору, на каждой из полос обозначены белыми участками, в то время как начальные плотности, ведущие к регулярным осцилляциям, закрашены черным цветом.

ных при слегка отличающихся друг от друга начальных плотностях зоопланктона, но при одном и том же наборе параметров модели (3.3), (3.4). Видно, что очень малые изменения начальных условий могут приводить как к регулярным осцилляциям (рис. 20а), так и к хаотическим изменениям плотности планктона (рис. 20б). Следовательно, существуют два бассейна притяжения, каждый из которых связан с одним из двух аттракторов.

Интересно, что имеется обширная область начальных значений плотности планктона, для которой бассейн притяжения к предельному циклу сложным образом прослаивается бассейном притяжения хаотического аттрактора. Рисунок 21 показывает, какие начальные условия (в области значений $|\mathbf{h}_1(0)| = |\mathbf{h}_2(0)|$ от 0,3 до 2,7) приводят к предельному циклу (рис. 20а), а какие — к хаотическому аттрактору (рис. 20б); начальные условия, которые приводят к хаотическому аттрактору, обозначены белыми участками, в то время как начальные плотности, ведущие к регулярным осцилляциям, обозначены зачерненными участками. Видно, что увеличение разрешения в пределах некоторого участка (например, $1,8 \leq |\mathbf{h}_1(0)| = |\mathbf{h}_2(0)| \leq 2,55$) позволяет выявить дополнительные детали и показывает, что непрерывные на первый взгляд черные зоны на самом деле распадаются на меньшие участки. По мере того как мы пытаемся более точно определить границы между этими бассейнами притяжения, эта граница становится все более изрезанной (рис. 21). Бассейны притяжения как к регулярным, так и к хаотическим осцилляциям для этих значений плотности зоопланктона являются фрактальными, типа канторовского множества. В результате трудно (если не невозможно) предсказать, какой именно бассейн притяжения будет определять ход той или иной траектории; для такого предсказания необходима очень точная информация о начальных условиях. При этом даже слабый внешний шум делает систему непредсказуемой. Имеется, однако, область начальных значений (прилегающая к величине $|\mathbf{h}_1(0)| = |\mathbf{h}_2(0)| = 2,7$), которая является непрерывной, нефрактальной. Все траектории, начинающиеся в этой области, ведут к хаотическому аттрактору (рис. 21).

5.4. Динамика экосистемы, состоящей из трех областей

На рисунке 22а показан пример пространственных планкtonных структур, которые возникают из начально

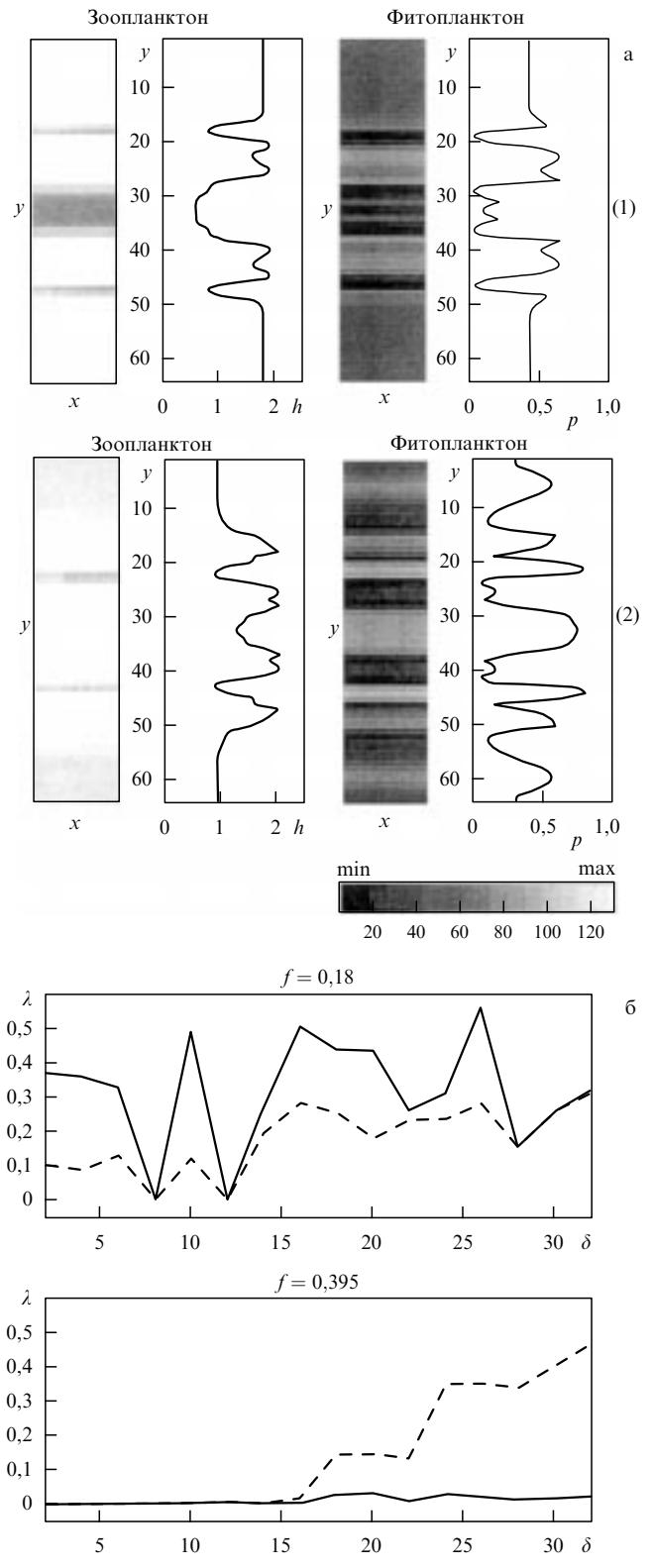


Рис. 22. (а) Квазидвумерные пространственные структуры зоопланктона и фитопланктона, формирующиеся в системе из трех биотопов изначально однородного пространственного распределения планктона, и соответствующие профили плотности планктона для $x \leq 16$ и $48 \leq x \leq 64$, (1) $f = 0,395$ или (2) $f = 0,18$, в то время как для $16 < x < 48$ $f = 0$. (б) Зависимость главного показателя Ляпунова для биотопов, заселенных рыбой (сплошная линия) и лишенных ее (штриховая линия), от расстояния между заселенными рыбой биотопами.

однородного распределения в системе из трех биотопов, состоящей из двух областей, заселенных рыбой, и разделяющего их пространства, где рыба отсутствует. Выбор параметров соответствует или стационарной локальной кинетике ($f = 0,395$ на рис. 22а(1)) или предельному циклу ($f = 0,18$ на рис. 22а(2)). Возникает вопрос: как динамика планктона зависит от ширины свободного от рыбы пространства?

Чтобы ответить на него, мы вычисляем доминантный показатель Ляпунова для различных значений ширины этого пространства (δ). Оказывается, что регулярные осцилляции (подобные тем, что показаны на рис. 17 при $f = 0,05$) не зависят от δ . На рисунке 22б показана зависимость λ от δ для двух других типов планктонной динамики (см. рис. 17). Функция $\lambda(\delta)$ заметно немонотонна для случая иррегулярных осцилляций планктона как в заселенных рыбой биотопах, так и в разделяющем их пространстве (рис. 22б при $f = 0,18$). Отметим наличие отчетливой корреляции между зависящими от ширины этого пространства вариациями доминантного показателя Ляпунова, характеризующими динамику планктона в заселенных рыбой биотопах (сплошная линия) и в разделяющей их щели (штриховая линия). Такая корреляция отсутствует в случаях практически постоянной плотности планктона в заселенных рыбой биотопах в то время как в свободном от рыбы пространстве между этими биотопами возникают иррегулярные осцилляции (рис. 22б при $f = 0,395$). Легко видеть, что в заселенных рыбой биотопах величина λ практически постоянна и равна нулю, тогда как внутри свободного от рыбы пространства эта величина монотонно уменьшается до нуля при уменьшении ширины щели между биотопами примерно до 14 (нижняя часть рис. 22б). Таким образом, эти результаты показывают, что в естественной неоднородной окружающей среде динамика планктона внутри данного биотопа может зависеть не только от локальных, относящихся к этому биотопу параметров (таких, как скорость потребления зоопланктона рыбой), но и от расстояния между отдельными биотопами.

6. Краткое резюме

Мы познакомили читателя с процессами, лежащими в основе возникновения пространственных структур в водных сообществах и динамики таких пространственно неоднородных сообществ. Хорошо известно, что гетерогенность пространственного распределения различных видов не во всех случаях может сводиться к гетерогенности морской окружающей среды: имеются "физический" и "биологический" масштабы. Мы рассматриваем различные механизмы формирования чисто биологических структур, т.е. структур, не связанных непосредственно с какими бы то ни было аспектами гидродинамики океана. Мы показываем, что формирование пространственных структур в распределении планктона, сходных с теми, что наблюдаются в природе (т.е. иррегулярных структур с конечным временем жизни), может являться непосредственным результатом взаимосвязи между турбулентным перемешиванием и взаимодействиями между фитопланкtonом и зоопланкtonом. Формирование планктонной структуры характеризуется наличием присущего ей пространственного масштаба, его величина (которая, по оценкам, составляет около

1 км) хорошо согласуется с данными полевых наблюдений.

В данной работе минимальная модель, достаточная для описания процесса формирования иррегулярного пространственно неоднородного распределения планктона, представляет собой двухкомпонентную систему типа "хищник–жертва" ("зоопланктон–фитопланктон") с параметрами, не зависящими от координат, и без каких бы то ни было ограничений на коэффициенты диффузии составляющих систему компонент. Мы показываем, что динамика системы, соответствующая формированию пространственных структур, может быть квалифицирована как пространственно-временной хаос. Появлению (в ходе необычного сценария развития) иррегулярных пространственных распределений может предшествовать формирование хорошо различимых спиральных структур.

Показано, что еще один механизм образования иррегулярных пространственных структур в планктонном сообществе может быть связан с влиянием косяка питающейся планктоном рыбы. Взаимодействие между подвижными рыбными косяками и планктонной системой хотя и модифицирует свойства пространственных структур, но не изменяет основные особенности динамики системы: формирование спиральных волн и хаос в динамике планктона. Показано, что движение рыбного косяка обладает фрактальными свойствами.

С помощью обзора данных полевых наблюдений мы показываем также, что во многих случаях динамика водного сообщества подвержена влиянию относительно устойчивых мезомасштабных неоднородностей поля экологически существенных факторов, например, температуры воды, солености, концентрации биогенов и др. В этом случае характеристический размер этих неоднородностей задает еще одну, внешнюю шкалу системы. Мы проводим анализ формирования структур планктона и соответствующей пространственно-временной динамики планктонного сообщества в неоднородной окружающей среде. Используя минимальную модель типа "реакция–диффузия", описывающую трофические взаимодействия в цепи "питательный субстрат – планктон – рыба", мы исследуем роль диффузионного взаимодействия между заселенным рыбой и лишенным ее биотопами в формировании планктонных структур в неоднородной окружающей среде. Мы показываем, что такое взаимодействие может обусловливать появление пространственно-временных планктонных структур, обладающих фрактальной размерностью, которая зависит от скорости потребления зоопланктона рыбой. Пространственно усредненная динамика планктона оказывается зависящей как от скорости потребления зоопланктона рыбой, так и от расстояния между заселенными рыбой биотопами и может демонстрировать как хаотическое, так и регулярное поведение.

Представленные здесь результаты (см. также [265]) могут указывать на первостепенную роль хаотических режимов в формировании пространственно-временной организации водных экосистем. Действительно, имеется все возрастающее количество наблюдений в пользу того, что системы с хаотической динамикой могут даже лучше адаптироваться к изменениям окружающих условий, чем системы, динамика которых характеризуется наличием устойчивой точки равновесия [57, 258–261]. Переходя к другому уровню, отметим, что существование хаоса и

связанных с ним нерегулярностей часто является свидетельством хорошего здоровья [262, 263]. Предполагается даже, что процесс старения характеризуется потерей пластичности и изменчивости, которые обеспечиваются хаосом в функционировании базисных физиологических систем [263]. В этой связи проблема взаимоотношений между хаотической и регулярной динамикой представляет существенный интерес.

Эта статья демонстрирует новые вызовы, возникающие в результате понимания существенной роли нелинейных взаимодействий в динамике водных сообществ. Концептуальные, включающие небольшое число видов модели типа "реакция–диффузия" представляются адекватным инструментом для исследования и выявления базисных механизмов формирования пространственно-временных структур во взаимосвязанной динамике планктона и рыбы.

Авторы выражают благодарность Валерию Простокишину за помощь в проведении некоторых численных экспериментов и Андрею Костянину, который прочитал рукопись и сделал ряд ценных замечаний.

Работа была отчасти поддержана INTAS (грант 96-2033), DFG (грант 436 RUS 113/447), РФФИ (грант 98-04-04065) и NATO (грант OUTR.LG971248).

Список литературы

1. Haken H *Synergetics. An Introduction* (Springer Series in Synergetics, Vol. 1) (Berlin: Springer-Verlag, 1977)
2. Nicolis G, Prigogine I *Self-organization in Nonequilibrium Systems* (New York: Wiley, 1977)
3. Weidlich W, Haag G *Concepts and Models of a Quantitative Sociology. The Dynamics of Interacting Populations* (Springer Series in Synergetics, Vol. 14) (Berlin: Springer-Verlag, 1983)
4. Turing A M *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **237** 37 (1952)
5. Medvinsky A B et al., in *Self-organization of Complex Structures. From Individual to Collective Dynamics* (Ed. F Schweitzer) (Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 1997) p. 269
6. De Kepper P et al. *Physica D* **49** 161 (1991)
7. Шемякин Ф М, Михалев П Ф *Физико-химические периодические процессы* (М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938)
8. Романовский Ю М, Степанова Н В, Чернавский Д С *Математическая биофизика* (М.: Наука, 1984)
9. Sommer U *Planktologie* (Berlin: Springer, 1994)
10. Sommer U *Algen, Quallen, Wasserfloh. Die Welt des Planktons* (Berlin: Springer, 1996)
11. Baretta-Bekker J G, Duursma E K, Kuipers B R (Eds) *Encyclopedia of Marine Sciences* 2nd ed. (New York: Springer, 1998)
12. Raymont J E G *Plankton and Productivity in the Oceans* (Oxford: Pergamon Press, 1980–1983)
13. Hallegraaff G M *Plankton. A Microscopic World* (Leiden: E.J. Brill, 1988)
14. Hensen V *Ergebnisse in dem Atlantischen Ocean von Mitte Juli bis Anfang November 1889 ausgeführten Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* (Leipzig: Kiel, 1892)
15. Porep R, in *Kieler Beiträge zur Geschichte der Medizin und Pharmazie* Vol. 9 (Eds R Herrlinger, F Kudlien, G E Dann) (Neumünster: Karl Wachholtz, 1970)
16. Bain R C (Jr.) *J. Sanitary Engineering Division* (October) 867 (1968)
17. Ritschard R L *Water Air Soil Poll.* **64** 289 (1992)
18. Malin G *Nature* **387** 857 (1997)
19. Charlson R J et al. *Nature* **326** 655 (1987)
20. Williamson P, Gribbin J *New Sci.* (16 March) 48 (1991)
21. Lotka A J *Elements of Physical Biology* (Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1925)
22. Volterra V *J. Cons. Perm. Int. l'Explor. Mer.* **3** 3 (1926)
23. Cushing D H *Marine Ecology and Fisheries* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975)
24. Gulland J A (Ed.) *Fish Population Dynamics* (London: Wiley, 1977)
25. Steele J H (Ed.) *Fisheries Mathematics: The Proc. of a Conf., Aberdeen, 1975* (London: Academic Press, 1977)
26. Fleming R H J. *Cons. Perm. Int. l'Explor. Mer.* **14** 210 (1939)
27. Ивлев В С *Успехи современной биологии* **XIX** 98 (1945)
28. Riley G A *J. Mar. Res.* **6** 54 (1946)
29. Odum H T *Limnol. Oceanogr.* **1** 102 (1956)
30. Droop M R *Bot. Mar.* **XXVI** 99 (1983)
31. Behrenfeld M J, Falkowski P G *Limnol. Oceanogr.* **42** 1479 (1997)
32. Riley G A, in *The Sea* Vol. 2 (Ed. M N Hill) (London: Wiley, 1963) p. 436
33. Segel L A, Jackson J L J. *Theor. Biol.* **37** 545 (1972)
34. Dubois D *Ecol. Model.* **1** 67 (1975)
35. Levin S A, Segel L A *Nature* **259** 659 (1976)
36. Mimura M, Murray J D J. *Theor. Biol.* **75** 249 (1978)
37. Mayzaud P, Poulet S A *Limnol. Oceanogr.* **23** 1144 (1978)
38. Holling C S *Can. Entomol.* **91** 385 (1959)
39. Michaelis L, Menten M *Biochem. Z.* **49** 333 (1913)
40. Monod J, Jacob F *Cold Spring Harb. Symp.* **26** 389 (1961)
41. Steele J H, Henderson E W *Am. Nat.* **117** 676 (1981)
42. Steele J H, Henderson E W *J. Plankton Res.* **14** 157 (1992)
43. Steele J H, Henderson E W *J. Plankton Res.* **14** 1397 (1992)
44. Scheffer M *OIKOS* **62** 271 (1991)
45. Scheffer M *Ecology of Shallow Lakes* (Population and Community Biology Series, Vol. 22) (London: Chapman & Hall, 1997)
46. Malchow H *Proc. R. Soc. London Ser. B* **251** 103 (1993)
47. Truscott J E, Brindley J *Bull. Math. Biol.* **56** 981 (1994)
48. Truscott J E, Brindley J *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. A* **347** 703 (1994)
49. Beltrami E *Estuaries* **12** 13 (1989)
50. Beltrami E *Environ. Model. Assess.* **1** 19 (1996)
51. De Angelis D L *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs* (Population and Community Biology Series, Vol. 9) (London: Chapman & Hall, 1992)
52. Jørgensen S E *Fundamentals of Ecological Modelling* 2nd ed. (Amsterdam: Elsevier, 1994)
53. Yodzis P, in *Frontiers in Mathematical Biology* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 100, Ed. S A Levin) (Berlin: Springer-Verlag, 1994)
54. May R *Science* **186** 645 (1974)
55. Scheffer M *J. Plankton Res.* **13** 1291 (1991)
56. Godfray C, Hassell M *Science* **275** 323 (1997)
57. Huisman J, Weissing F J *Nature* **402** 407 (1999)
58. Pascual M *Proc. R. Soc. London Ser. B* **251** 1 (1993)
59. Petrovskii S V, Malchow H *Math. Comput. Model.* **29** 49 (1999)
60. Petrovskii S V, Malchow H *Theor. Popul. Biol.* **59** 157 (2001)
61. Evans G T, Parslow S *Biol. Oceanogr.* **3** 327 (1985)
62. Truscott J E *J. Plankton Res.* **17** 2207 (1995)
63. Popova E E et al. *J. Plankton Res.* **19** 1495 (1997)
64. Ascioti F A et al. *J. Plankton Res.* **15** 603 (1993)
65. Kuznetsov Yu A, Muratori S, Rinaldi S *Int. J. Bifurcat. Chaos* **2** 117 (1992)
66. Rinaldi S, Muratori S *Ecol. Model.* **69** 79 (1993)
67. Steffen E, Malchow H, in *Self-organization of Complex Structures. From Individual to Collective Dynamics* (Ed. F Schweitzer) (Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 1997) p. 331
68. Steffen E, Malchow H *Senckenbergiana Maritima* **27** 137 (1996)
69. Steffen E, Malchow H, Medvinsky A B *Environ. Model. Assess.* **2** 43 (1997)
70. Scheffer M et al. *OIKOS* **80** 519 (1997)
71. Fasham M J R *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **16** 43 (1978)
72. Steele J H (Ed.) *Spatial Pattern in Plankton Communities* (NATO Conf. Ser. IV, Marine Sciences, Vol. 3) (New York: Plenum Press, 1978)
73. Mackas D L, Boyd C M *Science* **204** 62 (1979)

74. Greene C H et al. *Limnol. Oceanogr.* **37** 650 (1992)
75. Abbott M, in *Patch Dynamics* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 96, Eds S A Levin, T M Powell, J H Steele) (Berlin: Springer-Verlag, 1993) p. 37
76. Platt T *Deep-Sea Res.* **19** 183 (1972)
77. Denmann K L *Deep-Sea Res.* **23** 539 (1976)
78. Stommel H *J. Mar. Res.* **8** 24 (1948)
79. Leibovich S, in *Patch Dynamics* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 96, Eds S A Levin, T M Powell, J H Steele) (Berlin: Springer-Verlag, 1993) p. 110
80. Yoder J A et al. *Nature* **371** 689 (1994)
81. Franks P J S *Limnol. Oceanogr.* **42** 1297 (1997)
82. Abraham E R *Nature* **391** 577 (1998)
83. Platt J R *Science* **133** 1766 (1961)
84. Winet H, Jahn T *Biorheology* **9** 87 (1972)
85. Pedley T J, Kessler J O *Ann. Rev. Fluid Mech.* **24** 313 (1992)
86. Timm U, Okubo A *Bull. Math. Biol.* **56** 187 (1994)
87. Witten T A (Jr.), Sander L M *Phys. Rev. Lett.* **47** 1400 (1981)
88. Matsushita M, Fujikawa H *Physica A* **168** 498 (1990)
89. Ben-Jacob E et al. *Physica A* **87** 378 (1992)
90. Okubo A *Diffusion and Ecological Problems. Mathematical Models* (Biomathematics, Vol. 10) (Berlin: Springer-Verlag, 1980)
91. Holmes E E et al. *Ecology* **75** 17 (1994)
92. Malchow H *Ecol. Model.* **75/76** 123 (1994)
93. Kierstead H, Slobodkin L B *J. Mar. Res.* **XII** 141 (1953)
94. Skellam J G *Biometrika* **38** 196 (1951)
95. Luther R Z. *Electrochemie* **12** 596 (1906)
96. Fisher R A *Ann. Eugenics* **7** 355 (1937)
97. Kolmogorov A, Petrovskii I, Piskunov N *Bull. Univ. Moscow, Ser. Intern. Sect. A* **1** 1 (1937)
98. Allee W C *Animal Aggregations: A Study in General Sociology* (Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1931)
99. Allee W C et al. *Principles of Animal Ecology* (Philadelphia: Saunders Co., 1949)
100. Schlögl F Z. *Phys.* **253** 147 (1972)
101. Nitzan A, Ortoleva P, Ross J *Faraday Symp. Chem. Soc.* **9** 241 (1974)
102. Ebeling W, Schimansky-Geier L, in *Proc. 6th Intern. Conf. on Thermodynamics* (Merseburg, 1980) p. 95
103. Malchow H, Schimansky-Geier L *Noise and Diffusion in Bistable Nonequilibrium Systems* (Teubner-Texte zur Physik, Bd. 5) (Leipzig: Teubner, 1985)
104. Lewis M A, Kareiva P *Theor. Popul. Biol.* **43** 141 (1993)
105. Петровский С В *Инж.-физ. журн.* **66** 346 (1994)
106. Ludwig D, Jones D D, Holling C S *J. Anim. Ecol.* **47** 315 (1978)
107. Wissel C *Theoretische Ökologie* (Berlin: Springer, 1989)
108. Field R J, Burger M (Eds) *Oscillations and Traveling Waves in Chemical Systems* (New York: Wiley, 1985)
109. Wyatt T *Mar. Biol.* **22** 137 (1973)
110. Boerlijst M C, Lamers M E, Hogeweg P *Proc. R. Soc. London Ser. B* **253** 15 (1993)
111. Adler J *Science* **153** 708 (1966)
112. Adler J, Templeton B *J. Gen. Microbiol.* **46** Pt. 2 175 (1967)
113. Gerisch G, in *Current Topics in Developmental Biology* Vol. 3 (Eds A A Moscona, A Monroy) (New York: Academic, 1968) p. 157
114. Gerisch G *Naturwissenschaften* **58** 430 (1971)
115. Keller E F, Segel L A *J. Theor. Biol.* **26** 399 (1970)
116. Keller E F, Segel L A *J. Theor. Biol.* **30** 225 (1971)
117. Keller E F, Segel L A *J. Theor. Biol.* **30** 235 (1971)
118. Segel L A, Stoeckly B *J. Theor. Biol.* **37** 561 (1972)
119. Segel L A *SIAM J. Appl. Math.* **32** 653 (1977)
120. Newell P C, in *Fungal Differentiation. A Contemporary Synthesis* (Mycology Series, Vol. 4, Ed. J E Smith) (New York: M. Dekker, 1983) p. 43
121. Alt W, Hoffmann G (Eds) *Biological Motion* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 89) (Berlin: Springer-Verlag, 1990)
122. Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **161** (4) 13 (1991)
123. Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **164** 1041 (1994)
124. Medvinsky A B et al. *FEMS Microbiol. Lett.* **84** 279 (1991)
125. Medvinsky A B et al. *FEMS Microbiol. Lett.* **112** 287 (1993)
126. Medvinsky A B et al. *Physica D* **64** 267 (1993)
127. Medvinsky A B et al. *Physica D* **79** 299 (1994)
128. Медвинский А Б и др. *Доклады РАН* **338** 690 (1994)
129. Siegert F, Weijer C J *Physica D* **49** 224 (1991)
130. Steinbock G, Hashimoto H, Müller S C *Physica D* **49** 233 (1991)
131. Reshetilov A N et al. *FEMS Microbiol. Lett.* **94** 59 (1992)
132. Vasiev B N, Hogeweg P, Panfilov A V *Phys. Rev. Lett.* **73** 3173 (1994)
133. Höfer T, Sherratt J A, Maini P K *Physica D* **85** 425 (1995)
134. Sherratt J A, Lewis M A, Fowler A C *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92** 2524 (1995)
135. Sherratt J A, Eagan B T, Lewis M A *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **352** 21 (1997)
136. Merkin J H et al. *Phys. Rev. Lett.* **76** 546 (1996)
137. Davidson F A *Int. J. Bifurcat. Chaos* **8** 1303 (1998)
138. Rovinsky A B, Menzinger M *Phys. Rev. Lett.* **69** 1193 (1992)
139. Malchow H *J. Marine Syst.* **7** 193 (1996)
140. Malchow H *Z. Phys. Chem.* **204** 35 (1998)
141. Daly K L, Smith W O (Jr.) *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **24** 555 (1993)
142. O'Brien J J, Wroblewski J S *J. Theor. Biol.* **38** 197 (1973)
143. Wroblewski J S, O'Brien J J, Platt T *Mémoires Soc. R. Sci. Liège* **VII** 43 (1975)
144. Wroblewski J S, O'Brien J J *Mar. Biol.* **35** 161 (1976)
145. Malchow H, Shigesada N *Nonlinear Proc. Geophys.* **1** 3 (1994)
146. Wyatt T *Thalassia Jugoslavica* **7** 435 (1971)
147. Nakata K, Ishikawa R *Jpn. J. Ecol.* **25** 201 (1975)
148. Powell T M et al. *Science* **189** 1088 (1975)
149. Weber L H, El-Sayed S Z, Hampton I *Deep-Sea Res.* **33** 1327 (1986)
150. Murray J D *Mathematical Biology* (Berlin: Springer-Verlag, 1989)
151. Levin S A, Powell T M, Steele J H (Eds) *Patch Dynamics* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 96) (Berlin: Springer-Verlag, 1993)
152. Dunbar S R *SIAM J. Appl. Math.* **46** 1057 (1986)
153. Петровский С В, Виноградов М Е, Морозов А Ю *Океанология* **38** 881 (1998)
154. Petrovskii S V, Malchow H *Nonlinear Anal.: Real World Appl.* **1** 37 (2000)
155. Kopell N, Howard L N *Stud. Appl. Math.* **52** 291 (1973)
156. Nayfeh A H, Balachandran B *Applied Nonlinear Dynamics* (New York: Wiley, 1995)
157. Федоров К Н, Гинзбург А И *Проповерхностный слой океана* (Л.: Гидрометеоиздат, 1988)
158. Озмидов Р В *Горизонтальная турбулентность и турбулентный обмен в океане* (М.: Наука, 1968)
159. Okubo A *Deep-Sea Res.* **18** 789 (1971)
160. Petrovskii S V *J. Marine Syst.* **21** 179 (1999)
161. Озмидов Р В *Океанология* **38** 7 (1998)
162. Holland J H *Adaptation in Natural and Artificial Systems* (Ann Arbor: Univ. of Michigan Press, 1975)
163. Scheffer M et al. *Ecol. Model.* **80** 161 (1995)
164. Savill N J, Hogeweg P J. *Theor. Biol.* **184** 229 (1997)
165. Радаков Д В *Стайность рыб как экологическое явление* (М.: Наука, 1972)
166. Blake R W *Fish Locomotion* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983)
167. Okubo A *Adv. Biophys.* **22** 1 (1986)
168. Семовский С В *Мам. моделирование* **1** (6) 49 (1989)
169. Grünbaum D, Okubo A, in *Frontiers in Mathematical Biology* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 100, Ed. S A Levin) (Berlin: Springer-Verlag, 1994) p. 296
170. Huth A, Wissel C *Ecol. Model.* **75/76** 135 (1994)

171. Reuter H, Breckling B *Ecol. Model.* **75/76** 147 (1994)
172. Gueron S, Levin S A, Rubenstein D I *J. Theor. Biol.* **182** 85 (1996)
173. Niwa H-S *J. Theor. Biol.* **181** 47 (1996)
174. Romey W L *Ecol. Model.* **92** 65 (1996)
175. Flierl G et al. *J. Theor. Biol.* **196** 397 (1999)
176. Stöcker S *Math. Biosci.* **156** 167 (1999)
177. Goodwin R M, in *Socialism, Capitalism and Economic Growth* (Ed. C H Feinstein) (London: Cambridge Univ. Press, 1967) p. 54
178. Lorenz H-W *Nonlinear Dynamical Economics and Chaotic Motion* 2nd ed. (Berlin: Springer-Verlag, 1993)
179. Ruth M, Hannon B *Modeling Dynamic Economic Systems* (New York: Springer, 1997)
180. Malchow H et al. *Nonlinear Anal.: Real World Appl.* **1** 53 (2000)
181. Medvinsky A B et al. *Nonlinear Dynam. Psychol. Life Sci.* **4** 135 (2000)
182. Tikhonov D A et al. *Chaos Soliton. Fract.* **12** 277 (2000)
183. Тихонова И А и др. *Биофизика* **45** 352 (2000)
184. Бочаров Л Н *Системный анализ в краткосрочном рыбопромысловом прогнозировании* (Л.: Наука, 1990)
185. Ebenhöh W *Model. Ident. Control* **1** 69 (1980)
186. Fernö A et al. *SARSIA* **83** 149 (1998)
187. Misund O A et al. *SARSIA* **83** 117 (1996)
188. Murray J D *Lectures on Nonlinear-Differential-Equation Models in Biology* (Oxford: Clarendon, 1977)
189. Winfree A T *The Geometry of Biological Time* (Biomathematics, Vol. 8) (New York: Springer-Verlag, 1980)
190. Winfree A T *When Time Breaks Down* (Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1987)
191. Кринский В И, Медвинский А Б, Панфилов А В *Эволюция атмосферных вихрей. Волны в сердце* (М.: Знание, 1986)
192. Grusa K-U *Mathematical Analysis of Nonlinear Dynamic Processes* (Harlow: Longman Scientific & Technical, 1988)
193. Biktaşhev V N et al. *Phys. Rev. Lett.* **81** 2815 (1998)
194. Mandelbrot B B *Fractals: Form, Chance, and Dimension* (San Francisco: W.H. Freeman, 1977)
195. Mandelbrot B B *The Fractal Geometry of Nature* (San Francisco: W.H. Freeman, 1982)
196. Feder J *Fractals* (New York: Plenum Press, 1988)
197. Schroeder M R *Fractals, Chaos, Power Laws* (New York: W.H. Freeman, 1991)
198. Peitgen H-O, Jürgens H, Saupe D *Chaos and Fractals: New Frontiers of Science* (New York: Springer-Verlag, 1992)
199. Bacry E, Muzy J F, Arneodo A *J. Stat. Phys.* **70** 635 (1993)
200. Arneodo A et al. *Physica D* **96** 291 (1996)
201. Muzy J F, Bacry E, Arneodo A *Phys. Rev. E* **47** 875 (1993)
202. Arneodo A, Bacry E, Muzy J F *Physica A* **213** 232 (1995)
203. Meyer Y *Ondelettes et Opérateurs* (Paris: Hermann, 1989)
204. David G *Wavelets and Singular Integrals on Curves and Surfaces* (Berlin: Springer-Verlag, 1991)
205. Kahane J P, Lemarié-Rieusset P G *Fourier Series and Wavelets* (London: Gordon & Breach, 1995)
206. Hubbard B B *The World According to Wavelets. The Story of a Mathematical Technique in the Making* (Wellesley, Mass.: A K Peters, 1996)
207. Chhabra A B et al. *Phys. Rev. A* **40** 5284 (1989)
208. Phillips O M *The Dynamics of the Upper Ocean* 2nd ed. (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1977)
209. Pond S, Pickard G L *Introductory Dynamic Oceanography* (Oxford: Pergamon Press, 1978)
210. Pedlosky J *Geophysical Fluid Dynamics* 2nd ed. (New York: Springer-Verlag, 1987)
211. Pedlosky J *Ocean Circulation Theory* (Berlin: Springer, 1996)
212. Vozjinskaya V B *Oceanology* **4** 876 (1964)
213. Abbot M R, Zion P M *Cont. Shelf Res.* **4** 661 (1985)
214. Walsh J J et al. *Prog. Oceanogr.* **23** 245 (1989)
215. Capella J E et al. *Deep-Sea Res.* **39** 1201 (1992)
216. Sur H I et al. *J. Marine Syst.* **7** 293 (1996)
217. MacKenzie B R et al. *Limnol. Oceanogr.* **39** 1790 (1994)
218. Jenkinson I R, Biddanda B A *J. Plankt. Res.* **17** 2251 (1995)
219. Marrase C, Saiz E, Redondo J M (Eds) *Scientia Marina* Vol. 61 (Suppl. 1) *Lectures on Plankton and Turbulence* (1997)
220. Nihoul J C J (Ed.) *Marine Turbulence* (Elsevier Oceanography Series, Vol. 28) (Amsterdam: Elsevier, 1980)
221. Монин А С, Озмидов Р В *Океанская турбулентность* (Л.: Гидрометеоиздат, 1981)
222. Баренблatt Г И, Галеркина Н Л, Лунева М В *Инж.-физ. журн.* **53** 733 (1987)
223. Barenblatt G I *Scaling, Self-similarity, and Intermediate Asymptotics* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996)
224. Озмидов Р В *Океанология* **6** 393 (1966)
225. Laurs R M, Fidler P C, Montgomery D R *Deep-Sea Res.* **31** 1085 (1984)
226. Hofmann E E et al. *Deep-Sea Res.* **39** 1177 (1992)
227. Hood R R et al. *J. Geophys. Res.* **95** 18081 (1990)
228. Barnard A H, Stegmann P M, Yoder J A *Cont. Shelf Res.* **17** 1181 (1997)
229. Njoku E G et al. *J. Geophys. Res.* **90** 11573 (1985)
230. Родионов В Б, Костяной А Г *Океанические фронты морей Северо-Европейского бассейна* (М.: ГЕОС, 1998)
231. Монин А С, Каменкович В М, Корт В Г *Изменчивость Мирового океана* (Л.: Гидрометеоиздат, 1974)
232. Монин А С, Красицкий В П *Явления на поверхности океана* (Л.: Гидрометеоиздат, 1985)
233. Foster T D, in *Processus de Formation des Eaux Oceaniques Profondes, en Particulier en Méditerranée Occidentale*, Paris, 1972 (Colloques Intern. Du Centre National de la Recherche Scientifique, N 215) (Paris: CNRS, 1974) p. 237
234. Joseph D D *Stability of Fluid Motions* (Springer Tracts in Natural Philosophy, Vol. 27–28) (Berlin: Springer-Verlag, 1976)
235. Федоров К Н *Физическая природа и структура океанических фронтов* (Л.: Гидрометеоиздат, 1983)
236. Fiedler P C, Bernard H J *Cont. Shelf Res.* **7** 871 (1987)
237. Mackas D L, Washburn L, Smith S L *J. Geophys. Res.* **96** 14781 (1991)
238. Каменкович В М, Кошляков М Н, Монин А С *Синоптические вихри в океане* 2-е изд. (Л.: Гидрометеоиздат, 1987)
239. Sverdrup H U *J. Mar. Res.* **1** 115 (1938)
240. The Ring Group *Science* **212** 1091 (1981)
241. The Coastal Transition Zone Group *EOS* **69** 669 (1988)
242. Barth J A *J. Geophys. Res.* **94** 10844 (1989)
243. Angel M V, Fasham M J R, in *Eddies in Marine Science* (Ed. A R Robinson) (Berlin: Springer-Verlag, 1983) p. 492
244. Haury L R et al. *J. Geophys. Res.* **91** 12937 (1986)
245. Hayward T L, Mantyla A W *J. Mar. Res.* **48** 825 (1990)
246. Bucklin A *J. Geophys. Res.* **96** 14799 (1991)
247. Bowman M J et al., in *Coastal Oceanography* (NATO Conf. Series, Ser. IV: Marine Sciences, Vol. 11, Eds H G Gade, A Edwards, H Svendsen) (New York: Plenum Press, 1983) p. 279
248. Wiebe P H et al. *Deep-Sea Res.* **23** 695 (1976)
249. Armi L, Zenk W *J. Phys. Oceanogr.* **14** 1560 (1984)
250. Armi L et al. *Nature* **333** 649 (1988)
251. Kostianoy A G, Belkin I M, in *Mesoscale/Synoptic Coherent Structures in Geophysical Turbulence* (Elsevier Oceanography Series, Vol. 50, Eds J C J Nihoul, B M Jamart) (Amsterdam: Elsevier, 1989) p. 821
252. Cooper L H N, in *Oceanography: Invited Lectures Presented at the Intern. Oceanographic Congress, New York, 1959* (Publ. AAAS, Vol. 67, Ed. M Sears) (Washington: AAAS, 1961) p. 599
253. Nisbet R M et al., in *Patch Dynamics* (Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 96, Eds S A Levin, T M Powell, J H Steele) (Berlin: Springer-Verlag, 1993)
254. Ranta E, Kaitala V, Lundberg P *Science* **278** 1621 (1997)
255. Scheffer M *Hydrobiol. Bull.* **23** 73 (1989)
256. Wilson D S *Ecology* **73** 1984 (1992)

257. Allen J C, Scheffer W M, Rosko D *Nature* **364** 229 (1993)
 258. Hastings A *Ecology* **74** 1362 (1993)
 259. Pahl-Wostl C *Theor. Popul. Biol.* **43** 159 (1993)
 260. Garfinkel A et al. *Science* **257** 1230 (1992)
 261. West B J, Deering B *The Lure of Modern Science: Fractal Thinking* (Studies of Nonlinear Phenomena in Life Sciences, Vol. 3) (Singapore: World Scientific, 1995)
 262. Marks-Tarlow T *Nonlinear Dynam. Psychol. Life Sci.* **3** 311 (1999)
 263. Lipsitz L, Goldberger A *J. Am. Med. Assoc.* **267** 1806 (1992)
 264. Medvinsky A B et al. *J. Bioscience* **26** 77 (2001)
 265. Medvinsky A B et al. *J. Bioscience* **26** 109 (2001)
 266. Астафьева Н М УФН **166** 1145 (1996)
 267. Новиков И Я, Степкин С В УМН **53** (6) 53 (1998)
 268. Дремин И М, Иванов О В, Нечитайло В А УФН **171** 465 (2001)

Spatio-temporal pattern formation, fractals, and chaos in conceptual ecological models as applied to coupled plankton – fish dynamics

A.B. Medvinskii, I.A. Tikhonova, D.A. Tikhonov, G.R. Ivanitskii

*Institute for Theoretical & Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences,
142290 Pushchino, Moscow Region, Russian Federation
Tel. (7-095) 923-96 68; (7-095) 923-74 67 (ext. 243)
Fax (7-0967) 79-05 53
E-mail: medvinsky@venus.iteb.serpukhov.su*

S.V. Petrovskii

*P.P. Shirshov Institute for Oceanology, Russian Academy of Sciences,
Nakhimovskii prosp. 36, 117218 Moscow, Russian Federation*

B.-L. Li

*Department of Biology, University of New Mexico,
Albuquerque, NM 87131-1091, USA*

E. Venturino

*Dipartimento di Matematica, Politecnico di Torino,
corso Duca degli Abruzzi 24, 10129 Torino, Italy*

H. Malchow

*Institute for Environmental Systems Research, Osnabrueck University,
Artilleriestr. 34, Osnabrueck, 49069 Germany*

The current turn-of-the-century period witnesses the intensive use of the bioproducts of the World Ocean while at the same time calling for precautions to preserve its ecological stability. This requires that biophysical processes in aquatic systems be comprehensively explored and new methods for monitoring their dynamics be developed. While aquatic and terrestrial ecosystems have much in common in terms of their mathematical description, there are essential differences between them. For example, the mobility of oceanic plankton is mainly controlled by diffusion processes, whereas terrestrial organisms naturally enough obey totally different laws. This paper is focused on the processes underlying the dynamics of spatially inhomogeneous plankton communities. We demonstrate that conceptual reaction-diffusion mathematical models are an appropriate tool for investigating both complex spatio-temporal plankton dynamics and the fractal properties of planktivorous fish school walks.

PACS numbers: **05.45.-a, 92.10.-c, 92.20.Rb**

Bibliography — 268 references

Received 26 March 2001, revised 23 April 2001