

УДК 574.34

РЕКОНСТРУКЦИЯ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В МОДЕЛЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ НА ОСНОВЕ ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННОГО ПОДХОДА

© 2024 г. А. Д. Шереметьев¹, А. И. Михайлов^{1,2}, А. Е. Бобырев^{3,*}, Е. А. Криксунов⁴

¹Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии

Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, философский факультет

Ленинские горы, учебно-научный корпус “Шуваловский”, Москва, 119234 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

биологический факультет, кафедра ихтиологии

Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: abobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2023 г.

После доработки 23.03.2024 г.

Принята к печати 19.05.2024 г.

Предмет настоящей статьи — установление связи между трофическими функциями как свойствами взаимодействующих популяций в целом и особенностями индивидуального пищедобывательного поведения консументов. В статье проводится классификация моделей “хищник—жертва” общего положения и трофических функций как неотъемлемой компоненты этих моделей. Показано, что простые предположения об индивидуальном поведении хищников и жертв приводят к вполне определенному виду трофической функции — кусочно-линейной зависимости Ардити—Гинзбурга или ее “сглаженной” версии. Полученные теоретические результаты верифицированы с помощью специально разработанной имитационной модели, описывающей взаимодействие между потребителем и кормовыми объектами на индивидуальном уровне.

DOI: 10.31857/S0044459624030042, EDN: vdbfkh

Динамика численности популяций животных представляет собой одну из ключевых проблем экологии (Бигон и др., 1989). Эта проблема разрабатывается во многих разделах зоологии, в том числе достаточно интенсивно — в ихтиологии. Во многом это объясняется практически потребностями: многие виды рыб являются ценными объектами промысла. Одной из актуальных задач популяционной динамики является изучение трофических отношений у рыб, поскольку создает перспективу для разработки детализированных моделей, адекватно интерпретирующих биологические механизмы формирования биомассы запасов и обладающих более высокой прогностической ценностью по сравнению с имеющимися (Булгакова, Бобырев, 2018).

Попытки формализации трофических отношений при построении моделей динамики численности животных привели к появлению широкого набора функций, описывающих взаимодействия организмов разных трофических уровней. Трофическая функция (также функциональный ответ — functional response) описывает изменение скорости потребления пищи хищниками как функцию от плотности жертв и рассчитывается как количество потребленных жертв, приходящееся на одного хищника в единицу времени (Solomon, 1949). Излишне говорить, что от выбора трофической функции, которых к настоящему времени насчитывается довольно много (см., напр., Jeschke et al., 2002; Тютюнов, Титова, 2018), во многом зависят воспроизводимые

моделями динамические режимы изучаемых систем (Yodzis, 1994; Gibson et al., 2005), а также такие их интегральные свойства, как устойчивость и продуктивность (Аджабян, Логофет, 1992).

В настоящей работе ставится задача обобщения вида трофической функции как макроэкологического свойства межпопуляционных взаимодействий типа “хищник–жертва” (“потребитель–ресурс”), исходя из базовых предположений об особенностях индивидуальной стратегии поиска пищи. В качестве основного инструмента исследования была разработана имитационная индивидуально-ориентированная модель пищедобывательного поведения рыб. Таким образом, целью настоящей работы является анализ количественных соотношений между обилием корма и темпом его потребления рыбами с помощью вычислительного эксперимента.

МОДЕЛИ “ХИЩНИК–ЖЕРТВА”

В наиболее общей форме взаимодействие двух видов по типу “потребитель–ресурс” описывается обобщенной моделью Гаузе–Колмогорова (Gause, 1934; Колмогоров, 1972; Свирежев, Логофет, 1978):

$$\frac{1}{r_N} \frac{dN}{dt} = Q + NG(N) - PF(N, P), \quad (1)$$

$$\frac{1}{r_P} \frac{dP}{dt} = PK(N, P) - C, \quad (2)$$

где N и P — численности или биомассы жертв и хищников; r_N и r_P — характерные темпы изменения численностей жертв и хищников соответственно, имеющие размерность обратного времени; Q — поток первичных ресурсов в систему; C — сток продукции из системы (в частности, вылов); $G(N)$ — функция внутривидового роста жертвы; $F(N, P)$ — трофическая функция (функциональный ответ); $K(N, P)$ — функция популяционного роста (численный ответ) хищника. Величины N , P , Q , C имеют одинаковую размерность численности или биомассы, функциональные зависимости $G(N)$, $F(N, P)$ и $K(N, P)$ безразмерны.

До тех пор пока не сделаны предположения о свойствах функций $Q(t)$, $C(t)$, $G(N)$, $F(N, P)$, $K(N, P)$, уравнения (1) и (2) остаются уравнениями общего положения. Действительно, введя новую функцию $f_1(x, y) = (f(x, y) - f(x, 0)) / y$, всегда можно выразить произвольную правую часть $f(x, y)$ уравнений (1)–(2) в форме $f(x, y) = f(x, 0) + yf_1(x, y)$. Единственным требованием

для уравнений (1) и (2) общего положения является класс гладкости их правых частей. Мы, следуя А.Н. Колмогорову, будем предполагать, что все функции, входящие в правые части уравнений, непрерывно дифференцируемы в положительном квадранте за исключением, быть может, конечного числа точек.

Прирост численности или биомассы жертв в отсутствие как хищников, так и жертв, обозначенный как $Q(t)$, имеет смысл зависящего от времени притока жертв в систему извне. Если система замкнута, $Q(t) = 0$. Однако в модели трофической цепи Ю.М. Свирежева полагается $Q(t) \geq 0$ для того, чтобы описать поток первичных ресурсов в систему. С точки зрения фундаментальных основ функционирования биотических сообществ $Q(t)$ — это не что иное, как поток солнечной энергии, поддерживающий функционирование биосферы Земли. Для задач настоящего исследования выделение $Q(t)$ как отдельной переменной обусловлено тем, что динамика системы “хищник–жертва” будет рассматриваться в том числе и при условиях постоянно возобновляемой кормовой базы.

Аналогичным образом в уравнении (2) выделяется функция стока $C(t)$, имеющая смысл изъятия конечной продукции из системы, т.е. смертности от экзогенных причин, например вылов промысловых рыб, занимающих верхние трофические уровни.

В случае замкнутой системы, когда приток и сток отсутствуют, т.е. $Q = 0 = C$, система (1)–(2) приобретает вид модели А.Н. Колмогорова (1972). А.Н. Колмогоров исследовал качественную динамику системы “хищник–жертва” при наиболее общих предположениях о функциональных связях, классифицировав фазовые портреты уравнений (1)–(2).

Функция внутривидового роста $G(N)$ описывает безразмерные темпы прироста численности или биомассы жертв в отсутствие хищников. В наиболее общем случае предполагается, что $G(N) > 0$ при $0 \leq N < N^*$ и $G(N) < 0$ при $N > N^*$, где N^* — равновесное количество жертв при отсутствии хищников. Также предполагается, что $G(N) \sim (1/N)$ при малых N , т.е. $G(N)$ возрастает достаточно медленно при приближении N к нулю так, чтобы $NG(N) \rightarrow 0$. Иными словами, в отсутствие притока первичных ресурсов для воспроизводства популяции необходима малая, но отличная от нуля численность популяции. При $F = 0$ уравнение (1) есть не что иное, как уравнение продукционной модели.

Так, в основе модели Розенцвейга—Макартура (Rosenzweig, MacArthur, 1963) лежит продукционная функция Шефера (Schaefer, 1954) $G(N) = 1 - (N/N^*)$. В частности, в случае модели Фокса (Fox, 1970) $G(N) = -\ln(N/N^*)$ может расходиться в нуле, в случае модели Пелла—Томлинсона (Pella, Tomlinson, 1969) $G(N) = (1/m)(1 - (N/N^*)^m)$ может выходить на некоторую константу $(1/m)$, а в случае, если воспроизводство зависит от частоты встреч особей, возможны и более сложные зависимости вида $G(N) = (1/m)N(1 - (N/N^*)^m)$, т.е. $G(0) = 0$. Таким образом, единственным общим требованием выступает наличие корня в точке N^* , соответствующего равновесию популяции жертв в отсутствие хищников, обусловленному внутривидовой регуляцией¹. Представление о саморегуляции популяции формализуется дополнительным предположением о монотонном убывании функции внутривидового роста $dG/dN < 0$. Следует отметить, что это значительно более сильное предположение, чем просто наличие равновесия — оно гарантирует единственность устойчивого равновесия изолированной популяции, но даже если устойчивое равновесие единственное, функция $G(N)$ может вести себя немонотонно, как в случае популяций с зависимым от частоты встреч воспроизводством. Предположение о монотонном убывании $G(N)$ является существенным при классификации фазовых портретов А.Н. Колмогоровым, но при этом может нарушаться в реальных биологических системах.

Трофическая функция $F(N, P)$ имеет смысл убыли жертв, производимой одним хищником в единицу времени. Поскольку функция безразмерна, то единицей времени являются обратные темпы роста жертв $1/r_N$. Иными словами, безразмерная трофическая функция выражает отношение убыли жертв, производимой одним хищником, к темпам воспроизводства жертв без воздействия хищников. Трофическая функция по определению всегда неотрицательна $F(N, P) \geq 0$, это и означает, что воздействие хищника сокращает количество жертв. Уравнение (1) описывает баланс между воспроизводством жертв и их потреблением хищником. Если представить трофическую функцию в виде $F(N, P) = Nf(N, P)$, то $f(N, P)$ будет

иметь смысл смертности², производимой одним хищником. Естественно предполагать, что коэффициент смертности $f(N, P)$ при всех значениях численностей жертв и хищников положителен и конечен. При этом А.Н. Колмогоров (1972) рассматривал два типа пределов $F(N, P)$ при $N \rightarrow 0$: $F(0, P) = 0$ и $F(0, P) > 0$. Первый случай, когда $F(N, P) = f(N, P)N$ стремится к нулю линейно или быстрее, означает, что при сколь угодно малой численности популяции жертв хищник не может уничтожить их полностью, в частности, при конечном коэффициенте смертности $f(0, P)$ популяция жертв будет убывать экспоненциально $N \sim \exp(-f(0, P)t)$. Второй случай при конечности убыли жертв, производимой одним хищником, означает обращение коэффициента смертности в бесконечность $f(N, P) \sim 1/N$ при $N \rightarrow 0$. Конечная скорость убыли жертв при бесконечно малой численности их популяции означает, что популяция вымрет за конечное время $T \sim 1/(PF(0, P))$. В общем случае при более медленном, чем линейное, убывании трофической функции время вымирания популяции оценивается как $T = 1/P \int_0^N (F(n, P))^{-1} dn$.

Если при каком-либо конечном значении численности жертв N_∞ коэффициент смертности и скорость убыли жертв обращаются в бесконечность, это означает, что траектории системы (1)–(2) не продолжаемы за точку N_∞ , т.е. область значений численностей жертв ограничена $0 < N < N_\infty$. Например, при $F \sim 1/(N_\infty - N)$ зависимость численности от времени не будет гладкой и будет иметь вид $(N_\infty - N) \sim t^{1/2}$, если в начальный момент времени численность популяции жертв $N(0) = N_\infty$. Таким образом, максимально общий класс моделей “хищник—жертва” допускает бесконечные значения коэффициента смертности. Однако с биологической точки зрения бесконечная “эффективность” хищника представляет собой скорее теоретическую абстракцию, чем свойство реальных популяций.

Обоснование конкретного вида функционального ответа $F(N, P)$ в зависимости от тех или иных предположений о характере индивидуального взаимодействия хищника и жертвы является основной задачей настоящей работы, поэтому какие-либо априорные предположения о знаках производных $F(N, P)$ или $f(N, P)$ не выдвигаются.

Функция популяционного роста (численный ответ) хищника $K(N, P)$ описывает темпы прироста численности или биомассы хищников

¹ В оригинальной модели Лотки—Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926) популяция жертв не имеет внутренней регуляции и регулируется хищниками. При этом равновесие типа центра не является структурно устойчивым, т.е. меняет тип при добавлении малых возмущений в правые части уравнений (1)–(2).

² Смертность — это отношение убыли от хищничества к общей численности жертв.

в зависимости от числа жертв и самих хищников. Если рассматривать численность жертв как фиксированный параметр, то уравнение (2) задает продукционную модель динамики численности хищников, и потому предположения о свойствах функции $K(P)$ совпадают с предположениями о свойствах функции $G(N)$, в том числе в отношении монотонного убывания. Предполагается, что $K(P) > 0$ при $0 < P < P^*(N)$, где сепаратриса $P^*(N)$ определяет равновесную численность хищников при заданной численности жертв. При $P > P^*(N)$ $K(P) < 0$, т.е. численности жертв недостаточно для поддержания популяции хищников и их численность будет сокращаться, пока не восстановится равновесие. В оригинальной модели А.Н. Колмогорова численный ответ хищников не зависел от P , иными словами, не учитывалась конкуренция хищников между собой, моделируемая убыванием функции $K(P)$ в рассматриваемой нами более общей модели. Специфичным для моделирования хищничества является зависимость $K(N)$ при фиксированном P . Предполагается, что $\partial K/\partial N > 0$, т.е. с ростом числа жертв, приходящегося на одного хищника, продуктивность популяции хищников возрастает. Именно это предположение и определяет направленность взаимодействия хищник–жертва. Наконец, закон сохранения энергии налагает связь между функциональным и численным ответами хищника в терминах биомассы $r_p K(N, P) \leq r_N F(N, P)$, поскольку хищник не может увеличить свою биомассу на величину большую, чем биомасса изъятых хищником жертв.

Понятия функционального и численного ответа хищника принципиально различны, несмотря на то, что в литературе (Ginzburg, 1998) нередко предполагается простая пропорциональная связь $K(N, P) = eF(N, P)$, где $0 < e < 1$ — коэффициент конвертации. Так, в модели Лесли–Гауэра (Leslie, 1948; Leslie, Gower, 1960) функциональный ответ линеен $F(N, P) = fN$, а численный

ответ $K(N, P) = (1 - P/(kN))$ нелинеен и соответствует продукционной модели Шефера для популяции хищников, где численность жертв играет роль переменной емкости среды. Неравенство $r_p(1 - P/(kN)) \leq r_N fN$ нарушается в области $P < kN(1 - r_N fN/r_p)$, причем из этой области выходит часть траекторий системы, т.е. выполнение энергетического баланса нельзя гарантировать при всех начальных условиях.

Классификация функционального ответа хищника при конкретных значениях численности хищников и жертв, наиболее важными из которых являются равновесные численности, определяется знаками частных производных $\partial F/\partial N$ и $\partial F/\partial P$ (см. табл. 1). Отрицательная обратная связь $\partial F/\partial N < 0$ может быть интерпретирована как кооперация жертв при защите от хищника, например скосячивание рыб. Положительная обратная связь $\partial F/\partial N > 0$, наоборот, означает рост эффективности хищника при увеличении числа жертв, причем на примере скосячивания можно видеть, что один и тот же поведенческий механизм по отношению к разным хищникам оказывает противоположные эффекты: скосячивание защищает от “примитивного” хищника, но повышает эффективность охоты морских млекопитающих и промысла рыб человеком. В свою очередь, знаки частных производных $\partial F/\partial P > 0$ и $\partial F/\partial P < 0$ могут быть интерпретированы как кооперация и конкуренция хищников при охоте соответственно. При этом знаки частной производной численного ответа хищника $\partial K/\partial P$ могут отличаться от знаков производных функционального ответа $\partial F/\partial P$. Так, кооперация коллективного хищника при охоте $\partial F/\partial P > 0$ может сопровождаться конкуренцией хищников за ограниченную кормовую базу $\partial K/\partial P < 0$ — большее количество хищников эффективнее истребляют популяцию жертв, но их смертность возрастает в силу конкуренции за ресурсы. С другой стороны, при некоторых значениях численностей хищников возможны положительные обратные связи $\partial K/\partial P > 0$, например, в случае

Таблица 1. Классификация функционального ответа хищника

	$\partial F/\partial N < 0$	$\partial F/\partial N > 0$
$\partial F/\partial P < 0$	Кооперация жертв при защите от хищника, конкуренция хищников при охоте на жертву	Положительная обратная связь эффективности хищника с численностью жертв, конкуренция хищников при охоте на жертву
$\partial F/\partial P > 0$	Кооперация жертв при защите от хищника, кооперация хищников при охоте на жертву	Положительная обратная связь эффективности хищника с численностью жертв, кооперация хищников при охоте на жертву

зависимости размножения от частоты встреч $PK \sim P^2$ при малой численности популяции. Таким образом, с учетом типа обратной связи внутри популяции хищников возможно восемь вариантов модели “хищник–жертва” общего положения.

Предположение о знаке частной производной трофической функции является принципиальным, но достаточно грубым классификатором. Трофические функции с одними и теми же знаками частных производных могут демонстрировать различное асимптотическое поведение в нуле и на бесконечности. Так, при $\partial F/\partial N > 0$ могут быть выделены два типа асимптотики: неограниченное возрастание и стремление к некоторой постоянной величине. Действительно, потребление индивида всегда ограничено (Ивлев, 1955), поэтому реалистичные модели биологических процессов принадлежат второму типу, однако модели первого типа могут возникать как удобные в тех или иных случаях приближения. Так, в оригинальной модели Лотки–Вольтерра трофическая функция линейна, но всякая модель “хищник–жертва” может быть линеаризована в окрестности своего равновесия. К первому типу, помимо линейной трофической функции, принадлежит также степенная функция с показателем степени меньше единицы, что отражает постепенное снижение интенсивности питания хищника при росте доступности жертв. В свою очередь, трофические функции, выходящие на насыщение,

могут как сохранять выпуклость, так и менять знак второй производной — темп потребления хищника может ускоряться при малом числе жертв и замедляться при большом. Примером выпуклой трофической функции с выходом на насыщение являются зависимости Холлинга (2-го типа) и Ивлева. При этом функции Ивлева 1-го и 2-го типа различаются своим поведением в нуле — при зависимости 1-го типа стремление численности жертв к нулю при постоянном числе хищников экспоненциально, а при зависимости 2-го типа популяция жертв вымрет за конечное время. Примером зависимости со сменой знака второй производной может служить функция Холлинга 3-го типа, причем при стремлении к бесконечности коэффициента формы m эта зависимость будет аппроксимировать простое пороговое переключение между фиксированным потреблением индивида и отсутствием потребления. Зависимость Холлинга 4-го типа демонстрирует более сложное поведение со сменой знака первой производной и асимптотическим стремлением потребления хищника к нулю при бесконечно большом числе жертв. Перечисленные выше формы зависимостей, предложенные разными авторами для описания результатов натурных наблюдений или экспериментов, проклассифицированы в соответствии с описанными выше принципами в табл. 2.

Таблица 2. Некоторые типы функционального ответа, зависящего только от численности жертв

	Название	Уравнение	Источник
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N = 0$	Линейная	$F = N / P^*$	Lotka, 1925
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Степенная	$F = (N / N_1)^{1/(1+m)}$	Getz et al., 2003
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Холлинга 2 типа	$F = \frac{N / P^*}{1 + N / N_0}$	Holling, 1959
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N$ — меняет знак	Холлинга 3 типа	$F = \frac{(N / P^*)(N / N_1)^m}{1 + (N / N_0)(N / N_1)^m}$	Holling, 1965
$\partial F/\partial N$ — меняет знак $\partial f/\partial N < 0$	Холлинга 4 типа	$F = \frac{N / P^*}{1 + N / N_0 + (N / N_1)^2}$	Gentleman et al., 2003
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Ивлева 1 типа	$F = f \times (1 - e^{-N/N_0})$	Ивлев, 1955
	Ивлева 2 типа	$F = f \times (1 - \alpha e^{-N/N_0})$	Ивлев, 1955

Примечание. Отличное от нуля значение трофической функции Ивлева 2-го типа предсказывает вымирание популяции жертв за конечное время.

Таблица 3. Некоторые трофические функции, зависящие как от числа жертв, так и от числа хищников

$\partial F / \partial N > 0$	Название	Уравнение	Источник
$\partial F / \partial P \leq 0$	Ардити–Гинзбурга донор–контроль	$F = \min \left(f, \left(N / P^* \right) / \left(P / P_0 \right) \right)$	Гинзбург и др., 1971 Arditi et al., 1978
$\partial F / \partial P < 0$ $F \rightarrow \infty$ при $P \rightarrow 0$	Хассела–Варли	$F = \frac{N / P^*}{\left(P / P_0 \right)^m}$	Hassell, Varley, 1969
$\partial F / \partial P < 0$ $F < \infty$	Хассела–Варли–Холлинга	$F = \frac{N / P^*}{\left(P / P_0 \right)^m + \left(N / N_0 \right)}$	Sutherland, 1983 Arditi, Akçakaya, 1990
при $P \rightarrow 0$	Ардити–Гинзбурга–Контуга	$F = \frac{N / P^*}{P / P_0 + N / N_0}$	Arditi, Ginzburg, 1989
	Ecopath	$F = \frac{N / P^*}{1 + P / P_0}$	Koen-Alonso, 2007
	Беддингтона–ДеАнжелиса	$F = \frac{N / P^*}{1 + P / P_0 + N / N_0}$	Beddington, 1975 DeAngelis et al., 1975
	Обобщенная RD зависимость 1	$F = \frac{N / P^*}{P / P_0 + \exp(-P / P_0) + N / N_0}$	Tyutyunov et al., 2008
	Обобщенная RD зависимость 2	$F = \frac{N / P^*}{P / P_0 + 1 / (1 + P / P_0) + N / N_0}$	Тютюнов и др., 2010
	Базыкина–Кроули– Мартин	$F = \frac{1}{1 + N / N_0} \frac{N / P^*}{1 + P / P_0}$	Bazykin et al., 1981 Базыкин, 1985 Crowley, Martin, 1989
	Базыкина–Харрисона	$F = f \left(N / N_0 \right) \frac{N / P^*}{1 + P / P_0}$	Bazykin et al., 1981 Базыкин, 1985 Harrison, 1995
	Ивлева	$F = f \times \left(1 - \exp(-\xi N / P) \right)$	Ивлев, 1947, 1955 Ivlev, 1961
	Гибридные модели Трана	$F = f \times \frac{N}{P} \left(1 - \exp(-P / P_0) \right)$	Trân, 2008

Трофическая функция зависит не только от численности жертв, но и от численности хищников, поэтому ее асимптотические свойства при большом и малом числе хищников, но фиксированном числе жертв, также являются классификационными признаками. Для подавляющего большинства предложенных разными авторами трофических функций (табл. 3) $\partial F / \partial P \leq 0$ и $\partial F / \partial N > 0$, т.е. принимаются гипотезы о конкуренции хищников за пищу и о росте эффективности хищников с увеличением числа жертв.

Среди 12 перечисленных в таблице функций только две представляют собой особые случаи. Во-первых, это модель Хассела–Варли (Hassell, Varley, 1969), предсказывающая бесконечную эффективность хищника при бесконечно малом их числе. В оригинальной статье не накладывались ограничения на коэффициент формы m , что при $m > 1$ приводит не просто к бесконечной эффективности хищника, а к бесконечно большому потреблению жертв хищниками, т.е. малое число хищников парадоксальным

образом быстрее истребляет популяцию жертв, чем большое. При $0 < m < 1$ рост индивидуальной эффективности хищника с уменьшением их числа не сопровождается ростом потребления популяции хищников как целого. Во-вторых, это модель Ардити—Гинзбурга (Arditi et al., 1978), представляющая собой пороговый механизм выключения действия хищников — убывь жертв растет пропорционально числу хищников при числе хищников ниже определенного порога, после чего смертность, производимая всей популяцией хищников, перестает зависеть от их количества. Иными словами, до определенного порога каждый индивидуальный хищник потребляет одинаковое количество жертв в единицу времени, а после его превышения количество жертв, приходящихся на одного хищника, начинает убывать обратно пропорционально числу хищников, однако постоянной оказывается смертность популяции жертв. Модель Ардити—Гинзбурга выделена именно тем, что меняет тип функциональной зависимости — при подпороговом числе хищников относится к типу “хищник—жертва”, а при превышении распадается на продукционные модели для хищников и жертв, где емкость среды хищников зависит от числа жертв, но динамика численности жертв уже не зависит от численности хищников. Все остальные модели, приведенные в таблице, кроме модели Ивлева, описывающей абсолютное потребление индивидуального хищника, а не производимую им смертность, предсказывают один и тот же тип поведения смертности жертв, производимой одним хищником — монотонное убывание с некоторой конечной величины до нуля.

МОДЕЛИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

В исследованиях трофических функций рыб используются несколько методов: полевой, лабораторный и метод математического моделирования. Первый является базовым, однако имеет ряд недостатков: ограниченная возможность наблюдения за объектом, трудоемкость. В природе редко ситуации, когда исследуемый аспект питания зависит от небольшого числа факторов, что не дает возможности исследователю получить представительные выборки с достаточным для статистического анализа числом повторностей (Михеев, 2006). Лабораторный метод позволяет изменять условия эксперимента и получать более подробную информацию, однако также

является очень трудоемким и сложно воспроизводимым. Примером лабораторных экспериментов может служить работа по изучению трофической функции коловраток (Тютюнов и др., 2010), в результате которой была выявлена функция, имеющая наилучшее приближение к эмпирическим данным о питании коловраток. Третий способ позволяет, используя данные о свойствах среды и объекта, изучать сложные и изменчивые процессы трофических отношений. Нами разработана индивидуально-ориентированная стохастическая имитационная модель, описывающая процессы потребления пищи рыбами при различных алгоритмах их перемещения в двумерном пространстве, а также различных вариантах распределения кормовых объектов. Алгоритм модели реализован в программной среде Borland Delphi 7.2.

Пространство модели представляет собой ортогональную сетку размерностью 500×500 ячеек с периодическими граничными условиями. Число рыб составляет 50 экз., в начальный момент времени они распределяются в пространстве случайным образом. Рыбы способны перемещаться в пространстве с постоянной скоростью (1 ячейка пространства в течение 1 временного шага модели) в любом из 8 возможных направлений. Продолжительность отдельных имитационных экспериментов составляет 25 тыс. временных шагов, что примерно соответствует 2 часам реального времени (при принятой в модели длине тела рыб 8 пикселей и скорости плавания 1 длина тела в секунду). Подобный временной масштаб избавляет от необходимости рассматривать в модели такие “медленные” по отношению к питанию процессы, как смертность и рост.

Определенное количество ячеек (их общее число может варьировать и задается в качестве одной из входных переменных модели) в начальный момент времени полагается занятым кормовыми организмами. Алгоритм модели построен таким образом, что в каждой отдельной ячейке пространства не может находиться более одного кормового объекта. Кормовые объекты в течение имитационного эксперимента не меняют своего положения и могут интерпретироваться как организмы зоопланктона, скорость перемещения которых, по сравнению со скоростью перемещения рыб, пренебрежимо мала. При совпадении пространственных координат рыбы и кормового объекта происходит “поедание” последнего, реализующееся с вероятностью, зависящей от физиологического состояния рыбы (степени

насыщения, см. ниже). В ходе эксперимента регистрируется количество кормовых объектов, съеденных каждой рыбой. В итоге формируется величина индивидуального рациона, полученного каждой особью по окончании эксперимента. В модели кормовые объекты наделены массой (выраженной в условных весовых единицах), которая задается как случайная величина, распределенная по нормальному закону. Полученный рацион, таким образом, может быть выражен как в количественных, так и в весовых единицах. Поскольку используемая в работе имитационная система является стохастической, индивидуальные рационы, достигнутые отдельными рыбами к концу эксперимента, могут сильно различаться. В анализе, направленном на идентификацию трофических функций, используются величины рационов, усредненные для 50 особей.

Поисковое поведение рыб (рис. 1) в модели реализовано четырьмя способами, по аналогии с таковым в работе “Стратегии поиска корма молодью рыб: Исследование на математической модели” (Михеев и др., 1997). Первый и самый простой способ — случайное перемещение в одну из восьми соседних клеток или отсутствие перемещения (все девять случаев равновероятны). Второй способ — векторизованное перемещение, при котором рыба движется в заданном направлении (исходно выбираемом случайным образом) и с вероятностью 50% на каждом шаге может отклониться от траектории в любую сторону. Третий способ — комбинированный тип плавания, согласно которому рыба до встречи с пищевым объектом перемещается векторизованным

способом, а после встречи — случайным. Случайное блуждание продолжается до очередного столкновения рыбы с кормовой частицей. Если этого не происходит в течение 50 временных шагов, случайный тип плавания вновь переключается на векторизованный. В дополнение к описанным способам поиска пищи, предусматривающим только изменение характера движения при встрече с кормовыми организмами, в модели воспроизводится ситуация, когда рыбы способны с помощью зрения или других сенсорных систем обнаруживать корм в пределах заданного радиуса. В этом случае при наличии корма в зоне восприятия рыба движется в направлении наиболее крупного объекта, а при его отсутствии перемещается в соответствии с исходно выбранным из первых трех способов движения. Следует отметить, что воспроизведенные в модели особенности пищедобывательного поведения не являются умозрительными, а основываются на результатах наблюдений за питанием рыб в лабораторных условиях (Михеев, 2006).

Известно, что темп потребления пищи рыбами в значительной степени зависит от характера пространственного размещения кормовых организмов. Попытки воссоздания ситуаций с агрегированным размещением корма в лабораторных условиях приводят к выводу, что неоднородное размещение корма позволяет хищнику повысить эффективность поиска корма и увеличить успех питания (Ивлев, 1955; Михеев, 2006). Тем не менее постановка такого рода лабораторных экспериментов связана с рядом методических трудностей, легко преодолимых в рамках

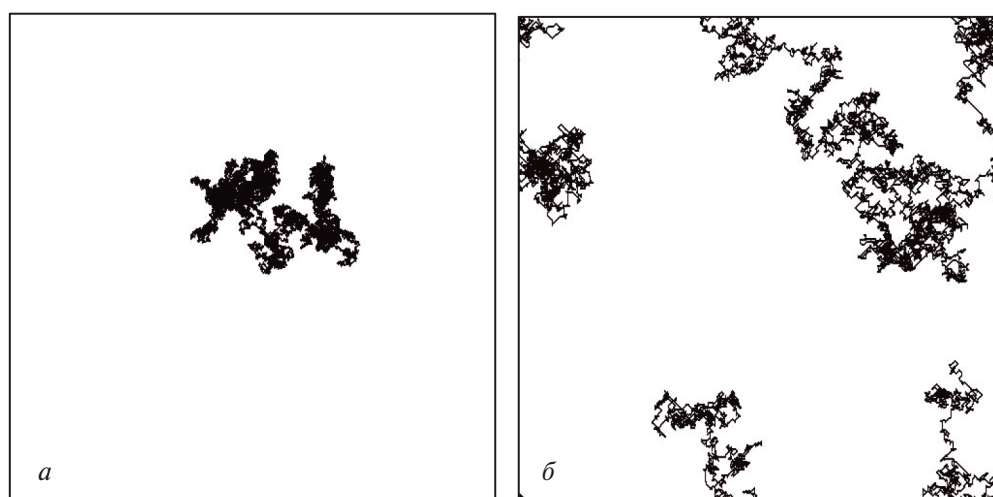


Рис. 1. Траектории движения рыб за 25000 шагов модели при типах перемещения: *a* — случайном, *б* — векторизованном.

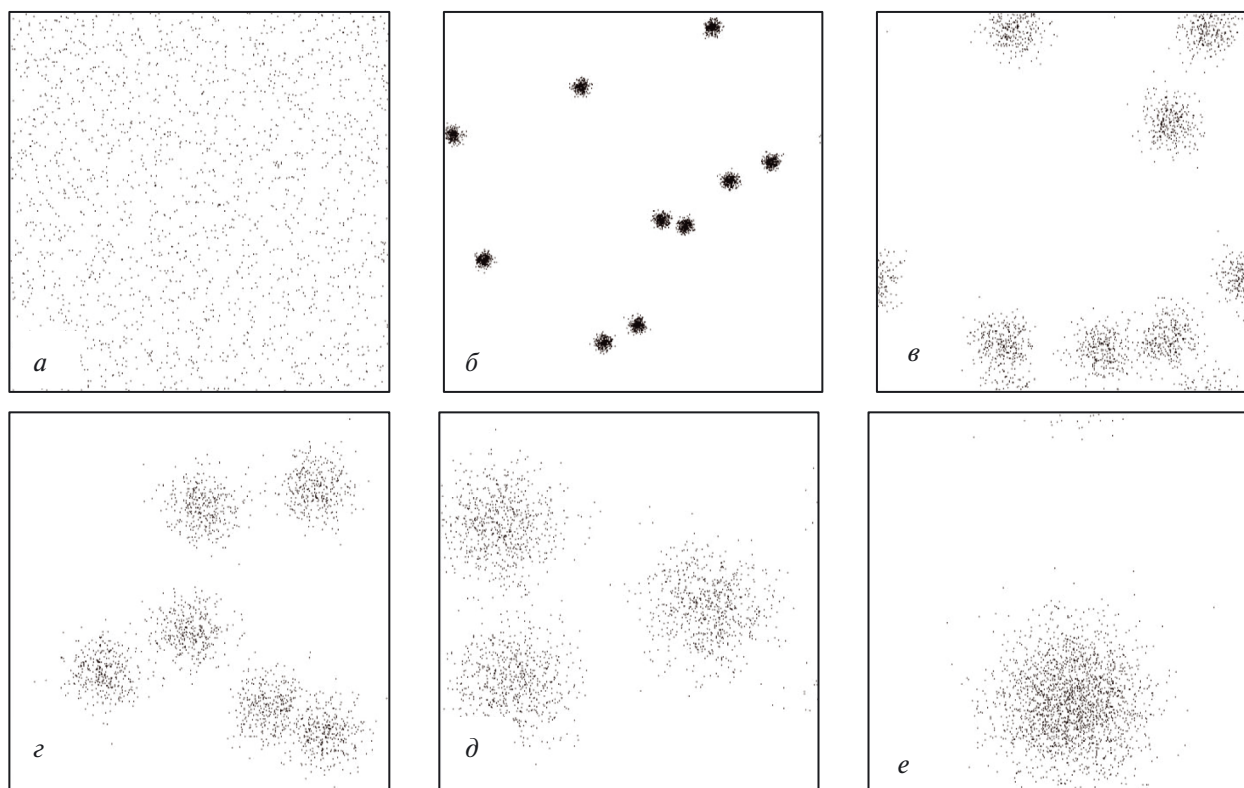


Рис. 2. Размещение корма: *а* — равномерное, *б–е* — агрегированное, с количеством центров 10, 8, 6, 3 и 1 соответственно.

компьютерного имитационного моделирования. Разработанная модель позволяет воспроизвести достаточно большое разнообразие вариантов размещения корма, начиная со случайного равномерного распределения пищевых объектов по пространству и кончая множественными агрегациями той или иной плотности (рис. 2). При наличии нескольких кормовых пятен положение их центров задается случайным образом, а распределение плотности корма внутри пятен подчиняется закону Гаусса. Количество центров (пятен), как и стандартное отклонение для распределения Гаусса, задается в начале эксперимента.

Одна из методических проблем, возникающих при идентификации трофической функции, заключается в определенной временной протяженности процесса питания. В течение времени, требующегося для измерения полученного рациона, плотность кормовых организмов может довольно сильно изменяться под действием выедания со стороны рыб. В то же время определение вида трофической функции подразумевает регистрацию достигнутого рациона при заданной

концентрации корма, которая неявным образом предполагается постоянной. В этой связи в модели, вне зависимости от характера размещения корма, реализовано два варианта изменения его концентрации в ходе эксперимента. В одном из вариантов (невозобновляемый корм) происходит только его разрежение в процессе потребления рыбами. Такая ситуация более соответствует условиям лабораторных экспериментов, когда пространство ограничено стенками аквариума. Применительно к естественной среде она может интерпретироваться как локальный участок водоема с медленным течением или его отсутствием — в таких условиях практически отсутствует приток кормовых объектов, и можно считать их количество конечным за небольшой отрезок времени. В другом варианте (возобновляемый корм) выедание корма сопровождается его восполнением, благодаря чему поддерживается постоянная концентрация кормовых организмов. Данный вариант может соответствовать проточному участку водоема, на который течением постоянно привносятся новые кормовые частицы. Восстановление корма происходит

либо в случайно выбранной ячейке, либо в одном из пятен в зависимости от его начального распределения.

Как сказано выше, при перемещении рыбы в ячейку, содержащую корм, происходит “поедание” кормового объекта. В отсутствие эффектов насыщения все встреченные жертвы поглощаются с вероятностью 1. Однако в биологически реалистичных ситуациях вероятность поглощения корма зависит от степени насыщения хищника, определяемого наполненностью желудка (R). В модели предполагается, что рацион не может превысить установленного физиологического предела (R_{max}), обусловленного размером желудка. Приближение к физиологическому пределу сопровождается снижением вероятности захвата пищевого объекта, которая описывается функцией $s(R/R_{max})$, монотонно убывающей и имеющей единственный корень в единице $s(1) = 0$. Тогда скорость насыщения без учета пространственного распределения корма и рыб описывается уравнением (3):

$$\dot{R} = s(R/R_{max}). \quad (3)$$

Зависимость уровня насыщения $R(T)$ от времени при неограниченном количестве корма определяется выражением (4):

$$T = \int_0^{R(T)} \frac{dR}{s(R/R_{max})}. \quad (4)$$

В случае ограниченного количества корма $N < R_{max} \times P$, при равномерном распределении корма и хищников, время, за которое будет потреблен весь доступный корм при среднем заполнении $R = N/P$, будет определяться формулой (5):

$$T(N/P) = \int_0^{N/P} \frac{dR}{s(R/R_{max})}. \quad (5)$$

В частности, если $s(R/R_{max})$ убывает линейно,

$$s = 1 - \frac{R}{R_{max}}. \quad (6)$$

Тогда

$$R(T) = R_{max}(1 - e^{-T}) \quad (7)$$

и

$$T(N/P) = -\ln\left(1 - \frac{N}{R_{max}P}\right). \quad (8)$$

В случае пороговых эффектов насыщения, описываемых формулой (9),

$$s = \begin{cases} 1, & 0 \leq R < R_0 \\ 1 - \frac{R - R_0}{R_{max} - R_0}, & R_0 \leq R \leq R_{max} \end{cases}, \quad (9)$$

выражения (4) и (5) примут вид (10) и (11):

$$R(T) = \begin{cases} T, & 0 \leq T < R_0 \\ R_{max} - (R_{max} - R_0) \exp\left(-\frac{T - R_0}{R_{max} - R_0}\right), & T \geq R_0 \end{cases}, \quad (10)$$

$$T(N/P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N/P < R_0 \\ R_0 - (R_{max} - R_0) \ln\left(\frac{R_{max} - N/P}{R_{max} - R_0}\right), & R_0 \leq N/P. \end{cases} \quad (11)$$

Время во всех вышеприведенных формулах является не “физическим” временем — числом шагов, а числом встреч с кормовыми объектами. Таким образом, выражение (6) и его частные случаи (8) и (11) описывают количество встреч с кормовыми объектами, прежде чем они все будут съедены. По прошествии бесконечно долгого времени общее количество потребленных кормовых объектов, т.е. функциональный ответ хищника, оказывается в рамках сделанных предположений кусочно-линейной функцией вида (12):

$$F(N, P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N < R_{max}P \\ R_{max}, & R_{max}P \leq N \end{cases}. \quad (12)$$

Модели вида (12), называемые “хоккейной клюшкой” (Mesnil, Rochet, 2010), нашли применение, в частности, в теории промысловства для описания процессов пополнения (Михайлов и др., 2019).

При конечном времени машинного эксперимента T формула (12) модифицируется и примет вид (13):

$$F_T(N, P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N < R(T)P \\ R(T), & R(T)P \leq N \end{cases}. \quad (13)$$

Иными словами, функциональный ответ сохранит форму “хоккейной клюшки”, однако координаты точки перегиба будут зависеть от времени наблюдения.

Теперь, если учесть, что “время” T в формулах (4)–(13) имеет смысл числа встреч, а не числа шагов, остается сделать “перерастяжку” к реальному времени t с учетом концентрации кормовых объектов

$$t = T \frac{V}{N}, \quad (14)$$

где V — количество ячеек.

Тогда для случая линейной модели насыщения выражение (13) примет вид (15):

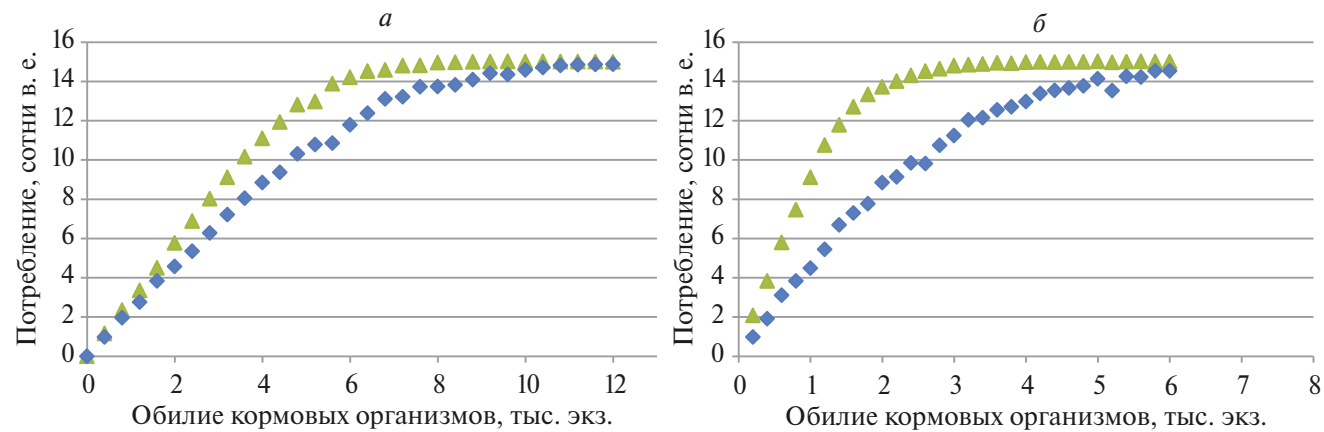


Рис. 3. Зависимость величины рациона рыб от обилия кормовых организмов: а – невозобновляемый корм, б – возобновляемый корм. Ромбы – случайный тип плавания и линейное насыщение, треугольники – векторизованный тип плавания и насыщение линейное с порогом.

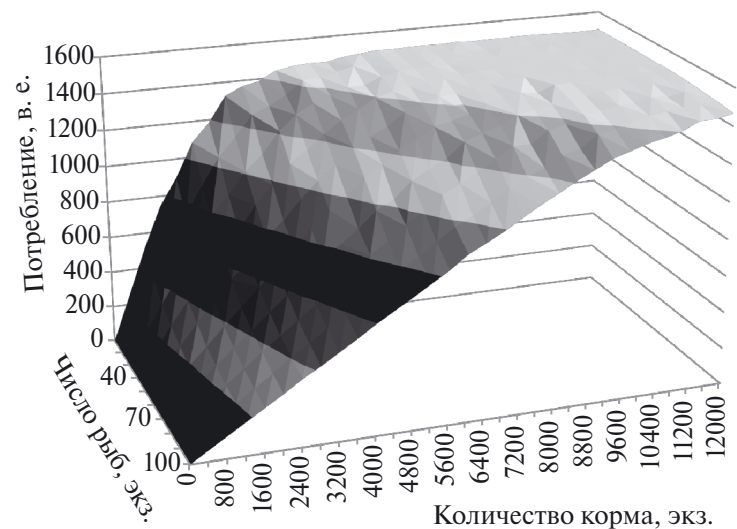


Рис. 4. Величина рациона в зависимости от обилия корма и численности потребителей.

$$F_t(N, P) = \begin{cases} N / P, & 0 \leq N < R_{max} (1 - e^{-tN/V}) P \\ R_{max} (1 - e^{-tN/V}), & \\ R_{max} (1 - e^{-tN/V}) P \leq N \end{cases} \quad (15)$$

Полученная при заданных модельных предположениях трофическая функция (12) оказывается не чем иным, как функцией Ардита–Гинзбурга:

$$F(N, P) = \min(R_{max}, N / P). \quad (16)$$

При этом при постоянных значениях P поведение модели Ардита–Гинзбурга как функции только обилия жертв асимптотически при малом и большом числе жертв совпадает с поведением

моделей Холлинга второго типа и Ивлева первого типа. Таким образом, из перечисленных в табл. 2 и 3 трофических функций в той или иной степени воспроизводимы в рамках заданного индивидуально-ориентированного подхода только эти три модели.

Теоретически предсказанное сглаживание трофической функции Ардита–Гинзбурга при конечных временах эксперимента (15) хорошо согласуется с результатами симуляций (рис. 3 и 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Простые предположения об индивидуальном поведении хищников и жертв привели к вполне определенному виду трофической

функции — кусочно-линейной зависимости Ардити—Гинзбурга или ее “сглаженной” версии (15). Выбор из двух этих форм зависимости определяется соотношением характерного времени поиска и потребления пищи со временами популяционных процессов, таких как смертность и воспроизводство. Зависимость Ардити—Гинзбурга возникает как предел (15), если первое пренебрежимо мало в сравнении со вторым. И наоборот, если время поиска добычи хищником ограничено смертностью от голода, т.е. характерные времена популяционных процессов нельзя считать бесконечно большими, трофическая функция того же асимптотического типа будет сглаженной. Численный эксперимент всегда проводится при конечных временах, и поэтому его результаты аппроксимируются гладкой зависимостью. В этом отношении компьютерный эксперимент несколько более реалистичен, чем идеализированная математическая модель, определяемая только эффектами насыщения хищника. Расширение класса трофических функций, воспроизводимых имитационной моделью, предполагает учет более сложных эффектов, связанных с конкурентным или кооперативным поведением как хищников, так и их жертв, что выходит за рамки данной работы, но может послужить основанием для дальнейших исследований.

Настоящее исследование на примере одного из типов общей классификации моделей “хищник—жертва”, разработанной в данной статье, показало неравноценность трофических функций. При одних и тех же классификационных признаках — знаках частных производных и асимптотиках в нуле и на бесконечности — далеко не все из них могут быть обоснованы индивидуальным поведением особей. Тем самым значительная часть моделей в действительности оказывается перепараметризованной аппроксимацией наблюдений, не прибавляя ничего существенного к качественным закономерностям динамики экосистемы. В связи с этим задача нахождения в каждом классе моделей “хищник—жертва” конкретных представителей класса, выводимых на основе индивидуально-ориентированного подхода, представляется весьма актуальной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, проект № 22-78-10171.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аджабян Н.А., Логофет Д.О., 1992. Динамика размеров популяций в трофических цепях // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеоздат. Т. 14. С. 135–153.
- Базыкин А.Д., 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука. 182 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Булгакова Т.И., Бобырев А.Е., 2018. Роль трофологических исследований в анализе многовидового промысла // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 461–470.
- Гинзбург Л.Р., Гольдман Ю.И., Раилкин А.И., 1971. Математическая модель взаимодействия двух популяций “хищник—жертва” // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 724–730.
- Ивлев В.С., 1947. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных // Успехи соврем. биологии. Т. 24. № 6. С. 417–432.
- Ивлев В.С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 272 с.
- Колмогоров А.Н., 1972. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Пробл. кибернетики. Т. 25. С. 100–106.
- Михайлов А.И., Бобырев А.В., Булгакова Т.И., Шереметьев А.Д., 2019. Возвращаясь к вопросу о популяционной регуляции: обобщенная модель формирования пополнения промысловых популяций рыб // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 418–426.
- Михеев В.Н., 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 191 с.
- Михеев В.Н., Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Михеев А.В., 1997. Стратегии поиска корма молодью рыб: Исследование на математической модели // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 242–247.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., 2018. От Лотки—Вольтерра к Ардити—Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 428–448.

- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н., 2010. Трофическая функция коловраток-фитофагов (Rotatoria). Эксперимент и моделирование // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 52–62.
- Arditi R., Abillon J.M., Vieira da Silva J., 1978. A predator–prey model with satiation and intraspecific competition // Ecol. Model. V. 5. № 3. P. 173–191.
- Arditi R., Akçakaya H.R., 1990. Underestimation of mutual interference of predators // Oecologia. V. 83. № 3. P. 358–361.
- Arditi R., Ginzburg L.R., 1989. Coupling in predator–prey dynamics: ratio-dependence // J. Theor. Biol. V. 139. № 3. P. 311–326.
- Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Denisov G.A., Kuznetsov Yu.A., 1981. The influence of predator saturation effect and competition among predators on predator–prey system dynamics // Ecol. Model. V. 14. № 1–2. P. 39–57.
- Beddington J.R., 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // J. Anim. Ecol. V. 44. № 1. P. 331–340.
- Crowley P.H., Martin E.K., 1989. Functional responses and interference within and between year classes of a dragonfly population // J. North Am. Benthol. Soc. V. 8. № 3. P. 211–221.
- DeAngelis D.L., Goldstein R.A., O'Neill R.V., 1975. A model for trophic interaction // Ecology. V. 56. № 4. P. 881–892.
- Fox W.W., 1970. An exponential yield model for optimizing exploited fish populations // Trans. Am. Fish. Soc. V. 99. P. 80–88.
- Gause G.F., 1934. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Gentleman W., Leising A., Frost B., Strom S., Murray J., 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics // Deep-Sea Res. II. V. 50. P. 2847–2875.
- Getz W.M., Westerhoff H.V., Hofmeyr J.-H.S., Snoep J.L., 2003. Control analysis of trophic chains // Ecol. Model. V. 168. P. 153–171.
- Gibson G.A., Musgrave D.L., Hinckley S., 2005. Non-linear dynamics of a pelagic ecosystem model with multiple predator and prey types // J. Plankton Res. V. 27. P. 427–447.
- Ginzburg L.R., 1998. Assuming reproduction to be a function of consumption raises doubts about some popular predator–prey models // J. Anim. Ecol. V. 67. № 2. P. 325–327.
- Harrison G.W., 1995. Comparing predator–prey models to Luckinbill's experiment with *Didinium* and *Paramecium* // Ecology. V. 76. № 2. P. 357–374.
- Hassell M.P., Varley G.C., 1969. New inductive population model for insect parasites and bearing on biological control // Nature. V. 223. P. 1133–1137.
- Holling C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Can. Entomol. V. 91. P. 385–398.
- Holling C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 45. P. 3–60.
- Ivlev V.S., 1961. Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. New Haven: Yale Univ. Press. 302 p.
- Jeschke J.M., Kopp M., Tollrian R., 2002. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey // Ecol. Monogr. V. 72. P. 95–112.
- Koen-Alonso M., 2007. A process-oriented approach to the multi-species functional response // From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems / Eds Rooney N., McCann K.S., Nokes D.L.G. Springer. P. 1–36.
- Leslie P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. V. 35. P. 213–245.
- Leslie P.H., Gower J.C., 1960. The properties of a stochastic model for the predator–prey type of interaction between two species // Biometrika. V. 47. № 3/4. P. 219–234.
- Lotka A.J., 1925. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p.
- Mesnil B., Rochet M.-J., 2010. A continuous hockey stick stock–recruit model for estimating MSY reference points // ICES J. Marine Sci. V. 67. № 8. P. 1780–1784.
- Pella J.S., Tomlinson P.K., 1969. A generalized stock–production model // Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. V. 13. P. 421–496.
- Rosenzweig M.L., MacArthur R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions // Am. Nat. V. 97. P. 209–223.
- Schaefer M.B., 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries // Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. V. 1. № 2. P. 27–56.
- Solomon M.E., 1949. The natural control of animal populations // J. Anim. Ecol. V. 18. P. 1–35.
- Sutherland W.J., 1983. Aggregation and the 'ideal free' distribution // J. Anim. Ecol. V. 52. P. 821–828.
- Trân J.K., 2008. A predator–prey functional response incorporating indirect interference and depletion // Verh. Internat. Verein Limnol. V. 30. № 2. P. 302–305.
- Tyutyunov Yu., Titova L., Arditi R., 2008. Predator interference emerging from trophotaxis in predator–prey systems: An individual-based approach // Ecol. Complex. V. 5. № 1. P. 48–58.
- Volterra V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // Nature. V. 188. P. 558–560.
- Yodzis P., 1994. Predator–prey theory and management of multispecies fisheries // Ecol. Appl. V. 4. P. 51–58.

Reconstruction of interspecies relations in the models of population dynamics based on individual-oriented approach

A. D. Sheremetyev^a, A. I. Mikhailov^{a, b}, A. E. Bobyrev^{c, *}, E. A. Kriksunov^d

^a*Russian Federal Institute of Fisheries and Oceanography*

Okružhnoy proezd, 19, Moscow, 105187 Russia

^b*Lomonosov Moscow State University, Philosophical Faculty*

Leninskie Gory, Study-Scientific Housing "Shuvalovsky", Moscow, 119234 Russia

^c*Severtzov Institute of Ecology and Evolution, RAS*

Leninsky Prospect, 33, Moscow, 119071 Russia

^d*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Ichthyology*

Leninskie Gory, 1, Bld. 12, Moscow, 119234 Russia

**E-mail: abobyrev@mail.ru*

The subject of the article is to establish the relationship between trophic functions as properties of interacting populations as a whole and the characteristics of individual foraging behavior of consumers. The article classifies general predator–prey models and trophic functions as integral components of these models. It is shown that simple assumptions about the individual behavior of predators and prey lead to a specific type of trophic function – the piecewise linear Arditi–Ginzburg dependence or its “smoothed” version. The obtained theoretical results are verified using an original simulation model representing the interaction between the consumer and food objects at the individual level.