

НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ РАЗРУШИТЕЛЬНОЙ ОСЦИЛЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВРЕДИТЕЛЯ ЛЕСА В КАНАДЕ¹

Аннотация. Описано резкое и продолжительное изменение в развитии популяционных процессов, требующее усовершенствования математических методов. Необычная смена фаз в развитии массовых размножений вредителей леса обусловила идею разработки новой модели, в которой важен не итоговый вид асимптотически устойчивого состояния после бифуркаций, а переходный режим. Явление, отождествляемое в исследованиях по экологии с популяционными вспышками (нестационарными разнородными процессами), в конкретной ситуации предложено рассматривать в контексте длительного колебательного режима как пик фазы резких негармонических осцилляций. Новая динамическая модель в форме дифференциального уравнения описывает убывающую псевдопериодическую траекторию затухания внезапных резких колебаний, реализующих безбифуркационный сценарий самопроизвольного завершения для особого варианта массовых размножений вредителя леса на примере ситуации в двух провинциях Восточной Канады.

Ключевые слова: непрерывная модель популяции, взрывообразная динамика популяционной вспышки насекомых, переходный режим осцилляций, затухание цикла, вспышки вредителя леса в Канаде.

ВВЕДЕНИЕ

В провинциях Нью-Брансуик и Квебек на юго-востоке Канады наблюдается специфическое природное явление с разрушительными последствиями для экосистемы, особым образом проявляющееся серией максимумов численности опасного вредителя леса. Феномен вспышки численности насекомых в лесной энтомологии — хрестоматийно описываемое нежелательное событие, о котором сложилось устоявшееся представление как о ситуации, вызванной случайным совпадением ряда факторов. Традиционно обсуждалось явление, протекающее по схеме с определенным набором этапов. Известная в отечественной литературе последовательность — схема развития вспышки массового размножения насекомых — согласно [1] проста и состоит из четырех фаз: I — начало вспышки; II — продромальная; III — эруптивная; IV — кризис. В продромальной фазе численность и плотность популяций продолжают увеличиваться, а особи локальных групп часто отличаются более интенсивным метаболизмом и повышенной двигательной активностью, однако это характерно не для всех отрядов насекомых — преимущественно для прямокрылых Caelifera (саранчевых) и жесткокрылых фитофагов и короедов. Количественно вспышку определяют при поражении более трети деревьев в древостое. По окончании кризиса и снижении численности вредителя до первоначального минимума экосистема согласно схеме быстро приходит в обычное для функционирования состояние выровненного разнообразия видов. Продуктивность и скорость образования биомассы и растительных сообществ за счет омоложения могут повышаться.

Дискуссия среди экологов ведется об основных факторах, вызывающих наблюдаемые популяционные вспышки у различных семейств насекомых, о превалировании абиотических (климатических или гелиофизических) либо биотических

¹ Работа выполнена в рамках проектов Российского фонда фундаментальных исследований: №18-04-00399 (ВИЗР) и №17-07-00125 (СПИИРАН).

причин. Рассматриваются взаимодействие насекомых фитофагов с биологическим окружением и нарушение межвидовых взаимодействий хищник–жертва или паразит–хозяин. Обсуждение ведется с точки зрения традиционного подхода энтомологов к вспышке как явлению, узко ограниченному во времени, локально эпизодическому и стохастично индуцированному. Такое восприятие не относится к ситуации, складывающейся после инвазий чужеродных видов, часто возникающей по антропогенным причинам. Подобно тому как энтомологи-систематики выделяют в отдельные роды некоторых непохожих животных, так и по ряду нюансов процессы, протекающие при формировании популяции вселенца в новом окружении, необходимо относить к отдельному классу проблем управления природными системами. Структурные перестроения происходят и распространяются как эффект домино по трофической цепи. Часто случайное вселение переходит в фазу эруптивной динамики, что легче объяснить с точки зрения кибернетики живых систем. Может оказаться, что гусеницы вида-чужака оснащены лучшей химической защитой. Сложнее с точки зрения кибернетики обосновать механизмы вспышки численности эволюционно сформировавшихся и давно адаптировавшихся к данной среде видов насекомых из числа, как говорят энтомологи, «автохтонных таксономических групп». Чрезмерная плотность губительна для многих неколонизальных насекомых, однако такие ситуации возможны. Вспышки численности автохтонных видов не единичны и существенно проблематичны и для бореальных хвойных лесов, и для влажных субтропических зарослей эвкалипта.

Математическое описание и формальная трактовка нестационарных ситуаций трудны для классической теории управления, так как точное знание асимптотики траекторий в данном случае не объясняет сути экологического воздействия краткой фазы популяционного процесса, но является актуальной практической задачей для совершенствования методов вычислительного моделирования.

Новизна развиваемого автором подхода состоит в идее моделировать ситуации массовых размножений насекомых (которые в публикациях называют общим термином «outbreak»), рассматривая их как дискретный спектр разнородных природных явлений в контексте группы вариативных сценариев и альтернативности ряда переходных фаз процесса.

Если для лесной промышленности важна фиксация последствий и границ очагов поражения вредителя, то для системного анализа с точки зрения теории динамических систем интересна неоднородность явлений, трактуемых общим термином «вспышка». При этом несущественно, какой именно погодный или биотический фактор вызывает резкое изменение, важно классифицировать тип бифуркации и длительность переходного режима. Для описания единичных или многочисленных колеблющихся вспышек необходима реализация метаморфозов фазового портрета, но бифуркация возникновения цикла и бифуркация появления пары стационарных точек различны.

В настоящей работе описана вариативность ситуаций массовых размножений насекомых при сравнении двух актуальных примеров и предложена модель в форме дифференциального уравнения с учетом отложенного действия регулирующих факторов. Модель реализует сценарий переходной динамики, отличающейся от хрестоматийного представления о развитии и завершении вспышки, наблюдавшейся для мотылька — вредителя в хвойных лесах Канады на побережье залива Св. Лаврентия. Вид мелкого мотылька известен давно. Его вредоносная активность влияла на оснащение Британского Королевского флота. Бурой бабочке посвящены многие научные труды [2].

В работе [3] построена вычислительная модель развития единичной локальной вспышки на основе анализа размножения псиллиды (листоблошка — jumping plant lice) *Cardiaspina albitextura* в вечнозеленом эвкалиптовом лесу на восточном побережье Австралии. Пороговые аспекты при запуске вспышки описал в [4] Л. Кларк. Данная ситуация взрывообразного популяционного процесса известна в качестве иллюстративного примера как хрестоматийный образец развития вспышек, но в традиционной интерпретации не упоминалась немаловажная деталь. В исходном описании Кларка предусматривался второстепенный, гораздо реже встречающийся сценарий *b* популяционного процесса (рис. 1). Отмечалось, что в некоторых редких случаях после затухания наблюдался неожиданный относительно скорый повторный пик численности насекомых. В варианте развития сценария *b* учитывалось замедленное перемещение псиллид в районах с менее плотным произрастанием пригодных для их питания деревьев. Сценарий включал не четыре, а семь фаз, и предполагал изначальную стохастичность для популяции. Сценарий *a* — наиболее типичное представление об однократной короткой вспышке численности насекомых.

Апериодическая динамика в фазе I (см. рис. 1) при малой средней численности после непредсказуемого преодоления первого порога переходит в фазу III взрывообразного роста популяции вплоть до исчерпания необходимых для размножения ресурсов. Дефолиация пригодных деревьев при поражении растений тлями надсемейства Aphidoidea и псиллидами происходит в большей мере вследствие развития вторичных грибковых инфекций. Достижение второго порога не требует полного уничтожения биомассы растительности непосредственно вредителем для завершения явления. Следовательно, в фазе IV резко ухудшаются условия для откладки яиц. После аналогичного резкого сокращения численности до минимума в фазе VI популяция псиллид переходит в длительный режим хаотических флуктуаций в фазе VII. В таком режиме размножение фитофага контролируется паразитическими наездниками из семейства Encyrtidae.

Обычными методами математической экологии описать нелинейность завершения и спонтанность выхода из хаотических флуктуаций невозможно. Выбран подход в форме непрерывно-дискретной динамической системы, строившейся на формализации выживаемости поколения в интервале $t \in [0, T]$. Идея подхода заключается в алгоритме выделения метаморфоз — событий, обусловленных достижением особого состояния $N(t)$ в пространстве переменных непрерывной модели. Дискретные моменты событий разделяют модельное время на последовательность кадров, между которыми изменяется скорость убыли, задаваемая правой частью: $\dot{N} = f(-\alpha, w(t), N(t))$.

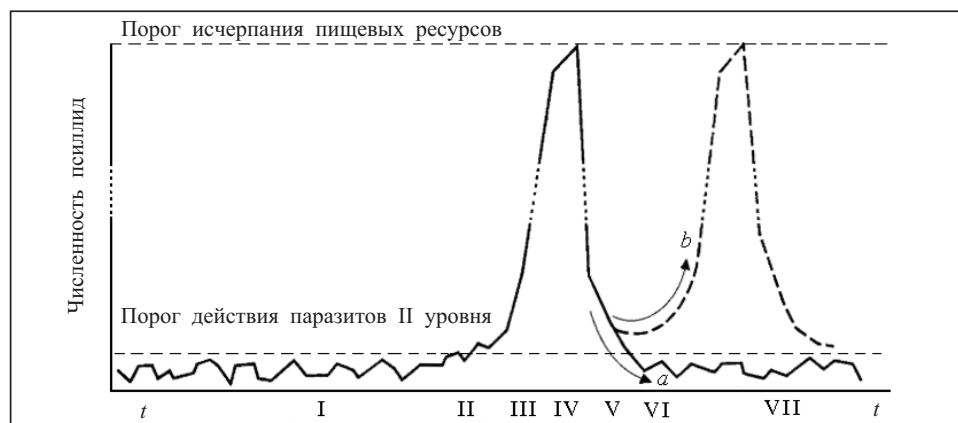


Рис. 1. Два порога для сценария вспышки псиллид по данным наблюдений из [4]

Вычислительная структура сформирована на основе гибридного автомата с таймированными и предикативными переходами, но не между состояниями, а между режимами эволюции начальных величин. Изменения режима, т.е. непрерывной части системы, происходят в выделенные условиями моменты времени. Такие изменения соотносились с переходами между тремя стадиями развития онтогенеза Psyllidae: яйца, нимфы и имаго. Для каждой стадии учитывались отличия факторов смертности, как зависящей от плотности скопления, так и не зависящей от текущей численности.

Базовая модель сформирована в форме дифференциального уравнения убыли начальной численности $N(0)$ поколения с переопределяемой правой частью на трех последовательных временных субинтервалах (составляющих гибридное время) с включением условий завершения активности для вычисления $N(T) = \varphi(N(0))$:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \Psi[S]\beta)N(t), & t < \rho, \\ -(\alpha_2 N(\rho) / w(\rho) + \beta)N(t), & t > \rho, w(t) < w_2, \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t - \zeta), & w(t) < w_3, \end{cases} \quad (1)$$

где ρ — фиксированная длительность первой стадии, когда плотность яиц становится важным регулирующим фактором выживаемости. При $t > \rho$ расчет уравнения переходит к стадии развития нимф, на которой достигнутый показатель развития $w(\rho)$ снижает темп убыли. Расчет длительности стадий продолжается вычислением вспомогательной величины $w(t)$ до достижения переходного уровня w_2 .

Используя гибридную вычислительную структуру при $S = N(T)$, получим сложную зависимость $\varphi(N(0))$ с двумя экстремумами для дискретной составляющей траектории в форме итераций: $S_{n+1} = \varphi(S_n)$, $N_{n+1}(0) = \lambda S_n$, где λ — средняя популяционная плодовитость. Итерация демонстрирует спонтанное преодоление порогового равновесия из переходного хаотического режима, зависящего от выбора начальной точки S_0 , к некоторому устойчивому уровню S_4^* . Устойчивость S_4^* оказывается промежуточной.

АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ ВАРИАНТ ФАЗЫ ОКОНЧАНИЯ ВСПЫШКИ ПСИЛЛИД

Изначально при анализе данных наблюдений [4] предполагалась двойственность на стадии завершения: вместо фазы VII повторялась фаза III. Аспект не учитывался в [3]. Вариативность, которая оказалась принципиально значимой, можно отразить непринципиальной модификацией в модели (1). Идея новой модификации заключается в целевом уменьшении влияния функционала Ψ для формы правой части на субинтервале $t < \rho$:

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\sigma_1(S^{\frac{2}{5}} + \chi)), \quad \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \quad \Psi(0) = 2,$$

обеспечивающего эффект Олли в регуляции воспроизводства при состоянии малой группы особей — «бутылочного горлышка». Уточнение позволит описать вариант повторного преодоления порога. Можно говорить о нелинейном эффекте Олли [5] применительно к эффективности обополого способа размножения у вредителя эвкалипта. Для Psyllidae партеногенез не характерен, как для других надсемейств Hemiptera, партеногенетически размножающихся тлей Aphidoidea или кокцид Coccoidea.

Результат альтернативного вычислительного эксперимента с генерацией повторной вспышки через небольшой промежуток гибридного времени и нерегулярных колебаний показан на рис. 2.

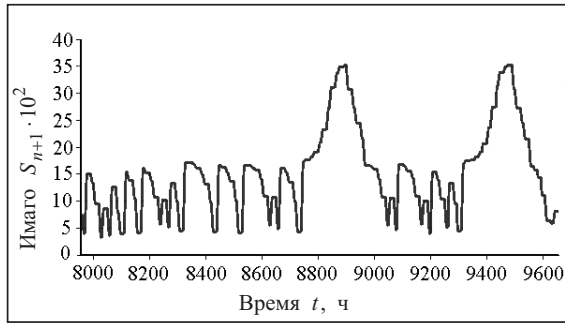


Рис. 2. Альтернативный сценарий повторной вспышки в модификации (1)

$$\Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{e^{c_1 N(\tau)}}{l + c_2 e^{c_1 N(\tau)}}, \quad \lim_{N(\tau) \rightarrow \infty} \Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{1}{c_2}.$$

Вызываемая целенаправленно касательная обратная бифуркация (backward tangent bifurcation) резко переводит популяцию в следующий интервал прохождения хаотических флуктуаций, временно понижая минимум у $\varphi(S)$.

Главное новшество полученной модели (вспышки моделировались и ранее) в том, что порог запуска вспышки не может быть монотонно достижим из любого состояния системы. Модель учитывает, что вспышка численности с дефолиацией эвкалиптов — эпизодическое явление, поэтому несвязные границы областей притяжения двух точек-аттракторов: равновесия S_4^* и начала координат $(0, 0)$, в гибридной непрерывно-дискретной модели (1) удачно описали данный экологический аспект.

Полученный в предложенной модели тип хаотической динамики не имеет отношения к «странным аттракторам» — объектам, известным по системе из трех дифференциальных уравнений Э. Лоренца или каскаду М. Фейгенбаума для функциональных итераций. Флуктуации связаны с иным объектом с фрактальными свойствами — канторовским репеллером. В краткий момент модельного времени, когда точка S_4^* редуцирована, временную динамику определяет аттрактор, состоящий из множества отдельных интервалов (точнее, временно выполняет роль аттрактора), разделенных всеми точками-прообразами для неустойчивых точек S_2^* , S_3^* .

Существование порога, отраженного в модели пограничным и неустойчивым положением равновесия S_3^* , объясняется сложными взаимоотношениями различных видов паразитических наездников при выборе предпочтительного объекта для атаки. После превышения пороговой численности возрастает роль перепончатокрылых подсемейства Encyrtinae, в основном *Coccidoctonus psyllae* [6]. Эти осы активно начинают паразитировать на других размножившихся паразитических наездниках семейства Encyrtidae. Вторичные паразиты эффективно атакуют и подавляют основных врагов псиллид, потому что число этих наездников (первичных паразитов) достаточно большое.

В контексте ситуации уничтожения эвкалиптовых лесов вредоносным инвазионным видом насекомых оказался именно гиперпаразит *Coccidoctonus psyllae*. После появления паразитической осы в Новой Зеландии в местных лесах участились вспышки ряда видов семейства Psyllidae [7]. Разнообразие видов паразитических перепончатокрылых подотряда Aprocrita огромно и их систематика еще не полностью описана. В семействах Encyrtidae и Ichneumonidae встречаются сверхпаразиты более высоких (третьего и даже четвертого) уровней, а также паразитические осы, поражающие других перепончатокрылых паразитов. Однако паразитическое взаимодействие подсемейств ос не объясняет вспышки у северных насекомых из отрядов Orthoptera и Lepidoptera.

Для описания завершения вспышки введен специальный триггерный функционал для реализации бифуркации, которая должна «стирать» лишнее, уже теперь временное, высокое равновесие — притягивающую стационарную точку (не называем ее аттрактором A , необходимо, чтобы выполнялось $\forall t, x \in U, A \subset U : \lim_{t \rightarrow \infty} \varphi^t(x) = A$):

ОСОБАЯ ДИНАМИКА МОТЫЛЬКА В ПРОВИНЦИИ НЬЮ-БРАНСУИК

Регуляция эффективности воспроизводства насекомых фитофагов посредством осы-гиперпаразита — достаточно специфическая ситуация. Скорее, такая коллизия у подсемейств ос (*micro-wasp parasitoids*) из большого семейства Encyrtidae актуальна для лесов с относительно постоянными сезонными условиями. Вряд ли возможно описать в системе уравнений столь сложное и недостаточно исследованное межвидовое противоборство паразитов.

Существование порогового значения со спонтанным переходом не может являться единственным или даже главенствующим объяснением механизма запуска вспышки. Популяция перед преодолением порога должна достигать уже отчетливо наблюдаемых предпороговых значений, тогда активируется гиперпаразит. Вполне логично, что в хвойных лесах на востоке Канады, где биологическое разнообразие обитающих видов не столь велико, действуют некоторые другие механизмы у автохтонных таксономических групп насекомых, вызывающие даже более разрушительные вспышки.

В некоторых специфических случаях вспышка численности насекомых не учитывается в сценарии с одиночным пиком на графике (см. рис. 1) данных учета, а иногда даже не ограничивается его скорым повторением. В таких ситуациях некоторые авторы отмечают «sawtooth-like oscillations» при вспышке насекомых [8]. Продолжительное состояние при средней численности насекомых, не вызывающей повреждения леса и вполне равновесной с биотическим окружением (когда наличие мотылька довольно трудно обнаружить), вдруг сменяется прерывистой серией очень многочисленных поколений. В момент пиков численность насекомых на три порядка превышает среднеголетнюю за предшествующую декаду в очаге вспышки. Важна нерегулярность явления таких «пилообразных» осцилляций в динамике роста численности.

Наиболее характерна подобная серийная динамика пиков для опасного вредителя листовертки «spruce budworm» *Choristoneura fumiferana* из большого семейства мотыльков Tortricidae, поражающего леса в шести восточных провинциях Канады [9]. Известно, что вспышки опасного карантинного мотылька-почкоеда в различных регионах США и Канады проходят по-разному. Выявленная пилообразная составляющая колебаний характерна для Канады в провинциях Квебек и особенно Нью-Брансуик южнее залива Св. Лаврентия.

Учет и оценка состояния популяций насекомого во время вспышек проводятся с воздуха косвенно: по площади пораженного леса с признаками почернения хвои. Подобная вспышка с отдельно стоящими пиками колебания, которые проявляют тенденцию к затуханию амплитуды, может длиться десятилетиями. На рис. 3 показано развитие вспышки численности листовертки в провинции Нью-Брансуик согласно отчету об оценке состояния экосистем и тенденций (ESTR) в рамках выполнения обязательств по Конвенции о биологическом разнообразии федеральным правительством Канады [10], публикуемых на сайте biodivcanada.ca данного проекта. В отличие от динамики роста популяции псиллиды (см. рис. 1) график на рис. 3 показывает вспышку, продолжающуюся 35 лет с различной степенью выраженности, и отражает размеры поражения мотыльком лесных массивов.

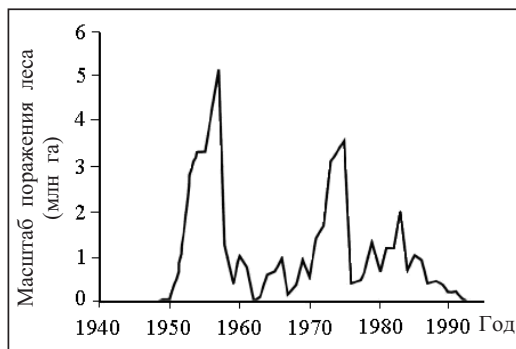


Рис. 3. Динамика пилообразной вспышки численности мотылька *Choristoneura fumiferana* в Нью-Брансуике в масштабах гибели леса (млн га) из отчета [10]

График на рис. 3 в период 1950 г. показывает моментальный стремительный переход к эруптивной фазе без промежуточных околопороговых флуктуаций, а также еще два отчетливых пика: в 1970 г. и начале 1980 годов, переходящих к 1990 г. в состояние, когда численность вредоносного мотылька более не оказывала столь разрушительного воздействия на экосистему.

Максимальные значения численности мотылька в Нью-Брансуике не являются самостоятельными явлениями вспышек, как в случае *Cardiaspina albitextura*, но составляют часть долгого колебательного процесса в локальной популяционной динамике листовертки. Качественный характер особенностей местной вспышки популяции не сохраняется по всему огромному ареалу *Choristoneura fumiferana* в Северной Америке.

Для сравнения приведем из отчета [10] динамику гибели леса вследствие череды вспышек мотылька юго-западнее Нью-Брансуика в соседних провинциях Квебек и Онтарио (рис. 4).

Из рис. 4 видно, что для провинции Квебек после выраженного пика характерно затухание колебаний, а для Онтарио амплитуда не уменьшается. В обширных континентальных провинциях, где, очевидно, более резкие сезонные климатические перепады, общая напряженность между пиками вспышки заметно ниже, чем в приморской провинции Нью-Брансуик (см. рис. 3). Первый пик вредоносной активности мотылька в показателях 1950 г. общий для трех провинций, но далее колебания становятся явно асинхронными, что противоречит бытующим у экологов представлениям. В системной экологии обсуждается так называемый «эффект Морана» о коррелированности изменений численности по большому ареалу и синхронности колебаний, однако на долговременных трендах огромных ареалов мотылька *Loxostege sticticalis* Севера Евразии и листовертки *Choristoneura fumiferana* в Канаде прослеживается прямо противоположный эффект.

Столь необычное разрушительное явление привлекало ранее специалистов в математической биологии. Предлагались модели вспышки почкоеда с точки зрения формализма теории катастроф [11] в период популярности данного направления математики в 80-е годы. Задача о резком переходе к состоянию вспышки и быстром возвращении обратно в устойчивое равновесие входит в перечень классических примеров прикладного применения теории катастроф [12].

Необходим новый вычислительный аппарат для проведения расчетов с возможными внешними воздействиями и сравнения вариантов развития сценариев долгой колеблющейся вспышки, а не катастрофических моментальных срывов, пусть и с наглядной топологией особенностей. Методы получения дискретных

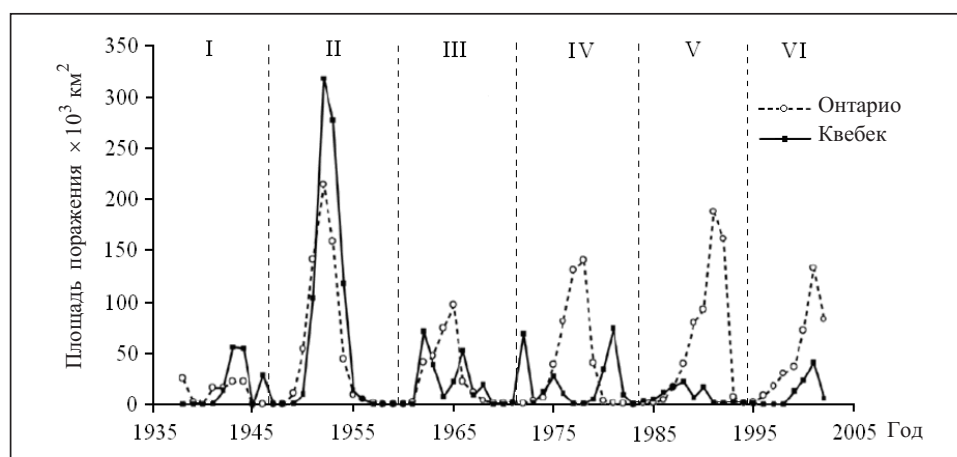


Рис. 4. Динамика поражения леса листоверткой в провинциях Квебек и Онтарио

итераций, развитые в [3] и даже усовершенствованные, не пригодны для столь своеобразной популяционной динамики в лесах Канады, которую можно назвать релаксационным псевдоциклом, затухающим по внутренним причинам. Новая модель должна быть проще с точки зрения параметрической идентификации. У отряда *Lepidoptera* полный цикл превращений, и для гибридного автомата необходимо будет описывать убыль уравнениями уже не на трех, а на четырех стадиях онтогенеза. Методы описания нужно искать в современной трактовке типов непрерывных систем.

ИНТЕРПРЕТИРУЕМАЯ КОЛЕБАТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА НЕПРЕРЫВНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ

Пилообразное развитие вспышки необходимо рассматривать как отдельный сценарий затянувшегося взрывообразного популяционного процесса, когда состояние при высокой плотности гусениц почти становится нормой, а не аномалией. Для роста новых деревьев требуется много времени, и хотя скорость роста молодых побегов большая, процесс возобновления леса все-таки медленный. С точки зрения теории динамических систем ситуация не может являться разновидностью рассмотренного ранее в [3] порогового варианта модели запуска вспышки из хаотического режима. Эруптивная фаза имеет существенно больший временной масштаб развития, чем сжатая до 8–10 итераций фаза вспышки псиллид в Австралии. Интересно модифицировать для динамики вспышек в Канаде представления о запаздывающем действии в регуляции составляющих популяционного процесса. Проблема выходит за рамки анализа колебаний эффективности репродуктивного цикла. Можно считать репродуктивный потенциал популяции в ходе более чем десятилетней осциллирующей вспышки достаточно стабильной усредненной характеристикой.

Гипотеза о распространении вспышки из малого очага в форме уединенной волны, подобной фронту лесного пожара, нереалистична для мотылька по скорости охвата территории. Образование движущегося фронта для насекомых зафиксировано единственный раз, когда жука *Zygogramma suturalis* выпустили для подавления сорняка *Ambrosia artemisiifolia*, но в последующих экспериментах с жуком волну, как в решении уравнения Коломогова–Петровского–Пискунова, не получали. С точки зрения кибернетики рациональная стратегия для растительных насекомых состоит как раз в избегании чрезмерно высокой плотности фронта волны и равномерном расселении.

Помимо известных моделей популяции, которые указывают на монотонный рост численности к асимптотическому состоянию балансового равновесия со средой $N(t) \rightarrow K$, как например уравнение Ферхюльста с квадратичной плотностной регуляцией

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$

или в модели Гомперца с логарифмической плотностной регуляцией

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{K}{N(t)} \right),$$

существуют одновидовые модели для объяснения колебательной динамики. Известно из экспериментов, например с лабораторной популяцией мухи *Lucilia cuprina* Никольсона [13] при различном поступлении корма, что колебания с большой амплитудой могут возникать в случае изолированной популяции насекомых в ограниченном пространстве при постоянных температурных условиях.

В работе [14] Хатчинсон предложил модификацию уравнения Ферхюльста с включением запаздывания для действия плотностной регуляции

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right), \quad (2)$$

где K — емкость экологической ниши или уровень равновесия со средой для популяции с репродуктивным потенциалом r . Введенное в уравнение (2) запаздывание τ является характеристикой регуляции, зависящей от предшествующих состояний и процесса исчерпания ресурсов. Выражение (2) называется logistic differential-delay equation (DDE).

Для совсем малых значений запаздывания τ и небольших r поведение решения (2) идентично модели Ферхюльста, до значений $r\tau < \pi/2$ решение продемонстрирует симметричные затухающие колебания с $N(t) \rightarrow K$. В случае перехода параметров через критическое значение $r\tau$ возникает бифуркация Андронова–Хопфа (Hopf bifurcation) с появлением устойчивого предельного цикла траектории [15].

Появление циклической траектории у непрерывной динамической системы — наиболее часто встречающееся и хорошо изученное бифуркационное изменение.

Дальнейшее увеличение параметров при значениях $r\tau > \pi/2$ вызывает переход в режим колебаний негармонического вида — релаксационных циклов. Быстрое возрастание амплитуды колебаний выраженной конической формы при увеличении временного промежутка между максимумами и минимумами, стремящиеся к неотличимым от нуля значениям, приводят такой релаксационный цикл (рис. 5) к затруднениям при обосновании динамики увеличения численности лесных насекомых. В лесах Америки должно сохраняться достаточно много мотыльков, даже вне обострения вспышки и без видимого повреждения леса. Вследствие большой убыли куколок в случаях экстремально холодной зимовки необходим компенсирующий запас. Малая популяция может не выжить.

Для всех модификаций непрерывной модели Хатчинсона применительно

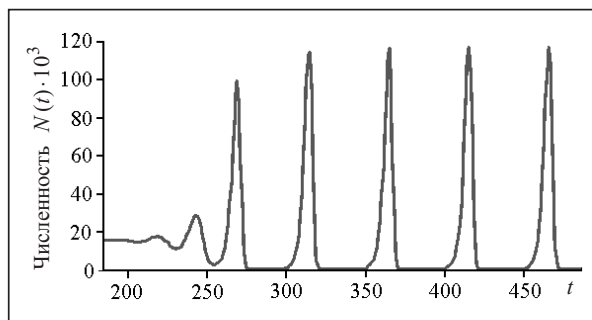


Рис. 5. Появление релаксационного цикла в уравнении (2) при бифуркации Хопфа

к специфическим экологическим ситуациям актуален ряд нерешенных вопросов:

— что отражает и как трактовать действие величины емкости среды K во время такого нестационарного режима, как вспышка численности?

— можно ли считать емкость среды независимой и априори заданной величиной?

— каким образом должно проявляться ее действие, когда нарушаются базовые принципы плотностной регуляции воспроизводства?

Существует альтернативное дифференциальное уравнение «Nicholson blowflies equation» для возникновения колебаний

$$\frac{dN}{dt} = \Upsilon N(t-\tau) \exp(-bN(t-\tau)) - \delta N(t). \quad (3)$$

В уравнении (3) не учитывается K -параметр, а имеется репродуктивная характеристика Υ . По мнению авторов [16], уравнение (3) лучше согласуется с данными экспериментов австралийского энтомолога Никольсона.

В (3) имеется экспоненциальная нелинейность, аналогичная дискретной модели Рикера в теории пополнения запасов рыб: $R_{n+1} = \Upsilon R_n \exp(-bR_n) - qR_n$, где показатель b — влияние переполнения нерестилищ при высокой плотности, а $q \in (0, 1)$ — доля промыслового изъятия из нерестового запаса. Естественно, что поведение моделей-аналогов в итерационной и непрерывной форме различно. Исследование поведения уравнения (3) оставляет еще несколько нерешенных математических проблем. Сравним поведение предложенной новой модели именно с уравнением (3).

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ СВОЙСТВ МОДЕЛИ ОСЦИЛЛЯЦИЙ

Предположим, что на регуляцию численности насекомых при колебаниях оказывает действие некоторая масштабируемая разность между потенциальной емкостью экологической ниши и состоянием популяции в момент $\phi^t = |t - \tau|$. Идея с влияющей разностью уже использовалась в [17] для модификации (2):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N(t - \tau)}{K + jN(t - \tau)} \right).$$

Необязательно, чтобы регуляция от плотности была квадратичной для специфических ситуаций. Для новой модификации уравнения неравномерно увеличим степень нелинейности в числителе и знаменателе:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{C - N^2(t - \tau)}{K + \gamma N^3(t - \tau)} \right). \quad (4)$$

Здесь явно переходим к представлениям об относительности для емкости экологической ниши. В новом уравнении (4) преодолен недостаток слишком глубоких минимумов у цикла. В вычислительных исследованиях для (4) после бифуркации Андронова–Хопфа при увеличении r получим реализацию частых несимметричных треугольных осцилляций (рис. 6).

Основной значимый результат модификации (4) — очередной стремительный неконтролируемый рост численности начинается от значения, близкого к существовавшему перед бифуркацией равновесию, т.е. оптимального баланса со средой. Колебания получаются частые и с одинаковой амплитудой (впрочем, это можно компенсировать стохастическим возмущением), в реальной динамике локальной вспышки листовертки в Нью-Брансуике отмечались другие характеристики, поэтому модификация модели листовертки для сценария пилообразной вспышки должна быть иной.

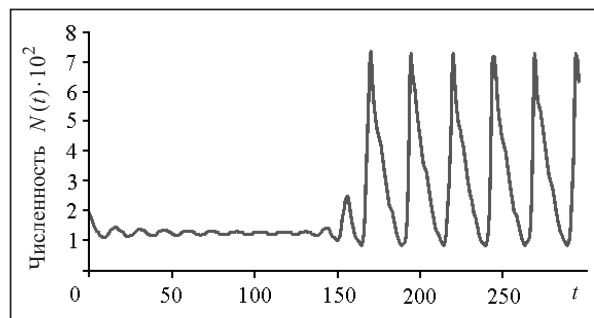


Рис. 6. Бифуркация появления треугольных осцилляций в модели (4)

МОДЕЛЬ ЗАТУХАЮЩИХ РАЗРУШИТЕЛЬНЫХ КОЛЕБАНИЙ ЛИСТОВЕРТКИ

Для пилообразной вспышки листовертки отмечалось уменьшение амплитуды пиков колебаний и рассматривалась проблема длительного, но при этом все же переходного режима существования. Собственно, для любого процесса массового размножения актуален переход в фазу его затухания, хотя, как отмечалось, завершение явления вспышки может происходить по-разному. Модели популяционной динамики для неявного демпфирования вдруг возникших

осцилляций не предлагались, рассматривались модели для определения внешнего управляющего воздействия по вынужденному переводу колебательной системы в стационарный режим.

Для описания специфического развития популяционного процесса в предположении о сохранении небольшой группы особей интересно использование не степенной, а экспоненциальной нелинейности в плотностной регуляции. Дополнительно введем в новое уравнение два значения запаздывания: $\tau < \tau_1$,

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)(C - \gamma \exp(-bN(t - \tau_1)))}{K + N(t - \tau)} \right) - \delta N(t), \quad (5)$$

где δ — параметр независимой мгновенной смертности.

Модель (5) представляет симбиоз уравнений: «blowflies equation» (3) и предложенной промежуточной модификации (4). В вычислительном эксперименте (рис. 7) появляются затухающие негармонические колебания после фазы резкого роста, стремящиеся к отличному от нуля равновесию, но не отражаемому более одним параметром емкости среды.

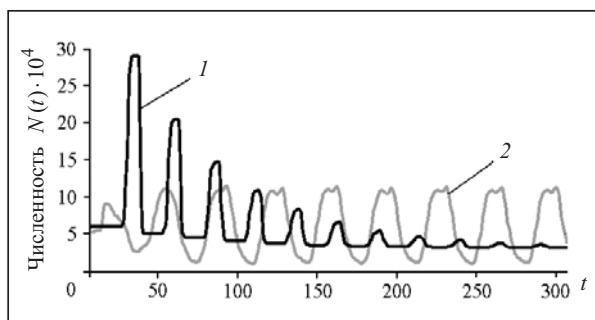


Рис. 7. Спонтанно затухающая осциллирующая вспышка: 1 — возникновение пилообразных затухающих колебаний в (5); 2 — релаксационный цикл в уравнении (3) при аналогичных значениях r и τ

Траектория (5) не образует замкнутого релаксационного цикла, как это происходит (см. рис. 7, график 2) для траектории уравнения (3). В данном случае в эксперименте параметрически настраивалась форма переходного режима. Аттрактор уравнения (5) для биологически обоснованного диапазона параметров — стационарное состояние равновесия.

В модельном сценарии пилообразной вспышки уровень, откуда начинается новый пик численности, последовательно и заметно снижается. Траектория в вычислительном эксперименте становится не циклической, но псевдопериодической, при этом в эксперименте на рис. 7 не происходит параметрических метаморфозов поведения траектории. В вычислительном сценарии возникает демпфирование колебаний и самопроизвольное затухание вспышки без каких-либо бифуркаций в отличие от предложенного сценария модели для листоблошки с касательной «tangent» бифуркацией. Форма переходного режима немного изменится с выбором начальных условий.

АНАЛИЗ СВОЙСТВ МОДЕЛИ И СЦЕНАРИЙ ИНДУКЦИИ НОВОЙ ВСПЫШКИ

Развитие сценария как вспышки произойдет при наличии исходной небольшой группы особей. Популяция средних размеров согласно (5) не имеет потенциала для бурного роста. Таким образом, можно индуцировать генерацию повторной пилообразной вспышки выводом популяции из состояния равновесия с биотическим окружением. В вычислительном эксперименте (рис. 8), имитирующем результат внешнего воздействия, для однократно возмущенной системы вновь наблюдаются затухающие осцилляции. Для сравнения приведено действие аналогичного возмущения на переходный режим уравнения (3), приводящий лишь к краткому незначительному повышению амплитуды.

Полученное уравнение для пилообразной динамики листовертки, как все системы с запаздываем, имеет большую параметрическую вариативность поведения. При $C \in [1, 2)$ с увеличением γ можно получить тренд при затухании колебаний с повышением среднего значения численности — в вычислительном эксперименте на рис. 9 с монотонно возрастающей псевдопериодической траекторией.

Как в любой нелинейной популяционной модели, в полученном уравнении (5) необходимо разграничивать биологически обоснованные параметрические диапазоны исследуемого поведения траектории. Режим пилообразных колебаний переходный для динамической системы — «transient mode», и, как для любого переходного режима, его длительность и выраженность прохождения череды пиков зависят еще от начальных условий помимо параметров. В непрерывно-дискретной модели из [3] хаотический режим удачно имитировал действие комплекса случайных внешних факторов на пороговую численность псиллид. В новом непрерывном варианте запуск предопределен действием включенных нелинейностей с запаздывающим аргументом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выбранная концепция того, что вычислительное моделирование вспышек численности вредителей не является традиционной задачей об асимптотическом поведении — аттракторах динамических систем и их бифуркациях, достаточно эффективна и позволила по-новому воспринимать хрестоматийно описываемые в учебниках природные явления. Приведена особая специфическая для локальной популяции вида на востоке Канады динамика поражения леса вредителем, где вспышка — это серия негармонических осцилляций. Представлено дифференциальное уравнение с двумя значениями запаздывающей регуляции после усложнения модели «blowflies equation», а при описании хрестоматийного сценария вспышки на примере псиллид использованы три стадийных уравнения убыли и вспомогательное. Одно значение запаздывания связано с процессом восстановления леса, другое — с медленным включением биотических механизмов регуляции чрезмерно размножившегося насекомого.

Проанализированы характеристики переходного режима. К аттрактору (5) предъявляется единственное требование: он не должен быть неотличимым от нуля равновесием. В разработанной ранее динамической системе для вспышки

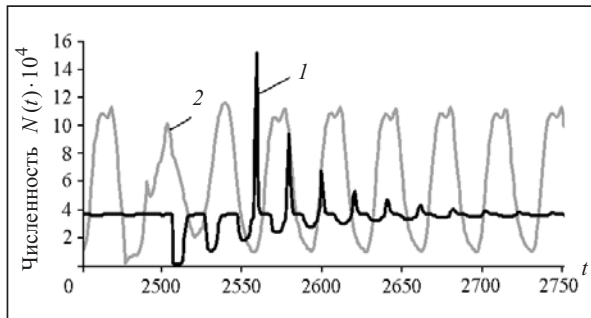


Рис. 8. Возмущение моделей для генерации повторной вспышки: 1 — затухающие колебания в (5), 2 — переходный режим в уравнении (3) и устойчивый цикл

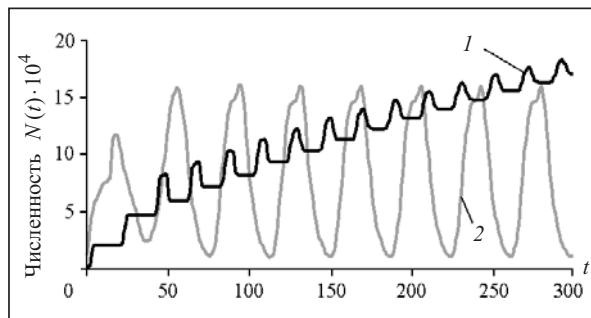


Рис. 9. Неограниченное решение в модели (5): 1 — возрастающая псевдопериодическая траектория для (5); 2 — возникновение цикла после бифуркации в модели (3)

псиллиды в Австралии вообще не имелось аттрактора — замкнутого инвариантного предельного множества траектории согласно наиболее емкому определению Милнора [18]. Назовем такую систему динамикой с переменным возникающим притягивающим равновесием, потому что данная точка равновесия не удовлетворяет полным критериям аттрактора.

В отличие от трактования в [19] явления вспышки как катастрофы в настоящей работе не учитывалась необходимость резких срывов из одного состояния в другое и описано самопроизвольное затухание, достаточно плавное явление по сравнению с катастрофой сборки. Вызвать следующую серию затухающих колебаний в такой модели может часто случающееся в северных лесах внешнее возмущение, а именно миграция насекомых между соседними областями. Полученный в уравнении переходный режим можно рассматривать также для задачи анализа случая специфической инвазии чужеродного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронцов А.И. Лесная энтомология. Москва: Экология, 1995. 351 с.
2. Blais J.R. Spruce budworm outbreaks in the lower St. Lawrence and Gaspé regions. *The Forestry Chronicle*. 1961. Vol. 37, N 3. P. 192–202.
3. Perevayukha A.Y. Modeling abrupt changes in population dynamics with two threshold states. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2016. Vol. 52, N 4. P. 623–630.
4. Clark L.R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology*. 1964. Vol. 12, N 3. P. 362–380.
5. Allee W.C., Bowen E. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes. *Journal of Experimental Zoology*. 1932. Vol. 61, N 2. P. 185–207.
6. Hall A.A. Ecology and evolution of *Cardiaspina* psyllids, their bacterial endosymbionts and parasitoid wasps: Thesis submitted in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. Western Sydney University, 2016. 210 p.
7. Berry J. Brown lace lerp hyperparasitoid found in New Zealand. *Biosecurity New Zealand*. 2006. Iss. 68. P. 18–20.
8. Cooke B., Neali S.V., Regniere J. Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. *Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response*. Burlington: Elsevier, 2007. P. 487–525.
9. Royama T. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs*. 1984. Vol. 54, N. 4. P. 429–462.
10. ESTR Secretariat Atlantic Maritime Ecozone evidence for key findings summary. Canadian biodiversity: Ecosystem status and trends 2010. Evidence for Key Findings Summary Report 2014. N 3. Ottawa, ON: Canadian Councils of Resource Ministers. 111 p.
11. Rose M. R., Harmsen R. Ecological outbreak dynamics and the cusp catastrophe. *Acta Biotheoretica*. 1981. Vol. 30. P. 229–253.
12. Poston T. Stewart I. Catastrophe theory and its applications. London: Pitman Publishing Limited, 1978. 491 p.
13. Brillinger D.R. The Nicholson blowfly experiments: some history and EDA. *Journal of Time Series Analysis*. 2012. Vol. 33, Iss. 5. P. 718–723.
14. Hutchinson G. Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1948. Vol. 50, Iss. 4. P. 221–246.
15. Hassard B.D., Kazarinoff N.D., Wan Y.-H. Theory and applications of Hopf bifurcation. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 311 p.
16. Gourley S.A., So J.W., Wu J.H. Nonlocality of reaction-diffusion equations induced by delay: Biological modeling and nonlinear dynamics. *Journal of Mathematical Sciences*. 2004. Vol. 124, Iss. 4. P. 5119–5153.

17. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time lags in a “food-limited” population model. *Applicable Analysis*. 1988. Vol 31, Iss. 3. P. 225–237.
18. Milnor J. On the concept of attractor: Correction and remarks. *Comm. Math. Phys.* 1985. Vol. 102, N 3. P. 517–519.
19. Ludwig D., Jones D.D., Holling C.S. Qualitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology*. 1978. Vol. 47, N 1. P. 315–332.

Надійшла до редакції 25.10.2017

А.Ю. Переварюха

НЕПЕРЕРВНА МОДЕЛЬ РУЙНІВНОЇ КОЛИВАЛЬНОЇ ДИНАМИКИ ЛОКАЛЬНОЇ ПОПУЛЯЦІЇ ШКІДНИКА ЛІСУ В КАНАДІ

Анотація. Описано різку і тривалу зміну в розвитку популяційних процесів, що вимагає вдосконалення математичних методів. Незвичайна зміна фаз у розвитку масових розмножень шкідників лісу спричинила ідею розроблення нової моделі, у якій важливим буде не підсумковий вигляд асимптотично стійкого стану після біфуркацій, а перехідний режим. Явище, яке в дослідженнях з екології ототожнюють з популяційними спалахами (не-стаціонарними різномірними процесами), у конкретній ситуації запропоновано розглядати у контексті тривалого коливального режиму, як піку фази різких негармонійних осциляцій. Нова динамічна модель у формі диференціального рівняння описує спадну псевдоперіодичну траєкторію згасання раптових різких коливань, що реалізують безбіфуркаційний сценарій мимовільного завершення для особливого варіанту масових розмножень шкідника лісів на прикладі ситуації в двох провінціях Східної Канади.

Ключові слова: неперервна модель популяції, вибухоподібна динаміка популяційного спалаху комах, перехідний режим осциляцій, згасання циклу, спалахи шкідника лісу в Канаді.

A.Yu. Perevaryukha

CONTINUOUS MODEL FOR THE DEVASTATING OSCILLATION DYNAMICS OF LOCAL FOREST PEST POPULATIONS IN CANADA

Abstract. A sharp and prolonged change in the development of population processes requires the mathematical methods to be improved. Unusual phase changes in the development of mass reproduction of insect species dictates the idea to develop a new model, where not the final form of the asymptotically stable state after bifurcations will be important, but the transitional mode. The phenomenon, which is identified in environmental studies with a population outbreak, in a particular situation is proposed to be considered within the context of a long oscillatory mode, only as a peak of the phase of sharp nonharmonic oscillations. The new dynamic model in the form of a differential equation describes a decreasing pseudoperiodic trajectory of damping of sudden sharp oscillations, which realize a non-bifurcation scenario of spontaneous completion for a particular variant of mass reproduction of the pest. A situation in the two provinces in East Canada are considered as an example.

Keywords: continuous model of the population, explosive dynamics of insects, transient oscillation mode, cycle damping, forest pest outbreaks in Canada.

Переварюха Андрей Юрьевич,

кандидат техн. наук, старший научный сотрудник Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН, Россия, e-mail: temp_elf@mail.ru.