

УПРАВЛЕНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКИХ И ПРИРОДНЫХ СИСТЕМАХ

УДК 517.9,519.6

А.Ю. Переварюха

СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДВУХ ОСОБЫХ СЦЕНАРИЕВ ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ ДИНАМИКИ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ: ПСИЛЛИДЫ В АВСТРАЛИИ И ЛИСТОВЕРТКИ В КАНАДЕ*

Введение

Подход к моделированию на основе сравнительного анализа экологических сценариев обладает возможностями для совершенствования и практического применения. Метод построения моделей тут направлен на обсуждение специфической ситуации, а не теоретических проблем. В работе [1] аналитически сопоставлены в математической модели коллапс рыбных запасов трески Северной Атлантики в 1992 г. у берегов Канады и деградация популяций осетровых рыб Каспийского моря. Оба случая важны для экономики регионов и происходили с некоторыми общими нелинейными эффектами при существенных экологических отличиях в воспроизводстве видов рыб.

Мы отметили, что оба сценария непредвиденных экспертами последствий чрезмерного промысла относятся к экстремальной динамике численности — при малочисленном состоянии огромных ранее популяций рыб. Поэтому промысел трески не возобновлен. Эффективность воспроизводства сокращенного запаса отличается от оптимального состояния, и переход происходит резко, что учтено в модели. Трактовка понятия «экстремальная динамика» будет относиться к чрезмерно быстрорастущей численности.

Обычно быстрое достижение невероятно больших размеров численности связывается с вселениями чужеродных видов. Сведения о ситуациях с самыми разными группами организмов показывают, что вариативность сценариев развития инвазионных процессов велика. Нелинейные математические модели могут позволить выработать классификацию явлений, относимых к экстремальной динамике численности, и рассмотреть наиболее эффективные меры противодействия. Экологически безопасные, не нарушающие целостность среды меры, — это биологическое подавление нежелательной популяции. Для противодействия насекомым фитофагам создают генетически модифицированные сорта растений, но существует недооцененная возможность адаптировать путем селекции естественного врага, выбрав из множества видов паразитических перепончатокрылых.

Вспышки численности наблюдаются у автохтонных — сформировавшихся в экосистемах видов, что даже более интересно для анализа. Явление вспышек

* Работа выполнена в рамках проекта РФФИ: № 17-07-00125 СПИИ РАН.
© А.Ю. ПЕРЕВАРЮХА, 2018

наиболее характерно для насекомых и с очень давних времен известно человечеству. Наравне с землетрясениями появление тучи крылатых врагов связывалось с гневом богов. В результате нашествия вредителей гектары леса остаются без листвы и хвои, а посевы без урожая. Среди описанных в Библии событий, известных как «Десять казней египетских», три связаны с нашествием насекомых. Последующая эпидемия, по всей видимости, разносилась именно насекомыми, а гибель первенцев может быть объяснена патогенным грибок, распространяемым саранчой на запасы зерна. Рассмотрим два модельных сценария вспышек у видов разных отрядов насекомых, один из которых представляется общим для ситуаций затухающих флуктуаций с большой амплитудой.

Непредсказуемость поведения популяций

Вспышка — сценарий экстраординарной динамики, трудно предвидеть заранее, какой вид способен на интенсивное размножение. Многие вселенцы быстро находили компромисс с новой биотической средой, лишь немного влияя на автохтонные виды, или занимали пустующие ниши. В Каспийское море выпускались черноморские рыбы: камбала, скумбрия, кефаль, но размножилась и стала промысловым видом только кефаль [2]. Другие виды активно вступают в противоборство с окружением, вытесняют конкурирующих аборигенов с меньшим репродуктивным потенциалом. Пример не полностью продуманной интродукции — вселенный в Баренцево море камчатский краб продемонстрировал вспышку численности спустя три десятилетия после вселения. Фауна ракообразных Баренцева моря значительно уступает по разнообразию фауне дальневосточных морей [3], за отсутствием врагов краб стал доминирующим хищником, уничтожающим всех других беспозвоночных, по-видимому, популяция способна выдерживать падение численности жертв за счет каннибализма. Достаточно примеров, когда неожиданный вселенец начинает трансформировать все биотическое окружение. Хрестоматийный пример — олени, завезенные на остров Врангеля в конце XIX в., с прекращением охоты успешно размножились, достигли предельной численности, но вытоптали хрупкие арктические пастбища и популяция погибла.

Традиционно экологическая математика оперирует динамическими моделями с устойчивыми, ограниченными в некоторой области (диссипативными) состояниями равновесия (или циклами). В модели Ферхюльста равновесие наступает при достижении некоторой предельной емкости K , тогда правая часть становится равной нулю при $N = K$:

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

Ферхюльст в 1845 г. представлял параметры уравнения немного иначе и размышлял не о популяциях, а о проблемах демографии и социума. Идея краеугольной модели экологии полагает, что существует некоторое значение численности для популяции при любой положительной начальной численности с постоянным репродуктивным потенциалом r , что после его превышения скорость прироста убывает из-за усилившейся конкуренции. Затем полностью останавливается и так система вид–среда уравнивается. Квадратичная регуляция в (1) — умозрительная гипотеза, аналогичные свойства можно получить и другим математическим способом. Циклическая динамика видов описывается в модификациях системы уравнений «хищник–жертва», модели предложенной Вольтерра.

У гипотезы есть недостатки: как трактовать емкость экологической ниши при стремительной инвазии и захвате ареала? В некоторых случаях после вселения (момент может отстоять на многие годы) начинает развиваться взрывообразная

динамика роста численности — наблюдается вспышка массового размножения, пусть в исходном ареале вид ранее такого не демонстрировал. Попадание европейского кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в Северную Америку вызвало необходимость разработки новых ГМО-сортов кукурузы. Непримечательный на Нижней Волге моллюск *Dreissena polymorpha* попал в озера Северной Америки и заполнил водоемы, превратившись в проблему для работы гидротехнических сооружений [4]. Моллюскам не мешает высокая плотность, как должно согласно модели Ферхюльста, наоборот скученность раковин создает затруднения хищникам. Допустимо предположить, что существует значение численности, наоборот снижающее темпы размножения. Второе предположение для переосмысления, что не для любой начальной численности есть возможность достижения устойчивого состояния.

Проанализируем два математических подхода к анализу развития сценариев экстремальных ситуаций с анализом примеров.

Пороговая динамика вспышки насекомых Psyllidae

Классический сценарий вспышки численности приведен на примере псиллиды *Cardiaspina albitextura* Taylor, 1962 в регионе Тихоокеанское побережье Австралии в [5]. Вспышка вредителя эвкалипта начинается при преодолении некоторого порога \bar{N} после продолжающихся случайных флуктуаций. При $\bar{N} < N(t) < (N^* - \epsilon)$ скорость приращения популяции не уменьшается, а наоборот, резко увеличивается по сравнению с предшествующим периодом. Усиленное размножение будет невозможно только после некоторого значения, когда численность близка к предельной для среды N^* .

Пороговое развитие процесса обусловлено тем, что паразитические наездники, подавляющие размножение видов семейства Psyllidae (листоблошковые), имеют собственных врагов — сверхпаразитов, например семейства Pteromalidae, которые не дадут им быстро размножиться. Семейства перепончатокрылых включают помимо первичных паразитов еще и паразитов второго и даже третьего порядков, динамика которых не поддается учету. Выбор наиболее доступной жертвы такими паразитами выключает обычную регуляцию численности. Эффективность воспроизводства резко повышается на некоторое время, но скоро интенсивное размножение вредителя завершается.

Для нетривиального сценария завершающейся экстремальной динамики, разделенного (согласно графику пороговой вспышки численности *Cardiaspina albitextura* в Австралии [5] (рис. 1)) на семь фаз процесса, удалось найти метод моделирования с использованием итераций сложной функции, имеющей более одного экстремума.

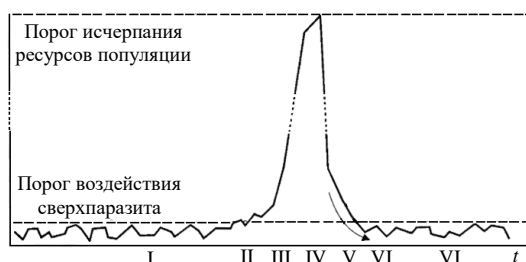


Рис. 1

При построении новой модели мы отказались от абстрактного параметра репродуктивного потенциала, заменив непосредственным — средней плодовитостью при определении начальных условий. Структура модели непрерывно-дискретная, строится на описании скорости убыли численности поколения $N(0) \rightarrow N(T)$. Вы-

числительную базу составили дифференциальные уравнения для трех стадий развития на интервале онтогенеза $0 \rightarrow T$ от яйца до половозрелых особей, генерирующих следующую итерацию поколения.

Итерационная динамика сценария вспышки

Гибридная структура учитывает, что жизненный цикл вредителя включает метаморфозы между стадиями с разными физиологическими и экологическими особенностями и для каждой его стадии требуются определенные ресурсы и есть специфические хищники. Современные вычислительные средства позволяют реализовать концепцию ступенчатого описания динамики поколения соответственно стадиям типичного вредителя с неполным циклом превращений: яйцо–нимфа–имаго.

Подход заключается в организации алгоритма выделения метаморфоза как события, обусловленного достижением особого состояния в пространстве переменных непрерывной модели. Дискретные моменты событий разбивают время на последовательность кадров, в которых изменяется скорость убыли $N(t)$. Систему с динамически переопределяемой правой частью построим на основе модификаций уравнения убыли численности на интервале:

$$\frac{dN}{dt} = -\alpha w(t) N^2(t) - \beta N(t).$$

С включением условий завершения активности каждой из форм правой части получим переопределяемую систему:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t) N(t) + \Psi \beta) N(t), & t < \tau, \\ -\alpha_2 \Psi N(t) / w(\tau) - \beta N(t), & t > \tau, \\ -\alpha_3 w(t) N(t) N(t - \zeta), & w(t) < w_3, \end{cases} \quad (2)$$

где τ — длительность первой стадии с эндогенным питанием. Далее модель описывает выживаемость стадии, где достигнутый показатель развития $w(\tau)$ уменьшает смертность, продолжающуюся по достижении уровня w_3 переходного для половозрелой стадии имаго. В уравнение для старшей стадии развития введено небольшое запаздывание $\zeta < \tau$. Модель представляется конечным множеством режимов изменения состояния и переходов между ними. Переходам соответствует условие завершения активности и правило переопределения начальных условий для решения задачи Коши на следующем кадре времени с выбранным видом правой части. Модель можно алгоритмически расширить на случай тропической популяции насекомых, которая в период вспышки состоит из нескольких одновременно живущих и конкурирующих поколений.

В новом уравнении убыли два коэффициента смертности, прямо зависящего от плотности популяции α , и независимого β . Популяция α учитывает быстрое истощение необходимых для развития ресурсов по мере увеличения количества личинок, при низкой плотности достигших стадии размножения имаго S имеет смысл учитывать потери воспроизводства на стадии $t = 0$. Дополним β в (1) триггерным функционалом:

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

где $\sigma < 1$ отражает степень выраженности эффекта. Убывающий функционал быстро стремится к единице и далее не влияет на вычисление $N(T)$, когда численность продуцирующего поколение имаго соответствует среднемуголетнему

оптимуму. Темпы размерного развития для видов с метаморфозами представим аналогично гибридной структурой, как показано в работе о моделях скорости роста [6].

Множество решений задач Коши для допустимых $S \in Z^+$ определит интересующую нас зависимость. Модель рассчитана на применение современных вычислительных средств, включающих библиотеки производительных численных методов с переменным шагом интегрирования. Алгоритмическая реализация непрерывно-событийной структуры вычислительной модели использует операторы ветвления языка программирования и структуры инкапсуляции данных для реализации дискретно-непрерывного времени.

Свойство модели — хаотическое поведение дискретной составляющей траектории на незначительных уровнях численности. У полученной функциональной зависимости выделяется интервал $(d_1, d_2) \subset [S_1^R, S_2^R]$, $\varphi(d_1) = \varphi(d_2) = S_3^R$, который имеет свойство $\forall S \in (d_1, d_2) \varphi(S) > S_3^R$, и множество точек интервала A_1 монотонно притягиваются к S^* при первой итерации. Под действием следующей итерации некоторые начальные точки $S_0 \in (S_1^R, d_1) \cup (d_2, S_2^R)$ покидают интервал и составляют множество $A_2 = \{S, S \in [S_1^R, S_2^R], \varphi^2(S) > S_3^R\}$. Существует инвариантное $\Gamma = [S_1^R, S_2^R] \setminus \bigcup_{n=1}^{\infty} A_n$ множество, не покидающее интервал под действием функциональных итераций точек и Γ обладает аналогичной критическому аттрактору Фейгенбаума структурой — «Cantor-like set».

В таком режиме аperiodических флуктуаций возможно спонтанное преодоление порога в виде неустойчивого равновесия и запуск первой фазы вспышки. Очевидно, не все начальные $N(0)$ состояния траектории приводят к преодолению порога, ведь вспышки единичные и специфические, а не повсеместные явления. Ресурсы для дальнейшего размножения при огромной массе насекомых быстро исчерпываются, так как листья из-за высасывания древесных соков поражаются грибковыми инфекциями.

В модели удалось математически описать не менее важное завершение вспышки. Популяция достигает стационарного состояния высокой численности, но при следующих итерациях включается действие специального триггерного функционала гибридной модели и устойчивое равновесие исчезает. Резкое снижение репродуктивной активности можно описать, используя особенности событийной компоненты модели (2). Параметр α_1 бифуркационный. Изменение α_1 реализует совсем не описанную для модели Фейгенбаума из [7] бифуркацию удвоения периода цикла при $|f'(S^*)| = 1$. В дискретных функциональных итерациях возможно три типа бифуркаций, которые могут быть как прямые, так и обратные (backward bifurcation) [8]. Для описания завершающего этапа развития вспышки насекомого предлагаем реализовать обратную касательную бифуркацию в момент, когда $N_i > f(S_3^R)$. Тогда сначала S_3^R и S^* сольются в одну стационарную точку, которая затем исчезнет. Останутся только S_1^R, S_2^R .

Реализовывать прободное бифуркационное изменение необходимо начинать плавно при нахождении траектории в окрестности равновесия. Воспользуемся подходом, аналогичным функционалу Ψ по реализации, но зеркальным по смыслу. Дополним второй вариант правой части (5) функционалом $\alpha_1 \Theta$, зависящим от количества доживших до первого метаморфоза особей $N(\tau)$ и резко возраста-

ший от единичного значения при их неестественном обилии. Функционал Θ выберем подобной форме σ -образной кривой:

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

где параметр $c_2 > 1$ характеризует стремительность истощения ресурсов, l варьирует уровень численности, при котором эффект начнет заметно проявляться.

Возвратная касательная бифуркация редуцирует число стационарных точек, при этом сдвигается положение экстремумов зависимости. После исчезновения S_3^R и S^* будет существовать аттрактор третьего типа. Траектория будет притягиваться к множеству, состоящему из объединения несвязных интервалов $[\varphi(S_{\min}), \varphi(S_{\max})] \setminus \varphi^{-n}(R_2^R)$, где должно наблюдаться аперриодическое движение. Интервальный аттрактор просуществует до момента притяжения к нему траектории. Скорое восстановление ресурсов восстановит и устойчивое равновесие, тогда система перейдет к следующему длительному переходному состоянию аперриодических флуктуаций — вспышке псиллид в разработанной гибридной модели (рис. 2).

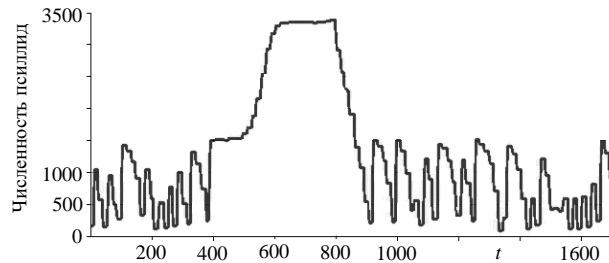


Рис. 2

Локальная популяция в лесу снова переходит к флуктуациям на малочисленном уровне, в таком состоянии вредитель не оказывает значимого воздействия. Модель с данными свойствами, как в вычислительном эксперименте с переходным хаотическим режимом на рис. 2, описывает всегда существующую в природе неопределенность.

В рассмотренной биологической системе вредным инвазионным видом оказываются не сами вредители семейства Psyllidae, а оса — сверхпаразит (hyperparasite). Проникновение в Новую Зеландию осы, атакующей других паразитических насекомых, резко увеличило вероятность вспышек [9].

Мы построили модель сценария, который считается классическим для явления вспышки численности, так как попал в популярную книгу Одум «System ecology», но он описан на примере вредителя автохтонного вида отряда Hemiptera в условиях вечнозеленого эвкалиптового леса. Маловероятно, что данный сценарий может претендовать на обобщенный тип перехода к экстремально высокой численности.

Осциллирующие экстремальные сценарии вспышек

Попадание одного чужеродного вида в несколько иные экологические условия и биотическое окружение может приводить к различной качественной популяционной динамике. Вспышки насекомых могут не заканчиваться столь однозначно и резко, как у *Cardiaspina albitextura* в Австралии, а развиваться серией пиков с понижением активности.

Нас интересует мера общности сценариев. Рассмотрим для сравнения сведения динамики вселенца гребневика в Южном Каспии и мотылька листовертки *Choristoneura fumiferana*, поражающей хвойные леса в Канаде. Экстремальная ди-

намика бабочки известна наиболее давно и подробно [10], это важно для обороноспособности Великобритании. Впервые на вспышку численности листовертки в Канаде британцы обратили внимание в 1807 г., в тот год был подписан Гильзитский мир. Российская империя присоединилась к Континентальной блокаде. Поставки леса из Европы для флота Великобритании были закрыты. Поиск подходящего леса для боевых кораблей в Канаде попутно привел к наблюдению явления вспышек, возникающих и затухающих по не очень понятным причинам. С тех пор почти регулярно на огромном пространстве шести провинций Канады отмечалась локальная потеря хвой массивов ценных деревьев.

Инвазия гребневика *Mnemiopsis leidyi*, очень опасного конкурента планктоноядных рыб, в 1980-х гг. в Черное море и потом в Каспийское море происходила с точки зрения нелинейной динамики по различным сценариям изменений качественного поведения. У побережья Турции наблюдалась резкая однократная вспышка численности теплолюбивого гребневика с последующими колебаниями вокруг равновесия, что описывается известными математическими моделями. В Южном Каспии у берега Ирана популяция гребневика продемонстрировала серию пиков с уменьшающейся амплитудой. Динамика инвазии гребневика в Каспийском море у берегов Ирана [10] приведена на рис. 3 (биомасса и численность [11]); сценарий требует отдельной модификации модели.

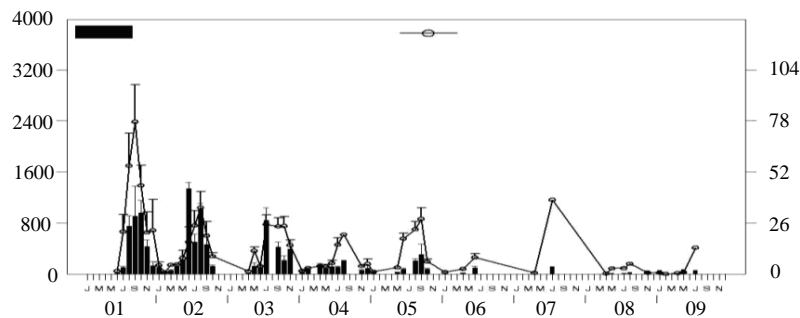


Рис. 3

На графиках вспышки численности насекомых вредителей указывают именно масштабы поражения леса, а не количество гусениц. Нужно представлять, что между максимумами колебаний численность вредителя отнюдь не близка нулевой. На графике (локально — провинция Нью-Брансуик на Востоке Канады [12], и по данным отчетов «Canada's biodiversity» (рис. 4)) отчетливо видно три убывающих пика дефолиации лесных массивов во время вспышки.

Весь график дефолиации леса на графике отражает затянувшуюся с 1951 по 1994 гг. «пилообразную» (Sawtooth-like) вспышку. Завершение вспышки, нулевая отметка на графике, не означает полное исчезновение насекомых, тут ноль — порог видимой активности для вредителя. К подобной динамике склонны, как оказывается, не только безобидные для человека вредители. На графике рис. 5 недельная динамика смертности от гриппа в Соединенном Королевстве (1918–1919 [13]) во время пандемии «испанки» («Spanish Flu»), начавшейся ровно сто лет назад, самой опустошительной зафиксированной эпидемии,

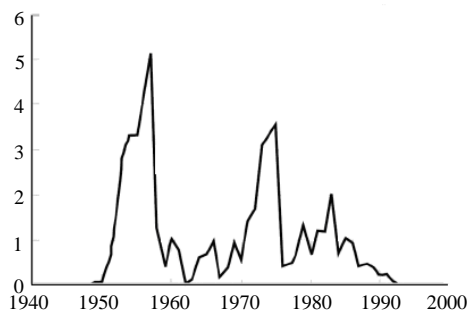


Рис. 4

мы увидим затухающие пики после отчетливой главной вспышки [13]. К лету 1919 г. грипп исчез, и есть две гипотезы о причинах столь быстрого затухания, вирус мог мутировать и стать менее патогенным, либо выработанный общепопуляционный иммунитет с большим количеством невосприимчивых лю-

дей сделал маловероятным быстрое распространение инфекции.

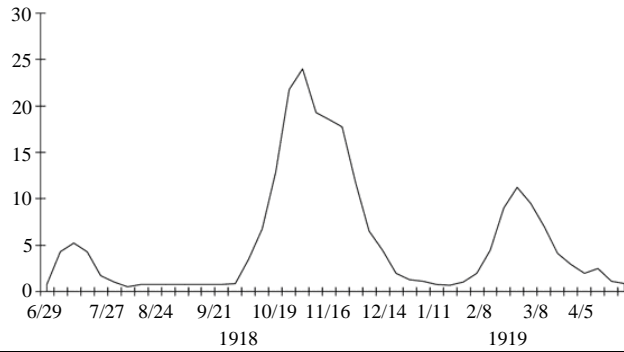


Рис. 5

К лету 1919 года смертельные случаи гриппа практически не фиксировались, грипп исчез так же внезапно, оставив кладбища и загадку ученым на долгие годы. Аналогично двумя убывающими пиками активности проявил себя Swaine Flu — свиной грипп в 2009 г. Для динамики численности вируса внутри организма подобное развитие нехарактерно.

Запаздывающая регуляция и колебания численности

Вспышки численности эволюционно неимоверно далеких видов могут происходить качественно сходным образом. Сходство сценариев полностью согласуется с логикой математических методов описания, для которых определены некоторые абстрактные функции, отражающие регуляцию эффективности воспроизводства. Идея описания сложной динамики в том, что регуляция проявляется не мгновенно. Последствия зависят от состояний взаимодействия вид/среда в прошлом. Сила контрдействия отличается запаздывающим характером и может зависеть не от текущей численности, а от предшествующих состояний. Наглядный пример вариативности и запаздывающего противодействия инвазии — реакция иммунной системы на развитие вирусной инфекции в отдельно взятом организме.

Хатчинсон [14] предложил ввести запаздывание в уравнение Ферхюльста:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right). \quad (3)$$

Модификация (3) после бифуркации рождения цикла при увеличении r позволила описать флуктуации, которые фиксировались у изолированных лабораторных популяций даже при постоянных условиях [15]. Проблема в том, что с увеличением параметра минимума цикла в такой модели неотличимы от нуля, поэтому для описания опасной инвазии лучше отказаться от квадратичной формы, как в (1). В модели «мясных мух» (blowfly equation) [16] использована для регуляции эффективности функция Рикера:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-aN(t - \tau)). \quad (4)$$

В (4) при больших значениях $r\tau$ наблюдается усложнение формы релаксационных колебаний с переходом к циклу бесконечной длины.

Модификации осцилляционной модели вспышек

Хаотизация траектории не является в данном случае хорошим свойством модели. Можно свести задачу к двум частным случаям регуляции.

Вариант 1. Предложим новую модель с запаздывающей регуляцией в уравнении, где явно учтем реакцию хищников, которая зависит более сложно от предшествующего состояния жертв:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - q \frac{N(t - 2\tau)}{A - N(t - \tau)}. \quad (5)$$

В уравнении показатель b определяет давление ограниченной доступности ресурсов, q интенсивность противоборства хищников и паразитов. Переходный режим уравнения опишет динамику пилообразной вспышки численности. Вспышка самопроизвольно гаснет, модель демонстрирует затухающий релаксационный цикл, траектория стремится к равновесию — порогу регистрируемой активности, когда вид существует, но симптомов деятельности не наблюдается. Для реализации новой серии пиков с

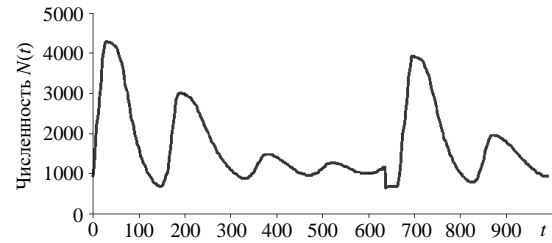


Рис. 6

большой амплитудой достаточно вывести систему из равновесия внешним воздействием. Наблюдаемая картина в вычислительном эксперименте с использованием модели на рис. 6 затухающей осциллирующей вспышки ($r = 47$, $\tau = 27$, $\delta = 27$, $A = 5000$) будет зависеть от величины воздействия.

Однако если запаздывание превысит 2τ , после переходного режима можно получить неограниченную траекторию.

Вариант 2. В Черном море участие в подавлении вспышек вредного гребневика принял другой вселенец-хищник — *Beroe ovata*, но у берегов Ирана он не появлялся. Динамику затухающей вспышки с серией пиков при инвазии без биотического противоборства в виде серии пиков предлагаем описать подобным методом только за счет факторов израсходования ресурсов и естественной убыли уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)(P - \alpha \exp(-\beta N(t - \tau_1)))}{K - N(t - \tau)} \right) - \gamma N(t). \quad (6)$$

Уравнение (3) затухающей вспышки является синтетическим объединением моделей с квадратичной и экспоненциальной формой регуляции эффективности воспроизводства, в вычислительном эксперименте рис. 7 представлено сравнение (6) с известной моделью blowfly equation (4): 1 — динамика новой модели (6), 2 — динамика (3).

Динамика вспышек листовертки отличается в различных локальных ареалах Северной Америки. Одним модельным уравнением не удастся описать все нюансы сценариев поведения популяции прожорливой бабочки. Если в провинции Нью-Брансуик вспышка затухает, то исследования по дендрохронологии — оценкам 450-летней активности листовертки в провинции Квебек — показывают некоторое нарастание амплитуды флуктуаций при сохранении частоты пиков [17]. В лесах США колебания численности листовертки не начинаются, но заканчиваются самым большим пиком.

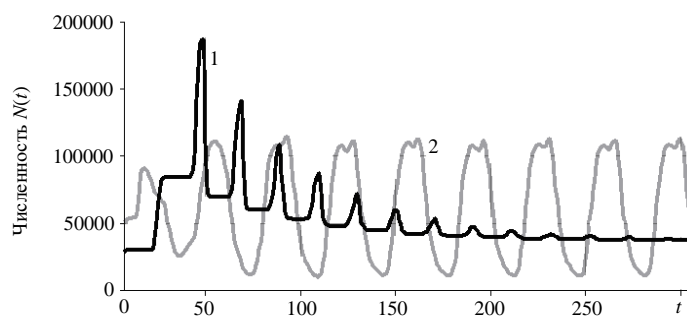


Рис. 7

Заключение

Стремительные последствия при инвазиях требуют корректировки классических представлений моделей экологии о достижении стационарного или колеблющегося равновесия, сбалансированного емкостью экологической ниши и внутривидовыми механизмами регуляции. Нами развивается метод феноменологического моделирования инвазий на основе гибридных структур и уравнений с запаздыванием, формализующих механизмы регуляции и включения сопротивления среды вселенцу. Внезапные нашествия насекомых-фитофагов по динамическим характеристикам затухания вспышки сходны с данными о некоторых вселенцах, например гребневика в Каспии.

Математические модели в экологии требуют рассмотрения вариативности типов развития и завершения стремительного популяционного процесса. В настоящей статье рассмотрен неполный перечень вариантов развития процесса. Важный аспект — эволюционно далекие виды могут демонстрировать сходную динамику критической численности, что свидетельствует об общности типов регуляции и позволяет разработать классификацию типов развития инвазий и вспышек с точки зрения теории бифуркаций. Удалось описать вариативность развития сценариев инвазионных процессов при сопротивлении биотического окружения.

Сценарий 1. Для единичной вспышки из апериодических флуктуаций предложена непрерывно-дискретная итерационная структура. Временная хаотизация в такой модели может возникать из-за сложной границы области, откуда точки притягиваются к альтернативным равновесиям. Неустойчивые точки-равновесия $\psi(x^*) = x^*$ и точки-прообразы равновесий, образующие границу, никуда не притягиваются. Если точек границы чрезвычайно много в ограниченном интервале (фрактализация границы), то поведение итераций становится непредсказуемым. Малые возмущения кардинально изменяют результат, и заранее мы не можем сказать, когда следующий раз произойдет преодоление порога.

Сценарий 2. В модели для бабочки-листовертки импульсный вывод из равновесия запускает режим затухающих колебаний, определяемый запаздывающей регуляцией противодействия и израсходования ресурсов. Для подобного сценария предложено два уравнения с запаздыванием.

В сценариях интересно рассматривать варианты эффективности биологической борьбы с вредителем. Модель показывает нецелесообразность мер борьбы в фазе нарастания темпов размножения. Отдельный тип представляет ситуация, когда чужеродный вид способен существенно изменять, трансформировать или разрушать новую для себя среду, как самшитовая огневка *Cydalima perspectalis* на Черноморском побережье [18]. Частный случай экстремальной инвазии — острая инфекция, с которой вступает в борьбу сложный механизм иммунной системы. Ответ иммунной системы вырабатывается с запаздыванием. Чужеродные виды проникают в экосистемы, и противостоять этому явлению чрезвычайно сложно.

Изменения видового состава в современных условиях неизбежны. Наиболее масштабным вторжениям подвержены ранее замкнутые сообщества, где виды долго эволюционировали в условиях изоляции, как происходило с Каспийским морем после открытия Волго-Донского канала. Расширения ареалов многих видов закономерны, но некоторые опаснейшие вселения начинаются с курьеза. Случайные или преднамеренные вселения запускают скрытые или очевидные инвазионные процессы — комплекс изменений, связанных с формированием новой популяции, трансформацией сложных трофических связей. При моделировании важно понимать, что интенсивные постинвазионные изменения — переходные режимы существования биологических систем.

А.Ю. Переварюха

ПОРІВНЯЛЬНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ДВОХ ОСОБЛИВИХ СЦЕНАРІЇВ ЕКСТРЕМАЛЬНОЇ ДИНАМІКИ У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ: ПСІЛЛІДИ В АВСТРАЛІЇ І ЛИСТОВІЙКИ В КАНАДІ

Критичні стани чисельності залишаються за рамками класичних методів математичного моделювання в екології. Спалахи порушують уявлення про баланс виду із середовищем, внутрішньовидову конкуренцію, зниження ефективності розмноження з підвищенням щільності. У сучасних умовах екстремальна динаміка популяцій зустрічається все частіше через проникнення чужорідних видів в екосистеми і розширення ареалів. Вибухоподібні розмноження завдають серйозної шкоди і можуть навіть незворотно трансформувати довкілля. Методом порівняльного аналізу ситуацій розглянуто два сценарії стрімких, але спонтанно згасаючих спалахів лісових шкідників. Для динаміки псиліди в лісах Австралії запропоновано гібридну модель з переходом до хаотичних флуктуацій. Метелику ялинової листовійки в Канаді властива серія згасаючих піків. Запропонована модель у формі рівнянь із запізненням описує сценарій згасаючих різких осциляцій, що має більш загальний характер. Схожа динаміка простежується для інвазійного гребневика у Каспійському морі і навіть у динаміці епідемії «іспанського грипу» столітньої давності за даними смертності у Великобританії. Розглянуті в нових обчислювальних моделях сценарії є перехідними процесами у взаємодії виду з біотичним оточенням.

A.Yu. Perevaryukha

COMPARATIVE MODELING OF TWO SPECIAL SCENARIOS OF EXTREME DYNAMICS IN FOREST ECOSYSTEMS: PSILLIDES IN AUSTRALIA AND SPRUCE BUDWORM MOTH IN CANADA

Critical states of quantity remain outside the framework of classical methods of mathematical modeling in ecology. Outbreaks violate the concept of the balance of biological species with the environment, the hypothesis of competition between individuals of one population and a decrease in the efficiency of reproduction with increasing density. In modern conditions, the extreme dynamics of populations take place more often due to the penetration of alien species into ecosystems and expansion of its areal. Explosive reproductions cause serious damage to the forest industry and can even irreversibly transform the environment. By a method of comparative analysis of situations, we considered two scenarios of rapid, but spontaneously damped outbreaks of forest pests. For the dynamics of psyllides in the forests of Australia, a hybrid model with transition to chaotic fluctuations is proposed. Spruce budworm moth *Choristoneura fumiferana* in Canada is characterized by a series of damped peaks. The proposed

model in the form of equations with delay describes the scenario of damped sharp oscillations, which has a more general character. A similar dynamics can be traced for invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea and even in the dynamics of the epidemic of the «Spanish flu» a century ago, according to mortality in the UK. The scenarios considered in new computing models are transitional processes in the interaction of the species with its biotic environment.

1. *Perevaryukha A.Y.* Comparative modeling of two especial scenarios of bioresources collapses: Canadian Atlantic cod and Caspian Sea sturgeon // *Journal of Automation and Information Sciences*. — 2017. — **49**, N 6. — P. 22–34.
2. *Магомедов Р.* Хронология истории Дагестана. — Махачкала : ИД «Эпоха», 2012. — 200 с.
3. *Камчатский краб: Баренцево море — Дальний Восток* // *Труды ВНИРО*. — 2003. — **142**. — С. 132–134.
4. *Connelly N.A., O'Neill C.R., Knuth B.A.* Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities // *Environ Manage.* — 2007. — **40**. — P. 105–12.
5. *Clark L.R.* The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // *Aust. J. Zool.* — 1964. — **12**. — P. 362–380.
6. *Perevaryukha A.Y.* Mathematical model for growth rates of competing organisms for biological species with metamorphoses in ontogenesis // *Journal of Automation and Information Sciences*. — 2017. — **49**, N 11. — P. 39–52.
7. *Feigenbaum M.J.* The transition to aperiodic behavior in turbulent systems // *Communications in Mathematical Physics*. — 1980. — **77**, N 1. — P. 65–86.
8. *Dushoff J., Huang W., Castillo-Chavez C.* Backwards bifurcations and catastrophe in simple models of fatal diseases // *Journal of Mathematical Biology*. — 1998. — **36**. — P. 227–248.
9. *Berry J.* Brown lace lerp hyperparasitoid found in New Zealand // *Biosecurity New Zealand*. — 2006. — N 68. — P. 18–20.
10. *Royama T.* Population dynamics of the spruce budworm *choristoneura fumiferana* // *Ecological Monographs*. — 1984. — **54**, N 4. — P. 429–462.
11. *Roohi A., Pourgholam R., Khenari A.* Factors influencing the invasion of the alien ctenophore *mnemiopsis leidyi* development in the Southern Caspian Sea // *Ecopersia*. — 2013. — N 1. — P. 299–313.
12. *Gray D.R., MacKinnon W.E.* Historical spruce budworm defoliation records adjusted for insecticide protection in New Brunswick, 1965-1992 // *Journal of the Acadian Entomological Society*. — 2007. — **3**. — P. 1–6.
13. *Taylor W.* *Viruses and Man: A History of Interactions*. — New York : Springer, 2014. — 430 p.
14. *Hutchinson G.* Circular causal systems in ecology // *Annals of the New York Academy of Sciences*. — 1948. — **50**, N 4. — P. 221–246.
15. *Nicholson A.* Dynamics of insect populations // *Ann. Rev. Entomol.* — 1958. — **3**. — P. 107–136.
16. *Gurney W., Blythe S., Nisbet R.* Nicholson's blowflies revisited // *Nature*. — 1980. — **287**. — P. 17–21.
17. *Boulanger Y., Arseneault D.* Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years // *Canadian Journal of Forest Research*. — 2004. — **34**. — P. 1035–1043.
18. *Лукмазова Е.А., Тания И.В.* Самшитовая огневка *Cudalima perspectalis* (Walker, 1859) в Республике Абхазия // *Труды Ботанического института*. — 2014. — Вып. 3. — С. 110–122.

Получено 06.03.2018