

УДК 629.075

А.Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт
информатики и автоматизации РАН

Россия, 198000, г. Санкт-Петербург, 14-линия, д. 39
madelf@pisem.net

ГИБРИДНАЯ МОДЕЛЬ ПОВТОРНОЙ ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИНВАЗИОННОГО ВРЕДИТЕЛЯ ЛЕСА

Рассматривается методика моделирования опасного для экологической среды специфического нелинейного явления, сопровождающего инвазионные процессы при вселении чужеродных видов насекомых-вредителей лесов. Сценарии запуска и завершения вспышек численности разнообразны. Особенно отличаются их этапы у вселившихся насекомых. Неожиданный переход к фазе экстремальной динамики остаётся проблемой для математической биологии и еще более интересен скорый повтор опасного явления. В реальности повторные вспышки нерегулярны. На основе организации гибридной структуры и вычисления перемен в выживаемости особей получена дискретная динамическая система с четырьмя равновесиями. Параметрическое изменение положения экстремумов и равновесий модели вызывает переходные аперiodические режимы поведения у траектории. В результате получен сценарий модели, когда преодоление порога запуска вспышки вредителя ведет к повторной экстремальной ситуации.

Ключевые слова: модели популяций; быстрые изменения численности; инвазии вредителя леса; повторные вспышки.

© Переварюха А. Ю., 2019

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ: № 17-07-00125. Частично темы АААА-А16-116051250009-8 в СПИИРАН.

Введение

Мы продолжаем серию работ, где рассматриваем современные вычислительные методы в нелинейной динамике меняющихся популяционных процессов. В центре внимания именно специфические ситуации в экодинамике: быстрые коллапсы биоресурсов, прохождение состояния бутылочного горлышка, пороговый эффект Олли и конечно модели явления вспышек массового размножения [1]. Проблема экстремального развития популяционных процессов в современных условиях будет увеличивать остроту. Насекомые легко распространяются между континентами при транспортировке леса и изделий из древесины. Проникновение чужеродных видов часто сопровождается вспышками массового размножения, оказывающими существенное воздействие на среду. Внутрипопуляционные механизмы регуляции в таких ситуациях теряют эффективность. Противодействие со стороны автохтонного биотического окружения реализуется с большим запаздыванием и выражено достаточно слабо. Регулирующим фактором становится повышенная смертность особей на ранних стадиях развития из-за несоразмерной плотности и быстрое истощение ресурсов для размножения следующих поколений.

Автором последовательно совершенствуется метод феноменологического моделирования на основе гибридных структур [2]. Таким методом удалось получить модель деградации популяции рыб с высокой эффективностью воспроизводства. Разработаны уравнения с запаздыванием, формализующие смены механизмов регуляции по ходу развития ситуации. Математическое объяснение неожиданных явлений – неустойчивое критическое равновесие для баланса смертности и пополнения [3]. По динамическим характеристикам внезапные нашествия насекомых-фитофагов это явления с неединственным экстремальным пиком [4]. Задача требует расширения модели для случая при сильном сопротивлении биотического окружения. В статье рассмотрен важный аспект изменений механизмов регуляции, который зависит от предшествующих этапов вспышек. Интересная цель – описать в наборе сценариев алгоритма вычислительной модели вариативность развития явления пороговой вспышки, что позволит исследовать факторы повторной активности у затухшего инвазионного процесса.

Актуальность

Известно, что появление чужеродного вида в иных экологических условиях может приводить к различной качественной популяционной динамике. Значимый пример вариативности сценариев инвазий наблюдается в поведении численности эвкалиптовых листовлошек, распространяющихся в лесах Австралии и Новой Зеландии [5].

Аналогичные явления возникают для бабочки листовертки в лесах Канады. Активность чужеродных и местных видов различается по аспектам продолжительности и смены фаз у вспышек. Вспышки автохтонных насекомых могут развиваться серией пиков, которые достаточно разделены по времени [6]. Вселенный вид генерирует первичную вспышку, за которой часто следует вторая. После завершения вспышечного явления активный вселенец переходит в малочисленное состояние на длительное время. Инвазионный вид может полностью исчезнуть из нового ареала, если его репродуктивная активность слишком велика. Среда не выдерживает чрезмерную численность, потом вступают в дело факторы биологического противодействия.

По этим причинам развивать метод моделирования специфических ситуаций вместо обобщенных теоретических моделей наиболее актуально, но это требует больших затрат на вычисления.

В рамках проекта РФФИ 17-07-00125 по тематике "разработка метода моделирования сценариев развития вспышки численности при инвазии насекомых на основе непрерывно-дискретных вычислительных структур" мы анализировали для сопоставления модельных сценариев сведения о динамике нескольких активных вселенцев [7].

Проводили сравнения с поведением листовертки *Choristoneura fumiferana*, поражающей хвойные леса в Канаде. Экстремальная динамика бабочки известна наиболее долго и подробно. Графики имеются за столетнюю историю наблюдений. Интересно, что поведение популяции и регулярность вспышек существенно различается в соседних провинциях Канады, масштабность пиков оценивается по площадям погибшего леса.

Схема развития вспышки

В результате проведенных ранее исследований показано, что для дискретной траектории, полученной при численном решении множества задач Коши разработанной гибридной системы уравнений с модификациями, можно реализовать три основных варианты поведения нелинейной динамики численности, которые биологически обоснованны. Теперь интересно получить модификацию с повторной вспышкой и рассмотреть формы сопротивления среды при экстремальном характере инвазии.

Схема развития инвазионного процесса с повторной вспышкой дана на рис. 1, где показаны смены фаз процесса из работы [5], которая в экологии лесных насекомых считается хрестоматийной. Схема предполагает наличие двух порогов.

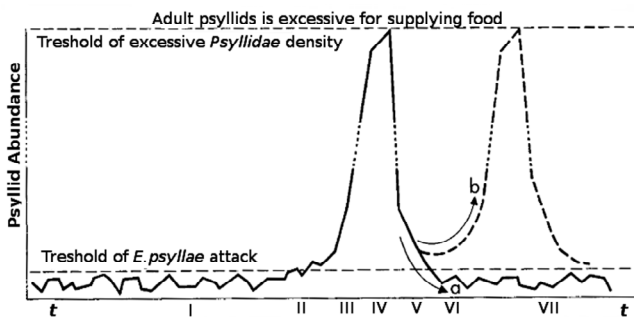


Рис. 1. Схема инвазии насекомых с повторной вспышкой в [5]

Биологическая сущность порогов сложна. Пороговые значения являются следствием взаимодействия нескольких уровней паразитов. Второй порог обусловлен действием вторичных инфекций на состояние растительности, что вызывает дефолиацию. Тогда репродуктивная активность быстро снижается. После непредсказуемого преодоления порога процесс переходит в эруптивную фазу III. Взрывообразный рост популяции в фазе III останавливается на пике IV в момент исчерпания необходимых для размножения ресурсов – пригодных деревьев. В последней фазе мы видим повторение.

Методика формирования модели

Предложен подход в форме гибридной динамической системы. Идея строится на формализации роли этапности в жизни исходного поколения насекомых – убывающей численности на дробном интервале его существования $t \in [0, T]$. Изменения уравнения непрерывной системы в выделенные условиями моменты времени были соотнесены с переходами между тремя стадиями развития онтогенеза вредителя-листоблошки с неполным циклом: яйца, нимфы, имаго. Для каждой из стадий учтено, что отличаются факторы смертности, как зависящей от плотности скопления насекомых, так как и независимой от текущей численности.

Используя непрерывно-дискретное время модель сформирована из дифференциального уравнения убыли начальной численности $N(0)$ поколения с переопределяемой правой частью, что происходит предикативно на трех последовательных временных субинтервалах. Алгоритмически реализуется модель в форме гибридного автомата. Набор новых оригинальных условий включен в модель для определения момента остановки расчетов и перехода к следующей стадии непосредственно из времени для первой стадии или из расчета вспомогательного показателя развития для второй стадии:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \Psi[N(0)]\beta)N(t), & t < \rho \\ -(\alpha_2 N(\rho)\Theta[N(\rho)] / w(\rho) + \beta)N(t), & t > \rho, w(t) < w_2 \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t - \zeta), & t < T, w < w_3 \end{cases} \quad (1)$$

где ρ – фиксированная длительность первой стадии. Плотность на первой стадии становится моделируемым регулирующим фактором выживаемости, где плотность скопления доступных жертв усиливает реакцию паразитов. При $t > \rho$ расчет уравнения переходит на основную вредящую стадию насекомых, где достигнутый показатель развития $w(\rho)$ уменьшает темп убыли. Расчет длительности стадии в (1) продолжается с использованием вычисления вспомогательной величины $w(t)$ до достижения переходного уровня w_2 , как мы описывали ранее в модели изменения темпов роста насекомых.

Действие функции-триггера "эффекта Олли" мы описали ранее. Вторая триггерная функция Θ определит порог исчерпания ресурса для вредящей стадии инвазионного насекомого:

$$\Theta(N(\rho)) = 1 + \frac{e^{c_1 N(\tau)}}{l + c_2 e^{c_1 N(\tau)}}, \lim_{N(\tau) \rightarrow \infty} \Theta(N(\rho)) = 1 + \frac{1}{c_2}. \quad (2)$$

После формирования модели с (2) в вычислительной среде анализируется поведение дискретной составляющей траектории. Исследуются виды бифуркаций при изменении важнейших параметров модели и топологические типы аттракторов.

Гибридная система (1) используется для вычисления итогового $N(T)$. Используя гибридную вычислительную структуру (1)–(2), получили сложную зависимость $N(T) = \varphi(\lambda S)$ с двумя экстремумами для дискретной составляющей траектории в форме итераций, считая $S = N(T): S_{n+1} = \varphi(S_n), N_{n+1}(0) = \lambda S_n$, тут λ – средняя популяционная плодовитость особей вида-вселенца, которая тоже будет влияющей бифуркационной величиной.

При исследовании итераций нужно помнить, что меняются не только типы аттракторов, но характер границы их областей притяжения. Аттракторов в итерациях существует только три топологических типа: равновесие (цикл), канторовское множество и интервальный аттрактор.

Сложные границы областей притяжения аттракторов связаны с нерегулярными режимами движения [8]. Граница может быть единственной точкой или несчетным множеством несвязных точек, ответвленных за переходный хаос и преодоления порогов.

Исследование модели вспышки

В сценарии если максимум не был затяжным, то вероятность повторной вспышки увеличится.

На рис. 2 – вычислительный эксперимент с генерацией повторной вспышки после латентной фазы при инвазии вредителя через краткий промежуток гибридного времени и нерегулярных колебаний – хаотической динамики.

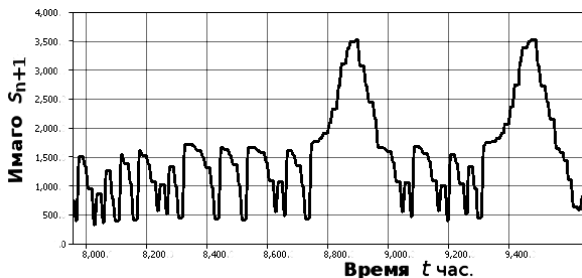


Рис. 2. Модель повторной вспышки вредителя леса

Модификация опишет вариант скорого повторного преодоления порога, когда вспышки происходят в течение одного года. После двух вспышек достаточно долго не наблюдается активности, а переход порога носит маловероятный характер. При хаотическом режиме поведение модели становится похожей на стохастическое, что соответствует переменчивой среде обитания при разнообразии случайных воздействий из вне.

Заключение

Инвазионные вспышки численности вредителей – глобальная проблема математической биологии. Вспышки различаются по фазам запуска, перехода к так называемой эруптивной динамике пика развития и стадии завершения. Вспышки насекомых – ярко выраженный переходный режим, нет нужды обсуждать асимптотику поведения, притягивающие множества, асимптотического состояния.

Один из наиболее распространенных сценариев перехода вспышке численности – пороговый. Данный порог математически можно представить как неустойчивое равновесие у итераций. Порог должен быть преодолеваем спонтанно, без внешнего воздействия, но это должно быть редкое явление. Свойство локально-несвязной границы областей притяжения альтернативных аттракторов замечательно решает данную математическую проблему моделирования перехода порогов.

Спонтанное преодоление запускает вспышку с выходом к устойчивому равновесию большой численности. Такие явления скоро завершаются, но мы рассмотрели вариант повторяемости.

Библиографический список

1. *Ижевский С.С.* Чужеземные насекомые как биоагрессоры // Экология. 1995. № 2. С. 119–123.
2. *Переварюха А.Ю.* Моделирование неустойчивого критического равновесия в популяционной динамике // Проблемы механики и управления. Нелинейные динамические системы: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 2013. № 45. С. 82–91.
3. *Дубровская В.А., Переварюха А.Ю.* О критериях обоснованности для анализа нелинейных эффектов в моделях эксплуатируемых популяций // Проблемы механики и управления. Нелинейные динамические системы: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 2016. № 48. С. 74–83.
4. *Heger T.* Species from different taxonomic groups show similar invasion traits // Immediate Science Ecology 2015. № 3. P. 1–13.
5. *Clark L.R.* The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // Aust. J. Zool. 1964. Vol. 12. P. 362–380.
6. *Odum H.T.* Systems Ecology. N. Y., Wiley, 1983. 644 p.
7. *Nenzen, H.* Epidemiological landscape models reproduce cyclic insect outbreaks // Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P.78–87.
8. *Guckenheimer J.* Sensitive dependence on initial conditions for one dimensional maps // Comm. Mathem. Physics. 1979. Vol. 70. P. 13–160.