

УДК 629.075

В.А. Дубровская, А.Ю. Переварюха

*Санкт-Петербургский институт
информатики и автоматизации РАН*

Россия, 198000, г. Санкт-Петербург, 14-линия, д. 39
madelf@pisem.net, toty_2902@mail.ru

ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ИНВАЗИИ В ЭКОСИСТЕМАХ: МЕТОД ГИБРИДНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Рассмотрена методика формализации резких изменений, сопровождающих инвазионные процессы при вселении чужеродных видов рыб и насекомых-вредителей. Не только неожиданный переход к фазе экстремальной динамики остаётся открытой проблемой для математической биологии. Не менее разнообразны сценарии завершения вспышек численности. Рассматривается организация гибридной вычислительной структуры, включая расчет изменений темпов развития особей. Возникающие переходные аperiodические режимы поведения траектории непрерывно-дискретных систем способны описывать ряд пороговых эффектов в динамике численности видов с выраженной стадийностью онтогенеза.

Для реализации модели как комплекса вычислительных сценариев разработан метод инкапсуляции триггерных функционалов – целенаправленного изменения свойств модели строго в узком диапазоне изменения состояния, которые позволят, в том числе, явным образом учитывать эффект "бутылочного горлышка".

Ключевые слова: модели популяций; стремительные изменения численности; биологические инвазии; вспышки.

Введение

Мы продолжаем серию работ, где рассматриваем современные вычислительные методы в нелинейной динамике меняющихся популяционных процессов. Проблема экстремального развития популяционных процессов в современных условиях будет увеличивать остроту. Проникновение чужеродных видов сопровождается вспышками массового размножения, оказывающими существенное воздействие на среду. 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 ранее обоснован метод феноменологического моделирования на основе гибридных структур и уравнений с запаздыванием, формализующих механизмы регуляции. Внезапные нашествия насекомых-фитофагов [1] по динамическим характеристикам затухания вспышки сходны с данными о некоторых вселенцах, например гребневика в Каспии. Основная нерешенная проблема – согласовано описать в модели вариативность развития сценариев инвазионных процессов при сопротивлении биотического окружения. Актуальный пример вариативности и запаздывающего противодействия инвазии – реакция иммунной системы на развитие вирусной инфекции. Задача осложняется тем, что для моделей математической биологии трудно подобрать критерии обоснованности поведения из-за сопутствующих эффектов фрактализации. Многие режимы поведения, полученные в дискретных итерационных системах, связанные со странными хаотическими аттракторами диковинной формы и топологической структуры, на самом деле просто не имеют никакой сущностной биологической интерпретации. Фрактальность не совместима с целостностью единиц измерения сообществ организмов.

В данной статье мы рассмотрим такой важный аспект изменений механизмов регуляции – запаздывание и триггерный характер проявления экологических эффектов, например такое состояние как "бутылочное горлышко", которое проходит каждый инвазионный вид, включая человеческую популяцию.

Актуальность

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 быстро, как у *Cardiaspina albitextura* в Австралии, а развиваться серией пиков [2]. По этим причинам актуален подход к моделированию специфических ситуаций вместо обобщенных теоретических моделей экодинамики.

Для сравнения в рамках проекта РФФИ мы анализировали сведения динамики вселенца гребневика в Южном Каспии [3] и листовертки *Choristoneura fumiferana*, поражающей хвойные леса в Канаде. Экстремальная динамика бабочки известна наиболее долго и подробно. Инвазия гребневика *Mnemiopsis leidyi*, очень нежелательного соседа для планктоноядных рыб, в конце 1980-х гг. в Черное море и потом в 2000 гг. 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 популяция гребневика продемонстрировала серию пиков с уменьшающейся амплитудой. Этот сценарий требует отдельной модификации.

На графиках вспышки численности (мы пользовались данным проекта "Canada's biodiversity") насекомых вредителей указывают именно масштабы поражения леса, а не количество гусениц. Нужно представлять, что между максимумами колебаний численность вредителя отнюдь не близка нулевой.

Основная идея модификации

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. В данном случае не имеет смысла обсуждать асимптотику поведения и притягивающие множества,

а существующая теория в строгих результатах развита именно для 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. Хаотический репеллер из-за локально-несвязной границы областей притяжения альтернативных аттракторов замечательно решает данную математическую проблему моделирования.

Спонтанное преодоление запускает вспышку с выходом к устойчивому равновесию большой численности, но это решение только части проблемы моделирования вспышки. Такие явления скоро завершаются. Экосистема не выдержит подобное состояние долго. Популяция будет уничтожать необходимые ей ресурсы. Для оленей острова Беринга вспышка закончилась фатально, без охоты олени вытоптали хрупкие пастбища и популяция погибла. Нам необходимо описать спонтанное завершение вспышки, для чего иным образом модифицируем модель (1) нашим универсальным методом функционалов.

Триггерная модель пороговых эффектов

В предыдущей работе [4] мы рассмотрели по данным мониторинговых наблюдений сложную функциональную зависимость выживаемости для мигрирующей к морю каспийской севрюги. Данная форма зависимости является результатом адаптационных механизмов популяции в ответ на нарушение эволюционно сложившейся репродуктивной стратегии длительных анадромных миграций. Математическая форма представления репродуктивного потенциала с сохранением непрерывного характера функциональной зависимости "родительский запас ↔ новое поколение" рассмотрена в [5].

Пусть скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной, а дробно-стенной и действует до перехода на активное питание из-за увеличения пищевых потребностей малоподвижной молоди (или гусениц). Убыль численности поколения $N(t)$ на ин-

тервале модельного времени $[0, T]$ опишут объединённые в систему два дифференциальных уравнения (α, β, c – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt{N^k(t) + \zeta}}, \end{cases} \quad (1)$$

где: S – величина родительского запаса; $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов; ζ – параметр ограничивающий темп развития вне зависимости от $N(t)$; λ – средняя плодовитость особей, определяющая начальные условия для вычисления задачи Коши $w(0) = w_0$, $N(0) = \lambda S$; α – коэффициент квадратично зависимой (компенсационной) смертности; β – коэффициент декомпенсационной смертности; $k \in [1, 2]$; интервал уязвимости $t \in [0, T]$ специфичен для видов рыб, в некоторых экстремальных случаях зависит от уровня половодья.

При незначительном количестве повторно нерестующих рыб численно из (1) вычисляем $S = N(T)$.

Для развития метода нами использована предикативно переопределяемая вычислительная структура с тремя последовательными режимами изменениями состояния.

Система описывается дифференциальным уравнением с набором возможных форм правой части и множеством предикатов смены режима расчетов.

События смены поведения рассчитываются из расчета вспомогательных уравнений размерного развития.

Вспомогательное уравнение в системе (1) переопределим в виде структуры с дважды изменяющейся правой частью.

Каждому виду правой части сопоставлено условие завершение активности для данной фазы скорости весового прироста:

$$\frac{dw(t)}{dt} = \begin{cases} \rho, & t < \tau \\ \zeta \frac{w(t)}{\sqrt{N}}, & t > \tau, w(t) < w_1 \\ \eta \sqrt{w(t)^2 - \mathfrak{S}w(t)}, & w(t) > w_1, t < T \end{cases} \quad (2)$$

где τ – длительность периода развития до полного израсходования питательных запасов желточного мешка, определяемая биологическими особенностями вида с линейным коэффициентом прироста $\rho < 1$, который в среднем для поколения должен быть положительным; w_1 – интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер метаболизма из-за смены характера питания молоди рыб.

Представим модель выживания поколения с обобщенными тремя стадиями развития онтогенеза на интервале $t \in [0, T]$ (без триггерных функционалов), но с включением запаздывания η на стадии развития 3, характерного более для насекомых.

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \beta)N(t), & t < \tau \\ -\alpha_2 N(t) / w(\tau) - \beta N(t), & t > \tau, w(t) < \bar{w} \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t - \eta), & t < T, \end{cases} \quad (3)$$

Дополним модель триггерным функционалом

$$\begin{aligned} \Psi(S) &= 1 + \exp(-\sigma S^2), \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \Psi(0) = 2, \\ \frac{dN}{dt} &= -\alpha w(t)N^2(t) - \Psi[S]\beta N(t) \end{aligned} \quad (4)$$

где параметр $\sigma < 1$ отражает степень выраженность эффекта из-за снижения вероятности образования нерестовых пар. Выберем действующий триггерный функционал на первой стадии развития для описания перехода в режим бутылочного горлышка, связанного с эффектом Олли [6]:

$$\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2), \lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1.$$

Метод организации модели позволяет по предикатам устанавливать моменты – события, с которыми связаны изменения самой системы или управляющего воздействия.

Метод анализа гибридной структуры

Численное решение алгоритмически реализованной гибридной системы используем как оператор эволюции функциональных итераций. Получим разделение фазового портрета траектории $R_{n+1} = \varphi(R_n) - qR_n$, где $q \in [0,1)$ – доля промышленного изъятия, для неунимодальной функции две области притяжения. Модель обладает возможностью образования хаотического репеллера при изменении положения экстремумов зависимости $\varphi(\lambda S)$, это другой тип переходного хаотического движения [7], чем для критического аттрактора Фейгенбаума [8].

После формирования модели в вычислительной среде анализируется поведение дискретной составляющей траектории. Исследуются виды бифуркаций при изменении важнейших параметров модели и топологические типы аттракторов. Из-за большой вариативности меняются не только типы аттракторов, но характер границы их областей притяжения. В итерациях существует только три топологических типа аттракторов: равновесие (цикл), "Cantor-like set", интервальный аттрактор, которые связаны с нерегулярными режимами движения [9]. Граница может быть единственной точкой или несчетным множеством несвязных точек, ответвленных за переходный хаос.

Заключение

В результате проведенных 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.

В дальнейших работах необходимо рассмотреть формы сопротивления среды при экстремальном характере инвазии.

Библиографический список

1. Heger T. Species from different taxonomic groups show similar invasion traits // Immediate Science Ecology, 2015. № 3. P. 1–13.

2. *Clark L.R.* The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // *Aust. J. Zool.* 1964. Vol. 12. P. 362–380.
3. *Pourang N.* Strong biopollution in the southern Caspian Sea // *Biological Invasions.* 2016. Vol. 18, Iss. 8. P. 2403–2414.
4. *Переварюха А.Ю.* Моделирование неустойчивого критического равновесия в популяционной динамике // *Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы.* 2013. № 45. С. 82–91.
5. *Дубровская В.А., Переварюха А.Ю.* О критериях обоснованности для анализа нелинейных эффектов в моделях эксплуатируемых популяций // *Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы.* 2016. № 48. С. 74–83.
6. *Courchamp F., Ludek B.* *Allee Effects in Ecology and Conservation.* Oxford University Press. New York, 2008. 266 p.
7. *Singer D.* Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM Journal of Applied Math.* 1978. Vol. 35. P. 260–268.
8. *Feigenbaum M.J.* The transition to aperiodic behavior in turbulent systems // *Comm. in Math. Physics.* 1980. Vol. 77, № 1. P. 65–86.
9. *Guckenheimer J.* Sensitive dependence on initial conditions for one dimensional maps // *Comm. Mathem. Physics.* 1979. Vol. 70. P. 133–160.