

# НЕКОТОРЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ВСПЫШЕК ЧИСЛЕННОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОРГАНИЗМОВ

*В.Н. Соловьёв, И.А. Теплицкий, Л.В. Шанда,  
Е.А. Иванченко, Н.С. Завизена, С.А. Семерилов*

1. Экологические механизмы вспышек
2. Модель вспышки
3. Теория катастроф
4. Классификация вспышек
5. Синхронизация вспышек

## 1. Экологические механизмы вспышек

Популяционные вспышки характеризуются быстрым изменением в плотности популяции более чем на несколько порядков величины. Вспышки бывают у небольшого числа видов: например, у некоторых насекомых, являющихся переносчиками чумы, и грызунов. Популяционные вспышки часто вызывают серьезные экологические и экономические проблемы. Примеры «вспыхивающих» видов: саранча, южный сосновый жук, еловый почечный червь, непарный шелкопряд.



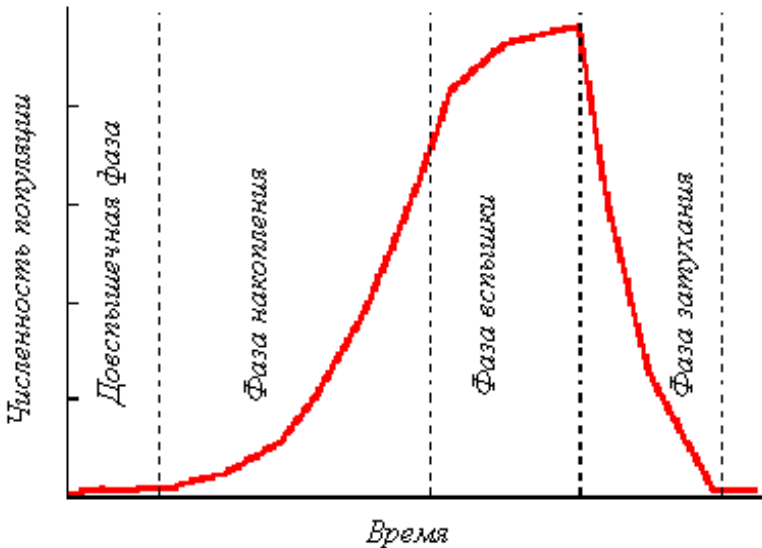
*Непарный шелкопряд*

Вспышки бывают двух типов, связанных с:

1. завозом видов в новый ареал;
2. ростом местной совокупности.

Второй случай наиболее интересен, потому что важно понимать, почему плотность совокупности внезапно увеличивается.

Вспышка обычно проходит следующие фазы:



Фаза формирования (накопления) часто идет незаметно, потому что «эффект чумы» на основных участках леса ещё очень мал. Регулярный текущий контроль помогает обнаруживать рост популяции до того, как «видовая чума» разорит участки на большой территории.

Первоначально экологи пробовали объяснять вспышки прямым воздействием факторов окружающей среды. Однако, величина изменения этих факторов была всегда намного меньше, чем величина изменения плотности популяции. Попытки же найти «спусковой крючок» механизма вспышки обычно терпят неудачу.

Таким образом, должен иметься «усилитель» малого начального нарушения.

Примеры «усилителей»:

1. Обратная зависимость плотности (положительная обратная связь)

**1.1. Бегство от естественных врагов: непарный шелкопряд.**

Смертность, вызванная хищниками с трофическими функциями II или III типа, уменьшается с увеличением плотности жертв. Таким образом, чем выше плотность популяции,

тем быстрее её рост. Бегство от естественных врагов может быть также результатом задержки в ответном росте численности естественных врагов (сосновая бабочка-пила, непарный шелкопряд).

### **1.2. Групповой эффект: древесные жуки, жук-пилильщик (*Cerambycidae*), саранча.**

Древесные жуки переходят в нападение на здоровое дерево только тогда, когда их количество достаточно велико. Взрослые особи жука-пилильщика, *Monochamus urusovi*, питаются на молодых побегах сибирский ели. Когда плотность взрослых особей высока, они вызывают значительные повреждения и дерево теряет сопротивление к личинкам этого вида. Саранча меняет своё поведение при высокой плотности популяции, увеличивая скорость воспроизведения.

## **2. Процессы, не зависящие от плотности**

### **2.1. Ответ растений на нарушения: «паучьи крошки».**

Популяция *spider mites* («паучьи крошки») при высокой температуре растёт очень быстро. Они живут на листьях деревьев, где локальная температура ниже, чем окружающая. При повреждении листа, поток кислорода от него уменьшается, и таким образом, температура листьев увеличивается, вызывая быстрое воспроизведение пауков.

### **2.2. Физиологический ответ насекомых на нарушения: бабочка-пила.**

50% популяции сосновой бабочка-пила, *Diprion pini*, находится в длительной диапаузе, продолжающейся от 1 до 5 лет. Внешние факторы могут вызывать пробуждение большей части спящих бабочек-пил. Этот эффект объединяется с последующим бегством от естественных врагов.

Эти усилители могут вызываться только в специфическом состоянии системы популяции. Когда вспышка уже началась, дополнительные нарушения не имеют почти никакого эффекта. Только когда цикл вспышки заканчивается, популяция может снова отвечать на другое нарушение. В некоторых случаях, даже

маленькие нарушения вызывают вспышку, и тогда популяция находится постоянно в цикле вспышки.

Еловый почечный червь, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae)  
– наиболее важный еловый листоед в Канаде и северной части США.

*Взрослая бабочка:*



*Личинка перед стадией куколки:*



Вспышки прекращаются обычно благодаря одному из следующих механизмов:

- Разрушение ресурсов
- Естественные враги
- Неблагоприятная погода

## 2. Модель вспышки

Восточный еловый почечный червь (*Choristoneura fumiferana*) – лесной вредитель. Это еловый листоед распространён в Канаде и Мэйне. Вспышки происходят с интервалами 30-40 лет. Последние вспышки были в 1910, 1940 и в 1970 годах. Они привели к обезлиствиванию 10, 25 и 55 миллионов гектаров, соответственно.

Кларк и Холлинг (1979) разработали простую модель динамики популяции елового почечного червя. Она включает (1) логистический рост популяции, и (2) трофическую функцию III типа хищников-полифагов (птиц). Биологическая основа этой модели не очень прочна, потому что несколько важных факторов были проигнорированы (например, паразитизм, болезни).

Однако, эта модель отражает динамические особенности системы и мы будем использовать её как пример модели вспышки.

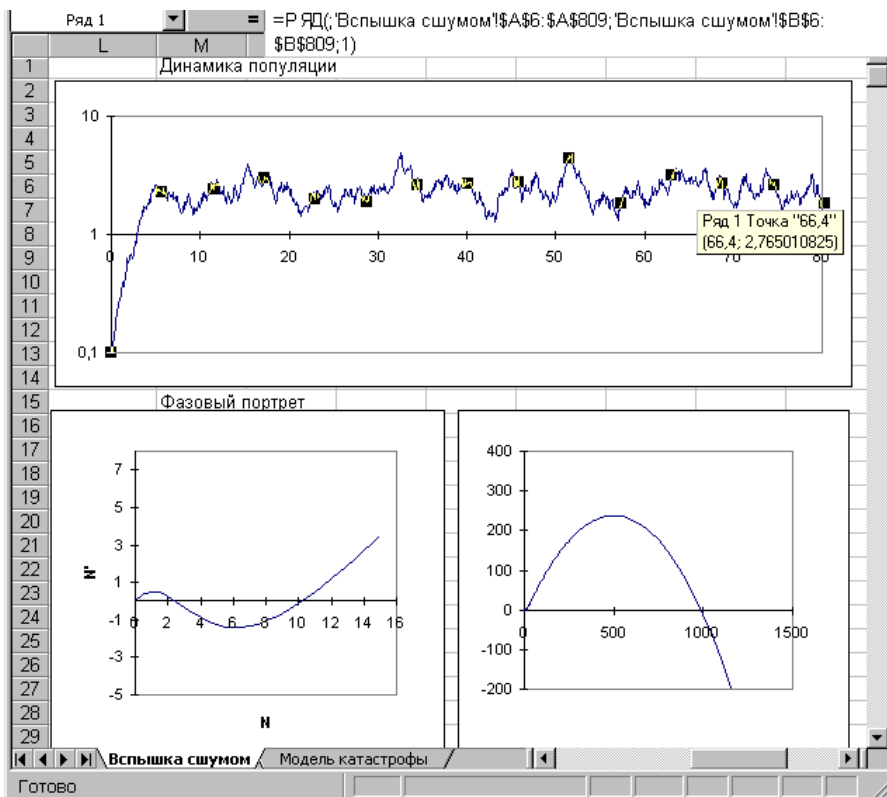
Динамика популяции описывается следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)}_{\text{Логистический рост}} - \underbrace{\frac{\alpha N^2}{1 + \beta N^2}}_{\text{Эффект хищника}}$$

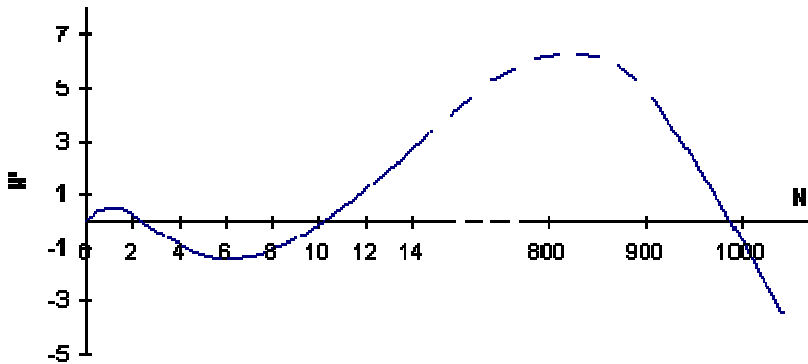
Технические подробности: вторая часть (хищник) получена из дискретного уравнения Холлинга принимая, что скорость поиска хищников пропорциональна плотности жертв ( $a=qN$ ). Тогда,  $\alpha=qP$ , а  $\beta=qT_h$ , где  $P$  – плотность хищников, а  $T_h$  время обработки. Мы будем начинать со следующими значениями параметров:  $r=1$ ;  $K=1000$ ;  $\alpha=0,5$ ;  $\beta=0,04$ .

В качестве среды для моделирования будем использовать электронные таблицы Excel. В этом случае таблица может выглядеть так:

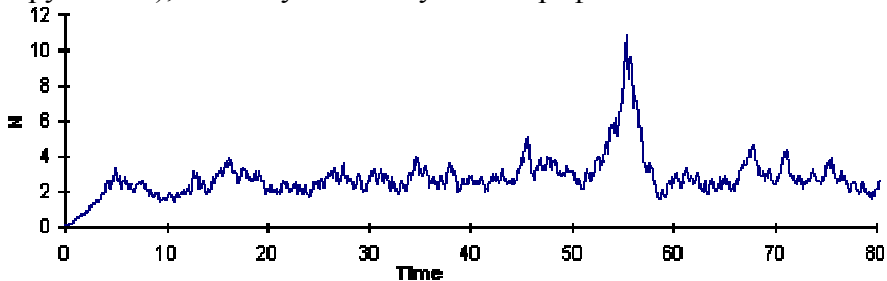
Microsoft Excel - Таблица.xls												
Файл Правка Вид Вставка Формат Сервис Данные Окно ?												
Arial 10 Ж К Ц												
F8 = =СЛЧИС() - 0,5												
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	
1	<b>Популяционные вспышки</b>										Параметры	
2										r	<b>1</b>	
3	Модель елового червя			dN/dt = r*N*(1-N/K) - alpha*N^2/(1+beta*N^2) + N*noise							K	<b>1000</b>
4										alpha	<b>0,5</b>	
5	t	N(t)	N'(t)	N(t+0.5)	N'(t+0.5)	Шум	N	N'		beta	<b>0,04</b>	
6	0	0,1	0,094992	0,10475	0,099255	-0,08657	0	0		шум	<b>0,3</b>	
7	0,1	0,107328	0,10156	0,112406	0,106079	0,038387	0,5	0,3759876		Δt	<b>0,1</b>	



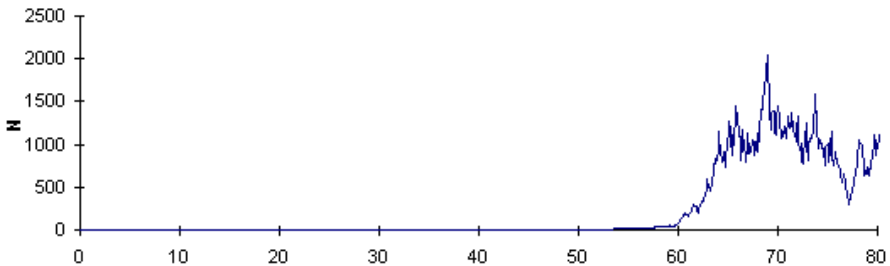
Эта модель описывает начало вспышки в связи с бегством от естественных врагов. Фазовое пространство модели в увеличенном виде показано ниже. Имеются 2 устойчивых равновесия: в более низком равновесии численность популяции стабилизируется хищниками, а в более высоком равновесии скорость роста популяции достигает своего максимального значения. Точка переключения между этими равновесиями –  $N=10$ .



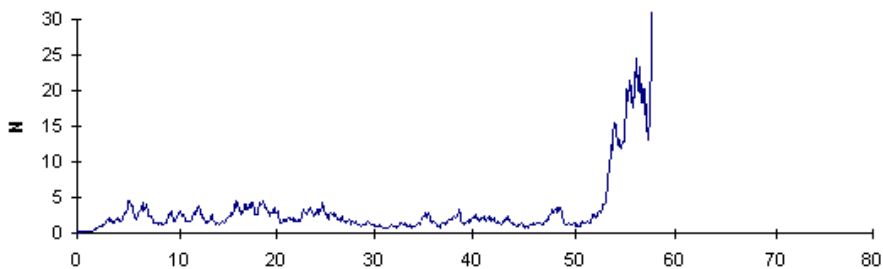
Если мы запустим модель с малым шумом (относящимся к окружению), мы получим следующий график:



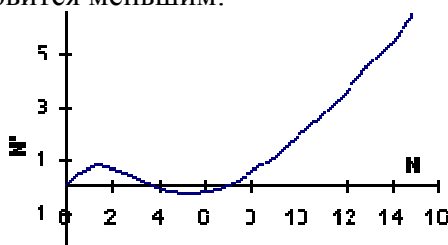
Плотность популяции один раз подошла очень близко к отметке переключателя ( $N=10$ ), но затем вернулась обратно благодаря неблагоприятным условиям в то специфическое время. Если мы увеличиваем амплитуду шума, то популяция в конечном счете перейдет отметку переключателя и начнется вспышка. Второй график – это увеличенная часть первого:



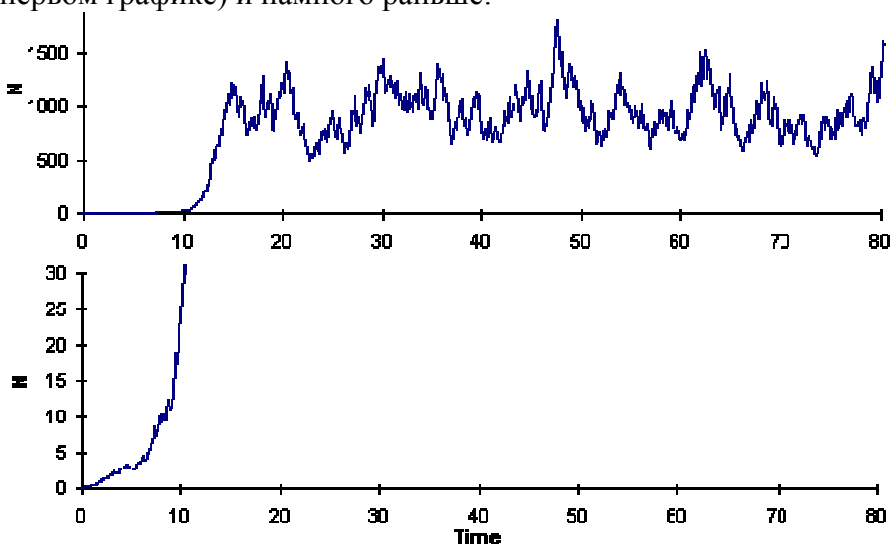




Будем увеличивать параметр  $r$  (встроенная скорость роста) до значения  $r=1,1$ . Изменения графика фазового пространства и расстояние между более низким равновесием и отметкой переключателя становится меньше:



Теперь вспышка начинается даже при низком шуме (как на первом графике) и намного раньше:



Нижний график – увеличенный верхний и также является фрактальным временным рядом с размерностью  $D_f=1,9$ .

Эта модель не включает механизмы, которые могут вызвать прекращение популяционной вспышки. Таким образом, в модели популяции вспышка продолжается бесконечно. В природе, вспышки популяции елового почечного червя вызывают серьезное обезлиствивание и разрушают лес. В результате популяция сокращается. Взаимодействие елового почечного червя с деревьями мы рассмотрим в следующем разделе.

### 3. Теория катастроф

Теория катастроф была очень модна в 70-80 г.г (одним из её спиритических лидеров был Рене Том). Эта теория произошла из некоторых качественных решений дифференциальных уравнений и этого не имеет ничего общего с Апокалипсисом или НЛО.

Катастрофа означает потерю стабильности в динамической системе. Главный метод этой теории – разделение динамических переменных на медленные и быстрые. Тогда особенности стабильности быстрых переменных могут изменяться медленно благодаря динамике медленных переменных.

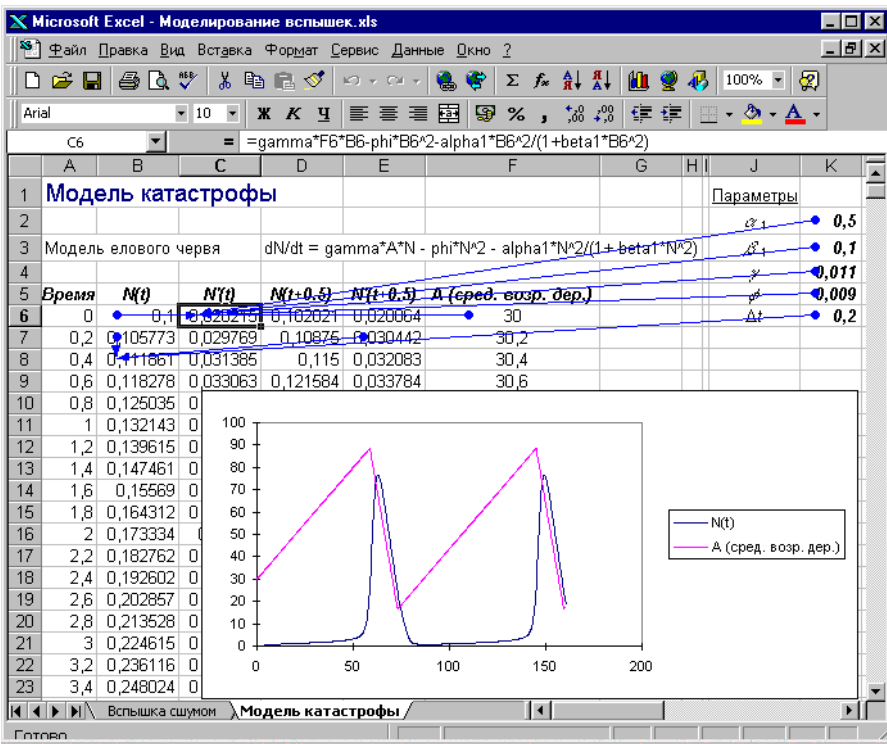
Теория катастроф применялась к еловому почечному червю (*Choristoneura fumiferana*) (Кэсти, 1982). Мы будем использовать модель, рассмотренную в предыдущем разделе и изменим её, добавляя медленную переменную: средний возраст деревьев в лесу.

Производительность популяции елового почечного червя лучше в зрелом еловом лесу, чем в молодом. Таким образом, мы будем принимать, что встроенная скорость роста ( $r$ ) и пропускная способность ( $K$ ) увеличиваются с возрастом деревьев:

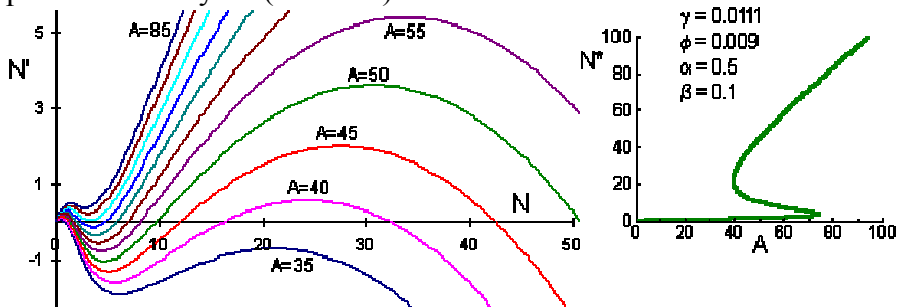
$$\begin{aligned} r &= \gamma A, \\ K &= (\gamma/\varphi)A, \end{aligned}$$

где  $A$  – средний возраст деревьев в лесу. Теперь модель представляется уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = \gamma AN - \varphi N^2 - \frac{\alpha N^2}{1 + \beta N^2}$$



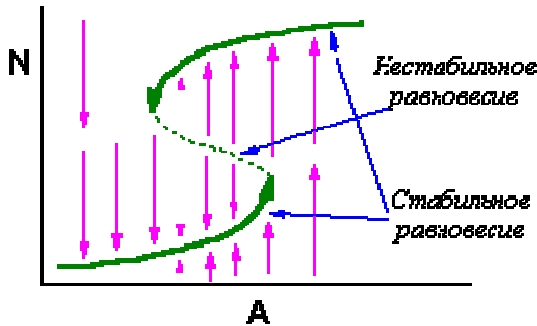
Первая часть уравнения – логистическая модель, а вторая описывает смертность, вызванную хищниками, которые имеют трофическую функцию III типа. Равновесные состояния могут быть найдены решением этого уравнения с левой частью, приравненной к нулю ( $dN/dt=0$ ):



Левый график показывает фазовые портреты для различных возрастов леса от  $A=35$  до  $A=85$ , правый – равновесные состояния (где производная равна 0). Только одно отличное от нуля

равновесие существует, если  $N < 38$  или  $N > 74$ . Если  $40 < A < 74$ , то наблюдаются два устойчивых равновесия, разделённых одним неустойчивым.

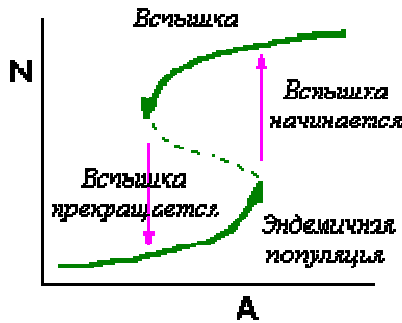
Возраст деревьев продолжает увеличиваться с течением времени. Возраст может рассматриваться как «медленная» переменная по сравнению с плотностью популяции, которая является «быстрой» переменной. Динамику системы можно объяснить, используя рисунок:



Быстрые процессы – вертикальные стрелки; медленные процессы – толстые стрелки. Медленные процессы идут по устойчивым линиям, пока они не заканчиваются, тогда они быстро «перепрыгивают» на другую устойчивую линию.

Направление медленных процессов. Когда плотность елового почечного червя низка, тогда деревья гибнут редко и их средний возраст увеличивается. Таким образом, медленный процесс при более низком переходе устойчивой плотности почечного червя направлен вправо (к увеличению возраста). Верхний переход устойчивой плотности почечного червя соответствует популяционной вспышке. Старые деревья более чувствительны к обезлиствиванию и гибнут первыми. Таким образом, средний возраст обезлиственного леса уменьшается, и медленный процесс при верхнем переходе идет в обратном направлении.

Популяционная динамика может быть описана как ограниченный цикл, который включает 2 периода медленного изменения и 2 периода быстрого изменения. Переход к быстрому процессу – катастрофа:



Мы можем добавлять стохастические флуктуации: погоду и другие факторы. С ростом возраста деревьев, область притяжения эндемического равновесия становится меньше. В результате вероятность вспышки увеличивается с увеличением возраста леса. Если вспышка происходит в молодой части леса, тогда возможно подавить популяцию и вернуться к стабильной области. Но если участок стар, то эндемический равновесие имеет очень узкую область притяжения, и таким образом, вероятность вспышки очень высока. В этом случае, более низкое равновесие исчезает и становится невозможным избежать вспышки, подавляя популяцию почечного червя.

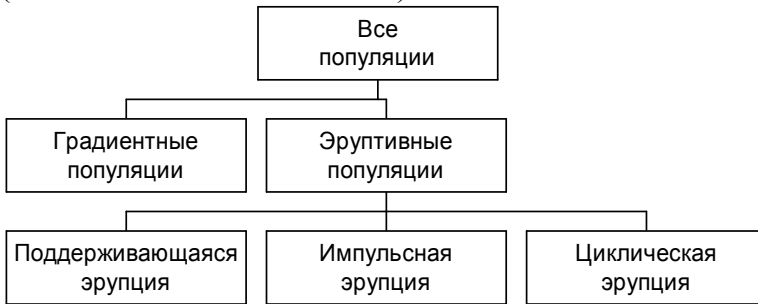
Модель предполагает уменьшать возраст леса вырубкой самых старых деревьев. Это будет перемещать систему обратно в устойчивую область.

## 4. Классификация вспышек

Классификация вспышек насекомых независимо разрабатывалась Берриманом (1987) и Исаевым и Хлебопросом (1984).

	Устойчивое высокое равновесие	Неустойчивое высокое равновесие
Устойчивое низкое равновесие	<p><i>Поддерживающаяся эрупция</i></p>	<p><i>Импульсная эрупция</i></p>
Неустойчивое низкое равновесие	<p><i>Постоянная эрупция</i></p>	<p><i>Циклическая эрупция</i></p>

Ниже приведена классификация всех типов динамики популяции (не только видовых вспышек):



- **Градиентные популяции:** отвечают непосредственно на внешние факторы (плотносто-независимое усиление). Они имеют высокую плотность при благоприятных условиях и низкую – при неблагоприятных (как в пространстве, так и во времени). Высокоплотные популяции никогда не распространяются (не вызывают увеличения численности окружающих популяций).
- **Эруптивные популяции:** эффект внешних факторов усиливается обратной зависимостью плотности (эффект освобождения). Механизмов усиления обсуждались в первом разделе. Вспышки эруптивных популяций способны распространяться (странствующая волна). Пример: распространяющаяся вспышка южного соснового жука.
- **Поддерживающаяся эрупция:** флуктуации окружающей среды могут вызывать переход популяции от нижнего равновесия к верхнему. Примеры: древесные жуки, еловый почечный червь.
- **Импульсная эрупция:** флуктуации окружающей среды вызывают вспышку, которая немедленно прекращается (например, благодаря паразитам). Примеры: непарный шелкопряд, сосновая бабочка-пила и т.д.
- **Циклический эрупция:** оба равновесия неустойчивы и популяция колеблется вокруг них. Примеры: *Zeiraphera diniana*, *Cardiospina albipunctata*.

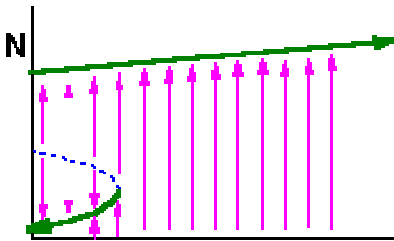
У древесных жуков и некоторых жуков-пилильщиков *Cerambycidae* благодаря положительной обратной связи суще-

ствуют два устойчивых равновесия популяции. Массивный жук, нападая на дерево, преодолевает его сопротивление, и, таким образом, чем выше плотность популяции, тем больше ресурсов (ослабленных деревьев) доступно.



*Zeiraphera diniana*

Механизмы нападений жуков могут быть различными. Древесные жуки делают отверстия в древесине. Если имеются только небольшое количество жуки, тогда отверстия становятся заполненными смолой и жуки умирают. Если тысячи жуки делают отверстия одновременно, тогда дерево не имеет достаточного количества смолы для самозащиты.



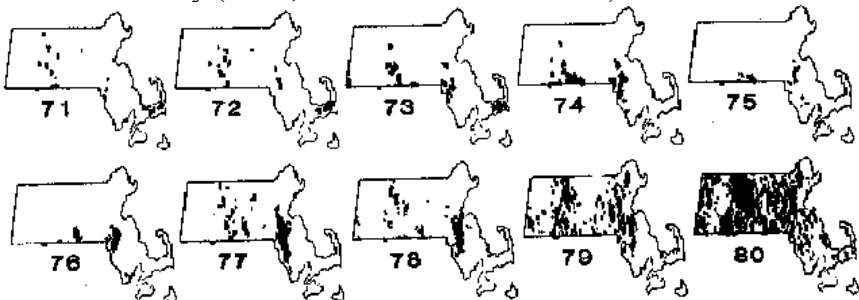
Пропорция ослабленных деревьев

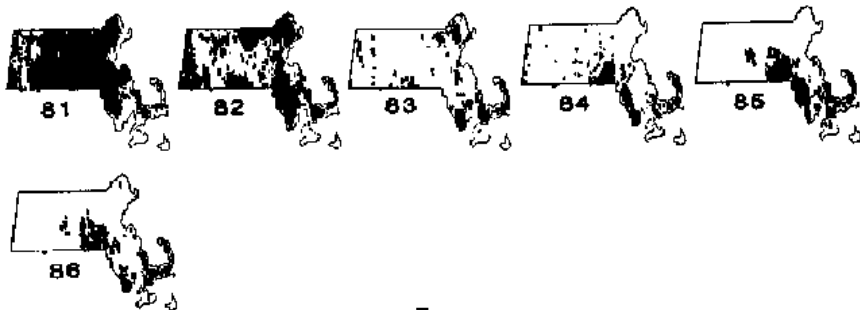
На рисунке показан фазовый портрет популяции древесного жука. Толстые линии соответствуют устойчивому равновесию. Высокое равновесие часто называют «метастабильным», потому что древесные жуки в конечном счете разрушают своё жилище.

## 5. Синхронизация вспышек

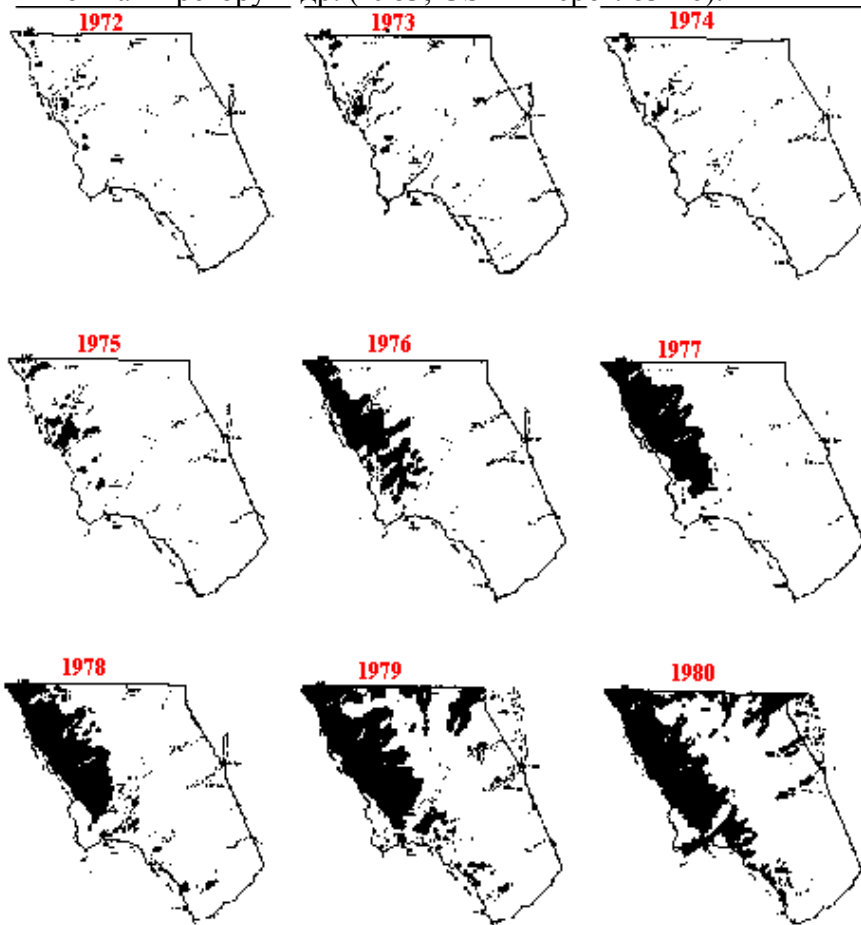
Примеры синхронизированных вспышек:

- Обезлиствивание, вызванное непарным шелкопрядом, *Lymantria dispar* L., в Массачусетсе в 1971-86. По Лейбхолду и Элкинотону (1989; Forest Sci. 35: 557-568).





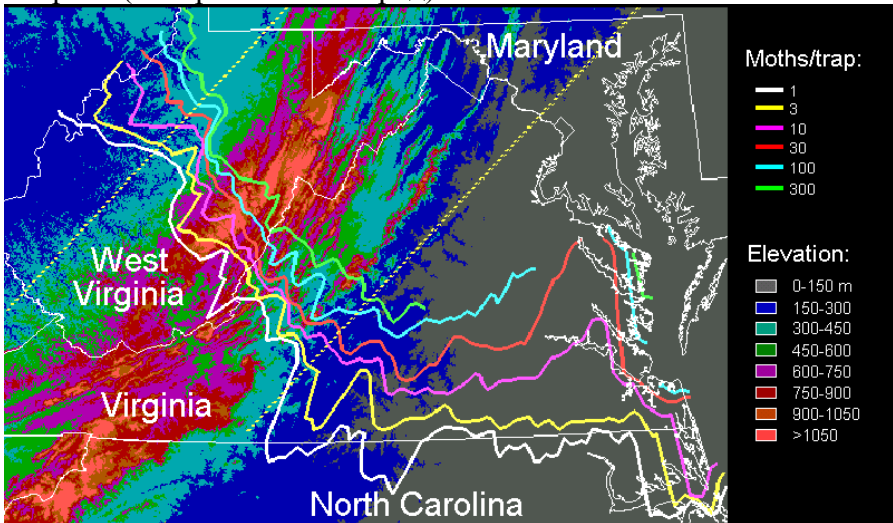
- Вспышка горного соснового жука, *Dendroctonus ponderosae* Норк., в сосновых лесах Глейзерского Национального Парка. По Мак-Грегору и др. (1983; USDA Report 83-16).





### Три основных гипотезы синхронизации вспышек:

- Направляющее воздействие погоды (это – хорошее объяснение для градиентных видов).
- Перемещение из области вспышки вызывает вспышку в смежных областях (пример: древесные жуки).
- Погода синхронизирует колебания популяции – эффект Морана (непарный шелкопряд):



### *Литература:*

1. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Фазовые портреты динамики численности лесных насекомых. – Докл. АН СССР, 1984.
2. Математическое моделирование биогеоценотических процессов. – М.: Наука, 1985.
3. Недорезов Л.В. Моделирование вспышек массового размножения насекомых. – Новосибирск: Наука, 1986.
4. Федер Е. Фракталы. – М.: Мир, 1991.
5. Berryman A.A. Population systems: a general introduction. – N.Y.: Plenum Press, 1987.
6. Holling C.S. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. – Canad. Entomol., 1959, v. 91.
7. Sharov A. Quantitative Population Ecology. – Dept. of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, VA (online lectures), 1997.