

## НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ ОСЦИЛЛИРУЮЩЕЙ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛОГО ФИТОФАГА *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae)

© 2020 г. А.Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН,  
199178, Санкт-Петербург, 14-я линия, 39

E-mail: temp\_elf@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2019 г.

После доработки 17.11.2019 г.

Принята к публикации 22.11.2019 г.

Вспышки численности отдельных популяций – важные во многих аспектах и многообразные с точки зрения теории динамических систем явления. Наиболее стремительно развиваются вспышки насекомых, имеющие длительные последствия для лесного хозяйства. Подобные события относятся к экстремальным несбалансированным переходным процессам. Механизмы запуска и фазы затухания различаются у разных таксономических групп вредителей. Отличны по продолжительности и фазе наступления повторной активности вспышки у псиллид и у бабочек, поражающих лиственные или хвойные насаждения в одном регионе. Их особенности динамики актуальная задача для вычислительного моделирования. Для математического описания помимо порогового варианта запуска вспышки интересно модифицировать непрерывные вычислительные модели для анализа колебательной динамики. В статье рассмотрено моделирование специфического сценария вспышечной активности спонтанно затухающего осциллирующего характера в непрерывной модели с запаздывающей регуляцией и нелинейным противодействием со стороны биотического окружения. Описанный феноменологическим уравнением сценарий из серии разновеликих максимумов и итоговым затуханием пиков у балансового равновесия реализуется для бабочки-вредителя коконопряда *Malacosoma disstria*, поражающей лиственные массивы в Северной Америке и вызывающей масштабную дефолиацию леса. Новый сценарий качественно отличается от модели порогового развития и завершения вспышек у псиллид в Австралии.

**Ключевые слова:** экстремальная динамика экосистем, вспышки насекомых, затухающие флуктуации численности, модели колебательной динамики популяций, уравнения с запаздыванием, бифуркации, коконопряд *Malacosoma disstria*, дефолиация леса.

DOI: 10.31857/S0006302920010160

Вспышки численности одна из хрестоматийных проблем для экологии биосистем и математической биологии. Актуальность изучения вспышек как группы экстремальных явлений только возрастает в современных условиях «перемешивания» фаунистических комплексов. Глобализация сопровождается все более частыми случаями запуска агрессивных инвазионных процессов [1] после нежелательных вселений и быстрого размножения чужеродных видов. Иногда вселенец адаптируется многие годы до перехода к активности (как интродуцент краб *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море [2], моллюск *Dreissena polymorpha* в озерах США). Катастрофическая для лесной растительности вспышка вредителя может стартовать немедленно, как было в 2014 г. с проникшей самшитовой огневкой *Cydalisma perspectalis* в Имеретинской долине [3].

Случаи стремительного размножения необходимо изучать, классифицировать и по возможности прогнозировать подобные ситуации. Вспышки наиболее характерны для насекомых-фитофагов. Наблюдаются случаи взрывного роста численности не только у инвазивных, но в том числе у ряда автохтонных видов. Подобные локальные явления с фазой бурного роста у популяций, издавна включенных в состав сообществ, под пристальным математическим взглядом выглядят несхожими нелинейными процессами с несколькими разнородными типами трансформаций фазового портрета.

Продолжаются исследования причин вспышек насекомых, эффекторах/ингибиторах внезапной активности вредителей. Дискуссия ведется о превалировании биотических [4] либо внешних факторов, например циклах солнечной активности и периодических климатических воз-

действиях на ключевые регуляторные механизмы. В литературе систематически описан ряд частных сценариев, как, например, в работе [5] для бабочки *Dendrolimus sibiricus* в засушливой Внутренней Монголии. По-видимому, главенствующей единой причины для явлений не существует. Мы обратим внимание именно на вариативность подобных экстремальных явлений даже у одного вида, но в разных ареалах. В некоторых случаях удается отметить пороговый путь развития и окончания краткой вспышки. В других интерпретировать поведение в рамках бифуркационных изменений у осциллирующей динамики. Разграничение с точки зрения теории динамических систем типов наблюдаемых переходов между фазами процесса, связанных с ускоренным размножением, может помочь систематике экстремальных экологических явлений.

Участие автора в проекте совместно с группой энтомологов из Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений по анализу характеристик динамики смежных поколений локальной популяции кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* [6] привело к выводу, что иногда мы наблюдаем не некоторое выделенное событие с типичными признаками вспышки. Проявляются иррегулярные переходы между длительными периодами депрессии популяции мотылька и ее высокой репродуктивной активности. В частном случае оба состояния популяции отражаются колебательной динамикой, но с разной амплитудой внутри популяционного цикла.

Вспышки численности эпизодичны как особые переходные режимы функционирования экосистем, и при моделировании развития ситуации необходимо включать варианты их завершения. Известная модель в работе [7] — уравнение для вспышек насекомых — не покажет сценария спонтанного завершения явления, там требуется внешний импульс для переходов между устойчивыми состояниями, таких как занос насекомых ветром из других ареалов. Фазы экстремальных состояний численности для автохтонных и для инвазивных видов отличаются нюансами динамики ситуаций. В настоящей работе мы обсудим модель специфической формы вспышечной активности у насекомых — осцилляционного характера. Автохтонная популяция продуцирует длительную серию пиков. В таком режиме популяция все время между пиками существует при достаточно высокой численности. Рассмотрим моделирование явления серии разновеликих пиков как процесса при сложной регуляции с последствием. Ранее мы использовали для математического описания пороговой формы вспышки в вечнозеленом лесу итерационную гибридную систему, предложив специальный триггерный функционал для описания ее завершения. Каждый формализм имеет свои возможности для

описания конкретных изменений и переходов между режимами существования биосистем.

Интересным примером для интерпретации свойств новой математической модели является агрессивное поведение вредителей в лесах Северной Америки [8], например кольчатого коконопряда *Malacosoma disstria*. Выбор в качестве экологического примера для построения модели мотивирован наличием опубликованных долгосрочных систематизированных наблюдений лесного хозяйства в провинциях Квебек и Онтарио за проявлениями активности вредителей. Одна из актуальных задач для математического истолкования резких изменений у биологического процесса состоит в обоснованном выборе подходящей методики из конечного набора возможных динамических систем.

Для каждой разновидности нетривиальной популяционной динамики целесообразно подбирать и настраивать оригинальный математический аппарат, добиваясь принципиального качественного правдоподобия изменений. Рассуждать о преимуществах какого-то подхода для всего популяционного моделирования нет смысла, процессы в биосистемах имеют разные временные параметры. В работе [9] авторы предлагали представлять вспышки массового размножения насекомых как фазовые переходы второго рода, а в работе [10] строили модель со спектральным анализом временных рядов. Важно понимать, что дискретные, гибридные или непрерывные динамические системы обладают отличающимися асимптотическими множествами траектории, набором их трансформаций (бифуркаций) и свойств у границ областей притяжения аттракторов. Для интересующей задачи выберем непрерывную запись феноменологической модели — форму дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом, отличающуюся регуляционным и адаптационным запаздыванием.

### ВАРИАТИВНОСТЬ ПОРОГОВОГО РАЗВИТИЯ ВСПЫШКИ У ПСИЛЛИД

Рассмотрим наглядно вариативность экстремальных изменений численности. В предыдущей работе [11] мы предложили метод вычислительного моделирования порогового сценария единичной локальной вспышки на основе анализа регуляторов размножения монофага *Cardiaspina albitextura* из семейства Psyllidae. Развитие фаз типичной вспышки автохтонного вида псиллид в вечнозеленом эвкалиптовом лесу на восточном побережье Австралии было описано в работе [12]. Объяснимо, когда чужеродная дальневосточная бабочка, оснащенная химзащитой токсинами гемолимфы гусениц от потенциальных местных врагов, способна достигать уровня численности, уничтожающей самшитовый лес. Однако вспышки случаются у очень уязвимых мелких поливоль-

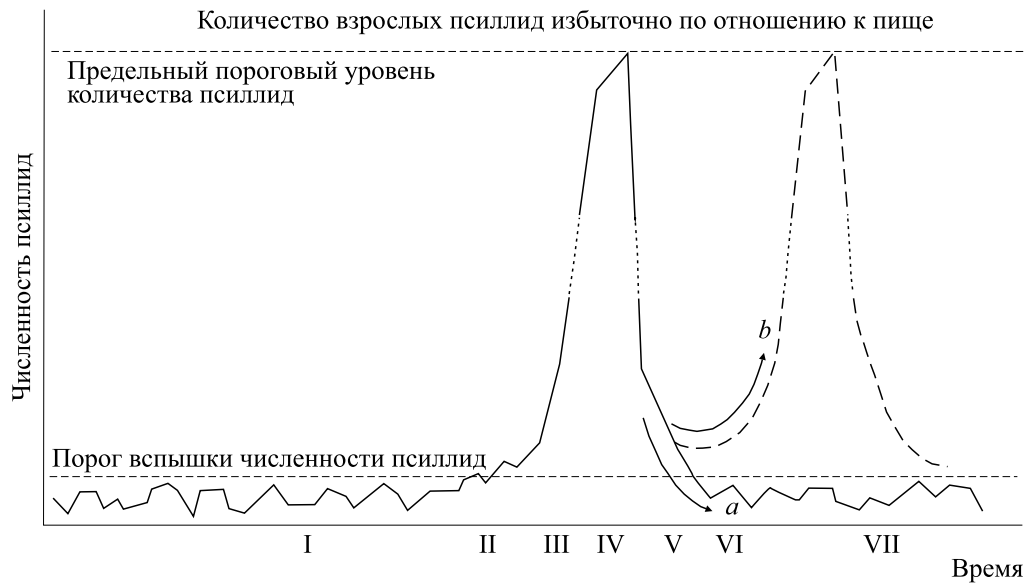


Рис. 1. Пороговое развитие вспышки эвкалиптовых псиллид и смена фаз (согласно работе [11]).

тинных фитофагов отряда Hemiptera — кокцид и псиллид. По числу продуцируемых поколений за сезон активности насекомые (в своих локальных ареалах) разделяются на поли-, би- и моновольтных, дающих единственное поколение в году.

Ситуация взрывообразного популяционного процесса у этих полужесткокрылых попала в качестве иллюстративного примера в известную книгу Ю. Одума [13] без многих необходимых пояснений, как хрестоматийный образец развития вспышек, который можно обобщить на другие примеры. В интерпретации у данного автора отсутствовала немаловажная на самом деле деталь. В исходном описании [12] был предусмотрен реже встречавшийся сценарий *b* на графике популяционного процесса псиллид (см. рис. 1). Отмечалось, что в некоторых специфических случаях после затухания вдруг наблюдался относительно скорый повторный пик численности. Вариант развития *b* связывался с замедленным перемещением псиллид в районах с менее плотным произрастанием пригодных для их питания эвкалиптов. Степень поражающего растительность воздействия от размножения этих насекомых обусловлена вторичными инфекциями.

В концептуальном сценарии, представленном на рис. 1, в фазе флуктуаций I при малой средней численности, которую мы математически интерпретировали аperiодическим режимом хаотизации, использован другой хаотический переходный режим, чем в известном сценарии появления хаоса Фейгенбаума. После непредсказуемого преодоления порога процесс переходит в эруптивную фазу III. Взрывообразный рост популяции в фазе III останавливается на пике IV в момент истощения необходимых для размножения

ресурсов — пригодных деревьев. Тут обычно службы учета фиксируют вспышку по масштабам дефолиации лесных массивов. Дефолиация при поражении растений полужесткокрылыми с ротовым аппаратом колюще-сосущего типа наступает в большей мере из-за развития вторичных грибковых инфекций, развивающихся в их липких выделениях, значит без необходимости полного уничтожения биомассы растительности непосредственно вредителем для завершения явления. В фазе V резко ухудшаются условия для откладки яиц и выживаемости нимф. Процесс локализован. После столь же резкого сокращения численности до минимума в фазе VI малочисленная популяция переходит в длительный режим хаотических флуктуаций. Самое интересное в сценарии — механизм образования порога численности. Обычно размножение этих фитофагов контролируется двумя-тремя видами мелких паразитических ос из семейства Encyrtidae [14].

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 Psyllidae: яйца, нимфы, имаго. Для каждой из стадий учтено, что отличаются факторы смертности, как зависящей от плотности скопления псиллид, так и независимой от текущей численности.

Используемая 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 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:

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

где  $\rho$  – фиксированная длительность первой стадии, когда плотность яиц становится важным регулирующим фактором выживаемости, именно плотность скопления доступных жертв усиливает реакцию паразитов. При  $t > \rho$  расчет уравнения переходит на нимф, основную вредящую стадию насекомых, где достигнутый показатель развития  $w(\rho)$  уменьшает темп убыли. Расчет длительности стадии продолжается с использованием вычисления вспомогательной величины  $w(t)$  до достижения переходного уровня  $w_2$ .

Гибридная система (1) используется для вычисления итогового  $N(T)$ . Используя гибридную вычислительную структуру, мы получили сложную зависимость  $N(T) = \varphi(\lambda S)$  с двумя экстремумами для дискретной составляющей траектории в форме итераций, считая  $S = N(T)$ :  $S_{n+1} = \varphi(S_n)$ ,  $N_{n+1}(0) = \lambda S_n$ , где  $\lambda$  – средняя популяционная плодовитость. Исследуем точки дискретной итерации  $S_0, S_1, \dots, S_n$  из расчета гибридных систем, связанных по начальным условиям на границах смежных непрерывных интервалов у дифференциальных уравнений. Итерации неунимодальной функциональной зависимости демонстрируют спонтанное преодоление порогового равновесия  $S_3^*$  из переходного хаотического режима, так как  $\max \varphi(\lambda S)$  лишь немного превосходит  $\varphi(S_3^*)$ . Длительность переходного хаоса до момента  $\varphi(S_n) > \varphi(S_3^*) + \epsilon$  зависит от выбора начальной точки  $S_0$ .

Аспект вариативности на стадии завершения вспышки не был analyzed нами в предыдущей публикации. В работе [11] мы показали сценарий с одним продолжительным пиком. Рассмотрим модификацию сценария с двумя пиками для псиллид, чтобы показать гибкость предложенного метода с использованием дискретной составляющей траектории.

Вариативность можно отразить без принципиальной модификации в предикативной структуре и чрезвычайно трудоемкой перенастройкой параметров (1), которая использует функции триггерного действия:  $\Psi, \Theta$ . Можно вносить коррективы в эти функции, целенаправленно меняя их вклад в расчет выживаемости на нужной стадии развития. Функция  $\Psi$  для формы правой части на субинтервале  $t < \rho$  «ответственна» за учет эффекта Олли и существование критической низкой численности  $L$  при ухудшении эффективности воспроизводства при малочисленном состоянии «бутылочного горлышка», когда возникает трудность с нахождением пар для размножения. Мы можем говорить о данном эффекте для малой группы [15] применительно к эффективности размножения у вредителя эвкалипта: для особей видов семейства Psyllidae партеногенез не характерен, в отличие от других надсемейств Hemiptera – тлей Aphidoidea или червецов Coccoidea. Для большой численности  $N(0)$  функция единична и не влияет на результат расчетов:

$$\Psi(N(0)) = 1 + \exp(-\sigma_1 N^2(0)), \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(N(0)) = 1, \Psi(0) = 2. \quad 1a$$

Вторая функция-триггер  $\Theta$  определяет порог истощения ресурсов для стадии нимф:

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

Действие  $\Theta$  можем сдвигать в интервале времени относительно фиксированного момента перехода ко второй стадии  $\Theta(N(\rho - \zeta))$ , усиливая (или ослабляя в случае  $\Theta(N(\rho + \zeta))$ ) ее роль и тем самым меняя резкость перехода к фазе V падения

численности после пика численности. Если максимум не был затяжным, то вероятность повторной вспышки увеличится. На рис. 2 представлен альтернативный вычислительный эксперимент со сценарием (1b) и с генерацией повторной

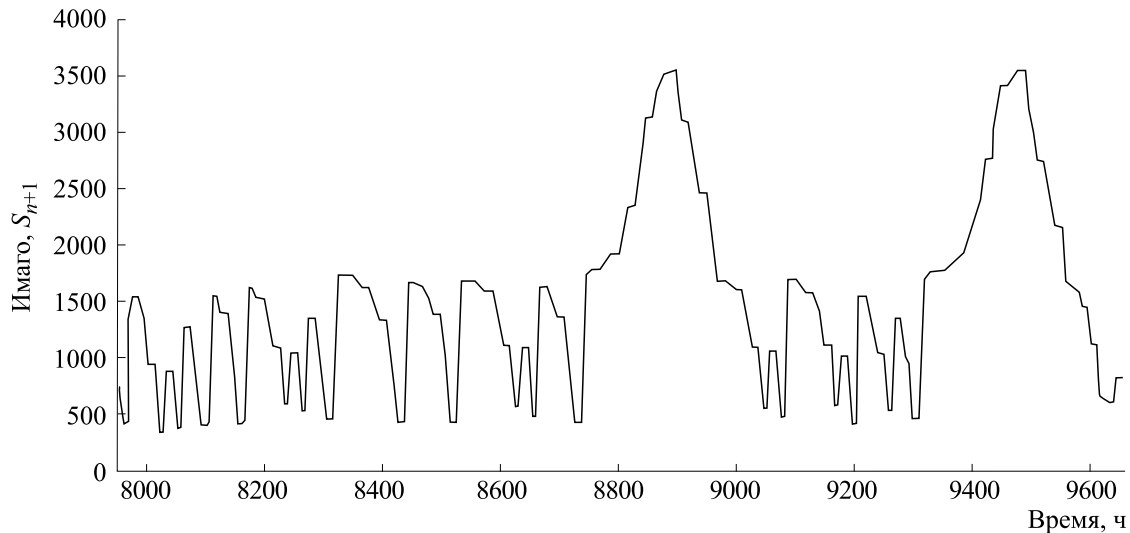


Рис. 2. Моделирование варианта повторной вспышки вредителя с краткими пиками.

вспышки через промежуток гибридного времени и нерегулярных колебаний.

Модификация опишет вариант скорого повторного преодоления порога. Обе вспышки происходят в течение одного года, пик первой приходится на август, второй — на ноябрь. Тут мы используем переходную хаотическую динамику, имитируя природную случайность. Переходный хаотический режим из-за фрактальных границ областей притяжения воспроизводит естественную стохастичность среды для флуктуаций численности в полностью детерминированной модели. Для описания завершения вспышки была использована редуцирующая устойчивую стационарную точку обратная касательная бифуркация. В рассмотренном примере бифуркация типа «backward tangent bifurcation» резко переводит популяцию в следующий интервал прохождения хаотических флуктуаций. Порог запуска вспышки не может быть монотонно достижим из любого состояния системы, все же вспышка численности с дефолиацией эвкалиптов эпизодическое явление, потому несвязные границы областей притяжения двух точек-аттракторов в нашей базовой непрерывно-дискретной модели (1) удачно описали данный экологический аспект.

Популяция в сценарии перед преодолением порога может не достигать на промежутке времени отчетливо наблюдаемых предпороговых значений, как это было в работе [11], и новый модельный сценарий менее доступен для прогнозирования признаков начала вспышки. Существование порога, отраженного в модели пограничным и неустойчивым  $S_3^*$  (имеющим слева и справа от себя только другие неустойчивые стационарные точки) положением равновесия  $\varphi(S_3^*) = S_3^*$ , объясняется сложными взаимоотно-

шениями различных видов паразитических ос при выборе предпочтительного объекта для атак. После эпизодического повышения численности возрастает роль *Coccidoctonus psyllae* и других перепончатокрылых ос подсемейства Encyrtinae [16]. Эти микроскопические осы — гиперпаразиты. Они активно начнут паразитировать на личинках двух видов других размножившихся паразитических наездников из рода *Psyllaephagus*. В современной работе [17] подчеркивается зависящая от плотности жертв активность *Coccidoctonus psyllae*. Так, у первичных паразитов, как основных биологических врагов, уничтожающих яйца псиллид, создается верхний порог достижимой численности.

В контексте проблемы с очаговой дефолиацией эвкалиптовых лесов вредоносным инвазивным видом насекомых оказался именно гиперпаразит *Coccidoctonus psyllae*. После появления паразитической осы в Новой Зеландии в местных лесах участились вспышки фитофагов из большого семейства Psyllidae [18]. Видовое разнообразие паразитических перепончатокрылых подотряда Arocrita велико и их систематика еще не полностью описана. В семействах Encyrtidae и Ichneumonidae встречаются сверхпаразиты даже третьего порядка. Осы находят личинки уже зараженных другими осами фитофагов и поражают на ранних стадиях развития особи других перепончатокрылых паразитов. В Австралии встречается гетерономный гиперпаразитоид рода *Psyllaephagus*, у которого развитие из личинок самок и самцов зависит от выбора хозяина: псиллиды или другого *Psyllaephagus*. Таксоны отряда Hymenoptera — одни из наименее изученных среди насекомых.

Нами разрабатывалась феноменологическая гибридная модель популяционного процесса, так

как вряд ли возможно описать традиционными методами математической биологии в системе уравнений нетривиальное и недостаточно исследованное взаимодействие мелких видов субмиллиметровых ос-паразитов. Экодинамика тут принципиально отлична от системы «хищник–жертва». Так, большая убыль личинок хозяев в завершении вспышки ведет к гибели и личинок их паразитов. В настоящее время для описания вспышечных явлений осваиваются такие перспективные методы искусственного интеллекта, как мультиагентные системы и нечеткие клеточные автоматы [19].

У представителей других отрядов насекомых и в различных климатических зонах случаи массового размножения развиваются с отличительными особенностями. Итерационная модель в форме  $x_{n+1} = f(x_n) - Qx_n$  для бивольтинных насекомых столкнется с проблемой, что в бореальных условиях смежные поколения развиваются в разных условиях. Одно поколение зимующее, другое развивается в комфортных летних условиях, потому о единой зависимости  $\phi(N(0))$ ,  $N(0) > L$  говорить нельзя. Интервал онтогенеза  $t \in [0, T]$  у двух смежных поколений бабочек, очевидно, разный, у зимующего поколения почти в два раза больше. Зимуют лесные бабочки чаще на стадии яйца, которая у псиллид коротка.

#### ОСОБЕННОСТИ КАНАДСКОГО ПУЛЬСИРУЮЩЕГО СЦЕНАРИЯ ВСПЫШКИ

Рассмотрим иные ситуации вспышек вредителей — двух видов бабочек в бореальных лесах и покажем модель качественного описания подобных явлений. Регуляция эффективности воспроизводства насекомых фитофагов посредством ос гиперпаразитов очень интересная для моделирования, но специфическая ситуация. Такая коллизия у паразитов из подсемейств Encyrtidae частая и актуальна для лесов с относительно постоянными сезонными условиями и богатым видовым разнообразием энтомофауны. Существование хаотического режима со спонтанным пороговым переходом к вспышке не может быть главенствующим сценарием механизма запуска вспышки там, где разнообразие насекомых не столь велико, а сезон вегетации существенно короче.

Вполне логично, что в бореальных лесах Северной Америки действуют некоторые другие механизмы, вызывающие не менее масштабные вспышки у таксономических групп отряда Lepidoptera [20], генерирующих единственное поколение за сезон.

В специфических и важных случаях вспышка численности насекомых выходит за рамки сценария с одиночным пиком на графике динамики поражения лесов и даже не ограничивается од-

ним повторением. В работе [21] вспышки насекомых в Канаде рассмотрены как периодические возмущения лесных экосистем. Отметим, что в энтомологической литературе термин «цикличность» используется гораздо либеральнее, чем в математической, просто для указания повторяемости явлений. Если быть точным, то нужно говорить о квазипериодичности (phase-forgetting quasi-cycle). После долгого состояния при средней численности насекомых, не вызывающей повреждения леса и вполне равновесного с биотическим окружением, вдруг появляется серия очень многочисленных несмежных поколений. В отдельных ситуациях в динамике численности бабочек авторы говорят о «пилообразных осцилляциях» (sawtooth-like oscillations), подчеркивая нерегулярность явления. В состоянии пиков численность много превышает среднемноголетнюю за предшествующую декаду, в очаге гибнет лес и фиксируется локальная вспышка. Расстояние между пиками пульсирующей активности северных моновольтинных бабочек составляют не два месяца, как у эвкалиптовых псиллид в Австралии, а годы.

Характерна длительная осциллятивная динамика, но с разными характеристиками колебательной активности, для опасных вредителей, которые не являются конкурирующими. Несинхронные иррегулярные колебания активности отмечены в работе [22] и наблюдаются у бабочки-листовертки *Choristoneura fumiferana*, поражающей хвойные леса в восточных провинциях Канады и севере США, и особенно у кольчатого коконопряда *Malacosoma disstria*, вредящего листовым деревьям в этих регионах.

Вспышка оценивается по площадям пораженного леса, учет которых в канадском лесном хозяйстве многие десятилетия ведется для каждой провинции. Из сведений на графиках отчетности оказывается, что вспышки вредителей в регионах Северной Америки проходят различным образом. На рис. 3 показаны графики масштабов поражения леса от активности коконопряда в провинциях Онтарио и Квебек, где с математической точки зрения различен характер возникшей колебательной динамики [23].

Для Онтарио видим релаксационный цикл из серии пиков возрастающей амплитуды, который будет устанавливаться после общей формы бифуркации Андронова-Хопфа. Для проблем моделирования более интересен сценарий вспышек в лесах Квебека с затухающими колебаниями, для которого интересно предложить новую модель.

Учет и оценка состояния популяций насекомого во время вспышек бабочек проводится косвенным образом по площади пораженного леса, покраснению и опадению хвои. Для обоснования феноменологической модели смены фаз пульсирующей вспышки достаточно сведений о пораже-

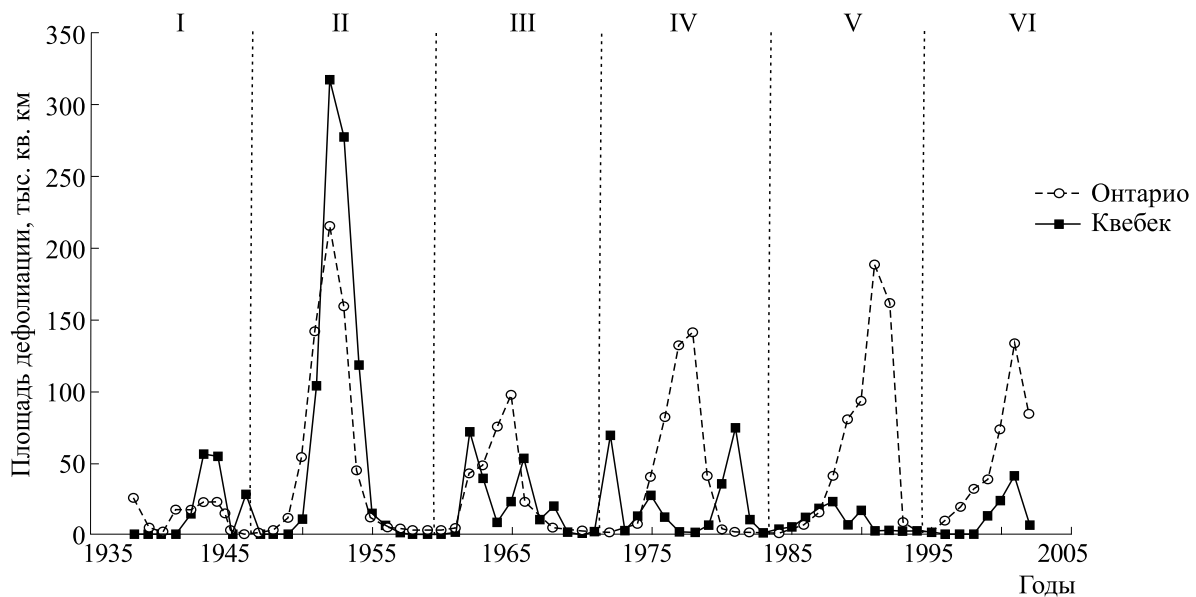


Рис. 3. Динамика осцилляционной вспышки коконопряда *Malacosoma disstria* в Онтарио и Квебеке в масштабах гибели леса (согласно работе [23]).

нии леса, но на не менее чем полувековом интервале времени. Вся вспышка с отдельно стоящими пиками колебания, которые демонстрируют тренд затухания амплитуды, может растягиваться на 30 лет. На рис. 4 показано развитие до 1991 г. запущенной в 1955 г. вспышки у листовертки в провинции Нью-Брансуик согласно отчету о состоянии экосистем и тенденций в рамках выполнения Федеральным правительством Канады обязательств Конвенции о биологическом разнообразии [24]. Публикуется отчетная документация на сайте проекта (<http://biodivcanada.ca>).

Мы видим моментальный стремительный переход к вспышке без околупороговых промежуточных значений. Образуются три отчетливых отстоящих пика, переходящих в состояние, когда численность бабочки больше не оказывает столь разрушительного (или обновительного) воздействия на экосистему. Воздействие исчисляется в миллионах гектаров. Максимальные значения численности тут не являются самостоятельными явлениями вспышек, как в случае *Cardiaspina albipunctata*, но составляют часть долгого колебательного процесса в локальной популяционной динамике насекомых. Оба примера ситуаций вспышки затухают как волны и рябь после броска камня в воду. О том, что представляет собой образный «камень», вызывающий волны, есть несколько гипотез [25]. Сценарий схож с динамикой рецидивирующей инфекции, когда медленно включающийся адаптивный иммунный ответ не способен подавить хронический очаг возбудителя.

Качественный характер особенностей местной вспышки популяции не сохраняется по всему огромному ареалу *Choristoneura fumiferana* в Се-

верной Америке. Выявленная пилообразная составляющая колебаний отмечена и для листовертки и характерна для Восточной Канады, но не для лесов в США [26], там пульсирующая вспышка не начинается, как в провинции Нью-Брансуик, а заканчивается наибольшим пиком, но это уже другой сценарий, требующий своей частной модели. Интересно, что для опасного инвазивного вредителя *Lymantria dispar* в новом ареале штата Висконсин подходит пороговый сценарий вспышки, но в родном европейском — демпфируемый осцилляционный [27].

Столь интересное явление привлекало специалистов в области математической биологии. Предлагались модели вспышки с точки зрения формализма теории катастроф [28]. Описание резкого перехода к состоянию вспышки от минимального уровня входит в перечень классических задач прикладного применения концепций теории катастроф (для перехода использовали «Cusp catastrophe» — катастрофу «сборки»). Методы теории катастроф развивались из результатов топологии с основными представлениями «резиновой геометрии» о деформациях и проекциях искривлений трехмерных поверхностей. «Катастрофическое» описание в работе [29] носит наглядный, но качественно геометрический характер, не учитывающий череду фаз процесса и переходные режимы.

#### ФОРМЫ ЗАПАЗДЫВАЮЩЕЙ РЕГУЛЯЦИИ В МОДЕЛЯХ ПОПУЛЯЦИЙ

Пилообразную вспышку необходимо рассматривать как отдельный сценарий взрывообразного

развития популяционного процесса. С точки зрения теории динамических систем ситуация не может быть разновидностью рассмотренного ранее порогового варианта модели запуска вспышки из временного хаотического режима. Методы стационарных точек с возможными триггерными воздействиями у дискретных итераций, развитые в предыдущей работе и усовершенствованные нами выше, подчиняются теоремам Шарковского и Гукенхаймера, потому не очень применимы для столь своеобразных перемен в лесах Канады, которые можно назвать самозатухающим релаксационным осциллятором. Необходимо обосновать другой вычислительный аппарат для описания и сравнения вариантов развития сценариев, где основная сложность – необходимость демпфирующихся бифуркационных изменений, соответствующих перемежающимся фазам пиковой активности и депрессии у вредителей в нашей задаче.

Так как ситуация имеет существенно больший временной масштаб развития, чем сжатая до семи-деяти итераций фаза вспышки псиллид, логично воспользоваться для подобной задачи представлениями о запаздывающем действии в регуляции составляющих факторов популяционного процесса (и не только репродуктивного цикла).

Известно из ряда экспериментов, например, из серии опытов Николсона с лабораторной популяцией мухи *Lucilia cuprina* при различном поступлении корма, что колебания с большой амплитудой могут возникать в случае изолированной популяции насекомых в ограниченном пространстве и при постоянных поддерживаемых условиях [30]. Помимо известных моделей популяции (модель Ферхюльста, модель Гомпертца) для монотонного роста численности к асимптотическому состоянию  $K$  балансового равновесия со средой  $N(t) \rightarrow K$  и с точкой перегиба максимальной скорости роста  $N''(\bar{t})=0$  предложены модели для объяснения колебательной динамики в одновидовом случае.

В работе [31] была предложена известная модификация уравнения Ферхюльста с включением запаздывания  $\tau$  для действия плотностной саморегуляции численности:

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

где  $K$  отражает уровень равновесия со средой для популяции с репродуктивным потенциалом  $r$ . Введенное в (2) запаздывание  $\tau$  является агрегированной характеристикой регуляции, зависящей от предшествующих состояний среды, процесса истощения/восстановления ресурсов и характеристик онтогенеза. Именно балансовое состояние  $K$  как емкость экологической ниши яв-

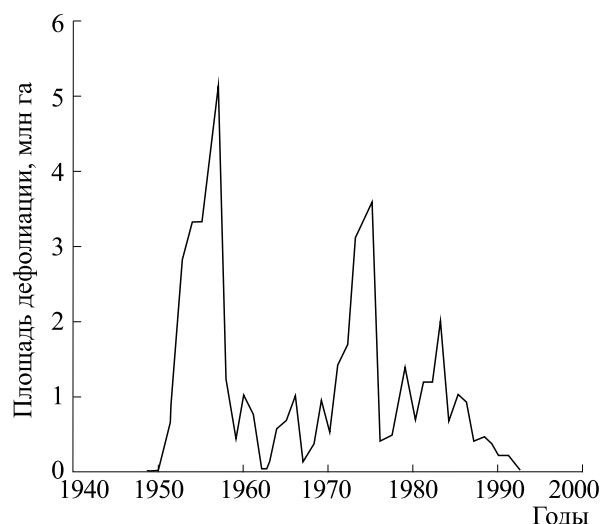


Рис. 4. Динамика пилообразной вспышки с затуханием осцилляций у листовертки в Нью-Брансуик в масштабах дефолиации леса (в млн га) из отчета ESTR [24].

ляется ключевым понятием моделей данного типа.

Для совсем малых значений запаздывания  $\tau$  и небольших  $r$  поведение решения (2) идентично модели Ферхюльста. До значений  $r\tau < \pi/2$  решение продемонстрирует затухающие колебания с  $N(t) \rightarrow K$ . При переходе значения произведения параметров через критическое  $r\tau < \pi/2$  происходит возникновение бифуркации Андронова-Хопфа, т. е. особая точка становится неустойчивым фокусом и от нее отделяется замкнутая траектория – типичное проявление устойчивого предельного цикла траектории [32]. Функцию-предысторию на интервале  $[-\tau, 0]$  тут и далее считаем тождественной единице.

Бифуркацией в современном анализе динамических систем называют любое качественное изменение поведения – метаморфоз фазового портрета. Редукция устойчивой точки или возникновение пары неустойчивых стационарных точек это тоже типы бифуркаций, которые фиксируются в пространстве параметров модели. Не все бифуркации имеют истолкование в биологии популяций. Появление орбитально устойчивой циклической траектории у непрерывной динамической системы – наиболее часто встречающееся и изученное бифуркационное изменение. Исследованию модели (2) посвящена обширная математическая литература, но нас интересуют биологические недостатки уравнения, от которых мы оттолкнемся для построения новых модификаций.

Дальнейшее увеличение параметров при значениях  $r\tau > \pi/2$  вызывает переход в режим колебаний негармонической формы – релаксационных циклов. Быстрое возрастание амплитуды колеба-



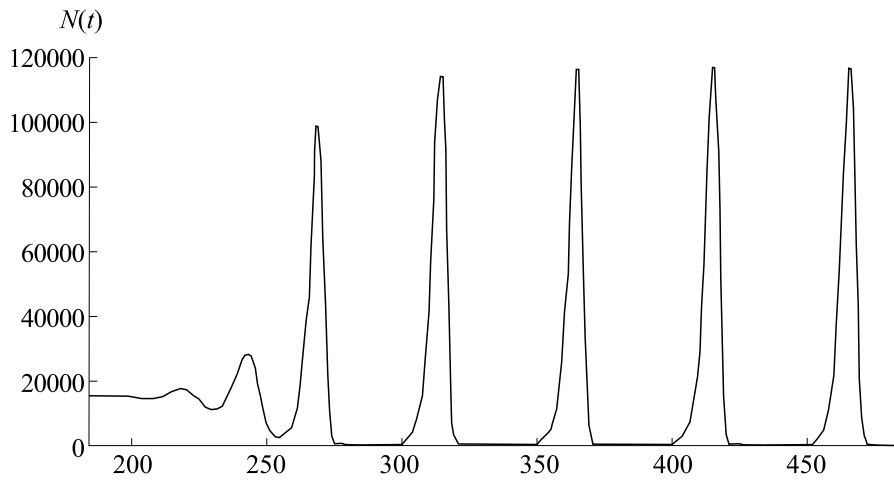


Рис. 5. Возникновение релаксационного цикла в уравнении (2).

ний 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 даже динамики насекомых. Минимумы становятся очень долгими и глубокими в  $\varepsilon$ -окрестности нуля, пики — резкими и разреженными. Подобная популяция в реальности бореальных лесов вымерла бы от случайных возмущений. Более оправдан для этой модели сценарий ошибки переполнения и завершение расчетов после чрезмерной вспышки — вариант гибели популяции после исчерпания ресурсов среды.

Для всех модификаций непрерывной модели Хатчинсона применительно к специфическим экологическим ситуациям актуален вопрос: что отражает и как трактовать действие величины емкости среды  $K$  во время такого нестационарного режима, как вспышка численности? Имеет смысл отказаться от априори заданной величины  $K$  для случаев, когда нарушаются принципы плотностной регуляции воспроизводства. Известно альтернативное дифференциальное уравнение для возникновения автоколебаний большой амплитуды, обходящееся без явного  $K$ -параметра емкости и дважды включающее  $\tau$ :

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

где присутствует экспоненциальная нелинейность. Параметр  $b$  отражает давление негативных факторов, зависящих от плотности. Уравнение (3) известно под названием «Nicholson's blowflies differential equation». Считается, что это уравнение лучше согласуется с данными экспериментов австралийского энтомолога Николсона. В лабораторных экспериментах он не наблюдал внешнего давления на популяцию. Колебания возникали

из-за конкуренции между различными стадиями у мух за лимитированные пищевые ресурсы. Уравнение (3) аналогично дискретной модели пополнения запасов рыб Рикера:  $R_{n+1} = YR_n \exp(-bR_{n-i}) - qR_n$ , где показатель  $b$  отражает влияние переполнения нерестилищ при высокой плотности, а  $q \in [0,1]$  — доля промыслового изъятия из нерестового запаса. Естественно, что бифуркации у моделей-аналогов в итерационной и в непрерывной форме различны [33]. Исследование поведения уравнения (3) оставляет несколько открытых проблем для математики [34].

#### МОДИФИКАЦИЯ УРАВНЕНИЯ ХАТЧИНСОНА

Колебания колебаниям рознь в живых системах и могут быть сложно устроены, например, из быстрых и медленных составляющих, как траектории-утки [35]. Флуктуации с большой амплитудой и высокими пиками для моделирования динамики общей численности популяций не должны проходить окрестность нуля. Пусть действие на регуляцию численности насекомых при колебаниях оказывает некоторая масштабируемая разность между потенциальной емкостью экологической ниши и состоянием популяции в момент  $\phi^t = |t - \tau|$ . Идея с относительным положением емкости ниши и влияющей разностью  $K$  от  $N(t - \tau)$  ранее использовалась в модели Гополса-ми-Куленовича [36]:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( \frac{K - N(t - \tau)}{K + jN(t - \tau)} \right). \quad (4)$$

Насекомые вредители не просто занимают доступную экологическую нишу, но при вспышке разрушают собственную среду, потому допустима терминальная интерпретация предельной численности в модели — завершение существования.

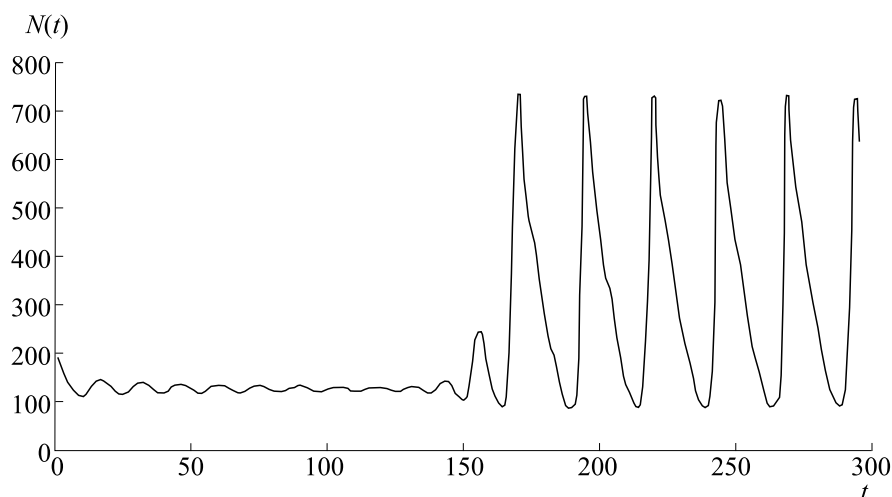


Рис. 6. Появление незатухающих треугольных осцилляций в модели (5).

Для новой модификации мы неравномерно увеличим степень нелинейности в числителе и знаменателе и предложим уравнение, где дважды включено  $N^k(t - \tau)$ ,  $C < K$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( \frac{C - N^2(t - \tau)}{K + \gamma N^3(t - \tau)} \right). \quad (5)$$

Здесь мы переходим к представлениям об относительности для явной емкости экологической ниши, где  $K$  — только нижний возможный предел, ее инфинум. В новом уравнении (5) мы смогли преодолеть недостаток слишком глубоких минимумов у цикла. В вычислительных исследованиях для уравнения (5) после бифуркации Андронова-Хопфа при увеличении  $r$  получим реализацию несимметричных треугольных осцилляций большой амплитуды не вокруг неустойчивого равновесия как в уравнении (2), но над равновесием (рис. 6).

Основной значимый результат новой модификации (уравнение (5)) — очередной стремительный неконтролируемый рост численности начинается от значения, близкого к существовавшему перед бифуркацией равновесию, оптимального баланса со средой. Колебания получаются частые и с одинаковой амплитудой (впрочем, это можно компенсировать стохастическим возмущением). В реальной динамике локальной вспышки листовёртки мы отметили другую характеристику — самозатухание.

### МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОИЗВОЛЬНО ЗАТУХАЮЩЕЙ ВСПЫШКИ

Поведение модификации модели (4) не закрывает проблемы для интерпретации осциллирующих экстремальных колебаний. Для пилообразной вспышки коконопряда в Канаде отмечено сокращение амплитуды у пиков колебаний. Для любого процесса массового размножения актуален переход в фазу его затухания, резкого или рас-

тянутого. 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 в [37]. Модификации моделей (3) и (4) обычно были направлены на усложнение функций саморегуляции популяции, например, с введением периодически изменяющихся коэффициентов уравнений, однако независимое внешнее давление может быть выражено сложнее, чем пропорциональное изъятие с  $\delta = \text{const}$ .

Для описания специфического развития популяционного процесса более обосновано использование не степенной (как в уравнении (5)), а экспоненциальной нелинейности (как в уравнении (3)) в плотностной регуляции, когда значение понятия «емкость ниши» в условиях вспышек относительно. Предложим модель в предположении об относительно небольшой исходной группе особей вида  $N(0) > L$  с большим репродуктивным параметром, способной генерировать в отдельных условиях пилообразную вспышку, где важным будет функционал внешнего биотического сопротивления. Убыль численности от биотических факторов хищничества и паразитизма в реальности представляет нетривиальную зависимость, которая может включать пороговые значения эффективности подавления из-за усиления реакции паразитов на массовую доступную жертву [38]. Чем ближе численность разрушающего среду вредителя к предельному порогу  $A$ , тем больше будет возрастать противодействие. Сопротивление биологического окружения агрессивному размножению включается с запаздыванием и зависит от состояния биосистемы в прошлом, причем это запаздывание будет отличным (большим) по значению, чем то, которое используется в функции саморегуляции. Отложенная

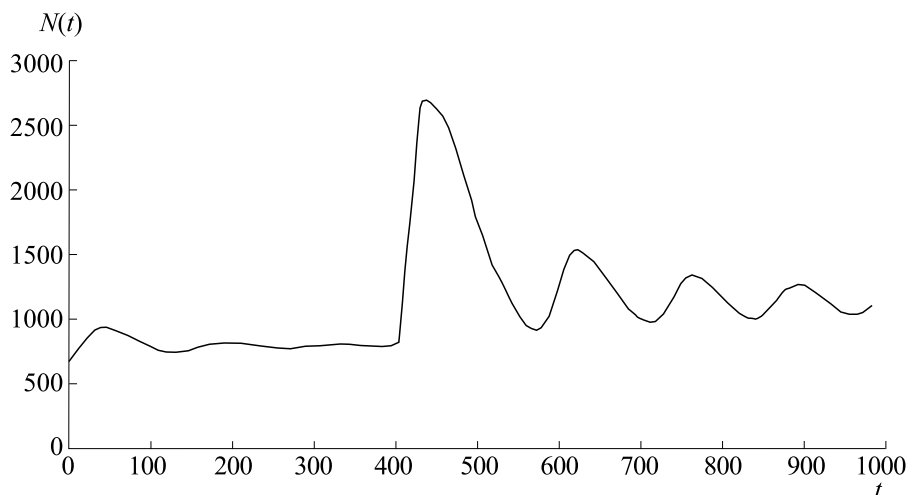


Рис. 7. Затухающая пилообразная вспышка в модели (6) при изменении параметра  $r$ :  $r_1 = 5$ ,  $r_2 = 40$ ,  $N(0) = 650$ ,  $\tau = \tau_1 = 27$ ,  $b = 5 \cdot 10^{-2.7}$ ,  $A = 5900$ ,  $q = 27$ ,  $n = 2$ .

реакция у фактора противоборства вторжению наглядна в аспекте запаздывающего антигенспецифического иммунного ответа на инфекцию.

Используем вместо  $-\delta N(t)$  из уравнения (3) функцию нелинейно-порогового сопротивления среды с запаздыванием в следующей форме ( $n \leq 2$ ):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - q \frac{N(t - n\tau)}{A - N(t - \tau_1)}. \quad (6)$$

Модель (6) демонстрирует переход к медленно затухающим осцилляциям на уровне некоторого не оказывающего давления на среду равновесия, форма колебаний зависит от  $N(0)$  и  $n$ . В вычислительном эксперименте, представленном на рис. 7, мы при резком изменении репродуктивного параметра от  $r_1 = 5$  до  $r_2 = 40$  и  $\tau = \tau_1$ ,  $n = 2$  в уравнении (6), что может вызываться аномально благоприятным климатическим фактором, вместо расходящихся колебаний в уравнениях (2) и (3) при обычной бифуркации увидим затухающий релаксационный цикл над равновесием. Итоговое балансовое равновесие с  $r_2$  только сдвинется несколько вверх.

Уменьшение коэффициента  $q$  демпфирует последующие осцилляции, увеличение  $n$  удлиняет интервал времени между уменьшающимися пиками. Интересно имитировать временное резкое увеличение  $r$ -параметра. В эксперименте, представленном на рис. 8, значение параметра с  $r_1 = 6$  мы увеличили до  $r_2 = 46$  и через время, равное  $t = 100$  единиц времени вычислительной среды, вернули значения параметров в исходное состояние. Колебания не затухли моментально, но продолжились, сходясь к прежнему равновесию.

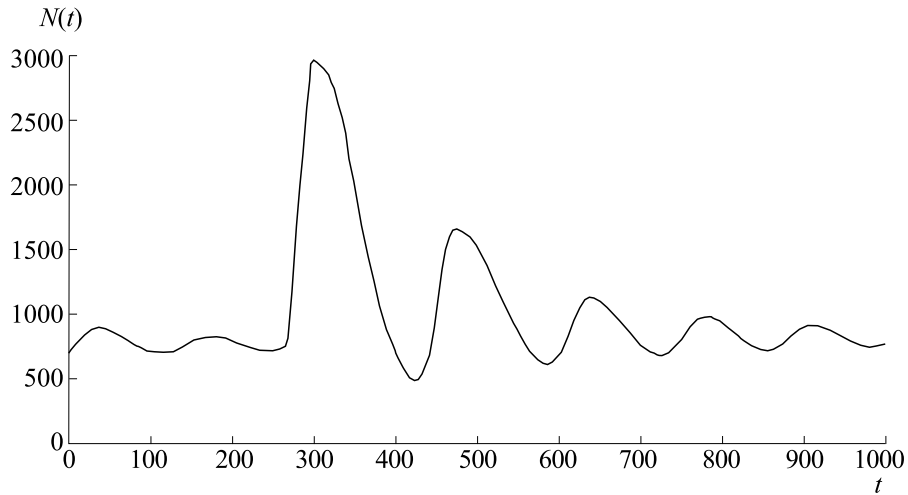
Изменения параметров и следующие за ними бифуркации — обычное математическое объясне-

ние для резких популяционных явлений, но не самое достоверное. Иногда трудно обосновать резкое увеличение репродуктивного потенциала  $r$ , если вид не инвазионный. Модель (6) отличается тем, что может генерировать переход к непродолжительному интервалу колебаний численности и обратно к равновесию без изменения ее параметров. Для перехода к вспышке достаточно резко вывести популяцию из устоявшегося равновесия, например, сократив численность на 21%, как в имитационном сценарии, представленном на рис. 9.

Таким образом, мы получили реализацию сценария, где переход к масштабным, но затухающим колебаниям зависит не только от резких перемен популяционных характеристик, но и от быстрых перепадов состояния самой популяции. Если исходное значение  $N(0)$  приближается к балансовому равновесию, колебательную динамику мы не обнаружим. Для вспышки нужна некоторая группа особей, где минимальны конкурентные факторы саморегуляции, но при этом она больше, чем порог  $L$  эффекта Олли. При добавлении линейной убыли, как в уравнении (3), наряду с пороговой запаздывающей функцией мы получим возможность колебаний с неограниченно возрастающей амплитудой и с отрицательными значениями  $N$ . В модификации на основе уравнения (5) вместо прохождения минимальных значений можно наблюдать полное исчезновение популяции:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( \frac{C - N^2(t - \tau)}{K + \gamma N^3(t - \tau)} \right) - q \frac{N(t - 2\tau)}{A - N(t - \tau)}. \quad (7)$$

Вариант (7) более сложен для согласования расчетов. В предложенном непрерывном варианте описания пульсирующей вспышки все трансформации поведения решения уравнения (6)



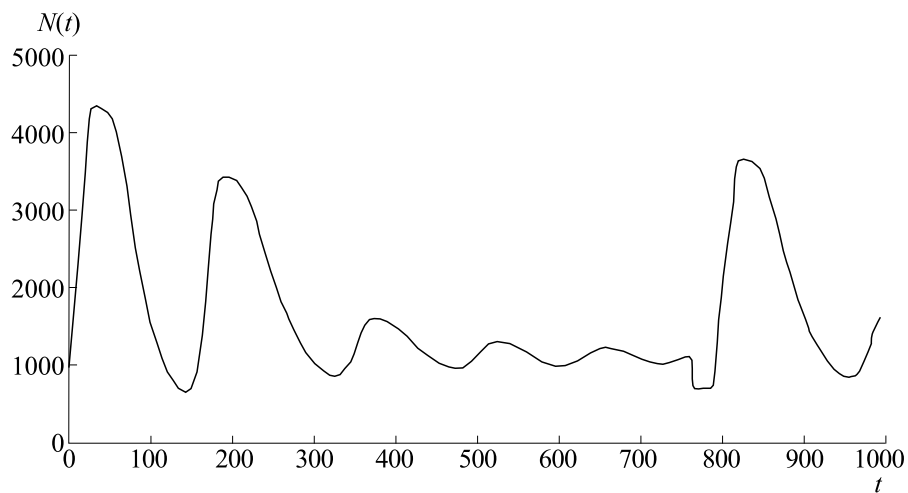
**Рис. 8.** Временное увеличение параметра  $r$  в модели (6):  $r_1 = 6, r_2 = 46, N(0) = 650, \tau = \tau_1 = 27, b = 5 \cdot 10^{-2.7}, A = 5900, q = 37, n = 2$ .

происходят без явно заданных пороговых состояний траектории и метаморфозов аттракторов. В модели при изменении основных характеристик меняется форма переходного циклического режима, колебания получают над по-прежнему существующим притягивающим равновесием, а не вокруг потерявшей устойчивость особой точки, как было в уравнении (2). Как в любой нелинейной популяционной модели, в предложенных нами уравнениях (5), (6) или (7) необходимо разграничивать биологически обоснованные параметрические диапазоны интересного для экодинамики поведения траектории. Так, в имитационном эксперименте, представленном на рис. 8, при  $r > 48, \tau > 28$  существование популяции продолжить невозможно, также при  $N(0) > A, N(t) \rightarrow \infty$  вычисления закончатся сообщением

инструментальной среды о недопустимых значениях. Интерпретируемые с точки зрения динамики численности насекомых переходные режимы поведения могут присутствовать в моделях математической биологии вне зависимости от возникновения бифуркаций и существования альтернативных аттракторов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложена непрерывная модель локальной вспышки, развивающейся как серия затухающих пилообразных колебаний, которые характерны для кольчатого коконопряда в лесах Востока Канады. Режим пилообразных колебаний переходный для динамической системы – «transient mode». Для любого переходного режима его



**Рис. 9.** Повторное возникновение осцилляций в модели (6) после индуцированного извне нарушения равновесия:  $N_1(0) = 640, N_2(0) = 666, r = 48, \text{равновесие } K = 1067$ .

длительность и выраженность прохождения зависят помимо параметров от начальных условий. В предыдущей модели (1) переходный хаотический режим удачно имитировал действие комплекса случайных внешних факторов на достижение пороговой численности псиллид. Развитие сценария как вспышки произойдет при наличии исходной небольшой (но не околонулевой) группы особей. Моновольтинная популяция в исходном состоянии, близком к существующему балансу со средой, согласно сценарию не имеет потенциала для бурного роста. Рассмотрен в имитационных вычислительных экспериментах как параметрически зависимый сценарий запуска пульсирующей вспышки, так и обходящийся без параметрических изменений. Достаточно временного, но аномального повышения репродуктивного параметра  $r$  в уравнении (6) на три сезона, чтобы пилообразные колебания сохранялись достаточно длительное время, как афтершоки после толчка землетрясения. Каждый пик в этом случае не самостоятельная вспышка, но часть процесса. Потом ситуация возвращается к равновесию, где насекомые уже не вызывают дефолиации леса.

Модель основана на учете проявления запаздывания и при регуляции, связанной с зависящей от конкуренции эффективностью воспроизводства и при формировании ответа со стороны биотического окружения. В результате после серии колебаний динамика затухает и переходит в устойчивое равновесие при обычной для среды численности. В уравнении (5), модификации модели (2), после бифуркации Андронова-Хопфа происходит появление устойчивых колебаний, где пик начинается около неустойчивого равновесия.

Спровоцировать следующую серию колебаний с дефолиацией в такой модели могут стремительные изменения состояния насекомых, в пределах четверти численности популяции. Вызвать изменения способны нарушения условий выживаемости при паузе или миграция насекомых между соседними областями, связанная, вероятно, с локальным исчерпанием ресурсов леса. Когда популяция насекомых становится еще меньше минимального баланса, то это немедленно негативно отражается на снижении численности паразитов, что нарушает на некоторое время механизмы регуляции. Полученные модели можно использовать в составе систем уравнений явного межвидового противоборства, они вычислительно менее сложны, чем современные модели трофодинамики «хищник-жертва» [39], но обладают качественным разнообразием поведения. Часто повышенная плотность насекомых сопровождается их физиологическими трансформациями и сменной экологической роли [40].

Вспышки автохтонных видов менее разнообразны по аспектам прохождения фаз, чем экстремальные варианты развития инвазионного про-

цесса, потому полученные имитационные сценарии не исчерпывают всю возможную динамику. Особенно интересны различия, если посмотреть на хорошо документированные явления в экосистемах через призму математической теории динамических систем. Например, инвазионный вид после стремительной вспышки может проходить критическое состояние «бутылочного горлышка», с сохранением реликтовой популяции либо полным исчезновением из нового ареала. Полученный в уравнении переходный режим можно рассматривать также для задачи анализа случая специфического развития рецидивирующей инфекции. Интересно дальнейшее расширение уравнений для модельных исследований инвазионных процессов других видов с независимым противодействием, например динамика осциллирующей вспышки вредителей лесов в канадских провинциях Онтарио и Нью-Брансуик качественно схожа с изменениями численности при инвазии *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии в 2000–2010 гг. после появления вредоносного гребневика у берегов Ирана [41].

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований (руководитель А.Ю. Переварюха) при частичном финансировании за счет бюджетной темы СПИИРАН АААА-А16-116051250009-8.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. C. Lee and G. Gelembiuk, *Evolutionary Applications* **1** (3), 427 (2008).
2. M. Nilssen, *Fisheries Research* **82** (1), 319 (2006).
3. А. Н. Демидова, *Наука и жизнь*, № 10, 58 (2017).
4. N. Chapman, *Ecological Monographs* **9** (3), 261 (1939).
5. Q. Jin and L. Valsta, *Inter. J. Forestry Res.* **6** (3), 12 (2015).
6. А. Н. Фролов и И. В. Грушевая, *Вестн. защиты растений* **98** (4), 18 (2018).
7. D. Ludwig, D. Jones, and S. Holling, *J. Animal Ecol.* **47** (1), 315 (1978).
8. M. A. Rozendaal and R. K. Kobe, *PLoS One* **11** (11), 167 (2016).
9. А. С. Исаев, В. Г. Суховольский и Р. Г. Хлебопрос, *Лесоведение* **2**, 3 (2010).

10. В. Г. Суховольский, В. И. Пономарев и Г. И. Соколов, Журн. общ. биологии **76** (3), 179 (2015).
11. A. Y. Perevaryukha, Biophysics **61** (2), 334 (2016).
12. L. R. Clark, Austral. J. Zool. **12** (3), 362 (1964).
13. E. P. Odum, *Ecology* (Rinehart & Winston, N.Y., 1963).
14. V. A. Trjapitzin and M. G. Volkovitsh, Entomol. Rev. **91** (5), 670 (2011).
15. W. C. Allee and E. Bowen, J. Exp. Zool. **61** (2), 185 (1932).
16. A. A. Hall, *Ecology and evolution of Cardiaspina psyllids, their bacterial endosymbionts and parasitoid wasps* (Doctor of Philosophy Thesis) (Western Sydney University, 2016).
17. A. A. Hall, S. N. Johnson, and J. M. Cook, Insect Sci. **26** (2), 351 (2019).
18. J. Berry, Biosecurity New Zealand **68** (2), 18 (2006).
19. H. Myers, Am. Sci. **81** (3), 240 (1993).
20. C. Bone and S. Dragicevic, Ecol. Modelling **192** (1–2), 107 (2006).
21. B. Cooke, S. V. Neali, and J. Regniere, in *Plant disturbance ecology: the process and the response* (Elsevier, Burlington, 2007), p. 487–525.
22. T. Royama, Ecol. Monographs **54** (4), 429 (1984).
23. B. J. Cooke, F. Lorenzetti, and G. Roland, J. Entomol. Soc. Ont. **140**, 3 (2009).
24. *ESTR Secretariat Atlantic Maritime Ecozone evidence for key findings summary (Canadian Biodiversity: Ecosystem Status and Trends, 2010), Report № 3* (Canadian Councils of Resource Ministers, Ottawa, 2014).
25. X. Zhang, Ecol. Evol. **4** (12), 2384 (2014).
26. R. Louis-Etienne, R. Brian, and J. Cooke, Ecography **41** (9), 1556 (2018).
27. T. Hlásny and J. Trombik, J. Pest Sci. **89** (2), 413 (2016).
28. C. Loehle, Ecol. Modelling **49** (2), 125 (1989).
29. Z. S. Ma and E. J. Bechinski, Entomol. Res. **39** (3), 175 (2009).
30. D. R. Brillinger, J. Time Series Analysis **33** (5), 718 (2012).
31. G. Hutchinson, Ann. N. Y. Acad. Sci. **50** (4), 221 (1948).
32. Б. Хэссард, Н. Казаринов и И. Вэн, *Теория и приложения бифуркации рождения цикла* (Мир, М., 1985).
33. Г. К. Каменёв, Д. А. Саранча и В. О. Поляновский, Биофизика **63** (4), 758 (2018).
34. Т. Л. Сабатулина, Изв. вузов. Математика **47** (11), 50 (2010).
35. Е. В. Трошкина, Вестн. СамГУ. Естественнонаучн. сер. **9** (2) 215 (2013).
36. K. Gopalsamy, M. Kulenovic, and G. Ladas, Applicable Analysis **31** (3), 225 (1988).
37. Г. Е. Колосов и М. М. Шаров, Автоматика и телемеханика **53** (6), 146 (1992).
38. J. Grieshop, W. Flinn, and R. Nechols, J. Insect Sci. **10** (1), 99 (2010).
39. А. В. Епифанов и В. Г. Цибулин, Биофизика **61** (4), 823 (2016).
40. В. Г. Суховольский, Биофизика **48** (2), 337 (2003).
41. A. Roohi and Z. Yasin, Marine Ecology **29** (4), 421 (2008).

## A Continuous Model for Oscillating Outbreak Population of the Phytophagous Moth, Tent Caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae)

A. Yu. Perevaryukha

*St. Petersburg Institute for Informatics and Automation, Russian Academy of Sciences,  
14-ya Linia 39, St. Petersburg, 199178 Russia*

Outbreaks of individual species population are important phenomena in many aspects and not alike in terms of a theory of multispecies community dynamics. Outbreaks of insect population develop more quickly with long-lasting effects experienced by the forest industry. These events are considered extreme unbalanced and transient processes. The mechanisms of the development and subsidence of insect outbreaks differ in different taxonomic groups of pests. The duration and occurrence of repeated outbreaks of psyllids and forest moths, affecting deciduous or coniferous forests in the same region, are different. Computational simulation is needed for understanding the dynamics of insect outbreaks. For the mathematical description of the outbreaks of forest tent caterpillar, in addition to the threshold version of the development of the insect outbreak, it is interesting to modify the continuous computational models for the analysis of fluctuation dynamics. In this paper, we simulate dynamics of spontaneously damped oscillations under specific scenario during population outbreak using a continuous model with delayed regulation and nonlinear counteraction from the biotic environment. The scenario described by the new phenomenological equation, which consists of a series of different-sized maxima and with a final attenuation of peaks near balance, is realized for the pest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*, which affects deciduous forests in North America leading to large-scale defoliation. The new scenario is qualitatively different from our model of the threshold development and subsidence of outbreaks of the psyllid, *Cardiaspina albixtatura*, in Australia.

*Keywords: extreme ecosystem dynamics, insect outbreaks, damped population fluctuations, models of oscillatory dynamics of populations, equations with delay, bifurcations, forest tent caterpillar Malacosoma disstria, forest defoliation*