

Организация пространства взаимодействующих популяций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L.

А. Н. БАШЕВ

Институт вычислительной математики и математической геофизики СО РАН,
630090 Новосибирск, просп. Лаврентьева, 6

АННОТАЦИЯ

В работе изучается градационная динамика Иртышско-Обской популяционной системы лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в аспекте организации пространства.

Динамика популяционной системы анализируется в трех временных масштабах. Минимальный масштаб задается процессом диапаузирования, который рассматривается как фототермическая адаптационная перестройка. В связи с этим формулируется феноменологическая модель короткодневной факультативной диапаузы, где согласуются астрономическое и биологическое время локальной популяции. Данная модель решает вопрос закрепления популяции в компартменте и естественно дополняет модели годовой динамики фитофага (второй временной масштаб). Однако доля диапаузирующих особей критически зависит также от уровня действующей плотности, которая меняется в градационном цикле (третий временной масштаб). Миграционное взаимодействие компартментов также является событием градационного цикла.

В работе вводится коэффициент гармонии как количественный критерий для анализа пространственной структуры ареала, а также предлагается динамическая классификация компонентов пространственной структуры и алгоритм ее реконструкции для каждой фазы градационного цикла.

Рассмотрим процесс организации пространства экотермной экосистемы, жизненный цикл которой характеризуется наличием факультативной диапаузы, на примере динамики Иртышско-Обской популяционной системы лугового мотылька в течение градационного (популяционного) цикла. В лесной энтомологии под градационным циклом понимается некоторая упорядоченная последовательность состояний, которые проходит популяционная система за период порядка десяти лет. Указанные состояния определяются как области пространства параметров популяционной системы и связываются с фазами динамики численности. Обычно выделяют следующие фазы: депрессия, протомальная фаза, эруптивная фаза, деградация. Под процессом организации пространства будем понимать динамику пространственной

структуры ареала популяционной системы *L. sticticalis*, которая меняется вслед за градационным изменением эндогенных параметров фитофага.

ДВА ВРЕМЕНИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ И СТРУКТУРА ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Рассмотрим годовую динамику вида. Договоримся характеризовать состояние особи в популяции следующими параметрами: ϕ , t , ξ , где ϕ есть тип особи, t и ξ – астрономическое и биологическое (физиологическое) время. Под типом подразумевается стадия онтогенеза: *EG* – эмбрион (яйцо), *LA* – ларва (гусеница), *PN* – прони́мфа, *PP* – куколка и *IM* – имаго (бабочка). Будем различать прони́мфу активную –

FN и диапаузирующую – PN^d , которая обладает комплексной устойчивостью к действию низких температур. Переход особи из стадии в стадию определяется прежде всего количеством полученного тепла, т. е. суммой эффективных температур $\sum T_{эф.}(t) > 0$,

где

$$T_{эф.}(t) = \max \{ 0, (\bar{T}(t) - T^*) \}, \quad (1)$$

\bar{T} – среднесуточная температура, T^* – биологический порог развития вида. Обозначим через $\xi(t)$ текущую сумму эффективных температур и назовем ее биологическим временем популяции

$$\xi(t) = \int_{t_0}^t T_{эф.}(\Theta) d\Theta. \quad (2)$$

Примем за нуль биологического $\xi_0 = 0$ и астрономического времени момент устойчивого перехода разности $\bar{T}(t) - T^*$ от отрицательных значений к положительным. Момент обратного перехода обозначим соответственно ξ_e , t_e . Вегетационным периодом данного вида назовем период, когда $\xi \in [\xi_0, \xi_e]$ и $t \in [t_0, t_e]$. Интеграл

$$\xi_e = \int_{t_0}^{t_e} T_{эф.}(\Theta) d\Theta \quad (3)$$

естественно назвать тепловым ресурсом конкретного компартмента. Каждая стадия Φ однозначно характеризуется определенной суммой эффективных температур T_Φ , при этом стадии активной и диапаузирующей прониимфы имеют одинаковые $\sum T_{эф.}$. Суммы эффективных тем-

ператур стадий онтогенеза, а также их комбинации, являются термическими инвариантами, в смысле отсутствия у данных параметров географической изменчивости.

L. sticticalis относится к поливольтинным видам и может иметь в течение года различное число генераций. В Иртышско-Обской популяционной системе фитофаг имеет годичный жизненный цикл (Life Cycle) двух модификаций LC_1 и LC_2 . Цикл типа LC_1 с кинетической схемой

$$\begin{array}{ccccc} \rightarrow & PP_j^d & & PN_{j+1}^d & \rightarrow \\ & \downarrow & & \uparrow & \\ & IM_j & \rightarrow & EG_{j+1} & \rightarrow LA_{j+1} & (4) \\ & & & & \downarrow \\ & & & & PN_{j+1} \end{array}$$

реализуется в прохладных северных, а также высокогорных компартментах ареала. Сумма эффективных температур, необходимая для реализации цикла LC_1 , очевидно, равна $T_{LC_1} = T_{PP} + T_{IM} + T_{EG} + T_{LA} + T_{PN}$. Жизненный цикл LC_1 может потенциально реализоваться только в компартментах, удовлетворяющих условию $\xi_e \geq T_{LC_1}$. Структура (4) имеет ветвления: $LA_{j+1} \rightarrow PN_{j+1}$ и $LA_{j+1} \rightarrow PN_{j+1}^d$. При $T_{LC_1} \leq \xi_e < T_{LC_2}$ эффективного тепла в компартменте не хватает для развития второй генерации, в результате ветвь $LA_{j+1} \rightarrow PN_{j+1}$ обрывается. Основная часть популяции формирует зимующий запас, развиваясь по ветви: $LA_{j+1} \rightarrow PN_{j+1}^d$, при этом активный рост блокируется, а неблагоприятные зимние условия особи преодолевают в стадии диапаузирующей прониимфы.

$$\begin{array}{ccccccc} \rightarrow & & \rightarrow & \rightarrow & \rightarrow & & \\ \downarrow & & \uparrow & & & & \\ \rightarrow & PP_j^d & & PN_{j+1}^d & & & PN_{j+2}^d \rightarrow \\ \downarrow & & \uparrow & & \uparrow & & \\ IM_j & \rightarrow & EG_{j+1} & \rightarrow & LA_{j+1} & & IM_{j+1} \rightarrow & EG_{j+2} & \rightarrow & LA_{j+2} & (5) \\ & & \downarrow & & \uparrow & & & & \downarrow & & \end{array}$$

На основной части ареала моноциклizm (4) становится биологически невыгодным, так как при этом ограничиваются возможности размножения вида. В результате в южных районах реализуется жизненный цикл типа LC_2 , представленный кинетической схемой

Здесь структура развития усложняется за счет второй (летней) генерации и появления дополнительной диапаузирующей связи, $PN_{j+1}^d \rightarrow PP_{j+2}^d$. Если обозначить через T_{LC_2} сумму эффективных температур, необходимую для реализации цикла LC_2 , то из (7) следует $T_{LC_2} = 2T_{LC_1}$. Аналогично, жизненный цикл типа LC_2 потенциально может реализоваться только в тех компартментах, где выполняется условие $\xi_e \geq T_{LC_2}$.

В целом на территории Российской Федерации многообразие жизненных циклов вида включает также циклы типа LC_3 и LC_4 , которые реализуются в регионах Северного Кавказа. Очевидно, при $j \in [1, 4]$ необходимое условие реализации цикла LC_j в компартменте будет иметь вид

$$\xi_e \geq T_{LC_j}, \text{ где } T_{LC_j} = j \cdot T_{LC_1}. \quad (6)$$

Структура (5) имеет уже два ветвления, первое из которых обусловлено так называемой ранней диапаузой, второе – осенней. Обе диапаузы являются факультативными, т. е. не наследуются генетически и реализуются только при наличии определенных, а именно фототермических условий. Механизм индукции ранней диапаузы *L. sticticalis* в настоящий момент до конца не изучен, понятно только, что активиза-

ция ветви $PN_{j+1}^d \rightarrow PP_{j+2}^d$ может рассматриваться как определенный экологический компромисс [3].

Таким образом, разнообразие климатических условий на территории ареала с учетом свойства поливольтивности приводит к разнообразию типов жизненного цикла LC_1 и LC_2 . Кинетические схемы (4) и (5) порождают соответствующие системы дифференциальных уравнений [1], которые описывают годовую динамику фитофага в компартментах и LC_1 и LC_2 -типа. Правые части данных систем уравнений являются функциями интенсивности биотических и абиотических факторов, причем, как отмечают специалисты [1, 2, 10, 12], *L. sticticalis* обладает удивительной устойчивостью по отношению к действию хищников, паразитов и эпизоотий. В результате вопрос выживания вида в данном компартменте, а соответственно и вопрос динамики пространственной структуры ареала полностью определяются возможностью формирования популяцией зимующего запаса, т. е. механизмом факультативной диапаузы.

ФАКУЛЬТАТИВНАЯ ДИАПАУЗА КАК ФОТОТЕРМИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИОННАЯ ПЕРЕСТРОЙКА

Бифуркации в структуре жизненных циклов (4), (5) носят адаптивный характер. Зимние условия фитофаг способен перенести лишь в стадии диапаузирующей прониимфы, устойчивой к действию низких температур. У чешуекрылых в целом диапауза является результатом сложного каскадного процесса перестройки

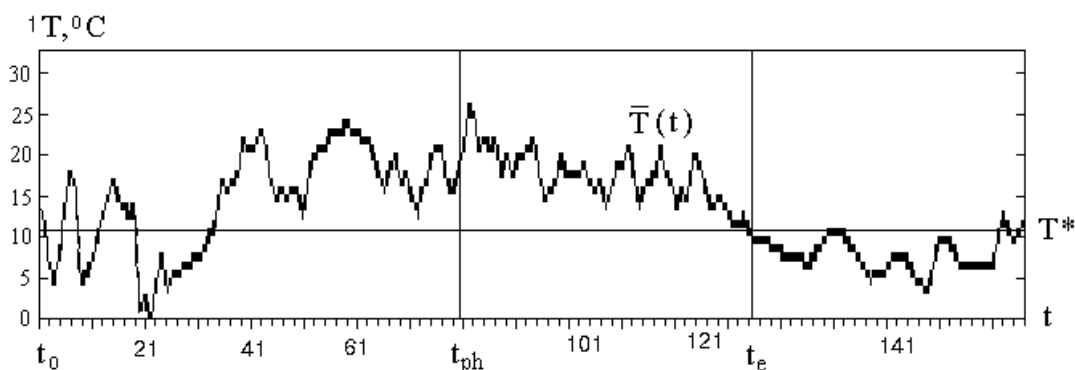


Рис. 1. График среднесуточной температуры воздуха $\bar{T}(t)$ и биологический порог развития $T^* = const$ по данным м/с г. Алейска за 1983 г. По оси абсцисс отложено астрономическое время локальной популяции.

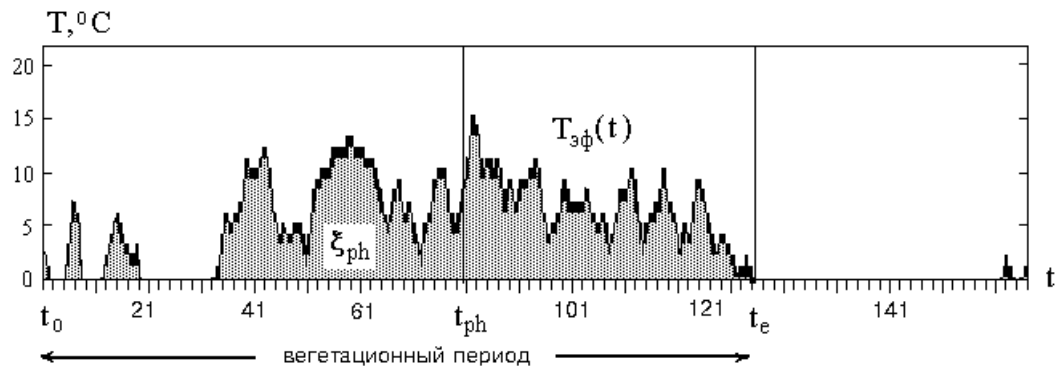


Рис. 2. График эффективной температуры $T_{эф}(t)$ по данным м/с г. Алейска за 1983 г. По оси абсцисс отложено астрономическое время локальной популяции.

нейроэндокринной системы [4]. Кратко последовательность этапов данной перестройки сводится к следующему: 1) происходит блокировка нейросекреторных клеток мозга, которые вырабатывают протоработропный гормон; 2) отсутствие гормона инактивирует деятельность протоработропных желез, синтезирующих экдизон; 3) наконец, дефицит экдизона приводит к блокировке формообразовательных процессов, т. е. к диапаузе.

При облигатной диапаузе прекращение секреции протоработропного гормона генетически запрограммировано, в случае же факультативной диапаузы управление состоянием нейроэндокринной системы осуществляется действием экологических факторов. Исследования показали [3, 5–7], что для *L. sticticalis* такими факторами являются эффективная температура и длина светового дня. Но продолжительность

светового дня есть функция географической широты компартмента и астрономического времени t , а эффективная температура учитывается непосредственно биологическим временем локальной популяции ξ . Таким образом, управление состоянием нейроэндокринной системы особей осуществляется композицией астрономического и биологического времени в заданном компартменте.

Рассмотрим популяцию как последовательность одновозрастных стратов, понимая под стратом разновидность когорты, а именно совокупность особей, пронимфы которых реактивировались в течение одного дня. Очевидно, каждый страт имеет собственные фототермические условия развития. Некоторую последовательность стратов $\tau \in [\tau_1 \tau_2]$ будем называть слоем $[\tau_1 \tau_2]$. Эволюцию стратов локальной популя-

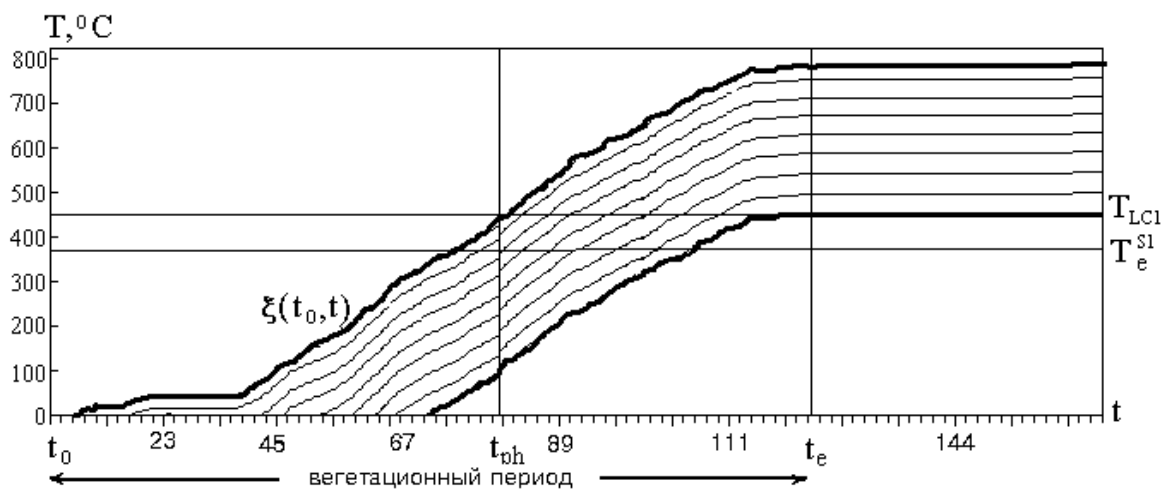


Рис. 3. Поток траекторий стратов локальной популяции во временном пространстве (t, ξ) .

ции естественно изучать во временном пространстве (t, ξ) , где по абсциссе откладывается астрономическое время, а по ординате – биологическое.

На рис. 1, 2 и 3 в качестве примера приведен соответственно график среднесуточной температуры воздуха, график эффективной температуры (1) и поток траекторий стратов локальной популяции по данным метеорологической станции г. Алейска за период с 1 мая по 30 сентября 1983 г. Траектория первого страта $\tau = t_0$ суть биологическое время локальной популяции $\xi(t_0, t)$ в данном компартменте (2). Из графиков легко видеть, что вегетационный период начался в момент t_0 (5 мая) и завершился в момент t_e (4 сентября), при этом тепловой ресурс компартмента в 1983 г. составил $\xi_e = 832,6$ °С. Здесь t_0 есть астрономическое время включения в вегетационный процесс первого страта популяции; обозначим через t_a астрономическое время включения в вегетацию последнего страта, $t_0 \leq t_a$. Введем в рассмотрение распределение $\mu_n(\tau)$ численности особей локальной популяции по возрастам (стратам) в начале вегетационного периода n -го года. Ширина этого распределения ξ_a , очевидно, является разницей в возрасте между первым и последним стратами популяции и легко выражается через эффективную температуру $\xi_a = \xi(t_0, t_a)$.

Таким образом, понятно, что модель короткодневной факультативной диапаузы $LA \rightarrow PN^d$

должна поставить в соответствие траектории каждого возрастного страта $\tau \in [t_0, t_a]$ во временном пространстве (t, ξ) значение некоторой неотрицательной функции $\psi(\tau) \in [0, 1]$, равное доле диапаузирующих особей данного страта.

Рассмотрим процесс диапаузирования как конкретный тип адаптационных перестроек [8, 9], а именно как фототермическую адаптационную перестройку. В самом деле мы можем фиксировать: 1) обобщенные экологические условия; 2) фазу чувствительности; 3) множество или список адаптационных форм (рис. 4).

Обобщенными экологическими условиями здесь являются: 1) длина светового дня, зависящая от широты конкретного компартмента и астрономического времени, 2) эффективная температура, т. е. биологическое время популяции, и 3) внутреннее состояние особи, которое определяется текущим значением действующей плотности и коррелирует с фазой популяционного цикла.

Относительно фазы чувствительности *in vitro* установлено [3, 7], что выбор вариантов развития фитофага полностью определяется фототермическими условиями развития старших возрастов гусеницы: $\{LA_4, LA_5\}$. Фиксируем фазу чувствительности генерации на шкале биологического времени. Обозначим через T_{0j}^S и T_{ej}^S – суммы эффективных температур, соответствующие началу и концу чувствительной фазы генерации j . Величины T_{0j}^S и T_{ej}^S являются термическими инвариантами. Для $j \in [1, 4]$

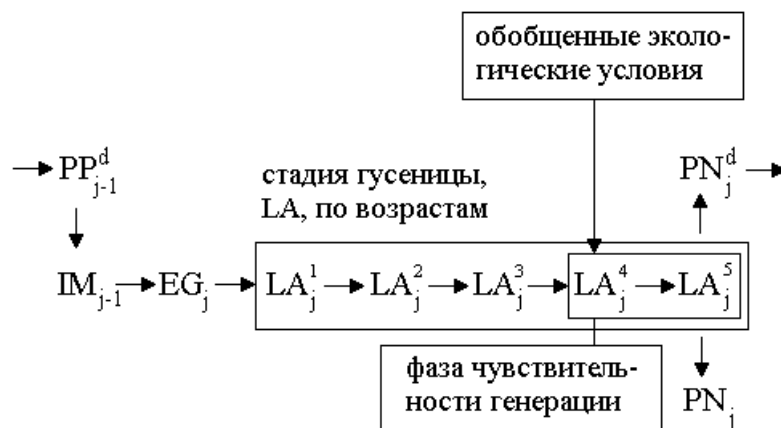


Рис. 4. Фиксация фазы чувствительности генерации, в течение которой производится выбор адаптивной формы.

$$T_0^S = T_{PP} + T_{IM} + T_{EG} + T_{LA_1-LA_3} + (j-1) \cdot T_{LC_1}, \quad (7)$$

$$T_e^S = T_{PP} + T_{IM} + T_{EG} + T_{LA} + (j-1) \cdot T_{LC_1}, \quad (8)$$

$T_{LA_1-LA_3}$ – сумма эффективных температур для развития первых трех гусеничных возрастов.

Выбор варианта $LA \rightarrow PN$ или $LA \rightarrow PN^d$ реализуется посредством развития соответствующей адаптивной формы. Множество или список адаптивных форм состоит из двух элементов: PN и PN^d . Резкое различие в фототермических требованиях адаптивных форм позволяет луговому мотыльку, формообразовательные процессы которого протекают в достаточно узком интервале температур 10–35 °С, устойчиво выживать в поясе 45–55° с. ш. умеренных широт [3].

МОДЕЛЬ КОРОТКОДНЕВНОЙ ФАКУЛЬТАТИВНОЙ ДИАПАЗЫ

Формализуем выбор варианта $LA \rightarrow PN^d$. Рассмотрим однопараметрическое семейство функций вида

$$\xi(\tau, t) = \int_{\tau}^t T_{эф.}(\Theta) d\Theta, \quad (9)$$

где параметр $\tau \in [t_0, t_a]$ и $t \in [\tau, t_e]$, $t_0 \leq t_a < t_e$. Очевидно, семейство (9) будет описывать множество траекторий возрастных стратов τ в пространстве (t, ξ) в компартменте с тепловым ресурсом ξ_e . Любая траектория $\xi(\tau, t)$, как это следует из соотношений (1) и (9), является монотонной и неубывающей функцией (см. рис. 3 и 5). Траектория первого страта $\xi(t_0, t)$ есть график суммы эффективных температур за вегетационный период, в то время как траектории последующих стратов $\xi(\tau, t)$ образуются параллельным сдвигом соответствующего сегмента задающей траектории $\xi(t_0, t)$, так что для каждого τ на отрезке $t \in [\tau, t_e]$ справедливо

$$\xi(t_0, t) = \int_{t_0}^{\tau} T_{эф.}(\Theta) d\Theta + \xi(\tau, t). \quad (10)$$

Соотношения (9), (10) экологически отражают следующие требования: 1) развитие особей в вегетационный период определяется только текущей суммой эффективных температур; 2) реактивация и развитие временных стратов

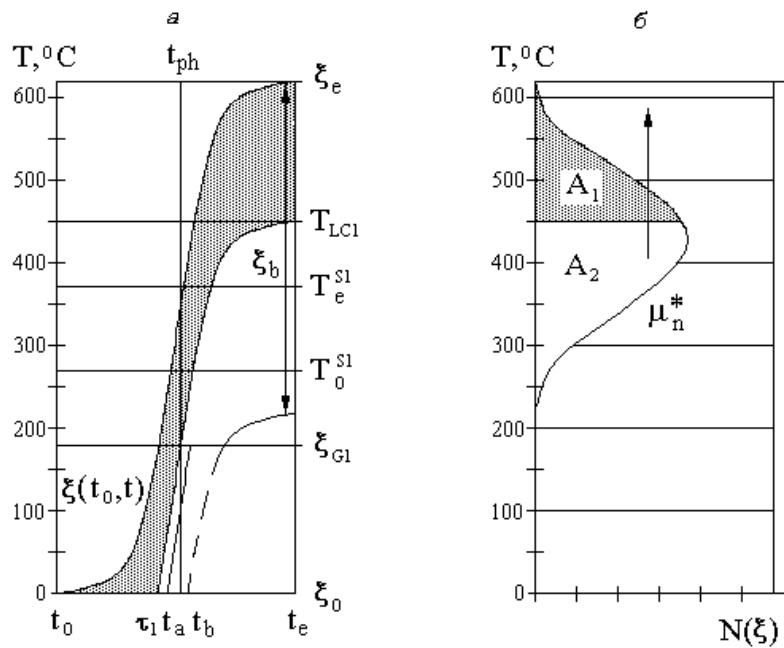


Рис. 5. Выживание локальной популяции при $\xi_e \in [T_{LC_1}, T_{LC_2}]$ и $\xi_{ph} \leq T_e^{S1}$: а – поток траекторий стратов популяции во временном пространстве, б – движение плотностного распределения популяции по шкале биологического времени.

происходит последовательно, так что расстояние между любыми двумя стратами, выраженное через эффективную температуру, является константой в течение всего вегетационного периода.

Введем понятие фотопорога t_{ph} как астрономическое время перехода продолжительности дня через некоторое критическое значение E_{ph} , при этом $t_{ph} < t_e$. Выбор значений E_{ph} и t_{ph} определим условием: если фаза чувствительности страта τ завершает развитие до порога t_{ph} , то доля диапаузирующих особей в данном страте равна нулю. Обратим внимание, что E_{ph} – эндогенный параметр, значения же порога t_{ph} определяются для каждого компартмента популяционной системы в зависимости от широты [1].

Вернемся к анализу трубки (потока) траекторий возрастных стратов (рис. 5). Ширина начального распределения будет константой, $\xi_a = const$ только до момента репродукции. При оптимальных экологических условиях самки одномоментно откладывают яйца и погибают. В неблагоприятных условиях процесс репродукции нарушается, в поисках дополнительного питания бабочки живут дольше нормы, затягивается и формирование следующего поколения. В плоскости (t, ξ) это приводит к возникновению новых траекторий на линии зарождения генерации $\xi_{G_j} = T_{PP} + T_{IM} + (j - 1) \cdot T_{LC_1}$, $j = 1, 2$. В результате начальное распределение деформируется $\mu_n \rightarrow \mu_n^*$ и, что важно, изменяется его ширина. Для компартментов LC_2 -типа процесс деформации реализуется дважды. Новые траектории, аналогично (9) и (10), образуются параллельным сдвигом соответствующего сегмента задающей траектории $\xi(t_0, t)$. Восстановим фиктивные участки вновь образовавшихся траекторий, рассматривая семейство функций (9) на интервале $t \in [\tau, t_e]$, где параметр определен на расширенном интервале $\tau \in [t_0, t_b]$, $t_b \geq t_a$. Пусть теперь $\xi(t_b, t)$ есть траектория последнего страта последнего за вегетационный период расширенного распределения μ_n^* , а ξ_b – ширина этого распределения $\xi_b = \xi(t_0, t_b)$, $\xi_b \geq \xi \geq 0$.

Рассмотрим далее две монотонно невозрастающие последовательности интегралов, которые получаются при фиксировании в (9) верхнего предела. При $t = t_{ph}$ получим

$$v_1(\tau) = \max \left\{ 0, \int_{\tau}^{t_{ph}} T_{эф.}(\Theta) d\Theta \right\},$$

$$\tau \in [t_0, t_b]. \quad (11)$$

Введем обозначение для первого члена последовательности при $\tau = t_0$: $\xi_{ph} = v_1(t_0)$. Очевидно, ξ_{ph} есть сумма эффективных температур, которую успевает набрать первый страт к моменту t_{ph} . Если теперь в (9) положить $t = t_e$, получим вторую последовательность

$$v_2(\tau) = \int_{\tau}^{t_e} T_{эф.}(\Theta) d\Theta, \quad (12)$$

здесь первый из интегралов есть просто величина теплового ресурса данного компартмента, $\xi_e = v_2(t_0) = \xi(t_0, t_e)$. Так как $t_{ph} < t_e$, из (9) следует, что для каждого τ : $v_1(\tau) < v_2(\tau)$.

In vivo и in vitro показано [5, 7], что если фаза чувствительности страта τ завершает развитие до порога t_{ph} , то доля диапаузирующих особей в данном страте равна нулю. Если траекторию страта τ , развивающегося по структуре LC_2 , характеризовать двумя интегралами $v_1(\tau)$ и $v_2(\tau)$, высказанное эмпирическое утверждение можно записать в форме

$$\Psi_n(v_1, \rho) \begin{cases} = 0, & \text{если } v_1(\tau) > T_{e'}^S, \\ > 0, & \text{если } v_1(\tau) \leq T_{e'}^S. \end{cases} \quad (13)$$

Здесь ρ – действующая плотность (термин введен в [1]). Количество диапаузирующих особей популяции определится к концу фазы чувствительности:

$$PN_{j+1}^d(0) = \int_{t_0}^{t_b} \Psi_n(v_1(\tau), \rho) \cdot \mu_n^*(\tau) d\tau. \quad (14)$$

Итак, доля диапаузирующих особей страта больше нуля, если фаза чувствительности завершает развитие после порога, однако страту должно хватить эффективной температуры для завершения жизненного цикла, т. е. должны выполняться и необходимые условия выживания (6). Этот момент можно учесть с помощью функции

$$\omega_n(v_2) \begin{cases} = 1, \text{ если } v_2(\tau) \geq T_{LC_j}, \\ > 0, \text{ если } v_2(\tau) < T_{LC_j}, \end{cases} \quad (15)$$

в результате величина зимующего запаса определится соотношением

$$PN_{j+1}^d(t_e^n) = \int_{t_0}^{t_b} \omega_n(v_2(\tau)) \cdot \Psi_n(v_1(\tau), \rho) \cdot \mu_n^*(\tau) d\tau, \quad (16)$$

$$\omega_n(v_2) \cdot \Psi_n(v_1, \rho) \begin{cases} = 0, \text{ если } v_1(\tau) > T_{e^j}, \\ = 0, \text{ если } v_2(\tau) < T_{LC_j}, \\ > 0, \text{ если } v_1(\tau) \leq T_{e^j}, v_2(\tau) \geq T_{LC_j}. \end{cases} \quad (17)$$

На рис. 5, б распределение μ_n^* соответствует моменту времени $t = t_e$. Из рис. 5, а легко видеть, что страты $\tau \in [t_0, \tau_1]$, соответствующие площади A_1 , развивались после порога и им хватило эффективного тепла для завершения жизненного цикла LC_1 . Для особей этих стратов выполняется третье условие в (17), они сформируют зимующий запас $LA_{j+1} \rightarrow PN_{j+1}^d$ и выживут. В то же время для стратов $\tau \in [\tau_1, t_b]$, площадь A_2 , выполняется второе условие в (15) и (17). Особи этой части популяции, очевидно, обречены.

Интересно отметить, что популяция при выборе адаптационной формы ведет себя как классическая машина Тьюринга и может быть задана в виде множества правил типа: если вход = $U : \{v_1(\tau), v_2(\tau)\}$ и состояние = $V : \{\rho\}$, то действие = $W : \{\omega_n(v_2(\tau)) \cdot \Psi(v_1(\tau), \rho)\}$. Конкретные значения интерполянта $\Psi(v_1)$ могут быть рассчитаны на основании экспериментальных данных [3, 5–7]. Учет влияния действующей плотности приводит к необходимости коррекции модели: $\Psi(v_1) \rightarrow \Psi(v_1, \rho)$, доля диапаузирующих особей критически зависит от текущей действующей плотности, которая, в свою очередь, определяется фазой градационного цикла локальной популяции, данные на этот счет можно найти в [1].

здесь t_e^n – астрономическая продолжительность вегетационного периода в n -м году. Таким образом, судьба τ страта при заданных фототермических условиях v_1 и v_2 в соответствии с моделью факультативной диапаузы определится произведением

ВЫЖИВАНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Существует три варианта ответа локальной популяции $[t_0, t_b]$ на вариацию фототермических условий: 1) популяция может полностью вырождаться, 2) полностью выживать, 3) либо содержать слои, вырождающиеся и выживающие по различным типам жизненного цикла. Выбор варианта определяется соотношением величин ξ_e , ξ_{ph} и ξ_b при заданных термических инвариантах: T_{LC_j} , T_{e^j} . Перечислим необходимые и достаточные условия выживания страта, слоя и популяции (все доказательства в [1]).

Утверждение 1. Страт локальной популяции $[t_0, t_b]$ будет выживать по структуре LC_j , если выполняются условия

$$\begin{cases} \xi(\tau, t_{ph}) \leq T_{e^j}^S, \\ \xi(\tau, t_e) \geq T_{LC_j}. \end{cases} \quad (18)$$

Утверждение 2. Пусть $\tau_1, \tau_2 \in [t_0, t_b]$ и $\tau_1 < \tau_2$, тогда особи слоя LC_j будут выживать по структуре, если справедливы условия

$$\begin{cases} \xi(\tau, t_{ph}) \leq T_{e^j}^S, \\ \xi(\tau_2, t_e) \geq T_{LC_j}. \end{cases} \quad (19)$$

Утверждение 3. В коммартменте с $\xi_e \geq T_{LC_j}$, $j = 1, 2$, локальная популяция будет

выживать одним слоем по структуре LC_j , если выполняются неравенства

$$\begin{cases} \xi_{ph} \leq T_e^{S_i} \\ \xi_b \leq \xi_e - T_{LC_j} \end{cases} \quad (20)$$

Введем безразмерный коэффициент гармонии

$$K_h = \frac{\xi_e - \xi_{ph}}{T_{LC_1} - T_e^{S_1}} \quad (21)$$

Исходя из определений величин ξ_e , ξ_{ph} и учитывая $T_{LC_1} - T_e^{S_j} = T_{LC_1} - T_e^{S_1}$, получим, что коэффициент гармонии всегда больше нуля. Будем называть компартмент дисгармоничным, если $K_h < 1$, и гармоничным – при $K_h \geq 1$. Оказывается:

Утверждение 4. В дисгармоничном компартменте локальная популяция вырождается.

Локальные фототермические условия гармоничного компартмента ξ_{ph} , ξ_e задают некоторую слоевую структуру потенциального выживания, которая реализуется в зависимости от величины ξ_b , которая существенно меняется в

популяционном цикле. В компартментах LC_1 -типа потенциально может реализоваться трехслойная структура (рис. 6 а).

Здесь из трех слоев выживает только второй – по структуре LC_1 (слой маркирован). Первый слой так называемый "перегретый", или гипертермичный $[t_0, \tau_1)$, вырождается, его страты удовлетворяют только второму условию в (19). Обозначим через ξ_c его ширину: $\xi_c = \max \{ 0, (\xi_{ph} - \max \{ (\xi_{ph} - \xi_b), T_e^{S_j} \}) \}$.

Третий слой $\tau_2 < t_b$ содержит страты, вырождающиеся из-за недостатка эффективного тепла.

В компартментах LC_2 -типа потенциально может реализоваться пятислойная структура (рис. 6 б), при этом выживают только второй (по LC_2) и четвертый слои (по LC_1), обозначим это как LC_2/LC_1 . Градационный рост величины ξ_b способствует расслоению популяции, увеличивая асинхронность развития стратов. При условии $\xi_b > T_{IM}$ может наблюдаться репродуктивная изоляция. Дальнейший рост ξ_b приводит к восстановлению синхронности развития стратов, но уже через период $\xi_b > T_{LC_1}$. В результате популяция расслаива-

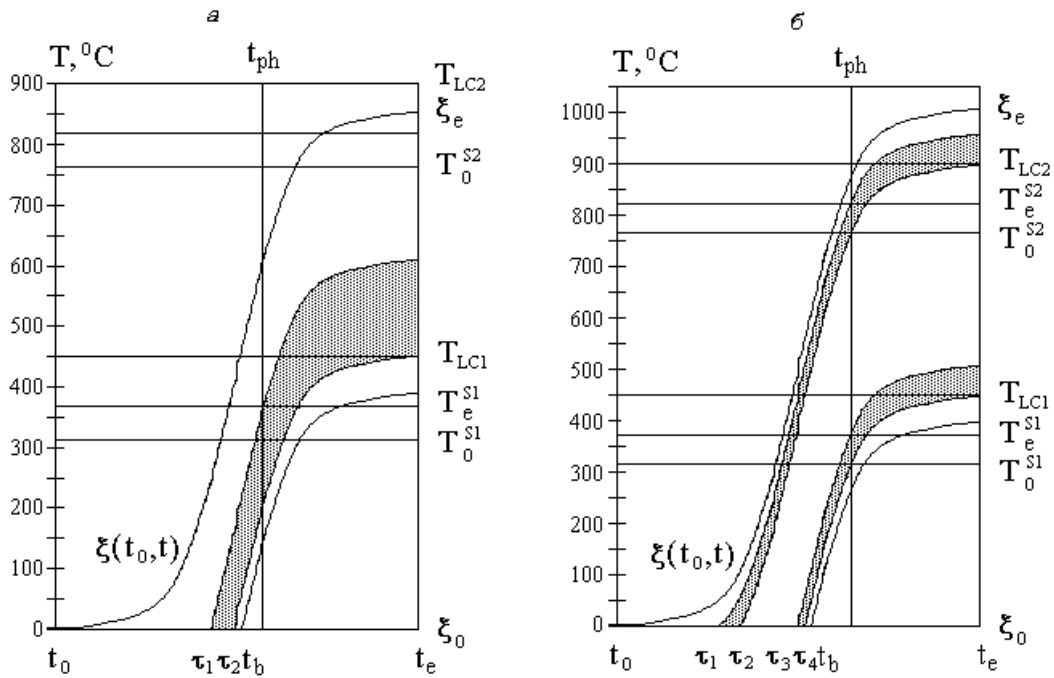


Рис. 6. Расслоение локальной популяции: а – трехслойная структура при $\xi_e \in [T_{LC_1}, T_{LC_2})$, $\xi_{ph} \in (T_e^{S_1}, T_e^{S_1} + \xi_e - T_{LC_1})$; б – пятислойная структура при $\xi_b > T_{LC_1} + \xi_c$.

ется по структуре жизненного цикла, однако это не исключает репродукционных взаимодействий.

Утверждение 5. В гармоничном компартменте LC_2 -типа локальная популяция выживает одновременно двумя слоями по структурам LC_2 и LC_1 , если $\xi_b > \xi_c + T_{LC_1}$.

ГРАДАЦИОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ АРЕАЛА

До настоящего времени существовали только достаточно противоречивые оценки пространственного распределения *L. sticticalis* [10, 11], полученные исходя из экологических наблюдений и не учитывающие градационный дрейф эндогенных параметров. Развитый формализм позволяет провести полный анализ эколого-географической структуры ареала, включая ее детальную реконструкцию для каждой фазы популяционного цикла [1].

Детализируем структуру ареала. Коэффициент гармонии разделяет территорию ареала на области гармонии и дисгармонии. При этом область гармонии можно охарактеризовать как область потенциального выживания вида, в том смысле, что всегда существует такой параллельный перенос $\Delta\xi$, при котором локальная популяция с задающей траекторией $\xi_{ph}^* = \xi_{ph} + \Delta\xi$, $\xi_e^* = \xi_e + \Delta\xi$ будет выживать. Для резидентов, очевидно, $\Delta\xi = 0$, вместе с этим $\Delta\xi > 0$ – для мигрантов с юга, и $\Delta\xi < 0$ – для мигрантов с севера. Однако область гармонии оказывается экологически неоднородной. Обобщая понятие гипертермичного слоя, в области гармонии можно выделить область гипертермии (по отношению к циклу LC_1), когда

$$\begin{cases} T_e^{S_j} < \xi_{ph} < T_e^{S_j} + (\xi_e - T_{LC_j}), \\ \xi_e > T_{LC_1}, \end{cases} \quad (22)$$

и область собственно выживания (неравенства утверждения 3 при $\xi_b = 0$). Назовем далее областью гипотермии геометрическое место точек $\{\xi_{ph}, \xi_e\}$ ареала

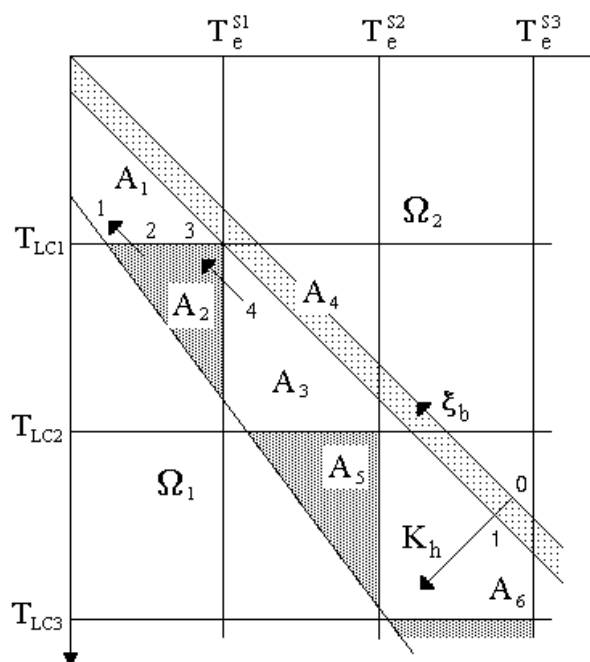


Рис. 7. Структура ареала популяционной системы при $\xi_e < T_{LC_3}$.

$$\begin{cases} T_e^{S_1} < \xi_{ph} < T_e^{S_1} + (\xi_e - T_{LC_1}), \\ \xi_e < T_{LC_1} \end{cases} \quad (23)$$

Имеет место утверждение [1].

Утверждение 6. Ареал популяционной системы в отсутствие миграций может состоять только из областей четырех типов: 1) гипотермии, 2) выживания по структуре LC_j , 3) области гипертермии и 4) дисгармонии.

Структура ареала имеет ясную геометрическую интерпретацию (рис. 7). Из (17) следует, что выживание страта τ полностью характеризуется числами $v_1(\tau)$ и $v_2(\tau)$, или точкой в соответствующих координатах. В то же время популяция $[t_0, t_b]$, с учетом (9) и (10), будет интерпретироваться как вектор $\langle v_1(t_0), v_2(t_0); v_1(t_b), v_2(t_b) \rangle$ длины ξ_b , параллельный прямой $v_1 = v_2$. Таким образом, все возможные варианты можно объединить на плоскости (v_1, v_2) , рис. 7. Здесь $\Omega_1(v_1 \geq v_2)$ и $\Omega_2(v_1 \leq a_1 \cdot v_2 - a_2)$ – области небологических значений переменных, a_1 и a_2 – некоторые экспериментальные параметры. Области Ω_1 и Ω_2 ограничивают до-

статочны узкий коридор значений v_1 и v_2 , в котором, собственно, и происходит развитие *L. sticticalis*. Вид выживает только в областях A_2 и A_5 соответственно, по структурам LC_1 и LC_2 , LC_2/LC_1 . Через A_1 обозначена область гипотермии, A_3 , и A_6 – области гипертермии, наконец, A_4 – область дисгармонии. Локальная популяция, соответствующая $\langle 1, 2 \rangle$, распадается на два слоя, первый из которых выживает по структуре LC_1 (слой маркирован), в то время как второй вырождается (см. рис. 5, *a*). Популяция, соответствующая вектору $\langle 3, 4 \rangle$, также содержит два слоя: первый перегретый (гипертермичный) вырождается, второй выживает по структуре LC_1 . Направление астрономического и биологического времени для популяций (см. рис. 7) указано стрелкой.

Рассмотрим теперь динамику структуры ареала системы в популяционном цикле. В фазах деградации и депрессии организация пространства системы определяется двумя обстоятельствами: 1) особи могут использовать для развития только локальный тепловой ресурс и, вместе с этим, 2) ширина распределения особей по возрастам ξ_b уменьшается от своего максимального значения в начале фазы деградации к минимальному в конце фазы депрессии. Таблица отражает пространственную структуру ареала Иртышско-Обской популяционной системы в фазах деградации и депрессии. Если здесь градусы эффективной температуры перевести в километры, получим карту распределения вида по ареалу. Легко видеть, что пространственное распределение в целом носит слоистый характер.

Выживание популяций *Loxostege sticticalis* L. в зависимости от фототермических условий

Фототермические условия области	Состояние популяции, структура по слоям	
	Фаза деградации, S_2^-	Депрессия, S_1
Область A_1 : $\xi_e < T_{LC_1}$, $\xi_{ph} > T_e^{S_1}$ $\xi_{ph} < T_e^{S_1} + \xi_e - T_{LC_1}$	Популяция вырождается	Популяция вырождается
Область A_2 : $\xi_e \in [T_{LC_1}, T_{LC_2})$, $\xi_{ph} \leq T_e^{S_1}$	1-й – выживает LC_1 2-й – вырождается	Популяция выживает по структуре LC_1
Область A_3 : $\xi_e \in [T_{LC_1}, T_{LC_2})$, $\xi_{ph} > T_e^{S_1}$ $\xi_{ph} < T_e^{S_1} + \xi_e - T_{LC_1}$	1-й – вырождается, 2-й – выживает LC_1 , 3-й – вырождается	Популяция вырождается
Область дисгармонии A_4 : $\xi_e \in [T_{LC_j}, T_{LC_{j+1}})$, $\xi_{ph} > T_e^{S_j} + \xi_e - T_{LC_j}$	Популяция вырождается	Популяция вырождается
Область A_5 : $\xi_e \in [T_{LC_2}, T_{LC_3})$, $\xi_{ph} \leq T_e^{S_2}$	1-й – выживает LC_2 , 2-й – вырождается 3-й – выживает LC_1 4-й – вырождается	Популяция выживает по структуре LC_2
Область A_6 : $\xi_e \in [T_{LC_2}, T_{LC_3})$, $\xi_{ph} > T_e^{S_2}$ $\xi_{ph} < T_e^{S_2} + \xi_e - T_{LC_2}$	1-й – вырождается, 2-й – выживает LC_2 3-й – вырождается, 4-й – выживает LC_1 5-й – вырождается	Популяция вырождается

В течение фазы деградации и особенно депрессии северная часть ареала (область A_1) – безжизненна, так как здесь не выполняются необходимые условия выживания популяций. Южнее располагается полоса жизни (область A_2), где вид формирует зимующий запас, развиваясь по структуре LC_1 . Вторая полоса жизни (область A_5) со структурами развития LC_2 и LC_2/LC_1 располагается после коридора, образованного областями гипертермии (область A_3) и/или дисгармонии (область A_4). Количество слоев для каждой зоны определяется величиной ξ_b конкретной локальной популяции. К концу депрессии ξ_b достигает своего минимального значения, что наряду с вариациями фототермических условий приводит к изреживанию ареала популяционной системы. В результате, накануне очередного подъема численности фитофаг сохраняется только в областях оптимума, т. е. компартментах-резервациях, в основном LC_2 -типа.

В продромальной фазе и в первой половине эруптивной фазы в процесс организации пространства включается еще один фундаментальный фактор – миграции. Возникают очаги миграционного происхождения – компартменты, где мигранты способны сформировать зимую-

щий запас. К территориям такого типа помимо областей выживания могут быть также отнесены области гипертермии и даже часть области гипотермии с $\xi_e < T_{LC_1}$.

Данный феномен обусловлен тем обстоятельством, что мигранты по сравнению с резидентами могут использовать для развития тепловой ресурс всех компартментов по маршруту миграции. Так как перенос осуществляется в состоянии анабиоза при температуре близкой к биологическому нулю, в процессе миграций у особой будет меняться только астрономическое время. В результате во временной плоскости (t, ξ) компартмента акцептора соответствующая мигрантам траектория начнется на прямой зарождения генерации $\xi = \xi_{G_j}$ и будет повторять траекторию первого возрастного страта популяции резидентов с некоторым сдвигом $\delta = \xi_{G_j} - \xi(t_0, t_{M_0})$, рис. 8.

Здесь t_{M_0} – астрономическое время прибытия первого страта миграционного потока в компартмент акцептор, t_{M_e} – восстановленное время последнего страта с учетом деформации распределения потока мигрантов в период репродукции, обозначим через ξ_m ширину миграционного потока, $\xi_m = \xi(t_{M_0}, t_{M_e})$. Дальнейшая судьба мигрантов, т. е. условие их закрепления (выживания) в данном компартменте, полностью определяется критерием выживания слоя $[\tau_1, \tau_2]$ по структуре LC_j (19), необходимо только учесть сдвиг δ .

Утверждение 6. Миграционный поток (δ, ξ_m) будет полностью выживать по структуре LC_j в компартменте с фототермическими условиями

$$\begin{cases} \xi_{ph} \leq T_{eI}^S - \delta, \\ \xi_e \geq T_{LC_j} - \delta + \xi_m. \end{cases} \quad (24)$$

Если график эффективной температуры компартмента донора опережает график эффективной температуры компартмента акцептора, возможен эффект миграционного расширения ареала на север (см. рис. 8).

Утверждение 7. В период территориальной экспансии ареал популяционной системы

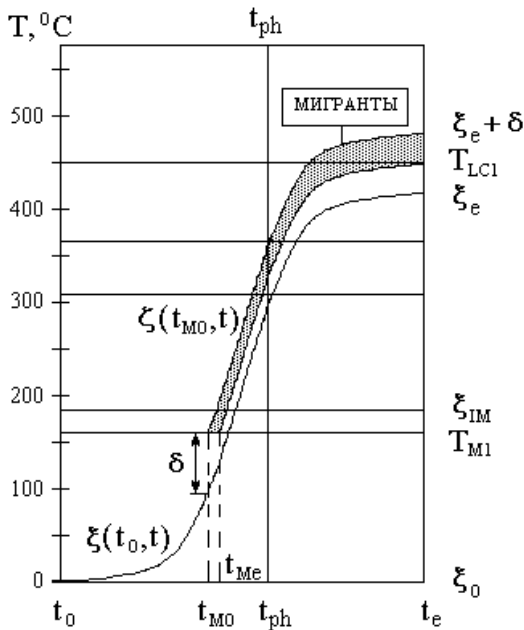


Рис. 8. Миграции типа $LC_2 \rightarrow LC_1$, эффект миграционного расширения ареала на север.

может потенциально расширяться на север на величину $\Delta\xi \leq T_{M_1}$.

Здесь T_{M_j} – биологическое время агрегации и активного включения имаго в миграцию $T_{M_j} = T_{PP} + T_M + (j - 1) \cdot T_{LC_1}$, $T_{M^*} < T_{IM}$ (см. табл. 1 и 2 в [1]).

РЕЗУЛЬТАТЫ И КОММЕНТАРИИ

Упорядочим основные результаты.

1. Для описания годовой динамики взаимодействующих популяций *L. sticticalis* используются две временные характеристики: астрономическое и биологическое время. С учетом свойства поливольтинности популяционная система фитофага представляется как дискретная система компартментов LC_1 - и LC_2 -типа.

2. Компартментность (кластерность) популяционной системы возникает естественно и обусловлена композицией эффектов немонотонности коэффициента размножения относительно 1) плотности популяции и 2) фототермических условий (подробнее в [1]).

3. Бифуркация структур жизненного цикла рассматривается как плотностнозависимая фототермическая перестройка, обеспечивающая климатическую адаптацию к условиям конкретного компартмента. Вариант развития $LA \rightarrow PN$ максимизирует локальную скорость роста популяции за счет перехода от моновольтинности к поливольтинности, в то время как вариант $LA \rightarrow PN^d$ обеспечивает закрепление вида в компартменте.

4. Выбор варианта $LA \rightarrow PN^d$ формализуется как феноменологическая модель короткодневной факультативной диапаузы, решающей проблему начальных условий годовой динамики вида в компартменте.

5. Вводится количественный критерий – коэффициент гармонии, позволяющий провести классификацию компартментов популяционной системы. Показывается, что структура ареала в целом имеет "слоистый" характер и определяется, с одной стороны, текущими фототермическими условиями (ξ_{ph} , ξ_e), с другой – существенно зависит от фазы популяционного цикла ξ_b .

6. В фазах деградации и депрессии (т. е. в отсутствие миграций) ареал популяционной системы состоит из областей четырех типов: 1) области гипотермии, 2) области выживания по жизненному циклу LC_j , 3) области гипертермии и 4) области дисгармонии.

7. В продромальной и эруптивной фазе в областях выживания, гипертермии и гипотермии возникают очаги миграционного происхождения, наблюдается феномен миграционного расширения ареала.

8. Области выживания по жизненному циклу LC_j могут быть источниками миграций при условии $\rho \geq \rho^*$, в то же время в фазе депрессии области гипотермии, гипертермии и дисгармонии образуют зону стока.

9. Фаза деградации обусловлена в первую очередь эффектом разрушения климатической адаптации, что приводит к катастрофическому падению процента диапаузирующих пронимф в ответ на высокий уровень действующей плотности.

10. Градационный рост ξ_b инициирует расслоение популяций на фракции по скорости развития: в компартментах LC_2 -типа появляются фракции, развивающиеся по структуре LC_1 . Расслоение на фракции можно рассматривать как специфический механизм дальнейшего снижения скорости роста численности в популяционной системе.

11. В фазе депрессии при $\xi_b \rightarrow \min$ наблюдается процесс изреживания пространственной структуры. Области гипертермии становятся безжизненными, в результате вид сохраняется только в полосах жизни – областях A_2 и A_5 , развиваясь здесь строго по структурам LC_1 - и LC_2 -типа соответственно.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 96-04-49935 и № 98-04-49583.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. Н. Башев, Динамика взаимодействующих популяций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L.: фазы деградации и депрессии, Новосибирск, 1998. (Препринт / РАН. Сиб. отд-ние. ИВМиМГ; № 1126).
2. А. Н. Башев, И. Б. Кнорр, Системное моделирование экологических процессов, Новосибирск, ВЦ СО АН СССР, 1991, 3–27.
3. А. Х. Саулич, Т. А. Волкович, Н.И. Горышин, Зоол. журн., 1983, **62**: 11, 1663–1680.

4. Т. В. Кинд, *Энтомолог. обзор.*, 1994, **73**: 3, 521–539.
5. А. С. Данилевский, Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых, Л., ЛГУ, 1961.
6. Т. А. Волкович, Н. И. Горышин, *Докл. АН СССР*, 1982, **267**: 1, 240–242.
7. Н. И. Горышин, А. Х. Саулич, Т. А. Волкович, Фототермические адаптации лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L., Л., ЛГУ, 1986, № 2929, В86, УДК 595.7:591.542, рук. деп. ВИНТИ.
8. М. Г. Садовский, Ю. Л. Гуревич, Н. С. Мануковский, Динамика химических и биологических систем, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1989, 213–230.
9. Е. Н. Громозова, М. Г. Садовский, Эволюционное моделирование и кинетика, Новосибирск, ВО "Наука", Сиб. изд. фирма, 1992, 161–175.
10. И. Б. Кнорр, Автореф. дис. ... д-ра. с./х. наук, Новосибирск, 1993.
11. Luo Li-zhi, Li Guang-bo, *Kunchong xuebao-Acta entomol. sin.*, 1993, **36**:4, 459–464.
12. И. Б. Кнорр, А. Н. Башев, А. А. Алексеев, Е. И. Киров, *Энтомолог. обзор.*, 1993, **72**: 2, 268–274.

Organization of the Space of Interacting Populations of the Beet Webworm *Loxostege sticticalis* L.

A. N. BASHEV

The gradation dynamics of the Ivtysh – Ob beet webworm (*Loxostege sticticalis* L.) population is studied in the space organization aspect.

The population system dynamics is analyzed on three time scales. The minimal scale is determined by the diapausing process which is considered a photothermal adaptive rearrangement. In this connection, a phenomenological model of short-day facultative diapause is formulated where the astronomic and the biological time of the local population are brought into accordance. This model solves the problem of fixation of the population in the compartment and naturally supplements the models of annual dynamics of the phytophage (the second time scale). However, the proportion of diapausing individuals critically depends also on the level of the actual density that changes in the gradation cycle (the third time scale). The migration interaction of compartments is also an event of the gradation cycle.

The harmony coefficient as a quantitative criterion for analysis of the spatial structure of the areal is introduced, and a dynamic classification of the spatial structure components, as well as an algorithm of its reconstruction for each phase of the gradation cycle, are proposed.