

Волны миграции и пространственная динамика насекомых-фитофагов

Ф. С. БЕРЕЗОВСКАЯ*, Н. В. ДАВЫДОВА**,
А. С. ИСАЕВ*, Г. П. КАРЕВ*, Р. Г. ХЛЕБОПРОС***

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117418 Москва, ул. Новочеремушинская, 69

**Московский физико-технический институт
141700 Долгопрудный, Институтский переулок, 9

***Институт биофизики СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

АННОТАЦИЯ

В работе моделируются возникновение и динамика волн размножения в популяции фитофагов. Основное внимание уделено изучению эффектов миграции насекомых с учетом нелинейной зависимости скорости миграции от плотности популяции, влиянию этих эффектов на пространственные особенности расселения и вспышки численности.

Математическая задача состоит в исследовании волновых решений уравнения "реакция-диффузия-конвекция". Методами теории бифуркаций найдены все возможные решения модели и оценена скорость их распространения; описаны свойства решений модели при "увеличении нелинейности" конвекции. На основании анализа параметрического портрета модели приведены возможные сценарии распространения вспышки численности.

ВВЕДЕНИЕ

Вспышки численности насекомых-фитофагов могут распространяться на большие территории, вызывая гибель насаждений или снижение их продуктивности. В лесах бореальной зоны отрицательные последствия вспышек соизмеримы с воздействием лесных пожаров. Об этом свидетельствуют массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Сибири [1], черного пихтового усача [2], елового почкоеда в хвойных лесах Северной Америки [3] и др.

Традиционное рассмотрение динамики массовых размножений насекомых опирается на представление о случайных ("диффузионных") потоках. В то же время можно предположить, что у многих видов в результате естественного отбора выработались механизмы направленных

миграций, обеспечивающих эффективное увеличение численности популяции. В предлагаемой модели простейшим образом учитываются особенности внутривидовых взаимодействий фитофагов, возникающие в силу неоднородности локального расселения насекомых, которое зависит от состояния кормовой базы. Это позволяет оценить качественное влияние параметров среды (в том числе антропогенных факторов) на развитие вспышки и ее продолжительность.

Для рассмотрения этого феномена ограничимся случаем одномерного "физического пространства". Такая модель позволяет описать многие характерные особенности динамики популяций; она имеет прямое отношение и к реальным ситуациям, особенно при распространении насекомых в экологически однородном

пространстве, например по руслу рек и др., когда направленные миграции насекомых вызываются, в частности, конвекционными воздушными потоками и градиентом температур.

В случае одномерной пространственной переменной r модель динамики популяции фитофагов принимает вид уравнения типа "реакция-диффузия-конвекция":

$$u_t = F(u) + \mu(u)u_r + Du_{rr},$$

где u – плотность популяции фитофага, t – время.

Основное внимание в работе уделяется изучению эффектов возникновения и распространения вспышек с учетом нелинейной зависимости скорости конвекции от плотности популяции. Анализ поведения модели проводится методами теории бифуркаций и выражается в построении и исследовании ее параметрического портрета в пространстве параметров ("скорость волновых решений", "коэффициенты модели").

МЕСТО ФИТОФАГА В ЛЕСНОМ СООБЩЕСТВЕ. ОСНОВНЫЕ ДОПУЩЕНИЯ

Популяция фитофагов является элементом сложной лесной экосистемы. В первом приближении динамику популяции фитофагов можно рассматривать и изолированно от остальных компонентов экосистемы при следующих основных допущениях.

Основные "вертикальные" связи фитофагов в лесной экосистеме осуществляются с кормовой базой (древесно-кустарниковая растительность) и комплексом естественных врагов (хищники, паразиты). Поскольку длительность жизни древостоя много больше длительности жизни насекомых, при рассмотрении динамики численности фитофагов можно, *при определенных допущениях, считать состояние кормовой базы постоянным**.

Хищники и паразиты выполняют в экосистеме регуляторную роль, увеличивая смертность фитофагов. Во время вспышки численности хищники "не справляются со своими функциями" в связи с чем и возникает "эффект ускользания" [5, 6]. При этом численность таких

крупных хищников, как птицы, меняется значительно медленнее численности фитофагов, т. е. в первом приближении их численность можно считать относительно постоянной. Роль энтомофагов более сложна. При исследовании фитофагов можно для начала ограничиться случаем "хорошо приспособленного хищника", динамика численности которого не порождает новых эффектов в динамике численности фитофага, т. е. определяется ситуацией так называемого *узкого фазового портрета*, см. [5, 7].

Замечание

Локальная динамика системы "фитофаг-энтомофаг" в более общем случае ("широкий фазовый портрет") подробно анализировалась многими авторами (см., например, [6, 8–10]). Изучение пространственной динамики в этой более сложной ситуации рассматривается как одна из последующих задач.

Жизненный цикл насекомых обладает рядом особенностей: дискретностью развития (~1–2 года), синхронностью формирования структурного состава популяции (время рождения и смерти разных особей) и др. Адекватным аппаратом описания подобного рода процессов являются разностные уравнения с запаздыванием. Учитывая, однако, что характерные времена интересующих нас процессов (длительность вспышки размножения) существенно больше цикла жизни отдельной особи, можно исключить роль дискретности и запаздывания и использовать аппарат дифференциальных уравнений. Обоснование возможности такого подхода – в работах [4, 7].

МОДЕЛЬ ЛОКАЛЬНОЙ ДИНАМИКИ

Важнейшей характеристикой динамики численности популяции является коэффициент относительного размножения Q . Если обозначить через u плотность популяции, то $Q = u_t / u$.

Известно, что популяции насекомых относятся к популяциям типа Олли, т. е. имеют выделенную плотность (плотность Олли [11]), при которой величина Q максимальна. Характерной особенностью динамики популяции Олли является возможность существования в двух устойчивых равновесных состояниях u_1 , u_2 . В этом случае существует нижняя критическая плотность популяции $u_{кр}$: при начальной

* Более корректно эти положения сформулированы как принцип стабильности подвижных экологических систем [4].

плотности ниже критической плотность популяции стремится к $u = u_1$ (и популяция вымирает, если $u_1 = 0$); при начальной плотности выше критической популяция живет при плотности близкой к $u = u_2$.

Самая простая аппроксимация коэффициента относительного размножения в популяциях типа Олли – квадратичный полином, который после масштабирования может быть представлен в виде:

$$Q(u) = -\beta + 2u - u^2 \quad (\beta > 0).$$

При такой записи плотность Олли становится равной единице, а соответствующий ей максимальный коэффициент относительного размножения равен $1-\beta$ ($\beta < 1$). Скорость размножения u_t оказывается кубичным полиномом $f(u) = uQ(u)$, и уравнение локальной динамики принимает вид [12]

$$u_t = f(u) = u(-\beta + 2u - u^2).$$

В этой модели (не учитывающей возможные перемещения особей) ниже устойчивое состояние равновесия $u_1 = 0$. Известно, что насекомые (популяции подвижных особей) могут существовать с несколькими равновесными плотностями [3, 4, 9]. Простейшим образом существование нижнего ненулевого равновесия можно отразить добавлением параметра α к функции $f(u)$: $F(u) = f(u) + \alpha$. Модель, описывающая локальную динамику популяции, принимает вид (рис. 1):

$$u_t = F(u), \tag{1}$$

$$F(u) = -\beta u + 2u^2 - u^3 + \alpha \quad (0 < \beta < 1)$$

Параметр α далее будем называть параметром внешней миграции.

Замечание.

В работе [9] для исследования локальной динамики популяции Spruce Budworm (являющейся популяцией типа Олли) предложена модель с четырьмя состояниями равновесия с плотностями $u_0 < u_1 < u_{kr} < u_2$, из которых ниже (с плотностью $u_0 = 0$) – неустойчивое, т. е. служит "источником". При изучении динамики плотностей больших u_1 для нас важен не конкретный механизм реализации эффекта Олли, а лишь факт его существования и отличие от нуля трех равновесных плотностей. Этим требованиям и удовлетворяет модель (1), поведение

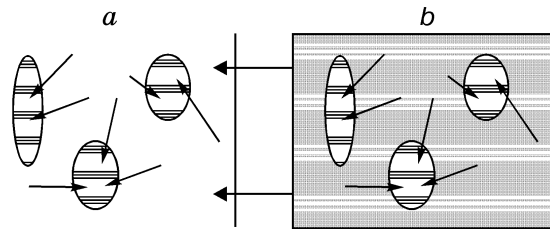


Рис. 1. Расселение с плотностью Олли:

а – пятна уплотнения, б – пятна разреживания плотности популяции. Из областей переуплотненности насекомые перелетают в области разреживания.

ние которой лишь при малых плотностях u отличается от поведения упомянутой модели [9].

Заметим, что именно при малых плотностях сказывается интересная особенность популяции подвижных особей – способность собираться в "пятна" расселения [13], в которых плотность популяции близка к плотности Олли (см. рис. 1), а значит, коэффициент относительного размножения максимален для каждой особи. Это свойство дает эффект резкого увеличения скорости размножения популяции, в определенном смысле эквивалентного прилету насекомых с других участков. Однако полное изучение этого эффекта далеко выходит за рамки данной работы.

Динамика двухпараметрической модели (1) весьма проста и полностью определяется корнями u_i полинома $F(u)$. Параметрический портрет модели изображен на рис. 2. Здесь область

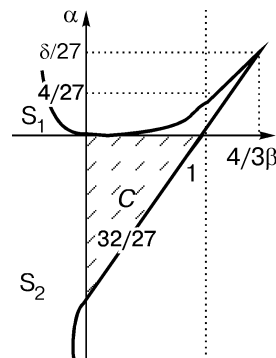


Рис. 2. Область бистабильности ограничена линиями кратности S_1 и S_2 , на которых сливаются корни u_1 , u_{kr} и u_2 полинома $F(u)$: $\alpha = 2(9\beta - 8 \pm (4 - 3\beta)^{3/2})/27$; штриховая линия C отвечает стоячей волне-перепадку в уравнении (2).

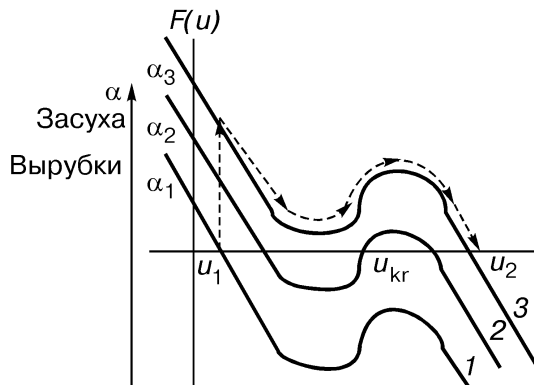


Рис. 3. Механизм локальной вспышки.

При увеличении параметра миграции α популяция переходит из нижнего стационарного состояния в верхнее. Это и есть вспышка.

бистабильности представляет собой криволинейный угол, вне которого уравнение имеет одно и притом устойчивое равновесие, а внутри — три равновесия, из которых два устойчивых.

Рассмотрим ситуацию для видов с узким фазовым портретом и двумя потенциальными стабильными состояниями. Обычно популяции этих насекомых в лесу живут в нижнем равновесии (стабильном состоянии), а вспышка численности есть *переход к верхнему равновесию* (метастабильному состоянию). Что вызывает такую локальную вспышку численности? Во-первых, приток насекомых из соседних участков, обусловленный улучшением кормовой базы (вследствие засухи, антропогенных воздействий и пр.). Типичная последовательность событий отражена на рис. 3. При малом притоке (малом значении параметра α) имеется только нижнее равновесие (см. рис. 3, кривая 1). При усилении "привлекательности деревьев" приток увеличивается (см. рис. 3, кривая 2). Переход в верхнее устойчивое равновесие осуществляется после превышения плотности популяции некоторого критического значения. При увеличении параметра α нижнее равновесие может исчезнуть (см. рис. 3, кривая 3), что соответствует реализации вспышки*.

*В реальности лесная экосистема "не доводит себя до такого состояния" — насекомые начинают разлетаться уже в разгар вспышки.

Выяснение механизмов пространственного формирования вспышки в глобальную является одной из фундаментальных проблем лесной экологии [2]. Некоторые аспекты этой проблемы связаны с пространственной динамикой насекомых. Она определяется потоками, возникающими под воздействием "внешних" и "внутренних" факторов.

Укажем на некоторые общие положения. Имеются внутривидовые потоки, движущиеся от большей плотности к меньшей (см. рис. 1), а также направленные, аналогичные конвекционным потокам в биохимических системах**. Начиная с классических работ Колмогорова, Петровского, Пискунова, (1937), Фишера (1937), первые отражаются добавлением в уравнение (1) диффузионного члена Du_{rr} (здесь r — одномерная пространственная переменная, D — коэффициент диффузии, который будем считать постоянным). Направленные миграции (конвекция или таксис) описываются включением конвекционного слагаемого μu_r [14, 15]. При исследовании динамики на одномерной пространственной переменной следует учесть распространение насекомых на значительные расстояния под действием факторов среды, например ветра или особенностей ландшафта. Отметим, что обычно скорость перемещения направленных потоков насекомых относительно невелика (не более 50–80 км/год) и зависит от миграционных особенностей отдельных видов [2, 16]. Из результатов наблюдений следует, что при этом насекомые размножаются и конкурируют между собой ("живут обычной жизнью"), а значит, миграционный поток H зависит от плотности популяции: $H = H(u)$; он может быть аппроксимирован кубичным полиномом по тем же соображениям, что и функция $F(u)$. Тогда скорость $\mu(u) = H(u)_u$ — квадратичный полином (формально это означает, что в разложении $\mu(u)$ по степеням u оставляются только три первых члена).

** Наличие этого последнего механизма приводит к широкому распространению вида, а значит, дает преимущество при естественном отборе [17]. Поэтому это свойство закрепилось в процессе эволюции и отличает динамику "живой системы" от динамики неживой (например, волн горения).

Итак, простейшая модель, описывающая динамику пространственно распределенной популяции насекомых, принимает вид*

$$u_t = F(u) + \mu(u)u_r + Du_{rr}, \quad (2)$$

где функции

$$F(u) = -\beta u + 2u^2 - u^3 + \alpha, \quad \mu(u) = \\ = \mu_0 + \mu_1 u - \mu_2 u^2,$$

μ_0, μ_1, μ_2 – положительные числа.

Совместный учет градиентных потоков и потоков в выделенном направлении (в силу условий среды) позволяет в модели отразить лишь "тенденцию" возникающего направленного потока, которая выражается произвольностью коэффициентов μ_1, μ_2 . Естественно предполагать, что эти коэффициенты, описывающие "нелинейные добавки", малы по сравнению с параметром μ_0 – основной характеристикой крупномасштабных направленных потоков.

Параметр μ_0 назовем параметром направленной миграции.

СТРУКТУРА ВОЛНОВЫХ РЕШЕНИЙ МОДЕЛИ

Масштабной заменой переменных $r \rightarrow r/\sqrt{D}$ добьемся того, чтобы в уравнении (2) коэффициент при диффузионном члене стал равным единице. Исследование волновых решений модели будем проводить с помощью соответствующей ей автомодельной системы:

$$U_x = V, \quad (3)$$

$$V_x = Vg(U) - F(U),$$

где $x = r + C_t$ (C – скорость движения волновых решений модели (2) вдоль пространственной координаты), $U = v(x)$,

$$g(U) = C - \mu(U) \cong C\mu - \mu_1 U + \mu_2 U^2, \quad (4)$$

($C\mu = C - \mu_0$).

В зависимости от параметров α, β (см. рис. 2а) система (3) имеет от одной (седло) до трех (два седла – неседло) особых точек на плоскости (U, V) . Абсциссы координат особых точек – корни полинома F . При изменении параметров α, β, C_μ происходят перестройки структуры расположения фазовых кривых: устойчивость

неседловой особой точки, взаимное расположение сепаратрис седловых особых точек, число и устойчивость предельных циклов.

Хорошо известно соотношение между волновыми решениями уравнения (2) и фазовыми кривыми ее автомодельной системы: пространственно однородным решениям отвечают равновесия автомодельной системы; волнам-перепадам – гетероклинические, а волнам-импульсам – гомоклинические траектории, периодическим по пространству решениям – предельные циклы системы (3).

Таким образом, описание возможных волновых решений модели (2) свелось к анализу фазовых портретов системы (3). В нашем случае, когда $F(u)$ – кубический, а $\mu(u)$ – квадратичный полиномы, этот анализ удастся провести достаточно полно в силу следующего обстоятельства. Система (3) представляет собой нормальную форму бифуркации коразмерности 3 "трехкратное нейтральное равновесие (случай седла)", реализующейся вблизи параметрической точки $(\alpha, \beta, C_\mu) = (0, 0, 0)$ при фиксированных ненулевых значениях остальных коэффициентов системы [18]. Срезы стандартной бифуркационной диаграммы системы (3) на плоскость (α, C_μ) для произвольных положительных β (и малых (μ_2) приведены на рис. 4.

Воспользуемся результатами работы [18] и опишем фазово-параметрическое поведение автомодельной системы (3), представленное на рис. 4, с.

При произвольных малых фиксированных значениях параметров μ_1, μ_2 параметрическое пространство (α, β, C_μ) разбивается на 12 областей топологически различного фазового поведения. Граничным поверхностям между областями отвечают бифуркации коразмерности 1**:

(рождение) слияние пары фазовых точек – поверхность $S (S_1, S_2)$,

сепаратрисное (гетероклиническое) соединение двух седловых точек – поверхности L_1, L_2 ,

образование петель сепаратрис (гомоклинических траекторий) каждой из седловых точек – поверхности P_1, P_2 ,

бифуркация Хопфа, при которой смена устойчивости неседловой особой точкой сопро-

* Формальный вывод уравнения (2) см. в работе [14].

**На плоском срезе (см. рис. 5) поверхности изображаются линиями, а линии их пересечения – точками.

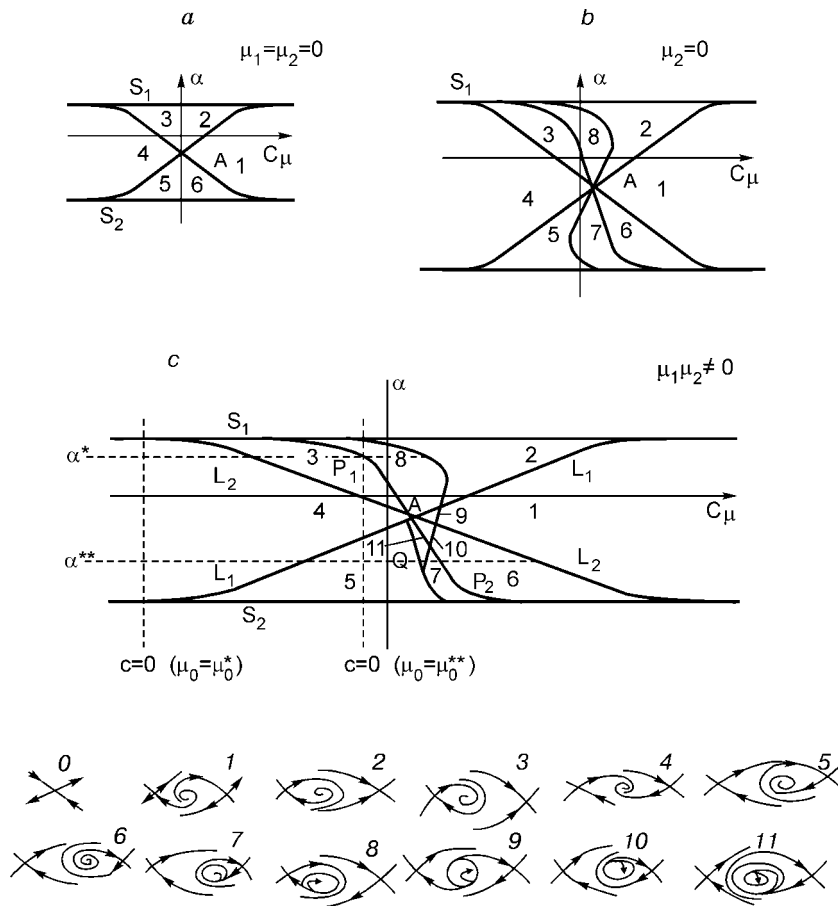


Рис. 4. Бифуркационные диаграммы системы (3) для различных значений коэффициентов μ_1, μ_2 . (Смысл граничных линий объяснен в тексте). Пунктиром отмечены изохроны $C = 0$ для разных значений μ_0 , точечные линии отвечают разным "уровням" параметра α .

вождается рождением (исчезновением) малых автоколебаний – поверхность H ,

возникновение (исчезновение) пары предельных циклов с разными амплитудами – поверхность C .

Линиям пересечения поверхностей отвечают бифуркации коразмерности 2, среди которых выделим ту, которой отвечает пересечение поверхностей гомо- и гетероклиничности (точка A на портрете).

Возвращаясь к исходной задаче, получаем следующее утверждение.

Уравнение (2) в области бистабильности наряду с пространственно однородными решениями обладает широким спектром волновых пространственно неоднородных решений, и эти решения систематизированы бифуркационной диаграммой.

РОЛЬ МИГРАЦИОННЫХ ПОТОКОВ. СКОРОСТЬ И ФОРМА ВОЛН-ПЕРЕПАДОВ

Полезно оценить "роль" каждого из слагаемых модели (2) в структуре параметрического портрета [17, 19].

При $\mu(u) \equiv 0$, а также $\mu(u) = \mu_0 \neq 0$ система (3) гамильтонова для $C = 0$ и $C = \mu_0$, соответственно. В обоих случаях у нее имеются негрубые гомо- и гетероклинические траектории и семейство предельных циклов (рис.4, а, 5). "Включение" члена $\mu_1 u$ "порождает" в системе бифуркацию Андронова-Хопфа (линия H на портрете), а с ней и области грубых автоколебаний (рис. 4, b, 5). Здесь негрубой остается лишь "точка" пересечения кривых H, L_1, L_2, P_1, P_2 . Наконец, учет члена $\mu_2 u^2$ в функции μ_i ($\mu_2 \neq 0$) "раздувает" точку A и приводит к параметрическому портрету (рис. 4, с, 5), отражающему структурную устойчивость системы в

некоторой окрестности нулевых значений параметров α, β, C_μ [18].

Таким образом, конвективный член $\mu(u)u_r$ отвечает за существование и характер немонотонных волн в системе. Исходя из бифуркационной диаграммы, можно оценить "широту" спектра скоростей этих решений. Скорости немонотонных волн не превосходят скоростей волн, отвечающих линиям P и H на параметрическом портрете, и, следовательно, скоростей волн-перепадов, отвечающих линиям L_1, L_2 (их уравнения имеются в приложении).

Заметим теперь, что на всех параметрических портретах (см. рис. 4) имеются бифуркационные границы S (S_1, S_2) и L_1, L_2 .

Кривые S выделяют область с тремя особыми точками; она "наследуется" системой (2) от ее локальной части (см. рис. 2), именно в этой области и возникают всплески численности. Кривые L_1, L_2 отвечают волнам-перепадам с максимально возможными амплитудами $|u_1 - u_2|$ (рис. 5). Среди всех описанных выше волновых решений модели (2) они играют особую роль: в каждый момент времени фронт такой волны делит пространство r на два домена – "с заселенностями близкими к u_1 и к u_2 ". Положив, для определенности, $u(-\infty) = u_1, u(+\infty) = u_2$, заметим, что волне размножения отвечают положительные скорости движения C (движение

справа налево), волне вымирания – отрицательные.

Кривые L_1, L_2 лежат в области бистабильности, и, следовательно, волна-перепад возникает только тогда, когда в какой-либо точке пространства возникает локальная вспышка численности.

Перерастет ли локальная вспышка в глобальную? В рамках данной модели удастся оценить скорость и направление движения волны-перепада в зависимости от параметров миграций.

Скорость каждой такой волны в линейном приближении по параметрам α, μ_1, μ_2 может быть представлена в виде (см. приложение)

$$C = C_0 + \mu_0 + k_1\mu_1 + k_2\mu_2, \quad (5)$$

где C_0 – скорость волны, реализующейся в модели при $\mu(u) \equiv 0$:

$$C_0 = \sqrt{2 - 3/\sqrt{2}u_0 + 3/\sqrt{2}k\alpha}, \quad (6)$$

$$u_0 = 1 - \sqrt{(1 - \beta)}, \quad \bar{k} = 1/F'(u_0) > 0,$$

а коэффициенты k_1, k_2 выражаются через значение u_{kr} среднего ("критического") корня полинома F :

$$k_1 = (1 + u_{kr}/2)/2, \quad k_2 = (\alpha/u_{kr} - (2 + u_{kr})/5, \quad F(u_{kr}) = 0. \quad (7)$$

Можно оценить высоту h волны-перепада в зависимости от параметра α . (Функция $\mu(u)$ не влияет на высоту h .) В линейном приближении по α имеем:

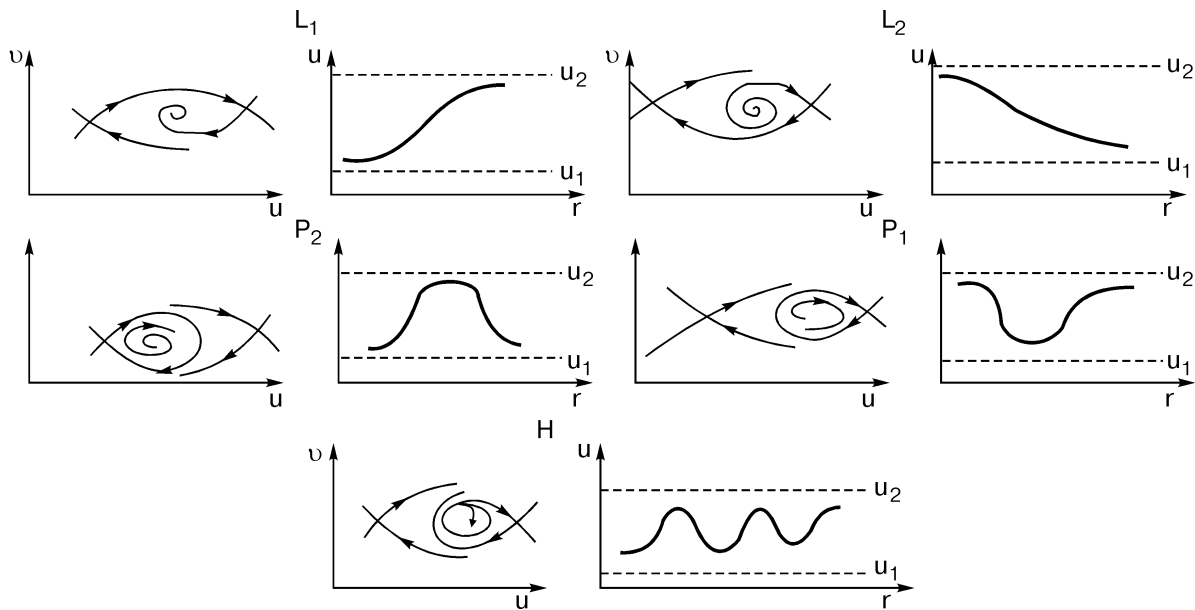


Рис. 5. Соотношение между фазовыми кривыми системы (3) и волновыми решениями уравнения (1).

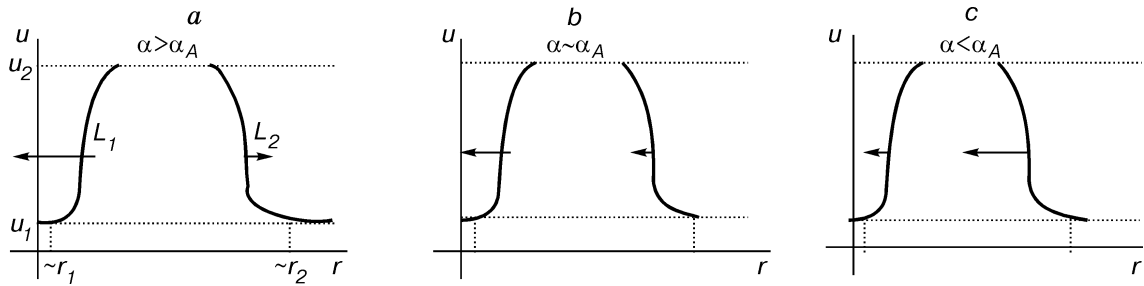


Рис. 6. Возможные сценарии распространения волн-перепадов (размножения и вымирания) от локальной вспышки.

$$h(\alpha) = h_0 + k_3 \alpha, \quad (8)$$

где $h_0 = 2 - u_0$, $k_3 = 2/u_0 (2 - u_0) - k$.

Формулы (5–8) показывают, что существование как локальных миграций, так и плотностно-зависимого конвективного потока особей в популяции может изменить скорость, направление и форму волны (в частности, ускорить волну размножения) и позволяет оценить меру их влияния.

ОПИСАНИЕ ВОЗМОЖНЫХ ВОЛНОВЫХ РЕШЕНИЙ. ОБСУЖДЕНИЕ

Оценим роль параметров α , μ_0 в распространении волновых решений модели (2).

Рассмотрим бифуркационную диаграмму уравнения на плоском срезе (α, C_μ) , отметив (пунктиром) на параметрическом портрете значение $C = 0$ (рис. 4, c). (Напомним, что движению волнового решения справа налево отвечают положительные скорости C .)

Все дальнейшие рассуждения справедливы с точностью до выражения: "при выполнении подходящих граничных условий".

Пусть сначала $\mu_0 = \mu_0^*$ невелико: $l_2^1 < \mu_0^* < l_1^1$, где l_2^1, l_1^1 – точки пересечения кривой S_1 с кривыми L_2, L_1 и c_1, c_2 – скорости волн, отвечающих L_1, L_2 соответственно.

Тогда и при достаточно больших, и при достаточно малых значениях параметра α : $\alpha(A) < \alpha^* < \alpha(S_1)$, $\alpha(S_2) < \alpha^{**} < \alpha(A)$ (рис. 4, 5, 6) – волны, отвечающие линиям сепаратрисного соединения L_2, L_1 , будут иметь разнонаправленные скорости. В первом случае волна, отвечающая L_2 , будет двигаться слева направо, а волна, отвечающая L_1 , справа налево, во втором случае – наоборот. При $\alpha^{**} < \alpha < \alpha^*$ возможны, ко-

нечно, и промежуточные варианты, когда обе волны движутся в одну сторону. Если $\mu_0 = \mu_0^{**}$ велико: $l_2^1 > \mu_0^*$, то при любых значениях параметра α волна, отвечающая L_2 , будет двигаться справа налево, т. е. будет волной вымирания.

Опишем теперь возможную картину начала распространения или угасания локальной вспышки в зависимости от параметров модели. Для этого приведем, снова нестрого, возможные сюжеты начала трансформации распределения $u(r, t)$, заданного при $t = 0$ в виде достаточно "широкого зародыша" типа ступеньки, высота которой равна параметру α^* :

$$u(r, 0) = \alpha^*, \text{ при } r_1 < r < r_2 \text{ (} r_1 \ll r_2 \text{)} \text{ и } u(r, 0) = u_1 \text{ при } r_1 > r, r > r_2.$$

Пусть сначала $\mu_0 = \mu_0^*$ невелико. Если при этом α^* достаточно большое: $u_{kr} < \alpha^* < u_2$, то волны от обеих границ будут волнами размножения. Это может быть интерпретировано как начало возникновения глобальной вспышки (рис. 6, a). При уменьшении значений α от левого края потечет "быстрая" волна размножения, а от правого – "медленная" волна вымирания. Вспышка есть, но уже "не столь глобальная" (рис. 6, b). Наконец, при малых значениях параметра α начинается затухание вспышки (рис. 6, c).

Имеющийся конвективный поток, как показано выше, может изменить величину скорости этих процессов и даже изменить направление движения волн. Например, при $\mu_0 = \mu_0^{**}$ даже при больших значениях параметра $\alpha = \alpha^*$ от левого фронта "зародыша" будет идти волна вымирания (см. рис. 6, b). Скорость этой волны, в силу "положительной конвективности" (пара-

**Мы полагаем, что ширина "зародыша" достаточно велика, чтобы можно было пренебречь взаимодействием между волнами, образующимися на правой и левой границах.

метр $\mu_0 > 0$), конечно, меньше скорости волны размножения. Таким образом может быть качественно объяснен феномен "волн размножения", заканчивающихся вымиранием, даже когда пищи еще много.

До сих пор мы рассматривали ситуации, тем или иным образом описываемые и классическим уравнением "реакция-диффузия" [14]. Существенно новая ситуация возникает в случае нелинейной конвекции, именно, рассмотрим такие значения параметра μ_0 , при которых скорость $C = 0$ проходит через область "автоколебаний" (рис.4, с, 5). Здесь при подходящем начальном распределении (например, совпадающим с самим решением) в уравнении должна реализовываться периодическая по пространству стоячая волна, а при близких значениях μ_0 – периодические медленные волны.

Пусть граничные условия $u(-\infty) = u_1, u(\infty) = u_2$, т. е. отвечают волне-перепаду на линии L_1 и величина параметра α достаточно велика: $\alpha = \alpha^*$. Для широкого вида начальных распределений [14–16] немонотонные волновые решения неустойчивы и развиваются в "подходящую" волну-перепад (в данном случае в волну размножения). Тогда можно представить себе следующую картину: сначала, с меньшими скоростями, возникнут периодические волны (точнее, волны с медленно меняющимся периодом и возрастающей амплитудой), затем волна-импульс, и уж после образуется волна-перепад. Другими словами, волна размножения начинается стохастически*. Аналогично можно описать эволюцию периодической волны в волну вымирания при малых значениях α .

Отметим, что предложенная "параметрическая" интерпретация наблюдающегося в природе феномена возникновения волн размножения, которым предшествуют пространственные колебания (или волн вымирания, заканчивающихся колебаниями), отличается от "фазовой" интерпретации (волн, соответствующих гетероклиническому соединению фокуса и седла в автомодельной системе), используемой ранее (см., например, [16]).

Итак, исходя из проведенного бифуркационного анализа динамики модели (2), можно утверждать, что увеличение коэффициента от-

носительного размножения в популяции может быть достигнуто "равноправной" вариацией параметров α и μ_0 . Однако природа и роль этих параметров, как уже говорилось выше, различны. Параметр α важен для "запуска" волны, параметр μ_0 – для увеличения скорости волн размножения.

Решения уравнения (1) – волны переключения, которые возникают вследствие направленных миграций, можно назвать миграционными волнами размножения. По-видимому, они являются характерным свойством популяций подвижных особей, которому нет полных аналогов в неживой природе.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. При нахождении скорости движения волны-перепада уравнения (2) мы воспользовались приемом, предложенным в [20] для решения аналогичной задачи в случае классического уравнения реакция-диффузия с кубичной функцией F . Удалось получить точные формулы для скорости, если $\mu_2 = 0$, и приближенные при малых μ_2 .

Пусть вначале $\mu_2 = 0$.

Ищем фазовую кривую $V = V(U)$ автомодельной системы (3), связывающую две особые точки $(u_1, 0)$ и $(u_2, 0)$ в виде

$$V = k_0 (U - u_1)(U - u_2). \quad (9)$$

Подставляя выражение (9) в систему (3), приравнявая коэффициенты при одинаковых степенях U и учитывая, что корни $u_1 \leq u_{kr} \leq u_2$ функции $F(u)$ связаны соотношением :

$$u_1 + u_{kr} + u_2 = 2,$$

получаем систему:

$$\begin{aligned} C_{\mu}^{\pm ul} &= 2k_0^{\pm} + u_{rr} (k_0 + 1/k_0), \\ k_0^{\pm} &= (-\mu_1 \pm (\mu_1^2 + 8))/4. \end{aligned} \quad (10)$$

Здесь k_0^+ отвечает случаю $V < 0$ (нижнее соединение точек на фазовом портрете), k_0^- – случаю $V > 0$ (верхнее соединение). На параметрическом портрете им отвечают соответственно линии L_2 и L_1 (см. рис. 4, 5).

С учетом того, что u_{kr} – корень полинома $F(u)$:

$$-\beta u_{kr} + 2u_{kr}^2 - u_{kr}^3 + \alpha = 0, \quad (11)$$

* Именно так будут выглядеть неустойчивые ускоряющиеся периодические волны.

система (9–11) полностью определяет поверхности нелокальной бифуркации седловой связи для случая $\mu_2 = 0$.

Пусть теперь $\mu_2 \neq 0$ (мало).

Здесь кривую соединения фазовых точек ищем в виде:

$$V = (k + \gamma\mu_2 U)(U - u_1)(U - u_2). \quad (12)$$

Аналогично предыдущему получим систему:

$$C_{\mu}^{u_{2\pm}} = k(\gamma\mu_2 a/u_{kr} - 2 + u_{kr}) + u_{kr}/k, \quad (13)$$

$$k = k_0^{\pm} + r\mu_2,$$

$$3\gamma k^2 = k + \gamma - 0,$$

$$r = (u_{kr} + 2k_0^2)(2 - u_{kr}) k_0^2 / (3k_0^2 + 1)(2k_0^2 + 1),$$

справедливую при малых μ_2 .

Отсюда легко "оценить" роль параметра μ_2 в величине скорости C :

$$C_{\mu}^{u_2} = C_{\mu}(\mu_2 = 0) + R\mu_2, \quad (14)$$

$$R = k_0^2 \alpha / u_{kr} (3k_0^2 + 1) + r ((u_{kr} - 2) - u_{kr} / k_0^2).$$

В линейном приближении по μ_1, μ_2 имеем $k_1\mu_1 + k_2\mu_2 = (2 + k_{kr})(5\mu_1 - 4\mu_2) + 4\alpha\mu_2/u_{kr})/20$, откуда и следуют формулы (5), (7).

2. Отметим теперь, что при $\mu_2 = 0$ соотношения (10) точно, а при малых $\mu_2 \neq 0$ соотношения (14) приближенно задают уравнения поверхностей L_1, L_2 , которым в системе (3) отвечают нелокальные бифуркации коразмерности 1 – сепаратрисные соединения равновесий.

Используя эти уравнения, можно оценить координаты точки А на плоском параметрическом портрете, лежащей на (вблизи) точке пересечения линий L_1, L_2 , а также, учитывая аналитическое описание "линий" седло-узлов S_1, S_2 , – координаты точек $l_2^1, l_1^1, l_1^2, l_2^2$, отвечающих нелокальным бифуркациям коразмерности 2.

Полезно также указать явное задание поверхности гамильтоновости Q системы (3) при $\mu_1 = \mu_2 = 0$:

$$\alpha = 2(\beta - \delta\gamma)/3.$$

3. Докажем формулу (7), выражающую зависимость скорости движения волны-перепада и уравнения поверхности седловой связи от параметра α . Обозначим $C_0 = C(\mu(u) = 0)$ – скорость волны, реализующейся в модели (2) в от-

сутствие направленных потоков. Пусть, например, $u_{kr} > 0$. Тогда величина C_0 выражается через корни u_1, u_{kr}, u_2 полинома $F(u)$:

$$C_0 = (u_1 + u_2 - 2u_{kr})/\sqrt{2} = (2 - 3u_{kr})\sqrt{2}, \quad (15)$$

где $u_{kr} = u_0 - k\alpha$, $k = 1/F'(u_0)$ в линейном приближении по α .

Высота h "сепаратрисной" волны

$$h = |u_2 - u_1| = \sqrt{(2 - u_{kr})^2 - 4\alpha/u_{kr}},$$

выраженная через u_0 , даст формулу (8).

Работа выполнена при поддержке гранта 96-04-48340 РФФИ; работа Ф. С. Березовской поддержана также грантом 435.7752 CRDF.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. С. Рожков, Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним, М., Наука, 1965.
2. А. С. Исаев, А. С. Рожков, В. В. Киселев, Черный пихтовый усач, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1988.
3. Adaptive Environmental: Assessment and Management/Ed. C. S. Holling, Chichester-NY-Toronto, 1978.
4. А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, ДАН, 1973, **208**: 1, 225–228.
5. А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др. Динамика численности лесных насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
6. Л. В. Недорезов, Моделирование вспышек массовых размножений насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
7. А. А. Berryman, *Environ. Entomol.*, 1982, **11**: 3, 544–549.
8. F. Schwardtfefer, *Forstinsecten im Ur- und Nutzwald*, Allgem., Forstzeitschrift, 1957.
9. D. Ludwig, D. D. Jones, C. S. Holling, *J. of Animal Ecology*, 1978, **47**, 315–332.
10. А. Д. Базыкин, Ф. С. Березовская, А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, *J. Theor. Biol.*, 1997, **186**, 267–278.
11. W. C. Alle, *Animal Aggregation: a Study in General Sociology*, Chicago, Chicago Univ. Press, 1931.
12. А. С. Базыкин, Ф. С. Березовская, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, Л-д Г-т, 1979, **2**, 161–175.
13. А. Н. Горбань, В. А. Охонин, М. Г. Садовский, Р. Г. Хлебопрос, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, Л., Гидрометеиздат, 1984, т. 6, 161–175.
14. Д. Ж. Марри, Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях, М., Мир, 1983.
15. J. D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, 1993.
16. Ю. М. Свиричев, Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии, М., Наука, 1987.
17. Ф. С. Березовская, Р. Г. Хлебопрос, Исследования по математической биологии, 1996, 61–69.
18. F. Dumortier, R. Rossarie, J. Sotomayor, H. Zoladec, *Bifurcation of Planar Vector Fields. Lecture Notes in Mathematics*, 1480, 1991.

19. Ф. С. Березовская, Н. В. Давыдова, Г. П. Карев, Р. Г. Хлебопрос, Труды 3-й Международной конференции "Математика, компьютер, образование", М., 1996, 56–63.

20. J. Nagumo, S. Joshizava, S. Arimoto, IEEE Trans. Commu. Technol., 1965, 12.

Migration Waves and the Spatial Dynamics of Phytophagous Insects

F. S. BEREZOVSKAYA, N. V. DAVYDOVA, A. S. ISAEV, G. P. KAREV, R. G. KHLEBOPROS

*Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests,
Russian Acad. Sci., Moscow Physico-Technical University*

Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Acad. Sci.

The origin and dynamics of reproduction waves in a phytophage population are simulated. The main attention is paid to the study of effects of insects' migration, taking into account the non-linear dependence of the migration rate on the population density, influence of these effects on the spatial peculiarity of dissemination and reproduction outbreaks.

The mathematical task consists in studying wave solutions of the "reaction-diffusion-convection" equation. By the methods of bifurcation theory, all the possible solutions of the model are found and the velocity of their diffusion is estimated, the properties of the model solutions in "non-linearity-increase" of the convection are described. On the basis of analysis of the parametric portrait of the model, possible scripts of number outbreak diffusion are presented.