

Гибридная модель развития локально взрывообразного популяционного процесса насекомого*

А. Ю. ПЕРЕВАРЮХА

Аннотация. Взрывообразное развитие популяционного процесса, характерное для значительного числа видов насекомых, остается одним из опасных исследуемых экологами явлений. Для подобных ситуаций трудно выработать эффективные меры противодействия, и их последствия описываются как опустошающие нашествия вредителей. Предлагается непрерывно-дискретная система для формализации изменений выживаемости в жизненном цикле насекомого, запускающих спонтанное развитие кратковременного популяционного скачка с преодолением первого порогового уровня численности. Моделируется документированный энтомологами сценарий стремительного затухания после достижения предельной плотности вредителя с применением функционала, трансформирующего свойства притягивающего множества мультистабильной динамической системы. Применение оригинальных вычислительных структур должно способствовать анализу внезапных критических переходов между фазами вспышки.

Ключевые слова: динамика популяций насекомых, гибридные системы, нелинейные эффекты в биологических процессах, пороговые состояния.

Введение

Учащаются экологические коллизии, связанные с проникновением чужеродных видов-вселенцев. Далеко не каждое появление нового вида влечет серьезную угрозу и может оказаться замеченным только кропотливыми зоогеографами. После вселений описывается достаточно вариативный характер динамики. Численность некоторых видов может резко превысить равновесный уровень экологической ниши и уменьшаться не сразу, осциллятивно приближаясь к равновесию. Подобная ситуация находится в рамках допустимого уровня естественной эволюции биологических сообществ и удовлетворительно согласовывается в рамках известных математических моделей динамики популяций. Среди объяснимых средне-голетних флуктуаций встречается экстраординарное развитие событий, на продолжительное время нарушающее стабильность трофических взаимосвязей в экосистемах. Анализ информации о подобных грозных явлениях, пусть даже случившихся много лет назад, актуален для построения математических моделей и формирования на их основе теоретических обоснований для прогнозов.

В многообразии обсуждаемых экологами разновидностей популяционной динамики наиболее впечатляющим для обычного наблюдателя оказывается стремительное многократное увеличение численности одного вида. Взрывообразный скачок интересен тем, что противоречит рациональной логике развития экологических процессов. Обратные связи и комплекс регулирующих факторов приводят экосистему в одно из возможных равновесных состояний или к устоявшейся последовательности циклических изменений, изученных основателями популяционной экологии.

Представление об экспоненциальном росте численности, столь же неотвратимом как цепная реакция деления ядер урана, как и другие мальтузианские выводы, давно подвергнуто критике. Чаще наблюдается увеличение численности вселившегося вида, но происходящее с постепенно уменьшающейся скоростью. В данном контексте специалистами обсуждаются отнюдь не ежегодные явления, как весенний массовый вылет мошки на Нижней Волге, представляющей неприятность только для рыбаков.

Для некоторых видов насекомых описываются нашествия в количестве достаточном для уничтожения растительности в его очаге. В июле 2014 г. пресса сообщает о вырубке 11 тыс. га леса в Московской области из-за рекордной активности короеда

* Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 14-01-31020 для молодых ученых.

Ips typographus. Для растительных сообществ неоднократно документированы масштабные разрушительные последствия от попадания новых вредителей. Из-за случайного выпуска непарного шелкопряда *Lymantria dispar* на восточное побережье Северной Америки, где 36 млн га леса к 1924 г. подверглись дефолиации из-за его гусеницы [1], которая способна питаться на трехстах видах растений, что редко для энтомофауны. Более практично рассмотрение случая инвазии насекомого-монофага.

Помимо насекомых вредителей леса (филлофогов) к вспышкам численности способны другие беспозвоночные: крабы, моллюски, медузы и необязательно это бывают недавние вселенцы. Задача моделирования экспансии вида требует отдельного изучения запускающих вспышку факторов, нарушающих механизмы регуляции численности. В качестве спускового крючка в разных ситуациях специалисты рассматривали ослабление пищевой конкуренции из-за изменения биохимического состава листвы или хвои, необычное увеличение плодовитости из-за ускоренного развития гусениц, снижения смертности на критических стадиях развития или редкое независимое совпадение сразу нескольких ординарных погодных условий [2].

Опираясь на анализ сведений о вспышках локально перемещающихся насекомых, в настоящей работе мы предлагаем дискретно-непрерывную вычислительную модель, которая описывает эффект быстрого самопроизвольного перехода от апериодических флуктуаций к фазе взрывообразного процесса на ограниченном интервале времени с последующей фазой спонтанного затухания. Для моделирования переходов между фазами популяционного процесса использован метод реализации качественных метаморфозов аттракторов мультистабильной динамической системы.

1. Динамический подход к популяционным процессам

Для математического представления сложных переходных состояний и резких колебаний интересны нелинейные модели с бифуркационным параметром, где под действием незначительного изменения одного управляющего коэффициента происходит качественное изменение режима поведения траектории. В дискретных и непрерывных динамических системах происходят бифуркации при выполнении различных критериев. Оценивая практическую применимость свойств нелинейных моделей, необходимо определять возможные типы бифуркаций. Появление бифуркаций далеко не всегда очевидно на этапе построения сложной модели, в которую включено значительное количество параметров.

Австралийский статистик П. Моран [3] предложил для динамики численности вида с неперекрывающимися поколениями (живущими не более одного репродуктивного сезона) подход к построению модели, способный демонстрировать циклические автоколебания независимо от взаимодействия с другими видами. Моран сопоставляя данные наблюдений отметил, что циклические колебания изолированных популяций некоторых видов происходят синхронно по всему ареалу обитания, следовательно, должны объясняться внутривидовыми особенностями регуляции (эффект Морана).

Независимо от Морана реальные математические функции для описания зависимости текущего и продуцируемого поколения позднее обсуждались в ихтиологии. В 1974 г. часть его выводов переоткрыл Р. Мэй, применив более совершенную вычислительную технику. Дискретные модели на основе наборов итераций вида $N_{n+1}^j = f(N_n^j)$, (где n обозначает порядковый номер поколения численности N в популяции вида j) позволяющие описывать флуктуации, широко применялись в практике прогнозирования. Для обсуждения возможностей дальнейшего применения нелинейных эффектов в динамических системах необходимо рассмотреть свойства функции Морана—Рикера в итерационном виде:

$$N_{n+1} = rN_n e^{-bN_n}, \quad (1)$$

сравнив их с менее известной двухпараметрической популяционной моделью Дж. Шепарда:

$$N_{n+1} = \frac{rN_n}{1 + \left(\frac{N_n}{K}\right)^b}, \quad (2)$$

где параметр $r > 1$ рассматривается как мера репродуктивного потенциала популяции, параметр b отражает действие лимитирующих факторов среды при повышении численности популяции. Для итерационной системы (1) имеет смысл $0 < b \ll 1$. Величина K в модели (2) учитывает некоторую пороговую численность, связанную с понятием емкости экологической ниши и аналогична по сути интерпретации параметру K в самой известной модели ограниченного роста популяции — уравнении Ферхюльста:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (3)$$

Выбор квадратичной формы зависимости в (3) не был основан на эмпирических наблюдениях. Неоднократно проводился поиск сходства решения (3) с реальными данными. Заданная решением уравнения Ферхюльста кривая описывает идеалистический сценарий развития популяции, где в состоянии $N = K/2$ скорость ее роста начинает уменьшаться и числен-

ность монотонно приближается к K . В ситуации насекомых фитофагов, где пищевой ресурс и места размножения одно и то же, характерно не столь плавное уравнивание.

Проблема претендующей на универсальность модели (3) еще и в том, что динамика вида вселенца может резко отличаться в разных регионах. В работе [4] об особенностях распространения *Dreissena polymorpha* классифицировано пять типов динамики ее инвазии, из которых более характерен при стремительном расселении в Северной Америке тип «взрыв-истощение» (Boom-bust).

2. Значение бифуркаций в популяционных моделях

Динамические модели, как и биологические популяции в процессе инвазии, тоже способны демонстрировать разнообразное поведение, но изменяющееся по фундаментальным математическим принципам. Выполняющая роль оператора эволюции динамической системы функция в правой части (1) $y = f(N)$ есть куполообразная кривая с нулевой асимптотой, и обладает интересными свойствами. Пусть (1) задает последовательность точек $N_0 \dots N_i$, описывающих изменение состояния популяции на ограниченном интервале значений \mathbf{I} . Эволюция диссипативной динамической системы во времени $\{f^{(i)}(N)\}_{i \in T}$ представляется движением точек в фазовом пространстве к некоторому замкнутому инвариантному его подмножеству A , (называемому аттрактором) и притягивающему все точки, принадлежащие его области притяжения Ω_A :

$$\forall t \in T, \forall u \in \Omega_A : \lim_{i \rightarrow \infty} f^{(i)}(u) = A.$$

Функциональные итерации функций имеющих хотя бы один максимум могут иметь аттракторы одного из трех топологических типов [5], трансформации между которыми необходимо учитывать при описании возможностей моделей.

Для (1), (2), (3) область притяжения единственного аттрактора составляет весь интервал. Регулярным аттрактором для дискретного отображения $f: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$ считается состояние равновесия с неподвижной точкой $N^* : \lim_{i \rightarrow \infty} f^{(i)}(u) = N^*$ или устойчивый цикл, соответствующий режиму периодических автоколебаний. Качественное поведение (1) зависит только от одного параметра r ; являющегося управляющим. До определённого значения r , не превышающего бифуркационное \hat{r}_1 , траектория стремится к точечному аттрактору $N^* = \ln r/b$. Первый мета-

морфоз поведения происходит, когда производная, вычисленная в неподвижной точке $f(N^*) = N^*$, перестаёт удовлетворять критерию устойчивости: $|f'(N^*)| < 1$. Для (1) это происходит при выполнении условия $r > e^2$:

$$f'(N) = re^{-bN} - bRre^{-bN}, \\ f'(N^*) = 1 - \ln r, f'(N^*) = -1, \hat{r}_1 = e^2.$$

После превышения \hat{r}_1 динамическая система стремится в устойчивое циклическое состояние с периодом $p = 2$, возникает аттрактор, состоящий из двух периодических точек, которые будут неподвижных точками для дважды вычисляемой $f(f(N))$ и разделяющий \mathbf{I} на субинтервалы I_0^p, I_1^p, I_2^p . Попадание начальной точки N_0 в альтернативный субинтервал изменит порядок обхода цикла. Далее увеличивая r , будем наблюдать рост амплитуды колебаний. Достижение $\hat{r}_2 > 12.5093$ вызовет вторую бифуркацию удвоения периода и установится цикл $p = 4$, которому будут притягиваться все точки за исключением потерявших устойчивость предыдущих периодических точек и их прообразов. Уже при $r = 14.2443$ происходит следующая бифуркация с переходом к циклу $p = 8$. При дальнейшем увеличении с быстро сокращающимися интервалами между бифуркационными значениями $[\hat{r}_i, \hat{r}_{i+1}] \rightarrow 0$ реализуется каскад бифуркаций удвоения $p = 2^i, i = 0 \dots \infty$, имеющих универсальные характеристики сокращения интервалов между соседними бифуркациями [6]. В теории ренормализации доказано существование предельного значения \hat{r}_c , когда невозможно выделить замкнутого цикла, все циклы существуют, но неустойчивы [7].

Изменения в поведении итераций не раз отмечались в популяционных моделях. Обсуждалось увеличение репродуктивной активности, приводящее к неустойчивости, но апериодические свойства объясняются исключительно строением предельного множества траектории в момент \hat{r}_c накопления каскада бифуркаций. Объект представляет собой замкнутое, не содержащее как внутренних, так и изолированных точек множество — совершенное канторовское множество. Подобный фрактальный (называемый странным) аттрактор составляют точки за исключением множества потерявших устойчивость образовавшихся при бифуркациях периодических точек и всех точек, которые под действием оператора эволюции отображаются в эти периодические точки. Далее наблюдается чувствительный к начальным условиям детерминированный хаос, внешне похожий на стохастический процесс. Чувствительность наблюдается

потому, что нигде не плотное множество канторовского аттрактора содержит в любой окрестности точки, принадлежащие периодическим траекториям неустойчивых циклов, потому любые две близкие начальные точки окажутся в разных субинтервалах, длина которых $\max |J_i^{(n)}| \rightarrow 0, n \rightarrow \infty$.

Прохождение значения \widehat{r}_{cr} вычислительно определяется по установлению характерного для хаотизации экспоненциального разбегания близких траекторий, но это явление ограничивает прогностические возможности популяционной модели.

Изменения при переходе в хаотический режим выглядят как начало все более нерегулярных флуктуаций с возрастающей амплитудой. Для практики параметризации моделей важно, что сценарием хаотизации через бесконечный каскад удвоений $p = 2^i$ нелинейные эффекты в (1) и (2) не заканчиваются. При $r > \widehat{r}_{cr}$ из-за того, что для (1) реализуется последовательность касательных бифуркаций, в ограниченных диапазонах наблюдаются окна периодичности, которые начинаются с любых циклов, в том числе $p = 2i - 1, i = 2 \dots \infty$. Нечетные циклы испытывают удвоения. В некоторый момент \widehat{r}_i окно резко закрывается с моментальным восстановлением хаотического аттрактора. Происходит разновидность кризиса аттрактора, явления выделенного помимо бифуркации как особое моментальное перестроение его структуры.

Важно, что подобное поведение не есть особенность выбранной для моделирования итерации $x_{n+1} = rx_n e^{-bx_n}$. Каскад бифуркаций а аналогичными свойствами реализуется для итераций $x_{n+1} = r \sin \pi x_{n+1}$ и является свойством класса функциональных итераций, удовлетворяющих критериям теоремы Синжера. Порядок сосуществования циклов всевозможных периодов описывается фундаментальной для теории динамических систем теоремой А. Н. Шарковского [8].

Любые виды качественной динамики и их изменения в биологических моделях должны получить интерпретацию и экологическое обоснование. Рассмотренные итерации, демонстрирующие качественные метаморфозы поведения траектории при вариации параметров, применялись в качестве составляющих в модели короткоцикловых анадромных рыб. Анализ (1) приведет к выводу, что повышение плодовитости ведет к аperiodическим флуктуациям. В модели Шепарда все не так, потому как устойчивость аттрактора $N^* = K \sqrt[b]{r-1}$ зависит от двух параметров r ; b . Бифуркации появления из стационарной точки усложняющихся циклических колебаний происходят в (2) при увеличении показателя b , отвечающего по смыслу за степень воздействия негативных факторов среды. При $b \geq 2$ (2) удовлетворя-

ет критериям Синжера аналогично функции Морана—Рикера. Несмотря на то, что в (2) заложено другое экологическое обоснование, качественная картина изменений происходит согласно теории ренормализации одинаковым образом. В описанном бифуркационном сценарии динамика двух моделей взаимно противоречива при сущностной популяционной интерпретации, ведь параметр сопротивления среды b (1) не влияет на топологические характеристики фазового портрета.

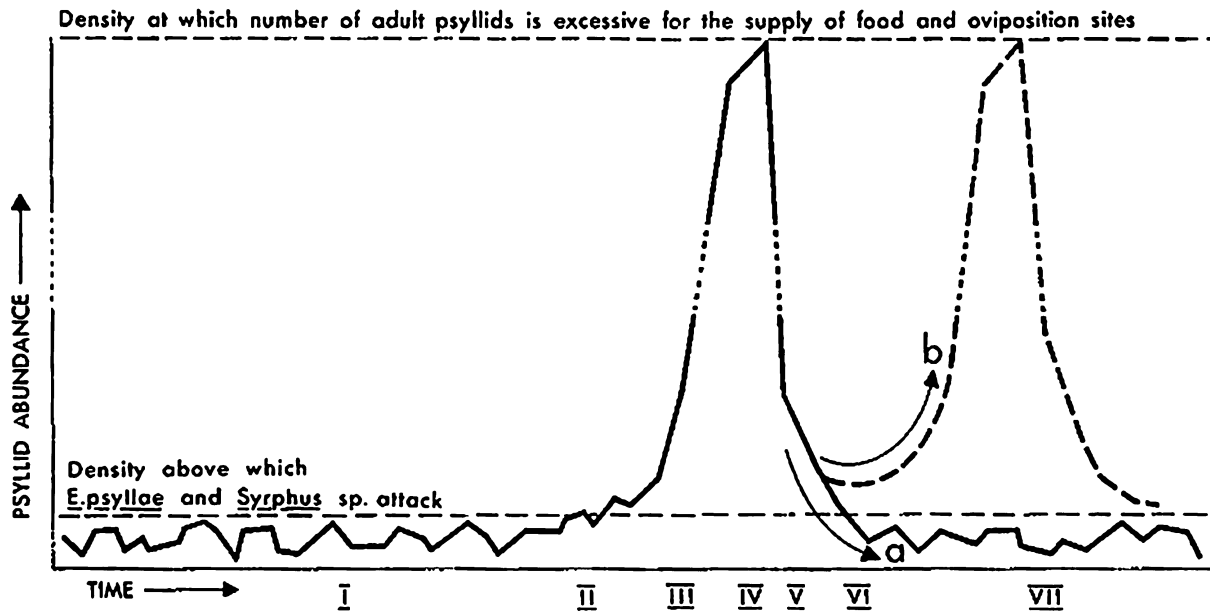
Нелинейные особенности динамики представляют трудности для построения моделей с применением различных методов аппроксимации данных наблюдений. Если мы представляем биологическую популяцию не как стохастически обусловленную сущность, но как эволюционирующую под влиянием функциональной зависимости детерминированную систему, то по данным наблюдений нам приходится говорить о проблеме реконструкции свойств ее притягивающего множества.

3. Сценарий взрывообразного популяционного процесса

Вычислительное моделирование вспышки численности попавшего в новую среду вида насекомого подразумевает теоретическое объяснение особых нетривиальных свойств динамики, что обусловило разработку оригинального подхода к построению вычислительного аппарата.

Типичные причины сценария внезапных вспышек фитофага анализировались в работе [9] о численности австралийской листоблошки *Cardiaspina albipuncta* (рис. 1).

Л. Р. Кларк выделил семь этапов развития популяционного процесса для питающейся на эвкалиптовых деревьях листоблошки. В обычном состоянии ее численность в среднем псевдостабильна и ограничена из-за хищников (птиц, муравьев) и специфических паразитов, действующих на отдельных стадиях жизненного цикла. Потом из-за случайных совпадений погодных условий уменьшается удельное давление естественных врагов на скопления насекомых, и популяция на этапе II достигает отмеченного пунктиром порогового уровня, когда основные паразиты наездники семейства *Encyrtidae* не могут эффективно регулировать численность листоблошки на стадии нимф. В результате интенсивного размножения личинками насекомого существенно повреждается растительность. В дальнейшем на этапе V число откладываемых яиц превышает количество необходимой для их питания древесной листвы, что увеличивает зависящую от плотности смертность на ранней стадии и численность листоблошки быстро уменьшается ниже первого порого-

Рис. 1. Популяционная динамика вспышек *C. Albitextura* из [9]

го уровня, так как в условиях вспышки создаются благоприятные возможности для размножения наездников *Encyrtidae*. В некоторых районах возможна повторная вспышка численности, что по предположению Кларка связано с меньшей плотностью эвкалиптов при слабой способности взрослых *C. Albitextura* к перемещению и псевдостабильзация происходит на более высоком уровне численности.

Таким образом, типичный сценарий начала вспышки противоречит следствию из модели Ферхюльста о достижении состояния популяции $f''(N) = 0$, приводящего к обязательному снижению скорости роста при $f''(N) < 0$. Наблюдения за этапами вспышки обосновывают вопреки заложенной в (3) логике существование значения численности, после превышения которого прирост резко увеличивается. Пороговое значение не должно быть банально достижимо из любого другого состояния популяционной модели, в противном случае вспышки численности одного вида наблюдались бы гораздо чаще.

4. Уравнения роста и смертности поколений

Для разработки моделей популяций насекомых согласно описанию рис. 1 система уравнений вида «хищник-жертва» вряд ли применима, так как хищников и паразитирующих видов несколько и сложно описать особенности динамики популяций хищников, избирательно действующих в отношении яиц, нимф или половозрелых особей. Обоснованно наличие для модели неустойчивого равновесия в популя-

ционном процессе, преодоление которого начинает фазу стремительного увеличения. Подходящим для задачи моделирования описанного Кларком явления представляется развитие методов формализации эффективности репродуктивного цикла с изменением в роли факторов смертности на последовательных стадиях развития. Необходимо реализовать дифференцированное описание силы действия факторов еще и в разных состояниях популяции.

Представим, что отрезок между репродуктивными циклами непрерывного времени имеет фиксированную длину $[0, T]$. Численность поколения можно описывать от некоторой начальной $N(0)$ генерации дифференциальным уравнением, вычисляя на краю промежутка количество особей S , доживших до следующего момента размножения:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha N(0) + \beta)N(t), \quad t \in [0, T]. \quad (4)$$

Численное решение задачи Коши (4) с двумя коэффициентами мгновенной смертности α и β задает аналогичную предложенной Мораном куполообразную кривую зависимости восполнения поколений $S = \varphi(N(0))$, $N(0) \in \mathbb{Z}^+$ с нулевой горизонтальной асимптотой и единственным нетривиальным пересечением с биссектрисой координатного угла S^* . Сильная зависимость смертности от первоначальной численности представляется не характерной для насекомых вредителей растений. Уравнение (4) более актуально для случая проявления каннибализма со стороны взрослых особей, как у некоторых хищных рыб.

Положим, что рост особей $w(t)$ в раннем онтогенезе лимитирован доступностью невозобновляемого ресурса q , замедляясь с увеличением числа его потребителей. Подобное предположение было использовано в модели для учета роста молоди рыб в работе [10] в виде простой обратной зависимости от текущей численности.

Уравнение условного развития опишем с обратной дробно-степенной зависимостью и поправкой δ :

$$\frac{dw}{dt} = \frac{q}{\sqrt[3]{(N(t) + \delta)^2}}. \quad (5)$$

Первый член в правой части (4) модифицируем с учетом увеличения потребления ресурса:

$$\frac{dN}{dt} = -\alpha w(t)N^2(t) - \beta N(t). \quad (6)$$

Объединяя в одну систему (5), где показатель дробной степени в знаменателе можно рассматривать и как настраиваемый параметр, с уравнением (6) можно в вычислительной среде получить кривую с одним максимумом и ненулевой асимптотой. Получить траекторию системы можно переопределяя начальные условия уравнений на концах непрерывных промежутков $N_{n+1}(0) = \lambda S_n, w(0) = const$, где λ средняя плодовитость популяции. Таким методом мы зададим для анализа фазового портрета дискретную траекторию, где роль оператора эволюции выполняет численное решение системы дифференциальных уравнений на заданном промежутке времени.

Дискретно-непрерывное представление использовалось для подхода к моделированию популяционного процесса в работе [11] в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений с импульсами, учитывающими появление особей новых поколений в фиксированные моменты времени, когда смертность имеет непрерывный характер. Обоснованным развитием подхода можно представить непрерывно-событийную структуру, где изменения происходят при достижении особых условий внутренних переменных системы. Реализовать предикативную структуру возможно с применением методов современной теории гибридных систем [12]. Отличие в том, что если представить сложную скачкообразную эволюцию процесса в виде графа с переходами, то гибридная система может рассматривать переходы не между состояниями, а между поведением.

Перед тем как предложить способ моделирования изменений по ходу жизненного цикла (которые для бабочек и листоблошек, как известно, разные), нужно оценить и описать особым образом в модели действие вносящих нелинейность экологических эффектов, наблюдаемых в популяционной динамике.

5. Описание ограниченных популяционных эффектов

Помимо известных изменений аттракторов для моделирования биологических процессов интересны трансформации, которые могут испытывать области притяжения.

Повышение численности приводит к исчерпанию ресурсов. В уравнении Ферхюльста (3) это ведет к плавному замедлению темпа роста популяции и стабилизации, но, как описано выше, для насекомых более правдоподобна фаза стремительного снижения численности. Репродуктивный процесс при низкой численности аналогично имеет свои нелинейные особенности. Любой случайно вселившийся вид в новую среду проходит этап существования при малой группе особей «бутылочного горлышка», перед тем как продемонстрировать стремительное увеличение. Хорошо описана только динамика видов, закрепившихся в экосистеме, но застрявших в изгибах бутылочного горлышка вероятно никак не меньше.

В популяционной экологии широко обсуждается по данным различных наблюдений проявление в инвазионном процессе действие принципа, названного по фамилии эколога В. Олли или иначе «эффекта агрегированной группы» [13]. Замечено повышение выживаемости молодняка в группе особей при том, что такая скученность увеличивает пищевую конкуренцию взрослых. Такой эффект объяснял необходимость крупных скоплений птиц и травоядных млекопитающих. Соответственно, в малочисленных группах эффективность воспроизводства будет непропорционально снижаться и специалистами дискутируется наличие для популяций разных видов наличие критически низкого значения, что особенно важно для промысловых биоресурсов. Многим вредителям для преодоления химической защиты растений требуется массовость, потому не раз проникавший в Америку короед *Ips typographus* не закрепился там. Современные исследования [14] на примере данных о географии распространения и плотности бабочек непарного шелкопряда *L. dispar* показывают значимость эффекта Олли для динамики вселившегося насекомого фитофага из-за проблем поиска партнера в пригодных для размножения местах.

В уравнение убьели мы включили два коэффициента смертности: прямо зависящий от плотности популяции α и независимый β . Если α учитывает быстрое исчерпание необходимых для развития ресурсов по мере повышения числа личинок, то при низкой плотности достигших стадии размножения имаго S имеет смысл учитывать потери воспроизводства от неоплодотворенных самок. Дополним β в (6) функционалом:

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\sigma S^2), \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \Psi(0) = 2. \quad (7)$$

где $\sigma < 1$ отражает степень выраженность эффекта Олли. Убывающий функционал быстро стремится к единице и далее не влияет на вычисление $N(T)$, когда численность продуцирующего поколение имаго соответствует среднемуголетнему оптимуму. Зависимость с учетом (7) получит дополнительное пересечение с биссектрисой, которое станет для динамической системы неустойчивым отталкивающим равновесием S^R , а точка начала координат (0,0) приобретет устойчивость: $\forall S < S^R : \lim_{t \rightarrow \infty} \{\varphi(S)\}^t = 0$.

6. Моделирование стадий цикла неполного превращения

Развиваемый подход к моделированию должен учитывать, что жизненный цикл насекомых включает стадии с разными физиологическими и экологическими особенностями, между которыми происходят метаморфозы. В работах о возможных причинах всплеск изначально малочисленного насекомого отмечается, что для каждой стадии требуются определенные ресурсы и есть специфические хищники. Современные вычислительные средства позволяют реализовать концепцию ступенчатого описания динамики поколения соответственно стадиям яйца, нимфы и имаго для вида с неполным циклом превращений. Подход предполагает выделение физиологического метаморфоза как события, обусловленного достижением особого состояния в пространстве переменных непрерывной модели. Дискретные моменты событий будут разбивать время на последовательность кадров, в которых изменяется скорость убыли $N(t)$. Систему с динамически переопределяемой правой частью построим на основе модификаций ОДУ (6) и условий завершения их активности:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \Psi\beta)N(t), & t < \tau \\ -\alpha_2 N(t) / w(\tau) - \beta N(t), & t > \tau, \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t - \zeta), & w(t) < w_3, \end{cases} \quad (8)$$

где τ — длительность первой стадии с эндогенным питанием, далее модель описывает выживаемость стадии, где достигнутый показатель развития $w(\tau)$ уменьшает смертность, продолжающуюся по достижении порогового уровня w_3 . В уравнение для старшей стадии развития введено небольшое запаздывание $\zeta < \tau$. Экологически обосновано, что интервал действия зависящих от плотности факторов смертности не является теперь постоянным и может

растягиваться при замедлении скорости развития личиночных стадий.

Алгоритмическая реализация непрерывно-событийной структуры вычислительной модели основана на специально организованных кадрах модельного времени, которые описаны в предыдущей работе о модели деградировавшей популяции северюги *Acipenser stellatus* [15]. Структура представляется конечным множеством режимов изменения состояния и переходов между ними. Переходам соответствует условие завершения активности и правило переопределения начальных условий для решения задачи Коши на следующем кадре времени с выбранным видом правой части.

Вычислительные средства для исследования предикативно переопределяемых гибридных систем развиваются научными группами Ю. Б. Сениченков и Ю. Г. Карпова.

Отметим достигнутые качественные отличия от рассмотренных выше моделей. Исследованная в инструментальной среде AnyLogic5 дискретная динамическая система $S_{n+1} = \varphi(S_n), S = N(T)$ получила актуальные для рассматриваемой популяционной задачи характеристики фазового портрета, так как кривая зависимости имеет локальные экстремумы, максимум и минимум, и четыре стационарные точки — пересечения с биссектрисой координатного угла $S = \varphi(S)$ (рис. 2).

Свойства зависимости приводят к тому, что первые три стационарные точки $S_1^R, S_2^R, S_3^R < S^*$ неустойчивы. Сохраняют притягивающие качества нулевое равновесие и устойчивая стационарная точка S^* . Границей их областей притяжения Ω_0, Ω_S согласно рис. 2 является первая стационарная точка S_1^R , называемая репеллерной. Поведение динамической системы с начальной точкой $S_0 \in (S_2^R, S_3^R)$ отличается от итераций (1) и (2), где траектория может притягиваться к точечному аттрактору в зависимости от значений параметра монотонно либо с затухающими осцилляциями.

У полученной численно функциональной зависимости выделяется интервал

$$(d_1, d_2) \subset [S_1^R, S_2^R], \varphi(d_1) = \varphi(d_2) = S_3^R,$$

который имеет свойство $\forall S \in (d_1, d_2) \varphi(S) > S_3^R$, и множество точек интервала A_1 монотонно притягиваются к S^* при первой итерации. Под действием следующей итерации некоторые начальные точки $S_0 \in (S_1^R, d_1) \cup (d_2, S_2^R)$ покидают интервал, которые составляют множество

$$A_2 = \{S, S \in [S_1^R, S_2^R], \varphi^2(S) > S_3^R\}.$$

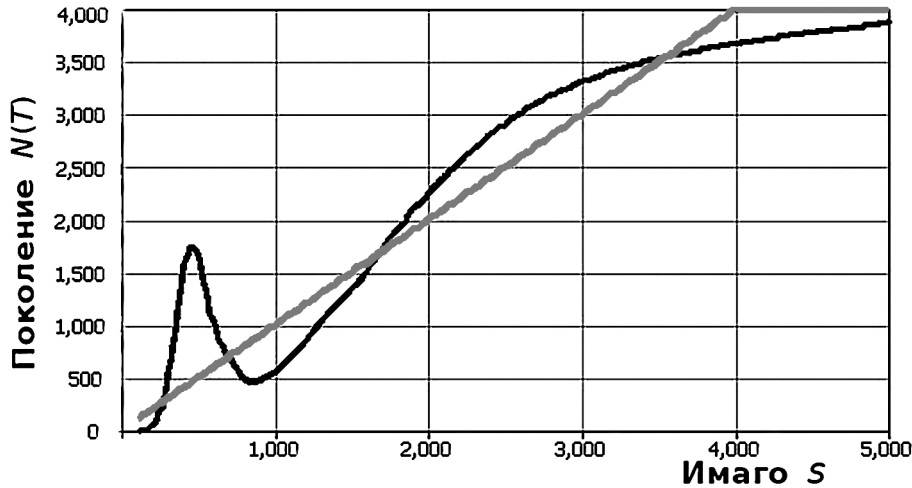


Рис. 2. Функциональная зависимость модели с двумя метаморфозами

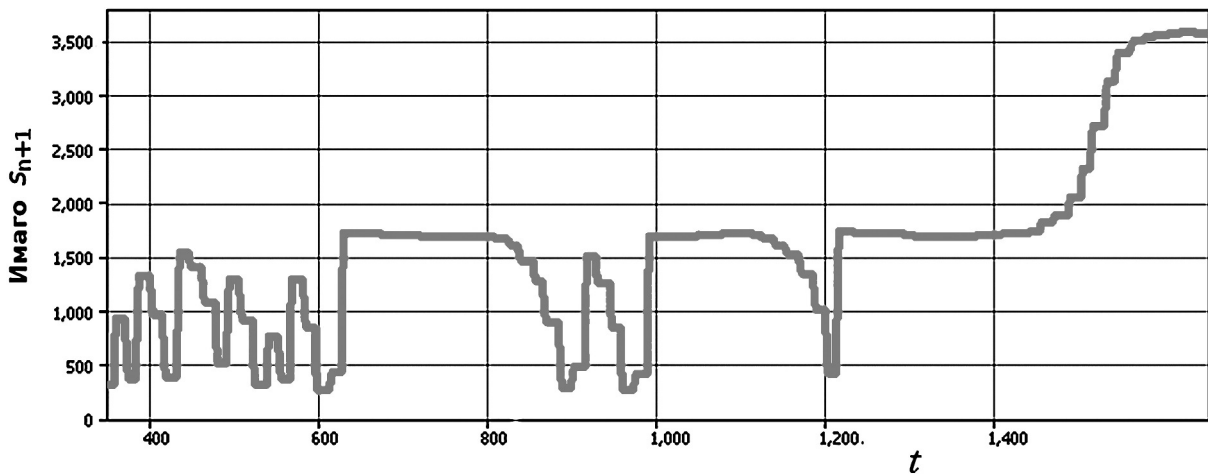


Рис. 3. Переход в устойчивое равновесие из окрестности неустойчивого

Существует инвариантное $\Delta = [S_1^R, S_2^R] \setminus \bigcup_{n=1}^{\infty} A_n$ множество не покидающих интервал точек и оно обладает аналогичной странному аттрактору структурой, что приводит к наблюдению временного аperiodического движения для начальной точки $S_0 \notin \Delta$.

Так как $\max \varphi(S) > S_3^R$ у каждой из двух неустойчивых стационарных точек есть по две непосредственные точки прообраза, точек которые под действием итераций $\varphi^{-1}(R)$ должны отобразиться в S_3^R или S_2^R . У одной из точек прообразов $\varphi^{-1}(S_3^R) \in (S_2^R, R_3^R)$ будет три точки прообраза $\varphi^{-2}(S_3^R)$. Очевидно, так формируется замкнутое множество $\{\varphi^{-n}(S_2^R)\} \cup \{\varphi^{-n}(S_3^R)\}$, не принадлежащее области притяжения аттрактора S^* и делающее его область притяжения Ω_S несвязным подмножеством. Траектория $\varphi^n(S_0)$, $S_0 \notin \Delta$

испытывает аperiodические флуктуации (рис. 3, временная диаграмма) но генерация транзитивного хаоса по терминологии [16] в модели происходит только на ограниченном сверхуровне численности $\varphi^j(S_0) < \varphi(S_3^R)$ и конечна по времени.

Режим переходного или «транзитивного» хаотического поведения в вычислительном эксперименте на рис. 3 прерывается псевдостабиллизацией, когда траектория оказывается в близкой точке неустойчивого равновесия $\varphi^{j+1}(S) \approx S_3^R$, но незначительные погрешности нарастают при итерациях и будут выталкивать траекторию из его ε -окрестности непредсказуемо в одну из сторон. Один из периодов ложного уравнивания на некоторой итерации j завершится превышением порогового значения. Траектория окажется в непрерывной части области притяжения S^* , где быстро притягивается к устойчивому равновесию, характеризующему состояние популяции при высокой численности. Естественно, что продолжительность

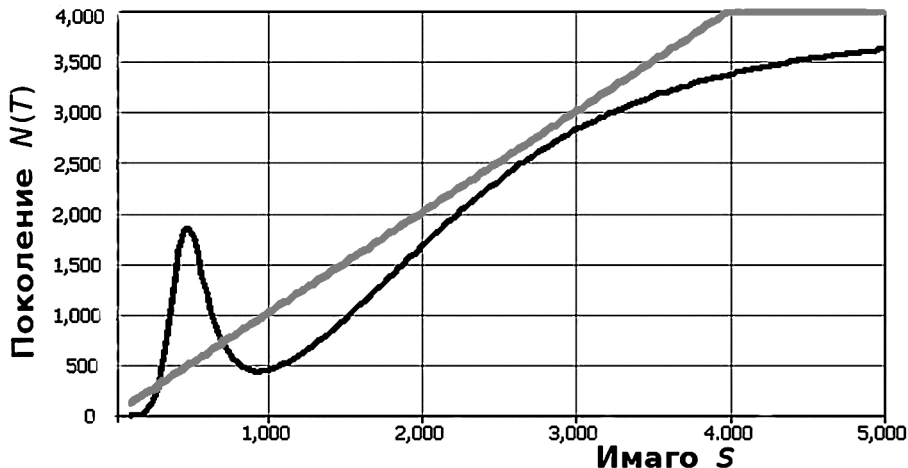


Рис. 4. Зависимость после обратной касательной бифуркации

флуктуаций j изменяется в зависимости от выбора начальной точки. В нашей модели развитию вспышки должен предшествовать период видимой стабилизации в окрестности предпороговых значений численности.

Динамика популяции насекомого фитофага в период вспышки отличается тем, что достигнув состояния наиболее эффективного воспроизводства, она не может задержаться в нем на продолжительное время из-за уже начавшейся дефолиации леса. Необходимо учесть возникающий вдруг дефицит ресурсов для вылупляющихся из яиц нимф *C. Albitextura*, используя нелинейные особенности разработанной непрерывно-событийной модели (8).

Параметр α_1 в (8) бифуркационный, но изменение α_1 реализует совсем не описанную выше бифуркацию удвоения периода, встречающуюся в известных моделях. В дискретных функциональных итерациях возможны три типа бифуркаций, которые могут быть как прямыми, так и возвратные (backward bifurcation). Для задачи описания завершающего этапа развития вспышки насекомого предлагаем реализовать обратную касательную бифуркацию, в момент когда $N_i > f(S_3^R)$. Тогда сначала S_3^R и S^* сольются в одну стационарную точку, которая затем исчезнет, оставляя S_1^R, S_2^R .

Вспользуемся аналогичным по реализации функционалу Ψ способом, но зеркальным по смыслу. Подход к бифуркационному изменению необходимо начинать плавно при нахождении траектории в окрестности равновесия. С данной целью представляется эффективным дополнить второй вариант правой части (8) функционалом $\alpha_1 \Theta$, зависящим от количества доживших до первого метаморфоза особей $N(\tau)$ и резко возраставший от единичного значения при их неестественном обилии. Функционал Θ

можно выбрать подобный форме логистической кривой из решения (3):

$$\Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{e^{c_1 N(\tau)}}{l + c_2 e^{c_1 N(\tau)}}, \lim_{N(\tau) \rightarrow \infty} \Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{1}{c_2}, \quad (9)$$

где параметр $c_2 > 1$ характеризует стремительность истощения ресурсов, l варьирует уровень численности, при котором эффект начнет заметно проявляться. После согласованной настройки параметров при $S \rightarrow S^*$ график выполняющей роль оператора эволюции зависимости восполнения поколений приобретет вид рис. 4 с пологой асимптотически восходящей правой ветвью и экстремумами S_{\max}, S_{\min} . Точнее при изменении внутреннего параметра говорить об использовании другой динамической системы и о моделях с изменяющимся оператором эволюции.

Возвратная касательная бифуркация редуцирует число стационарных точек, при этом сдвигается положение экстремумов зависимости. Ранее мы отметили существование для дискретных итераций трех типов аттракторов и описали известный механизм метаморфоза между двумя из них, периодической точкой и канторовским фрактальным множеством. После исчезновения S_3^R и S^* будет существовать аттрактор третьего топологического типа. Траектория будет притягиваться к множеству, состоящему из объединения несвязных интервалов $[\varphi(S_{\min}), \varphi(S_{\max})] \setminus \varphi^{-n}(R_2^R)$, где должно наблюдаться аperiodическое движение.

Интервальный аттрактор в разработанной модели просуществует до момента притяжения к нему траектории, так как быстрое прекращение действия фактора истощения ресурсов восстановит неустойчивое равновесие и система перейдет к следующему длительному переходному состоянию аperiodических флуктуаций (рис. 5).

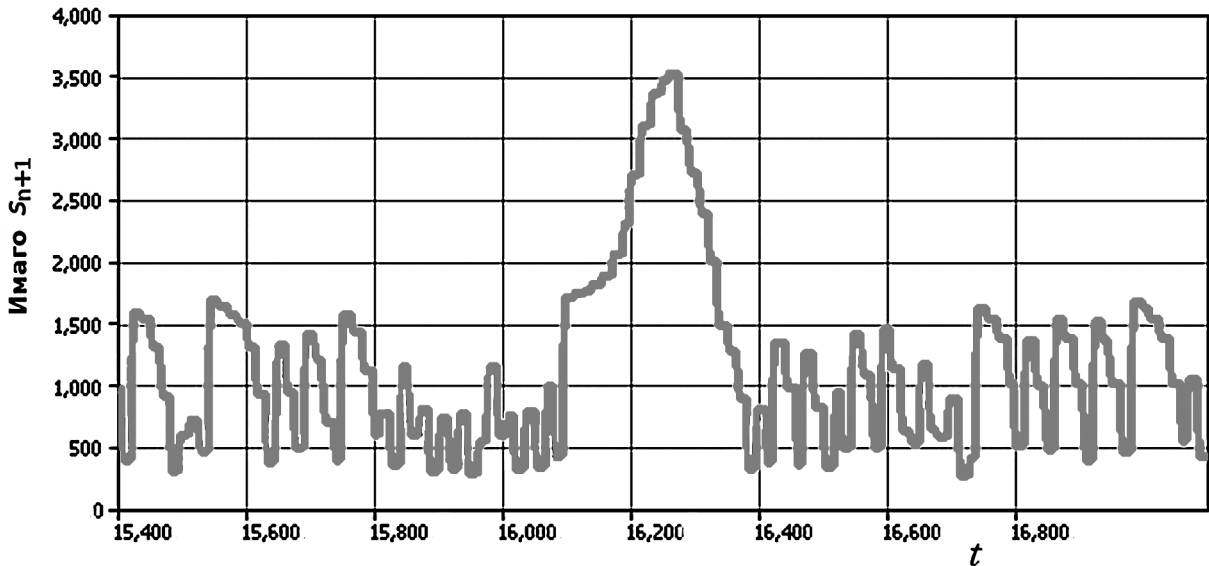


Рис. 5. Динамика модели при появлении вспышки численности

Вспышка заканчивается через 9 или 10 итераций падением численности до минимально возможного уровня. Возможность скорой повторной вспышки в данной модели будет зависеть от соотношения экстремума $\min \varphi(S)$ и первого репеллера S_1^R , значения численности, ниже которого для моделируемой популяции существует вероятность попасть в состояние дальнейшей необратимой элиминации из среды.

Заключение

Получена специализированная модель развития взрывообразного роста численности вредителя леса, где качественные изменения в динамике удалось получить без описания в явном виде межвидового трофического взаимодействия. Работа развивает подход к моделированию эффективной выживаемости поколения соответственно особенностям стадий развития у видов насекомых с двумя превращениями. Обосновано применение вычислительной структуры модели в форме дифференциальных уравнений с переопределяемой правой частью по набору условий, характерных для биологических особенностей вида. Основное исследование строится вокруг свойств фазового портрета дискретной составляющей траектории.

Все переменные в комбинации стационарных точек в динамике исследуемой функциональной итерации происходят из-за двух специальных функционалов ограниченного воздействия. Для низкой численности исходных имаго учтено действие эффекта Олли, особенно значимого для малочисленного вида вселенца в новой среде обитания. Второй функционал только на этапе вспышки определяет последствия исчерпания

ресурса листьев, пригодных для размножения. Основная вспышка начинается из почти стабилизированного состояния после преодоления порогового равновесия, что соответствует описанию ситуации с австралийским вредителем эвкалиптового леса.

Нами использованы нелинейные эффекты, обладающие осмысленной популяционной интерпретацией. Хаотическое движение в гибридной системе связано не со странным аттрактором, а с наличием множества не притягивающихся к аттрактору точек. Вспышка разрывает два промежутка неустойчивых переходных аperiodических колебаний, длительности которых не зависят от внутренних переменных. При бифуркациях теряется и вновь возникает устойчивое равновесие и вместе с ним неустойчивое барьерное значение.

Энтомологами отдельно отмечена возможность повторной вспышки, значит развитие процесса на завершающих стадиях способно происходить разными путями. В некоторых случаях после вспышки вид-вселенец исчезал из экосистемы [17]. Вариативность поведения популяционной динамики показывает важность дальнейшего совершенствования сценарного подхода к вычислительному моделированию не только для оценки оптимальности промыслового изъятия рыбных запасов, как предложено нами в [18], но и в других экологических задачах. Парные сценарии в гибридных моделях помогут выявлять признаки угрожающего варианта развития ситуации. В качестве последовательности событий сценарные модели насекомых могут рассматривать влияние предшествующих типовых климатических факторов, как засуха, ранняя весна или морозы с глубоким промерзанием грунта. Перечень триггерных причин, запускающих нелинейное развитие биологических

процессов, может быть разнообразен, так в современных зарубежных публикациях строятся всевозможные сценарии глобальных фаунистических сдвигов из-за комплекса климатических факторов широко обсуждаемого глобального потепления [19]. В 2015 г. в России актуальные проблемы противодействия новым занесенным вредителям будут связаны с распространяющейся по побережью Краснодарского края самшитовой огневкой.

Литература

1. Liebhold A. M., Halverson J. A., Elmes G. A. Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis // J. Biogeogr. 1992. 19:513–520.
2. Пальникова Е. Н., Метелева М. К., Суховольский В. Г. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения // Лесоведение. 2006. № 5. С. 29–35.
3. Moran P. A. P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrics. 1950. № 6. P. 250–258.
4. Strayer D. L., Malcom H. M. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population // Freshwater Biology. 2006. V. 51. Iss. 1. P. 117–130.
5. De Melo W., van Strien S. One-Dimensional Dynamics. Springer-Verlag, 1993. 605 p.
6. Feigenbaum M. Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. 1983. V. 7. № 1–3. P. 16–39.
7. Misiurewicz M. Structure of mappings of an interval with zero entropy // Publications Mathematiques de I. H. E. S. 1981. V. 53. P. 5–16.
8. Шарковский А. М. Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // Украинский математический журнал. 1964. Т. 16. № 1. С. 61–65.
9. Clark L. R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // Australian Journal of Zoology. 1964. V. 12. № 3. P. 362–380.
10. Криксунов Е. А., Снетков М. А. Модель формирования пополнения нерестового стада с учетом весового роста рыб // ДАН СССР. 1980. Т. 253. № 3. С. 759–761.
11. Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В. Дискретно-непрерывная модель динамики численности двуполой популяции // Сибирский математический журнал. 2003. Т. 44. № 3. С. 650–659.
12. Kolesov Y., Senichenkov Y. Simulation of Variable Structure Models using Rand Model Designer // Proceedings of the 2013 8th EUROSIM Congress on Modelling and Simulation. P. 294–299.
13. Keitt T. H., Lewis M. A., Holt R. D. Allee effects, invasion pinning, and species borders // The American Naturalist. 2001. V. 157. № 2. P. 203–216.
14. Tobin P. C. The role of Allee effects in gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), invasions // Population Ecology. 2009. V. 51. P. 373–384.
15. Perevayukha A. Y. Hybrid model of bioresources' dynamics: equilibrium, cycle, and transitional chaos // Automatic Control and Computer Sciences. 2011. V. 45. № 4. P. 223–232.
16. Astafev G. B., Koronovski A. A., Hramov A. E. Behavior of dynamical systems in the regime of transient chaos // Technical Physics Letters. 2003. V. 29. № 11. P. 923–926.
17. Barbosa P., Schultz J. C. Insect outbreaks. San Diego: Academic Press, 1987. P. 105–106.
18. Переварюха А. Ю. Разработка вычислительных моделей воспроизводства рыб для сценарного исследования // Таврический Вестник Информатики и Математики. 2014. № 1. С. 93–103.
19. Green R. E., Harley M., Miles L., Scharlemann J. Global climate change and biodiversity. Norwich: University of East Anglia, 2004. 309 p.

Переварюха Андрей Юрьевич. С. н. с. Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН. К. т. н. Окончил в 2004 г. Астраханский государственный технический университет. Количество печатных работ: 24. Область научных интересов: математическое моделирование динамики популяций, гибридные динамические модели, исследование скачкообразных явлений в биологических системах, анализ распространения видов-вселенцев. E-mail: temp_elf@mail.ru