

МОДЕЛИРОВАНИЕ РЕЗКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С ДВУМЯ ПОРОГОВЫМИ СОСТОЯНИЯМИ¹

Аннотация. Решается задача моделирования вспышки численности биологического вида, которая начинается с достижения особого нетривиального состояния динамической системы. Популяционный процесс разбивается на последовательность отличающихся одна от другой стадий. Модель имитирует эффект самопроизвольного перехода от слабых флуктуаций через максимизацию репродуктивной эффективности к превышению экологической емкости среды с последующей фазой быстрого спонтанного затухания процесса. Для описания перехода между заключительными стадиями вспышки используется метод контролируемой функциональной реализации метаморфозов поведения траектории. Оригинальный вычислительный аппарат на основе дискретно-непрерывной структуры времени с предикативными конструкциями позволяет применять сценарный подход к оценке развития экологических ситуаций. Значимость результатов обоснована анализом сведений о вспышках мелких насекомых вредителей, питающихся на ограниченном числе пригодных растений и способных при определенных условиях выходить из-под контроля паразитических наездников.

Ключевые слова: модели популяций, гибридные вычислительные структуры.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ стремительных и неожиданных скачков численности отдельных биологических видов остается междисциплинарной проблемой. Один из вариантов скачкообразного развития процесса описан в известной книге Ю. Одума [1] на основе наблюдений австралийских энтомологов за вспышками вредителей эвкалиптов. Пример интересен тем, что исключает в условиях вечнозеленого леса влияние случайных погодных факторов на выживаемость зимующего поколения. Моделирование размножения монофагов (псиллид, питающихся только на одном виде растений) возможно при формализации биотических регулирующих механизмов, приводящих к наличию для популяции определенной численности. Однако такие пороговые состояния не должны быть легко получены из любого другого состояния модели, иначе вспышки одного вида наблюдались бы повсеместно и регулярно, а не были бы локализованными и неожиданными. В гипотезе Одума именно преодоление окрестности неустойчивого равновесия запускает фазу стремительного увеличения удельного прироста численности вредителей. Предлагаемая модель опасного экологического явления строится на дифференцированном описании силы воздействия биотических факторов на репродуктивную активность в разных состояниях популяции. Стохастические флуктуации, характерные для популяций слабо перемещающихся насекомых, предложено имитировать специфическим режимом детерминированного транзитивного хаоса.

ПЕРЕХОД ОТ ГЛАДКИХ ВЫЧИСЛЕНИЙ К ИТЕРАЦИОННОЙ СТРУКТУРЕ

Исходя из экологического описания, необходимо неявно учитывать воздействие паразитического регулятора на популяцию, причем популяция паразита в данном случае представляет «черный ящик». Скорость изменения численности поколения можно описать, начиная от исходной генерации $N(0)$, дифференциальным уравнением, разграничивая в правой части факторы мгновенно-

¹ Работа выполнена в рамках Проекта РФФИ № 15-04-01226.

венной смертности α и β . Интервал между репродуктивными циклами непрерывного времени имеет фиксированную длину $[0, T]$. Следуя представлениям одной из популярных гипотез биологической борьбы с вредителями, согласно которой реакция специализированных паразитов обусловлена начальным скоплением отложенных яиц $N(0)$, запишем задачу Коши для определения числа половозрелых особей жертв S , доживающих до следующего момента размножения:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha N(0) + \beta)N(t), \quad t \in [0, T]. \quad (1)$$

Предположительно модель может описывать действие интродукции на пораженный вредителями опытный участок паразитических наездников в момент массовой откладки яиц мотыльками, однако возможность сценария вспышки при введении $N(0)$ исключена из следующих соображений. Уравнение интегрируем путем разделения переменных

$$\int_{N(0)}^N \frac{dN}{-(\alpha N(0) + \beta)N(t)} = \int_0^t dt, \quad \ln \frac{N(0)}{N(t)} = t(\alpha N(0) + \beta)$$

и получаем зависимость от начальной численности: $N(t) = N(0) / e^{t(\alpha N(0) + \beta)}$.

Объединяя через среднюю популяционную плодовитость λ с родительским поколением S , выразим величину новой репродуктивной генерации $f(S) = \lambda S / \exp(T(\alpha \lambda S + \beta))$; зависимость $N(T) = f(S)$ определит куполообразную кривую, асимптотически приближающуюся к оси абсцисс $\lim_{S \rightarrow \infty} f(S) = 0$. Переопределим для краткости параметры $\gamma = \lambda e^{-T\beta}$, $\delta = \alpha \lambda T$. Величина $f(S) = \gamma S e^{-\delta S}$ имеет

единственный экстремум $f'(S) = \gamma e^{-\delta S} (1 - \delta S)$, $S_{\max} = 1/\delta$, $f(S_{\max}) = \gamma / \delta e$. В последовательности $1 \dots n$ поколений в виде функциональных итераций $S_{n+1} = \gamma S_n e^{-\delta S_n}$ существует нетривиальная стационарная точка $S^* = \ln \gamma / \delta$. Критерий устойчивости точки глобального аттрактора $|f'(S^*)| < 1$ зависит от одного параметра: $f'(S^*) = 1 - \ln \gamma$. При бифуркационном значении $\gamma_1 = e^2$, $f'(S^*) = -1$ в итерациях $f(f \dots f(f(S_0) \dots)) \equiv f^n(S_0)$ любой начальной точки S_0 происходит изменение поведения, связанное со свойствами композиции $f(f(S)) \equiv f^2(S)$, когда выполняются соотношения

$$\frac{df^2(S^*)}{dS} = 1, \quad \frac{d^2 f^2(S)}{dS^2} = f''(f(S))(f'(S))^2 + f'(f(S))f''(S).$$

Вторая производная двойной композиции в стационарной точке в критический момент имеет вид $\frac{d^2 f^2(S^*)}{dS^2} = f'(S^*)f''(S^*)(f'(S^*) + 1) = 0$. Производная

$\frac{df^2(S)}{dS}$ имеет в S^* локальный максимум и $\frac{d^2 f^2(S)}{dS^2}$ меняет знак плюс на минус,

если выполняется условие $\frac{d^3 f^2(S^*)}{dS^3} < 0$. Тогда по обе стороны от бис-

сектрисы при $\gamma_1 + \varepsilon$ у величины $f^2(S)$ могут появиться новые стационарные точки $S_1^* < S^* < S_2^*$, а у исходной величины $f(S)$ появится цикл длиной 2. Дифференциальный инвариант H — «производная Шварца» [2] имеет свойство

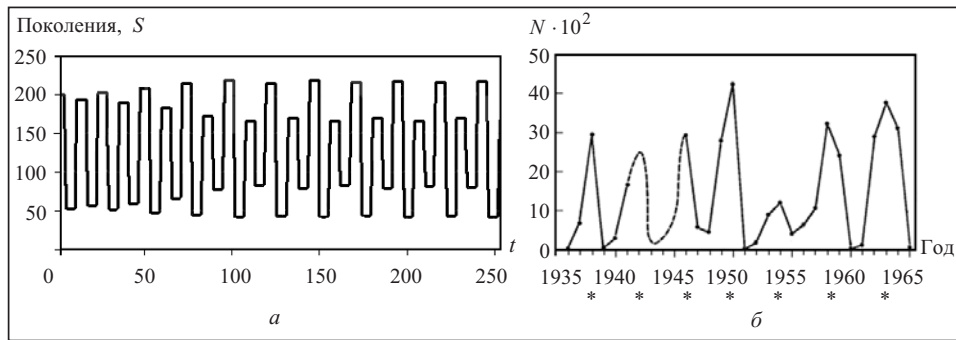


Рис. 1. График цикла 2^2 в решении (1) и реальной 4-летней цикличности популяции полевки

сохранять знак при всех итерациях $g^n(x)$: $H\{g(x)\} = \frac{g'''(x)}{g'(x)} - \frac{3}{2} \left(\frac{g''(x)}{g'(x)} \right)^2$ и

в рассматриваемом случае $H\{f^2(S^*)\} = \frac{d^3 f^2(S^*)}{dS^3}$. Для полученной из (1) за-

висимости $H\{f(S)\}$ сохраняет всюду отрицательный знак: $H\{f(S)\} = \delta^2 \frac{-\delta S^2 + 4\delta S - 6}{2(1-\delta S)^2} < 0, S \in \mathfrak{R}$. Поэтому у всех композиций $f^{2n}(S)$ бу-

дут появляться пары стационарных точек, расположенных симметрично вокруг каждой теряющей устойчивость S_i^* . Интервал между соседними бифуркационными значениями параметра $\gamma_1, \gamma_2 \dots \gamma_k, k \rightarrow \infty$, быстро сокращается, и при значении $\bar{\gamma}$ период цикла можно считать бесконечным (траектория хаотизируется).

За пять лет до появления теории универсальности Фейгенбаума после того, как возникновение циклов 2^i в вычислительных экспериментах было обнаружено в нескольких дискретных «экологических» моделях, сложилось неоднозначно принятое мнение [3], что такие свойства математического аппарата могут фундаментальным образом соответствовать популяционным флуктуациям, в том числе аperiодическим. Отметим, что циклы помимо длины различаются взаимным расположением точек. На рис. 1 дан график типичных четырехлетних циклических колебаний популяции грызуна *Myodes rufocanus* субарктической зоны из работы [4], где звездочками обозначены годы пиковых значений численности полевки, и цикла функциональных итераций после удвоения периода 2^{1+1} . Для качественного соответствия циклические точки S_2^* и S_3^* следовало бы поменять местами при обходе цикла, но описанные причины бифуркаций удвоения не позволяют нарушить их расположение.

ТРИГГЕРНОЕ ДОПОЛНЕНИЕ В НОВОЙ БИСТАБИЛЬНОЙ МОДЕЛИ

Опыт моделирования эксплуатации рыбных популяций свидетельствует о предпочтительном использовании систем дифференциальных уравнений, численно решаемых на интервале времени, над моделями в виде итераций функций, даже если они получены интегрированием [5]. По-нашему мнению, лучше оперировать непосредственными биологическими характеристиками (плодовитость, возраст созревания и др.), чем сложно оцениваемыми такими абстрагированными величинами, как «репродуктивный потенциал», емкость экологической ниши, давление факторов среды, которые делают противоречивым поведение ряда известных ихтиологических моделей. В итерациях $S_{n+1} = \gamma S_n e^{-\delta S_n}$ параметр γ отражает только репродуктивный потенциал, но в его изначально экологическом смысле входит составляющая $e^{-T\beta}$.

Положим, скорость весового прироста образующих колонии неполовозрелых древесных фитофагов лимитирована обилием медленно возобновляемого ресурса q , с увеличением числа потребителей N замедляется $w'(t) = v(N^{-1})$. Уравнение размерного развития нимф опишем обратной дробно-степенной зависимостью с поправкой ρ :

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

Из правой части (1) исключим компонент $N(0)$ и модифицируем это уравнение с учетом увеличения потребления ресурса:

$$\frac{dN}{dt} = -\alpha w(t) N^2(t) - \beta N(t). \quad (3)$$

Объединив систему (2) с уравнением (3), путем вычисления можно получить кривую с одним пологим максимумом, отличной от нуля асимптотой $L \approx 2/3\varphi(S_{\max})$ и применять модель, переопределяя начальные условия (3) на концах непрерывных промежутков: $N_{n+1}(0) = \lambda S_n$, где λ , $w(0) = \text{const}$ — эволюционно сложившиеся стабильные характеристики для популяций. Таким методом получим дискретную итерационную траекторию, где роль оператора эволюции с незначительными H выполняет численное решение системы дифференциальных уравнений на промежутке времени жизненного цикла.

Обоснованное развитие подхода представим непрерывно-событийной последовательностью, где изменения происходят по достижении особых условий внутренних переменных системы. Реализовать предикативную структуру возможно с применением методов современной теории гибридных систем [6]. Их преимущество состоит в следующем: если представить сложную скачкообразную эволюцию процесса в виде графа с переходами, то гибридная система может рассматривать переходы не между состояниями, а между поведением — допустимыми разновидностями процесса. Недостаточно предложить способ моделирования изменений по ходу жизненного цикла. Необходимо описать особым образом в модели действие вносящих нелинейность экологических эффектов, наблюдаемых в популяционной динамике.

Повышение численности поколений приводит к исчерпанию ресурсов, что обычно ведет к плавному замедлению темпа роста популяции и стабилизации, но для вредителей леса более правдоподобна фаза стремительного снижения численности. Репродуктивный процесс при низкой локальной численности аналогично имеет свои нелинейные особенности. В популяционной экологии широко обсуждается действие «эффекта агрегированной группы» особей по данным различных наблюдений [7]. В наиболее малочисленных группах эффективность воспроизводства будет непропорционально снижаться, что приводит к наличию критически низкого состояния популяции.

В уравнении убыли (1) имеют место два коэффициента смертности, непосредственно зависящего α и независимого β от плотности популяции. В (3) α учитывает влияние исчерпания необходимых ресурсов по мере увеличения пищевых потребностей нимф. При низкой плотности достигших стадии размножения имаго S целесообразно учитывать потери воспроизводства на стадии $t \approx 0$. Дополним β в (3) триггерным функционалом

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\sigma S^2), \quad \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \quad \Psi(0) = 2, \quad (4)$$

где $\sigma < 1$ отражает степень выраженности эффекта. Убывающий функционал быстро стремится к единице и далее не влияет на вычисление $N(T)$ при численности продуцирующего поколение имаго, которая соответствует среднесредне-голетнему оптимуму. Зависимость с учетом (4) получит дополнительное пересечение с биссектрисой, которое станет для динамической системы неустойчи-

вым отталкивающим равновесием S^R , а точка начала координат $(0, 0)$ приобретет устойчивость: $\forall S < S^R \lim_{t \rightarrow \infty} \{\varphi(S)\}^t = 0$.

ПРОГРАММНО-ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ СТРУКТУРА МОДЕЛИ

Рассматриваемый ниже подход учитывает, что жизненный цикл вредителя включает метаморфозы между стадиями с разными физиологическими и экологическими особенностями. В работах о причинах вспышек изначально малочисленного насекомого отмечается, что для каждой стадии цикла требуются определенные ресурсы и наличие специфических хищников. Современные вычислительные средства позволяют реализовать концепцию ступенчатого описания динамики поколения соответственно стадиям типичного вредителя с неполным циклом превращений: яйца, нимфы, имаго.

Подход заключается в построении алгоритма выделения метаморфоз как события, обусловленного достижением особого состояния в пространстве переменных непрерывной модели. Дискретные моменты событий разбивают время на последовательность кадров, в которых изменяется скорость убыли текущей численности поколения. Систему с динамически переопределяемой правой частью построим на основе модификаций (3) при условии завершения активности каждой из форм правой части:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \Psi\beta)N(t), & t < \tau, \\ -\alpha_2 \Psi N(t) / w(\tau) - \beta N(t), & t > \tau, \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t-\zeta), & w(t) < w_3, \end{cases} \quad (5)$$

где $\tau \approx 0.2T$ — длительность первой стадии с эндогенным питанием. Далее модель описывает выживаемость стадии, где достигнутый показатель развития $w(\tau)$ уменьшает смертность, которая продолжается по достижении порогового уровня w_3 . В уравнение для старшей стадии развития введено небольшое запаздывание $\zeta < \tau$. Согласно условиям задачи допустимо, что интервал действия факторов смертности, зависящих от плотности, не является постоянным и способен расширяться. Вероятность гибели для совершенно разных биологических объектов может резко изменяться, в то же время длительный период может не зависеть от возраста.

Модель рассчитана на применение современных вычислительных средств, включающих библиотеки производительных численных методов с переменным шагом интегрирования. Алгоритмическая реализация непрерывно-событийной структуры вычислительной модели использует операторы ветвления языка программирования и структуры инкапсуляции данных для реализации дискретно-непрерывного времени. Модель представляется конечным множеством режимов изменения состояния и переходов между ними. Переходам соответствуют условие завершения активности и правило переопределения начальных условий для решения задачи Коши на следующем кадре времени (в случае цикла размножения псиллид $T = 45$ сут.) с выбранным видом правой части.

Гибридное время формализуется в виде мультимножества кортежей, которое позволяет реализовать эффект событийности при управлении изменением непрерывного процесса. Гибридное время хранится в виде структуры данных:

$$\vartheta = \bigcup_n \{R_{\tau_n}, [t_{n-1}, t_n], L_{\tau_n}\},$$

где R_{τ_n}, L_{τ_n} — последовательность выделяемых событий с мгновенной длительностью, ограничивающие справа и слева интервалы непрерывного времени.

В некоторый выделяемый момент гибридного времени происходит переопределение начальных условий для расчета задачи Коши на следующем в последовательности кадре непрерывного времени. Поведение гибридной системы представляется

непрерывным изменением состояния и дискретными событиями, переопределяющими развитие процесса [8], что отличается от подхода, использованного в [9], но фактически является технологическим развитием идей В.А. Костицина из [10].

В рассматриваемом методе на основе таймированного гибридного автомата переключение реализуется между режимами изменения состояния. Режимам изменения сопоставлен набор форм правой части системы уравнений из (2), алгоритм контроля предикатов определяет выбор решаемой в данный момент задачи Коши с инициализацией новых начальных условий. Интервал развития вредителя разделен на последовательность кадров гибридного модельного времени. Алгоритмическое представление модели реализуется на основе автомата с таймированными и предикативными переходами. Множество решений задач Коши для допустимых $S \in Z^+$ определит интересующую нас зависимость.

Исследование подобных дискретно-непрерывных моделей можно осуществлять в инструментальной вычислительной среде Rand Model Designer (RMD). Программный код выполняемой модели в RMD генерируется на основе входного языка записи математической модели, визуальных диаграмм для описания структуры, качественных изменений поведения моделируемой системы и автоматически компилируется. Это обуславливает высокую производительность при проведении управляемых вычислительных экспериментов. Входной паскалеобразный алгоритмический язык среды позволяет формировать модель процесса из алгебраических или дифференциальных уравнений.

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПЕРЕОПРЕДЕЛЯЕМОЙ СИСТЕМЫ

Исследованная в инструментальной среде AnyLogic5 дискретная динамическая система, организованная как $S_{n+1} = \varphi(S_n)$, $S = N(T)$, продемонстрировала интересные для рассматриваемой популяционной задачи характеристики фазового портрета, так как кривая зависимости имеет локальные экстремумы, максимум, минимум и четыре стационарные точки пересечения с биссектрисой координатного угла $S = \varphi(S)$.

Свойства зависимости приводят к тому, что первые три стационарные точки $S_1^R, S_2^R, S_3^R < S^*$ неустойчивы. Сохраняют качество притяжения нулевое равновесие и устойчивая стационарная точка S^* . Границей областей притяжения Ω_0 и Ω_S согласно рис. 1 является первая стационарная (репеллерная) точка S_1^R . Поведение динамической системы с начальной точкой $S_0 \in (S_2^R, S_3^R)$ отличается от итераций Фейгенбаума, где траектория может притягиваться к точечному аттрактору в зависимости от значений параметра — монотонно либо с затухающими осцилляциями [11].

У полученной 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, они составляют множество $A_2 = \{S, S \in [S_1^R, S_2^R], \varphi^2(S) > S_3^R\}$. Существует инвариантное множество точек

$\Delta = [S_1^R, S_2^R] \setminus \bigcup_{n=1}^{\infty} A_n$, не покидающих интервал под действием функциональных

итераций, и оно обладает структурой, аналогичной критическому канторовскому аттрактору [12]. Это приводит к наблюдению временного апериодического движения для начальной точки $S_0 \notin \Delta$.

Поскольку $\max \varphi(S) > S_3^R$, каждая из двух неустойчивых стационарных точек имеет по две непосредственные точки прообраза, которые под действием одной итерации $\varphi^{-1}(R)$ должны отобразиться в S_3^R или в 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, что далее формируется замкнутое множество всех прообразов $\{\varphi^{-n}(S_2^R)\} \cup \{\varphi^{-n}(S_3^R)\}$, не принадлежащих области притяжения аттрактора S^* , что делает область притяжения Ω_S несвязным подмножеством. Траектория $\varphi^n(S_0)$, $S_0 \notin \Lambda$, испытывает апериодические флуктуации. Генерация транзитивного хаоса по терминологии [13] происходит на ограниченном сверху уровне численности $\varphi^j(S_0) < \varphi(S_3^R)$ и конечна по продолжительности.

Режимы переходного или «транзитивного» хаотического поведения прерываются псевдостабиллизацией, когда траектория оказывается в близкой точке неустойчивого равновесия $\varphi^{n+1}(S) \approx S_3^R$, но незначительные погрешности нарастают при итерациях и будут выталкивать траекторию из его ε -окрестности вниз. Одно из приближений к прообразу $\varphi^{-1}(S_3^R)$ на некоторой итерации j завершится резким превышением порогового значения. Траектория окажется в непрерывной части области притяжения S^* и быстро притягивается к устойчивому равновесию, характеризующему состояние популяции при высокой численности. Развитию вспышки не будет предшествовать интервал видимой стабилизации на предпороговых значениях, который можно было бы своевременно выявить. Продолжительность флуктуаций j в детерминированной модели изменяется от выбора S_0 , а в реальных условиях от сочетаний факторов среды.

Динамика популяции насекомого в период вспышки отличается тем, что, достигнув состояния наиболее эффективного воспроизводства, она не может задержаться в нем на продолжительное время ввиду уже начавшейся дефолиации леса. Необходимо учитывать возникающий дефицит ресурсов для вылупливающих личинок. Опишем снижение репродуктивной активности, используя особенности разработанной непрерывно-событийной модели (5). Изменение α_1 реализует кратко описанную в работах М. Фейгенбаума бифуркацию удвоения периода в момент $|f'(S^*)|=1$. В дискретных функциональных итерациях возможны три типа бифуркаций, которые могут быть как прямыми, так и возвратными [14]. Для описания завершающего этапа развития вспышки популяции насекомого предлагаем реализовать возвратную касательную бифуркацию (backward tangent bifurcation) в момент, когда $N_i > f(S_3^R)$. В этом случае сначала S_3^R и S^* сольются в одну стационарную точку, которая затем исчезнет, оставляя S_1^R и S_2^R .

Воспользуемся подходом, аналогичным функционалу Ψ по реализации, но зеркальным по смыслу. Реализовывать целевое топологическое изменение необходимо начинать плавно при нахождении траектории в окрестности равновесия. Для этого представляется эффективным дополнить второй вариант правой части (5) функционалом $\alpha_1 \Theta$. В случае, если мелкие виды насекомых относятся к высасывающим древесные соки, то этот вид является зависящим от количества доживших до первого метаморфоза особей $N(\tau)$ и резко возрастающим от единичного значения при неестественном обилии вредителей. Функционал Θ будем выбирать подобным форме сигмовидной кривой:

$$\Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{e^{c_1 N(\tau)}}{l + c_2 e^{c_1 N(\tau)}}, \quad \lim_{N(\tau) \rightarrow \infty} \Theta(N(\tau)) = 1 + \frac{1}{c_2}, \quad (6)$$

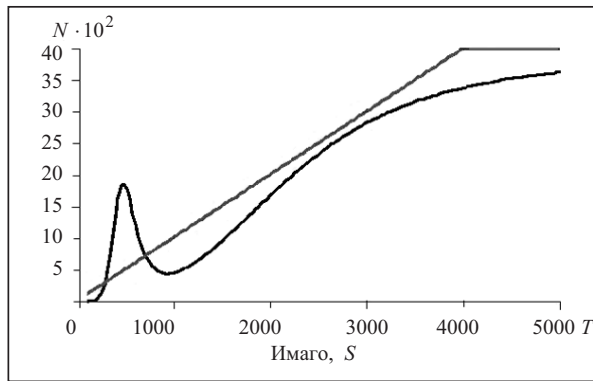


Рис. 2. Зависимость воспроизведения поколений N после касательной бифуркации с потерей устойчивой точки

где параметр $c_2 > 1$ характеризует стремительность истощения ресурсов, $l > 2 \cdot 10^3$ варьирует уровень численности, при котором эффект начнет заметно проявляться. При $S \rightarrow S^*$ зависимость воспроизведения поколений приобретает вид, графически представленный на рис. 2 (по оси абсцисс — число исходных половозрелых особей, по оси ординат — численность вновь продуцируемого поколения в сравнении с бисект-

рисой координатного угла; $\alpha = 0.6 \cdot 10^{-12}$, $\lambda = 260$, $\beta = 2.3 \cdot 10^{-4}$), с асимптотически восходящей правой ветвью и экстремумами S_{\max} и S_{\min} .

Возвратная касательная бифуркация редуцирует число стационарных точек, при этом сдвигается положение экстремумов зависимости. Известно существование для дискретных итераций трех типов аттракторов. В работах по теории ренормализации исследован сценарий Фейгенбаума — механизм метаморфоза между периодической траекторией и канторовским фрактальным множеством. После исчезновения S_3^R и S^* будет существовать аттрактор третьего типа. Траектория притягивается к множеству, состоящему из объединения несвязных интервалов $[\varphi(S_{\min}), \varphi(S_{\max})] \setminus \varphi^{-n}(R_2^R)$, где должно наблюдаться аперриодическое движение. Интервальный аттрактор просуществует до момента притяжения к нему траектории. Прекращение действия фактора истощения ресурсов восстановит неустойчивое равновесие. Система перейдет к следующему длительному состоянию аперриодических флуктуаций (рис. 3). Отметим, что дефолиация леса из-за вспышки псиллид связана не с непосредственным выеданием листвы, а с тем, что в их липких сахаристых выделениях поселяются опасные фитопатогенные грибки [15].

Вспышка заканчивается через 9–10 итераций падением до минимально возможного уровня численности. Реальность скорой повторной вспышки в данной модели будет зависеть от соотношения экстремума $\min \varphi(S)$ и первого репеллера S_1^R ; при значении ниже S_1^R для моделируемой популяции существует вероят-

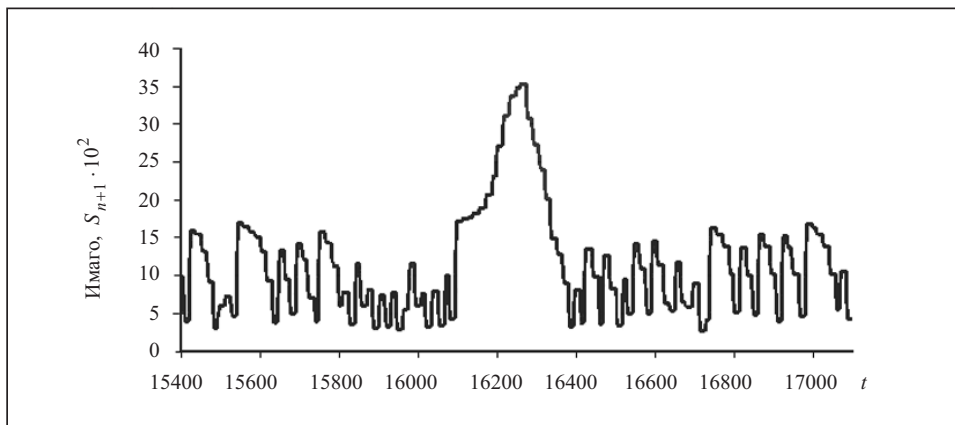


Рис. 3. График модельной динамики единичной вспышки численности

ность попасть в состояние дальнейшей деградации и элиминации из ареала. Ввиду особенностей обмена веществ псиллид сложно описать непосредственно связь истощения пищевого ресурса с биомассой вредителя как систему ресурс–потребитель.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе дифференциальных уравнений с переопределяемой по набору условий правой частью формализованы особенности эффективности воспроизводства насекомых. Перемены, необходимые для моделирования ключевых особенностей сценария вспышки, происходят в результате комбинации двух пороговых состояний в динамике полученной функциональной итерации. Из-за действия двух функционалов ограниченного триггерного воздействия на вычисления вспышка разрывает два промежутка неустойчивых переходных аperiодических колебаний, длительности которых не зависят от внутренних переменных и коэффициентов модели. При бифуркациях теряется и возникает устойчивое равновесие и вместе с ним неустойчивое барьерное значение. Эффект значим при моделировании распространения исходно малочисленного вида вселенца в новой среде обитания. Второй функционал только на этапе вспышки определяет последствия истощения ресурса листьев, пригодных для размножения. В соответствии с описанием типичной ситуации распространения вредителя эвкалиптового леса [16] вспышка начинается почти без стабилизовавшего состояния после преодоления порогового равновесия, где основные регуляторы численности псиллид — паразитические наездники начинают эффективно подавляться гиперпаразитами. Из-за дефолиации деревьев, завершающей вспышку, популяция насекомых переходит в режим малочисленных флуктуаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — С. 55–57.
2. de Melo W., van Strien S. One-dimensional dynamics: The Schwarzian derivative and beyond // *Bulletin of the American Mathematical Society*. — 1988. — 18, N 2. — P. 159–162.
3. May R.M. Biological populations obeying difference equations: Stable points, stable cycles, and chaos // *Journal of Theoretical Biology*. — 1975. — 51, Iss. 2. — P. 511–524.
4. Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // *Advances in Ecological Research*. — 1974. — 8. — P. 267–399.
5. Perevaryukha A.Y. Cyclic and unstable chaotic dynamics in models of two populations of sturgeon fish // *Numerical Analysis and Applications*. — 2012. — N 3. — P. 254–264.
6. Колесов Ю.Б., Сениченков Ю.Б. Компонентные технологии математического моделирования. — СПб.: Изд-во СПбГПУ, 2012. — 223 с.
7. Keitt T.H., Lewis M.A., Holt R.D. Allee effects, invasion pinning, and species borders // *The American Naturalist*. — 2001. — 157, N 2. — P. 203–216.
8. Сениченков Ю.Б., Колесов Ю.Б., Инихов Д.Б. Формы представления динамических систем в MvStadium // *Компьютерные инструменты в образовании*. — 2007. — № 4. — С. 44–49.
9. Недорезов Л.В., Утопин Ю.В. Дискретно-непрерывная модель динамики численности двуполой популяции // *Сибирский математический журнал*. — 2003. — № 3. — С. 650–659.
10. Kostitzin V.A. *La biologie mathematique*. — Paris: A. Colin, 1937. — 236 p.
11. Feigenbaum M.J. The transition to aperiodic behavior in turbulent systems // *Communications in Mathematical Physics*. — 1980. — 77, N 1. — P. 65–86.
12. Graczyk J., Sands D., Swiatek G. Metric attractors for smooth unimodal maps // *Annals of Mathematics*. — 2004. — 159. — P. 725–740.
13. Astafev G.B., Koronovski A.A., Hramov A.E. Behavior of dynamical systems in the regime of transient chaos // *Technical Physics Letters*. — 2003. — 29, N 11. — P. 923–926.

14. Dushoff J., Huang W. Backwards bifurcations and catastrophe in simple models of fatal diseases // *Journal of Mathematical Biology*. — 1998. — **36**. — P. 227–248.
15. Мироненко Н.В. Современные достижения в изучении генетической структуры популяций фитопатогенных грибов // *Успехи современной биологии*. — 2004. — **124**, № 3. — С. 234–245.
16. Hall A.G. Anatomy of an outbreak: The biology and population dynamics of a *Cardiaspina* psyllid species in an endangered woodland ecosystem // *Agricultural and Forest Entomology*. — 2015. — **17**, Iss. 3. — P 292–301.

Надійшла до редакції 23.12.2015

А.Ю. Переварюха

МОДЕЛЮВАННЯ РІЗКИХ ЗМІН ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ДИНАМІКИ З ДВОМА ПОРОГОВИМИ СТАНАМИ

Анотація. Моделюється спалах чисельності біологічного виду, який починається з досягнення особливого нетривіального стану динамічної системи. Популяційний процес розбивається на послідовність стадій, які відрізняються. Модель імітує ефект мимовільного переходу від слабких флуктуацій через максимізацію репродуктивної ефективності до перевищення екологічної ємності середовища з наступною фазою швидкого спонтанного загасання процесу. Для опису переходу між заключними стадіями спалаху використано метод контрольованої функціональної реалізації метаморфозів поведінки траєкторії. Оригінальний обчислювальний апарат на основі дискретно-неперервної структури часу з предикативними конструкціями дозволяє застосовувати сценарний підхід до оцінки розвитку екологічних ситуацій. Значимість результатів обґрунтована аналізом даних про спалахи дрібних комах шкідників, контрольованих паразитичними наїзниками, що вражають обмежене число придатних сільськогосподарських рослин.

Ключові слова: моделі популяцій, гібридні обчислювальні структури.

A.Yu. Perevaryukha

SIMULATION OF ABRUPT CHANGES IN POPULATIONAL DYNAMICS WITH TWO THRESHOLD STATES

Abstract. The author solves the problem of modeling outbreaks of a species, which begins with the achievement of specific non-trivial state of a dynamic system. Population process is divided into a sequence of substantially different stages. The model simulates the effect of spontaneous transition from weak to acceleration fluctuations of reproductive activity followed by the phase of rapid spontaneous decay. To describe the transition between final stages of the outbreak, the method of controlled functional realization of metamorphoses of trajectory behavior is used. Differential equations are combined with predicative constructions in software environment. The original computational unit based on discrete-continuous time allows us to apply the scenario approach to the assessment of environmental situations. To study such discrete-continuous models, AnyLogic5 computing environment with support for language Java are used, where the developer can enter your own data types as interfaces.

Keywords: population dynamics, hybrid computing structures.

Переварюха Андрей Юрьевич,

кандидат техн. наук, старший научный сотрудник Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН, Россия, e-mail: temp_elf@mail.ru.