

## ИТЕРАЦИОННАЯ НЕПРЕРЫВНО-СОБЫТИЙНАЯ МОДЕЛЬ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛОГО ФИТОФАГА

© 2016 г. А.Ю. Переварюха

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

E-mail: temp\_elf@mail.ru

Поступила в редакцию 25.08.15 г.

После доработки 07.10.15 г.

На основе анализа динамики изменений плотности насекомого семейства *Psyllidae* в Австралии разработана модель сценария резкого увеличения численности фитофага, характер которого объясним воздействием паразитов *Encyrtidae* высших порядков. Феноменологическая модель реализует дифференцированное описание эффективности воспроизводства в некоторых диапазонах состояния популяции. Предложена непрерывно-событийная структура, где скорость убыли поколений неравномерна на разных стадиях онтогенеза насекомого с неполным циклом превращений, а моменты ее изменения определяются состоянием внутренних переменных вспомогательного уравнения непрерывной части системы. Спонтанная ограниченная по времени локальная вспышка начинается после преодоления порогового равновесия итерационной динамической системы, когда ослабляется действие обычных механизмов регуляции численности и меняется скорость убыли поколений. С использованием метода дополнения правой части основного уравнения функционалом ограниченной области значений учитывается резкое снижение выживаемости при исчерпании ресурсов. Подобная модификация вызывает обратную касательную бифуркацию. Через несколько итераций после бифуркации наблюдается перевод популяции в режим обыденных для мелких насекомых флуктуаций без явно выраженной циклической составляющей с низкой средней численностью.

*Ключевые слова:* вспышки численности, событийные модели, пороговые состояния популяций, биологическая регуляция вредителей, *Psyllidae* Австралии.

В области математического моделирования динамики взаимодействующих популяций остаются несколько задач, трудноразрешимых с позиций традиционных методов. Лабораторные эксперименты Г. Гаузе [1] не подтверждали выводов из уравнений В. Вольтерра, что привело к поиску дополнительных факторов возможности продолжительного совместного существования хищника и жертвы, например в работах А.Д. Базыкина [2]. Под влиянием накопленных результатов наблюдений корректировались заложённые в основе моделей теоретические предположения. К актуальным проблемам относятся комплексные перемены, связанные с инвазиями видов и многократные увеличения «вспышки» численности [3]. Расселение чужеродных видов и вспышки, пересекающиеся проблемы, но не каждая инвазия развивается через стремительную вспышку. Для описанных в литературе ситуаций, попадающих под критерии вспышки, отличаются фазы начала и завершения. Не будем относить к «вспышкам» регулярные сезонные явления. Соответственно иначе будет про-

исходить восстановление равновесия в экосистемах. Многие специалисты считают важной особенностью резких изменений в развитии популяционного процесса наличие ограничивающих пороговых состояний [4]. Для объяснения механизмов вспышки еловой листовёртки предлагались принципы теории катастроф [5], но такие методы будут ограничены качественным геометрическим уровнем объяснений. Нелинейные эффекты при трудности описания внутренней структуры предполагают развитие феноменологических моделей, так методы физики сплошных сред без учета взаимодействия составляющих материал частиц описывают типы деформаций. Непостоянство факторов трофических связей в жизненном цикле насекомых приводит к идеям переопределяемой вычислительной структуры с расчетом на возможности современных численных алгоритмов, позволяющих рассмотреть последовательное развитие событий в виде экологического сценария.

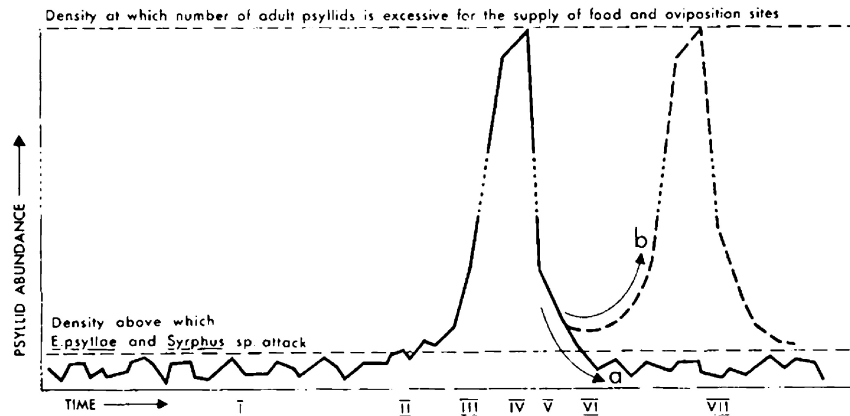


Рис. 1. Вспышка численности *Cardiaspina albitextura* (Hemiptera: Psyllidae) по (рис. из работы [6]).

### СЦЕНАРИЙ ВСПЫШКИ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛОГО ФИТОФАГА

В статье мы предложим вычислительную модель сценария вспышки численности на основе наблюдений за изменениями локальной плотности насекомого семейства *Psyllidae*, повреждающего эвкалиптовый лес, из работы [6]. Семейство отряда *Hemiptera* насчитывает более полутора тысяч распространенных повсеместно видов, среди них достаточно много монофагов, как знакомая садоводам яблоневая медяница. Часто инвазивные насекомые с полным превращением (бабочки, жуки) демонстрируют стремительное распространение, так как не встречаются в новой среде специализированного хищника. Гемолимфа многих гусениц (семейств *Limacodidae*, *Limntriidae* и др.) содержит токсины, что ограничивает регулирующие численность механизмы и представляет тривиальный случай в проблеме исследования вспышек. Листоблошки раздельнополые, уязвимы на всех стадиях жизни, не проявляют мощной химзащиты и миграционной активности, являются звеном во множестве трофических связей и объектом для паразитизма, потому переход их к бесконтрольному размножению более интересен, чем у партеногенетических *Coccoidea* или *Aphidoidea*.

Динамику численности насекомого из работы [6] (рис. 1, на графике горизонтальными пунктирными линиями указаны два пороговых состояния) с очаговыми последствиями дефолиации деревьев и вероятностью повторной вспышки можно считать типичной для медленно перемещающихся вредителей. Выделенные характерные этапы наблюдаются не только в вечнозеленых лесах с чередованием влажных сезонов, но прослеживаются для еловой литовертки-почкоеда *Choristoneura fumiferana* Сле-

mens, 1865 в Квебеке [7] только с другим временным масштабом.

Стремительный прирост численности начинается после нерегулярных флуктуаций из почти стабилизированного состояния из-за преодоления порогового значения, которое можно считать неустойчивым равновесием в специфической многокомпонентной системе паразиты–хозяин. В семействе мелких стебельчатобрюхих *Encyrtidae* около 4000 видов. Среди их разнообразия выделяют как первичных паразитов, как врагов листоблошек из рода *Psyllaephagus*, так и несколько родов паразитов высших порядков. Существование первого порога в работе [6] объяснено включением действия насекомых «гиперпаразитов» рода *Echthroplexis*, которые с этого момента начинают уничтожать других размножившихся паразитических наездников — основных биологических регуляторов фитофагов многих видов. Недавнее появление австралийского гиперпаразита микроосы *Coccidoctonus psyllae* Riek, 1962 в Новой Зеландии действительно резко увеличило наносимый инвазивными вредителями ущерб [8]. Энтомологи Австралии регулярно отписывают новые виды семейства *Encyrtidae*. К сожалению, нам неизвестны особенности изменений численности микроос (в отечественной классификации паразитических стебельчатобрюхих с яйцекладом принято называть «наездник», в англоязычной литературе «микрооса»). Второй порог более очевиден и, вероятно, общий для всех локальных вспышек насекомых, так как связан с исчерпанием ресурсов для дальнейшего размножения. После вспышки популяция эвкалиптового монофага переходит в длительный режим малочисленных флуктуаций (вариант *a* на рис. 1).

Вспышки вредителей семейства *Psyllidae* могут происходить по-разному в других районах восточного побережья Австралии. *Cardiaspina*

*albitextura* Taylor, 1962 наиболее опасный вредитель и отличается от родственных видов лучшей эффективностью усвоения питательных веществ [9]. Второстепенный вариант динамики (пунктиром  $b$  на рис. 1) со скорой повторной вспышкой встречается в районах с разреженной плотностью пригодных для питания деревьев из-за медленного расселения плохо летающих насекомых и восстановления молодых эвкалиптовых посадок. Кларком отмечена интересная нам деталь, для листоблошек свойственна некоторая стабилизация численности (evidence of temporary stabilization) перед вспышкой на протяжении около 7–10 поколений. Предположительно потому, что наездники с запаздыванием продуцируют высокоурожайное поколение, а численность с этого момента начинающих их подавлять ос лимитируется другими факторами. Эффективность атак изначально малочисленных паразитов второго порядка может увеличиваться из-за полиэбрионии, характерной для этого семейства насекомых.

#### БАЗОВЫЕ УРАВНЕНИЯ ВЫЖИВАЕМОСТИ

Явление вспышки численности остается проблемой для моделирования во многом потому, что такая динамика нарушает сложившиеся представления о принципах функционирования природных процессов. Сценарий начала вспышки противоречит классическим непрерывным моделям лимитированных популяций (Гомперца, Ферхюльста и др.), где динамика вида задается уравнением  $N'(t) = f(N)$  с точкой  $f'(N) = 0$  и дальнейшим снижением скорости роста при  $f''(N) < 0$  до его прекращения в точке  $f'(N^*) = 0$ . Сведения об аналогичных вспышках обосновывают существование значения  $\bar{N}_1$ , когда после достижения  $N > \bar{N}_1$  эффективность прироста численности наоборот резко, но непродолжительно увеличивается. Для гипотетической кривой роста численности вторая производная должна становиться  $f''(N) > 0$ . Это свойство, аналогичное механическому ускорению, будем считать необходимым условием классификации наблюдаемого процесса как этапа опасной вспышки.

Построим модель на принципе дифференцированного описания действия факторов в разных состояниях популяции. Предположим существование особого порогового состояния в популяционном процессе как границы-сепаратрисы, которая не должна быть банально достижима из любого другого состояния модели, иначе вспышки одного вида наблюдались бы

регулярно и повсеместно, но не были бы эпизодическими событиями. Такие свойства трудно получить в традиционной детерминированной динамической модели в виде систем дифференциальных уравнений. Характерные для популяций насекомых аperiodические флуктуации, отражающие действие случайных погодных факторов, могут имитировать режимы детерминированного хаоса в итерационных системах. Между фазами вспышки поведение такой популяции будет отвечать колебаниям с непредсказуемой амплитудой.

Представим, что интервал между репродуктивными циклами непрерывного времени имеет фиксированную длину  $[0, T]$ . Численность поколения можно описывать от некоторой начальной  $N(0)$  генерации дифференциальным уравнением, вычисляя с коэффициентами мгновенной смертности  $\alpha$  и  $\beta$  на краю промежутка число особей  $S$ , доживших до следующего момента размножения:

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

Решение задачи Коши (1) задает куполообразную кривую зависимости восполнения поколений от имеющейся генерации взрослых имаго  $S = \varphi(N(0))$ ,  $N(0) \in \mathbb{R}^+$  с нулевой горизонтальной асимптотой и единственным нетривиальным пересечением с биссектрисой координатного угла  $S^*$ .

Сильная зависимость смертности личинок от первоначальной численности для насекомых вредителей растений не характерна. Положим, рост особей  $w(t)$  в раннем онтогенезе лимитирован доступностью невозобновляемого ресурса  $q$ , замедляясь с увеличением числа его потребителей. Модель роста без баланса анаболизма/катаболизма успешно использована для формирования поколения промысловых рыб [10] в виде обратной зависимости от текущей численности:  $w(t) = qN^{-1}$ . Модифицируем уравнение условного размерного развития в виде обратной дробно-степенной зависимости с поправкой  $\delta$ :

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

Правую часть (1) модифицируем с учетом увеличения потребления ресурса:

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

Объединяя в систему (2) и уравнение (3), можно в вычислительной среде получить кри-

вую с одним максимумом и ненулевой асимптотой и применять модель, переопределяя начальные условия (2) на концах непрерывных промежутков:  $N_{n+1}(0) = \lambda S_n$ ,  $w(0) = \text{const}$ ,  $\lambda$  – средняя плодовитость популяции. Таким методом получим дискретную траекторию, где роль оператора эволюции выполняет численное решение системы дифференциальных уравнений на промежутке времени, и можем описать нелинейную зависимость выживаемости.

Развитием подхода мы представляем непрерывно-событийную структуру, где обоснованные экологией популяций изменения происходят при достижении особых условий в группе внутренних переменных системы. В нашем случае условия логично следуют из вспомогательного уравнения (3). Событийную систему будем отличать от непрерывно-дискретных импульсных систем, которых для популяционной проблематики видов со сложным жизненным циклом известно несколько разновидностей, рассмотренных в работах Л. Недорезова [11], и основная задача таких моделей разделение процессов, например если воспроизводство жертв и хищников происходит в разные моменты.

Реализовать предикативную структуру возможно с применением методов современной теории гибридных систем [12]. Их преимущества 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, нужно описать особым образом в модели действие вносящих нелинейность экологических эффектов, наблюдаемые в популяционной динамике.

#### МОДЕЛЬ «БУТЫЛОЧНОГО ГОРЛЫШКА»

Повышение численности 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 численности аналогично имеет свои нелинейные особенности. Любой процесс инвазии вида в новую среду проходил этап «бутылочного горлышка» существования малой группы особей, перед тем как продемонстрировать стремительное увеличение. Не все виды преодолевают этап бутылочного горлышка, но многие известные модели (Морана–Рикера, Бивертон–Холта) показывают самую высокую скорость воспроизводства при  $N \rightarrow 0$ .

В популяционной экологии широко обсуждается по данным различных наблюдений действие эффекта агрегированной группы, названного именем эколога Allee [13]. Замечено повышение выживаемость молоди в группе особей при том, что скученность увеличивает пищевую конкуренцию взрослых. Соответственно, в малочисленных группах эффективность воспроизводства будет непропорционально снижаться, и специалистами дискутируется для популяций разных видов наличие критически низкого значения. В работе [14] на примере данных о географии распространения непарного шелкопряда в Северной Америке показана значимость эффекта Олли для размножения вселившегося монофага.

В уравнении убыли поколения два коэффициента смертности: коэффициент  $\alpha$  определяет убыль, связанную с плотностью конкурентного взаимодействия внутри популяции, коэффициент  $\beta$  характеризует независимые от плотности факторы. В частности, коэффициент  $\alpha$  учитывает быстрее исчерпание необходимых для развития ресурсов по мере повышения числа личинок. Ситуацию «бутылочного горлышка» можно рассматривать, представив, что определяющим при некоторых условиях становится коэффициент  $\beta$ . Иногда отмечают ситуации, когда ресурсы большой плодовитости популяции тратятся во вред на неразвивающиеся яйца, так, например, у пресноводных рыб масса неоплодотворенной икры быстро поражается грибком и становится очагом распространения инфекций. При низкой плотности достигших стадии размножения имаго  $S$  имеет смысл учитывать потери воспроизводства на стадии, которую свяжем с оплодотворением. Так как в обсуждаемом случае у *Psyllidae* размножение обоеполое, в отличие от воспроизводящихся партеногенезом схожих фитофагов тлей *Aphidoidea*, то дополним (3) триггерным функционалом:

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

$$\Psi(0) = 2.$$

где  $\sigma < 1$  отражает степень выраженности эффекта. Убывающий функционал быстро стремится к единице и далее не влияет на вычисление  $N(T)$ , когда численность продуцирующих поколение имаго соответствует среднемноголетнему оптимуму. Зависимость с учетом выражения (4) получит дополнительное пересечение с биссектрисой, которое станет для динамической системы неустойчивым отталкивающим равно-

весеи  $S^R$ , а точка начала координат  $(0,0)$  обретет устойчивость:  $\forall S < S^R: \lim_{t \rightarrow \infty} (S)^t = 0$ .

### СТУПЕНЧАТАЯ СТРУКТУРА МОДЕЛИ

Предлагаемый подход учитывает, что жизненный цикл вредителя включает метаморфозы между стадиями с разными физиологическими и экологическими особенностями. В работах о 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 типичного вредителя с неполным циклом превращений: яйца, нимфы, имаго.

Подход заключается в организации 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  $N(t)$ . Систему с динамически переопределяемой правой частью построим на основе модификаций (3) с условиями завершения вычислительной активности каждой из трех форм правой части:

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

где  $\tau$  – длительность первой стадии с эндогенным питанием. Далее модель описывает выживаемость стадии, где достигнутый показатель развития  $w(\tau)$  уменьшает смертность, продолжающуюся по достижении уровня  $w_3$  переходного для половозрелой стадии имаго. В уравнение для старшей стадии развития введено небольшое запаздывание  $\zeta < \tau$ . Будем считать, что популяция в начальный момент может состоять из совокупности не более двух одновременно живущих поколений, находящихся на разных стадиях развития.

Модель рассчитана на применение современных вычислительных средств, включающих библиотеки производительных численных методов с переменным шагом интегрирования. Хорошую применимость показала реализация в библиотеке среды Rand Model Designer численного метода Дормана–Принса четвертого порядка, адаптированного для гибридных систем. Итоговая модель представляется конечным

множеством режимов изменения состояния и переходов между ними. Переходам соответствует условие завершения активности в некоторый выделяемый момент «события» гибридного времени, который, как правило, устанавливается исходя из внутренних рассчитываемых характеристик системы. Гибридное время формализуется в виде мультимножества кортежей, которое вводит компоненту событийности при управлении изменением непрерывного процесса:

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

где  $R_{-\tau}$ ,  $L_{-\tau}$  – выделяемые события с мгновенной длительностью, ограничивающие справа и слева интервалы непрерывного времени.

После выбора необходимого по логике развития моделируемого процесса вида правой части происходит переопределение начальных условий для расчета задачи Коши на следующем в последовательности кадре непрерывного времени. Поведение гибридной системы «склеивается» из непрерывного изменения состояния и дискретных событий, переопределяющих развитие процесса. В применяемом методе на основе таймированного гибридного автомата переключение реализуется между *режимами изменения* состояния. Режимам изменения сопоставлен набор форм правой части системы уравнений. Алгоритм контроля предикатов проведет выбор решаемой в данный момент задачи Коши с инициализацией новых начальных условий. Промежуток интервала развития вредителя разделен на последовательность кадров гибридного модельного времени. Множество решений задач Коши для допустимых значений  $S \in Z^+$  определит интересующую нас зависимость. В промысловой ихтиологии такие зависимости называются «кривой восполнения» популяции и имеют большое значение при определении прогнозов допустимого вылова, но в сельскохозяйственной энтомологии практически неизвестны.

### ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ

Исследованная в инструментальной среде 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 и минимум, и четыре стационарные точки – пересечения

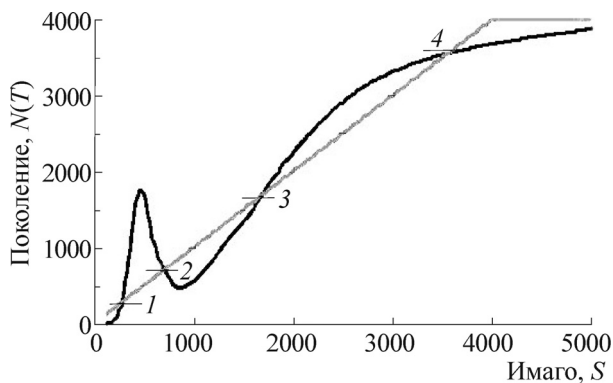


Рис. 2. Функциональная зависимость воспроизводства насекомых стадийной модели.

графика зависимости с биссектрисой координатного угла  $S = \varphi(S)$ , которые на рис. 2 отмечены по порядку цифрами.

Помимо известных изменений аттракторов для моделирования биологических процессов интересны трансформации, которые испытывают области их притяжения. 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 областей притяжения  $\Omega_0, \Omega_S$  (на рис. 2 они разграничены пунктирной вертикальной линией) является первая стационарная «репеллерная» точка  $S_1^R$ , возникающая из-за действия функционала (4). Поведение динамической системы с начальной точкой  $S_0 \in (S_1^R, S_3^R)$  отличается от итераций квадратичной функции в сценарии Фейгенбаума, где траектория может притягиваться к точечному аттрактору в зависимости от значений параметра монотонно либо с затухающими осцилляциями [15]. Зависимость рис. 2 опосредованно отражает избирательное воздействие паразитизма, когда реакция врагов зависит от величины скопления возможных жертв.

У полученной функциональной зависимости выделяется открытый субинтервал  $(d_1, d_2) \subset [S_1^R, S_2^R]$ , где точки  $\varphi(d_1) = \varphi(d_2) = S_3^R$ . Все множество начальных точек  $A_1$  интервала имеет свойство  $\forall S \in (d_1, d_2) \varphi(S) > S_3^R$  и 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 и составляют множество  $A_2 = \{S, S \in (S_1^R, S_2^R), \varphi^2(S) > S_3^R\}$ . Найдется непустое множество начальных точек  $A_n, n = 1 \dots \infty$ , для ко-

торых  $\varphi^n(R) > S_3^R$ , но существует инвариантное для операции преобразования  $\varphi^n(R_0)$  множество

$\Delta = [S_1^R, S_2^R] \setminus \bigcup_{n=1}^{\infty} A_n$  не покидающих замкнутый интервал  $[S_1^R, S_3^R]$  под действием функциональных итераций точек и оно является нигде не плотным.

Оценка поведения при  $S_0 \in (S_2^R, S_3^R)$  проводилась специальной вычислительной процедурой анализа свойств фрактальных объектов [16]. Выбиралась решетка начальных точек траектории вектор-строка  $\|R(0)_i\|_{i=1}^m$  и бинарная  $\|l_i\|_{i=1}^m, l_i \in \{0,1\}$ . Потом серией функциональных итераций  $\psi^n(R_{(0)_i})$ , если для элемента решетки определялся факт притяжения к аттрактору за фиксированное число итераций, то элемент  $l_i$  отмечался как принадлежащий области притяжения и так для каждого  $l_i$ . Количество вычисляемых итераций из-за длительного переходного режима должно быть подобрано экспериментально  $n \leq 2^{10}$ . На следующем шаге нужно уменьшить масштаб решетки начальных точек при аналогичном их количестве и повторить процедуру. Очевидно, что для аналога канторовского множества структура  $\|l_i\|_{i=1}^m$  при сжатии масштаба должна сохраняться. Далее выбираем малое  $t$  и итерируем возмущенные начальные точки:  $R_{(0)_i} + t, R_{(0)_i} - t$ , выделяя все случаи и подсчитывая их количество  $\hat{z}$ , когда невозмущенная начальная точка успевала оказаться в области притяжения аттрактора и возмущенная не успевала. Последовательно повторяем процедуру, пропорционально уменьшая  $t$ , и анализируем изменение  $\hat{z}$ . Для локально-несвязной фрактальной структуры должно наблюдаться  $\hat{z}/m \sim t^\rho, \rho < 1$ .

Результаты применения вычислительной процедуры показали, что  $\Delta$  обладает аналогичной критическому канторовскому аттрактору структурой [17], что приводит к наблюдению временного аperiodического движения для начальной точки  $S_0 \notin \Delta$ , особого выделяемого в классификации транзитивного режима [18]. Соответственно область  $\Omega_S$  не имеет изолированной границы и не образует непрерывных подпространств в фазовом пространстве. Так как  $\max \varphi(S) > S_2^R$ , 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  $\varphi^{-1}(S_3^R) \in (S_2^R, S_3^R)$  будет три точки прообраза

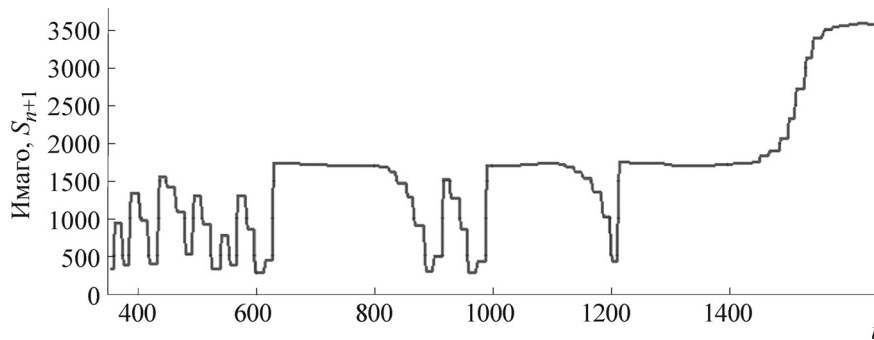


Рис. 3. Переход в устойчивое равновесие из окрестности неустойчивого.

$\varphi^{-2}(S_3^R)$ . Очевидно, ветвящаяся цепь прообразов формирует замкнутое множество  $\{\varphi^{-n}(S_2^R)\} \cup \{\varphi^{-n}(S_3^R)\}$ , которое не принадлежит области притяжения аттрактора  $S^*$ , но делает его область притяжения  $\Omega_S$  локально несвязным подмножеством  $(S_1^R, \infty)$ . Траектория  $\varphi^n(S_0)$ ,  $S_0 \notin \Delta$  испытывает аперiodические флуктуации, попадая всякий раз в другие субинтервалы  $\Omega_S$  (рис. 3) (временная диаграмма). Генерация транзитивного хаоса происходит на ограниченном сверху уровне численности  $\varphi^i(S_0) < \varphi(S_3^R)$  и конечна по времени.

Режим переходного или «транзитивного» хаотического поведения в вычислительном эксперименте на рис. 3 прерывается псевдостабильностью, когда траектория оказывается близкой к точке неустойчивого равновесия  $\varphi^{n+1}(S) \approx S_3^R$ , но незначительные погрешности нарастают при итерациях и будут выталкивать траекторию из его  $\varepsilon$ -окрестности непредсказуемо в одну из сторон. Один из интервалов уравнивания на некоторой итерации  $j$  завершится значимым превышением порогового значения. Траектория окажется в непрерывной части области притяжения  $\Omega_S$ , где быстро притягивается к устойчивому равновесию  $S^*$ , характеризующему состояние популяции при высокой численности. Естественно, что продолжительность флуктуаций  $j$  изменяется в зависимости от выбора начальной точки. Согласно нашей модели, развитию вспышки должен предшествовать период отчетливо видимой стабилизации на предпороговых значениях, который можно своевременно определить, но не каждая стабилизация отразится далее вспышкой.

Подобный вид поведения как «транзитивный хаос» выделяют в отдельный динамический режим [19]. Описано несколько разновидностей непритягивающих хаотических множеств, первым найденным таким объектом можно считать

«пыль Фату», а в современных работах описываются достаточно экзотические объекты [20], но которые вряд ли могут рассчитывать на популяционное истолкование. Например, такое поведение возникает, когда странный аттрактор квадратичного отображения  $x_{n+1} = \gamma x_n(1 - x_n)$  Фейгенбаума достигнет границы своей области притяжения отрезка  $[0, 1]$ , потеряв притягивающие свойства при  $\gamma = 4 + \varepsilon$ , но сохранив канторовскую структуру. Продолжительность перемещений траектории перед тем как  $f_\gamma^n(x_0) \rightarrow -\infty$  будет помимо  $\varepsilon$  будет чувствительно зависеть от выбора  $x_0$ . В ряде случаев возникает «топологическая подкова» и говорят о «horseshoe dynamics» по аналогии с известным геометрическим отображением С. Смейла [21]. Важное отличие такого аперiodического движения от поведения траектории в странном аттракторе в ином характере чувствительной зависимости от начальных условий. Если транзитивный хаос связан с фрактальностью границы при наличии альтернативных аттракторов, то возникает эффект неопределенности относительно асимптотического состояния траектории, когда любая незначительно возмущенная начальная точка  $R_0 \pm \varepsilon$  оказывается в области притяжения другого аттрактора. Иногда свойства неопределенности итогового состояния динамической системы имеют некоторую практическую интерпретацию [22], но чаще воспринимаются как трудноустраняемый недостаток для верификации результатов вычислительной модели.

Динамика популяции насекомого в период вспышки отличается тем, что, достигнув состояния наиболее эффективного воспроизводства, она не может задержаться в нем продолжительное время из-за уже начавшейся дефолиации леса. Необходимо учесть возникающий вдруг дефицит ресурсов для вылупляющихся из яиц неполовозрелых личинок. Резкое снижение репродуктивной активности аналогично можно

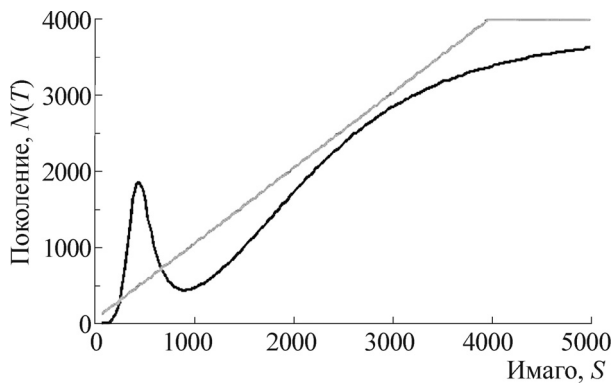


Рис. 4. Зависимость после обратной касательной бифуркации.

учесть используя особенности гибких изменений непрерывно-событийной структуры (5), где для итераций внутренний параметр  $\alpha_1$  бифуркационный. Изменение  $\alpha_1$  реализует подробно описанную в работах М. Фейгенбаума бифуркацию возникновения цикла и последующие удвоения его периода в момент  $f'(S^*) = -1$ , встречающуюся во многих известных популяционных моделях. В дискретных функциональных итерациях возможны три типа бифуркаций, которые могут быть как прямыми, когда период цикла удваивается  $p = 2^{n+1}$ , так и возвратные (backward bifurcation) [23], если период цикла сокращается  $2^{n-1}$ . Для описания завершающего этапа развития вспышки насекомого предлагаем реализовать обратную касательную бифуркацию. В момент  $N_i > f(S_3^R)$  сначала  $S_3^R$  и смещающееся влево равновесие  $S^*$  сольются в одну стационарную точку, которая затем исчезнет, но  $S_1^R, S_2^R$  сохраняются.

#### ЗАВЕРШЕНИЕ СЦЕНАРИЯ ВСПЫШКИ

Воспользуемся аналогичным функционалу  $\Psi$  по реализации подходом, но зеркальным по смыслу. Реализовывать указанный выше тип бифуркационного изменения необходимо начинать плавно при нахождении траектории в окрестности равновесия. С данной целью представляется эффективным дополнить второй вариант правой части (5) 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  $\Theta$  выберем подобный форме  $\sigma$ -образной кривой:

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

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

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 [24] исследован известный сценарий Фейгенбаума [25] как механизм метаморфоза между двумя из них, периодической траекторией и канторовским фрактальным множеством. После исчезновения  $S_3^R$  и  $S^*$  будет существовать аттрактор третьего 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 систему неустойчивых и устойчивого равновесий; далее система перейдет к следующему длительному переходному состоянию аperiodических флуктуаций (рис. 5).

Вспышка заканчивается через 9–10 итераций падением до минимально возможного уровня численности и возвращением в режим флуктуаций. Возможность 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 вероятность попасть в состояние дальнейшей необратимой деградации. В современном обзоре [26] упоминаются случаи элиминации размножившегося вида из нового ареала.

Вспышки численности монофагов являются не только опасным явлением для растениеводства, но могут рассматриваться как средство биологического противодействия распространению сорняков. В таком контексте представляет интерес поиск необходимых условий для поддержания плотности насекомых на уровне эф-



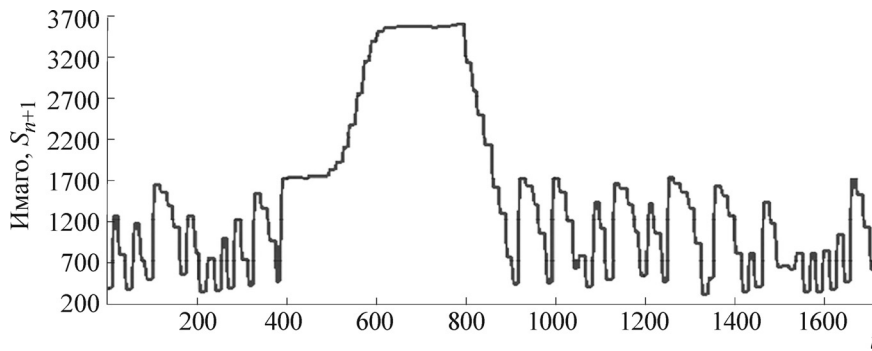


Рис. 5. Динамика модельного сценария вспышки численности.

фективного подавления сорной растительности за достаточно продолжительный (большой, чем в сценарии на рис. 5) временной интервал и генерирующих пилообразную динамику последовательных вспышек. В 1978 г. для подавления сорняка аллергена амброзии *Ambrosia artemisiifolia* в Ставропольском крае был интродуцирован листоед *Zygogramma suturalis* Fabricius, 1775 (Coleoptera, Chrysomelidae). В 1983 г. на отдельных участках с высокой степенью засорения амброзией наблюдалось образование популяционной волны высокой плотности, но в настоящее время жуков в агроценозах практически не влияет на произрастание амброзии и повторные вспышки не отмечаются [27]. По самым современным данным выпуск крупных партий листоеда на юге Приморского края в 1885–86 гг. не повлек никаких последствий для структуры растительных сообществ [28], что подтверждает наше мнение о том, что популяционная динамика в форме движущегося фронта степного пожара плохо согласуется с экологическими принципами действия механизмов регуляции. В настоящее время ведутся поиск и оценка подходящих биологических агентов среди фитофагов различных таксономических групп [29].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработана феноменологическая модель сценария вспышки на основе формализации убыли численности последовательно по стадиям развития насекомого без прямого учета динамики паразитов и гиперпаразитов. Необходимые перемены в комбинации двух пороговых состояний в динамике исследуемой функциональной итерации происходят из-за двух специальных функционалов ограниченного воздействия. Вспышка разрывает два промежутка неустойчивых переходных аperiodических коле-

баний, когда наблюдатель в силу объективных причин не может точно определить состояние популяции и длительности которых не зависят от внутренних переменных. При бифуркациях теряется и вновь возникает устойчивое равновесие и вместе с ним неустойчивое «барьерное» значение. Для низкой численности исходных имаго учтено действие эффекта агрегированной группы. Особенно значим данный эффект 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 динамической системе реализуется режим переходных хаотических колебаний, который соответствует флуктуациям при низкой численности. Такое аperiodическое движение отличается от колебаний с нереально огромной амплитудой в странном аттракторе после накопления каскада бифуркаций удвоения периода и лучше объяснимо в экологической интерпретации. Несмотря на возникновение разновидности динамического хаоса, модель обладает некоторыми прогностическими возможностями. Переход к вспышке происходит после относительной стабилизации в окрестности неустойчивого равновесия при достаточной для системных учетов плотности вредителя, и своевременное инсектицидное воздействие или интродукция энтомофага может предотвратить фазу стремительного размножения. Из модели можно сделать вывод, что нет особого смысла бороться с вредителем на этапе после уверенного преодоления порогового равновесия, это растянет вспышку во времени и увеличит очаг поражения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-01-31020 для молодых ученых).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Г. Ф. Гаузе и А. А. Витт, Изв. АН СССР **10**, 1551 (1934).
2. А. Д. Базыкин и А. И. Хибник, Биофизика **26** (5), 851 (1981).
3. М. М. Гоник и др., Биофизика **52** (4), 760 (2007).
4. P. Mulock and E. Christiansen, Forest Ecology and Management **14** (2), 125 (1986).
5. D. Ludwig, D. D. Jones, and C. S. Holling, J. Animal Ecology **47** (1), 315 (1978).
6. L. R. Clark, Austral. J. Zool. **12** (3), 362 (1964).
7. D. R. Gray, et al., Forest Ecology and Management **127** (1), 217 (2000).
8. J. Berry, Biosecurity **68**, 18 (2006).
9. L. R. Clark and M. J. Dallwitz, Austral. J. Zool. **23** (4), 523 (1975).
10. Е. А. Криксунов и М. А. Снетков, Докл. АН СССР **253** (3), 759 (1980).
11. Л. В. Недорезов и Ю. В. Утюпин, *Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций* (ГПНТБ СО РАН, Новосибирск, 2011).
12. Y. Kolesov and Y. Senichenkov, in *Proc. 8th EUROSIM Congr. on Modelling and Simulation*, (2013), p. 294.
13. T. H. Keitt, M. A. Lewis, and R. D. Holt, The American Naturalist **157** (2), 203 (2001).
14. P. C. Tobin, Population Ecology **51**, 373 (2009).
15. M. J. Feigenbaum, Commun. Math. Physics **77** (1), 65 (1980).
16. C. Grebogi, E. Ott, and J. Yorke, Phys. Rev. Lett. **56** (10), 1011 (1986).
17. J. Graczyk, D. Sands, and G. Swiatek, Annals of Mathematics **159**, 725 (2004).
18. G. B. Astafev, A. A. Koronovski, and A. E. Hramov, Technic. Phys. Lett. **29** (11), 923 (2003).
19. H. Kantz and P. Grassberger, Physica D: Nonlinear Phenomena **17** (1), 75 (1985).
20. L. Hong and Ji. Xu, Nonlinear Dynamics **32** (4), 371 (2003).
21. C. Li, Nonlinear Analysis: Modelling and Control **18** (1), 66 (2013).
22. A. Y. Perevaryukha, J. Comput. Sys. Sci. Int. **50** (3), 491 (2011).
23. J. Dushoff, et al, J. Math. Biol. **36**, 227 (1998).
24. P. Couillet and C. Tresser, J. de Physique **39** (8), 25 (1978).
25. M. J. Feigenbaum, J. Stat. Phys. **21** (6), 669 (1979).
26. P. Barbosa, D. Letourneau, and A. Agrawal, *Insect outbreaks revisited* (John Wiley & Sons, Oxford, 2012).
27. С. В. Пушкин, Росс. журн. биол. инвазий **1** (1), 42 (2008).
28. Е. В. Аистова и В. Г. Безбородов, Чтения памяти А. И. Куренцова **26**, 144 (2015).
29. A. G. Moseyko, Entomol. Rev. **93** (2), 208 (2013).

## An Iterative Continuous-Event Model of the Population Outbreak of Phytophagous Hemiptera

A.Yu. Perevaryukha

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

Based on the analysis of changes in the local density of the insect within the family *Psillidae* in Australia we have developed a model for a scenario of a dramatic increase in the number of jumping plant lice at the expense of primary and secondary *Encyrtidae* parasitoid microwasps. A phenomenological model describes on a case by case basis the efficiency of reproduction in several ranges of population conditions. We have proposed a continuous-event structure, where the rate of a decrease of the number of psyllid generations is uneven at different stages of ontogenesis of the insect with an incomplete metamorphosis. The moments when the rate is changing are determined by the state of internal variables of the auxiliary equation of a continuous system. Spontaneous time-limited local outbreak occurs after overcoming the threshold balancing in iterative dynamic system that reduces the effect of normal regulatory mechanisms of psyllid reproduction and the speed of a decrease of the number of generations changes. The method with the addition of the right side of the first equation by special functionality with limited range of values simulates a sharp decrease in survival with the exhaustion of resources. The limited availability of leaves causes a backward tangent bifurcation. After a few iterations from the tangent bifurcation population transfers to the mode of ordinary fluctuations without explicit of cyclical component at a low average psyllids population.

*Key words: population outbreaks, event-driven models, thresholds of population dynamics, biological regulation of pests, Psillidae in Australia*