

А.Ю. Переварюха¹МОДЕЛИРОВАНИЕ ФЛУКТУАЦИЙ АГРЕССИВНЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В НЕПРЕРЫВНЫХ МОДЕЛЯХ С НЕЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИЕЙ²

Традиционные модели не описывают экстраординарные ситуации при перемешивании видового состава биологических сообществ. В статье рассматриваются уравнения колебательной и недиссипативной популяционной динамики для особых экологических ситуаций, которые связаны с чужеродными агрессивными видами в экосистемах. При вторжении новых видов сопротивление биотической среды значительное, но конечное время может полностью отсутствовать. В условиях большой удельной плодовитости развиваются нестационарные режимы изменения численности. Реализуется вспышка с фазой взрывообразного роста. Вспышки описываются как краткие экстремальные эпизоды, которые завершаются новым балансом среды и вида. Варианты завершения разнообразны даже для одного вредоносного вида гребневика *Mnemiopsis leidyi* в водах Азовского и Каспийского морей. После перехода к колебаниям новый вид может стать малочисленным или исчезнуть. Нами предлагаются непрерывные модели на основе запаздывающей регуляции для сценариев поведения популяций в новой среде. В вычислительных экспериментах показаны условия для стабилизации после вспышки в предельно малой группе особей и для полного исчезновения с циклическим решением в $\min N_*(t; \tau r) = 0$ при независимой регуляции. Бифуркационный сценарий при флуктуациях со значительной амплитудой описывает полное исчерпание ресурсов среды. Наиболее актуален модельный сценарий стабилизации на минимальных значениях после быстрой смены фаз вспышка → депрессия численности насекомых в модификации дифференциального уравнения Базыкина с логарифмической регуляцией. Равновесное состояние для малой группы на порядки меньше, чем на пике фазы вспышки численности.

Ключевые слова: модели динамики популяций, колебательные режимы, инвазии, вспышки насекомых, бифуркация Андронова-Хопфа, уравнение Базыкина, уравнение Хатчинсона, когнитивные графы, вымирание видов.

Цитирование. Переварюха А.Ю. Моделирование флуктуаций агрессивных чужеродных видов в непрерывных моделях с независимой регуляцией // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2018. Т. 24. № 4. С. 48–58. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2018-24-4-48-58>.

Введение

В рамках междисциплинарного проекта нами проводятся исследования по анализу распространения чужеродных видов с точки зрения динамических характеристик процессов их расселения при взаимодействии с автохтонной биотой. Не всегда появления вселенцев несут ощутимые перемены и угрозы в экосистемах, если это постепенное расширение ареала. Азово-Черноморские виды медленно, но неуклонно осваивают Волго-Каспийский бассейн выше Самары. В 1968 азовская тюлька заселила Самарскую Луку, а в 2001 добралась до реки Шексны, это естественное явление для короткоциклового вида. Более сложные эффекты возникают, когда вид-пришелец способен трансформировать свое новое биотическое окружение. Для подобных специфических, быстро начинающихся и внезапно зацветающих переходных процессов, необходимы новые методы математической биологии. Традиционные модели колебаний или ограниченного асимптотического роста предлагались для описания устоявшихся популяционных взаимоотношений.

¹© Переварюха А.Ю., 2018

Переварюха Андрей Юрьевич (madelf@rambler.ru), Лаборатория прикладной информатики и проблем информатизации общества, Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации Российской академии наук, 199178, Российская Федерация, г. Санкт-Петербург, 14-Линия Васильевского острова, 39.

²Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, грант № 17-07-00125.

В предыдущих работах мы строили структурно-динамические модели экосистемного уровня на основе когнитивных графов [1]. С использованием импульсных процессов в конкурирующих контурах когнитивного графа выявили ключевые зависимости, которые моделировали системой уравнений на интервале онтогенеза $t \in [0, \mathfrak{T}]$. От общей концептуальной модели 12-факторного графа переходили к рассмотрению проблем жизненного цикла рыб. Для осетровых рыб в Волге это были скорость роста особей и выживаемость партий искусственно выращенных рыб. Мы построили специальную модель замедления размерного развития волжских осетровых [2] при выпуске чрезмерно больших партий молоди. Впервые предложена функция $\Theta(N)$ плотностного давления на скорость роста рыб $P > z, \rho > b$:

$$\Theta(N) = \frac{N}{z \exp(-bN(Pe^{-\rho N} + 1))}.$$

$\Theta(N)$ включалась в уравнение роста Берталанфи с конкурентной составляющей:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\eta}{\xi \Theta(N(t))} \sqrt[3]{w(t)^\zeta} - kw(t)^\sigma, w(0) = w_0.$$

В настоящей работе мы следуем индуктивным методом моделирования и рассмотрим непрерывные модели трансформаций отдельных составляющих биосистем в актуальных сейчас "экстремальных" случаях.

Наиболее интересные случаи нелинейной популяционной динамики связаны со стремительными фазами роста и сокращения численности вселенца. Вариативность динамики при вселении видов с большой плодовитостью велика. Иногда латентный период до вспышки может длиться десятилетиями, а иногда скрытой фазы не бывает вовсе. После фазы быстрого роста численности, как правило, следует не сразу фаза стабилизации, а резкий минимум-депрессия. Потом колебательная динамика, где уменьшение амплитуды колебаний необязательный аспект.

У насекомых вспышки после вселений проходят наиболее ярко и наглядно. Проникновение новой бабочки может вызывать спорадически гибель гектаров ценного леса. Регулярно поражают леса Приволжской возвышенности вспышки шелкопряда *Lymantria dispar*, его численность перспективно регулировать энтомофагами [3]. В лесной энтомологии выделяют характерные этапы нашествия вредителей. Проднормальная фаза сменяется эруптивной фазой вспышки, за которой следует фаза кризиса и переход к колебаниям. Для инвазионных явлений характерна череда смены фаз, которые математически можно отразить бифуркациями. Цель работы заключается в моделировании условий резкого перехода между тремя фазами популяционного процесса для инвазионных сценариев.

1. Дискретные циклы и их интерпретация

Бифуркации возникают в дискретных и в непрерывных моделях, но их свойства различаются. Рассмотрим дискретный подход. В итерациях функций $R_{j+1} = \psi(R_j)$ имеющих максимум $\psi(R_m) = 0, \psi'''(R_m) < 0$, как например:

$$R_{j+1} = aR_j e^{-bR_j}, a > 1, 0 < b < 1. \tag{1.1}$$

При $a > e^2$ возникают циклы разнообразных периодов $p \rightarrow \infty$. Насколько реально итерационные циклы соотносятся с популяционными колебательными режимами?

Помимо периода p циклы итераций отличаются взаимным расположением точек. При бифуркациях удвоения периода вокруг теряющей устойчивость циклической x_i^* возникнет две новые, сохраняя симметрию ветвей на бифуркационной диаграмме. Короткие циклы грызунов леммингов это монотонные перестановки с $\max\{x_i^*\}_{i=1}^p$, — в конце периода $i = p$ и никак не похожи на четные циклы.

Циклы и аperiodические режимы, возникшие при бифуркациях удвоения с переходом $p \rightarrow \infty$ не очень пригодны для описания сценария экстремальной численности из ряда соображений математического характера.

Траектория итерации, множество $\{\psi^{(n)}\}_{n \geq 0}$, где $x_0, x_1, x_2 \dots$ — последовательность точек, определенных условием $x_{n+1} = \psi(x_n)$ стремится к некоторому предельному замкнутому инвариантному множеству \mathcal{A} аттрактору $\forall x_0 \lim_{n \rightarrow \infty} \{\psi^{(n)}\} = \mathcal{A}$. Открытое множество точек фазового пространства $\Omega_{\mathcal{A}}$, которые под действием оператора эволюции ψ достигают \mathcal{A} , и так образует область притяжения \mathcal{A} . Граница $\partial\Omega_{\mathcal{A}}$ аналогично инвариантное множество.

Состояние равновесия $x^* = \psi(x^*)$ в (1.1) достигается при $x^* = (\ln a)/b$. Нужно оценить, насколько это равновесие устойчиво. Тогда $\{\psi^{(n)}(x_0)\}_{n \in \mathbb{Z}}$ будет сохраняться в окрестности x^* при малых внешних возмущениях ς .

Определение 1. Траекторию динамической системы $\{\psi^{(n)}(x_0)\}_{n \in \mathbb{Z}}$ будем называть устойчивой, если для любого числа $\epsilon > 0$ существует число $\delta(\epsilon)$, такое что при всех y_0 удовлетворяющих условию $|x_0 - y_0| < \delta(\epsilon)$ для $\forall n \in \mathbb{Z}$ выполняется соотношение:

$$|\psi^n(x_0) - \psi^n(y_0)| < \epsilon.$$

Пусть присутствует малое возмущение ς_n , изменяющееся так, что $x_n = x^* + \varsigma_n$. Тогда в окрестности равновесия $f(x^*) = x^*$ при разложении мы можем (это позволяет теорема Зигеля о голоморфной локальной эквивалентности дискретного отображения и его линейной части в неподвижной точке, доказательство которой приведено в книге [4], § 28) отбросить члены ряда Тейлора выше первого порядка:

$$x_{n+1} = f(x^* + \varsigma_n) = f(x^*) + \frac{df(x^*)}{dx} \varsigma_n.$$

Очевидно, что условия **Определения 1** не выполняются при $|f'(x^*)| > 1$, начальное возмущение будет нарастать так как соотношение между величинами отклонения ς_n и ς_{n+1} составляет геометрическую прогрессию и $f'(x^*)$ ее знаменатель. В критическом случае $f'(x^*) = -1$ по поведению линеаризованной зависимости мы не можем судить об устойчивости неподвижной точки.

Для анализируемой итерационной модели (1.1) получаем:

$$\frac{d\psi(x^*)}{dx} = ae^{-b\frac{\ln a}{b}} - b\frac{\ln a}{b}ae^{-b\frac{\ln a}{b}} = \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = 1 - \ln a.$$

Отсюда находим, равновесное состояние становится критическим при $\bar{a} = e^2$ в (1.1), но сохраняет устойчивость. Неустойчивое $x^* = \psi(x^*)$ не притягивается к циклам, как и прямые прообразы $\forall x^{i*}, \psi^i(x) = x^*$.

При $a = \bar{a}$ неподвижная точка $x^* = 2/b$ совпадает с точкой перегиба $\psi''(x^*) = 0$. Можно показать, что для рассматриваемого случая, так как $\psi''(x)$ меняет знак, то при выполнении $d^3\psi^2(x)/dx^3 < 0$ в критическом состоянии x^* соблюдаются условия **Определения 1**.

Превышая $a > e^2$ наблюдаем бифуркацию удвоения периода, следующую из свойств второй итерации $\psi(\psi(x))$ любой унимодальной функции. При $a = \bar{a}$ соотношения производных второй итерации функции $\psi^2(x)$:

$$\frac{d\psi^2(x^*)}{dx} = 1, \quad \frac{d^2\psi^2(x^*)}{dx^2} = 0.$$

Так производная $d\psi^2(x)/dx$ при x^* имеет локальный экстремум и для возникновения стационарных точек $x_1^* < x^* < x_2^*$ у $\psi^2(x)$, являющихся циклом периода $p = 2$ для $\psi(x)$ необходимо наличие максимума. Необходимо: $d^3\psi^2(x)/dx^3 < 0$. Будет ли $\forall i, \psi^i(x^*)$ выполняться условие $d^3\psi^{i+2}(x)/dx^{i+3} < 0$ позволяет оценить дифференциальный инвариант, который сохраняет свой знак для старших итераций функции:

$$H_\psi = \frac{\psi'''(x)}{\psi'(x)} - \frac{3}{2} \left(\frac{\psi''(x)}{\psi'(x)} \right)^2, \quad \text{соответственно } H_{\psi^2(x^*)} = \frac{d^3\psi^2(x)}{dx^3}.$$

Для исследуемой функции H_ψ :

$$H_\psi = b^2 \frac{-b^2x^2 + 4bx - 6}{2(1 - bx)^2} \quad \text{и очевидно } H_\psi < 0, x \in \mathbb{R}.$$

Теорема Сайнджера из [5] говорит, что итерации унимодальных $\psi(x)$ с всюду отрицательным инвариантом $H_\psi < 0$ обладают общими важными свойствами: имеют не более одной устойчивой периодической траектории; данная траектория является ω -предельным множеством для точки $c : \psi'(c) = 0$. Данные свойства позволяют бифуркациям удвоения периода цикла $p = 2^i, i = 1 \dots \infty$ происходить неограниченное число раз. У итераций с последствием $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n - h - qx_n}$ возможны альтернативные циклы $p = 2^i$ и теорема Сайнджера для них не применима.

После $a = e^2 + \kappa$ образуются две точки устойчивого цикла $\psi^n(x^*) = \psi^{n+2}(x^*)$, являющиеся неподвижными точками второй итерации $\psi^2(x)$. Амплитуда цикла $|x_1^* - x_2^*| \sim \sqrt{\kappa}$. При дальнейшем увеличении $a \rightarrow a^\infty$ неподвижные точки $\psi^2(x)$ потеряют устойчивость. $a = 12,49$ появится цикл $p = 2^2$ из точек $\psi^4(x)$, и далее аналогично для четных итераций при $\psi^n(x_i^*) = -1$ вплоть до особого состояния $p \rightarrow \infty$. Состояние без замкнутого цикла отмечается в вычислительных экспериментах популяционных моделей по экспоненциальному разбеганию близких траекторий $|\psi^n(x_0 + \epsilon) - \psi^n(x_0)| \propto e^{n\lambda}$ и $\lambda > 0$. Тогда можно сказать, что поведение популяции при росте ее репродуктивного потенциала соответствует хаотическим флуктуациям. Появление режима автоколебаний может быть оценено как положительное свойство для популяционной модели, но возникает проблема *биологической интерпретации* увеличения репродуктивного параметра в связи с дальнейшим усложнением поведения траектории и ростом амплитуды ациклических флуктуаций $a > a^\infty \approx 14,77$, сменяемых промежутками с нечетными устойчивыми циклами.

В контексте проблем популяционной интерпретации будет интересна структура образующегося при $a = a^\infty + \kappa$ аттрактора Λ , а не только видимое поведение хаотической траектории.

Очевидно, теряющие устойчивость две циклические точки x_1^*, x_2^* делят интервал \mathbf{I}_ψ на непересекающиеся субинтервалы $\Upsilon_0, \Upsilon_1, \Upsilon_2$. К вновь образовавшемуся аттрактору $2p$ притягиваются почти все точки, кроме циклических точек-репеллеров $x_1^*, x_2^*, \dots, x_j^*$, а так же всех их прообразов: множества $\mathcal{F} = \bigcup_j^{2^n} \psi^{-n}(x_j^*)$.

Интервалы $\cup \Upsilon_i \subset \mathbf{I}$ образуют в бифуркационном процессе упорядоченную структуру $\bigcup_{i=1}^{2^n-1} \Upsilon_i^{(n)}$ с линейным индексом и рангом, соответствующим появлению цикла 2^n , так, что $\Upsilon_i^{(n)} \subset \Upsilon_i^{(n+1)} \cup \Upsilon_{i+2^n}^{(n+1)}$. Множество

$$\Lambda = \bigcap_n \bigcup_{i=0}^{2^n-1} \Upsilon_i^{(n)}$$

является аттрактором траектории с областью притяжения $\Omega = \{x | x \in \mathbf{I} \setminus \bigcup_n \mathcal{F}\}$ и имеет структуру канторовского множества [6], замкнутого множества, не содержащего как внутренних, так и изолированных точек. Из-за сокращения $\max |\Upsilon_i^{(n)}| \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, то в любой ϵ -окрестности $R_0 \in \Upsilon_i^{(n)}$ существует $\hat{R}_0 \in \Upsilon_{i+1}^{(n)}$. Это определяет для итераций функции $\psi^n : \mathbf{I} \mapsto \mathbf{I}$ эффект чувствительной зависимости от точности задания начальной точки. Однако у нас популяции и $\forall x^* \in \mathbf{N}$.

Возникновение циклических и аperiодических режимов итераций сложно трактовать на конечном и ограниченном множестве, которым является любая биологическая популяция, измеряемая натуральными числами. Рассмотрим колебания в непрерывной динамике и предложим актуальные формы регуляции с последствием для фаз вспышка→депрессия.

2. Уравнение Хатчинсона

Из данных о лабораторных экспериментах с мухами энтомолога Николсона стало ясно, что колебания численности могут появляться у изолированной популяции. Группы животных, обитающих при постоянных условиях и получающих фиксированное количество корма, испытывают нерегулярные флуктуации. В [7] была предложена модификация $\dot{N} = rN(1 - N/K)$, которая исходит из запаздывающего действия саморегуляции, что привело к уравнению с отклоняющимся по времени τ аргументом:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right). \quad (2.1)$$

Возникающие в подобных уравнениях режимы исследованы в работах многих математиков и обсуждались биологами с применением численных методов [8]. При малых значениях запаздывания τ и небольшом репродуктивном потенциале r динамика модели Хатчинсона опишет затухающие колебания $N(t) \rightarrow K$. В (2.1) установлена возможность возникновения бифуркации Андронова-Хопфа с появлением устойчивого предельного цикла $N_*(t, r)$, где нарушение критерия устойчивости состояния равновесия зависит от величины $r\tau$. Дальнейшее увеличение $r\tau > \pi/2$ вызывает переход в режим релаксационных колебаний. Однако, быстрое увеличение амплитуды колебаний выраженной негармонической формы при малом временном промежутке между максимумами и стремящимися к нулю минимумами выводят такой релаксационный цикл за рамки понятного экологического обоснования.

Существует много модификаций на основе модели Хатчинсона, но мы откажемся от степенной формы регуляции. Усложнение колебаний и рост амплитуды в моделях на основе (2.1) будут сопровождаться понижением минимума цикла до ϵ -окрестности нуля, и вряд ли могут соотноситься с наблюдением за общей численностью популяции.

3. Модификации моделей с $N(t - \tau)$ и логарифмической регуляцией

Вместо квадратичной как в (2.1), или экспоненциальной как в (1.1), новую модификацию колебательной модели с запаздыванием (предысторией $l(u) = 1, u \in [-\tau, 0]$) мы предложим с функцией регуляции $f(N) = \ln(K/N)$:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{K}{N(t - \tau)} \right). \quad (3.1)$$

Вариант (3.1) базовый для дальнейших модификаций в рамках проекта. Уравнение (3.1) опишет актуальный для развития инвазии чужеродного вида сценарий развития единичной, почти катастрофической вспышки численности. Взрывообразный рост при исчерпании ресурсов приходит к малочисленному состоянию и далее медленно уравнивается к не воздействующему на среду балансу K . На (рис. 1)

показано сравнение динамики (2.1) и (3.1) при одинаковых значениях $K, \tau, N(0) = 10^3$. Для варианта (2.1) видны два резких пика при стремящихся к нулю минимумах. При полном соответствии параметров, то $r\tau < \pi/2$ в сценарии траектория уравнения Хатчинсона $N(0) = 10^3 < K$ монотонно $N(t) \rightarrow K$, повторяя поведение модели Ферхюльста–Пирла.

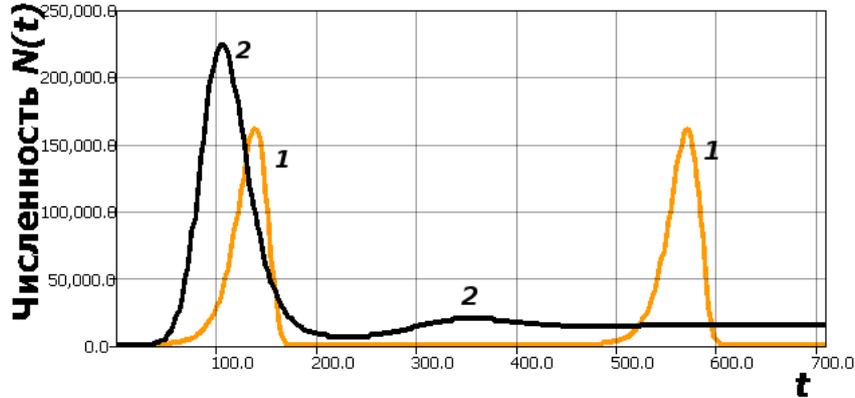


Рис. 1. 1 — релаксационный цикл в уравнении (2.1) при $r = 0.049$, 2 — однократная вспышка в с переходом в депрессию (3.1) $K = 15000, \tau = 48, r = 0.0173$.

Описываемая уравнением (3.1) ситуация вспышка→депрессия развивалась для акклиматизированного для борьбы с инвазионным сорняком амброзией фитофага жука-листоеда *Zigogramma suturalis*. Популяция листоеда образовала волну, распространилась фронтом большой плотности, но далее прошла состояния малой группы и теперь не обнаруживается. Насекомые фитофаги или паразиты могут выступать более совершенным средством биологического подавления вселенцев, если смогут преодолеть фазу малой группы — ”бутылочного горлышка”.

4. Сценарий вымиравшей чужеродной популяции

Популяции вымирают по различным причинам. При дополнении (3.1) сомножителем $\sqrt[3]{(N-L)}$:

$$\frac{dN}{dt} = r_g \ln \left(\frac{K}{N(t-\tau)} \right) N \times \sqrt[3]{(N-L)}, \quad (4.1)$$

аналогичным уравнению Базыкина [9] (только со степенью 1/3):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) (N-L),$$

то получим, что прохождения состояния ”бутылочного горлышка” после максимума не наблюдается — популяция чужеродного вида после катастрофической вспышки $N(t) = 0$. L — явный критический порог низкой численности группы особей. Данный сценарий реализуется при внутренней регуляции, более актуальна ситуация исчезновения при независимой регуляции.

Возможность вымирания популяций необходимо рассматривать в модельных сценариях экстремальных состояний, пусть даже связанных со вспышками численности. После вспышки всегда следует спад и депрессия. Интересный результат можно получить и более естественным средством, чем явным, но не видимым наблюдателю порогом L . Добавим в правую часть параметр независимой регуляции $qN(t-h)$, который может отражать целенаправленное изъятие в целях борьбы с опасным вселенцем:

$$\frac{dN}{dt} = r_g \ln \left(\frac{K}{N(t-\tau)} \right) N(t) - qN(t-h), \quad (4.2)$$

и это небольшое дополнение изменит качественный характер осциллирующего решения. В (4.2) после первой вспышки при инвазии следует следующая, действительно катастрофическая, но второй глубокий минимум становится последним — вычислительный эксперимент завершается, так как $N(t) < 0$ недопустимо. Сравнение на рис. 2 при $q = \bar{q} = 0.007$ тех же параметрах и (4.3) модификации (2.1):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) - qN(t-\varsigma). \quad (4.3)$$

Остановка расчетов, так значения не могут быть $N(t) < 0$.

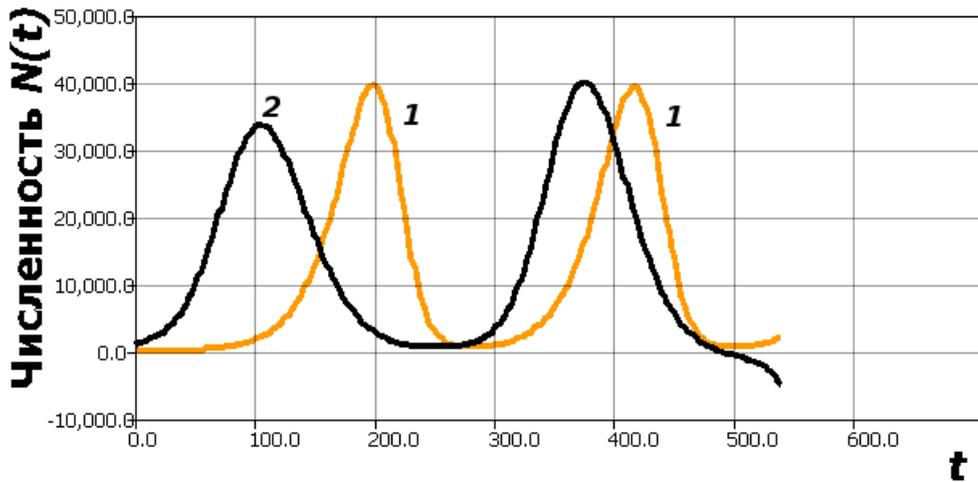


Рис. 2. 1 — релаксационный цикл (4.3) $r = 0.055, \zeta = 5$, 2 — повторная катастрофическая вспышка и гибель популяции по (4.2) $K = 15000, \tau = 48, r = 0.01725, q = 007, h = 49$.

5. Сценарий завершения вспышки вселенца

При $q < \bar{q}, h < \bar{h}$ мы получим второй пик меньше первого и классические затухающие колебания. Сценарий (рис. 3) показывает эффективность включения борьбы с чужеродным видом именно в период минимумов.

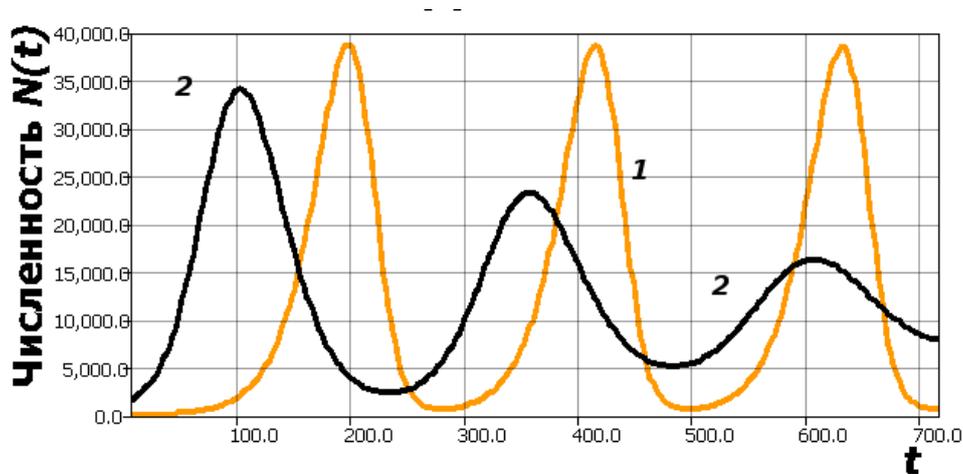


Рис. 3. 1 — Релаксационный цикл (2.1), 2 — затухающие колебания в фазе "бутылочного горлышка" (4.2) $K = 15000, \tau = h = 48, r = 0.017, q = 006, N(0) = 10^3$.

В (4.3) можно получить сценарий $\exists t_M : N(r\tau, t_M) > K, \lim_{t \rightarrow \infty} = K$, но подобный режим модели Хатчинсона не будет предкатастрофической вспышкой. Мы увидим незначительное переполнение экологической ниши, и не получим фазу прохождения минимально возможных значений численности. Добавление независимой убыли в (4.3) улучшает свойства цикла и положение $\min N_*(t, r\tau)$. Сомножитель $\sqrt[3]{(N - L)}$ применим во всех уравнениях.

Формы колебаний для автохтонных и инвазионных, формирующихся в новой среде популяций, могут быть различными. Помимо затухающих и гармонических колебаний может возникать и противоположное явление — возникновение флуктуации с затяжными пиками численности. Для отдельных насекомых вредителей (как *Loxostege sticticalis* луговой мотылек) характерна ситуация с переходом к пилообразной вспышке численности в виде серии коротких пиков между длительной депрессией [10], которую можно описать при некотором дополнении модели. За вспышкой всегда следует долгий период депрессии мотылька.

Дополнения "репродуктивной" части $rN(t - \nu)f[N(t), N(t - \tau)]$ запаздыванием, где $\nu > \tau$ не несут экологического истолкования.

Амплитуду цикла $N_*(t, r)$ можно корректировать известными методами. В [11] рассмотрена модификация модели (2.1) (с приведенными коэффициентами):

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t-1)), \quad (5.1)$$

где f — бесконечно дифференцируемая функция, разложимая в асимптотический ряд, вполне удовлетворяет: $f(x) = (1-x)/(1+\Upsilon x)$. Для (5.1) установлено существование единственного устойчивого релаксационного цикла неклассической формы. В модели (5.1) коэффициент $\Upsilon > 0$ становится еще одним параметром, определяющим характеристики цикла [12]. При увеличении Υ сжимается амплитуда, но $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow 0$ сохраняется. Можно считать такие уравнения моделями со смешанной регуляцией при наличии в уравнении $-N(t)N(t-\tau)$.

В завершении мы предложим модификацию модели для осцилляций агрессивного вселенца, которая будет противоположна по смыслу модели Базыкина.

6. Сценарий продолжения осциллирующей вспышки

Мы получили модификацию уравнения, где описали сценарий короткой вспышки, который назвали "предкатастрофическим". Рассмотрим теперь действительно катастрофический сценарий завершения инвазионного процесса. Во время нашествия насекомых могут полностью уничтожаться сотни гектаров лесов. r это абстрактный репродуктивный параметр, и в реальности он не константа. Пусть для популяции существует режим, когда она способна максимально реализовать плодовитость \mathcal{D} — известный эффект Олли, только наоборот. Мы считаем, что бифуркационный параметр именно r , но r только реализованная величина потенциала плодовитости \mathcal{D} .

Предположим существование некоторого значимого порогового уровня $H < K$ при котором реализация репродуктивного потенциала максимальна $r \rightarrow \mathcal{D}$. Положим, что достижение значения численности K означает не уравнивание, но непоправимую деградацию для среды обитания. Переход через мягкий порог имеет значение для скрытых от нас механизмов контроля внутривидовой структуры. Тогда на динамику системы оказывает влияние отклонение $(H - N(t - \tau_2))$, притом величина отклонения может быть как положительной, так и отрицательной. Дополним модель Хатчинсона следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) (H - N(t - \tau_2)). \quad (6.1)$$

Можно считать, что при смене знака отклонения $\delta = (H - N(t - \tau_2))$ члены правой части меняются своими функциональными ролями (воспроизводства и регуляции) в нашей модели.

При малом значении запаздывания в (6.1) получаем затухающие осцилляции с $N \rightarrow H, N(0) < H$. Очевидно, что при увеличении r в таком уравнении (необходимо масштабирование $r_1 = 10^{-3}r$) возникнет устойчивый цикл рис. 4 ($K = 15000, H = 5000, N(0) = H + 0.9, r_1 = 0.00003, \tau = 5, \tau_2 = 20$).

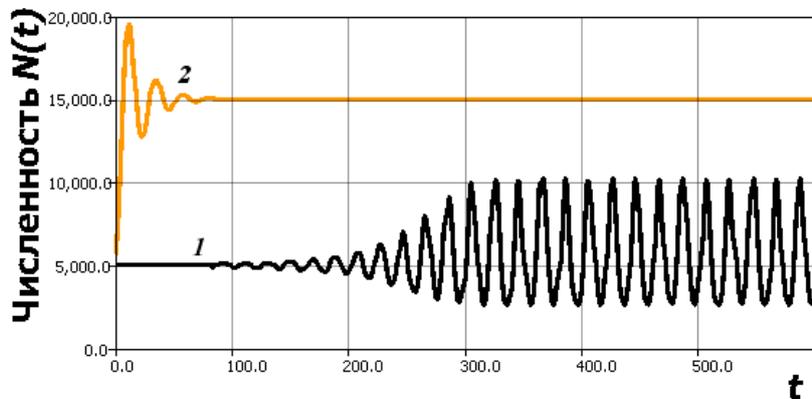


Рис. 4. 1 — цикл после бифуркации в (6.1), 2 — динамика (2.1) при параметрах $K = 15000, \tau = 8, r = 1, 4 \times 10^3 r_1$.

На рис. 4 динамика после плавного прохождения бифуркационного изменения по сценарию Андронова-Хопфа при увеличении r_1 , (в вычислительном эксперименте параметры модели сохраняются) показывающая установление цикла при $N(0) = H + \varsigma, 0 < \varsigma < 1, H = 5000, K = 15000$.

Цикл быстро становится релаксационным, но амплитуда колебаний в отличие аналогичного случая модели (4.3) не возрастает до нереалистичных величин, но остается в разумных для биологии границах. Негармоническая форма колебаний даже более похожа на реальные данные популяционной динамики мелких млекопитающих [13], чем циклы 2^i дискретных итераций $x_{n+1} = \psi(x_n)$. Поведение модели с $\delta = (H - N(t - \tau_2))$ зависит от начальных условий $N(0)$ интереснее, чем (2.1) и (4.2). При $N(0) < H$ переход к установившимся флуктуациям $N_*(t; r_1\tau\tau_2)$ происходит через скачкообразный переходный режим.

При более сильном увеличении значения $r_1\tau$ произойдет другое резкое изменение поведения траектории от $N(0) < K$, которая перестанет притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства. При бифуркации траектория системы вместо установления из переходного режима цикла с все увеличивающейся огромной амплитудой будет резко выброшена за пределы допустимых для ее существования значений при $N(t - \tau) > K$. Потеря неустановившегося режима колебаний считается катастрофической. На рис. 5 ситуация после бифуркации, где в результате единственного изменения параметра $r_1 + 0.000003$, $N(0) < H$ (в сравнении с аналогичным изменением r в (2.1) в момент $t = 150$) траектория в релаксационных колебаниях преодолевает значение K . Далее существование биосистемы невозможно: $N(t) \rightarrow \infty$.

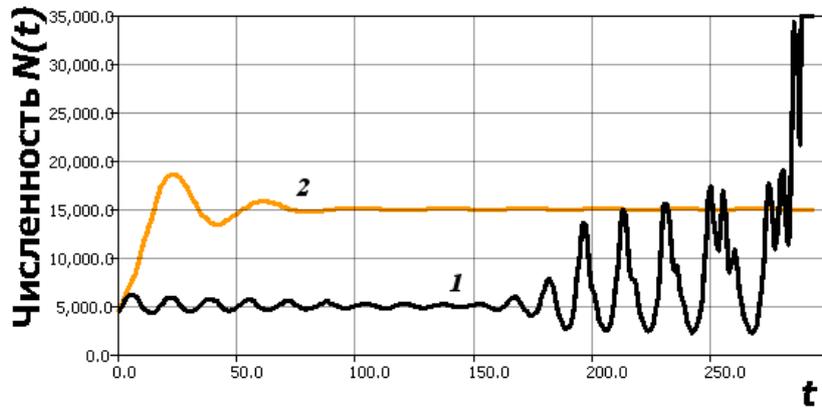


Рис. 5. 1 — выброс за границы емкости среды $N_*(t) \rightarrow \infty$ в (6.1) $r_1 = 0.000033$, 2 — динамика (2.1) при аналогичном изменении репродуктивного параметра.

Цикл сжимается и разрушается. Мы видим, что происходит потеря диссипативных свойств, но с сохранением псевдопериодической компоненты у неограниченной траектории. Вычислительный эксперимент останавливается техническим сообщением инструментальной среды *AnyLogic* об ошибке в памяти. Произойдет переполнение регистров при вычислениях особым методом Рунге–Кутты ”корректор-предиктор”, которые применяются для таких задач [14].

Выводы

В статье были рассмотрены четыре возможных сценария развития процесса расселения агрессивного чужеродного вида в модификациях уравнений с запаздыванием. Модели рассматривают 1) гибель вида с $\min N_*(t; \tau r) = 0$ при независимой регуляции, 2) успешное преодоление кризиса, 3) закрепление вселенца на некотором допустимом малом пороге численности ”бутылочного горлышка”, который не угнетает среду, 4) разрушение циклов в (6.1) при $N(t) > K$ и появление псевдопериодической траектории в момент $t > \hat{t} + \tau_2$.

Для возникающих резких режимов флуктуаций выбраны уравнения с запаздыванием формы $\dot{N} = r f(N(t - \tau)) - \zeta(N(t - \nu))$, так как подобные явления наблюдаются у популяций при постоянных лабораторных условиях и без участия хищников. Для некоторых видов значимы пороговые эффекты для запуска вспышки [15], для других, как непарный шелкопряд, пороговые значения совсем не важны. В модели нет возможности перевести ситуацию к системе уравнений с классической потерей устойчивости точки-фокуса и бифуркацией Андронова-Хопфа, но возможно рассмотреть независимое изъятие с $-N(t - h)$.

Наиболее актуальным для практики является модельный сценарий подавления флуктуаций и перевод популяции чужеродного вида вредителя через диапазон минимальной численности к новому незначительному стационарному уровню, не воздействующему на среду. Прохождение критического минимума

”бутылочного горлышка” после вспышки численности — экстремальное состояние популяции. Отличается форма существования вида высокой вероятностью гибели от случайных факторов. Многие популяции оказывались в размерах малой группы, включая человеческую. Еще больше популяций вымерло в результате неблагоприятных факторов и трагических случайностей.

Скрытая проблема метода состоит в экологической интерпретации запаздывания [16]. Мы исходили из теории, что запаздывание не только атрибут биологического вида (время его взросления). Запаздывание возникает (или наоборот не наблюдается) при взаимодействии вида именно с конкретным биотическим окружением. Таким окружением могут стать антитела плазмы крови. Наиболее очевидно запаздывание для модели, когда мы имеем дело не с чужеродным видом, а с вирусной инфекцией в нашем организме. С вирусом с некоторым опозданием начинает бороться иммунная система. У каждого организма иммунитет немного отличен. Часто это опоздание приводит к фатальным последствиям. Победой одной из сторон не всегда завершается ход борьбы с инфекцией, есть важные промежуточные варианты. Эффективность вакцинации организма с математической точки зрения описывается именно в уравнениях с запаздывающим действием и сложной формой противодействия $\Gamma(N(t-\nu(t)))$, что обсудим в следующей работе.

Литература

- [1] Переварюха А.Ю. Нелинейная модель перелова волжских популяций на основе когнитивного графа взаимодействия экологических факторов // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2016. № 1-2. С. 92–106. URL: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4269>.
- [2] Переварюха А.Ю. Графовая модель взаимодействия антропогенных и биотических факторов в продуктивности Каспийского моря // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2015. № 10. С. 181–198. URL: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4460>.
- [3] Панина Н.Б., Белов А.Н. Эффективность энтомофагов непарного шелкопряда в комплексных очагах насекомых-фитофагов в дубравах Приволжской возвышенности // Лесохозяйственная информация. 2012. № 1. С. 26–34. URL: <http://lhi.vniilm.ru/index.php/ru/okhrana-i-zashchita-lesov-str-26-34>.
- [4] Арнольд В.И. Геометрические методы в теории обыкновенных дифференциальных уравнений. Ижевск, 2000. 400 с.
- [5] Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // SIAM journal of applied math. 1978. Vol. 35. P. 260–268.
- [6] Farmer J., Ott E., Yorke J. The dimension of chaotic attractors // Physica D. 1983. Vol. 7. P. 153–170. DOI: https://doi.org/10.1007/978-0-387-21830-4_11.
- [7] Hutchinson G.E. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press.: New Haven, 1978. 125 p.
- [8] Arino J. An alternative formulation for a delayed logistic equation // Journal of Theoretical Biology. 2006. Vol. 241. P. 109–119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.007>.
- [9] Bazykin A. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them // Mathematics and Modelling. / Ed. by A. Bazykin and Yu. Zarkhin. Nova Sci. Publishers, Inc., 1993. P. 321–328. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685>.
- [10] Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks // Entomological Review. 2015. № 2. P. 147–156. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0013873815020013>.
- [11] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays // Houston J. Math. 1990. Vol. 16. P. 347–356.
- [12] Arino O., Hbid M.L. Delay Differential Equations and Applications. Springer: Dordrecht, 2006. 581 p. URL: <https://link.springer.com/book/10.1007/1-4020-3647-7>.
- [13] Krebs C.J., Myers J.H. Population Cycles in Small Mammals // Advances in Ecological Research. 1974. Vol. 8. P. 267–399. DOI: [10.1016/S0065-2504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60280-9).
- [14] Baker T.H., Paul A.H. Computing stability regions Runge-Kutta methods for delay differential equations // IMA Journal of Numerical Analysis. 1994. Vol. 14. P. 347–362. URL: https://arch.neicon.ru/xmlui/bitstream/handle/123456789/3624934/IMAJournalofNumericalAnalysisimanum_14_3_14-3-347.pdf?sequence=1.
- [15] Perevaryukha A.Y. Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation // Journal of Computer and Systems Sciences International. 2011. Vol. 50. № 3. P. 491–498. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064230711010151>.
- [16] Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // Delay Differential Equations and Applications. Springer, Berlin. 2006. P. 477–517. DOI: https://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11.

References

- [1] Perevaryukha A.Yu. *Nelineinaya model' perelova volzhskikh populyatsii na osnove kognitivnogo grafa vzaimodeistviya ekologicheskikh faktorov* [Nonlinear model of overfishing of Volga populations based on a cognitive graph of interaction of environmental factors]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Yestestvennonauchnaya seriya* [Bulletin of the Samara University. Natural science series], 2016, no. 1-2, pp. 92–106. Available at: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4269> [in Russian].
- [2] Perevaryukha A.Y. *Grafovaya model' vzaimodeistviya antropogennykh i bioticheskikh faktorov v produktivnosti Kaspiiskogo morya* [Graph model of the interaction of anthropogenic and biotic factors for the productivity of the Caspian Sea]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaya seriya* [Vestnik of Samara University. Natural Science Series], 2015, no. 10, pp. 181–198. Available at: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4460> [in Russian].
- [3] Panina N.B., Belov A.N. *Effektivnost' entomofagov neparnogo shelkopryada v kompleksnykh ochagakh nasekomykh-fitofagov v dubravakh Privolzhskoi vozvysheynosti* [Efficiency of entomophages of an unpaired silkworm in complex foci of phytophagous insects in the oak forests of the Volga Upland]. *Lesokhozyaistvennaya informatsiya* [Forestry information], 2012, no. 1, pp. 26–34. Available at: <http://lhi.vniilm.ru/index.php/ru/okhrana-i-zashchita-lesov-str-26-34> [in Russian].
- [4] Arnold V.I. *Geometricheskie metody v teorii obyknovennykh differentsialnykh uravnenii* [Geometric methods in the theory of ordinary differential equations]. Izhevsk, 2000. 400 p. [in Russian].
- [5] Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval. *SIAM journal of applied math*, 1978, Vol. 35, pp. 260–268 [in English].
- [6] Farmer J., Ott E., Yorke J. The dimension of chaotic attractors. *Physica D.*, 1983, Vol. 7, pp. 153–170. DOI: https://doi.org/10.1007/978-0-387-21830-4_11 [in English].
- [7] Hutchinson G.E. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press.: New Haven, 1978, 125 p. [in English].
- [8] Arino J. An alternative formulation for a Delayed Logistic Equation. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, Vol. 241, pp. 109–119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.007> [in English].
- [9] Bazykin A. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them. *Mathematics and Modelling*. Ed. by A. Bazykin and Yu. Zarkhin, Nova Sci. Publishers, Inc., 1993, pp. 321–328. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685> [in English].
- [10] Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks. *Entomological Review*, 2015, no. 2. pp. 147–156. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0013873815020013> [in English].
- [11] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays. *Houston J. Math*, 1990, Vol. 16, pp. 347–356.
- [12] Arino O., Hbid M.L. *Delay Differential Equations and Applications*. Springer: Dordrecht, 2006, 581 p. Available at: <https://link.springer.com/book/10.1007/1-4020-3647-7> [in English].
- [13] Krebs C.J., Myers J.H. Population Cycles in Small Mammals. *Advances in Ecological Research*, 1974, Vol. 8, pp. 267–399. DOI: [10.1016/S0065-2504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60280-9) [in English].
- [14] Baker T.H., Paul A.H. Computing stability regions Runge-Kutta methods for delay differential equations. *IMA Journal of Numerical Analysis*, 1994, Vol. 14, pp. 47–362. URL: https://arch.neicon.ru/xmlui/bitstream/handle/123456789/3624934/IMAJournalofNumericalAnalysisimanum_14_3_14-3-347.pdf?sequence=1 [in English].
- [15] Perevaryukha A.Yu. Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation. *Journal of Computer and Systems Sciences International*, 2011, Vol. 50, no. 3, pp. 491–498. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064230711010151> [in English].
- [16] Ruan S. *Delay Differential Equations in Single Species Dynamics*. *Delay Differential Equations and Applications*. Springer, Berlin, 2006, pp. 477–517. DOI: https://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11 [in English].

SIMULATION OF FLUCTUATIONS OF AGGRESSIVE ALIEN SPECIES IN CONTINUOUS MODELS WITH INDEPENDENT REGULATION⁴

Traditional models in biology do not describe modern extraordinary situations when the whole species composition is mixed. The article deals with oscillatory equations and non-dissipative population dynamics for specific environmental situations that are associated with alien species in ecosystems. During the invasion of new species, the resistance of the biotic environment may be completely absent for a considerable time. Under such conditions, with a high specific fecundity, nonstationary regimes of change in numbers arise. A pest outbreak is realized with an explosive growth phase. All outbreaks of fish and insects are some brief extreme episodes that end with a new state of the environment and the aggressive new species. Completion options are varied even in the example of one malicious species of comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in Azov and Caspian Sea. Transition to relaxation oscillations after a comb jelly outbreak is possible. A new species may become a small group or even disappear in case $\min N_*(t; \tau r) = 0$. The paper proposes a model based on the lagging regulation for actual scenarios of population behaviour in a new environment. In computational experiments we have shown the conditions for stabilization after an outbreak in an extremely small group of individuals or complete disappearance after collapse. A separate scenario describes the complete depletion of environmental resources during fluctuations with a significant amplitude. The most relevant is the model scenario of stabilization at minimum values after a rapid change in the phases of the outbreak and a transition to the depression of the pest number in the modification of the differential equation of Bazykin and Hutchinson model.

Key words: models of population dynamics, oscillatory regimes, biology invasions, insect outbreaks, Andronov–Hopf bifurcation, Bazykin equation, Hutchinson equation, cognitive graphs, extinction of biological species.

Citation. Perevaryukha A.Yu. *Modelirovanie fluktuatsii agressivnykh chuzherodnykh vidov v nepreryvnykh modelyakh s nezavisimoi regulatsiei* [Simulation of fluctuations of aggressive alien species in continuous models with independent regulation]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia* [Vestnik of Samara University. Natural Science Series], 2018, no. 24, no. 4, pp. 48–58. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2018-24-4-48-58> [in Russian].

Статья поступила в редакцию 8/IX/2018.

The article received 8/IX/2018.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.

³Perevaryukha Andrey Yurievich (madelf@pisem.net), Laboratory of Applied Informatics and Problems of Information Society, St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences, no. 39, 14-th Linia, VI, Saint Petersburg, 199178, Russian Federation.

⁴The article is made with the support from the grant of the Russian Foundation for Basic Research, grant № 17-07-00125.